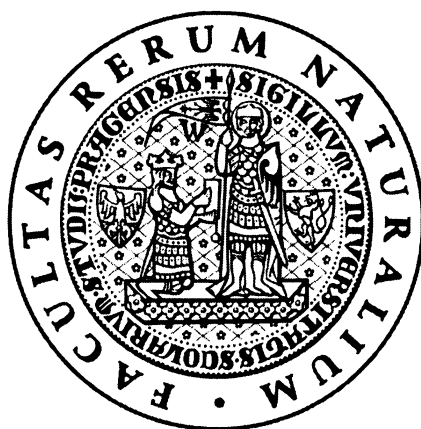


**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra botaniky**



Fenotypové změny rostlinných kořenů závislé  
na nepřímém působení interagujících jedinců

*Changes in phenotype of plant roots caused by indirect  
plant-to-plant interactions*

**Radek Sečka**

Bakalářská práce

Praha 2009

**Vedoucí práce: Mgr. Martin Weiser**

BPA/111

1129314

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně. Všechny použité prameny jsou uvedeny v závěru, v seznamu literatury.

v ... Praze ... dne ... 7.8.2009 ... podpis ... *Štěpán* ...

## **Abstrakt**

Práce si klade za cíl shrnout poznatky o tom, jak se rostliny skrze prostředí, nepřímo ovlivňují. Jak spolu soutěží. Jak se tyto jejich interakce odráží do stavby jejich kořenů a jak se dopad na kořeny posuzuje.

Prostředkem pro zkoumání nepřímého působení rostlin je sledování změn kořene v různých podmínkách prostředí. Změny v prostředí se v laboratoři provádí změnou stavu jednoho případně dvou zdrojů, které jsou pro růst rostliny limitující.

Poslední částí mé práce je rozbrání tématu sebe-rozpoznání neklonálních i klonálních rostlin a dopad rozpoznání na stavbu kořenů.

## **Klíčová slova**

architektura kořene, kompetice, sebe-rozpoznání, nepřímé působení, heterogenní prostředí, stínění, živiny, výška rostlin, podzemní prostor

## **Abstract**

Aim of this study was to summarize general knowledge about plant-to-plant indirect interaction, about their competition, about how are roots reflecting these interactions and about how are changes of the roots measured.

The instrument for indirect plant-to-plant interactions is observation of changes of roots in different environments. Changes in laboratory simulated environment are made by changing of state of one or two sources which are limiting for plant growth.

Last part of my study is about plant self/non-self discrimination in root systems of clonal and non-clonal plants and about how the roots reflect this discrimination.

## **Key words**

root architecture, competition, self/non-self discrimination, indirect interaction, heterogeneous environment, shading, nutrients, plant height, underground space

# Obsah

Abstrakt.....	3
Klíčová slova .....	3
Abstract.....	3
Key words .....	3
Obsah .....	4
I Úvod .....	6
I. A Úvod problematiky rostlinné kompetice .....	6
I. B Kořeny a kompetice .....	7
II Fenotypy kořene .....	8
II. A Veličiny.....	8
II. A. 1 Architektura kořenů .....	8
II. A. 2 Biomasa .....	9
II. A. 1 Délka kořenů.....	10
II. A. 2 Povrch kořene.....	10
II. A. 3 Průměr kořene.....	10
II. A. 4 Barva a tenze kořene.....	10
II. B Metody sběru dat .....	11
II. B. 1 Destruktivní metody.....	11
II. B. 2 Nedestruktivní metody.....	11
III Kompetice o zdroje .....	13
III. A Nadzemní zdroje .....	13
III. A. 1 Světlo .....	13
III. A. 1. a R a FR části spektra .....	14
III. A. 1. b Další typy zastínění.....	15
III. A. 2 Výška porostu a fenotyp nadzemní části.....	15
III. B Podzemní zdroje .....	16
III. B. 1 Živiny.....	16
III. B. 1. a Dusík.....	17
III. B. 1. b Fosfor .....	17
III. B. 2 Prostor .....	18

III. B. 2. a	Kompetice o prostor .....	18
III. B. 2. b	Hloubka půdy, velikost květináče, překážky v půdě.....	19
IV	Rozpoznání okolí.....	20
IV. A	Sebe-rozpoznání klonálních rostlin.....	20
V	Závěr.....	23
VI	Literatura.....	25

# I Úvod

Rostliny stejně jako všechny organismy během svého života reagují na okolní prostředí a přizpůsobují se jeho dynamickým změnám. Jak rostliny spotřebovávají materiální a nemateriální zdroje, mění tím prostředí nejenom sobě, ale i okolním organismům.

Pro růst každé rostliny je zapotřebí, aby rostlina měla k dispozici mnoho zdrojů v dostatečné míře. Pokud rostlina vyrůstá za nedostatku jednoho zdroje, a pokud je tím pádem její vývoj zpomalen, úplně zastaven nebo je tím rostlina výrazně deformována, nazýváme takový zdroj limitující faktor prostředí. Rostlina během svého života ovlivňuje svým růstem limitující faktory jiným rostlinám, čímž nutně dochází k soutěži (kompetici) o tyto zdroje mezi rostlinami. Rostliny tak na sebe nepřímo působí (interagují).

V této práci nastíním, jak nepřímé působení rostlin na sebe navzájem ovlivňuje stavbu jejich kořenů.

## I. A Úvod problematiky rostlinné kompetice

Každé rostlině vyhovují jiné rozsahy hodnot limitujících faktorů, které se u různých druhů navzájem překrývají. Často se překrývají inkusivně, takže jdou druhy uspořádat podle minimálních hodnot svých rozsahů faktoru. Kompetičně slabší rostliny bývají často méně citlivé na hodnoty faktorů (mají širší rozsah). Silnější rostliny vytlačují slabší do méně příznivých stanovišť, kde silnější rostliny nepřežijí nebo kde se síly vyrovnají (Wisheu & Keddy 1992). Kompetice bývá často označována za hlavní sílu organizování kolonií rostlinných společenstev (Keddy et al. 2002, Callaway & Walker 1997).

To, jak je rostlina kompetičně zdatná, určuje stavba jejich nadzemních i podzemních orgánů, jejich velikost, náročnost na výstavbu, rychlost jejich vývoje, klonálnost, ale taky, jak je vývoj rostliny ovlivněn prostředím, ve kterém se zrovna vyvíjí (Wisheu & Keddy 1992, Falster & Westoby 2003, Lynch 1995, Keddy et al. 2002). Schopnost rostliny udržet se na stanovišti není tedy dána pouze neživým prostředím, ale také její schopností interagovat s ostatními živými organismy. Jedna rostlina může být stavbou svých orgánů na jednom stanovišti zvýhodněna a na jiném znevýhodněna. Příkladem může být tvorba přizemní růžice, která pomáhá na stanovištích

chudých na živiny a vodu, zatímco na vlhkých stanovištích bohatých na živiny je budování přizemní růžice konkurenční nevýhodou (Keddy et al. 2002).

## **I. B Kořeny a kompetice**

Protože je dostupnost vody a živin pro růst rostlin limitující ve skoro všech přírodních ekosystémech, hraje stavba kořenu v životě rostliny podstatnou roli (Poorter & Nagel 2000). Rostlina proto vývoj kořene a jeho částí mění podle prostředí a podle svého stáří (Berendse & Moller 2009, Leva, Aguilar & Oosterheld 2009). Rostlina zrovna tak upravuje podle prostředí vývoj jednotlivých částí svého kořene, například tak, že zvýhodňuje (podporuje jejich růst výrazněji) jen některé z hlavních kořenů nebo i jen některé postranní kořeny (Hodge 2004, Gersani & Sasch 1992). Této problematice se věnuji v kapitole III. Kompetice o zdroje.

Podobně jako nadzemní orgány informují rostlinu o nadzemním prostředí, kořeny pomáhají rostlině se orientovat v prostředí pod zemí. Kořeny nejspíše získávají informace o existenci jiných kořenů, rostlin, konkurentů (Casper & Jackson 1997). Toto zjištění může být pro rostlinu motivací urychlit získávání živin a vody z půdy a tedy rozvíjet svůj kořen (Gersani et al. 2001) nebo může vyčkat na příhodnější období (Šmilauerová & Šmilauer 2006, Falik et al. 2005). Více se této problematice věnuji v kapitole IV. Rozpoznání okolí.

## II Fenotypy kořene

Rostliny vytvářejí různé typy kořenů, aby je bylo možné srovnat, je potřeba zavést si veličiny. Pro popis fenotypu kořene a jeho změn se ve všech pracích, které jsem o vlivu prostředí na kořeny četl, objevovaly ve většině stejné veličiny. V této kapitole (viz II. A) shrnu všechny veličiny, na které jsem narazil a na které se ve své práci odvolávám.

Pro sběr dat veličin popisujících fenotyp kořene se používají metody, které jsou popsány v druhé části kapitoly (viz II. B). Velká část autorů článků se do popisování metody nepouštěla nebo se přiznala k použití té nejčastější, destruktivní metody (viz II. B. 1).

### II. A Veličiny

#### II. A. 1 Architektura kořenů

Celková organizace kořenů úzce souvisí s typickým stanovištěm, na kterém rostlina žije (Lynch 1995). To, jak je kořen konkrétně organizovaný se dá dobře popsat pomocí kvantitativních veličin, jako jsou **počet hlavních a postranních kořenů**. Při popisu růstu rostliny může být důležitým údajem i **počet nových kořenů** za daný časový interval. Dále kořen popisujeme pomocí veličin kvalitativních, jako jsou jeho **tvár a chlupatost**.

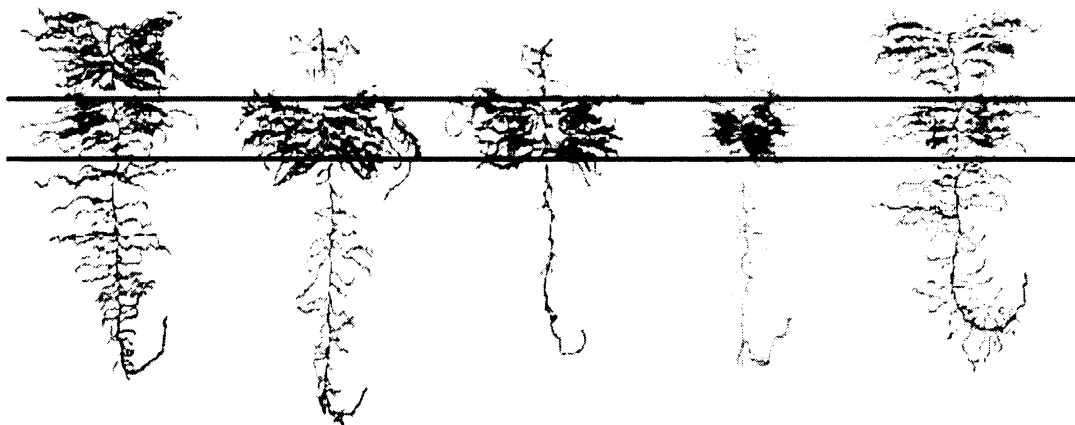
Základní členění **tvárů kořene** (Lynch 1995):

- dichotomické větvení – kořen se vždy rozvětví na dva nové
- Herringbone (fishbone) – z hlavního kořene se vydělují postranní kořeny
- Bean (fazole) – několik dlouze chlupatých hlavních kořenů.

**Chlupatost** (hairness) jako stupeň větvení kořene, byla rozlišována na škále dobře větvený, málo větvený, nevětvený (fine branched, long branched, unbranched in Pecháčková, 1999). Dobře větvený je kořen, u kterého se průměr postranních kořenů a hlavního kořene neliší. Nebo se chlupatost posuzovala na škále very high, high, regular, low or very low (Leva,



Aguilar & Oesterheld 2009), která nebyla blíže upřesněna. Chlupatost může být posuzována i u postranních kořenů. Názorně je rozdílná chlupatost kořene zachycena viz Obrázek 1.



Obrázek 1: Struktura kořene rostliny ječmen setý *Hordeum vulgare*, který byl pěstovaný v různých podmínkách. Po řadě jim do půdy byl přidáván: dostatek živin, jen fosfor, jen dusík, čpavek a poslední draslík. Vodorovné čáry označují oblast s ve všech případech dobrým větvením, do které byly uměle přidávány živiny ve 100x větší koncentraci než do zbylé půdy (Hodge 2004).

## II. A. 2 Biomasa

**Biomasa kořenů** je myšlena celková hmotnost po očištění kořene od půdy a následném vysušení. Veličina vhodně popisuje množství uhlíku potřebného k vytvoření kořene. Lze tedy touto veličinou odhadovat energii, kterou rostlina musela do vybudování kořene investovat. Veličina se typicky udává v gramech.

Při sledování biomasy v čase se snadno zjistí přírůstek, neboli **RGR** (Relative Grow Rate), který se počítá jako:

$$RGR = (\ln W_{t1} - \ln W_{t2}) / (t_2 - t_1) \quad [ \% \cdot \text{den}^{-1} ]$$

Kde  $W_{t1}$  a  $W_{t2}$  jsou velikost biomasy v časech  $t_1$  a  $t_2$ , kdy proběhlo měření. Typicky se tato hodnota stanovuje pomocí statistických metod, kdy  $W_t$  je průměrná velikost biomasy rostlin změřených v daném čase. Sledováním této veličiny, lze stanovit období růstu kořene, a jak prostředí ovlivňuje jeho růst. Rostliny rostoucí v aridních (suchých, xerothermních) podmínkách mají RGR nižší (Leva, Aguilar & Oesterheld 2009).

**Poměr kořenové biomasy** (biomasa celku / biomasa kořene, biomasa nadzemní části / biomasa kořene, nebo root / shoot ratio, root / mass ratio), vhodně popisuje snahu rostliny

zabezpečit se dostatečným přísunem živin a vody. Sledováním této veličiny lze vysledovat různá období růstu rostliny, kdy více investuje do kořenů a kdy více do nadzemních orgánů (Šmilauerová & Šmilauer 2006, Falster & Westoby 2003). Průběh hodnoty této veličiny je silně ovlivněn prostředím, viz kapitola III. Kompetice o zdroje.

### **II. A. 1 Délka kořenů**

**Délka kořenů** se objevuje ve většině prací a je rozhodující zejména pro přístup rostliny k živinám a vodě. S délkou kořenů souvisejí další veličiny: **délka postranních kořenů**, **celková délka kořene** (součet délky všech hlavních i postranních kořenů). Délky kořenů se často měří pomocí počítače v programu na zpracování obrazu.

**Rychlost prodlužování kořene** se stanoví jako přírůstek délky za časový interval. Tento údaj může vypovídat o období růstu kořene a o tom, jak prostředí ovlivňuje růst kořene.

**Specifická délka** kořene je veličina vyjádřená v  $\text{mm.g}^{-1}$  a vypočtená jako podíl délky kořene a jeho biomasy (viz dále). Vypovídá o průměrné délce jednoho gramu kořenů. Zajímavé může být sledování vývoje specifické délky kořene v čase, popřípadě sledování jejího přírůstku.

Velichina **hustota kořenů** (například  $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ ), jakou délka všech kořenů v daném objemu půdy, může vhodně popisovat prorůstání kořenů různými nalezišti živin (Hodge 2004, Hodge et al. 1999).

### **II. A. 2 Povrch kořene**

Pro teoretické studie a modely se používá i povrch kořene, který dobře popisuje schopnost rostliny absorbovat živiny a vodu (Casper & Jackson 1997).

### **II. A. 3 Průměr kořene**

Průměr kořene se měří v předepsané délce na předepsaném hlavním kořeni. Zajímavé je, že se průměrem kořene nepodařilo vysvětlit specifickou délku kořene, přestože se zdá, že průměr kořene souvisí s délkou dceřiných kořenů (Hodge 2004).

### **II. A. 4 Barva a tenze kořene**

V experimentu srovnávání druhů pomocí morfologie kořene (Leva, Aguilar & Oosterheld 2009) byly použity i dalších veličiny: Barva kořene a Tenze kořene. Zavedení těchto veličin

pomohlo v experimentu sestavit určovací klíč vybraných 8 travních druhů na základě fenotypu kořene.

Barva kořene byla měřena pomocí tří veličin, sytosti (hue), jasu (brightness) a saturace (saturation) a dále pomocí srovnání dříve vytvořeného žebříčku barev na stupnici žlutá až červená (in Munsell, 1954: Munsell Soil Color Chats. Munsell Color Company, Inc., Baltimore 2, Maryland, USA).

Pomocí tenzometru měřili sílu kořene v tahu (těsně před přetržením) na úsecích 0-10 cm a 10-20 cm délky hlavního kořene.

## **II. B Metody sběru dat**

### **II. B. 1 Destruktivní metody**

Destruktivními metodami je myšlen postup, na jehož začátku se přestane uvažovat o tom, že by rostlina měla nadále růst, a měřením veličin na rostlině se rostlina vyřadí z dalších měření a pokusů, je tak zvaně sklizena (harvested). Rostlina je vyjmuta z půdy, její kořeny jsou proprány tak, aby na kořenech nezůstávaly zbytky zeminy a zároveň tak, aby byl kořen co nejméně porušen. Následně se rostlina suší, tak dlouho, dokud se hmotnost sušiny neustálí (například 48 hodin při teplotě 75 °C in Semchenko et al. 2007).

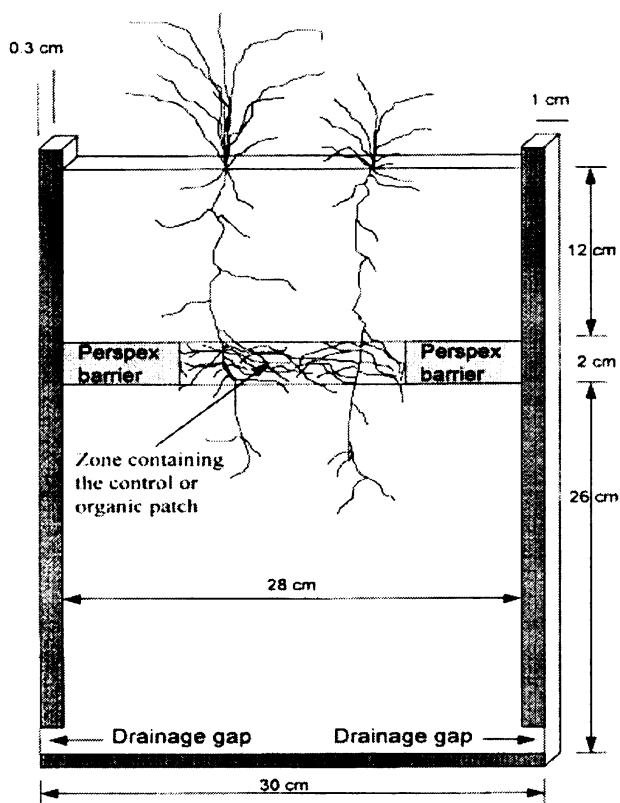
Touto metodou se zejména ve fázi praní částečně poškodí celková stavba kořene, protože při manipulacích s kořenem se nedá dost dobře dbát na orientaci kořenů ani na úhly větvení kořene. Metoda ale výborně poslouží při měření veličin biomasy, délky a částečně i chlupatosti. Průměr kořene se dá rovněž stanovit, pouze se jeho měření provede ještě před vysušením.

### **II. B. 2 Nedestruktivní metody**

Nedestruktivními metodami se dají na rostlině vyhodnocovat veličiny, aniž by to rostlinu nějak výrazně ovlivňovalo, tudíž jich pro pokusy nepotřebujeme tolik, jako při metodě destruktivní.

Nedestruktivní metodou může být pěstování rostliny v tenkém, průhledném, skoseném nebo neskoseném květináči, kdy kořeny po čase dorazí na šikmou spodní stranu a začnou růst

podél ní nebo jsou celou dobu vidět v hodně tenké vrstvě půdy (3 mm) a kořeny tak rostou prakticky neustále podél průhledné stěny. Těmito způsoby lze měřit délku kořene a její prodlužování (Semchenko et al. 2007, Hodge et al. 1999). Názorné schéma takovéto metody ukazuje Obrázek 2.



Obrázek 2: Ilustrace, která doprovází experiment Hedge et al. (1999), ve kterém umístil 2 druhy trav do tenkého průhledného květináče tak, aby mohl sledovat kořenové přírůstky a hlavně hustotu v oblasti s vyšší koncentrací živin.

Na další nedestruktivní metody jsem při rešerši literatury nenarazil. Mohlo by se uplatnit pěstování v průhledném rosolu eventuelně nějaká radiolokační metoda pro měření kořene rostliny přímo v půdě.



## **III Kompetice o zdroje**

Hlavním nadzemním zdrojem je světlo (viz III. A. 1), které ve spolupráci s výměnou plynů ( $O_2$  za  $CO_2$ ) zajišťuje hlavní přísun energie rostlině pomocí fotosyntézy. Z tohoto pohledu je pro rostlinu důležité budovat nadzemní části tak, aby měla dostatek energie a asimilátů pro svůj život (viz III. A. 2). Zároveň je pro rostlinu důležité mít dostatek živin (viz III. B. 1).

Pro rostliny je limitující i prostor, ve kterém kořeny mohou prorůstat, a ze kterého mohou těžit podzemní zdroje. Pro prostor se zdají být důležité dva faktory: hloubka půdy a velikost překážek. Více viz III. B. 2.

### **III. A Nadzemní zdroje**

#### **III. A. 1 Světlo**

Rostliny rozlišují z elektromagnetického spektra mnoho složek. Fotosynteticky aktivní část spektra je v rozsahu 400-700 nm. Rostliny jsou citlivé na širší část spektra, která se označuje jako fotomorfogenetická část spektra. Fotomorfogenetická část spektra je v rozsahu 280-740 nm a pokrývá části spektra UV B (280-320 nm), UV A (320-400 nm), viditelné světlo (400-740 nm). Část spektra viditelného světla tvoří červené světlo (640-700 nm) a dlouhovlnné červené světlo (700-740 nm). Anglicky se červené světlo označuje jako R - Red a dlouhovlnné červené světlo jako FR - Far Red (Pavlová 2005).

Světlo (záření) je v mnoha biotopech limitujícím faktorem. Vyšší rostliny zastiňují nižší, které pak rostou pomaleji nebo vůbec. Zastínění je složení dvou faktorů světla: kvality a kvantity. Zatímco změny v kvantitě světla ovlivňují hlavně růst fotosyntetických orgánů - listů, změny v jeho kvalitě způsobují změny v morfologii rostlin (prodlužování, větvení). Protože je spojení nadzemní části rostliny s podzemním kořenem obousměrné, ovlivňuje zastínění také stavbu kořenů (Pecháčková 1999, Aphalo & Ballaré 1995).

Zastínění rostlin se v laboratorních podmínkách simuluje buďto pěstováním rostlin ve skupinách, kdy jedna rostlina zastiňuje druhou, nebo pomocí spektrálního zastiňování. V tomto

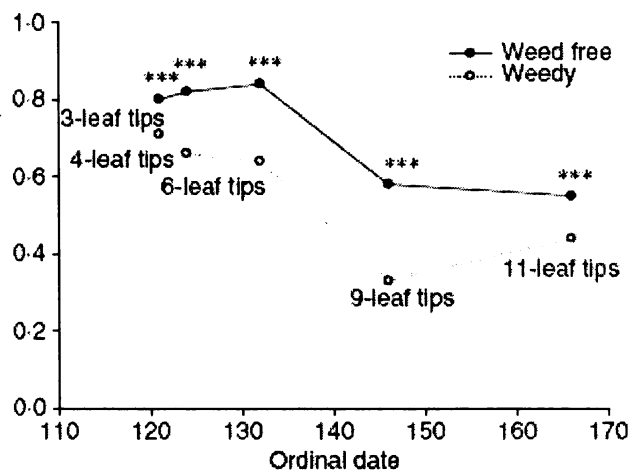
případě se mění složky spektra tak, aby světlo, které na rostliny dopadá, odpovídalo světlu, které by na rostlinu dopadlo v zástínu.

### III. A. 1. a R a FR části spektra

Při spektrálním zastiňování se kombinuje utlumování částí spektra R a FR tak, že se rozlišuje poměr R/FR na dva stupně low R/FR a high R/FR (cca 0,30 a 1,25 in Lötscher & Nösberger 1997).

Rostliny na nižší stupeň R/FR poměru reagují tak, že vytvářejí menší biomasu kořenů, mají z části nižší chlupatost (Pecháčková 1999) nebo nevytvářejí kořeny vůbec (Pecháčková 1999, Lötscher & Nösberger 1997). Změna stavby struktury kořene je patrně dána tím, že rostliny asimilují méně, protože oblast spektra 680-700 nm je nejvíce důležitá pro primární fázi fotosyntézy (Pavlová 2005) a rostliny tak nedostatečně vážou uhlík, nebo protože listy vysílají vnitřní signály kořenům, které následně utlumí svůj růst (Pecháčková 1999, Lötscher & Nösberger 1997).

Při pěstování kukuřice seté *Zea mays* s laskavcem ohnutým *Amaranthus retroflexus* v jednom květináči se měnil poměr R:FR světla odraženého od kukuřice, která je vyšší než laskavec, viz Obrázek 3. Červená (R) složka byla měřena na vlnové délce 660 nm a FR složka na vlnové délce 730 nm (Liu et al. 2009).



Obrázek 3: Kolísání R:FR poměru částí spektra světla odraženého od listů kukuřice. Černě je znázorněn poměr pro kukuřice pěstované samostatně, bíle poměr pro kukuřice pěstované spolu s laskavcem. Třemi hvězdičkami je znázorněna statistická průkaznost tak, jak je obvyklé, tj.  $p < 0,001$  (Liu et al. 2009).

### **III. A. 1. b Další typy zastínění**

Při procházení literatury jsem na jiné samostatně odlišené části spektra (jako jsou třeba různé barvy a UV) nenarazil.

Práce, která testovala zastínění rostlin pomocí hustého porostu (Casper et al. 1998) poukazuje na to, že zastínění nemá u monokultury druhu mračňák Theophrastův *Abutilon theophrasti* vliv na biomasu kořenů při vyloučení podzemní kompetice pěstováním v samostatných květináčích. Toto zjištění mohlo být ovlivněno příliš malým prostorem, ve kterém rostliny pěstovali (10 x 10 x 35 cm) nebo zahnojením půdy (poměr 16:2:0,6 hmotností standardní zeminy, komerční zeminy a vysušeného kravského trusu), při kterém nedochází k uplatnění vlivu zástinu. Rovněž k ovlivnění podzemní biomasy nemuselo dojít, protože porost byl v každou chvíli přibližně stejně vysoký nebo protože konkurenti byli stejného druhu a stejného stáří.

Oproti tomu již dříve citovaná práce Lötscher & Nösberger (1997) testuje budování kořenů jetele plazivého *Trifolium repens* v celkovém zastínění (pokles intenzity světla na 33%). V zástinu jetel vytvářel kořeny statisticky prokazatelně méně (počet kořenů, biomasa i poměr kořenové části).

### **III. A. 2 Výška porostu a fenotyp nadzemní části**

Výhoda výšky rostlin je dána vyšším ziskem záření. Celkově výhodu výšky rostliny určuje počet listů, jejich plocha a také výška okolních rostlin. Vertikální struktura (průměrná výška listů, a jejich rozloha v jednotlivých patrech) a velké množství fixovaného uhlíku do stonků jsou nepřímě úměrné fixaci uhlíku do rozmnožovacích orgánů, možnosti rychle reagovat na změnu podmínek, schopnosti se regenerovat a hlavně velikosti biomasy kořenů, které zabezpečují limitující přísun živin a vody. Proto rostliny volí různé růstové strategie (Falster & Westoby 2003, Leva, Aguilar & Oosterheld 2009).

Rostliny mají ustálený rytmus růstu. V některých obdobích preferují budování nadzemních částí a v jiných zase částí podzemních a to tak, aby co nejvíce využily prostředí (Falster & Westoby 2003, Šmilauerová & Šmilauer 2006, Lynch 1995). Při kompetici často regulují tvorbu stonku a kořenů, kdy v přítomnosti svých klonů, případně jedinců stejného

druhu, investují více do nadzemní části než do kořene, což se dá postihnout poměrem kořenné biomasy (Falik et al. 2003, Keddy et al. 2002).

### **III. B Podzemní zdroje**

Rostliny upravují růst kořenů a jejich strukturu v reakci na dostupnost živin. Kořeny preferenčně prorůstají půdu v oblastech, kde je vyšší obsah živin, a se snaží vyhnout svým kořenům i kořenům jiných rostlin, tím že preferují prorůstání v prázdných oblastech (Gersani et al. 2001, Berendse & Moller 2009, Gersani & Sachs 1992, Tůma et al. 2009). Kořeny nerostou jen do oblastí, které jsou bohaté na živiny a vodu, ale také směřuje do míst, kde je méně toxinů a překážek v růstu (Falik et al. 2005).

V následujících odstavcích podrobněji rozeberu jednotlivé faktory ovlivňující růst kořenů.

#### **III. B. 1 Živiny**

Mnoho živin je pro rostliny limitujících. Proto hnojení půdy hraje téměř v každém experimentu důležitou roli, proto aby limitující podmínky živin negativně neovlivňovaly průběh pokusu. V několika pracích, které jsem prostudoval, vystupovaly samostatně limitující prvky dusík a fosfor. Ve většině prací však používali pro vytvoření na živiny bohatého prostředí hnojivové směsi:

- Hoaglandovu směs (Hoagland & Arnon 1950 in Gersani & Sachs 1992, Gersani 2001)
- Kravský trus a prodávaná zemina (Casper et al. 1998)
- spousta jiných, u kterých autoři často znali přesné minerální složení (Tůma et al. 2009, Semchenko et al. 2008).

V pokusech zaměřených na testování působení různých hladin limitujících živin na rostliny se prokázalo, že kořeny rostou rychleji v prostoru bohatém na živiny než kořeny téže rostliny v prostředí chudším na živiny. Stejně tak rostliny natáhly své kořeny, které byli blízko ložisku živin (Gersani & Sachs 1992, Hodge 2004, Hodge et al. 1999). Viz například Obrázek 1.



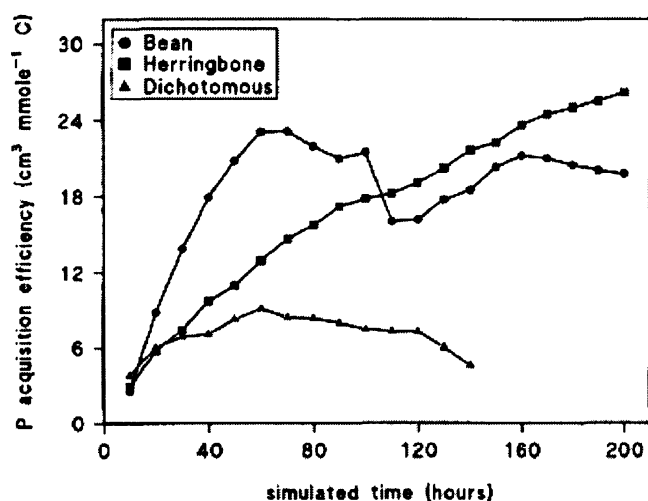
### **III. B. 1. a Dusík**

Dusík se do rostliny dostává aktivním transportem ve třech podobách: amonný kationt, dusičnanový aniont a aminokyselina. Tyto molekuly obsahující dusík jsou ve vodě dobře rozpustné (Pavlová 2005). Proto je část dusíkatých molekul rozprostřena v půdě a část je nahromaděna v místech rozkladu organických látek. Rostliny však získávají dusík snáze a rychleji z bohatých ložisek, než dusík rozprostřený v půdě. Proto mají rostliny k ložiskům dusíku vyšší afinitu (Hodge et al. 1999, James et al. 2009). Rostliny navíc v přítomnosti konkurentů dusík hromadí a z půdy sbírají více dusíku, než je potřeba (Hodge et al. 1999).

Větší afinita byla testována pomocí různých izotopů dusíku namíchaného do půdy a obsaženého v ložiskách (Hodge et al. 1999) nebo pomocí 3 pokusů: s homogenně rozloženým dusíkem, s dvěma ložisky, se čtyřmi ložisky (James et al. 2009). Rostlina zareagovala tak, že v blízkosti lokálních nalezišť prodloužila své postranní kořeny (zvýšila chlupatost), respektive navýšila hustotu kořene v ložiscích dusíku. Rostliny získaly nejvíce dusíku z půdy, když v ní byly pouze 2 ložiska, méně když ložiska byla 4 a nejméně, když byl dusík rozložen homogenně (James et al. 2009)

### **III. B. 1. b Fosfor**

Fosfor se do rostliny z půdy dostává aktivním transportem ve formě fosfátového aniontu, který je velmi špatně rozpustný ve vodě. V půdě je aniont silně vázaný na jiné ionty, které jsou na povrchu půdních částic (Pavlová 2005). Proto je fosfor rozložen heterogenně do různě bohatých nalezišť. Rostliny proto kořeny vyhledávají tato naleziště. Jakmile kořenem naleziště fosforu najdou, zvýší v jeho okolí prorůstání (zvýší hustotu kořene v okolí ložiska). Z tohoto důvodu má celková architektura podstatný vliv na čerpání fosforu z půdy. Obrázek 4 zachycuje efektivitu získávání fosforu z půdy. Dichotomicky organizovaný kořen má velmi nízkou efektivitu a naleziště fosforu zřejmě nevyčerpává zcela. Herringbone kořen postupně zvyšuje efektivitu získávání kořene, nejspíše tím, že prodlužuje postranní kořeny, které jsou v blízkosti naleziště. Oproti tomu kořeny jako má fazole v modelu vykazaly naprosto jiné chování, kdy dokázaly ze začátku získávat fosfor hodně efektivně, díky bohaté síti kořenů (Lynch 1995).



Obrázek 4: Rychlost získávání fosforu ( $\text{cm}^3$  vyčerpané půdy na  $\text{mmol}$  spotřebovaného C z biomasy) podle modelu. (Lynch 1995)

### III. B. 2 Prostor

Dostupnost podzemního prostoru může podstatnou měrou ovlivnit vývoj rostliny. Snadno se dá nahlédnout, že na většinu rostlin, bude mít kritický nedostatek podzemního prostoru limitující účinek, i kdyby rostlina měla k dispozici dostatečné množství vody i živin (Semchenko et al. 2008). Proto je pro rostlinu hodně důležitá hloubka půd i překážky v půdě, jako jsou kameny, cizí materiály nebo širší pásy na živiny chudé půdy (Falik et al. 2005).

#### III. B. 2. a Kompetice o prostor

Při pěstování rostlin jednoho druhu sdílejících stejný prostor se prokázalo, že rostliny investují více biomasy do kořenů, než když jsou pěstovány samostatně (Gersani et al. 2001). Toto chování bylo objasněno pomocí mechanismu „Tragedy of commons“, který se daří často nacházet v chování rostlin (Gersani et al. 2001, Gersani & Sasch 1999). Rostliny biomasu kořenů směřovaly více směrem od blízké rostliny stejného druhu než směrem k ní (Falik et al. 2003, Gruntman & Novoplansky 2004).

Při pěstování různých druhů v jedné nádobě byla obecně odezva různá, oproti stavu, kdy rostliny byly pěstovány samostatně (Semchenko et al. 2007, Liu et al. 2008, Tůma et al. 2009). Tento výsledek se dá očekávat, vzhledem ke komplexnosti kompetice (viz například zdroje výše). Kompetice může dokonce rostliny donutit rozvíjet své kořeny méně v oblastech bohatých na

živiny oproti kořenům v oblastech, ve kterých je kompetice nižší nebo žádná, i když jsou tyto oblasti na živiny chudší (Tůma et al. 2009).

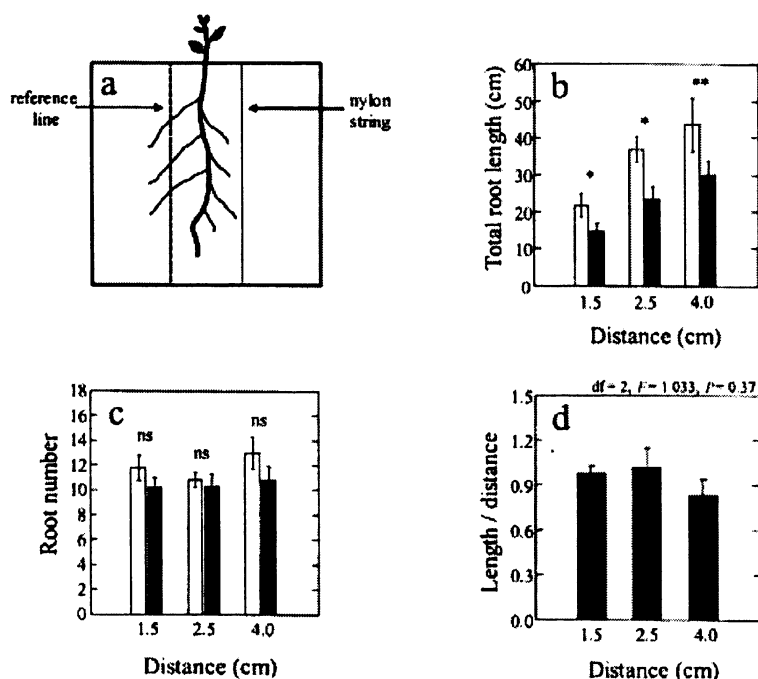
### III. B. 2. b Hloubka půdy, velikost květináče, překážky v půdě

Rostliny nereagují jen na kořeny jiných rostlin. Omezit jejich růst může nedostatečná hloubka půdy (Casper & Jackson 1997), velikost květináče (Gersani et al. 2001). Na omezení růstu se také podílejí nerostné překážky, jako jsou kameny nebo jílovitá půda (Semchenko et al. 2008) nebo materiály v půdě jako nylonové pletivo nebo vlákno (Falik et al. 2005).

Například při pěstování rostlin v různých velikých květináčích 13 l a 8,125 l klesla biomasa kořenů u druhu sója luštinatá (*Glycine max*) v menším květináči na cca. 46% biomasy z většího květináče (Gersani et al. 2001).

V jiném příkladě klesla biomasa rostlin druhu hrách setý (*Pisum sativum*) pěstovaných v jílovitější půdě a to v případě limitujících živin (Semchenko et al. 2008).

V posledním příkladě (viz Obrázek 5) byla celková délka kořenů směrem k nylonovému vláknu průkazně menší než směrem od vlákna (Falik et al. 2005).



Obrázek 5: Reakce rostliny hrách setý (*Pisum sativum*) na nylonové vlákno v půdě (Falik et al. 2005).

## IV Rozpoznání okolí

Na každou rostlinu se dá dívat jako na kolonii funkčních úseků - modulů. Každý takový modul se skládá z nadzemní části a jemu přiřazenému kořenu a opačně, každý kořen má svůj úsek nadzemní části, kterou vyživuje a se kterou je propojen cévními svazky. Šlo by o, do jisté míry, fyziologicky nezávislé moduly. Takové moduly jedné rostliny by spolu musely nutně kompetovat o zdroje (viz kapitola III) a kdyby jeden úsek byl ve výhodnějších podmínkách, výrazně by začal přerůstat ostatní úseky, což by mohlo vést k snížení výnosu rostliny jako celku. Z toho plyne, že může existovat evoluční tlak na integraci modulů, bránící v jistém rozsahu vzájemné kompetici. Moduly rostlin jsou alespoň občas navzájem propojené, protože se podporují výživou (Sasch et al. 1993, Falster & Westoby 2003).

Měnit uspořádání cévních svazků, kterými živiny proudí, mohou pouze dvouděložné rostliny, jejichž kambium si zachovává dělivou a diferenciací schopnost. Jednoděložné rostliny tuto schopnost nemají. Problém jak nahlížet na rostliny se ještě zkomplikuje, když uvážíme schopnost jednoděložných rostlin vytvářet ramety. Vzájemná kompetice ramet stejně jako úseků neklonálních rostlin by rostlinu neúměrně zatěžovala (Sasch et al. 1993, Gruntman & Novoplansky et al. 2004).

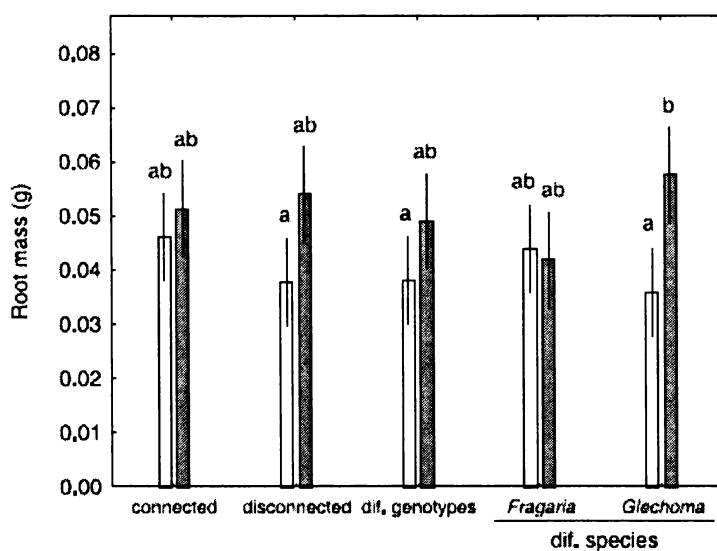
Rozpoznání vlastního okolí je tedy pro rostlinu klíčová, aby nekonkurovala sama sobě svými kořeny (Sasch et al. 1993), jedincům svého vlastního genomu (klonům, rametám) nebo jedincům svého vlastního druhu (Gruntman & Novoplansky 2004, Semchenko et al. 2007, Falik et al. 2003).

### IV. A Sebe-rozpoznání klonálních rostlin

U klonálních rostlin, se dá předpokládat, že rozpoznávají polohu kořenů svých sousedních ramet, různé druhy v různých prostředích jinak intenzivně. Ty rostliny, které své sousedy umí rozpoznat, by mohly budovat kořeny tak, aby snižovaly kompetici s kořeny sousední ramety (Herben & Novoplansky 2008). Pokusy prováděné na klonálních rostlinách srovnávaly biomasy kořenů rostlin pěstovaných v párech s různým stupněm příbuznosti:

- **Intact, Connected** – dvě ramety jedné rostliny spojené výběžkem

- **Twin, Disconnected** – dvě ramety, které byly dříve spojené výběžkem, ale ten byl přestřihnout v den počátku pokusu
- **Semi-Alienated, Twins** – dvě ramety, které spolu byly spojené výběžkem, ale ten jim byl přestřihnout delší dobu před počátkem pokusu (například 7 dní před pokusem in Gruntman & Novoplansky 2004)
- **Alienated** – dvě ramety, které spolu byly spojené výběžkem, ale ten jim byl přestřihnout ještě delší dobu před počátkem pokusu (například 60 dní před pokusem in Gruntman & Novoplansky 2004)
- **Aliens, Different genotypes** - dvě ramety jednoho druhu, které spolu nebyl nikdy spojené
- **Different species** – ramety rozdílných druhů



Obrázek 6: Boimasa kořenů rostliny *Fragaria vesca*, pěstované v páru v různých typech pokusů. Bíle je znázorněna biomasa kořenů rostoucích k párové rostlině, šedě je znázorněna biomasa rostoucí směrem od párové rostliny (Semchenko et al. 2007).

U takto uspořádaného pokusu rostliny *Buchloe dactyloides* po sklizení vykazaly rostliny pěstované v páru tím vyšší počet kořenů, čím si byly méně příbuzné (Intact & Twins vs. Alienated & Aliens). Stejně tak vykazaly vyšší počet postranních kořenů (Intact vs. Aliens), vyšší celkovou délku kořenů, biomasu kořenů i poměr kořenové části (Intact & Twins vs. Alienated & Aliens) tím více, čím si byly méně příbuzné (Gruntman & Novoplansky 2004, Falik et al. 2003).

V pokusu s rostlinou *Pisum sativum*, kde se rozlišovalo mezi kořeny rostoucími směrem k druhé rostlině v páru a směrem od ní, vycházelo pro Intact statisticky prokazatelně méně kořenů směrem k párové rostlině (biomasa i počet kořenů). Pro Alien naopak rozdíl v biomase ani počtu kořenů rostoucích směrem k a od párové rostliny téměř nebyl (Falik et al. 2003).

Při pokusech s rostlinou *Glechoma hederacea*, vyšly výsledky obdobně jako v předchozím pokusu s rostlinou *Pisum sativum*. Rostlina vytvářela tím více biomasy, čím méně si byla příbuzná s párovou rostlinou stejného druhu, rozdíl ale nevyšel statisticky průkazně. Navíc se součet biomas směrem od a k párové rostlině mezi pokusy nelišil (Semchenko et al. 2007).

Obrázek 6 ukazuje, že rostlina se *Fragaria vesca* chovala proti očekávání a přibližně stejnou biomasu na obě strany vytvářela ve všech případech pěstování v páru s rametou stejného druhu (Semchenko et al. 2007).

## V Závěr

Nepřímo na sebe rostliny působí, jak bylo ukázáno, v nadzemním i podzemním prostředí. Z pokusů, které jsem zpracoval, vyplývá, že rostlina nemusí být nutně schovaná pod listem jiné, vyšší rostliny, aby se začaly ovlivňovat navzájem, a v důsledku pak měnily strukturu svých kořenů. Na reakci stačí, když se změní R a FR část spektra, které se od rostlin odráží. Odražené a difúzní světlo tak vytváří záření, ve kterém rostlina vyrůstá, i když by byla celá zakrytá vyšší rostlinou. Reakce v reálném prostředí bude jiná tím, že zdroj záření nezůstává na jednom místě a během dne se světelné podmínky rostlin mění. Zároveň se jistě uplatní vliv toho, že rostliny typicky neklíčí ve stejný okamžik a mění se jim světelné prostředí během života. Rostlina si tak kromě okamžité reakce nese i svůj předchozí stav.

V reakcích na podzemní prostředí, kterým jsem se věnoval o něco podrobněji, se ve velké míře uplatňovaly koncentrace živin v půdě a jejich lokální naleziště. Rostliny se snaží na taková naleziště dosáhnout co nejdříve, snad proto, aby se snížila koncentrace živin a naleziště nelákalo konkurenty. Jak bylo ukázáno, kompetičně slabší rostliny se do oblasti vyšší koncentrace ani nepustí, tuší-li v ní konkurenta. Takovéto chování by bylo opodstatnitelné, pokud rostlina nedokáže živiny získávat z půdy dostatečně efektivně, a ignorováním takového naleziště by se snažila šetřit energii.

Překvapující byla reakce rostlin na nylonové vlákno v půdě, kdy kořeny, které rostly směrem k vláknu, téměř zastavily svůj růst. Rostlina se snažila vláknu vyhnout, jako by v něm očekávala konkurenta nebo masivní překážku. Z toho by se dalo tušit, že rostlina aktivně mapuje podzemní prostředí, aniž by se konkurenti museli snažit o sobě dávat vědět. Kdyby takovou schopnost měl každý postranní kořen, rostlina by si vytvářela celkem dobrou představu o prostředí kolem, protože postranních kořenů má přinejmenším tolik, kolik je ommatidií ve složeném oku hmyzu.

Rostlina své prostředí reflektuje a zpracovává jej rozvojem svého kořenového systému, jehož výsledná architektura je tak určována jak vrozeným tělním plánem, tak i stavem prostředí. Rostliny své prostředí mění. Reakce kořenového systému na změny prostředí zároveň odráží

činnost (nebo jenom přítomnost) jiných rostlin. Vzhledem k tomu, že rostlinnou odpovědí na nelimitující prostředí je růst, je rostlinná reakce nevratná a výsledná architektura kořenového systému je ovlivněna také dynamikou (možná i předpokládanou dynamikou) prostředí.



## VI Literatura

- P. J. Aphalo, C. L. Ballaré (1995): On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology*, 9: 5-14
- F. Berendse, F. Moller (2009): Effects of competition on root-shoot allocation in *Plantago lanceolata* L.: adaptive plasticity or ontogenetic drift? *Plant Ecology*, 210: 567-573
- R. M. Callaway, L. R. Walker (1997): Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965
- B. B. Casper, R. B. Jackson (1997): Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 545-570
- B. B. Casper, J. F. Cahill Jr., L. A. Hyatt (1998): Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. *New Phytologist*, 140:231-238
- O. Falik, P. Reides, M. Gersani, A. Novoplansky (2003): Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91: 525-531
- O. Falik, P. Reides, M. Gersani, A. Novoplansky (2005): Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment*, 28: 562-569
- D. S. Falster, M. Westoby (2003): Plant height and evolutionary games. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18: 337-343
- M. Gersani, J. S. Brown, E. E. O'Brien, G. M. Maina, Z. Abramsky (2001): Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89: 660-669
- M. Gersani, T. Sachs (1992): Development correlations between roots in heterogenous environments. *Plant, Cell and Environment*, 15: 463-469

- M. Gruntman, A. Novoplansky (2004): Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 3863-3867
- J. J. James, J. M. Mangold, R. L. Sheley, T. Svejcar (2009): Root plasticity of native and invasive Great Basin species in response to soil nitrogen heterogeneity. *Plant ecology*, 202:211–220
- T. Herben, A. Novoplansky (2007): Implications of self/non-self discrimination for spatial patterning of clonal plants. *Evolutionary ecology*, 22: 337-350
- D. R. Hoagland, D. I. Arnon (1950): The water culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experiment Station, Circular*, 374
- A. Hodge (2004): The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162: 9-24
- A. Hodge, D. Robinson, B. S. Griffiths, A. H. Fitter (1999): Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant, Cell and Environment*, 22:811-820
- P. Keddy, K. Nilesen, E. Weiher, R. Lawson (2002): Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. *Journal of Vegetation Science*, 13: 5-16
- P.E. Leva, M.R. Aguilar, M. Oesterheld (2009): Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environments*, 73: 428-434
- J. G. Liu, K. J. Mahoney, P. H. Sikkema, C. J. Swanton (2009): The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*, 49: 217-224
- M. Lötscher, J. Nösberger (1997): Branch and root formation in *Trifolium repens* is influenced by the light environment of unfolded leaves. *OECOLOGIA*, 111: 499-504

- J. Lynch (1995): Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiology*, 109: 7-13
- L. Pavlová (2005): *Fyziologie rostlin*. Nakladatelství Karolinum, 253 s.
- S. Pecháčková (1999): Root response to above-ground light quality. *Plant Ecology*, 141: 67-77
- H. Poorter, O. Nagel (2000): The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian journal of plant physiology*, 27: 1191-1191
- T. Saschs, A. Novoplansky, D. Cohen (1993): Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment*, 16: 765-770
- M. Semchenko, E. A. John, M. J. Hutchings (2007): Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 176: 644-654
- M. Semchenko, K. Zobel, A. Heinemeyer, M. J. Hutchings (2008): Foraging for space and avoidance of physical obstructions by plant roots: a comparative study of grasses from contrasting habitats. *New Phytologist*, 4: 1162-1170
- M. Šmilauerová, P. Šmilauer (2006): Co-Occurring Graminoid and Forb Species Do Not Differ in Their Root Morphological Response to Soil Heterogeneity. *Folia Geobotanica*, 41: 121-135
- I. Tůma, P. Holub, K. Fiala (2009): Soil nutrient heterogeneity and competitive ability of three grass species (*Festuca ovina*, *Arrhenatherum elatius* and *Calamagrostis epigejos*) in experimental conditions. *Biologia*, 64: 694—704
- I. C. Wisheu, P. A. Keddy (1992): Competition and Centrifugal Organization of Plant Communities: Theory and Tests. *Journal of Vegetation Science*, vol. 3, no. 2: 147-156