

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Tereza Mašková

Vývoj kořenového systému v raných fázích rostlinné
ontogeneze

Root system development in the early phases of plant ontogeny

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Martin Weiser

Praha, 2013

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

V Praze dne

Tereza Mašková

Poděkování: Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu práce Martinu Weiserovi za cenné rady a připomínky, za občasnou péči o klíčící semínka a za důvěru, které se mi po celou dobu mého studia dostávalo. Dále děkuji pracovníkům katedry botaniky a svým spolužákům za diskutování práce na katedrových seminářích. Děkuji Aničce Vaněčkové a Petru Pechovi za pomoc při lepení květináčů. Děkuji Michalu Maškovi a Ondřeji Šebestovi za pomoc při počítačovém zpracování naskenovaných obrazů kořenových systémů. Děkuji mé mamince za jazykové korektury práce. Děkuji Timu Hortovi za jazykové korektury anglicky psaného textu. Děkuji mému manželovi Michalovi a našim dětem Olince a Edovi za to, že jsou a za všechny úsměvy, které mi každý den věnují. A především děkuji všem, kteří v dokončení práce nevěřili.

Abstrakt

Vývoj kořenového systému v raných fázích rostlinné ontogeneze

Klíčení semene a následný vývoj kořenového systému je pro nově vznikající rostlinu kritickým obdobím života. Musí rozpoznat a vhodně a rychle zareagovat na podmínky okolního prostředí, ve kterých se ocitla. Jakým způsobem tento vývoj probíhá a jaká je výsledná architektura kořenového systému, závisí nejenom na podmínkách prostředí, ale také na rostlině samotné. Různé druhy se mohou ve své reakci velmi lišit.

Tato práce zkoumá vývoj kořenového systému rostliny v prvních čtyřech týdnech jejího života v závislosti na množství dostupných živin v substrátu a množství dostupných živin, které si nese v semeni s sebou od mateřské rostliny. Dotýká se také vztahu mezi klíčivostí semen a jejich velikostí a množstvím dostupných živin.

Nebyly nalezeny rozdíly v klíčivosti semen v závislosti na koncentraci dostupných živin. Jednotlivé druhy se však liší v rychlosti klíčení.

Hmotnost biomasy rostlinného těla roste s rostoucím množstvím dostupných živin v substrátu. U druhů s malými semeny je tento nárůst relativně větší. Druhy s velkými semeny s rostoucí koncentrací dostupných živin investují relativně více do nadzemní části než druhy se semeny malými.

Celkový tvar kořenového systému rostliny a jeho vývoj v čase je druhově specifický a má vztah k hmotnosti semene daného druhu. Tento tvar ani jeho vývoj v čase v rané fázi rostlinné ontogeneze však není ovlivněn množstvím dostupných živin v substrátu. Naproti tomu délky a počty jednotlivých řádů kořenů ovlivňovány koncentrací dostupných živin v substrátu jsou a to schodně pro všechny sledované druhy.

Množství živin uložených v semeni rostliny i množství živin dostupných v okolním substrátu ovlivňuje růst rostliny v prvních týdnech po jejich vyklíčení. Živiny uložené v semeni přitom mají dopad na jiné sledované parametry než živiny dostupné v okolním substrátu.

Klíčová slova: vývoj kořenového systému, architektura, dostupnost živin, klíčivost semen, R/S ratio, Fabaceae

Abstract

Root system development in the early phases of plant ontogeny

Seed germination and subsequential development of the root system is a critical stage of life of a newly rising plant. The plant must recognise and suitably and quickly find an answer to the environmental conditions in which it finds itself. However, the way in which the root system develops and its final architecture depends not only on the environmental conditions but also on the plant itself. In addition, responses to different conditions may vary among different plant species.

This work examines the development of a root system in the first four weeks of a plant's life. It observes the dependence on the amount of available nutrients in the substrate and on the amount of available nutrients the seed is given by the mother plant. It also briefly touches on the relations between seed germination, seed size and the amount of available nutrients.

No differences relating to the amount of available nutrients were found in seed germination. However, differences in germination speeds were found between plant species.

Plant biomass increases with the increasing amount of available nutrients in the substrate. This increase is relatively greater for plant species with a small seed size. Plant species with a big seed size invest relatively more resources in their aboveground biomass than plant species with a small seed size.

The general design of the root system and its development in time is species specific and is related to the seed size. Surprisingly, both design and development in time are not affected by the amount of nutrients available in the substrate. By contrast, the lengths and numbers of roots are affected by the amount of nutrients available in the substrate and the effect is equal for all observed species.

The initial stage of the plant's growth is affected by the amount of available nutrients in the seed and the amount of available nutrients in the substrate. Nutrients available in the seed influence different parameters than the nutrients available in the substrate.

Key words: root-system development, nutrient availability, seed germination, R/S ratio, Fabaceae

Obsah

1 Úvod	8
1.1 Kořenový systém rostliny	10
1.2 Množství dostupných živin v substrátu a jejich vliv na kořenový systém rostliny	13
1.3 Klíčení semen	18
1.4 Cíle práce	19
2 Metodika	22
2.1 Výběr druhů	22
2.2 Stanovení hmotnosti semen	24
2.3 Pěstování rostlin	24
2.4 Obrazová analýza kořenů	27
2.5 Dílčí pokus s různými úrovněmi hnojiva	30
2.6 Hlavní pokus	31
2.7 Vývoj kořenového systému v čase	32
2.8 Klíčivost semen jednotlivých druhů	34
2.9 Statistické zpracování	35
3 Výsledky	41
3.1 Hmotnost kořenového systému rostliny	41
3.2 Vývoj kořenového systému v čase	42
3.3 Klíčivost semen jednotlivých druhů	44

4	Diskuze	55
4.1	Hmotnost kořenového systému rostliny	56
4.2	Vývoj kořenového systému v čase	60
4.3	Klíčivost semen jednotlivých druhů	61
5	Závěr	63
	Reference	65
A	Ukázka kořenových systémů sledovaných druhů	75

Kapitola 1

Úvod

Když ze semene vyklíčí nová rostlinka, ocitá se v pro ni více či méně neznámém a nepředvídatelném prostředí. Musí umět na podmínky prostředí vhodně a rychle zareagovat, aby obstála v tvrdé konkurenci svých sousedů a dokázala tak na místě vyklíčení přežít. Přízpůsobivost je u rostlin naprosto zásadní, protože rostliny jsou, na rozdíl od živočichů, organizmy přisedlé, žijící celý život na jednom místě, bez možnosti aktivního pohybu na větší vzdálenosti (Forde & Lorenzo 2001). Rostlina se buď s podmínkami, které jsou v jejím bezprostředním okolí, vyrovná a přežije nebo prostě nepřežije.

Na počátku samostatného života nového rostlinného jedince je semeno, struktura vzniklá na mateřském jedinci. Po dozrání se semeno z mateřského jedince uvolňuje, šíří se na menší či větší vzdálenosti a pokud se ocitne ve vhodném prostředí, vyklíčí, a tak vznikne nová rostlinka. Mateřská rostlina se musí rozhodnout, zda zdroje, které má k dispozici pro tvorbu semen, investuje do velkého počtu malých semen, kde do každého jednoho z nich však neuloží téměř nic nebo naopak do malého počtu velkých semen s velkou zásobou zdrojů (Gambín & Boráss 2009, Henery & Westoby 2001, Smith & Fretwell 1974).

Jednotlivé rostlinné druhy se vzájemně liší ve velikosti (potážmo hmotnosti) semen. V rámci jednoho rostlinného druhu je však velikost semene poměrně konstantní (Harper et al. 1970), respektive vnitrodruhová variabilita ve velikosti semen je mnohem menší než variabilita mezidruhová (Ellison 2001). Pokud má

mateřská rostlina nedostatek zdrojů, řeší to obvykle snížením počtu semen, ne změnou jejich velikosti (Vega et al. 2001), i když lze narazit i na druhy rostlin, které se chovají spíše opačně (Parciak 2002). Z uvedeného vyplývá, že každý druh má svou strategii, podle které se chová, pokud jde o tvorbu semen a jejich šíření. S tím je také spjato, jakým způsobem se chová klíčící rostlinka v ranné fázi své ontogeneze.

Obecně lze říci, že výhodou velkého počtu malých lehkých semen je jejich dobrá šířitelnost i na větší vzdálenosti a také větší pravděpodobnost toho, že se alespoň některé z nich dostane do vhodných podmínek prostředí, kde se bude vyklíčené rostlince dařit. Nevýhodou této strategie je však bezesporu to, že nově vznikající rostlinka nemá téměř žádné zdroje, které by si přinesla v semeni s sebou. Od úplného vyklíčení se musí postarat o jejich získávání sama. Naproti tomu rostlinky vyklíčené z velkých semen mají zásobu zdrojů, z které mohou v ranných fázích svého života čerpat. To je však zapláceno jejich horší šířitelností a také tím, že jejich počet na mateřskou rostlinu je menší. Tedy je menší i šance, že se semeno ocitne ve vhodném prostředí k životu (Parciak 2002).

Ukazuje se, že velikost semen může hrát důležitou roli v přežívání semenáčků v podmínkách, které jsou nějakým způsobem nepříznivé. Existuje mnoho dokladů o tom, že semenáčky druhů s velkými semeny přežívají lépe v podmínkách s omezeným množstvím světla (Leishman & Westoby 1994). Grime & Jeffrey (1965) ukazují, že velikost semene hraje důležitou roli u lesních druhů, kde jsou semenáčky schopny přežít v zastíněném podrostu delší dobu. Tím se zvětšuje pravděpodobnost vzniku na světlo bohatého gapu, místa příznivého pro jejich další růst. Tento mechanismus je velmi pochopitelný v dynamickém lesním prostředí. Avšak i v prostředí, kde gapová dynamika není běžným jevem, např. husté, zapojené křovinaté porosty, mohou mít druhy s většími semeny výhodu. Z většího semene vznikne větší semenáček, který zachycuje světlo větší plochou a zároveň více stíní svým sousedům. Naproti tomu, druhy s malými semeny

mají výhodu v ranně sukcesních společenstvech díky svému většímu počtu, lepší šířitelnosti a rychlejšímu růstu semenáčků (Foster 1986).

Reakci semenáčků na dostupnost světla, jeden z významných zdrojů získávaných nadzemní částí rostliny, můžeme odhadovat podle velikosti semene sledovaného druhu. Přirozeně se nabízí otázka, zda existuje také nějaký vztah mezi velikostí semene daného druhu a reakcí semenáčku na dostupnost živin v substrátu, tedy na dostupnost zdroje získávaného naopak podzemní částí rostliny. Pokud takováto reakce existuje, bude pravděpodobně pozorovatelnější na podzemní části rostliny. Jednoduše si to lze představit tak, že rostlina v prostředí s nedostatkem živin se bude snažit zvýšit jejich dostupnost modifikací svého kořenového systému, a to buď vytvořením hustší kořenové sítě nebo vytvořením delších kořenů, které se dostanou dál od místa jejího růstu, kde může být koncentrace živin odlišná.

1.1 Kořenový systém rostliny

Kořenový systém je pro rostlinu životně důležitý orgán. Nejenže jí slouží k uchycení v půdě, ale také skrz něho získává většinu toho, co ke svému životu potřebuje. Nelze samozřejmě popřít, že nadzemní část, se svou schopností zachytávat sluneční záření nebo absorbovat oxid uhličitý, je neméně významná, avšak tyto procesy se bez vody a živin získávaných z půdy právě kořeny neobejdou. Obě dvě části rostliny jsou tak těsně propojeny, ani bez jedné by rostlina existovat nemohla. Rostlina je tak téměř vždy postavena do situace, kdy musí volit, kam investovat. Zda do kořenového systému, zajistit si tak dost vody a živin, avšak s rizikem, že bude susedními rostlinami přerostena a zastíněna nebo do nadzemní části, čímž si naopak zajistí dostatečný přísun světla, ale zase hrozí nebezpečí nedostatku vody a minerálních látek.

V rámci samotného kořenového systému pak rostlina volí, zda nově vytvářeným kořenem zahustit již obsazený prostor v půdě nebo ho vyslat dále. Hustá kořenová síť s mnoha postranními kořeny až několika řádů je výhodná v prostředí s velkým množstvím dostupných živin. Zahušťování kořenového systému rost-

liny tak vede ke zvyšování zisku živin z nejbližšího okolí rostliny. Pokud je ale v okolí rostliny živin málo, vytvořením dalšího postranního kořene rostlina nezíská nástroj na získávání dalšího podstatného množství živin a je tedy pro ni pravděpodobně výhodnější vyslat tento kořen do vzdálenějšího místa. To s sebou nese samozřejmě riziko, že tam bude živin méně než na místě, kde rostlina roste, případně toto vzdálenější místo bude již obsazeno rostlinou jinou. Rostlina tedy musí pečlivě zvážit, co bude tvorba nového kořene stát a co tím může získat a vyslat své kořeny jen do těch míst, kde na tom nebude trpět (O'Brien et al. 2007). Závisí to nejenom na rozmístění zdrojů v okolí rostliny (He et al. 2003), ale také na kompetici se sousedními rostlinami (Gersani et al. 1998, McNickle & Cahill 2009). U úvahy musíme dále vzít také fakt, že kořenový systém rostliny je orgán, který má více funkcí než pouhé získávání živin z půdy. Neméně důležitou funkcí je také získávání vody. Výsledné chování rostliny tedy bude záviset na dostupnosti obou zdrojů. Dostupnost vody je často dobře predikovatelná, lze tedy předpokládat že především kvůli ní rostliny vysílají své kořeny do hloubky, kde jí bývá obvykle více (Hund et al. 2009, Lynch 1995).

Základní architektura kořenového systému každého druhu rostlin je dána geneticky (Fitter et al. 1991), zásadním způsobem se však může mezi jednotlivými druhy lišit. Například dvouděložné rostliny tvoří jeden hlavní kořen, z něhož odstupují primární postranní kořeny, z nichž mohou dále odstupovat sekundární postranní kořeny. Naproti tomu jednoděložné rostliny vytvářejí svazčité kořeny, bez možnosti odlišit kořen hlavní a kořeny postranní.

Svoji roli hraje také heterogenita prostředí. Na prostorovou variabilitu reaguje kořenový aparát velmi často různým růstem – rozdílnou frekvencí větvení, různými délkami větví, rozdílným úhlem, pod kterým postranní větve odstupují atd. (Altman & Waisel 1997, Gregory et al. 1987). Takovéto morfologické reakce jsou dokumentovány pro prostorové rozdíly v koncentraci živin, vody (Audus 1975, Day et al. 2003, Jackson & Barlow 1981) a kyslíku v půdě (Vartapetian & Jackson 1997), dokonce pro rozdíly v koncentraci kořenů jiných rostlin (Gersani et

al. 1998) a rozdílnou koncentraci kořenů různě příbuzných jedinců (Gruntman & Novoplansky 2004). Přitom se ukazuje, že rostliny z na živiny bohatého prostředí reagují na prostorovou i časovou heterogenitu prostředí odlišným způsobem, než rostliny z prostředí na živiny chudého (Fransen et al. 1999, Robinson & Rorison 1983). Druhy z na živiny bohatého prostředí jsou schopné živiny absorbovat efektivněji a vykazují větší míru plasticity kořenového systému, než druhy z prostředí chudého na živiny, které však naproti tomu dokáží efektivněji využívat krátkodobé zvýšení dostupnosti živin (Campbell & Grime 1989).

Fenotyp kořenového systému rostlin vykazuje velkou míru plasticity. V závislosti na okolních podmínkách se mění morfologie kořenů, na ní pak závisí absorpční schopnosti celého kořenového systému (Bray 1954, Fitter et al. 1991, Yi et al. 2007). Výsledná architektura je ovlivněna značným množstvím faktorů a procesů. Již dlouho známým a dobře popsaným je gravitropismus, mechanismus způsobující růst kořenů směrem dolů (Lynch 1995, Wolverton et al. 2002). K růstu kořenového systému pak přispívá prodlužování hlavní osy (Spollen & Sharp 1991) a tvorba postranních kořenů (Dubrovsky et al. 2009, Lynch 1995). Právě postranní kořeny, jejich počet a uspořádání, jsou to, co určuje výsledný tvar a funkčnost celého kořenového systému. I když je jim věnována značná pozornost, není zcela jasné co a jakým způsobem přesně ovlivňuje jejich tvorbu a růst.

Existují různé druhy klasifikace kořenového systému podle odlišných kritérií. Wahid (2000) rozděluje kořenový systém vytrvalých bylin do šestnácti kategorií podle toho, odkud ze svého okolí získávají živiny. To může být užitečné v případě pěstování vícedruhových porostů. Vhodnou skladbou rostlin tak lze docílit maximálního využití celého půdního prostoru. Cannon (1949) dělí kořenový systém rostlin do kategorií podle způsobu vývoje postranních kořenů, avšak nezabývá se jeho funkčností. Funkčnost kořenového systému postihují klasifikace založené na jeho topologii. Ukazuje se, že dichotomicky větvený kořenový systém velmi dobře vede vodu a živiny z půdy ke stonku. Na druhé straně je kořenový systém s architekturou popisovanou jako „herringbone“. Má dlouhý hlavní kořen, ze kterého

odstupují postranní kořeny prvního řádu. Ty se již dále nevětví. Kořenový systém typu „herringbone“ je náročnější na výstavbu, hůře vede vodu a živiny z půdy ke stonku, avšak samotné získávání vody a živin z půdy je velmi dobré (Fitter 1987). Půjde tedy o trade-off mezi efektivním získáváním vody a živin z půdy a jejich efektivním vedením kořenovým systémem ke stonku. Kořenový systém rostlin z prostředí bohatých na vodu a živiny tak bude více dichotomicky větvený než kořenový systém rostlin z xerothermních stanovišť.

Architekturou kořenového systému, jeho odpovědí na rozličné faktory i způsobem jeho vizualizace se v poslední době zabývá celá řada prací. Např. Arima et al. (2001) popisuje kořenové systémy různých kultivarů rýže, Puhe (2003) shrnuje poznatky o kořenovém systému druhu *Picea abies* nebo Izumi & Iijima (2002), který kombinuje měření různých parametrů kořenového systému manioku s fraktální geometrií. Odpovědí kořenového systému na dostupnost jednotlivých živin se podrobněji zabývá následující podkapitola.

Na dostupnost živin v substrátu mohou rostliny reagovat nejen morfologickými změnami kořenového systému, ale také změnami ve fyziologii kořenů a to tím způsobem, že po zvýšení množství živin se zvýší také absorpční schopnost kořenů (Jackson et al. 1990, Jackson & Caldwell 1991, van Vuuren et al. 1996), v některých případech může mít takováto změna na příjem minerálních látek dokonce větší vliv než přirůstání kořenů (Robinson et al. 1994).

1.2 Množství dostupných živin v substrátu a jejich vliv na kořenový systém rostliny

Jednou z velmi důležitých funkcí kořenového systému rostliny je získávání živin ze substrátu, v němž rostlina koření. Množství minerálních látek, které je rostlina schopna absorbovat, závisí nejen na absorpční schopnosti kořenového systému rostliny, ale také na koncentraci absorbované látky v jeho okolí. Nesmíme také zapomenout na to, že různé minerální látky mají různé chemické vlastnosti, a tedy

jejich pohyb prostou difuzí nebo s tokem vodního sloupce je také různý (Chapin 1980).

Rostlina však není odkázána pouze na tento pasivní způsob získávání živin. V případě, že by zastoupení jednotlivých iontů v okolí rostliny bylo jiné než rostlina sama potřebuje, což můžeme v přirozených podmínkách očekávat téměř všude, by bylo přežití pro rostlinu velmi obtížné. Jak lze tedy předpokládat, rostliny dokáží získávat živiny i aktivním způsobem. Prenzel (1979) ukazuje na příkladu rostlin bučiny, že absorpce makroprvků vápníku, draslíku, dusíku a fosforu a mikroprvku manganu je větší, než by byla při získávání pouhým tokem vodního sloupce. Na druhou stranu absorpce hliníku, prvku pro rostliny toxického, je menší. Jak ukazují další práce (např. Nye 1966, Barber et al. 1963), je tento mechanismus široce rozšířen především pro získávání fosforu. U ostatních jmenovaných minerálů to však není tak přesvědčivé. Jiní autoři (Hanawalt & Whittaker 1977, Oliver & Barber 1966) totiž uvádějí, že pro získávání draslíku a hořčíku je nejdůležitější prostá difuze. Tyto výsledky však nemusí být nutně v rozporu, neboť Prenzel (1979) pracuje s druhy bučiny (tedy místem, kde je půda značně kyselá), kdežto ostatní uvedené práce byly dělány na zemědělských rostlinách a dostupnost draslíku se mění s měnícím se pH půdy a obsahem ostatních živin (Bertol et al. 2011, Holb et al. 2009). Pasivní i aktivní způsob získávání živin je tedy zřejmě pro rostlinu nepostradatelný. Ani bez jednoho by se pravděpodobně neobešla a až kombinace těchto procesů jí dokáže zajistit dostatečné zásobení vším, co ke svému životu nezbytně potřebuje.

Absorbční schopnost kořenového systému je dána jeho fyziologií, která se může měnit v závislosti na okolním prostředí (Jackson et al. 1990, van Vuuren et al. 1996). Pro různé prvky však tato změna může být různá. Jackson & Caldwell (1991) ukazují, že při zvýšení množství dostupného fosforu se zvýší také absorbční schopnost kořenů pro fosfor. Avšak při zvýšení množství dostupného dusíku se zvýší absorbční schopnost kořenů pro dusík a zároveň draslík. Kdežto při zvýšení množství dostupného draslíku se absorbční kapacita kořenů nezmění. Pro

rostlinu je tedy důležité nejenom absolutní množství jednotlivých minerálních živin, které dokáže přijmout, ale také to, aby tyto minerální živiny byly ve správném poměru.

Také morfologie kořenů rostliny se může měnit přímo v závislosti na dostupnosti minerálních látek, což můžeme sledovat jako změnu v délce kořenů, počtu postranních kořenů, tloušťce kořenů nebo specifické délce kořenů, která je obvykle počítána jako celková délka kořenů dělena jejich živou hmotností. Stejně morfoloické změny kořenového systému však mohou být způsobeny i nepřímo. Práce Sun et al. (2010) ukazuje, že morfologii kořenového systému druhu *Larix gmelinii* výrazným způsobem ovlivňuje přítomnost ektomykorhizních hub. Ta zvětšuje průměr kořenů a snižuje jejich délku, a to v prostředí s nízkým i vysokým obsahem dostupného dusíku. Avšak v prostředí s vysokým obsahem dusíku je těchto symbiotických hub prokazatelně méně, z čehož vyplývá, že jejich vliv na konečnou podobu kořenového systému bude menší. Mnohé další práce také ukazují těsné propojení mezi ektomykorhizou a dostupností dusíku v půdě (Brunner & Brodbeck 2001, Riesen & Brunner 1996).

Obecně jsou minerální prvky nezbytné pro rostliny děleny podle jejich obsahu v sušině na makrobiogenní prvky, které jsou zastoupeny v 1 kg sušiny ve větším množství než 1 g a mikrobiogenní prvky, které jsou zastoupeny v 1 kg sušiny v množství menším než 0,1 g. Mezi makrobiogenní prvky jsou řazeny uhlík, vodík, kyslík, dusík, draslík, vápník, hořčík, fosfor a síra, mezi mikrobiogenní pak chlor, železo, bor, mangan, měď, nikl a molibden (Pavlová 2005). Všechny výše zmíněné minerální látky jsou pro rostlinu nepostradatelné, přestože jsou v rostlinném těle zastoupeny v různém množství. Neznamená to, že by některý z nich byl důležitější než jiný. Nicméně v praxi je růst rostlin většinou limitován obsahem dusíku nebo fosforu (Elser et al. 2007, Harpole et al. 2011, LeBauer & Treseder 2008). Reed et al. (2012) potom ukazuje, že to, zda je limitujícím prvkem dusík nebo fosfor, souvisí s nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou, respektive typem půdy, který je v dané oblasti běžnější.

Dusík je čtvrtým nejhojnějším prvkem v živých organismech (Pavlová 2005). Pro rostliny je dusík dostupný ve formě iontů NH_4^+ nebo NO_3^- (Ciesiolka et al. 2005), které jsou získávány aktivně z půdního roztoku. NO_3^- přitom vykazuje větší mobilitu než NH_4^+ (Barber 1984). Další možností, jak získávat dusík, je jeho fixace přímo ze vzduchu, kde se dusík vyskytuje v plynné podobě jako NO_2 . Tuto schopnost však mají pouze některé prokaryotní organismy, nejvýznamější skupinou jsou bakterie čeledi *Rhizobiaceae* (Doyle & Luckow 2003, Sprent 2002). Fixace vzdušného dusíku symbiotickými bakteriemi není pro konkrétní rostlinu hlavním zdrojem jeho získávání, neboť je poměrně energeticky náročná (Larcher 1988). V rámci celého ekosystému však hraje tento mechanismus zřejmě velmi důležitou roli při zachování rovnováhy mezi dusíkem a uhlíkem (Lüscher et al. 2000, West et al. 2005).

Jaký přesně vliv má dostupnosti dusíku v substrátu na morfologii kořenového systému není úplně jasné. Sun et al. (2010) tvrdí, že zvýšení dostupnosti dusíku vede ke snížení délky kořenů, což však některé jiné práce nepotvrzují (Liu et al. 2009, Boot & Mensink 1990, Hill et al. 2006). Boot & Mensink (1990) také nenachází vztah mezi množstvím dostupného dusíku a specifickou délkou kořenů, kdežto Liu et al. (2009) tvrdí, že tento vztah je negativní. Rozpory v jejich výsledcích jsou pravděpodobně způsobeny tím, že uvedené práce se vždy zabývají jedním, maximálně dvěma druhy rostlin. Avšak při komplexnějším pohledu se zdá, že existuje velká mezidruhová variabilita v reakci kořenového systému na nedostatek dusíku (Forde & Lorenzo 2001, Hill et al. 2006). McInenly et al. (2010) pak uvádí, že forma dusíku (NO_4^+ a NO_3^-) nemá na morfologii kořenového systému vliv. Otázkou zůstává, jak moc je tento závěr zobecnitelný i na jiné druhy, než na ním studovaný druh *Festuca campestris*.

Fosfor přijímají rostliny z půdy ve formě fosfátového aniontu $H_2PO_4^-$ (Pavlová 2005). Dostupnost fosforu pro rostliny ve velké míře závisí na obsahu železa a hliníku v půdě, neboť je na tyto dva prvky silně vázán v podobě oxidů (Igwe et al. 2010, Litaor et al. 2003). Také pH má na dostupnost fosforu vliv (Serralta

et al. 2006). V dostupnosti fosforu pro rostliny tedy hrají důležitou roli redukční schopnosti půdních mikroorganismů (Thiele-Bruhn 2006).

Reakce kořenového systému rostlin na množství dostupného fosforu se zdá být, na rozdíl od reakce kořenového systému na dostupnost dusíku, vcelku jednoznačná. Se vzrůstající dostupností fosforu roste také celková délka kořenů (Bolan et al. 1987, He et al. 2003) a to jako důsledek zvyšujícího se počtu i rostoucí délky postranních kořenů (Bolan et al. 1987, Borch et al. 1999). Také se zvětšuje jejich průměr (Hill et al. 2006), avšak klesá specifická délka kořenů (Bolan et al. 1987, Hill et al. 2006, McLachlan 1976). Na hlavní kořen dostupnost fosforu nemá vliv vůbec (Borch et al. 1999), případně jeho růst brzdí (Svistoonoff et al. 2007).

Draslík je nejčtenější kationt v rostlinném těle, přijímán je jako K^+ a neváže se do žádných stabilních sloučenin ani struktur (Pavlová 2005). Mobilita draslíku v půdě, a tím i schopnost rostlin přijímat draslík difuzí, roste s rostoucí půdní vlhkostí (Kuchenbuch et al. 1986, Seiffert et al. 1995), přičemž trvalé zavlhčení půdy je pro příjem draslíku lepší než střídání suchých a mokřých period (Zeng & Brown 2000).

Na rozdíl od dusíku a fosforu, koncentrace draslíku v substrátu má na vývoj kořenového systému rostliny pouze zanedbatelný nebo žádný vliv (Drew 1975, Philipson & Coutts 1977, Robinson 1994). Vliv draslíku na kořenový systém rostliny, stejně jako vliv ostatních minerálních prvků, je také mnohem méně studován, než vliv dostupnosti dusíku a fosforu. Někteří autoři (Jackson & Caldwell 1989) pak sledují společný vliv dusíku, fosforu a draslíku, samostatně ale pouze vliv dusíku a fosforu. Ojedinele pak najdeme práce, které se zabývají vlivem některého mikroprvku na architekturu kořenového systému, např. Whiting et al. (2000) sleduje vliv zinku a kadmia na kořenový systém druhu *Thlaspi caerulescens*, tedy druhu schopného zmiňované mikroprvky hyperakumulovat.

1.3 Klíčení semen

Klíčení je důležitá fáze životního cyklu každé rostliny. Správné načasování vyklíčení pak hraje zřejmě zcela klíčovou roli v celém životě rostlinného jedince. Semeno si nemůže aktivně vybrat místo, kde je dost všech živin, vody, světla a dalších zdrojů, které rostlina ke svému životu potřebuje a kde není velká vnitrodruhová ani mezidruhová konkurence. Tyto podmínky prostředí jsou však většinou variabilní v čase. Semeno se tedy může pokusit načasovat své vyklíčení tak, aby podmínky okolního prostředí byly co nejpříznivější (Cohen 1966), navíc ve správný čas během roku, aby bylo zajištěno, že tyto příznivé podmínky budou trvat dostatečně dlouhou dobu. Ke správnému načasování vyklíčení slouží mechanismus zvaný dormance (Bewley & Black 1994). Dozrávající embryo dostává signál ke vstupu do dormance od mateřské rostliny, v jeho pletivech se zvyšuje obsah inhibičních látek a snižuje obsah vody (Pavlová 2005). Jedna mateřská rostlina však může produkovat semena v různém stupni dormance, čímž je zajištěno jejich postupné klíčení. Semena se tak vyhnou vnitrodruhové konkurenci, a rovněž se zvyšuje šance, že v době vyklíčení budou příznivé podmínky pro další vývoj rostliny (Bewley & Black 1994). Dormance může být ukončena také působením nějakého vnějšího vlivu. Působení nízkých teplot po delší dobu zaručí vyklíčení semene na jaře (Bewley & Black 1994, Shibata & Hatakeyama 1995), krátkodobé působení vysokých teplot pak zaručí vyklíčení semene po požáru, což mohou s úspěchem využívat především druhy ranných sukcesních stádií (Baskin & Baskin 1997, Bell et al. 1993, Williams et al. 2005). Dormance může být způsobena nejen inhibicí embrya, ale také fyzickým blokováním osmení, které je pak nepropustné pro vodu a plyny (Morris et al. 2000, Baskin et al. 2004). K přerušení této dormance je potřeba mechanické nebo chemické skarifikace (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006).

Ponechme teď typy dormance, to, čím jsou způsobeny, i to, co ovlivňuje jejich ukončení, stranou a zaměřme se na chování semene, které je již připraveno k vyklíčení. V dostatečně vlhkém prostředí (a za vhodné teploty (Dong et al.

2012)) nasává semeno vodu a obnovuje se v něm metabolická aktivita. Buňky embrya se dále vyvíjí. Za vyklíčené je pak semeno považováno v okamžiku, kdy radikula prorazí osemení (Pavlová 2005). Otázkou však zůstává, do jaké míry jsou tyto procesy ovlivňovány i jinými faktory prostředí, než je vlhkost a teplota. Různí autoři (Hilhorst & Karssen 1989, Pons 1989) uvádějí vliv dostupnosti živin na rychlost klíčení semen. Naproti tomu Siddiqi et al. (2006) nenalezl rozdíl v klíčení při různém množství dodaných živin. Tyto odlišné výsledky však nemusí být přímo v rozporu. Ne vždy je totiž jasné, zda se autor zabývá vlivem obsahu živin na přerušování dormance semene nebo na samotné klíčení již nedormantních semen. Citlivost k obsahu přítomného dusíku také mohou ovlivňovat další faktory, např. teplota (Bouwmeester et al. 1994).

Na vyvíjející se semenáček působí nejen abiotické podmínky prostředí, ve kterém roste, ale také biotické faktory, především ostatní rostlinní jedinci rostoucí v její blízkosti, se kterými musí soupeřit o dostupné zdroje (Tielbörger & Prasse 2009). Existuje značné množství dokladů toho, že semena dokáží své budoucí sousedy detekovat ještě před vyklíčením a podle toho na momentální situaci reagovat (Li et al. 2005, Lortie & Turkington 2002, Miller et al. 1994). Toto hustotně závislé klíčení se většinou projevuje tak, že s rostoucí hustotou semen jejich klíčivost klesá. Výsledné chování je pak ovlivněno mnoha dalšími faktory. Mezi velmi významné patří životní strategie rostliny, tedy to, zda se jedná o rostlinu jednoletou nebo trvalku (Rees 1994, Tuljapurkar & Weiner 2000), respektive zda se jedná o rostlinu ranných nebo pokročilých sukcesních stádií (Tielbörger & Prasse 2009).

1.4 Cíle práce

O chování kořenového systému rostlin v různých situacích se začíná mnohé tušit u jednotlivých konkrétních druhů studovaných rostlin. Vzhledem k tomu, že různé druhy rostlin se přirozeně vyskytují v různých podmínkách prostředí, ale i druhy z jednoho stanoviště mohou volit poněkud odlišné životní strategie, zdá se být

přirozené, že i vývoj kořenového systému v rané fázi ontogeneze nebude u všech druhů rostlin stejný. Kromě podmínek okolního prostředí, bude chování rostliny v začátku jejího života jistě ovlivňovat zásadním způsobem také velikost semene, ze kterého vyklíčila. Bezprostředně po vyklíčení totiž nemá vznikající rostlina vyvinuté orgány pro získávání látek potřebných ke svému životu. Množství zásobních látek uložených v semeni tedy musí investovat do jednotlivých částí svého těla správným způsobem tak, aby poté, co tyto zásobní látky vyčerpá, byla schopná získávat vše, co ke svému životu potřebuje, sama. Investování dostupných zdrojů tím správným způsobem je pro semenáček pravděpodobně mnohem kritičtější než pro rostlinu dospělou. Velikost semene druhu by tedy mohla být jednou z klíčových vlastností druhu, které předurčují přežívání semenáčků v prostředích s různou dostupností živin.

Mezidruhové rozdíly v architektuře kořenového systému a jeho reakci na podmínky okolního prostředí ukazují ojedinělé studie, které se mezidruhovým srovnáním zabývají. Např. Yamauchi et al. (1987) porovnává základní strukturu kořenového systému u třinácti různých druhů obilovin, Iijima & Kono (1990) pak srovnává reakci kořenového systému na zhutnění půdy u čtyř druhů obilovin nebo Aulen et al. (2012) predikuje míru rozkladu kořenů v půdě na základě měření rysů kořenového systému různých lesních druhů.

Konkrétním cílem této práce je sledovat klíčení semen a následně vývoj kořenového systému rostlin v prvních čtyřech týdnech jejich života, a to v závislosti na množství živin, které mají k dispozici v substrátu. Důraz je kladen především na srovnání klíčivosti semen, architektury kořenového systému a jeho vývoji v čase u většího počtu druhů.

Hlavní otázky, na které se práce snaží zodpovědět jsou:

1. Liší se rychlost klíčení semen rostliny a jejich klíčivost v závislosti na množství dostupných živin?
2. Liší se rychlost klíčení semen a jejich klíčivost mezi jednotlivými druhy rostlin?

3. Mění se architektura kořenového systému v raných fázích ontogeneze rostliny v závislosti na množství dostupných živin?
4. Mění se architektura kořenového systému v raných fázích ontogeneze rostliny v závislosti na množství dostupných živin různým způsobem u druhů s různou hmotností semen?

Kapitola 2

Metodika

2.1 Výběr druhů

Pro možnost srovnávání mezi různými druhy rostlin bylo potřeba vybrat větší množství druhů, se kterými pak byly všechny pokusy prováděny. Tyto druhy by neměly být ani příliš rozdílné, proto bylo rozhodnuto, že všechny sledované druhy budou z jedné čeledi.

Kritériem pro volbu čeledi byla architektura kořenového systému. Proto byl výběr omezen na dvouděložné rostliny, které vytvářejí jeden dobře rozpoznatelný hlavní kořen a z něho odstupující kořeny postranní. Zvolena byla čeleď Fabaceae, kde toto funguje velmi pěkně, proto je možné jednoduše architekturu kořenového systému zaznamenávat (např. zaznamenávat délku hlavního kořene, počet postranních kořenů, dobu začátku tvorby postranních kořenů), hodnotit a srovnávat, ať už v rámci jednoho druhu mezi úrovněmi dostupné koncentrace živin, ve které jsou rostliny pěstovány, tak i mezi jednotlivými druhy navzájem.

Mezi další dobré důvody, proč byla zvolena právě tato čeleď, patří, že druhy z čeledi Fabaceae jsou velmi rozdílné, co se týče velikosti jejich semen. Nalezeme mezi nimi druhy s malými semeny, majícími hmotnost menší než tisícinu gramu, např: *Trifolium montanum*, ale i druhy, jejichž semena váží několik setin gramu, např: *Vicia cassubica*. Druhy z čeledi Fabaceae jsou také badateli poměrně oblíbené a mnoho prací bylo děláno na některém z nich (Falik et al.

2005, Kosterin & Bogdanova 2007, Shemesh et al. 2010), z čehož lze usuzovat, že se poměrně snadno a rychle pěstují.

Proti volbě této čeledi však stál fakt, že semena těchto rostlin mají fyzikální a někdy i fyziologickou dormanci, což znamená, že mnohdy klíčí špatně a pomalu. Ke zbavení se fyzikální dormance potřebují často před klíčením skarifikaci, případně jiný zásah (Baskin et al. 1998), fyziologická dormance většinou po nějakém čase mizí sama (Vandelook & Van Assche 2010).

I přes uvedené nevýhody, byla čeleď Fabaceae shledána jako nejvhodnější a pro práci bylo vybráno dvacet druhů rostlin (viz Tabulka 2.1). Všechna semena

Název druhu	Hmotnost sta semen (g)
Trifolium montanum*	0,0611
Lotus corniculatus	0,1104
Medicago falcata	0,1187
Trifolium pratense*	0,1487
Trifolium medium*	0,1948
Genista germanica	0,2095
Astragalus cicer*	0,2678
Chamaecytisus ratisbonensis*	0,3222
Genista tinctora*	0,3286
Securigera varia*	0,3511
Ononis arvensis*	0,4868
Astragalus glycyphyllos*	0,4926
Ononis spinosa*	0,5184
Cytisus nigricans	0,5718
Lathyrus pratensis*	0,9371
Lathyrus vernus	1,4642
Lathyrus niger*	1,6339
Vicia cracca*	1,7250
Vicia sylvatica*	2,0358
Vicia cassubica*	3,3848

Tabulka 2.1: Druhy používané v pokusech seřazené podle hmotnosti jejich semen. Tučně jsou vyznačeny druhy používané v hlavním pokusu, hvězdičkou jsou označeny druhy používané v pokusu ke zjišťování klíčivosti semen. Dva druhy (*Medicago falcata* a *Genista germanica*) nakonec nebyly v práci použity vůbec.

používaná v této práci byla zakoupena u firmy Planta naturalis z Markvartic u Sobotky. Semena byla zakoupena jednou na počátku pokusu a používána po celé dva roky.

2.2 Stanovení hmotnosti semen

Pro stanovení hmotnosti semen jednotlivých používaných druhů bylo odpočítáno a zváženo vždy sto semen daného druhu. Jejich hmotnost ukazuje Tabulka 2.1.

2.3 Pěstování rostlin

Způsob pěstování rostlin byl inspirován metodou, která se osvědčila Omeru Falikovi (Falik et al. 2005). Na rozdíl od něj však byly použity květináče ploché, o tloušťce 1 cm, šířce 19 cm a hloubce 15 cm. Tyto květináče mají přední stěnu průhlednou, což umožnilo pozorování vývoje kořenového systému, aniž by byl poničen, jak ukazuje Obrázek 2.1. Tak bylo možné sledovat nejen architek-



Obrázek 2.1: Plochý květináč s průhlednou čelní stěnou pro pozorování kořenového systému rostliny.

туру kořenového systému poté, co rostlina dosáhla určité velikosti nebo stáří (Obrázek 2.2), ale také jeho postupný vývoj v čase tak, že vždy po určitém časovém úseku byl na přední průhlednou stěnu zakreslen přírůstek kořenů.

Používáním permanentních fixů různých barev lze tuto informaci na vzniklém obrázku uchovat a dále zpracovávat (Obrázek 2.3).

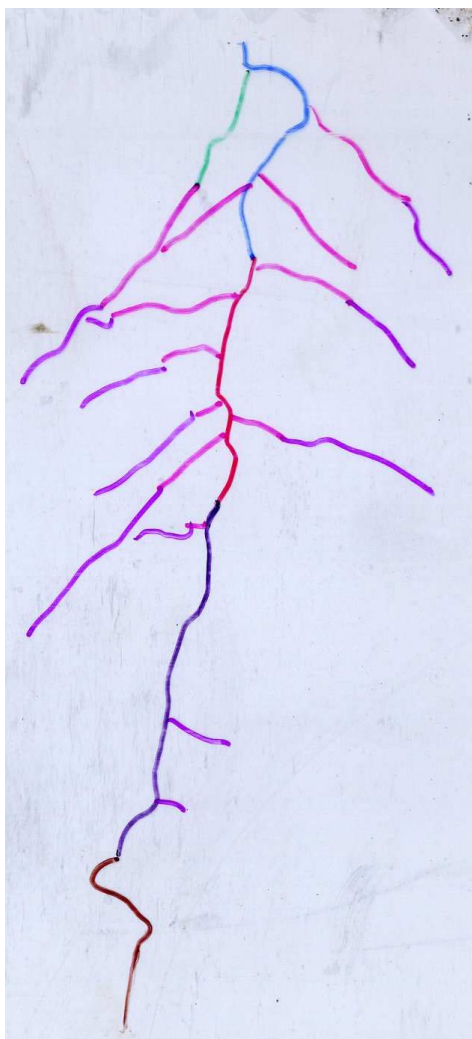


Obrázek 2.2: Dobře pozorovatelná architektura kořenového systému rostliny pěstované v plochem květináči.

Při pěstování rostliny byla přední průhledná stěna zakrývána neprůhlednou, aby se kořenový systém vyvíjel bez přítomnosti světla tak, jak je pro rostliny přirozené. Květináče byly při pěstování nakloněny v úhlu asi 40° od svislé osy, aby kořeny rostly po přední průhledné stěně směrem dolů.

V dílčích pokusech, ve kterých nebyla sledována architektura kořenového systému, ale pouze zda rostlina vyklíčí nebo zda se její kořenový systém větví, či nikoliv, byly rostliny pěstovány v Petriho miskách, protože je to prostorově i logisticky méně náročný způsob než pěstování rostlin v plochých květináčích.

Jako substrát byl používán perlit. Toto expandované vulkanické sklo bylo zvoleno z důvodu, že neobsahuje žádné živiny a je tedy možné přesně sledovat a ovlivňovat jejich množství zálivkou, případně pěstovat rostlinu zcela bez dodávání živin pouze v destilované vodě, a tak sledovat její chování v situaci, kdy si musí vystačit s tím, co měla uloženo v semeni. Výhodou tohoto substrátu je také to, že je lehký, dobře se s ním manipuluje a dobře drží vlhkost – pěstování rostlin je proto snadné a riziko, že substrát zcela vyschne a rostlina uhynie je minimální.



Obrázek 2.3: Záznam vývoje kořenového systému rostliny v čase. Různými barvami jsou rozlišovány týdenní přírůstky kořenového systému jak u hlavního tak i u postranních kořenů.

Všechny rostliny, ať v plochých květináčích nebo v Petriho miskách, byly pěstovány v růstové komoře při režimu 12 hod. den/ 12 hod. noc, teplotě 20°C ve dne/ 10°C v noci, relativní vzdušné vlhkosti 50% ve dne/ 70% v noci, světelných podmínkách $200 \frac{\mu\text{mol}}{\text{cm}^2}$ ve vzdálenosti 12,5 cm od zářivky, při dostatečné zálivce, aby substrát zůstal vlhký.

V hlavním pokusu i ve všech dílčích pokusech bylo jako hnojivo používán Wu-xal Super, jehož výrobcem je firma AGLUKON Spezialdünger GmbH & Co.KG, Düsseldorf Německo. Složení tohoto hnojiva ukazuje Tabulka 2.2.

Vlastnost	Hodnota (%)
celkový dusík jako N	8,0
dusičnanový dusík jako N	2,2
fosforečnan rozpustný ve vodě jako P ₂ O ₅	8,0
draslík jako K ₂ O	6,0
bór	0,008
měď	0,005
železo	0,012
mangan	0,01
molybden	0,0008
zinek	0,004

Tabulka 2.2: Chemické a fyzikální vlastnosti hnojiva Wuxal Super.

2.4 Obrazová analýza kořenů

Hlavní myšlenka metody spočívá v tom, že počet pixelů, získaný z naskenovaného obrazu kořenového systému rostliny (Obrázek 2.4), vypovídá o jeho velikosti. Porovnání jednotlivých barev pak odpovídá porovnávání hmotnosti jednotlivých řádů kořenů. Pokud by tomu tak bylo, bylo by možné porovnávat nejenom velikost kořenového systému různých rostlin, ale také proporce mezi jednotlivými řády kořenů v rámci jedné rostliny bez nutnosti kořeny vážit. Proto byl, ještě před založením hlavního pokusu, proveden dílčí experiment s druhem *Pisum sativum*. Do šesti plochých květináčů bylo zasazeno po jednom semínku tohoto druhu. Jako zálivka byla použita obyčejná voda pro tři z nich a roztok hnojiva o koncentraci 0,1% pro zbývající tři. Asi po pěti týdnech byl jejich kořenový systém zakreslen na průhlednou přední stěnu květináče třemi různými barvami, kterými byly odlišeny hlavní kořen, postranní kořeny prvního řádu a postranní kořeny druhého řádu. Poté byla rostlina z květináče vyjmuta, její kořeny rozděleny podle výše uvedených tří kategorií, usušeny do konstantní hmotnosti a zváženy. Zakreslený obraz kořenového systému byl naskenován. Poté byl spočítán počet pixelů tří použitých barev v obrázku.

Pro ověření funkčnosti a přesnosti uváděné metody byla porovnávána suchá hmotnost kořenů s jejich naskenovaným obrazem. Vztah mezi skutečnou, vážením zjištěnou, hmotností kořenů a počtem pixelů získaných z naskenovaných ob-

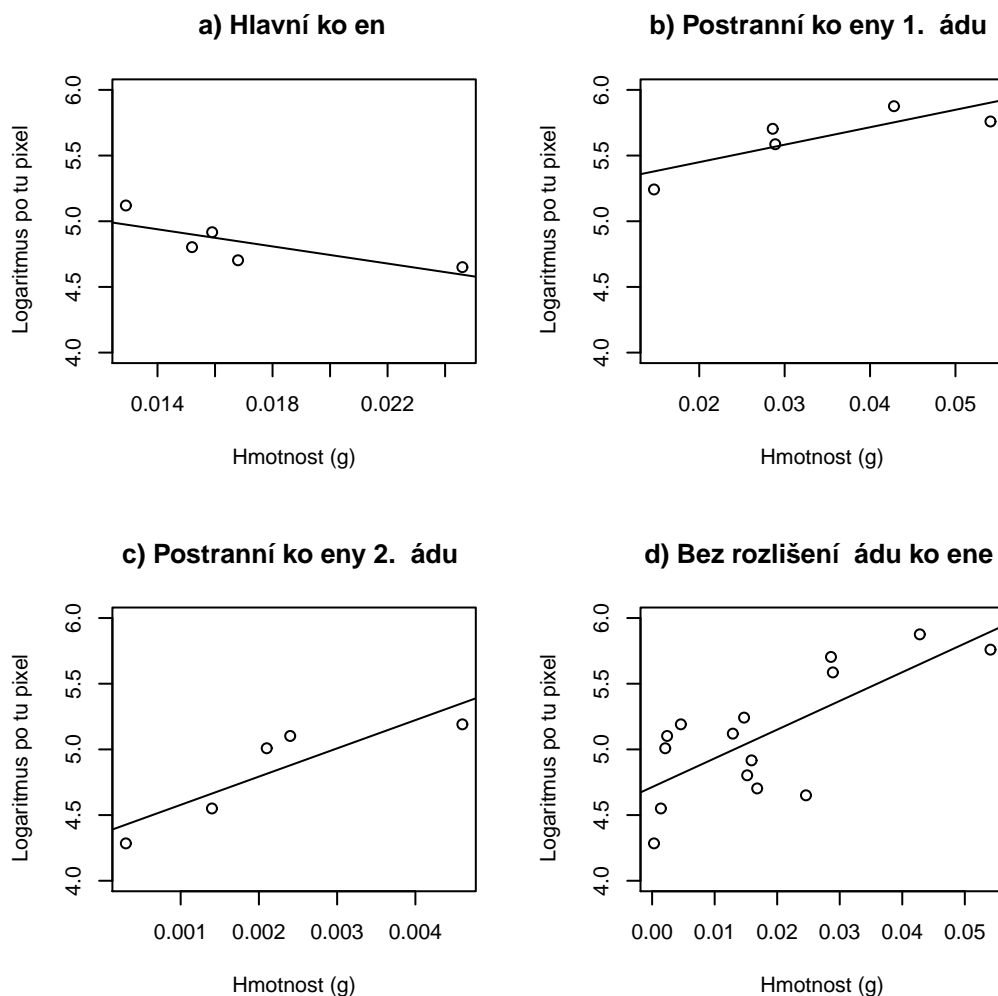


Obrázek 2.4: Obraz kořenového systému rostliny. Hlavní kořen je zaznamenán modrou, postranní kořeny prvního řádu červenou a postranní kořeny druhého řádu zelenou barvou.

razů kořenového systému je signifikantní ($p = 0,005$) (Obrázek 2.5 d). Avšak abychom si mohli být jisti, že lze jednoduše nahradit skutečnou hmotnost kořenů počtem pixelů získaných z naskenovaných obrázků a při srovnávání kořenového systému s tímto počtem počítat, jakoby to byla hmotnost, musíme se na výše uvedený vztah podívat detailněji. Jistě není překvapivé, že mezi kořeny různých řádů jsou rozdíly v jejich tloušťce. Všechny fixy, používané pro zakreslování kořenového systému, však mají tloušťku stejnou. Tento problém je pěkně viditelný na Obrázku 2.5. Příмка, reprezentující vztah počtu pixelů na hmotnosti kořene, má pro různé řády kořenů různý sklon (viz Tabulka 2.3). Není proto možné vy-

Řád kořene	Sklon
hlavní kořeny	-32,61
postranní kořeny 1. řádu	13,29
postranní kořeny 2. řádu	0,22
bez rozlišení úrovně kořenů	21,86

Tabulka 2.3: Sklon regresní přímky závislosti hmotnosti kořenů na počtu pixelů. Viz Obrázek 2.5.



Obrázek 2.5: Vztah počtu pixelů, získaných z naskenovaného obrazu kořenového systému rostliny, a jeho skutečné hmotnosti pro a) hlavní kořeny, b) postranní kořeny 1. řádu, c) postranní kořeny 2. řádu, d) bez rozlišení úrovně kořenů. Viz Tabulka 2.3.

tvorit univerzální přepočet počtu pixelů na hmotnost pro všechny kořeny. Do takového přepočtu je vždy třeba zahrnout poměr tloušťky fixy ku tloušťce kořene daného řádu pro daný druh. I kdybychom však pominuli těžkosti při zjišťování tloušťky fixy i kořenů, nebude tento přepočet možný, neboť u hlavních kořenů je uváděná závislost počtu pixelů na hmotnosti kořene nepřímá, kdežto pro ostatní řády kořenů je úměrná přímo. Možných vysvětlení této nepřímé úměrnosti u hlavních kořenů je více. Jedním z nich může být to, že větší kořeny mají menší hustotu a tedy jsou lehčí. Pravděpodobnější se však zdá vysvětlení, že hlavní kořeny se buď prodlužují a nebo tloustnou, nedělají však oboje zároveň. Při

tomto pokusu byl bohužel skenován pouze nakreslený obraz kořenového systému, ne skutečný kořenový systém, není tedy možné říct, které z předchozích vysvětlení je to správné. Tak či tak to však znamená, že není možné pouze počítat množství pixelů v naskenovaných obrázcích a úplně je zaměnit za hmotnost kořenů rostliny. I když je vážení kořenového systému, rozděleného podle jednotlivých řádů kořenů, poněkud složitější, je mnohonásobně přesnější a vzhledem k tomu, že je nutné sušit a vážit nadzemní část rostliny kvůli zjišťování poměru nadzemní a podzemní biomasy, nepředstavuje sušení a vážení kořenů příliš velké zkomplikování práce.

Zakreslený obraz kořenového systému však poskytuje další cenné a zajímavé informace, jako jsou délky jednotlivých kořenů, počty postranních kořenů nebo celkový tvar kořenového systému. Nejcennější informací však je bezesporu to, že všechny uvedené parametry lze sledovat v čase.

2.5 Dílčí pokus s různými úrovněmi hnojiva

Je známo, že architektura kořenového systému rostlin se může měnit v závislosti na složení půdy, jejím pH a obsahu živin (Gruber & Lee 2005). Také panovala obava, zda rostliny klíčí a rostou, pokud jsou pěstovány pouze v destilované vodě, bez dodávání jakéhokoli množství živin. Proto byl před založením hlavního experimentu proveden dílčí pokus, ve kterém byly rostliny druhů *Pisum sativum* a *Trifolium repens* pěstovány v destilované vodě, vodovodní vodě a hnojivu o 0,1 % koncentraci. Semínka těchto druhů byla jednotlivě zasazena do perlitu do Petriho misek. Bylo provedeno vždy sedm opakování pro jeden rostlinný druh a jeden druh zálivky. Asi po čtyřech týdnech pěstování byly rostliny z misek vyjmuty, rozděleny na nadzemní část, hlavní kořen, postranní kořeny prvního řádu a postranní kořeny druhého řádu, usušeny do konstantní hmotnosti a zváženy. Zjišťován byl vliv zálivky nejen na celkovou hmotnost kořenů, ale také na poměr nadzemní a podzemní biomasy a hmotnost kořenů jednotlivých řádů.

Nejdůležitějším výsledkem tohoto dílčího pokusu bylo, že semena klíčí i v destilované vodě a také v destilované vodě vytvářejí postranní kořeny (oba sledované druhy). Na základě tohoto pozorování bylo rozhodnuto, že jedním z druhů zálivky v hlavním pokusu bude destilovaná voda.

2.6 Hlavní pokus

Cílem tohoto pokusu bylo zjistit, jaká je reakce kořenového systému rostlin, jejichž semena mají různou hmotnost, na různé koncentrace dostupných živin v substrátu. Předpokládám, že tato reakce bude různá nejenom v rámci jednoho druhu mezi různými koncentracemi dostupných živin, ale že budou odlišnosti především ve vztahu k hmotnosti semen jednotlivých druhů. Z dvaceti dostupných druhů byly postupně vybrány a pěstovány následující druhy tak, aby pokud možno pokryly co nejdelší gradient hmotnosti semene. Jsou to (vzestupně dle hmotnosti semene): *Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*, *Trifolium medium*, *Securigera varia*, *Cytisus nigricans*, *Lathyrus pratensis* a *Lathyrus vernus*.

Semena zvolených druhů byla nechávána jednotlivě v Petriho miskách na buničině, dokud nezačala klíčit. Používány byly čtyři různé zálivky o různé koncentraci hnojiva (0,1%, 0,05%, 0,025% roztok hnojiva a destilovaná voda). Nejvyšší koncentrace hnojiva byla zvolena podle doporučené koncentrace od výrobce. Do každé Petriho misky byly na začátku dány 3 ml zálivky. Pokud bylo později potřeba semínka opět zalét, byla používána destilovaná voda bez rozdílu pro všechny. Díky tomu je známo, jaké množství živin mělo to které semínko při klíčení k dispozici. V den, kdy semeno začalo klíčit, bylo přesazeno do plochého květináče a zalito 200 ml zálivky o stejné koncentraci hnojiva, v jaké klíčilo. Po čtyřech týdnech růstu byla rostlinka z květináče vyjmuta, naskenována, rozdělena na nadzemní část, hlavní kořen, postranní kořeny prvního řádu a postranní kořeny druhého řádu a zmrazena. Po dopěstování většího počtu rostlin, byly tyto na výše uvedené části rozdělené rostliny usušeny do konstantní hmotnosti a zváženy.

Pokud od daného druhu nevyklíčilo žádné semeno čtyři týdny od posledního vyklíčeného, bylo klíčení semen na Petriho miskách ukončeno a nevyklíčená semena odstraněna. V případě malého počtu vyklíčených, a tedy přesazených, semen byl dán daný druh klíčit znovu.

Při pěstování rostliny v plochem květináči byl na přední průhlednou stěnu květináče zaznamenáván vývoj kořenového systému. Vždy po týdnu růstu byl permanentní fixou zakreslen přírůstek kořenů. Každý týden byly používány fixy jiné barvy pro hlavní kořen i pro kořeny postranní. Takto získaný obraz kořenového systému rostliny byl naskenován a použit k získávání informací o tom, jak se kořeny rostliny vyvíjejí v čase (viz následující podkapitola).

2.7 Vývoj kořenového systému v čase

K popisu chování rostliny v prvních čtyřech týdnech po jejím vyklíčení slouží data získaná výše uvedeným způsobem. Nejprve byla porovnávána hmotnost nadzemní biomasy, podzemní biomasy, hlavního kořene a kořenů postranních po čtyřech týdnech růstu. Sledován byl také poměr hmotnosti podzemní biomasy ku hmotnosti biomasy nadzemní, dále označován jako R/S ratio, což ukáže, do které části svého těla rostlina investuje nejvíce.

Pro podrobnější popis tvaru kořenového systému a především pro popis jeho vývoje v čase byly zjišťovány různé prostorové parametry z naskenovaných obrazů. Za tímto účelem byly v každém skenu a pro každý týden vyznačeny čtyři body (viz Obrázek 2.6) a to tak, že bod A označuje nejvyšší místo kořenového systému (ve většině případů je to začátek kořenového systému rostliny), bod B označuje nejnižší místo kořenového systému (ve většině případů je to konec hlavního kořene rostliny), bod C označuje místo nejvíce vlevo a bod D nejvíce vpravo, kam kořeny rostliny dorostly. Celkem tedy bylo v obrázku vyznačeno šestnáct bodů, pro každý týden růstu čtyři. Byly zaznamenány souřadnice všech takto vyznačených bodů a následně spočítány níže uvedené prostorové parametry (pro každé časové období zvlášť):

- Délka = $Y_A - Y_B$
- Šířka = $X_D - X_C$
- Obsah = obsah čtyřúhelníku ACBD
- Hloubka = vzdálenost od bodu A k průsečíku úhlopříček čtyřúhelníku ACBD

Dále byla měřena délka hlavního kořene a součet délek všech postranních kořenů prvního a druhého řádu, následně spočítán počet postranních kořenů (opět bez rozlišení na postranní kořeny prvního a druhého řádu) ve všech časových úsecích. Z posledních dvou jmenovaných údajů pak byla vypočítána průměrná délka postranních kořenů jako podíl celkové délky postranních kořenů a jejich počtu.

K měření délek kořenů jednotlivých řádů a zjišťování počtu větvení bylo nutné upravit naskenované obrazy kořenového systému (viz Obrázek 2.7 a)), a to z důvodu, aby bylo možné tyto obrazy zpracovávat automaticky. Při skenování se totiž jednotlivé barvy složí z pixelů mnoha různých podobných odstínů, čímž je znemožněn automatický výběr dané barvy. Proto byly všechny obrázky překresleny tak, aby vždy každá barva obsahovala pouze pixely jednoho odstínu (viz Obrázek 2.7 b)). V překreslených obrázcích již bylo možné automaticky vybrat pouze barvy kořenového systému a následně ho převést na černobílý obrázek (viz Obrázek 2.7 c)). Z černobílého obrázku byla pomocí funkce skeletonize v programu ImageJ (Schneider et al. 2012) vytvořena kostra kořenového systému (viz Obrázek 2.7 d)), která pak byla obarvena podle překresleného obrázku (viz Obrázek 2.7 e)). V obrázku obarvené kostry pak byla počítána délka jednotlivých kořenů pomocí počtu pixelů dané barvy. Dva pixely stejné barvy, které spolu sousedí celou hranou mají délku jedna, dva pixely stejné barvy, které spolu sousedí přes roh, mají délku $\sqrt{2}$.

Uvedený způsob zpracování však selhával v případech, kdy docházelo k překřížování rostoucích kořenů (např. Obrázek 2.8). Tyto situace byly řešeny tím způsobem, že některý z křížících se kořenů (na Obrázku 2.8 označen červenou

šipkou) byl posunut na jiné místo, vždy však tak, aby bylo zachováno, z kterého úseku hlavního kořene vyrůstal (tím se nezmění počet postranních kořenů v jednotlivých týdnech). Také se tím nezměnila celková délka kořenů dané úrovně v daném týdnu. Změněn byl úhel, pod kterým se daný kořen odvětňuje, avšak s tímto parametrem kořenového systému nebylo dále počítáno. Pokud došlo ke křížení dvou kořenů stejné úrovně - tedy dvou kořenů kreslených stejnou barvou (na Obrázku 2.8 označeno černou šipkou), byly tyto kořeny rozděleny tak, že jim byly vlastně prohozeny konce. Tím se sice změnila délka jednotlivých kořenů, avšak s tímto parametrem není dále počítáno. Podstatné je, že se nezměnil celkový počet kořenů a ani celková délka dané úrovně kořenů v daném týdnu.

2.8 Klíčivost semen jednotlivých druhů

Informace o klíčivosti semen byly získávány z hlavního pokusu, kde bylo zaznamenáváno, kolikátý den po položení semene do Petriho misky, bylo toto semeno přesazeno do plochého květináče – tedy po kolika dnech vyklíčilo. Předpokládám, že se tato doba bude u různých druhů lišit a také, že budou rozdíly v rámci jednoho druhu mezi semeny pěstovanými v zálivce o různé koncentraci živin. Z těchto dat byla zjišťována jednak samotná klíčivost semen (tedy procento vyklíčených semen z celkového počtu, které byly dány naklíčit), jednak rychlost klíčení semen.

Dále byl prováděn test klíčivosti semen u většiny druhů nepěstovaných v hlavním pokusu. Primárně byl určen k zjištění klíčivosti, aby bylo možné lépe organizovat další práci. Na buničinu na Petriho misky bylo dáno vždy po pěti semenech od jednoho druhu, jako zálivka byla použita destilovaná voda. Sledována byla doba vyklíčení jednotlivých semen. Semena byla ponechána v růstové komoře po dobu dvou měsíců. Tento pokus byl proveden na jaře 2011 a zopakován na podzim 2011 a podzim 2012. To umožňuje nahlédnout, zda a jak se klíčivost jednotlivých druhů mění s rostoucím stářím semen. Tento dílčí pokus neposkytuje data porovnatelná s daty z hlavního pokusu proto, že nebylo používáno více druhů zálivky, ale hlavně proto, že semena byla dána na misku po pěti,

a tedy se pravděpodobně při klíčení ovlivňují navzájem. Získané informace jsou však postačující pro vytvoření si představy o tom, které druhy klíčí a jak zhruba rychle, což bylo hlavním cílem tohoto dílčího pokusu, i zda a jakým způsobem se klíčivost semen jednotlivých druhů mění se stárnutím semen.

2.9 Statistické zpracování

Všechna naměřená data byla statisticky zpracovávána v programu R verze 2.13.1 (R development core team 2011), pro mnohorozměrné analýzy pak byla použita knihovna *vegan* verze 2.1-8 (Oksanen et al. 2011).

2.9.1 Hmotnost kořenového systému rostliny

Závislost hmotnosti jednotlivých částí rostlinného těla na množství dostupných živin v substrátu a hmotnosti semene daného druhu rostliny byla testována lineárními modely. Hmotnosti jednotlivých částí byly odmocninově transformovány kvůli stabilizaci rozptylu a zajištění normality dat. Stejným způsobem byl testován poměr hmotností podzemní a nadzemní biomasy a poměr hlavního kořene ku celkové podzemní biomase. Poslední jmenovaný parametr však bez odmocninové transformace.

2.9.2 Vývoj kořenového systému v čase

Vývoj délek a počtů kořenů v čase byl zpracováván RDA analýzou. Sledovanými parametry byly délka hlavního kořene v jednotlivých týdnech, délka postranních kořenů v jednotlivých týdnech, počet postranních kořenů v jednotlivých týdnech a průměrná délka všech postranních kořenů v jednotlivých týdnech a to v závislosti na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu. Jako nezávislé proměnné tedy v modelech vystupovaly: čas od začátku pokusu, hmotnost semen jednotlivých druhů, dostupná koncentrace živin v substrátu a jejich vzájemné interakce do druhého stupně. Byla provedena

standardizace kvůli různým jednotkám sledovaných parametrů. Hodnoty signifikance pro jednotlivé nezávislé proměnné i jejich interakce druhého stupně byly zjišťovány pomocí na permutacích postavené varianty analýzy variance (funkce anova z knihovny vegan) vytvořeného modelu. Uvedené parametry umožňují sledování vývoje kořenového systému z toho pohledu, jak dlouhé kořeny vytváří a kolik jich vytváří, ale neříkají nic o jejich vzájemném postavení a o tom, jaký je výsledný tvar kořenového systému.

Vývoj tvaru kořenového systému v čase byl zpracováván RDA analýzou. Sledovanými parametry byly délka kořenového systému, šířka kořenového systému, obsah (tedy plocha, kterou kořeny prorostly) a hloubka (viz podkapitola 2.7), tedy parametr, který říká, jak daleko od začátku kořenového systému je kořenový systém nejširší. Jako nezávislé proměnné byly opět použity: čas od začátku pokusu, hmotnost semen jednotlivých druhů, dostupná koncentrace živin v substrátu a jejich vzájemné interakce do druhého stupně. Byla provedena standardizace kvůli různým jednotkám sledovaných parametrů. Hodnoty signifikance pro jednotlivé nezávislé proměnné i jejich interakce druhého stupně byly zjišťovány pomocí na permutacích postavené varianty analýzy variance (funkce anova z knihovny vegan) vytvořeného modelu. Tyto uvedené parametry naopak umožňují nahlédnout na tvar kořenového systému v prostoru.

2.9.3 Klíčivost semen jednotlivých druhů

Všechna sebraná data o klíčení semen nám dovolují dívat se na problematiku klíčivosti semen jednotlivých druhů ze tří různých pohledů. Jednak se můžeme na klíčivost druhu dívat jako na procento semen, která vyklíčila a ptát se, zda se takto počítaná klíčivost liší v rámci jednoho druhu mezi různými koncentracemi hnojiva a zda (a pokud ano, tak jak) se tato klíčivost, případně odpověď klíčivosti na různé koncentrace hnojiva, liší mezi jednotlivými druhy. Tato data jsou dostupná pro sedm druhů pěstovaných v hlavním pokusu.

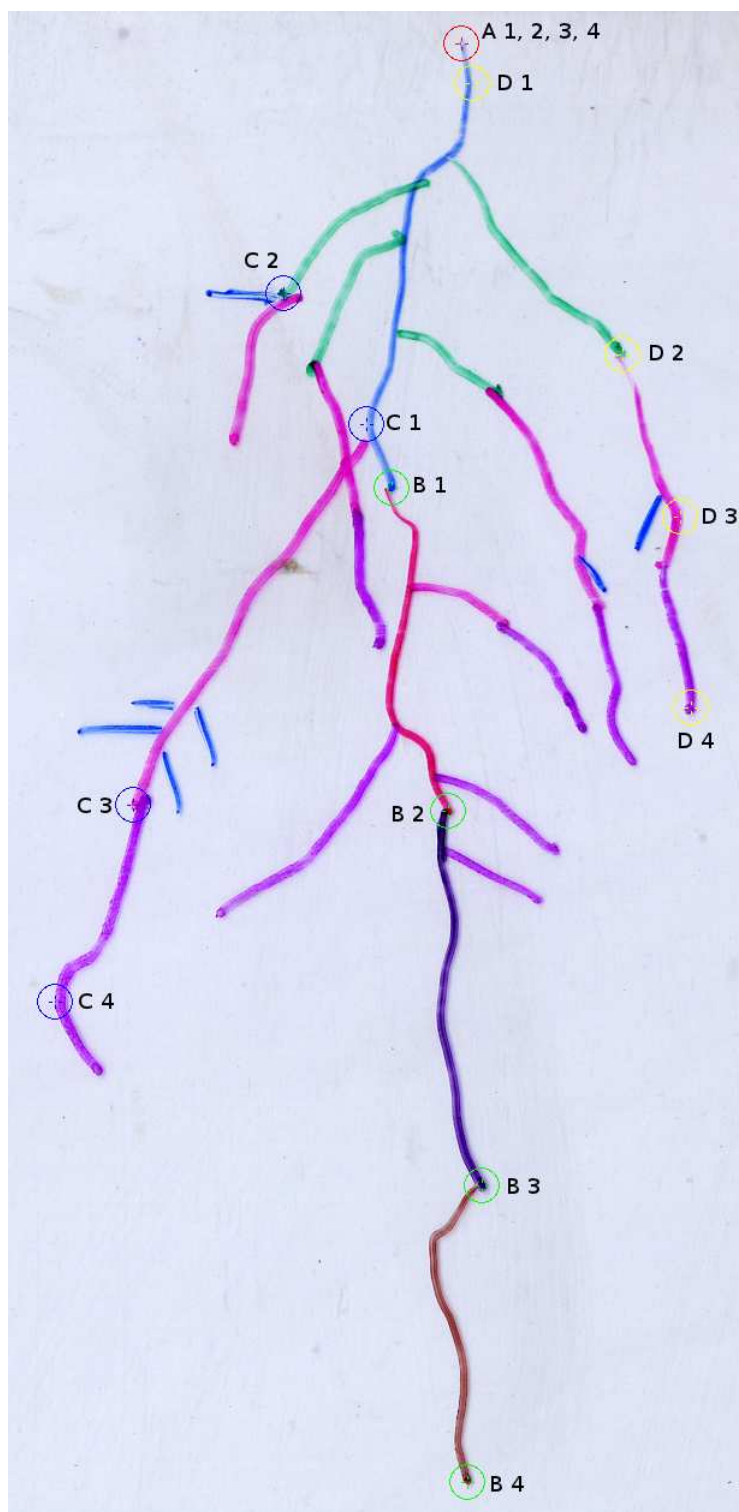
Pro stejných sedm druhů jsou také k dispozici data o rychlosti klíčení. Zde se nabízí otázka, zda je rychlost klíčení jednoho druhu různá v závislosti na dostupnosti živin a zda se v této závislosti jednotlivé druhy navzájem odlišují.

Z dílčího pokusu, kde bylo pěstováno patnáct druhů v Petriho miskách po pěti semínkách, pak můžeme zjistit jak jejich klíčivost, tak i rychlost klíčení. Navíc se můžeme podívat, jak se klíčivost a rychlost klíčení mění v čase, neboť tento dílčí pokus byl v průběhu dvou let třikrát opakován.

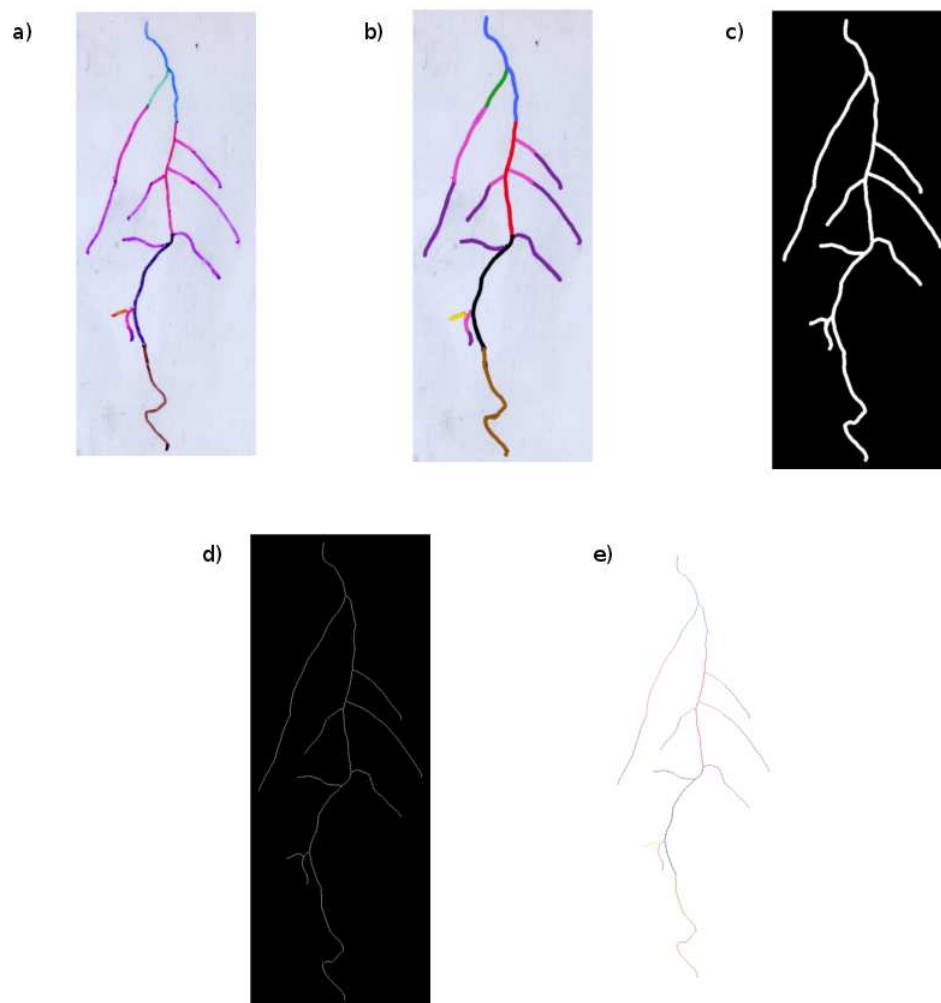
Klíčivost semen (tedy poměr mezi počtem vyklíčených semen a celkovým počtem, který byl dán naklíčit) jednotlivých druhů rostlin v závislosti na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu byla zpracovávána zobecněným lineárním modelem quasibinomiální rodiny, z důvodu poměrových dat. Quasibinomiální rozdělení bylo použito kvůli overdispersi při použití binomiálního rozdělení (Crawley 2007).

Rychlost klíčení semen jednotlivých druhů rostlin v závislosti na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu byla zpracovávána lineárním modelem. Rychlost klíčení byla logaritmicky transformována kvůli stabilizaci rozptylu a zajištění normality dat. I zde, stejně jako u hmotností jednotlivých rostlinných částí, model s hmotnostmi semene vysvětluje pouze část variability (viz hodnoty Akaikeho informačního kritéria, Tabulka 3.2).

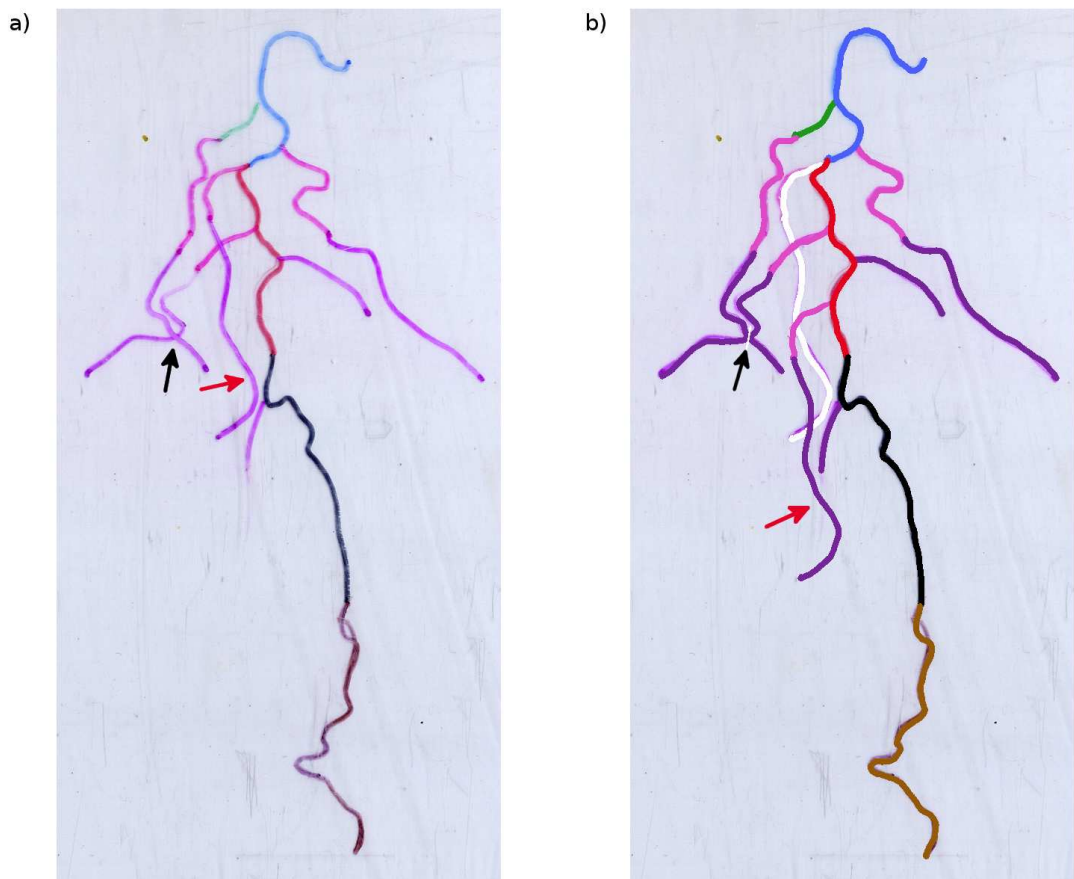
Rychlost klíčení semen v závislosti na hmotnosti semene a stáří semen byla sledována u patnácti druhů rostlin (viz Tabulka 2.1) a zpracovávána lineárním modelem. Použita byla doba, za kterou vyklíčilo první semeno z pěti daných naklíčit na jednu Petriho misku a také průměr ze všech vyklíčených semen z pěti. Vzhledem k tomu, že výsledky se při použití těchto dvou hodnot nijak zásadně nelišily, jsou dále uváděny pouze výsledky, kde je jako rychlost klíčení používána doba, za kterou vyklíčilo první semeno. Tato rychlost klíčení byla logaritmicky transformována kvůli stabilizaci rozptylu a zajištění normality dat. Dále byla zjišťována klíčivost semen jednotlivých druhů (tedy to, kolik semen z pěti daných naklíčit vyklíčilo) a to v závislosti na hmotnosti semene druhu a stáří semen.



Obrázek 2.6: Obrázek kořenového systému rostliny s vyznačenými šestnácti body, používanými pro počítání prostorových parametrů kořenového systému rostliny v jednotlivých časových úsecích. Bod A značí nejvyšší místo, bod B nejnižší místo, bod C místo nejvíce vlevo a bod D místo nejvíce vpravo, číslem jsou rozlišena jednotlivá časová období.



Obrázek 2.7: Ukázka zpracování naskenovaného obrazu kořenového systému rostliny. a) naskenovaný obraz, b) překreslený obraz, c) černobílý obraz, d) skeleton, e) barevný skeleton.



Obrázek 2.8: Ukázka upravení naskenovaného obrazu kořenového systému rostliny v případě, že došlo k překřížení rostoucích kořenů. Černou šipkou označeno křížení dvou kořenů stejného řádu ve stejném týdnu, červenou šipkou označeno křížení dvou kořenů jiného řádu nebo v jiném týdnu. a) naskenovaný obraz, b) upravený obraz.

Kapitola 3

Výsledky

3.1 Hmotnost kořenového systému rostliny

Hmotnosti všech měřených částí rostlinného těla průkazně rostou se vzrůstající koncentrací dostupného množství živin v substrátu. R/S ratio naopak se vzrůstající dostupností živin klesá, stejně jako se vzrůstající dostupností živin klesá poměr hmotnosti hlavního kořene ku celkové hmotnosti podzemní biomasy (viz. Tabulka 3.1).

Hmotnost nadzemní biomasy a hmotnost hlavního kořene průkazně roste s rostoucí hmotností semene druhu. Avšak hmotnost postranních kořenů s rostoucí hmotností semene druhu klesá. R/S ratio s rostoucí hmotností semene druhu klesá, poměr hmotnosti hlavního kořene ku hmotnosti celkové podzemní biomasy naopak s rostoucí hmotností semene druhu roste.

Průkazná vychází také interakce mezi koncentrací dostupných živin a hmotností semene druhu pro hmotnost nadzemní části rostliny (u druhů s větší hmotností semene je přírůstek hmotnosti nadzemní části v závislosti na hnojení relativně menší než u druhů s malou hmotností semen) a pro R/S ratio (u druhů s velkou hmotností semene je pokles R/S ratio relativně menší než u druhů s malou hmotností semene).

K ověření, zda hmotnost semene daného druhu je ta správná proměnná, která ovlivňuje podstatným způsobem hmotnosti jednotlivých částí rostlinného

	hN	hP	hHK	hPK	R/S	K1/P
p	< 0,001	< 0,001	0,025	< 0,001	< 0,001	< 0,001
p (hnoj)	< 0,001	0,001	0,049	0,003	< 0,001	0,019
p (hmot)	< 0,001	0,781	0,022	< 0,001	< 0,001	< 0,001
p (int)	< 0,001	0,097	0,273	0,172	0,002	0,345
sklon (hnoj)	0,043	0,017	0,007	0,017	-0,238	-0,119
sklon (hmot)	0,047	-0,001	0,006	-0,16	-0,395	0,212
sklon (int)	-0,029	-0,012	-0,005	-0,01	0,186	0,065
sm. od. (hnoj)	0,005	0,005	0,003	0,006	0,044	0,051
sm. od. (hmot)	0,003	0,004	0,002	0,004	0,033	0,039
sm. od. (int)	0,006	0,007	0,005	0,008	0,06	0,069
mult. R-sq.	0,529	0,06	0,033	0,193	0,472	0,264
Dg. F.	276	278	278	279	275	278

Tabulka 3.1: Výsledky lineárních modelů závislosti sledovaného parametru (hN – hmotnost nadzemní části rostliny, hP – hmotnost podzemní části rostliny, hHK – hmotnost hlavního kořene rostliny, hHP – hmotnost postranních kořenů rostliny, R/S – poměr hmotností podzemní a nadzemní části rostliny, K1/P – poměr hmotností hlavního kořene a podzemní části rostliny) na koncentraci dostupného množství živin v substrátu a hmotnosti semene daného druhu. p – p hodnota modelu, p (hnoj) – p hodnota pro koncentraci dostupného množství živin, p (hmot) – p hodnota pro hmotnost semene druhu, p (int) – p hodnota interakce mezi koncentrací dostupného množství živin a hmotností semene, sm. od. – směrodatná odchylka, mult. R-sq. – procento vysvětlené variability, Dg. F. – počet stupňů volnosti

těla, bylo počítáno Akaikeho informační kritérium pro různé modely (viz Tabulka 3.2). *Model 1* je jednoduchý model závislosti hmotnosti dané části rostliny na množství dostupných živin, *model 2* je model závislosti hmotnosti dané části rostliny na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu rostliny a *model 3* je model závislosti hmotnosti dané části rostliny na množství dostupných živin a druhu rostliny. Z porovnání Akaikeho informačních kritérií pro jednotlivé modely vyplývá, že pouze část variability hmotností jednotlivých měřených parametrů rostlinného těla je vysvětlena hmotností jejich semene.

3.2 Vývoj kořenového systému v čase

Vývoj kořenového systému v čase byl sledován ze dvou různých pohledů. Za prvé byl sledován vývoj délky hlavního i postranních kořenů, počet postranních kořenů

Měřený parametr	Hodnota AIC		
	model 1	model 2	model 3
rychlost klíčení semen	1472,91	1055,39	872,61
hmotnost nadzemní biomasy	-1249,58	-1416,97	-1490,52
hmotnost podzemní biomasy	-1357,73	-1362,28	-1460,70
hmotnost hlavních kořenů	-1605,54	-1607,97	-1686,89
hmotnost postranních kořenů	-1293,78	-1343,15	-1465,44
R/S ratio	-14,06	-176,04	-228,18
K1/podzemní biomasa	-255,97	-324,78	-453,81

Tabulka 3.2: Hodnoty Akaikeho informačního kritéria pro jednotlivé testované modely. Model 1 = jednoduchý model závislosti testované proměnné na množství dostupných živin, model 2 = model závislosti testované proměnné na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu rostliny, model 3 = model závislosti testované proměnné na množství dostupných živin a druhu rostliny. Všechny jednotlivé modely jsou signifikantní, kromě modelu 1 pro hlavní kořen, který vychází pouze marginálně signifikantně (p hodnota modelu = 0,08) a modelu 1 pro rychlost klíčení, který vychází nesignifikantně (p hodnota modelu = 0,44)

a průměrná délka postranních kořenů. Za druhé byl sledován vývoj celkového tvaru kořenového systému, který byl popsán délkou a šířkou kořenového systému, plochou, kterou prorůstá a hloubkou (vzdálenost od vrcholu kořenového systému po jeho nejširší místo – viz. 2.7 Vývoj kořenového systému v čase).

RDA analýza délek a počtů kořenů v závislosti na dostupné koncentraci živin, hmotnosti semene daného druhu a vývoji v čase po jednotlivých týdnech celkově vysvětluje 24,34% variability. Model je signifikantní ($p = 0,005$). Dostupná koncentrace živin, hmotnost semene i čas jsou signifikantní na hladině $p = 0,01$, stejně jako interakce mezi časem a hmotností semene daného druhu (viz. Obrázek 3.2). Také interakce mezi dostupnou koncentrací živin a časem vychází signifikantně ($p = 0,02$), avšak interakce mezi hmotností semene druhu a dostupnou koncentrací živin nikoli ($p=0.17$) (viz Obrázek 3.3, 3.4).

Rostliny rostoucí v substrátu s větší koncentrací dostupných živin tvoří celkově více postranních kořenů. S jejich tvorbou začínají dříve, než rostliny rostoucí v substrátu s malou koncentrací dostupných živin. Toto platí pro všechny druhy rostlin nezávisle na hmotnosti jejich semene. Rostliny s malou hmotností semene

pak začínají tvořit postranní kořeny dříve a tvoří jich více než rostliny s velkou hmotností semene.

RDA analýza vývoje prostorového tvaru kořenového systému v čase v závislosti na množství dostupných živin a hmotnosti semene daného druhu vysvětluje 37,14% celkové variability. Model je signifikantní ($p = 0,005$). Dostupná koncentrace živin, hmotnost semene i čas jsou signifikantní na hladině $p = 0,01$, stejně jako interakce mezi časem a hmotností semene daného druhu (viz. Obrázek 3.5). Také interakce mezi dostupnou koncentrací živin a hmotností semene vychází signifikantně ($p = 0,05$), avšak interakce mezi časem a dostupnou koncentrací živin nikoli ($p=0.11$) (viz Obrázek 3.6, 3.7).

Množství dostupných živin v substrátu neovlivňuje vývoj tvaru kořenového systému rostlin. Druhy s velkými semeny mají kořenový systém protažen především směrem dolů (parametr *délka* je velký vzhledem k parametru *šířka*), u druhů s malými semeny ani jeden z rozměrů *délka*, *šířka* nijak výrazně nepřevládá. Jednotlivé druhy rostlin se liší také v parametru *hloubka*. U druhů s malými semeny je *hloubka* menší, což znamená, že tyto druhy tvoří své postranní kořeny blíže povrchu substrátu. Také vývoj tvaru kořenového systému v čase se mezi jednotlivými druhy odlišuje. U všech druhů rostlin sice zpočátku roste *délka* kořenového systému, avšak čím lehčí semeno druh má, tím dříve se začne relativně více zvětšovat parametr *šířka* vzhledem k parametru *délka*.

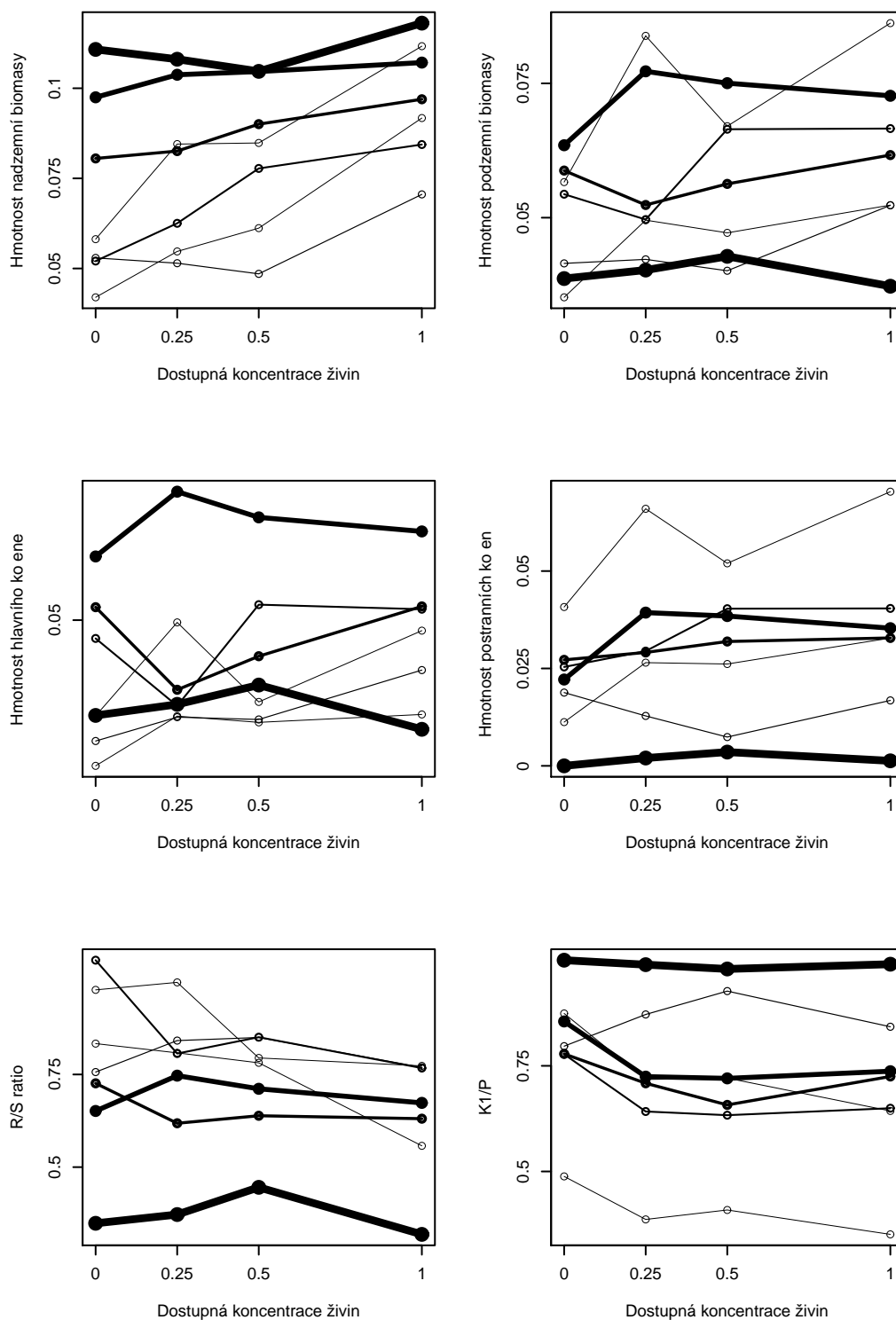
3.3 Klíčivost semen jednotlivých druhů

Klíčivost semen jednotlivých druhů v závislosti na množství dostupného hnojiva byla testována zobecněným lineárním modelem. Nebyly nalezeny rozdíly v klíčivosti semen mezi jednotlivými druhy ani mezi dostupnými koncentracemi hnojiva v rámci jednotlivých druhů (viz. Obrázek 3.8).

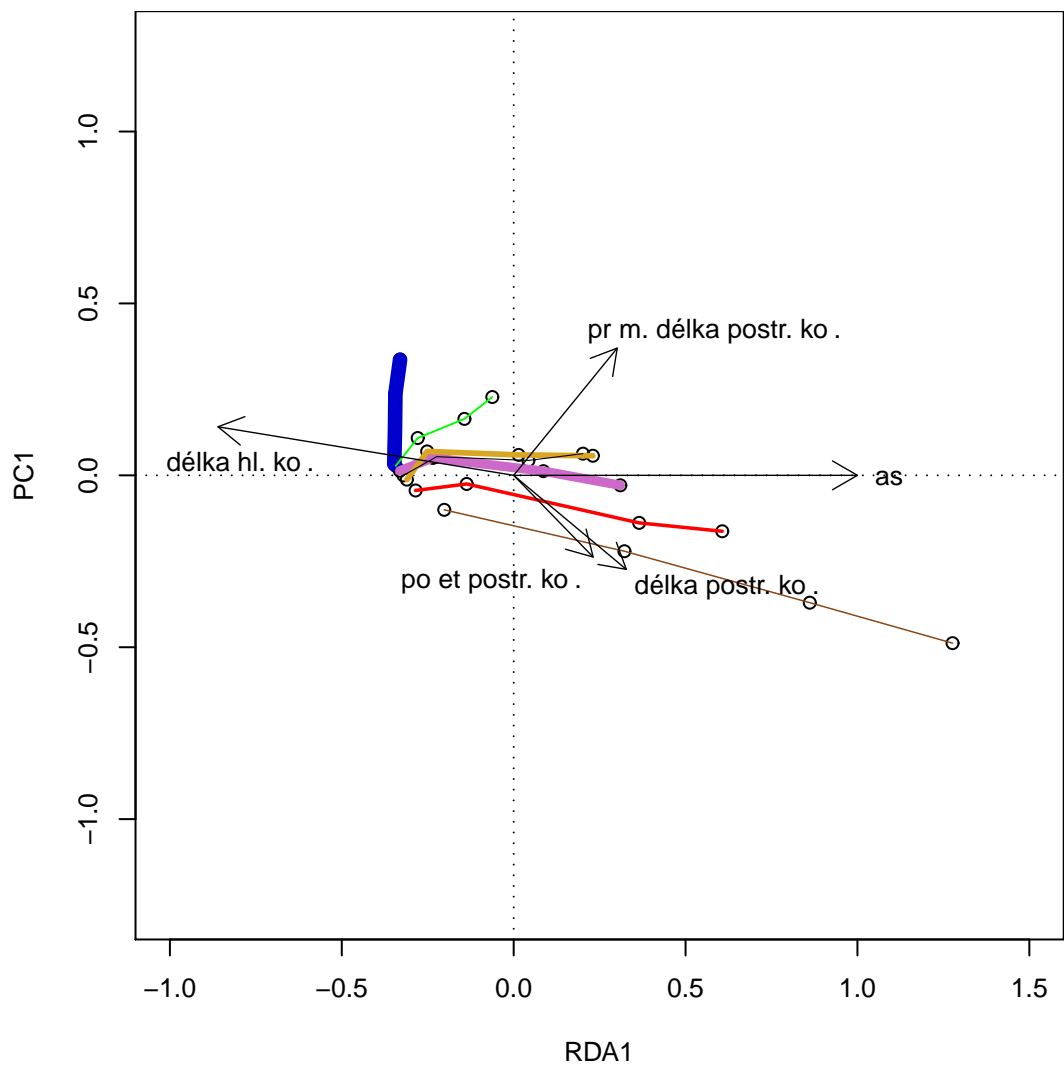
Rychlost klíčení semen jednotlivých druhů v závislosti na množství dostupného hnojiva byla testována lineárním modelem, ve kterém byl ale použit logaritmus rychlosti klíčení semen. Byly nalezeny rozdíly v rychlosti klíčení mezi

jednotlivými druhy ($p \ll 0.001$), mezi různými koncentracemi dostupných živin však nikoli (viz. Obrázek 3.9).

Výsledky dílčího pokusu, ve kterém byla semínka dáována na Petriho misky po pěti ukazují, že doba vyklíčení prvního semene závisí na hmotnosti semene daného druhu ($p = 0,014$, $sklon = 0,34$, střední chyba průměru= $0,13$, model vysvětluje 18,66 % variability). Stejně tak na hmotnosti semene daného druhu závisí počet vyklíčených semen ($p = 0,016$, $sklon = -0,67$, střední chyba průměru= $0,26$, model vysvětluje 17,91 % variability). Nebyla prokázána závislost mezi rychlostí klíčení ($p = 0,55$) ani počtem vyklíčených semen ($p = 0,7$) a stářím semen.

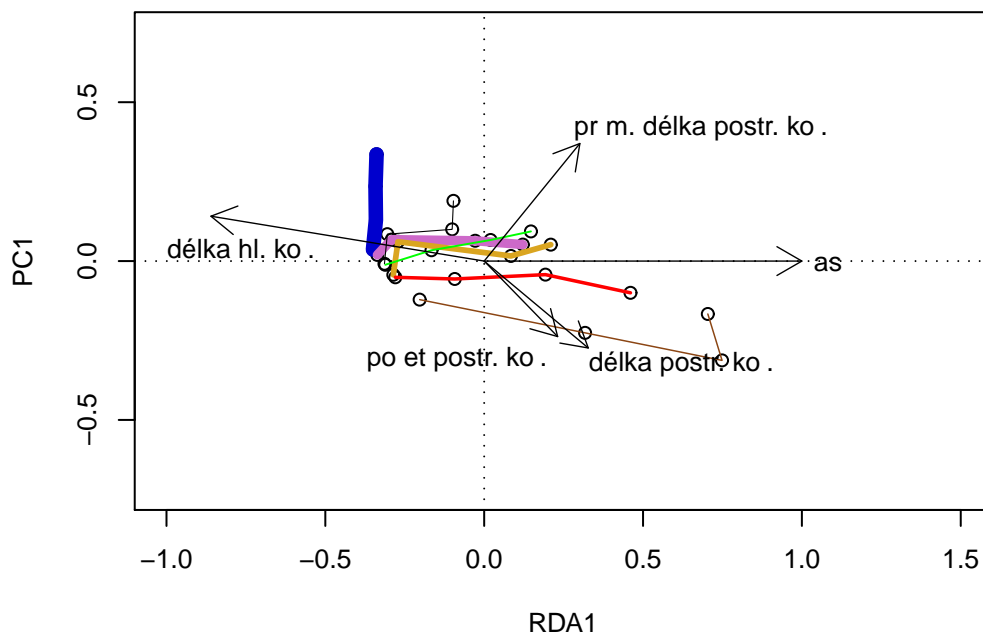


Obrázek 3.1: Závislost sledovaných parametrů na množství dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

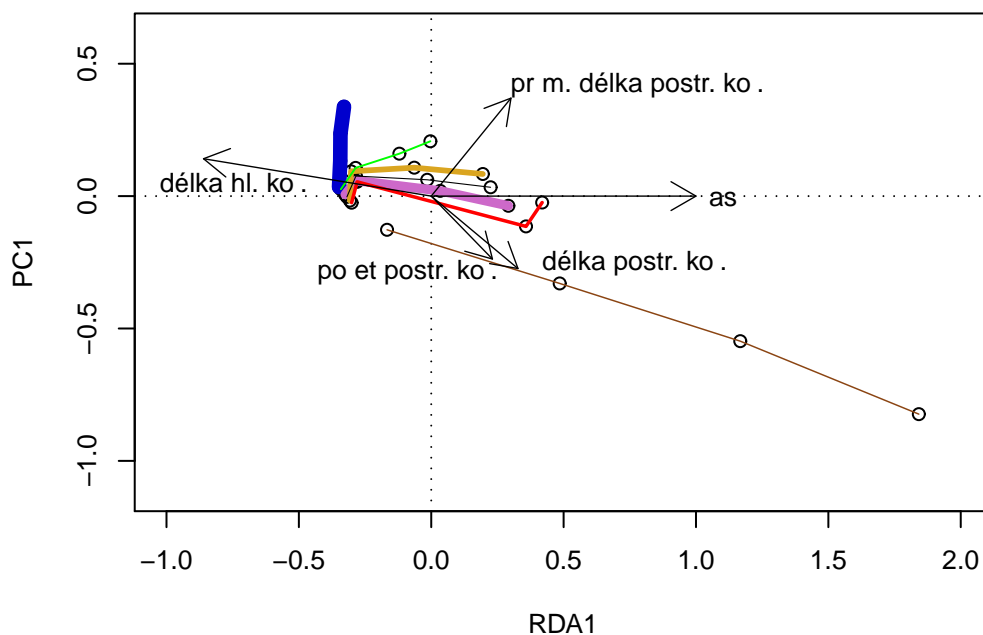


Obrázek 3.2: RDA vývoje délek jednotlivých kořenů a jejich počtu. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

destilovaná voda

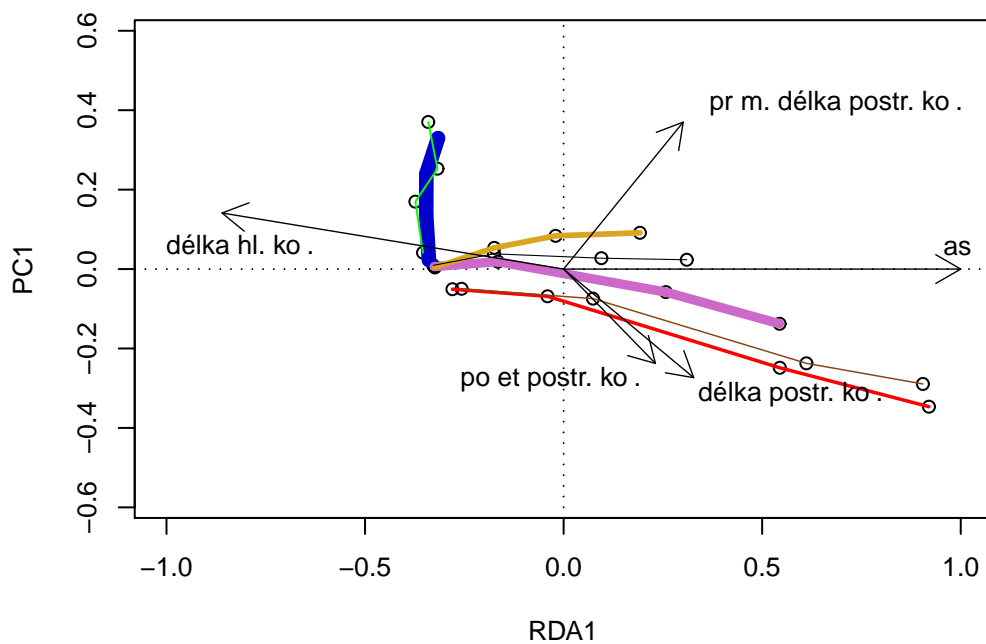


0,025% koncentrace hnojiva

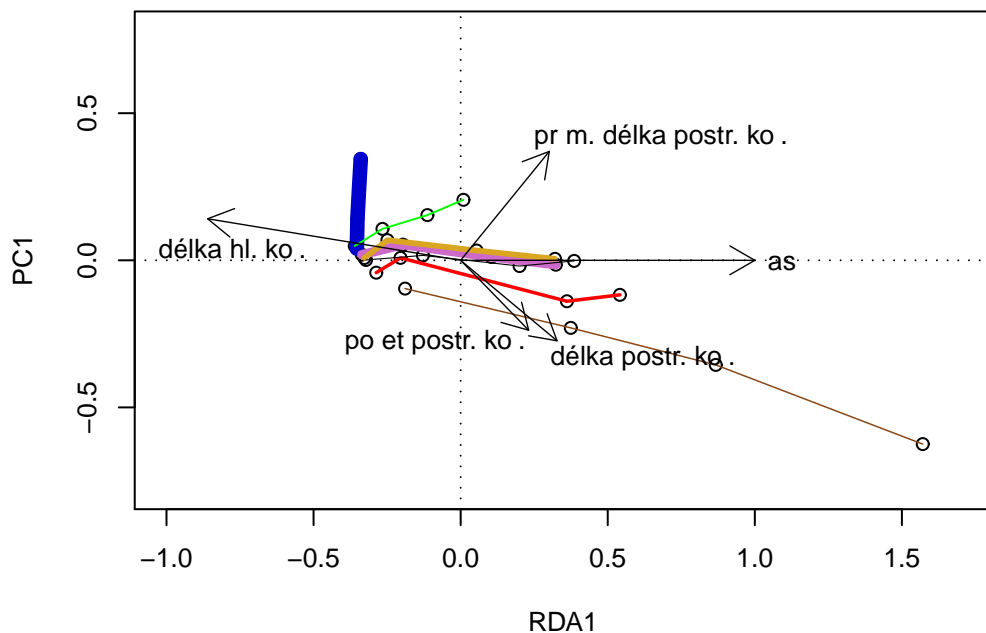


Obrázek 3.3: Zobrazení RDA vývoje délek jednotlivých kořenů a jejich počtu zvláště pro jednotlivé koncentrace dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

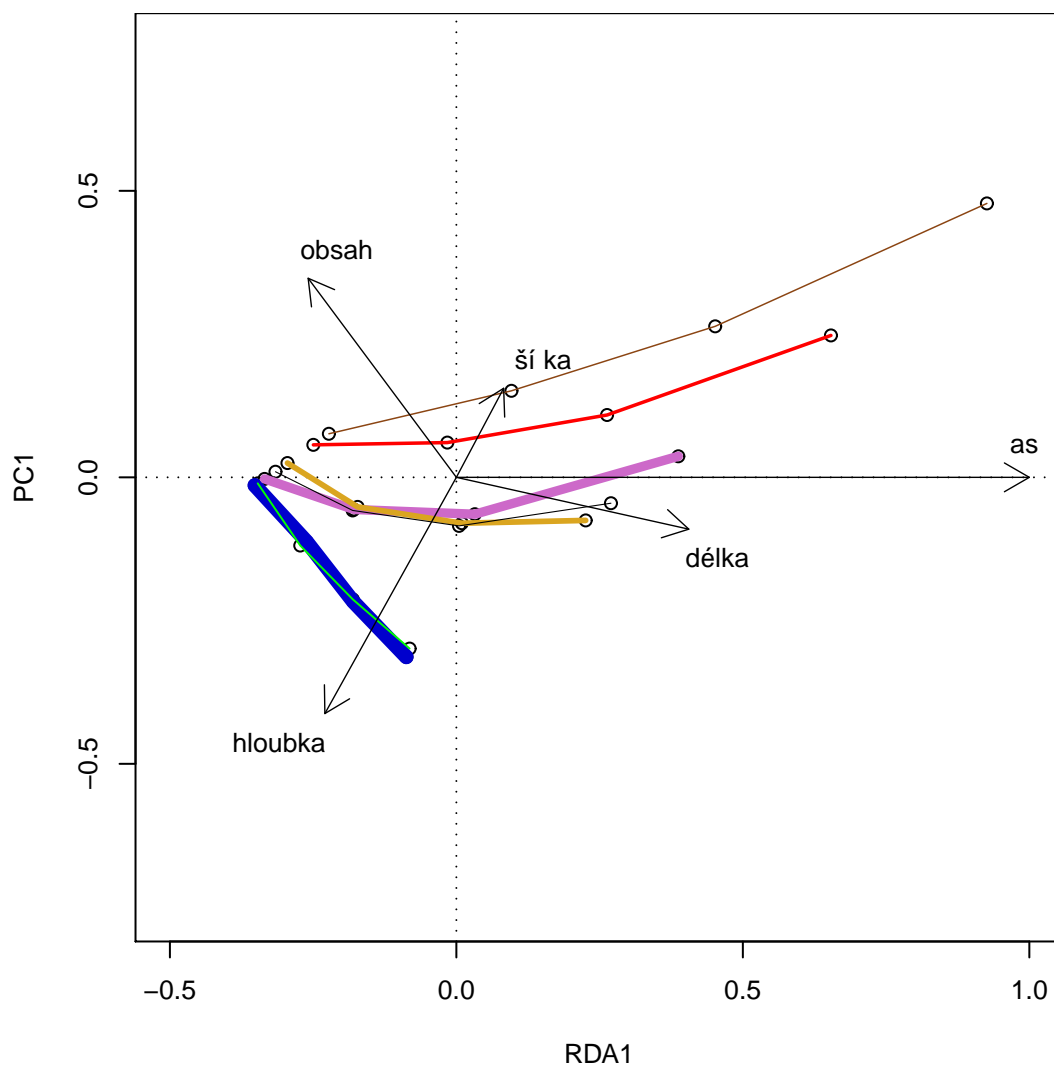
0,05% koncentrace hnojiva



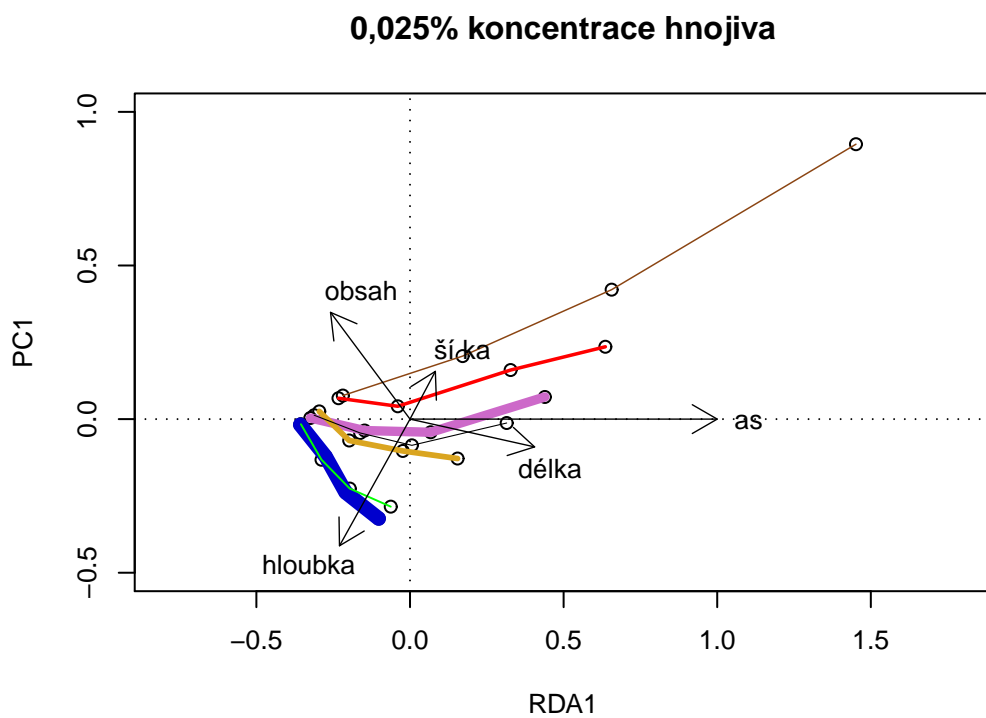
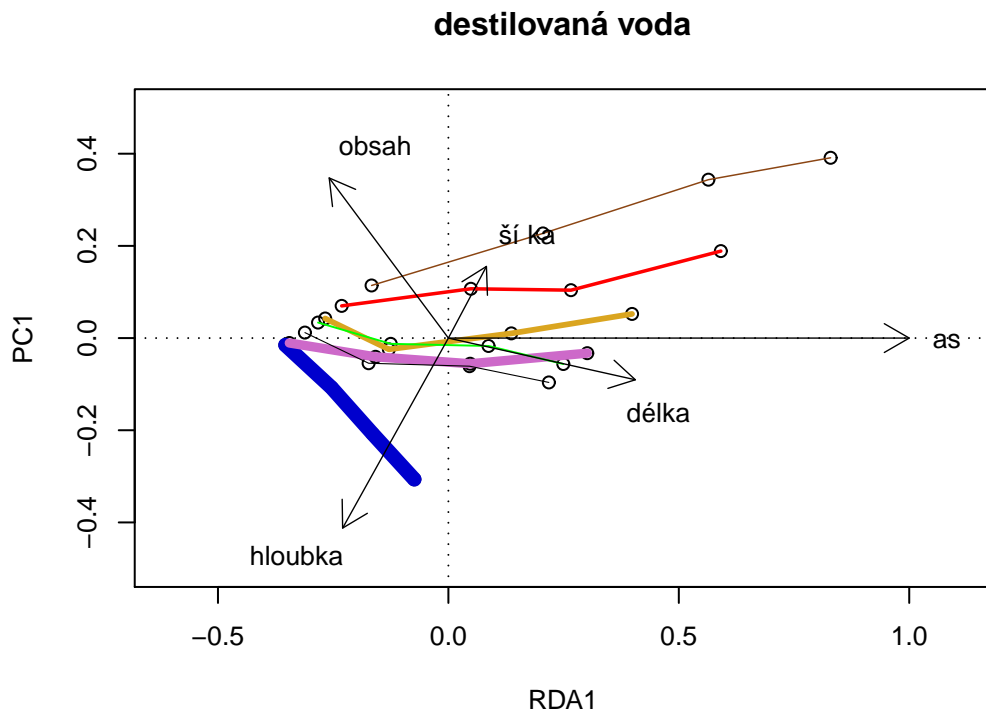
0,1% koncentrace hnojiva



Obrázek 3.4: Zobrazení RDA vývoje délek jednotlivých kořenů a jejich počtu zvláště pro jednotlivé koncentrace dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

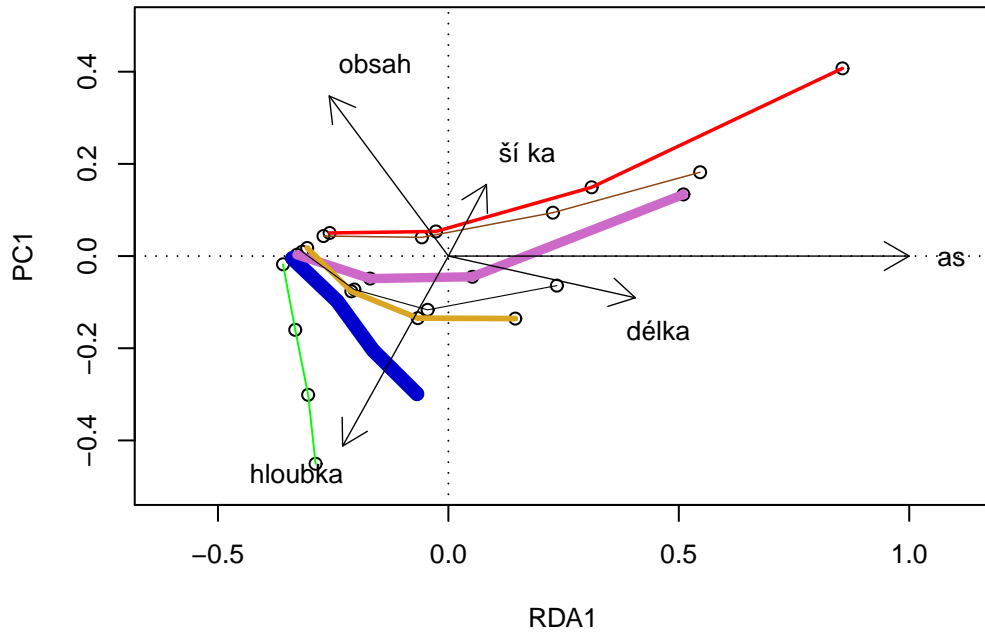


Obrázek 3.5: RDA prostorového tvaru kořenového systému. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

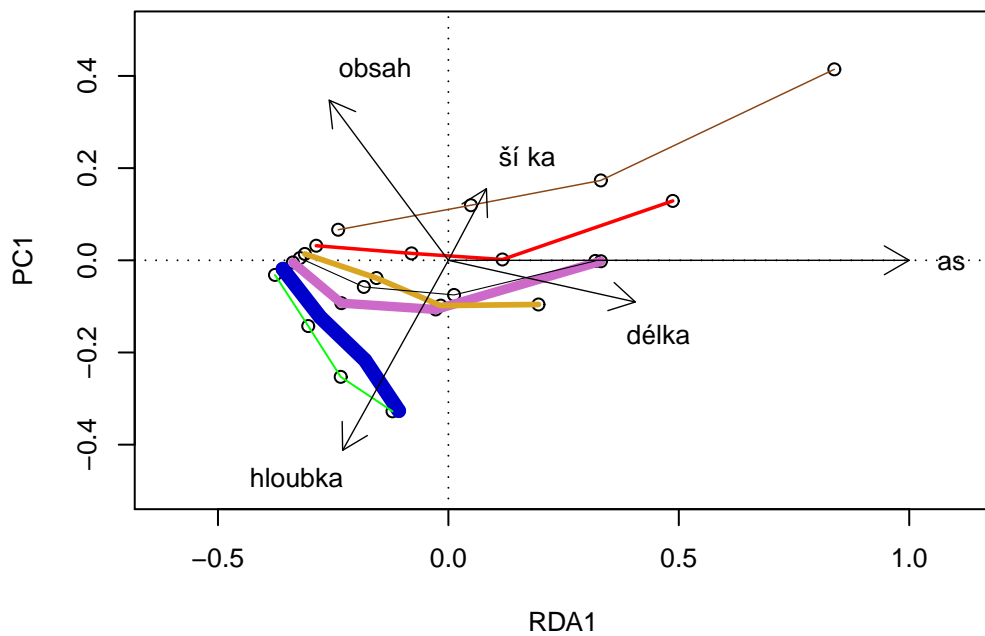


Obrázek 3.6: Zobrazení RDA prostorového tvaru kořenového systému zvláště pro jednotlivé koncentrace dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.

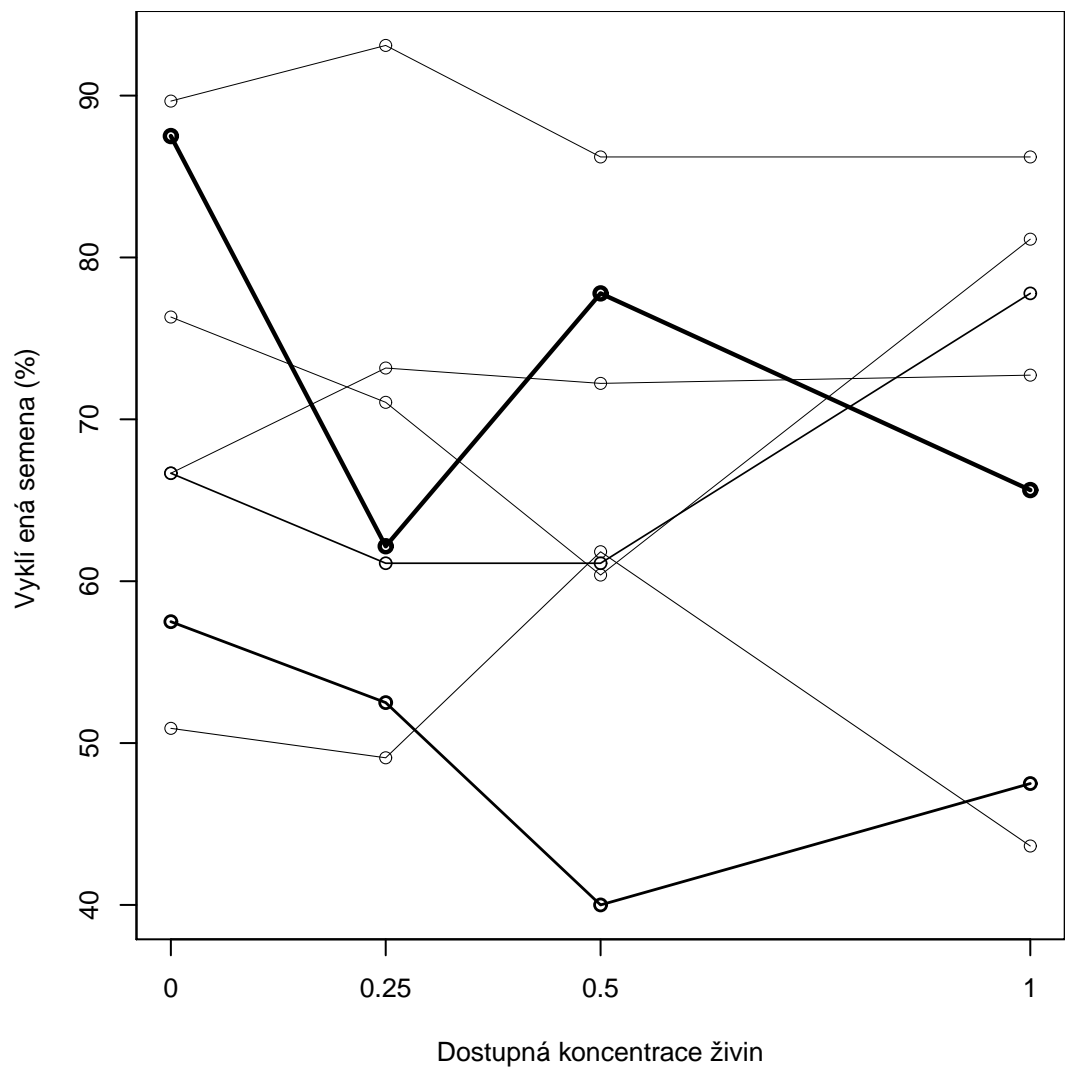
0,05% koncentrace hnojiva



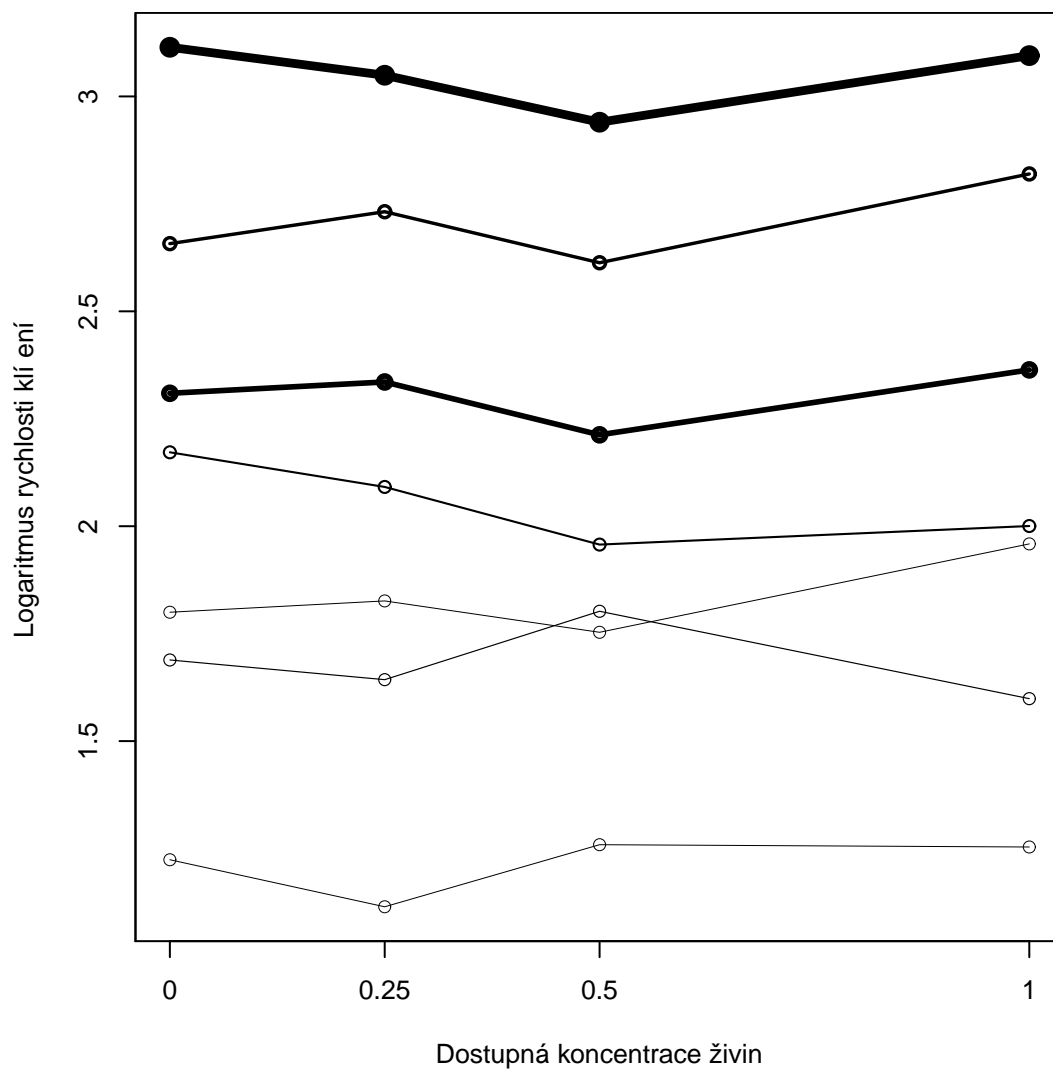
0,1% koncentrace hnojiva



Obrázek 3.7: Zobrazení RDA prostorového tvaru kořenového systému zvláště pro jednotlivé koncentrace dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.



Obrázek 3.8: Klíčivost semen jednotlivých druhů v různém množství dostupného hnojiva. Tloušťka čáry znázorňuje hmotnost semene daného druhu.



Obrázek 3.9: Logaritmus průměrného počtu dní, za které vyklíčila semínka jednotlivých druhů v různých koncentracích dostupných živin. Tloušťka čáry znázorňuje velikost semene daného druhu.

Kapitola 4

Diskuze

Cílem práce bylo ukázat, jakým způsobem reaguje rostlina v rané fázi své ontogeneze na množství dostupných živin v substrátu a zda a jakým způsobem se tato reakce liší mezi jednotlivými druhy. Základním předpokladem bylo, že druhy s velkými semeny mají mnoho zdrojů do začátku svého života a tedy jimi nejsou limitovány tolik jako druhy se semeny malými. Výsledky uvedené v předchozí kapitole tuto domněnku potvrzují. Ukázalo se, že druhy s malými semeny reagují na vzrůstající koncentraci dostupných živin mnohem výrazněji než druhy se semeny velkými.

Jako každý experiment, i tento zde uváděný, je oproti reálným podmínkám, ve kterých rostliny běžně rostou, zjednodušen. Aby bylo možné sledovat a zaznamenávat vývoj kořenového systému rostliny v čase, byl použit plochý květináč tím způsobem, že kořenům rostlin bylo dovoleno růst pouze ve dvourozměrném prostoru, což v běžných podmínkách nastane jen velmi zřídka. Zde pozorovaný kořenový systém má tedy zcela jistě jiný tvar než kořenový systém volně rostoucí rostliny. Domnívám se však, že je dostatečně dobrým zjednodušením pro pozorování reakce rostlin na měnící se dostupnou koncentraci živin a porovnávání této reakce mezi jednotlivými druhy. Pokud se totiž daný druh v dané zálivce nevětví, projeví se to stejně v dvourozměrném prostoru jako v prostoru trojrozměrném. Stejně tak pokud se jiný druh v dané zálivce větví hodně, bude tomu tak v obou

typech prostoru. Zjednodušením kořenového systému do dvourozměrného prostoru tedy nepřijde o rozdíly mezi druhy rostlin ani druhy závlivky.

Také nahrazení množství dostupných živin v semeni rostliny jejich hmotností jistě poskytuje poněkud zkreslenou informaci, neboť jednotlivé druhy rostlin se mohou od sebe lišit například v tloušťce osemení. Množství dostupných živin v semeni proto nemusí růst lineárně s rostoucí hmotností semene. Mezi jednotlivými druhy rostlin mohou být také rozdíly v poměru jednotlivých živin zastoupených v semeni. To také může ovlivňovat, jak moc kritické je pro ně získávání živin ze substrátu kořenovým systémem již od počátku jejich vývoje.

4.1 Hmotnost kořenového systému rostliny

Se vzrůstající dostupností živin v substrátu vzrůstá také biomasa rostlin (Adeg-bidi et al. 2001, Ericsson 1981, Gourley et al. 1994). Sledování hmotností jednotlivých částí rostlinného těla v mé práci tento poněkud předvídatelný fakt potvrzuje, neboť hmotnosti všech měřených částí rostlinného těla průkazně rostou se vzrůstající koncentrací dostupného množství živin v substrátu.

Vztahem mezi R/S ratio a různými biotickými a abiotickými faktory se zabývá značné množství prací, stejně jako jeho srovnáním mezi různými vegetačními typy. Je známo, že R/S ratio klesá s rostoucí nadzemní biomasou (Mokany et al. 2006, Wang et al. 2008), což je dokumentováno především pro lesní vegetaci (Litton et al. 2003). Dokumentován je také nepřímý úměrný vztah mezi R/S ratio a množstvím dostupné vody (Singh et al. 2000, Wang et al. 2008), stejně tak s rostoucím věkem rostlin R/S ratio klesá (Silva & Rego 2003, Wang et al. 2008). Přímo úměrný vztah je také mezi R/S ratio a salinitou (Saintilan 1997). Zde pozorované klesající R/S ratio při vzrůstající dostupnosti živin znamená, že pokud má rostlina dostatek dostupných živin v substrátu, není jimi limitována a tedy investuje relativně více do nadzemní části, což je v souladu s výše uváděnými pracemi. Všechny studie dochází shodně k závěru, že pokud je získávání živin kořeny ze substrátu omezeno (např. rostoucí salinitou nebo malým množstvím

dostupné vody), rostlina investuje relativně více do kořenového systému a tím ono omezení kompenzuje.

Se vzrůstající dostupností živin také klesá poměr hmotnosti hlavního kořene ku celkové hmotnosti podzemní biomasy. To znamená, že rostliny rostoucí v živinově bohatším substrátu mají relativně větší biomasu postranních kořenů než kořene hlavního. Takový kořenový systém je hodně větvený. Naopak kořenový systém s relativně velkou hmotností hlavního kořene vypadá jako kořenový systém typu „herringbone“ (Fitter 1987). Má dlouhý hlavní kořen s nevětvenými postranními kořeny. Jak uvádí Fitter (1987), kořenový systém této topologie sice špatně vede vodu a živiny ke stonku, avšak velmi efektivně je získává z okolního prostředí. Dichotomicky větvený kořenový systém má efektivitu získávání živin ze substrátu nižší. To v živinově bohatém substrátu nevadí, důležitý je zde efektivní transport získaných živin směrem ke stonku. Zde uváděné výsledky poměru hmotnosti hlavního kořene ku celkové hmotnosti podzemní biomasy pro různé množství dostupných živin v substrátu naznačují chování popsané výše. Fitter et al. (1991) pak uvádí, že kořenový systém typu „herringbone“ je nákladnější na výstavbu, a to na úkor efektivity ve vedení získané vody z půdy. To je pravděpodobně důvod, proč tento typ kořenového systému vytvářejí rostliny z prostředí chudého na vodu nebo živiny. Tyto rostliny potřebují především co nejefektivněji získat vodu a živiny z celého svého okolí. Pomalejší transport ke stonku jim nevadí, neboť stejně nemají moc co transportovat. Otázkou také zůstává, zda dostupnost živin v substrátu ovlivňuje tloušťku kořenů. S ní by se potom měnily náklady na stavbu kořenů, ale také poměr objemu kořene ku jeho povrchu, což by zřejmě mělo dopad na efektivitu získávání živin i na transport získaných živin směrem ke kořeni.

Ne zcela překvapivým výsledkem je jistě také to, že hmotnost nadzemní biomasy a hmotnost hlavního kořene průkazně roste s rostoucí hmotností semene druhu, což vlastně znamená, že z většího semene vyrostě větší semenáček. Avšak hmotnost postranních kořenů s rostoucí hmotností semene druhu průkazně klesá.

Je však otázkou, zda je to v důsledku toho, že druhy s většími semeny mají ve svém semeni dost živin a tedy příliš neinvestují do orgánu pro jejich získávání. Toto vysvětlení se zdá být nepravděpodobné, neboť takové chování musí být pro rostlinu z dlouhodobého pohledu nevýhodné. Zdroje v semeni časem zcela jistě vyčerpá a další potom bude muset aktivně získávat sama svým kořenovým systémem. Pokud až v tomto okamžiku začne pomýšlet na jeho vybudování, bude pozdě, neboť ho již nebude mít z čeho vybudovat. Pravděpodobnějším se tedy zdá vysvětlení, že větší semenáčky (tedy ty, které vznikly ze semene s větší hmotností) pouze odkládají tvorbu postranních kořenů do poněkud pozdější fáze svého vývoje a za čtyři týdny růstu se tak ještě nestihly dostat do fáze intenzivní tvorby postranních kořenů. Zatímco druhy s malou hmotností semene (tedy s malým množstvím živin) musí umět vybudovat rozvětvený kořenový systém za velmi krátký čas, neboť již ve velmi rané fázi své ontogeneze začnou být odkázány na vlastní aktivní získávání živin. Stejnou domněnku podporuje i to, že poměr hmotnosti hlavního kořene ku hmotnosti celkové podzemní biomasy s rostoucí hmotností semene druhu roste, tedy druhy s většími semeny investují relativně více do hlavního kořene než do kořenů postranních. To může být opět způsobeno pozdějším nástupem tvorby postranních kořenů u těchto druhů. R/S ratio s rostoucí hmotností semene druhu klesá. S rostoucí hmotností semene druhu tedy relativně více přibývá hmotnost nadzemní části, což je v souladu s výše uvedenými výsledky a vede to na myšlenku, že čím více živin obsahuje semeno, tím méně investuje vyvíjející se rostlina do orgánů pro jejich získávání. Snaží se tak co nejrychleji rozvinout orgány pro získávání nadzemních zdrojů. Velkou roli zde bude pravděpodobně hrát kompetice o dopadající sluneční záření. Jedinec, který je v porostu největší, ho zachytí nejvíce. A to i v případě, že se mu sousední jedince podařilo přerůst jen o malý kousek. V kompetici o podzemní zdroje však totéž neplatí. Rostlina s nepatrně větším kořenovým systémem získá z půdy jen o nepatrné množství více vody a živin než její sousedé (Weiner 1990). Semenáčky,

kteří si to díky velkému množství zásobních látek v semeni mohou dovolit, proto rozvíjejí přednostně nadzemní část.

Průkazná interakce mezi dostupným množstvím živin a hmotností semene druhu pro hmotnost nadzemní části rostliny a R/S ratio ukazuje na to, že přidání dostupných živin má pro různé druhy rostlin různý dopad (a to v souvislosti s velikostí jejich semene). U druhů s malou hmotností semen způsobí zvýšení koncentrace dostupných živin relativně větší přírůstek hmotnosti nadzemní biomasy (a tedy větší pokles R/S ratio) než u druhů s velkou hmotností semen. Druhy s malým množstvím zásobních živin jsou tedy již v začátku svého vývoje ovlivněny množstvím dostupných živin v substrátu. To se zdá být logické, neboť malé množství živin obsažených v malém semeni nepostačí na vybudování celého těla semenáčku. Pro tyto druhy rostlin je tedy nezbytné přednostně investovat do kořenového systému a zajistit tak živiny další. V živinově bohatém substrátu pak mají tyto rostliny výhodu oproti jedincům v substrátu živinově chudém. Naproti tomu druhy s velkými vlastními zásobami prospívají bezprostředně po vyklíčení stejně, bez ohledu na koncentraci dostupných živin v okolním substrátu. To samozřejmě neznamená, že druhy rostlin s velkými semeny lze úspěšně pěstovat bez dodávání živin. Zásoby v semeni jim časem dojdou a pak budou odkázány na získávání živin ze svého okolí, stejně jako druhy rostlin se semeny malými. Značí to pouze to, že co nejrychlejší vybudování dobře fungujícího kořenového systému pro ně není tak kritické a mohou si dovolit jeho vývoj o nějaký čas odložit. Velká semena mají v sobě obsaženo dostatečné množství živin na vybudování nadzemní i podzemní části rostliny, proto je pro ně zřejmě výhodnější investovat na začátku do nadzemní části a přerůst a zastínit okolní rostliny. Poté jim ještě zbyde v semeni dost živin na vybudování fungujícího kořenového systému pro získávání živin dalších. Předpokládám, že limitace živinami z okolního substrátu se u druhů s velkými semeny projeví také, ale až v pozdější fázi jejich ontogeneze, proto jsem ji při sledování rostlin v prvních čtyřech týdnech jejich života nezaznamenala.

4.2 Vývoj kořenového systému v čase

Ať už se na kořenový systém rostliny díváme z pohledu délek a počtů jednotlivých kořenů nebo z pohledu celkového tvaru kořenového systému, výsledky uvedené v této práci ukazují, že jednotlivé druhy (vztaženo ke hmotnosti jejich semen) utvářejí svůj kořenový systém různým způsobem. Také se dá obecně říci, že množství dostupných živin v substrátu má na to, jak kořenový systém rostliny vypadá, podstatný vliv, což je v souladu s výsledky jiných autorů (např.: Altman & Waisel 1997, Boot & Mensink 1990, Forde & Lorenzo 2001, Hill et al. 2006). Průkazně se také kořenový systém rostlin vyvíjí v čase, tedy kořenový systém jeden týden starého semenáčku vypadá úplně jinak než kořenový systém čtyřtýdenní rostlinky. Kořenový systém v pozdějším stádiu vývoje není pouhou zvětšeninou kořenového systému raného stádia vývoje. Tento vývoj kořenového systému v čase je navíc různý pro jednotlivé druhy rostlin podle hmotnosti jejich semene.

Podívejme se teď podrobněji na to, jakým způsobem se liší délky a počty jednotlivých řádů kořene a celkový tvar kořenového systému rostliny v závislosti na hmotnosti jejího semene a množství dostupných živin. Z uvedených výsledků vyplývá, že délky a počty kořenů se vyvíjejí v čase různě pro různé koncentrace dostupných živin, avšak mezi jednotlivými studovanými druhy rozdíly nebyly nalezeny. Vysvětlením se zdá být to, že při nízké koncentraci dostupných živin všechny rostliny, bez ohledu na příslušnost ke druhu, vyvíjejí málo postranních kořenů a v pozdější fázi svého vývoje, kdežto při vysoké koncentraci dostupných živin tvoří naopak postranních kořenů hodně a rychleji. Stejnou reakci popisují např. Wang et al. (2013) pro množství dostupného dusíku nebo Borch et al. (1999) a He et al. (2003) pro množství dostupného fosforu.

Pro celkový tvar kořenového systému naopak platí, že je určován hmotností semene daného druhu, avšak jeho vývoj v čase není ovlivněn množstvím dostupných živin.

Ze spojení dvou předchozích tvrzení plyne, že hmotnost semene rostliny předurčuje celkový tvar jejího kořenového systému, jehož vývoj v čase není ovlivněn množstvím dostupných živin v substrátu. Je to tedy něco, co mají rostliny zakódováno v sobě a co není ovlivněno vnějšími podmínkami prostředí (alespoň pokud se týče dostupnosti živin). Do tohoto předem určeného prostoru pak podle různé koncentrace dostupných živin v substrátu „poskládají“ různé množství kořenů. To znamená, že rostlina investuje nejprve určité základní množství živin do stavby hlavního kořene a několika málo postranních, kterými si vlastně prohledá a obsadí prostor okolo sebe. V živinově bohatém substrátu pak má další zdroje navíc, které investuje do stavby dalších postranních kořenů, kterými svůj kořenový systém zahustí tak, aby ze svého okolí „vytěžila“ maximum.

4.3 Klíčivost semen jednotlivých druhů

Klíčivost semen, tedy počet vyklíčených semen z celkového počtu daných naklíčit, se mezi sedmi použitými druhy v hlavním pokusu neliší. Avšak mezi patnácti druhy použitými v dílčím pokusu k ověřování klíčivosti rozdíly jsou. Je to dáno tím, že do hlavního pokusu byly vybírány druhy, které dobře klíčí, kdežto dílčí pokus byl dělán se všemi druhy. Za relevantní je tedy nutno považovat výsledek z dílčího pokusu, tedy ten, že klíčivost semen souvisí s jejich hmotností nepřímo úměrně.

Klíčivost semen, stejně jako rychlost klíčení semen také není nijak ovlivněna koncentrací dostupných živin. Tento výsledek je ve shodě s jinými autory (Hilhorst & Karssen 1989, Siddiqi et al. 2006), kteří uvádějí, že obsah nitrátu nemá vliv na klíčení semen. Naopak Pons (1989) vliv nitrátu na klíčení uvádí, avšak není to vliv přímo na klíčení semen, ale na přerušení dormance. Vzhledem k tomu, že u druhů z čeledi Fabaceae je dormance způsobena osemením nepropustným pro vodu, k jejímuž přerušení je nutná mechanická skarifikace (Baskin et al. 1998, Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006) a jejich embrya jsou již vyvinutá, je celkem

pochopitelné, že dostupná koncentrace živin nemá na přerušení dormance u těchto druhů rostlin žádný vliv.

Rychlost klíčení semen je však ovlivňována jejich hmotností tak, že čím je hmotnost semene větší, tím klíčí pomaleji. To může mít jednoduché vysvětlení, neboť velká semena mají vzhledem ke svému objemu relativně malý povrch, kterým přijímají vodu a tedy jim trvá déle, než přijmou dostatečné množství vody do celého svého objemu. Avšak vzhledem k tomu, jak velké rozdíly byly v rychlosti klíčení semen mezi druhy zaznamenány (s malou hmotností klíčily za několik málo dnů, s velkou hmotností za několik týdnů), se domnívám, že svou podstatnou roli bude hrát i něco dalšího než pouhá schopnost nasát dostatečné množství vody. Z pozorování, které však bohužel není podloženo žádnými konkrétními naměřenými daty, se zdá, že semena s malou hmotností zhruba dva dny zvětšují svůj objem a pak za zhruba další dva dny vyklíčí. Naproti tomu semena s velkou hmotností zvětšují svůj objem přibližně pět dnů a následně vyklíčí po dalších asi dvou týdnech, během kterých u nich nedochází k žádné okem pozorovatelné změně. K potvrzení či vyvrácení uvedené domněnky a nalezení toho, čím je popisovaný jev způsoben, by však bylo zapotřebí zabývat se klíčením semen podrobněji, což nebylo cílem této práce.

Kapitola 5

Závěr

Hlavním cílem práce bylo popsat vývoj kořenového systému rostliny v první fázi její ontogeneze v závislosti na množství dostupných živin v okolním substrátu a provést mezidruhové srovnání tohoto vývoje. Při mezidruhovém srovnávání byl kladen důraz na hmotnost semene rostliny, která byla považována za množství dostupných živin, jež dostalo semeno do začátku svého života od mateřské rostliny.

Tvar kořenového systému, popsán jeho délkou, šířkou, plochou, kterou celý kořenový systém zabírá a umístěním nejšířšího místa a jeho vývoj v čase je druhově specifický a souvisí s hmotností semene daného druhu. Množství dostupných živin v substrátu tento tvar ani jeho vývoj v čase u daného druhu neovlivňuje.

Délka hlavního kořene, celková délka postranních kořenů, průměrná délka postranních kořenů a jejich počet jsou druhově specifické, avšak také ovlivněny množstvím dostupných živin v substrátu. Všechny sledované druhy pak reagují na vzrůstající množství dostupných živin stejným způsobem.

Můžeme tedy říci, že tvar kořenového systému rostliny vypadá podle toho, jakou hmotnost má semeno daného druhu rostliny. Do tohoto tvaru kořenového systému potom rostlina „poskládá“ různé množství kořenů podle dostupného množství živin v substrátu.

Dalším výsledkem práce je to, že množství dostupných živin v substrátu má na celkovou biomasu rostliny i na biomasu jednotlivých sledovaných částí větší

vliv. Tento vliv je větší u druhů rostlin s malou hmotností semene. U druhů s malou hmotností semene je také dostupnou koncentrací živin v substrátu více ovlivněno R/S ratio.

Sledování klíčení semen ukázalo, že druhy s malou hmotností semene klíčí rychleji než druhy s hmotností semene velkou. Vztah mezi hmotností semene daného druhu rostliny a klíčivostí semen nebyl prokázán, stejně jako nebyla prokázána souvislost mezi rychlostí klíčení semen ani klíčivostí semen a množstvím dostupných živin v substrátu.

Závěrem lze tedy říci, že hmotnost semene daného druhu rostliny je parametrem, který má poměrně velký vliv na chování rostliny v rané fázi její ontogeneze. Souvisí s ní rychlost klíčení semen a následující vývoj kořenového systému rostliny. Také citlivost k dostupnému množství živin v substrátu je hmotností semene ovlivněna. Hmotnost semene daného druhu však nevysvětluje chování rostliny v rané fázi její ontogeneze beze zbytku. Je jasné, že do hry zde bude vstupovat značné množství jiných rozličných faktorů. Na otázku, které to jsou však bude muset hledat odpověď práce jiná.

Reference

- Adegbidi, H. G., Volk, T. A., White, E. H., Abrahamson, L. P., Briggs, R. D. & Bickelhaupt, D. H. (2001): *Biomass and nutrient removal by willow clones in experimental bioenergy plantations in New York State*. Biomass and Bioenergy, č. 20, str. 399–411
- Altman, A. & Waisel, Y. (1997): *Biology of root formation and development*. Plenum, New York, USA
- Arima, S., Saisho, K. & Harada, J. (2001): *Morphological analysis of the rice root system based on root diameter*. Japanese Journal of Crop Science, č. 70 (3), str. 408–417
- Audus, L. J. (1975): *Geotropism in roots*. In: *The development and function of roots* (eds J. G. Torrey and D. T. Clarkson). Academic Press, London, UK: str. 327–363
- Aulen, M., Shipley, B. & Bradley, R. (2012): *Prediction of in situ root decomposition rates in an interspecific context from chemical and morphological traits*. Annals of Botany, č. 109, str. 287–297
- Barber, S. A. (1984): *Soil nutrient bioavailability*. Wiley, New York, New York, USA
- Barber, S. A., Walker, J. M. & Vasey, E. H. (1963): *Mechanisms for the movement of plant nutrients from the soil and fertilizer to the plant root*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, č. 11, str. 204–207
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1997): *Methods of breaking seed dormancy in endangered species Iliamna corei (Sherff) Sherff (Malvaceae), with special attention to heating*. Natural Areas Journal, č. 17, str. 313–323
- Baskin, J. M., Davis, B. H., Baskin, C. C., Gleason, S. M. & Cordell, S. (2004): *Physical dormancy in seeds of Dodonaea viscosa (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii*. Seed Science Research, č. 14, str. 81–90
- Baskin, J. M., Nan, X. Y. & B. H., Baskin (1998): *A comparative study of seed dormancy and germination in an annual and a perennial species of Senna (Fabaceae)*. Seed Science Research, č. 8, str. 501–512

- Bell, D. T., Plummer, J. A. & Taylor, S. K. (1993): *Seed germination ecology in southwestern western Australia*. The Botanical Review, č. 59, str. 24–73
- Bertol, O. J., Lana, M. D., Fey, E. & Rizzi, N. E. (2011): *Ion mobility in a no-tillage soil subjected to mineral and organic fertilization*. Revista Brasileira de Ciencia do Solo, č. 35, str. 1311–1321
- Bewley, J. D. & Black, M. (1994): *Seeds: physiology of development and germination*. Plenum, New York, USA
- Bolan, N. S., Robson, A. D. & Barrow, N. J. (1987): *Effects of phosphorus application and mycorrhizal inoculation on root characteristics of subterranean clover and ryegrass in relation to phosphorus uptake*. Plant and Soil, č. 104, str. 294–298
- Boot, R. G. A. & Mensink, M. (1990): *Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply*. Plant and Soil, č. 129 str. 291–299
- Borch, K., Bouma, T. J., Lynch, J. P. & Brown, K. M. (1999): *Ethylene: a regulator of root architectural responses to soil phosphorus availability*. Plant, Cell and Environment, č. 22, str. 425–431
- Bouwmeester, H. J., Derks, L., Keizer, J. J. & Karssen, C. M. (1994): *Effects of endogenous nitrate content of *Sisymbrium officinale* seeds on germination and dormancy*. Acta botanica Neerlandica, č. 43, str. 39–50
- Bray, R. H. (1954): *A nutrient mobility concept of soil-plant relationships*. Soil Science, č. 78, str. 9–22
- Brunner, I. & Brodbeck, S. (2001): *Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources*. Environmental Pollution, č. 114, str. 223–233
- Campbell, B. D. & Grime, J. P. (1989): *A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment*. New Phytologist, č. 112, str. 261–267
- Cannon, W. A. (1949): *A Tentative classification of root systems*. Ecological Society of America, č. 30, str. 542–548
- Chapin, F. S. (1980): *The mineral nutrition of wild plants*. Annual Review of Ecology and Systematics, č. 11, str. 233–260
- Ciesiolka, D., Muzquiz, M., Burbano, C., Altares, P., Pedrosa, M. M., Wysocki, W., Folkman, W., Popena, M. & Gulewicz, K. (2005): *An effect of various nitrogen forms used as fertilizer on *Lupinus albus* L. yield and protein, alkaloid and α -galactosides content*. Journal of Agronomy and Crop Science, č. 191, str. 458–463
- Cohen, D. (1966): *Optimizing reproduction in randomly varying environment*. Journal of Theoretical Biology, č. 12, str. 119–129

- Crawley, M. J. (2007) *The R Book* John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. doi: 10.1002/9780470515075.ch3
- Day, K. J., John, E. A. & Hutchings, M. J. (2003): *The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in Briza media and Festuca ovina*. Functional Ecology, č. 17, str. 454–463
- Dong, T., Tong, J., Xiao, L., Cheng, H. & Song, S. (2012): *Nitrate, abscisic acid and gibberellin interactions on the thermoinhibition of lettuce seed germination*. Plant Growth Regulation, č. 66, str. 191–202
- Doyle, J. J. & Luckow M. A. (2003): *The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context*. Plant Physiology, č. 131, str. 900–910
- Drew, M. C. (1975): *Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley*. New Phytologist, č. 75, str. 479–490
- Dubrovsky, J. G., Soukup, A., Napsucially–Mendivil, S., Jeknic, Z. & Ivanchenko, M. G. (2009): *The lateral root initiation index: an integrative measure of primordium formation*. Annals of Botany, č. 103, str. 807–817
- Ellison, M. A. (2001): *Interspecific and intraspecific variation in seed size and germination requirements of Sarracenia (Sarraceniaceae)*. American Journal of Botany, č. 88, str. 429–437
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Herpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B. & Smith, J. E. (2007): *Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems*. Ecology Letters, č. 10, str. 1135–1142
- Ericsson, T. (1981): *Effects of varied nitrogen stress on growth and nutrition in three Salix clones*. Physiologia Plantarum, č. 51, str. 423–429
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M. & Novoplansky, A. (2005): *Root navigation by self inhibition*. Plant, Cell and Environment, č. 28, str. 562–569
- Finch-Savage, W. E. & Leubner-Metzger, G. (2006): *Seed dormancy and the control of germination*. New Phytologist, č.171, str. 501–523
- Fitter, A. H. (1987): *An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems*. New Phytologist, č. 106, str. 61–77
- Fitter, A. H., Stickland, T. R., Harvey, M. L. & Wilson G. W. (1991): *Architectural analysis of plant root system 1. Architectural correlates of exploitation efficiency*. New Phytologist, č. 118, str. 375–382
- Forde, B. & Lorenzo, H. (2001): *The nutritional control of root development*. Plant and Soil, č. 232, str. 51–68
- Foster, S. A. (1986): *On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis*. The Botanical Review, č. 52, str. 260–299

- Fransen, B., Blijenberg, J. & de Kroon, H. (1999): *Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches*. Plant and Soil, č. 211, str. 179–189
- Gambín, B. L. & Borrás, L. (2009): *Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species*. Annals of Applied Biology, č. 156, str. 91–102
- Gersani, M., Abramsky, Z. & Falik, O. (1998): *Density-dependent habitat selection in plants*. Evolutionary Ecology, č. 12(2): str. 223–234
- Gourley, C. J. P., Allan, D. L. & Russelle, M. P. (1994): *Plant nutrient efficiency: A comparison of definitions and suggested improvement*. Plant and Soil, č. 158, str. 29–37
- Gregory, P. J., Lake, J. V. & Rose, D. A. (1987): *Root development and function*. Cambridge University Press, New York, USA
- Grime, J. P. & Jeffrey, D., W. (1965): *Seedling establishment in vertical gradients of sun light*. Journal of Ecology, č. 53, str. 621–642
- Gruber, V. F. & Lee, D.H. (2005): *Root morphology of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) according to layer model (Schichtebenenmodell) in the differently acidified forest soils*. Allgemeine Forst und Jagdzeitung, č. 176(2–3), str. 33–44
- Gruntman, M. & Novoplansky, A. (2004): *Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 101(11): str. 3863–3867
- Hanawalt, R. B. & Whittaker, R. H. (1977): *Altitudinal gradients of nutrient supply to plant roots in mountain soils*. Soil Science, č. 2, str. 84–96
- Harper, J. L., Lovell, P. H. & Moore, K. G. (1970): *The shapes and size of seeds*. Annual Review of Ecology and Systematics, č. 1, str. 327–356
- Harpole, W. S., Ngai, J. T., Cleland, E. E., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Elser, J. J., Gruner, D. S., Hillebrand, H., Shurin, J. B. & Smith, J. E. (2011): *Nutrient co-limitation of primary producer communities*. Ecology Letters, č. 14, str. 852–862
- He, Y., Liao, H. & Yan, X. (2003): *Localized supply of phosphorus induces root morphological and architectural changes of rice in split and stratified soil cultures*. Plant and Soil, č. 248, str. 247–256
- Henery, M. L. & Westoby, M. (2001): *Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species*. OIKOS, č. 92, str. 479–490
- Hilhorst, H. W. M. & Karssen, C. M. (1989): *Nitrate reductase independent stimulation of seed germination in *Sisymbrium officinale* L. (hedge mustard) by light and nitrate*. Annals of Botany, č. 63, str. 131–137

- Hill, J. O., Simpson, R. J., Moore, A. D. & Chapman, D. F. (2006): *Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition*. Plant and Soil, č. 286, str. 7–19
- Holb, I. J., Gonda, I., Vogo, I. & Nagy, P. T. (2009): *Seasonal dynamics of nitrogen, phosphorus and potassium contents of leaf and soil in environmental friendly apple orchards*. Communications in Soil Science and Plant Analysis, č. 40, str. 694–705
- Hund, A., Ruta, N. & Liedgens, M. (2009): *Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance*. Plant and Soil, č. 318, str. 311–325
- Igwe, C. A., Zarei, M. & Stahr, K. (2010): *Fe and Al oxides distribution in some ultisols and inceptisols of southeastern Nigeria in relation to soil total phosphorus* Environmental Earth Science, č. 60, str. 1103–1111
- Iijima, M. & Kono, Y. (1990): *Interspecific differences of the root system structures of four cereal species as affected by soil compaction*. Japanese Journal of Crop Science, č. 60, str. 130–138
- Izumi, Y. & Iijima, M. (2002): *Fractal and multifractal analysis of cassava root system grown by the root-box method*. Plant Production Science, č. 5 (2), str. 146–151
- Jackson, M. B. & Barlow, P. W. (1981): *Root gravitropism and the role of growth regulators from the cap*. Plant, Cell and Environment, č. 4, str. 107–123
- Jackson, R. B. & Caldwell, M. M. (1989): *The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials*. Oecologia, č. 81, str. 149–153
- Jackson, R. B. & Caldwell, M. M. (1991): *Kinetic responses of Pseudoroegneria roots to localized soil enrichment*. Plant and Soil, č. 138, str. 231–238
- Jackson, R. B., Manwaring, J. H. & Caldwell, M. M. (1990): *Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment*. Nature, č. 344, str. 58–60
- Kosterin, O. E. & Bogdanova, V. S. (2007): *Relationship of wild and cultivated forms of Pisum L. as inferred from an analysis of three markers, of the plastid, mitochondrial and nuclear genomes*. Genetic Resources and Crop Evolution, č. 5, str. 735–755
- Kuchenbuch, R., Claassen, N. & Jungk, A. (1986): *Potassium availability in relation to soil moisture*. Plant and Soil, č. 95, str. 221–231
- Larcher, W. (1988): *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha
- LeBauer, S. D. & Treseder, K. K. (2008): *Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed*. Ecology, č. 89, str. 371–379
- Leishman, M. R. & Westoby, M. (1994): *The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence*. Functional Ecology, č. 8, str. 205–214

- Li, F. R., Zhao, L. Y., Zhao, X. Y., Zhang, T. H. & Li, G. (2005): *The relative importance of pre- and post-germination determinants for recruitment of an annual plant community on moving sandy land*. *Annals of Botany*, č. 96, str. 1215–1223
- Litaor, M. I., Reichmann, O., Belzer, M., Auerswald, K., Nishri, A. & Shenker, M. (2003): *Spatial analysis of phosphorus sorption capacity in a semiarid altered wetland*. *Journal of Environmental Quality*, č. 32, str. 335–343
- Litton, M. C., Ryan, G. M., Tinker, B. D. & Knight, H. D. (2003): *Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forest of contrasting tree density*. *Canadian Journal of Forest Research*, č. 33, str. 351–363
- Liu, J. L., Mei, L., Gu, J. C., Quan, X. K. & Wang, Z. Q. (2009): *Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of Fraxinus mandshurica and Larix gmelinii: A study with in-growth core approach*. *Chinese Journal of Ecology*, č. 28, str. 1–6
- Lortie, C. J. & Turkington, R. (2002): *The effect of initial seed density on the structure of desert annual plant community*. *Journal of Ecology*, č. 90, str. 435–445
- Lüscher, A., Hartwig, U. A., Suter, D. & Nösberger, J. (2000): *Direct evidence that symbiotic N₂ fixation in fertile grassland is an important trait for a strong response of plants to elevated atmospheric CO₂*. *Global Change Biology*, č. 6, str. 655–662
- Lynch, J. (1995): *Root architecture and plant productivity*. *Plant Physiology*, č. 109, str. 7–13
- McInenly, L. E., Merrill, E. H., Cahill, J. F. & Juma, N. G. (2010): *Festuca campestris alters root morphology and growth in response to simulated grazing and nitrogen form*. *Functional Ecology*, č. 24, str. 283–292
- McLachlan, K. D. (1976): *Comparative phosphorus responses in plants to a range of available phosphorus situations*. *Australian Journal of Agricultural Research*, č. 27, str. 323–341
- McNickle, G. G. & Cahill, J. F. (2009): *Plant root growth and the marginal value theorem*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, č. 106, str. 4747–4751
- Miller, T. E., Winn, A. A. & Schemske, D. W. (1994): *The effects of density and spatial distribution on selection for emergence time in Prunella vulgaris (Lamiaceae)*. *American Journal of Botany*, č. 81, str. 1–6
- Mokany, K., Raison, J. R. & Prokushkin, S. A. (2006): *Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes*. *Global Change Biology*, č. 12, str. 84–96
- Morris, C. E., Tieu, A. & Dixon, K. (2000): *Seed coat dormancy in two species of Grevillea (Proteaceae)*. *Annals of Botany*, č. 86, str. 771–775

- Nye, P. H. (1966): *The effect of the nutrient intensity and buffering power of a soil, and the absorbing power, size and hairs of a root, on nutrient absorption by diffusion*. Plant and Soil, č. 21, str. 81–105
- O'Brien, E. E., Brown, J. S. & Moll, J. D. (2007): *Roots in space: a spatially explicit model for below-ground competition in plants*. Proceedings of the Royal Society B, č. 274, str. 929–935
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2011): *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.1-8/r2015. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
- Oliver, S. & Barber, S. A. (1966): *An evaluation of the mechanisms governing the supply of Ca, Mg, K and Na to soybean roots (Glycine max)*. Soil Science Society of America Journal, č. 30, str. 82–86
- Parciak, W. (2002): *Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant*. Ecology, č. 83, str. 780–793
- Pavlová, L. (2005): *Minerální prvky v rostlinách, jejich asimilace a funkce v: Pavlová, L., Fyziologie rostlin, DTP Nakladatelství Karolinum, str. 110–140*
- Philipson, J. J. & Coutts, M. P. (1977): *The influence of mineral nutrition on the root development of trees. II. The effect of specific nutrient elements on the growth of individual roots of Sitka spruce*. Journal of Experimental Botany, č. 28, str. 864–871
- Pons, T. L. (1989): *Breaking of seed dormancy by nitrate as a gap detection mechanism*. Annals of Botany, č. 63, str. 139–143
- Prenzel J. (1979): *Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3-year field data*. Plant and Soil, č. 51, str. 39–49
- Puhe, J. (2003): *Growth and development of the root system of Norway spruce (Picea abies) in forest stands - a review*. Forest Ecology and Management, č. 175 (1–3), str. 253–273
- R development core team (2011): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Reed, S. C., Townsend, A. R., Davidson, E. A. & Cleveland, C. C. (2012): *Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales*. New Phytologist, č. 196, str. 173–180
- Rees, M. (1994): *Delayed germination of seeds: A look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure*. The American Naturalist, č. 144, str. 43–64
- Riesen, T. K. & Brunner, I. (1996): *Effect of ectomycorrhizae and ammonium on ¹³⁴CS and ⁸⁵SR uptake into Picea abies seedlings*. Environmental Pollution, č. 93, str. 1–8

- Robinson, D. (1994): *The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients*. New Phytologist, č. 127, str. 635–674
- Robinson, D., Linehan, D. J. & Gordon, D. C. (1994): *Capture of nitrate from soil by wheat in relation to root length, nitrogen inflow and availability*. New Phytologist, č. 128, str. 297–305
- Robinson, D. & Rorison, I. H. (1983): *A comparison of the responses of Lolium perenne L., Holcus lanatus L. and Deschampsia flexuosa (L.) Trin. to a localized supply of nitrogen*. New Phytologist, č. 94, str. 263–273
- Saintilan, N. (1997): *Above- and below-ground biomasses of two species of mangrove on the Hawkesbury River estuary, New South Wales* Marine and Freshwater Research, č. 48, str. 147–152
- Seiffert, S., Kaselowsky, J., Jungk, A. & Claassen, N. (1995): *Observed and calculated potassium uptake by maize as affected by soil water content and bulk density*. Agronomy Journal, č. 87, str. 1070–1077
- Serralta, J., Ferrer, J., Borrás, L. & Seco, A. (2006): *Effect of pH on biological phosphorus uptake*. Biotechnology and Bioengineering, č. 95, str. 875–882
- Shemesh, H., Arbiv, A., Gersani, M., Ovadia, O. & Novoplansky, A. (2010): *The effects of nutrient dynamics on root patch choice*. Plos ONE, 5(5): e10824
- Shibata, T. & Hatakeyama, Y. (1995): *Breaking of dormancy in the seeds of Astragalus-mongholicus bunge (Leguminosae)*. Journal of Plant Physiology, č. 146, str. 366–368
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. (2012): *NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis*. Nature Methods, č. 9, str. 671–675
- Siddiqi, M. Y., Myerscough, P. J. & Carolin, C. (2006): *Studies in the ecology of coastal heath in New South Wales: IV. Seed survival, germination, seedling establishment and early growth in Banksia serratifolia Salisb., B. aspleniifolia Salisb. and B. ericifolia L.F. in relation to fire, temperature and nutritional effects*. Australian Journal of Ecology, č. 1, str. 175–183
- Silva, J. S. & Rego, F. C. (2003): *Root to shoot relationships in Mediterranean woody plants from Central Portugal*. Biologia, č. 59, str. 109–115
- Singh, R. K., Singh, C. V., Sinha, P. K., Singh, V. P., Maiti, D. & Prasad, K. (2000): *Effect of soil texture, moisture regimes and cultivars on root and shoot development in upland rice (Oryza sativa)*. Indian Journal of Agricultural Sciences, č. 70, str. 730–735
- Smith, C. C. & Fretwell, D. S. (1974): *The optimal balance between size and number of offspring*. The American Naturalist, č. 108, str. 499–506
- Spollen, W. G. & Sharp R. E. (1991): *Spatial distribution of turgor and root growth at low water potentials*. American Society of Plant Biologists, č. 96, str. 438–443

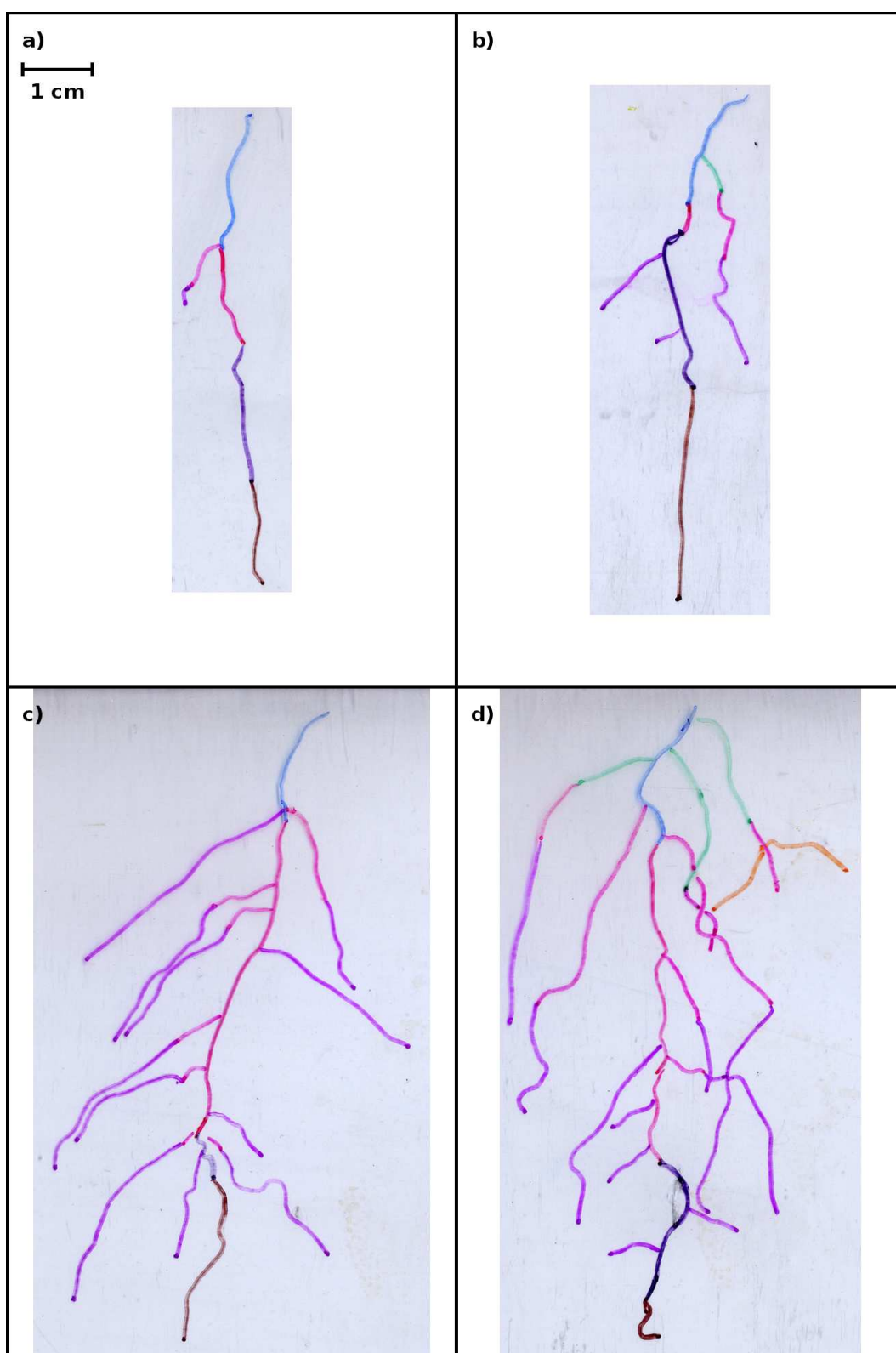
- Sprent, J. (2002): *IKnobs, knots and nodules - the renaissance in legume symbiosis research*. *New Phytologist*, č. 153, str. 2–16
- Sun, Y., Gu, J. C., Zhuang, H. F. & Wang, Z. Q. (2010): *Effects of ectomycorrhizal colonization and nitrogen fertilization on morphology of root tips in a Larix gmelinii plantation in northeastern China*. *Ecological Research*, č. 25, str. 295–302
- Svistoonoff, S., Creff, A., Reymond, M., Sigoillot-Claude, C., Ricaud, L., Blanchet, A., Nassaume, L. & Desnos, T. (2007): *Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture*. *Nature Genetics*, č. 39, str. 792–796
- Thiele-Bruhn, S. (2006): *Assessment of the soil phosphorus–mobilization potential by microbial reduction using the Fe(III)–reduction test*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, č. 169, str. 784–791
- Tielbörger, K. & Prasse, R. (2009): *Do seeds sense each other? Testing for density–dependent germination in desert perennial plants*. *OIKOS*, č. 118, str. 792–800
- Tuljapurkar, S. & Weiner, P. (2000): *Escape in time: stay young or age gracefully?* *Ecological Modeling*, č. 133, str. 143–159
- van Vuuren, M. M. I., Robinson, D. & Griffiths, B. S. (1996): *Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil*. *Plant and Soil*, č. 178, str. 185–192
- Vandelook, F. & Van Assche, J.A. (2010): *Combinational dormancy in winter annual Fabaceae*. *Seed Science Research*, č. 20, str. 237–242
- Vartapetian, B. B. & Jackson, M. B. (1997): *Plant adaptations to anaerobic stress*. *Annals of Botany*, č. 79 (Suppl. A), str. 3–20
- Vega, C. R. C., Andrade, F. H., Sadras, V. O., Uhart, S. A. & Valentinuz, O. R. (2001): *Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize*. *Crop Science*, č. 41, str. 870–878
- Wahid, P. A (2000): *A system of classification of woody perennials based on their root activity patterns* *Agroforestry Systems*, č. 49, str. 123–130
- Wang, G., Fahey, T., Xue, S. & Liu, F. (2013): *Root morphology and architecture respond to N addition in Pinus tabuliformis, west China*. *Oecologia*, č. 171, str. 583–590
- Wang, X. P., Fang, J. Y. & Zhu, B. (2008): *Forest biomass and root–shoot allocation in northeast China*. *Forest Ecology and Management*, č. 255, str. 4007–4020
- Weiner, J. (1990): *Asymmetric competition in plant populations*. *Trends in Ecology & Evolution*, č. 11, str. 360–364

- West, J. B., HilleRisLambers, J., Lee, T. D., Hobbie, S. E. & Reich, P. B. (2005): *Legume species identity and soil nitrogen supply determine symbiotic nitrogen - fixation responses to elevated atmospheric [CO₂]*. *New Phytologist*, č. 167, str. 523–530
- Whiting, S. N., Leake, J. R., McGrath, S. P., & Baker, A. J. M. (2000): *Positive responses to Zn and Cd by roots of the Zn and Cd hyperaccumulator Thlaspi caerulescens*. *New Phytologist*, č. 145, str. 199–210
- Williams, P. R., Congdon, R. A., Grice, A. C., & Clarke, P. J. (2005): *Germinable soil seed banks in a tropical savanna: seasonal dynamics and effects of fire*. *Austral Ecology*, č. 30, str. 79–90
- Wolverton, C., Ishikawa, H. & Evans, M. L. (2002): *The kinetics of root gravitropism: Dual motors and sensors*. *Journal of Plant Growth Regulation*, č. 21, str. 102–112
- Yamauchi, A., Kono, Y. & Tatsumi J. (1987): *Comparison of root system structures of 13 species of cereals*. *Japanese Journal of Crop Science*, č. 54, str. 618–631
- Yi, L. P., Ma, J. & Li, Y. (2007): *Impact of salt stress on the features and activities of root system for three desert halophyte species in their seedling stage*. *Science in China Series D:Earth sciences*, č. 50, str. 97–106
- Zeng, Q. & Brown, P. H. (2000): *Soil potassium mobility and uptake by corn under differential soil moisture regimes*. *Plant and Soil*, č. 221, str. 121–134

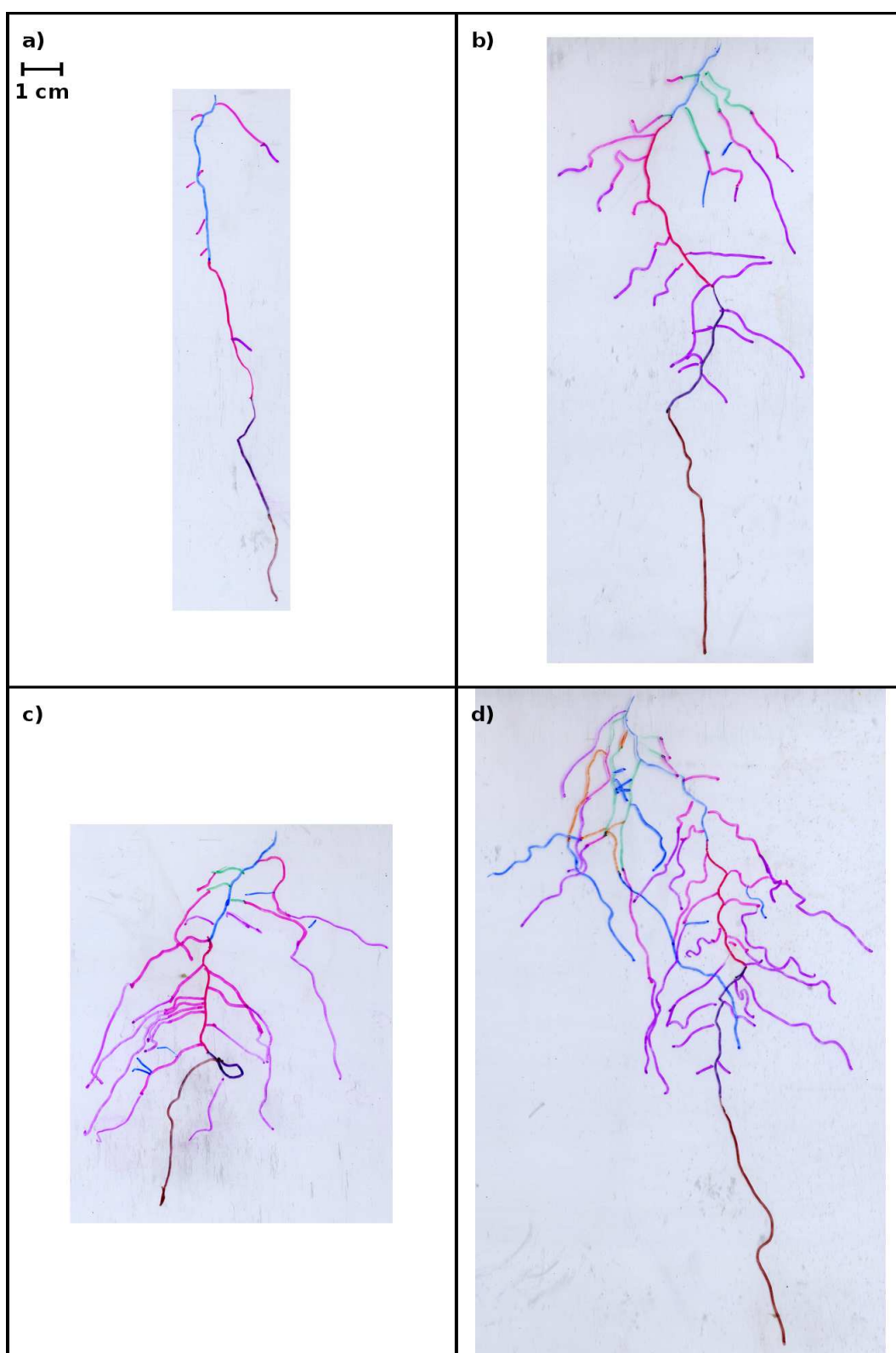
Příloha A

Ukázka kořenových systémů sledovaných druhů

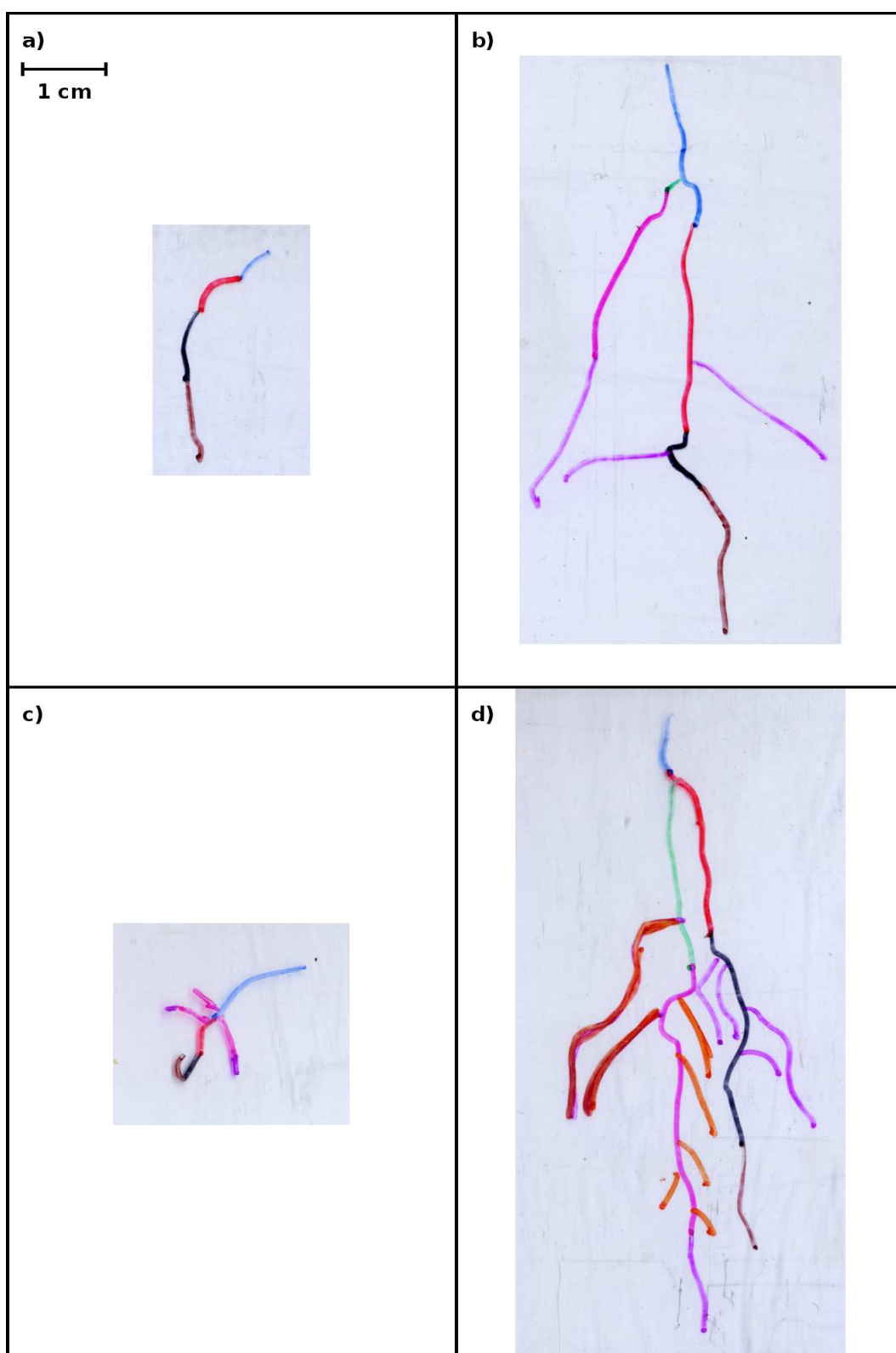
Ukázka zakreslených a naskenovaných obrazů kořenových systémů rostlin pěstovaných v hlavním pokusu. Jednotlivé druhy jsou uvedeny vzestupně podle hmotnosti jejich semen. Obrázky byly zvoleny pokud možno tak, aby ukazovaly běžně vypadající kořenový systém v dané kategorii druhu a použité koncentraci hnojiva.



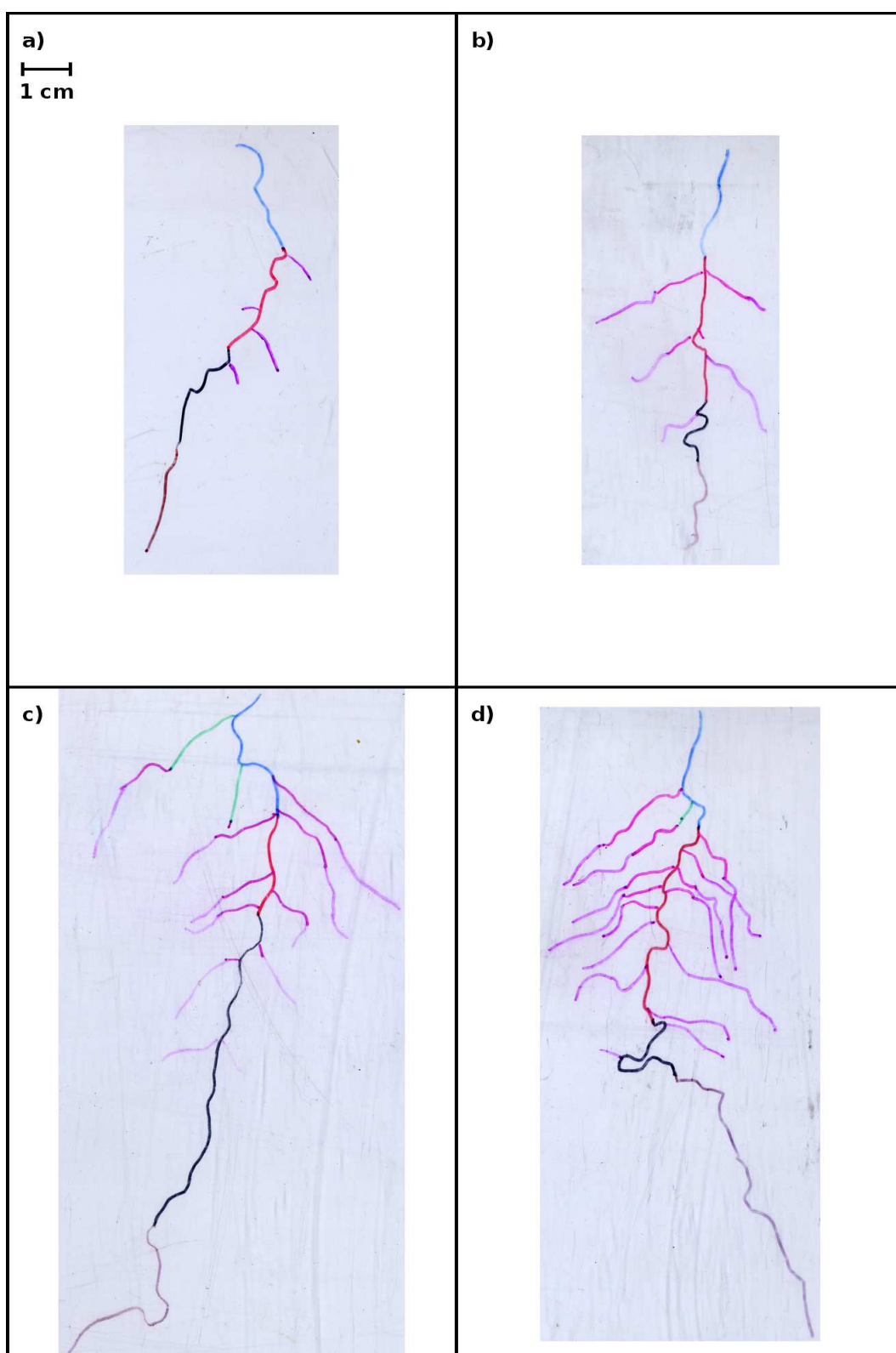
Obrázek A.1: Ukázka kořenového systému druhu *Lotus corniculatus* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



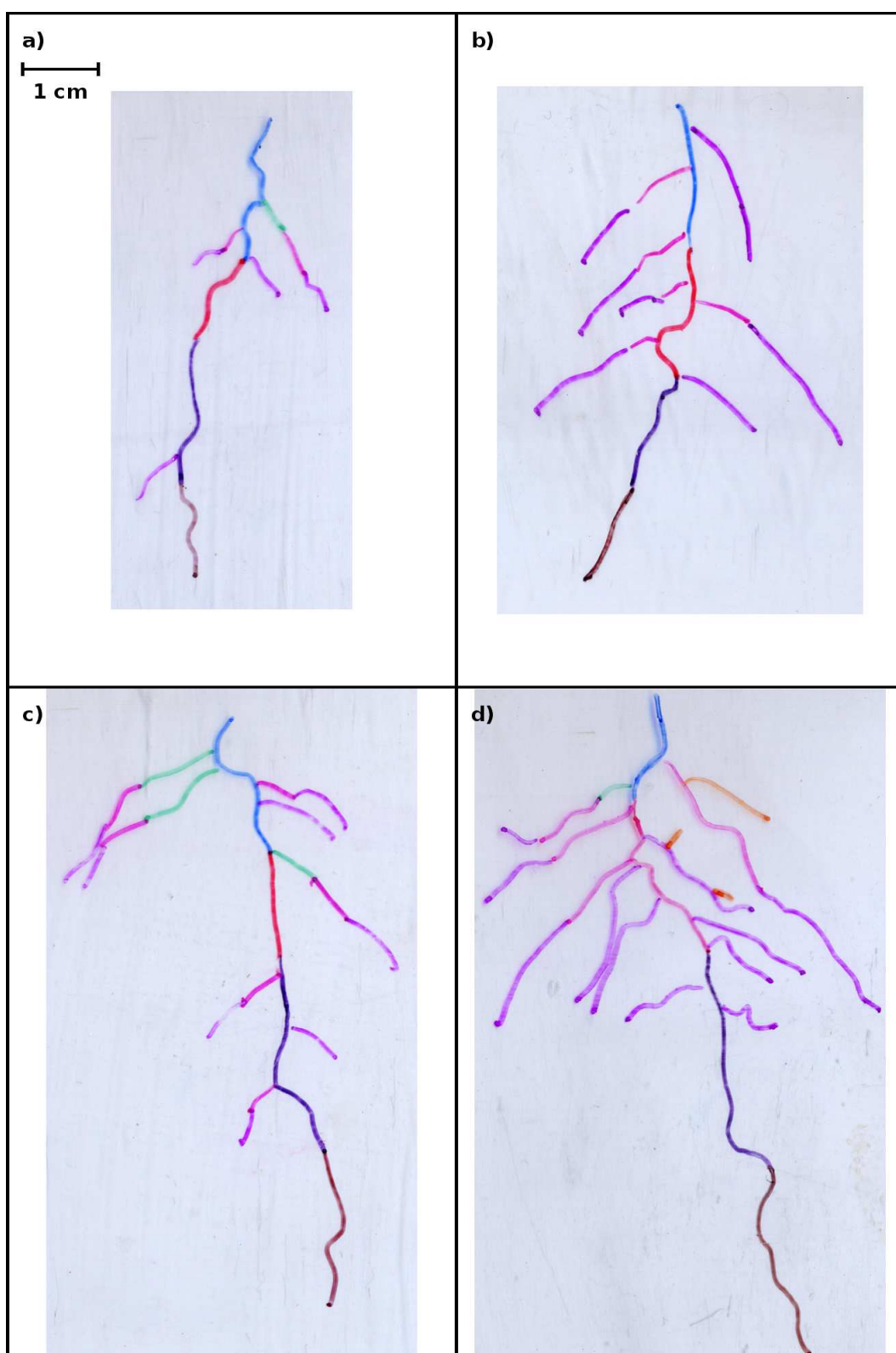
Obrázek A.2: Ukázka kořenového systému druhu *Trifolium pratense* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



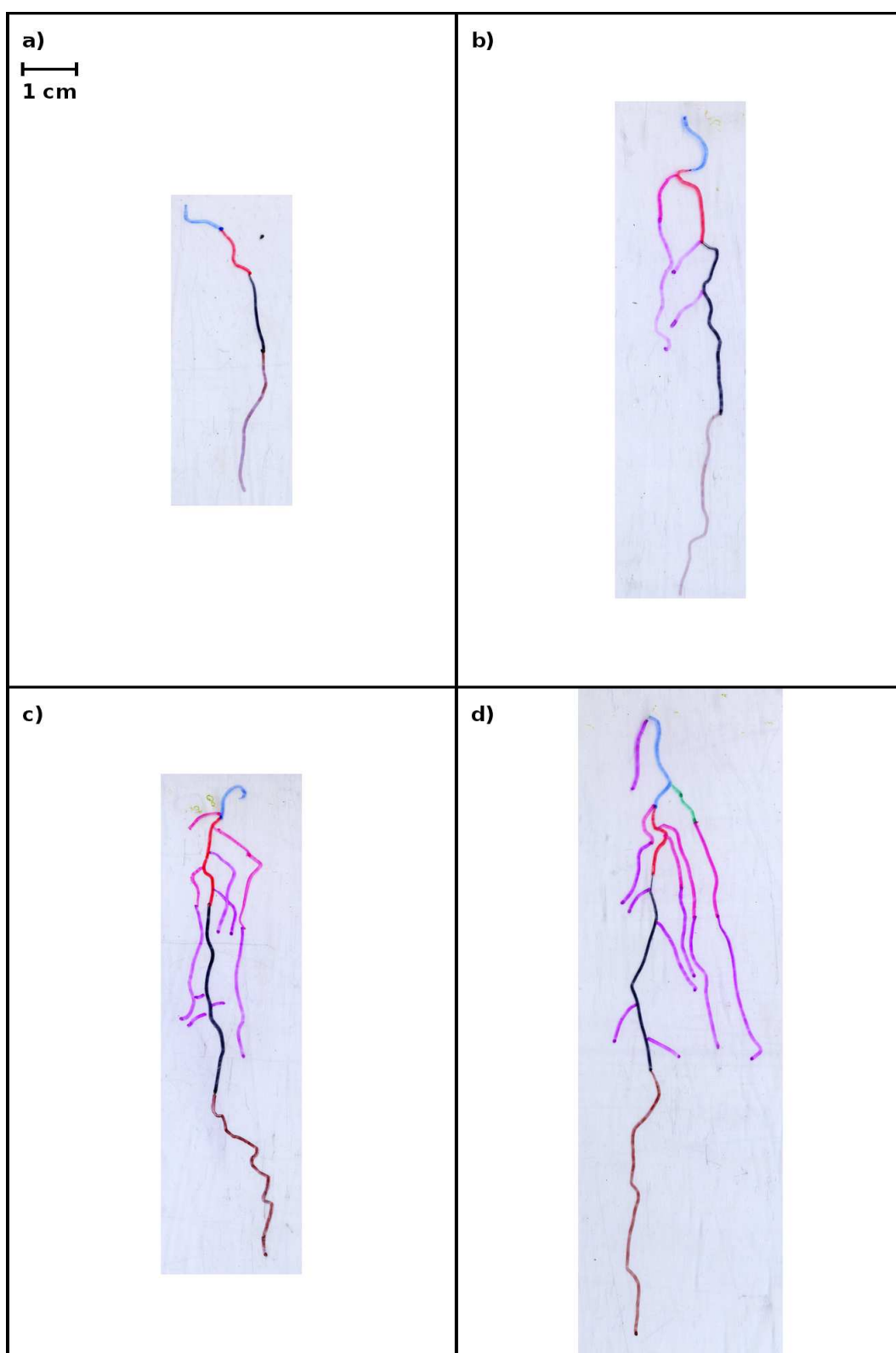
Obrázek A.3: Ukázka kořenového systému druhu *Trifolium medium* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



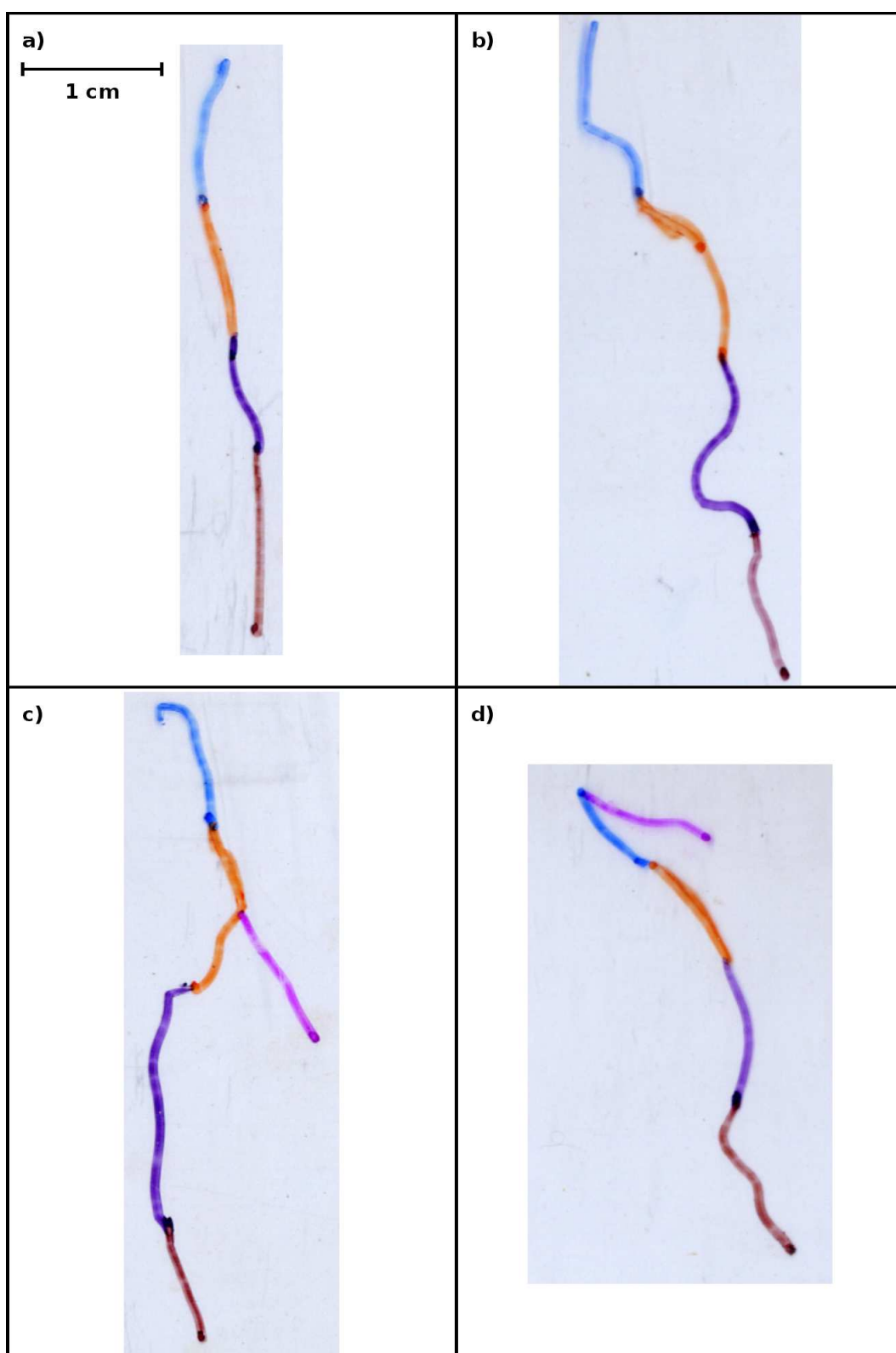
Obrázek A.4: Ukázka kořenového systému druhu *Securigera varia* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



Obrázek A.5: Ukázka kořenového systému druhu *Cytisus nigricans* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



Obrázek A.6: Ukázka kořenového systému druhu *Lathyrus pratensis* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva



Obrázek A.7: Ukázka kořenového systému druhu *Lathyrus vernus* pěstovaného v a) destilované vodě, b) 0,025% roztoku hnojiva, c) 0,05% roztoku hnojiva, d) 0,1% roztoku hnojiva