

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská práce

Vegetativní regenerace jednoletého druhu *Rorippa palustis*



Monika Sosnová
školitel: RNDr. Jitka Klimešová, CSc.

České Budějovice
2003

Bakalářská práce

Sosnová, M., 2003: Vegetativní regenerace jednoletého druhu *Rorippa palustris*.
[Vegetative regeneration of the annual species *Rorippa palustris*, Bc. Thesis, in Czech]
-pp. 33, Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České
Budějovice, Czech Republic.

Annotation: The resprouting ability after injury was studied in the annual herb *Rorippa palustris*. Six cohorts with the step of one month were planted in the common garden through the year 2002. Cohorts were injured at three phenological phases (vegetative plant, flowering plant and fruiting plant). Ability of resprouting was assessed in relation to phenological phases and respective cohorts.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a pouze s použitím citované literatury.

Dne 13. 5. 2003 v Českých Budějovicích

Monika Sosnová

Poděkování:

Mé díky patří především všem kořenářkám z BÚ Třeboň. Jmenovitě bych uvedla svou školitelku Jitku Klimešovou, která měla se mnou nebývalou trpělivost (a byla velmi pohostinná). Dále děkuji Janě Martínkové za cenné připomínky a věnovaný čas. Nesmím také zapomenout Marii Kočvarovou, které tímto děkuji za připomínky a morální podporu.

Také děkuji všem lidem, kteří mi nějak pomohli či pomáhali při mé práci a třeba si to ani neuvědomují.

Obsah

1	ÚVOD.....	1
1.1	Cíle práce:.....	1
2	LITERÁRNÍ PŘEHLED	2
2.1	Disturbance.....	2
	Strategie rostlin a narušení	3
2.3	Způsoby vegetativní regenerace po narušení - banka pupenů.....	4
2.4	Adventivní odnožování z kořenů.....	5
2.5	<i>Rorippa palustris</i> (rukev bahenní) (Brassicaceae)	6
3	METODIKA.....	8
3.1	Nádobový pokus.....	8
3.2	Statistika	9
4	VÝSLEDKY	10
4.1	Životní cyklus a růst kontrolních rostlin	10
4.2	Velikost rostlin v okamžiku poranění.....	13
4.2.1	Stádium růžice	13
4.2.2	Stádium kvetení	14
4.2.3	. Stádium plození	15
4.3	Regenerace po poranění.....	16
4.4	Růst po poranění.....	17
4.5	Přežívání rostlin do další sezóny	18
5	DISKUZE.....	20
5.1	Růst rostlin <i>Rorippa palustris</i> během roku	20
5.2	Schopnost vegetativní regenerace	22
5.3	Přežívání rostlin po poranění.....	22
6	ZÁVĚR.....	24
7	LITERATURA	25
8	PŘÍLOHY	28

1 Úvod

Předkládaná bakalářská práce je součástí projektu „**Srovnávací studie klonálních rostlin ve střední Evropě: diverzita růstových forem, odnožování z kořenů a vliv narušení**“ (grant GA ČR 206/01/1039). Řešitelem projektu je Jitka Klimešová z BÚ AVČR v Třeboni.

Společně s Janou Martínkovou (Martínková et al., in prep.) a Marií Kočvarovou (Kočvarová 2002) jsem se zabývala rolí vegetativní regenerace u krátkověkých monokarpických rostlin. U tohoto dílčího projektu je zkoumána schopnost přežít silnou disturbanci pomocí adventivního odnožování z kořenů. Tato schopnost je vzácná a dosud byla nalezena jen u 2% jednoletých a 14% dvouletých druhů ve střední Evropě (Klimešová, 2003).

Jednou z pokusných rostlin je i *Rorippa palustris* (rukev bahenní), se kterou jsem pracovala. U tohoto druhu je popsán variabilní životní cyklus: rukev bahenní může být jednoletá, ozimá i krátce vytrvalá (Jäger et Werner, 2002). Semena jsou schopna klíčit po celý rok (Grime et al, 1988). Nicméně doba vyklíčení (jaro/podzim) je pravděpodobně důvodem, proč se rostliny chovají jako jednoletky nebo ozimé jednoletky. Variabilita životního cyklu spolu se schopností adventivně odnožovat z kořenů je pravděpodobně výhodnou adaptací této rostliny na růst v narušovaných společenstvech.

Schopnost adventivního odnožování z kořenů u krátkověkých monokarpických rostlin rostoucích na narušovaných stanovištích nebyla dosud z hlediska populační dynamiky studována. Z literatury je známo, že vegetativní regenerace u pupalky dvouleté závisí na ontogenetickém stádiu rostliny: vegetativní růžice regenerují dobře, kvetoucí rostliny již méně (Rauh 1937, Martínková et al, in prep.). Dále je udáváno, že množství založených pupenů se může lišit během roku (Peterson, 1975). Na základě těchto poznatků byly formulovány následující cíle práce:

1.1 Cíle práce:

1. Zjistit, zda se u druhu *R. palustris* mění schopnost odnožovat z kořenů po poranění (odstranění všech axilárních pupenů) v průběhu vegetační sezóny.
2. Zjistit, zda je schopnost odnožovat z kořenů po poranění ovlivněna fenologickou fází rostliny v okamžiku narušení.
3. Zjistit, jak datum vysazení a poranění ovlivňují životní cyklus tohoto druhu.

2 Literární přehled

2.1 Disturbance

Disturbance (narušení) je definována jako částečná nebo úplná destrukce rostlinné biomasy (Grime, 2001). Begon et al. (1997) definuje disturbanci více v termínech populační dynamiky a to jako jakoukoliv událost v čase, která má za následek odstranění organismů a tím je otevřen prostor, který může být kolonizován jedinci stejného nebo jiného druhu. Zkoumáme-li disturbanci, můžeme se tedy zaměřit na úroveň jedince, populace nebo společenstva.

Disturbance může být způsobena biotickými i abiotickými faktory (větrem, mrazem, suchem, erozí půdy, ohněm), ale na narušení vegetace se podílí i člověk – sešlapem, kosením, orbou apod (Grime, 2001). Můžeme také rozlišit více forem disturbance podle jejího působení. Například okus herbivory se týká pouze „živé“ části rostliny a mikrobní rozklad opadu „mrtvé“ části, ale na druhé straně úplné zničení vegetace způsobené ohněm nebo těžkou půdní erozí se může týkat částí obou (Grime, 2001).

V přírodě lze nalézt celou škálu stanovišť lišících se intenzitou narušení. Jsou to na jedné straně relativně nenarušovaná stanoviště typu dospělý temperátní les, kde dochází ke ztrátě rostlinného materiálu postupně. A na druhé straně jsou to intenzivně narušovaná stanoviště jako orná pole, na kterých dochází k pravidelné a rozsáhlé disturbance (Noble et Slatyer, 1980). Málokdy je ovšem narušení velkoplošné. Často je postižena jen část prostředí, zatímco okolí zůstává nedotčeno. Takto přispívá disturbance ke vzniku mozaikovitosti prostředí (Bellingham et Sparrow, 2000 ; Storch et Mihulka, 2000).

Rozlišujeme také procesy, při nichž je veškerá biomasa odstraněna ze stanoviště (okusem, kosením, ohněm) a ty, při nichž zůstane rostlinný materiál na místě (mráz, sucho, herbicidy) (Grime, 2001).

Důležitou roli hraje také intenzita disturbance. Rostliny ji vnímají rozdílně vzhledem ke své adaptovanosti na ni (Bellingham & Sparrow, 2000). Například tlustá kůra na kmeni je adaptací rostliny na ochranu před ohněm a žárem při lesních požárech. Listy obsahující některé fenolické látky slouží zase jako ochrana před herbivory. Můžeme tedy říci, že jedna událost určité intenzity může být vnímána rozdílně jinými druhy na stejném stanovišti.

Bellingham & Sparrow (2000) vypracovali model, který vysvětluje jak bude rostlina reagovat na rozdílnou sílu disturbance. Podle tohoto modelu ztráta jedné části rostlinného těla vede k odpovědi na následující úrovni. Například po ztrátě listů rostlina zregeneruje

z axilárních pupenů uložených na stonku. Tento model však nebírá v úvahu odnožování z kořenů po ztrátě veškeré nadzemní biomasy (Klimešová et Klimeš, 2003) (obr. 2.1).

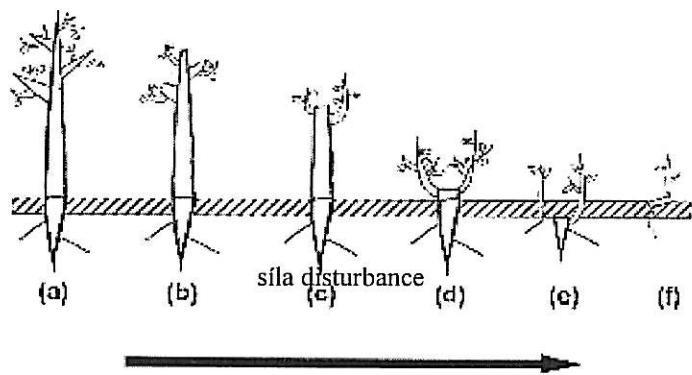
2.2 Strategie rostlin a narušení

V produktivním prostředí s nízkou mírou disturbance se uplatní spíše druhy využívající svých kompetičních vlastností (Schippers et al., 2001). Tyto druhy jsou obecně mohutné a dlouhověké (Grime, 2001). Produkují velká a dobře zásobená semena. Častá je schopnost laterálního šíření do blízkého okolí. U bylin se jedná zejména o trvalky, produkující velká semena, která nejsou dormantní (Schippers et al., 2001).

Kompetiční schopnost těchto druhů však může být snížena například při okusu herbivory nebo jiných formách poranění. Ale i v podmínkách, kde dochází k narušování okusem nebo kosením jsou tyto druhy schopny úspěšně přežít a množit se (Grime, 2001). U kompetičně silných druhů jako je *Agrostis capillaris* nebo *Arrhenatherum elatius* efekt opakování defoliace stimuluje vývin krátkých výhonků a rostliny pak tvoří husté koberce s rychle se obnovujícím listovím nízko nad zemí (Mahmoud et al., 1975). Je-li však jejich prostředí vystavované těžké a opakující se disturbanci, není tato strategie výhodná.

Naproti tomu v prostředí, které není produktivní, ale je předpovídáno (tj. nedochází zde k náhlé disturbance), najdeme druhy spíše adaptované na stres. Jako stres jsou definovány všechny vnější vlivy, které limitují produkci biomasy u rostlin (nízké teploty, nedostatek srážek, krátká vegetační sezóna, nedostatek živin) (Grime, 2001). Stres u rostlin způsobuje jejich pomalejší růst, dlouhověkost a dovoluje jim pouze občasnou produkci semen. O tom, zda tyto faktory (např. nedostatek srážek) budou mít na rostliny vliv jako disturbance nebo stres, nerozhoduje ani tak jejich síla, ale spíše vytrvalost jejich výskytu (Grime, 2001).

V produktivním prostředí, které je vystaveno časté a silné disturbance, druhy s kompetiční strategií neuspějí (Iwasa et Kubo, 1997). Zde jsou naopak selektovány druhy s R-strategií. Ty jsou charakterizovány svou tendencí ke krátkému životnímu cyklu, vysokým populačním



Obr. 2.1. Model vysvětlující schopnost regenerovat po poranění různé síly u cévnatých suchozemských rostlin. (a) defoliace, (b) ztráta větví, (c) ztráta koruny, apikálního meristému, (d) ztráta nadzemního stonku, (e) ztráta veškeré nadzemní biomasy a části podzemních orgánů, (f) fragmentace. Dle Klimešová et Klimeš (2003).

růstem, produkcí velkého množství malých a dobře šířitelných semen. Dále jsou pro ně typické adaptace k rychlému využití prostředí (rychlý růst) a vysoká míra produkce biomasy, která jim právě umožní maximální produkci semen (Grime et Hunt, 1975). Tyto druhy začínají zpravidla kvést časně. Ačkoliv je rostlina dosud v plném květu, je již schopna produkovat semena, která postupně dozrávají. Po odplození dochází k odumírání rostlin. Zimu přežívají pouze ve formě semen, jejichž zásoba umožňuje rostlinám dlouho přetrvávat na stanovišti.

Přežití těchto krátkověkých druhů v prostředí se silnou mírou disturbance je tedy zcela závislé na schopnosti generativní regenerace ze semen. Dnes se ale v literatuře objevují i zmínky o možnosti vegetativní regenerace některých krátkověkých monokarpických rostlin po silné disturbanci z banky pupenů (Klimešová et Klimeš, 2003; Klimešová, 2003).

2.3 Způsoby vegetativní regenerace po narušení - banka pupenů

Trvalky jsou schopny vegetativní regenerace po narušení hlavně díky axilárním pupenům na stonku (popř. oddenku, hlíze, cibuli aj..). Tyto pupeny vznikají při normálním ontogenetickém vývoji rostliny (Esau, 1965; Harper, 1977), jejich počet je limitován počtem uzlin (nodů) a díky nim může rostlina produkovat další (sekundární) stonky. Nicméně pupeny mohou vznikat také adventivně na stoncích (mimo uzliny), kořenech a listech (Esau, 1965). Je-li narušena popř. zničena všechna nadzemní biomasa, rostlina je stále schopna zregenerovat z axilárních pupenů uložených na podzemních orgánech stonkového původu a dokončit svůj životní cyklus.

Jednoleté a dvouleté rostliny také disponují bankou pupenů. Tyto pupeny mohou být uloženy například i na zkráceném stonku dvouletek, které přezimují ve formě listové růžice (Krumbiegel, 1999). Po poranění (například při defoliaci) se axilární pupeny probudí a vyrostou v nové výhony. U těchto krátkověkých druhů ale nenajdeme speciální přezimovací podzemní orgány stonkového původu (oddinky, hlízy, cibule, stolony...), proto nejsou, až na několik procent, schopny vegetativní regenerace po silném narušení zahrnujícím i svrchní část půdy.

Avšak některé jednoleté a dvouleté rostliny jsou i přes odstranění všech stonkových částí schopny přežít, nahradit ztracené asimilační orgány a dokončit svůj životní cyklus. Děje se tak pomocí adventivního odnožování z kořenů. Ve střední Evropě je schopno takto *de novo* vytvořit adventivní pupeny na kořeni a následně zregenerovat jen 2% jednoletých a 14%

dvouletých druhů (Klimešová, 2003). Tato schopnost má bezpochyby vliv na populační dynamiku těchto krátkověkých monokarpických druhů, nicméně zůstává přehlížena.

2.4 Adventivní odnožování z kořenů

Schopnost některých druhů tvořit adventivní pupeny na kořenech a odnožovat z nich byla popsána již ve starší botanické literatuře (eg. Wittrock, 1884; Rauh, 1937). Adventivní pupeny vyrůstají v již diferencovaných tkáních nezávisle na vrcholovém meristému (Peterson, 1975). Mohou se zakládat v pericyklu a od něj odvozených tkání (endogenní původ) nebo v epidermis (exogenní původ). Vznikají rovněž po poranění rostliny, kdy se zakládají v kalusovém pletivu, které se tvoří na ráně (Esau, 1965). Na rozdíl od axilárních pupenů se tvoří ve velkém množství a nezávisle na délce kořene.

Na tvorbu adventivních pupenů na kořeni mají vliv některé rostlinné hormony. Je známo, že auxiny produkované v zelené, nadzemní, části rostliny a transportované do kořene potlačují tvorbu adventivních pupenů a naopak stimulují vznik nových kořenů (Peterson, 1975). Cytokiny produkované kořenovými systémemi a transportované do nadzemní části rostliny jí podporují (Peterson, 1975). Hladina těchto hormonů v kořenovém řízku také určuje jeho polaritu. Při poranění zahrnujícím ztrátu celé nadzemní biomasy dojde zároveň k odstranění zdroje auxinu, což vede k hormonální nerovnováze v kořenech. Tato situace nejspíše stimuluje tvorbu adventivních pupenů na bazální části kořene. Mechanismus však dosud není důkladně prozkoumán (Peterson, 1975).

Dále byl zkoumán vliv množství dostupných živin, osvětlení kořene, teploty a sezónality na tvorbu adventivních pupenů. Některé druhy reagují na zvýšený obsah dusíku v půdě intenzivnější tvorbou adventivních pupenů (Peterson, 1975). K tomuto jevu však nedochází vždy a u některých druhů je množství založených pupenů nezávislé na množství živin v půdě. Byl také pozorován efekt, kdy na živinami chudším substrátu rostliny založily více pupenů, ale méně jich vyrůstalo ve výhony, nežli na bohatém substrátu (Klimeš et Klimešová, 1999, Kočvarová, 2002). Osvětlení kořene nemá žádný nebo jen malý vliv na vznik pupenů na kořenových řízcích (Torrey, 1958). Optimální teplota pro vývoj adventivních pupenů se liší mezi druhy. Množství založených pupenů se také liší během roku. Carlson (1965) zjistil, že krátké dny spíše podporují vznik pupenů na kořeni nežli dny dlouhé. Inhibiční efekt dlouhých dní pravděpodobně souvisí se silnou apikální dominancí způsobenou rychle rostoucím vrcholem stonku, kdežto při kratších dnech je růst stonku méně intenzivní. Během života rostliny byla zjištěna variabilita ve schopnosti odnožovat v souvislosti

s různými fenologickými fázemi. Například v době kvetení je udávána malá schopnost vytvářet adventivní pupeny na kořeni (Rauh, 1937). U dvouletého monokarpického druhu *Oenothera biennis* byla zjištěna schopnost odnožovat z kořenů i v generativní fázi, ale výrazně nižší nežli ve fázi vegetativní (Martínková et al., in prep.).

Druhy adventivně odnožující z kořenů můžeme rozdělit do tří skupin dle významu odnožování pro život rostliny a populace (Klimešová, 2001). Je to jednak odnožování regenerativní, ke kterému dochází pouze po poranění a rostlina je schopna tímto způsobem nahradit ztracenou biomasu. Dále je to odnožování přídatné, které je sice spontánní, ale často fakultativní, protože na něm nezávisí dokončení životního cyklu rostliny. A konečně odnožování nezbytné, ke kterému dochází spontánně a obligátně, protože je na něm závislé dokončení životního cyklu rostliny.

Krátkověké monokarpické druhy zakládají adventivní pupeny na kořeni po poranění, ale i spontánně. Tvorba adventivních pupenů je vázána převážně na hlavní kořen a neslouží proto v pravém slova smyslu ke klonálnímu růstu. Rostlina je spíše schopna díky ní vyprodukovaným více stonků, prodloužit si život nebo zregenerovat po disturbanci (Rauh, 1937). Je zajímavé, že v Krumbieglovičích pracech, kde rozlišuje růstové formy jednoletých (Krumbiegel, 1998) a dvouletých rostlin (Krumbiegel, 1999) není odnožování z kořenů vůbec uvedeno.

2.5 *Rorippa palustris* (rukev bahenní) (Brassicaceae)

Rorippa palustris je kosmopolitní světlomilný druh, který vyhledává hlavně otevřená stanoviště. Primárně roste v aluviálních vodních toků a na březích řek a vodních nádrží. Sekundárně ji pak lze nalézt na obnažených rybničních dnech a vlhčích ruderálních stanovištích jako jsou příkopy podél cest, skládky, kultury okopanin apod (Jäger et Werner, 2002).

Tento druh je tradičně uváděn jako jednoletý (tj. druh, který vyroste, vykvete a odplodí během jednoho roku)(Tomšovic, 1992) nebo také jako ozimá jednoletka (tj. druh, který vytvoří listovou růžici na podzim prvního roku, ale kvete a plodí až následující sezónu). V přírodě lze také často nalézt rostliny opakováně (Kočvarová, 2002).

R. palustris má duté, lysé, lehce nafialovělé a přímé lodyhy, které se často větví a dosahují velikosti až 80 cm. Listy vyrůstají v přízemní růžici, jsou lyrovitě peřenosečné a řapíkaté. Rostlina vytváří hroznovitá květenství s bledožlutými květy. Plodem jsou válcovité nebo elipsoidní šešule s okrovými semeny (Tomšovic, 1992). Pro rostlinu je charakteristický

vřetenovitý hlavní kořen a masité postranní kořeny. Na hypokotylu a hlavním kořeni může rostlina vytvářet adventivní pupeny po poranění. Děje se tak ale i spontánně. Na živinami bohatém substrátu je rostlina schopna vytvářet bez poranění adventivní odnože, na chudším substrátu jsou rostliny schopny vyrůst z těchto založených pupenů pouze po poranění (Kočvarová, 2002).

Semena jsou schopna klíčit po celý rok, přičemž je klíčení stimulováno velkými rozdíly teplot mezi dnem a nocí. Kočvarová (2002) uvádí jako ideální rozsah teplot pro klíčení $25/10^{\circ}\text{C}$ den/noc při režimu dlouhého dne.

3 Metodika

3.1 Nádobový pokus

Venkovní nádobový pokus probíhal od dubna 2002 do května 2003 na pozemku Botanického ústavu AVČR v Třeboni. Pro pokus jsem použila semena *Rorippa palustris*, která byla sebrána z přírodní populace v roce 2001 v nivě řeky Lužnice na Třeboňsku. Semena byla nakláčena v Petriho miskách na vlhkém písku při střídání teplot 25/5 °C den/noc. Šestý den od vyklíčení byly mladé semenáčky přesazeny vždy po jednom do květináčů. Výsev a výsadba proběhly celkem 6x během roku a to vždy stejným způsobem. Při přesazování jsem vždy vysadila i několik rostlin navíc do volného květináče a v případě odumření některého ze semenáčků jsem jej nahradila stejně starým jedincem.

Rostliny byly pěstovány v plastových květináčích o průměru 9 cm a hloubce 7 cm. Tyto květináče byly umístěny v kontejnerech o rozměrech 120 x 200 cm a hloubce 14 cm. Každý kontejner obsahoval vždy 180 květináčů. V kontejnerech byla udržována stabilní hladina vody na výšce 2 cm pravidelným zaléváním nebo upouštěním vody. Rostliny byly jednou za měsíc přemísťovány v rámci jednoho kontejneru i mezi různými kontejnery, aby se vyloučil vliv jednotlivých kontejnerů nebo pozice květináčů v nich. Jako substrát jsem použila směs zahradnického substrátu (Zahradnický substrát, fa. AGRO CS a. s., Česká Skalice) a písku v poměru 1:5. Po zasazení semenáčků byla do každého květináče přidána polovina hnojivové tyčinky (Univerzální tyčinkové hnojivo, fa. ASB Grünland, obsah živin: dusík 0,05g/květináč, fosfor 0,03g/květináč, draslík 0,035g/květináč) a po deseti týdnech pak druhá polovina tyčinky.

Takto jsem vysadila celkem 6 kohort stejně starých jedinců v časovém odstupu vždy přibližně jeden měsíc (9.4., 9.5., 10.6., 10.7., 19.8. a 13.9.). Každá kohorta sestávala ze 180 jedinců. Každý týden jsem rostliny pravidelně měřila. Zaznamenávala jsem délku nejdelšího listu, později i výšku rostliny a počet stonků. První měření jsem provedla vždy do třícti dnů od přesazení semenáčků do květináčů.

V průběhu vegetační sezóny jsem na rostlinách provedla poranění ve třech různých fenologických fázích rostlin. Poranění spočívalo v odstranění celé nadzemní části rostliny včetně hypokotylu, tak aby zůstal jen kořen (tj. byly odstraněny všechny axilární pupeny a rostlina mohla tudíž zregenerovat jen z kořene). První čtvrtina rostlin (45 jedinců) z kohorty byla poraněna ve stádiu růžice, druhá čtvrtina ve stádiu plného kvetení, třetí ve stádiu plození a čtvrtá zůstala jako kontrola bez zásahu. Rostliny byly pro poranění vybrány náhodně.

Nadzemní biomasu, odebranou z poraněných rostlin a vysušenou do konstantní hmotnosti při 80°C, jsem vážila na analytických vahách (Kern 770). U poraněných rostlin jsem zaznamenávala, zda a za jak dlouho začaly regenerovat. U zregenerovaných rostlin jsem měřila délku nejdelšího listu.

Rostliny jsem nechala přezimovat venku v kontejnerech. V dubnu 2003 jsem zaznamenala kolik rostlin v každém zásahu přežilo zimu.

3.2 Statistika

Výsledky pokusu byly zpracovány v programu Statistika 5.5 (StatSoft 1998).

Pro testování rozdílů délky listů, výšky rostlin a hmotnosti odebrané biomasy byla použita jednocestná analýza variance a Tukey HSD test.

Pomocí kontingenčních tabulek byl hodnocen vztah mezi počtem zregenerových rostlin a typem poranění. Také byl hodnocen vztah mezi počtem zregenerových rostlin a kohortou (datem vysazení).

Pro zjišťování rozdílů v počtu jedinců, kteří přežili zimu, u poraněných (zregenerovaných) a kontrolních jedinců byly použity rovněž kontingenční tabulky.

Pro tvorbu tabulek a grafů jsem použila program MS Excel.

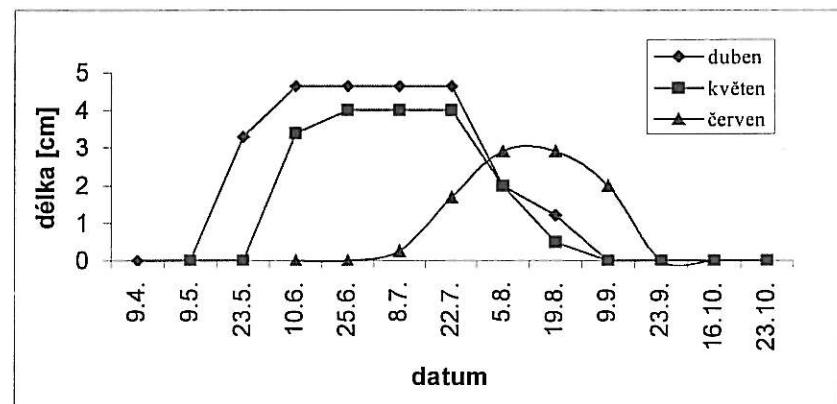
4 Výsledky

4.1 Životní cyklus a růst kontrolních rostlin

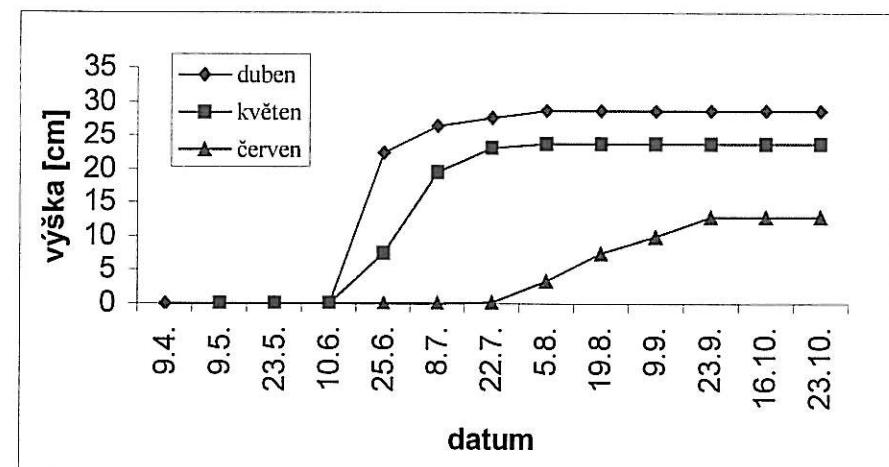
Z šesti vysazených kohort pouze rostliny z prvních tří (dubnová, květnová a červnová kohorta) vykvetly a měly plody. Dokončily tedy svůj životní cyklus během jednoho roku a chovaly se jako jednoletky. Rostliny vysazené v červenci, srpnu a září odložily kvetení a plození do příští vegetační sezóny. Chovaly se tedy jako ozimé jednoletky.

Rostliny vysazené v dubnu rychle rostly a nejvíce kvetly. Rostliny z další kohorty (květen) také rychle vyrostly a vykvetly. Zde byl dokonce nástup do generativní fáze ještě urychljen oproti dubnové kohortě. Rostliny z červnové kohorty již byly celkově menší a méně kvetly (obr. 4.1 a 4.2), fázi kvetení zahájily při menší průměrné délce listů. Na konci vegetační sezóny byla jejich průměrná výška stonků jen poloviční oproti rostlinám z dubnové a květnové kohorty. Na konci vegetační sezóny došlo k odumírání listů a rostliny již pouze produkovaly plody.

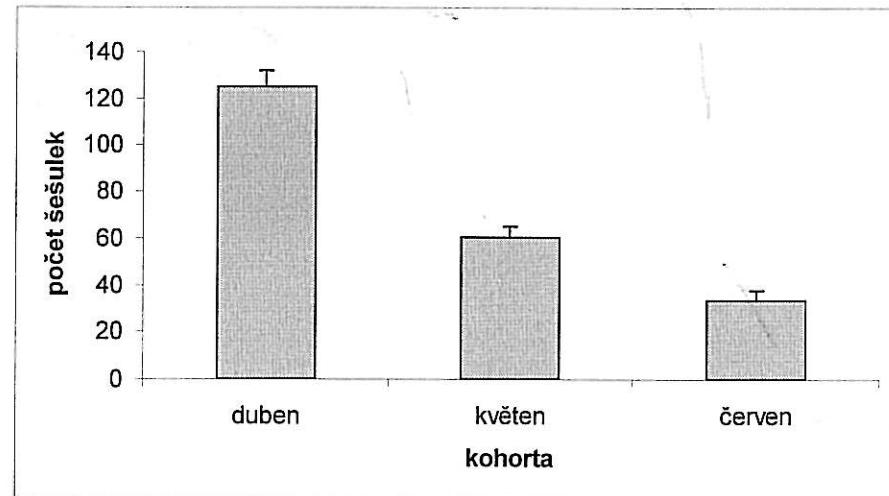
Množství šešulek vyprodukovaných na jednu kohortu se lišilo (ANOVA, $p<0,001$; $F=76,51$) (obr. 4.3.). Nejvíce plodily rostliny vysazené nejdříve na jaře (dubnová kohorta) (Tukey HSD test, $p<0,001$), méně již květnová a nejméně červnová kohorta, což bylo pravděpodobně dáno délkou sezóny, kterou měly rostliny k dispozici na produkci semen.



Obr. 4.1: Průměrná délka listů rostlin vysazených v dubnu, květnu a červnu.

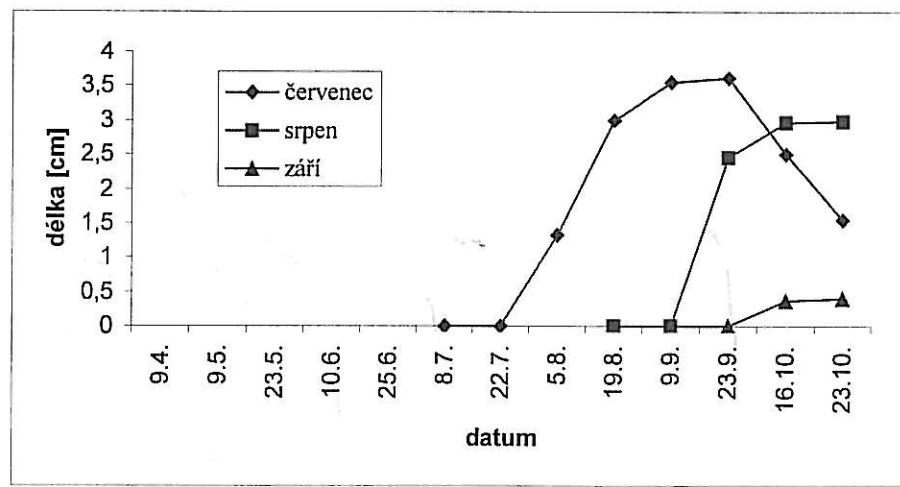


Obr. 4.2: Průměrná výška stonků rostlin vysazených v dubnu, květnu a červnu.

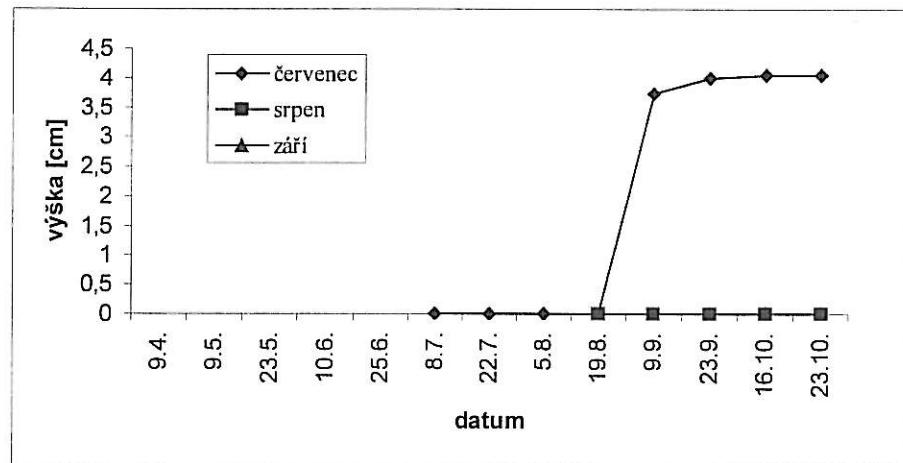


Obr. 4.3: Průměrný počet šešulek na rostlinu u rostlin vysazených v dubnu, květnu a červnu (+střední chyba průměru).

Rostliny z červencové kohorty rostly výrazně pomaleji a v roce 2002 kvetlo pouze 42% rostlin, zbytek jedinců se choval jako ozimé jednoletky. Rostliny vysazené v srpnu již nezačaly kvést vůbec a měly spíše menší listy nežli rostliny z jarních kohort. Na rostlinách z červencové a srpnové kohorty jsem provedla jen poranění ve stádiu růžice. Rostliny vysazené v září zůstaly velmi malé a také nekvety. U této kohorty jsem z tohoto důvodu neprovědla ani poranění ve stádiu růžice. Průměrnou velikost nejdelených listů a výšku stonku ukazují obrázky. 4.4. a 4.5.



Obr. 4.4: Průměrná délka listů rostlin vysazených v červenci, srpnu a září.



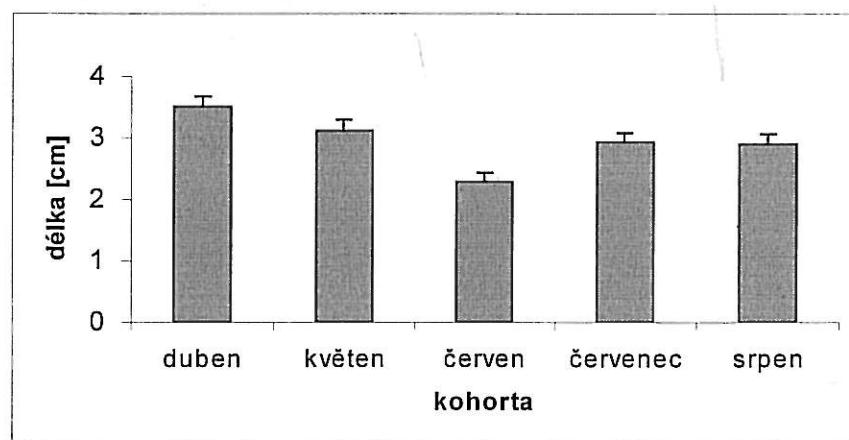
Obr. 4.5: Průměrná výška stonků rostlin vysazených v červenci, srpnu a září.

4.2 Velikost rostlin v okamžiku poranění

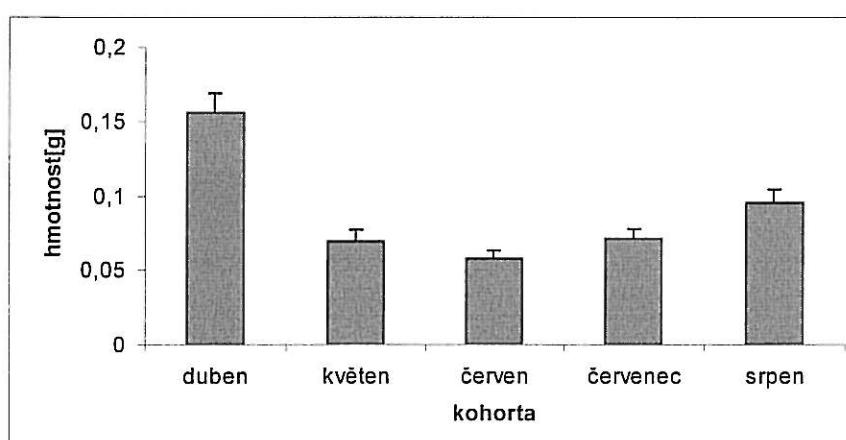
4.2.1 Stádium růžice

Rostliny z pěti kohort (tj. duben – srpen) byly poraněny ve stádiu růžice. Průměrnou délku listu u rostlin, na nichž jsem tento typ poranění provedla ukazuje obrázek 4.6. Délky listů se od sebe signifikantně liší (ANOVA, $p<0,001$; $F=7,68$). Nejmenší délka listů byla zaznamenána u červnové kohorty ($p<0,05$; Tukey HSD test). Nejdelenší listy měly rostliny z dubnové a květnové kohorty.

Hmotnost odebrané biomasy se liší mezi kohortami (ANOVA, $p<0,001$; $F=20,49$) (obr. 4.7). Nejvyšší průměrná hmotnost odebrané biomasy byla zjištěna u dubnové kohorty. Ta se také liší ($p<0,001$; Tukey HSD test) od ostatních kohort. U rostlin vysazených v červenci byla naopak zaznamenána nejnižší hmotnost odebrané biomasy.



Obr. 4.6: Průměrná délka listů měřená v okamžiku poranění na rostlinách ve stádiu růžice (+střední chyba průměru).

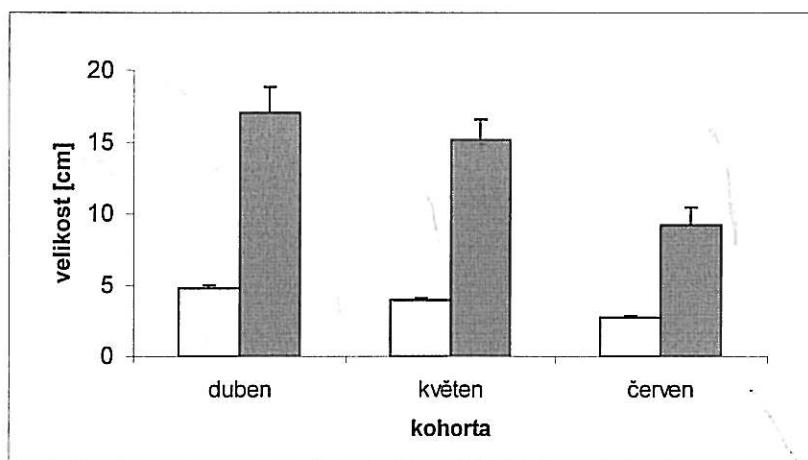


Obr. 4.7: Průměrná hmotnost odebrané biomasy v okamžiku poranění na rostlinách ve stádiu růžice (+střední chyba průměru).

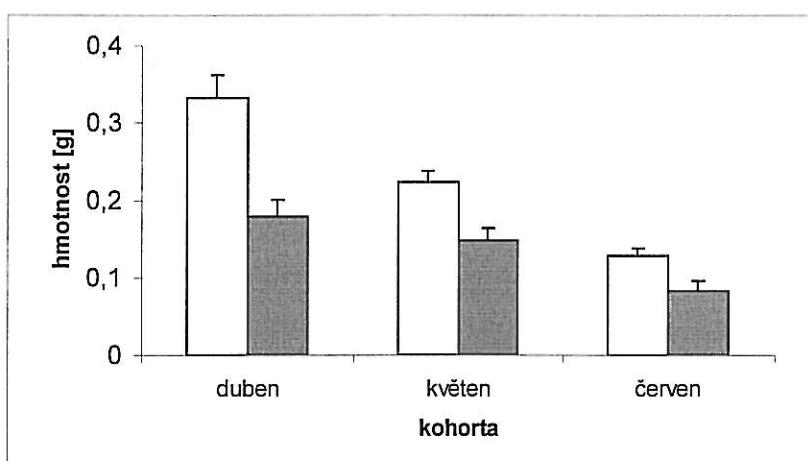
4.2.2 Stádium kvetení

U rostlin poraněných ve stádiu kvetení byly opět zjištěny rozdíly mezi jednotlivými kohortami. Lišila se průměrná délka listu (ANOVA, $p<0.001$; $F=45,48$) i výška stonku (ANOVA, $p<0,05$; $F=7,24$). Největší byly opět rostliny vysazенé v dubnu a nejmenší byly rostliny vysazенé v červnu (obr. 4.8).

Hmotnost odebrané biomasy ukazuje obrázek 4.9. Průměrná hmotnost biomasy listů mezi kohortami se lišila (ANOVA, $p<0.001$; $F=26,18$). Nejvyšší hmotnost byla zaznamenána u dubnové kohorty a nejnižší u červnové kohorty. Hmotnost stonků u všech tří kohort se také lišila (ANOVA, $p<0,05$; $F=7,25$). Pomocí Tukey HSD testu byla však prokázána odlišnost pouze u červnové kohorty ($p<0,05$).



Obr. 4.8: Průměrná délka listů a výška stonku rostliny měřená v okamžiku poranění ve stádiu kvetení (+střední chyba průměru). Světlý sloupeček-list, tmavý-stonek.

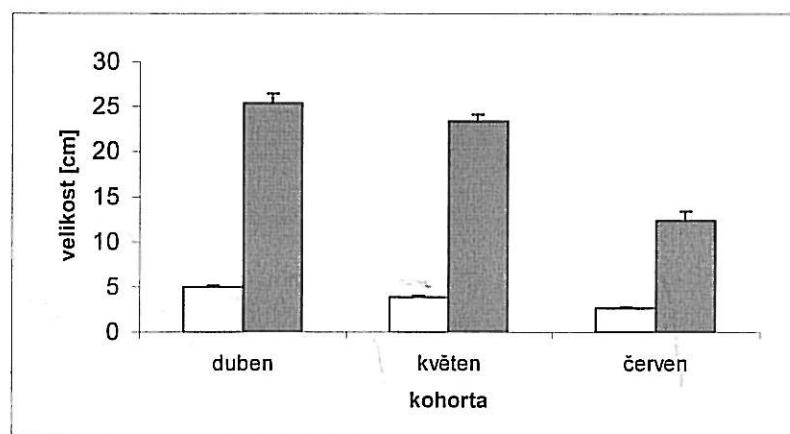


Obr. 4.9: Průměrná hmotnost odebrané biomasy v okamžiku poranění na rostlinách ve stádiu kvetení (+střední chyba průměru). Světlý sloupeček-list, tmavý-stonek.

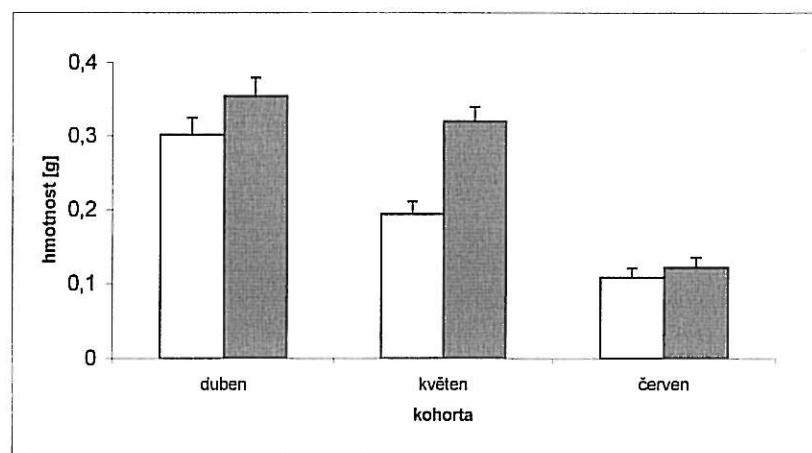
4.2.3 . Stádium plození

Délky listů a výšky stonků rostlin poraněných ve stádiu plození se lišily (listy: ANOVA, $p<0,001$; $F=50,56$; stonky: ANOVA, $p<0,001$; $F=54,74$) (obr. 4.10). Podle Tukey HSD testu se opět lišila délka listu i výška stonku pouze u červnové kohorty (obojí: $p<0,001$).

Průměrnou hmotnost odebrané biomasy ukazuje obrázek 4.11. Také zde se lišila hmotnost odebrané biomasy (ANOVA; pro list: $p<0,001$; $F=29,07$; pro stonk: $p<0,001$; $F=37,96$). Nejnižší hmotnosti odebrané biomasy dosáhly rostliny vysazené v červnu.



Obr. 4.10: Průměrná délka listů a výška stonků měřená v okamžiku poranění na rostlinách ve stádiu plození (+střední chyba průměru). Světlý sloupeček-list, tmavý-stonek.



Obr. 4.11: Průměrná hmotnost odebrané biomasy v okamžiku poranění na rostlinách ve stádiu plození (+střední chyba průměru). Světlý sloupeček-list, tmavý-stonek.

4.3 Regenerace po poranění

Rostliny ze všech kohort, kromě srpnové, byly schopny zregenerovat z kořenů. Počet zregenerovaných jedinců ukazuje tabulka 4.1. Schopnost regenerace se však mezi kohortami lišila (Pearson Chi-square = 77.9, p<0,001, df=2). Rostliny vysazené v červnu nejlépe regenerovaly, naopak rostliny z dubnové kohorty regenerovaly nejhůře.

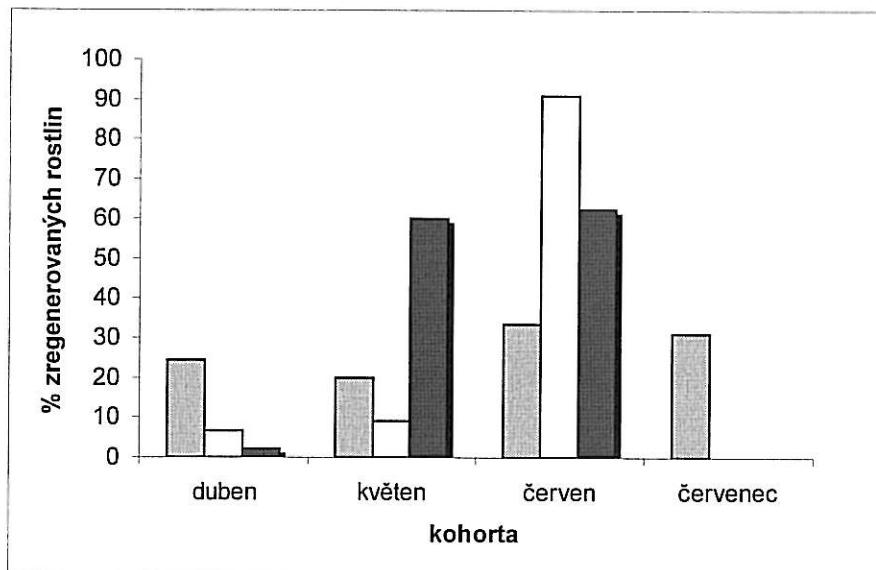
Počet regenerovaných rostlin z různých kohort po poraněních provedených v různých fenologických fázích (růžice, kvetení a plození) se od sebe lišil (Pearson Chi-square = 6.64, p< 0,05; df=2). Rostliny z různých kohort tedy reagovaly rozdílně na poranění v dané fenologické fázi.

Počty a procenta zregenerovaných rostlin v jednotlivých kohortách ukazuje tabulka 4.1. a obrázek 4.12. U dubnové kohorty nejlépe regenerovaly rostliny po poranění ve stádiu růžice (24%). Rostliny vysazené v květnu nejlépe regenerovaly po poranění ve stádiu plození (60%) a rostliny vysazené v červnu ve stádiu kvetení (91%).

Doba potřebná k regeneraci z kořenů se pohybovala od sedmi po třicet dnů od okamžiku poranění. Největší procento rostlin bylo schopno zregenerovat za 7–14 dnů. Pouze jedinci z dubnové kohorty začali po poranění regenerovat nejprve po 14 dnech. Delší dobu trvala regenerace také u rostlin poraněných ve stádiu kvetení (14–28 dnů).

Tab.4.1: Počet rostlin, které zregenerovaly po poranění v různých fenologických fázích a pocházely z různých kohort. V každé variantě bylo poraněno 45 jedinců.

	růžice	kvetení	plození
duben	11	3	1
květen	9	4	27
červen	15	41	28
červenec	14	-	-
srpen	0	-	-



Obr. 4.12: Procenta zregenerovaných rostlin 30 dnů po poranění ve stádiu růžice (šedě), kvetení (bíle) a plození (černě) u dubnové, květnové, červnové a červencové kohorty. Červencová kohorta byla narušena pouze ve stádiu růžice. Rostliny ze srpnové kohorty nezregenerovaly, proto nejsou uvedeny.

4.4 Růst po poranění

Všechny poraněné rostliny ve stádiu růžice a kvetení **z dubnové kohorty**, které zregenerovaly, ještě tutéž sezónu vykvetly a měly plody (viz přílohy). Rostliny poraněné ve stádiu kvetení byly schopny znova zahájit generativní fázi dvakrát rychleji nežli jedinci poranění ve stádiu růžice (viz přílohy). Zregenerovaní jedinci však byly celkově menší a méně kvetli i plodili než jedinci v kontrolní skupině. Rostliny poraněné ve stádiu plození pouze obnovily listy, ale kvést a plodit již nezačaly (tab.4.2).

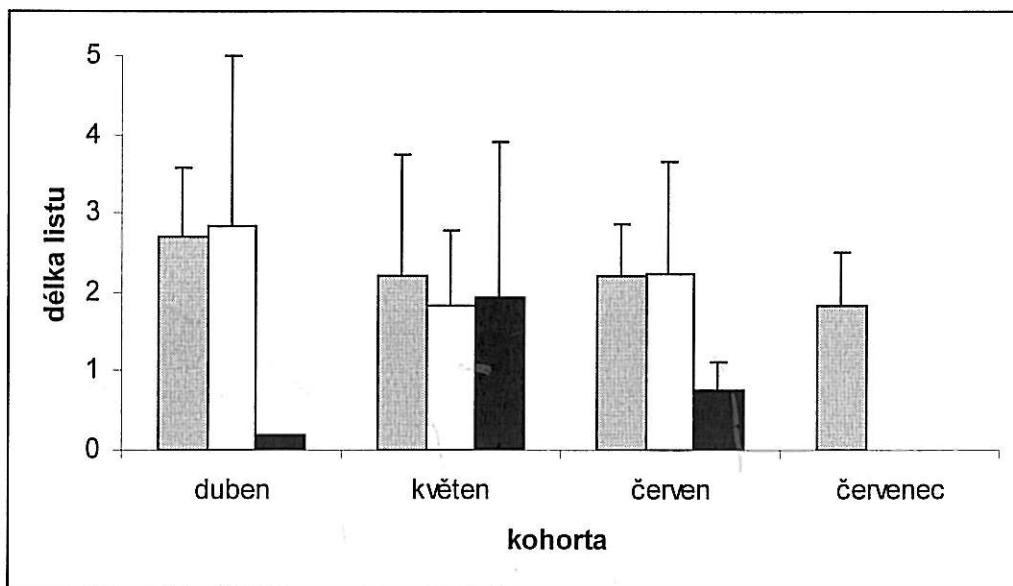
Rostliny **z květnové kohorty** také rychle obnovily ztracenou biomasu (alespoň z jedné poloviny). Jedinci poranění ve stádiu růžice vykvetli a měli plody, výška kvetoucích rostlin však byla nižší nežli výška kontrolních rostlin. Pouze jedna rostlina ze čtyř zregenerovaných po poranění ve stádiu kvetení byla schopna vykvést. Rostliny po poranění ve stádiu plození už nevykvetly (viz přílohy). Na konci vegetační sezóny dosahovala průměrná délka nejdelšího listu těchto jedinců jen poloviny původní délky (tab. 4.2).

Všechny zregenerované rostliny **z červnové kohorty** přezimovaly ve stádiu růžice. Rostliny poraněné ve stádiu růžice dokonce zdvojnásobily průměrnou délku nejdelšího listu.

Rostliny z červencové kohorty pouze obnovily biomasu listů, ale již nekvetly. Průměrná velikost nejdelšího listu u poraněných rostlin na konci vegetační sezóny byla však menší než u neporaněných jedinců. (tab 4.2).

Všichni poranění jedinci ze srpnové kohorty zahynuli na podzim.

Obrázek 4.13 ukazuje průměrnou délku nejdelšího listu u zregenerovaných rostlin 30 dnů po poranění u dubnové až červnové kohorty pro jednotlivá poranění.



Obr. 4.13: Průměrná délka listů u zregenerovaných rostlin 30 dní po poranění (+ směrodatná odchylka) ve stádiu růžice (šedý sloupeček), kvetení (bílý sloupeček) a plození (černý sloupeček). Vždy znázorněno pro rostliny z dubnové, květnové, červnové a červencové kohorty.

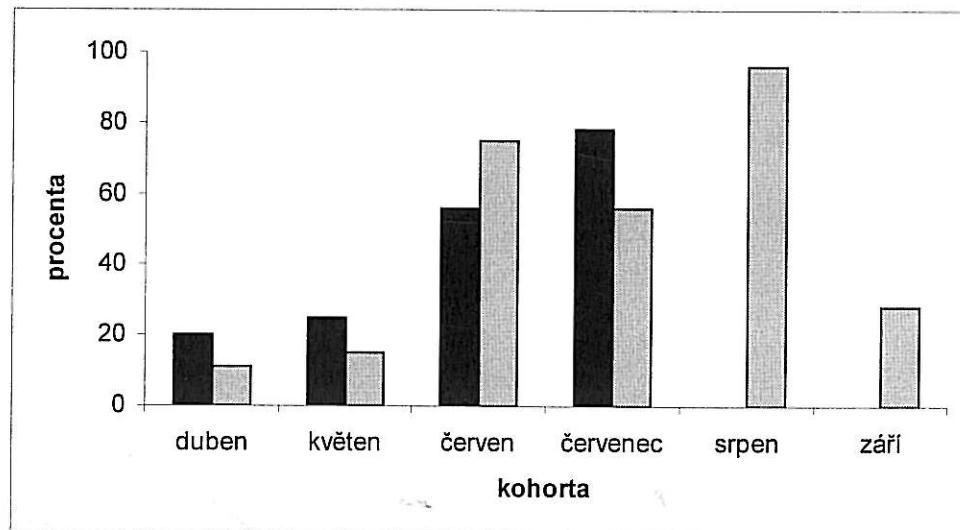
4.5 Přežívání rostlin do další sezóny

Kontrolní rostliny z dubnové a květnové kohorty přežívaly zimu jen málo (duben: 11%, květen: 15%). Rostliny z pozdějších kohort již přežívaly zimu úspěšněji (červen: 75%, červenec: 56%, srpen: 96%). Jedinci ze zářijové kohorty byli celkově menší a zimu přežilo 28%.

Přežívání zregenerovaných rostlin do další vegetační sezóny bylo úspěšné u 20–25% jedinců z dubnové a květnové kohorty. U červnové kohorty přežilo zimu 56% zregenerovaných jedinců a u červencové 78% (tab. 4.2) (obr. 4.14).

Byla zjištěna odlišná schopnost přežívání zimy u kontrolních jedinců mezi jednotlivými kohortami (Pearson Chi-square = 102,5; $p < 0,001$; df = 5). Také u poražovaných jedinců se tato schopnost lišila mezi kohortami (Pearson Chi-square = 9,1; $p < 0,05$; df = 3). Větší schopnost přežívání zimy u kontrolních jedinců nežli u narušovaných byla nalezena u

červnové kohorty (Pearson Chi-square = 21,22; p< 0,001; df = 1). U ostatních kohort nebyl nalezen rozdíl v přežívání zimy u poraněných a kontrolních jedinců (Pearson Chi-square; p>0,05).



Obr. 4.14: Procента rostlin, které přežily zimu. Černý sloupeček – rostliny, které zregenerovaly a přežily zimu, šedý sloupeček – kontrolní jedinci, kteří přežili zimu. Znázorněno pro dubnovou až zářijovou kohortu. V srpnové a zářijové kohortě již nebyli žádní narušovaní jedinci, proto není znázorněno jejich přežívání.

Tab. 4.2: Vybrané charakteristiky rostlin z dubnové až zářijové kohorty pro kontrolní i narušované jedince. Jako délka listu* je udán poměr maximální průměrné délky listu u zmenšovaných a kontrolofch jedinců.

kontrola	poranění						délka listu*
	řůžice	kvetení	plození	regenerované rostliny (%)	zregenerovaných květů (%)	regenerované rostliny (%)	
duben	100	28,75	11	24	100	21,36	27
květen	100	23,8	15	20	90	15,2	0
červen	100	12,8	75	33	0	0	94
červenec	42	4	56	31	0	0	78
srpen	0	0	96	0	0	0	0
září	0	0	28	-	-	-	-

5 Diskuze

5.1 Růst rostlin *Rorippa palustris* během roku

Venkovní pokus s vysazováním různě starých kohort jedinců, který probíhal od dubna 2002, napodoboval přírodní podmínky, protože jsou semena *R. palustris* schopna klíčit po celý rok. Rostliny vysazené na jaře (dubnová, květnová kohorta) se chovaly odlišně nežli rostliny vysazené v letních měsících, což se projevilo v jejich vykvetení v prvním roce života, ve schopnosti vegetativní regenerace z kořenů a v přežívání do následující sezóny.

Ze šesti vysazených kohort pouze tři (dubnová, květnová a červnová) byly schopny dokončit svůj životní cyklus (tj. vykvést a odplodit) během jedné vegetační sezóny. Chovaly se tedy jako jednoletky (toto označení používám podle chování během prvního roku života rostliny bez ohledu na její přežívání rostlin do příští sezóny). Další tři kohorty odložily kvetní a tvorbu plodů do příští sezóny a přezimovaly ve stádiu růžice. Chovaly se tedy jako ozimé jednoletky..

Všichni jedinci, kteří vykvetli, vykvetli nejpozději do poloviny srpna přičemž na vykvetení potřebovali nejméně 40 dnů (měsíc a $\frac{1}{4}$ pro květnovou kohortu) vegetativního růstu. *Rorippa palustris* je tedy pravděpodobně druhem jehož kvetení je spouštěno dlouhým dnem. Fotoperiodická indukce kvetení představuje nejrozšířenější adaptaci pro regulaci kvetení. Odhaduje se, že kvetení je spouštěno fotoperiodou až u 80 % našich rostlin (Krekule et Sladký, 1997).

Rostliny z dubnové kohorty kvetly nejvíce a vyprodukovaly největší množství semen. Fáze kvetení a tvorby plodů probíhala kontinuálně až do podzimu, kdy rostliny většinou uhynuly. Rostliny z květnové kohorty se chovaly podobně, ale zde bylo množství plodů a výška rostlin již menší, což může souviset s kratším vegetativním růstem a dřívějším „přepnutím“ do fáze kvetení (začaly kvést jen o týden později nežli dubnová kohorta) nebo také s napadením mšicemi (viz níže). Tyto dvě kohorty se tedy chovaly jako pravé jednoletky. Rostliny z červnové kohorty se však již chovaly jinak. Byla u nich zaznamenána signifikantně nejnižší hmotnost nadzemní biomasy a nejnižší počet květenství. Tyto rostliny byly také fenologicky opožděné ve vývoji oproti dřívějším kohortám. To mohlo být dáno napadením mšicemi (*Brevicoryne brassicae* L.- J. Havelka, pers. com.). Tento druh mšic je běžný na všech brukvovitých a způsobuje deformaci a žloutnutí tkání. Symptomy napadení se objevily i

v méém pokusu, přestože byly rostliny ošetřovány postříkem proti mšicím (PIRIMOR-fa. AgroBio, Opava).

Rostliny z pozdějších kohort již nevykvetly (jen 42 % rostlin z červencové kohorty) a také ve zkracujícím se dni méně rostly, protože pravděpodobně neměly možnost vytvořit si více asimilátů. Přezimovaly ve stádiu růžice (tab. 5.1).

Tab 5.1: Vybrané charakteristiky pro jednotlivé kohorty. (označení: ++ intenzivní, + vysoký, - nízký).

	jednoletky	přechodný typ	ozimé jednoletky
kohorta	duben, květen	červen	červenec, srpen, září
růst	++	+	-
kvetení	++	+	-
regenerace	-	++	++

Plasticita životního cyklu u druhu *R. palustris* je tedy pravděpodobně dána dobou vyklíčení. Doba vyklíčení rovněž ovlivňuje celkovou vitalitu rostliny, její produkci semen a schopnost regenerace po poranění.

Tato plasticita u životního cyklu *R. palustris* je v souladu se zjištěním Kočvarové (Kočvarová, 2002), která našla v přírodě jednoleté, dvouleté a také opakovaně plodící jedince. Variabilní životní cyklus u krátkověkých monokarpických rostlin je popisován i u jiných druhů. Bylo zjištěno, že se jednoletý druh se může chovat buď jako jednoletka, ozimá jednoletka a dokonce i jako trvalka v závislosti na přetrvávajících životních podmínkách na stanovišti (Klinkhamer et al, 1987; Falinska, 1998; Krumbiegel, 1998 ; Löfgren et al, 2000). Příkladem může být jednoletý i ozimý druh *Stellaria media*, který může po fragmentaci prodloužit svůj životní cyklus (Sobey, 1981). U jednoletého pouštního druhu *Diplotaxis harra* byl zjištěn životní cyklus, který se měnil v závislosti na podmínkách stanoviště (vlhko) od jednoletého po vytrvalý. Přičemž rostlina mohla i plodit po několik sezón za sebou. Obě varianty byly nalezeny na společných stanovištích a rostlině tato proměnlivá životní strategie umožnila přežít nepříznivé pouštní podmínky (Hegazy, 2001). Stejně tak variabilita životního cyklu u *R. palustris* může být adaptací na přechodně nepříznivé podmínky stanoviště, kde se semena *R. palustris* nacházejí. *R. palustris* preferuje vlhká stanoviště, kde však může docházet k vysychání a dočasněmu nedostatku vody. Přestože semena *R. palustris* jsou schopna klíčit během celeho roku, klíčí pouze při dostatku vlhkosti a variabilita životního

cyklu tak pravděpodobně umožnuje tomuto krátkověkému druhu vypořádat se s těmito podmínkami.

5.2 Schopnost vegetativní regenerace

V souvislosti s odlišným životním cyklem jednoletek a ozimých jednoletek byla nalezena i jiná schopnost regenerace z kořenů po poranění. U rostlin z jarních kohort (duben, květen) byla zjištěna odlišná regenerační schopnost než u rostlin vysazených později. Tato odlišnost je pravděpodobně dána odlišnou allokací živin do kvetení nebo přezimování. Rostliny z jarních kohort investovaly asimiláty do rychlého růstu, hojného kvetení a tvorby plodů, zatímco letní kohorty pravděpodobně „šetřily“ zásoby na zimu ukládáním zásob do kořenů. Tyto rostliny nebyly schopny v rámci jedné sezóny dokončit životní cyklus – vyprodukovať semena, a proto reprodukci odložily na příští rok. Rostliny z letních kohort odnožovaly z kořenů častěji než rostliny z jarních kohort, což bylo pravděpodobně dáné tím, že neměly více zásob k nahradě biomasy. Toto zjištění není v souladu se zjištěním Martínkové et al. (in prep.), kde nebyl nalezen rozdíl v regeneraci mezi jednoletkami a ozimými jednoletkami u druhu *R. palustris*, ale jen rozdílná míra regenerace (tj. ozimé jednoletky vyprodukovały méně biomasy). Pokus byl ovšem prováděn za optimálních podmínek v klimaboxu, kdy se neměnila délka dne.

Schopnost adventivně odnožovat z kořenů byla u *R. palustris* závislá nejen na době vykličení rostlin, ale i na fenologické fázi rostliny v okamžiku narušení. Rauh (1937) a Martínková et al. (in prep.) udávají, že u pupalky dvouleté vegetativní regenerace závisí na ontogenetickém stádiu rostliny: vegetativní růžice regenerují dobře, kvetoucí rostliny již méně. U *R. palustris* po narušení ve stádiu růžice bylo schopno zregenerovat z adventivních pupenů na kořeni 20–33% narušených rostlin. V generativním stádiu se tato schopnost lišila mezi kohortami. Nejlépe regenerovali po narušení ve stádiu kvetení a plození jedinci z červnové kohorty (90 a 62%). Hypotéza o lepší schopnosti regenerace rostlin ve vegetativním stádiu nežli ve stádiu generativním nebyla tedy potvrzena. *Rorippa palustris* má tedy i ve stádiu plození v kořenech dostatečné zásoby asimilátů pro regeneraci.

5.3 Přežívání rostlin po poranění

Ontogenetický vývoj rostlin, které zregenerovaly po narušení byl opožděn. Některé rostliny byly schopny ještě tutéž sezónu vykvést a odploidit. Většina však přezimovala ve stádiu růžice. Disturbance může způsobit opakování kvetení u druhu *R. palustris*. Přežívání zregenerovaných rostlin do jara bylo úspěšné u 20–25% poraněných rostlin z dubnové a

květnové kohorty. To je vyšší úspěšnost nežli u kontrolních jedinců (zde pouze 10–15%). U červnové kohorty přežilo zimu 56% zregenerovaných jedinců a u červencové 78%.

U červnové a červencové kohorty se tento počet pohyboval kolem 55–80% kontrolních jedinců. Pozdější kohorty tedy přežívaly úspěšněji: 50–95% rostlin. (tab. 5.2).

Rorippa palustris je v literatuře tradičně udávána jako jednoletý druh (Tomšovic, 1992). To je pravděpodobně dáno jejím výskytem na efemérních stanovištích (jako jsou společenstva obnažených den). Tato stanoviště trvají jen krátce a rychle se mění, takže na nich mohou úspěšně růst jen rostliny s krátkým životním cyklem (von Lampe,

Tab 5.2: Procenta přezimujících rostlin u jednotlivých kohort.

	<i>narušené %</i>	<i>nenuarušené %</i>
duben	20	11
květen	25	15
červen	56	75
červenec	78	56
srpen	0	96
září	-	28

1996). Tyto druhy začínají kvést již velmi záhy a v příznivých podmínkách jsou schopny prodlužovat svůj životní cyklus. Druh *Rorippa palustris* se však často vyskytuje i na ruderálních stanovištích, kde je schopen přežívat delší dobu, není-li uzavřen vegetační kryt, protože je světlomilný a neobstojí v silnější konkurenci (Kočvarová, 2002). Tyto vlastnosti jsou pravděpodobně důvodem úspěšného šíření *R. palustris* na těchto stanovištích.

6 Závěr

1. Schopnost adventivního odnožování z kořenů se u druhu *Rorippa palustris* mění v průběhu vegetační sezóny. Rostliny, které se chovaly jako jednoletky (jarní kohorty: dubnová a květnová) měly nižší schopnost regenerace nežli později vysazení jedinci (červnová kohorta).
2. Fenologická fáze rostliny v okamžiku poranění má vliv na schopnost regenerace z kořenů. Oproti předpokladu však není regenerace omezena u kvetoucích a plodících rostlin ve srovnání s rostlinami ve stádiu růžice
3. Přežívání rostlin *R. palustris* do další sezóny je ovlivněno datem vysazení rostlin. Rostliny z letních kohort přežívaly více než rostliny z jarních kohort. Rozdíl v přežívání zimy mezi poraněnými a neporaněnými jedinci byl zjištěn pouze u červnové kohorty, kdy lépe přežívali kontrolní jedinci.

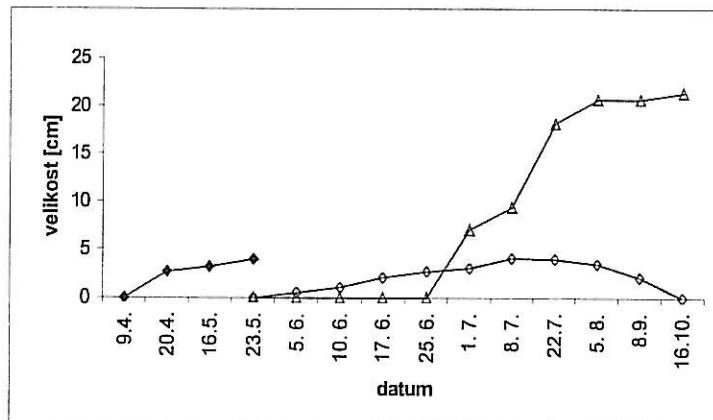
7 literatura

- BEGON, M., HARPER, J. L., ET TOWNSEND, C. R., 1997: Ekologie: jedinci, populace a společenstva, Nakladatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- BELLINGHAM, P. J. ET SPARROW, A. D., 2000: Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409–416.
- CARLSON, G. E., 1965: Photoperiodic control of adventitious stem initiation on roots. *Crop. Sci.* 5: 248–250.
- ESAU, K., 1965: Plant anatomy. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- FALINSKA, K.[ed], 1998: Plant population biology and vegetation processes. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków
- GRIME, J. P. ET HUNT, R., 1975: Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393–422.
- GRIME, J.P., HODGSON J.G. ET HUNT R., 1988: Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- GRIME, P., 2001: Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Willey, Chichester.
- HARPER, J.L., 1977: Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hegazy, A. K., 2001: Reproductive diversity and survival of the potential annual *Diplotaxis harra* (Forssk.) Boiss (Brassicaceae) in Egypt. *Ecography* 24: 403-412.
- IWASA, Y. ET KUBO, T., 1997: Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology* 11: 41–65.
- JÄGER, E.J. ET WERNER, K., 2002: Exkursionflora von Deutschland. - 9. Auflage. Spectrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KLIMEŠ, L. ET KLIMEŠOVÁ, J., 1999: Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecology* 141: 33–39.
- KLIMEŠOVÁ, J. ET KLIMEŠ, L., 2003: Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham–Sparrow's model? *Oikos*, [in press].
- KLIMEŠOVÁ, J., 2001: Adventivní odnožování – přehlížená vlastnost kořenů rostlin. *Zpr. Čes. Bot. Společ.*, Mater. 18: 63–72.
- KLIMEŠOVÁ, J., 2003: Monokarpické rostliny schopné přežít silnou disturbanci. (Monocarpic plants surviving severe disturbance). *Zpr. Čes. Bot. Společ.*, Mater [in press].
- KLINKHAMER, P. G. H., DE JONG, T. J. ET MEELIS, E., 1987: Life-history variation and the control of flowering in short-lived monocarps. *Oikos* 49: 309–314.

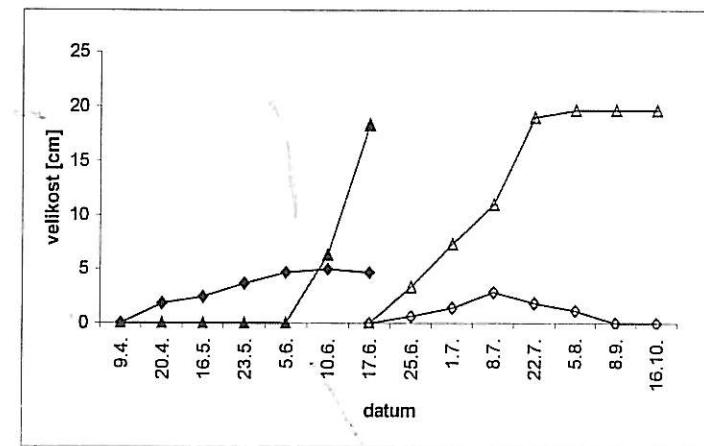
- KOČVAROVÁ, M., 2002: Životní cyklus druhu *Rorippa palustris* a jeho význam pro výskyt na sekundárních stanovištích. [mag. práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Biologická fakulta].
- KREKULE, J. ET SLADKÝ, Z., 1997: Růstové regulátory a tvorba květů. - In: Procházka, S. et Šebanek, P. [eds] Regulátory rostlinného růstu, Academia, Praha. 240–274.
- KRUMBIEGEL, A., 1998: Growth forms of annual vascular plants in central Europe. *Nordic Journal of Botany* 18: 563–575.
- KRUMBIEGEL, A., 1999: Growth forms of biennial and pluriennial vascular plants in central Europe. *Nordic Journal of Botany* 19: 217–226.
- LÖFGREN, P., ERIKSSON, O. ET LEHTILÄ, K., 2000: Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris* (Asteraceae). *Ann. Bot. Fennici* 37: 183–192.
- MAHMOUD, A., GRIME, J. P. ET FURNESS, S., B., 1975: Polymorphism in *Arrhenatherum elatius*. Ex J. and C. Presl. *New Phytologist* 75: 269–276.
- MARTÍNKOVÁ, J., KLIMEŠOVÁ, J. ET MIHULKÁ, S.: Vegetative regeneration after disturbance: an experimental study with short-lived monocarpic species. [in prep.].
- MARTÍNKOVÁ, J., KOČVAROVÁ, M. ET KLIMEŠOVÁ, J.: Vegetative regeneration after disturbance in annual *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles. [submitted.].
- NOBLE, I. R. ET SLATYER, R. O., 1980: The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5–21.
- PETERSON, R. L., 1975: The initiation and development of root buds. In: Torrey, J. G., Clarkson, D. T. (eds.), *The development and function of roots*, Academic Press, London, pp. 125–161.
- RAUH, W., 1937: Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Nova Acta Leopoldiana* 4/24: 395–553.
- SCHIPPERS, P., VAN GROENENDAEL, J. M., VLEESHOUWERS, L. M. ET HUNT, R., 2001: Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95: 198–210.
- SOBEY, D. G., 1981: *Stellaria media* (L.) Vill. *Journal of Ecology* 69: 311–335.
- STORCH, D. ET MIHULKÁ, S. 2000: Úvod do současné ekologie. Portál, Praha.
- TOMŠOVIC, P., 1992: in Hejný, S. et Slavík, B.: Květena České republiky, sv. 3. Academia, Praha, pp. 76–86.
- TORREY, J. G., 1958: Endogenous bud and root formation by isolated roots of *Convolvulus* grown in vitro. *Pl. Physiol., Lancaster* 33: 258–263.
- VON LAMPE, M., 1996: Wuchsform, Wuchsrythmus und Verbeitung der Arten der Zwergbinsengesellschaften. J. Cramer, Berlin.

WITTRICK, V. B., 1884: Ueber Wurzelsprossen bei krautartigen Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung. *Bot. Zbl.* 17 (8, 9): 227–232, 257–264.

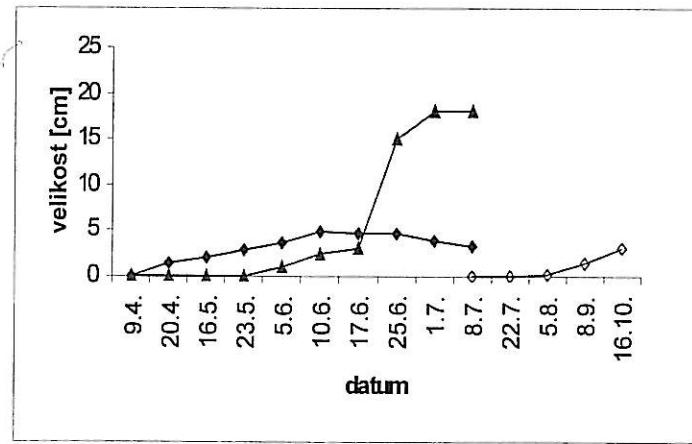
8 Přílohy



Obr. 8.1: Duben, růžice. (11 rostlin)



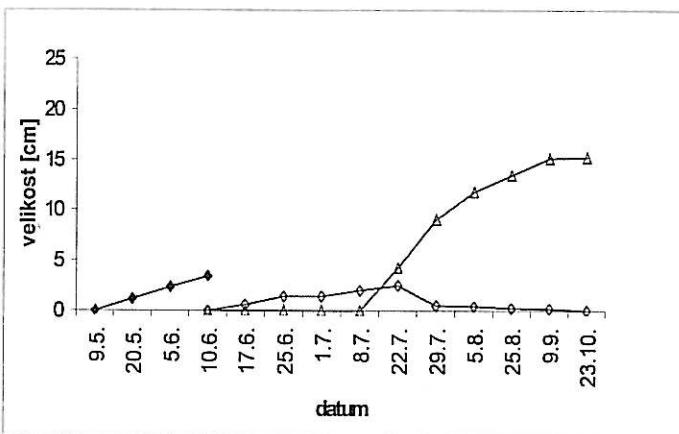
Obr. 8.2: Duben, kvetení. (3 rostliny)



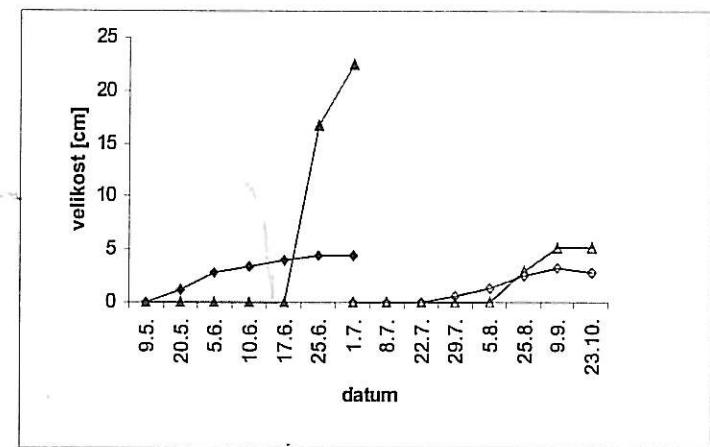
Obr. 8.3: Duben, plození. (1 rostlina)

Obr. 8.1–8.3: Růst rostlin z dubnové kohorty po poranění ve stádiu růžice, kvetení a plození. V závorce uvedeno kolik rostlin zregenerovalo. Graf je vždy pro růst pouze zregenerovaných rostlin.

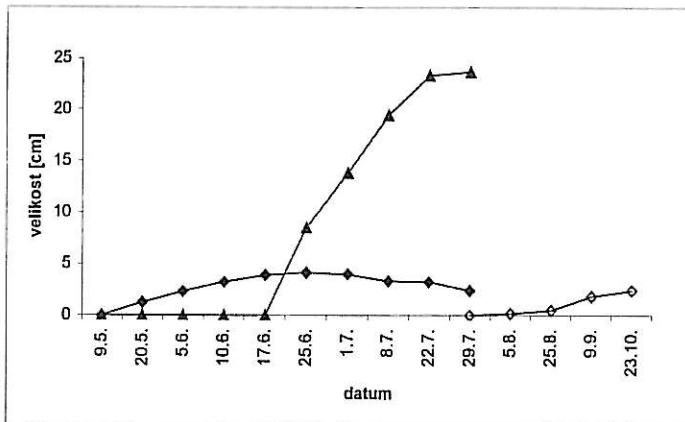
Legenda: ♦ - růst listů před poraněním
◊ - růst listů po poranění
▲ - růst stonků před poraněním
△ - růst stonků po poranění



Obr. 8.4: Květen, růžice. (9 rostlin)



Obr. 8.5: Květen, kvetení. (4 rostliny)

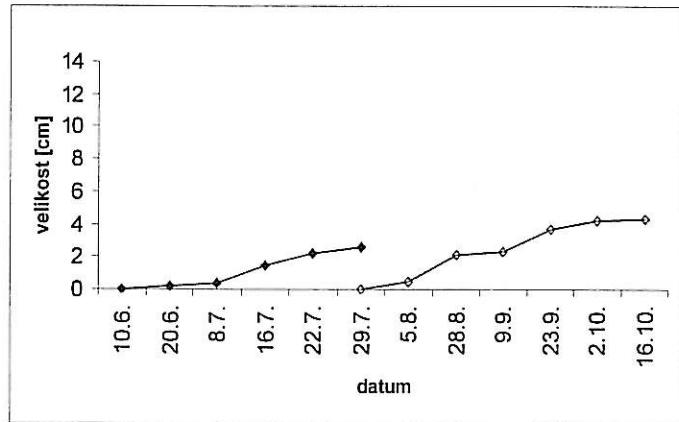


Obr. 8.6: Květen, plození. (27 rostlin)

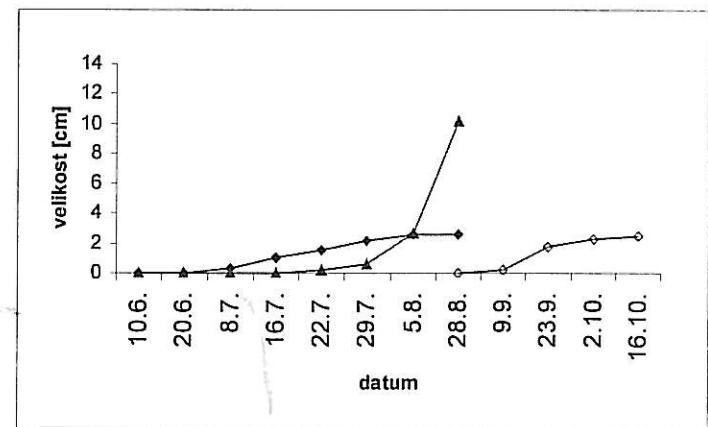
Obr. 8.4–8.6: Růst rostlin z květnové kohorty po poranění ve stádiu růžice, kvetení a plození. V závorce uvedeno kolik rostlin zregenerovalo. Graf je vždy pro růst pouze zregenerovaných rostlin.

Legenda:

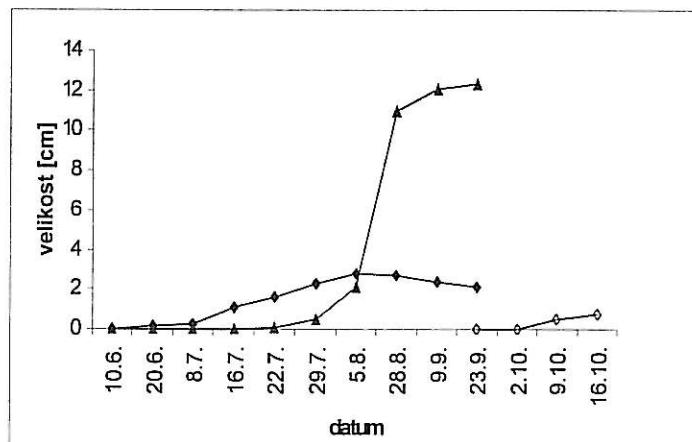
- ♦ - růst listů před poraněním
- ◊ - růst listů po poranění
- ▲ - růst stonků před poraněním
- △ - růst stonků po poranění



Obr. 8.7: Červen, růžice. (15 rostlin)



Obr. 8.8: Červen, kvetení. (41 rostlin)

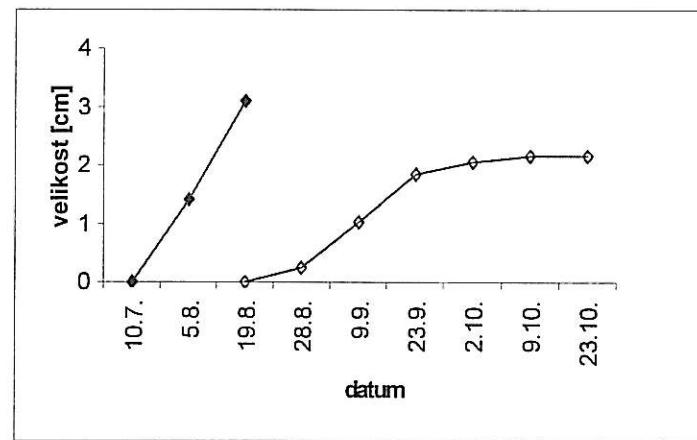


Obr. 8.9: Červen, plození. (28 rostlin)

Obr. 8.7–8.9: Růst rostlin z červnové kohorty po poranění ve stádiu růžice, kvetení a plození. V závorce uvedeno kolik rostlin zregenerovalo. Graf je vždy pro růst pouze zregenerovaných rostlin.

Legenda:

- ♦ - růst listů před poraněním
- ◊ - růst listů po poranění
- ▲ - růst stonků před poraněním
- △ - růst stonků po poranění



Obr. 8.10: Červenec, růžice. (14 rostlin)

Obr. 8.10: Růst rostlin z červencové kohorty po poranění ve stádiu růžice. V závorce uvedeno kolik rostlin zregenerovalo. Graf je pouze pro růst zregenerovaných rostlin.

Legenda: ◆ - růst listů před poraněním

◊ - růst listů po poranění



Obr. 8. 11: Regenerující rostlina na konci vegetační sezóny po odkvětu.



Obr. 8. 12: Celkový pohled na rostliny v jednom z kontejnerů.