

Biologická fakulta Jihočeské university v Českých Budějovicích



Vliv kompetice a živin na dynamiku zásobních látek  
druhu *Plantago lanceolata*

Eliška Patáčová

Bakalářská práce 2007

Vedoucí práce: Štěpán Janeček

Patáčová E. 2007, Vliv kompetice a živin na dynamiku zásobních látek druhu *Plantago lanceolata*, [The influence of competition and soil fertility on dynamics of storage in species *Plantago lanceolata*], 39 pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

V Českých Budějovicích, dne 14.5.2007

.....

## **Annotation:**

This study investigates influence of strong competitor and soil fertility on growth and carbohydrate storage production of *Plantago lanceolata*, the usually subordinate species in plant communities, using experimental approach. As a dominant competitor *Poa pratensis* was used.

Tato práce byla podpořena grantem GAČR 526/06/0723, jejímž řešitelem je Jitka Klimešová.

## **Poděkování:**

Mé nevyčísitelné dík patří především mému panu školiteli Štěpánovi a pak jen o trochu menší Kantoj a v podstatě celému vědeckému týmu :o). Taky děkuju Dejvoj, Éle, Honzoi a Romče, že to se mnou vydrželi. A samozřejmě nesmím zapomenout na maminu, fotříka, Tíka a Mášu.

## Obsah:

1. Úvod.....	5
1.1. Cíle práce.....	8
1.2. Možné scénáře.....	8
1.3. Sledovaný druh a jeho kompetitor.....	9
2. Metodika.....	10
3. Výsledky.....	12
3.1. Vliv hnojení, kompetice a času na produkci biomasy druhu <i>Plantago lanceolata</i> .....	12
3.2. Vliv hnojení, kompetice a času na investice druhu <i>Plantago lanceolata</i> do jednotlivých orgánů.....	13
3.3. Vliv hnojení, kompetice a času na specifickou listovou plochu druhu <i>Plantago lanceolata</i> .....	18
3.4. Vliv hnojení a času na produkci biomasy kompetitora ( <i>Poa pratensis</i> ).....	20
3.5. Vliv hnojení, kompetice a času na koncentraci zásobních látek v kořenech druhu <i>Plantago lanceolata</i> .....	23
3.6. Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství zásobních látek v kořenech.....	28
3.7. Vliv hnojení, kompetice a času na poměr zásobních látek/ celkové biomasy druhu <i>Plantago lanceolata</i> .....	32
4. Diskuse.....	34
5. Závěr.....	36
6. Citovaná literatura.....	37

## Úvod:

Jednou ze základních vlastností všech živých organismů včetně rostlin je příjem a využití zdrojů z prostředí pro růst a reprodukci. U rostlin jsou primárními zdroji především světlo, CO<sub>2</sub>, voda a živiny. Mezi zdroje lze zahrnout i „sekundární“ rostlinné produkty, které jsou rostlinou dále využívány, jako jsou cukry, proteiny a obranné chemikálie (Bazzaz and Grace 1997). Další velice důležitou rostlinnou funkcí je skladování - široce definované jako zásoby uchovávané v rostlině, které mohou být využity v budoucnu jakožto zdroj látek či energie. Skladování se dá rozdělit do třech tříd: akumulace, vytváření zásob a recyklace (Chapin et al. 1990). Akumulace je zvyšování množství v danou chvíli neupotřebitelných látek. K akumulaci dochází, když příjem převyšuje požadavky pro růst a údržbu (Millard 1988). V případě omezení, či zastavení příjmu mohou být takto akumulované látky využity pro podporu růstu. Recyklace je opětovné použití látek, které jsou následovně uloženy jakožto zásobní či reinvestovány do fyziologických funkcí, které podporují růst nebo obranu. Pokud recyklace chybí, jsou látky „ztraceny“. Vytváření zásob zahrnuje metabolicky regulované procesy směřující k ukládání látek, které mohou jinak podporovat růst; toto vytváření rezerv soutěží přímo o zdroje s růstem a obranou (Chapin et al. 1990).

Zdroje získané z prostředí a zpracované v rostlině jsou investovány do různých rostlinných částí a funkcí (růst, reprodukce, obrana). Předpokládá se, že způsob investování je směřován k maximální reprodukční úspěšnosti (Bazzaz and Grace 1997).

Mezi hlavní komponenty uhlíkových zásob patří oligo- či polysacharidy (především škroby a fruktany) a volné mobilní sacharidy (především glukóza, fruktóza a sacharóza). Zásobní karbohydráty jsou formovány v listech a dlouhodobě skladovány v bázích stonku, kořenech a rozličných zásobních orgánech (např. v hlízách, oddencích či cibulích). Tyto zásoby jsou v případě potřeby využity jako zdroj energie či uhlíku v různých částech rostliny. Toto může způsobit významné kolísání v čase v daných částech rostliny (Steen and Larsson 1986).

Zatímco škrobům jakožto zásobním látkám byla v minulosti věnována poměrně velká pozornost, polymery fruktózy (fruktany) byly často opomíjeny (Hendry 1987). Nicméně se ukazuje že jsou fruktany v rostlinné říši poměrně rozšířeny. Fruktany jsou tvořeny jednoděložnými i dvouděložnými rostlinami a zelenými řasami. Jsou to lineární nebo větvené polymery fruktózy, které se vyskytují zhruba u 12% kvetoucích druhů rostlin (Hendry 1987). Fruktany jsou na rozdíl od škrobů skladovány v rostlinných vakuolách (Crafts-Brandner

2005). Fruktany mají menší stupeň polymerizace než škroby, obvykle do 50 jednotek fruktózy. Sloučeniny odpovídající této definici mohou, ale nemusejí obsahovat připojenou molekulu glukózy ([www.megazyme.com](http://www.megazyme.com)). Glukóza se nachází v rostlinách jako jeden z produktů fotosyntézy a představuje pro rostliny zásobu energie. Hromadí se především v plodech. Kromě toho je podjednotkou řady přírodních oligosacharidů, např. maltosy, sacharosy, galaktosy aj. a polysacharidů, např. škrobu nebo glykogenu. Fruktóza je nejrozšířenější a nejsladší přírodní cukr. Vyskytuje se v různých rostlinných šťávách a v medu. Sacharóza je nejběžnější disacharid. Skládá se z jedné molekuly glukózy a jedné molekuly fruktózy. Sacharosa je v přírodě velmi rozšířená. Je důležitým metabolickým produktem všech zelených rostlin, kde slouží jako transportní rozpustný sacharid.

Hlavní funkce sacharidů v rostlinách je ukládání energie v organismu. Jejich role je však větší než jen skladování – např. metabolismus fruktózy může mít vliv na toleranci rostlin na sucho a zimu, fruktany také mohou pomoci v obraně proti infekcím (pomocí patogenů) (Crafts-Brandner 2005). Odbourávání fruktanů v apoplastech funguje ke stabilizování buněčných membrán vystavených mrazovým teplotám (Van der Ende et al. 2004). V přírodních podmínkách může být tvorba a využívání zásobních karbohydrátů v rostlině ovlivněno mnoha faktory jak abiotickými (např. dostupností živin vody a CO<sub>2</sub>) tak biotickými (např. kompeticí).

Kompetici lze definovat jako tendenci sousedních rostlin využívat ty samé kvanta světla, ionty minerálních živin, molekuly vody či prostor (Grime 1979). Kompetice bývá nejsilnější mezi rostlinami se shodným životním cyklem. Jedinci, schopní využít větší podíl zdrojů, začnou brzdit v růstu jedince, kteří jsou schopni si přivlastnit menší podíl zdrojů. Následkem konkurence dochází ke snížení produkce biomasy, někdy spojené s tvarovými změnami, kterými se rostliny snaží vyrovnat s nepříznivou situací (Grime 2001).

Hlavní vlastnosti rostlin, které ovlivňují výsledek kompetice jsou: rychlé klíčení a růst v počátečních fázích vývoje, délka vegetačního období, délka života, výška rostliny, rychlost fixace oxidu uhličitého, způsob reprodukce, regenerační schopnost, růst a aktivita kořenového systému, schopnost adaptace na nepříznivé podmínky a množství zásobních látek. Rychlé klíčení semen a růst v počátečních fázích vývoje je závislý na využití zásobních látek uložených v semeni, kdy se zásobní látky musí stát zdrojem energie a částečně i uhlíkatých koster v celé klíčící rostlině (Šetlík unpublished). Je důležité, kdy rostlina a její kompetitor začínají klíčit a růst, pokud rostlina začne dřív, má větší šanci být v kompetici úspěšnější či se jí vyhnout. Při kompetici hrají důležitou roli i změny prostředí v čase, zatímco jedna vegetační sezóna může být výhodnější pro kompetitora v jiné může být naopak znevýhodněna

daná rostlina. Výška rostliny je dalším důležitým faktorem ovlivňující úspěšnost kompetitorů – vyšší rostlina přeroste ostatní, čímž sama získá více světla a zároveň zastíní a znevýhodní menší rostliny v okolí. Důležitou úlohu při růstu rostliny hraje také rychlost fixace oxidu uhličitého. Tato fixace je prvním krokem fyziologického pochodu v rostlině, při kterém postupně vzniká triosa fosfátu, fruktóza 6-fosfát, glukóza 6-fosfát, ADP-glukóza a škrob. Z UDP-glukózy a fruktózy 6-fosfátu bývá často syntetizována sacharóza, která je exportována do dalších částí rostlin, v závislosti na požadavcích (Heldt 2005, Bazzaz and Grace 1997). Úspěšná reprodukce, jakým způsobem je rostlina opylována, kolik semen vyprodukuje, jak se semena šíří do okolí a jak jsou schopné se na novém místě udržet jsou důležité faktory ovlivňující kompetici v samém počátku. Schopnost vytvářet morfologické nebo fyziologické přizpůsobení na lokální půdní prostředí může být zásadní pro úspěch v kompetici o půdní zdroje (Casper and Jackson 1997).

Kompetitivní interakce mezi rostlinami jsou výsledkem kombinace efektů kompetice o několik zdrojů, které se mohou lišit v jejich stupni asymetrie. Základní koncept kompetiční asymetrie je, že větší rostliny mají kompetiční výhodu ve srovnání s malými druhy (Weiner 1990). Asymetrická kompetice zvyšuje nerovnoměrnost ve velikosti populací, rozdíly ve fitness a v přežívání uvnitř populace (Weiner 1990) a zvyšuje se v prostředí bohatém na živiny, kde mají výhodu větší druhy (Schippers et al. 1999). V čemž se liší dvě základní teorie kompetice v závislosti na úrodnosti půdy. Grime (1979) zastává názor, že intenzita kompetice vzrůstá v úrodných půdách a klesá se stresem. Tilman (1982, 1988) říká, že intenzita kompetice je buď nezávislá nebo klesá s dostupností zdroje.

Kompetice se u rostlin dělí na nadzemní a podzemní. Obecně je kompetice o světlo více asymetrická a kompetice o půdní zdroje více symetrická (Weiner 1990). Díky tomu, že kompetice o světlo je více asymetrická, dochází kvůli ní k častějšímu vymírání subordinantních druhů (Lepš 1999). Většina kompetičních interakcí mezi rostlinami se děje právě v podzemí. Zatímco nadzemní kompetice primárně zahrnuje jen jediný zdroj – světlo, podzemní kompetice zahrnuje široký okruh půdních zdrojů, zahrnující vodu a zhruba 20 esenciálních minerálních živin. Atributy, které ovlivňují podzemní kompetiční schopnost jsou hustota kořenů, velikost plochy, plasticita kořenového růstu kompetitorů nebo přítomnost enzymů v živinovém příjmu (Casper and Jackson 1997). Zjednodušeně řečeno, je jednodušší získat světlo než živiny z půdy (Huston and DeAngelis 1994; Weiner and Thomas, 1986). V mnoha případech vede zvýšení úrodnosti půdy ke snížení druhové bohatosti (Mountford et al. 1993). Vliv živin je docela překvapivý – s větší dostupností zdroje jsou některé druhy vedeny více pravděpodobně k vymírání, než v případě živinového nedostatku (Lepš 1999).

S vyššími hodnotami živin stoupá asymetrie kompetice (Keddy et al. 1997). Se zvýšením množství živin v půdě se snižuje živinová limitace ve společenstvu, což vede ke zvýšení nadzemní biomasy a zároveň tedy ke zvýšení kompetice o světlo (Lepš 1999; Goldberg and Miller 1990). Živiny jsou v půdě rozmístěny nerovnoměrně do míst s větší a menší koncentrací a vyskytují se v trojrozměrném prostoru, zatím co světlo se vyskytuje více či méně dvojrozměrně a může být jednoduše zachyceno většími rostlinami (Lepš 1999). V některých pracích je uváděno, že půdní oblasti s vyčerpaným zdrojem mohou být výsledkem silné kompetice a to i v úrodných půdách (Campbell et al. 1991).

Cílem této práce je pomocí experimentu zjistit, jak přítomnost silného kompetitora a hnojení ovlivňuje růst a hospodaření se zásobami u menší, ve společenstvu podřízené, rostliny. Jako modelové druhy byly pro tuto práci vybrány *Poa pratensis*, jakožto velký dominantní druh a *Plantago lanceolata* jakožto druh menší a v rostlinných společenstvech obvykle „subordinantní“.

Měly by být testovány tyto scénáře chování (hypotézy):

**1a/** Kompetiční prostředí zásadním způsobem ovlivňuje růst jednotlivých rostlin (Grime 2001). Jedna z variant chování rostliny v přítomnosti kompetitora je, že se rostlina snaží s kompetitorem „soutěžit“ a získat větší část zdrojů. Může růst do výšky a kompetitora přerůst, ale také může zvětšovat svou listovou plochu, stejně tak v podzemí rostlina zvětšovat kořenovou biomasu či rychlost příjmu živin a vody. Takovéto změny chování jsou však značně omezeny základními vlastnostmi a celkovou architekturou dané rostliny.

**1b (alternativní) /** Druhá varianta je, že se rostlina snaží kompetici vyhnout, zvýší svojí perzistenci ve společenstvu nahromaděním zásob „na zlé časy“ v možnosti že v budoucnu bude kompetice slabší.

**2/** Přísun živin pomůže většímu druhu (zde *Poa pratensis*) který bude mít v hnojeném prostředí kompetiční výhodu.



## Sledovaný druh a jeho kompetitor:

Jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata* L.), lidovými názvy také myší ouško, ranocel, celník hojílek či volský jazyk, je vytrvalá bylina z čeledi jitrocelovitých (Plantaginaceae), která vytváří přízemní růžici dlouze kopinatých celokrajných listů. Z listové růžice vyrůstá několik přímých stvolů, které jsou 10 až 30cm vysoké a nesou krátký vejčitý klas s drobnými pravidelnými květy. Plod je vejčitá tobolka obsahující dvě dosti velká leskle hnědá semena. Kvetे od května do září.

Je to původně euroasijský druh, který je nyní hojně rozšířen po celém světě – subarktické oblasti, Alpy i nízko položené tropické oblasti. (Sagar and Harper 1964, Carves et al. 1980). Dle Holm et al. (1977) je jitrocel kopinatý jeden ze dvanácti neúspěšnějších nepěstovaných kolonizujících druhů. Obecně můžeme jitrocel kopinatý nalézt na travnatých místech, loukách, pastvinách a podél cest. V České Republice se vyskytuje hojně od nížin až po vrcholy hor.

Jitrocel kopinatý je ceněn a sázen ve smíšených pastvinách ve Velké Británii a v Evropě od roku 1700, je dobře přijímán dobyt看em, obecně rozšířen a úspěšně je adaptován na travní společenstva mírného pásma (Steward unpublished).

Lipnice luční (*Poa pratensis* L.), z čeledi lipnicovitých (Poaceae), je vytrvalá travina vysoká přes 1 m rostoucí v trsech. Čepele listů jsou ploché, stébelné listy jsou přímo odstálé a tuhé. Květenství vytváří přímé rozkladité laty. Kvetе v květnu a červnu. Plod je malá obilka. Ve volné přírodě roste lipnice luční hojně na loukách, na mezích a podél cest a rovněž tak ve světlých lesích. Lipnice luční je jednou ze základních složek lučních směsí a je to hospodářsky významná pícnina. Lipnice jakož to tráva je všeobecně silný kompetitor. Lipnice luční má širokou ekologickou amplitudu, roste jak na živinami bohatých tak na živinami relativně chudých stanovištích, a můžeme jí najít jak na vlhkých tak suchých půdách.

## Metodika:

Pokus byl založen 30.6.2004. Předtím byli jitrocel i lipnice předpěstovány (3 týdny) ze semínek. Poté byly malé rostlinky vysazeny do 336-ti květináčů se substrátem složeným z písku, zahradnického substrátu a venkovní zeminy v poměru 12:6:1. Byly použity 2 druhy ošetření (treatmenty): 1/ hnojení 2/ kompetice, jejich kombinace a kontrola bez zásahu. V treatmentu „hnojení“ byly do květináčů vsazeny hnojící tyčinky – dvě na jeden květináč, hnojivem bylo Flora – tyčinkové hnojivo univerzální (celkový dusík jako N 10,2%, amonný dusík jako N 3,0%, močovinový dusík jako N 6,5%, fosforečnany rozpustné v minerální kyselině jako P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 6,6%, draslík jako K<sub>2</sub>O vodorozpustný 6,1%, hořčík jako MgO 2,0%).

Jednotlivé rostliny byly odebírány během měsíce a půl v týdenních intervalech (12.7.2004, 19.7.2004, 27.7.2004, 2.8.2004, 9.8.2004, 16.8.2004, 23.8.2004). Bylo použito 40 květináčů pro jeden odběr, 10 pro každou variantu. Navíc byl uskutečněn jeden odběr na podzim pro zjištění zásobních karbohydrátů na konci vegetační sezóny (4.10.2004) a jeden na jaře následujícího roku pro zjištění stavu zásob po období vegetačního klidu (11.4.2005). V těchto dvou odběrech bylo použito 28 květináčů, 7 pro každou variantu. V treatmentu „kompetice“ byl odebírán i kompetitor. Poté byly rostliny rozděleny na nadzemní a podzemní části. Jitrocelová nadzemní část se dále rozdělila na stonky s květy (investice do generativní reprodukce) a listy. Listy byly následně skenovány na 300 dpi pro pozdější výpočet listové plochy. Suché listy byly vždy z rostliny odstraněny. Všechny nadzemní části a kořeny kompetitora (*Poa pratensis*) byly sušeny (při 75°C) a zváženy. Kořeny jitrocele, které se nadále používaly na analýzy karbohydrátů, byly lyofilizovány. Za použití listové plochy, která byla počítána z naskenovaných listů o známém rozlišení, a suché váhy listů, byla spočítána specifická listová plocha (SLA), což je plocha listu v m<sup>2</sup>/ váha sušiny v kg.

Lyofilizované vzorky kořenů jitrocele z pěti odběrů (19.7.2004, 2.8.2004, 16.8.2004, 4.10.2004, 11.4.2005) byly rozemlety na jemnou moučku (mlýnek pulverisette, fa. Fritsch). Před vlastními analýzami proběhl screening na přítomnost polysacharidů (fruktanů a škrobů) pomocí enzymatických analýz. Koncentrace škrobů u 5-ti analyzovaných vzorků byly na hranici citlivosti metody (průměr 0,4%; protokol: <http://secure.megazyme.com/downloads/en/data/K-TSTA.pdf>), proto bylo od zjišťování obsahu škrobů upuštěno a z polysacharidů byly stanovovány pouze fruktany.

Jedním z nejjednodušších stanovení obsahu fruktanů je založeno na měření obsahu fruktózy po jejich hydrolyze. Byla použita metoda Megazyme (AOAC Megazyme 999.03, AACC Megazyme 32.32). Nejprve jsou ze vzorku odstraněny ostatní poly-, di- a monosacharidy. Sacharóza je hydrolyzována na glukózu a fruktózu pomocí specifické sacharázy. Současně se škrob a maltosacharidy hydrolyzují na glukózu sdruženou vysoce čistou beta-amylasou, pullulanasou a maltosou. Tyto redukující cukry jsou poté redukovány na cukerné alkoholy díky alkalickému boranu. Roztok je neutralizován a přebytek boranu je odstraněn pomocí zředěné kyseliny octové. Fruktan je hydrolyzován na fruktózu a glukózu čištěnou fruktanózou a vzniklé redukující cukry (fruktóza a glukóza) jsou měřeny pomocí metody PAHAB redukující cukry ([www.megazyme.com](http://www.megazyme.com)). Poté byl roztok měřen ve spektrofotometru proti vlnové délce 410nm. Z naměřených hodnot a navážek bylo pomocí programu Mega-Calk ([www.megazyme.com](http://www.megazyme.com)) vypočítáno množství fruktanů ve 100g sušiny kořenů.

Další použitou metodou byla exktakce volných sacharidů ethanolem. 100mg namletého suchého vzorku kořenů bylo v 5ml ethanolu inkubováno ve vodní lázni v 83°C po dobu 12ti minut (průběžně po 3 minutách mícháno na vortexu) a pak 10 minut odstředováno v centrifuze. Roztok byl slit a k usazenině bylo opět dodáno 5ml ethanolu a celý postup se opakoval třikrát. Po posledním slití byl roztok ethanolu a volných sacharidů vysušen v sušárně na 50°C. Sušina byla rozpuštěna v 10ml destilované vody. Roztok byl dále přefiltrován a použit pro chromatografickou analýzu (na glukózu, fruktózu a sacharózu).

Chromatografická analýza byla provedena pomocí kapalinové chromatografie na systému ICS-3000 od firmy Dionex, s elektrochemickým detektorem a kolonou CarboPac PA1. Jako eluent byl použit 200 mM NaOH. Standardy fruktózy, glukózy a sacharózy byly použity od firmy Dr. Ehrenstorfer.

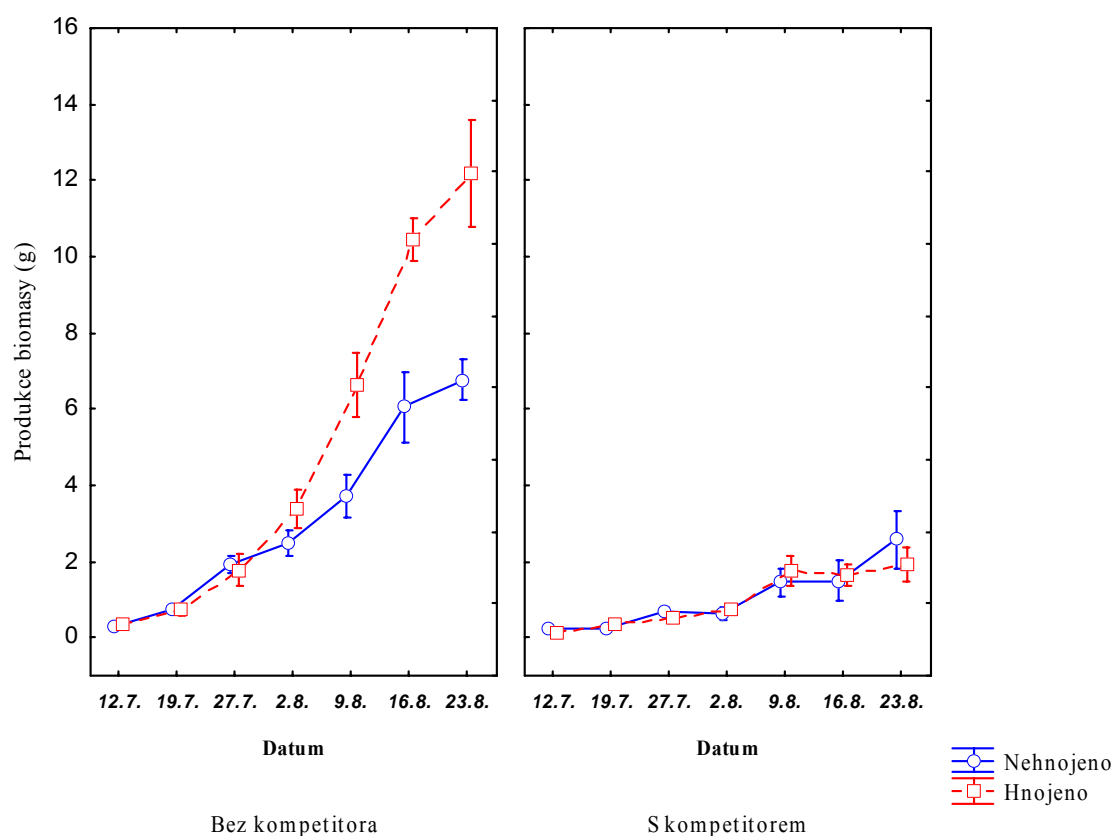
Výsledky byly zpracovány v programu Statistica 7, za použití metod analýz variance (ANOVA, MANOVA). U procentuálních údajů jsou výsledky arcsinově transformovány ( $p' = \arcsin \sqrt{p}$ ). Bylo pracováno na hladině významnosti  $p = 0,005$ .

## Výsledky:

### 1/ Vliv hnojení, kompetice a času na produkci biomasy druhu *Plantago lanceolata*

**Tabulka 1:** Vliv hnojení, kompetice a času na produkci biomasy (ANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	246	6	82,1	<b>0,000*</b>
Hnojení	246	1	26,4	<b>0,000*</b>
Kompetice	246	1	283	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	246	6	5,3	<b>0,000*</b>
Čas*Kompetice	246	6	35,3	<b>0,000*</b>
Hnojení*Kompetice	246	1	28,4	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	246	6	6,3	<b>0,000*</b>



**Graf 1:** Vliv hnojení, kompetice a času na produkci biomasy *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

Produkce biomasy v nepřítomnosti kompetitora je v hnojeném prostředí téměř dvakrát větší než v prostředí nehnojeném. Rostlina má dostatek živin, není ničím omezována a může

tedy více růst. S kompetitorem nemá hnojení na produkci biomasy druhu *Plantago lanceolata* výrazný vliv (Graf 1, Tabulka 1). Toto je pravděpodobně způsobeno tím, že je jeho produkce potlačena silným kompetitorem, který má v hnojeném prostředí výrazný nárůst biomasy (Graf 8, Tabulka 6).

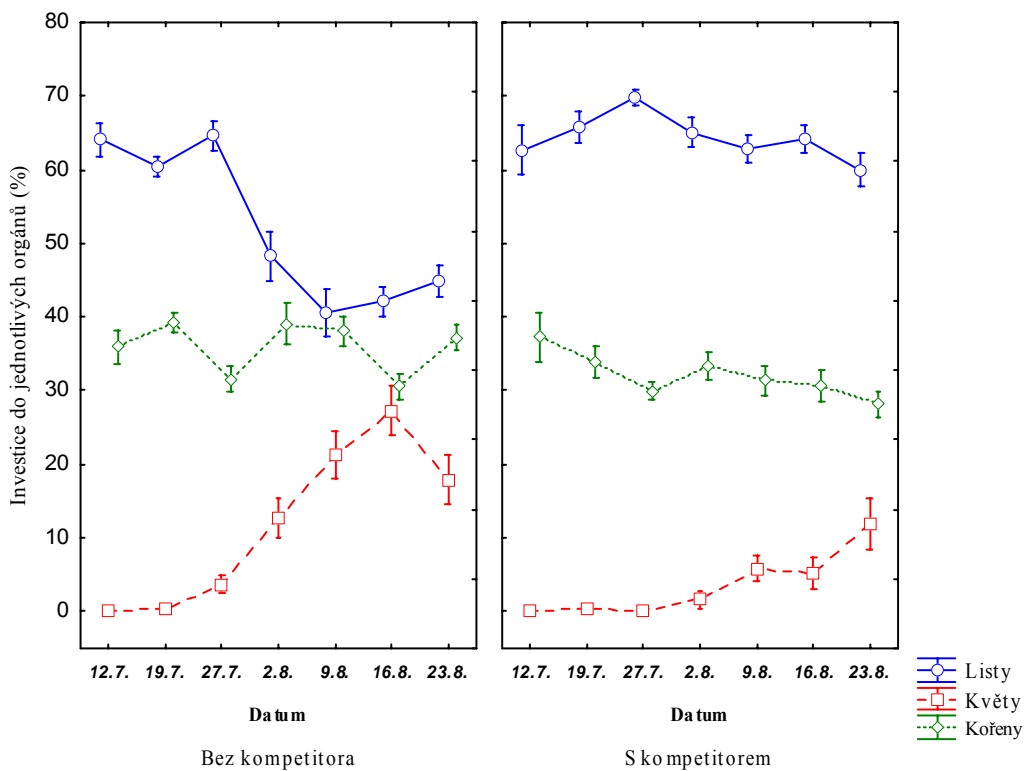
## 2/ Vliv hnojení, kompetice a času na investice druhu *Plantago lanceolata* do jednotlivých orgánů

**Tabulka 2:** Vliv hnojení, kompetice a času na relativní investice (%) do jednotlivých rostlinných orgánů. Data byla arsin. transformována (MANOVA).

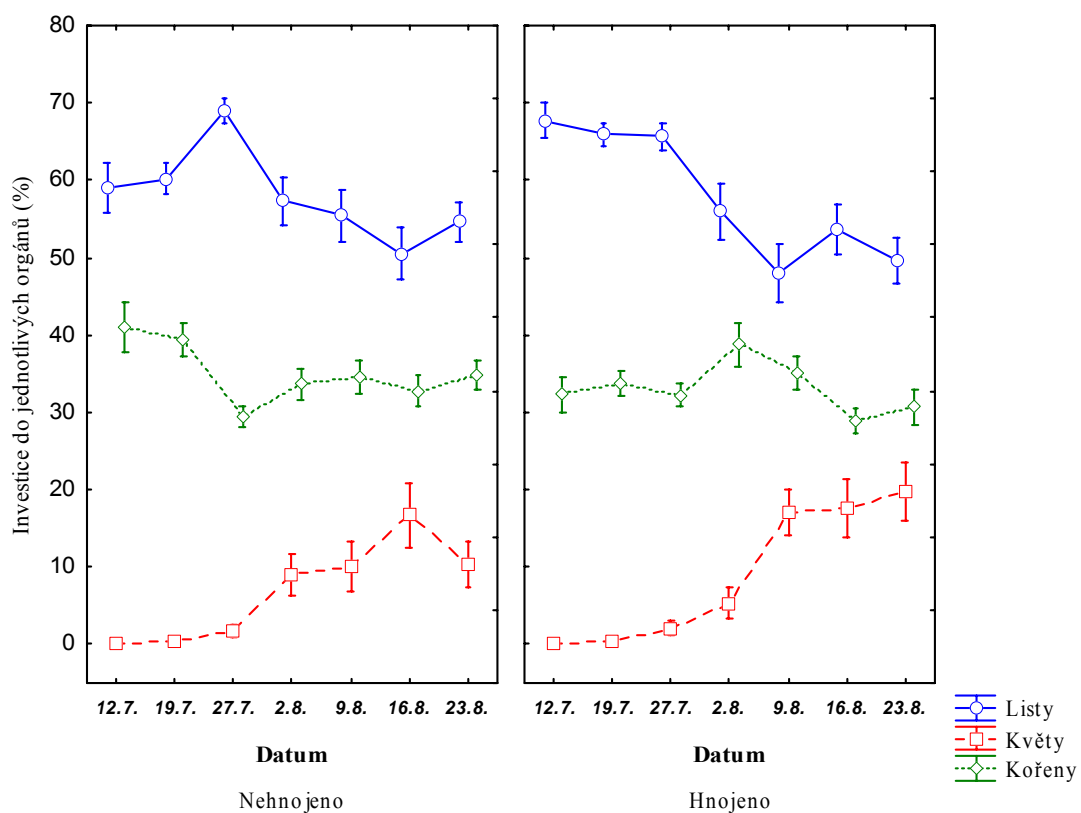
	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	690,6	18	8,59	<b>0,000*</b>
Hnojení	244	3	1,88	0,133
Kompetice	244	3	35,57	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	690,6	18	1,95	<b>0,010*</b>
Čas*Kompetice	690,6	18	3,48	<b>0,000*</b>
Hnojení*Kompetice	244	3	2,37	0,071
Čas*Hnojení*Kompetice	690,6	18	0,56	0,928

V nepřítomnosti kompetitora se v průběhu sezóny zvyšuje poměr množství investic do reprodukčních orgánů (maximum je v půlce srpna) a to na úkor investic do listů, který průběžně klesá (Graf 2, Tabulka 2). S kompetitorem je pokles relativních investic do listů menší a klesá pozvolněji, stejně jako přibývání investic do květu, které výrazněji začíná až od půlky sezóny, je téměř o polovinu menší než bez kompetitora a maximum má až ke konci srpna. Bez kompetitora jsou u relativních investic do kořenů viditelné dva záporné výkyvy, v prostředí s kompetitorem je klesání pozvolné.

Relativní množství investic do listů je v hnojeném prostředí na začátku vyšší než v opačném případě bez hnojení, a v průběhu celé sezóny klesá (Graf 3, Tabulka 2). Relativní investice do listů v nehnojeném prostředí mají maximum v sezóně a pak také klesají. Průběh poklesu investic do listů a nárůstu investic do květů bez hnojení je obdobný jako průběh bez přítomnosti kompetitora, ale pokles ani nárůst nejsou tak výrazné. V hnojeném prostředí také stoupá relativní množství investic do květů na úkor investic do listů, ale maximum investic do květů je vyšší než v nehnojeném prostředí a je posunuto na konec srpna.



**Graf 2:** Vliv kompetice a času na relativní investice (%) do jednotlivých rostlinných orgánů (vynesen průměr a s.e.).

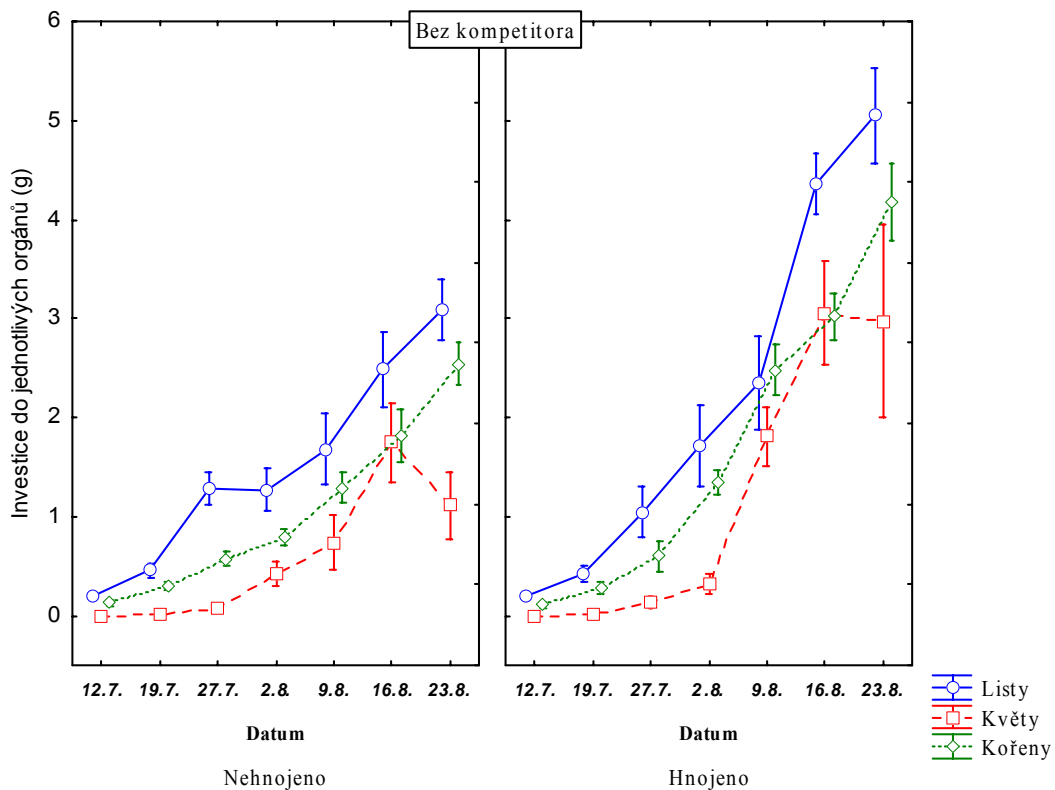


**Graf 3:** Vliv hnojení a času na relativní investice (%) do jednotlivých rostlinných orgánů (vynesen průměr a s.e.).

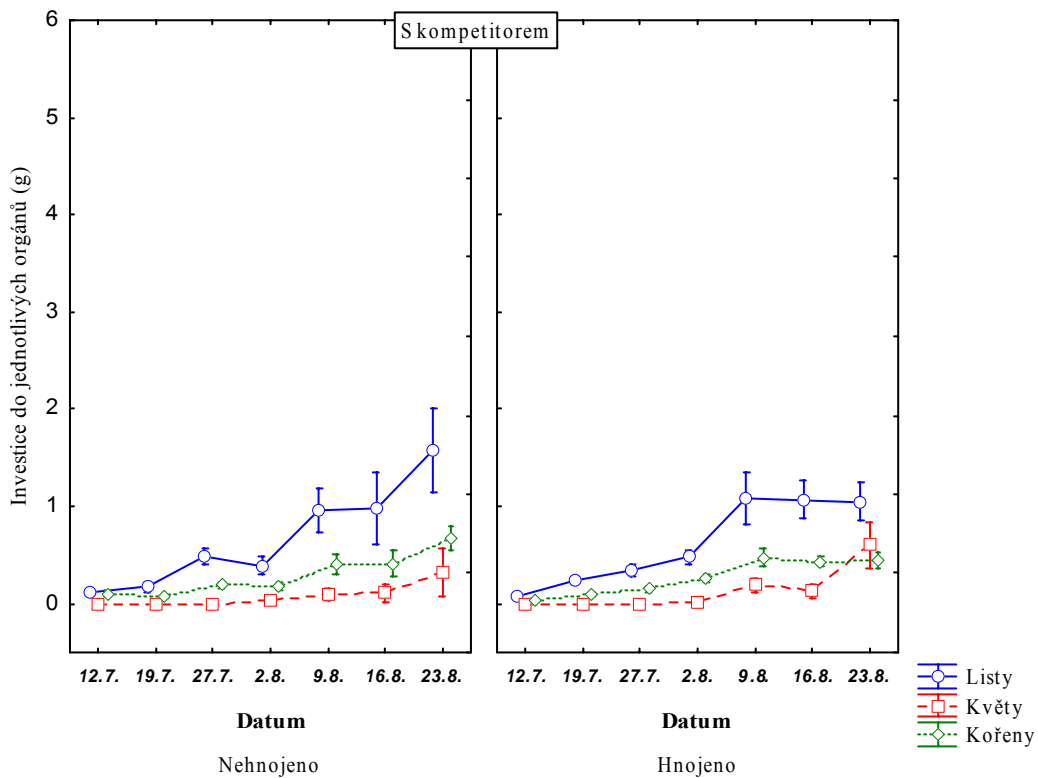
**Tabulka 3:** Vliv hnojení, kompetice a času na reálné investice do jednotlivých rostlinných orgánů. (MANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	690,6	18	22,7	<b>0,000*</b>
Hnojení	244	3	12,7	<b>0,000*</b>
Kompetice	244	3	143,5	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	690,6	18	2,6	<b>0,000*</b>
Čas*Kompetice	690,6	18	15,2	<b>0,000*</b>
Hnojení*Kompetice	244	3	13,4	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	690,6	18	2,6	<b>0,001*</b>

Reálné investice do jednotlivých rostlinných orgánů v hnojeném prostředí bez kompetitora jsou zhruba o třetinu vyšší než v prostředí bez hnojení (Graf 4, Tabulka 3). Hodnoty investic v prostředí s kompetitorem jsou menší než v prostředí bez kompetitora (Graf 5, Tabulka 3). S kompetitorem nejsou rozdíly mezi hnojeným a nehnojeným prostředím nijak zvlášť markantní, v nehnojeném prostředí na konci léta investice do listů stále rostou, ale v hnojeném prostředí zůstávají konstantní.



**Graf 4:** Vliv hnojení, kompetice a času na investice do jednotlivých rostlinných orgánů (vynesen průměr a s.e.).



**Graf 5:** Vliv hnojení a času na investice do jednotlivých rostlinných orgánů (vynesen průměr a s.e.).



**Tabulka 4:** Vliv hnojení, kompetice a času na poměr biomasa kořenů kořeny/nadzemní biomasa (ANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	246	6	1,408	0,212
Hnojení	246	1	1,762	0,186
Kompetice	246	1	0,174	0,677
Čas*Hnojení	246	6	1,554	0,161
Čas*Kompetice	246	6	1,24	0,286
Hnojení*Kompetice	246	1	3,275	0,072
Čas*Hnojení*Kompetice	246	6	0,746	0,613

Poměr biomasa kořenů/nadzemní biomasa se v průběhu experimentu statisticky významně neměnil a také nebyl zjištěn vliv kompetice a hnojení na tento parametr (Tabulka 4).

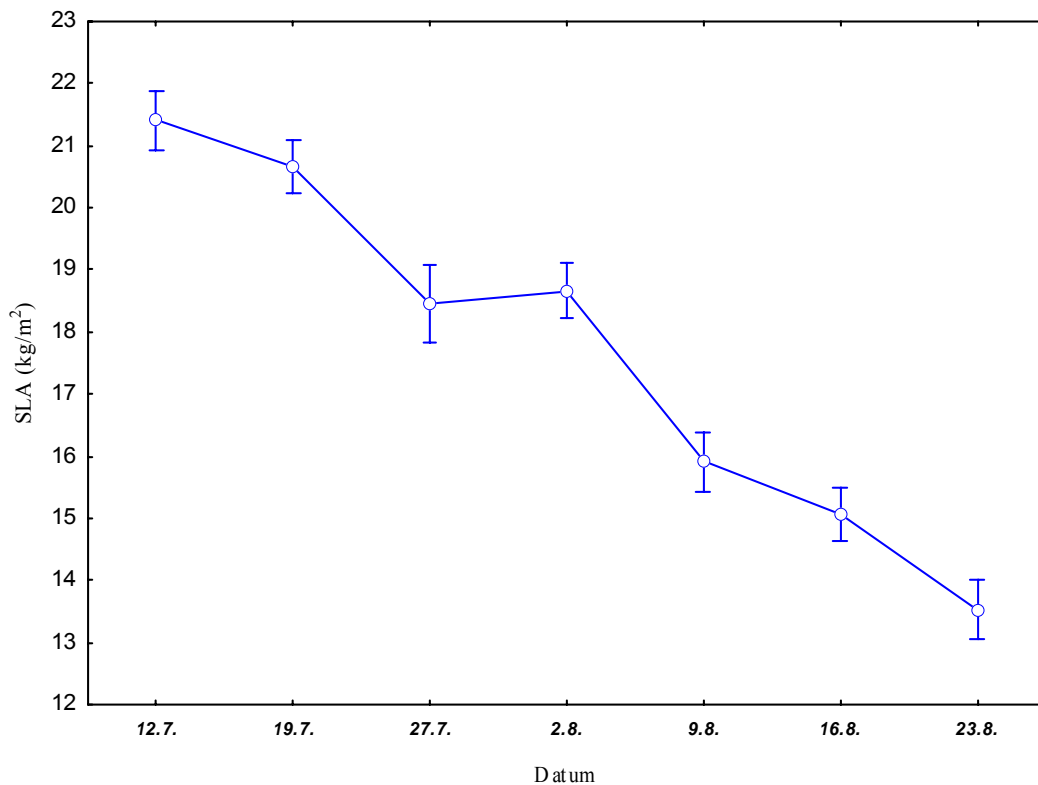
### 3/ Vliv hnojení, kompetice a času na specifickou listovou plochu druhu *Plantago lanceolata*

**Tabulka 5:** Vliv hnojení, kompetice a času na specifickou listovou plochu - SLA (ANOVA).

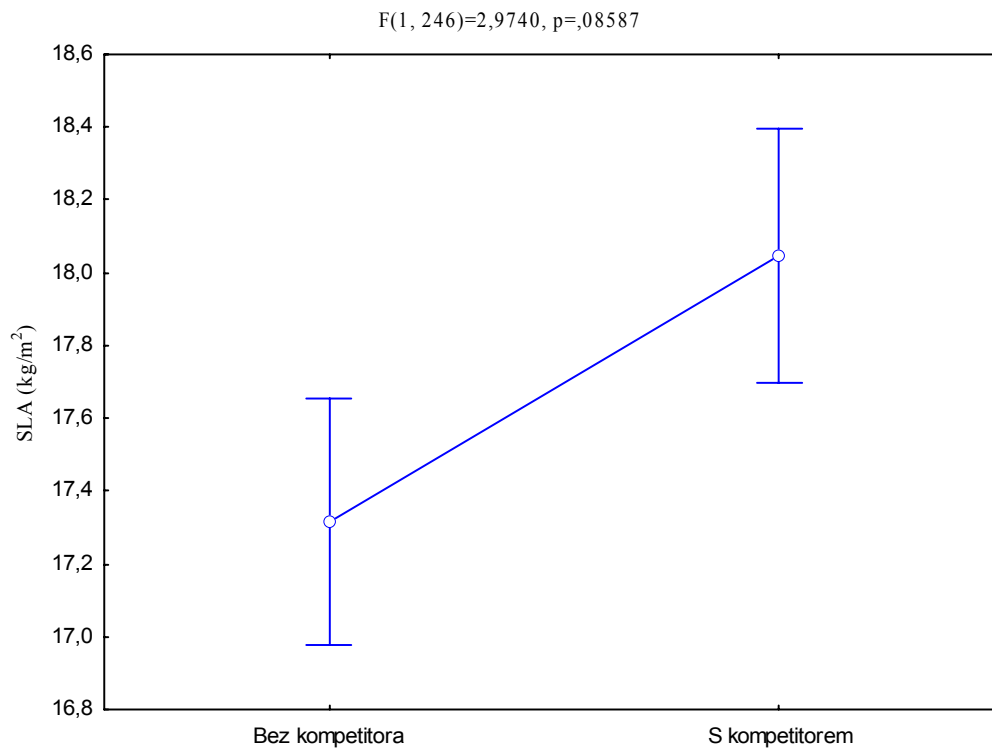
	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	246	6	37,14	<b>0,000*</b>
Hnojení	246	1	0,18	0,673
Kompetice	246	1	2,97	0,086
Čas*Hnojení	246	6	1,2	0,309
Čas*Kompetice	246	6	0,85	0,529
Hnojení*Kompetice	246	1	0,96	0,328
Čas*Hnojení*Kompetice	246	6	1,42	0,208

Specifická listová plocha klesala během růstu rostlin (Graf 6, Tabulka 5).

S kompetitorem je SLA větší, rostlina soutěží o světelný zdroj a zvětšuje svou specifickou listovou plochu. Tento effect byl ovšem jen „marginálně“ signifikantní (Graf 7, Tabulka 5).



**Graf 6:** Vliv času na specifickou listovou plochu – SLA (vynesen průměr a s.e.).



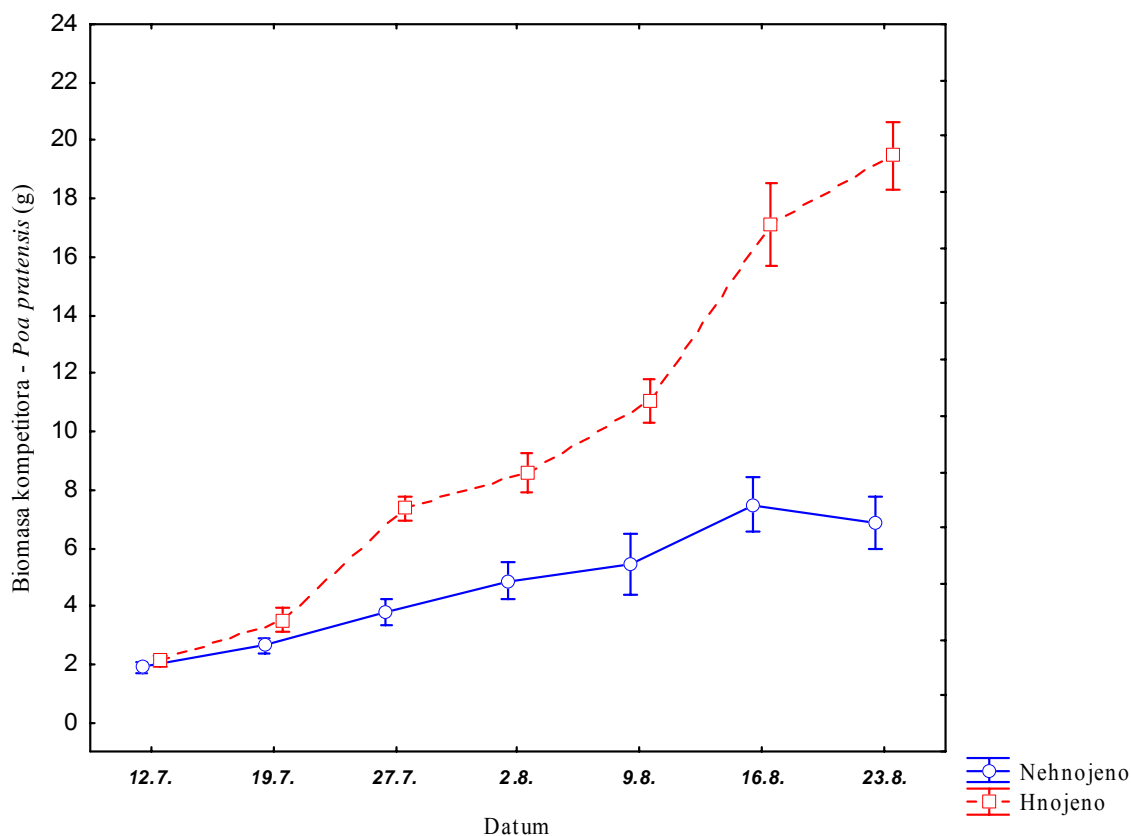
**Graf 7:** Vliv kompetice na specifickou listovou plochu – SLA (vynesen průměr a s.e.).

#### 4/ Vliv hnojení a času na produkci biomasy kompetitora (*Poa pratensis*)

**Tabulka 6:** Vliv hnojení a času na produkci biomasy kompetitora (*Poa pratensis*) (ANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	123	6	62,7	<b>0,000*</b>
Hnojeno	123	1	162,1	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	123	6	17,5	<b>0,000*</b>

V hnojeném prostředí je produkce biomasy *Poa pratensis* mnohem větší (Graf 8, Tabulka 6). Na rozdíl od *P. lanceolata* (Graf 1) rozdíl mezi biomasou druhu *P. pratensis* v kompetičním hnojeném a kompetičním nehnojeném prostředí stále roste.



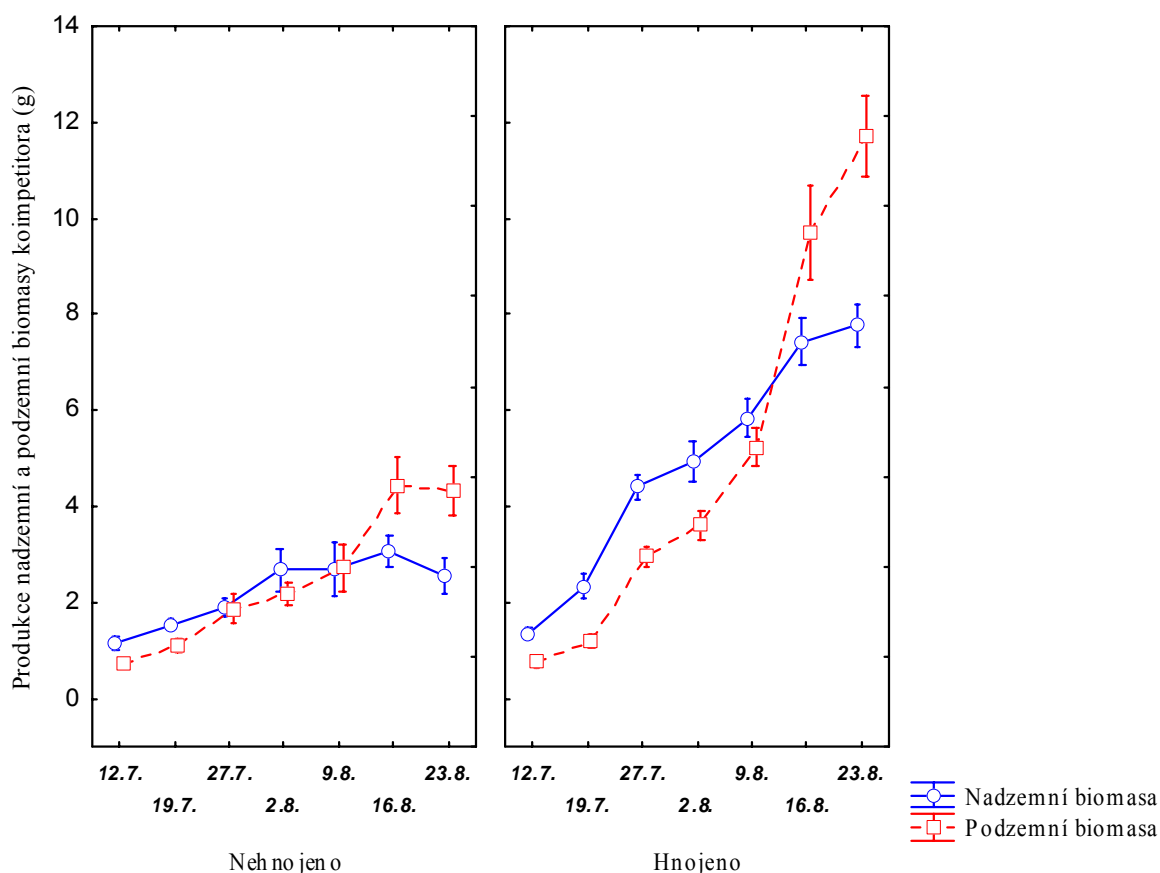
**Graf 8:** Vliv hnojení a času na produkci biomasy kompetitora (*Poa pratensis*) (vynesen průměr a s.e.).

**Tabulka 7:** Vliv hnojení a času na produkci nadzemní a podzemní biomasy kompetitora (*Poa pratensis*) (MANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	123	12	33,99	<b>0,000*</b>
Hnojeno	123	2	96,49	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	123	12	9,52	<b>0,000*</b>

Investice do nadzemní a podzemní biomasy vykazují podobný trend – silnější nárůst v hnojeném prostředí. V druhé polovině srpna pak jak v hnojeném tak v nehnojeném treatmentu dochází k většímu nárůstu kořenů ve srovnání s nadzemní biomasou (Graf 9, Tabulka 7).

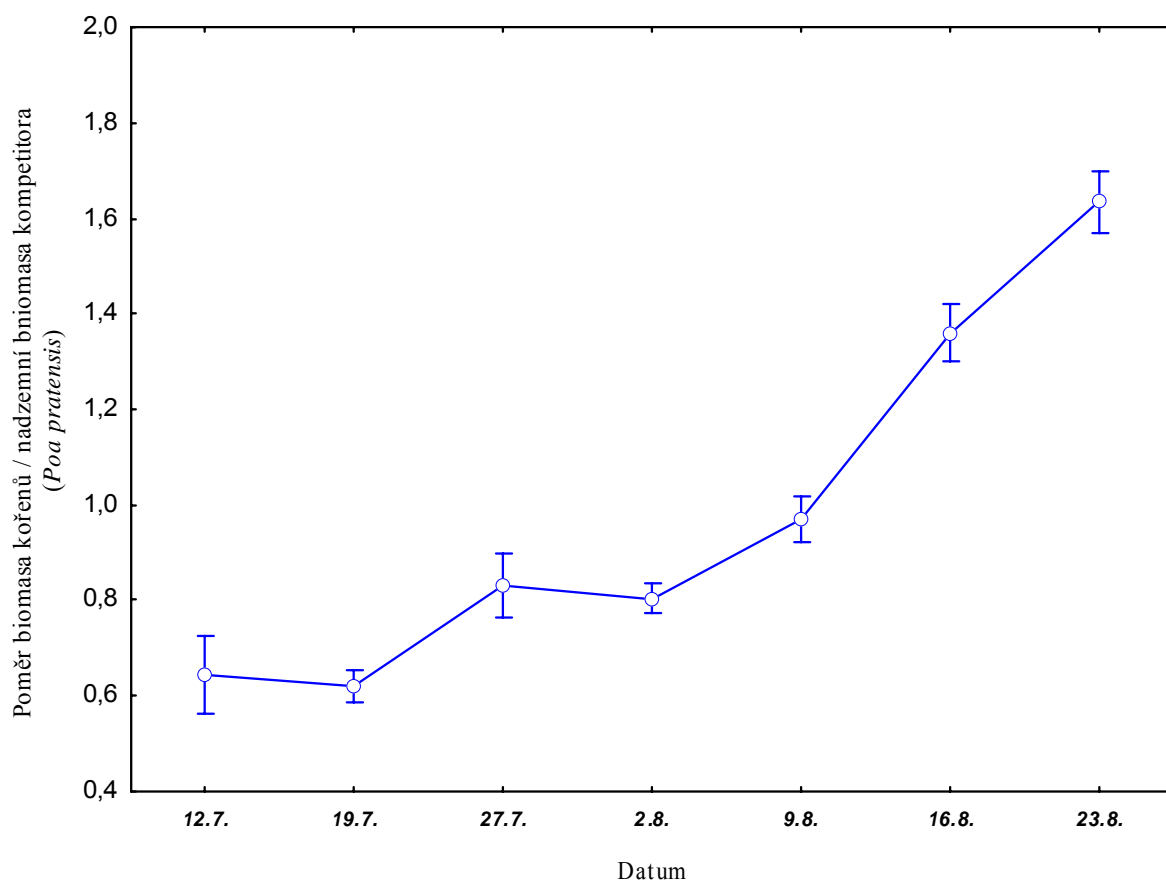
S reálnými investicemi do podzemní a nadzemní biomasy (Graf 9, Tabulka 7) souvisí i změny poměru kořenová/nadzemní biomasa (Graf 10, Tabulka 8). Vliv hnojení na tento poměr je záporný, naopak vliv času je kladný. Poměr tedy v hnojeném prostředí celkově klesá, avšak v čase roste. Interakce obou těchto efektů je však neprůkazná.



**Graf 9:** Vliv hnojení a času na produkci nadzemní a podzemní biomasy kompetitora (vynesen průměr a s.e.).

**Tabulka 8:** Vliv hnojení a času na poměr biomasy kořenů/nadzemní biomasy kompetitora (*Poa pratensis*) (ANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p	Efekt
Čas	123	6	48,48	<b>0,000*</b>	
Hnojeno	123	1	17,92	<b>0,000*</b>	-
Čas*Hnojení	123	6	0,62	0,716	



**Graf 10:** Vliv času na poměr biomasy kořenů/nadzemní biomasy kompetitora (*Poa pratensis*) (vynesen průměr a s.e.).

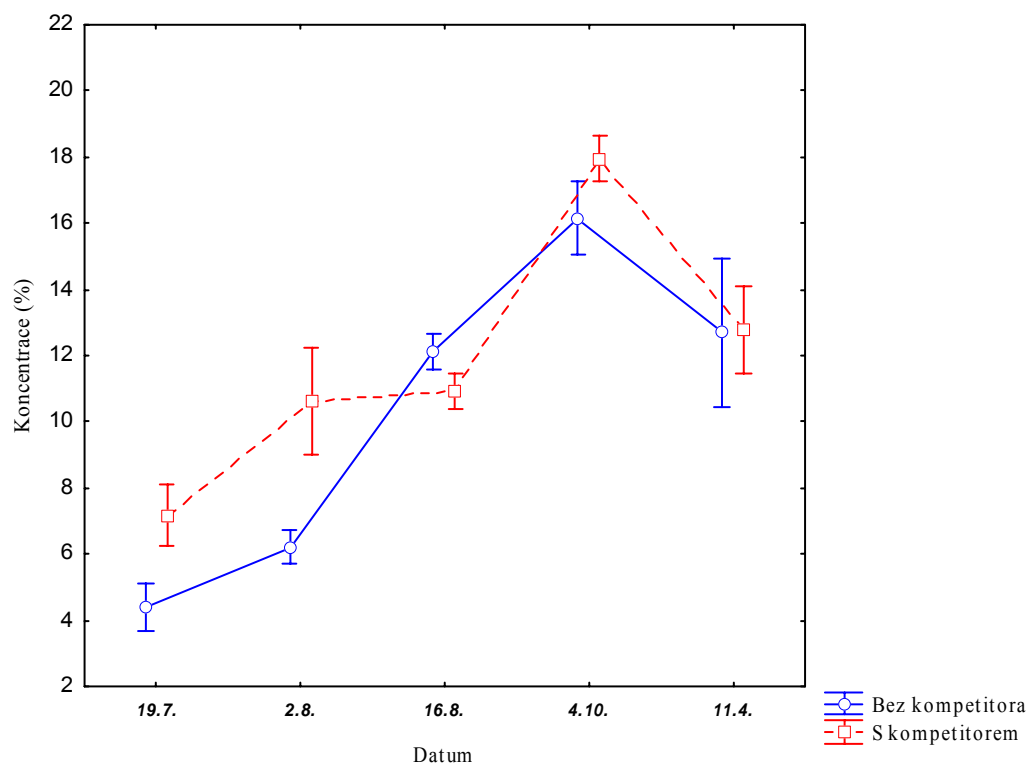
## 5/ Vliv hnojení, kompetice a času na koncentraci zásobních látek v kořenech druhu *Plantago lanceolata*

**Tabulka 9:** Vliv hnojení, kompetice a času na celkovou koncentraci nestrukturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (ANOVA). Data (procenta) byla před analýzou arcsinově transformována.

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p	Efekt
Čas		4	43,02	<b>0,000*</b>	
Hnojení		1	5,75	<b>0,018*</b>	-
Kompetice		1	8,33	<b>0,005*</b>	+
Čas*Hnojení		4	0,42	0,796	
Čas*Kompetice		4	2,86	<b>0,027*</b>	
Hnojení*Kompetice		1	1,52	0,220	
Čas*Hnojení*Kompetice		4	1,52	0,202	

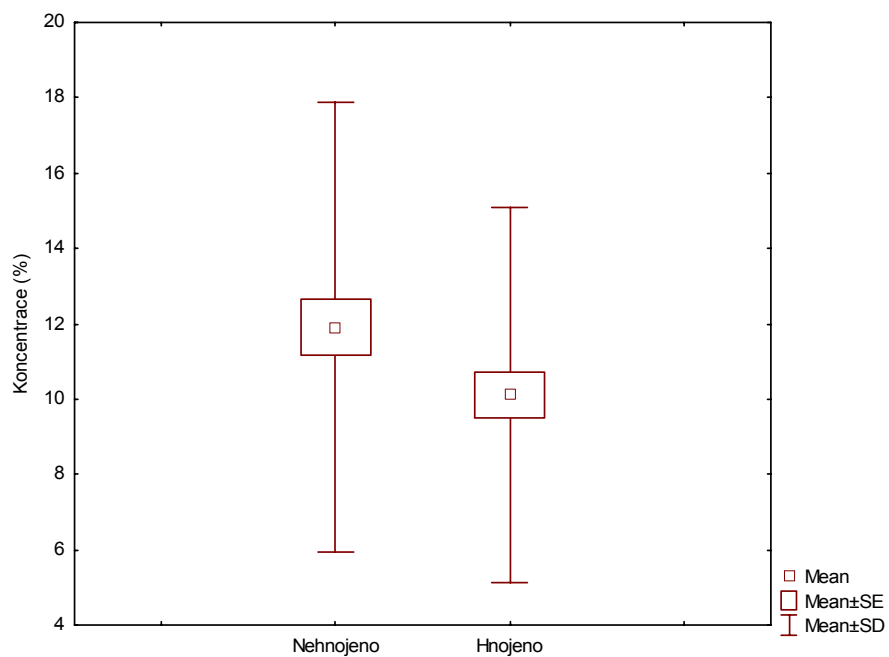
Přítomnost kompetitora měla kladný vliv na koncentraci karbohydrátů v kořenech *P. lanceolata* (Graf 13, Tabulka 9). Rostlina si v prostředí s kompetitorem vytvářela vyšší koncentrace karbohydrátů především na začátku experimentu, kdy rostliny byly nejmenší (Graf 11, Tabulka 9).

Hnojení má na koncentraci záporný efekt, tedy v nehnojeném prostředí je celková koncentrace nestrukturních karbohydrátů větší (Graf 12, Tabulka 9).

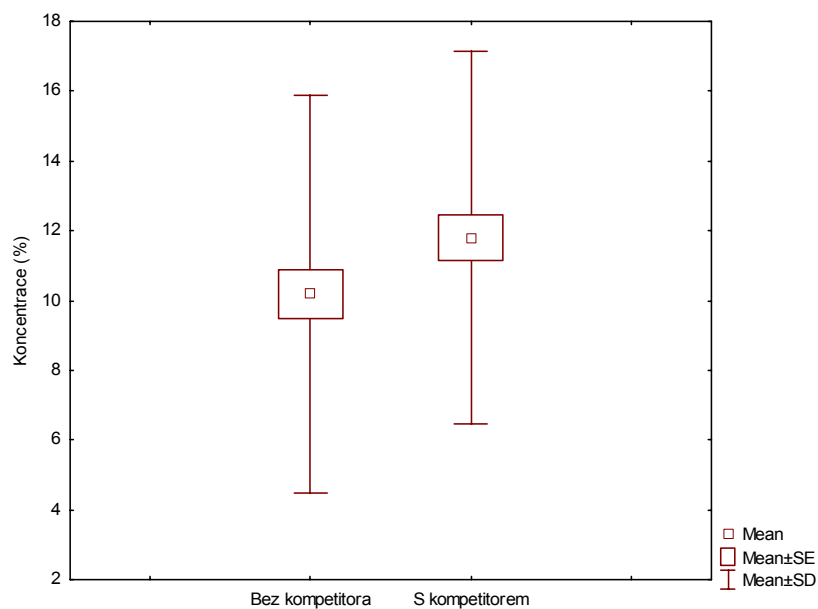


**Graf 11:** Vliv kompetice a času na celkovou koncentraci nestrukturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).





**Graf 12:** Vliv hnojení na celkovou koncentraci nestruturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).



**Graf 13:** Vliv kompetice na celkovou koncentraci nestruturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

**Tabulka 10:** Vliv hnojení, kompetice a času na koncentrace sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (MANOVA). Data (procenta) byla před analýzou arcsinově transformována.

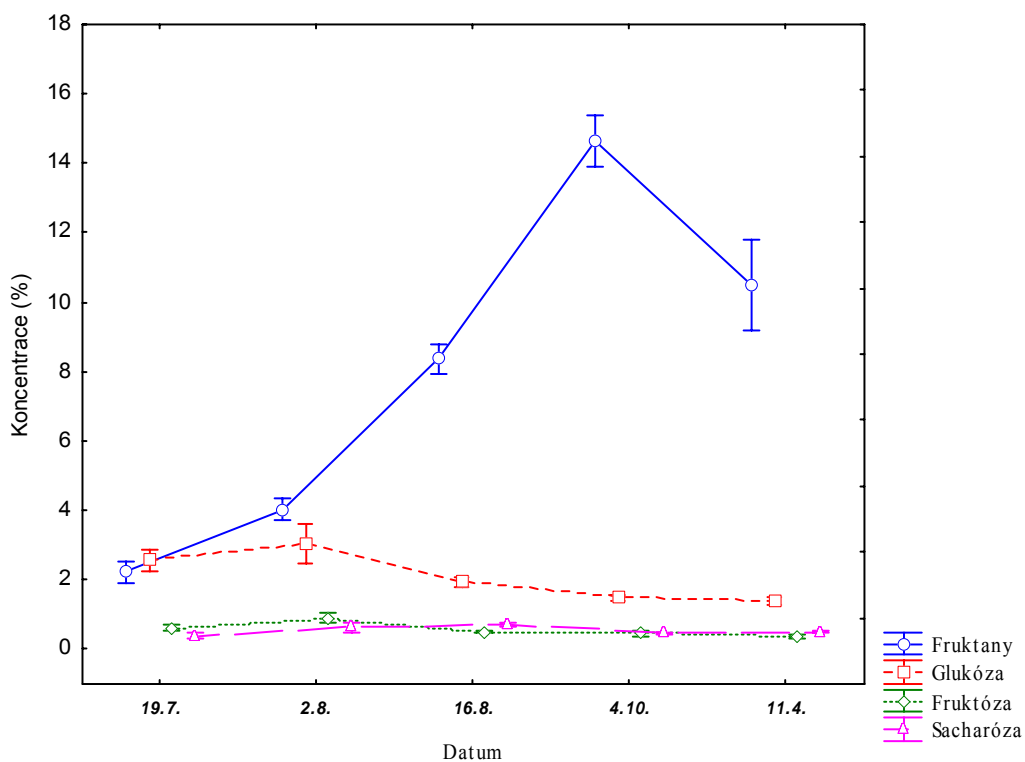
	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	327.5	16	17,76	<b>0,000*</b>
Hnojení	107.0	4	3,83	<b>0,006*</b>
Kompetice	107.0	4	10,02	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	327.5	16	1,35	0,167
Čas*Kompetice	327.5	16	1,58	0,072
Hnojení*Kompetice	107.0	4	2,92	<b>0,025*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	327.5	16	1,25	0,226

Koncentrace fruktanů během sezóny roste, maximum má na začátku října a poté před zimou a pravděpodobně i na jaře klesá. Koncentrace glukózy a fruktózy jsou na začátku největší a poté pozvolna klesají. Koncentrace sacharózy se během sezóny nevykazuje výraznější trend (Graf 14, Tabulka 10).

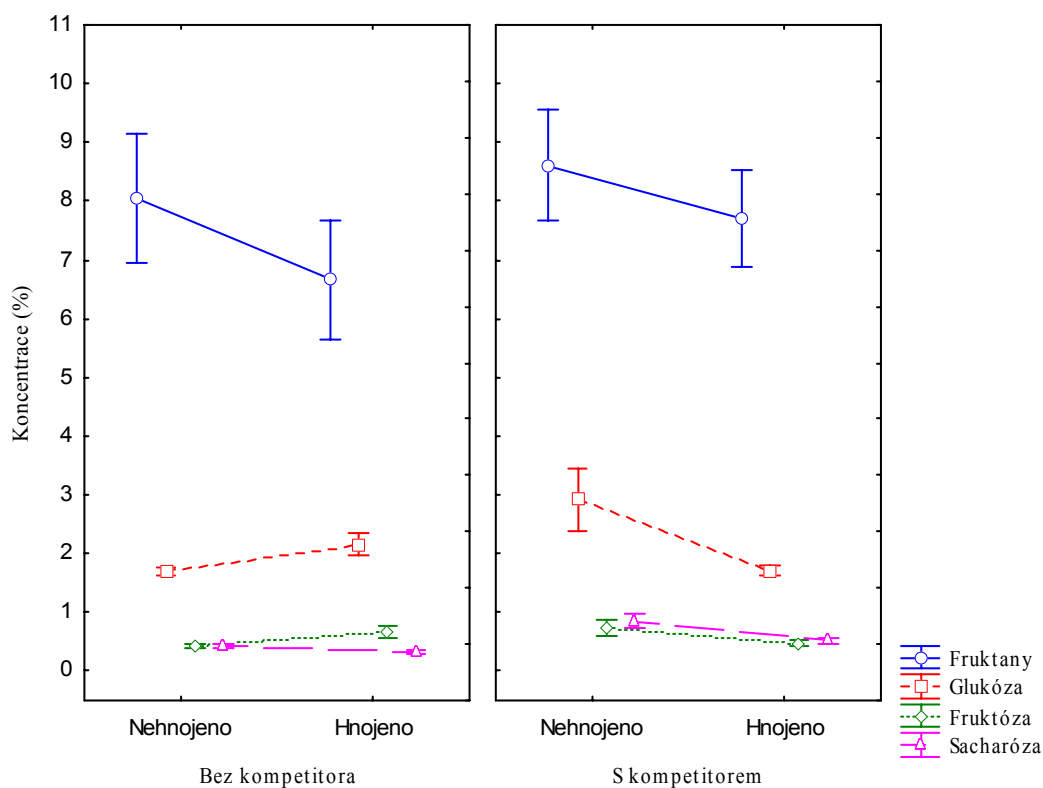
Koncentrace fruktanů jsou bez kompetitora i s kompetitorem v nehnojeném prostředí větší než v prostředí hnojeném, avšak v případě s kompetitorem jsou koncentrace vyšší (Graf 15, Tabulka 10).

Koncentrace glukózy i fruktózy jsou v nehnojeném prostředí bez kompetitora nižší než v hnojeném, ale hodnoty koncentrací fruktózy jsou mnohem menší. V přítomnosti kompetitora je to přesně naopak, koncentrace glukózy a fruktózy v kompetici v kombinaci s hnojením jsou mnohem nižší než v nehnojeném prostředí (Graf 15, Tabulka 10).

Koncentrace sacharózy jsou v obou případech – s kompetitorem i bez kompetitora, v nehnojeném prostředí vyšší než v hnojeném, jen hodnoty v případě s kompetitorem jsou přibližně dvakrát větší než bez kompetitora (Graf 15, Tabulka 10).



**Graf 14:** Vliv času na koncentrace sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).



**Graf 15:** Vliv hnojení a kompetice na koncentrace sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

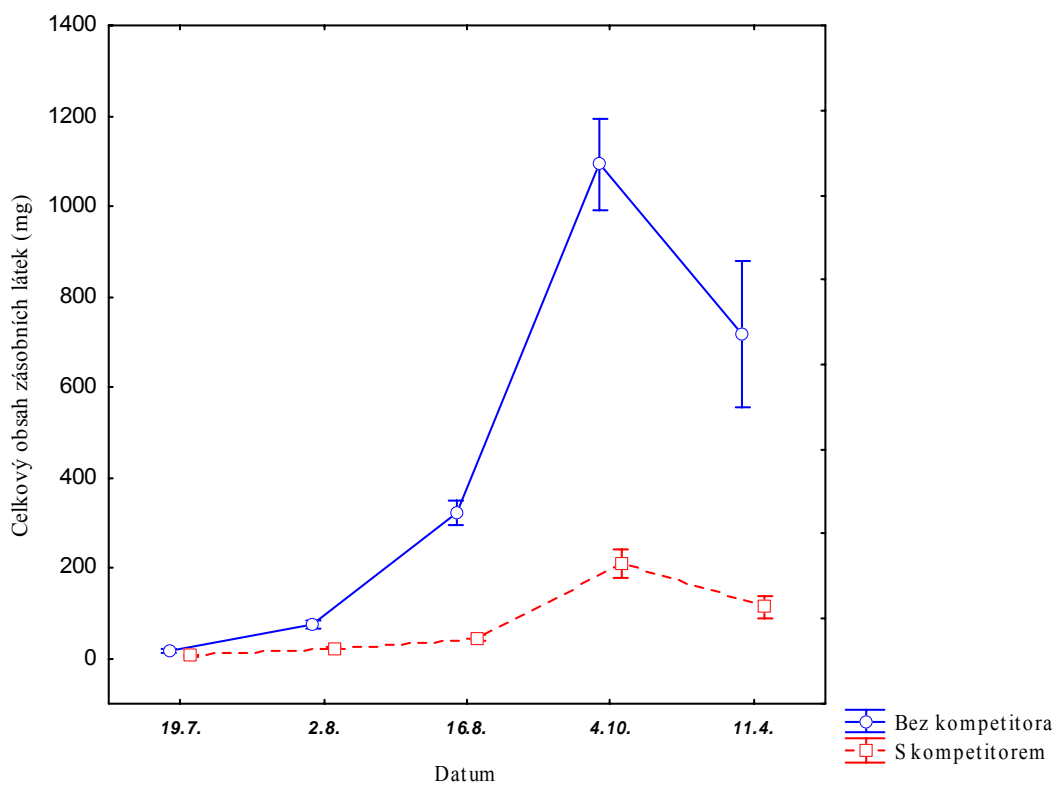
## 6/ Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství zásobních látek v kořenech

**Tabulka 11:** Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství nestruturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (ANOVA).

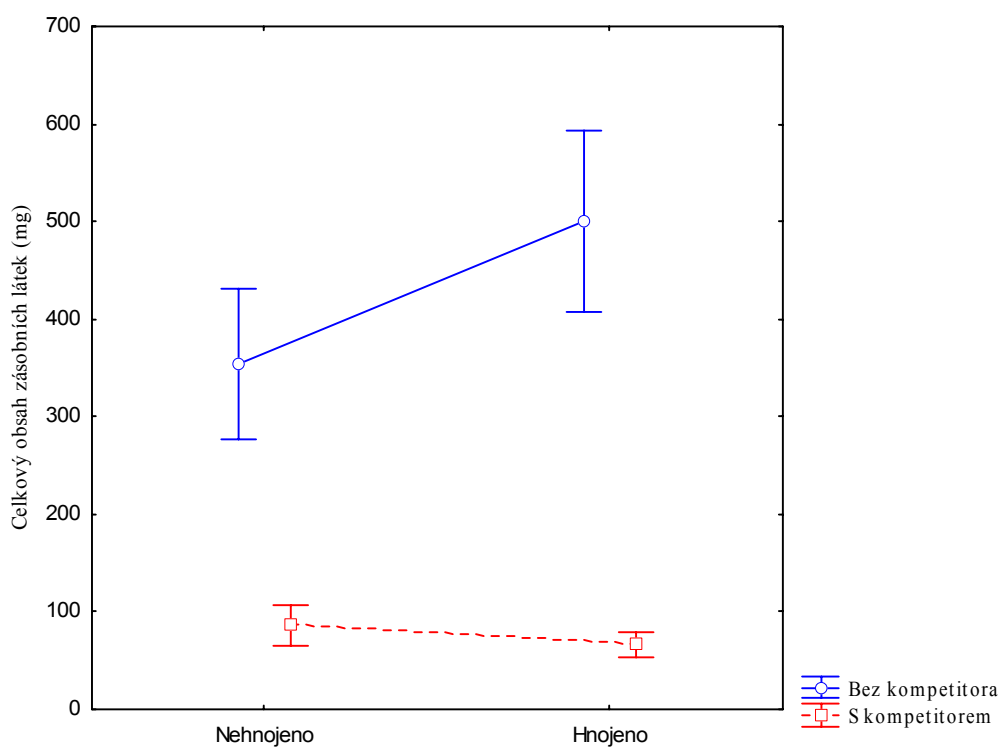
	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	109	4	62,4	<b>0,000*</b>
Hnojení	109	1	4,8	<b>0,030*</b>
Kompetice	109	1	130,6	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	109	4	0,7	0,621
Čas*Kompetice	109	4	29,6	<b>0,000*</b>
Hnojení*Kompetice	109	1	7,6	<b>0,007*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	109	4	1,8	0,138

Bez kompetitora je celkový obsah zásobních látek až pětkrát větší (těsně před obdobím vegetačního klidu) než v přítomnosti kompetitora. (Graf 16, Tabulka 11).

V hnojeném prostředí bez kompetitora je celkový obsah zásobních látek mnohem vyšší než v nehnojeném. Naopak v přítomnosti kompetitora je v hnojeném prostředí o trochu méně zásobních látek než v prostředí nehnojeném (Graf 17, Tabulka 11).



**Graf 16:** Vliv kompetice a času na celkové množství nestruturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

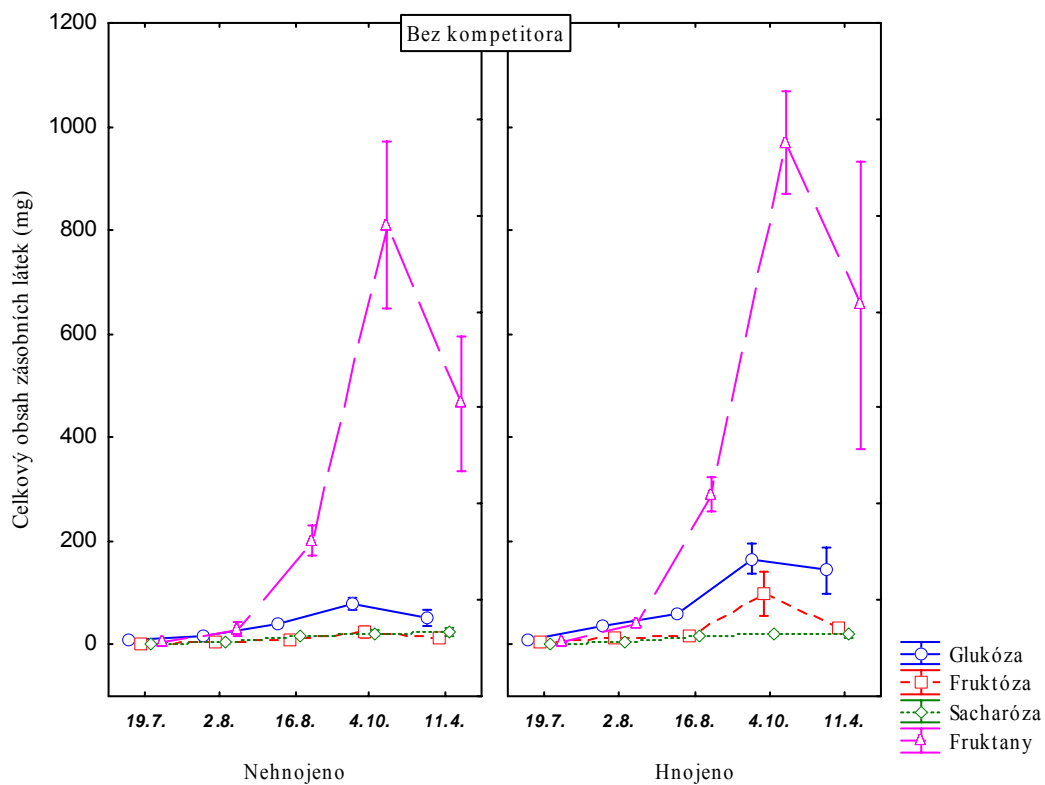


**Graf 17:** Vliv hnojení a kompetice na celkové množství nestruturních karbohydrátů (TNC) v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

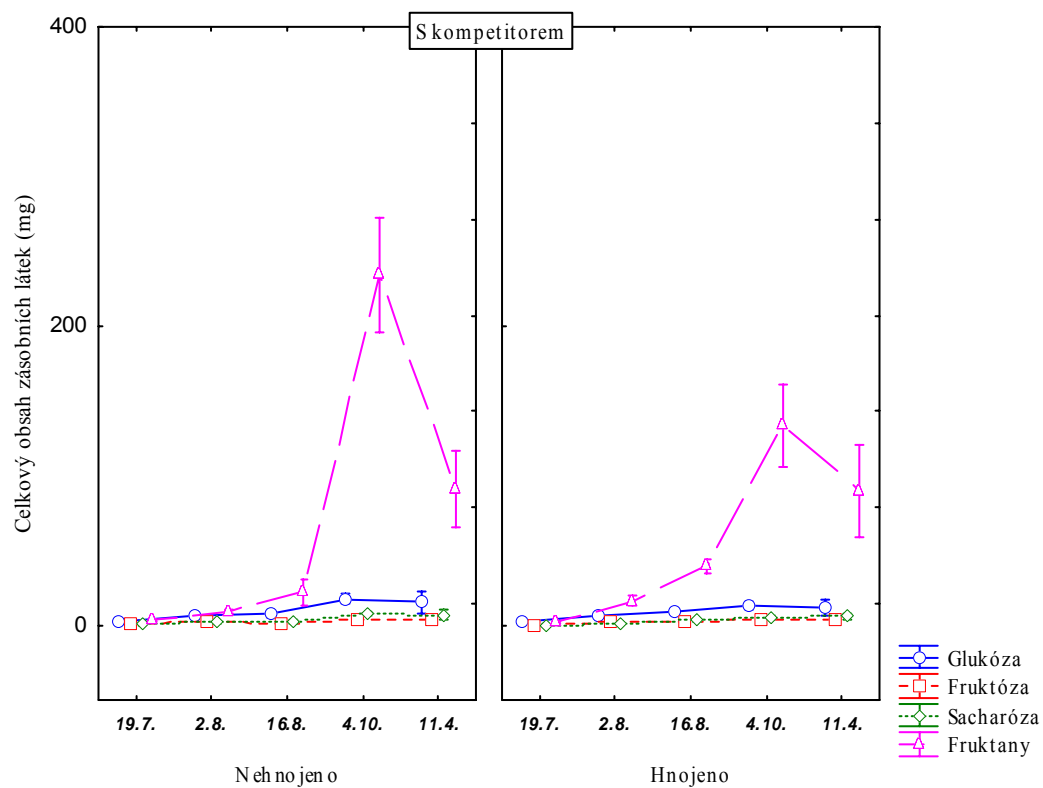
**Tabulka 12:** Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (MANOVA v GLM).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	324,5	16	14,85	<b>0,000*</b>
Hnojení	106	4	5,63	<b>0,000*</b>
Kompetice	106	4	51,61	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení	324,5	16	1,36	0,158
Čas*Kompetice	324,5	16	8,78	<b>0,000*</b>
Hnojení*Kompetice	106	4	6,65	<b>0,000*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	324,5	16	1,72	<b>0,042*</b>

V nepřítomnosti kompetitora jsou v hnojeném prostředí hodnoty obsahů jednotlivých karbohydrátů vyšší než v prostředí nehnojeném, kromě sacharózy která nevykazuje větší rozdíl. Bez kompetitora jsou některé hodnoty až pětkrát vyšší než v přítomnosti kompetitora (Graf 18, Tabulka 12). V grafu č.19 (s kompetitorem) jsou hodnoty celkových obsahů fruktanů a glukózy v hnojeném prostředí naopak nižší než v prostředí nehnojeném. Obsah fruktózy a sacharózy je v obou případech minimální.



**Graf 18:** Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).



**Graf 19:** Vliv hnojení, kompetice a času na celkové množství sledovaných karbohydrátů v kořenech druhu *Plantago lanceolata* (vynesen průměr a s.e.).

**7/ Vliv hnojení, kompetice a času na poměr zásobních látek/ celkové biomasy druhu *Plantago lanceolata***

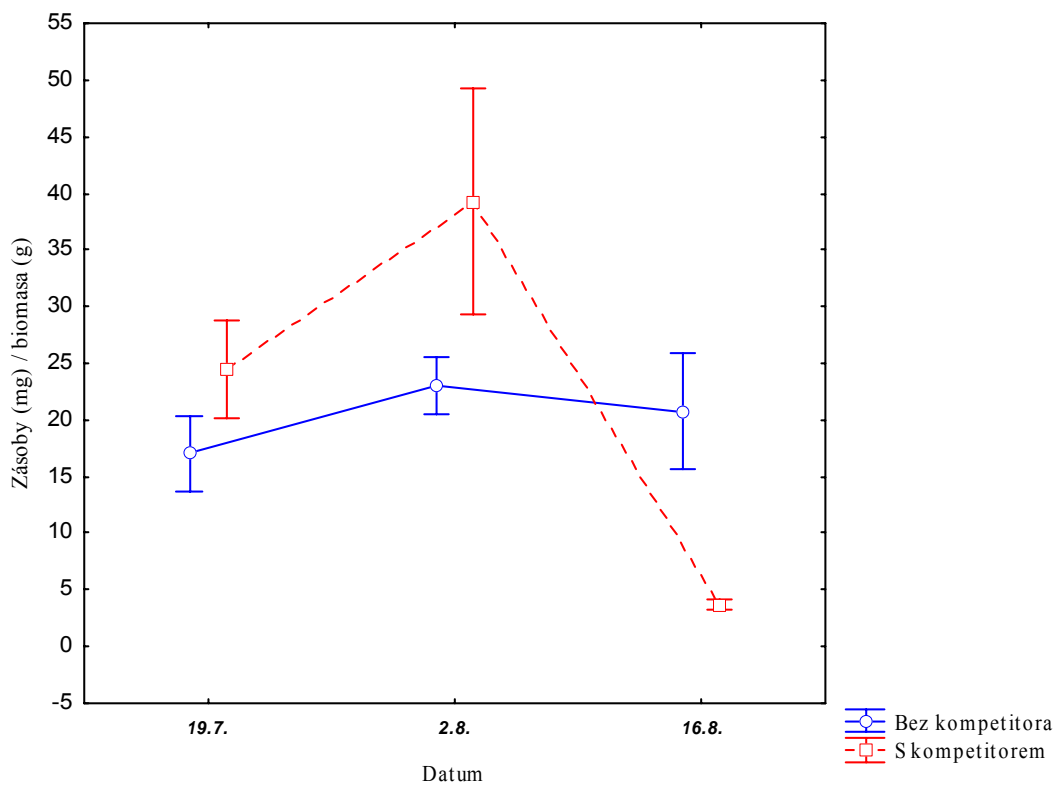
**Tabulka 13:** Vliv hnojení, kompetice a času na poměr zásoby/celková biomasa (ANOVA).

	Error d.f.	Effect d.f.	F	p
Čas	82	2	6,44	<b>0,003*</b>
Hnojení	82	1	0,10	0,748
Kompetice	82	1	0,25	0,616
Čas*Hnojení	82	2	3,07	0,052
Čas*Kompetice	82	2	5,45	<b>0,006*</b>
Hnojení*Kompetice	82	1	11,11	<b>0,001*</b>
Čas*Hnojení*Kompetice	82	2	0,21	0,812

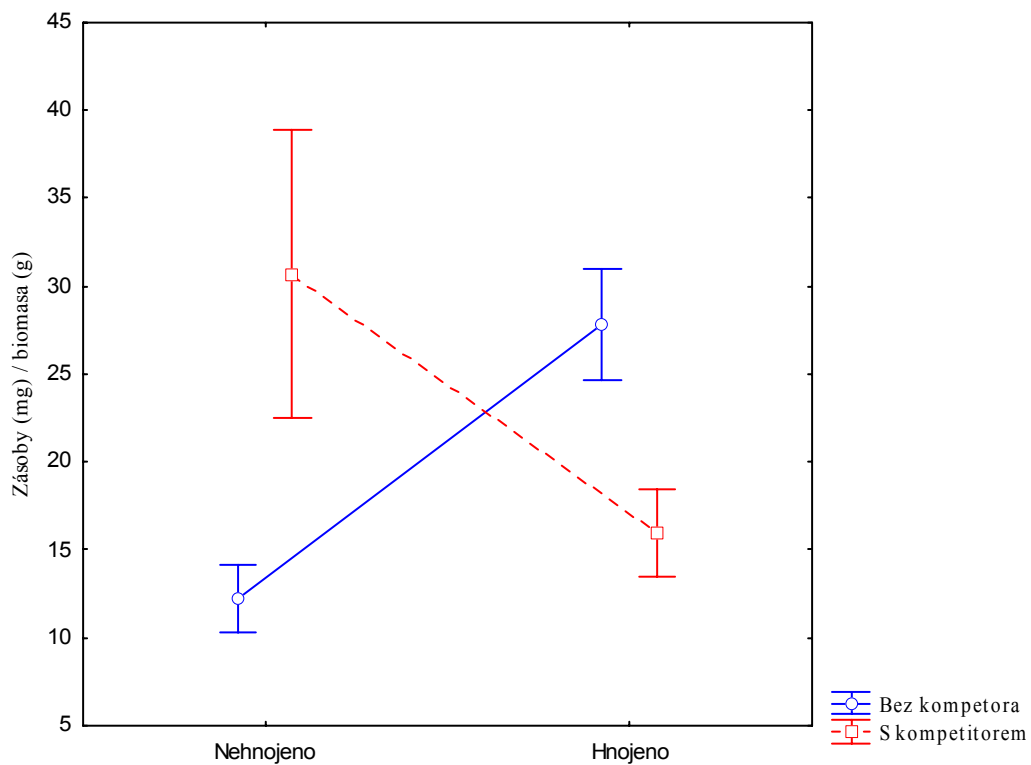
V prostředí bez kompetice se poměr zásobní látky/ biomasa moc nemění. Tento poměr udává vztah mezi investicemi do zásob a růstu. V prostředí s kompetitorem je poměr zásobní látky/celková biomasa vyšší než bez kompetitora, ale na začátku srpna tento poměr rapidně klesá na minimální hodnoty (Graf 20, Tabulka 13).

V nehnojeném prostředí bez kompetitora je tento poměr mnohem menší než v prostředí hnojeném. S kompetitorem je situace přesně opačná, v nehnojeném prostředí je poměr zásobní látky/celková biomasa zhruba dvakrát větší než v prostředí hnojeném (Graf 21, Tabulka 13).





**Graf 20:** Vliv času na poměr zásoby/celková biomasa (vynesen průměr a s.e.).



**Graf 21:** Vliv hnojení a kompetice na poměr zásoby/celková biomasa (vynesen průměr a s.e.).

## Diskuze:

Při analýzách zásobních látek druhu *Plantago lanceolata* byl v kořenech nalezen pouze minimální obsah škrobu. Hlavním zásobním polysacharidem byly fruktany. Tento výsledek je tak v rozporu s prací Kruiper and Bos (1992), kteří uvádějí jako hlavní zásobní látku škrob, zde není však bohužel uvedena metodika analýz a tak nelze posoudit správnost metodického přístupu. Také u analýz provedených na druhu *Plantago major* byla jakožto hlavní zásobní látka zjištěn škrob (Fonesca et al. 1997, den Hertog 1998). Nicméně v těchto pracích byla zvolena nevhodná metodika kyselé hydrolýzy. Hendry (1987) zkoumal jeden druh z čeledi Plantaginaceae a nezjistil u něj přítomnost fruktanů, není však uvedeno o který druh se jedná, ani potřebná citace.

Hnojení dle předpokladů mělo na druh *Plantago lanceolata* ve většině případů kladný vliv, rostlina více přibývala na biomase, investovala více do jednotlivých orgánů a měla větší obsah zásobních látek, a to v průběhu celé sezóny. Na celkovou koncentraci nestrukturních karbohydrátů (TNC) v kořenech mělo hnojení však vliv záporný, pravděpodobně rostlina v prostředí bohatém na živiny byla schopna využívat větší část nashromážděných karbohydrátů, než rostlina bez přídavku hnojení. Podobný efekt zaznamenaly Blecquiere and Koetsier (1988), kdy klesající obsah nitrátů v půdě a potažmo listech a kořenech u druhů *Plantago lanceolata* a *P. major* měly za následek zvyšování koncentrace rozpustných karbohydrátů.

Vliv kompetice byl všeobecně záporný, *Poa pratensis* jakožto silnější kompetitor *Plantago lanceolata* záporně ovlivňovala. V přítomnosti kompetitora rostlina vytvářela méně biomasy, méně investovala do vegetativních orgánů, měla menší obsah zásobních látek a celkově menší fitness (investice do reprodukčních orgánů). Několik prací se zmiňuje o menší životnosti druhu *Plantago lanceolata* v podmínkách kompetice (Sager and Harper 1964; Berendse 1983; Van Groenendael 1985). Kladný efekt měla kompetice na celkovou koncentraci nestrukturních karbohydrátů (TNC) v kořenech, rostlina si pravděpodobně v prostředí, kde byla utlačována a omezována, kde neměla dostatek zdrojů, vytvářela větší koncentrace zásobních látek, v souladu s hypotézou **Ib**, která předpokládá vyšší snahu o „perzistenci“ a odsunutí růstu na příznivější období. Je však zajímavé, že se rostlinky druhu *P. lanceolata* v přítomnosti kompetitora snažily o zvyšování zásob na úkor tvorby biomasy i v době na začátku pokusu, kdy byly jedinci jitrocele i lipnice malé a kompetice musela být nepatrná.

Kladný efekt měla kompetice i na velikost SLA (i když pouze marginálně průkazný), stíněné *Plantago lanceolata* se zřejmě snažilo zvětšit plochu listů v soutěži o světlo.

Kombinace obou efektů – kompetice a hnojené prostředí mělo na rostlinu zápornější vliv než kompetice samotná což je v souladu s hypotézou 2/. K podobným výsledkům dospěl Berendse (1983), když pozoroval vliv hnojení na druh *Plantago lanceolata* v „porostu“ kde byly odstraněny ostatní druhy a v kontrolním nedotčeném porostu. Zatímco po odstranění ostatní vegetace mělo hnojení kladný vliv na produkci *P. lanceolata* v kontrolním porostu mělo hnojení vliv silně negativní.

Přidáním hnojiva mohlo dojít k posunu mezi nadzemní a podzemní kompeticí. Putz and Canham (1992) předpokládají, že interakce mezi podzemní a nadzemní kompeticí nezůstávají konstantní v prostředích o různých hodnotách půdních živin. Naopak Belcher et al. (1995) se domnívají, že jsou možné interakce mezi podzemní a nadzemní kompeticí, ale tyto interakce nejsou příliš zajímavé – pouze se doplňují a jejich směr a množství se nemůže v různých gradientech půdních zdrojů měnit. V mém pokuse kompetitor s dodáním půdních živin nabýval na nadzemní i podzemní biomase, čímž se zvyšovala jednostrannost nadzemní i podzemní kompetice a více ovlivňovala *Plantago lanceolata*. Tento efekt – zvýšení půdních zdrojů v kompetici může mít např. v lučních společenstvech za následek snížení druhové diverzity (Mountford et al. 1993). Je však otázkou do jaké míry zvýšení půdních zdrojů podporuje kompetici, dle Campbell et al. (1991) má větší vliv na kompetici menší heterogenita půdních zdrojů než průměrný stav.

Dle Steen and Larsson (1986) se obsah karbohydrátů v rostlině během roku mění, maximum je na podzim a minimum v brzkém jaru; a obsah glukózy a fruktózy v kořenech je stejný nebo menší než obsah sacharózy, což se shoduje s výsledky mého pokusu. Maximum celkového obsahu zásobních látek v kořenech *Plantago lanceolata* je na začátku října a minimum na začátku pokusu, tedy v polovině července. Bez kompetitora je v nehnojeném prostředí skutečně obsah glukózy větší a obsah fruktózy stejný jako obsah sacharózy v kořenech. V podstatě to samé tvrdí i Troelstra et al. (1984): karbohydráty rozpustné v ethanolu ukazují zřetelnou sezónní kolísavost, která je známá u *Plantago lanceolata* - relativně nízké úrovně v brzkém jaru a středním létu, a vrcholné hodnoty mezi pozdním létem a brzkým podzimem.

## **Závěr:**

Zásobními sacharidy druhu *Plantago lanceolata* nejsou škroby, ale fruktany.

Hnojení samo o sobě má na *Plantago lanceolata* většinou kladný efekt – rostlina více přibývá na biomase, investuje více do jednotlivých orgánů a má větší obsah zásobních látek. Záporný vliv má hnojení na koncentraci zásobních látek.

Kompetitor – *Poa pratensis* má všeobecně vliv záporný, ale na koncentraci zásobních látek a velikost SLA má vliv kladný.

Kombinace obou efektů - kompetice i hnojení má ve většině případů „zápornější“ vliv než samotná kompetice – např. hodnoty celkového obsahu fruktanů jsou v hnojeném treatmentu až pětkrát vyšší než v treatmentu s hnojením i kompeticí.

Práce ukázala, že „subordinantní“ rostlina v přítomnosti silného kompetitora produkuje méně biomasy, investuje méně do květů – tedy do reprodukce a vytváří si větší koncentrace zásobních látek. V přítomnosti kompetitora má však rostlina větší specifickou listovou plochu.

## Citovaná literatura:

- Bazzaz F.A. and Grace J. 1997, Plant Resource Allocation, Academic Press, San Diego, California, USA, 303 pp.
- Belcher J.W., Keedy P.A. and Strutt L. 1995, Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient, J. Ecol. 83, 673-683
- Berendse F. 1983, Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield, J. Ecol. 71, 379-390
- Blacquiére T. and Koetsier C. 1988, The response of *Plantago lanceolata* L. and *P. major* L. to nitrate depletion, Plant and Soil 107, 197-206
- Campbell B.D., Grime J.P., Mackey J.M.L. and Jalili A. 1991, The quest of a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments, Funct. Ecol. 5, 241-253
- Cavers P.B., Bassett I.J. and Crompton C.W. 1980, The biology of Canadian weeds – *Plantago lanceolata* L., Canadian Journal of Plant Science 60, 1269-1282
- Casper B.B. and Jackson B.R. 1997, Plant competition underground, JSTOR 28, 545-570
- Chapin F.S., Schulze E-D. and Mooney H.A. 1990, The ecology and economics of storage in plants, JSTOR 21, 423-447
- Craft-Brandner S.J. 2005, Fruktans and freezing tolerance, New Phytol. 166, 708-709
- Den Hertog J., Stulen I., Posthumus F. and Pooter H. 1998, Interactive effect of growth-limiting N supply and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth and karbon balance of *Plantago major*, Physiol. Plant. 103, 451-460
- Fonseca F., Browsner C.C. and Stulen I. 1997, Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on nitrate reductase transcription and activity in leaves and root of *Plantago lanceolata*, Physiol. Plant. 100, 940-948
- Goldberg D.E. and Miller T.E. 1990, Effects of different resource addition on species diversity in an annual plant community, Ecology 71, 213-225
- Grime J.P. 1979, Plant strategies and vegetation processes, John Wiley and Sons, Chichester, UK, 222 pp.
- Grime J.P. 2001, Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties, John Wiley and Sons, West Sussex, England, 416 pp
- Heldt H.W. 2005, Plant biochemistry, Elsevier academic press, London, UK, 630 pp.

- Hendry G. 1987, The ecological significance of fructan on a contemporary flora, *New Phytol.* 106, 201-216
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V and Herberger J.P. 1977, The world's worst weeds, East-Weast Center Book, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, 609 pp.
- Huston M.A. and DeAngelis D.L. 1994, Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates, *Am. Nat.* 144, 954-977
- Keddy P., Twolan-Strutt L. and Shipley B. 1997, Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil productivity, *Oikos* 80, 253-256
- Kuiper P.C.J. and Bos M. 1992, *Plantago: Multidisciplinary Study*, Springer Verlag, Berlin, D, 368 pp.
- Lepš J. 1999, Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow, *Journal of Vegetation Science* 10, 219-230
- Millard P. 1988, The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants, *Plant Cell Environ.* 11, 1-8
- Mountford J.O., Lakhani K.H. and Kirkham F.W. 1993, Experimental assessment of the effects of nitrogen addition under hay-cutting and aftermath grazing on the vegetation of meadows on a Somerset peat moor, *J. Appl. Ecol.* 30, 321-332
- Putz F.E. and Canham C.D. 1992, Mechanisms of arrested succession in shrub lands, root and shoot competition between shrub and tree seedlings, *For Ecol Manage* 49, 159-166
- Sagar G.R. and Harper J.L. 1964, Biological flora of the British Isles – *Plantago major* L., *P. media* L. and *P. lanceolata* L., *J. Ecol.* 58, 189-221
- Schippers P., Snoeiijing I. and Kropff M.J. 1999. Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence, *New Phytol*, 547-559
- Steen E. and Larsson K. 1986, Carbohydrates in roots and rhizomes of perennial grasses, *New Phytol.* 104, 339-346
- Šetlík I., Seidlová L. and Šantrůček J. unpublished, *Fyziologie rostlin*, 331 pp.
- Tilman D. 1982, *Resource competition and community structure*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 296 pp.
- Tilman D. 1988, *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 360 pp.
- Troelstra S.R., Smant W. and Van der Meulen M.A. 1984, The chemical composition of *Plantago lanceolata* nad *Plantago major* spp. *Major* at some selected sites, *Vehr K Ned Akad Wetensch Afd Naturkd* 2R 82, 28-36

- Van der Ende W., De Coninck B. and Van Laere A. 2004, Plant fructan exohydrolases: a role in signaling and defense?, Trends in Plant Science 9, 523-528
- Van Groenendael J.M. 1985, Selection for different life histories in *Plantago lanceolata* L., Thesis, Cath Univ Nijmegen, Neth
- Weiner J. 1990, Asymmetric Competition in Plant Populations, Trends in Ecology and Evolution 5, 360-364
- Weiner J. and Thomas S.C. 1986, Size variability and competition in plant monocultures, Oikos 47, 211-222
- [www.megazyme.com](http://www.megazyme.com)