

Narušovaná stanoviště a odnožování z kořenů

Jana Martínková

V přírodě velmi často dochází k situacím, kdy je rostlinné společenstvo poškozeno nebo dokonce zcela zničeno. Tyto katastrofy mohou být způsobeny nejen přírodními faktory, jako např. povodní, sesuvem půdy či okusem zvěří, ale také různými činnostmi člověka, jakými jsou orba, kosení luk, výstavba sídel či komunikací apod. (tj. narušení stanoviště). V ekologii jsou tyto události, které vedou k poranění či zahubení jedinců ve společenstvu, označovány jako disturbance (M. Begon, J. L. Harper a C. R. Townsend 2004). Jsou typické zejména tím, že se na takto narušeném stanovišti a ve společenstvu otevře prostor pro kolonizaci jedinci stejných nebo jiných druhů. Je zřejmé, že druhy k tomu, aby přežily na stanovištích, kde se disturbance vyskytují častěji a nepředpověditelně, musely vyvinout určité specifické vlastnosti. Jednou z nich je doposud přehlížené odnožování z kořenů.

Některé disturbance se objevují v čase náhodně, pro rostlinné společenstvo nepředpověditelně (rozkopání trávníku pro opravu kanalizace), jiné zase s určitou pravidelností (jarní povodně). Disturbance může zasáhnout pouze část jedinců v populaci (sesuv půdy), nebo naopak působí velkoplošně a likviduje celé populace rostlinných druhů (výstavba nové silnice). Důležitou roli hraje též intenzita disturbance. Pastva či zaplavení vodou způsobí likvidaci zejména nadzemních částí rostlin, orba nebo různé stavební práce poničí také kořeny, oddenky a ostatní podzemní orgány.

Na často a silně narušovaných stanovištích nalézáme obvykle druhy investující do rychlého růstu a brzkého dozrávání semen. Těch bývá velké množství, jsou malé, snadno šířitelná a v půdě vytvářejí významnou zásobu, na které závisí obnova

přítomných populací. Takové druhy jsou převážně jednoleté či dvouleté a daří se jim minimalizovat pravděpodobnost poškození jedinců a úspěšně obnovovat své populace proto, že jsou schopny dokončit svůj životní cyklus, tj. vyprodukovat semena mezi dvěma disturbancemi. Uvedený soubor vlastností je charakteristický pro většinu druhů narušovaných stanovišť a nazývá se ruderální strategií (R-strategií), rostliny s těmito vlastnostmi jsou známy jako R-strategové. Toto označení zavedl J. P. Grime, který kromě ruderální strategie rostlin popsal ještě konkurenční (C) a strestolerantní strategii (S). C-strategové jsou rostliny vytrvalé, mohutného vegetativního růstu, což je důležité pro kompetici s ostatními druhy v husté zapojené vegetaci. S-strategové jsou také většinou vytrvalé rostliny, které v porovnání s ostatními snadno odo-

lávají suchu či nedostatku živin a jsou schopny úspěšně žít i na nepříznivých místech, avšak za cenu velmi pomalého růstu.

Byť jsou Grimeovy strategie již v mnohém překonány, k popisu situace panující na narušovaných stanovištích pro účely tohoto článku postačí.

Krátkověké druhy odnožující z kořenů

Jak již bylo řečeno, na některých narušovaných stanovištích dochází k disturbancem nepravidelně. To znamená, že období mezi jednotlivými disturbancemi může být různě dlouhé. V takových podmínkách nemají ani druhy s jinak užitečnou R-strategií vyhráno. Když období mezi dvěma disturbancemi odpovídá přibližně generacní době R-strategů, jejich původní společenstvo se rychle obnoví ze zásoby semen v půdě (semenná banka). Čím je však období mezi dvěma disturbancemi delší, např. několik let, tím jsou na dotčeném stanovišti úspěšnější C-strategové a společenstvo tedy tvoří jak R-, tak C-strategové. V případě disturbance takového společenstva jsou populace R-strategů nahrazeny ze semen, populace C-strategů převážně z vegetativních částí se zachovalými obnovovacími pupeny. V obnoveném společenstvu mají kompetiční výhodu C-strategové, protože vegetativní fragmenty obsahují mnohem více zásobních látek než semena. C-strategové tudíž regenerují rychleji, okamžitě zabírají uvolněný prostor a vytlačují kompetičně méně úspěšné druhy. Následující disturbance ale tentokrát zasáhne jedince C-strategů regenerující z fragmentů, jejichž zásoby jsou již vyčerpány. V tomto okamžiku jsou R-strategové ve výhodě, stihnou totiž odplodit, mají velkou zásobu semen v půdě, rychleji klíčí a rostou. Vše se zase opakuje a osud R-strategů závisí na tom, za jak dlouho nastane další disturbance.

Poslední výzkumy ukazují, že existuje skupina R-strategů, která se těmito obecně uznávanými strategiím poněkud vymyká. R-strategové totiž nespolehají jen na zásoby semen v půdě, ale jsou schopni i přes svůj krátký životní cyklus a rychlé dozrávání semen vegetativně regenerovat ze zásoby pupenů, podobně jako C-strategové, i po velmi silné disturbance. Tyto krátkověké rostliny však nemají žádné speciální orgány nesoucí zásobu pupenů (oddenky), pro regeneraci využívají jiný orgán obsahující určité množství zásobních látek — kořen.

Schopnost odnožovat z kořenů krátkověké druhy zvyhodňuje. Poraněný jedinec přežije, nashromážděné zásobní látky se nezničí a jsou využity pro jeho obnovení a tvorbu semen. U krátkověkých druhů, které tuto vlastnost nemají, celá rostlina zahyne, zásoby a vytvořená biomasa jsou zničeny. Růst rostlin regenerovaných z kořenů nebo jejich fragmentů je díky většímu množství zásobních látek rychlejší než růst semenáčků, což znamená výhodu v kompetici. Tato vlastnost je výhodná také v případě, kdy na narušeném stanovišti není ještě vytvořena dostatečná zásoba semen v půdě a populace by jinak zahynula.

*Příklad nepravidelně intenzivně narušovaného stanoviště. Okrajová část nádraží v Dyníně v jižních Čechách. Převládajícími druhy jsou např. pupalka dvouletá (*Oenothera biennis*), trtina křovištní (*Calamagrostis epigeios*), silenka nadmutá (*Silene vulgaris*), mák pochybný (*Papaver dubium*), lípnice smáčeknutá (*Poa compressa*)*





Jedinci rukve bahenní (*Rorippa palustris*) regenerovaní ze semen (A) a různě velkých kořenových fragmentů (B, C, D). Jak semena, tak fragmenty byly uloženy do substrátu ve stejném okamžiku. Je patrné, že regenerace rostlin z kořenových fragmentů je jednoznačně rychlejší a tyto rostliny jsou mohutnější než v případě regenerace ze semen, nahoře vlevo. Snímky J. Martínkové, pokud není uvedeno jinak ♦ Nahoře vpravo rostliny barborčky obecné (*Barbarea vulgaris*) v experimentu testujícím regenerační schopnosti a produkci semen tohoto druhu. Foto S. Mihulka ♦ Adventivní odnož z kořene u opakovaně kvetoucí pupalky Isslerovy (*Oenothera issleri*), dole vlevo. Foto L. Klimeš ♦ Adventivní pupeny na kořeni rukve bahenní (*R. palustris*), dole vpravo. Rostlina byla pěstována v umělých experimentálních podmínkách, které odpovídaly situaci v přírodě na konci jara. Stimulace tvorby adventivních pupenů byla provedena zničením veškeré nadzemní biomasy. Foto L. Klimeš

Krátkověkých druhů rostlin se schopností odnožovat z kořenů nalézáme ve střední Evropě jen několik. Patří mezi ně druhy zcela běžné, jako jsou barborčka obecná (*Barbarea vulgaris*, viz obr.), pupalka dvouletá (*Oenothera biennis*), česnáček obecný (*Alliaria officinalis*), drchnička rolní (*Anagalis arvensis*) či rukve bahenní (*Rorippa palustris*, viz obr.), ale i druhy vzácnější, jako je úporek pochybný (*Kickxia spuria*) či šklebivec přímý (*Misopates orontium*). Protože jde o vlastnost doposud přehlíženou, nemůžeme považovat seznam krátkověkých druhů se schopností odnožovat z kořenů po narušení za kompletní. Stejně tak je zatím poměrně obtížné zobecnit dosud získaná data.

Vlastnosti odnožujících druhů

Z dosavadního výzkumu lze nicméně odvodit, že nezbytným předpokladem pro odnožování z kořenů je tvorba adventivních pupenů, a to vznikajících z nediferencovaných meristemických buněk lokalizovaných mimo úžlabí listů (viz obr.). Adventivní pupeny se zakládají buď spontánně (barborčka obecná), nebo jako přímá reakce na poranění rostliny (pupalka dvouletá), anebo jsou přítomny již před poraněním a to jen spustí jejich růst v adventivní stonky (rukve bahenní).

Schopnost tvořit adventivní pupeny na kořenech není pro krátkověkou rostlinu zárukou, že vždy přežije závažné poranění.

Tuto schopnost ovlivňuje např. to, o který druh jde, protože regenerační schopnosti jsou značně druhově specifické. Dalším velmi významným faktorem, který rozhoduje o zachování poraněného jedince, je jeho věk. Příliš mladé rostliny ještě nemají pro růst adventivních pupenů vytvořeny dostatečné zásoby asimilátů v kořeni. Plodící jedinci mají zase zásoby již vyčerpány a vegetativní regeneraci nezvládnou. Nejlépe se s poraněním vyrovnávají dospívající rostliny ve vegetativní fázi vývoje.

Disturbance se však může objevit náhodně nejen ve vztahu k životní fázi rostliny, ale také kdykoli během roku. Pokud k disturbance dojde na podzim, populace jednotlivých druhů přežívajících zimu jako semena jí není dotčena. Dvouleté rostliny v té době buď již vytvořily semena, nebo jsou ve vegetativní fázi a mají dostatek zásob pro vegetativní regeneraci. Ozimé jednoletky klíčí v pozdním létě jsou však v této době mladé, nemají vytvořené dostatečné zásoby a disturbance pro ně má katastrofální následky.

Regenerační schopnosti poraněných druhů ovlivňuje i úživnost stanoviště. Na živinami bohatých stanovištích vytvoří poraněné druhy více nové biomasy. Experimenty provedené zatím jen na jednom z kořenoodnožujících druhů — barborce obecné — ukázaly zajímavou skutečnost, že jedinci pěstovaní v nádobách s nižší hladinou živin produkují po poranění relativně více biomasy než jedinci pěstovaní

ve úživnějších podmínkách (viz obr.). To je pravděpodobně dáno tím, že jedinci stresovaní nedostatkem živin vytvářejí na jednotku biomasy více zásob než jedinci v optimálních podmínkách, tudíž mají i relativně více zásob pro regeneraci.

S poraněním jedince a se schopností odnožovat z kořenů jsou úzce spojena i některá další pozorovaná zvláštní chování krátkověkých druhů. Je to např. opakované kvetení u normálně monokarpické (jednoukrát za život plodící) rukve bahenní nebo pupalky dvouleté či proměnlivost životního cyklu u již zmíněné rukve.

Disturbance je klíčový okamžik v historii narušovaného stanoviště, který významně ovlivní budoucnost všech zúčastněných jedinců a celého společenstva. V případě jedinců krátkověkých druhů se schopností odnožovat z kořenů je tato událost závažná, nemusí však nutně vést k uhybnutí poraněného jedince. Odnožování z kořenů umožňuje totiž poraněným rostlinám přežít odstranění veškeré jejich nadzemní biomasy, či dokonce fragmentaci jejich těla. Populace krátkověkých druhů s touto schopností pak nespolečají jen na zásobu semen v půdě, ale pro svou obnovu využívají i vegetativní regeneraci. To, že je tato schopnost skutečně výhodná v podmínkách narušovaných stanovišť, podporují i experimenty, ve kterých jedinci regenerovaní z kořenových fragmentů vytvářeli více semen než jedinci stejného druhu vyrostlí ze semen (viz obr.). Uvedené příklady naznačují, že za součást R-strategie musíme považovat i schopnost regenerovat z kořenů.