

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Botanika
Studijní obor: Geobotanika



Bc. Zuzana Vondráková

Vliv času, prostoru a genotypu na sílu plant-soil feedback interakcí

The effect of time, space and genotype on strength of plant-soil feedback interactions

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová Ph.D.

Praha 2015

Prohlášení:

„Prohlašuji, že jsem závěrečnou 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 14.8.2015

.....

Bc. Zuzana Vondráková

Poděkování:

Ráda bych poděkovala všem, kteří mi po celou dobu psaní diplomové práce byli velkou oporou a pomocnou rukou. Největší a prvotní dík patří samozřejmě mé školitelce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové Ph.D, za její vstřícný, milý a obětavý přístup a za výpomoc při statistickém zpracování dat. Dále bych chtěla poděkovat kolektivu BÚ v Průhonicích, za poskytnutí experimentálního prostoru a výpomoci při zakládání experimentů. Také bych chtěla poděkovat rodině a přátelům, kteří mě podporovali za každých okolností.

Obsah

1. Abstrakt.....	5
1.1. Abstract.....	6
2. Úvod	8
2.1. Co je plant-soil feedback a jak funguje.....	8
2.2. Jak studujeme plant-soil feedback	10
2.3. Plant-soil feedback a čas	11
2.4. Plant-soil feedback a vzdálenost.....	13
2.5. Plant- soil feedback a genotyp	14
3. Cíle práce	15
4. Metodika	16
4.1. Studované druhy	16
4.2. Materiál.....	17
4.3. Experimentální design.....	18
4.3.1.Vliv času na sílu plant-soil feedback.....	20
4.3.2.Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback	21
4.3.3.Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback.....	21
5. Zpracování dat	23
6. Výsledky	24
6.1. Vliv času na sílu plant-soil feedback	24
6.2. Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback	35
6.3. Porovnání růstu ve „vlastní“ a „cizí“ půdě	36
6.4. Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback.....	37
7. Diskuze	45
7.1. Vliv času na sílu plant-soil feedback	47
7.2. Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback	48
7.3. Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback.....	49
8. Závěr	50
8.1. Změna biomasy v závislosti na čase	50
8.2. Porovnání růstu ve vlastní a cizí půdě.....	51
8.3. Změna biomasy v závislosti na prostoru.....	51
8.4. Změna biomasy v závislosti na genotypu	51
9. Reference	54

1. Abstrakt

Plant-soil feedback (= zpětná vazba mezi rostlinou a půdou) je důležitý mechanismus fungující v rostlinném společenstvu, který ovlivňuje jeho druhové složení. Plant-soil feedback je studován pro získání informace o vzájemném působení rostlin ve společenstvu skrz změnu půdních charakteristik. Vliv plant-soil feedback může být jak pozitivní, negativní, tak neutrální a díky těmto změnám dochází ke kompetici či vzájemné koexistenci rostlinných druhů. Plant-soil feedback je často studován v rámci sukcese rostlinných druhů, u invazních rostlin nebo u dominantních druhů ve společenstvu, kde se zjišťuje, jak silně se vzájemně druhy ovlivňují. Navzdory velkému množství předchozích studií na toto téma víme velmi málo o změně síly plant-soil feedback v čase u jednoho druhu, tedy jak se mění síla ovlivnění půdy a tedy následná biomasa druhu rostoucího v této půdě v závislosti na různé délce působení rostlinného druhu. Podobně málo informací máme o vlivu vzdálenosti od rostliny na intenzitu plant-soil feedback a možné vnitrodruhové variabilitě v těchto interakcích. Cílem mé práce tedy bylo sledovat změnu síly plant-soil feedback v čase u druhu rostoucího v půdě ovlivněné stejným či jiným rostlinným druhem a identifikovala jsem, které abiotické faktory mohou být zodpovědné za změnu rostlinné biomasy. Dále jsem zkoumala, jak se mění zpětná vazba v závislosti na vzdálenosti půdy od ovlivňující rostliny. Posledním tématem mé práce je experiment testující rozdíly v intenzitě zpětné vazby mezi jednotlivými genotypy jednoho druhu.

Výsledky práce ukázaly, že u vnitrodruhového působení rostliny *Rorippa austriaca* se s dobou působení rostliny na půdu zvyšuje síla negativní zpětné vazby, tedy klesá biomasa rostliny rostoucí po rostlině stejného druhu. U mezidruhového působení rostliny *Agrostis capillaris* skrz půdu na rostlinu *Rorippa austriaca* se s dobou působení zvyšuje biomasa rostliny, dochází tedy ke zvyšování síly pozitivní zpětné vazby. Při sledování vlivu vzdálenosti od rostliny na sílu plant-soil feedback se průkazně žádná změna neukázala. Vnitrodruhová variabilita u plant-soil feedback se naopak potvrdila. Půda ovlivněná různými populacemi se ve svém vlivu na růst rostlin liší. Jednotlivé genotypy se neliší v reakci na půdy ovlivněné různými genotypy, ale celkově se biomasa rostlin liší mezi půdami ovlivněnými různými genotypy a liší se též biomasa jednotlivých genotypů mezi sebou.

1.1. Abstract

Plant-soil feedback is an important mechanism in plant communities affecting their species composition. Understanding plant-soil feedback is crucial for describing the interactions between plant communities and their soil communities. The effects of plant-soil feedback can be positive, negative or neutral and because of these changes plants are either coexisting or competing. Plant-soil feedback is often studied within plant succession, plant invasion and plant dominance in a plant community. In these cases, the nature and strength of influence of each species is studied. Despite the large number of previous studies on plant-soil feedback, very little is known about the temporal and spatial changes of the intensity of plant-soil feedback and the intraspecific variability in plant-soil feedback. The aim of my work was to observe the temporal changes in the plant-soil feedback of a species growing in soil which was conditioned by the same or other plant species. Another goal was to explore spatial changes in plant-soil feedback. The last objective was to test differences in the intensity of plant-soil feedback among different genotypes of one species.

The results of my work demonstrated that the intensity of intraspecific plant-soil feedback of *Rorippa austriaca* is negative and increases with duration of the conditioning phase. Opposite results have been detected in the case of *Rorippa austriaca* growing in the soil conditioned by *Agrostis capillaris*. In this case, the feedback is positive and its intensity increases with duration of the cultivation phase. Another experiment exploring spatial changes in the intensity of plant-soil feedback did not show any significant results. The last experiment demonstrated significant differences in the intensity of plant-soil feedback of different genotypes of the same species. Plants responded differently to soil conditioned by different populations. Response to a given soil did not differ between genotypes, but each genotype grew differently.

Klíčová slova

Pozitivní a negativní zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, dvoufázový experiment, *Rorippa austriaca*, *Agrostis capillaris*, genotypy, vnitrodruhová a mezidruhová zpětná vazba

Keywords

Positive and negative plant-soil feedback, two-phase experiment, *Rorippa austriaca*, *Agrostis capillaris*, genotypes, intraspecific and interspecific plant-soil feedback

2. Úvod

2.1. Co je plant-soil feedback a jak funguje

Plant-soil feedback (= zpětná vazba mezi rostlinou a půdou) je atraktivním tématem ekologického výzkumu posledních 15 let. Díky procesu plant-soil feedback můžeme pochopit a vysvětlit změny složení rostlinných společenstev, vysvětlit dominanci druhů či změnu druhů při sukcesi. Tato vzájemná interakce mezi rostlinou a půdou je dynamický proces, při kterém rostlina určitým způsobem modifikuje půdu a tato půda pak následně po změně svých charakteristik modifikuje růst rostlin (Bever et al., 1997). Rostlina mění půdu různými způsoby pomocí svých kořenů, kořenových exudátů a opadu. Tím může docházet ke změně jak abiotických, tak biotických faktorů půdy (Ehrenfeld et al., 2005) a to zejména ke změně množství živin (jejich vyčerpání, selektivní využívání či naopak obohacení díky odumírající rostlinné hmotě) (Bezemer et al., 2006b), nahromadění půdních mikroorganismů (patogenních či naopak mutualistických organismů) (Reynolds et al., 2003) nebo například nahromadění sekundárních metabolitů (Callaway and Ridenour, 2004). V závislosti na této změně půdních charakteristik pak půda následně ovlivňuje pozitivně či negativně další úspěšnost rostliny v rostlinném společenstvu. Mění se podmínky pro růst a vývoj a tedy i následnou konkurenceschopnost rostlin, jak mezi rostlinami stejného, tak jiného druhu. (Ehrenfeld et al., 2005).

Plant-soil feedback působí při všech změnách rostlinných společenstev. Síla plant-soil feedback a následná reakce rostliny na změny půdních charakteristik je značně druhově specifická (Brandt et al., 2013). Každá rostlina může reagovat jinak a tato reakce pak ovlivňuje postavení rostliny ve společenstvu. Může docházet například k dominanci daného druhu nebo naopak ke kompetičnímu vyloučení daného druhu. Rostlinné společenstvo tak může díky tomu měnit v čase své druhové složení. Při dominanci daného rostlinného druhu může docházet k mezidruhové negativní zpětné vazbě, kdy tento dominantní druh potlačuje růst ostatních rostlinných druhů. Může se takto projevovat negativní zpětná vazba u všech druhů, jen může mít různou sílu a díky tomu může určitý rostlinný druh převládnout. Tuto zpětnou vazbu můžeme nejčastěji pozorovat při rostlinných invazích (Levine et al., 2006). Stejně tak převahu rostlinného druhu může způsobit mezidruhová pozitivní zpětná vazba, kdy konkurenční druh působí pozitivně na růst druhého druhu a tím potlačuje svůj vlastní růst (Bardgett and Wardle, 2010). Tento proces často probíhá jak při primární, tak při sekundární

sukcesi druhů, kdy časně sukcesní druh vytvoří vhodné podmínky pro růst druhu později sukcesního (Reynolds et al., 2003; van de Voorde et al., 2011).

Pomocí zpětné vazby mezi rostlinou a půdou může docházet také ke vzájemné koexistenci rostlinných druhů a proto jsou některá rostlinná společenstva tak rozmanitá a diverzifikovaná. Dochází zde k vnitrodruhovým negativním zpětným vazbám u jednotlivých druhů. Druhy potlačují svůj vlastní růst a tudíž dávají prostor druhům ostatním a může pak docházet ke koexistenci. Jako druhá možnost vzájemného soužití rostlin je působení mezidruhových pozitivních zpětných vazeb, kdy rostliny podporují růst svých konkurentů a nedojde tedy k dominanci jich samotných (Bonanomi et al., 2005).

O plant-soil feedback existuje řada předchozích studií např. (Baxendale et al., 2014; Bever, 1994, 2003; Bonanomi et al., 2005a; Bonanomi et al., 2005b; Brinkman et al., 2010; Bukowski and Petermann, 2014; Ehrenfeld et al., 2005; van de Voorde et al., 2011; van Grunsven et al., 2007) a v posledních pár letech tyto studie značně přibývají např. (Brandt et al., 2013; Bukowski and Petermann, 2014; Hendriks et al., 2013; Suding et al., 2004; Suding et al., 2013). Nejčastějším zaměřením těchto prací je studium vlivu rostlinného druhu sám na sebe nebo na jiné rostlinné druhy v rámci sekundární sukcese např. (Brown and Gange, 1992; Eschen et al., 2009; Kardol et al., 2006; van de Voorde et al., 2011). Další často studovaným jevem je vliv plant-soil feedback na invazi druhů, tedy jaká je mezidruhová zpětná vazba invazní rostliny a původních rostlinných druhů např. (Callaway and Aschehoug, 2000; Eppinga et al., 2006; Levine et al., 2006; Schaffner et al., 2011). Nedávné studie se také zaměřují na negativní zpětnou vazbu u klonálních rostlin např. (Carteni et al., 2012). Několik málo studií se zaměřuje i na vnitrodruhovou variabilitu zpětných vazeb u různých genotypů jednoho druhu (Hovatter et al., 2013; Pregitzer et al., 2013).

Jak jsem již zmiňovala, důležitým faktorem pro plant-soil feedback je změna půdních podmínek. Většina prací sleduje pouze změnu biomasy rostlinného druhu, ale málokterá práce sleduje přesnou změnu půdních podmínek. Pro plant-soil feedback je sledování změny biomasy nejlepším a nejpřesnějším indikátorem změny zpětné vazby. Pro pochopení mechanismů těchto změn je ovšem velmi užitečné i pochopit konkrétní změny, ke kterým v půdním prostředí došlo. Některé změny půdních abiotických faktorů (jako například obsah N, P, Ca) lze zjistit relativně snadno, ale změnu jednotlivých biotických faktorů lze jen velmi složitě sledovat či zkoumat (Frouz, 1997). Problémem zkoumání biotických faktorů je fakt, že dochází k odumírání a rozkladu půdních organismů, které následně mění složení půdy.

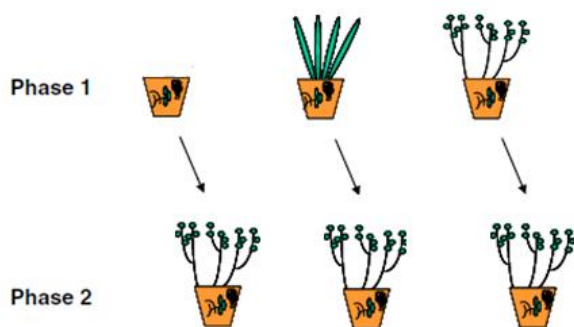
Dalším problémem při studiu je množství biotických organismů. V půdě se jich vyskytují tisíce druhů a těžko se dají zjistit jejich jednotlivé vlivy na rostlinu (Urbanova et al., 2015). Nejjednodušším způsobem, jak zjistit vlivy půdních organismů na rostlinný druh a odlišit je od abiotických změn je ten, že se rostliny nechávají růst ve sterilizované půdě a následně také v půdě sterilizované, do které přidává známé množství a složení půdního společenstva (jako například mykorhizní houbu či hlístice) a sledují zde změnu růstu rostliny (tedy změnu biomasy) oproti růstu rostliny bez určitého půdního organismu. Pokusy užívající sterilizované půdy navíc separují vliv abiotické a biotické složky. Takto se asi zatím nejlépe dá sledovat plant-soil feedback v závislosti na biotických faktorech (De Deyn et al., 2004).

2.2. Jak studujeme plant-soil feedback

Nejčastějším způsobem provádění feedbackových experimentů je tzv. dvoufázový pokus. Má tedy dvě na sebe navazující fáze: první fáze je kultivační, kde se nechává půda ovlivňovat určitým rostlinným druhem a druhá fáze - feedback, kdy se nechává sledovaný rostlinný druh růst v této ovlivněné půdě z první fáze a sleduje se jeho změna biomasy (Brinkman et al., 2010). Při kultivaci v první fázi může být půda ovlivňována stejným či jiným druhem rostliny, který je pak sazen ve fázi druhé (viz Obr. 1). Jako kontrola se často využívá půda, která předtím žádným druhem kultivována nebyla.

V rámci tohoto dvoufázového experimentu se dá různorodě porovnávat růst rostlin. Můžeme porovnávat biomasu rostlin jednoho druhu z druhé fáze, které rostly v půdách ovlivněných stejným či jiným rostlinným druhem (Klironomos, 2002) – tzv. růst ve „vlastní“ a „cizí“ půdě. Další možností je sledování růstu jednoho druhu ovlivněného půdou od stejného druhu ve srovnání s půdou bez vlivu žádného předchozího druhu (Kulmatiski and Kardol, 2008).

Další možností je půdu sterilizovat a nechat v ní růst rostlinný druh. Pak můžeme porovnávat růst rostliny v půdě sterilizované a nesterilizované a zjišťovat tak, jaký má rostlina růst bez půdních mikroorganismů. Třetí možností je půdu sterilizovat a následně inokulovat známým množstvím půdních mikroorganismů. Zde pak růst rostlinného druhu v inokulované půdě můžeme porovnávat v růstem v půdě sterilizované a vysledovat tím vliv půdních mikroorganismů na růst rostlinného druhu (Ehrenfeld et al., 2005)



Obr.1.: Dvoufázový experiment - růst rostliny v půdách ovlivněných žádným x jiným x stejným druhem

Tento experimentální přístup ke studiu plant-soil feedback je nejčastěji využívaný a dostatečně efektivní pro sledování potřebných informací. Jiný než tento přístup je takový, který bere jako první fázi pokusu dlouhodobé ovlivnění půdy v terénu a tuto půdu pak využívá do druhé fáze pokusu např. (Bezemer et al., 2006a; Macel et al., 2007)

Interakce mezi jednotlivými druhy v rostlinných společenstvech v přírodních podmínkách se snažíme jednotlivě charakterizovat a vysvětlit pomocí tohoto dvoufázového pokusu, který experimentálně napodobuje systém fungující v přírodě. Plant-soil feedback experimenty jsou nejčastěji prováděny přes jedno vegetační období rostliny a půda je tedy v první fázi ovlivňována několik měsíců (avšak může být ovlivňována až několik let).

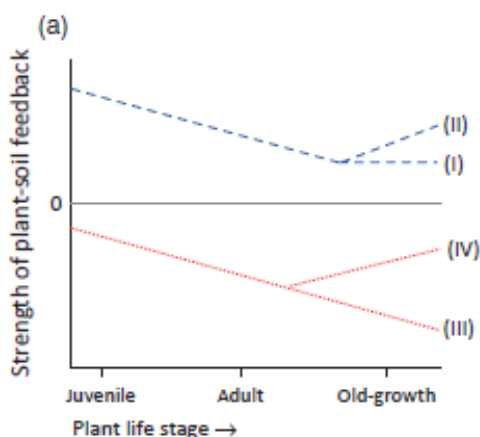
2.3. Plant-soil feedback a čas

Užití těchto přístupů pro experimentální design v sobě zahrnuje řadu dosud velmi málo prostudovaných předpokladů. Jedním z nich je předpoklad, že daná délka trvání pokusu je ideální délkou pro takovéto pokusy. Síla plant-soil feedback se pravděpodobně může měnit v závislosti na délce působení rostliny na půdu. Podle toho, jak dlouho rostlina působí na půdu, pak může půda následně různě intenzivně ovlivňovat tuto rostlinu nebo i další rostlinné druhy po ní rostoucí (změna půdních podmínek může trvat a působit až desítky let, než by se půda vrátila do „původního stavu“) (Kardol et al., 2007). Proto je důležitým faktorem pro experiment samotná délka experimentu, jak dlouho se nechá působit rostlina v půdě. Délka experimentů je rozmanitá, ale většinou krátkodobá, jelikož se lépe detekuje přímá zpětná

vazba. Nejčastěji se pohybuje délka experimentu kolem 16 týdnů (8 týdnů pro první fázi, 8 týdnů pro druhou fázi) (Kardol et al., 2006), ale existuje i několik studií, které zkoumají plant-soil feedback v jiných časových obdobích (Kulmatiski and Kardol, 2008) – například délka první fáze může být brána jako dlouhodobé ovlivnění půdy v terénu a tedy může trvat až několik let (Bezemer et al., 2006a), ale obecně se pohybuje kolem dvou měsíců. I délka druhé fáze se výjimečně pohybuje v delším časovém rozmezí, například kolem 3 let (Kulmatiski et al., 2006).

O vlivu různé délky působení rostlinného druhu na půdu se zatím moc neví, je to tedy podnětná otázka pro další experimenty. Sice jsou nejčastější délkou experimentu zmíněných 16 týdnů, ale pro některé studie nemusí být zcela ideální dobou. Problém těchto krátkodobých studií je, že se zde těžko podchytí dynamika jak půdního, tak rostlinného společenstva. Navíc změny v půdním společenstvu a v růstu a vývoji rostlinného druhu mohou, ale nemusí probíhat ve stejných časových škálách a následně se tedy těžko podchycují. (Kardol et al., 2013) ukázal, že silnější negativní plant-soil feedback bývá v krátkodobějších nežli v dlouhodobějších experimentech. Naše znalosti o vlivu délky trvání pokusu na jeho výsledek jsou však stále velmi omezené.

Abych prozkoumala vliv délky trvání experimentu na jeho výsledek, zabývala jsem se v první části své práce změnou plant-soil feedback v závislosti na čase. Délka první fáze se tedy měnila, po dvou týdnech jsem navyšovala trvání kultivace půdy. Na Obr. 2 můžeme vidět model dle (Kardol et al., 2013) jak se podle něj teoreticky v čase mění síla plant-soil feedback. Ráda bych tuto změnu sledovala v rámci svého experimentu a chtěla zjistit, jestli se síla plant-soil feedback takto mění s časem. Prvním z mých cílů práce je tedy zjistit, jaký má délka působení rostliny na půdu vliv na rostlinný druh rostoucí po ní v této půdě a tedy jaký je vliv délky kultivační fáze na výsledky zjištěné ve feedback fázi.



Obr.2.: Hypotetické změny v síle a směru biotického plant-soil feedback během života rostliny. Převzato z (Kardol et al., 2013).

Změna síly plant-soil feedback

- nad nulou změny díky mutualistům – s časem klesá síla pozitivní zpětné vazby
 - (I) – více klesat nemůže, stále alespoň minimálně působí pozitivní zpětná vazba na rostlinný druh
 - (II) – zvýšení síly pozitivní zpětné vazby díky adaptaci na lepší využití mutualistů
- pod nulou změny díky patogenům
 - (III) – stálé zvyšování síly negativní zpětné vazby
 - (IV) – adaptace na patogeny, snížení síly negativní zpětné vazby

2.4. Plant-soil feedback a vzdálenost

Zpětná vazba může také záviset na vzdálenosti od rostliny (Bonanomi et al., 2005b). U klonálních rostlin můžeme díky „phalanx“ strategii sledovat kruhovitě uspořádání, kdy je uprostřed kruhu jen minimum ramet. Jedním z možných vysvětlení je, že se tak děje díky intraspecifickému negativnímu plant-soil feedback, kdy jednotlivé klony na okraji potlačují růst klonů uvnitř kruhu (Carteni et al., 2012). Zde můžeme sledovat tedy prostorovou změnu síly plant-soil feedback (od středu kruhu, kde je vysoká síla negativního plant-soil feedback pro klony až po okraj, kde jsou příznivější podmínky pro rozrůstání klonů). Avšak pro

kompetitory tohoto klonu může být prostor uvnitř kruhu klonů příznivější pro růst, nežli mimo kruh. Kromě této evidence se ale o prostorovém vlivu plant-soil feedback téměř nic neví. Proto je tedy dalším cílem mé práce otestovat, zda-li se liší síla plant-soil feedback v závislosti vzdálenosti půdy od kultivující rostliny.

2.5. Plant- soil feedback a genotyp

Jedním z důležitých předpokladů pro studium plant-soil feedback je předpoklad, že existuje nějaký obecný efekt druhu a není nutné se tedy zabývat možnou vnitrodruhovou variabilitou. Většina publikovaných prací totiž pracuje s jednotlivými druhy jako základními jednotkami, a možnou vnitrodruhovou variabilitu ignoruje např. (Levine et al., 2006; van Grunsven et al., 2007). Jak ale ukázala např. práce T. Dostálka a kol. (in prep.), typ zpětné vazby mezi rostlinou a půdou se může lišit mezi českými a holandskými genotypy téhož druhu *Rorippa austriaca*.

V pracích, které používají různé genotypy téhož druhu se hlavně sleduje, jak rozdílné genotypy téhož druhu různě ovlivňují půdní charakteristiky, jako například mikrobiální složení půdy (Schweitzer et al., 2008) nebo popřípadě jak se s rozdílným genotypem téhož druhu může měnit rychlost dekompozice a uvolňování dusíku (Madritch et al., 2006). Tyto práce jasně ukazují, že může docházet k variabilnímu pozměňování půdních charakteristik a tudíž může následně docházet k rozdílným zpětným vazbám.

Práce, které přímo sledují genotypovou variabilitu ovlivňující sílu zpětné vazby mezi rostlinou a půdou téměř nenalezneme. Jedny z mála prací, které sledují tyto změny jsou např. (Hovatter et al., 2013; Pregitzer et al., 2013). V prvním případě se práce zaměřuje na změnu síly plant- soil feedback mezi několika populacemi téhož druhu a sleduje, jak koreluje tato vazba s velikostí sledované populace a zda může být specifická zpětná vazba dána lokálními podmínkami (Hovatter et al., 2013). Druhá práce sleduje, jak jednotlivé genotypy ovlivňují změnu abiotických charakteristik půdy a zjišťuje, jakou roli hraje genotypová variabilita u interakcí mezi rostlinou a půdou (Pregitzer et al., 2013). Protože je přímo samotná zpětná vazba mezi jednotlivými genotypy jen minimálně prostudovaným tématem, proto je jedním z cílů mé práce prostudovat možný vliv jednotlivých genotypů ze stejné či jiné populace na intenzitu plant-soil feedback.

3. Cíle práce

Cílem mojí diplomové práce bude zaměřit se na různá hlediska plant-soil feedback, tedy sledovat rozdílnou zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou. Jako první bych se ráda chtěla zaměřit na rozdílnou sílu plant-soil feedback v závislosti na délce působení rostliny na půdu. Chtěla bych zjistit, jak se mění biomasa rostliny v půdě, kde předtím rostla různou dobu rostlina stejného nebo jiného druhu. Následně bych ráda prozkoumala, jak se mění abiotické faktory půdy po různé délce růstu rostliny v této půdě a tedy zjistila, které složky jsou pravděpodobně zodpovědné za pozorovanou změnu zpětné vazby. Dalším cílem mé práce bylo sledovat změnu biomasy rostliny v půdách různě daleko od rostliny. Chtěla bych zjistit, jak daleko do půdy rostlina stále působí na půdu a jak se tedy následně mění biomasa rostliny při růstu v této půdě.

Z předchozích experimentů je známo, že český a holandský genotyp modelového druhu *Rorippa austriaca* mají rozdílné zpětné vazby. Český genotyp vykazoval intenzivní negativní vnitrodruhovou zpětnou vazbu oproti genotypu holandskému. Já jsem se zaměřila na české genotypy druhu *Rorippa austriaca* (z různých lokalit ČR) a sledovala, zda se také liší zpětná vazba. Mým cílem bylo sledovat rozdílnost zpětných vazeb u různých genotypů jednoho druhu v rámci jedné lokality a rozdílnost zpětných vazeb u genotypů z různých lokalit.

Konkrétně si ve své práci kladu následující otázky:

- 1) Jak se mění síla plant-soil feedback v závislosti na délce působení rostlinného druhu na půdu a lze tyto změny vysvětlit změnami chemického složení kultivované půdy?
- 2) Jak se mění síla plant-soil feedback při růstu rostlinného druhu v půdách, které byly předtím různě daleko od kultivující rostliny?
- 3) Liší se plant-soil feedback mezi rozdílnými genotypy z jedné populace a mezi různými populacemi jednoho druhu?

4. Metodika

4.1. Studované druhy

Druh *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) je světlomilná polykarpní rostlina, kterou můžeme v ČR nejčastěji nalézt okolo toků řek, na okrajích lužních lesů a celkově na zamokřených půdách. Můžeme jí ale také často zahlédnout růst okolo komunikací, různých náspů a celkově na disturbovaných stanovištích. Roste jak na písčitéch substrátech, tak i na hlubokých půdách bohatých na živiny. Má přízemní růžici a z ní rostoucí přímou lodyhu, na které můžeme vidět typicky brukvovitý, žlutý, čtyřčetný květ. Tento druh má hluboký a velice silný kořenový systém, tudíž je velice odolný vůči delšímu suššímu období (www.botany.cz).

Tento druh je v České republice původní. V některých dalších zemích Evropy (Německo, Holandsko) je ale považován za invazní. Často se zde šíří právě kolem toků řek. Jako úspěšný šířitel je považován díky svým sekundárním metabolitům – glukosinolátům, které mají odpudivý a toxický účinek pro herbivory (Huberty et al., 2014). Další výhodou pro úspěšné šíření tohoto druhu je nejen dobrá schopnost klonálního růstu, ale schopnost rostliny regenerovat z kořenového fragmentu (Dietz et al., 2002). Této schopnosti jsem využila ve svém experimentu a sázela jsem tyto fragmenty do půdy. Již po několika týdnech dokáže z tohoto fragmentu zregenerovat celý, geneticky shodný jedinec.

Další druh, který využívám ve svém experimentu je druh *Agrostis capillaris*. Tento druh jsem vybrala do experimentu, jelikož ho můžeme nalézt v rostlinných společenstvech dohromady s druhem *Rorippa austriaca* a je tedy pravděpodobnost, že v přirozeném společenstvu na sebe navzájem působí svými zpětnými vazbami. Z experimentu dle Tomáše Dostálka (unpubl.) víme, že druh *Rorippa austriaca* působí negativní zpětnou vazbou na druh *Agrostis capillaris*. Já jsem sledovala tuto zpětnou vazbu opačně, tedy jaká je zpětná vazba druhu *Agrostis capillaris* na druh *Rorippa austriaca*.

Co se týče obecných charakteristik druhu *Agrostis capillaris* (Poaceae), můžeme o něm říci, že je vytrvalá světlomilná tráva, která nejčastěji roste na loukách, pastvinách a také na okrajích cest a okrajích lesů. V České republice je to jedna z nejčastějších trav. Může se rozšiřovat pomocí klonů nebo se šíří pomocí svých semínek (www.botany.cz), které jsem používala na výsev v experimentu.

4.2. Materiál

Jako hlavní modelový druh byla využita na můj experiment rostlina *Rorippa austriaca*. *Rorippa austriaca* byla v roce 2011 nasbírána a přivezena z pěti lokalit České republiky do Botanického ústavu v Průhonicích. (viz tabulka 1. dle T. Dostálka)

Označení	GPS		Nadm. výška [m asl]	Velikost populace	Rozloha	Substrát/půdní typ	Popis
	N	E					
A	49.046389	15.800278	449	15	2 x 2	Mělké chudé půdy se štěrkem	Příkop u silnice
B	50.009722	14.414722	224	20	10 x 10	Hluboká humózní půda	Městský trávník mezi silnicí a rodinným domem
C	50.004722	14.401944	190	100	2 x 100	Mělké chudé půdy se štěrkem	Břeh řeky
D	48.978056	14.444722	391	25	2 x 4	Mělké chudé půdy se štěrkem	Prostor mezi plotem a silnicí
E	49.056667	14.445556	369	30	10 x 10	Hluboká humózní půda	Obhospodařované pole a polní cesta

Tabulka 1. – Výčet lokalit sběru druhu *Rorippa austriaca* jejich poloha a charakteristika

Populace jsem měla označeny písmeny A, B, C, D, E a jejich jednotlivé odebrané vzorky byly značeny čísly, u populace A např. A1, A2, A3, A4 a A5 (viz. Tab.2.). Z každé lokality bylo odebráno pět kořínků vzdálených alespoň 2 m od sebe, každý od jiného jedince druhu *R. austriaca*, dohromady jsem tedy měla na svůj experiment přístupných 25 rostlin druhu *R. austriaca*. Přivezené kořínky *R. austriaca* byly dány do květináčů a napěstovány. Jako substrát byla použita zahradní směs půdy a písku. Tyto dvě složky byly smíchány v poměru 1:1. Na můj samotný experiment jsem taktéž použila stejnou směs půdy a písku.

Populace	Odebrané vzorky
A	A1, A2, A3, A4, A5
B	B4, B6, B7, B8, B9
C	C4, C7, C8, C9, C10
D	D2, D4, D5, D8, D9
E	E1, E2, E3, E9, E10

Tab.2: označení jednotlivých populací a jednotlivých vzorků

Při prvních experimentech sledování prostorového a časového rozložení plant-soil feedback jsem brala jednotlivé vzorky druhu *R. austriaca* jako odlišné genotypy. Až při posledním experimentu mi byla poskytnuta opravdová data o rozdílnosti genotypů v populacích. Tyto data ukazují, že ne všechny genotypy jsou opravdu odlišné. Data od Mirky Macel (unpubl.data, Univerzity of Tübingen) ukazují, že všechny rostliny z populace A, B, C a D jsou klony. Ale na druhou stranu všechny tyto jednotlivé populace (A, B, C, D, E) jsou mezi sebou genotypově odlišné. Dále ukazují, že v rámci populace E jsou rostliny E2 a E3 stejné genotypy, ale ostatní E (E1, E9, E10) jsou genotypově odlišné. K těmto nově získaným faktům jsem přihlížela při zpracování dat z druhého pokusu, který probíhal v roce 2014. Jednotlivé klony jsem tedy přiřadila k sobě a dále s nimi nepracovala odděleně. Proto tedy budu označovat klony E2 a E3 jako genotyp E2 a ostatní populace dále jen písmeny (A, B, C, D).

Druhá experimentální rostlina *Agrostis capillaris* byla používána ve formě semínek. Tato semínka byla zakoupena od společnosti Planta Naturalis.

4.3. Experimentální design

Moje pokusy navazují na experiment Tomáše Dostálka, který sledoval zpětnou vazbu u rostliny *Rorippa austriaca*. Byla pozorována rozdílnost zpětných vazeb druhu sama na sebe u českého a holandského genotypu. Dalším pozorovaným druhem byla rostlina *Agrostis capillaris*, u které se sledoval její růst v půdě ovlivněné rostlinou *Rorippa austriaca*. Na svůj experiment jsem tedy využívala české genotypy druhu *Rorippa austriaca* a druh *Agrostis capillaris*.

Vyskytuje se více způsobů jak zkoumat a experimentálně prokazovat plant-soil feedback. První z možností je vybrat si, zda budeme provádět experiment ve skleníku nebo venku (v květináčích či přímo v půdě). Pro svůj experiment jsem si vybrala pěstování venku v květináčích. Venku proto, aby byly rostliny vystaveny přirozeným podmínkám a v květináčích proto, aby do půdy nezasahovaly jiné nesledované rostlinné druhy a nepatříčně nepozměňovaly půdu. V tomto případě musíme brát ohled na proměnlivost počasí a zohledňovat tento fakt, který má vliv na velikost výsledné biomasy. Své výsledky budu

porovnávat navíc s kontrolní biomasou rostliny, která byla vystavena stejným venkovním podmínkám, abychom porovnali změnu biomasy závislou na zpětné vazbě a bez ní.

Dalším výběrem je půda. Experiment je značně závislý na typu půdy a také na tom, zda je půda sterilizovaná, nesterilizovaná (Brinkman et al., 2010) či inokulovaná (Voorde et al., 2012). Pro moji práci jsem vybrala půdu, která nebyla nějak uměle pozměněna (nebyla sterilizovaná, inokulovaná či nijak přihnojená). Byl použit zahradní substrát z BÚ v Průhonicích smíchaný s pískem v poměru 1:1. Rostliny druhu *Rorippa austriaca* tedy rostly v půdě relativně podobné jejich přirozeným podmínkám (písčité i bohaté na živiny). Všechny rostliny jsem nechala růst ve stejné půdě a mohla jsem tedy pak porovnávat změny v půdě, které byly dány vlivy zpětných vazeb rostlin.

Na pokus jsem odebírala kořínky z již zmiňovaných napěstovaných rostlin *Rorippa austriaca* z roku 2011. Z každé rostliny jsem odebírala kořínky o stejné velikosti, tedy délce 4 cm a šířce 0,2-0,4 cm a sázela asi 1 cm hluboko do půdy. Používala jsem květináče o velikosti 16x16x16 cm a směs zahradní půdy s pískem v poměru 1:1. Květináče s rostlinami byly ponechány venku v zahradě. Pokud bylo sucho, byly rostliny zalévány. Okolí květináčů bylo pleto, aby jiné rostliny neprorostly do květináčů a tak nepatříčně ovlivnily experiment. Kromě těchto opatření nebyl pokus jinak více opečováván.

Na svůj experiment jsem kromě druhu *Rorippa austriaca* používala ještě druh *Agrostis capillaris*, který jsem měla ve formě semínek. V rámci pokusu s *Rorippa austriaca* jsem do jednoho květináče sela 0,1 g semínek druhu *Agrostis capillaris*, což odpovídá přibližně 100 semenům.

Na experiment jsem využila již zmiňovaný tzv. dvoufázový experiment (dle Brinkman et al. 2010). V první fázi jsem půdu nechala kultivovat druhem *Rorippa austriaca* nebo druhem *Agrostis capillaris* různě dlouhou dobu a v druhé fázi (která trvala 8 týdnů) jsem do pozměněné půdy sázela druh *Rorippa austriaca*. Po uplynutí druhé fáze jsem vyjmula celou rostlinu z půdy, omyla, nasušila a zvažila nadzemní a podzemní biomasu. S pomocí suché biomasy jsem porovnávala růst rostliny. Při porovnávání plant-soil feedback jsem sledovala změnu biomasy rostliny rostoucí v půdě po jejím vlastním i po cizím druhu. Tyto rozdílné růsty rostlinného druhu jsem porovnávala mezi sebou a ještě navíc jsem porovnávala s růstem stejného druhu v půdě kontrolní, která předtím nebyla nijak ovlivněna. Takto jsem postupovala a porovnávala zpětné vazby u rostlin.

4.3.1. Vliv času na sílu plant-soil feedback

Kultivační fáze pokusu

V první fázi mého pokusu jsem půdu kultivovala buď druhem *R. austriaca*, nebo druhem *A. capillaris* a nebo jsem ji nechala bez ovlivnění rostlinou. Vzhledem k tomu, že jsem sledovala změny síly plant-soil feedback v závislosti na čase, kultivovala jsem jednotlivé půdy rostlinami různě dlouhou dobu. Připravila jsem si tedy 300 květináčů, které jsem vymyla a před začátkem experimentu do všech nasypala zahradní směs půdy s pískem. Směs půdy jsem jednotlivě kultivovala všemi genotypy *R. austriaca* nebo druhem *A. capillaris* (bez rozlišení genotypů) nebo jsem je nechala bez rostlinného druhu.

Na začátku experimentu jsem vysázela po jednom genotypu *R. austriaca* do prvních 25 připravených květináčů. Těchto 25 genotypů jsem stejným způsobem sázela každé dva týdny po dobu následujících 6 týdnů a všechny rostliny jsem v půdě zanechala do sklizně prováděné 8 týdnů od první výsadby. Měla jsme tedy pak půdy ovlivněné genotypem po dobu 2, 4, 6 a 8 týdnů. Navíc jsem ještě na počátku experimentu vzala půdu, ve které byly nasázeny rostliny *R. austriaca* od roku 2011, (ze kterých jsem odebírala kořínky), starou tedy cca 64 týdnů a tuto půdu jsem rozdělila do 25 květináčů.

Stejně jsem postupovala i u druhu *A. capillaris*, který jsem takto po dvou týdnech sela do květináčů (jen jsem používala směs semen bez rozlišení genotypů do všech 25 květináčů). Měla jsem tedy 25 x 4 květináčů pro *R. austriaca*, 25 x 4 květináčů pro *A. capillaris* a 25 květináčů kontrolních, kde jsem po celou dobu kultivační fáze nic nesázela. Po uplynulé době dvou měsíců jsem naráz všechny rostliny z půd vyjmula, umyla, rozdělila na nadzemní a podzemní biomasu a nechala vysušit. Následně jsem všechny rostliny zvažila.

Po první fázi jsem z každého květináče odebrala přibližně 10 g půdy, dohromady jsem sypala do pytlíčku půdy od všech 25 genotypů vždy z jednoho časového období. Tyto půdy jsem připravila pro analýzy prosátím na 2 mm síť. Měla jsem tedy dohromady 10 vzorků - 5 různě ovlivněných půd druhem *R. austriaca*, 4 odlišně ovlivněné půdy druhem *A. capillaris* a jednu vzorek půdy kontrolní. Abiotické půdní analýzy probíhaly v Analytické laboratoři Botanického ústavu AV ČR s využitím standardizovaných technik. Díky chemickým rozborům jednotlivých vzorků a analýzám jsem zjistila, jaký je v půdách obsah prvků (N, C, P, Mg, K, Ca), jaké má půda pH a zda-li se hodnoty liší mezi jednotlivými vzorky.

Feedback fáze pokusu

S půdou, kterou jsem použila v první fázi, jsem dále pracovala. Smíchala jsem půdy všech genotypů vždy z jednoho časového období (měla jsem tedy 9 různě dlouho ovlivněných půd a 1 neovlivněnou půdu), tyto půdy jsem pečlivě promíchala a znovu dala do 25 květináčů. Do těchto půd jsem nasázela kořínky všech genotypů rostliny *R. austriaca*. Pak jsem tyto kořínky nechala růst po dobu 8 týdnů ve stejných podmínkách jako v první fázi. Po uplynulé době jsem rostliny vyjmula, umyla, rozdělila na nadzemní a podzemní část a nechala usušit. Následně jsem všechny rostliny zvažila a porovnávala velikost biomasy mezi jednotlivými časovými obdobími.

4.3.2. Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback

Podobně probíhal i můj druhý experiment, kde jsem chtěla porovnávat prostorové rozložení plant-soil feedback. Chtěla jsem zjistit, zda se liší síla plant-soil feedback v závislosti na vzdálenosti od rostliny. V první fázi jsem nasázela kořínky rostliny *Rorippa austriaca* do kruhových květináčů (průměr 50 cm). Vybrala jsem na tento pokus náhodně 10 genotypů, po dvou z každé lokality. Na pokus jsem použila stejnou půdu jako v prvním případě. Nasázené kořínky jsem nechala růst v půdě po dobu 8 týdnů. V druhé fázi pokusu jsem vyjmula půdu nejdříve v okolí 15 cm od rostliny a následně od 15 do 25 cm od rostliny. Tyto dvě ovlivněné půdy jsem rozdělila samostatně do 25 květináčů (16 x 16 x 16 cm) a do nich nasázela všech 25 genotypů rostliny *Rorippa austriaca*. Tyto kořínky jsem nechala v půdách růst 8 týdnů. Po této době jsem postupovala stejně jako v předchozím experimentu.

4.3.3. Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback

V posledním experimentu sledujícím plant-soil feedback jsem se zabývala rozdílnými genotypy téhož druhu v jedné populaci i mezi několika populacemi. Používala jsem ústřížky kořínků od různých genotypů druhu *Rorippa austriaca* a pokus jsem prováděla stejně dlouhou dobu – 8 týdnů trvala první fáze a 8 týdnů taktéž fáze druhá. Porovnávala jsem zpětnou vazbu mezi genotypy v rámci jedné lokality a také jsem porovnávala zpětnou vazbu mezi genotypy mezi jednotlivými lokalitami. Na počátku tohoto experimentu mi byla poskytnuta informace o rozdílnosti genotypů v jednotlivých populacích. Rostliny v jednotlivých populacích A, B, C a

D jsou klony, ale jednotlivé populace mezi sebou jsou genotypově odlišné. Nejvíce variabilní je populace E, kde jsou odlišné všechny genotypy kromě genotypu E2 a E3, které jsou stejné. Proto jsem dále pracovala nejvíce s populací E, kde jsem sledovala rozdílnost zpětných vazeb v rámci jedné populace. Jak jsem postupovala při sázení v jednotlivých fázích můžete vidět v Tab.3.

		2. fáze			
genotyp		E1	E2	E9	E10
1. fáze	E1	E1 v E1	E2 v E1	E9 v E1	E10 v E1
	E2	E1 v E2	E2 v E2	E9 v E2	E10 v E2
	E9	E1 v E9	E2 v E9	E9 v E9	E10 v E9
	E10	E1 v E10	E2 v E10	E9 v E10	E10 v E10

Tab.3.: rozložení genotypů v první a druhé fázi pokusu

V druhé části tohoto pokusu jsem genotypy populace E sázela do půd ovlivněných ostatními populacemi a sledovala jsem, zda se mění zpětná vazba mezi populacemi jednoho druhu. Rozložení sázecího systému můžete vidět v Tab.4.

		2. fáze			
Populace/genotyp		E1	E2	E9	E10
1. fáze	A	E1 v A	E2 v A	E9 v A	E10 v A
	B	E1 v B	E2 v B	E9 v B	E10 v B
	C	E1 v C	E2 v C	E9 v C	E10 v C
	D	E1 v D	E2 v D	E9 v D	E10 v D
	E	E1 v E	E2 v E	E9 v E	E10 v E

Tab.4.: rozložení populací v první a druhé fázi pokusu

Z tohoto posledního experimentu jsem chtěla vysledovat, zda se síla plant-soil feedback liší mezi genotypy v rámci jedné populace a také zda se liší mezi genotypy z rozdílných populací.

5. Zpracování dat

Z jednotlivých experimentálních fází mám nasušenou a naváženou jak nadzemní, tak podzemní biomasu všech rostlin. Z první fáze pokusu u prvního experimentu mám ještě navíc odebrané vzorky půd, u kterých bylo zanalyzované jejich chemické složení v analytické laboratoři BÚ v Průhonicích. Data o hmotnostech biomasy jsem uspořádala podle nadzemní a podzemní biomasy a také podle jednotlivých časových, prostorových či genotypových rozdělení. Hodnoty jsem zpracovávala v programovacím jazyku R. U experimentu časového a prostorového rozložení síly plant-soil feedback jsem odmocnila data nadzemní, podzemní a celkové biomasy za účelem dosažení normálního rozdělení. Následně jsem pak analyzovala data za pomoci lineární regrese. U experimentu genotypového rozložení síly plant-soil feedback jsem zlogaritmovala data nadzemní, podzemní a celkové biomasy za účelem dosažení normálního rozdělení a následně analyzovala data za pomoci lineární regrese.

V prvním experimentu jsem analyzovala rozdíly mezi jednotlivými časy a rozdíl od kontrol, tj. půdy bez kultivace. Zvlášť testovala růst *Rorippa austriaca* v půdě po *Rorippa austriaca* a v půdě po *Agrostis capillaris*. V obou případech jsem testovala vliv času, populace *Rorippa austriaca* a jejich interakce na nadzemní, podzemní a celkovou biomasu druhu *Rorippa austriaca*. U dat z druhého pokusu jsem testovala vliv vzdálenosti na nadzemní, podzemní a celkovou biomasu druhu *Rorippa austriaca*. U posledního experimentu jsem sledovala vliv půd ovlivněných jednotlivými populacemi druhu *Rorippa austriaca* (A, B, C, D, E) na genotypy z populace E. Dále jsem sledovala vliv půdy ovlivněné jednotlivými genotypy populace E na genotypy téže populace.

6. Výsledky

6.1. Vliv času na sílu plant-soil feedback

Jako první jsem testovala, zda má čas, populace a jejich vzájemná interakce vliv na nadzemní, podzemní a celkovou biomasu druhu *Rorippa austriaca* ovlivněným půdou jak od druhu *Rorippa austriaca*, tak *Agrostis capillaris* (viz Tab.5.). V této tabulce můžeme vidět výsledný průkazný vliv času a neprůkazný vliv populace a neprůkazný vliv interakce času a populace na nadzemní biomasu druhu *Rorippa austriaca* rostoucího různou dobu v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca*. Dále u podzemní biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* je jak vliv času, tak vliv populace výrazně průkazný. Na druhou stranu vliv vzájemné interakce času a populace není průkazný. Stejně výsledky platí i pro celkovou biomasu druhu *Rorippa austriaca*, kde je výrazně průkazný vliv času a vliv populace, oproti tomu je jejich interakce neprůkazná.

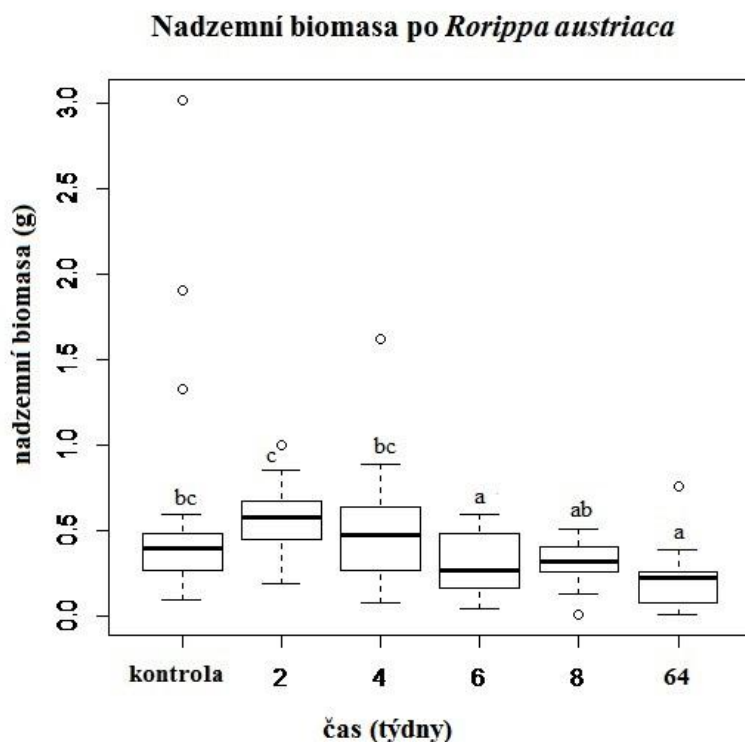
U nadzemní biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě po *Agrostis capillaris* je vliv času průkazný, vliv populace okrajově průkazný a vliv jejich vzájemné interakce je neprůkazný. Oproti tomu u podzemní biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě po *Agrostis capillaris* jsou všechny tři hodnoty v tomto případě signifikantně neprůkazné. U celkové biomasy vychází průkazně vliv času a vliv populace, avšak interakce času a populace je stále neprůkazná.

Půda po RA		Nadzemní		Podzemní		Celková	
	Df	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Čas	5	7,57	<0,001	8,88	<0,001	7,96	<0,001
Populace	4	1,81	0,132	7,18	<0,001	5,15	<0,001
Čas*populace	20	0,91	0,577	0,99	0,475	0,12	0,576
Residuals	100						
Půda po AC		Nadzemní		Podzemní		Celková	
	Df	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Čas	3	0,17	0,022	0,52	0,667	3,11	0,018
Populace	4	0,12	0,064	1,74	0,153	1,08	0,009
Čas*populace	12	0,04	0,73	0,85	0,601	0,69	0,79
Residuals	63						

Tab.5.: Vliv času, populace a jejich interakce na nadzemní, podzemní a celkovou biomasu.

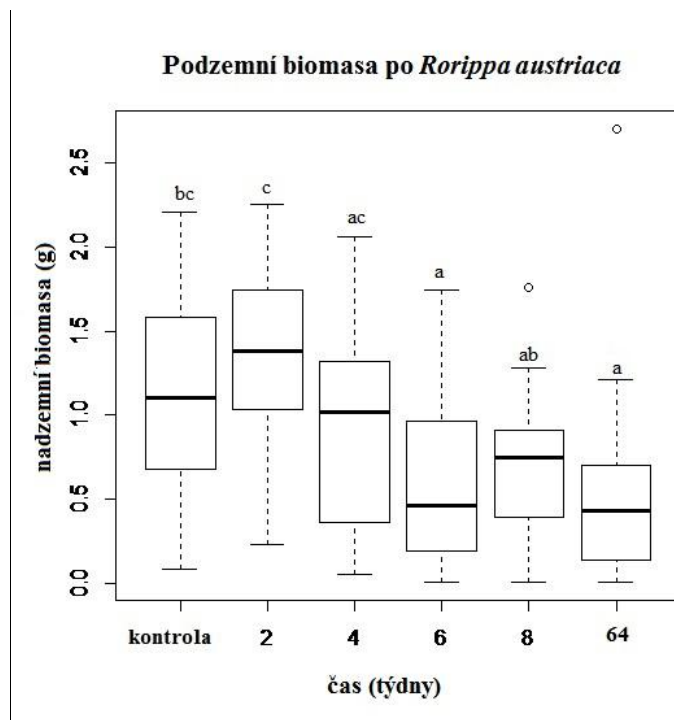
Když víme, zda má čas, populace a jejich interakce vliv na hodnoty biomasy, můžeme tyto data dále zpracovávat. Díky signifikantnímu vlivu času vím, že nám ovlivňuje hodnoty biomasy. Proto jsem na tyto hodnoty biomasy použila párové t-testy, abych zjistila, mezi kterými časovými obdobími se signifikantně změnila biomasa. Z naměřených hodnot jsem vytvořila boxplot grafy (Graf 1 až 4) jednotlivých časových období a v nich označila odlišnost dat. Když nebyly hodnoty signifikantně odlišné, označila jsem je v grafu stejnými písmeny.

Výsledky mého prvního experimentů dopadly podle předpokládaných hypotéz a předpokladů. Jedná se o výsledky pokusu o změně síly plant-soil feedback při různé délce kultivace půdy daným druhem. Jako první jsem se zaměřila na nadzemní biomasu rostliny *Rorippa austriaca* po růstu v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca*. Jak můžeme vidět v grafu 1, kontrola měla průkazně vyšší nadzemní biomasu než-li byla nadzemní biomasa rostlin ovlivněna půdou kultivovanou 64 týdnů ($p < 0.001$) a okrajově průkazně vyšší biomasu oproti biomase po 6 týdnů ovlivnění půdy ($p = 0,06$). Nadzemní biomasa rostoucí v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* 2 týdny se průkazně liší od biomasy z půdy ovlivněné 6,8 a 64 týdnů ($p < 0.001$). Průkazně se také liší nadzemní biomasa rostlin, které rostly v půdě kultivované 4 a 64 týdnů ($p < 0,001$) a je průkazný i rozdíl mezi 4 a 6 týdnem ($p = 0,014$). Okrajově průkazná odlišnost nadzemní biomasy je také viditelná mezi 4 a 8 týdnem kultivace půdy ($p = 0,05$).



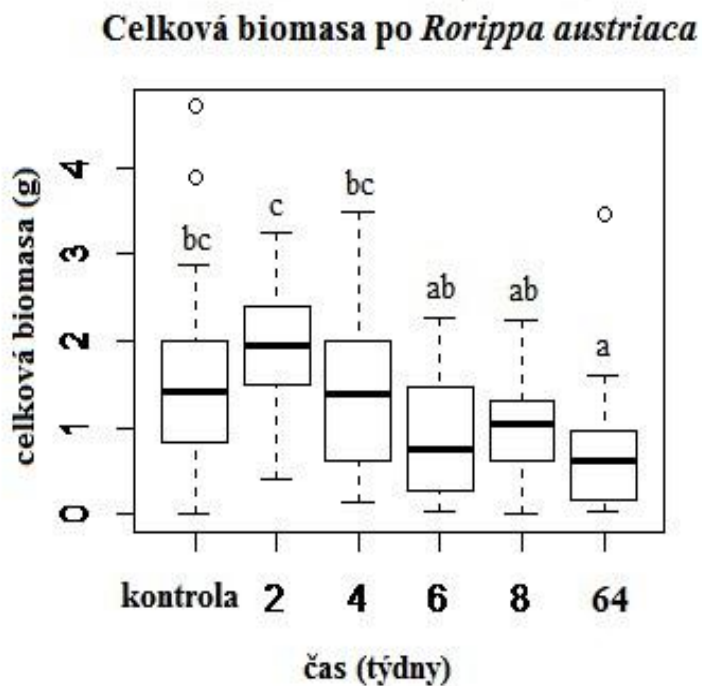
Graf 1: Nadzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Rorippa austriaca* a biomasa kontroly – Vliv času na nadzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

U druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě po *Rorippa austriaca* byla podzemní biomasa celkově průkazně ovlivněna časem kultivace ($p < 0,001$). V grafu 2 můžeme vidět, že se průkazně liší podzemní biomasa kontroly od biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné 6 týdnů ($p = 0,02$) a 64 týdnů ($p < 0,001$). Také se liší biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné 2 týdny od biomasy ovlivněné 6, 8 a 64 týdnů ($p < 0,001$) a taktéž od podzemní biomasy rostoucí v půdě ovlivněné 4 týdny ($p = 0,048$). Další hodnoty podzemní biomasy už se od sebe průkazně neliší, ale na boxplot grafech můžeme vidět mírný trend poklesu podzemní biomasy v závislosti na čase.



Graf 2: Podzemní biomasa rostliny *R. austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných různou dobu druhem *R. austriaca* a biomasa kontroly – Vliv času na podzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

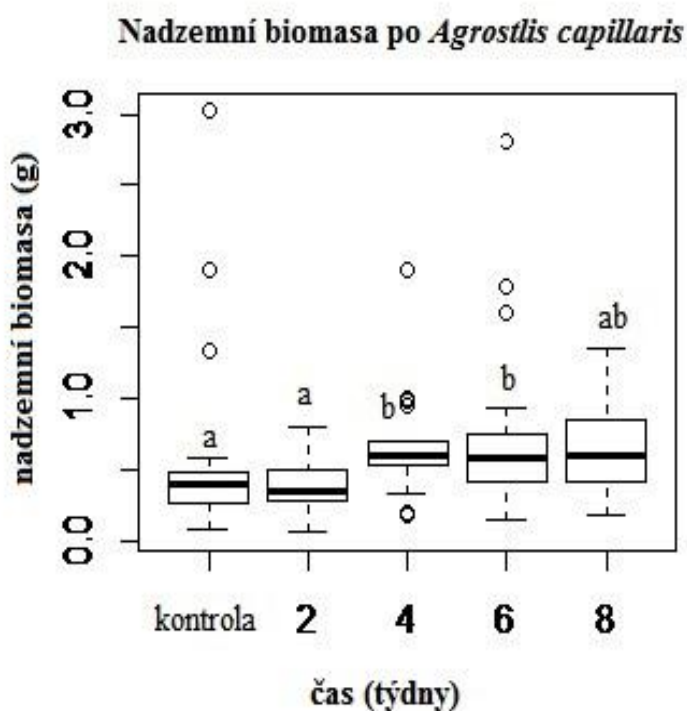
Porovnání celkové biomasy druhu *Rorippa austriaca* po růstu v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* můžeme vidět v grafu 3. U celkové biomasy se průkazně lišila kontrola od růstu v ovlivněné půdě po dobu 64 týdnů ($p=0,05$) a okrajově se lišila od růstu v půdě ovlivněné po dobu 6 týdnů ($p=0,07$). Dále se průkazně lišily hodnoty mezi 2 týdnem a 6 ($p<0,001$), 8 ($p=0,007$) a 64 týdnem ($p<0,001$). Jako poslední se lišila hodnota biomasy mezi 4 a 64 týdnem ($p=0,04$).



Graf 3 – Celková biomasa druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* v různých časech v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu a biomasa kontroly – Vliv času na celkovou biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

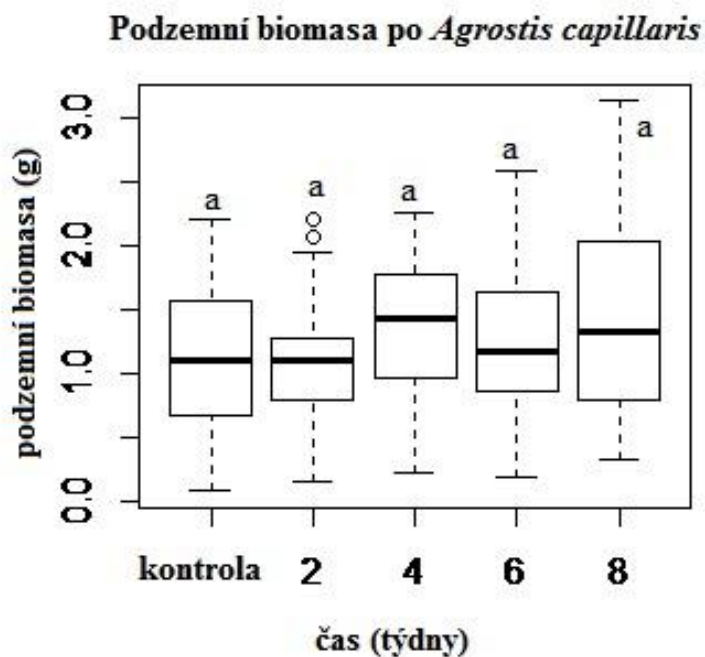
V druhé části první pokusu jsem sledovala odlišnost biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris*. Délka kultivace druhem *Agrostis capillaris* má sice pouze okrajově průkazný vliv na biomasu *R. austriaca*, ale vyskytuje se zde mírný trend, kdy *Rorippa austriaca* roste lépe v déle kultivované půdě, pravděpodobně se zde projevuje pozitivní plant-soil feedback. Zde byla výrazně odlišná biomasa v jednotlivých

časových fázích v porovnání s biomasou z předchozího experimentu. Při porovnání růstu v půdách ovlivněných druhem *Agrostis capillaris* byla biomasa průkazně vyšší než v půdách ovlivněných druhem *Rorippa austriaca*. U druhu *Rorippa austriaca* se průkazně odlišovala nadzemní biomasa mezi růstem v půdě ovlivněné 2 a 4 týdny ($p=0,034$) druhem *Agrostis capillaris* a také mezi 2 a 6 týdnem ($0,047$), okrajově taktéž mezi 2 a 8 týdnem ($p=0,07$), jak můžeme vidět v grafu 4. Navíc kontrola se průkazně lišila od biomasy rostoucí v půdě ovlivněné 4,6 i 8 týdnů.



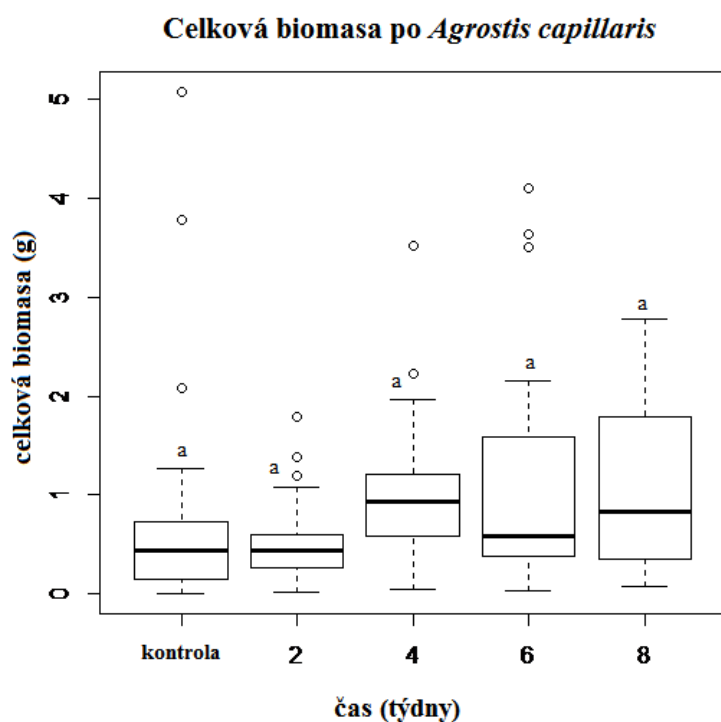
Graf 4: Nadzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Agrostis capillaris* a biomasa kontroly – Vliv času na podzemní biomasu je okrajově průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

Na rozdíl od předchozího výsledku nadzemní biomasy, podzemní biomasa druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris* se ani v jednom týdnu průkazně nezměnila, jak potvrdily párové testy ($p > 0,05$) viz graf 5.



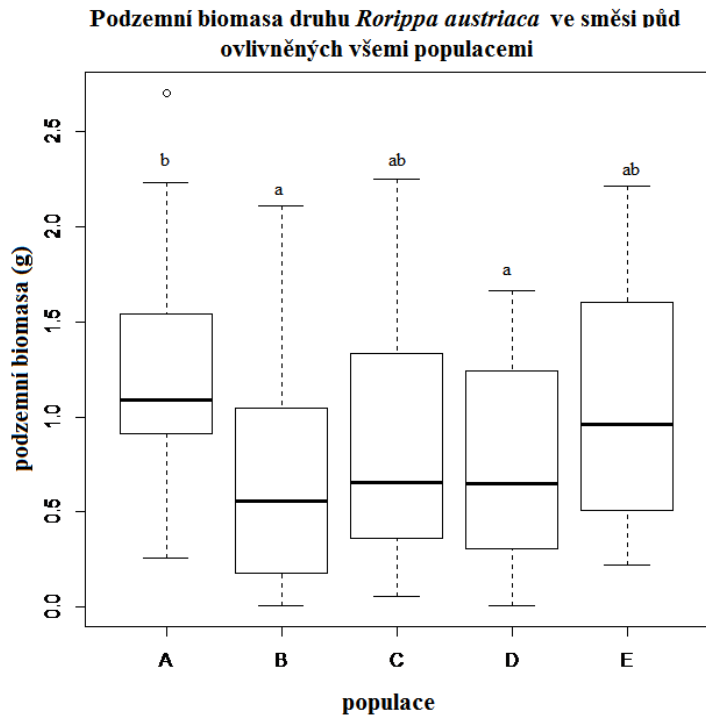
Graf 5: Podzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-ti týdenním růstu v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Agrostis capillaris* a biomasa kontroly – Vliv času na podzemní biomasu je zde neprůkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

Dále jsem provedla součet nadzemní a podzemní biomasy druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris*. Tyto biomasy jsem porovnávala díky p hodnotám a sledovala průkaznou odlišnost biomas mezi jednotlivými časy. Zde se biomasy průkazně nelišily v jednotlivých časových obdobích, jen mezi 2 a 4 týdnem růstu byly hodnoty velice okrajově průkazně odlišné ($p = 0,078$), jak můžete vidět na grafu 6.



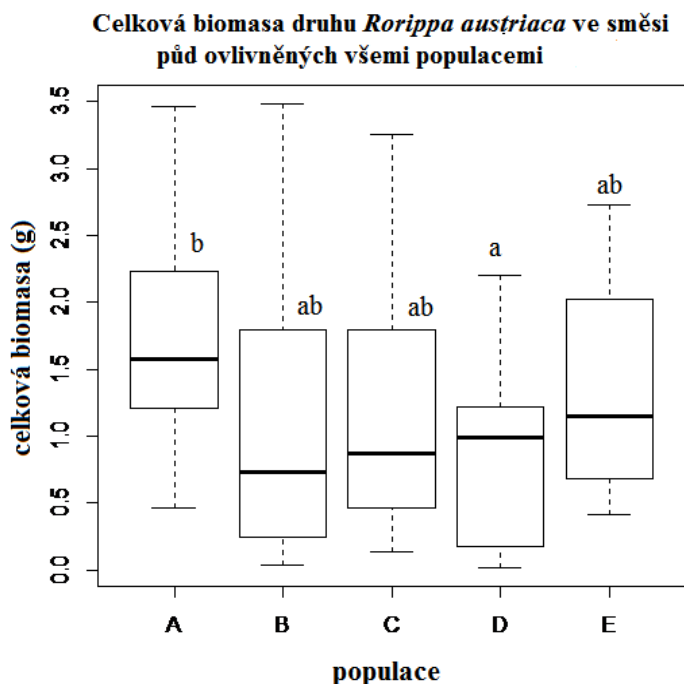
Graf 6: Celková biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-ti týdenním růstu v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Agrostis capillaris* a biomasa kontroly – Vliv času na podzemní biomasu je zde neprůkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

V rámci pokusu sledování délky kultivační fáze na plant-soil feedback jsem při sledování vlivu času zjistila, že na podzemní a celkovou biomasu kromě času má vliv i populace daného druhu rostoucí v druhé fázi pokusu. I když tato informace nebyla původně předmětem mého sledování v prvním pokusu, přesto ji považuji za důležitou součást pozorování. Rostliny druhu *Rorippa austriaca* rostly v první fázi pokusu ve směsi všech populací z daného časového období a já pozorovala, jak jednotlivé populace ze všech časových období reagují v této směsi svojí velikostí biomasy. Na grafu 7 můžeme vidět, že jednotlivé populace reagují průkazně odlišně na půdu ovlivněnou směsí všech populací. Podzemní biomasa populace A rostoucí v půdě ovlivněné všemi populacemi je průkazně vyšší než biomasa populace B ($p=0,011$) a biomasa populace D ($p=0,022$).



Graf 7: Podzemní biomasa populací rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných všemi populacemi druhu *Rorippa austriaca* – Vliv směsi populací na podzemní biomasu populací je zde průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

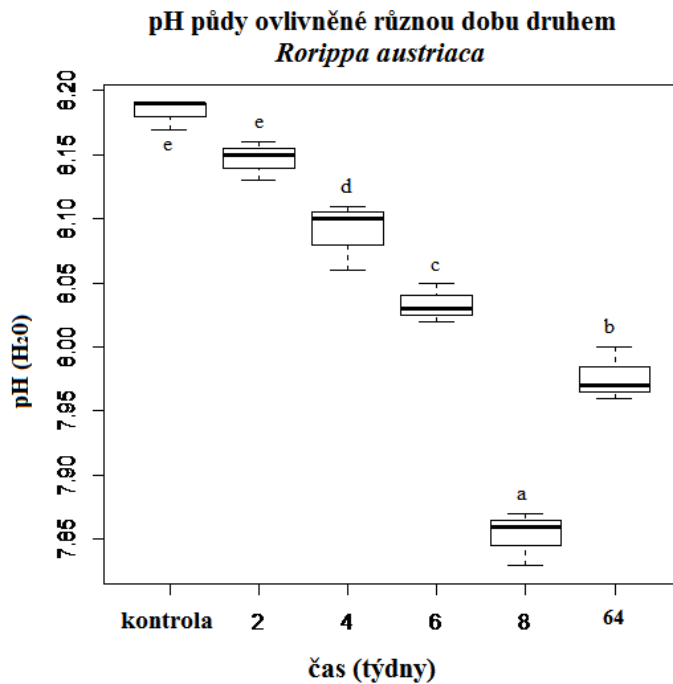
U druhu *Rorippa austriaca* ovlivněným směsí populací se liší i celková biomasa druhu mezi jednotlivými populacemi v druhé fázi pokusu. Můžeme na grafu 8 vidět průkaznou odlišnost biomasy populace D a A ($p=0,015$). Ostatní hodnoty celkové biomasy nejsou mezi sebou průkazně odlišné. Průkazně nejsou odlišné ani hodnoty nadzemní biomasy mezi jednotlivými populacemi.



Graf 8: Celková biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných různou populací druhu *Rorippa austriaca* – Vliv populace na podzemní biomasu je zde průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

V rámci pokusu o časovém rozložení plant-soil feedback interakcí jsem analyzovala i sesbírané vzorky půd po první experimentální fázi a sledovala jsem, jaké abiotické faktory by mohly být zodpovědné za změnu biomasy rostlinného druhu. Pozorovala jsem pH ve vodě, celkový obsah dusíku, celkový obsah uhlíku, dále vápník, hořčík, draslík a také fosfor.

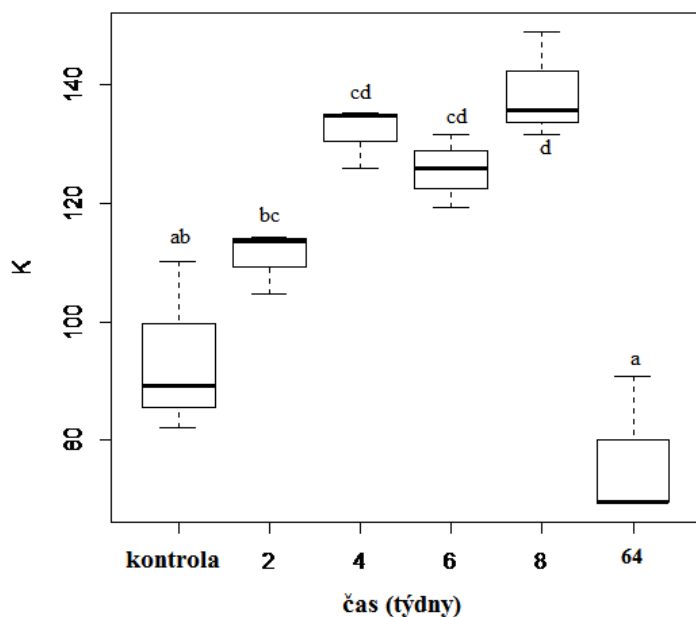
Mezi jednotlivými časovými obdobími zpětných vazeb druhu *Rorippa austriaca* ovlivněným druhem *Rorippa austriaca* se hodnoty u některých abiotických faktorů průkazně lišily. Nejvýraznější odlišnosti mezi jednotlivými týdny ovlivnění se vyskytovaly u pH. V tomto případě se s délkou ovlivnění snižovala hodnota pH. Zde byly hodnoty průkazně odlišné mezi kontrolou a 4, 6, 8 a 64 týdnem ($p < 0,001$) a taktéž mezi 2 týdnem a 4,6,8 a 64 týdnem ($p < 0,001$). Dále je průkazná odlišnost mezi 4 týdnem a 6, 8 a 64 týdnem ($p < 0,001$) a celkově kromě kontroly a 2 týdne ($p < 0,05$) jsou všechny hodnoty mezi sebou odlišné, jak můžete vidět na grafu 9.



Graf 9: Hodnoty pH (H₂O) v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Rorippa austriaca*, je mezi nimi průkazná odlišnost - hodnoty které se neliší ($p < 0,05$) jsou označeny stejnými písmeny.

Další hodnoty, které se průkazně odlišovaly mezi jednotlivými týdny ovlivnění druhem *Rorippa austriaca* byly u draslíku. Zde se s delším ovlivněním půdy druhem *Rorippa austriaca* zvyšovala hodnota draslíku. Průkazná odlišnost se prokázala mezi kontrolou a 4, 6, a 8 týdnem ($p < 0,001$), dále byly průkazně odlišné hodnoty mezi 2 a 8 týdnem ($p = 0,012$), 2 a 64 týdnem ($p < 0,001$). Poslední průkazná odlišnost se projevila mezi 64 týdnem a ostatními týdny i kontrolou ($p < 0,001$), jak je viditelné na grafu 10.

**Množství K v půdách ovlivněných různou dobu
druhem *Rorippa austriaca***



Graf 10: Hodnoty K v půdách ovlivněných různou dobu druhem *Rorippa austriaca*. Mezi hodnotami je průkazná odlišnost – hodnoty, které se neliší ($p < 0,05$) jsou označeny stejnými písmeny.

Další hodnoty, jako například Ca, C, Mg nebo N se výrazně neodlišují mezi jednotlivými půdami ovlivněnými různou dobu druhem *Rorippa austriaca*.

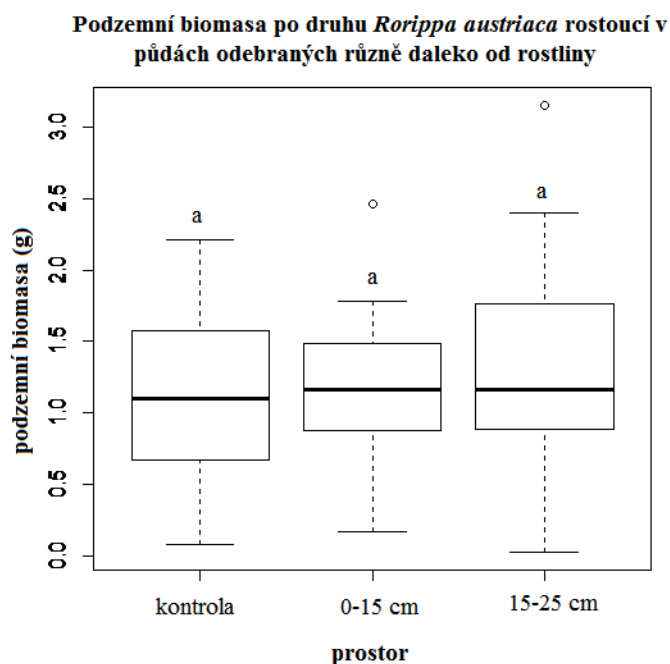
Jak tedy můžete vidět díky párovému srovnávání, nejvíce pravděpodobně ovlivňuje velikost biomasy druhu *Rorippa austriaca* v druhé fázi pokusu pH, které bylo pozměněno druhem *Rorippa austriaca* v první fázi pokusu. Rostlina nejvíce mění pH své půdy a následně tak i svůj růst. Jako další faktor, který nejspíše ovlivňuje velikost biomasy je K, který opisuje křivku biomasy druhu *Rorippa austriaca*.

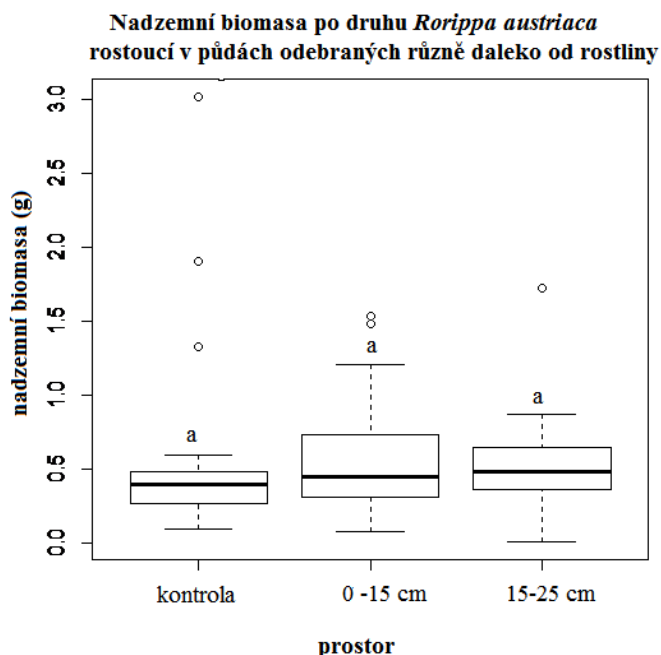
Z půdních analýz jsem sledovala i odebrané vzorky půdy ovlivněné druhem *Agrostis capillaris*. V tomto případě se mezi jednotlivými časovými obdobími lišily hodnoty hořčíku, které s prodlužující dobou působení klesaly. Další průkazně odlišnou hodnotou bylo pH, které ale nemělo směřovaný trend a v jednotlivých týdnech fluktuovalo. Posledním z abiotických prvků, které se lišily mezi jednotlivými časovými obdobími ovlivnění byl fosfor, který měl stoupající trend. Můžeme tedy říci, že pravděpodobně za zvýšený růst biomasy druhu *Rorippa*

austriaca v druhé fázi pokusu může být zodpovědný nárůst množství fosforu, popřípadě pokles množství hořčíku.

6.2. Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback

V mém dalším pokusu jsem se snažila zjistit vliv prostoru na sílu plant-soil feedback. Podle párových t-testů prostorové rozložení odebrané půdy nemělo průkazný vliv na růst druhu *Rorippa austriaca* ani u nadzemní, podzemní či celkové biomasy ($p > 0,05$). Nadzemní, podzemní a tak i celková biomasa se průkazně nelišila mezi půdou těsně u rostliny a půdou z větší vzdálenosti (Graf 11 a 12). Vliv kořenů na půdu je zde přibližně stejně silný v různé vzdálenosti od rostliny. Navíc se tyto hodnoty jak nadzemní, tak podzemní biomasy průkazně nelišily od kontroly ($p > 0,05$), tudíž z toho můžeme usoudit, že se zpětná vazba celkově nijak neprojevila.

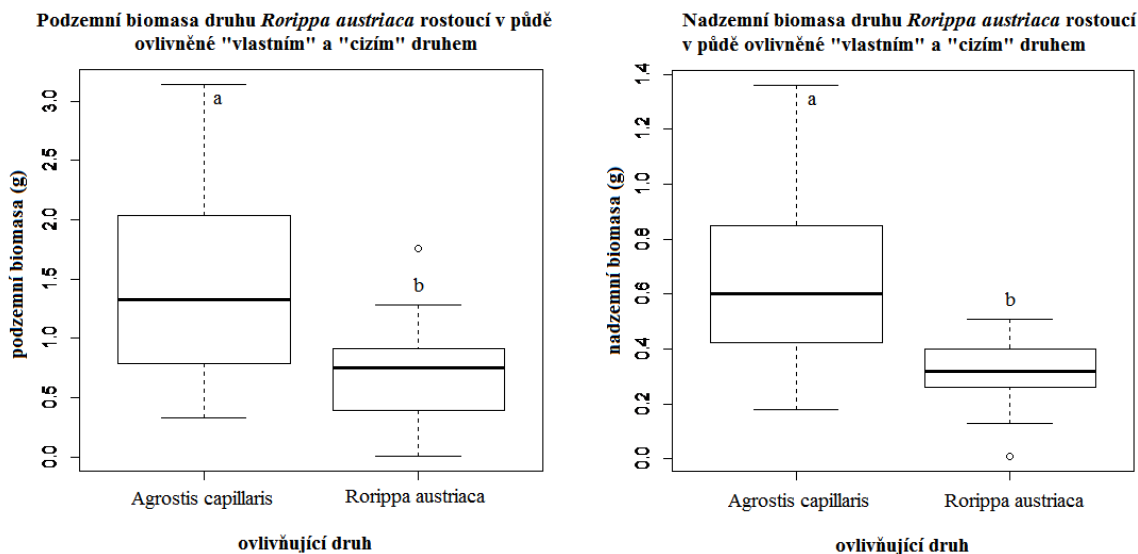




Graf 11 a 12 – Graf 11 - Podzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných druhem *Rorippa austriaca*, které byly odebrány v různé vzdálenosti od rostliny (do 15 cm od rostliny a od 15 do 25 cm od rostliny) v porovnání s kontrolou. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$). Graf 12 - Nadzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných druhem *Rorippa austriaca*, které byly odebrány v různé vzdálenosti od rostliny.

6.3. Porovnání růstu ve „vlastní“ a „cizí“ půdě

V předchozích experimentech jsem sledovala změnu biomasy rostliny ovlivněné vlastní půdou oproti kontrole (tedy neovlivněné půdě) a biomasu rostliny ovlivněnou cizí půdou oproti kontrole, ale růst ve „vlastní“ a „cizí“ půdě jsem mezi sebou neporovnávala. Při tomto porovnání můžeme také sledovat, zda jsou zpětné vazby mezi rostlinami pozitivní, negativní či neutrální. Porovnávala jsem tedy hodnoty nadzemních a podzemních biomas v půdních podmínkách po vlastním (*Rorippa austriaca*) a cizím (*Agrostis capillaris*) druhu, abych viděla, jaká zpětná vazba působí na druh *Rorippa austriaca*. Na Grafu 13 a 14 můžete vidět porovnání po 8-mi týdenním růstu.



Graf 13 – Nadzemní a podzemní biomasa druhu *Rorippa austriaca* po osmitýdenním růstu v různých půdních podmínkách – půda ovlivněná druhem *Rorippa austriaca* a druhem *Agrostis capillaris*. Mezi hodnotami je průkazná odlišnost – hodnoty, které se neliší ($p < 0,05$) jsou označeny stejnými písmeny.

Lze tedy potvrdit, že druh *Rorippa austriaca* sám na sebe působí negativní zpětnou vazbou. Oproti tomu druh *Agrostis capillaris* působí na druh *Rorippa austriaca* skrz půdu pozitivní zpětnou vazbou. Na grafu 13 můžeme vidět průkazně menší biomasu ($p < 0,001$) druhu *Rorippa austriaca* po 8-ti týdnech rostoucí v půdě po druhu *Rorippa austriaca* oproti průkazně větší biomasu ($p < 0,001$) druhu *Rorippa austriaca* rostoucí v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris*. Podobně to platí i u hodnot nadzemní a podzemní biomasy, které rostou v půdě ovlivněné 4 a 6 týdnů. Zde je také průkazně odlišná biomasa mezi půdami ovlivněnými různými druhy ($p < 0,05$). V 2 týdnů se průkazně liší jen nadzemní biomasa ($p = 0,003$), podzemní biomasa je neprůkazně odlišná.

6.4. Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback

U experimentu, který probíhal následující rok, jsem sledovala vliv genotypu rostliny ovlivňující půdu na biomasu rostliny rostoucí po ní. Jako první jsem testovala vliv genotypu rostliny kultivované v druhé fázi a genotypu rostliny kultivující půdu v první fázi a jejich

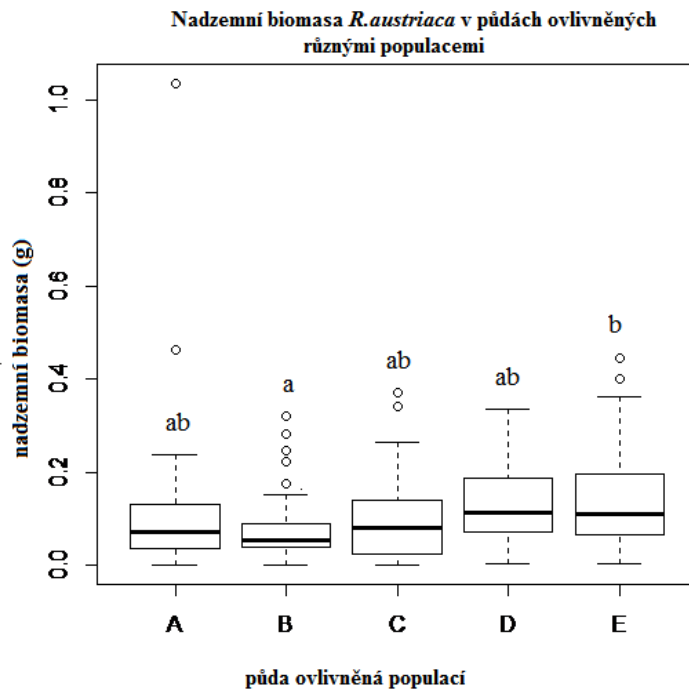
interakce na nadzemní, podzemní a celkovou biomasu druhu *Rorippa austriaca* (viz Tab.7.), kde půdu ovlivňovaly buď jednotlivé různé genotypy jedné populace nebo různé populace téhož druhu. V tabulce 7 můžeme vidět a z toho vyvodit a shrnout tyto poznatky: Jednotlivé genotypy rostou průkazně rozdílně v rámci půd ovlivněných jednou populací (a to platí u nadzemní, podzemní i celkové biomasy). Současně se růst rostlin liší v závislosti na kultivujícím genotypu. Můžeme potvrdit, že v každé půdě ovlivněné různými populacemi se roste jinak, ale různé genotypy reagují na půdy různých populací stejně. Neexistuje tedy interakce mezi genotypem kultivované a kultivující rostliny. Proto se budu v tomto případě zabývat jen rozdílností růstu všech genotypů mezi různými populacemi a ukážu vám, jak se liší růst jednotlivých genotypů v půdách ovlivněných různými genotypy jedné populace.

Vliv populace		Nadzemní		Podzemní		Celková	
	Df	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Genotyp rostlina	3	7,17	<0,001	12,14	<0,001	10,34	<0,001
Genotyp půda	4	3,85	0,005	2,69	0,032	3,18	0,014
G rostlina·Gpůda	12	1,22	0,27	1,55	0,108	1,36	0,184
Residuals	217						
Vliv genotypu		Nadzemní		Podzemní		Celková	
	Df	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Genotyp rostlina	3	5,32	0,001	5,52	0,001	5,84	<0,001
Genotyp půda	3	0,91	0,43	3,04	0,029	1,72	0,162
G rostlina·Gpůda	9	0,91	0,51	0,74	0,665	0,9	0,524
Residuals	227						

Tab.7.: Vliv genotypu rostliny a genotypu ovlivněné půdy a jejich interakce na velikost biomasy.

Jako první jsem se zaměřila na biomasu rostlin rostoucích v půdách ovlivněných různými populacemi. Na grafu 14 můžeme vidět, že nadzemní biomasa rostliny v druhé fázi pokusu závisí na kultivující populaci. Průkazně jsou tyto hodnoty biomasy odlišné mezi půdou

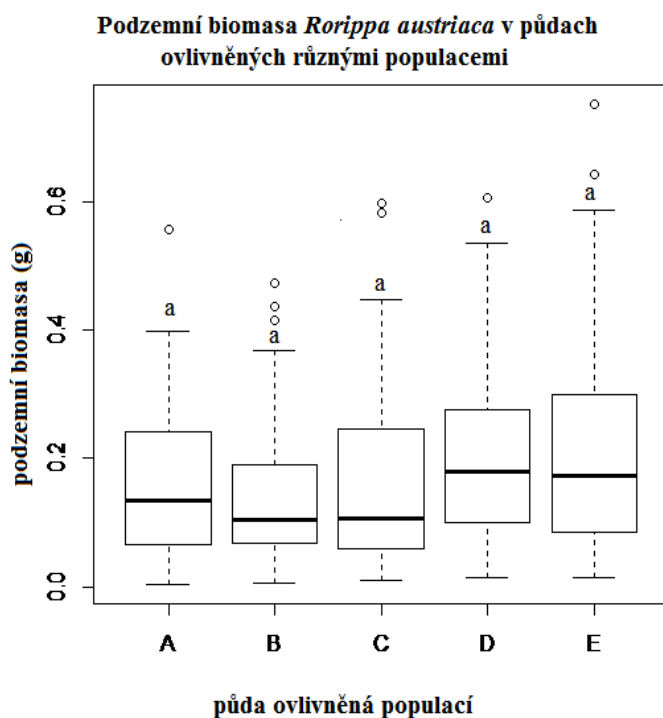
kultivovanou populací B a E ($p=0,038$). Půdy kultivované ostatními populacemi se mezi sebou průkazně neodlišují. Podobné je to v případě, že sledujeme celkovou biomasu. Kromě průkazných odlišností mezi půdou kultivovanou populací B a E ($p=0,045$) nejsou biomasy rostlin mezi půdami kultivovanými různými populacemi průkazně odlišné.



Graf 14: Vliv populace kultivující rostliny *Rorippa austriaca* na nadzemní biomasu všech genotypů populace E rostliny *Rorippa austriaca*. Hodnoty se stejnými písmeny se od sebe průkazně neliší ($p>0,05$).

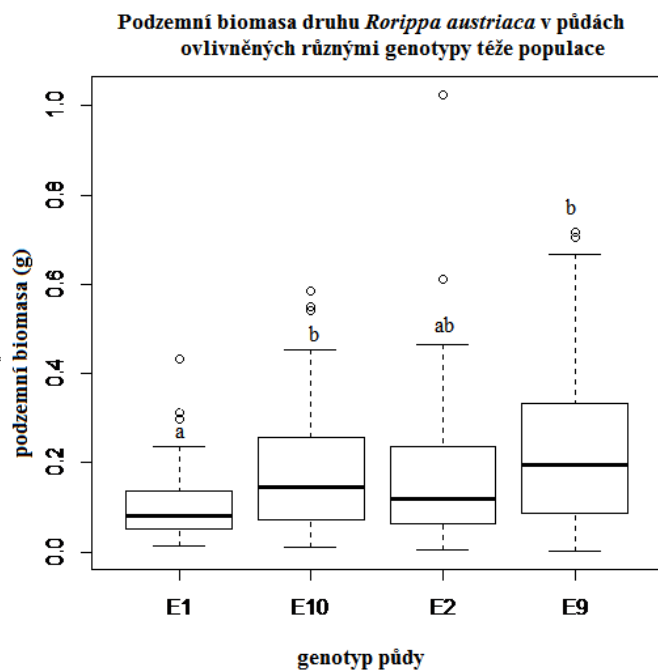
Podle grafu 14 můžeme říci, že všechny genotypy populace E rostou nejlépe v půdě ovlivněné populací E a naopak nejhůře v půdě ovlivněné populací B. Genotypy z populace E tedy rostou lépe ve vlastní půdě nežli v cizí půdě (v půdě kultivované jiným genotypem).

Pokud sledujeme jen podzemní biomasu genotypů, které ovlivňovaly různé populace, tak zde nenalezneme průkaznou odlišnost mezi jednotlivými biomasami ($p>0,05$), jak je možné vidět na grafu 15.



Graf 15: Vliv populace kultivující rostliny *Rorippa austriaca* na podzemní biomasu všech genotypů populace E rostliny *Rorippa austriaca*. Hodnoty se stejnými písmeny se od sebe průkazně neliší ($p > 0,05$).

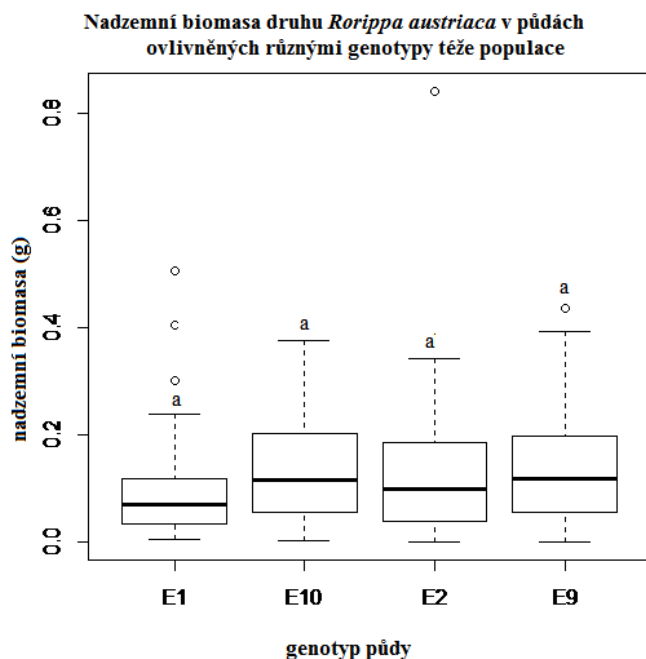
Jako další experiment jsem sledovala různé genotypy téže populace a snažila se zjistit, zda se mezi těmito genotypy liší zpětná vazba. Na grafu 16 můžete vidět podzemní biomasu všech genotypů E ve všech půdách ovlivněných různými genotypy populace E. Zde se průkazně liší růst podzemní biomasy v půdě ovlivněné genotypem E1 od půd ovlivněných ostatními genotypy populace E. Vychází tedy průkazná odlišnost mezi E1 – E2 ($p = 0,06$), mezi E1 – E9 ($p < 0,001$) a mezi E1 – E10 ($p = 0,045$).



Graf 16: Podzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-mi týdenním růstu v půdách ovlivněných různými genotypy téže populace rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu na podzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

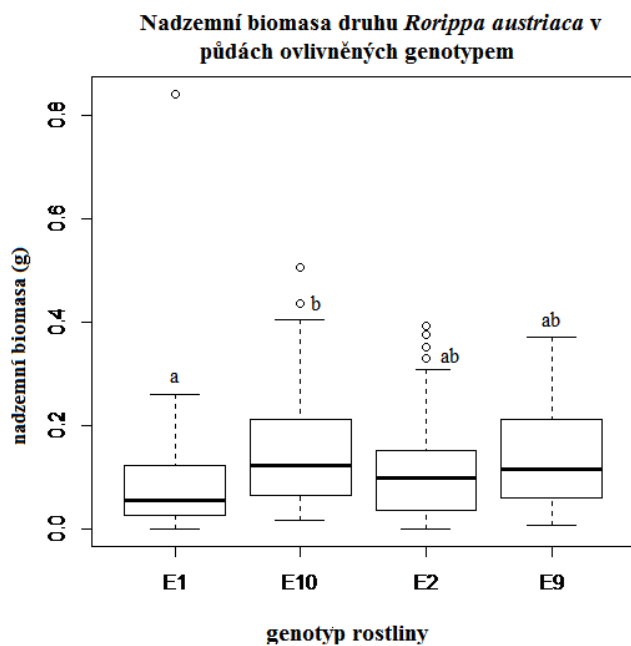
Oproti tomu nadzemní biomasa všech genotypů E ve všech půdách ovlivněných různými genotypy populace E není průkazně od sebe odlišná, jak můžete vidět na grafu 17.

Celková biomasa genotypů populace E druhu *Rorippa austriaca* je průkazně odlišná mezi genotypem půdy E1 a E9 ($p=0,005$), ostatní hodnoty nejsou průkazně mezi sebou odlišné.

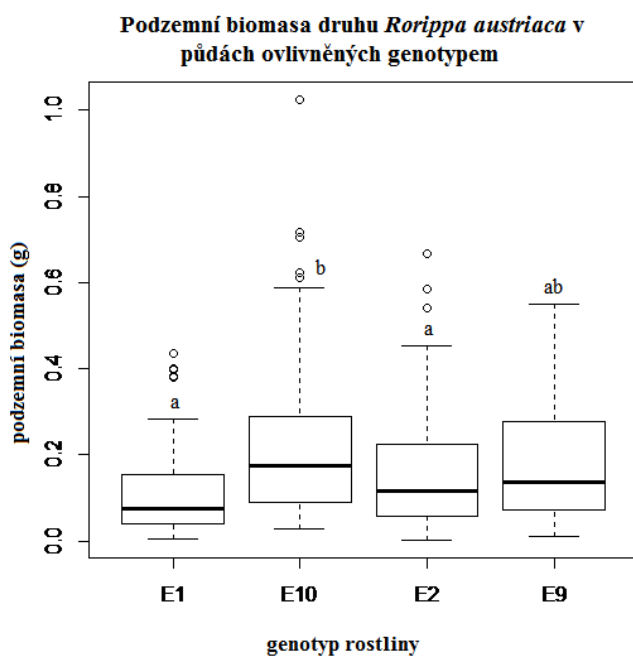


Graf 17: Nadzemní biomasa rostliny *Rorippa austriaca* v druhé fázi po 8-ti týdenním růstu v půdách ovlivněných různými genotypy téže populace rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu na nadzemní biomasu je neprůkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

Jako jedno z posledních jsem porovnávala, jak se liší svojí biomasou jednotlivé genotypy rostlin v druhé fázi pokusu mezi sebou, nezávisle na genotypu rostliny ovlivňující půdu (jelikož jejich vzájemná interakce nebyla potvrzena). U rostlin rostoucích v půdách ovlivněných různými genotypy populace E je okrajově průkazně odlišná nadzemní biomasa ($p=0,05$) mezi genotypy E1 a E10 ovlivněných rostlin, jak je znázorněno na grafu 18. Podzemní biomasa se průkazně liší mezi jednotlivými genotypy E1 a E10 ($p=0,001$) a mezi genotypy E2 a E10 ($p=0,026$), jak můžeme vidět na grafu 19, a takto podobně je průkazně odlišná i biomasa celková, tedy rozdílné jsou velikosti biomasy genotypy E1 a E10 ($p=0,003$) a E2 a E10 ($p=0,029$).

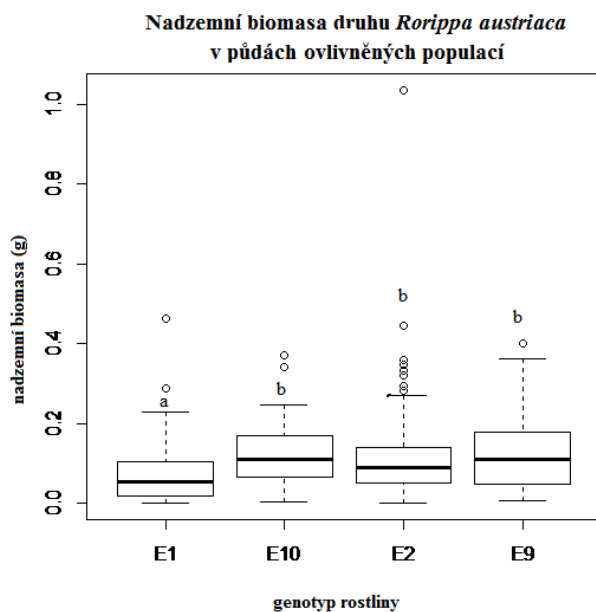


Graf 18: Nadzemní biomasa jednotlivých genotypů rostliny *Rorippa austriaca* v půdách ovlivněných genotypy rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu rostliny na podzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

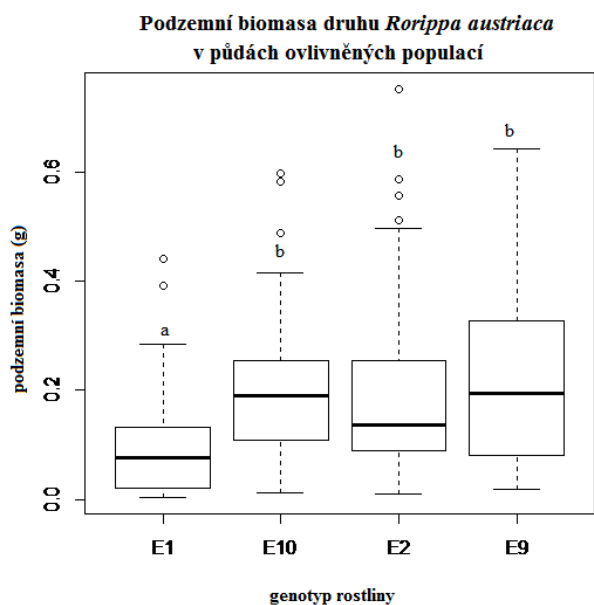


Graf 19: Podzemní biomasa jednotlivých genotypů rostliny *Rorippa austriaca* v půdách ovlivněných genotypy rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu rostliny na podzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

V druhém případě jsem porovnávala mezi sebou biomasu jednotlivých genotypů rostoucích v půdách ovlivněných všemi populacemi, avšak nezávisle na populaci ovlivňující půdu. Mezi genotypy rostlin je nadzemní biomasa okrajově průkazně odlišná ($p=0,05$) a to mezi genotypy E1 a E2 ($p=0,05$) a mezi genotypy E1 a E9 ($p=0,05$) a i mezi genotypy E1 a E10 ($p=0,05$), jak ukazují na grafu 18. U podzemní biomasy jsou hodnoty mezi sebou výrazně odlišné. Průkazně se odlišuje podzemní biomasa genotypu E1 od ostatních genotypů této populace, tedy od genotypu E10 ($p=0,009$), dále od genotypu E2 ($p=0,006$) a taktéž od genotypu E9 ($p<0,001$), jak můžete vidět na grafu 19.



Graf 18: Nadzemní biomasa jednotlivých genotypů rostliny *Rorippa austriaca* v půdách ovlivněných populacemi rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu rostliny na nadzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).



Graf 19: Podzemní biomasa jednotlivých genotypů rostliny *Rorippa austriaca* v půdách ovlivněných populacemi rostliny *Rorippa austriaca* – Vliv genotypu rostliny na nadzemní biomasu je průkazný. Sloupečky se stejnými písmeny nejsou od sebe průkazně odlišné ($p > 0,05$).

7. Diskuze

Vztahy mezi rostlinami a jejich půdou jsou složité interakce, které můžeme pozorovat z několika pohledů a studovat rozmanitými metodami. Moje práce probíhala v experimentální zahradě v květináčích. Dalšími možnostmi, kde studovat zpětné vazby je ve skleníku (Bezemer et al., 2006a; Knevel et al., 2004). Výhodou experimentu ve skleníku je odfiltrování okolních vlivů (nepříznivé klima, nadzemní herbivorie), avšak nevýhodou je, že se zde může vyvíjet zcela odlišné půdní společenstvo, než by se vyvíjelo za přirozených podmínek a celkově jsou zpětné vazby silnější než za přirozených podmínek (Kulmatiski et al., 2008). Dalším způsobem, kde se dají studovat zpětné vazby je např. na poli, kde probíhá dlouhodobé ovlivnění půdy (Kulmatiski et al., 2006). Problémem je, že se zde těžko odfiltrují další vlivy ovlivňující biomasu rostliny. Využívala jsem tedy květináče venku v zahradě, jelikož zde byl experiment vystaven relativně přirozeným podmínkám a nebyl uměle pozměňován, podobně např. (Macel et al., 2007).

Při studiu zpětné vazby je důležité srovnání. Otázkou je, zda budeme porovnávat růst rostliny v ovlivněné a neovlivněné půdě (Bever, 1994), růst v půdě ovlivněné vlastním nebo cizím druhem (Nijjer et al., 2007; Peltzer, 2001) nebo zda budeme půdu nějakým způsobem inokulovat či sterilizovat a následně tedy porovnávat půdu sterilizovanou a nesterilizovanou (van der Putten et al., 2007; van der Stoel et al., 2002) či inokulovanou (Brinkman et al., 2005; Reinhart et al., 2003). V mém případě jsem zvolila porovnávání růstu rostlin v půdách ovlivněných různě dlouho, různými druhy či různými genotypy, tedy variaci na porovnání růstu ve vlastní a cizí půdě. Navíc jsem porovnávala velikosti biomasy i s růstem v neovlivněné půdě. Půdu jsem tedy nijak uměle nepozměňovala a nechala jsem působit rostlinu na půdu bez dalšího vnějšího zásahu. Umělé pozměňování prostředí jako sterilizace půdy (Troelstra et al., 2001) je dobrá v případě, že chceme růst rostliny v této půdě porovnat s růstem rostliny v nesterilizované půdě a zabývat se tak specificky vlivem půdních organismů, které se v půdě vyskytují (van der Stoel et al., 2002). Bohužel problémem této metody je takový, že při sterilizaci odumřou organismy a jejich rozkládající se zbytky mohou přihnojovat půdu a tedy zvyšovat růst biomasy rostliny oproti růstu v půdě nesterilizované. Ve své práci jsem chtěla podchytit celkový vliv feedbacku, jak biotický, tak abiotický, tudíž jsem sterilizaci neprováděla.

Dalším způsobem, jak můžeme sledovat změnu plant-soil feedback, je přidávání či odstraňování organismů z půdy (Brown and Gange, 1989) či přihnojování (De Deyn et al., 2004; Divito et al., 2013) a takto se sleduje vliv daných faktorů na změnu růstu rostliny (Bever et al., 2012). Ale jak jsem již zmínila, v mé práci sleduji přímo vliv rostliny na půdu, bez vnějšího zasahování. Abych se podívala, do jaké míry lze moje výsledky vysvětlit změnou abiotických podmínek půdy, nechala jsem analyzovat půdní vzorky po první fázi pokusu. Podobně takto analyzoval půdní vzorky po působení rostliny Bezemer (Bezemer et al., 2006b), kde porovnával ovlivnění dvou různých půd několika druhy. Po působení byly průkazně nižší hodnoty draslíku v písčité půdě ovlivněné travinami (např. *Festuca ovina*) oproti hodnotám dusíku v písčité půdě ovlivněné dvouděložnými rostlinami (např. *Plantago lanceolata*). Změna abiotického složení půdy ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* se projevila u hodnot pH a draslíku, tedy podobně jako u zmiňovaného článku. V mém případě se hodnoty draslíku v půdě ovlivněné druhem *Rorippa austriaca* s přibývajícím časem působení zvyšovaly a byly průkazně vyšší než hodnoty v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris*. Zajímavé je, že ostatní hodnoty se nijak průkazně nezměnily, druh *Rorippa austriaca* zřejmě nijak výrazně neovlivňuje další abiotické prvky půdy nebo až po delším

časovém období působení rostliny. Jak ukazuje článek od Meisnera (Meisner et al., 2012), u druhu *Rorippa austriaca* se v čase měnily hodnoty dusíku, ale až po 10 týdnech působení rostliny na půdu.

Jak je viditelné z mého experimentu o časovém rozložení, pro intenzitu zpětných vazeb je důležité časové hledisko. Tento poznatek je důležitý brát v potaz při výběru délky experimentálních fází, které mohou značně ovlivnit výsledky pozorování. Já jsem si vybrala délku 4 měsíců, jelikož je to časté časové rozmezí plant-soil feedback experimentu, jako např. u (Bonanomi et al., 2005a; Kardol et al., 2007) a chtěla jsem, aby probíhal experiment přes vegetační období rostliny. Jelikož jsem chtěla sledovat konkrétní vlivy rostlin na půdu a konkrétní délku ovlivňování, nebrala jsem jako první fázi pokusu půdu z pole nebo z přirozeného prostředí rostliny jako např. (Bodelier et al., 2006; Gustafson and Casper, 2004; Reinhart and Callaway, 2004), kde bývá půda ovlivňována až několik let a kde se těžko oddělují efekty pozměňující půdu.

7.1. Vliv času na sílu plant-soil feedback

Celková práce ukázala, že síla plant-soil feedback je opravdu ovlivněna délkou trvání kultivační fáze. Změna intenzity zpětných vazeb mezi rostlinou a půdou je nejlépe pozorovatelná v rámci sukcesního nahrazení druhů (Eschen et al., 2009; Kardol et al., 2006; van de Voorde et al., 2011), kde můžeme sledovat dynamiku změny rostlinného růstu a složení rostlinného společenstva. Změna intenzity zpětných vazeb ale probíhá ve všech rostlinných společenstvech u všech rostlin a dynamika růstu je velice variabilní. V některých týdnech růstu rostliny a tedy kultivace půdy se vliv zpětných vazeb mnohem výrazněji projeví a je viditelné díky změně rostlinné biomasy, jak rostlinný druh reaguje na své půdní faktory (Brandt et al., 2013; Van Der Putten, 2003) a dokáže je využít. Pokud podrobně sledujeme křivku časového rozložení intenzity plant-soil feedback, můžeme vidět, že oproti kontrole je po dvou týdnech trvání kultivační fáze nejprve růst rostliny průkazně vyšší a až po 4 týdnu růst oproti kontrole klesá. Tato dynamika zpětných vazeb nám ukazuje, jak je důležité pro výsledky pokusu studujícího plant-soil feedback časové hledisko kultivace půdy. Ovlivňování půdy je velice variabilní v prvních týdnech růstu rostliny a článek dle Kardola (Kardol et al., 2013) nám ukazuje, jak se pravděpodobně tato dynamika zpětných vazeb během života rostliny může měnit. V mém experimentu se projevil u půdy ovlivněné první dva týdny

neutrální nebo dokonce až pozitivní plant-soil feedback. Až teprve v dalších týdnech klesá s prodlužující se délkou kultivace biomasa rostliny. Dokonce u půdy ovlivněné až 64 týdnů stále klesá velikost biomasy i když není pokles tak výrazný, jako v prvních měsících kultivace. Tato dynamika zpětných vazeb může být dána stářím rostliny, rostliny mohou během svého života specificky ovlivňovat půdu a tedy i svůj následný růst další rostliny (Hawkes et al., 2013).

U porovnávání časového hlediska jsem měla i půdu ovlivněnou 64 týdnů. Je zde viditelný pokles biomasy při růstu v této půdě. Zde může být odlišná velikost biomasy ovlivněna tím, že půda nemusela být stejná jako u ostatních rostlin (Harrison and Bardgett, 2010). Sice se na pokusy využíval stejný zahradnický substrát, ale nebyl ze stejné homogenní hromady hlíny jako všechna ostatní hlína. Nemůžeme tedy stoprocentně potvrdit, že byl substrát na počátku úplně stejný a biomasu rostliny tedy mohlo ovlivnit kromě působení rostliny i jiné počáteční složení substrátu. Tuto teorii můžeme potvrdit sledováním hodnot abiotických prvků odebraných po první fázi pokusu. U většiny abiotických prvků jsou hodnoty v půdě kultivované 64 týdnů výrazně menší, než všechny ostatní hodnoty u ostatních časů. To samozřejmě může být dáno jak vyčerpáním prvků rostlinou, jak je často sledováno v rámci zemědělského obhospodářování rostlin (Cormack, 1997), tak jiným původním půdním složením (Hovatter et al., 2011). Tyto dvě možnosti ale bohužel není možno z mých dat odlišit.

7.2. Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback

Kromě časového hlediska je důležité hledisko prostorové. Není známo, zda k ovlivnění rostliny dochází pouze díky půdě ovlivněné přímo pod rostlinou, či do jaké vzdálenosti k tomuto působení dochází. Tato znalost je přitom klíčová pro pochopení dynamiky rostlinných společenstev, jejich vztahů a určení prostorové škály plant-soil feedbacku. Existuje práce, která sleduje rozložení rostlin v ekosystémech a podle toho modeluje prostorovou intenzitu zpětných vazeb (Rietkerk and Van de Koppel, 2008). Nenalezla jsem další práce, které stejným způsobem jako já sledují prostorové rozložení plant-soil feedback, ale jsou práce, které sledují a potvrzují rozdílnou kompetici rostlin díky prostorové heterogenitě plant-soil feedback (Hendriks et al., 2015). V mém experimentu sledující prostorové rozložení intenzity plant-soil feedback se mi vliv prostoru nepodařilo prokázat.

Výsledek může být způsoben tím, že kultivační nádoby byly relativně malé (průměr 0,5 m) a kořeny *Rorippa austriaca* v kultivační fázi prorostly v hojně míře i do okrajových částí a půda tedy byla zcela ovlivněna rostlinou. Na druhou stranu mohly být neprůkazné odlišnosti mezi vzdálenostmi půd dány tím, že jsem odebírala jen do 2 relativně velkých vzdáleností od rostliny a při homogenizaci se rozdílné efekty setřely. Rozdílnost síly plant-soil feedback by se mohly projevit na menších vzdálenostech jak ukázal např. (Sheffer et al., 2007). Pro tento předpoklad by se musel vytvořit nový experimentální design, kde by se odebírala půda po menších vzdálenostech a odebíraly se z těchto vzdáleností prorostlé kořinky, aby se vysledovalo, do jaké míry působí rostlina a zda působí rostlina i v místech, kde již nedosahuje kořenový systém, jelikož je určitá pravděpodobnost, že díky svým exudátům by mohla rostlina i do určité vzdálenosti od kořenů stále ovlivňovat půdu. Jelikož se u rostliny *Rorippa austriaca* ví, že má alelopatické látky, které mohou ovlivňovat půdní charakteristiky a tedy i zpětné vazby (Huberty et al., 2014; van Dam et al., 2009), je zde určitá možnost působení na větší vzdálenost, než je její samotný kořenový systém.

7.3. Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback

Tak jako jsou specifické zpětné vazby mezi rostlinami různých druhů, v mé práci se potvrdilo, že jsou specifické i zpětné vazby mezi různými genotypy jednoho druhu a to platí jak u půdy ovlivněné jen jedním konkrétním genotypem jedné populace, tak ovlivněné celou populací. Tuto teorii potvrzují i některé další práce, které se tímto tématem zabývají (Hovatter et al., 2013) nebo např. (Wagg et al., 2014). Tyto rozdílnosti mohou být dány tím, že každé rostlinné společenstvo si tvoří svoje specifické půdní prostředí, kterému je přizpůsobené a na které rostlina specificky reaguje. Často žije jeden druh na rozmanitých místech, kde působí různý selekční tlak a rostliny jsou poté lokálně adaptované (Grassein et al., 2014; Pankova et al., 2008). Proto mohou reagovat svojí velikostí biomasy na zpětnou vazbu různě intenzivně (Wagg et al., 2014). Některé práce například ukazují, že jednotlivé genotypy reagují odlišně na mykorhizní houby, rhizobia (Heath and Tiffin, 2007; Pankova et al., 2008) či herbivory (Madritch et al., 2007) nebo odlišně reagují na vlastní a cizí půdu (Hovatter et al., 2013).

Všechny genotypy druhu *Rorippa austriaca* reagují negativně na půdy ovlivněné jednotlivými genotypy nebo celými populacemi druhu *Rorippa austriaca*, jen s rozdílnou intenzitou zpětných vazeb. Podle experimentu vyšlo, že genotypy z populace E v půdě ovlivněné svojí

vlastní populací reagují nejméně negativně, tedy samy sebe tolik negativně nepotlačují. Nejspíše je to dáno tím, že je genotyp nejlépe přizpůsoben svému vlastnímu negativnímu působení a nevyskytuje se zde tak silná zpětná vazba, jako u ostatních ovlivněných genotypů.

8. Závěr

V závěru diplomové práce bych ráda shrnula poznatky, které vyplývají z mých experimentů o plant-soil feedback. Sledovala jsem rozmanitá kritéria a možné proměnné, jako čas, prostor a genotyp, které mohou určitým způsobem ovlivňovat sílu zpětných vazeb v rostlinných společenstvech. Jak nám tato práce ukázala, plant-soil feedback je důležitým faktorem pro rostlinná společenstva a může výrazným způsobem ovlivňovat růst rostlinného druhu.

8.1. Změna biomasy v závislosti na čase

Jak je z mého prvního experimentu viditelné, můžeme potvrdit prvotní myšlenku, že síla zpětné vazby je závislá na čase a mění se různě v různých časových obdobích.

U vnitrodruhového působení druhu *Rorippa austriaca* sama na sebe se projevuje pokles biomasy s prodlužující se délkou působení rostliny v kultivační fázi pokusu. Jak tedy můžeme potvrdit, nejvýraznější pokles růstu biomasy nastává mezi biomasou rostoucí v půdě ovlivněné 2 týdny a mezi půdou ovlivněnou déle. Můžeme tedy vyvodit dle hypotézy Kardola (2013), že největší změna síly zpětné vazby nastává už v juvenilním věku rostliny. Naše biomasa rostlina *Rorippa austriaca* neustále mírně klesá, i v půdě ovlivněné 64 týdnů. Zde se sice už tak výrazně nemění síla zpětné vazby mezi růstem v půdě ovlivněné rostlinným druhem 6, 8 týdnů a 64 týdnů (což je veliký časový rozdíl), ale můžeme potvrdit, že se stále projevuje negativní zpětná vazba a trend postupuje k menšímu růstu biomasy v půdě ovlivněné delší dobu.

U mezidruhového působení druhu *Agrostis capillaris* na biomasu druhu *Rorippa austriaca* se projevil opačný efekt. S délkou působení rostliny v kultivační fázi se mírně zvyšovala biomasa rostliny rostoucí ve feedback fázi.

Při sledování abiotických prvků půdy, která byla ovlivněna druhem *Rorippa austriaca* a odebrána po první fázi pokusu byly průkazně odlišné hodnoty mezi jednotlivými časovými

obdobími u draslíku a pH. Tyto dvě půdní charakteristiky mohou pravděpodobně za změnu biomasy rostlin. U draslíku se s prodlužující se délkou působení rostliny zvyšovalo jeho množství v půdě. Oproti tomu se pH snižovalo s délkou působení rostliny. U abiotických prvků v půdě ovlivněné druhem *Agrostis capillaris* se průkazně odlišovaly hodnoty hořčíku a fosforu, kde množství hořčíku s delší dobou působení klesalo a oproti tomu stoupalo množství fosforu. Tyto prvky mohou být pravděpodobně zodpovědné za změnu biomasy rostlin.

8.2. Porovnání růstu ve vlastní a cizí půdě

Abychom mohli tvrdit, že zpětná vazba u rostliny je negativní či pozitivní, je dobré si porovnat nejen velikost biomasy druhu *Rorippa austriaca* či *Agrostis capillaris* s kontrolní biomasou, ale porovnat i velikost biomasy druhu *Rorippa austriaca* v půdě po *Agrostis capillaris* a po *Rorippa austriaca*, tedy porovnávat růst ve vlastní a cizí půdě. V mém případě bylo prokázáno, že druh *Rorippa austriaca* na sebe průkazně negativně působí a mírně pozitivně na něj působí druh *Agrostis capillaris*.

8.3. Změna biomasy v závislosti na prostoru

Jako další jsem porovnávala biomasu druhu *Rorippa austriaca* rostoucího v půdách ovlivněných druhem *Rorippa austriaca* odebraných různě daleko od rostliny v první fázi pokusu. Hodnoty biomasy se mezi sebou průkazně nelišily a nelišily se ani od kontroly. Podle tohoto můžeme soudit, že pokud má rostlina *Rorippa austriaca* více půdy a tedy větší prostor pro růst v první fázi, zpětná vazba v druhé fázi není tak silná, jelikož kořeny ovlivňují více půdy a o to s menší silou.

8.4. Změna biomasy v závislosti na genotypu

Jako poslední ze sledovaných faktorů, které by mohly ovlivňovat změnu intenzity zpětných vazeb byly genotypy daného druhu *Rorippa austriaca*. V prvním případě jsem sledovala genotypy populace E rostoucí v půdách ovlivněných jednotlivými populacemi druhu *Rorippa austriaca* a některé z biomas mezi populacemi se průkazně odlišovaly. Můžeme tedy potvrdit, že vnitrodruhová zpětná vazba zde existuje a zpětné vazby se mohou odlišovat mezi různými populacemi téže druhu. Jednotlivé populace druhu *Rorippa austriaca* tedy různě silně negativně ovlivňují půdu v první fázi a následně na ně rostliny odlišně reagují. Ale různé

genotypy reagují na půdy ovlivněné jednou populací stejně. Takto to platí i u druhého pokusu sledování vlivu genotypu na sílu plant-soil feedback. Jednotlivé genotypy v první fázi ovlivňují půdu s různou silou zpětných vazeb, ale různé genotypy rostoucí v druhé fázi v půdách ovlivněných jedním genotypem pak svojí velikostí biomasy reagují stejně.

Z mých experimentů tedy můžeme vyvodit následující závěry:

Vliv času na sílu plant-soil feedback

- Síla plant-soil feedback je průkazně závislá na čase
- Z časového hlediska působí u půd ovlivněných druhem *Rorippa austriaca* zpočátku plant-soil feedback pozitivně a pak silně negativně, negativní psf není tak silný po delším časovém období
- Z časového hlediska působí u půd ovlivněných druhem *Agrostis capillaris* mírně pozitivně
- Změna plant- soil feedback v čase je nejspíše závislá na změně pH a obsahu K u půdy ovlivněné druhem *Rorippa austriaca*, změna u půdy ovlivněné druhem *Agrostis capillaris* je nejspíše závislá na změně obsahu Mg a P.

Vliv prostoru na sílu plant-soil feedback

- Síla plant-soil feedback není průkazně závislá na prostoru

Vliv genotypu na sílu plant-soil feedback

- Síla plant-soil feedback je závislá na genotypu/populaci rostliny ovlivňující půdu, ale různé genotypy rostlin reagují na půdy ovlivněné různými genotypy (populacemi) stejně

9. Reference

- Bardgett, R. D., and D. A. Wardle, 2010, *Aboveground–belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes, and global change*: Oxford, Oxford University Press.
- Baxendale, C., K. H. Orwin, F. Poly, T. Pommier, and R. D. Bardgett, 2014, Are plant-soil feedback responses explained by plant traits?: *New Phytologist*, v. 204, p. 408-423.
- Bever, J. D., 1994, Feedback between plants and their soil communities in an old field community: *Ecology*, v. 75, p. 1965-1977.
- Bever, J. D., 2003, Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests: *New Phytologist*, v. 157, p. 465-473.
- Bever, J. D., T. G. Platt, and E. R. Morton, 2012, Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and Their Feedbacks on Plant Communities: *Annual Review of Microbiology*, Vol 66, v. 66, p. 265-283.
- Bever, J. D., K. M. Westover, and J. Antonovics, 1997, Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach: *Journal of Ecology*, v. 85, p. 561-573.
- Bezemer, T. M., J. A. Harvey, G. A. Kowalchuk, H. Korpershoek, and W. H. van der Putten, 2006a, Interplay between *Senecio jacobaea* and plant, soil, and aboveground insect community composition: *Ecology*, v. 87, p. 2002-2013.
- Bezemer, T. M., C. S. Lawson, K. Hedlund, A. R. Edwards, A. J. Brook, J. M. Igual, S. R. Mortimer, and W. H. Van der Putten, 2006b, Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands: *Journal of Ecology*, v. 94, p. 893-904.
- Bodelier, P. L. E., M. Stomp, L. Santamaria, M. Klaassen, and H. J. Laanbroek, 2006, Animal-plant-microbe interactions: direct and indirect effects of swan foraging behaviour modulate methane cycling in temperate shallow wetlands: *Oecologia*, v. 149, p. 233-244.
- Bonanomi, G., F. Giannino, and S. Mazzoleni, 2005a, Negative plant-soil feedback and species coexistence: *Oikos*, v. 111, p. 311-321.
- Bonanomi, G., M. Rietkerk, S. C. Dekker, and S. Mazzoleni, 2005b, Negative plant-soil feedback and positive species interaction in a herbaceous plant community: *Plant Ecology*, v. 181, p. 269-278.
- Brandt, A. J., H. de Kroon, H. L. Reynolds, and J. H. Burns, 2013, Soil heterogeneity generated by plant-soil feedbacks has implications for species recruitment and coexistence: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 277-286.
- Brinkman, E. P., S. R. Troelstra, and W. H. van der Putten, 2005, Soil feedback effects to the foredune grass *Ammophila arenaria* by endoparasitic root-feeding nematodes and whole soil communities: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 37, p. 2077-2087.
- Brinkman, E. P., W. H. Van der Putten, E. J. Bakker, and K. J. F. Verhoeven, 2010, Plant-soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations: *Journal of Ecology*, v. 98, p. 1063-1073.
- Brown, V. K., and A. C. Gange, 1989, Differential-effects of above-ground and below-ground insect herbivory during early plant succession: *Oikos*, v. 54, p. 67-76.
- Brown, V. K., and A. C. Gange, 1992, Secondary plant succession – how is it modified by insect herbivory: *Vegetatio*, v. 101, p. 3-13.
- Bukowski, A. R., and J. S. Petermann, 2014, Intraspecific plant-soil feedback and intraspecific overyielding in *Arabidopsis thaliana*: *Ecology and Evolution*, v. 4, p. 2533-2545.
- Callaway, R. M., and E. T. Aschehoug, 2000, Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion: *Science*, v. 290, p. 521-523.
- Callaway, R. M., and W. M. Ridenour, 2004, Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability: *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 2, p. 436-443.

- Carteni, F., A. Marasco, G. Bonanomi, S. Mazzoleni, M. Rietkerk, and F. Giannino, 2012, Negative plant soil feedback explaining ring formation in clonal plants: *Journal of Theoretical Biology*, v. 313, p. 153-161.
- De Deyn, G. B., C. E. Raaijmakers, and W. H. Van der Putten, 2004, Plant community development is affected by nutrients and soil biota: *Journal of Ecology*, v. 92, p. 824-834.
- Dietz, H., A. Kohler, and I. Ullmann, 2002, Regeneration growth of the invasive clonal forb *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) in relation to fertilization and interspecific competition: *Plant Ecology*, v. 158, p. 171-182.
- Divito, G. A., H. R. S. Rozas, H. E. Echeverria, and N. Wyngaard, 2013, Long-Term Sulfur Fertilization: Effects on Crops and Residual Effects in a No-Till System of Argentinean Pampas: *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, v. 44, p. 1800-1813.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit, and K. Elgersma, 2005, Feedback in the plant-soil system, *Annual Review of Environment and Resources: Annual Review of Environment and Resources*, v. 30, p. 75-115.
- Eppinga, M. B., M. Rietkerk, S. C. Dekker, P. C. De Ruiter, and W. H. Van der Putten, 2006, Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions: *Oikos*, v. 114, p. 168-176.
- Eschen, R., H. Muller-Scharer, and U. Schaffner, 2009, Aboveground environment type, soil nutrient content and arbuscular mycorrhizal fungi explain establishment success of *Centaurea jacea* on ex-arable land and in late-successional grasslands: *Plant and Soil*, v. 322, p. 115-123.
- Frouz, J., 1997, Changes in communities of soil dwelling dipteran larvae during secondary succession in abandoned fields: *European Journal of Soil Biology*, v. 33, p. 57-65.
- Grassein, F., S. Lavorel, and I. Till-Bottraud, 2014, The importance of biotic interactions and local adaptation for plant response to environmental changes: field evidence along an elevational gradient: *Global Change Biology*, v. 20, p. 1452-1460.
- Gustafson, D. J., and B. B. Casper, 2004, Nutrient addition affects AM fungal performance and expression of plant/fungal feedback in three serpentine grasses: *Plant and Soil*, v. 259, p. 9-17.
- Harrison, K. A., and R. D. Bardgett, 2010, Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities: *Journal of Ecology*, v. 98, p. 384-395.
- Hawkes, C. V., S. N. Kivlin, J. Du, and V. T. Eviner, 2013, The temporal development and additivity of plant-soil feedback in perennial grasses: *Plant and Soil*, v. 369, p. 141-150.
- Heath, K. D., and P. Tiffin, 2007, Context dependence in the coevolution of plant and rhizobial mutualists: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 274, p. 1905-1912.
- Hendriks, M., L. Mommer, H. de Caluwe, A. E. Smit-Tiekstra, W. H. van der Putten, and H. de Kroon, 2013, Independent variations of plant and soil mixtures reveal soil feedback effects on plant community overyielding: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 287-297.
- Hendriks, M., J. M. Ravenek, A. E. Smit-Tiekstra, J. W. van der Paauw, H. de Caluwe, W. H. van der Putten, H. de Kroon, and L. Mommer, 2015, Spatial heterogeneity of plant-soil feedback affects root interactions and interspecific competition: *New Phytologist*, v. 207, p. 830-840.
- Hovatter, S., C. B. Blackwood, and A. L. Case, 2013, Conspecific plant-soil feedback scales with population size in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): *Oecologia*, v. 173, p. 1295-1307.
- Hovatter, S. R., C. DeJelo, A. L. Case, and C. B. Blackwood, 2011, Metacommunity organization of soil microorganisms depends on habitat defined by presence of *Lobelia siphilitica* plants: *Ecology*, v. 92, p. 57-65.
- Huberty, M., K. Tielborger, J. A. Harvey, C. Muller, and M. Macel, 2014, Chemical Defenses (Glucosinolates) of Native and Invasive Populations of the Range Expanding Invasive Plant *Rorippa austriaca*: *Journal of Chemical Ecology*, v. 40, p. 363-370.
- Kardol, P., T. M. Bezemer, and W. H. van der Putten, 2006, Temporal variation in plant-soil feedback controls succession: *Ecology Letters*, v. 9, p. 1080-1088.

- Kardol, P., N. J. Cornips, M. M. L. van Kempen, J. M. T. Bakx-Schotman, and W. H. van der Putten, 2007, Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly: *Ecological Monographs*, v. 77, p. 147-162.
- Kardol, P., G. B. De Deyn, E. Laliberte, P. Mariotte, and C. V. Hawkes, 2013, Biotic plant-soil feedbacks across temporal scales: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 309-315.
- Klironomos, J. N., 2002, Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities: *Nature*, v. 417, p. 67-70.
- Knevel, I. C., T. Lans, F. B. J. Menting, U. M. Hertling, and W. H. van der Putten, 2004, Release from native root herbivores and biotic resistance by soil pathogens in a new habitat both affect the alien *Ammophila arenaria* in South Africa: *Oecologia*, v. 141, p. 502-510.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, and J. M. Stark, 2006, Soil history as a primary control on plant invasion in abandoned agricultural fields: *Journal of Applied Ecology*, v. 43, p. 868-876.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, J. R. Stevens, and S. M. Cobbold, 2008, Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review: *Ecology Letters*, v. 11, p. 980-992.
- Levine, J. M., E. Pachepsky, B. E. Kendall, S. G. Yelenik, and J. HilleRisLambers, 2006, Plant-soil feedbacks and invasive spread: *Ecology Letters*, v. 9, p. 1005-1014.
- Macel, M., C. S. Lawson, S. R. Mortimer, M. Smilauerova, A. Bischoff, L. Cremieux, J. Dolezal, A. R. Edwards, V. Lanta, T. M. Bezemer, W. H. van der Putten, J. M. Igual, C. Rodriguez-Barrueco, H. Muller-Scharer, and T. Steinger, 2007, Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species: *Ecology*, v. 88, p. 424-433.
- Madritch, M., J. R. Donaldson, and R. L. Lindroth, 2006, Genetic identity of *Populus tremuloides* litter influences decomposition and nutrient release in a mixed forest stand: *Ecosystems*, v. 9, p. 528-537.
- Madritch, M. D., J. R. Donaldson, and R. L. Lindroth, 2007, Canopy herbivory can mediate the influence of plant genotype on soil processes through frass deposition: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 39, p. 1192-1201.
- Meisner, A., W. de Boer, J. H. C. Cornelissen, and W. H. van der Putten, 2012, Reciprocal Effects of Litter from Exotic and Congeneric Native Plant Species via Soil Nutrients: *Plos One*, v. 7.
- Nijjer, S., W. E. Rogers, and E. Siemann, 2007, Negative plant-soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 274, p. 2621-2627.
- Pankova, H., Z. Munzbergova, J. Rydlova, and M. Vosatka, 2008, Differences in AM fungal root colonization between populations of perennial *Aster* species have genetic reasons: *Oecologia*, v. 157, p. 211-220.
- Peltzer, D. A., 2001, Plant responses to competition and soil origin across a prairie-forest boundary: *Journal of Ecology*, v. 89, p. 176-185.
- Pregitzer, C. C., J. K. Bailey, and J. A. Schweitzer, 2013, Genetic by environment interactions affect plant-soil linkages: *Ecology and Evolution*, v. 3, p. 2322-2333.
- Reinhart, K. O., and R. M. Callaway, 2004, Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America: *Ecological Applications*, v. 14, p. 1737-1745.
- Reinhart, K. O., A. Packer, W. H. Van der Putten, and K. Clay, 2003, Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges: *Ecology Letters*, v. 6, p. 1046-1050.
- Reynolds, H. L., A. Packer, J. D. Bever, and K. Clay, 2003, Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics: *Ecology*, v. 84, p. 2281-2291.
- Rietkerk, M., and J. Van de Koppel, 2008, Regular pattern formation in real ecosystems: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 23, p. 169-175.
- Schaffner, U., W. M. Ridenour, V. C. Wolf, T. Bassett, C. Muller, H. Muller-Scharer, S. Sutherland, C. J. Lortie, and R. M. Callaway, 2011, Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons: *Ecology*, v. 92, p. 829-835.

- Schweitzer, J. A., J. K. Bailey, D. G. Fischer, C. J. Leroy, E. V. Lonsdorf, T. G. Whitham, and S. C. Hart, 2008, Plant-soil-microorganism interactions: Heritable relationship between plant genotype and associated soil microorganisms: *Ecology*, v. 89, p. 773-781.
- Sheffer, E., H. Yizhaq, E. Gilad, M. Shachak, and E. Meron, 2007, Why do plants in resource-derived environments form rings?: *Ecological Complexity*, v. 4, p. 192-200.
- Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman, 2004, Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, p. 46-53.
- Suding, K. N., W. S. Harpole, T. Fukami, A. Kulmatiski, A. S. MacDougall, C. Stein, and W. H. van der Putten, 2013, Consequences of plant-soil feedbacks in invasion: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 298-308.
- Troelstra, S. R., R. Wagenaar, W. Smant, and B. A. M. Peters, 2001, Interpretation of bioassays in the study of interactions between soil organisms and plants: involvement of nutrient factors: *New Phytologist*, v. 150, p. 697-706.
- Urbanova, M., J. Snajdr, and P. Baldrian, 2015, Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 84, p. 53-64.
- van Dam, N. M., T. O. G. Tytgat, and J. A. Kirkegaard, 2009, Root and shoot glucosinolates: a comparison of their diversity, function and interactions in natural and managed ecosystems: *Phytochemistry Reviews*, v. 8, p. 171-186.
- van de Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten, and T. M. Bezemer, 2011, Intra- and interspecific plant-soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession: *Journal of Ecology*, v. 99, p. 945-953.
- Van Der Putten, W. H., 2003, Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation: *Ecology*, v. 84, p. 2269-2280.
- van der Putten, W. H., G. A. Kowalchuk, E. P. Brinkman, G. T. A. Doodeman, R. M. van der Kaaij, A. F. D. Kamp, F. B. J. Menting, and E. M. Veenendaal, 2007, Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity: *Ecology*, v. 88, p. 978-988.
- van der Stoep, C. D., W. H. van der Putten, and H. Duyts, 2002, Development of a negative plant-soil feedback in the expansion zone of the clonal grass *Ammophila arenaria* following root formation and nematode colonization: *Journal of Ecology*, v. 90, p. 978-988.
- van Grunsven, R. H. A., W. H. van der Putten, T. M. Bezemer, W. L. M. Tamis, F. Berendse, and E. M. Veenendaal, 2007, Reduced plant-soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives: *Journal of Ecology*, v. 95, p. 1050-1057.
- Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten, and T. M. Bezemer, 2012, Soil inoculation method determines the strength of plant-soil interactions: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 55, p. 1-6.
- www.botany.cz
- Wagg, C., Boller, B., Schneider, S., Widmer, F. and van der Heijden, M. G. A. (2015), Intraspecific and intergenerational differences in plant–soil feedbacks. *Oikos*, 124: 994–1004.
doi: 10.1111/oik.01743