

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky



Rostlinná kompetice v raných fázích ontogeneze

Plant competition in the early ontogeny

Klára Čiháková

Školitel: Mgr. Martin Weiser

Bakalářská práce

Praha 2010

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu své bakalářské práce Mgr. Martinu Weiserovi za rady a připomínky, především pak za pohodovou atmosféru. Dále bych chtěla poděkovat Janu Ponertovi za několik podnětných připomínek. A nemohu vynechat své rodiče, kteří již v tom množství prací ztratili poněkud přehled, nicméně mě i nadále vytrvale podporují.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury pod vedením Mgr. Martina Weisera a souhlasím s jejím zveřejněním.

V Praze dne 12. 8. 2010

Klára Čiháková

Abstrakt

Práce je věnována kritickému rozboru možných mechanismů kompetičního působení, jež ovlivňují pravděpodobnost přežití rostlin v raných fázích ontogeneze. Diskutovány jsou procesy svázané s fenologií klíčení a jeho úspěšností ve vazbě na morfologické, maternální a stanovištní faktory. Konstatuji, že vliv žádné ze skupin faktorů nelze apriori vyloučit, ačkoliv jejich dopad je často nejednoznačný, což může být způsobeno, vedle nedostatečného množství srovnávaných dat, také dosud teoreticky nepodchycenými závislostmi.

Klíčová slova: konkurence, klíčení, alelopatie, poměr R:FR, hmotnost semen, časování klíčení, mateřský vliv, alokace biomasy

Abstract

Competitive impacts on early stages of plant ontogeny are being reviewed in this thesis. Those processes select for evolutionary or phenotypically plastic responses in timing of emergence, seed morphological properties, maternal effects and reaction on environmental cues. However, pattern of the strong selective pressure is sometimes not apparent, due to the lack of data and knowledge on the influence of the other factors in plant's life.

Key words: competition, germination, allelopathy, R:FR ratio, seed mass, timing of germination, maternal effect, biomass allocation

Obsah:

1. Úvod.....	4
1.1. Jak rostlina vnímá své okolí.....	4
2. Vliv vnějších faktorů na dormanci a klíčení.....	6
3. Vliv konkurence na rostliny.....	9
3.1. Vliv kompetice na strukturu populace či společenstva.....	9
3.2. Vliv kompetice na reprodukci jedince.....	11
3.3. Vliv velikosti semen na schopnost obstát v konkurenci.....	13
3.4. Časování klíčení a jeho úloha v konkurenci.....	15
3.4.1. Vliv doby vyklíčení na schopnost konkurence.....	15
3.4.2. Vliv sousedů na časování klíčení a podíl vyklíčených semen.....	16
3.5. Efekt starších sousedů na klíčení a růst semenáčků.....	18
4. Mechanismy působení konkurenčního prostředí.....	19
4.1. Vliv mateřských jedinců na potomstvo.....	20
4.1.1. Definice vlivu mateřských rostlin.....	20
4.1.2. Vliv konkurence na rozmnožování mateřských rostlin a kvalitu potomků.....	21
4.1.2.1. Velikost a počet semen, časování klíčení.....	21
4.1.2.2. Charakteristiky semenáčků (kvalita potomků).....	23
4.2. Chemické působení - alelopatie.....	24
4.2.1. Rozšíření alelopatie v rostlinné říši.....	25
4.2.2. Přímé působení alelopatik.....	26
4.2.2.1. Vliv aplikace alelopatik na klíčení a růst semenáčků.....	26
4.2.1. Působení alelopatik v přirozeném uspořádání.....	28
4.3. Záření - R:FR.....	29
4.3.1. Klíčení.....	31
4.3.2. Vliv zastínění na růst rostlin (shade avoidance response, SAR).....	33
5. Závěr.....	35
6. Seznam použité literatury.....	35

Seznam používaných zkratk

FR	dlouhovlnné červené záření (far-red)
HIR	odezva na vysokou ozáření (high irradiance response)
LFR	odezva na nízkou ozáření (low fluence response)
phyA	fytochrom A
phyB	fytochrom B
R	krátkovlnné červené záření (red)
VLFR	odezva na velmi nízkou ozáření (very low fluence response)

1. Úvod

U rostlin, jako přisedlých organismů, je schopnost reagovat na měnící se podmínky stanoviště nutností. Rostliny proto vykazují velikou plasticitu růstu, která je mocným nástrojem pro jejich adaptaci k místu, kde setrvávají celý život. Jedná se většinou o fotoautotrofní organismy, proto pro svůj růst a vývoj vyžadují přísun světla, živin ve formě minerálních látek a samozřejmě vodu. Rostlina se však na stanovišti nemusí vyrovnávat pouze s vlivy abiotickými (ať již je to dostupnost výše jmenovaných zdrojů, výkyvy teploty, pH, vítr, zasolení či například přítomnost těžkých kovů), ale rovněž na ni působí biotické složky prostředí, a to jak pozitivně, tak negativně. Musí čelit herbivorii, parazitismu a mezidruhové i vnitrodruhové konkurenci. Rostlina totiž na stanovišti není sama, ale ve společenství rostlin jak svého, tak dalších druhů. Zda a jak rostlina dokáže rozpoznat své sousedy a reagovat na ně, je jedna ze základních otázek pro pochopení rostlinných interakcí.

Klíčení je zásadním okamžikem pro další život rostliny, vyklíčení ve špatný čas může mít pro rostlinu katastrofální následky. Proto je třeba, aby semeno dokázalo vnímat abiotické podmínky, které na stanovišti panují. Vedle znalosti těchto podmínek je ale rovněž důležité mít informace o svých susedech a tím pádem o potencionálních konkurentech. Plasticita růstu rostlin se projevuje i plasticitou v klíčení. Jak se semeno a klíčící rostlina orientuje ve svém okolí, jak je mohou sousedé ovlivňovat a naopak zda může již v této rané fázi ovlivňovat semenáček či dokonce semeno je? Na čem závisí úspěch v konkurenčním boji? To jsou otázky, na které se tato práce snaží odpovědět.

1.1. Jak rostlina vnímá své okolí

Rostliny narozdíl od živočichů nemají smyslové orgány ani nervovou soustavu. Neznamená to však, že by o svých susedech nevěděly (Callaway, 2002). Na problematiku rostlinných interakcí mohou být dva náhledy. Prvním je, že rostliny mohou být pasivními organismy, které pouze reagují na změny v přísunu zdrojů ať již se jedná o světlo (zastínění) nebo o nižší koncentrace živin v půdě. Druhým je názor, že rostliny jsou schopny aktivně získávat informace o svých susedech a jejich interakce nejsou regulovány pouze změnami v nabídkách zdrojů, popřípadě jsou na zdrojích nezávislé (tzv. nezdvojové). Rostliny v takovém případě musejí dokázat přijímat a zpracovávat určité signály a samy je vysílat (Aphalo et Ballaré, 1995). Změny v chování rostlin, ocitnou-li se v susedství jiných, nejsou způsobeny jen vlivem kompetice o vodu či živiny, jak zjistili například Mahall et Callaway (1991) při zkoumání dvou druhů pouštních rostlin rostoucích na stejném stanovišti. Zatímco jeden druh inhiboval růst kořenů rostlin druhého

druhu na velké vzdálenosti, k inhibici růstu vlastního druhu docházelo až při bezprostřední blízkosti kořenů.

Již dlouhou dobu je dokázáno, že rostlina je schopná přijímat fyzikální a chemické signály svědčící o přítomnosti sousedních jedinců na stanovišti. Za fyzikální můžeme jmenovat fyzický kontakt kořenů, což je však způsob, který specificky nerozliší mezi kořeny a jinými překážkami (Mahall et Calaway, 1992), a schopnost rozlišit dopadající záření přímo ze Slunce (či odražené) od záření, které již prošlo fotosyntetizujícími listy rostlin - konkurentů (viz kap. 4.3) (Aphalo et al., 1999). Za chemickou cestu potom můžeme jmenovat širokou škálu komunikace, ať se již jedná o úroveň rostlina-rostlina nebo rostlina-půdní mikroorganismy, čímž rostlina rovněž může nepřímo ovlivňovat rostliny jiné (viz kap. 4.2) (Oliveros-Bastidas et al., 2009).

Je však třeba si uvědomit, že sousední jedinci automaticky pro rostlinu neznamenaají nepříznivou okolnost. Negativní efekt se nemusí projevit, dokud rostliny nezačnou sdílet zdroj, kterého vlivem přítomnosti dalších jedinců začne být nedostatečné množství. Například u rostlin v populacích nacházejících se v prvních fázích vývoje byla pozorována stimulace růstu přítomností sousedů. V této fázi příznivé vlivy jako je tvorba příhodného mikroklima, ochrana před nepříznivými vlivy, tvorba humusu a tím vzrůst vodní kapacity, převážily nad vlivy negativními. Ovšem s postupem času a s nárůstem biomasy jednotlivých jedinců negativní vlivy jako konkurence o světlo převážily (Laštůvka, 1994; Schiffers et Tielbörger, 2006). U některých rostlin, například kokuolu polního, bylo zjištěno, že uvolňují chemické sloučeniny, které zlepšují růst a zvyšují úrodu jedinců jiného druhu (Mallik et Williams, 2005). Jiným příkladem pozitivního působení může být práce Fayolle et al. (2009), kde semenáčky *Bromus madritensis* s větší pravděpodobností přežili v sousedství starších rostlin jiného druhu než pokud rostly bez sousedů.

Konkurence neboli kompetice je definována jako typ vztahu mezi jedinci vyvolaný společnou potřebou zdroje, jenž se vyskytuje v omezeném množství, a směřující ke snížení možnosti přežití, růstu a reprodukce soutěžících jedinců (Begon et al., 1990). Jak již bylo výše nastíněno, rostliny se na stanovišti mohou začít negativně ovlivňovat daleko dříve, než k opravdovému omezení zdroje či přístupu k němu dojde. Hranice vedoucí mezi těmito dvěma rovinami, tedy aktuální nízkou hladinou zdroje a signálem o potencionálním budoucím nedostatku zdroje zaviněným přítomností konkurentů, je často nejasná. Rostlinní ekologové většinou tyto dva mechanismy interakcí nerozlišují a jakékoliv pozorované negativní působení rostliny na jinou zahrnují pod termín kompetice (Bookman et Mack, 1982; Gordon et al., 1989; Gersani et al., 2001).¹ V tomto duchu budu i já s danými pojmy v práci nakládat.

¹ Samozřejmě nemůžeme rozdělit působení okolních rostlin pouze na tyto dva mechanismy. Při stresu z nedostatku zdrojů jsou rostliny alelopataicky aktivnější (Aphalo et Ballaré, 1995), cílové rostliny jsou tak současně ovlivněny nedostatkem zdrojů jako i nezdvojovým působením konkurentů.

2. Vliv vnějších faktorů na dormanci a klíčení

Klíčení a dormance jsou dva pojmy, které spolu úzce souvisí. Abychom měli správnou představu, kdy mohou vnější podmínky (jak abiotické, tak biotické včetně přítomnosti sousedů) ovlivnit klíčení semen, je třeba se nejdříve krátce zastavit u dormance samotné. Dormance je období klidu, do kterého vstupuje semeno v poslední fázi embryogeneze. Vstup do dormance je řízen z mateřské rostliny a je spojen s útlumem metabolické aktivity, dehydratací a zvýšením hladiny inhibičních látek v embryu, především fytohormonu kyseliny abscisové (Pavlová, 2005). Pojem dormance pochází od latinského slova *dormire* (spáti) a podle příčiny tohoto klidového stavu byl rozdělen na tři základní stavy: ekodormance, jež je regulována podmínkami prostředí, paradormance, která je regulována fyziologickými faktory z mateřského pletiva a endodormance, čili dormance vlastního embrya. Tyto stavy mohou působit zvlášť i současně (Lang et al., 1985). Další možností zabránění klíčení je takzvaná fyzická dormance (Khurana et Shingh, 2001), kdy nastává fyzická blokáce osemením. Osemení je v tomto případě nepropustné pro vodu a plyny, tudíž semena zůstávají v dehydrovaném stavu (Bell et al., 1993).

Často se zaměňuje dormance embrya a dormance semene. Dormantní embryo setrvává v klidu i když se nachází v optimálních podmínkách pro klíčení. Rovněž když embryo již překoná dormanci, ale semeno je dormantní vlivem chemického působení mateřských pletiv (paradormance), na vnější příznivé podmínky nereaguje (Vleeshouwers et al., 1995). Z článků zabývajících se klíčením nebývá často zjevné, co autoři pod pojmem „dormance“ míní. Někdy tak bývá označována pouze endodormance, někdy endodormance i paradormance, vzácně všechny tři. V dalším textu budu proto používat nejčastější význam, kdy ekodormance není za dormanci považována. Ukončení dormance tudíž není ztotožněno se začátkem klíčení, ale jedná se o dva mechanismy, které mohou být regulovány jinými faktory (Finch-Savage et Leubner-Matzger, 2006).

Pro překonání endodormance je často vedle změny endogenního stavu zapotřebí i působení vnějších faktorů. Endodormance je u druhů mírného pásma obvykle překonána stratifikací, čili působením nízkých teplot mezi 1°C - 15°C po několik týdnů až měsíců, semena však musí být v této fázi už hydratována. Při nedostatku vody během působení nízkých teplot nemá toto ošetření žádný účinek (Kozłowski et Pallardi, 2002). Stratifikace zajišťuje, že rostliny vyklíčí na jaře po zimě a nikoliv na podzim, což by pro ně mohlo být letální. Stratifikace je tudíž adaptací na sezónní změny teploty (Vleeshouwers et al., 1995). V prostředích, kde se často vyskytují požáry, je klíčení indukováno působením ohně (Bell et al., 1993; Flematti et al., 2004). Zde však je náročné odlišit, zda se jedná o překonání endodormance stejně jako u působení nízkých teplot, nebo zda má oheň úlohu pouze ve zrušení blokády klíčení kvůli nepropustnému osemení. U pouštních rostlin bylo zjištěno, že dormance je překonána vysokými letními teplotami (Finch-Savage et Leubner-

Matzger, 2006), tento požadavek byl pozorován také u semen terestrické orchideje ze subtropických lesů *Galeola septentrionalis* (Nakamura, 1962; Nakamura, 1964).

Ačkoliv embryo již není dormantní, nemusí semeno klíčit, je-li pod vlivem mateřských pletiv tvořících oplodí (perikarp). Bylo pozorováno, že přítomnost perikarpu klíčení v rámci sezóny oddaluje (Dyer, 2004; Schrader et Graves, 2005, Wei et al., 2010). Vliv oplodí může být nejen chemické podstaty (Dyer, 2004), ale patrně i mechanické, jak ukázalo srovnání semen v oplodí a semen ošetřených jeho extraktem (Wei et al., 2010). Na podmínkách prostředí záleží, jak je rychle semeno zbaveno inhibičních látek či struktur. Rychlost klíčení je ale ovlivněna i prostředím, ve kterém vyrůstala mateřská rostlina. Tyto podmínky totiž působí na vlastnosti perikarpu a tedy i dormanci semene (Sultan, 1996). V případech, kdy je klíčení blokováno osemením, je třeba osemení rozrušit. V přírodě je toho možno dosáhnout například průchodem trávícím traktem živočichů (Khurana et Shingh, 2001) či působením vysoké teploty v prostředí, kde se vyskytují požáry (Bell et al., 1993). Uvažuje se rovněž o narušení osemení prorůstající houbou (Baláž, 2001; Gryndler et al., 2004). Laboratorně se osvědčilo vedle mechanického odstranění například povaření ve vodě, působení kyselin či narušení ultrazvukem (Miyoshi et Mii, 1987; Smith et al., 2008).

Z abiotických faktorů ovlivňujících klíčení byl zmíněn vliv teplot, který je často nutný pro výstup z endodormance. Následující faktory byly zhodnoceny spíše jako stimulatory klíčení, které nemají vliv na výstup z dormance (endodormance), ale nedormantní embryo na ně již reagovat může (Vleeshouwers et al., 1995). Prvním takovým parametrem je vlhkost substrátu (Clauss et Venable, 2000; Turkington et al., 2005). Již zde se ukazuje, že přesné dělení prostě není možné, protože, jak již bylo řečeno, i pro stratifikaci je hydratace pletiv nutností. Klíčení je dále pozitivně ovlivněno přísunem nitrátů (Daws et al., 2002; Wei et al., 2010). Světelné podmínky rovněž u některých semen hrají důležitou úlohu, ať již světlo klíčení stimuluje nebo inhibuje (Scopel et al., 1994; Smith et al., 2008; Vandeloos et al., 2008). Inhibice klíčení světlem je mechanismus uplatňující se v suchých oblastech. Semenačky ze semen ležících na povrchu půdy by po vyklíčení více trpěly suchem (Fenner et Thompson, 2005). Ohledně vlivu světelného signálu však nepanuje shoda, zda působí pouze na spuštění klíčení, nebo i na výstup z dormance (Finch-Savage et Leubner-Matzger, 2006). Vliv na klíčení má také teplota. Teplotní požadavek na ukončení dormance a na indukci klíčení se však liší (Vleeshouwers et al., 1995). Pro klíčení bývá důležité denní kolísání teplot (Rice, 1985; Ghera et al., 1992; Norsworthy et Oliveira, 2007). Tyto změny jsou s přibývajícím hloubkou méně patrné a to může sloužit jako mechanismus, kterým semeno pozná, že na klíčení se již ocitlo příliš hluboko v zemi. Se stářím semene je tento požadavek tlumen (Ghera et al., 1992). Vedle zmíněných faktorů, z nichž některé jsou zároveň zdroje, o které rostliny na stanovišti kompetují, byl zjištěn vliv například i kouře (Keeley et Fotheringham,

1998), autoři za účinnou látkou v kouři navrhují oxid dusnatý. V poslední době se však ukázalo, že v kouři se vyskytuje specifická skupina aktivních látek zvaných karrikininy, které jsou řazeny mezi růstové regulátory kvůli schopnosti stimulovat klíčení mnoha druhů rostlin včetně například *Arabidopsis thaliana* již při velmi nízkých koncentracích (Flematti et al., 2004; Sun et al., 2008; Chiwocha et al., 2009).

Rostlinní fyziologové rozdělují dormanci na primární a sekundární. Primární je ona dormance, která je indukována ve vyvíjejícím se semeni na mateřské rostlině. Po opadu semene a překonání primární dormance může semeno vlivem nepřítomnosti podmínek pro spuštění klíčení vstoupit do sekundární dormance. Ta nastává u semen s nepříliš hlubokou primární dormancí a je spojena i s ustavováním tzv. semenných bank (Benech-Arnold et al., 2000). Během sezony u těchto semen nastává indukce a překonávání dormance opakovaně (popř. jsou změny vysvětlovány změnami hloubky dormance), tento cyklus je ukončen, když nastanou vhodné podmínky pro indukci klíčení (Finch-Savage et Leubner-Matzger, 2006). Ovšem na druhou stranu ne všechna semena v semenných bankách musí být ve stavu dormance (Honda, 2008). Každopádně z mnohých studií víme s jistotou, že podíl vyklíčených semen může být v sezoně různými faktory prostředí ovlivněn, ať již zvýšen nebo snížen (Linhart, 1976; Dyer et al., 2000; Dyer, 2004; Smith et al., 2008; Tielbörger et Prasse, 2009; Wei et al., 2010).

U některých druhů rostlin byla zjištěna tzv. heterokarpie, kdy rostliny produkují dva či více typů semen. Daná reprodukční strategie je adaptací na proměnlivé prostředí (Garmendia et al., 2008). Například *Atriplex tatarica* či *Aegilops triuncialis* produkují nedormantní velká semena a dormantní malá (Mandák, 2003; Dyer, 2004).

O vztahu mezi klíčením a osudem populace se vědci snaží, vedle experimentování, dosáhnout i tvorbou matematických modelů. Z tohoto přístupu mnohdy plynou zajímavé skutečnosti. Pro optimální dlouhodobý růst populace jednoletých rostlin je důležité, aby neklíčila semena všechna, ale jen určitý podíl (Cohen, 1966). Tento podíl se snižuje s větší šancí přežívání semenáčků, se snižující se úrodou semen (pro uchování určité rezervy v zemi) a s délkou jejich životnosti. Za nejdůležitější parametr snižující optimální podíl vyklíčených semen je míra meziročního kolísání počtu potomků vztaheného k počtu mateřských rostlin (Cohen, 1966; Cohen, 1968). Jakmile se tedy zvyšuje prvek nepředvídatelnosti, je dobré mít v zemi zásobu dormantních semen, které přispějí k dalšímu růstu populace. K tomuto závěru došli i Garmendia et al. (2008), kteří se v modelu snažili postihnout vliv frekvence a intenzity disturbancí na růst populace. Optimální podíl vyklíčených rostlin rovněž klesá s klesající schopností šíření semen (Venable et Lawlor, 1980).

Dlouho byla za důvod oddálení klíčení do dalších sezon a tvorby semenných bank považována jen výroba jakési pojistky pro případ neprediktabilních změn prostředí (Cohen, 1966;

Venable et Lawlor, 1980; Clauss et Venable, 2000). Nyní je za další důvod udávána i snaha uniknout aktuálnímu konkurenčnímu tlaku na stanovišti, kdy se vlivem vysoké hustoty či bezprostřední blízkosti sourozenců zvyšuje pravděpodobnost mortality (Venable et Brown, 1993; Dyer, 2004). Z předchozího textu je patrné, že přítomnost ostatních semen či rostlin nemůže dormantní semena nijak ovlivnit. Avšak v momentě, kdy semeno dormanci překoná, mohou být pro rozhodnutí, jestli a kdy klíčit, důležité nejen zmíněné abiotické signály, ale i signály z biotického okolí (Linhart, 1976; Murray, 1998; Dyer et al., 2000). Vlivu konkurence na rostliny se věnuje následující kapitola.

3. Vliv konkurence na rostliny

3.1. Vliv kompetice na strukturu populace či společenstva

Vzhledem k tomu, o jaký zdroj rostliny kompetují, pozorujeme různý dopad limitace zdroji na konečnou strukturu populace či společenstva. Když například listy rostliny A přerostou listy rostliny B, tak rostlina A není rostlinou B v konkurenci o světlo nijak dotčena. Naproti tomu kompetice o zbylé zdroje probíhá jinak. Odlišujeme proto dva mechanismy kompetice o zdroje, a to asymetrickou neboli jednostrannou a symetrickou neboli dvoustrannou kompetici (Watkinson et al., 1983; Weiner, 1985). Asymetrická kompetice znamená, že větší jedinci jsou schopni zabrat více zdrojů, než by bylo proporcionální k jejich velikosti. Tato charakteristika platí hlavně pro světlo (Schwinning et Weiner, 1998). Naopak symetrickou kompetici nalezneme u kořenů. Schopnost rostlin přijímat vodu a minerální látky je v případě symetrické kompetice funkcí pouze velikosti povrchu absorpční zóny kořenů. Malé rostliny s relativně malými kořeny nejsou schopny absorbovat tolik jako rostliny velké, ale jsou schopny získat proporcionálně k velikosti svému kořenovému systému a zároveň tak snížit dostupnost zdrojů rostlině větší (Weiner 1985; Schwinning et Weiner 1998). Zatímco pro nadzemní část vždy platí, že se jedná o kompetici asymetrickou, popsaná symetrická kompetice u kořenů nastává pouze tehdy, pokud kořeny konkurenčních rostlin dokáží absorbovat vodu a látky se stejnou efektivitou. Pokud se v efektivitě liší či pokud do hry vstupuje chemická komunikace, která má na dané jedince odlišný dopad, mluvíme i u kořenů o kompetici asymetrické (Schenk, 2006). Z uvedeného lze vyvodit, že se symetrickou kompeticí se budeme setkávat spíše u jedinců stejného druhu.

Tyto dva mechanismy kompetice mají odlišný dopad na variabilitu velikosti rostlin na stanovišti. Je známo, že rostliny nevystaveny kompetici mají podobnou velikost, se vzrůstající mírou kompetice dochází k (dočasněmu) zvýšení variability velikosti jedinců (Weiner et Thomas, 1986). Tento fenomén je spojen právě s asymetrickou kompeticí. Velikostně dominantní rostliny utlačují zbylé a v populaci se tak ustavuje výšková hierarchie. Malí jedinci mohou být dokonce

vyloučení – ať již tak, že odumřou nebo tak, že nedosáhnou potřebné velikosti pro rozmnožení (genetická smrt). Jev, kdy určití jedinci podléhají mortalitě, se nazývá samozředování a má vliv naopak na redukci variability. Kompetice symetrická naproti tomu k růstu variability nepřispívá (Weiner, 1985).

Podroben zkoumání byl rovněž vedle vlivu hustoty i vliv rozmístění jedinců (pravidelné, náhodné variabilní) na míru konkurence (Ross et Harper, 1972; Miller et al., 1994). Autoři dopad na velikost rostlin nezaznamenali popř. byl tento efekt malý, což lze vysvětlit velkou plasticitou růstu, kterou rostliny disponují, jak již bylo v úvodu zmíněno (Ross et Harper, 1972). Odpověď rostliny na přítomnost susedů závisí nejen na jejich hustotě (popř. rozmístění), ale samozřejmě i na jejich identitě. Například *Quercus douglasii* rostoucí ve třech rozdílných komunitách vykazoval vedle odlišných morfologických charakteristik i jinou efektivitu využití vody. Pokud byl dub vysazen mezi jednoleté rostliny (silnější kompetitory o vodu), jeho schopnost hospodařit s vodou se zvýšila (Rice et al., 1993). Dvě různé strategie v závislosti na druhu můžeme pozorovat při utváření kořenového systému. Rostliny většinou volí možnost vyhnout se kompetici o vodu a minerály a rozvíjejí kořenový systém na opačnou stranu, než byl sused detekován (Mahall et Callaway 1992; Schenk et al., 1999; Falik et al., 2003). Toto chování může být zapříčiněno jak nedostkem zdrojů v blízkosti suseda, tak chemickou signalizací (Callaway et al., 2003). Naproti tomu rostliny *Glycine max*, pokud sdílely společný substrát, výrazně zvětšily svůj kořenový systém a místo vyhnout se kompetici zvolily naopak opačnou strategii (Gersani et al., 2001).

Kompetice kořenů je pro strukturu společenstva významnější na suchých stanovištích než na stanovištích vlhkých, ale chudých na živiny. Nedostatek vody vede k úhynu druhů, jenž jsou horší kompetitoři, kdežto nedostatek živin vede spíše jen k potlačení růstu než k úhynu jedinců (Coomes & Grubb 2000). Míra kompetiční zdatnosti druhů se liší v závislosti na podmínkách prostředí. Novoplansky et Goldberg, (2001) zjistili, že ačkoliv všechny sledované druhy trav reagovaly na dostatek vláhy zvýšeným růstem, nebyla jejich reakce kvantitativně stejná. Nejlépe rostoucí druh byl poté i nejzdatnějším kompetitorem v podmínkách pravidelného přísunu vody, naopak při nepravidelném zavlažování se jako nejsilnější kompetitor ukázal druh s nejnižší růstovou rychlostí. Právě ovlivnění vodního režimu v půdě může hrát významnou roli v utváření rostlinných společenstev. Na jihu pouště v severozápadní Číně byla provedena zajímavá studie (Li et al., 2010). Letničky rostoucí v jarním vlhkém období vytvářely nejvyšší produkci biomasy v kruzích na okraji řídky rozptýlených keřů *Haloxylon ammodendron*, biomasa klesala jak směrem k bázi keře tak směrem do okolního volného prostoru. Tento jev lze vysvětlit právě rozložením vláhy v půdě a kompeticí o světlo. Zatímco spodní vrstvy půdy zůstávají vlhké i v letním suchém období, povrchové vrstvy v létě zcela vysychají a naopak v jarním období dešťů jsou vlhčí. Vyšší vlhkost pak nalzáme v místech s keři než v místech bez nich. Letničky tak podle autorů využívají

vyšší vlhkosti (a možná také dalších výhod) pod keři, avšak zároveň jsou stíněny. Na okraji keřů se tyto efekty vyrovnají a letničky tu proto dosahují nejvyšší produktivity. V otevřených prostorech mezi keři musí letničky investovat mnohem více do podzemní biomasy a poměr root/shoot je dvojnásobný oproti oblastem s keři (Li et al., 2010).

Velký vliv na druhové složení společenstev a kompetiční zdatnost jedinců mají také parazitické rostliny (Press et Phoenix, 2005; Bardgett et al., 2006). Parazitické rostliny mohou potlačovat konkurenčně zdatnější druhy a tak zvyšovat biodiverzitu lučních porostů (Davies et al., 1997; Bardgett et al., 2006; Niemelä et al., 2008). Mohou však také potlačovat konkurenčně slabší druh a diverzitu porostu tak snižovat (Gibson et Watkinson, 1992). Potlačení hostitelského druhu neznamena pouze snížení jeho biomasy na úkor parazita, ale často vede také ke snížení celkové produktivity ekosystému (Ameloot et al., 2005; Bardgett et al., 2006; Joshi et al., 2000), což bylo potvrzeno i matematickým modelem (Hautier et al., 2010). Zvýšení druhové diverzity nemusí být proto pouze přímým důsledkem potlačení hostitelského druhu, ale spíše odezvou na sníženou produktivitu společenstva. Na druhou stranu však bylo zaznamenáno také zvýšení biomasy společenstva v případě jeho malé druhové diverzity (Joshi et al., 2000).

Konkurenční hierarchie na stanovišti je ovlivněna také mykorhizou. Tento aspekt nelze podceňovat, protože v přirozených podmínkách s houbami asociuje asi 90 % druhů vyšších rostlin (Selosse et Le Tacon, 1998). Mykorhiza zlepšuje dostupnost živin z půdy (Schenk, 2006). Jediná houba navíc dokáže vytvářet mykorhizy s více různými rostlinami, čímž vzniká složitá síť spojující část rostlin na stanovišti ("wood-wide-webs") (van der Heijden et Horton, 2009). Hyfy takto mohou uskutečňovat přesun živin v jejich rámci, jak ukázaly studie s izotopově značenými prvky (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005). Mezi houbou a rostlinou mohou být přenášeny i látky signální povahy (Requena et al., 2007; Bucher et al., 2009), nelze vyloučit, že se takto prostřednictvím houby mohou ovlivňovat rostliny navzájem. Skutečně bylo pozorováno, že mykorhiza kompetiční vztahy na stanovišti ovlivňuje (Facelli et Facelli, 2002; Callaway et al., 2001; Callaway et al., 2003).

3.2. Vliv kompetice na reprodukci jedince

Velikost rostlin ovlivňuje jejich rozmnožovací schopnost. Vzhledem k tomu, že konkurence na stanovišti má dopad na velikost jedinců, má dopad i na biomasu semen. Vnitrodruhové konkurenční prostředí má za následek jiné rozložení velikostí jedinců - při malé hustotě se hmotnost rostlin pohybuje kolem průměrné hodnoty souboru, kdežto se vzrůstající hustotou v souboru narůstá počet malých rostlin a vyskytuje se zde méně rostlin velkých, což je patrné především v případech, kde je limitujícím faktorem světlo (Harper, 1977). Průměrná hmotnost rostlin bývá při vyšších hustotách výsevu snížena, nedojde-li k samovyředování (Harper,

1977). Bylo zjištěno, že vegetativní biomasa pozitivně koreluje s biomasou reprodukční (čili biomasou semen / plodů) (Clauss et Aarssen, 1994; Weiner, 2004). Daný vztah byl vyhodnocen, od určité minimální velikosti nutné k rozmnožování, jako lineární (Weiner, 1988).

U rostlin, jako modulárních organismů, bychom mohli očekávat, že vklad do reprodukčních struktur může být striktně dán počtem modulů. Ve skutečnosti je sice reprodukční biomasa z velké části dána velikostí rostliny, v závislosti na charakteristikách prostředí se ale setkáváme s určitou plasticitou alokace zdrojů. Faktory jako vodní stres, nedostatek živin, ale i kompetice vedly kromě snížení biomasy rostlin i k lehkému snížení vkladu (podílu zdrojů) do reprodukční biomasy (Weiner et al., 2009). Ve srovnání se stejně velkými jedinci rostoucími v kontrolních nestresových podmínkách tedy stresované rostliny vložily méně do reprodukční biomasy a více do struktur umožňujících vyrovnat se s aktuálními neoptimálními podmínkami (Weiner, 2004; Gersani et al., 2001; Maina et al., 2002; Weiner et al., 2009). Jedinci rostoucí v substrátu s nízkým obsahem minerálních živin alokují více zdrojů do růstu kořenů (Gedroc et al., 1996; Paz, 2003), při zastínění konkurenčními rostlinami jsou zdroje naopak investovány do rozvoje nadzemní části (Aphalo et al., 1999). Ačkoliv celková biomasa kompetujících a nekompetujících rostlin *Glycine max* zůstávala stejná, kompetitoři alokovali více biomasy do kořenů, kdežto rostliny nekompetující alokovaly větší podíl do reprodukční biomasy a prýtu. Tento rozdíl byl sledován i v případě, že kompetující rostliny měly k dispozici stejné množství zdrojů a prostoru jako rostliny rostoucí odděleně (Gersani et al., 2001). Vyšší alokace zdrojů do kořenů než do plodů v přítomnosti kořenové kompetice byla pozorována i u fazolu (Maina et al., 2002). Naopak patrně nižší alokace do vegetativní biomasy než do reprodukční lze pozorovat při určitých stresových podmínkách jako disturbance, nedostatek živin a zastínění, ze kterého nelze růstem uniknout. Rostlina kvůli vysoké pravděpodobnosti mortality či kvůli neschopnosti dosáhnout větší velikosti kvete předčasně, tedy při menší velikosti, než je za optimálních podmínek velikost minimální. Ovšem bez srovnání vyprodukované reprodukční biomasy s vegetativní nelze říci s jistotou, že v těchto případech skutečně ke změně alokace došlo (Franklin et Whitelam, 2005; Bonsen et Aarsen, 2009). Porovnávání jednotlivých růstových charakteristik rostliny *Kochia scoparia* ukázalo, že proporcionální vztah některých parametrů je kompeticí ovlivněn, kdežto jiných je fixní (Weiner et Fishman, 1994). Příkladem prvního byl vztah výšky rostliny a její biomasy. Kompetující rostliny měly při stejné výšce menší biomasu než rostliny kontrolní. Příkladem vztahu parametrů neovlivněného kompeticí byl průměr stonku a biomasa. Ačkoliv u kompetujících rostlin došlo k negativnímu ovlivnění obou těchto parametrů, jejich poměr zůstal nezměněn.

Konkurence tedy má na rozmnožování negativní dopad. Nejen, že ovlivňuje velikost rostlin, a tím i jejich schopnost rozmnožování, ale rovněž rostliny vyčerpává, ať již prostým

nedostatkem zdrojů či nutností alokovat je místo do reprodukce do obrany vůči nepříznivým podmínkám prostředí.

3.3. Vliv velikosti semen na schopnost obstát v konkurenci

Zaměříme-li se na první fáze ontogeneze rostliny tedy klíčení a růst semenáčků, tak zjistíme, že důležitým parametrem, zmiňovaným v souvislosti s životaschopností a konkurenceschopností semenáčků, je velikost semen (Leishman et Westoby, 1994; Leishman et Murray, 2001; Westoby et al., 2002; Moleele et al., 2005). Obecně se rostliny mohou přiklonit k jedné ze dvou strategií rozložení biomasy semen: produkce více menších semen nebo produkce méně semen větších (Smith et Fretwell, 1974). Zvolená strategie závisí na druhu rostliny. Více malých semen můžeme nalézt např. u raných sukcesních druhů, kdežto u pozdějších naopak menší počet, zato větších (Schippers et al., 2001). Malá semena jsou také běžná pro druhy mykoheterotrofní a parazitické (Leake, 1994). Počet semen vyprodukovaných rostlinou patrně negativně koreluje s jejich klíčivostí (Sultan, 1996; Tielbörger et Valeriani, 2005). V souladu s tím je zjištění, že klimaxové druhy klíčí větším podílem než sukcesní, nejmenší podíl vyklíčených potom vykazovaly druhy pionýrské (Smith et al., 2008; Tielbörger et Prasse, 2009). Ovšem z prací není zcela zřejmé, zda je příčinou nižší klíčivosti předpokládaná větší hloubka dormance či nižší viabilita semen. Velikost semen závisí především na druhu rostliny, ale rovněž i v rámci jednoho druhu je průměrná velikost semen variabilní. Různě velká semena nalézáme i v rámci jednoho mateřského jedince. Ať již je variabilita ve velikosti semen dána větším embryem nebo větším endospermem (popř. obojím), ve všech případech větší semeno znamená více zásobních látek, které mohou být využity při klíčení (Noland et al., 2006).

Aby nám vyvstala spojitost kvality dalšího života rostliny právě s velikostí semen, věnujme se pouze vnitrodruhové variabilitě. Rostliny klíčící z větších semen mají ve stádiu semenáčků větší biomasu (Hendrix et al., 1991; Castro, 1999; Gomez, 2004; Paz et Martinez-Ramos, 2003; Noland et al., 2006; de Oliviera et al., 2009). Mnohé experimenty ukázaly, že rostliny klíčící z větších semen mají rovněž obecně větší vyhlídky na další úspěšný vývoj, zvláště v prostředích s omezenými zdroji (Moles et Westoby, 2002; Khan, 2004; Bladé et Vallejo, 2008; Ramirez-Valiente et al., 2009). Naproti tomu velikost má i určité nevýhody. Jednou z nich je zvýšená predace větších semen (Gomez, 2004). Menší semena bývají od mateřské rostliny rozptýlena dále než větší, což může zvýšit pravděpodobnost nalezení vhodného mikrostanoviště (Jackson, 1981; Howe et Richter, 1982). Ačkoliv velikost semen je spojena s velikostí semenáčků, rostliny stejného druhu klíčící z menších semen vykazují zase vyšší relativní rychlost růstu. To může způsobit, že tyto semenáčky v určitých podmínkách semenáčky z větších semen „předběhnou“ a

výhody prvních v přístupu ke zdrojům získávají na svou stranu (Reich et al., 1998; Poorter et Rose, 2005).

Z předchozích informací je patrné, že větší semena nejsou automaticky propustkou k lepší budoucnosti potomků. Proměnným parametrem, který rozhoduje o větší úspěšnosti větších či menších semen jsou právě podmínky, ve kterých rostliny klíčí (Paz et Martinez-Ramos, 2003; Bladé et Vallejo, 2008; Ramirez-Valiente et al., 2009). Za optimálních podmínek (dostatek zdrojů, neprobíhá kompetice) se počáteční výhoda více zásobených semen nejeví tak markantně a rostliny z menších semen je díky vyšší relativní rychlosti růstu mohou i přerůst. Tato situace nastává převážně v laboratorním uspořádání a skleníkových experimentech, kde je zajištěn dostatek všech zdrojů. V přírodě se s ní můžeme setkat spíše na otevřeném stanovišti (Paz et Martinez-Ramos, 2003) nebo na specifických stanovištích jako u středozemní vegetace, kde po požáru klíčící semena většinou nekompetují ani o světlo ani o živiny, pokud není období sucha (Arianoutsou, 1998). Naproti tomu pod rozličnými stresovými podmínkami (polní experimenty) se počáteční výhoda větších semen neztrácí tak rychle a ze svého náskoku jsou schopna čerpat déle. Čili postupně se tento náskok zmenšuje v každém pozorovaném systému, ale na podmínkách záleží, s jakou rychlostí. Například Reich et al. (1994) zaznamenali pozitivní korelaci s klesající tendencí po prvních pět let mezi hmotností semen a rozměry vyklíčených rostlin *Pinus sylvestris*. Bladé et Vallejo (2008) pozorovali rozdíl mezi rostlinami *Pinus halepensis* klíčícími ve skleníku a na poli. Ve skleníku, kde měly rostliny dost živin, se počáteční výhoda ztratila během první sezony. Naproti tomu rostliny rostoucí na poli si udržely svůj náskok po celou dobu trvání experimentu (20 měsíců). Castro (1999) pozoroval vliv velikosti semen u *Pinus sylvestris* pouze první sezónu, Hendrix et al. (1991) u byliny *Pastinaca sativa* jeden měsíc.

V mnoha experimentech byla nalezena pozitivní korelace mezi velikostí semen a podílu vyklíčených rostlin nebo rychlostí klíčení, což je v konkurenčním prostředí, jak bude ukázáno, rovněž podstatný faktor (Sutton et al., 2002; Gomez, 2004; Mueller et al., 2005; Noland et al., 2006; Gorian et al., 2007; Du et Huang, 2008). Naproti tomu v jiných pracích tyto korelace nalezeny nebyly (Ross et Harper, 1972; Parker et al., 2006; Bladé et Vallejo, 2008; Wei et al., 2010).

Oproti předchozímu textu byl zaznamenán i negativní vliv velikosti semen na přežití při stresových podmínkách (krátkých obdobích sucha). Semenáčky z větších semen *Pastinaca sativa* měly větší biomasu, větší kořen jim však stejně neumožnil dosáhnout vody z hlubší vrstvy substrátu, takže výhoda velikosti se ztratila. Kvůli větší ploše pro evapotranspiraci navíc s vodou hůře hospodařily než semenáčky menší (Hendrix et al., 1991).

3.4. Časování klíčení a jeho úloha v konkurenci

3.4.1. Vliv doby vyklíčení na schopnost konkurence

Klíčení lze vlivem podmínek prostředí urychlit i oddálit (Dyer et al., 2000; Luzuriaga et al., 2006; Wei et al., 2010). Časování klíčení jako odpověď na přítomnost sousedů lze rozdělit na plasticitu v rámci dané sezóny či v rámci sezón více. Nejprve se zabýváme časováním klíčení v rámci dané sezóny. Výhody brzkého vyklíčení v konkurenčním prostředí jsou zjevné. Rostliny získávají oproti svým pomalejším kolegům náskok v boji o zdroje jako je světlo, minerální živiny, v suchých oblastech především o vodu. Dále mají v sezóně více času pro růst, získávání živin a tvorbu semen, ale i pro získání větší odolnosti nutné v kompetičním boji a pro vyrovnání se disturbancím v prostředí (Kelly et Levin, 1997; Verdú et Traveset, 2005, Castro, 2006). Relativně krátké zpoždění klíčení má dalekosáhlé důsledky na další vývoj daných rostlin, jedná-li se o konkurenční prostředí. Pokud například byly vysety společně rostliny *Bromus rigidus* a *Bromus madritensis*, při sklizni patřilo 75% biomasy druhu *Bromus rigidus*. Pokud však byl na stanoviště tento druh vyset s třítydenním zpožděním, při sklizni mu přináleželo již pouze 13% biomasy (Harper, 1961). Pouze několikadenní náskok v klíčení zvýhodnil rovněž rostliny *Pinus sylvestris* nezávisle na charakteru mikrostanoviště (Castro, 2006). Ross a Harper (1972) zjistili, že rostliny ze semen dříve klíčících mají v době sklizně větší biomasu. To není překvapivé vzhledem k tomu, že s dřívějším klíčením mají jedinci více času na růst. Ale při vynesení závislosti výsledné biomasy na době klíčení a porovnání s teoretickou křivkou závislosti přibývání biomasy na době růstu vyšlo najevo, že čím později rostlina klíčí, tím víc je její růst negativně ovlivňován. Překryv s teoretickou křivkou tedy platí jen pro první vyklíčené rostliny, které konkurenčnímu prostředí „utekly“ (Ross et Harper, 1972).

Může mít brzké vyklíčení kromě zjevných výhod i nějaké nevýhody? Dřívější klíčení může být na obtíž v momentě, kdy se „přílišným spěchem“ rostlina ocitá v podmínkách, které jsou pro růst nepříznivé až letální a sečkáním v klidovém stavu semene by se jim dokázala vyhnout. V určitých typech ekosystémů je riziko, které rostlina při dřívějším klíčení podstupuje, vysoké. Příkladem mohou být povodňové oblasti na jihovýchodě USA. Zde je vysoké riziko mortality dříve klíčících semenáčků sledovaných druhů stromů, protože jarní povodně jsou podstatně častější než pozdní letní. Ovšem na druhou stranu pokud semenáčky povodně přečkají, jejich šance v konkurenčním boji o světlo jsou oproti později klíčícím semenům značně vyšší (Streng et al., 1989). Dalšími obdobnými případy může být klíčení semen v suchých oblastech po ojedinělém dešti uprostřed období sucha, hrozí-li mráz či podobné výkyvy prostředí (Fowler, 1988; Quintana et al., 2004). Brzy klíčící rostliny podstupují riziko zvýšené mortality nejen působením abiotických vlivů, ale rovněž vlivem působení patogenů a herbivorů (Verdú et Traveset, 2005).

3.4.2. Vliv sousedů na časování klíčení a podíl vyklíčených semen

V předchozím textu bylo ukázáno, že časování klíčení má velký dopad na osud rostliny. Při zvyšující se hustotě konkurentů se správné načasování klíčení stává stále podstatnějším krokem. Uvědomujeme-li si tedy důležitost správného časování klíčení v konkurenčním prostředí, mohli bychom pohled obrátit a ptát se, zda a jak je klíčení ovlivněno mírou konkurence. Rostlina může reagovat nejen na počet svých sousedů, ale rovněž na jejich typ. Proto by nebylo překvapivé, kdyby semeno jinak reagovalo na mezidruhové a jinak na vnitrodruhové konkurenční prostředí. Kromě tohoto je důležitým parametrem i typ reagující rostliny samotné. Rostliny mají možnost se „rozhodnout“, zda vyklíčit danou sezonu, nebo posunout klíčení do dalších let a do té doby přejít opět do stavu dormantního semene. Posouvání klíčení mezi sezonami vykazují především jednoleté a krátce žijící rostliny (Begon et al., 1990). Vzhledem k tomu, že vytrvalé rostliny nevykazují takovou plasticitu v klíčení mezi sezonami jako jednoleté, můžeme očekávat, že by naopak mohly mít zvýšenou plasticitu v klíčení v rámci sezóny (Tielbörger et Prasse, 2009). Rostlině se tam, kde je potřeba sdílet zdroje, vyplatí, aby vyklíčila co nejrychleji a měla tak náskok před svými konkurenty. Alternativním způsobem, jak se dostat do výhodného postavení, je neměnit rychlost svého klíčení, ale naopak zpomalit okolní konkurující jedince.

Na odpověď, která strategie skutečně převažuje, či zda tento parametr konkurencí ovlivněn není, je třeba porovnat práce, jež se časováním klíčení v konkurenčním prostředí zabývají (v pracích se porovnává vliv při stejném čase výsevu všech semen). Porovnáním vlivu mezidruhové a vnitrodruhové kompetice na časování klíčení se zabývali Dyer et al. (2000), kteří hodnotili dobu vyklíčení vytrvalé rostliny *Nassella pulchra* v sousedství sedmi jiných druhů vyšetých o různých hustotách. Vnitrodruhová kompetice vliv na rychlost klíčení neměla. V přítomnosti jiných druhů reagovaly rostliny v závislosti na druhu sousedů. U třech druhů bylo uspíšeno klíčení cílové rostliny, u zbylých nemělo vliv. Překvapivé bylo, že na výsledek mezidruhové interakce neměla vliv hustota, ale pouze identita souseda. Naopak spíše urychlené klíčení při vnitrodruhové kompetici než při mezidruhové bylo zaznamenáno v experimentech se čtyřmi vytrvalými pouštními druhy rostlin (Tielbörger et Prasse, 2009). I v tomto uspořádání byla pro výsledek důležitá především identita sousedů než jejich hustota. Zvýšená hustota vliv neměla, nebo dokonce slabě prodlužovala dobu vyklíčení. Urychlené klíčení při vnitrodruhové kompetici bylo patrné pro rostliny *Phytolacca americana*, kde byly testovány tři hustoty výsevu (Orrock et Christopher, 2010). Naproti tomu testování tří hustot vyšetí trvalé rostliny *Prunella vulgaris* nevedlo k žádné změně v časování jejího klíčení (Miller et al., 1994). Spíše prodloužení klíčení zapříčiněné vyšší hustotou vyšetí zaznamenal Murray (1998).

Výsledky jsou, jak je vidět, vcelku variabilní. Je otázkou, zda to můžeme přičíst pouze malému množství prací zabývajících se tématem, nebo prostě není možné najít jednotnou

odpověď. Proměnných je příliš mnoho: rostliny s různou strategií (zdatní kompetitoři/špatní kompetitoři, druhy různých sukcesních stádií), s různým habitem, z různých typů společenství, s různou hloubkou dormance semen; interakce s druhy, kdy každý druh má jinou dobu klíčení, jiný charakter chemické komunikace. Můžeme však říci, že se u trvalých rostlin setkáváme působením přítomnosti sousedů se zrychlením klíčení, zatímco u jednoletých tento efekt pozorován nebyl (Turkington et al., 2005).

Zaměříme-li se na vliv kompetice na podíl vyklíčených vytrvalých rostlin, pozorujeme zde opět variabilitu výsledků. Autoři prací, které budou zmíněny, však až na výjimku (Tielbörger et Prasse, 2009) netestovali, v jaké míře zůstala embrya v nevyklíčených semenech do další sezony živá a semena schopná vyklíčit, a v jaké míře došlo k jejich odumření. V literatuře můžeme najít práce dokládající negativní vliv hustoty výsevu jedinců stejného druhu na podíl vyklíčených rostlin (Murray, 1998; Dyer et al., 2000; Tielbörger et Prasse, 2009). Murray (1998) však tento trend pozoroval pouze u čtyř druhů z dvanácti testovaných, u ostatních k žádným změnám nedocházelo. Rovněž Palmblad (1986) zjistil negativní vliv jen u poloviny testovaných druhů. Žádnou korelaci na hustotě nepozorovali Orrock et Christopher (2010), kteří zkoumali pouze jeden druh rostliny. U jedenácti druhů jak jednoletých tak vytrvalých rostlin byl testován vliv hustoty, ale tak, že při „vyšších hustotách“ byly semena rozdělena do skupinek, kde se navzájem dotýkala, oproti situaci, kdy byla od sebe vzdálena (Linhart, 1976). Jak u vytrvalých, tak u jednoletých byly nalezeny všechny tři možné odpovědi, tedy jak snížení podílu vyklíčených, žádný dopad, tak i zvýšení podílu při vysoké hustotě. Zvýšení klíčivosti bylo zaznamenáno převážně u druhů, které v přirozených podmínkách tvoří hustý porost. Podle autorů je možné, že simultánní klíčení zlepšuje podmínky mikrostanoviště například v kolísání teploty, nebo může mít vliv na prorůstání substrátem čili že více kořínků spolu má větší šanci prorazit špatně prostupným substrátem.

Negativní vliv hustoty na podíl vyklíčených rostlin byl pozorován také pro mnoho jednoletých druhů (Linhart, 1976; Bergelson et Perry, 1989; Inouye, 1980; Dyer et al., 2000; Goldberg et al., 2001; Dyer et al., 2004). V případě Dyer et al. (2000) byl negativní vliv zaznamenán pro pět ze sedmi testovaných druhů. Žádný vliv hustoty oproti tomu nezaznamenali Turkington et al. (2005).

Při sledování mezidruhových interakcí nebyl pozorován v práci Dyer et al. (2000) žádný vliv přítomnosti ať cizích semen nebo semenáčků na podíl vyklíčených, ačkoliv došlo k urychlení klíčení. Naopak snížení podílu vyklíčených v přítomnosti jiného druhu bylo pozorováno autory Tielbörger et Prasse (2009).

3.5. Efekt starších susedů na klíčení a růst semenáčků

Doposud jsme se zabývali pouze systémy, kde byly všichni jedinci vyseti ve stejný čas. Stejná doba vysetí samozřejmě neznamená stejný čas vyklíčení, autoři se však v mnoha případech nuancemi mezi jednotlivými druhy nezabývali. Do jaké míry může nestejná, avšak blízká doba klíčení ovlivnit sledované konkurenční vztahy, je tedy otázkou. V případě výsledků Dyera et al. (2000) nebylo urychlení klíčení *Nassella pulchra* v přítomnosti jiného druhu spjato s tím, zda tento druh vyklíčil před nebo po sledované rostlině. Naproti tomu v práci Tielbörger et Prasse (2009) druh, který nejvíce inhiboval růst ostatních, klíčil ze všech nejdříve. U sledovaných druhů rostlin bylo zaznamenáno urychlení klíčení v přítomnosti o pět dnů dříve vysetých susedů oproti stejnému či pozdějšímu datu výsevu (Bergelson et Perry, 1989). Z práce nevyplývá, jak byly dříve vysazené rostliny velké, ale vliv zastínění můžeme v těchto případech eliminovat, patrně tak i úbytek minerálních živin, který by byla semena schopná detekovat. Zbývá nám chemická komunikace popř. dříve často uvažovaná zvýšená hladina CO₂ v okolí klíčících semen (Qadir et Abbasi, 1971; Inouye, 1980). Tielbörger et Prasse (2009) se snažili objasnit, zda pozorovaný mezidruhový inhibiční vliv vykazují shodně semena a klíčící rostlinky nebo více klíčící rostlinky. Autoři klíčící semena konkurenčního druhu odebírali a to skutečně vedlo ke změně v rychlosti klíčení druhu sledovaného (zatímco podíl vyklíčených ovlivněn nebyl). Bohužel při odebírání nebyl počet doplňován novými semeny, nelze tedy vyloučit, zda pozorovaný efekt nebyl způsoben pouze snížením počtu okolních jedinců.

Přítomnost vzrostlejších rostlin mění podmínky prostředí výrazněji a ovlivňuje tak klíčení ale i růst semenáčků. Pod zápojem listů jsou jiné světelné, tepelné i povětrnostní podmínky než na otevřeném stanovišti. Rostlinný opad je zdrojem rozličných látek, rovněž snižuje pronikání světla k povrchu země. Rozvinutý kořenový systém na jednu stranu odčerpává ze substrátu vodu a živiny, na druhou stranu ho obohacuje o množství látek ovlivňujících jak půdní mikroorganismy, tak ostatní rostliny (Krock et al., 2002; Hartmann et al., 2009; Kegge et Pierik, 2010).

Pokud byla semena vyseta mezi již vzrostlejší rostliny, ukázalo se, že výška susedů negativně koreluje jak s biomasou semenáčků, tak s jejich přežitím a následně plodností dospělých rostlin (Fayolle et al., 2009). Autoři pozorovaný efekt přisuzovali nedostatku světla propouštěného většími rostlinami. Oproti tomu v některých případech pozorovaný pozitivní vliv na podíl vyklíčených semen byl přisouzen teplotním souvislostem mikrostanoviště. Závislost výsledného efektu na charakteru susední rostliny ukazují výsledky Violle et al. (2009). Dvanáct druhů vzrostlejších rostlin snižovalo biomasu testovaného jedince oproti situaci, kdy rostl sám, kdežto přítomnost *Trifolium angustifolium* ji neměnila a přítomnost *Medicago minima* biomasu dokonce zvýšila. Oba druhy patří do čeledi *Fabaceae* a tudíž dokážou obohatit půdu o dusík, semena dospělých testovaných rostlin skutečně více dusíku obsahovala. Zrychlení klíčení v reakci na

zastínění bylo pozorováno u těch druhů rostlin, která pro klíčení upřednostňují absenci vzrostlejších konkurentů a daří se jim proto na pastvinách (Dobarro et al., 2010).

Reakce rostlin na zastínění můžeme rozdělit podle toho, zda je rostlina k nedostatku světla tolerantní či nikoliv. Pokud je netolerantní rostlina zastíněna, snaží se mu vyhnout komplexem procesů, jež nazýváme *shade avoidance response* (SAR, snaha o únik ze zastínění) (Franklin, 2008). O bližších mechanizmech reakce rostlin na světelné podmínky bude pojednáno v kapitole 4.3.

4. Mechanismy působení konkurenčního prostředí

V první části této práce bylo pojednáno o chování rostlin, jsou-li vystaveny přítomnosti jiných jedinců. Ekologové zabývající se kompetičními vztahy si za cíl většinou nekladou pojmenovat přesnou příčinu sledované odezvy. Soustředí se pouze na popsání reakce rostlin na okolní jedince. To se promítá i do experimentálního uspořádání, kde není snaha jednotlivé faktory vedoucí k výsledné odezvě rostlin oddělit.

Kompetice je vztah mezi jedinci vyvolaný společnou potřebou zdroje. Jak již bylo uvedeno, je těžké odlišit, do jaké míry rostliny v přirozených podmínkách trpí nedostatkem nějakého zdroje (způsobeného přítomností jiných jedinců) a do jaké míry jsou sledované reakce zapříčiněny detekcí sousedů a snahou vyvarovat se nedostatku zdroje do budoucna. Signály nezdrojové povahy, které pro klíčení připadají v úvahu, jsou fyzikální a chemické povahy. Z fyzikálních je to v případě zastínění jedince odlišná kvalita světla (kap. 4.3), vedle toho sem můžeme zařadit i vliv teploty. Již bylo uvedeno, že denní fluktuace teploty je důležitým parametrem pro indukci klíčení. V hlubších vrstvách substrátu je fluktuace tlumena a to vede k inhibici klíčení (Ghersa et al., 1992). V hustém porostu je oproti porostu rozvolněnému kolísání teploty rovněž tlumeno (Rice, 1985; Pierson et Wight 1991). Vysoká hustota rostlin tedy daným mechanismem může klíčení semen inhibovat a přispívat tak k utváření semenné banky (Benech-Arnold et al., 2000). Zvláště na stanovištích, kde klíčí semena mimo zápoj, je zásadní signalizace chemická (kap. 4.2). Mezi nezdrojovými faktory, které semeno ovlivňují, má důležitou úlohu i vliv mateřského jedince (kap. 4.1).

Je samozřejmé, že i samotná změna v přístupnosti zdrojů má na klíčení vliv. Jak bylo uvedeno, množství vody, stejně tak jako přinejmenším dusíku, klíčení ovlivňuje. Lze si představit, že dostupnost obou těchto zdrojů může být v přirozených podmínkách výrazně ovlivněna přítomností rostlin (Schenk et al., 1999; Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005). Kromě prací manipulujících s hladinami jednotlivých zdrojů však nenacházíme studie zaměřené na vztah mezi klíčením a snížením dostupnosti zdrojů (s vyloučením možnosti nezdrojové signalizace) způsobeným přítomností kompetujících jedinců.

4.1. Vliv mateřských jedinců na potomstvo

4.1.1. Definice vlivu mateřských rostlin

Je-li mým cílem zabývat se v této práci otázkou, jaký má konkurence vliv na klíčení semen a jakým způsobem jsou informace o sousedech na stanovišti semeni a semenáčku zprostředkovány, nelze jinak, než začít u mateřských rostlin. Bylo by pošetilé představovat si, že osud semene je dán pouze genetickou informací embrya získanou rovným dílem od otcovské a mateřské rostliny a po splynutí gamet již na budoucí vývoj rostliny nic jiného vliv nemá. Naopak, po opadu z mateřské rostliny není semeno „tabula rasa“ řídicí se pouze genotypem a aktuálními podmínkami prostředí. Semeno si s sebou totiž navíc nese informace od mateřské rostliny. Některé tyto informace jsou závislé na mateřském genotypu, některé na prostředí, ve kterém se rostlina nacházela, tedy i na míře kompetice, které byla vystavena (Schmitt et al., 1992). Semena rostlin v mnoha případech po opadu z mateřského jedince zůstávají v jeho blízkosti. V případě, kdy je plocha jednotlivých mikrostanovišť větší než radius dopadu semen, lze očekávat, že semenáčky budou vystaveny stejným podmínkám mikrostanoviště jako rostlina mateřská. Naproti tomu pyl se většinou šíří na delší vzdálenosti, a proto zkušenosti otcovské rostliny s prostředím, kde vyrůstala, nebudou pro budoucí generaci tolik relevantní (Galloway, 2005).

Mateřský vliv je definován jako příspěvek mateřského jedince k výslednému fenotypu svých potomků nepočítaje polovinu chromozómů, jež obdrželi od každého rodiče (Roach et Wulff, 1987). Mateřský vliv byl rozdělen do tří kategorií. Vedle cytoplasmatické genetiky (mitochondrie a chloroplasty dodané do zygoty z mateřského jedince) je to působení endospermu (příspěvek mateřských genů je zde vyšší než otcovský). Endosperm je důležitým zdrojem živin pro embryo, u obilovin rovněž obsahuje enzymy důležité pro klíčení. To oboje charakter klíčení semen může pochopitelně ovlivnit (Harvey et Oaks, 1974). Poslední kategorií je vliv mateřského fenotypu, který je výsledkem genotypu mateřské rostliny a vlivů okolí. Mateřský fenotyp má na vývoj a budoucnost nové rostliny značný dopad, vezmeme-li v úvahu, že všechny struktury obklopující vyvíjející se embryo a endosperm jsou pletivy mateřské rostliny. Jsou to obaly vajíčka, která se následně mění v osemení, a oplodí. Dané struktury jsou důležité pro dormanci semen, jejich šíření i charakter klíčení (Roach et Wulff, 1987; Wei et al., 2010). Například plody rostlin *Polygonum persicaria* vyvíjející se při nízké intenzitě světla měly tenčí perikarp. Tato semena klíčila dříve než kontrolní rostliny, což mohlo být v úzké souvislosti právě s jinou šíří perikarpu (Sultan, 1996).

Ovšem pokud je rostlina vystavena stresovým faktorům ještě před založením semen, nelze bez analýzy DNA odlišit, jakou měrou se na výsledném fenotypu potomků podílí právě fenotyp mateřské rostliny a jakou měrou epigenetické změny. Při testování vlivu různých teplot na rozmnožování rostlin se ukázalo, že dochází k ovlivnění potomků jak u prezygotického, tak u

postzygotického ošetření, výsledný efekt však nebyl vždy stejný (Lacey, 1996). Epigenetické změny znamenají změny realizace genetické informace bez zásahu do genotypu (Goldberg et al., 2007). Vystavení rostlin rozličným stresovým podmínkám, jako je nedostatek živin, osmotický stres či působení patogenů a herbivorů, mělo za důsledek změny v DNA methylaci (patřící mezi epigenetické mechanismy) (Verhoeven et al., 2010). Autoři dále testovali, jak změny v methylaci ovlivní potomky daných rostlin. Použili apomikticky vzniklé potomstvo (zygota vzniká bez oplození) rostlin *Taraxacum officinale* a skutečně mnohé tyto stresem navozené změny byly z mateřských rostlin na potomstvo přeneseny. Stresové podmínky rovněž zvýšily variabilitu v DNA methylaci potomků. V případě opylení jinou rostlinou může být methylační stav přenesen i od druhého z rodičů (Xiao et al., 2006), v tom případě však už nemůžeme mluvit o mateřském vlivu, ale o rodičovském.

4.1.2. Vliv konkurence na rozmnožování mateřských rostlin a kvalitu potomků

Zajímavou otázkou je, jaký má rodičovská rostlina vystavená nepříznivým podmínkám vliv na fitness svých potomků. Zda-li rostlina vyvíjející se ve stresu bude mít spíše méně životaschopné potomstvo (hypotéza „pasivní odpovědi“) nebo naopak odolnější a konkurenceschopnější potomstvo, aby obstálo v daných neoptimálních podmínkách, které budou v prostředí během jeho vývoje panovat (hypotéza „aktivní odpovědi“) (Violle et al., 2009). Vzhledem k malému množství prací zabývajících se přímo vlivem kompetice na mateřské rostliny a vzhledem k tomu, že přítomnost konkurentů mění dostupnost zdrojů, budou v této kapitole pojednány i poznatky získané na mateřských rostlinách limitovaných zdroji.

4.1.2.1. Velikost a počet semen, časování klíčení

Jak již bylo uvedeno v kapitole 3.2, konkurenční prostředí zasahuje do vyprodukované biomasy semen. Mezi biomasou vegetativního těla rostliny a souhrnnou biomasou jejích semen existuje pozitivní korelace (Weiner 1988, Weiner, 2004; Weiner et al., 2009). Kompetiční prostředí má na velikost rostlin velký vliv. Například u rostliny *Senecio vulgaris* byla průměrná hmotnost rostlin snížena jak při nedostatku vody nebo živin, tak pokud rostlina sdílela nádobu s jiným druhem. Kompetiční vliv byl zde silnější než nedostatek testovaných zdrojů (Weiner et al., 2009).

Celková biomasa semen je dána jejich počtem a velikostí. Co se týče počtu semen, v experimentech zabývajících se vlivem kompetice na reprodukční schopnost rostlin bylo zjištěno, že se vzrůstající intenzitou kompetice se počet semen snižuje (Weiner, 1988; Gersani et al., 2001; Violle et al., 2006; Violle et al., 2009). Rostliny *Polygonum persicaria* byly vystaveny limitaci vždy určitého zdroje. Testovanými zdroji bylo světlo, živiny a voda. Ve všech případech byl počet

plodů vyprodukovaných v limitujících podmínkách výrazně nižší. (Sultan et Bazzaz 1993a; Sultan et Bazzaz 1993b; Sultan et Bazzaz 1993c).

Jak bylo ukázáno v kapitole 3.3, velikost semene hraje důležitou roli často nejen v raných fázích vývoje rostliny. Pokud kompetující rostliny vyprodukují méně semen, nabízí se dvě možnosti interpretace. První z nich je, že si rostliny nemohou investování více energie dovolit a velikost semen tudíž bude stejná nebo i nižší než u rostlin kontrolních. Druhá možnost je aktivní odpověď, kdy rostlina ušetří určitý díl energie a vytvoří potomky odolnější, tedy větší semena. Odpověď samozřejmě bude záviset na míře stresu a asi i na druhu rostliny. To, že ke změně velikosti semen v závislosti na podmínkách prostředí mateřské rostliny může dojít, ukazují výsledky Contreras et al. (2008), kteří se zabývali dopadem různé fotoperiody. Práci dotýkajících se vztahu mezi kompeticí mateřských rostlin a velikostí jejich semen však bohužel mnoho není. Na základě dostupných údajů tento parametr není kompeticí, narozdíl od počtu semen, příliš ovlivněn (Harper et al., 1970; Fenner, 1985; Violle et al., 2009). Zmenšení semen (pasivní odpověď) u kompetujících rostlin *Glycine max* zaznamenali Gersani et al. (2001). Violle et al. (2009) změnu v průměrné hmotnosti semen sice nepozorovali, vlivem kompetice však klesla variabilita jejich hmotnosti. Autoři předpokládají, že snížením podílu malých semen mateřská rostlina zvyšuje pravděpodobnost přežití svých potomků v konkurenčním prostředí (aktivní odpověď). Zvýšení hmotnosti semen v závislosti na zastínění vegetací bylo pozorováno u rostlin *Plantago lanceolata*, při bohatém zásobení rostlin dusíkem byl ale efekt opačný (Schmitt et al., 1992). Naopak zmenšení semen v reakci na zastínění u stejného druhu zjistil van Hinsberg (1998). Velikost semen byla sledována i v závislosti na typu zastínění mateřské rostliny (Dechaine et al., 2009). Jednotlivé ekotypy *Arabidopsis thaliana* produkovaly větší semena, pokud rostly ve stínu způsobeném okolní vegetací, než když rostly v neutrálním stínu (tj. stejné množství dopadající energie jako při zastínění vegetací, ale s absencí informace o přítomnosti okolních rostlin viz kap. 4.3).

Dalším parametrem, který je ovlivněn prostředím mateřské rostliny, je rychlost klíčení (Galloway et al., 2009). Změny v rychlosti klíčení byly zaznamenány při vystavení mateřské rostliny abiotickým stresorům jako nedostatek světla či vody, v obou případech bylo klíčení urychleno (Sultan, 1996). Naopak bylo-li mateřské rostlině dodáváno dusíkaté hnojivo, klíčení jejich semen se oddálilo (Luzuriaga et al., 2006). Při testování vlivu přítomnosti 14 druhů sousedů mateřské rostliny na časování klíčení jejich semen, pět sousedů klíčení oddálilo, dva druhy klíčení naopak urychlily (Violle et al., 2009). Otázkou je, zda urychlení klíčení můžeme v daných případech brát jako pozitivní efekt. Jeden z druhů, který klíčení urychloval, rovněž snižoval biomasu mateřských rostlin, počet semen i množství dusíku v semenech. Naproti tomu druhý druh měl vliv přesně opačný.

Z výsledků je patrné, že vliv mateřského konkurenčního prostředí na uvedené parametry nelze zanedbat, avšak obecně platnou závislost lze mezi nimi nalézt jen těžko.

4.1.2.2. Charakteristiky semenáčků (kvalita potomků)

Autoři (Verhoeven et al., 2010) zabývající se změnou methylačního stavu mateřských rostlin při stresových podmínkách zjistili jeho přenos na potomky. Již však nepokračovali výzkumem, zda navozené epigenetické změny ovlivnily fitness semenáčků. Kvalitu potomků po navození epigenetických změn vysokými teplotami oproti tomu testovali Whittle et al. (2009). Potomci (F1) takto ošetřených rostlin rostli v normálních podmínkách, přesto další generace (F2) dokázala lépe čelit vyšším teplotám (vyšší počet květů, semen) než stejná generace rostlin kontrolních. Pro působení nízkých teplot na mateřské rostliny však obdobný vztah nalezen nebyl. Světelné podmínky prostředí, ve kterém vyrůstala mateřská rostlina, se ukázaly jako zásadní parametr pro rozhodování o dalším vývoji semen *Campanulastrum americanum*. Tato rostlina se může chovat jako jednoletka nebo dvouletá. Ačkoliv byly potomci mateřských rostlin ze dvou typů stanoviště (světliny x zápoj) mezi sebou geneticky identičtí, potomci rostlin z otevřeného stanoviště se převážně stali jednoletkami, kdežto potomci rostlin ze zápoje se převážně stali dvouletými (Galloway et Etteson, 2007). Pokud potomci vyrůstali ve stejných světelných podmínkách jako mateřské rostliny, měli znatelně vyšší fitness, než pokud byli vystaveni druhému světelnému režimu.

Sultan (1996) testoval vliv rodiče na charakter potomstva v případě, že jsou mateřské rostliny *Polygonum persicaria* vystaveny limitaci světla, živin nebo vody. Změny v alokaci biomasy semenáčků byly patrné po limitaci světlem a živinami. Ačkoliv měly semenáčky rostlin rostoucích v zastínění stejnou hmotnost jako semenáčky rostlin kontrolních, jejich kořeny byly kratší a více investovaly do růstu nadzemní části. Semenáčky rostlin strádajících na živiny měly oproti potomkům kontrolních rostlin naopak více rozvinutý kořenový systém na úkor nadzemní části. Toto zjištění nahrává hypotéze aktivní odpovědi rodičovských rostlin na suboptimální podmínky. Ačkoliv rostliny vyprodukovaly méně potomstva, udržely jeho kvalitu a vybavili ho tak, aby mohlo čelit daným podmínkám prostředí. Pokud by konkurence měla na rostlinu dopad pouze přes snížení přístupu ke zdroji, mohli bychom popsané výsledky vztáhnout i na případ konkurence. Při testování vlivu jiného stresoru – herbivorie – autoři došli k zajímavému závěru. Mateřská rostlina vystavená herbivorii ovlivnila své potomky tak, že byli zdatnější kompetitoři (Steets et Ashman, 2010).

4.2. Chemické působení - alelopatie

Již v antickém světě si učenci všímali, jak na sebe rostliny vzájemně negativně působí. Tento fenomén totiž kdysi, stejně jako dnes, měl nezanedbatelný význam na pěstování kulturních plodin. Alelopatie, čili chemické působení rostlin na okolní organismy, bylo ve dvacátém století intenzivně studováno a vzniklo rovněž několik definic tohoto pojmu. Za konečnou je brána následující: „Alelopatie je přímé či nepřímé působení rostliny či mikroorganismu na ostatní prostřednictvím produkce chemických sloučenin, které jsou uvolňovány do prostředí. Toto působení může být stimulačního či inhibičního rázu.“ V mnoha případech však o stimulační či inhibičním působení rozhoduje i sama koncentrace látky (Rice, 1984). Termín alelopathie byl použit poprvé Molischem (1937), skládá se ze dvou slov „allelon“ (vzájemně) a „pathos“ (trpět) a vystihuje, že i přes uvedenou platnou definici, je alelopathie převážně vnímána jako negativní působení. Otázkou zůstává, zda je negativní působení častější nebo jen lépe poznané. Dokonce mnozí autoři oddělují chemické působení rostlin na dvě části: alelopatii a tzv. netoxický efekt (Tielbörger et Prasse, 2009; Kegge et Pierik, 2010). Negativním vlivem na sousedy se rostlina brání konkurenci na stanovišti. Často takto působí i na jedince vlastního druhu, pro toto chování se vžil termín autotoxicita (Singh et al., 1999). Autotoxicita se samozřejmě stává problémem, pokud chceme dosahovat stabilní produkce na nepřetržitě obhospodařované půdě. Protože je u konkurujících si rostlin těžké oddělit alelopatii od kompetice o zdroje a jelikož rostliny vykazují vysokou schopnost adaptace na toxické sloučeniny (Harper, 1977), je důležitost alelopatie v přirozených systémech pro mnohé diskutabilní. Ovšem velká úloha je jí připisována v biologii invazních rostlin, odkud také plyne množství získaných poznatků a i chápání alelopatie jako nepřilíš běžné strategie potlačení konkurentů. Evoluční přizpůsobení vysvětluje, že rostliny, jež se s invazivním typem vyvíjely, jsou k němu méně citlivé než ty, jež s ním mají krátkodobý kontakt (Callaway et Aschehoug, 2000).

Ačkoliv, jak bylo řečeno, často výsledný efekt určuje koncentrace, neplatí vždy, že se vzrůstající koncentrací je inhibiční efekt výraznější. Například Wang et al. (2009), pozorovali vliv různých koncentrací kořenového exudátu z pšenice a sóji na klíčení okurky. Pouze nízká koncentrace měla inhibiční efekt, vysoká koncentrace měla efekt stimulační. Rovněž o tom, zda je efekt na danou rostlinu stimulační či inhibiční, může rozhodovat její ontogenetické stádium (Oyerinde et al., 2009).

Chemické sloučeniny, které alelopatii zprostředkovávají, se nazývají alelopatika. Tyto látky se prostředím mohou šířit vzduchem nebo vodou. Vzduchem se šíří látky těkavé, které jsou uvolňovány z nadzemní části rostliny. Látky rozpustné ve vodě se dostávají do prostředí splachem z povrchu nadzemních částí rostliny či jsou vylučovány z kořenů. Alelopatický účinek mohou mít rovněž odumřelé části rostlin (například listový opad), či celé odumřelé rostliny (Pavlová, 2005;

Peng et al., 2004). Látky definované jako alelopatika jsou velmi různorodá skupina převážně sekundárních metabolitů rostlin, jejich spektrum v rostlinách je druhově závislé (Peng et al., 2004). Rice (1984) sloučeniny rozdělil do 14 tříd - nalezneme zde například kumariny, flavonoidy, taniny, terpenoidy, alkaloidy, deriváty kyseliny benzoové, ale i aminokyseliny. Patrně nejznámějšími alelopatiky jsou fenylypropanoidy, kam patří např. kyselina ferulová, kávová a skořicová. Látka mající vliv na rostlinné interakce je například i allantoin, produkt purinového metabolismu. Tato látka stimuluje růst sousedních rostlin (Mallik et Williams, 2005). Pokud ale vycházíme z definice alelopatie, měli bychom do dané skupiny zahrnout i mnoho dalších typů sloučenin. Například v kořenových exudátech bylo nalezeno široké spektrum typů organických látek: sacharidy (hexózy, sacharóza, ribóza), aminokyseliny (jak proteinové tak neproteinové), množství alifatických kyselin (octová, štavelová, citronová, malonová, pyrohroznová...), aromatické kyseliny, fenolické látky, steroidy (camposterol, sitosterol, stigmasterol a cholesterol) a enzymy (Oliveros-Bastidas et al., 2009). Každé skupině byl přisouzen význam v interakcích rostlina-rostlina nebo rostlina-jiný organismus (což může mít v důsledku opět vliv na interakci rostlina-rostlina). Hladina a obsah alelopatik se může měnit s ontogenetickým vývojem rostliny (Peng, 2004).

Definice alelopatie zahrnuje jak přímé, tak nepřímé působení. Přímým působením se rozumí, že daná chemická látka uvolněná z rostliny A přímo ovlivní rostlinu B. Nepřímé působení oproti tomu znamená, že látka je buď jiným organismem přeměněna a tato přeměněná látka poté ovlivní rostlinu B, popř. organismus v reakci na původní látku vyloučí jinou, která má vliv na rostlinu B (Inderjit et Weiner 2001; Oliveros-Bastidas et al., 2009).

4.2.1. Rozšíření alelopatie v rostlinné říši

Při snaze o charakterizaci čeledí či rodů rostlin tvořících a uvolňujících alelopatika se ukázalo, že se nejedná o výjimečnou strategii, ale naopak o velmi rozšířený jev sahající napříč rostlinným spektrem.² Nalezneme zde jak řasy, tak vyšší rostliny. Z bylin sem patří mnoho dvouděložných plevelů, trav, kulturních plodin jako rýže, ječmen, sója, ale i okurka nebo chrysan téma (Yu et al., 2000; Minorsky, 2002; Peng et al., 2004; Zhou et al., 2009). Allelopatie má významné místo také v životě dřevin, všeobecně známými příklady jsou eukalyptus, akát, kávovník či ořešák, ale zmínění zástupci jsou spíše jen špičkou ledovce. Naskytá se tudíž zajímavější otázka, zda může existovat rostlina, která se vzhledem k jiným rostlinám (nikoliv pouze mikroorganismům) alelopaticky nechová ani ve smyslu výše uvedené široké definice. Je jasné, že míra a typ alelopatického účinku se mění s druhem rostliny. Pro odfiltrování vlivu alelopatie v kompetičních experimentech se obecně používá aktivní uhlí, protože je schopno

² V pojetí, jak je alelopatie obecně vnímána tj. negativní působení,

pohlit organické látky. Mahall a Callaway (1992) zjistili, že pouštní křovina *Ambrosia dumosa* nevykazuje v interakcích s kořeny rostlin svého či jiného druhu chemickou signalizaci – za přítomnosti i nepřítomnosti aktivního uhlí rostlina změnila své chování až po fyzickém kontaktu s jiným kořenem. Je však možné, že výsledek byl zapříčiněn spíše výběrem cílové rostliny a popř. daným experimentálním uspořádáním. Ve skutečnosti je chemické působení patrně zcela běžnou součástí komunikace mezi rostlinami (i když my ho nemusíme detekovat a odlišit od ostatních faktorů).

4.2.2. Přímé působení alelopatik

Většina současných prací zabývajících se alelopatii je zaměřena na přímé působení alelopatik. Testovány jsou především invazivní rostliny a rostliny u kterých byl v přirozených podmínkách pozorován negativní vliv na růst okolních rostlin. Tento výběr se pak samozřejmě odráží na vytvářených závěrech o alelopatii jako takové. Ke zkoumání přímého působení se využívá fyziologické odpovědi rostlin jiného druhu (popř. stejného při testování autotoxicity) na ošetření buď kořenovými exudáty, extrakty z různých částí zkoumané rostliny nebo čistými látkami (popř. jejich směsí) identifikovanými jako alelopatika dané rostliny. Všechny tyto metody však mají stejný nedostatek, a tím je použitá koncentrace, která nemusí odpovídat koncentracím působícím na sousedy v reálných podmínkách. Při testování čistými látkami je nutné mít na zřeteli, že účinek dané chemické sloučeniny nezávisí pouze na jejím množství, ale i na tom, zda je v experimentech použita ve směsi s dalšími chemickými sloučeninami (Chaves et al., 2001). Nejčastější metodou pro testování alelopatické schopnosti a účinnosti rostliny je použití jejich extraktů. I při použití této metody vyvstávají problémy. Vezmeme-li v potaz vliv použitého rozpouštědla při extrakci alelopatik na výsledný fyziologický jev, situace se stává pro interpretaci náročná. Jiné látky se rozpustí v organických rozpouštědlech, jiné ve vodě (Dias et Moreira, 2002). Dalším problémem je použití různých organických rozpouštědel v procesu extrakce a ne vždy práce zmiňuje ověření jejich netoxicity (v použitém množství) na rostliny. Základním nedostatkem je však sama skutečnost, že řada látek obsažená v rostlině nemusí být v přirozených podmínkách do okolí vůbec vylučována (a to ani v rostlinném opadu vzhledem ke změnám obsahu látek v průběhu ontogeneze).

Je tedy otázkou, jak dalece můžeme těmito cestami získané poznatky uplatnit v osvětlování skutečných mechanismů alelopatie v rámci konkurenčních vztahů na stanovišti.

4.2.2.1. Vliv aplikace alelopatik na klíčení a růst semenáčků

První možností zásahu do ontogeneze ostatních rostlin je ovlivnění jejich klíčení. Zásah do klíčení rostlin okolních jedinců je shodná vlastnost většiny testovaných alelopatik nezávisle na jejich chemické podstatě. Z tohoto důvodu, a patrně zároveň pro jednoduchost provedení, je tzv.

„germinační test“ (test klíčení) hlavním způsobem, jak zjistit zda daná rostlina alelopaticky působí. Při germinačním testu je běžně měřen podíl vyklíčených semen. Ve většině experimentů byl podíl vyklíčených rostlin po působení alelopatik nižší (Turker et al., 2008; Reigosa et Pazos-Malvido, 2007; de Souza et al., 2010). Jednou z možností, jak by rostlina mohla ovlivnit klíčení okolních konkurenčních jedinců, je snížení či zamezení hydratace pletiv semen, a tudíž snížení metabolické aktivity, která je na vodné prostředí vázaná (Rice, 1984). Snížený vtok vody do semen byl skutečně pozorován poté, co byla semena ošetřena extraktem z rostliny *Pueraria montana* (Rashid et al., 2010) či z *Brassica nigra* (Tawaha et Turk, 2003). Autoři k tomuto závěru dospěli na základě vážení kontrolních a ošetřených semen. Nutno ovšem podotknout, že kontrolní semena byla v obou případech namočena v destilované vodě místo v roztoku, který by měl stejný osmotický potenciál jako extrakt. Destilovaná voda má větší tendenci pronikat do koncentrovaného prostředí (semeno) a vyrovnat potenciálový rozdíl než roztok o vyšším osmotickém potenciálu, proto pozorovaný jev nemusí být dokladem fyziologického účinku alelopatik, jak autoři předpokládají. Další možností ovlivnění klíčení je jeho urychlení či oddálení. Aplikace alelopatik většinou klíčení oddalovala (Allaile et al., 2006; Rashid et al., 2010; de Souza et al., 2010). Je ale zajímavé, že v přirozených podmínkách bylo často pozorováno také urychlení klíčení (kap. 3.4.2). To nahrává závěru, že fungování vztahů na stanovišti nelze popsaným zjednodušujícím způsobem, tedy aplikací alelopatik, postihnout.

Do růstu semenáčků alelopatika zasahují rovněž, snižují jejich biomasu, přičemž nejvíce bývá inhibován růst radikuly (Chon et al., 2000; Nishida et al., 2005; Ashrafi et al., 2009; Souza et al., 2010).

Vzhledem k popsaným metodám a testovaným druhům rostlin (často invazivním) není příliš překvapivé, že účinky aplikace alelopatik na buněčnou a biochemickou úroveň semenáčků jsou často destruktivní a odpovědi rostlin jsou obdobné jako při stresové reakci. Místa účinku se samozřejmě mohou lišit v závislosti na typu alelopatika. Na úrovni buňky je častým mechanismem zásah do funkce membrány nebo do dělení buněk. Dochází k poklesu aktivity H^+ ATPázy nezbytné pro tvorbu membránového potenciálu a správnou funkci membránového transportu (Huang et al., 2010; Abenavoli et al., 2010). Změny v propustnosti membrány jsou v úzké souvislosti s příjmem anorganických iontů, a tedy negativní účinek alelopatik může být uskutečněn právě prostřednictvím snížení příjmu živin (Baziramakenga et al., 1995; Abenavoli et al., 2010). Zásah do buněčného dělení je dalším ze známých účinků alelochemikálií (Nishida et al., 2005; Ding et al., 2010). Vlivem alelopatik stoupá biosyntéza enzymů typických pro stres. Zvyšuje se hladina fenylyalanin amoniak lyázy – klíčového enzymu pro tvorbu ligninu a dalších fenolických látek, dále enzymů jako superoxidismutázy a peroxidázy (Huang et al., 2010; Böhm et al., 2010). Vzhledem

ke zvýšené lignifikaci pletiv autoři (Böhm et al., 2010) usoudili, že právě to by mohlo být příčinou zpomalení až zastavení růstu kořenů konkurenčních semenáčků.

4.2.1. Působení alelopatik v přirozeném uspořádání

V přirozených podmínkách - tedy pokud alelopatika na rostliny neaplikujeme, ale necháme rostlinu, aby je sama sekretovala – lze přímý a nepřímý efekt daných sloučenin rozlišit ztěžší. Alelopatické působení je patrně jediným možným typem interakce, jsou-li v experimentálním uspořádání přítomná pouze semena či malé semenáčky. Kompetice o zdroje i signální efekt zastínění jsou v tomto případě vyloučeny. Na určitých typech stanoviště, jako je například poušť, tak zastává chemická komunikace při klíčení velmi podstatné místo (Tielbörger et Prasse, 2009). Ačkoliv bylo zjištěno, že rostliny již ve stádiu semen dokázaly ovlivnit klíčení svých sousedů, nikdo z autorů se nezabýval detekcí látek přirozeně uvolněných ze semen. V některých pracích byl ale testován vliv extraktu ze semen na klíčení jiných (Bergelson a Perry, 1989; Murray, 1998). Extrakt měl obdobný efekt jako přítomnost semen. Bohužel dosud žádná práce se nevěnovala přirozenému mechanismu uvolňování alelopatik ze semene. Neklíčící semeno nevykazuje metabolickou aktivitu (Pavlová, 2005). Pokud tedy uvolňuje alelopatika, je pravděpodobné, že se tak děje pasivním vymýváním chemikálií ze semene. Nelze proto vyloučit možnost, že sloučeniny ovlivňující klíčení sousedů mohou být totožné s látkami způsobujícími paradormanci semene samotného. Při paradormanci hrají hlavní úlohu fenolické látky (Pavlová, 2005), čili totožná skupina látek, kam patří i významná alelopatika. Ovšem metabolická aktivita se objevuje již před samotným proražením osemení, a proto by alelopatika mohla být v této fázi již aktivně syntetizována a aktivně do prostředí vylučována.

Chemická komunikace nejspíše úzce souvisí s množstvím dostupných zdrojů (Xiong et al., 2010). Exkrece chemických sloučenin z kořenů je dynamický proces závislý na mnoha faktorech prostředí, například na teplotě, množství vody a živin, přítomnosti symbiontů či patogenů (Badri et Vivanco, 2009). V některých případech vyloučené sloučeniny slouží ke změně fyzikálních podmínek vedoucí ke zlepšení příjmu živin, jindy jde o funkci signální (Hauggaard-Nielsen et Jensen, 2005). Množství vyloučeného kořenového exudátu je při nedostatku makrobiogenních prvků v půdě zvýšené (Badri et Vivanco, 2009). Lze si představit, že exudát může v tomto případě kromě látek usnadňujících dostupnost živin obsahovat i zvýšené množství látek majících negativní dopad na sousedy, a tudíž konkurenty. Například kukuřice uvolňuje větší množství seskviterpenů, pokud se potýká s nedostatkem dusíku v půdě (Schmelz et al., 2003). Při nedostatku dusíku rýže zvyšuje syntézu fytohormonu kyseliny salicylové, což vede k zesílení exprese genů pro syntézu fenylypropanoidů. Klíčovým krokem dané dráhy je uvolnění amoniaku. Dusík z NH_3 potom zčásti

nahradí nedostatek příjmu dusíku z okolí, zároveň rýže získá účinná alelopatika, která sekretuje do prostředí (Xiong et al., 2010).

Alelopatika často působí nepřímo a to tak, že mění množství a složení půdních organismů, ať již se jedná o bakterie či mykorhizní houby (Inderjit et Weiner 2001, Callaway et al. 2008). Alelopatika mohou ovlivňovat mikroflóru přímo, ale i nepřímo skrze změnu fyzikálních podmínek substrátu. Fenylypropanoidy například mění pH půdy (Sisodia et Siddiqui, 2009), což se může odrážet ve změně složení mikroorganismů. Protože mikroorganismy na druhou stranu ovlivňují rostliny, může zásah do jejich složení vyústit ve změnu růstu okolních rostlin (Raaijmakers et al., 2009). Například úspěšnost invazivní rostliny *Alliaria petiolata* s největší pravděpodobností souvisí s jejím negativním vlivem na mykorhizní interakce původních druhů Severní Ameriky (Callaway et al., 2008). Produkce allantoinu, u kterého byl zjištěn pozitivní dopad na růst okolních rostlin, vedla ke zvýšení mikrobiální diverzity i celkového množství mikroorganismů (Wang et al., 2010).

Ukázalo se, že rostliny jsou schopny rozpoznat určité mikroorganismy ve svém okolí a odlišně na ně exkrecí látek reagovat (De-la-Pena et al., 2008). Vzhledem k tomu, že různé druhy rostlin si pomocí svých exudátů ustavují rozdílnou rhizosféru mikroflóru (Hartmann et al., 2009), je možné, že rostliny jsou schopny své sousedy detekovat nejen na základě látek, které okolní rostliny uvolňují, ale rovněž pomocí jejich mikroorganismů v rhizosféře.

4.3. Záření - R:FR

Poznámka.: Pojem světlo se vztahuje k rozsahu vlnových délek záření (380-740 nm), které je schopné vnímat lidské oko. Podobný rozsah vlnových délek využívají rostliny pro fotosyntézu (400-700 nm). Rostliny jsou však schopny vnímat i záření, přesahující tento interval, a to ultrafialové (A a B, 280-380 nm) a dlouhovlnné červené záření (700-740 nm). Dané záření nevyužívají pro fotosyntézu, ale jako informaci o podmínkách stanoviště, nazýváme ho fotomorfogeneticky účinné záření (Pavlová et Daněk, 2002). Ačkoliv bychom pojem světlo měli používat pouze pro viditelné záření, je běžně užíván i v souvislosti s fotomorfogeneticky účinným zářením (jak v českých, tak v anglických odborných textech), i já ho v textu takto budu používat.

Rostliny jsou schopny vnímat světelné podmínky stanoviště, a to jak kvalitu světla (zastoupení jednotlivých vlnových délek), tak jeho intenzitu, dobu trvání a směr. Tyto informace jsou nezbytné pro optimalizaci růstu a vývoje rostlin v daném prostředí. Kvantita světla je důležitá pro míru vyprodukovaných asimilátů, kdežto kvalita světla je zároveň morfologickým regulátorem. Světlo dramaticky ovlivňuje vývoj rostlinného těla - během růstu semenáčků stimuluje diferenciaci listů a chloroplastů, negativně ovlivňuje prodlužování hypokotylu a indukuje expresi mnoha jaderných a chloroplastových genů (Chory, 1997). Rostliny jsou schopny

světlo vnímat minimálně třemi typy fotoreceptorů: modré světlo s přesahem do UV A absorbují receptory kryptochromy a fototropiny. Třetí skupina – fytochromy – absorbují krátkovlnné červené světlo (R) a dlouhovlnné červené světlo (FR). Rostliny také vnímají UV-B záření, ale jeho receptor dosud nebyl objeven (Chen et al., 2004; Franklin et al., 2005; Franklin et Quail, 2010).

Právě díky receptorům R a FR, fytochromům, jsou rostliny schopny rozpoznat, zda se na stanovišti nalézají další jedinci, potenciální či skuteční konkurenti. Světlo procházející listy se totiž oproti světlu přicházejícímu přímo ze Slunce nebo odraženému liší. Světlo dopadající na povrch listů je zčásti odraženo, zčásti pohlceno a zčásti listem prochází. Průchod světla listem tudíž mění nejen kvantitu světla, ale specificky i jeho kvalitu. Rostliny absorbují záření především v červené a modré oblasti spektra a využívají ho pro fotosyntézu. Naproti tomu dlouhovlnné červené světlo fotosynteticky aktivní není. Světlo prošlé přes fotosyntetizující pletiva je tedy chudé na záření z červeného spektra a naopak bohaté na dlouhovlnné červené (Pons, 2000). Poměr R/FR je proto významným ukazatelem nejen přítomnosti konkurenčních jedinců, ale vzhledem k možnosti překrývání listů v rámci rostliny, i aktuální pozice rostlinných orgánů. Sledování R/FR umožňuje rostlinám velmi rychle vyhodnotit situaci na stanovišti a spustit obranné mechanismy dříve, než dojde k takové míře zastínění, kdy rostliny začnou strádat (Franklin, 2008). Vysoký R:FR (hodnota okolo 1,15) znamená otevřený prostor nad cílovou rostlinou, kdežto nízký (obvykle v rozmezí 0,05-0,7) přítomnost dalších jedinců (Batlla et al., 2000; Franklin et Whitelam, 2005). Je však třeba podotknout, že k určité změně poměru R/FR dochází nejen při průchodu světla korunou, ale také při průchodu přes listový opad, vodu, oblačnost a mění se v různých částech dne (Chambers et Spence, 1984; Jensen et Gutekunst, 2003; Linkosalo et Lechowicz, 2006; Reinhardt et al., 2010).

Sensorická funkce molekuly fytochromu je dána její schopností reversibilně přepínat mezi dvěma stabilními konformacemi, které se nazývají Pr (absorbující R, s abs. maximem 660 nm) a Pfr (absorbující FR, s abs. maximem 730 nm) (Franklin et al., 2005). Pr je biologicky neaktivní forma, v ní je molekula fytochromu syntetizovaná, Pfr je potom forma biologicky aktivní. Po vystavení organismu světlu se mezi Pr a Pfr tvoří dynamická rovnováha. Podíl obou forem v rovnovážném stavu závisí na množství dopadajícího červeného a dlouhovlnného červeného záření (Chen et al., 2004; Quail, 2010). Neaktivní forma je lokalizovaná v cytoplasmě, po přijetí světelného signálu se přesouvá do jádra, kde fosforyluje transkripční faktory nazývané PIF (phytochrome-interacting factors), jež jsou následně degradovány. Tyto proteiny inhibují fotomorfogenzi za tmy – mají negativní vliv na syntézu chlorofylu, otevírání děloh a prodlužování hypokotylu (Shin et al., 2009). Aktivní forma (Pfr) se může přijetím FR záření znovu změnit na neaktivní Pr formu, nebo se konvertuje ve tmě, či je proteolyticky odbourána (Franklin et al., 2005; Lorrain et al., 2008).

Vyšší rostliny mají více typů fytochromů, obecně se vyskytuje na světle nestabilní fytochrom A (phyA) a stabilní fytochrom B (phyB). Kromě těchto zástupců se můžeme setkat ještě s dalšími fytochromy značenými C-E, které jsou rovněž na světle stabilní (Sharrock et Clack, 2002). Například rýže má fytochromy A-C (Takano et al., 2009), *Arabidopsis thaliana* fytochromy A-E (Sharrock et Clack, 2002). Fytochrom B je považován za hlavního hráče při odpovědi na běžné zastínění (Reed et al., 1993; Ballaré et Scopel, 1997), kdežto phyA má klíčovou úlohu při klíčení rostlin pod velmi hustým porostem, kde poměr R/FR dosahuje menších hodnot než 0.05 (Botto et al., 1996). Podle charakteru signálu lze rozlišit tři typy reakce fytochromů, které se značí VLFR (very low fluence response), LFR (low fluence response) a HIR (high irradiance response). LFR je odezva na působení pouze R o nízké intenzitě a je revertovatelná působením FR. Oproti zbylým typům se LFR v přirozených podmínkách nevyskytuje, protože tam nikdy nenastane situace, kdy by bylo R bez FR. LFR reakce byla objevena v experimentálních podmínkách a vedla k objevení fytochromu. V této reakci se uplatňují fytochromy B-E. Velice krátké působení R i FR o velmi nízké intenzitě může vyvolat reakci VLFR, signál je zde přijat fytochromem A. Tato odezva je častá u klíčení převážně plevelů a při deetiolicaci semenáčků. Poslední odezva - HIR - je způsobena dlouhodobou ozářeností o vysoké intenzitě odpovídající přirozeným podmínkám, účastní se zde všechny typy fytochromů a uplatňuje se například při inhibici prodloužení hypokotylu či při klíčení některých druhů (Scopel et al., 1991; Pons, 2000; Pavlová et Daněk, 2002; Franklin, 2008). Zastínění jinými rostlinami může ovlivnit míru HIR odezvy (morfologické změny habitu v reakci na zastínění). Zda může mít vliv i na VLFR je otázkou. Vzhledem k velmi krátkému a nízkému světelnému pulzu indukujícímu odezvu a především vzhledem k tomu, že VLFR způsobuje jak R tak FR, je pravděpodobné, že zde konkurenční prostředí hrát roli nebude.

Konkurenti mohou na stanovišti zastiňovat nejen rostoucí či dospělé rostliny, které na tento signál odpovídají komplexem reakcí nazvaných *shade avoidance response* (SAR), ale mohou zastíněním ovlivňovat i osud semen ležících v půdě pod nimi. Jak rostliny, tak semena v tomto případě přítomnost konkurentů vyhodnocují detekcí poměru R/FR (v případě SAR navíc i informacemi z modrého spektra).

4.3.1. Klíčení

Jak již bylo zmíněno v kapitole 2, světelný signál je u některých druhů nutný pro indukci klíčení a u jiných ho naopak inhibuje (Pons, 2000). Množství světla dopadající na povrch půdy je snižováno jeho průchodem jak živými rostlinnými orgány, tak vrstvou opadu. Protože světlo proniká pouze do hloubky několika milimetrů až centimetru substrátu, jsou semena ležící v hlubších vrstvách zeminy v permanentní tmě. Dosah světla závisí na typu substrátu, např. do písku proniká hlouběji než do jílovité půdy. Při průchodu světla půdou se mění jeho složení, kratší

vlnové délky jsou více absorbovány, s hloubkou se tudíž snižuje i poměr R/FR (Tester et Morris, 1987). Semena z hlubších vrstev půdy se ke světlu dostanou, je-li povrch rozrušen disturbancemi jako je například orba (Scopel et al., 1994).

Mezi rostlinami vyžadujícími pro klíčení světelný signál převažují druhy s malými semeny (Milberg et al., 2000; Pearson et al., 2002; Jensen a Gutekunst, 2003). Tento fenomén, zjištěný především u druhů mírného pásu, nemusí být obecně platný - závisí na charakteru stanoviště a strategii rostliny. U australských druhů (suché oblasti) světlo klíčení inhibovalo a přednostně se to týkalo malých semen (Bell et al., 1995). Malá semena mají méně zásobních látek, a proto si nemohou dovolit klíčit z větších hloubek půdy či skrz mocnou vrstvu opadu, ale rovněž ani klíčit na vysušeném povrchu půdy v suchých oblastech (Pearson et al., 2002; Pearson et al., 2003). Jiná strategie se patrně uplatňuje u mykoheterotrofních rostlin, jak dokládají sporé studie čeledi *Orchidaceae*. Jejich semena patří k nejmenším v rostlinné říši (Leake, 1994), a přesto většina z nich klíčí pouze ve tmě. Lze předpokládat, že důvodem tohoto chování je závislost na mykorhize v raných fázích vývoje (Rasmussen, 1995).

Požadavek na světlo pro indukci klíčení může být stejně jako fluktuace teploty mechanismem pro vnímání hloubky uložení semene v substrátu. Druhy s většími semeny, zdá se, dávají přednost orientaci spíše podle teploty než podle světelného signálu, což souvisí s tím, že oproti světlu teplotní signalizace zasahuje do podstatně větší hloubky (Pearson et al., 2002; Jankowska-Błaszczuk et Grubb, 2006).

Semena, která ke svému klíčení světlo vyžadují, bývají citlivá i k jeho spektrálnímu složení, přesněji řečeno k poměru R/FR. Optimální poměr R/FR pro klíčení se ukázal jako druhově specifický (Vázquez-Yanes et al., 1990; Battla et al., 2000; Daws et al., 2002; Pearson et al., 2003). Podle výsledků Battla et al. (2000) pro některé druhy postačí k inhibici klíčení pouze velmi slabý pokles poměru R/FR. Pod 15-ti denní pšenicí, kde byl poměr R/FR snížen pouze na hodnotu 0,9, vyklíčil signifikantně nižší podíl dvou druhů ze šesti sledovaných bylin. S použitím filtrů autoři potvrdili, že sledovaný efekt je skutečně způsoben zastíněním a ne jinou formou interakce.

Ukázalo se, že stejně jako světelný požadavek, tak i požadavek na kvalitu světla souvisí s velikostí semen (Pearson et al., 2003; Jankowska-Błaszczuk et Daws, 2007). Fotoblastické druhy s většími semeny nebyly na hodnotě poměru R/FR tolik závislé jako druhy se semeny menšími, které pro klíčení vyžadovaly poměr vysoký (Jankowska-Błaszczuk et Daws, 2007). Toto pozorování zapadá do představy o velikosti semen jakožto důležitém ukazateli budoucí kompetiční zdatnosti. Z důvodu menší kompetiční zdatnosti musejí malá semena oproti velkým lépe vybírat vhodné mikrostanoviště, kde nebudou kompetičnímu tlaku tolik vystavena. Opačný trend závislosti mezi velikostí semen a požadavkem na hodnotu poměru R/FR pozoroval u pionýrských druhů střední Ameriky Pearson et al (2003). Nejmenší semena vyžadovala nejnižší R/FR. Rozdíl

oproti svým výsledkům Jankowska-Błaszczuk et Daws (2007) vysvětlují opět odlišným typem klimatu.

Pastva je jedním z faktorů, který umožňuje eliminaci nadzemní biomasy, a tím zvýšení poměru R/FR dopadající na povrch půdy. Rostliny, rozdělené podle toho, zda je jejich výskyt pastvou ovlivněn pozitivně či negativně, byly testovány na světelný požadavek pro jejich klíčení (Dobarro et al., 2010). Klíčení rostlin pastvou pozitivně ovlivněných bylo závislé na poměru R/FR, při nižším poměru vyklíčil nižší podíl semen. Při nižším poměru R/FR klíčila tato semena dříve než při poměru vyšším. Klíčení druhé skupiny bylo k poměru R/FR necitlivé.

Na světelný požadavek semene pro klíčení mají vliv i světelné podmínky prostředí v průběhu jeho vývoje na mateřské rostlině. Fytochromy semene totiž detekují kvalitu dopadajícího světla již v průběhu jeho dozrávání (Dechaine et al., 2009). Shoda však nepanuje v názoru, zda jsou pro něj lepší totožné světelné podmínky jako ty, ve kterých vyrůstala rostlina mateřská, či nikoliv. Vyšší fitness potomků vyrůstajících ve stejných světelných podmínkách jako rostliny mateřské byla pozorována u autorů Galloway et Etteson (2007). Naproti tomu, nezávisle na stínomilnosti dospělých rostlin, druhy s malými semeny vyžadovaly pro klíčení vysoký poměr R/FR (Jankowska-Błaszczuk et Daws, 2007). Klíčení semen *Plantago lanceolata* je při nízkém poměru R/FR inhibováno. Semena, která dozrávala na sníženém R/FR byla následně při klíčení k nižšímu R/FR více citlivá, než ta, co dozrávala na plném osvětlení (van Hinsberg, 1998). Semena *Arabidopsis thaliana* dozrávajících při vysokém R/FR byla schopná klíčit ve tmě oproti semenům dozrávajícím na nízkém R/FR, která pro klíčení vyžadovala světlo. Na druhou stranu semena dozrávajících při vysokém R/FR pro 50% podíl vyklíčených vyžadovala mnohonásobně větší příjem červeného světla než semena dozrávajících při nízkém R/FR (McCullough et Stropshire, 1970). Po 9 měsících uskladnění však tato semena vykazovala stejný požadavek na R jako dozrávajících na nízkém R/FR. Z této i výše uvedených prací lze navrhnout možné mechanismy účinku. Světelné podmínky při dozrávání ustaví rovnováhu fytochromových forem, která při vyschnutí semen přetrvává. Pro klíčení je světelný signál (vysoký R/FR) vyžadován méně striktně v případě, že rostlina obdržela již při dozrávání. Alternativním vysvětlením může být vliv světelného signálu při dozrávání na snížení celkové hladiny fytochromů, což vede k nižší citlivosti semene na světelný signál, která však po určité době odezní (Dechaine et al., 2009).

4.3.2. Vliv zastínění na růst rostlin (shade avoidance response, SAR)

Rostliny, kterým hrozí zastínění okolními jedinci, musí vyřešit dilema, jak nejlépe naložit se získanými zdroji, aby maximalizovaly svoji naději na úspěšný vývoj. Rostliny se mohou přizpůsobit růstu v zastínění (tolerantní), nebo se snažit zastínění vyhnout komplexem reakcí souhrně nazvaných shade avoidance response (Smith et Whitelam, 1997; Franklin, 2008).

V daném případě mění alokaci své biomasy tak, aby se růstem ze zastínění vymanily (Ballaré, 2009). Rostliny jsou schopny detekovat sousedy prostřednictvím světelného signálu dříve, než zastínění ovlivní množství fotosynteticky využitelného záření. Bylo zjištěno, že rostliny jsou pomocí fytochromů dokonce schopny detekovat sousední vegetaci, která je vertikálně vůbec nepřekrývá. To ukázaly experimenty, kde testovaná rostlina byla vystavena plnému dennímu světlu a ze strany osvětlována FR obohaceným světlem, popř. byl vliv přítomnosti porostu snižován bočními filtry (Ballaré et al., 1987; Ballaré et al., 1990). Určitý vliv na SAR má vedle R a FR detekovaného fytochromy i světlo modré (Ballaré et al., 1991; Pierik et al., 2004)

Nejvýraznějším projevem SAR je zrychlení růstu stonku, jenž nastává již několik minut po detekci sníženého R/FR. Vklad do růstu stonku je u dvouděložných zvýšen na úkor vkladu do listů, zásobních orgánů a kořenů (Smith et Whitelam, 1997; Morelli et Ruberti, 2002). Součástí SAR je zvýšení apikální dominance vedoucí ke snížení větvení stonku (Ballaré et Casal, 2000). Listová plocha bývá redukována, listy jsou tenčí, mají delší řapíky a vykazují vertikálnější pozici. U trav oproti dvouděložným dochází při zastínění k prodlužování listů. Známou součástí SAR je rovněž již zmíněné předčasné kvetení (Smith et Whitelam, 1997; Ballaré et Casal, 2000; Franklin et Whitelam, 2005).

Obdobné fenotypové změny rostlin jako při zastínění mohou být vyvolány působením jiného stresoru, a to zatopením (Pierik et al., 2005). Do určité míry dochází v těchto dvou situacích i k překryvu signálních drah, především co se týče ethylenové a gibberelinové signalizace (Stamm et Kumar, 2010; Kegge et Pierik, 2010). Hladina ethyleny v ovzduší hustého porostu vzrůstá (Pierik et al., 2004). Vzhledem k tomu, že ošetření rostlin ethylenem vede k navození fenotypu zastíněných rostlin, je možné, že ethylen může při vysoké hustotě rostlin navozovat SAR do určité míry nezávisle na světelné signalizaci (Kegge et Pierik, 2010)

Rostliny jsou schopny při detekci sníženého R/FR nejen zvýšit svůj růst do výšky, ale rovněž pomocí R/FR a pravděpodobně i informací z modrého spektra detekovat blízké mezery v zápoji a růst prýtu směřovat k nim (Novoplansky et al., 1990; Ballaré et al., 1992). Zajímavé je, že rostlinný parazit *Cuscuta planiflora* reaguje opačně a naopak růst orientuje do míst se sníženým R/FR, vysvětlením je zvýšení pravděpodobnosti nalezení hostitele (Orr et al., 1996).

Po vyklíčení je hlavním příjemcem světelného signálu stonek (Ballaré et Casal, 2000). Změny v morfologii v reakci na zastínění jsou na rostlinkách patrné již v raných ontogenetických stádiích. V případě *Arabidopsis thaliana*, která klíčí epigeicky, dochází u semenáčků k prodlužování hypokotylu, k redukcii plochy děloh, k prodlužování jejich řapíků a k redukcii rozvoje kořenového systému (Morelli et Ruberti, 2000; Stamm et Kumar, 2010).

5. Závěr

Konkurenční prostředí ovlivňuje mnohé charakteristiky semen jako jejich velikost, časování klíčení či klíčivost. Tyto charakteristiky však zároveň rozhodují o úspěšnosti budoucích jedinců. Velký vliv na budoucí konkurenční zdatnost má velikost semen i urychlení klíčení, jehož výhody je však třeba hodnotit v kontextu ostatních podmínek, které ovlivňují přežití semenáčků.

Přítomnost okolních jedinců se semen a následně semenáčků dotýká přes změněnou nabídku živin, vody a záření potřebného pro fotosyntézu, ale rovněž jsou semena a semenáčky o svém biotickém okolí informovány cestami nesouvisejícími s dostupností těchto zdrojů. Již ve stádiu semen mohou rostliny vnímat své sousedy pomocí chemické komunikace, detekcí změněného poměru R/FR či do jisté míry i změnami ve fluktuaci teploty. Při chemických interakcích je však těžké odlišit, kdy je pozorovaná změna výsledkem reakce na signál a kdy je reakcí na toxické působení. Konkurenční prostředí navíc ovlivňuje mateřské rostliny, které mohou na daný stav odpovědět aktivně, a tak vybavit své potomky, aby se s konkurencí dokázali lépe vyrovnat.

Naopak už i samotná semena jsou schopna své okolí ovlivňovat, což je uskutečňováno chemickou cestou. O vlastním procesu uvolňování látek však dosud není mnoho známo.

6. Seznam použité literatury

- Abenavoli M.R., Lupini A., Oliva S., Sorgona A.: Allelochemical effects on net nitrate uptake and plasma membrane H⁺-ATPase activity in maize seedlings. *Biologia Plantarum*, 54: 149-153, 2010.
- Allaie R.R., Reshi Z., Rashid I., Wafai B.A.: Effect of Aqueous Leaf Leachate of *Anthemis cotula* – An Alien Invasive Species on Germination Behaviour of Some Field Crops. *Journal of Agronomy and Science*, 192: 186-191, 2006.
- Ameloot E., Verheyen K., Hermy M.: Meta analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus spp.* and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica*, 40: 289-310, 2005.
- Aphalo P.J., Ballaré C.L., Scopel A.L.: Plant–plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany*, 50: 1629-1634, 1999.
- Aphalo P.J., Ballaré C.L.: On the importance of information-acquiring systems in plant–plant interactions. *Functional Ecology*, 9: 5-14, 1995.
- Arianoutsou A.: Aspects of demography in post-fire Mediterranean plant communities of Greece. In: Rundel, P.W., Montenegro, G., Jaksic, F. (Eds.), *Landscape Degradation in Mediterranean-Type Ecosystem*. Ecological Studies 136. Springer-Verlag, Berlin, 1998. citováno z Bladé et Vallejo, 2008.
- Ashrafi Z.Y., Sadeghi S., Mashhadi H.R.: Inhibitive effects of barley (*Hordeum vulgare*) on germination and growth of seedling quack grass (*Agropyrum repens*). *Icelandic Agricultural Sciences*, 22: 37-43, 2009.
- Badri D.V., Vivanco J.M.: Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell and Environment*, 32: 666-681, 2009.
- Baláž M.: Srovnání orchideoidní mykorrhizy s jinými typy mykorrhiz z hlediska látkových přenosů. IN *Interorchid 2001*, Sborník referátů, ed. L.Jankovský, J.Matoušková, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno, 2001.
- Ballaré C.L.: Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. *Plant, Cell and Environment*, 32: 713-725, 2009.

- Ballaré C. L., Casal J.J.: Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research*, 67: 149-160, 2000.
- Ballaré C. L., Scopel A.L.: Phytochrome signalling in plant canopies: Testing its population-level implications with photoreceptor mutants of *Arabidopsis*. *Functional Ecology*, 11: 441-450, 1997.
- Ballaré, C.L., Casal, J.J., Kendrick, R.E.: Responses of wild-type and lh-mutants of cucumber to natural and simulated shade light. *Photochemistry and Photobiology*, 540: 819–826, 1991.
- Ballaré, C.L., Scopel A.L., Radosevich S.R., Kendrick, R.E.: Phytochrome-mediated phototropism in deetiolated seedlings – occurrence and ecological significance. *Plant Physiology*, 100: 170-177, 1992.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S., Peacock S., Simkin J.M., Quirk H., Hobbs P.J.: Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature*, 439: 969-972, 2006.
- Batlla D., Kruk B.C., Benech-Arnold R.L.: Very early detection of canopy presence by seeds through perception of subtle modifications in red:far red signals. *Functional Ecology*, 14: 195-202, 2000.
- Baziramakenga R., Leroux G.D., Simard R.R.: Effects of Benzoic and Cinnamic Acids on Membrane Permeability of Soybean Roots. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 1271-1285, 1995.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.: *Ekologie, jedinci, populace a společensta*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 1997.
- Bell D.T., Plummer J.A., Taylor S.K.: Seed Germination Ecology in Southwestern Western Australia. *Botanical Review*, 59: 24-73, 1993.
- Bell D.T., Rokich D.P., McChesney C.J., Plummer, J.A.: Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *Journal of Vegetation Science*, 6: 797–806, 1995.
- Benech-Arnold R.L., Sánchez R.A., Forcella F., Kruk B.C., Ghersa C.M.: Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67: 105-122, 2000.
- Bergelson J., Perry R.: Interspecific Competition Between Seeds: Relative Planting Date and Density Affect Seedling Emergence. *Ecology*, 70: 1639-1644, 1989.
- Bladé C., Vallejo V.R.: Seed mass effects on performance of *Pinus halepensis* Mill. seedlings sown after fire. *Forest Ecology and Management*, 255: 2362-2372, 2008.
- Böhm P.A.F., Böhm F.M.L.Z., Ferrarese M.L.L., Salvador V.H., Soares A.R., Ferrarese-Filho O.: Effects of Juglone on soybean root growth and induction of lignification. *Allelopathy Journal*, 25: 465-474, 2010.
- Bonser S.P., Aarssen L.W.: Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11: 31-40, 2009.
- Bookman P.A., Mack R.N.: Root interaction between *Bromus tectorum* and *Poa Pratensis*: A three-dimensional analysis. *Ecology*, 63: 640-646, 1982.
- Botto J.F., Sánchez R.A., Whitlam G.C., Casal J.J.: Phytochrome A Mediates the Promotion of Seed Germination by Very Low Fluences of Light and Canopy Shade Light in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 110: 439-444, 1996.
- Bucher M., Wegmüller S., Drissner D.: Chasing the structures of small molecules in arbuscular mycorrhizal signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 12: 500-507, 2009.
- Callaway R.M.: The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 104-105, 2002.
- Callaway R.M., Aschehoug E.T.: Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521-523, 2000.
- Callaway R.M., Cipollini D., Barto K., Thelen G.C., Hallett S.G., Prati D., Stinson K., Klironomos J.: Novel weapons: Invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89: 1043-1055, 2008.
- Callaway R.M., Newingham B., Zabinski C.A., Mahall B.E.: Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters*, 4: 429-433, 2001.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards Ch.L.: Phenotypic Plasticity and Interactions among Plants. *Ecology*, 84: 1115-1128, 2003.
- Castro J.: Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist*, 144: 153-161, 1999.
- Castro J.: Short Delay in Timing of Emergence Determines Establishment Success in *Pinus sylvestris* across Microhabitats. *Annals of Botany*, 98: 1233-1240, 2006.
- Chambers J., Aarsen L.W.: Offspring for the next generation: most are produced by small plants within herbaceous populations. *Evolutionary Ecology*, 23: 737-751, 2009.

- Chambers P.A., Spence D.H.N.: Diurnal Changes in the Ratio of Underwater Red to Far Red Light in Relation to Aquatic Plant Photoperiodism. *Journal of Ecology*, 72: 495-503, 1984.
- Chaves N., Sosa T., Alfás J.C., Escudero J.C.: Identification and effects of interaction phytotoxic compounds from exudate of *Cistus ladanifer* leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 611-621, 2001.
- Chen M., Chory J., Fankhauser C.: Light Signal Transduction in Higher Plants. *Annual Review of Genetics*, 38: 87-117, 2004.
- Chiwocha S.D.S., Dixon K.W., Flematti G.R., Ghisalberti E.L., Meritt D.J., Nelson D.C., Riseborough J.A.M., Smith S.M., Stevens J.C.: Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science*, 177: 252-256, 2009.
- Chon S.U., Coutts J.H., Nelson C.J.: Effects of Light, Growth Media, and Seedling orientation on Bioassays of Alfaalfa Autotoxicity. *Agronomy Journal*, 92: 715-720, 2000.
- Chory J.: Light Modulation of Vegetative Development. *The Plant Cell*, 9: 1225-1234, 1997.
- Clauss M.J., Aarssen L.W.: Phenotypic plasticity of size–fecundity relationships in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology*, 82: 447-455, 1994.
- Clauss M.J., Venable D.L.: Seed Germination in Desert Annuals: An Empirical Test of Adaptive Bet Hedging. *The American Naturalist*, 155: 168-186, 2000.
- Cohen D.: A General Model of Optimal Reproduction in a Randomly Varying Environment. *The Journal of Ecology*, 56: 219-228, 1968.
- Cohen D.: Optimizing Reproduction in a Randomly Varying Environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12: 119-129, 1966.
- Contreras S., Bennett M.A., Metzger J.D., Tay D.: Maternal Light Environment During Seed Development Affects Lettuce Seed Weight, Germinability, and Storability. *HortScience*, 43: 845-852, 2008.
- Coomes D.A., Grubb P.J.: Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70: 171-207, 2000.
- Davies D.M., Graves J.-D., Elias C.O., Williams P.J.: The Impact of *Rhinanthus spp.* On Sward Productivity and Composition: Implications for the Restoration of Species-Rich Grasslands. *Biological Conservation*, 82: 87-93, 1997.
- Daws M.I., Burslem D.F.R.P., Crabtree L.M., Kirkman P., Mullins C.E., Dalling J.W.: Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16: 258-267, 2002.
- de Oliveira A.B., Filho S.M., Bezerra A.M.E.: Efeito do tamanho da semente, substrato e ambiente na produção de mudas de *Copernicia Hospita Martius*. *Ciência e Agrotecnologia*, 33: 1527 - 1533, 2009.
- de Souza D.R., Martins M.L., Carmo F.M.S.: A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression. *Biol. Invasions*, 12: 1543-1555, 2010.
- Dechaine J.M., Gardner G., Weinig C.: Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant, Cell and Environment*, 32: 1297-1309, 2009.
- De-la-Pena C., Lei Z., Watson B.S., Sumner L.W., Vivanco J.M.: Root–microbe communication through protein secretion. *Journal of Biological Chemistry*, 283: 25247-25255, 2008.
- Dias L.S., Moreira I.: Interaction between water soluble and volatile compounds of *Cistus ladanifer* L.. *Chemoecology*, 12: 77- 82, 2002.
- Ding L., Jing H., Qin B., Qi L., Li J., Wang T., Liu G.: Regulation of Cell Division and Growth in Roots of *Lactuca sativa* L. Seedlings by the Ent-Kaurene Diterpenoid Rabdosin B. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 553-563, 2010.
- Dobarro I., Valladares F., Peco B.: Light quality and not quantity segregates germination of grazing increasers from decreasers in Mediterranean grasslands. *Acta Oecologica*, 36: 74-79, 2010.
- Du Y., Huang Z.: Effects of seed mass and emergence time on seedling performance in *Castanopsis chinensis*. *Forest Ecology and Management*, 255: 2495-2501, 2008.
- Dyer A.R.: Maternal and Sibling Factors Induce Dormancy in Dimorphic Seed Pairs of *Aegilops triuncialis*. *Plant Ecology*, 172: 211-218, 2004.
- Dyer A.R., Fenech A., Rice K.J.: Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecology Letters*, 3: 532-529, 2000.
- Facelli E., Facelli J.M.: Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. *Oecologia*, 133: 54-61, 2002.
- Falik O., Reides P., Gersani M., Novoplansky A.: Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91: 525-531, 2003.

- Fayolle A., Violle C., Navas M.L.: Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia*, 159: 817-825, 2009.
- Fenner M.: *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London, 1985. citováno z Violle et al., 2009.
- Fenner M., Thompson K.: *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, UK, 2005. citováno z Dobarro et al., 2010.
- Finch-Savage W.E., Leubner-Matzger G.: Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523, 2006.
- Flematti G.R., Ghisalberti E.L., Dixon K.W., Trengove R.D.: A Compound from Smoke That Promotes Seed Germination. *Science*, 305: 977, 2004.
- Fowler N.L.: What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69: 947-961, 1988.
- Franklin K.A.: Shade avoidance. *New Phytologist*, 179: 930-944, 2008.
- Franklin K.A., Larner V.S., Whitelam G.C.: The signal transducing photoreceptors of plants. *International Journal of Developmental Biology*, 49: 653-664, 2005.
- Franklin K.A., Quail P.H.: Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *Journal of Experimental Botany*, 61: 11-24, 2010.
- Franklin K.A., Whitelam G.C.: Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany*, 96: 169-175, 2005.
- Galloway L.F.: Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist*, 166: 93-100, 2005.
- Galloway L.F., Etterson J.R., McGlothlin J.W.: Contribution of direct and maternal genetic effects to life-history evolution. *New Phytologist*, 183: 826-838, 2009.
- Galloway L.F., Etterson J.R.: Transgenerational Plasticity Is Adaptive in the Wild. *Science*, 318: 1134-1136, 2007.
- Garmendia A., Garmendia L., Salvador A.: The importance of the intensity and frequency of perturbations on the germination delay. *Mathematical Biosciences*, 211: 153-165, 2008.
- Gedroc J.J., McConnaughay K.D.M., Coleman J.S.: Plasticity in root shoot partitioning: Optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology*, 10: 44-50, 1996.
- Gersani M., Brown J.S., O'Brien E.E., Maina G.M., Abramsky Z.: Tragedy of the Commons as a Result of Root Competition. *Journal of Ecology*, 89: 660-669, 2001.
- Ghersa C.M., Arnold R.L.B., Martinez-Ghersa M.A., Casal J.J., Kaufman M.L.R., Deregibus V.A.: The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense* regulation of germination at increasing depths. *Functional Ecology*, 6: 460-468, 1992.
- Gibson C.C., Watkinson A.R.: The Role of the Hemiparasitic Annual *Rhinanthus minor* in Determining Grassland Community Structure. *Oecologia*, 89: 62-68, 1992.
- Goldberg A.D., Allis C.D., Bernstein E.: Epigenetics: A Landscape Takes Shape. *Cell*, 128: 635-638, 2007.
- Goldberg D.E., Turkington R., Olsvig-Whittaker L., Dyer A.R.: Density Dependence in an Annual Plant Community: Variation among Life History Stages. *Ecological Monographs*, 71: 423-446, 2001.
- Gomez J.M.: Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58: 71-80, 2004.
- Gordon D.R., Welker J.M., Menke J.W., Rice K.J.: Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia*, 79: 533-541, 1989.
- Gorian F., Pasquini S., Daws M.I.: Seed size and chilling affect germination of *Larix decidua* Mill. seeds. *Seed Science and Technology*, 35: 508-513, 2007.
- Gryndler M., Baláž M., Hřselová H., Jansa J., Vosátka M.: Mykorhizní symbióza, O soužití hub s kořeny rostlin. Academia, Praha, 2004.
- Harper J.L.: Approaches to the study of plant competition. *Soc. exp. Biol. Symposia*, 15: 1-39, 1961. citováno z Ross et Harper, 1972.
- Harper J.L.: *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, 1977. citováno z Chambers et Aarssen, 2009.
- Harper J.L., Lovell P.H., Moore K.G.: The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 327-355, 1970. citováno z Violle et al., 2009.
- Hartmann A., Schmid M., van Tuinen D., Berg G.: Plant-driven selection of microbes. *Plant Soil*, 321: 235-257, 2009.
- Harvey B.M.R., Oaks A.: The Hydrolysis of Endosperm protein in *Zea mays*. *Plant Physiology*, 53: 453-457, 1974.

- Hauggaard-Nielsen H., Jensen E.S.: Facilitative root interactions in intercrops. *Plant and Soil*, 274: 237-250, 2005.
- Hautier Y., Hector A., Vojtech E., Purves D., Turnbull L.A.: Modelling the growth of parasitic plants. *Journal of Ecology*, 98: 857-866, 2010.
- Hendrix S.D., Nielsen E., Nielsen T., Schutt M.: Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds ? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist*, 119: 299-305, 1991.
- Honda Y.: Ecological correlations between the persistence of the soil seed bank and several plant traits, including seed dormancy. *Plant Ecology*, 196: 301-309, 2008.
- Howe H.F., Richter W.M.: Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis, *Oecologia*, 53: 347-351, 1982.
- Huang J.H., Fu R., Liang C.X., Dong D.F., Luo X.L.: Allelopathic effects of cassava (*Manihot esculenta* crantz) on radish (*Raphanus sativus* L.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Allelopathy Journal*, 25: 155-162, 2010.
- Inderjit, Weiner J.: Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4: 3-12, 2001.
- Inouye R.S.: Density Dependent Germination Response by Seeds of Desert Annuals. *Oecologia*, 46: 235-238, 1980.
- Jackson J.F.: Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, 13: 121-130, 1981.
- Jankowska-Błaszczuk M., Daws M.I.: Impact of red : far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Functional Ecology*, 21: 1055-1062, 2007.
- Jankowska-Błaszczuk M., Grubb P.J.: Changing perspectives on the role of the soil seed bank in northern temperate deciduous forests and in tropical lowland rain forests: parallels and contrasts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8: 3-21, 2006.
- Jensen K., Gutkunst K.: Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic and Applied Ecology*, 4: 579-587, 2003.
- Joshi J., Matthies D., Schmid B.: Root Hemiparasites and Plant Diversity in Experimental Grassland Communities. *Journal of Ecology*, 88: 634-644, 2000.
- Keeley J.E., Fotheringham C.J.: Smoke induced seed germination in California chaparral. *Ecology*, 79: 2320-2336, 1998.
- Kegge W., Pierik R.: Biogenic volatile organic compounds and plant competition. *Trends in Plant Science*, 15: 126-132, 2010.
- Kelly M.G., Levin D.A.: Fitness consequences and heritability aspects of emergence date in *Phlox drummondii*. *Journal of Ecology*, 85: 755-766, 1997.
- Khan M.L.: Effects of seed mass on seedling success in *Artocarpus heterophyllus* L., a tropical tree species of north-east India. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 25: 103-110, 2004.
- Khurana E., Shingh J.S.: Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*, 28: 39-52, 2001.
- Kozłowski T.T., Pallardi S.G.: Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. *The Botanical Review*, 68: 270-334, 2002.
- Krock B., Schmidt S., Hertweck C., Baldwin I.T.: Vegetation-derived abscisic acid and four terpenes enforce dormancy in seeds of the post-fire annual, *Nicotiana attenuata*. *Seed Science Research*, 12: 239-252, 2002.
- Lacey E.P.: Parental effects in *Plantago lanceolata* L.I. A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects. *Evolution*, 50: 865-878, 1996.
- Lang G.A., Early J.D., Arroyave N.J., Darnell R.L., Martin G.C., Stutte G.W.: Dormancy-Toward a Reduced, Universal Terminology. *Hortscience*, 20: 809-812, 1985.
- Laštůvka Z.: Koakce a kompetice vyšších rostlin. *Academia*, Praha, 1986.
- Leake J.R.: The Biology of Myco-Heterotrophic ('Saprophytic') Plants. *New Phytologist*, 127: 171-216, 1994.
- Leishman M.R., Murray B.R.: The relationship between seed size and abundance in plant communities: model predictions and observed patterns. *Oikos*, 94: 151-161, 2001.
- Leishman M.R., Westoby M.: The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions - experimental evidence from semiarid species. *Journal of Ecology*, 82: 249-258, 1994.

- Li J., Zhao C.Y., Song Y.J., Sheng Y., Zhu H.: Spatial patterns of desert annuals in relation to shrub effects on soil moisture. *Journal of Vegetation Science*, 21: 221-232, 2010.
- Linhart Y.B.: Density-dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species. *Journal of Ecology*, 64: 375-380, 1976.
- Linkosalo T., Lechowicz M.J.: Twilight far-red treatment advances leaf bud burst of silver birch (*Betula pendula*). *Tree Physiology*, 26: 1249-1256, 2006.
- Lorrain S., Allen T., Duek P.D., Whitelam G.C., Fankhauser C.: Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. *The Plant Journal*, 53: 312-323, 2008.
- Luzuriaga a.l., Escudero A., Perez-García F.: Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46: 163-174, 2006.
- Mahall B.E., Callaway R.M.: Root Communication Mechanism and Intracommunity Distributions of Two Mojave Desert Shrubs. *Ecology*, 73: 2145-2151, 1992.
- Mahall B.E., Callaway R.M.: Root Communication Among Desert Shrubs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88: 874-876, 1991.
- Maina G.G., Brown J.S., Gersani M.: Intra-plant versus Inter-plant Root Competition in Beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*, 160: 235-247, 2002.
- Mallik M.A.B., Williams R.D.: Allelopathic growth stimulation of plants and microorganisms. *Allelopathy Journal*, 16: 175-198, 2005.
- Mandák B.: Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: A comparative study. *Flora*, 198: 45-54, 2003.
- McCullough J.M.W., Shropshire W.: Physiological predetermination of germination responses in *Arabidopsis thaliana* (L) HEYNH. *Plant and Cell Physiology*, 11: 139-148, 1970. citováno z Dechaine et al., 2009.
- Milberg P., Andersson L., Thompson K.: Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10: 99-104, 2000.
- Miller T.E., Winn A.A., Schemske D.W.: The Effects of Density and Spatial Distribution on Selection for Emergence Time in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 81: 1-6, 1994.
- Minorsky P.V.: Allelopathy and grain crop production. *Plant Physiology*, 130: 1745-1746, 2002.
- Miyoshi K., Mii M.: Ultrasonic treatment for enhancing seed germination of terrestrial orchid, *Calanthe discolor*, in asymbiotic culture. *Scientia Horticulturae*, 35: 127-130, 1988.
- Moleele M.N., Reed M.S., Motoma L., Seabe O.: Seed weight patterns of *Acacia tortilis* from seven seed provenances across Botswana. *African Journal of Ecology*, 43: 146-149, 2005.
- Moles A.T., Westoby M.: Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species. *Oikos*, 99: 241-248, 2002.
- Molish H.: Die Einfluss siner Pflanze auf die andere-Allelopathie, Gustav Fischer: Jena, 1937. citováno z Oliveros-Bastidas et al., 2009.
- Morelli G., Ruberti I.: Light and shade in the photocontrol of *Arabidopsis* growth. *Trends in Plant Science*, 7: 399-404, 2002.
- Morelli G., Ruberti I.: Shade Avoidance Responses. Driving Auxin along Lateral Routes. *Plant Physiology*, 122: 621-626, 2000.
- Mueller R.C., Wade B.D., Gehring C.A., Whitham T.G.: Chronic herbivory negatively impacts cone and seed production, seed quality and seedling growth of susceptible pinyon pines. *Oecologia*, 143: 558-565, 2005.
- Murray B.R.: Density-dependent germination and the role of seed leachate. *Australian Journal of Ecology*, 23: 411-418, 1998.
- Nakamura S.I.: Einige Experimente zur Samenkeimung einer chlorophyllfreien Erdorchidee *Galeola septentrionalis* Reichb.f.. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto, University Botany* 4, 86: 1-48, 1964. citováno z Rasmussen, 1995.
- Nakamura S.I.: Zur Samenkeimung einer chlorophyllfreien Erdorchidee *Galeola septentrionalis* Reichb. f.. *Zeitschrift für Botanik*, 50: 487-497, 1962. citováno z Rasmussen, 1995
- Niemelä N., Markkola A., Mutikainen P.: Modification of competition between two grass species by a hemiparasitic plant and simulated grazing. *Basic and Applied Ecology*, 9: 117-125, 2008.
- Nishida N., Tamotsu S., Nagata N., Saito C., Sakai A.: Allelopathic Effects of Volatile Monoterpenoids Produced by *Salvia leucophylla*: Inhibition of Cell Proliferation and DNA Synthesis in the Root Apical Meristem of *Brassica campestris* Seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 1187-1203, 2005.

- Noland T.L., Parker W.C., Morneau A.E.: Natural variation in seed characteristics of eastern white pine (*Pinus strobus* L.). *New Forests*, 32: 87-103, 2006.
- Norsworthy J.K., Oliveira M.J.: Light and temperature requirements for common cocklebur (*Xanthium strumarium*) germination during after ripening under field conditions. *Weed Science*, 55: 227-234, 2007.
- Novoplansky A., Cohen D., Sachs T.: How *Portulaca* seedlings avoid their neighbors. *Oecologia*, 82: 490-493, 1990.
- Novoplansky A., Goldberg D.E.: Effects of Water Pulsing on Individual Performance and Competitive Hierarchies in Plants. *Journal of Vegetation Science*, 12: 199-208, 2001.
- Oliveros-Bastidas A.J., Macías F.A., Fernández C.C., Molinillo D.M.J.M.G.: Exudatos de la raíz y su relevancia actual en las interacciones alelopáticas. *Química Nova*, 32: 198-213, 2009.
- Orr G.L., Haidar M.A., Orr D.A.: Smallseed dodder (*Cuscuta planiflora*) phototropism toward far-red when in white light. *Weed Science*, 44: 233-240, 1996.
- Orrock J.L., Christopher C.C.: Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *American Journal of Botany*, 97: 694-699, 2010.
- Oyerinde R.O., Otusanya O.O., Akpor O.B.: Allelopathic effect of *Tithonia diversifolia* on the germination, growth and chlorophyll contents of maize (*Zea mays* L.). *Scientific Research and Essay*, 4: 1553-1558, 2009.
- Palmblad I.G.: Competition in Experimental Populations of Weeds with Emphasis on Regulation of Population Size. *Ecology*, 49: 26 - 34, 1986.
- Parker W.C., Noland T.L., Morneau A.E.: The effects of seed mass on germination, seedling emergence, and early seedling growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.). *New Forests*, 32: 33-49, 2006.
- Pavlová L.: Fyziologie rostlin. Karolinum, UK Praha, 2005.
- Pavlová L., Daněk L.: Fotomorfogeneze II. Fytochromy. *Biologické listy*, 67: 207-224, 2002.
- Paz H., Martinez-Ramos M.: Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 84: 439-450, 2003.
- Paz H., Martinez-Ramos M.: Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 84: 439-450, 2003.
- Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E., Dalling J.W.: Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Functional Ecology*, 17: 394-402, 2003.
- Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E., Dalling J.W.: Germination Ecology of Neotropical Pioneers: Interacting Effects of Environmental Conditions and Seed Size. *Ecology*, 83: 2798-2807, 2002.
- Peng S.-L., Wen J., Guo Q.-F.: Mechanism and Active Variety of Allelochemicals. *Acta Botanica Sinica*, 46: 757-766, 2004.
- Pierik R., Millenaar F.F., Peeters A.J.M., Voesenek L.A.C.J.: New perspectives in flooding research: the use of shade avoidance and *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 96: 533-540, 2005.
- Pierik, R., Whitelam G.C., Voesenek L.A.C.J., de Kroon H., Visser E. J.W.: Canopy studies on ethylene-insensitive tobacco identify ethylene as a novel element in blue light and plant-plant signalling. *Plant Journal*, 38: 310-319, 2004.
- Pierson F.B., Wight J.R.: Variability of near-surface soil temperature on sagebrush rangeland. *Journal of Range Management*, 44: 491-497, 1991.
- Pons T.J.: Seed responses to Light In: Fenner M, ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, UK: CAB International, 237-260, 2000.
- Poorter L., Rose S.A.: Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387, 2005.
- Press M.C., Phoenix G.K.: Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166: 737-751, 2005.
- Qadir S.A., Abbasi M.: Chemical interaction between seeds of common plants. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research*, 14: 211-218, 1971. citováno z Bergelson et Perry, 1989.
- Quail P.H.: Phytochromes. *Current Biology*, 20: R504-R507, 2010.
- Quintana J.R., Cruz A., Fernandez-Gonzalez F., Moreno J.M.: Time of germination and establishment success after fire of three obligate seeders in a Mediterranean shrubland of central Spain. *Journal of Biogeography*, 31: 241-249, 2004.
- Raaijmakers J.M., Paulitz T.C., Steinberg C., Alabouvette C., Moëgne-Loccoz Y.: The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil*, 321: 341-361, 2009.

- Ramirez-Valiente J.A., Valladares F., Gil L, Aranda I.: Population differences in juvenile survival under increasing drought are mediated by seed size in cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, 257: 1676-1683, 2009.
- Rashid M.H., Asaeda T., Uddin M.N.: The Allelopathic Potential of Kudzu (*Pueraria montana*). *Weed Science*, 58: 45-55, 2010a.
- Rasmussen H.N.: *Terrestrial orchids, from seed to mycotrophic plant*. Cambridge University Press, Great Britain, 1995.
- Reed J.W., Nagpal P, Poole D.S., Furuya M., Chory J.: Mutations in the gene for the red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout *Arabidopsis* development. *The Plant Cell*, 5: 147–157, 1993.
- Reich P.B., Oleksyn J., Tjoelker M.G.: Seed mass effects on germination and growth of diverse European Scots pine populations. *Canadian Journal of Forest Research Revue*, 24: 306–320, 1994.
- Reich P.B., Tjoelker M.G., Walters M.B., Vanderklein D.W., Buschena C.: Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12: 327-338, 1998.
- Reigosa M.J., Pazos-Malvido E.: Phytotoxic Effects of 21 Plant Secondary Metabolites on *Arabidopsis thaliana* Germination and Root Growth. *Journal of Chemical Ecology*, 33: 1456-1466, 2007.
- Reinhardt K., Smith W.K., Carter G.A.: Clouds and cloud immersion alter photosynthetic light quality in a temperate mountain cloud forest. *Botany*, 88: 462-470, 2010.
- Requena N., Serrano E., Ocón A., Breuninger M.: Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochemistry*, 68: 33-40, 2007.
- Rice E.L.: *Allelopathy*. Second Edition. Academic Press, Orlando, Florida, 1984.
- Rice K.J.: Responses of *Erodium* to varying microsites – the role of germination cueing. *Ecology*, 66: 1651-1657, 1985.
- Rice K.J., Gordon D.R., Hardison J.L., Welker J.M.: Phenotypic variation in seedlings of a “keystone” tree species (*Quercus douglasii*): the interactive effects of acorn source and competitive environment. *Oecologia*, 96: 537-547, 1993.
- Roach D.A., Wulff R.D.: Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 209-235, 1987.
- Ross M.A., Harper J.L.: Occupation of Biological Space During Seedling Establishment. *Journal of Ecology*, 60: 77-88, 1972.
- Schenk H.J.: Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94: 725-739, 2006.
- Schenk H.J., Callaway R.M., Mahall B.E.: Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research*, 28: 145-180, 1999.
- Schiffers K., Tielbörger K.: Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology* 94: 336-341, 2006.
- Schippers P., Groenendael J.M., Vleeshouwers L.M., Hunt R.: Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos*, 95: 198-210, 2001.
- Schmelz E.A., Alborn H.T., Engelberth J., Tumlinson J.H.: Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatile emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiology*, 133: 295-306, 2003.
- Schmitt J., Niles J., Wulff R.D.: Norms of Reaction of Seed traits to Maternal Environments in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist*, 139: 451-466, 1992.
- Schrader J.A., Graves W.R.: Seed germination of *Dirca* (leatherwood): Pretreatments and interspecific comparisons. *Hortscience*, 40: 1838-1842, 2005.
- Schwinning S., Weiner J.: Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113: 447-455, 1998.
- Scopel A.L., Ballaré C.L., Radosevich S.R.: Photostimulation of Seed Germination During Soil Tillage. *New Phytologist*, 126: 145-152, 1994.
- Scopel A.L., Ballaré C.L., Sánchez R.A.: Induction of extreme light sensitivity in buried weed seeds and its role in the perception of soil cultivations. *Plant, Cell and Environment*, 14: 501-508, 1991.
- Selosse M.A., Le Tacon F.: The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 15-20, 1998.
- Sharrock R.A., Clack T.: Patterns of Expression and Normalized Levels of the Five *Arabidopsis* Phytochromes. *Plant Physiology*, 130: 442-456, 2002.

- Shin J., Kima K., Kang H., Zulfugarov I.S., Bae G., Lee C.-H., Lee D., Choi G.: Phytochromes promote seedling light responses by inhibiting four negatively-acting phytochrome-interacting factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 7660-7665, 2009.
- Singh H.P., Batish D.R., Kohli R.K.: Autotoxicity: Concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18: 757-772, 1999.
- Sisodia S., Siddiqui M.B.: Allelopathic potential of rhizosphere soil of *Croton bonplandianum* on growth and establishment of some crop and weed plants. *African Journal of Agricultural Research*, 4: 461-467, 2009.
- Smith C.C., Fretwell S.D.: Optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108: 499-506, 1974.
- Smith H., Whitelam G.C.: The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment*, 20: 840-844, 1997.
- Smith N.J.C., Zahid D.M., Ashwath N., Midmore D.J.: Seed ecology and successional status of 27 tropical rainforest cabinet timber species from Queensland. *Forest Ecology and Management*, 256: 1031-1038, 2008.
- Souza D.R., Martins M.L., Carmo F.M.S.: A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression. *Biological Invasions*, 12: 1543-1555, 2010.
- Stamm P., Kumar P.P.: The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance. *Journal of Experimental Botany*, 61: 2889-2903, 2010.
- Steets J.A., Ashman T.L.: Maternal effects of herbivory in *Impatiens capensis*. *International Journal of Plant Sciences*, 171: 509-518, 2010.
- Streng D.R., Glitzenstein J.S., Harcombe P.A.: Woody Seedling Dynamics in an East Texas Floodplain Forest. *Ecological Monographs*, 59: 177-204, 1989.
- Sultan S.E.: Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*. *Ecology* 77: 1791-1807, 1996.
- Sultan S.E., Bazzaz F.A.: Phenotypic Plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and Uniformity in Genotypic Norms of Reaction to Light. *Evolution*, 47: 1009-1031, 1993a.
- Sultan S.E., Bazzaz F.A.: Phenotypic Plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of Reaction to Soil Moisture and the Maintenance of Genetic Diversity. *Evolution*, 47: 1032-1049, 1993b.
- Sultan S.E., Bazzaz F.A.: Phenotypic Plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The Evolution of Ecological Breadth for Nutrient Environment. *Evolution*, 47: 1050-1071, 1993c.
- Sun K., Chen Y., Wagerle T., Linnstaedt D., Currie M., Chmura P., Song Y., Xu M.: Synthesis of butenolides as germination stimulants. *Tetrahedron Letters*, 49: 2922-2925, 2008.
- Sutton A., Staniforth R.J., Tardif J.: Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northwestern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 80: 482-493, 2002.
- Takano M., Inagaki N., Xie X., Kiyota S., Baba-Kasai A., Tanabata T., Shinomura T.: Phytochromes are the sole photoreceptors for perceiving red/far-red light in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 14705-14710, 2009.
- Tawaha A.M., Turk M.A.: Allelopathic Effects of Black Mustard (*Brassica nigra*) on Germination and Growth of Wild Barley (*Hordeum spontaneum*). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189: 298-303, 2003.
- Tester M., Morris C.: The penetration of light through soil. *Plant, Cell and Environment*, 10: 281-286, 1987.
- Tielbörger K., Prasse R.: Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos*, 118: 795-800, 2009.
- Tielbörger K., Valleriani A.: Can seeds predict their future? Germination strategies of density-regulated desert annuals. *Oikos*, 111: 235-244, 2005.
- Turker M., Battal P., Agar G., Gulluce M., Sahin F., Erez M.E., Yildirim N.: Allelopathic effects of plants extracts on physiological and cytological processes during maize seed germination. *Allelopathy Journal*, 21: 273-286, 2008.
- Turkington R., Goldberg D.E., Olsvig-Whittaker L., Dyer A.R.: Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments*, 61: 377-396, 2005.
- van der Heijden G.A., Horton T.R.: Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97: 1139-1150, 2009.

- van Hinsberg A.: Maternal and Ambient Environmental Effects of Light on Germination in *Plantago lanceolata*: Correlated Responses to Selection on Leaf Length. *Functional Ecology*, 12: 825-833, 1998
- Vandelook F., Van de Moer D., Van Assche J.A.: Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Functional Ecology*, 22: 470-478, 2008.
- Vázquez-Yanes C., Orozco-Segovia A., Rincón E., Sánchez-Coronado M.E., Huante P., Toledo J.R., Barradas V.L.: Light Beneath the Litter in a Tropical Forest: Effect on Seed Germination. *Ecology*, 71: 1952-1958, 1990.
- Venable D.L., Brown J.S.: The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, 108: 31-55, 1993.
- Venable D.L., Lawlor L.: Delayed Germination and Dispersal in Desert Annuals: Escape in Space and Time. *Oecologia*, 46: 272-282, 1980.
- Verdu M., Traveset A.: Early Emergence Enhances Plant Fitness: A Phylogenetically Controlled Meta-Analysis. *Ecology*, 86: 1385-1394, 2005.
- Verhoeven K.J.F., Jansen J.J., van Dijk P.J., Biere A.: Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. *New Phytologist*, 185: 1108-1118, 2010.
- Violle C., Castro H., Richarte J., Navas M. L.: Intraspecific seed trait variations and competition: passive or adaptive response? *Functional Ecology*, 23: 612-620, 2009.
- Violle C., Richarte J., Navas M.L.: Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, 94: 196-205, 2006.
- Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H.J., Karssen C.M.: Redefining Seed Dormancy: An Attempt to Integrate Physiology and Ecology. *Journal of Ecology*, 83: 1031-1037: 1995.
- Wang P., Kong C., Sun B., Xu X.: Allantoin-induced changes of microbial diversity and community in rice soil. *Plant Soil*, 332: 357-368, 2010.
- Wang Y., Wu F., Liu S.: Allelopathic effects of root exudates from wheat, oat and soybean on seed germination and growth of cucumber. *Allelopathy Journal*, 24: 103-112, 2009.
- Watkinson A.R., Lonsdale W.M., Firbank L.G.: A neighbourhood approach to self-thinning. *Oecologia*, 56: 381-384, 1983.
- Wei X. Z., Liao J. X., Jiang M. X.: Effects of pericarp, storage conditions, seed weight, substrate moisture content, light, GA₃ and KNO₃ on germination of *Euptelea pleiospermum*. *Seed Science and Technology*, 38: 1-13, 2010.
- Weiner J.: Size Hierarchies in Experimental Populations of Annual Plants. *Ecology*, 66: 743-752, 1985.
- Weiner J.: The influence of competition on plant reproduction. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, 1988. citováno z Weiner, 2004
- Weiner J.: Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 207-215, 2004.
- Weiner J., Fishman L.: Competition and Allometry in *Kochia scoparia*. *Annals of Botany*, 73: 263-271, 1994.
- Weiner J., Rosenmeier L., Massoni E. S., Vera J. N., Plaza E. H., Sebastia M. T.: Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? *Botany*, 87: 475-481, 2009.
- Weiner J., Thomas S.C.: Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 47: 211-222, 1986.
- Westoby M., Falster D. S., Moles A. T., Vesk P. A., Wright I. J.: Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159, 2002.
- Whittle C. A., Otto S. P., Johnston M. O., Krochko J. E.: Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany*, 87: 650-657, 2009.
- Xiao W., Brown R. C., Lemmon B. E., Harada J. J., Goldberg R. B., Fischer R. L.: Regulation of Seed Size by Hypomethylation of Maternal and Paternal Genomes. *Plant Physiology*, 142: 1160-1168, 2006.
- Xiong J., Wang H.B., Qiu L., Wu H.W., Chien R.S., He H.B., Lin R.Y., Lin W.X.: qRT-PCR analysis of key enzymatic genes related to phenolic acid metabolism in rice accessions (*Oryza Sativa* L.) exposed to low nitrogen treatment. *Allelopathy Journal*, 25: 345-356, 2010.
- Yu J.Q., Shou S.Y., Qian Y.R., Zhu Z.J., Hu W.H.: Autotoxic potential of cucurbit crops. *Plant and Soil*, 223: 147-151, 2000.
- Zhou K., Zhou X., Yang L., Hao F., Wang Z., Guo W.: Autotoxic effects of *Chrysanthemum morifolium* (Ramat) Tzvel.). *Allelopathy Journal*, 24: 91-102, 2009.