

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Charles University in Prague, Faculty of Science
Department of Botany

Doktorský studijní program: Botanika
Ph.D. study program: Botany

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



Role těla v chování rostlin – ekologický pohled
Plant body as a behavioural platform – an ecologist's insight

Martin Weiser

Školitel/Supervisor: prof. RNDr. Tomáš Herben, CSc.

Praha, 2015

Summary

Conceptualisation of plant behaviour, or plant phenotypic plasticity, has been proven to be useful both on the ecosystem scale and on the level of individuals, as it allows to predict differentiation of species across ecosystems or results of interactions among individuals. Between these extremes is a vast array of processes that drive community assembly. These processes are difficult to predict, be it at the individual level or based on whether a whole species is plastic or non-plastic. These processes are traditionally investigated at the species level. In this thesis, however, I instead show how species-specific life histories delineate plant behaviour. I hope to convince the reader that it is the plant body, or at least its species-specific properties, not merely its non-specific, theoretical degree of plasticity, that should be used to explain actual cases where plant behaviour underpins species coexistence.

As evidence for my case, I present four studies, each of them dealing with different part of the plant body that underlies different aspects of plant behaviour. In the first study, I show how species' life-history traits are coordinated with their responses to neighbour presence and resource shortage, both of these delivered in the form of changing light quantity and quality. Not only the quantity of the response, but especially its form, is deeply coordinated with life history traits of species. In the second study, I examine the amount of plasticity that plant root systems exhibit in patchy environments and link the extent of root localization plasticity exhibited with the same set of species-specific life history traits as in the first study. Previously, some of these life history traits were linked to plant plasticity in general. It has also been traditionally hypothesized that plasticity is a common property of the whole plant body, both aboveground and belowground. In the third study, I show that seedling root system development is plastic, but that the realized form of the root system is strongly affected by species-specific seed mass and the environment. Seed mass thus sets the boundaries for plasticity in architectural traits of the root system. In the last study, I show how growth forms and different environments set the optima for clonal spread of plants.

I hope that this thesis sheds new light on the interplay between plant behaviour and the plant body. Although all of the presented studies deal with multiple species, I have a feeling that I have only opened the door to research into this topic with a plethora of possibilities and undiscovered links. Even though this puts me further from the goal of linking plant behaviour and coexistence, I believe that this is the way how to shape ideas about plasticity to reflect the physical world, where real living organisms with real bodies struggle for existence.

Keywords: phenotypic plasticity, constraints, plants, behaviour, species traits

Souhrn

Rostliny rostou. Porovnáváme-li jedince (rostlin) se stejnou sadou vloh, najdeme rozdíly dvou typů: jedny lze předem předpovědět podle toho, *do jaké velikosti* jedinci narostli, druhý typ rozdílů je dán tím, *jakým způsobem* narostli, a lze jej předpovědět s menší jistotou. Způsob růstu, který rostlina zvolí, je vlastně jejím chováním. Takto nahlížený růst dovolí předvídat výsledky interakcí jedinců či prostředí, kde lze s takovým chováním (zvolenou formou růstu) uspět. Na druhou stranu, prostor pro možné chování omezují vlohy jedinců, a ačkoliv se jedinci vlohami liší obecně, větší rozdíly lze očekávat mezi málo příbuznými jedinci, kteří nemohou dát vzniknout potomkům s kombinacemi svých vloh. Právě možnost soužití takových skupin jedinců, tedy druhů, je předmětem zájmu ekologie společenstev. V této práci se snažím ukázat, jak souvisí chování příslušníků druhu s jejich společnými, druhovými, vlastnostmi. Protože jde o rostliny, zaměřil jsem se na vlastnosti jejich těl, jakožto výsledků a současně platform růstu. Tím se pokouším poskytnout pravidla (korelativní povahy), která by v důsledku umožnila spojit vlastnosti těl druhů s jejich soužitím, je-li soužití druhů závislé na jejich chování.

Tato práce obsahuje čtyři takové studie a každá z nich se věnuje jinému okruhu vlastností druhů a jejich vlivu na chování jedinců. V první z nich ukazují, jak souvisí vlastnosti těl druhů s jejich chováním v případě nedostatku světla či jeho očekávaného budoucího úbytku v důsledku přítomnosti sousedů. Vlastnosti těl druhů v takových případech určují nejen míru, ale zejména způsob odpovědi. Ve druhé studii se věnují vztahu stejných vlastností těl a preferenčního umístování kořenů do živinami bohatých míst. Tato studie byla inspirována tvrzením, že druhy jsou obecně plastické či neplastické zároveň v nadzemí i podzemí, tedy že stejné vlastnosti těl druhů by mohly souviset s obojím. Na základě svých výsledků se domnívám, že tomu tak do jisté míry je, ale že univerzalita takového tvrzení je spojena s rychlostí růstu, nikoliv se specifickými formami chování. Sama o sobě je ale nízká míra preferenčního umístování kořenů spojena se schopností vegetativního šíření. Třetí studie je věnována vývoji kořenových systémů semenáčů a vztahu průběhu tohoto vývoje ke vzájemně zdánlivě zastupitelným zdrojům – dostupnosti živin v prostředí a velikosti semen, tj. velikosti živinových zásob. Kořenové systémy semenáčů mění svůj vývoj podle podmínek prostředí, ale klíčové parametry tohoto vývoje souvisí s velikostí semen na úrovni druhu a jsou na prostředí nezávislé. Ve čtvrté studii se věnují vztahu klonálního šíření a prostředí. Zatímco vzdálenost šíření stolony lze odhadnout pomocí jednoduchého analytického modelu závislosti této vzdálenosti na podmínkách prostředí, pro šíření pomocí oddenků to neplatí. Z toho vyplývá, že ačkoliv stolony i oddenky mohou sloužit klonálnímu šíření, každá z těchto struktur jej ovlivňuje jinak.

Doufám, že tato práce jako celek přispěje k poznání role rostlinného těla jako platformy chování rostlin. Ačkoliv jsem ve všech studiích pracoval s co největšími počty druhů, nedomnívám se, že jsem popsal veškerá podstatná pravidla této koordinace. Je zřejmé, že nestejnost rostlinných těl nás posouvá *od* řešení otázky vztahu chování a soužití ve společenstvech rostlin, nicméně vede nás *k* nutnosti zkoumání této koordinace na úrovni, kde je její vznik sjednáván, tedy *k* pokusům různých těl o úspěch v přírodním výběru.

Klíčová slova: fenotypová plasticita, omezení, rostliny, chování, vlastnosti druhů
Plant body as a behavioural platform – an ecologist's insight

“Ekologie je etologie” [“Ecology is ethology”] – Z. Neubauer, undated

Body, phenotypic plasticity and behaviour

For an entity/symbol to become an information, the capable interpreter is needed. This simple fact should point a biologist's attention to the crucial role of the body. It is the body that acts in the process of evolution, as it is the body with its traits that acts as the interface through which the inherited gets in touch with its perceived environment (*Umwelt* sensu Uexküll; Kleisner 2008). Bodies are the objects that need to fit their environment in order to survive and reproduce, i.e. subjects of evolution (Dawkins 1982).

The body traits may be static or dynamic. If the trait is dynamic, i.e. changes in time, it may be plastic. If the body trait changes in time, but in a fully predictable way, regardless the environment, the trait is dynamic, but not plastic. Phenotypic plasticity is the ability of a single genotype to become blueprint of several phenotypes (Bradshaw 1965). However, it should be noted that there is no phenotypic plasticity without uncertainty, trait dynamics and the substantial role of environmental stimuli. Plasticity allows the body to change dynamically, so plasticity yields dynamic body traits. Further, plasticity allows to respond to environmental cues and thus to fit the dynamic environment with dynamic body traits. Such dynamics on both sides of the interactive interface may result in better (in terms of fitness) response in plastic trait than a static trait could provide (Bradshaw 1965; Aphalo & Ballaré 1995; Van Kleunen & Fischer 2001; Huber et al. 2011)

Note that phenotypic plasticity is detectable only through comparison, either in time (the before-after scheme) or by comparison of genetically similar (preferably identical) individuals under different “treatments”. Therefore, phenotypic plasticity cannot be used as a state variable to describe an individual. On the other hand, body traits are measurable, describing the state of an individual (Pigliucci 2005; Violle et al. 2007), and we detect phenotypic plasticity through comparison of their states. This way, phenotypic plasticity is inevitably connected to the body, as heat is observed as a temperature of the object.

As heat may be transferred in several ways (radiation, conduction,...), there are two ways how phenotypic plasticity may happen. First, individuals may differ in their traits because of environmental constrains, e.g. plants may be bigger or smaller according to irrigation or a finger may be lost in an accident. This is known as passive phenotypic plasticity. Second, individuals may actively reflect the environment, so plant may open its flower in the particular part of a day or a cobra may raise its hood when encountering uncomfortable vibrations. This is known as active phenotypic plasticity, or, behaviour. Conceptualisation of behaviour allowed its rigorous study, leading to flourish of ethology as a scientific discipline, with its own methodology and desire for universal laws and solutions (Portmann 2008).

Nature and limits of plant behaviour

In plants, discrimination of passive and active phenotypic plasticity is rather complicated, because most of the changes in plant phenotype are based on growth. At the first glance, difference in size (biomass) may seem like the criterion. In conspicuously different, yet genetically identical individuals, no difference in size means active plasticity, and vice versa. While conceptually true, it is not a useful criterion. Even slight (and hence undetectable) differences in amount of growth may lead to immense differences in phenotype, because of allometry in trait values (Weiner 2004). Moreover, as active plasticity is usually a response to the certain state of the environment, and the state of the environment that provokes the response is likely to constrain the growth, both types of plasticity may be entangled. Thus, apart from identification of activity of possibly divergent metabolic/regulatory pathways inside the organism, the only useful approach is detection of changes in allometry patterns (Huber & Stuefer 1997; Weiner 2004; Van Kleunen & Fischer 2005).

Although difficult, disentangling these two types of plasticity is worth the effort. If understood as behaviour, active plant phenotypic plasticity [or at least its substantial part (Bradshaw 1965)] becomes open to be studied with the methods of ethology. As one of the results, plant behaviour research underwent Cartesian reduction: in order to get universal and general results, it partly abstracted from the role of the plant body as the plasticity bearer. This process happened in several ways and each of these ways brought many fruitful concepts in delimiting the role of plant behaviour in plant ecology. Namely, three general approaches were used, which are reviewed further: i, behaviour of the model plant to model stimulus; ii, interactions among individuals in monocultures, and iii, generalisation of species properties at large scales.

In the simplest case, single model species experiments were used to show behaviour as a response to arbitrary stimulus. Several types of behaviour were demonstrated this way, e.g. ability to cope with temporal trends in nutrients availability (Shemesh et al. 2010), horizontal and vertical escape reactions (Novoplansky et al. 1990; Schmitt 1993), optimal allocation and foraging (Stuefer et al. 1996; Stoll & Schmid 1998), response to herbivory (Karban & Myers 1989), etc. Moreover, this simplest possible experimental setup was used to assess the evolvability of such behavioural traits, both directly (Van Kleunen & Fischer 2001), or indirectly through detecting behavioural differences among genotypes when subjected to various environments ("GxE") (Skalova et al. 1997; Van Kleunen et al. 2000; Alpert et al. 2003).

The second approach was driven by analysis of feedbacks, i.e. the role of behaviour in interactions between individuals. As such, it used experiments based on the single species systems. Individuals of a single species are likely to have very similar body traits background and therefore just the role of behaviour may be investigated in its purest manifestation. Application of sociobiology with a game theoretic approach as its tool (Maynard Smith & Price 1973) provoked an interest in testing plants to show the predicted behaviour. In this way, tragedy of commons (Gersani et al. 2001; Boonman et al. 2006), recognition of kin or self (Falik et al. 2003; Gruntman & Novoplansky 2004; Dudley & File 2007; Crepy & Casal 2015) or

just the immense role of detecting neighbour presence in coexistence (Stoll et al. 2002) were demonstrated.

Research at the level of individual species documented so many forms of behaviour, that it even allowed conceptualisation of plant intelligence (Trewavas 2005; Trewavas 2009). On the other hand, the true adaptive value of these behavioural patterns (i.e. whether they improved fitness of their performers) was only seldom determined (but see Novoplansky et al. 1994; Stoll et al. 2002; Boonman et al. 2006; Huber et al. 2011; Keser et al. 2015), although calls for such studies were recurrent (Pigliucci 2005; Van Kleunen & Fischer 2005).

The third method resigned to experimenting and aimed at the theoretical boundaries of plant behaviour adaptivity. Such scale allows the generalization of species-specific constraints and hence generalisations in the form of the behaviour. Thus, species (or their virtual models) were just classified as more or less plastic, or more or less capable of certain form of behaviour. Again, this type of generalization proved to be useful, as it allowed to treat the role of plasticity in invasions (Richards et al. 2006), link the overall amount plasticity with habitat properties (Grime 1977; Alpert & Simms 2002) or hypothesize the role of certain behaviour in broad environmental context (de Kroon & Schieving 1990; Herben & Novoplansky 2007)

Navigation inside the limits of possible plant behaviour

Result obtained through above-mentioned experiments and generalisations shed light on the boundaries of plant behaviour in terms of possibility and its role in fitness. They revealed a wide palette of behaviours that plants can perform and a large number of settings where it is appropriate for a plant to use behaviour to survive and reproduce, instead to rely on some hard-coded trait. However, the territory inside these limits of possibility is mostly unknown. Specifically, we do not know how is the species diversity reflected in behaviour diversity, and whether there are patterns in body traits and behaviour. What if there is no pattern nor structure within the boundaries?

Although this question would sound ridiculous to any animal ethologist, as no one would expect ritual courtship flights in e.g., pigs, plant ecologists may be much more uncertain. Most of the plants share common resources and potential niches (Ellenberg 1954), so there is no surprise that neutral models of coexistence (Goldberg & Werner 1983; Hubbell 2005) were inspired by plant communities. To discover the patterns in this realm, I claim the need for a coordinate system, with axes based on similarity of species bodies, i.e. species traits and their syndromes (species blueprints), and forms and extents of behaviours.

Closer look reveals that the set of the body/trait axes is well defined, i.e. plant species differ in their traits and these traits matter in species ecology. There is a good evidence that plant species life history traits determine suitable habitats, therefore predicting passive species co-occurrence (e.g. Grime 1977; Westoby 1998; Silvertown et al. 1999; Cornwell et al. 2014) or even active co-existence (Gaudet & Keddy 1988; Zobel et al. 2010; Wildova et al. 2012; Keser et al. 2015). So, functional differences between plant species exist and there are some principal axes of differentiation between species, therefore differentiation in behaviour may be expected to exist (Portmann 2008).

Homage to species diversity or Why there are so few behavioural data across species

As there is substantial evidence that genotypes of single species differ in their behaviour (Skalova et al. 1997; Van Kleunen et al. 2000), it is parsimonious to expect that species also will differ in their behaviour, too, i.e. that the second set of coordinate axes exists as well. Surprisingly, there is much less evidence than expected. Only a few studies dealt with behavioural patterns across many species (Campbell et al. 1991; Grime et al. 1997; Johnson & Biondini 2001; Lepik et al. 2005, Keser et al. 2015). Moreover, these studies worked with non-responsive stimuli that cannot mimic biotic interactions in community assembly processes. Species coexistence experiments involved only a handful of species (Semchenko et al. 2007; Semchenko et al. 2014), and I am aware only of single truly multispecific study in this context (Lepik et al. 2004).

Of course, the lack of data may simply result from laboriousness of experiments involving large sets of species (Pigliucci 2005), but I see the main reason for rarity of these efforts in incomparability of species¹. For example, mechanism of root foraging for nutrient-rich patches strongly varies between species (Einsmann et al. 1999) and the same holds for upward growth in response to shading (Huber 1996). On the other hand, these differences constitute the species. Therefore, behavioural pattern in groups of species may be only quantified through species covariance in multivariate response space.

Apart of insufficient data for behavioural differences between species, the answer to the question of non-random patterns in species trait – behaviour combinations is further obscured by above-mentioned interaction of passive plasticity and active plasticity (behaviour). Multiplicative nature of plant growth allows false positives in plant behaviour identification. Even small and therefore possibly random behavioural shifts in blueprint may be multiplied to large extents, making it conspicuous to the researcher but not necessarily so to natural selection. Apart of overall growth rate (e.g. Campbell et al. 1991; Grime & Mackey 2002), this pitfall may even involve discrete structures: modular nature of plants makes meristems also depletable resource, so shortage in their count may also hinder the growth, leading to allometric shifts, whose source is difficult to be identified correctly (Watson 1984).

Looking for the interplay of behaviour and its agent

Because of the difficulties, it is not surprising that although prevalent in the life of plants, documented indubitable cases of plant body traits in interplay with behaviour (*active plasticity*) are so rare (e.g. Huber 1996; Pecháčková 1999). I hope that the four studies I hereby present as my thesis would elucidate the plant body traits – behaviour interplay further.

In the first study, which I performed together with Tomáš Koubek and Tomáš Herben, I aim to address all the issues mentioned above. My main intent is to show how species life-history traits are coordinated with plant behaviour. In the

¹My naive intent when I started my thesis research was exactly to perform such studies. In particular, I was interested in quantifying “competitive behavioural response” across many species, and linking this quantity (“strategy”) with species coexistence. While I am still interested, I see that it is the species diversity itself that in the same time allows and obscures such “strategies”.

same time, I show how multivariate is such behaviour. I document it using growth experiment with 40 species. Using a common garden setup, individuals of these species were treated with light of manipulated quantity and spectral composition. These manipulations allowed us to discern the effects of behaviour and passive plasticity. Therefore, we were able to identify species life history traits that underlie the amount of active and passive plasticity of shoot-expressed behaviour. However, the result I value most is that we clearly identified links between species life history traits and specific forms of the behaviour. Precision in trait definition allowed us to show that *seemingly* similar species traits (lateral spread and potential for vegetative reproduction) underlie non-overlapping behavioural patterns.

In the second study, which was performed by the same team, I examined the amount of plasticity that plant root systems exhibit in the patchy environments, and link the exhibited amount of root foraging plasticity with the same set of species specific life history traits as in the first study. Again, we arranged it as common-garden experiment with 37 species. Previously, some of the life history traits we used were linked to plant plasticity in general and it was hypothesized that plasticity is a common quantity for the whole plant body, both aboveground and belowground. Here we show that this conclusion may stem more from the multiplicative plant growth than from the active behavioural coordination of body traits development. Moreover, we discovered an unexpected link between root system behaviour and plant clonality: clonal species seem to perform much less root foraging than the non-clonals.

The third study was performed by Tereza Mašková, while I participated in its design, method development, data analysis and results reporting. We aimed to show how seed mass constrains root system development and whether these constraints could be relaxed by environmental supply of nutrients. For four weeks, we followed root development of seven species from the Fabaceae family in artificial substrate with manipulated levels of available nutrients. We show that seedling root system development is plastic, but the realized form of the root system is strongly affected by species specific seed size and the environment, thus that the seed size sets the boundaries for plasticity in root system architectural traits.

The last study is aimed to clarify the interpretation of clonal plant behaviour. I teamed up with Jan Smyčka to show that simple environmental constraints may substantially shape growth patterns in clonal plants. We modelled initially homogeneous belowground environment, where ramet presence was the only source of heterogeneity. In this environment, we described optimal distance between connected ramets as a function of spacer cost and belowground resource availability. In this way, we obtained a model for lateral spread of ramets according to productivity of the environment, i.e. a null model to test whether certain observed pattern of clonal lateral spread may be derived just from this modelled principle or whether there are other factors. Using database of species lateral spread traits, we showed that stolon-based clonal spread follows the predicted patterns to the great extent, while the rhizome-based spread does not. So, we demonstrated how lateral spread of clonal plants is constrained by the nature of body features used to spread.

Coda

Plant modularity predisposes them to clonality, and switch between these two forms is rather common (Klimeš et al. 1997). So, it is surprising that behavioural patterns of these two groups are so distinct and that the distinction holds even across the root/shoot boundary. Bearing this in mind, I wonder how “occasionally clonal” plants perform their roles.

Switch from the unitary organism, as a seed and early seedling is, to the highly modular one, as a plant is, may be even more dramatic change (Grime et al. 1997). However, commonness of this abrupt shift in body organization pushes it out of research limelights. Therefore, how this shift actually happens in the context of an environment is an open question.

I am happy that my friends, past and current students and collaborators seem to be fascinated with these questions, too. Together, we watch great performances in the plant diversity circus. As far as I can tell, costumes and tricks are amazing.

Role těla v chování rostlin – ekologický pohled

Ekologie je etologie – Z. Neubauer, nedatováno

Tělo, plasticita fenotypu a chování

Jevy musí být interpretovány, aby se staly informací. Chceme-li tedy věnovat pozornost reakcím živého na prostředí, je nemožné vyhnout se vlastnostem interpreta. Právě tělo interpreta je rozhraním, na kterém pracuje evoluce – prostředí je ním vnímáno a interpretováno (*Umwelt* sensu Uexküll; Kleisner 2008), děděné je jím v závislosti na úspěšnosti interpretace uchovááno a zmnožováno (Dawkins 1982). Přírodní výběr pracuje s organizmy skrze vlastnosti jejich těl. Vlastnosti těl jsou stálé nebo proměnlivé (v čase). Pokud jsou proměnlivé, mohou být plastické. Plastické jsou takové vlastnosti, které jsou obrazem prostředí či náhody a mohou být různé mezi jedinci se stejnými vlohami. Pokud se vlastnost jen vyvíjí, ale děje se tak úplně předvídatelným způsobem, není plastická. Fenotypovou plasticitou pak rozumíme schopnost jednoho genotypu stát se předlohou různých fenotypů (Bradshaw 1965). Plasticita dovoluje tělu odpovídat na nestálost prostředí nestálostí vlastností těla, což může být pro přežití a rozmnožování výhodnější než netečnost (Bradshaw 1965; Aphalo & Ballaré 1995; Van Kleunen & Fischer 2001; Huber et al. 2011)

O fenotypové plasticitě lze mluvit jen v porovnání – buď mezi různými stavy téhož jedince (v čase), nebo při porovnávání stavů jedinců geneticky si blízkých (nejlépe stejných). Z toho plyne, že plasticitu nelze použít k popsání stavu jedince. Na druhou stranu, vlastnosti těla lze měřit na kontextu nezávisle, a vyjádřit tak jeho okamžitý stav (Pigliucci 2005; Violle et al. 2007) – plasticita je rozdílem mezi těmito stavy. Plasticita je tedy neodlučitelná od těla, na kterém se projevuje a má se k vlastnostem těla jako teplo k teplotě objektu.

Fenotypová plasticita vzniká dvěma způsoby. Pasivní fenotypová plasticita je prostým obrazem vlivů prostředí, například ztráta prstu nehodou, malá a velká rostlina v závislosti na zavlažování, atp. Aktivní fenotypová plasticita je naproti tomu aktivním odrazem podmínek prostředí: rostlina kvete jen v určitou část dne, kobra rozrušená vibracemi v prostředí roztáhne svůj štít. Aktivní fenotypová plasticita je chování. Právě popis chování jako fenoménu dal vzniknout etologii jako plnoprávné vědecké oblasti s vlastní metodologií, cíli a touhou po všeobecných řešeních (Portmann 2008).

Podstata a hranice chování rostlin

Vymezení hranic mezi pasivní plasticitou a chováním je u rostlin složitější než u živočichů, protože rostliny obvykle reagují na podněty růstem. Zdálo by se, že jako obecné kritérium rozlišení mezi aktivní a pasivní plasticitou by mohl sloužit rozdíl ve velikosti (biomase) – pokud je přítomen, jedná se o pasivní plasticitu. Ve skutečnosti toto kritérium nelze dobře použít. Prvním důvodem je allometrická povaha růstu. Díky ní i malé (a proto obtížně odhalitelné) rozdíly ve velikosti mohou vést k jedincům se značně rozdílnými proporcemi, tedy vzájemně si nepodobným (Wright & McConnaughay 2002, Weiner 2004). Druhým, závažnějším důvodem je, že aktivní plasticita je obvykle odpovědí na stav prostředí. Pokud stav prostředí, který takovou odpověď vyprovokuje, zároveň

změny možnosti růstu, jsou oba typy plasticit provázané. Jedinou možností (kromě sledování metabolických a regulačních drah) se tak jeví hledání změn v allometrických poměrech růstu (Huber & Stuefer 1997; Weiner 2004; Van Kleunen & Fischer 2005).

Přes všechny potíže s tím spojené, má hledání a oddělování aktivní složky ve fenotypové plasticitě rostlin dobrý důvod: jednou nalezena, stává se přístupnou zkoumání pomocí etologických metod (alespoň její podstatná část – Bradshaw 1965). Jedním z výsledků je karteziánská redukce bádání o rostlinném chování, které ve snaze získat obecné výsledky a všeobjímající pravidla, částečně odhlíží od role těla jakožto nositele rostlinného chování. Tato redukce je podstatou různých úspěšných přístupů, které vedly k poznání hranic možného chování rostlin. Tři z nich považují za velmi úspěšné a jsou založeny na těchto modelech: i, modelová rostlina vybavená modelovému podnětu; ii, interakce mezi jedinci v jednodruhových společenstvech; a iii, zobecnění vlastností druhů na velkých škálách.

V nejjednodušším případě se tedy setkáváme s studiemi, kde je (jeden) modelový druh vystaven důkladně vybranému podnětu. Podnět je vybírán tak, aby pozorované chování bylo jednoznačně přiřknutelné jeho působení. Díky takovému typu prací víme, že rostliny jsou schopny velmi různých projevů: dokáží reagovat na časové trendy, například měnící se dostupnost živin (Shemesh et al. 2010), jsou schopny „úteků“ ve vodorovném i svislém směru (Novoplansky et al. 1990; Schmitt 1993), optimalizují prostorové rozdělení růstu a obsazování prostoru vůbec (Stuefer et al. 1996; Stoll & Schmid 1998), odpovídají na podněty spojené s přítomností svých požíračů (Karban & Myers 1989) atd. Tento typ prací také slouží k posouzení, zda a jak se může forma chování u rostlin vyvinout, a to buď přímo (Van Kleunen & Fischer 2001), nebo nepřímo pomocí hledání rozdílů v chování genotypů pocházejících z různých prostředí (“G×E”) (Skálová et al. 1997; Van Kleunen et al. 2000; Alpert et al. 2003).

Druhý přístup jako svůj hlavní nástroj využívá rozbor působení zpětných vazeb mezi jedinci, tedy chování jedinců ve střetu. Použijeme-li k takovému studiu jednodruhové (monokulturní) systémy, pozorované rozdíly mezi jedinci jsou výsledkem jejich chování, což by bylo lze jen stěží tvrdit při použití systémů s více druhy. Sociobiologie nazírající chování skrze teorii her (Maynard Smith & Price 1973) vzbudila zájem o ukázky předpovídaného chování i u rostlin. Díky tomu víme, že rostliny lze vtáhnou do tragedie obecních pastvin (Gersani et al. 2001; Boonman et al. 2006), že jsou schopny seberozpoznání a rozpoznají své příbuzné (Falik et al. 2003; Gruntman & Novoplansky 2004; Dudley & File 2007; Crepy & Casal 2015) a jak velmi výhodná je pro rostlinu schopnost objevit své sousedy (Stoll et al. 2002).

Výzkum na úrovni jednotlivých rostlinných druhů odhalil takovou bohatost, že lze dokonce mluvit o rostlinné inteligenci jako svébytném fenoménu (Trewavas 2005; Trewavas 2009). Problémem zůstává, že ačkoliv je dokumentované chování pestré, jen málokdy máme přímé důkazy o jeho prospěšnosti pro jeho konatele (nicméně viz Novoplansky et al. 1994; Stoll et al. 2002; Boonman et al. 2006; Huber et al. 2011; Keser et al. 2015). Nelze se divit, že hlasy, volající po těchto důkazech prospěšnosti, neutichají (Pigliucci 2005; Van Kleunen & Fischer 2005).

Třetí proud výzkumu chování rostlin zahrnuje práce, kde se tvůrci vzdali pokusného přístupu a zaměřili se na hledání teoretických limitů prospěšnosti chování a jeho vývoje. Přístup „přes všechny druhy obecně“ umožňuje odhlédnout od omezení jednotlivých druhů a přesných forem jejich chování, takže výsledkem může být zkoumání úlohy míry plasticity druhů či schopnosti vykonávat nějaké chování obecně. Lze tak uchopit roli plasticity v invazích (Richards et al. 2006), propojovat plasticitu druhů s nároky na prostředí (Grime 1977; Alpert & Simms 2002) nebo usuzovat na roli určitého chování v různých typech prostředí (de Kroon & Schieving 1990; Herben & Novoplansky 2007).

Rostliny – vztah chování a těla

Z bohatosti forem chování a jejich hranic nevyplývá vztah k bohatosti forem těl jejich nositelů. Ačkoliv chování nemůže být bez těla, zobecněný pohled na uvedené výsledky jen konstatuje rozmanitost chování. Je tedy možné, že vztahy mezi tělem a chováním neexistují, resp. jsou zcela náhodné? Tedy: mohou se všichni chovat stejně?

Ačkoliv etolog (živočichů) takovou otázku zřejmě předem odmítne jako bezpředmětnou, protože některá spojení forem těl a forem chování jsou nejen neuvěřitelná, ale dokonce i těžko představitelná, rostlinný ekolog si bude odpovědi zřejmě mnohem méně jistý. Většina rostlin totiž sdílí stejné zdroje a potenciální niky (Ellenberg 1954), takže není divu, že tvorba neutrálních modelů byla inspirována právě rostlinnými společenstvy (Goldberg & Werner 1983; Hubbell 2005). Pokud jsou si rostlinná těla ve vztahu k prostředí rovna, nelze očekávat ve vztahu tělo rostliny – její chování jinou než náhodnou strukturu.

Při bližším pohledu samozřejmě nerovnost rostlinných těl vyvstane. Těla rostlin se liší svými vlastnostmi dost na to, aby rozdíl uchopil přírodní výběr a dal vzniknout odděleným skupinám jedinců, kteří sdílejí podobné vlastnosti a pokusy o překročení hranic skupin (tj. např. druhů, ale i lokálně adaptovaných populací) nejsou příliš životaschopné. Mezidruhové rozdíly v tělech jsou dost významné na to, aby se formy s podobnými vlastnostmi společně vyskytovali v podobných prostředích (např. viz Grime 1977; Westoby 1998; Silvertown et al. 1999; Cornwell et al. 2014) nebo dokonce podmiňovaly soužití (Gaudet & Keddy 1988; Zobel et al. 2010; Wildova et al. 2012; Keser et al. 2015). Lze tedy uzavřít, že druhy se svými těly liší dost na to, aby bylo možné předpokládat, že není každý druh schopen všech forem chování, tedy že v chování rostlin mohou existovat mezidruhové rozdíly (Portmann 2008).

Druhová bohatost a data o chování: pro a proti

Jelikož se svým chováním liší i jedinci stejného druhu, z hlediska tělesné stavby nerozlišitelní (viz např. Skálová et al. 1997; Van Kleunen et al. 2000), lze očekávat, že se budou chováním lišit i druhy navzájem. Tím je splněna i druhá podmínka pro opodstatněnost vztahu znaků těl a možností chování rostlin. Kupodivu, přímých důkazů takových vztahů je velmi málo. Vzniklo totiž málo prací o rozdílech chování mezi druhy (Campbell et al. 1991; Grime et al. 1997; Johnson & Biondini 2001; Lepik et al. 2005, Keser et al. 2015), navíc pokrývají jen chování rostlin vůči podnětům, které samy na chování rostlin neodpovídají, tedy nemohou nahradit vzájemné střety jedinců uvnitř společenstev. Studií, vyhodnocujících

chování ve se střech více druhů, je zřejmě jen několik a zvolené systémy obsahovaly jen několik málo druhů (Semchenko et al. 2007; Semchenko et al. 2014). Pokud vím, existuje jen jediná studie (Lepik et al. 2004), která se věnuje chování mnoha druhů vpří vzájemných střetech.

Nedostatek dat může samozřejmě vycházet z pracnosti experimentů s mnoha druhy (Pigliucci 2005), ale domnívám se, že hlavním důvodem je právě různost druhů. Druhy se například liší tím, jakým způsobem jejich kořeny rostlin vyhledávají a obsazují živinami bohatá místa (Einsmann et al. 1999), či jak (čím) rostou směrem vzhůru (Huber 1996). Tyto rozdíly tedy staví badatele před otázku kde vlastně hledat ono chování – „co měřit“. Na druhou stranu, právě tyto rozdíly mezi jedinci jsou tím, co tvoří druhy. Z toho plyne nutnost při hodnocení chování rostlin pracovat s odvozenými mírami. Takové míry lze odvodit jako podobnosti či rozdíly mezi druhy v mnohorozměrné struktuře jejich reakcí.

Nejde ale jen o nedostatek dat o chování druhů a jejich mnohorozměrnou strukturu. Dalším problémem je již zmiňovaný vztah pasivní plasticity a chování. Násobný růst může snadno zvětšit malé náhodné výchozí rozdíly, takže jedinci jsou v očích pozorovatele fenotypově velmi odlišní, ale tyto rozdíly vůbec nemusí být předmětem přírodního výběru. Situace je o to komplikovanější, že se nemusí týkat jen násobnosti celkového růstu (např. Campbell et al. 1991; Grime & Mackey 2002). Protože jsou rostliny stavbou těla modulární, omezení či násobení se týká nejen růstu, ale také meristémů. Jejich nedostatek může vést k velmi výrazným posunům a je jako příčina takové plasticity těžko identifikovatelný (Watson 1984).

Na stopě vztahu chování a rostlinného těla

S vědomím všech otevřených otázek a možných úskalí není příliš překvapující, že ačkoliv spolu těla rostlin a jejich chování souvisí, přímých důkazů pro souhru tělesných znaků a chování (*aktivní* plasticity) je opravdu málo (viz např. Huber 1996; Pecháčková 1999). Proto doufám, že i přes možné nedokonalosti budou čtyři studie, které tvoří hlavní obsah předkládané disertační práce, cenným přínosem.

V první studii, kterou jsem provedl spolu s Tomášem Koubkem a Tomášem Herbenem, jsem se pokusil najít vztah mezi všemi naznačenými rovinami – aktivní plasticitou, pasivní plasticitou a vlastnostmi těl druhů. Hlavním cílem bylo najít vztah mezi vlastnostmi těl druhů a aktivní plasticitou. Dokazují, že pokud má být chování zkoumáno na mezidruhové úrovni, je nutně mnohorozměrné. Ke splnění cílů jsem provedl pokus, který umožnil vyšetřit chování 40 druhů v podmínkách různé dostupnosti fotosynteticky aktivního záření (přímý vliv na pasivní plasticitu) v kombinaci s různou intenzitou signálu o přítomnosti sousedů (R/FR; vliv na aktivní plasticitu). Tímto způsobem se nám podařilo odlišit vlastnosti druhů spojené s aktivní a pasivní plasticitou. Hlavním závěrem je, že vlastnosti druhů souvisí nejen s množstvím plasticity, ale také způsobem chování rostlinných prýtů. Díky dobrému výběru sledovaných vlastností druhů se nám podařilo ukázat, že různé, jen zdánlivě podobné, vlastnosti podmiňují zcela různé aspekty chování.

Ve druhé studii, kterou jsem provedl v rámci stejné výzkumné skupiny, jsem se věnoval míře aktivní plasticity kořenových systémů, kterou projevují různé druhy v prostředí s heterogenním rozmístěním živin. Cílem bylo spojit toto chování (aktivní složku plasticity) s vlastnostmi druhů, stejnými, jako v předcházející studii. K tomu posloužil pokus s 37 druhy. Stejně vlastnosti jsme

použili proto, že existují názory, které uvádějí míru plasticity jako společnou pro podzemní i nadzemní orgány rostlin a vztahují ji k některým z parametrů v našem souboru (vlastnosti listů, výška). Naším výsledkem je, že tvrzení o společné míře plastické reakce se týká převážně pasivní plasticity, a je spíše důsledkem násobného růstu než souladu reakcí kořenů a prýtů. Také jsme objevili vztah mezi aktivní plasticitou (chováním) kořenových systémů a klonality: klonální rostliny jsou při vyhledávání bohatých míst kořeny výrazně línější než rostliny neklonální.

Třetí studii provedla Tereza Mašková, já jsem s ní spolupracoval při návrhu experimentu, vývoji pozorovacích metod, analýze dat a zpřístupňování výsledků. Pokusili jsme se zjistit, jakou úlohu hraje velikost semen při tvorbě kořenového systému, a zda je její role nahraditelná dostatkem živin v substrátu. Po čtyři týdny jsme sledovali vývoj kořenových systémů semenáčků sedmi druhů bobovitých rostlin, rostoucích v substrátech o čtyřech úrovních živin. Výsledkem je zjištění, že vývoj kořenů je plastický a reaguje na množství živin v prostředí, ale výsledný tvar je mnohem více ovlivněn hmotností semene.

Poslední studii chci přispět k porozumění klonálním rostlinám. Spolu s Janem Smyčkou jsme zkonstruovali jednoduchý model, který odráží, jak by se měla dostupnost živin projevit na laterálním růstu klonálních rostlin. Modelovali jsme úplně rovnoměrné prostředí, kde jediným zdrojem heterogenity byla rostlina sama. Ze vztahu mezi vzájemnou konkurencí ramet jednoho původu a vzdáleností a náklady na tvorbu aktivního spojení v takové vzdálenosti jsme odvodili optimální vzdálenost ramet v různě bohatých prostředích. Tím jsme získali jednoduchý model, který není specifický pro žádný druh, umožňuje tak hledání aktivních odchylek od tohoto řešení. S použitím databázových údajů o laterálním růstu klonálních rostlin se ukázalo, že model dobře popisuje šíření pomocí stolonů, ale selhává při popisu šíření pomocí oddenků. Z toho plyne, že stolony a oddenky podmiňují klonální šíření různě.

Závěrem k mým studiím

Modularita těl zřejmě predisponuje rostliny ke klonalitě; přechody mezi klonálními a neklonálními formami jsou ve fylogenezi rostlin relativně časté (Klimeš et al. 1997). Zjištění, že chování těchto dvou skupin je tak odlišné v různých zkoumaných aspektech, je proto, podle mne, překvapivé. Je záhadou, jak tedy vlastně vypadá chování rostlin, které jsou „příležitostně klonální“.

Ještě větší změnou v organizaci a synchronizaci růstových projevů je zřejmě přechod ze zcela unitárního semena a semenáčku k modulárnímu tělu starších rostlin. Není divu, že vlastnosti vzrostlých rostlin a semenáčků či semen spolu vůbec nekorelují (Grime et al. 1997), naopak je podivné, že se tomuto výraznému přechodu věnuje tak málo úsilí. To je zřejmě způsobeno tím, jak je častý. Nicméně, o tom, jak se tento přechod uskutečňuje a jak je ovlivňován prostředím, je podle mne stále otevřené téma.

Jsem rád, že tyto otázky připadají zajímavé nejen mně, ale i mým přátelům, současným i minulým studentům a spolupracovníkům. Spolu tak sledujeme nádherné divadlo, kde se diverzita forem snoubí s diverzitou akce. Za sebe říkám, že jsem s představením spokojen.

References / Přehled odkazů

- Alpert, P., Holzapfel, C. & Slominski, C., 2003. Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology*, 91(1), pp.27–35.
- Alpert, P. & Simms, E.L., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, 16(3), pp.285–297.
- Aphalo, P.J. & Ballare, C.L., 1995. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology*, 9(1), p.5.
- Boonman, A. et al., 2006. Functional significance of shade-induced leaf senescence in dense canopies: an experimental test using transgenic tobacco. *The American Naturalist*, 168(5), pp.597–607.
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13(1), pp.115–155.
- Campbell, B.D., Grime, J.P. & Mackey, J.M.L., 1991. A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 87(4), pp.532–538.
- Cornwell, W.K. et al., 2014. Functional distinctiveness of major plant lineages A. Austin, ed. *Journal of Ecology*, 102(2), pp.345–356.
- Crepy, M.A. & Casal, J.J., 2015. Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist*, 205(1), pp.329–338.
- Dawkins, R., 1982. *The Extended Phenotype*, United States: Oxford University Press, New York.
- Dudley, S.A. & File, A.L., 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), pp.435–438.
- Einsmann, J.C. et al., 1999. Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms. *Journal of Ecology*, 87(4), pp.609–619.
- Ellenberg, H., 1954. Ueber einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. *Vegetatio*, 5/6(1), pp.199–211.
- Falik, O. et al., 2003. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91(4), pp.525–531.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334(6179), pp.242–243.
- Gersani, M. et al., 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89(4), pp.660–669.
- Goldberg, D.E. & Werner, P.A., 1983. Equivalence of Competitors in Plant Communities: A Null Hypothesis and a Field Experimental Approach. *American Journal of Botany*, 70(7), p.1098.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), pp.1169–1194.
- Grime, J.P. et al., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79(2), p.259.
- Grime, J.P. & Mackey, J.M.L., 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 16(3), pp.299–307.
- Gruntman, M. & Novoplansky, A., 2004. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(11), pp.3863–3867.
- Herben, T. & Novoplansky, A., 2007. Implications of self/non-self discrimination for spatial patterning of clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.337–350.
- Hubbell, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), pp.166–172.
- Huber, H., 1996. Plasticity of Internodes and Petioles in Prostrate and Erect *Potentilla* Species. *Functional Ecology*, 10(3), p.401.
- Huber, H. et al., 2011. Testing mechanisms and context dependence of costs of plastic shade avoidance responses in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 98(10), pp.1602–1612.

- Huber, H. & Stuefer, J.F., 1997. Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia*, 110(4), pp.478–486.
- Johnson, H.A. & Biondini, M.E., 2001. Root morphological plasticity and nitrogen uptake of 59 plant species from the Great Plains grasslands, USA. *Basic and Applied Ecology*, 2(2), pp.127–143.
- Karban, R. & Myers, J.H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, pp.331–348.
- Keser, L.H. et al., 2015. Herbaceous plant species invading natural areas tend to have stronger adaptive root foraging than other naturalized species. *Frontiers in Plant Science*, 6. Available at: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00273/abstract>.
- Kleisner, K. ed., 2008. *Biologie ve službách zjevu: k teoreticko-biologickým myšlenkám Adolfa Portmanna*, Červený Kostelec: Pavel Mervart.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M., 2001. Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecology*, 82(12), pp.3309–3319.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants: Research review. *New Phytologist*, 166(1), pp.49–60.
- Van Kleunen, M., Fischer, M. & Schmid, B., 2000. Clonal integration in *Ranunculus reptans*: by-product or adaptation? *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), pp.237–248.
- Klimeš, L. et al., 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In H. De Kroon & J. van Groenendael, eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, pp. 1–29.
- De Kroon, H. & Schieving, F., 1990. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing, pp. 113–130.
- Lepik, M., Liira, J. & Zobel, K., 2005. High shoot plasticity favours plant coexistence in herbaceous vegetation. *Oecologia*, 145(3), pp.465–474.
- Lepik, M., Liira, J. & Zobel, K., 2004. The space-use strategy of plants with different growth forms, in a field experiment with manipulated nutrients and light. *Folia Geobotanica*, 39(2), pp.113–127.
- Maynard Smith, J. & Price, G.R., 1973. The Logic of Animal Conflict. *Nature*, 246, p.15.
- Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T., 1990. How portulaca seedlings avoid their neighbours. *Oecologia*, 82(4), pp.490–493.
- Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T., 1994. Responses of an annual plant to temporal changes in light environment: an interplay between plasticity and determination. *Oikos*, 69(3), pp.437–446.
- Pecháčková, S., 1999. Root response to above-ground light quality—Differences between rhizomatous and non-rhizomatous clones of *Festuca rubra*. *Plant Ecology*, 141(1-2), pp.67–77.
- Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), pp.481–486.
- Portmann, A., 2008. Nové obzory biologie [Neue Fronten der biologischen Arbeit]. In *Biologie ve službách zjevu: k teoreticko-biologickým myšlenkám Adolfa Portmanna*. Amfibios. Červený Kostelec: Pavel Mervart, pp. 13–25.
- Richards, C.L. et al., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8), pp.981–993.
- Schmitt, J., 1993. Reaction norms of morphological and life-history traits to light availability in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 47(6), p.1654.
- Semchenko, M., John, E.A. & Hutchings, M.J., 2007. Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 176(3), pp.644–654.
- Semchenko, M., Saar, S. & Lepik, A., 2014. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist*, 204(3), pp.631–637.

- Shemesh, H. et al., 2010. The Effects of Nutrient Dynamics on Root Patch Choice H. H. Bruun, ed. *PLoS ONE*, 5(5), p.e10824.
- Silvertown, J. et al., 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 400(6739), pp.61–63.
- Skalova, H. et al., 1997. Within population genetic differentiation in traits affecting clonal growth: *Festuca rubra* in a mountain grassland. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(3), pp.383–406.
- Stoll, P. et al., 2002. Size symmetry of competition alters biomass-density relationships. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1506), pp.2191–2195.
- Stoll, P. & Schmid, B., 1998. Plant foraging and dynamic competition between branches of *Pinus sylvestris* in contrasting light environments. *Journal of Ecology*, 86(6), pp.934–945.
- Stuefer, J.F., De Kroon, H. & During, H.J., 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10(3), pp.328–334.
- Trewavas, A., 2005. Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92(9), pp.401–413.
- Trewavas, A., 2009. What is plant behaviour? *Plant, Cell & Environment*, 32(6), pp.606–616.
- Violle, C. et al., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), pp.882–892.
- Watson, M.A., 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *The American Naturalist*, 123(3), pp.411–426.
- Weiner, J., 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4), pp.207–215.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), pp.213–227.
- Wildova, R., Goldberg, D.E. & Herben, T., 2012. The contrasting roles of growth traits and architectural traits in diversity maintenance in clonal plant communities. *American Naturalist*, 180(6), pp.693–706.
- Wright, S.D. & McConnaughay, K.D., 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17(2-3), pp.119–131.
- Zobel, M., Moora, M. & Herben, T., 2010. Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: what do we need to know next? *Oikos*, 119(5), pp.802–806.

List of the studies

Active and passive plastic response to light: are there any relationships to functional traits?

Aim: Identify and discriminate constraints of active and passive phenotypic plasticity.

Methods: Common garden shading experiment with 40 species and 6 light treatments. Spectrally neutral and R/FR controlled shading treatments. Multivariate analysis of the response. The response – trait correlation.

Results: Although all being part of the clonal syndrome, lateral spread, vegetative reproduction potential and clonality underlie different response norms to shading. Leaf economy traits shape the response to R/FR shading.

Prediction of root foraging ability by life-history traits

Aim: Identify the role of active plasticity in root foraging and its relationship to species life-history traits.

Methods: Root foraging – preferential spatial allocation of roots into one of the contrasting patches. Common garden experiment with 37 species and two levels of contrast treatments.

Results: In terms of active plasticity, clonal plants and vegetatively fast reproducing plants root-forage substantially less than the non-clonals.

The role of seed mass and resource availability in root system development

Aim: Identify the role a seed mass plays in root system development when conditioned with nutrients availability in the environment.

Method: Growth chamber cultivation of plants that differ in seed mass (seven legumes). Weekly track of their root system development in narrow pots in four levels of nutrient availability for one month. Multivariate analysis of root system development.

Results: Seed stored reserves and environmentally available nutrients play different roles in root system establishment, viz. seed mass correlates with overall shape of the root system and speed of root system development, while environmental availability of nutrients correlates with branching intensity. The effects of seed mass and availability of the nutrients in the environment are additive.

A simple model for the influence of habitat resource availability on lateral clonal spread ²

Aims: Develop model of clonal growth. Use it to identify differences in modes of the clonal spread.

Method: Analytic model of lateral spread of clonal plants, based on spread cost – self competition cost trade-off optimization, driven by belowground resources availability. Model application to database data of clonal growth. Comparison of model fit according to type of the spacer species use for lateral spread.

Results: Stoloniferous species fit the model well, rhizomatous do not. So, stolons and rhizomes differ in set of constraints they pose for lateral spread of clonal plants.

²Proceedings of The Royal Society B: Proc. R. Soc. B 2015 282 20150327; DOI: 10.1098/rspb.2015.0327. Published 1 April 2015

Seznam a popis dílčích prací

Active and passive plastic response to light: are there any relationships to functional traits?

Cíl: Nalézt a rozlišit ty vlastnosti druhů, které souvisí s aktivní a pasivní fenotypovou plasticitou vůči světelným podnětům.

Metoda: "Květináčový" pokus se 40 druhy rostlin pěstovanými v podmínkách osvitů různé intenzity a R/FR (6 typů osvitů). Mnohorozměrná analýza reakce. Korelace reakce s vlastnostmi druhů.

Výsledek: Povaha listů souvisí s reakcí druhů na změnu R/FR. Potenciál vegetativního rozmnožování, klonalita a laterálnášíření jsou si na první pohled podobné vlastnosti, ale každá ovlivňuje chování rostlin jinak.

Prediction of root foraging ability by life-history traits

Cíl: Zhodnotit míru aktivní plasticity při vyhledávání živinami bohatých míst a porovnat schopnost vyhledávání přes množinu druhů na základě jejich vlastností.

Metoda: „Root foraging“ - preferenční umístování kořenů do jedné z živinami kontrastních oblastí květináče. Použity 2 úrovně kontrastu. Pokus s 37 druhy. Míra preference nezávislá na velikosti vztahovaná k vlastnostem druhu.

Výsledek: Klonální rostliny a rostliny s vysokým potenciálem k vegetativnímu rozmnožování vykazují nižší míru aktivní plasticity než neklonální.

The role of seed mass and resource availability in root system development

Cíl: Zjistit, jak ovlivňuje hmotnost semen vývoj kořenových systémů semenáčů. Jaký je vztah vývoje k dostupnosti živin v prostředí.

Metoda: Sedm druhů bobovitých pěstovaných v růstové komoře po čtyři týdny v plochých nádobách, ve čtyřech úrovních dostupnosti živin. Každý týden zaznamenán stav kořenového systému.

Výsledek: Zdroje uložené v semeni a dostupné z prostředí se liší v tom, jak ovlivňují vývoj kořenových systémů semenáčů. Hmotnost semene souvisí s celkovým tvarem kořenového systému, dostupnost živin v prostředí pak určuje, jak hustě bude tento základní tvar vyplněn větvími se kořeny.

A simple model for the influence of habitat resource availability on lateral clonal spread ³

Cíl: Vytvořit jednoduchý model klonálního růstu. Použít jej k hledání rozdílu mezi způsoby šíření klonálních rostlin v závislosti na povaze striktury určené k šíření

Metoda: Analytický model laterálního šíření klonálních rostlin, postavený na hledání optimální vzdálenosti ramet, která je výsledkem minimalizace vzájemné kompetice a minimalizace nákladů na spojení. Vzdálenost je závislá na úživnosti prostředí. Použití modelu na databázová data o laterálním šíření. Porovnání popisné schopnosti modelu ve skupinách klonálních rostlin s různým mechanismem šíření.

Výsledek: Model dobře funguje pro klonální rostliny šířící se stolony, nefunguje pro rostliny šířící se oddenky. Z toho vyplývá, že stolony a oddenky vedou k různým způsobům šíření.

³Proceedings of The Royal Society B: Proc. R. Soc. B 2015 282 20150327; DOI: 10.1098/rspb.2015.0327. Published 1 April 2015

Martin Weiser

Born: 30th December 1982 in Pardubice, ČSSR

Education:

2001 – 2006 Mgr (M.Sc.), Charles University in Prague, Faculty of Science, Botany.
Master thesis: [Relationship between soil conditions and distribution of species from *Bromion* community: possible consequences of past land use.] Supervisor: Zuzana Münzbergová

Employment:

2012 – researcher (project GACR: Does phenotypic plasticity of plant species affect their regional abundance?, PI: T. Herben), Department of Botany, Charles University in Prague)
2011 researcher, Department of Ecology, Charles University in Prague
2005 – 2009 Lab technician, several employers (CAS, CU)

Research grants*:

Time span	funding	project	role
2012	EU 7 th FP: ExPEER	Spruce seedling recruitment	Principal investigator
2012–2015	GAČR	Does phenotypic plasticity of plant species affect their regional abundance? PI: T. Herben),	Team member
2008–2010	Charles University in Prague (GAUK)	Competition, roots and game theory [Kompetice, kořeny a teorie her]	Principal investigator

Teaching*:

	course	Role / notes
2013 -	Experimental plant ecology	Guarantor / with Tomáš Koubek and others
2012 -	Field methods in plant ecology and phytosociology	Team member / not in 2014, 2015
2009 -	R pro život [R for life]	Guarantor / with Petr Keil or Anna Töszögyová / also English and intensive versions
2007	Field course in botany	Team member
2007	Botanika cévnatých rostlin (pro učitelské kombinace)[Phylogeny and morphology of vascular plants (for biology teachers)]	Team member

Supervised students:

BSc.: Michalová Zuzana, Koutská Barbora, Martincová Nina, Duchoslavová Jana, Sečka Radek, Juřicová Anna, Čiháková Klára, Kos Pavel (8 completed)

MSc.: Duchoslavová Jana, Michalová Zuzana, Smyčka Jan, Juřicová Anna, Sečka Radek, Vlk Lukáš, Martincová Nina, Mašková Tereza (4 completed)

Publications (listed by WOS), ORCID: 0000-0001-7375-5963

- Dostál, P., Weiser, M. & Koubek, T., 2012. Native jewelweed, but not other native species, displays post-invasion trait divergence. *Oikos*, 121(11), pp.1849–1859.
- Janstova, V. et al., 2013. European Union Science Olympiad (EUSO) as a mean to increase motivation towards science. L. G. Chova, A. L. Martinez, & I. C. Torres, eds. *6th International Conference of Education, Research and Innovation (iceri 2013)*, pp.2334–2343.
- Kolář, F. et al., 2015. The origin of unique diversity in deglaciaded areas: traces of Pleistocene processes in north-European endemics from the *Galium pusillum* polyploid complex (Rubiaceae). *Molecular Ecology*, 24(6), pp.1311–1334.
- Lučan, R.K., Weiser, M. & Hanák, V., 2013. Contrasting effects of climate change on the timing of reproduction and reproductive success of a temperate insectivorous bat: Climate change and reproduction of a temperate bat. *Journal of Zoology*, 290(2), pp.151–159.
- Weiser, M. & Smyčka, J., 2015. A simple model for the influence of habitat resource availability on lateral clonal spread. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1806).

International conferences*

- talks:

2012 – The 10th Clonal Plant Workshop, Beijing, China

2013 – Tatra wind-storm research meeting [Pracovní seminár k 8. výročiu vetrovej kalamity v Tatrách], together with Zuzana Michalová

- attended (only those with more than one poster):

2014 – ISEC (International Statistical Ecology Congress)

2012 – The 10th Clonal Plant Workshop, Beijing, China

2010 – BES (British Ecological Society Annual meeting)

- * Selected items only
- * Selected items only
- * Selected items only