

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI**

**PEDAGOGICKÁ FAKULTA**

Katedra biologie



**Rozsah aerenchymu v kořenech chrastice rákosovité**

Bakalářská práce

Aplikovaná ekologie pro veřejný sektor

Marie Sekaninová

Vedoucí práce: RNDr. Olga Vránová, Ph.D.

Olomouc 2016

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím odborné literatury za odborného vedení RNDr. Olgy Vránové, Ph.D.

V Olomouci dne 21. 4. 2016

.....

Marie Sekaninová

Děkuji vedoucí mé bakalářské práce RNDr. Olze Vránové, Ph.D. za vstřícnost, ochotu, odborné vedení práce a všestranné rady. Dále bych také chtěla poděkovat Mgr. Janě Štěpánkové, Ph.D. za zapůjčení fotomikroskopu, díky kterému vznikly fotografie kořenů.

## **Abstrakt**

Práce se v teoretické části zabývá problematikou zamokřených půd a s nimi spojené stavy hypoxie a anoxie. Dále jsou rozebrány typy aerenchymu, jejich vznik, stresové prostředí rostlin, stavba kořene trav a popis chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea*). V další části práce je uveden postup vytvoření umělého stanoviště pro tuto rostlinu, jeho průběh a konečný postup, při kterém byly odebrány vzorky. V práci jsou dále uvedeny výsledky z odebraných kořenů z uměle vytvořeného prostředí chrastice. Výsledky uvádí srovnání tří režimů, které byly vystaveny třem různým režimům po dobu 12 týdnů. Práce přináší srovnání výsledků v zastoupení aerenchymu ve třech různých režimech.

Klíčová slova: anatomie rostlin, zamokření, chrastice rákosovitá, aerenchym

## **Abstract**

The theoretical part of this thesis deals with the issue of waterlogged lands and with two closely related statuses hypoxia and anoxia. Furthermore, there are described types of aerenchyma, their origin, stressful plants environment, grass root structure and description of reed canary grass (*Phalaris arundinacea*). The practical part of the thesis describes a process of creation an artificial habitats for this plant, its course and a final process in which some samples have been taken. The thesis presents results of these root samples of reed canary grass from the artificial environment. The results show the comparison of three regimes which have been exposed to three different regimes for twelve weeks. Finally, the thesis brings the result's comparison in aerechyma in three different regimes.

Keywords: plant anatomy, waterlogged, *Phalaris arundinacea*, aerenchyma

## Obsah

Úvod.....	6
1 Cíle práce.....	7
2 Metodika.....	8
3 Půdy s výskytem chrastice rákosovité.....	10
3.1 Půdy ovlivněné vodou.....	10
3.2 Zamokřené půdy.....	10
3.3 Půdy s vodním režimem.....	12
4 Výskyt chrastice rákosovité.....	14
4.1 Mokřady.....	14
4.2 Niva.....	15
4.3 Lužní Lesy.....	16
4.4 Rákosiny.....	16
4.5 Bažiny.....	17
5 Rostliny a stres.....	18
5.1 Nadbytek vody v půdě jako stresový faktor.....	19
5.2 Nedostatek kyslíku v zamokřené půdě.....	20
5.3 Půdní změny v anoxickém prostředí.....	22
5.4 Adaptace mokřadních rostlin.....	23
5.5 Provětrávací pletiva.....	25
5.6 Interceluláry.....	25
5.7 Aerenchym.....	26
6 Chrastice rákosovitá ( <i>Phalaris arundinacea</i> L.).....	30
7 Kořen (radix).....	37
7.1 Stavba kořene.....	37
8 Výsledky umělých vodních režimů.....	44
9 Diskuze.....	51
Závěr.....	52
Literatura.....	53

## ÚVOD

Mokřadní rostliny jsou zajímavým článkem celé říše rostlin. Přizpůsobení různým podnebným podmínkám a životu v zamokřené půdě, nebo také jejich hospodaření s kyslíkem jsou jejich specifickými rysy.

Dobré zásobení půdy kyslíkem patří mezi základní potřeby rostlin, při jeho nedostatku nemůže docházet k aerobní respiraci v buňkách, jež je zásadním zdrojem energie pro všechny životně důležité funkce. V případě rostlin, které jsou schopné se adaptovat na nedostatek kyslíku v půdě, dochází k morfologickým a anatomickým změnám. Dochází u nich k rozvoji nebo vytvoření aerenchymu (PADRUŇKOVÁ, 2006). Hlavní funkcí aerenchymu je transport kyslíku z nadzemních částí rostlin ke kořenům, jeho zjednodušení a zrychlení. K nedostatku kyslíku v půdě, tzv. hypoxii, dochází zejména u zamokřených půd, kdy často dochází k omezenému až žádnému přísunu vzduchu do půdy. Proto se u rostlin, například v trvale zaplaveném území, vyvíjí adaptace na přenos kyslíku z nadzemních částí rostlin intercelulárami až ke kořenům. EVANS *et al.* (2004) uvádí velký význam aerenchymu při přežití rostliny v zamokření.

V bakalářské práci se zabývám anatomickými adaptacemi kořenů chrastice rákosovité na stresové prostředí. Je to zajímavá rostlina už pro svůj potenciál se přizpůsobovat různorodým životním podmínkám. Je to vytrvalá tráva z čeledi lipnicovitých, která nejčastěji roste na podmáčených březích s dostatkem humusu.

# 1 CÍLE PRÁCE

- vyhodnotit vlastní experiment – 3 uměle vytvořené pokusné varianty v květináčích (3 různé vodní režimy);
- zjistit rozsah (zastoupení) vzdušných prostor, exodermis a centrálního válce v kořenech chrastice rákosovité pěstované v květináčích při různých režimech zamokření
- popsat anatomii kořenů chrastice rákosovité
- soustředit literární poznatky o zamokřených půdách a přizpůsobení rostlin k těmto podmínkám.
- rozebrat typy aerenchymu;
- charakterizovat chrastici rákosovitou (*Phalaris arundinacea L.*);

## 2 METODIKA

V teoretické části jsem se soustředila na charakteristiku zamokřených půd, přizpůsobení rostlin k životu v zamokřených půdách, charakteristiku chrastice rákosovité, její výskyt a ekologické nároky. Dále pak na samotný aerenchym, jeho typy a příčiny vzniku.

Praktickou část tvoří můj vlastní experiment, který spočíval ve vytvoření různých režimů (vodních) pro pěstování rostlin chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea L.*).

### Vytvoření umělých vodních režimů

Rostliny byly vykopané na přirozeném stanovišti a následně nasazeny do květináčů, které byly rozděleny na tři různé režimy, každý režim obsahoval 15 rostlin. Rostliny byly zasazeny do květináčů, které obsahovaly říční písek a zahradnický substrát v poměru 50 na 50. U první neboli vodní varianty byl květináč ponořen do větší nádoby s vodou, aby hladina zasahovala nad úroveň květináče. Tento režim suploval přírodní prostředí, které je celoročně zaplaveno. Druhá varianta pokusu byl tzv. střídavý režim, kdy byly rostliny chrastice nasazeny do květináče, který byl po dobu 14 dnů vystaven stejným podmínkám jako první varianta a po uplynutí doby byl vytažen z nádoby s vodou, a poté na příštích 14 dní nechán bez záливky. Druhý režim pro rostlinu znamenal uměle vytvořené podmínky prostředí, kde dochází ke střídavému zaplavování nebo také ke kolísání hladiny vod. Poslední třetí variantou pokusu byl tzv. suchý režim, který byl vystaven režimu bez záливky. U této varianty byla záливka pouze prvních 10 dní, kvůli uchycení do substrátu. Poslední uměle vytvořené prostředí suplovalo prostředí, kde nedochází k záplavám. Experiment trval 12 týdnů, poté následoval odběr podzemních orgánů a níže zmíněný postup, kdy byly odebrány vzorky a následně vyhodnoceno procentuální zastoupení aerenchymu v kořenech chrastice ze všech 3 variant.

### Odběr vzorků kořenů

Nejprve byl vykopán kořenový systém rostliny (kořenový systém této rostliny je tvořen adventivními kořeny). Následoval okamžitý odběr vzorků kořenů a jejich fixace. Před odběrem vzorků kořenů byly vykopané části rostliny proprány vodou. Odběr vzorků kořenů z adventivních kořenů 1. řádu – žiletkou byly nařezány 2cm dlouhé úseky, které byly vzdálené přibližně 6 cm od kořenové špičky. Vzorky kořenů byly fixovány a



konzervovány ve skleněných lékovkách naplněných fixačním roztokem. Jako fixační roztok byl použit FAA (formaldehyd-aceto-etanolová) fixáž. 100ml fixáže = 90ml 70% etanolu, 5ml 99% kys. octové, 5ml 40% formaldehydu. Z jedné varianty (z jednoho uměle vytvořeného režimu) bylo nafixováno zhruba 15 úseků kořenů.

V histologické laboratoři byly ze vzorků zhotoveny trvalé preparáty. Řezy o tloušťce 18 mikrometrů jsou zabarveny pomocí malachitové zeleně. Poté následoval odhad plošného rozsahu aerenchymu, exodermis a centrálního válce. Byly rozlišovány vzorky rostlin ze třech režimů, trvale zaplavovaného, střídavého a suchého stanoviště. Kvantitativně bylo vyhodnoceno plošné zastoupení rozsahu aerenchymu, exodermis a centrálního válce.

### **Odhad plošného zastoupení vybraných struktur v kořenech**

Z trvalých preparátů byly vyhotoveny fotografie ve formátu A4. U všech tří režimů byly výsledky vyhodnoceny z 20 vzorků-řezů od každého režimu. Byla vyhodnocena vnitřní stavba kořenů a popsány nejdůležitější struktury na příčném řezu kořenů (exodermis, aerenchym, centrální válec). Dále následoval odhad ploch (aerenchymu, exodermis, centrálního válce) pomocí bodově počítací metody, kde byla použita síť bodů o rozměru 1 cm. U této metody se zaznamenává počet zásahů bodů do vzdušných dutin.

### **Statistická analýza naměřených výsledků**

Pro každý režim byly vypočítány základní statistické charakteristiky (průměr, směrodatná odchylka, variační koeficient) plošného rozsahu vzdušných prostor, exodermis a centrálního válce. Následně se analýzou rozptylu (t-testem) zjišťovalo, zda existuje statisticky významný rozdíl v ploše vzdušných prostor, exodermis a centrálního válce v kořenech z různých režimů.

### 3 PŮDY S VÝSKYTEM CHRASTICE RÁKOSOVITÉ

Chrastice rákosovitá se vyskytuje na místech souvisejících s vodním režimem. Nejčastěji ji najdeme na dolních tocích řek, na březích potoků, v nivách, podmáčených loukách apod. Vyskytuje se na místech, kde je vysoká hladina podzemní vody, nebo na místech s periodickým zaplavováním. Roste na lokalitách s dostatkem půdních živin, na tzv. mezohygrofytních stanovištích (SKLÁDANKA a kol., 2010).

#### 3.1 Půdy ovlivněné vodou

Celkový objem vody v řekách se může zdát větší než celkový objem vody, kterou je nasycena půda. Opak je však pravdou, celkové množství vody, kterou je nasycena veškerá pevninská půda je více než desetkrát větší, než množství vody obsažené v pevninských tocích. Když přidáme k tomuto množství ještě zásobu podzemní vody, dostaneme se na číslo cca tisíckrát větší, než je celková zásoba vody ve vodních tocích. Zajímavým faktem je, že průměrné setrvání vody v půdě a propustném podloží je až 50 let, může být i 100 let. Naopak v řekách se jedná o zdržení vody v řádu několika týdnů (KUTÍLEK, 2012).

Půdní zaplavení vzniká více různými způsoby, jako jsou tání sněhu, povodně, eroze půdy, vysoká hladina podzemní vody nebo vlivem lidské činnosti. Doba vsakování vody závisí na vlastnostech půdy. Další příčinou může být také vyšší přítok a menší odtok, nebo vyšší koncentrace srážek a následná nepropustnost zhutněné půdy. K zamokření proto často dochází na těchto zhutněných půdách s nízkým infiltračním potenciálem a také zejména na jílovitých půdách.

#### 3.2 Zamokřené půdy

Zamokřené půdy můžeme rozdělit na dva hlavní typy. Prvním typem je stálé zamokření půdy a druhým typem je periodické zaplavování půdy. Neboli gleje a pseudogleje.

##### Gleysoly (Gleje)

Tento název pochází z ruštiny, *glej* – blátivá, zbažinėlá půda. Rozšíření glejů je nejvýraznější v boreálních a chladných humidních částech světa, jako jsou sever Asie a sever Severní Ameriky. Dále pak Afrika, jihovýchod Asie a Jižní Amerika. Téměř třetina tohoto typu půdy je v tropických oblastech. Nachází se na nezpevněných strukturách, kde se tvorba podmíněna nadbytkem vlhkosti v mělkých hloubkách, což znamená asi 50 cm od povrchu, buď přes celý rok, nebo v některých ročních obdobích. Glej je typ půdy, který se

vyskytuje na místech se stále vysokou hladinou podzemní vody. Jsou typické svým dlouhým intervalem povrchového nasycení půdního profilu avšak s nedostatečným provzdušněním. Za těchto podmínek, kdy je půda ovlivněna vodou a je tu organická hmota, dochází zde k redukci Fe (ŠARAPATKA, 2013). Pod hladinou podzemní vody se dějí chemické redukční procesy bez přísunu vzduchu. Ukazatelem je také až modrozelená barva glejového horizontu G, to je způsobeno železnatými sloučeninami a redukčními procesy. Tento typický modravý povlak nejen pokrývá půdní částice, ale také vyplňuje póry. Nad horizontem G se nachází oglejený horizont, kde se střídají oxidační a redukční procesy. Gleje mají většinou kyselou reakci a na povrchu může vznikat zrašeliněný horizont (KUTÍLEK, 2012).

Výrazné nasycení vodou a malé provzdušnění jsou velmi nepříznivé podmínky pro edafon a kořenové systémy. Bez zásahu úprav nelze tuto půdu využívat v hospodářství. „V subtypu *tionický gleysol* dochází k akumulaci pyritu, kde aktivní roli při redukci hraje zejména *Dedulfovibrio desulfuricans*. Při drénování těchto půd dochází k oxidaci (*Thiobacillus thiooxidans*, *T. ferrooxidans*) s tvorbou jarositu, kdy dochází k poklesu pH a k inhibici mikrobiální činnosti“ (ŠARAPATKA, 2013).

V této skupině trvale zaplavených půd můžeme ještě zmínit půdní typ stagnogleje.

### **Stagnogleje**

Rozsah ploch těchto půd nebývá příliš velký, za to jsou vázány na bezodtoké sníženiny. Půdní profil je většinou zamokřen trvale povrchovou vodou. Jsou to pseudogleje, které jsou výrazně ovlivněny procesem oglejení. U tohoto typu půdy je značné zajílení půdy a ve svrchní části profilu pak převládá bíložedá barva nad mramorováním (TOMÁŠEK, 2014).

### **Pseudoglej**

Pseudoglej je půdní typ, charakteristický svým periodickým sezónním nasycením půdy, což způsobují zhutnělé spodiny a následkem je nedostatek vzduchu v půdě. Také sorpční schopnost je nedostatečná. Kvůli nedostatku vzduchu v půdě je proces rozkladu pomalý a obsah organických látek díky tomu celkem vysoký. K této skupině půdních typů patří také proces oglejení, který je hlavním půdotvorným procesem a výrazně zasahuje do matečného substrátu. Sprašové hlíny, jíly, hlinité a jílovité ledovcové uloženiny jsou nejčastějším typem půdotvorného substrátu u těchto půd. Povrch může být i písčité, avšak směrem dolů je vždy zpravidla těžší. Humusový horizont střídá silný oglejený horizont, který má

mocnost až několik desítek centimetrů. Typické mramorování se nejvíce projeví na jílovitých substrátech, kde se většinou úplně ztrácí světlejší podpovrchový horizont. Pseudoglej se často střídá s luvizeměmi ve středních výškových stupních a je nejčastějším půdním typem u českých pánví. U pseudoglejí je nízké zemědělské využití, které potřebuje zásadní odvodnění (TOMÁŠEK, 2014).

### **3.3 Půdy s vodním režimem**

#### **Vertisoly**

Název vznikl z latinského *vertere* – obracet. Vertisoly jsou nejvíce rozšířeny v tropických oblastech, většina rozlohy tohoto typu půdy se nachází v semiaridních tropech s celkovým ročním srážkovým úhrnem až 1000 mm. Rozpínající se využívání vertisolů se nachází v Austrálii, Súdánu a Indii, avšak v semiaridních oblastech nejsou velké rozlohy vertisolů využívány vůbec, nebo je pokrývají travní porosty. Tento půdní typ se vyvinul na těžkých substrátech s převahou tektitů a obsahujících více jak 30% jílu ve všech horizontech, nejméně však do 50 cm. Tento typ vznikl většinou v rovinatějších oblastech, hlavně tam, kde periodicky prosychají půdy. Následkem sucha se objevují trhliny, které vznikají v horní vrstvě půdy o mocnosti až 100 cm a díky nim pronikají strukturální částice do půdy. Naopak v období vlhka se trhliny uzavírají a dochází k bobtnání jílovitého materiálu, při kterém dochází k promíchávání částic, tzv. vertikálnímu procesu. U vertisolů může docházet k hlubokému prohumóznění a vzniku černých humózních horizontů, a to díky těmto střídajícím se obdobím sucha a vlhka. Dalším znakem je zvlněný mikrorelief tzv. gilgai, vzniká následkem tlaků (ŠARAPATKA, 2013).

#### **Fluvisoly**

Celosvětově rozšířený půdní typ ve všech klimatických pásech. Více než polovina celkové rozlohy tohoto půdního typu se nachází v tropech. Název vznikl z latinského *Fluvius* – tok, proud, řeka. Patří do skupiny půd ovlivněných vodou. Tento typ půdy se vyvinul na periodicky zaplavovaných územích, kde se vyvíjí na povodňových sedimentech hlinitopísčité až jílovitohlinité zrnitosti. Erozní činností se sedimenty dostaly do vody, a poté se akumulovaly v nivní části řek. Tyto sedimenty jsou velmi bohaté na obsah živin, kterými obohacovaly mladé nivní půdy během častých záplav. Fluvisoly se vyznačují vysokým stupněm úrodnosti. Horní tok řeky lemuje úzká vymezená část této půdy, ve

středním a dolním toku řeky je tento půdní typ výrazně rozšířen. Fluvisoly se vyznačují zejména malou diferenciací horizontů. Složení profilu se převážně skládá z A horizontu a naplaveného substrátu. Následkem střídání oxidačních a redukčních procesů můžeme u značné části fluvisolů pozorovat mramorování. Fluvisoly mají různější texturu, od velmi těžkých jílu až po lehké písčité půdy (ŠARAPATKA, 2013).

## 4 VÝSKYT CHRASTICE RÁKOSOVITÉ

### 4.1 Mokřady

*„Ramsarská úmluva definuje mokřad jako: „území bažin, slatin, rašelinišť i území pokrytá vodou, přirozeně i uměle vytvořená, trvalá či dočasná, s vodou stojatou či tekoucí, sladkou, brakickou či slanou, včetně území s mořskou vodou, jejíž hloubka při odlivu nepřesahuje šest metrů“ (MŽP, 2015).*

*„Jako mokřad se označuje území, v němž hladina vody vystupuje k terénu a nad terén, aniž by vytvářela větší volnou vodní plochu, kterou bychom označili jako jezero nebo nádrž“ (FRANKOVÁ, 2011).*

V minulosti docházelo k plošnému odvodňování půdy, a to hlavně ve druhé polovině 20. století. Během této éry rozsah ploch mokřadů klesl u nás o více než 70% a celkově v Evropě o 50%. Mokřady jsou zásobárnou velké škály chráněných druhů rostlin a živočichů, a také jsou zdrojem velkého množství genetického materiálu. Významnou funkcí mokřadů je jejich zásobování spodních vod, díky průsaku do podzemí. Díky nadměrnému vysušování, odvodňování a zúrodňování meliorací však celá řada mokřadů vymizela. Dalším následkem byl zánik celé řady živočichů a rostlin, které byly přímo závislé na tomto prostředí. Dále pak můžeme k následkům vymizení mokřadů přiřadit i silnější průběhy povodní. Zajímavostí je, že oblasti bez mokřadů se oteplují rychleji, jelikož mokřadní plochy fungují v krajině jako ochlazovací systém. To je způsobeno tím, jak příjmem tepla dochází k následné evaporaci, díky čemuž pak následně dojde k ochlazení a hydrataci krajiny. Mokřadní plochy mají významnou funkci také zejména v regulaci vody, a to tak, že v období dostatečné zásoby vody a vydatných srážek jsou schopny vodu nahromadit na území mokřadů a zabránit tak rychlejšímu postupu povodní. Naopak v období sucha přispívají vodou do říční sítě (FRANKOVÁ, 2011). Ať už pravidelné či nepravidelné střídání suchého a vodního období může mít za následek i to, že v období sucha některé mokřadní oblasti na kratší dobu úplně vyschnou a s tímto souvisí především adaptabilita rostlin a živočichů (MACHAR, KOVAŘÍKOVÁ a kol., 2014).

Pro vznik mokřadů je důležitá celá řada faktorů a podmínek na každém daném území. Každá oblast má své, pro ni typické, makroklima. Významným faktorem je počet srážek a jejich rozložení na oblast během celého roku, a také následný poměr výparu oproti srážkám (MACHAR, KOVAŘÍKOVÁ a kol., 2014).

## 4.2 Niva

Říční niva je stále vystavována neustálým záplavám, je to plocha kolem řeky, která je vyhraněna dvěma terasami naproti sobě. Šířka říční nivy se odvíjí od více faktorů, jako například geologický podklad a vodnost řeky (ČERNÝ, 2010). Je to nejúčinnější přírodní protipovodňové „zařízení“. V době povodní se zde řeka rozlévá, je zde vyšší akumulace naplavenin a sedimentů. Povodně jsou pro ni zdrojem živin a obohacování biodiverzity (PRACH, 2006).

V různých částech nivy se sedimentace liší. Hrubší větší sedimenty mají tendence se v době povodní ukládat v místech v blízkosti toku, zatímco jemnější sedimentaci nalezneme v tůních a na okrajových částech nivy. Vlivem záplav a podzemních vod se u říčních niv projevuje silný hydromorfismus, který má vliv na vývoj zprvu stejného sedimentu, následkem jsou pak semihydromorfní půdy jako je třeba pseudoglej, černice, glej nebo také stagnoglej. Různorodost půdy má za následek s tím spojenou rozmanitost vegetace. U povrchových a podzemních vod, které zaplní půdní profil, může být povaha vody, buď to stagnují nebo proudící s kolísavou nebo stálou hladinou. Dalším ovlivňujícím faktorem vývoje je pórovitost substrátu a horizontu. K určení půd dále přispívá, kromě pórovitosti, také zrnitost substrátu. U říčních niv se mohou objevit jak oligotrofní půdy, tak i organické půdy (RAUCH, 2007).

Nejnižšího bodu hladiny podzemní vody dosáhne niva v období od září do listopadu. Od dosažení nejnižšího bodu hladiny podzemní vody pak nastává pozvolný nárůst hladiny, který je v zimním období zrychlen táním. Nejvyšší bod hladiny podzemní vody se pak dostaví v období od února do dubna. Na jaře dochází ke zvýšení podzemních vod, které nepřetržitě přitékají k říčnímu korytu a mohou způsobit výstup hladiny podzemní vody nad terén.

Říční niva je významný mokřadní ekosystém, kde se pojí jak zachování významného mokřadu, tak zemědělsky využívaná oblast okraje říční nivy a okolní krajiny. Okolí říční nivy je zejména užíváno na přeměnu ze zatrávněných oblastí na ornou půdu, dále pak výrazné odvodňování a užívání intenzivního nevhodného kejdování. Tyto všechny faktory pak vedou k negativnímu snížení schopnosti obnovy krajiny (MACHAR, 2007).

### 4.3 Lužní Lesy

Jsou mokřadní ekosystémy, které jsou typické svou vysokou hladinou podzemní vody, častým zaplavováním a vysokou druhovou rozmanitostí. Hlavním znakem lužního lesa je zamokřená půda bohatá na živiny. Spodní voda občasně vystupuje nad terén. Nacházíme je spíše v teplých oblastech, ale mohou se vyskytovat i v chladnějším podnebí. Oblast lužních lesů je typická svým výrazným zastoupením stromů, které jsou adaptované na zaplavování, za to mechy často chybí (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001). Půda lužních lesů se často vyznačuje humusovým horizontem a glejovým procesem ovlivňující půdotvorný substrát. Mohou se zde vyskytovat půdy glejové, rašeliništní a jiné (PRAX, POKORNÝ, 2004). Převládají zde hlavně listnaté dřeviny, ale ve vyšších polohách můžeme najít i jehličnatolistnaté lužní lesy, vyskytují se však na velmi malých územích. Tento mokřadní ekosystém se řadí mezi jedny z nejohroženějších typů vegetace Evropy (MACHAR, 2007).

### 4.4 Rákosiny

Rákosiny jsou společenstva složená nejčastěji z rákosu obecného (*Phragmites australis*), dále pak zástupců z čeledi lipnicovitých a šáchorovitých. Mokřadní ekosystém rákosin můžeme rozdělit do několika podskupin. Rozdělujeme dle jejich nároků na stupeň zamokření a podle osidlující vegetace. Tento typ mokřadu může být jak trvale, tak periodicky zamokřen. Nachází se zejména v mělkých příbřežních oblastech, ale také mrtvé ramena řek nebo podmáčené louky. Ohrožené jsou především odvodňováním, úpravou vodních toků a také zemědělskou činností (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

#### **Rákosiny eutrofních stojatých vod**

Vody těchto oblastí jsou bohaté na živiny, jsou to tedy vody zejména eutrofní, někdy i mezotrofní. Především substrát na dně bývá velmi bohatý na živiny, bývá jílovitý, hlinitý nebo také šterkový. Na povrchu se objevuje výrazná vrstva sapropelového bahna. V tomto typu rákosin vodní hladina kolísá, v létě pak může nastat období zcela bez vody. Vyskytují se hlavně v nížinných zamokřených oblastech, často je najdeme v příbřežní mělké části rybníků, ale také i v mrtvých ramenech toků (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

#### **Slanomilné rákosiny a ostřicové porosty**

Vyznačují se svým častým kolísáním vodní hladiny, kdy přes zimu bývají zcela zaplaveny vodou. V nadcházejícím období od jara až do podzimu nastává pozvolný opad zaplavení, který může být vystřídán totálním suchem. Oblast tohoto mokřadního typu se vyskytuje na



zasoleném podkladě, tj. břehy výrazně vápnitých nebo slaných rybníků. Mohou to být i slaniska a jim podobné substrátové podklady. Typickým místem výskytu je oblast s převahou výparu nad zamokřením (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

### **Říční rákosiny**

Vyskytují se na dolních a středních tocích vod. Typickými jsou krátkodobé záplavy, které se mohou opakovat zejména v období jara a v průběhu léta. Je zde výrazně kolísavý průtok vody, který je nejnižší v období podzimu. Častým druhem je zde chrastice rákosovitá, která dobře odolává mechanickému poškození, díky tomu se může vyskytnout i v meandrech a vyšších naplaveninách v řece (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

### **Pobřežní vegetace potoků**

Vyznačuje se stálým mělkým zaplavením, kdy v období záplav je některá vegetace zaplavena zcela, v létě pak často úplně opadá. Je to mokřadní typ, který se může vyskytovat i v uměle vytvořených stanovištích, jako jsou třeba kanály. Přírozené místa výskytu jsou pak okolí pramenišť, příbřežní zamokřené oblasti koryt potoků a jílové nebo hlinité náplavy (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

## **4.5 Bažiny**

### **Eutrofní vegetace bahnitých substrátů**

Vyznačuje se bahnitým až jílovitým substrátem dna a výraznou vrstvou sapropelového bahna, které je výborným zdrojem živin. U tohoto typu mokřadu vegetace přímo vyžaduje výkyvy vodní hladiny. Vyskytuje se hlavně v mrtvých ramenech řek, dále bažinách a zabahněných rybnících, hlavně stojaté mělké vody. Tento typ nalezneme v oblastech od nížin až po podhorské oblasti (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

### **Mezotrofní vegetace bahnitých substrátů**

Substrát je zde slabě kyselý až slabě bazický a je velmi bohatý na opad na stařiny v různé fázi rozkladového stupně. Nalezneme je ve stojatých mělkých vodách s bahnitými sedimenty, zejména v oblastech mrtvých říčních ramen a mokřadních olšinách. Oblastní výskyt je také v nížinách až po podhorské oblasti (KUČERA, KOČÍ a kol., 2001).

## 5 ROSTLINY A STRES

Na celkový vývoj rostliny má vliv celá řada faktorů, ať už pro rostlinu vhodných nebo negativních, jako jsou třeba vlivy prostředí domovského stanoviště, dále vliv jiných živých organismů nebo vliv a zásahy člověka. Každá rostlina má určité rozmezí jednotlivých faktorů, které na ni působí, a které je schopna zvládnout. Má tedy určitou ekologickou valenci. Pokud hodnota určitého faktoru překročí hranice valence, znamená to pro rostlinu stres. Stresu bývají rostliny vystaveny zejména vlivem abiotických nebo biotických stresorů. Mezi abiotické (chemické a fyzikální) stresy patří třeba míra slunečního záření, neúměrné množství vody, toxicita, výkyvy teplot a další. Stresovým faktorem může být i dané roční období, kdy stresorem je konkurenční tlak jiných rostlin. Tyto vlivy mohou rostlinu poškodit, nebo poškodit jen určité části rostliny, dále mohou zpomalit vývoj nebo rozmnožování. Změny prostředí mohou způsobit modifikaci nebo mutaci. Vliv negativních faktorů může vést až k odumření rostliny. Stresory by se měly definovat pro každou rostlinu individuálně, neboť určité konkrétní podmínky, které se zdají pro jeden druh optimálním prostředím, mohou naopak pro druhý druh znamenat jistý zánik. Můžeme hovořit o stresu jako takovém, pokud nastane situace, kdy variabilita negativních vlivů okolí překročí únosnou hranici tzv. toleranci rostliny. V této fázi už dochází k poškození orgánů a strukturálním poruchám u rostliny.

Pod vlivem působení stresu dochází ke spuštění skupiny reakcí, která se nazývá stresová reakce. První fáze, tzv. poplachová fáze nastává hned po začátku působení stresu, kdy vliv stresu způsobuje poškození životních funkcí rostliny. Druhá fáze stresové reakce nastává za takových podmínek, kdy nedojde k okamžitému úhynu rostliny hned po první fázi. Ve druhé části, tzv. restituční fázi, tedy dochází ke spuštění mechanismů, které způsobují zvýšení odolnosti rostliny vůči působení stresu. Pokud zvýšení odolnosti rostliny vůči působícím stresorům není dlouhodobého charakteru, pak dochází k poklesu odolnosti a nastává fáze vyčerpání. Výsledkem tohoto procesu může být buď aklimace, což je dočasný stupeň odolnosti ke stresovým abiotickým faktorům, nebo tolerance, kdy se rostlina snaží o zavedení tolerance ve vztahu ke stresu (viz. kapitola nedostatek kyslíku v půdě) (BLÁHA, BOCKOVÁ a kol., 2003).

## 5.1 Nadbytek vody v půdě jako stresový faktor

Zamokřená půda je taková půda, která je neprovzdušněná a je zde špatný nebo nedostatečný systém odvodňování. Nadbytek vody v půdě může vznikat více způsoby, jako jsou třeba povodně v důsledku rychlého tání, vysoká hladina podzemní vody nebo kombinace utužených půd a vyšších srážek nebo povodní. Zamokřená půda může mít devastující účinky na některé druhy rostlin, jen některé jsou schopny se takovýmito změnám podmínek přizpůsobit tak, aby přežily. Při nadbytku vody v půdě dochází u rostlin k poškození nebo i zániku. Díky zamokření půdy klesá koncentrace kyslíku v půdě a tím narůstá riziko oslabení obranných mechanismů rostlin. Stres, který vzniká zamokřením půdy, může mít totiž za následek praskání a zduřování kořenů, které pak ztrácí živiny z kořenových pletiv.

Voda se jako základní složka půdy vyskytuje v půdě v různém množství a formách. Díky rozložení vody do několika vrstev v půdním profilu se v určité hloubce půda nasatí natolik, že vytvoří souvislou hladinu podzemní vody. Toto se děje zejména v lehčích půdách. Voda od této hladiny pak vzlíná kapilárami do vyšších vrstev v půdě, spojitě jen do určité výšky, to označujeme jako kapilární pásmo spojitě. Dále pak už jen částečně v jemnějších pórech nad tuto určitou výšku, to označujeme jako kapilární pásmo vzdušné. Toto vzdušné pásmo je pojítkem mezi podzemní vodou a orníční vrstvou, jež je už pod vlivem dešťových srážek vsakujících se do půdy. Důležitým faktorem je, aby obsah vody ve vegetačním profilu, což je vrstva, kde zakořeňují rostliny, byl takový, aby vytvořil podmínky pro růst a vývoj rostliny. Obecně je vhodné, aby z celkového objemu půdních pórů bylo vyplněno 60-80% vodou a zbylých 20-40% vzduchem, to vše vzhledem k druhu plodiny. Takže při větším objemu vody v půdě dojde k zamokření, buď k částečnému, nebo úplnému. Pro správný průběh transpirace a zásobení rostlin vodou je důležitá půdní vlhkost, což je objem vody obsažený v pórech půdy. Míra vlhkosti půdy se obvykle vyjadřuje v objemových procentech zeminy vysušené při 105°C. Další důležité pojmy jsou dostupná a nedostupná voda. Dostupná voda je půdní část, která je nasycena vodou, jež je snadno dostupná pro kořeny rostlin a jejich následné absorbování. Nedostupná voda je tak silně držená voda v půdě, že ji kořeny rostlin nemohou absorbovat (KŮDELA, VEVERKA, 2005).

## 5.2 Nedostatek kyslíku v zamokřené půdě

Zásadní význam pro život rostlin má dostatečné zásobení půdy kyslíkem, protože bez dostatečného množství kyslíku nemůže v buňkách probíhat aerobní respirace, která je stěžejním procesem pro všechny životně důležité funkce rostlin. Díky nižší koncentraci kyslíku v půdě než jak je tomu ve vzduchu, může docházet k nedostatku kyslíku v podzemních orgánech rostlin. Navíc spotřeba kyslíku v půdě díky respiraci kořenů a spotřebě dalších organismů je velká a tok kyslíku z ovzduší do půdy je velmi pomalý. Vývoj kořenů rostlin je tímto značně omezen a další vývoj kořenů ohrožen. Nedostatkem kyslíku se vyznačují jílovité půdy, které mají malý počet velmi jemných půdních porů. Dále pak k tomu dochází v zaplavených půdách, kde jsou póry zaplaveny vodou a není v nich tedy vzduch nebo v půdách utužených. Naopak v půdě, kde se nachází dostatek velkých porů, k nedostatku kyslíků nedochází v takové míře, zde je dostatek kyslíku udržován difúzí ze vzduchu. V případech, kde dochází k deficitu kyslíku z důvodu zaplavení vodou, může dojít k hypoxii nebo anoxii (LUŠTINEC, ŽÁRSKÝ, 2003).

### Půdní hypoxie

Je definována jako stav, kdy je obsah kyslíku v pletivech rostlin pod optimální úroveň. K hypoxii nejčastěji dochází u vlhkých, zaplavených nebo utužených půd a vyskytuje se i v případech, kdy jsou kořeny pod vodou vlivem dlouhotrvajících záplav. Objevuje se také v průběhu krátkodobých záplav, kde výhon zůstává nad hladinou, ale kořeny jsou ponořeny (KÚDELA, VEVERKA, 2005). Nebo se může objevit u dlouhotrvajících záplav ve svrchních vrstvách půdy. Ve stavu hypoxie je značně narušen i koloběh dusíku v půdě. Mineralizace dusíku je výrazně zpomalena, a to způsobuje, že více jak polovina dostupného dusíku je ve stavu amonných iontů, jež díky nedostatku kyslíku nemohou být dále oxidovány. Množství iontů se odvíjí také od celkového množství organické hmoty v půdě. Pokud jsou tyto ionty ve větším množství, pak mohou být ve vztahu k rostlinám toxické (PONNAMPERUMA, 1984). Zamokřené prostředí půdy má dále vliv na obsah uhlíku v půdě. KUTÍLEK (2001) uvádí, že množství uhlíku obsažené v organických látkách půdy je v trvale zamokřených půdách 10%, jako příklad uvádí glej. Opačným příkladem je množství uhlíku obsažené v polopouštních typech půd, což činí průměrně 0,8%. Hodnoty uvádí ze svrchních 20 cm půdy.

## **Půdní anoxie**

(Anoxemie)

Je to absolutní nedostatek kyslíku, který vzniká v důsledku zavodnění nebo utužení půdy. Nejčastěji u těžkých půd, zejména jílovitých. V tomto zcela bezkyslíkatém prostředí je schopné žít jen velmi malé množství rostlin. K tomuto stavu dochází u rostlin zcela ponořených pod vodou, v půdě, která je dlouhodobě zcela zaplavena vodou. Dále pak také u rostlin, které jsou zcela uzavřeny v ledu. V případech dlouhotrvajícího zaplavení se mikrobiální flóra vyvíjí ku prospěchu anaerobních mikroorganismů, jež využívají jiné elektronové akceptory než kyslík. Z důvodu anoxie a díky nadbytku oxidu uhličitého pak dochází k tzv. udušení neboli asfyxii a následnému zhroucení buněk kořene (KÚDELA, VEVERKA, 2005).

Strategie přežití pro rostliny vystavené anoxii existují dvě. První možností je tolerance k anoxii a druhou je vyhnutí se anoxii. Nebo kombinace obou těchto strategií.

### **Anoxická tolerance**

Vyskytuje se zejména u nemokřadních rostlin při silných krátkodobých deštích. Spočívá v metabolických adaptacích, které umožňují rostlině se vyrovnat se stresovými změnami. Může se lišit, jak mezidruhově tak vnitrodruhově. Rozdíly mohou být i v pletivech v jedné rostlině. Šance na přežití a uplatnění anoxické tolerance je zvýšena, pokud byla mladá rostlina vystavena hypoxii, ještě před působením anoxie.

### **Avoidance**

Znamená vyhnutí se anoxii. V tomto případě rostlina přímo předchází negativním následkům způsobených vlivem stresu. Tato strategie je velmi významná v případě dlouhodobých záplav, kdy předcházení poškození, díky anatomických změnám, je naprostá nutnost. Předchází tomu, díky trvalým morfologickým a anatomickým změnám zejména v kořenech rostliny. Změny spočívají například ve vytvoření apoplastických bariér v exodermis, vytvoření systému intercelulár apod. Tento případ trvalých změn se vyskytuje u mokřadních rostlin (BUCHANAN et al., 2000, PADRUŇKOVÁ, 2006).

V důsledku neschopnosti aerobního dýchání je nutný přechod kořenových buněk na anaerobní glykolýzu. Dochází k nárůstu činnosti alkoholdehydrogenasy, rapidnímu poklesu ATP (adenosintrifosfát), který má za následek zamezení přijímání minerálních látek, dále pak k prudké spotřebě energetických zásob a nabývání produktů fermentace, jako jsou kyselina mléčná a etanol, které jsou pro rostliny toxické,

Následkem nedostatku kyslíku jsou aklimatizační reakce. U některých suchozemských rostlin, které nejsou na zaplavení a následný pokles kyslíku adaptované a jsou na tyto změny citlivé (např. hrách setý (*Pisum sativum*), pšenice setá - ozimá (*Triticum aestivum*), brukev řepka olejka – ozimá (*Brassica napus L.*), rajče jedlé (*Solanum lycopersicum*)), nedojde ani k nástupu aklimatizačních reakcí. Tyto rostliny odumírají ihned při snížení obsahu kyslíku v půdě. Některé jiné druhy suchozemských, tedy nemokřadních, rostlin mohou být k tomuto stavu tolerantní, alespoň dočasně. Záleží však na řadě faktorů, které tuto toleranci ovlivňují. Zejména na rychlosti zaplavení půdy a době setrvání zaplavení (BUCHANAN et al., 2000).

Naopak u mokřadních rostlin, které jsou na tyto změny přizpůsobené, dochází k rozvoji adaptačních mechanismů. Jako první nastává zesílení syntézy kyseliny abscisové, utlumení syntézy cytokininů a zvýšení citlivosti na etylen, který je hlavním spouštěčem dalších aklimatizačních reakcí. Dále dochází ke změnám koncentrace fytohormonů a syntéze stresových hormonů. Důležitou aklimační reakcí je tvorba mezibuněčných prostor-intercelulár v parenchymu jak kořenů, tak stonků. Vytvoření intercelulár je následkem působení destruktivních enzymů, které rozloží pektinovou střední lamelu buněčných stěn. Propojením těchto prostor vzniká systém podélných kanálků na přenos kyslíku, který prostupuje z nadzemních částí do kořenů rostlin. Takto transportovaný kyslík je určen nejen k respiraci, ale i k detoxikaci rhizosféry. Pokud rostlina přežije tento proces, nastávají určité aklimační změny. Výraznou změnou je struktura a vzhled kořene, u nově vzniklých kořenů se rapidně snížil počet větvení a jsou výrazně tlustší (PROCHÁZKA, MACHÁČKOVÁ a kol., 1998).

### **5.3 Půdní změny v anoxickém prostředí**

Dalšími následky nedostatku kyslíku v půdě jsou i změny chemismu půdy. Tyto změny půdních vlastností pak nepřímo působí na rostliny. Celá řada mikroorganismů žijících

v půdě má totiž schopnost využívat i jiné látky, než jenom kyslík, při svých respiračních procesech jako akceptory elektronů převádět je do zredukovaného stavu. Příkladem jsou denitrifikační bakterie, které redukuje nitráty na molekulární dusík. Nedostatek kyslíku zabraňuje činnosti nitrifikačních bakterií. V důsledku toho je tedy většina dusíku ve formě amonných iontů, jež ve vyšší koncentraci působí na rostliny až toxicky (PROCHÁZKA, MACHÁČKOVÁ a kol., 1998). Jeden z hlavních problémů zaplavení rostlin je následně možná toxicita, jak je zmíněno výše, která je způsobena produkty anaerobního metabolismu, které jsou nahromaděny v kořenech. Příkladem je etanol, který rozpouští lipidické složky membrán, což vede k dezintegraci membránových struktur v buňkách (LENOCHOVÁ, 2004).

Další změnou, v zaplavené půdě, je změna rozkladu organické hmoty. Za podmínek při dobře provzdušněné půdě se na rozkladu organické hmoty podílí řada aerobních bakterií, houbové organismy a další mikroorganismy. Za těchto podmínek probíhá proces rozkladu organické hmoty velmi rychle, díky dostatečnému množství kyslíku potřebného k aerobní respiraci. V případě zaplavené půdy a následným snížením obsahu kyslíku se proces rozkladu velmi sníží a probíhá naopak velmi pomalu. Mnoho organismů, jež se podílí na tomto procesu, umírá a na samotném rozkladu organické hmoty se poté podílí téměř výhradně aerobní bakterie. V této fázi, za podmínek snížení obsahu kyslíku, pak vznikají toxické sloučeniny jako například kyselina mléčná, octová apod. (PONNAMPERUMA, 1984).

## 5.4 Adaptace mokřadních rostlin

Některé druhy rostlin jsou schopny se dobře adaptovat v zamokřeném prostředí, jsou to hlavně lužní a mokřadní druhy. Je to jiná situace než při zaplavení terestrických rostlin, jelikož u suchozemských rostlin, u kterých nejsou vyvinuty adaptační mechanismy, dochází díky zamokření k hypoxii, popř. anoxii. V důsledku toho pak dochází ke změnám metabolismu a hromadění toxických látek, což vede k udušení kořenů, tzv. asfyxii. Opačným případem jsou mokřadní druhy, jelikož ty se vyskytují v místech, kde rostliny už většinou přímo rostou alespoň v mělké vodě. Jmenovitě jsou to druhy rodu sítina (*Juncus*), puškvorec obecný (*Acorus calamus*), rákos obecný (*Phragmites australis*), chřastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea*), druhy rodu zblochan (*Glyceria*), ostřice (*Carex*) a další. Důkazem adaptace na zaplavení je také velká tvorba biomasy z různých lokalit

těchto druhů. Tyto rostliny se však musejí vyrovnávat nejen se zaplavením, ale také s nedostatkem kyslíku, což je důsledek zamokření půdy, a toxickými látkami, vznikající v bezkyslíkatém prostředí. Podle ČÍŽKOVÉ (2015) přežití rostlin v těchto zamokřených biotopech umožňují strukturní adaptace. Adaptace s následkem vytvoření intercelulár je u mokřadních rostlin mnohem výraznější než u jiných druhů. Jedná se o soustavu propojených intercelulár po celém těle rostliny, které zajišťují tok kyslíku z nadzemních částí rostliny až ke kořenům. Díky tomuto systému nejsou buňky podzemních orgánů závislé na kyslíku z půdy. Rozlehlá soustava intercelulár tvoří až 60% celkového rozsahu pletiv. Přenos plynů mezibuněčnými prostory probíhá nejen difúzí, ale i o mnoho rychlejším hromadným tokem. Difúze je mechanismus, kdy se molekuly každého plynu přesouvají po směru koncentračního spádu daného plynu. Při hromadném neboli objemovém toku se molekuly všech plynů přesouvají stejným směrem po spádu tlaku. Hnacím motorem je gradient teploty a tlaku vzduchu a unikání využitého oxidu uhličitého do vody. Další adaptací je nárůst aktivity alkoholdehydrogenasy (ADH, katalyzuje přeměnu etanolu na acetaldehyd), což je trvalá metabolická změna (LUŠTINEC, ŽÁRSKÝ, 2003, ČÍŽKOVÁ, 2015). Další metabolickou změnou je přesné řízení rychlosti glykolýzy, díky tomu u nich za nedostatku kyslíku nedochází k tak prudkému navýšení destruktivních procesů, jež jinak vede k vyčerpání rezerv. Dále pak zejména etanol bývá jako konečný produkt fermentace dobře vylučován z kořenů do okolního prostředí. Stává se, že mohou převládat i méně toxické látky, PROCHÁZKA (1998) přímo uvádí alanin a malát (PROCHÁZKA, MACHÁČKOVÁ a kol., 1998). Etanol je výborně odváděn ven z kořenových pletiv do nadzemních částí rostlin a dále pak do okolního prostředí (HLAVATÁ, 1992), tento systém odvodu etylému je zprostředkován díky systému propojených intercelulár, který se vytvořil jako adaptace na zamokření, viz níže kapitola aerenchym. Adaptační procesy jsou výrazně ovlivněny také typem půdy a délkou zaplavení.

Další adaptací je vytvoření okysličené vrstvy v rhizosféře. Část kyslíku, jež je transportován ke kořenům, prosakuje ven do okolí. Kyslík prosakuje ze vzdušných prostor kořene přes povrchová pletiva do okolní rhizosféry a následně se zde vytváří okysličená vrstva. Tato vrstva dokáže do určité míry ochránit rostlinná pletiva přes vlivy toxických látek okolního prostředí, které vznikají při anaerobních procesech (ČÍŽKOVÁ, 2015).

Podobné adaptační procesy, které probíhají v případě trvalejšího zavodnění s následkem nedostatku kyslíku, probíhají i v případě utužování půdy. V tomto případě se



navyšují koncentrace etylénu v kořenových buňkách, s tím je spojena celá řada dalších reakcí jako odpověď na koncentraci etylénu. Důležitou reakcí je tvorba enzymů, které rozkládají pektinové lamely a tím vznikají mezibuněčné prostory, které umožňují transport kyslíku z nadzemních částí rostliny ke kořenům (BLÁHA, BOCKOVÁ a kol., 2013).

## 5.5 Provětrávací pletiva

Provětrávací pletiva umožňují propojení rostlinných pletiv s okolím. Jsou to vlastně fyziologické adaptace pro zajištění respiračních procesů. Jejich hlavní funkcí je především příjem a výdej kyslíku a oxidu uhličitého, jejich následné šíření do pletiv a dále pak transpirace. Tento proces zajišťují pneumatody. U vodních a mokřadních rostlin mají provětrávací pletiva funkci nadlehčovací a také slouží jako zásobárny vody. Do skupiny pletiv provětrávacích řadíme **stomata**, **lenticely**, **pneumatody** a **aerenchym**. A ještě sem řadíme **pneumatofory**, což jsou dýchací kořeny. Funkcí pneumatoforů je zajištění přísunu vzduchu do hypoxických částí rostliny (VINTER, 2008). Lenticely a stomata se vyskytují především u terestrických rostlin.

## 5.6 Interceluláry

Interceluláry slouží k transportu plynů v těle rostliny, jsou to prostory propojené v jednotný systém. Interceluláry jsou součástí rostlinného těla a obsahují vzduch, umožňují výměnu plynů mezi prostředím a tělem rostliny. Jsou to mezibuněčné prostory, které vznikají při přeměně dělivých buněk na buňky trvalé. Tak, že se spojení buněčných stěn uvolní, díky rozpuštění středních lamel na některých místech (ČERNOHORSKÝ, 1964).

*„Rostliny vlhkých stanovišť, rostliny ponořené a podzemní části rostlin (např. kořeny) mají vnější blány pokožky neztloustlé a nezkutinisované. Rovněž kutikula není u kořenů v souhlase s jejich úkony vyvinuta (přijímání vodných roztoků z půdy)“* (ČERNOHORSKÝ, 1964).

Rostliny na suchých stanovištích mají obvykle v buňkách zásobního pletiva nashromážděny zásoby vody. U parenchymatického základního pletiva v mezibuněčných prostorech se nejčastěji hromadí vzduch. Neobvykle silně vyvinuty jsou mezibuněčné prostory u rostlin, které rostou na vlhkých stanovištích nebo u rostlin vodních. U těchto rostlin je vyvinuta soustava kanálek, která tělo rostlin nadlehčuje ve vodě (aerenchym) nebo provzdušňuje (ČERNOHORSKÝ, 1964).

JUSTIN et ARMSTRONG (1987) rozdělují rostliny do tří skupin, a to podle rozsahu provzdušňovacího systému u kořenů rostlin. Jsou to nemokřadní druhy, intermediální druhy a mokřadní druhy. Intermediální a mokřadní druhy se vyznačují vysokou porozitou kořenů, tj. množstvím provzdušňovacích kanálků, a především svou schopností navyšovat obsah intercelulár při zamokření.

## 5.7 Aerenchym

Aerenchym se vytvořil jako adaptační odpověď na nedostatek kyslíku v kořenech rostlin v důsledku zaplavení vodou (ARMSTRONG, 1979). Je to pletivo tvořené parenchymatickými buňkami s vynikajícím systémem intercelulár (VINTER, 2008). Hlavním předpokladem pro účinný transport kyslíku je, aby systém intercelulár v parenchymu nadzemní části rostlin byl zcela propojen s částí kořenovou, kde je přítomen aerenchym, tento propojený systém pak umožňuje tok kyslíku po celém těle rostliny. Tento typ pletiva vznikl jako adaptace na nedostatek kyslíku hlavně u rostlin, jejichž výskyt je spojen s vodou, kde se stres s nedostatkem kyslíku tak často vyskytuje. V případě, kdy se množství kyslíku v mezibuněčných prostorách sníží pod úroveň 2-4%, pak dochází k zamezení aerobního dýchání. Tok kyslíku ke kořenům rostlin, který je zprostředkován díky aerenchymu, a jeho následné pronikání do okolní zoxidované vrstvy, rhizosféry, ochrání rostlinu před průnikem rozpustného dvojmocného železa do rostlinných pletiv tak, že železo zoxiduje na trojmocný iont, jež se poté naváže do nerozpustných sloučenin a vysráží se poté v sedimentu. Pokud by se ionty dostaly do kořene a oxidovaly se tam, poté by se kořen zcela zacpal. Difuze plynů probíhá ve vodním prostředí  $10^{-4}$  pomaleji oproti difuzi ve vzduchu (HEJNÝ, 2000).

Aerenchym je vyvinut zejména u vodních rostlin, kde je pomocníkem při nadnášení rostlin při hladině, díky intercelulárám, které jsou vyplněné vzduchem. Vytváří se zde jako základní prvek těchto rostlin. ČÍŽKOVÁ (2015) uvádí, že aerenchym je nejvíce vyvinut u mokřadních rostlin, kde jeho rozsah v kořenech může dosáhnout hodnoty 30-50% objemu kořene. Jako příklady největšího zastoupení aerenchymu uvádí rostliny z čeledi lipnicovitých, sítinovitých a šáchorovitých. V případě jiných nemokřadních rostlin se vytváří jako odpověď na stres nebo se nevytváří u některých rostlin vůbec.

Je to soustava propojených intercelulár, která umožňuje tok plynů, především kyslíku od nadzemních částí až do kořenového systému rostliny. Tento systém vzdušných prostor umožňuje dostupnost kyslíku do kořenových pletiv a dále pak do celé rhizosféry, kde umožňuje další rozvoj kořenů. Ve stavu hypoxie je délka kořenů limitována rychlostí vnitřní aerace. To znamená, že délka kořenů je limitována vzdáleností, do které je transport kyslíku schopen dopravit kyslík tak, aby zajistil nároky pletiv (PADRUŇKOVÁ, 2006).

Interceluláry aerenchymu můžeme rozdělit klasicky a nejčastěji na dva typy způsobu vzniku, kdy se vznik aerenchymu rozlišuje dle mechanismu jeho vzniku, a to je lyzigenní a schizogenní. Aerenchym se vytváří hlavně v primárních pletivech kořene, a to zejména v primární kůře. Dalším případem je vytvoření aerenchymu v sekundárních pletivech u dvouděložných rostlin, kde dochází k sekundárnímu růstu kořene (JUSTIN et ARMSTRONG, 1987). Jiní autoři jako ČERNOHORSKÝ (1964) uvádí více typů intercelulár, JUSTIN et ARMSTRONG (1987) dokonce rozlišují aerenchym do dalších podtypů. Podle ČERNOHORSKÉHO (1964) existují 3 způsoby vzniku intercelulár, tedy 3 typy intercelulár. Lysigenní, schizogenní a rhexigenní. Podle VINTERA (2008) existuje ještě jeden typ a tím je schizolyzigenní popř. schizorhexigenní. SEAGO a kol., (2005) stejně jako VINTER (2008) uvádí, že existují tři základní typy intercelulár, lyzigenní a schizogenní, ale ještě k nim přidává expanzigenní.

### **Lyzigenní**

Tento typ intercelulár vzniká při programové buněčné smrti neboli apoptóze. Lyzigenní interceluláry vznikají rozpouštěním buněk (lyzí) (VINTER, 2008). Což vede k redukci počtu buněk v kořenovém pletivu. Seskupení je zpravidla méně radiální než u schizogenního typu intercelulár. Na příčném řezu má paprskovitý tvar, jehož prostory jsou většinou přerušovány pozůstatky buněčných stěn. Často vzniká u mokřadních rostlin, ale typickým zástupcem výskytu lyzigenních intercelulár je kukuřice setá (*Zea mays*) (PADRUŇKOVÁ, 2006).

### **Schizogenní**

Tyto interceluláry vznikají rozpuštěním střední lamely a následným oddělením buněk od sebe (VINTER, 2008). Je to zvětšení mezibuněčných prostor, které není podmíněno programovou buněčnou smrtí, tudíž počet buněk v kořenu není snižován. Vyskytuje se u mokřadních rostlin. Tento typ aerenchymu se soliterně vyskytuje jen málokdy, často je

jeho vznik doprovázen následným růstem a dělením buněk, tzv. expanzivní aerenchym, nebo redukcí buněk a následným zvětšováním prostor, což je schizo-lyzigenní typ (PADRUŇKOVÁ, 2006).

### **Rhexigenní**

Tento typ intercelulár je důvodem dutosti stébel trav a jiných dutých řapíků a lohyh. Rhexigenní typ intercelulár vzniká procesem odumírání jednotlivých buněk, jež se po odumření roztrhávají, a místo nich vznikne prostor, zatímco okolní pletivo stále roste dál (ČERNOHORSKÝ, 1964).

### **Schizolyzigenní – schizorhexigenní**

Vznikají jako kombinace několika možností. Buď to se schizogenní intercelulára rozšíří lyzogenně nebo rhexigenně (VINTER, 2008).

### **Expanzigenní**

Tento typ aerenchymu je výsledek růstu některých kortikálních buněk a jejich charakteristického dělení, jež ve výsledku obestoupí velkou interceluláru. Typickým zástupcem s tímto typem aerenchymu je puškvorec obecný (*Acorus calamus*) (LENOCHOVÁ, 2004).

JUSTIN et ARMSTRONG (1987) uvádějí další **4 podtypy** aerenchymu podle způsobu jejich vzniku (schizogenní nebo lyzigenní)

### **Trávový/trávovitý typ (*Gramineae*)**

Tento typ intercelulár má lyzigenní původ. Dochází zde k destrukci tangenciálních buněčných stěn přesně uspořádaných buněk mezodermis. Aerenchym tvoří naprosto přesně

uspořádané protáhlé interceluláry. Příkladem mohou být interceluláry u rákosu obecného (*Phragmites australis*), rýže (*Oryza*), sítina rozkladitá (*Juncus effusus* L.)

### **Šáchorovitý typ (*Cyperus*)**

Interceluláry jsou také lyzigenního původu. Příkladem jsou například kořeny šáchoru miličkového (*Cyperus eragrostis*), šáchoru střídavolistého (*Cyperus alternifolius*), skřípiny pruhované (*Scirpus zebrinus*) nebo také ostřice stíhlé (*Carex gracilis*). Vzniká při rozkladu radiálních buněčných stěn, v důsledku tohoto rozkladu se k sobě přibližují vnitřní a vnější tangenciální stěny.

### **Miříkovitý typ (*Apium*)**

Interceluláry miříkovitého typu aerenchymu jsou schizogenního původu. Najdeme ho v kořenech rostlin z čeledi miříkovitých (*Apiaceae*), řeřišnice luční (*Cardamine pratensis*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) nebo u štírovníku tenkolistého (*Lotus tenuis*) a štírovníku bažinného (*Lotus pedunculatus*). Interceluláry tvoří radiálně řazené řady. Jeho vznik je podmíněn zvětšováním objemu obvodových buněk mezodermis, poté následuje narušení středních lamel stěn buněk mezodermy.

### **Šťovíkovitý typ (*Rumex*)**

Má také schizogenní původ. Například v kořenech šťovíku kadeřavého (*Rumex crispus* L.), rdesna ptačího (*Polygonum aviculare*), šťovíku přímořského (*Rumex maritimus*) nebo šťovíku rozvětveného (*Rumex thyrsoiflorus*). Příčný řez odpovídá tvaru medové plástve z důvodu způsobu vzniku. Tento typ se tvoří na základě narušení střední lamely rovnoměrných sekcí buněčných stěn.

Jak již jsem zmínila v kapitole výše, má aerenchym výbornou funkci odvodu etanolu z pletiv kořene. Dále pak je schopen odvádět i metan a oxid uhličitý z kořenové špičky a celkově z rhizosféry. U mokřadních rostlin se může oxid uhličitý použít jako substrát při fotosyntéze (PADRUŇKOVÁ, 2006, CONSTABLE et LONGSTRENTH, 1994).

## 6 CHRASTICE RÁKOSOVITÁ (PHALARIS ARUNDINACEA L.)

### Taxonomické zařazení:

<b>Říše:</b>	Plantae	rostliny
<b>Oddělení:</b>	Magnoliophyta	krytosemenné rostliny
<b>Třída:</b>	Liliopsida	jednoděložné rostliny
<b>Řád:</b>	Poales	lipnicotvaré
<b>Čeleď:</b>	Poaceae	lipnicovité
<b>Rod:</b>	Phalaris	chrastice

(BIOLIB, 2016, ISOP, 2016)

*Phalaris* je rodové jméno pocházející z řeckého slova, které označuje travu s lesklými listy, proto se někdy používá název lesknice rákosovitá. *Arundinacea* znamená „rákosovitá“ a je to druhové jméno rostliny, pochází z řeckého slova „*arundo*“, což je rákos. Doplňující koncovka „*acea*“ pak znamená podobná (HYAM et PANKHURST, 1995)



**Obr. 1:** Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.), Suchov (24. 6. 2015)

Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.) je vytrvalá tráva a řadí se tedy do čeledi lipnicovitých. V České republice patří mezi naše nejvyšší trávy. Má plazivý článkovaný oddenek s výběžky, z něhož vyrůstají lesklá rovná nebo poléhavá stébla, která mohou dosahovat výšky až 3 metry. Listy jsou široké až 20 mm s drsným povrchem na pochvách a okrajích, jazýček je dlouhý a bez oušek. Rozdíl mezi chrasticí a rákosem obecným (*Phragmites australis*), se kterým se často zaměňuje, je v rozdílu jazýčku. U chrastice je jazýček blanitý a často roztržený, naproti tomu rákos má místo jazýčku štětinky. Stéblo je zakončeno dlouhou zelenou až načervenalou latou, která dosahuje délky až 20 cm. Lata je spíše úzká a rozkládá se až při kvetení. V tvrdých pluchách se nacházejí malé plody, 2-4 mm dlouhé červenohnědé obilky, které klíčí na mokré půdě a šíří se vodou. Květenství nastává v období od června do července. Zajímavostí a zároveň typickým znakem tohoto rodu je přítomnost několika neplodných kvítků, zpravidla jsou přítomny 3, z toho 2 neplodné (ANDERSON, 1961). Vegetační období má od března do listopadu. Je to hemikryptofyt, tedy vytrvalá tráva, která má obnovovací pupeny při povrchu země, kde jsou chráněny například opadankou. Chrastice patří do skupiny vlhkomilných rostlin neboli hygroytů. Ideálním prostředím jsou pro ni mokré, bažinaté půdy a vlhké prostředí. Řadí se také mezi helofyta neboli emerzní rostliny, to jsou rostliny

s kořeny v zaplavené půdě, ale většinu listů mají nad vodou. Chrastice je mokřadní druh, takže je dobře adaptovaná k zaplavení, střídavé kolísání vody jí nevadí, avšak stálé zamokření jí nevyhovuje z hlediska nedostatku kyslíku. Je schopna přežít i delší období sucha. Snadno a rychle vytváří nový a hustý porost, což může způsobit i zpomalení toku. Nejčastěji se vyskytuje v říčních oblastech, zejména na podmáčených březích s dostatkem humusu, podmáčených loukách, lužních lesích, na místech s dostatkem živin. V České republice se často vyskytuje v nížinách, pahorkatinách a v podhorských oblastech do 700 m.n.m., což vypovídá o jejích výborných adaptačních schopnostech i v nepříznivých klimatických podmínkách (PODUBSKÝ, 1948, HEJNÝ et al., 2000, UŠŤAK, STRAŠIL a kol., 2012). Je to schopna přežít i první slabší mrazy. HEJNÝ (2000) chrastici dále označuje jako hemofil, euochtofyt, anemochor, heliosciofyt, rheofil, hemerofil, hygromesofyt a také ji řadí mezi K-stratégy. Dříve ji zařadil mezi C-stratégy. (HEJNÝ a kol. 1993)



**Obr. 2:** Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea L.*), Suchov (24. 6. 2015)





**Obr. 3:** Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.), Suchov (24. 6. 2015)

BLÁHA, BOCKOVÁ a kol. (2003) rozdělují rostliny do tří skupin dle nároků na vodu, jsou to **hygrofyty** (vlhkomilné), **mezofyty** (střední nároky na vodu) a **xerofyty** (suchomilné). Chrastice rákosovitá se řadí do skupiny hygrofytů. Tato skupina se vyznačuje zejména tzv. houbovitostí parenchymatického pletiva ve vegetativních orgánech, což je rozestoupení buněk parenchymu za vzniku intercelulár (viz. kapitola interceluláry). Díky tomu jsou schopny se dobře adaptovat na zaplavení.

LINDIG-CISNEROS et ZEDLER (2002) zmiňují, že u chrastice rákosovité je nutná alespoň jedna sezóna na to, aby se řádně uchytila v substrátu. Následný růst je však velmi rychlý a chrastice se přímo vyznačuje svým mohutným kořenovým systémem a rychlým rozrůstáním do okolí. Mokřadní druhy trav kořenují zpravidla mělce, kvůli vysoké hladině podzemní vody. Chrastice se však řadí k hluboko kořenicím trávám, která kořenuje obvykle do hloubky 20-30 cm. WEBER (2003) a REGAL (1953) ji označují jako velice invazivní až agresivní rostlinu, která je oproti jiným druhům, původním druhům, zvýhodněna svými schopnostmi šířit se oddenky a semeny, nebo jinými částmi rostliny. Například utržený trs porostu odplavený pryč, v důsledku záplav, je schopen se rychle někde uchytit a znovu dobře zakořenit. Rychlé rozrůstání rostliny spočívá v rychlosti růstu oddenků, které jsou schopny za rok narůst až o 3 metry. Tyto oddenky disponují tzv.

spícími pupeny, které mají za úkol obnovit rostlinu, pokud dojde k jejímu odstranění nad povrchem (LAVERGNE et MOLOFSKY, 2004). Podle WEBERA (2003) její konkurenční výhody navyšuje i její schopnost velmi brzkému růstu na jaře, a to díky energii uložené v podzemních oddencích přes zimu. Podzemní orgány jsou stěžejní jako zásobárna vody a živin, zejména v období, kdy je snižená hladina vody. Podzemní orgány v půdě i přezimují. Jeden z mála faktorů pozastavující růst rostliny na jaře jsou zimní mrazy, a to v případě, kdy dosahují alespoň  $-30^{\circ}\text{C}$  (HEJNÝ, 1993, SLAVÍKOVÁ, 1986).

REGAL (1953) ji popisuje jako jeden ze 4 druhů, které vytváří typické pobřežní společenstva. Jako zástupce typických pobřežních druhů, které se podílejí na utváření pobřežního rázu, dále uvádí rákos, zblochany a ostřice. A také spolu s lipnicemi, přesličkami a psárkami tvoří společenstva vlhkých luk.

Širšího rozmachu se chrastice dostává až v posledních letech, kdy se nejvíce ujala jako jedna z rostlin, uplatňovaných v kořenových čističkách odpadních vod. Zajímavostí je, že chrastice obsahuje velmi malé množství halucinogenních látek. Obsahuje halucinogenní DMT (dimethyltriptamin) a 5-methoxy-DMT, jež způsobují krátkodobé vizuální halucinace. A proto byla od 1. 1. 2010 nařízením vlády č. 455/2009 Sb. uvedena v Trestním zákoníku do kategorie rostlin, jejíž pěstování je trestné. Toto nařízení a následné uplatnění v praxi se zdá až absurdní, díky tak zásadnímu rozšíření chrastice, jako je celá Česká republika a prakticky celá severní polokoule. A jelikož nebyl znám žádný případ zneužití této plodiny v případě výroby nebo prodeje drog, bylo původní ustanovení nařízení vlády novelizováno nařízením vlády č. 3/2012 Sb. účinností od 5. 1. 2012 a tedy pěstování chrastice dále nic nebrání (UŠŤAK, STRAŠIL a kol., 2012, KVĚTENÁŘ, 2016)

## Využití

V zahradnictví se často využívá její panašovaný kultivar *Phalaris arundinacea* var. *picta* (DOSTÁL, 1989) Její využití je nejvíce rozvinuto v kořenových čističkách, díky její schopnosti odstraňovat z vody nitráty a amoniak. V kořenových čističkách se pěstuje v kombinaci s rákosem obecným (*Phragmites australis*) a dalšími. Dále se využívá jako krmivo pro hospodářská zvířata a také jako zdroj biomasy. SLAVÍKOVÁ (1986) definuje biomasu jako organickou hmotu určitých rostlin nebo skupiny porostů v určitý čas. Množství biomasy se také odvíjí od doby a délky zaplavení.

Je také výborným pomocníkem, při zpevňování břehů při předcházení erozí půdy (LAVERGNE et MOLOFSKY, 2004). Zelené části rostliny mají také své využití, a to při výrobě bioplynu, chrastice se dále využívá při přímém spalování, díky její výhřevnosti až 17 MJ/kg (STRAŠIL, 1999). HEJNÝ (2000) uvádí její produkci sušiny, která v nadzemních částech chrastice, v prostředí hustých čistých porostů, činí jako čistá roční produkce od 7 do 15t/ha. Avšak v podzemních částech rostlin to dělá přibližně polovinu.

### **Rozšíření ve světě**

Původní oblastí výskytu chrastice rákosovité je podle WEBERA (2003) Evropa, dále Severní Amerika, Severní Afrika a také mírné pásma Asie. Dále WEBER (2003) uvádí některé státy, kde je chrastice neinvazivním druhem. Jsou to Jižní Amerika, Západ USA, Nový Zéland, Jižní Afrika a Jihovýchod Asie. Země, kde je chrastice invazivním druhem uvádí LAVERGNE et MOLOFSKY (2004), jsou to zejména USA, Austrálie, Kanada a Aljaška.

### **Nároky na stanoviště**

Mezi hlavní přednosti chrastice patří její široká ekologická amplituda. Nejlépe se jí však daří v oblastech mírného klimatu. Z hlediska půd jsou pro tuto rostlinu ideálním místem těžké půdy s vysokým obsahem živin. Na změny podmínek na stanovišti je dobře přizpůsobena, ať už se jedná o zaplavení, krátkodobé zastínění, nebo období sucha. Období sucha zvládá pouze krátkodobě, po 2-3 letech začíná porost výrazně řídnout. Co se týče pH, je pro ideální pH 5,0, ale rozmezí pH, které je schopna snášet je od 4,0 do 7,5 (REGAL, 1953, UŠŤÁK, STRAŠIL a kol., 2012, HEJNÝ a kol., 1993).

HEJNÝ a kol. (1993) uvádí přesné parametry, které chrastice vyžaduje na chemické složení vody: pH 6,7 – 6,9; humus 3,27 – 6,61%; HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 4,12-7,48; N 0,10 – 0,69; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 0,12 – 0,49; K<sub>2</sub>O 0,20 -0,66.

### **Odrůdy**

UŠŤÁK a kol. (2012) uvádí, že světový seznam odrůd obsahuje 23 odrůd chrastice rákosovité. V českém seznamu najdeme pouze jednu odrůdu této rostliny, a tou je „Chrastava“. Největší počet odrůd můžeme najít v Rusku a Norsku, obě mají po pěti odrůdách. U nás je nejznámější její kultivar *Phalaris arundinacea* var. *picta*, který má

bíle panašované listy. Je velmi oblíbená jako trvalá okrasná tráva do zahrad (MRÁZEK, 2013)

### **Chrastice v čistírnách vod**

Spolu s rákosem je chrastice nejčastějším druhem v kořenových čističkách odpadních vod. Roste často na štěrkovém podloží, což je ideální do kořenových čističek. Patří do skupiny nitrofilních rostlin, což jsou rostliny, které vyžadují nadbytek dusíku v půdě. Díky tomu tak odčerpává živiny a tím snižuje eutrofizaci odpadních vod. ZEMÁNKOVÁ (2013) uvádí, že čím více je eutrofizované prostředí, kde se chrastice nachází, tím více nadzemní biomasy je pak schopna vytvořit.

## **7 KOŘEN (RADIX)**

ČERNOHORSKÝ (1964) jej označuje jako podzemní nečláňkovanou část těla rostliny, který je bezlistý. Je to vegetativní a zpravidla heterotrofní část rostliny. Mezi základní funkce kořene patří příjem a následný transport vody a minerálních látek po těle rostliny, další důležitá funkce je podpora rostliny při zachycení v substrátu. Kořeny fungují i jako zásobárna látek, zejména u víceletých rostlin. Dále se mohou uplatňovat u rozmnožování rostlin. Nejčastěji se kořeny vyvíjí pod povrchem půdy a jsou vždy bezlisté. Kořeny u různých typů rostlin se liší rozsáhlostí větvení, hloubkou zakořenění a jinými faktory. Díky malému množství živin v půdě, které rostliny velmi brzy vyčerpá v okolí kořenů, se kořenový systém dále rychle rozrůstá a tím zvyšuje i svůj absorpční povrch. Probíhají zde metabolické procesy, jako je syntéza fytohormonů a také následné využití minerálních látek jako je přeměna amonných iontů a další jim podobné procesy (VOTRUBOVÁ, 2010).

### **7.1 Stavba kořene**

Kořenová primární pletiva vznikají díky mitotickému dělení buněk primárních apikálních meristémů, jež tvoří růstový vrchol kořene, který je zpravidla chráněn kořenovou čepičkou. Kořen se tedy skládá z rhizodermis, pod níž je primární kůra složená ze základních pletiv. Dále se zde nachází střední válec obsahující základní a vodivá pletiva. Vnější část pak tvoří pericykl, jež je místem kde se zakládají laterální kořeny (VINTER, 2008, VOTRUBOVÁ, 2010). ČERNOHORSKÝ (1964) uvádí, že ve starších publikacích se primární meristémy rozdělovaly na dermatogén, periblém a plerom. Kdy pokožka vzniká dělením dermatogénu, dále prvotní kůra vzniká díky periblému a střední válec spolu s cévním svazkem vzniká z pleromu.

#### **Kořenový systém u trav**

Kořenový systém je soubor všech kořenů u dané rostliny a je tvořen různými typy kořenů, které se liší dle způsobu vzniku. Jako první je primární kořen, což je hlavní kořen. Primární kořen vzniká při klíčení semene z radikuly, což je zárodek hlavního kořene, nebo přesněji kořenový pól v bazální části osy embrya. U jednoděložných rostlin je velmi častým jevem zánik primárního kořenu z klíčícího semena, kdy je pak nahrazen velkým množstvím adventivních kořenů. Tak je tomu i u trav, v prvním stádiu se vytvoří primární

(zárodečné) kořeny, které plní svoji funkci jen po krátký čas a následně zanikají. V další fázi se vytvoří sekundární kořenový systém, který vzniká z odnožovací uzliny. Následně je vytvořen hojně rozvětvený kořenový systém jemných kořenů (MZLU, 2016). V případě trav se adventivní kořeny obvykle začnou vyvíjet již během embryogeneze na počátku embryonálního prýtu. Tento typ kořenové soustavy se nazývá homorhizní. Dále existuje ještě typ alorhizní, který je tvořen primárním kořenem, jež se dále větví. Ten se vyskytuje u dvouděložných a nahosemenných rostlin. Kořenový systém může mít mnoho různých vnějších podob, které dle typu rostlin určuje zejména genetická výbava. Dalším faktorem je prostředí a životní podmínky. Vzhled a rozsah kořenového systému závisí také na dostupném množství živin, vody a potřebných látek pro vývoj. Má-li kořenový systém dostatek těchto zdrojů, je rozloha kořenového systému malá a naopak. Ve výsledku je tedy tento systém více ovlivněn vnějšími vlivy prostředí než genetickými předpoklady rostliny (VOTRUBOVÁ, 2010).

### **Kořeny u mokřadních rostlin**

Jsou ovlivňovány vodním režimem, a proto je pro ně tak důležitý kořenový systém, zejména v proudících vodách. Mezi hlavní funkce kořenového systému patří i funkce upevňovací, což je v případě tekoucích vod stěžejní. Kořeny suchozemských a mokřadních rostlin se liší. U některých mokřadních rostlin je kořenový systém redukován a chybí zde čepička a kořenové vlásky. Vnitřní stavba kořene je tvořena zejména parenchymem, kde se může vyvinout i aerenchym (PODUBSKÝ, 1948).

### **Kořenová čepička (calyptra/kalyptra)**

Skládá se z parenchymatických tenkostěnných buněk a nachází se na vrcholu kořene, kde kryje apikální meristém. ČERNOHORSKÝ (1964) popisuje kořenovou čepičku jako blanitou ochranu kořenového vrcholu, tzv. kalyptru, která je viditelná pouze mikroskopem na podélném řezu kořene. Středem čepičky prochází tzv. columella, což je sloupec s podélně uspořádanými buňkami, jež obsahují tzv. přesýpavý škrob, který slouží k vnímání zemské tíže. Dále se zde vyskytuje slizovatění u blan vnějších buněk čepičky, což je zásadní při pronikání kořene v půdě, druhotnou funkcí tvorby slizu je ochrana kořenové čepičky před vyschnutím v krátkých obdobích sucha. Vlivem zrosolovatění stěn

a následným prodíráním se půdou, dochází k odlupování vnějších buněčných vrstev. U některých druhů rostlin mohou být buňky kořenové čepičky nejrychleji se dělicími buňkami kořene (KOLEK, KOZINKA a kol., 1988).

### **Rhizodermis**

Zpravidla jednovrstevná pokožka kořene, která se skládá z jedné vrstvy tenkostěnných buněk protáhlého tvaru ve směru k ose kořene. Vnější buněčné stěny rhizodermis jsou potaženy kutinem. Vzhled pokožky kořene se liší dle stáří kořenů. U mladých kořenů je rhizodermis bez kutikuly a buněčná stěna je tenká a dobře propustná, kvůli své absorpční funkci, což je nutné k zajištění vody a živin. U rhizodermis také chybí průduchy, díky těsně naléhajícím buňkám na sebe. Může zde dojít k nahrazení rhizodermis na exodermis. Dále pak v místě, kde začíná dozrávat xylém a kde končí prodlužování kořene rostliny, se zde vyvíjí kořenové vlášení (kořenové vlásy - trichoblasty). Trichoblasty zajistí větší absorpční povrch kořene. ČERNOHORSKÝ (1964) kořenové vlášení popisuje jako tenkostěnné vychlípeniny buněk epidermis, které jsou obalené slizem. Kořenové vlásy, stejně jako jiné mladé rhizodermální buňky, vylučují mucigel. Mucigel je hemicelulozní slizová vrstva na povrchu buněčné stěny kořenového vlásku, také známá jako pektin. Je produkován diktyosomy rhizodermálních buněk. Kořenové vlášení dále zastává funkci příjmu vodních roztoků anorganických látek z půdy, zpětně pak do půdy vylučuje kyselé výměšky. Rhizodermis i kořenové vlášení rychle podléhají zkáze, rhizodermis se odlupuje a ve starší části kořene se tím odhaluje prvotní kůra (ČERNOHORSKÝ 1964, NĚMEC a kol., 1949, VINTER, 2008, VOTRUBOVÁ, 2010). KAVINA (1950) uvádí, že u vodních a bažinatých rostlin kořenové vlášení často chybí. Kořenové vlášení chybí také u rostlin, které se pěstují ve vodním prostředí záměrně, jako příklad uvádí kukuřici.

### **Primární kůra (cortex)**

Je to dutý válec obklopující střední válec kořene, který vyplňuje prostor mezi rhizodermis a cévním svazkem. Nachází se zde hypodermis, to je vnější část primární kůry pod rhizodermis, může být jednovrstevná nebo i vícevrstevná. Vícevrstevná sklerenchymatická exodermis se někdy nazývá hypodermis (NOVÁK a SKALICKÝ 2012, VINTER 2008). Někdy lze na místě hypodermis najít pouze nerozlišenou část tvořenou parenchymatickými

buňkami. U jednoděložných rostlin se nachází vícevrstevná hypodermis. Kůra tvoří významnou část objemu kořene. Dobře vyvinutá exodermis je typickou strukturou v kořenech mokřadních „trav“ z čeledí Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Typhaceae (KONČALOVÁ 1990, SOUKUP 2005, VOTRUBOVÁ 2010). U některých druhů z čeledi lipnicovitých to může být i 80% objemu kořene (KOLEK, KOZINKA a kol., (1988).

### **Exodermis**

Je to nejsvrchnější část primární kůry, která se diferencuje zejména u jednoděložných rostlin a je strukturně podobná endodermis. U mokřadních rostlin je exodermis zpravidla dimorfní a většinou je i vícevrstevná (hypodermis) (SOUKUP et al., 2005). Exodermis je tvořena podélně protáhlými buňkami se kterými se střídají krátké propustné buňky. Vytváří se zde Casparyho proužky i suberinová lamela, která se vytváří již při tvorbě Casparyho proužků nebo okamžitě poté. U exodermis se tak děje vždy ve dvou krocích. Dochází zde k ukládání dalších celulostních stěn a ligninu. VOTRUBOVÁ (2010) uvádí, že pokud je exodermis vyvinuta, tak apoplast kořene je rozdělen na 3 nespojitě části. Rhizodermis, primární kůra, která je mezi exodermis a endodermis a střední válec. Bez těchto apoplastických bariér by byl tok látek neregulován. V případě odumření pokožky zastává exodermis funkci krycího pletiva, děje se tak u rostlin s vyvinutou exodermis, které jsou vystaveny stresovým podmínkám. Výrazně vyvinutá exodermis je jedním z hlavních strukturních znaků většiny mokřadních rostlin (KONČALOVÁ, 1990). Dobře vyvinutá exodermis je typickou strukturou v kořenech mokřadních „trav“ z čeledí Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Typhaceae (KONČALOVÁ 1990, SOUKUP et al., 2005, VOTRUBOVÁ 2010).

### **Apoplastické bariéry**

Tzv. základní bariérou proti ztrátě kyslíku je zejména exodermis. Exodermis je nejsvrchnější vrstva celostně uspořádaných buněk se ztlustlými popřípadě lignifikovanými stěnami buněk (ARMSTRONG et ARMSTRONG, 1988). V případě některých mokřadních druhů se pod exodermis vyvíjí i několikavrstevné mechanické pletivo. U chrstice rákosovité je tato vrstva výrazně vyvinuta, což dokládají výsledky z praktické části této práce, kde je exodermis vyvinuta v rozmezí 5-6 vrstev.



Tato bariéra vzniká ukládáním suberinu v exodermis kořene. Dále se na tvorbě bariéry podílí lignin a velký význam má zde těsné uspořádání buněk bez intercelulár. Díky těmto bariérám rostlina koriguje přísun vody, slouží jako obrana proti toxickým látkám, zabraňuje úniku kyslíku a slouží jako zpevňující vrstva struktury aerenchymu.

### **Mezodermis**

Je to střední, nejširší vrstva primární kůry, která je tvořena parenchymatickými tenkostěnnými buňkami v radiálních řadách. Mezodermis můžeme rozdělit na vnější parenchymatickou vrstvu a na vnitřní sklerenchymatickou vrstvu. Ve vnější vrstvě najdeme zásobní látky a vnitřní sklerenchymatická se vyznačuje mechanickými zpevňovacími funkcemi. Mezodermis je významná jako zásobárna látek, tzv. amyloplastů, které obsahují zásobní škrob. U rostlin mokřadních, vodních a rostlin s různým vodním režimem apod. se v mezodermis tvoří aerenchym (VINTER, 2008). Vnější vrstva mezodermis je tvořena menším počtem buněčných vrstev než vnitřní vrstva. Buňky jsou uspořádané těsně na sebe. Ve vnitřní vrstvě mezodermis pak vzniká díky zvětšování mezibuněčných prostor aerenchym, který přivádí kyslík z nadzemních částí rostliny ke kořenům. Buňky jsou pravidelně a radiálně uspořádané (KOLEK, KOZINKA a kol., 1988).

VOTRUBOVÁ (2010) uvádí, že aerenchym u chřastice rákosovité vzniká lysisogenně, tedy rozpouštěním buněk nebo-li lyzí (viz. kap. aerenchym). Jedná se zde o trávový typ aerenchymu. Vzniká odumíráním tečných buněčných stěn, kde jsou buňky radiálně uspořádané. Aerenchym se zde tvoří jako paprskovitě uspořádané podlouhlé interceluláry (BIOMACH, 2016). JUSTIN et ARMSTRONG (1987) uvádí, že díky nedostatku kyslíku v půdě je spustěna anaerobní stimulace produkce etylénu, při které dochází ke zvýšení produkce celulózy a díky tomu dochází k rozpadu buněk a následnému vytvoření aerenchymu.

### **Endodermis**

Strukturně nejnapadnější vrstva primární kůry, která je nejlépe vyvinuta v kořenech jednoděložných rostlin. Je to vrstva kůry, která od sebe odděluje primární kůru od

středního válce. ČERNOHORSKÝ (1964) ji popisuje jako vnitřní vrstvu primární kůry s živými buňkami, které na sebe těsně nasedají. Endodermis je vrstva bez mezibuněčných prostor, pro kterou jsou typické změny buněčné stěny. Zprvu vývoje jsou buňky tenkostěnné, v další části vývoje se zde objevuje Casparyho proužek, který se vyskytuje na radiálních (paprščitých) stěnách a obklopuje každou jednotlivou buňku jako rám. Jsou přítomny v endodermis skoro u všech rostlin a jsou složeny z ligninu a suberinu. KOLEK a kol. (1988) popisuje Casparyho proužky jako malé zhrubnutí buněčné stěny v určitém místě, kde se vyskytuje pravidelný a hladký povrch a také opravdu těsné spojení s plazmalema. Plazmalema má jinde než v místě Casparyho proužků nepravidelnou strukturu a na buněčnou stěnu také tak dobře nepřilne. Casparyho proužek má důležitou úlohu, reguluje transport látek z vnějšího prostředí do vodivých pletiv středního válce, tzv. apoplastickou cestou přes buněčné stěny primární kůry. Mezi určitými zhrubnými místy Casparyho proužků se mohou nacházet tenkostěnné propustné buňky. Endodermis je další apoplastickou bariérou.

U většiny jednoděložných rostlin, u kterých tedy neprobíhá druhotné tloušťnutí kořene, dochází ve druhé fázi ke vzniku souvislé suberinové lamely. Ve třetí fázi dochází k ukládání dalších celulózních vrstev na vnitřním povrchu stěny, a u těchto vrstev pak následně dochází k impregnaci ligninem, tzv. lignifikaci. Díky ligninu dochází ke zvýšené mechanické pevnosti (KOLEK, KOZINKA a kol., 1988).

### **Střední válec kořene (stélé)**

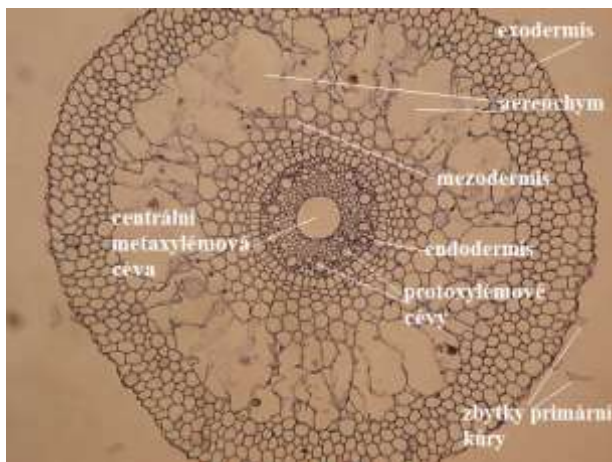
Je tvořen okrajově umístěným pericyklem a radiálním cévním svazkem. Díky endodermis je jasně oddělen od primární kůry. Nachází se pod endodermis, kde u jednoděložných rostlin tvoří mnohvrstevné parenchymatické pletivo – již zmíněný pericykl, které tvoří dutý válec. Má charakter latentního meristému. Dále se zde zakládají postranní kořeny. V případě jednoděložných rostlin se obvykle ve středu nachází dřev obklopená kruhem velkých metaxylémových cév, kdy pak z těchto cév střídavě vybíhají pruhy floému a xylému. Počet pruhů (pólů) bývá u adventivních kořenů velmi vysoký, u některých druhů v řádu stovek, jsou tzv. polyarchní. Mezi floémovými a xylémovými částmi je parenchymatické pletivo. Vodivý systém v kořeni zde představuje složený radiální cévní svazek, který je zřetelně ohraničen pericyklem. Jednotlivé části cévního svazku jsou uspořádány radiálně. Xylém slouží hlavně jako rozvádění vodních roztoků, které jsou

přijímány kořeny. Floém pak slouží jako transport asimilátu z míst jejich syntézy na místo jejich upotřebení (LUXOVÁ, 1965, NĚMEC a kol., 1949, VOTRUBOVÁ, 2010)

## 8 VÝSLEDKY UMĚLÝCH VODNÍCH REŽIMŮ

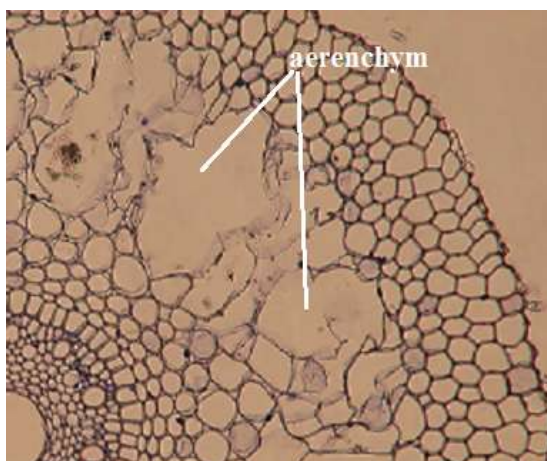
### Anatomie kořenů chrastice v trvale zaplaveném režimu

Primárního kůra je rozdělena do tří morfologicky odlišných vrstev. Na fotografii můžeme vidět zbytky rhizodermis, která je zde funkčně nahrazena hypodermis (několikavrstevná exodermis). Lignifikovaná exodermis zde funkčně nahrazuje rhizodermis. Hypodermis má 5-6 vrstev buněk a hexagonální uspořádání. Brání úniku vzduchu z intercelulár kořene. Střední vrstva primární kůry je mezodermis, která zde má charakter aerenchymu s typickými intercelulárami. Dutiny se trhají v radiálním směru. Poslední vrstva primární kůry, endodermis, je zde výrazná i s Casparyho proužky. Po třívrstvé primární kůře následuje centrální válec, ten je tvořen jednovrstevným pericyklem. Po obvodu cca 12 protoxylémových cév. Uprostřed se nachází 1 centrální metaxylémová céva.



**Obr. 4:** Anatomie kořene *Phalaris arundinacea* v režimu trvalého zaplavení

zvětšení: 50x



**Obr. 5:** Detail aerenchymu

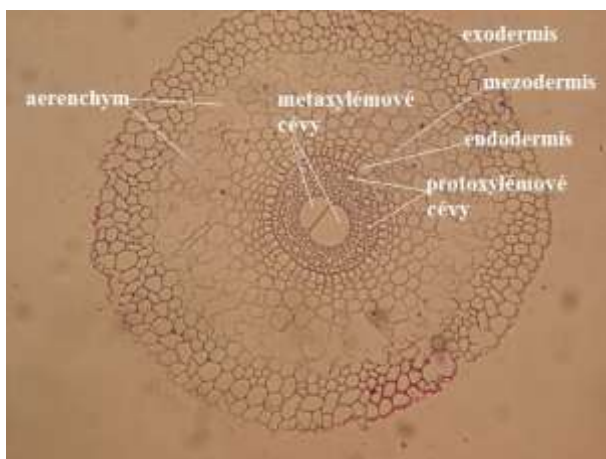
zvětšení: 110x

**Tab. 1:** Základní statistické charakteristiky pro plošný rozsah vybraných struktur v % z celkové plochy kořene

	n	průměr $\mu$	směr. odchylka $\sigma$	var. koeficient cV
exodermis	20	49,9	5,8	11,6
aerenchym	20	40,2	6,8	16,8
centr. válec	20	10,3	1,9	18,7

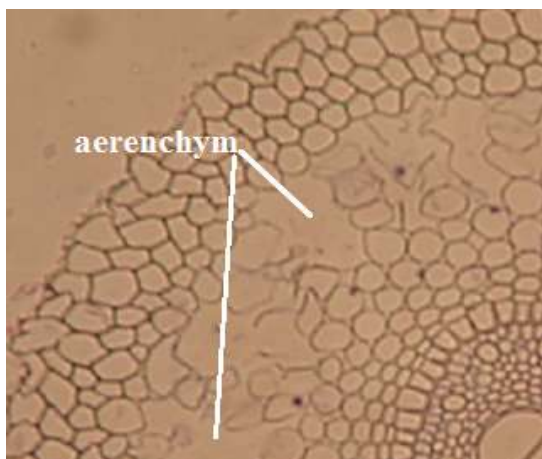
### Střídavý režim

Na obvodu kořene jsou viditelné ještě zbytky rhizodermis. Dále hypodermis, kterou tvoří 5-6 vrstev. Střední mezodermis je opět tvořena aerenchymem, který se trhá v radiálním směru. Následuje výrazná endodermis s Casparyho proužky. Střed centrálního válce je zde tvořen dvěma metaxylémovými cévami s protoxylémovými cévami po obvodu.



**Obr. 6:** Anatomie kořene *Phalaris arundinacea* v režimu střídavého zaplavení

zvětšení: 50x



**Obr. 7:** Detail aerenchymu

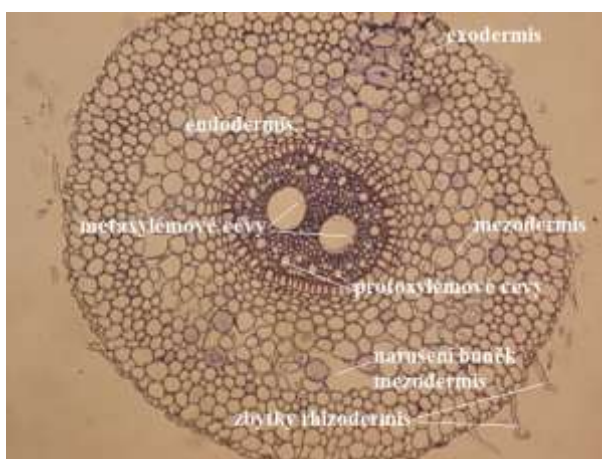
zvětšení: 110x

**Tab. 2: Základní statistické charakteristiky pro plošný rozsah vybraných struktur v % z celkové plochy kořene**

	n	průměr $\mu$	směr. odchylka $\sigma$	vari. koeficient cV
exodermis	20	55,5	6,8	12,3
aerenchym	20	31,8	5,3	16,6
centr. válec	20	10,5	1,1	10,5

### Suchý režim

Ze všech tří variant je zde nejzřetelněji vidět rozpadající se rhizodermis po obvodu, která je už nahrazena 6 - ti vrstevnou hypodermis. V mezodermis, která je tvořena parenchymatickými buňkami, je viditelné minimální narušení mezibuněčných stěn, což předchází tvorbě aerenchymu. Výrazná endodermis s Caparyho proužky obklopuje střední válec se dvěma metaxylémovými cévami uprostřed a protoxylémovými cévami okolo.



**Obr. 8:** Anatomie kořene *Phalaris arundinacea* v suchém režimu

zvětšení: 50x



**Obr. 9:** Detail mezodermis

zvětšení: 110x

**Tab. 3:** Základní statistické charakteristiky pro plošný rozsah vybraných struktur v % z celkové plochy kořene

	n	průměr $\mu$	směr. odchylka $\sigma$	var. koeficient cV
exodermis	20	50,2	14,6	29,1
aerenchym	20	13,3	7,3	55,1
centr. válec	20	12,6	1,5	11,6



## Porovnání rozdílů v plošném rozsahu struktur mezi jednoduchými režimy

**Tab.4: Vyhodnocení rozdílů v plošném rozsahu exodermis v kořech *Phalaris arundinacea* z různých režimů**

Vodní $\mu$	Střídavý $\mu$	Suchý $\mu$	F-test	T-test	Stat. význam. rozdíl mezi ex.
49,9	55,5		0,9	0,1	ANO
49,9		50,2	0,1	0,7	NE
	55,5	50,2	0,1	0,1	ANO

Výsledky rozdílů v plošném zastoupení rozsahu exodermis v kořenech chrastice byly vyhodnoceny následovně. Rozdíl mezi trvale zaplavenou variantou a střídavým režimem je 0,1, tzn., že mezi porovnávanými režimy je rozdíl v rozsahu exodermis. V trvale zaplavené variantě měla exodermis 5 vrstev, za to ve střídavém režimu měla většinou o jednu vrstvu méně než v trvale zaplaveném režimu. V porovnávání trvale zaplaveného režimu a suchého režimu se rozdíl mezi plošným zastoupením exodermis neprokázal. V porovnávání režimů střídavého zaplavení a suchého režimu vyšly výsledky ve stejné hodnotě jako u první varianty porovnávání režimů.

**Tab.5: Vyhodnocení rozdílů v plošném rozsahu aerenchymu v kořech *Phalaris arundinacea* z různých režimů**

Vodní $\mu$	Střídavý $\mu$	Suchý $\mu$	F-test	T-test	Stat. význam. roz. mezi prūd.
40,2	31,8		0,3	0,1	ANO
40,2		13,3	1,0	0,0	ANO
	31,8	13,3	0,2	0,0	ANO

Rozdíl mezi variantami je velmi významný, což dokládá výsledek t-testu, který dokládá, že mezi variantami jsou výrazné rozdíly v zastoupení aerenchymu. Rozdíl mezi trvale zaplaveným režimem a střídavým režimem je 0,1, tzn., že se jedná o výrazný rozdíl. Následující rozdíly byly výraznější. Výsledek t-testu mezi vodní a suchou variantou je 0,000000015, což je téměř 0. Mezi trvale zaplaveným režimem a suchým režimem je výsledek t-testu také výrazný, a to 0,00000000017, což se také skoro rovná nule.

**Tab.6: Vyhodnocení rozdílů v plošném rozsahu centrálního válce v kořech *Phalaris arundinacea* z různých režimů**

Vodní $\mu$	Střídavý $\mu$	Suchý $\mu$	F-test	T-test	Stat. význam. roz. mezi cen.v.
10,3	10,5		0,1	0,8	NE
10,3		12,6	0,3	0,1	ANO
	10,5	12,6	0,2	0,0	ANO

Výsledky porovnávání plošného zastoupení rozsahu centr. válce prokázala ve dvou případech rozdíl. Avšak v případě porovnání trvale zaplaveného a střídavého režimu se rozdíl v plošném rozsahu centr. válce neprokázal. Rozdíl byl dle výsledku t-testu prokázán v případě porovnávání režimu trvalého zaplavení a suchého režimu, kde byl výsledek 0,1 a jedná se tedy o významný rozdíl. Druhým případem, kde byl rozdíl prokázán, a to výsledkem 0,000015 (v tabulce uvedeno 0), je porovnání režimu střídavého zaplavení s režimem suchým.

## 9 DISKUZE

Aerenchym je charakteristické pletivo v kořenech, oddencích a stoncích především u mokřadních druhů rostlin.

Plošný rozsah zastoupení aerenchymu v kořenech mokřadních rostlin se od nemokřadních liší. Nemokřadní rostliny v zaplavené půdě mají objem vzdušných prostor do 20% (ČÍŽKOVÁ, 2015). Naproti tomu u mokřadních rostlin mohou vzdušné prostory tvořit až více jak polovinu objemu kořene. Jedná se o mokřadní trávy, ostřice, mařice nebo také sítiny (ČÍŽKOVÁ, 2015, JUSTIN et ARMSTRONG, 1987, SMIRNOFF et CRAWFORD, 1983).

JUSTIN et ARMSTRONG (1987) a SMIRNOFF et CRAWFORD (1983) rozlišují podle rozsahu a změny rozsahu vzdušných prostor v kořenech – netolerantní k zaplavení – malý rozsah vzdušných prostor, v zaplavené půdě nezvyšují tento rozsah, tolerantní – rozmanitý rozsah, v zaplavené půdě se významně zvyšuje. JUSTIN et ARMSTRONG (1987) uvádí u chřastice trávový typ aerenchymu (graminacean/gramineae).

Výsledky rozsahu aerenchymu u chřastice rákosovité v této práci dopadly takto: tolerantní v suchém režimu 13% a při trvalém zaplavení 40%, což souhlasí s výsledky MCDONALDA, GALWEYE, COLMERA (2001). SMIRNOFF et CRAWFORD (1983) zjistili v kořenech téhož druhu rozsah aerenchymu 30%.

## ZÁVĚR

Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea*) je mokřadní tráva adaptovaná na zaplavené půdy, preferující kolísání obsahu vody v půdě. Její kořeny mají charakteristický znak kořenů mokřadních rostlin, tedy přítomnost vzdušných prostor (aerenchymu) v primární kůře. Tato rostlina patří mezi rostliny s trávovým typem aerenchymu (graminacean/gramineae), stejně jako rákos obecný (*Phragmites australis*) nebo rýže (*Oryza*). Trávový aerenchym má vzdušné prostory protažené v radiálním směru, které jsou oddělené radiálními stěnami porušených buněk.

I přes hexagonální uspořádání buněk primární kůry byl zjištěn poměrně velký rozsah aerenchymu, až 40% plochy příčného řezu kořene. V experimentálních podmínkách (suchý režim, střídavé zaplavení, trvalé zaplavení) byly zjištěny rozdíly především v rozsahu aerenchymu. Z vyhodnocení pokusu vyplývá, že v suchém režimu měly kořeny nižší rozsah aerenchymu (13%) ve srovnání se střídavým (32%) a trvale zaplaveným (40%) režimem. Rozdíl mezi nimi byl statisticky významný, což dokládá výsledek na základě t-testu.

## LITERATURA

ARMSTRONG, W. (1979): *Aeration in higher plants. Advances in botanical research* 226 - 331. In: SOUKUP A. (2005): *Structural adaptation of wetland plants*. Charles University in Prague, department of plant physiology. PhD thesis

ARMSTRONG, J. et ARMSTRONG, W. (1988): *Phragmites australis: A preliminary study of soil-oxi-dising sites and internal gas transport pathways*. *New Phytol.*, 108: 373-382.

ANDERSON, D.E. (1961): *Taxonomy and distribution of the genus Phalaris*. *Iowa State Journal of Science* 36: 1-96 p.

BIOLIB (2016): *Chrastice rákosovitá Phalaris arundinacea L.* Biolib – Biological Library. [online, cit. 10. 3. 2016]. Dostupné na: <http://www.biolib.cz/cz/taxon/id42641/>

BIOMACH (2016): *Rostlinná pletiva*. Biomach [online, cit. 9. 2. 2016] Dostupné na: <http://www.biomach.cz/biologie-rostlin/roslinna-pletiva>

BLÁHA, L., BOCKOVÁ, R., HNILIČKA, F., HNILIČKOVÁ, H., HOLUBEC, V., MÖLLEROVÁ, J., ŠTOLCOVÁ, J., ZIEGLEROVÁ, J. (2003): *Rostlina a stres*. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby, 156 s.

BUCHANAN, B., GRUISSEM, W., JONES, R., (eds.). (2000): *Biochemistry & molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists. p. 1085-1087; 1177-1189.

ČERNOHORSKÝ, Z. (1964): *Základy rostlinné morfologie: celostátní vysokoškolská učebnice*. (5. vyd. v ČSSR), 3. vyd. v SPN. Praha: SPN, 212 s.

ČERNÝ, R. (2010): *Tůň nivy řeky Lužnice – dynamika vývoje a změny po povodních*. *Živa*, 2: s. 55-59. [online, cit. 20. 11. 2015]. Dostupné z: <http://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/tune-nivy-reky-luznice-dynamika-vyvoje-a-zmeny-po.pdf>

ČÍŽKOVÁ, H. *Adaptabilita rostlin na prostředí mokřadů*. [online, cit. 15. 12. 2015]. Jihočeská univerzita. Dostupné na: <http://kbd2.zf.jcu.cz/ekm/index2.htm>.

DOSTÁL, J. (1989): *Nová květena ČSSR 2*, Praha: Academia, 1394 s.

EVANS, D. E., FAGERSTEDT, K. V., JACKSON, M. B. (2003): *Aerenchyma formation*. *New Phytologist*. 161: p. 263-274 [online, cit. 29. 12. 2014]. Dostupné na: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.2003.00907.x/full>

FRANKOVÁ, L. (2011): *Mokřady a rašeliniště horských oblastí: obnova a způsoby hospodaření*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, 28 s.

HEJNÝ, S., HROUDOVÁ, Z., HUSÁK, Š., DUBYNA, D. V., OŤAHELOVÁ, H., STOJKO, S. M., TASENKEVIČ, L. A., ŠELJAG-SOSONKO, J. R., JEŘÁBKOVÁ, O.

- (1993): *Charakteristika makrofitov pereuvlažňonnych territorij Ukrainy i Čecho-Slovakii*. In: Hejný S., Sytník K.M. (ed): *Makrofity – indikatory izmenenij prirodnoj sredy*. Kiev: Naukova dumka 434: 72-397.
- HEJNÝ, S., POKORNÝ, J., KVĚT, J., HUSÁK, Š., PECHAROVÁ, E. (2000): *Rostliny vod a pobřeží*. Praha. East West Publishing Company, 118 s.
- HLAVATÁ, Z. (1992): *Vliv nedostatku kyslíku na kořenový systém kukuřice Zea mays L.* Praha: Přírodovědecká fakulta UK v Praze, Katedra fyziologie rostlin. Diplomová práce.
- HYAM, R., PANKHURST R. (1995): *Plants and their names: a concise dictionary*. Oxford: Oxford University Press, p. 87.
- CHYTRÝ M., KUČERA, T., KOČÍ M., (editoři). (2001): *Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 304 s.
- ISOP (2016): *Phalaris arundinacea L. – chrastice rákosovitá*. Informační systém ochrany přírody [online, cit. 10. 3. 2016]. Dostupné na: [http://portal.nature.cz/publik\\_syst/nd\\_nalez-public.php?idTaxon=38653](http://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=38653)
- JUSTIN, S. H. et ARMSTRONG, W. (1987): The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, 106: p. 465-495.
- KAVINA, K. (1950): *Morfologie rostlin*. Praha: Brázda, 250 s.
- KOLEK, J., KOZINKA, V. (1988): *Fyziológia koreňového systému rastlín*. Bratislava: Veda, 381 s.
- KONČALOVÁ, H. (1990): *Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks*. 38: 127-134.
- KŮDELA, V., VEVERKA K. (2005): *Poruchy, poškození a poranění rostlin abiotického původu: (rostlinná abiozologie)*. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, zemědělská fakulta, 118 s.
- KUTÍLEK, M. (2001): Půda a bilance CO<sub>2</sub> v ovzduší. Rezervoár organického uhlíku. *Vesmír*, 3, 153 s. [online, cit. 3. 3. 2016]. Dostupné na: <http://casopis.vesmir.cz/clanek/puda-a-bilance-co2-v-ovzdusi>.
- KUTÍLEK, M. (2012): *Půda planety Země*. Praha: Dokořán, 199 s.
- KVĚTENÁŘ (2016): *Chrastice rákosovitá (Phalaris arundinacea)*. Květenář ČR [online, cit. 10. 1. 2016]. Dostupné na: <http://www.kvetenacr.cz/detail.asp?IDdetail=751>

- LAVERGNE, S. et MOLOFSKY, J. (2004): Reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) as a biological model in the study of plant invasions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23: p. 416-424.
- LENOCHOVÁ, Z. (2004): *Programovaná buněčná smrt v kořenech Zea Maiz L. během vývoje aerenchymu*. Přírodovědecká fakulta UK v Praze, katedra fyziologie rostlin, 54 s. Diplomová práce.
- LINDIG-CISNEROS, R. et ZEDLER, J. B. (2002): *Phalaris arundinacea* seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm, and restoration experiments. *Canadian J. Botany–Revue Canadienne De Botanique*, 80.
- LUŠTINEC, J., ŽÁRSKÝ, V. (2003): *Úvod do fyziologie vyšších rostlin*. Praha: Karolinum, 261 s.
- LUXOVÁ, M. (1965): *Zemědělská botanika: anatomie a morfologie rostlin*. Praha: SZN, 303 s.
- MACHAR, I. (2007): *Lužní lesy: dynamická stabilita geobiocenóz*. Horka nad Moravou: Český svaz ochránců přírody - základní organizace Pomoraví, 111 s.
- MACHAR, I., KOVAŘÍKOVÁ D., POPRACH A., FILIPPOVOVÁ J. (2014): *Mokřadní ekosystémy*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 137 s.
- MCDONALD, M. P., GALWEY, N.W., COLMER, T.D. (2001): Waterloggingtolerance in the tribe Triticeae: the adventitious roots of *Criteseion marimum* have a relatively high porosity and barrier to radial oxygen loss. *Plant, Cell and Environment*, 24: p.585-596.
- MRÁZEK, T. (2013): *PHALARIS CANARIENSIS L. chrastice kanárská/lesknica kanárská*. Botany.cz [online, cit. 1. 2. 2016]. Dostupné z: <http://botany.cz/cs/phalaris-canariensis/>
- MZLU (2016): *Biologie trav*. Multimediální učební texty pícninářství. Ústav výživy zvířat a pícninářství MZLU v Brně. Oddělení pícninářství. [online, cit. 8. 2. 2016] Dostupné na: [http://web2.mendelu.cz/af\\_222\\_multitext/picniny/sklady.php?odkaz=travy.html](http://web2.mendelu.cz/af_222_multitext/picniny/sklady.php?odkaz=travy.html)
- MŽP (2015): *Ramsarská úmluva o mokřadech* [online, cit. 25. 11. 2015]. Dostupné na: [http://www.mzp.cz/cz/ramsarska\\_umluva\\_o\\_mokradech](http://www.mzp.cz/cz/ramsarska_umluva_o_mokradech)
- NĚMEC, B., PRÁT, S., KOŘÍNEK, J. (1949): *Učebnice anatomie a fyziologie rostlin pro farmaceuty a přírodopisce*. Praha: Lékařské knihkupectví a nakladatelství, 525 s.
- NOVÁK, J. a SKALICKÝ, M. (2012): *Botanika: cytologie, histologie, organologie a systematika*. 3. vyd. Praha: Powerprint, 336 s.
- PADRUŇKOVÁ, J. (2006): *Vliv zaplavení na růst a strukturu rostlin*. Praha: Přírodovědecká fakulta UK v Praze, katedra fyziologie rostlin, 27 s. Bakalářská práce.

- PODUBSKÝ, V. (1948): *Vodní, bažinné a pobřežní rostliny*. Praha: Ministerstvo zemědělství, 193 s.
- PONNAMPERUMA, FN. (1984): *Effects of flooding on soils*. In: Kozłowski TT, ed. *Flooding and plant growth*, New York: *Academic press*, USA. pp 9–45.
- PRACH, K. (2006): Příroda pracuje zadarmo. Technické nebo přírodní rekultivace?. *Vesmír*, 5: 85 s. [online, cit. 21. 11. 2015]. Dostupné na: [http://media.rozhlas.cz/leonardo/veda/\\_binary/00505973.pdf](http://media.rozhlas.cz/leonardo/veda/_binary/00505973.pdf)
- PRAX, A., POKORNÝ, E. (2004): *Klasifikace a ochrana půd*. 2.vyd. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, 175 s.
- PROCHÁZKA, S., MACHÁČKOVÁ, I., KREKULE, J., ŠEBÁNEK, J. a kol. (1998): *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia, 484 s.
- RAUCH, O. (2007): *Půdní poměry říčních niv*. Botanický ústav AV ČR, v.v.i., Dukelská 135, 37982 Třeboň. In: ŠTECH M., HROUDOVÁ Z., KAPLAN Z., HROUDA L. (EDS.). (2007): *Vodní a mokřadní rostliny - taxony, společenstva, vztahy: konference ČBS, 24.-25.11.2006 Praha = Aquatic and wetland plants - taxa, communities, relationships*. Praha: Česká botanická společnost.
- REGAL, V. (1953): *Pícní a plevelné trávy*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 290 s.
- SEAGO, J.L., MARSH, L.C., STEVENS, K.J., SOUKUP, A., VOTRUBOVÁ, O., ENSTONE, D.E.( 2005). A reexamination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* 96: 565-579.
- SKLÁDANKA, J., VEČEREK, M., VYSKOČIL, I. (2010): *Vodní režim lučních stanovišť. Travinné ekosystémy, multimediální učební texty* [online, cit. 3. 3. 2016]. Dostupné na: [http://web2.mendelu.cz/af\\_222\\_multitext/trek/index.php?N=4&I=1](http://web2.mendelu.cz/af_222_multitext/trek/index.php?N=4&I=1)
- SLAVÍKOVÁ, J. (1986): *Ekologie rostlin*. Praha: SPN, 366 s.
- SMIRNOFF, N. et CRAWFORD R. M. M. (1983): Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany*, 51: p. 237-249.
- SOUKUP, A. (2005): *Structural adaptations of wetland plants*. Praha: UK Praha. Department of plant physiology.
- STRAŠIL, Z. (1999): *Pěstování a možnosti využití některých energetických plodin*. Národní agentura pro zemědělský výzkum (projekt reg. č. EP 6457), [online, cit. 3. 1. 2016]. Dostupné na: <http://stary.biom.cz/sborniky/99kara/03.html>



ŠARAPATKA, B. (2013): *Vybrané kapitoly z pedologie a ochrany půdy*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 91 s.

TOMÁŠEK, M. (2014): *Půdy České republiky*. 5.vyd. Praha: Česká geologická služba, 68 s.

UŠŤAK, S., STRAŠIL, Z., VÁŇA, V., HONZÍK, R. (2012): *Pěstování chrastice rákosovité *Phalaris arundinacea* L. pro výrobu bioplynu: metodika pro praxi*. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby, 24 s.

VINTER, V. (2008): *Rostliny pod mikroskopem: základy anatomie cévnatých rostlin*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 186 s.

VOTRUBOVÁ, O. (2010): *Anatomie rostlin*. 3. vyd. Praha: Karolinum, 192 s.

WEBER, E. (2003): *Invasive plants of the world – a reference guide to environmental Leeds*. Zurich: Cabi Publishing, 57: 318-321.

ZEMÁNKOVÁ, K. (2013): *Vliv hydrologických podmínek na anatomii a morfologii porostů chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea*)*. Olomouc, přírodovědecká fakulta. Diplomová práce.