

Česká zemědělská univerzita v Praze



Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie a životního prostředí

**Mateřský efekt *Rumex obtusifolius* a *Rumex crispus*
- vliv dostupnosti živin na produkci a klíčení semen**

Diplomová práce

Jana Hrdličková

janahrdlicka@centrum.cz

Vedoucí diplomové práce: prof. doc. RNDr. Michal Hejcman Ph.D

2011

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením prof. doc. RNDr. Michala Hejcmana Ph.D.

Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne

Podpis:

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat mojí rodině za podporu ve studiu a tvorbě diplomové práce.

Za odborné vedení a konzultace děkuji mému vedoucímu práce prof. doc. RNDr. Michalovi Hejzmanovi Ph.D. Děkuji také dalším členům našeho týmu pro výzkum šťovíků, Veronice Kříšťálové Ph.D. a Bc. Kristýně Červené, bez jejichž úsilí by nemohl experiment proběhnout.

Další dík patří pracovnícím VÚRV Ruzyně paní Kohoutové a paní Kreslové, které mi poskytly skvělé zázemí v laboratoři.

Poděkovala bych ráda také Bc. Anně Grafnetterové za ochotnou pomoc při shánění literatury.

Projekt byl finančně podpořen grantem MZE 0002700604 and NAZV 72217.

Abstrakt

Cílem diplomové práce bylo zjistit vliv dostupnosti živin na počet, velikost a klíčení vyprodukovaných semen a jejich koncentraci minerálů u *Rumex obtusifolius* a *Rumex crispus*. Tyto druhy patří v současné době mezi nejrozšířenější světové plevely, škodící zvláště v trvalých travních porostech. Jednou z hlavních příčin úspěchu je schopnost vyprodukovat velké množství životaschopných semen. Přes poměrně velký počet prací týkajících se ekologie klíčení u *R. obtusifolius* a *R. crispus*, vliv živin dostupných mateřské rostlině na vlastnosti semen dosud nebyl zjišťován.

Semena pro oba uvedené experimenty byla získána v květináčovém pokusu s deseti variantami hnojení dusíku, draslíku a fosforu, kde byly pěstovány rostliny *R. obtusifolius*, respektive *R. crispus*. Na sklizených semenech byla zjišťována celková produkce, klíčivost, délka, šířka a hmotnost semen, jejich klíčivost a koncentrace dusíku, fosforu a draslíku.

Dostupnost živin ovlivnila kvantitu i kvalitu semen. Produkce semen *R. obtusifolius* rostla od přibližně 200 semen na rostlinu v kontrole po 9 000 semen ve vysoké dávce hnojení NPK. Počet semen na rostlinu a individuální hmotnost semen pozitivně korelovaly. Nízká dostupnost P měla za následek nízkou koncentraci P v semenech, která se projevila prodloužením času potřebnému k vyklíčení 50 % semen.

U *R. crispus* se produkce semen pohybovala od 2 000 v kontrole po 25 000 ve variantě s nejvyšší dávkou NPK. Nejmenší semena, nejnižší koncentrace P a nejmenší klíčivost byly zaznamenány ve variantách s vysokou dostupností N.

Koncentrace P v semenech patří u *R. obtusifolius* a *R. crispus* k rozhodujícím faktorům klíčení.

Klíčová slova: draslík, dusík, fenotypová plasticita, fosfor, šťovík tupolistý, šťovík kadeřavý, velikost semen

Summary

The aim of the diploma thesis was to investigate the effect of nutrients availability on number, size and germination of produced seeds and their mineral concentration in *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. These species currently belong to the most widespread world weeds troublesome especially in permanent grasslands. One of the main causes of their success is the ability to produce large number of viable seeds. In spite of big amount of studies concerning germination ecology of *R. obtusifolius* and *R. crispus*, the effect of nutrients available to maternal plant on seed features was not researched so far.

Seeds for both given experiments were gained from a pot experiment with ten treatments of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization, where plants of *R. obtusifolius* and *R. crispus*, respectively, were grown. Production, germinability, length, width and weight of seeds and nitrogen, phosphorus and potassium concentration in seeds were measured on harvested seeds.

Nutrients availability affected both quantity and quality of the seeds. Seed production of *R. obtusifolius* increased from approximately 200 seeds per plant in control up to 9 000 seeds in high NPK fertilization. Number of seeds per plant and individual weight of seeds correlated positively. Low availability of P caused low P concentration in seeds, what resulted in prologation of time necessary for 50% germination.

In *R. crispus* production ranged from 2 000 seeds in control up to 25 000 seeds in treatment with highest NPK fertilization. The smallest seeds, the lowest germination and P concentration in seeds was recorded in treatments with high N availability.

P concentration in seeds is an important factor in germination of *R. obtusifolius* and *R. crispus*.

Keywords: Broad-leaved Dock, Curly Dock, nitrogen, phenotypic plasticity, phosphorus, potassium, seed size

Obsah

1. Úvod	7
2. Literární rešerže	7
2.1 RUMEX OBTUSIFOLIUS A RUMEX CRISPUS	7
2.1.1 <i>Taxonomie</i>	7
2.1.2 <i>Morfologie</i>	8
2.1.2.1 <i>Rumex obtusifolius</i>	8
2.1.2.2 <i>Rumex crispus</i>	9
2.1.3 <i>Druhová variabilita</i>	10
2.1.3.1 <i>Rumex obtusifolius</i>	10
2.1.3.2 <i>Rumex crispus</i>	11
2.1.4 <i>Hybridizace</i>	11
2.1.5 <i>Rozšíření</i>	11
2.1.5.1 <i>Rumex obtusifolius</i>	11
2.1.5.2 <i>Rumex crispus</i>	12
2.1.6 <i>Fenologie a rozmnožování</i>	12
2.1.7 <i>Rozšiřování</i>	13
2.1.8 <i>Konkurence</i>	14
2.1.9 <i>Vliv živin a vody</i>	14
2.1.10 <i>Klíčení</i>	15
2.1.10.1 <i>Dormance semen</i>	16
2.1.11 <i>Negativní dopady zaplevelení širokolísnými šťovíky a způsoby potlačování</i>	19
2.2 MATEŘSKÝ EFEKT	20
2.2.1 <i>Klíčení</i>	22
2.2.1.1 <i>Dostupnost vody</i>	22
2.2.1.2 <i>Dostupnost živin</i>	23
2.2.1.3 <i>Dostupnost světla</i>	24
2.2.1.4 <i>Regulátory růstu</i>	24
2.2.2 <i>Velikost, hmotnost a produkce semen</i>	25
2.2.2.1 <i>Dostupnost živin</i>	25
2.2.2.2 <i>Vliv teploty a dostupnosti vody a světla</i>	26
2.2.3 <i>Obsah minerálů</i>	27
2.2.4 <i>Semenáčky</i>	28
3. Seznam použité literatury	30
4. Production, size and germination of <i>Rumex obtusifolius</i> seeds collected from mother plants grown under different nitrogen, phosphorus and potassium supply	37
5. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium availability on growth and seed production of <i>Rumex crispus</i> L.	57
6. Závěr	74

1. Úvod

Za plevelné rostliny považujeme ty, které rostou na zemědělské půdě a zahradách proti naší vůli. Každoročně způsobují velké ztráty na produkci a na jejich regulaci je vynakládáno velké množství finančních prostředků. Není možné ani žádoucí určité druhy vyhubit, protože tím vzniká riziko selekce druhového spektra odolného proti metodám hubení. Cílem je tedy snížit množství plevelů na zemědělských plochách při zachování široké druhové diverzity (Mikulka et al. 2005). Pro navržení vhodného postupu a dosažení tohoto požadavku je nutné znát podrobně ekologii jednotlivých plevelů. Tato práce je věnována druhům *Rumex obtusifolius* L. (šťovík tupolistý) a *Rumex crispus* L. (šťovík kadeřavý).

Širokolisté šťovíky *R. obtusifolius* a *R. crispus* se u nás vyskytují hojně. Staly se obtížnými plevelely na zemědělské půdě a narušují také přírodní fytoocenózy. U nás se výrazně rozšířily v poválečných letech přechodem k intenzivnímu hospodaření především v podhorských oblastech (Kohout 1997). Expanze tohoto druhu však začala ohrožovat zvláště kvalitu travních porostů. Rozšíření šťovíků se stalo velkým úskalím zvláště v organickém zemědělství. Vzhledem k tomu, že oba druhy patří mezi nejrozšířenější světové plevele (Zaller 2004a), je nutné jim věnovat větší prostor v biologických vědách.

V první části této práce budou stručně shrnuty poznatky z dostupné literatury o *R. obtusifolius* a *R. crispus*. Více pozornosti bude věnováno problematice klíčení semen, které se týkají uvedené experimenty. Druhá rešeršní část má za cíl shrnout základní informace o environmentálním mateřském efektu na vlastnosti semen. Vychází většinou z výsledků výzkumů na jiných rostlinách než *Rumex*, protože o mateřském efektu těchto druhů se toho dosud ví velmi málo. A právě tomuto tématu se věnují dva experimenty popsané v další části práce.

Na příloženém CD jsou pak uvedena použitá původní data.

2. Literární rešerže

2.1 *Rumex obtusifolius* a *Rumex crispus*

2.1.1 Taxonomie

Druhy *Rumex obtusifolius* L. a *Rumex crispus* L. řadíme do čeledi *Polygonaceae* (rdesnovité), která je jedinou čeledí řádu *Polygonales* (rdesnokvěté). Fosilní zbytky rostlin tohoto řádu jsou známé z paleogénu (období pozdních třetihor). Čeleď *Polygonaceae* zahrnuje asi 40 rodů s přibližně 1000 druhy. Podle některých pramenů lze tuto čeleď rozdělit do tří podčeledí. Rod *Rumex* pak náleží do podčeledi *Polygonoideae* – vlastní rdesnovité. Do

rodu *Rumex* řadíme přes 100 druhů, z nichž je u nás 15 domácích a několik dalších druhů zavlečených (Novák 1972). V rámci rodu *Rumex* se často odděluje ještě skupina širokolistých šťovíků, do které se obvykle řadí *R. obtusifolius*, *R. crispus* a *R. Alpinus* (šťovík alpský) (Mikulka et al. 1995). *R. obtusifolius* je dále členěn do variet (Hejný et Slavík 2003). Přehledné taxonomické zařazení *R. obtusifolius* a *R. crispus* je uvedeno v Tab. 1.

Tab. 1: taxonomické zařazení *Rumex obtusifolius* a *Rumex crispus*

oddělení	<i>Magnoliophyta</i> (krytosemenné)	
třída	<i>Magnoliopsida</i> (dvouděložné)	
podtřída	<i>Caryophyllidae</i> (hvozdíkotvaré)	
řád	<i>Polygonales</i> (rdesnokvěté)	
čeleď	<i>Polygonaceae</i> (rdesnovité)	
podčeleď	<i>Polygonoideae</i> (vlastní rdesnovité)	
rod	<i>Rumex</i> (šťovík)	
	<i>Rumex obtusifolius</i> (šťovík tupolistý)	<i>Rumex crispus</i> (šťovík kadeřavý)

2.1.2 Morfologie

2.1.2.1 *Rumex obtusifolius*

Rostlina vytváří mohutný kulový kořen (Mikulka et al. 2005).

Lodyhy dorůstají výšky 50 – 100 cm, někdy až 150 cm. Často jsou červeně naběhlé. Větvi se od poloviny, větve šikmo vzhůru odstávají. Přízemní a dolní lodyžní listy jsou dlouze řapíkaté. Čepele jsou dlouhé 15 - 30 cm a široké 8 – 15 cm, obvykle asi 2x delší, než široké. Mají eliptický až vejčitý tvar, na bázi jsou měkce srdčité, na vrcholu tupě špičaté. Na rubu jsou často roztroušeně chlupaté, mohou být zvlňené. Horní čepele jsou menší, krátce řapíkaté, na bázi zaokrouhlené až široce klínovité, k vrcholu přecházejí ve stále se zmenšující řapíkaté listeny (Hejný et Slavík 2003).

Květenství je bohaté, větvené a tvoří nepravé přesleny (Mikulka et al. 1995). Větve šikmo odstávají, tvoří lichopřesleny, které jsou hlavně v dolních třech čtvrtinách květenství oddálené, někdy i v horní části s dlouhými řapíkatými listeny (Hejný et Slavík 2003). Květenství je od poloviny většinou bezlisté. Rostlina na fotografii je vidět na Obr. 1a.

Plodem je nažka, kterou kryjí krovky (vytrvávající, často zvětšené 3 vnitřní lístky okvěti – Kubát et al. 2002) dlouhé 2,5 – 6 mm a 1,5 – 4 mm široké. Plodní stopky jsou 2 - 2,5x delší než krovky. Vždy jsou zřetelně delší než široké. Tvar je velmi variabilní. Převážně je úzce až široce trojúhelníkovitý, při bázi dlouze zubatý až téměř celokrajný. Mozolek (výrůstek na krovkách některých šťovíků – Kubát 2002) je různě velký, vyskytuje se na jedné

až všech krovkách. Nažky jsou hnědé, 2,5 – 3 mm dlouhé (Hejný et Slavík 2003). Nákres a fotografie nažky *R. obtusifolius* jsou zobrazeny na Obr. 1b, c.



Obr 1: (a) rostlina *Rumex obtusifolius*, (b) nažka - vlastní fotodokumentace (jednotkou měřítka je 1 mm) (c) nákres nažky podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002)

2.1.2.2 *Rumex crispus*

Vytváří kulový kořen dlouhý až 1 m (Mikulka et al. 2005), který je však menší a méně větvený než u *R. crispus* (Cavers et Harper 1964).

Lodyhy jsou vzpřímené, 30 – 100 cm vysoké (Mikulka et al 2005), jiný zdroj uvádí až 150 cm (Bojňanský et Fargašová 2007). Větvené jsou obvykle jen v květenství. Přízemní listy v listové růžici jsou dlouhé až 35 cm a asi 8 cm široké, jsou dlouze řapíkaté, podlouhle

kopinaté, na bázi klínovité až stažené, na okraji zkadeřené. Horní listy jsou podobného tvaru, ale jsou menší, obvykle méně kadeřavé, v dolní části květenství přecházející v listeny. Úzké květenství tvoří přitisknuté nebo šikmo odstávající větve. Rostlina je zobrazena na Obr. 2a.

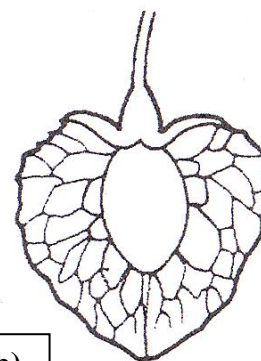
Krovky jsou obvykle trojúhelníkovité, 3,5 – 5 někdy až 6 mm dlouhé, široké jsou 3 – 6 mm. Většinou jsou celokrajné, nebo jen s velmi jemnými zoubky, přítupné až špičaté, na bázi někdy mírně srdčité, s mozolkem na jedné nebo všech krovkách (potom je jeden obvykle větší). Mozolek je vřetenovitý až téměř kulovitý, delší než polovina krovky.

Nažky jsou hnědé, 2 – 3 mm dlouhé (Hejný et Slavík 2003). Nákres lze vidět na Obr. 2b.

R. crispus má 30 párů chromozomů (Bojňanský et Fargašová 2007).



a)



b)

Obr. 2: a) rostlina *Rumex crispus* (vlastní fotodokumentace), (b) nažka, nákres podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002)

2.1.3 Druhová variabilita

2.1.3.1 *Rumex obtusifolius*

R. obtusifolius je druh extrémně variabilní ve tvaru, velikosti a zubatosti krovek, v přítomnosti a velikosti listenů a květenství, dále také ve velikosti a tvaru mozolků (mohou být na jedné nebo všech krovkách) (Hejný et Slavík 2003). Ačkoliv s definicemi jsou v tomto

případě značné potíže, u druhu *R. obtusifolius* jsou nyní běžně uznávány čtyři variety: var. *obtusifolius*, var. *sylvestris* (syn. *microcarpus*), var. *transiens*, var. *subalpinus* (Hejný et Slavík 2003).

Podle Klimeše (1996) je hlavním faktorem v rozšíření variet koncentrace živin. Tato informace však pravděpodobně platí spíše pro menší území. V celoevropském měřítku vyplývají z práce Cavers a Harper (1964) spíše obecné stanovištní nároky, které způsobují geografické rozdíly ve výskytu jednotlivých variet.

2.1.3.2 *Rumex crispus*

Obdobně jako *R. obtusifolius* je i *R. crispus* vysoce variabilní druh, především co se týče velikosti a tvaru krovek, hustoty a utváření květenství, tvaru a povrchu listů (kadeřavost, žilnatina). Výraznější ekologické rozdíly byly sledovány hlavně mezi přímořskými a vnitrozemními ekotypy (Cavers et Harper 1964). Všechny typy se však mohou mezi sebou volně křížit a tvoří navzájem množství přechodů (Hejný and Slavík 2003). Jsou známy pokusy o definování jednotlivých variet *R. crispus* (Cavers et Harper 1964). Podle Hejného a Slavíka (2003) však vytvoření přirozeného systému infraspecifických taxonů není v současné době již možné.

2.1.4 Hybridizace

Literatura uvádí, že většina druhů rodu *Rumex* se velmi snadno kříží (Cavers et Harper 1964, Hejný et Slavík 2003, Kubát et al. 2002). Hejný a Slavík (2003) uvádí 33 různých kříženců rodu *Rumex*. Kříženci jsou většinou sterilní. Velice častý je kříženec *R. crispus* a *R. obtusifolius*, nazývajícím se *Rumex x pratensis* (Hejný et Slavík 2003).

2.1.5 Rozšíření

2.1.5.1 *Rumex obtusifolius*

R. obtusifolius má široký areál výskytu. Je to původní evropská rostlina, která se druhotně rozšířila na všechny kontinenty vyjma Antarktidy (Klimeš 1996). Nyní je spolu s *R. crispus* považována za jednu z pěti nejrozšířenějších nekulturních rostlin na světě (Zaller 2004a).

U nás je *R. obtusifolius* rozšířen hojně až obecně na celém území. Vyskytuje se na stanovištích s vyšším obsahem dusíku, jako jsou hnojené louky, pastviny, úhory, okolí komunikací a ruderalní stanoviště (Grime et al 1988), dále osídluje lesní cesty a ruderalizované břehy vodních toků (Weaver et Cavers 1980). Lze ho nalézt také v polích pícnin a okopanin (Hejný et Slavík 2003).

Vyskytuje se často ve společnosti kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*), která má podobné ekologické požadavky (Grime et al. 1988). Z fytoecologického hlediska je podle

Ellenbergových indikačních hodnot *R. obtusifolius* řazen do třídy *Artemisietea* (Ellenberg et al. 1992).

2.1.5.2 *Rumex crispus*

Také *R. crispus* pochází pravděpodobně z Evropy, jeho původní areál ale bohužel dnes již nelze stanovit. Jeho horizontální rozšíření sahá až k 65° severní šířky. V České republice je v termofytiku a mezofytiku hojný až obecný, zasahuje až do oreofytika (Honěk et Martinková 2001).

Jeho původním stanovištěm byly deprese vodních toků nížin a pahorkatin. Druhotně se rozšířil na velké množství stanovišť, často podobných jako *R. obtusifolius* (Hejný et Slavík 2003). Podle Grime et al. (1988) se vyskytuje méně na zemědělských plochách než *R. obtusifolius*, ale Harper a Chancellor (1959) a Weaver a Cavers (1980) tvrdí opak. Zdá se tedy, že evropské ekotypy preferují trochu jiná stanoviště než ekotypy Severní Ameriky.

Podle Ellenbergových indikačních hodnot patří *R. crispus* do svazu *Agrostion-stoloniferae* (Ellenberg et al. 1992).

2.1.6 Fenologie a rozmnožování

Fenologie obou druhů má mnoho společných prvků (Weaver et Cavers 1980). Nové rostliny raší částečně již během podzimního období ihned po dozrání, ale hlavně až následující sezónu v pozdním květnu. Starší rostliny, které přezimují jako hemikryptofyty (Grime et al. 1988), vytváří listovou růžici už na konci března (Honěk et Martinková 2001) a postupně tvoří lodyhu s květenstvím. Ačkoliv přirozené vegetativní množení není u těchto druhů většinou uvažováno, Pino et al. (1995) ve svém výzkumu dokázali, že rostliny *R. obtusifolius* starší dvou let začínají vytvářet sekundární kořeny, které se posléze oddělují. Jedná se tedy o pravý klonální růst. Velkým problémem je dobrá schopnost regenerace na orných půdách, neboť rostliny se ochotně obnovují z porušených kořenů (Strnad et al 2010).

K opylení dochází anemogamně, výjimečně entogamně (Hejný et Slavík 2003). Většina rostlin je samosprašných (Cavers et Harper 1964).

V otázce, zda *R. obtusifolius* a *R. crispus* kvetou a plodí prvním nebo druhým rokem, se objevují v literatuře rozpory. Zaller (2004a) píše, že oba druhy většinou plodí spíše druhým rokem, příležitostně rokem prvním. Vytvoření květenství až v druhém roce u *R. obtusifolius* popisuje také Harper a Chancellor (1959) a Weaver et Cavers (1980). Kvetení *R. crispus* v prvním roce pozoroval Harper a Chancellor (1959) a zmiňuje ho také Cavers a Harper (1964).

Tvorba květenství začíná u starších jedinců v květnu, v prvním roce až v červnu. Někdy rostliny plodí i podruhé v sezoně, v tom případě kvetou také v srpnu až září (Cavers et Harper 1964). Podle Pino (et al. 2002) je doba vykvetení *R. obtusifolius* závislá ne na věku rostliny, ale na její velikosti. Zdá se, že existuje určitý práh velikosti, který zajišťuje dostatečnou

produkci uhlíku pro vytvoření květenství. Obdobně Weaver a Cavers (1980) zjistili u *R. crispus* vztah mezi velikostí listové růžice na podzim a pravděpodobností, že rostlina na jaře pokvete, a zároveň nezávislost na věku. Vyzkoumaná závislost investice do rozmnožování a nadzemní biomasy je podle autorů silnější než u jiných vytrvalých druhů. To by mohlo mít rozhodující vliv na rok prvního vykvetení, který byl diskutován výše.

Rostliny vytváří velké množství drobných nazelenalých květů, které jsou většinou proterandricky hermafroditické (Klimeš 1996) a neobsahují nektar (Cavers and Harper 1964). Vznikající nažky zůstávají v zeleném periantu, který je fotosynteticky aktivní. Tím je umožněna vysoká investice do reprodukce a zároveň vytrvalý charakter rostlin. Dalším efektem je, že semena jsou díky tomu schopná dozrát i na posečených lodyhách (Weaver et Cavers 1980). První nažky mohou dozrát již během července (Cavers et Harper 1964), avšak závisí na klimatických podmínkách, protože například Baskin a Baskin (1978) uvádějí zrání nažek v Kentucky již během června.

Jeden přeslen nese 20-50 plodů (Cavers et Harper 1964). Cavers a Harper (1964) uvádí, že produkce semen může dosáhnout až 60 000 semenech na rostlinu v jedné sezóně. To je poměrně vysoké číslo i pokud bereme v úvahu, že jedna rostlina může plodit během sezóny i dvakrát (Cavers et Harper 1964). O něco menší maximální produkce je přisuzována *R. crispus*, a to 40 000. Ačkoliv jsou tato čísla hojně citována v literatuře až do současnosti, není v původním pramenu uvedeno, jak byly hodnoty zjištěny. Bentley et al. (1980) však naměřil na kontrolních rostlinách v pokusu s predací *R. obtusifolius* hmyzem pouze 13 800 semen na rostlinu a Hongo (1988) v experimentech se sečí naměřil v jedné sezóně maximálně 12 900 semen. Údaje o počtu semen, které byly pravděpodobně získány jen odhadem, je proto třeba brát s rezervou.

Nažky zůstávají až do jara na suchých lodyhách, ze kterých se postupně uvolňují (Baskin et Baskin 1978). Někdy semena zůstanou na rostlině dokonce i v době, kdy nové lodyhy v další sezóně kvetou (Pye et Andersson 2009).

Některé rostliny mají tendenci po produkci plodů odumírat. Někdy se však jedinci *R. obtusifolius* dožijí až 5 let a byli zaznamenáni i jedinci s věkem vyšším (Cavers et Harper 1964). Zaller (2004a) uvádí, že byly nalezeny i rostliny šťovíků žijící desetiletí.

R. crispus má větší tendenci odolávat tuhým zimám než *R. obtusifolius*, pro který mohou být nízké teploty limitující (Křišťálová et al. 2011).

2.1.7 Rozšiřování

Při rozšiřování semen širokolistých šťovíků převažuje anemochorie (Grime et al. 1988), na kterou je rostlina adaptována tvorbou okřídlených nažek (Kohout 1997). V zimním období jsou suché lodyhy vyčnívající nad sníh odlamovány větrem a mohou být odváty na poměrně dlouhé vzdálenosti (Mikulka et al. 1995). Malá část semen se může rozšiřovat také hydrochorně endozochorně (Zaller 2004a) nebo epizochorně (Grime et al. 1988). Protože

však šťovíky nemají žádný více specializovaný mechanismus na rozšiřování nažek, většina semenáčků se přirozeně objevuje v blízkosti mateřské rostliny (Cavers et Harper 1964).

Jak je uvedeno v předchozí kapitole, u *R. obtusifolius* bylo prokázáno přirozené klonální rozmnožování. Jedná se o příklad strategie falangy, při které se populace hustě rostoucích jedinců rozrůstá do stále větší plochy. Tímto způsobem se může *R. obtusifolius* prosadit i ve vitálních trávnících, kde semenáčky nemohou uspět (Pino et al 1995), jak bude zmíněno níže.

Jedním z nejdůležitějších faktorů dnešního šíření je však člověk, který zavlekl širokolisté šťovíky do celého světa. Jejich explozivní rozšiřování u nás nastalo po roce 1990 zvláště v podhorských oblastech díky změně hospodaření (Mikulka et al. 1995). Šťovíky jsou zanášeny na zemědělskou půdu s osivem jetelovin a trav, dále pak s nevyzrálým hnojem a kejdou (Mikulka et al. 1995).

2.1.8 Konkurence

V některých pramenech jsou oba druhy považovány za druhy poměrně konkurenceschopné. Mikulka (2005) uvádí, že *R. obtusifolius* i *R. crispus* mají silnou konkurenční schopnost, ačkoliv *R. crispus* o něco slabší. Někteří autoři ale hovoří o nízké konkurenceschopnosti semenáčků. Kvůli tomu se nedokáží prosadit v uzavřených vegetačních celcích. (Jeangros et Nösberger 1990, Zaller 2004a, Strnad et al 2010). Semenáčky šťovíků mají malou šanci prosadit se v hustém vitálním trávníku (Zaller 2006a).

Jako hlavní limitující zdroj v konkurenci s ostatními rostlinami je uváděn dusík. Boj o něj údajně hraje hlavní roli především ve vývoji semenáčků (Jeangros et Nösberger 1990), to však je v rozporu s výzkumy uvedenými v následující kapitole.

Zaller (2004b) se zabýval změnou biomasy při konkurenci *R. obtusifolius* a travních druhů. Zjistil, že při konkurenci mnohem více investuje do kořenového systému než trávy.

R. obtusifolius poměrně dobře snáší zastínění. Při nižší intenzitě světla vznikají různá morfologická přizpůsobení. Nejvýraznější je zvyšování specifické listové plochy (Jeangros et Nösberger 1990). Je však evidentní, že *R. obtusifolius* příliš hustý porost nevyhovuje, byl v něm prokázán vyšší počet sterilních jedinců a menší produkce semen (Klimeš 1996).

R. obtusifolius je v přírodě většinou obklopen jen určitou skupinou druhů žijících v jeho blízkosti. Tento fakt je přisuzovaný produktům sekundárního metabolismu. Druhy v okolí *R. obtusifolius* pravděpodobně mají zvýšenou odolnost proti alochemickým látkám. Zdá se, že alelopatie šťovíku však nehraje hlavní roli v prosazování druhů v pastevních systémech s vysokou diverzitou (Zaller 2006b).

2.1.9 Vliv živin a vody

Dostupnost živin hraje v ekologii *R. crispus* a zvláště *R. obtusifolius* důležitou roli. *R. obtusifolius* obsazuje stanoviště s půdou bohatou živinami. Podle Ellenbergových hodnot je

mu přiřazen nejvyšší stupeň (9) ohledně výskytu v závislosti na obsahu amoniakálního nebo nitratového dusíku (Ellenberg et al. 1992). Pro *R. crispus* jsou uvedena hodnota 5, která poukazuje spíše na střední obsah dusíku v půdě na jeho stanovištích (Ellenberg et al. 1992).

Tento prvek se zdá být pro *R. obtusifolius* limitující (Jeangros et Nösberger 1990). Díky tomu je tento druh spolehlivým indikátorem nadměrné koncentrace dusíku nebo i draslíku v půdě (Zaller 2007b). Snáší takové koncentrace živin, které většina rostlinných druhů netoleruje (Klimeš 1996). Zaller (2004a) však zpochybňuje, že *Rumex* je nitrofilní ve všech vývojových fázích. To potvrzuje výzkum, který prováděla u obou druhů Křišťálová et al. (2011), kde nejen že nebyly zvýhodněny semenáčky s lepší dostupností dusíku, ale dokonce v takových podmínkách prospívaly hůře.

Roli může hrát také dostupnost draslíku. Pokus sledující reakci *R. obtusifolius* na dostupnost draslíku v konkurenčním prostředí trav zjistil, že při dobré dostupnosti šťovík akumuluje 2 – 3x více draslíku v sušině než trávy, zatímco při jeho nízkém obsahu v půdě je akumulace stejná. Dobrá dostupnost se pak pozitivně projevila na hustotě *R. obtusifolius* v travním porostu. Autoři tedy vyvozují, že draslík se může mnohem snadněji stát limitující pro tento šťovík než pro trávy (Humphreys et al. 1999). Potřebu dostatku fosforu k optimálnímu růstu *R. obtusifolius* zjistil Strnad et al. (2010).

Co se týče množství vody v půdě, dle Ellenbergových hodnot se oba druhy vyskytují na čerstvých až vlhkých půdách (Ellenberg et al. 1992).

V souvislosti s úspěšným šířením šťovíků na pastviny zkoumal Zaller (2007b) vliv heterogenity rozložení živin v půdě na jejich příjem a uložení v organismu. Zabýval se zároveň vlivem zavodnění, protože zjistil, že míra a způsob využití živin rostlinami šťovíků je na něm závislá. Poměr biomasy podzemní a nadzemní části nebyl ovlivněn rozmístěním živin nebo množstvím vody v půdě. Distribucí živin jsou silně ovlivněné konkurenční vztahy, i když celkové množství živin zůstává stejné. Při zvýšené heterogenitě rozložení živin byl u všech zkoumaných druhů pozorován zvýšený příjem draslíku. Celkovým zlepšením jeho dostupnosti se zvýšil jeho podíl v nadzemních částech šťovíků. U *R. obtusifolius* bylo pozorováno o 30-40 % vyšší využití draslíku, pokud došlo ke hnojení samostatně N nebo K, než když byla obě hnojiva použita společně (Zaller 2007b). Draslík se však nezdá být důležitým limitujícím faktorem (Jeangros et Nösberger 1990). Při pokusech s rozmístěním živin bylo zjištěno, že kořenový systém *R. obtusifolius* výrazně nereaguje na změnu jejich heterogenity. Na rozdíl od jiných druhů nemá *R. obtusifolius* speciální schopnost využívat heterogenitu živin, vlhkosti nebo půdního typu (Zaller 2007b).

2.1.10 Klíčení

O klíčení širokolistých šťovíků byly získány velmi rozdílné výsledky od různých autorů. Cavers a Harper (1964) uvádějí možné příčiny těchto odlišností: různé metodiky,

rozdíly v semenech mezi populacemi a rostlinami a mezi částmi květenství, rozdíly ve zralosti semen a různé skladování semen před klíčením.

Jedna z klíčových vlastností širokolistých šťovíků podmiňující jejich úspěch je schopnost vytvářet velké množství plodných a odolných semen, která dlouho přetrvávají v půdní semenné bance. Přesnější doba, po kterou zůstanou semena v půdě životaschopná, se liší podle různých autorů. Hongo (1994) zjistil, že po čtyřech letech je schopno klíčení u obou druhů více jak 85 % semen. Snižování podílu životaschopných semen v dalších letech je rychlejší u *R. crispus*, kde po čtrnáctém roce klíčí už jen 2,7 %, zatímco *R. obtusifolius* si uchovává 9,9% klíčivost. Darlington a Steinbauer (1961) popsali experiment, kde byla semena sledována v podstatně delším časovém úseku. *R. crispus* zde projevil životaschopnost u 2 % semen ještě po osmdesáti letech. Zdá se tedy, že malá frakce semen těchto druhů může přetrvat v semenné bance po desítky let.

Semena šťovíku klíčí nejlépe z povrchu půdy. Už překrytí 1 cm vrstvou půdy snižuje výrazně možnost vyklíčit, což je patrně způsobeno světelnými nároky na klíčení (Baskin et Baskin 1978, Pye et Andersson 2009).

Teplotní rozmezí, při kterém jsou schopná semena *R. obtusifolius* vyklíčit, se pohybuje od 10 °C do 35 °C podle Totterdell a Roberts (1979), Benvenuti et al. (2001) uvádí klíčení již od 6,1 °C. V přírodních podmínkách semena *R. crispus* začnou klíčit, až když jsou minimální teploty nad 5 °C a maximální aspoň 15 °C (Baskin et Baskin 1978). Teplotní optimum pro *R. obtusifolius* se nachází v rozmezí 20-25 °C (Benvenuti et al. 2001). *R. crispus* klíčil nejlépe ve 20 °C (Samimy et Khan 1983).

Dalším důležitým faktorem navozujícím klíčení je světlo. *R. obtusifolius* je schopen za tmy klíčit, i když pouze malá část, ale míra klíčení u *R. crispus* je při absenci světla zanedbatelná (Totterdell et Roberts 1979). Jiné zdroje uvádí u obou druhů ve tmě za konstantní teploty úplnou absenci klíčení (Cavers et Harper 1966, Samimy et Khan 1983). V alternující teplotě byla nejvyšší klíčivost bez světla získána u *R. obtusifolius* 2 %. (Cavers et Harper 1966). Vysokého procenta vyklíčených semen bylo dosaženo, pokud byla před tím vodou nasátá semena vystavena nízkým teplotám za osvětlení (Baskin et Baskin 1978). Byla pozorována také interakce světla a teploty při klíčení. Při vyšších teplotách (25 °C) semena ztrácela citlivost na světlo (Benvenuti 2001). Význam má i fotoperiodicita. 10 minut osvětlení denně podporuje klíčení více, než vystavení semen stálému světlu (Totterdell et Roberts 1979).

2.1.10.1 Dormance semen

Pro semena není vždy výhodou vyklíčit, jakmile to podmínky dovolí. Vystavovaly by se tak riziku úhynu kvůli nepříznivým podmínkám nebo vysoké konkurenci ostatních rostlin. Z toho důvodu se u mnoha druhů rostlin vyvinul mechanismus dormance semen, který umožňuje „migraci v čase“, tedy možnost počkat s vyklíčením na příznivější dobu (Begon et al 2006). Dormance obecně může být definována jako stav znemožňující klíčení

životaschopných semen za vhodných podmínek (Finch-Savage et Leubner-Metzger 2006). Dormance semen je mechanismus zvyšující šanci na přežití v nepředvídatelném prostředí, což je zvláště výhodné pro strategii plevelných druhů (Tielbörger et Valleriani 2005).

Dormance semen je další oblastí, kde u *R. obtusifolius* a *R. crispus* vznikají rozporuplné názory, a to jak u dormance primární, která se projevuje sníženou klíčivostí čerstvých semen, tak u sekundární. Obecný problém ve výzkumu dormance je ten, že se projevuje jen jako absence klíčení. Pozorujeme tedy jen dvě možnosti, klíčení nebo žádnou reakci, zatímco semeno se ve skutečnosti může vyskytovat v celém rozmezí hladin od hluboké dormance až po nedormantní stav. Neklíčící semeno může být navíc buď dormantní nebo mrtvé (Finch-Savage et Leubner-Metzger 2006).

Primární dormance, která u mnoha druhů brání vyklíčení čerstvě uzrálých semen, bývá ukončena vystavením specifickým podmínkám, jako je například studená stratifikace, světlo nebo gibereliny (Finch-Savage et Leubner-Metzger 2006). Někteří autoři píší o vysoké klíčivosti čerstvých semen *R. obtusifolius* (Van Assche et al. 2002, Mikulka et al. 2005) i *R. crispus* (Baskin et Baskin 1985, Van Assche et al. 2002, Pye et Andersson 2009), naopak jiní autoři tvrdí, že semena jsou po dozrání kvůli primární dormanci málo klíčivá u *R. obtusifolius* (Totterdell et Roberts 1979, Benvenuti et al 2001) i *R. crispus* (Totterdell et Roberts 1979). Podle prací těchto autorů je k získání klíčivých semen potřeba jejich stratifikace. Tento proces obecně zahrnuje vystavení semen určitým podmínkám, které uvolní dormanci a umožní klíčení (Finch-Savage et Leubner-Metzger 2006). V souvislosti se šťovíky je uvažována především studená stratifikace (Totterdell et Roberts 1979). Při tom Zaller (2004a) upozorňuje, že role dormance v ekologii klíčení u těchto dvou druhů není zdaleka vyjasněná a generalizace o jejich klíčení obecně by měly být vyslovovány jen opatrně. Již Cavers a Harper (1964) si povšimli mnoha nesrovnalostí v literatuře ohledně výskytu primární dormance. Vysvětlují je velkými rozdíly v podmínkách požadovaných ke klíčení uvnitř těchto druhů. Významné rozdíly se vyskytují nejen mezi ekotypy a populacemi, ale i mezi jedinci na jedné lokalitě (Cavers a Harper 1964, Pye et Andersson 2009). Cavers a Harper (1966) uvádějí, že zjistili větší rozdíly ve vlastnostech semen mezi lokalitami než mezi oběma druhy a že rozdíly v klíčení mohou být výhodnou adaptací, která umožňuje využití velkého rozsahu rozdílných mikrostanovišť.

U obou druhů byla zjištěna velká variabilita v klíčivosti mezi různými lokalitami v České republice. Výsledky se pohybovaly v rozmezí 3-99,5 % (Honěk et Martinková 2002). Na úrovni Evropských regionů se u *R. obtusifolius* variabilita neprojevuje. U *R. crispus* bylo pozorováno vzrůstání klíčivosti od jihu k severu, ale jeho klíčivost rostla také s nadmořskou výškou. Tento jev by mohl souviset se závislostí klíčivosti nažek na době rašení mateřské rostliny (Honěk et Martinková 2001). Později rašící rostliny totiž tvoří semena, která jsou v době rozptýlu z lodyh klíčivější. Může tak ve vyšších nadmořských výškách dojít ke klimatické selekci pozdně rašících rostlin. Klimatická selekce a pravidelné kosení může

ovlivnit také výskyt rostlin s určitou sezónností v lokální populaci a zapříčinit tak velké rozdíly v klíčivosti mezi lokalitami (Honěk et Martinková 2002).

V důsledku vysoké variability v sezónnosti mezi jednotlivci jsou semena vystavena různým teplotním a fotoperiodickým podmínkám. Zrající semena jsou přitom na světelné podmínky velmi citlivá a fotoperiodicitu může být důležitým faktorem ovlivňujícím klíčivost (Honěk and Martinková 2002).

Další faktor, který ovlivňuje klíčivost u šťovíků je pozice semene na rostlině. Větší klíčivost vykazují semena v horní části květenství. Autoři to interpretují v souvislosti s větší hmotností těchto semen a jejich dřívějším dozráváním (Cavers et Harper 1966). Příčinou je patrně nerovnoměrný přísun zdrojů k semenům a rozdílné působení prostředí (Baskin et Baskin 1998).

S dormancí souvisí i světelné podmínky při samotném klíčení. Tma během klíčení údajně snižuje efekt stratifikace a podporuje vznik sekundární dormance (Totterdell et Roberts 1978).

Velikost semen a nažek nemá vliv na přítomnost primární dormance *R. obtusifolius* (Martinková et al. 1999). Také Cideciyan a Malloch (1982) došli k tomu, že klíčivost *R. obtusifolius* není velikostí semen ovlivněna, ale u *R. crispus* je snížena klíčivost malých semen. U *R. obtusifolius* ale zase velikost semen ovlivňuje rychlost klíčení ve prospěch semen malých. Z větších semen však rostou větší semenáčky s vyšší mírou přežití (Klimeš 1996). Podle práce Cideciyana a Mallocha (1982) ale počáteční nerovnost ve velikosti semenáčků časem odezní.

Kromě odbourání primární dormance studenou stratifikací bylo také u obou druhů pozorováno zvýšení klíčivosti po skladování semen v suchu (Benvenuti et al. 2001, Van Assche et al. 2002). Příčinou je patrně *after-ripening*, což je zvláštní biochemický proces probíhající v relativně suchém semeni (Oracz et al. 2007).

Další rozpory se vyskytují i v otázce sekundární dormance. Tento typ dormance zasahuje již rozptýlená semena a týká se většinou sezonního cyklu dormance v semenné bance, který znemožňuje semenům vyklíčit v nevhodnou roční dobu (Finch-Savage et Leubner-Metzger 2006).

Roční dormantní cyklus byl pozorován i u *R. obtusifolius* a *R. crispus*. Podle některých zdrojů semena obou druhů prokazují nejvyšší dormanci v létě a nejnižší v zimě a na jaře (Van Assche et al. 2002, Zaller 2007a). Toto zjištění odpovídá faktu, že jaro je nejvhodnější dobou pro růst nových semenáčků. Tento dormantní cyklus se údajně odehrává u semen uložených v půdě za přírodních podmínek a je ovlivňován změnami teploty během roku (Van Assche et al. 2002). Zdá se však, že pokud nažky přetrvávají na lodyhách do jara, vývoj jejich klíčivosti se liší. Martinková a Honěk (2002) zaznamenali u *R. obtusifolius* změny klíčivosti od srpna do září, ale nezjistili žádné rozdíly v klíčivosti vzorků sebraných na podzim, v zimě a na jaře. Primární dormanci a nástupem sekundární dormance u *R. obtusifolius* a *R. crispus*

v laboratorních podmínkách se zabývali Totterdell a Roberts (1979). V jejich laboratorních pokusech semena prokazovala primární dormanci. Zkoumali vliv stratifikace v různých teplotách a následně i nejvhodnější teplotu pro klíčení. Zjistili, že teploty do 15°C jsou schopny způsobit stratifikaci. Došli k závěru, že vliv teploty (v rozmezí působení stratifikace) na čas potřebný ke ztrátě primární dormance je zanedbatelný. Avšak díky pomalému nástupu sekundární dormance nastala situace, že čím vyšší je teplota stratifikace, tím menší byla následná klíčivost. Autoři si to vysvětlovali tím, že sekundární dormance vzrůstá s teplotou, při které vzniká. Docházelo by tedy k překryvu působnosti rychle mizící primární dormance a pomalému nástupu dormance sekundární. Sekundární dormanci získal snadněji *R. crispus* než *R. obtusifolius* (Totterdell et Roberts 1978). Nástup sekundární dormance pomocí vysokých teplot zkoumali také Samimy a Khan (1983). V jejich pokuse získala semena dormanci při vystavení 30°C ve vodou nasátém stavu. K jejímu odbourání bylo zapotřebí kombinace světla a růstových regulátorů (gibereliny). Tyto mechanismy údajně fungují skrze změny vodního potenciálu semene. Van Assche et al. (2002) zkoumal nástup sekundární dormance semen v půdě u obou druhů. V této práci semena *R. obtusifolius* i *R. crispus* vykazovaly roční cyklus dormance.

Avšak v jiné práci (Baskin et Baskin 1985), kde byla taktéž zkoumána klíčivost semen *R. crispus* zakopaných v půdě (simulace půdní banky), bylo dosaženo úplně jiných výsledků. Semena postupně vyjmutá z půdy a testovaná na klíčivost ani po dvou letech neprojevovala snížení klíčivosti a tedy nástup sekundární dormance. Dokonce bylo během prvních dvou měsíců zaznamenáno zvětšující se rozpětí teplot umožňující klíčení. Autoři tedy vyvozují, že dormance nehraje roli v ekologii klíčení *R. crispus*. V tomto pokuse byl asi nejdůležitějším faktorem pro započítí klíčení požadavek světla. Výsledky nepodporující výskyt sekundární dormance získali i Pye a Andersson (2009), kteří rovněž prováděli experiment se zakopáním semen *R. crispus*. V obou pracech se však vyskytuje domněnka, že pokud by se v půdě udržovala konstantní teplota (např. ve větších hloubkách), mohlo by k vývinu sekundární dormance dojít. Van Assche et al. (2002) ale pozoroval sekundární dormanci už při umístění semen 3 cm pod povrch, což je méně, než 7cm hloubka v experimentu, který provedli Baskin a Baskin (1985). Van Assche et al. (2002) to zdůvodňuje tím, že v pokusech, kde se dormantní cyklus neprojevil, bylo klíčení prováděno ve střídajících se teplotách, což má samo o sobě silný stimulační účinek na klíčení, který mohl vliv dormance překrýt.

Samim a Khan (1986) ale tvrdí, že samotné světlo někdy může u *R. crispus* stačit k odbourání dormance. Role světla tedy není v dormanci těchto druhů vyjasněná.

2.1.1 Negativní dopady zaplevelení širokolistými šťovíky a způsoby potlačování

Vysoký výskyt širokolistých šťovíků snižuje kvalitu i výnosnost píce (Mikulka et al. 1995, Hejduk et Doležal 2004).

Širokolisté šťovíky, zvláště *R. obtusifolius*, jsou velmi úporným plevelem na zemědělských plochách. Zatím však nebyl nalezen univerzální způsob, jak populace šťovíků efektivně regulovat. Je proto nutné i nadále zkoumat jejich ekologii.

O vhodnosti péče o pozemky zaplevelené šťovíky sečením lze nalézt různé názory. Časté sečení brání produkci semen, ale podporuje regeneraci kořenů a tím zvyšuje potenciál pro budoucí vysemenění (Zaller 2006a). Seč navíc urychluje rašení v příštím roce a podporuje větvení. Při absenci konkurence může dokonce způsobit nárůst výskytu *R. obtusifolius* (Martinková et Honěk 2001c). Ani manuální vykopávání rostlin nepřineslo potlačení hustoty populace kvůli vysoké schopnosti regenerace z kořenů (Strnad et al. 2010).

Širokolisté šťovíky jsou značným problémem také na pastvinách. Dobytek většinou rostliny šťovíků odmítá (Kohout 1997). Na pastvinách navíc vznikají vhodné podmínky pro jejich nový růst. *R. obtusifolius* díky své toleranci k extrémním hodnotám dusíku (Klimeš 1996) využívá plochy s nadměrným obsahem živin, které vznikají defekací zvířat (Zaller 2007b). Rostliny tak přetrvávají v nedopascích a dále se rozmnožují (Kohout 1997). Nadměrná pastva tento efekt ještě zvyšuje (Mikulka et al. 1995). *R. obtusifolius* také aktivně kolonizuje na pastvinách ostatní holé plochy (Zaller 2006a). Potlačení populace však bylo dosaženo pastvou vhodných plemen ovcí (Zaller 2006a) a koz (Sakanoue et al. 1995). Vhodně navržená pastva se tedy jeví v porovnání s ostatními nechemickými metodami jako nejúčinnější metoda boje.

V boji s těmito druhy šťovíků je uvažováno i potlačování biologickými nepřáteli. Největší pozornost je zaměřena na mandelinku ředkvičkovou (*Gastrophysa viridula*, *Coleoptera: Chrisomelidae*), která preferuje přímo *R. obtusifolius* a následně *R. crispus*. Možnosti jejího využití se však zatím nezdaří být příliš perspektivní (Zaller 2004a).

2.2 *Mateřský efekt*

Je všeobecně známé, že fenotyp rostliny je určován genotypem a vlivem prostředí, ve kterém se nachází. Fenotyp ale může být dále ovlivněn i mateřským efektem, což je podíl mateřského rodiče nad rámec rovnocenného přispění chromozomy od obou rodičů. Jsou rozlišovány tři typy mateřského efektu: za prvé cytoplasmatický genetický efekt, tedy že je genetická informace organel jako mitochondrie a plastidy přímo přenesena z mateřské rostliny nezávisle na genech jádra, samčí genotyp se zde tedy nepodílí. Za druhé endospermový jaderný efekt, který vyplývá z faktu, že endosperm je triploidní, s jedním jádrem od otce a dvěma od matky. Tento typ je pro ekologii semen důležitý proto, že endosperm obsahuje enzymy významné pro vlastnosti klíčení. Za třetí rozlišujeme mateřský fenotypový efekt (označovaný také jako mateřský environmentální efekt), který vyplývá z charakteristik prostředí, ve kterém se mateřská rostlina nachází. To se projeví hlavně skrze pletiva obklopující embryo a endosperm, která jsou mateřského původu a ovlivňují výrazně

dormanci a další vlastnosti klíčení. Velká část vlastností semen je pravděpodobně určována právě environmentálním mateřským efektem (Roach et Wulff 1987). Mateřskému efektu podmíněnému vlivy prostředí je také věnována tato práce.

Galloway (2001) se ve své práci zaměřil také na podíl otcovského efektu. Podle jeho pokusů na rostlinách *Campanula americana* se například dostupnost živin otcovské rostliny projeví pouze v případě, že mateřská rostlina je živinami limitována. Ze svých výsledků usuzuje, že otcovské prostředí má vliv jen v interakci s mateřským, zatímco mateřské prostředí se projevuje nezávislými efekty. Mazer et al. (1986) svou prací významně silnější roli mateřského efektu oproti otcovskému potvrdil také.

Jakou mírou a jakým způsobem však zasahuje mateřský efekt do ekologie rostlin, to je otázka, která stále není vyjasněná. Zvláště je diskutován vztah k selekčnímu výběru a fitness rostlin. Roach a Wulff (1987) shrnují, že mateřské efekty jsou často chápány jako problémové zdroje odchylek v tom smyslu, že neodpovídají Mendelovým zákonům a snižují tak preciznost genetických studií. Jedná-li se o efekt mateřského prostředí, můžou dokonce snížit reakci na selekční tlak (Roach et Wulff 1987). Také Stratton (1989) poukazuje, že přítomnost negenetických efektů, jako efekt mateřského prostředí, snižuje reakci na přírodní selekci. Jsou-li tyto vlivy silné, můžou být významnou překážkou v evoluci.

Do přírodního výběru však mohou tyto faktory zasahovat jen pokud nějak ovlivní fitness. Aarsen a Burton (1990) na základě pokusů s gradienty živin považují mateřský efekt za silný komponent zdatnosti rostliny. Platí to však i v reálných populacích? Různé práce sice prokázaly významný mateřský efekt v případě, že byly použity rostliny se stejným genotypem (Parrish et Bazzaz 1985, Schmitt et al. 1992, Sultan 1996), Weiner et al. (1997) ale ekologům, kteří význam mateřského efektu obhajují, poměrně tvrdě oponuje. Efekt mateřského prostředí je podle něj patrný, ale je zanedbatelný ve srovnání s jinými faktory ovlivňujícími fitness rostlin, jako genotyp a prostředí, ve kterém rostlina žije. Upozorňuje, že pokud je do analýzy zahrnut faktor jednotlivých mateřských rostlin, bývá vliv mateřského efektu slabý nebo chybějící. Je pravda, že v různých experimentech zkoumajících vliv mateřského prostředí na vlastnosti semen se jako nejvýznamější faktor projevily jednotlivé rostliny (Wulff 1986, Sultan 1996, Weiner et al. 1997, Luzuriaga et al. 2006), ale Luzuriaga et al. (2006) zároveň prezentuje ve svých výsledcích signifikantní efekt mateřského prostředí. Wulff (1986) zase popisuje vzájemnou interakci mezi mateřskými individui a vlivy prostředí. Odlišné reakce různých genotypů v závislosti na mateřských podmínkách uvádí také Schmitt et al. (1992) a Sultan (1996). V pokusech, které prováděl Schmitt et al. (1992) byl mateřský efekt významější faktor než genotyp, což je silným argumentem proti Weinerově názoru (Weiner et al. 1997). Podle výše zmíněných výsledků lze tedy říct, že mateřské prostředí může přinejmenším ovlivňovat expresi genů mateřských rostlin. Schmitt et al. (1992) vyvozuje, že rozdílné vzorce reakcí u různých genotypů znamenají možnost vyvinutí plastické reakce na různá prostředí. Reakce na selekci v určitých podmínkách může být vyrušena opačnou selekcí

v jiných podmínkách. Potom tedy stejný selekční tlak může preferovat dva jiné genotypy na dvou lokalitách.

Tím se dostáváme k otázce, zda je či může být mateřský efekt předmětem adaptací. Tímto tématem se zabývali Tielbörger a Valleriani (2005), kteří se pokusili vytvořit teoretický model pro adaptivní charakter negativního vztahu mezi rychlostí klíčení semen a kvalitou sezony, kdy byla semena vytvořena. Podle jimi sestaveného výpočtu se takové chování opravdu jeví pro přežití populace jako výhodnější oproti konstantní klíčivosti. V takovém případě by šlo tento vzorec považovat za evolučně stabilní strategii. Model odpovídá výsledkům jejich experimentu a podporuje ho i další výzkum (Tielborger et Petru 2010). Tyto úvahy o adaptivních reakcích semen na mateřské prostředí jsou založeny na předpokladu předvídatelné konkurence v určité sezoně podle kvality sezony předchozí.

Výsledky výše zmíněných výzkumů a jejich interpretace budou blíže rozebrány v souvisejících kapitolách.

2.2.1 Klíčení

2.2.1.1 Dostupnost vody

Stres ze sucha je patrně důležitým faktorem, který ovlivňuje klíčivost semen. Příklad vodu mateřské rostlině snížil procento i rychlost klíčení u *Sinapis arvensis* (Luzuriaga et al. 2006). Podobných výsledků u stejného druhu dosáhl také Wrigh et al. (1999). Kromě toho, že semena z rostlin s nedostatkem dostupné vody byla klíčivější, bylo jich vyprodukováno méně a byla celkově menší. Tielbörger a Valleriani (2005) zjistili produkci nižšího množství menších semen, která byla klíčivější, v souvislosti se suchou sezonou na několika pouštních druzích. V jiné práci bylo na *Polygonum persicaria* zjištěno v sušších podmínkách zvýšení velikosti i klíčivosti semen, kterých bylo vytvořeno méně (Sultan 1996).

Shoda tedy panuje v tom, že mateřské rostliny stresované suchem vytváří klíčivější semena. Je ale otázkou, jakým mechanismem tento efekt vzniká. Wright et al. (1999) usuzuje, že nedostatek vody snižuje schopnost rostlin vytvořit dormantní semena. Vyplývá z toho tedy, že vysoká klíčivost je v tomto případě nežádoucí vlastností vynucenou deficitem potřebných zdrojů. Tielbörger a Valleriani (2005) na to však mají jiný pohled a vysvětlují tento jev pomocí adaptačních mechanismů. Ve svém článku *Can seeds predict their future?* prezentují model evolučně stabilní strategie založený na tom, že mateřské prostředí může být vysoce spolehlivá předpověď budoucího konkurenčního prostředí. Dá se předpokládat, že v dobré sezoně se podaří i ostatním rostlinám vyprodukovat optimální množství semen, takže jejich hustota v půdní bance se výrazně zvýší. V důsledku toho v následující sezoně hrozí vysoká interspecifická i intraspecifická kompetice. Fixní klíčivost by pak měla v takovém prostředí za následek neúspěch většiny semen z rostliny. Rozložení klíčení do delšího časového úseku pomocí dormace by tedy mělo umožnit úspěch větší části semen, protože v budoucnu lze očekávat opětovné snížení kompetice. “Rozhodnutí“ zda klíčit nebo ne může být tedy uděláno

v době, kdy ještě nejsou k dispozici žádné informace o poměrech příští sezony, protože je výhodnější řídit se podle známých podmínek této sezony, než nepředpověditelnými podmínkami sezony příští. Tento názor kromě empirických výsledků dokládají autoři i matematickým modelem, který ukazuje jeho výhodnost v delším časovém měřítku (Tielbörger et Valleriani 2005). Podle tohoto modelu by tedy měla být zvýšená klíčivost semen produkovaných v suché sezoně nikoliv důsledkem neschopnosti rostliny vytvářet dormantní semena, ale žádoucí adaptivní vlastností. Který z těchto dvou mechanismů je zodpovědný za změny v klíčivosti v závislosti na dostupnosti vody, je potřeba ještě objasnit.

2.2.1.2 Dostupnost živin

Jak bude diskutováno v samostatné kapitole, dostupnost živin může ovlivňovat jejich obsah v semenech, což se pak projevuje na klíčení. Podle Goudey et al. (1988) má dusík v semenech stimulační efekt, ale pouze do určité koncentrace, po jejímž překročení se stává inhibátorem. V jeho experimentu však bylo zvyšování obsahu dusíku v semenech docíleno ponecháním semen v roztoku obohaceném o dusičnan, nejednalo se tedy o získání živiny od mateřské rostliny, i tak ale může být tento výzkum užitečný při interpretaci mateřského efektu.

Vlivu dostupnosti živin na klíčení bylo věnováno více prací, ale většina z nich se zaměřovala pouze na přidavek dusíku, popřípadě na vliv hnojiv obsahující více živin, obvykle dusík, fosfor a draslík. Lépe hnojené rostliny mohou produkovat klíčivější semena (Stratton 1989). U dalších pokusů ale nebyl zaznamenán žádný vliv dusíku (Luzuriaga et al. 2006) ani směsi živin (Schmitt et al. 1992). Ani Amjad et al. (2004), kteří prováděli na hrachu testy s hnojením draslíkem a fosforem, nezjistili u těchto prvků signifikantní zvýšení či snížení klíčivosti. Jsou však známy také případy kde došlo k potlačení klíčivosti, a to zvláště při přidavku dusíku (Foster et Gross 1998).

Dostupnost živin se často projevila na rychlosti nebo času vyklíčení. Luzuriaga et al. (2006) zjistil u *Sinapis arvensis* při aplikaci dusíkatého hnojiva snížení rychlosti, ale pouze v jednom ze dvou zkoumaných roků. Pomalejší klíčení v prvním roce přisuzuje autor předpokládané vyšší koncentraci dusíku v semenech, která může mít inhibiční efekt. V jiném experimentu s *Pisum sativum* stoupala rychlost klíčení jak s přidavkem samotného draslíku, tak fosforu. Nejkratšího času potřebného k vyklíčení 50 % semen bylo dosaženo současným hnojením obou složek (Amjad et al. 2004). Podle Strattona (1989) semena *Erigeron annuus* z lépe hnojených rostlin vyklíčila dříve. Stejně reagovala i semena *Senecio vulgaris* (Aarsen et Burton 1990), autor však dodává, že tento výsledek není překvapivý, protože dříve klíčící semena z rostlin s lepší dostupností živin byla větší a časnější klíčení lze u větších semen očekávat. Není tedy jasné, zda se jedná o efekt velikosti semen nebo mateřský efekt.

Otázku vlivu mateřských živin na klíčení jako předmět adaptace zmiňují Aarsen a Burton (1990), podle kterých je pravděpodobné, že v silném konkurenčním prostředí budou preferována dříve klíčící semena.

2.2.1.3 Dostupnost světla

Podle výsledků experimentů zaměřených na vliv světla na klíčivost vyprodukovaných semen se zdá, že světlo ovlivňuje rychlost, časování i celkové procento klíčení. Méně osvětlené nažky *Polygonum persicaria* klíčily jak dříve a ve větší míře, tak zároveň větší rychlostí. Autor vidí rychlé a brzké klíčení jako trade-off mezi konkurenční výhodou nad sousedními semenáčky a vysokou mortalitou v důsledku jarních mrazů. Rychle klíčící semena mají navíc omezenou možnost disperze (Sultan 1996). Galloway (2001) rovněž pozoroval vyšší klíčivost zastíněných rostlin u druhu *Campanula americana*. Zjistil také, že tato změna v klíčivosti nesouvisí s velikostí semen, jak by to mohlo být v případě vlivu dostupnosti živin. V experimentu s *Plantago lanceolata* se však změny projeví jen při klíčení ve tmě, kde vyklíčilo více semen ze zastíněných rostlin. Z toho bylo vyvozeno, že síla projevu mateřského efektu závisí na podmínkách semen. Semena na povrchu půdy by zůstala neovlivněna, ale na semenech překrytých půdou, tedy bez přístupu světla, by se prostředí mateřské rostliny projevit mohlo (Schmitt et al. 1992).

2.2.1.4 Regulátory růstu

Kromě dostupnosti zdrojů je klíčení semen ovlivněno regulátory růstu. Jedná se o látky, které v semenech vznikají a které v nich podporují nebo potlačují klíčení. Nejvýznamnějším inhibítorem v semenech je kyselina abscisová (ABA), naopak stimulační účinky mají gibereliny (GA). ABA je spojována s nástupem dormance a gibereliny s jejím uvolňováním, zdá se ale, že se jedná o dost zjednodušenou představu, protože mechanismy jejich působení vyžadují ještě mnoho výzkumu, zvláště na molekulární úrovni (Baskin et Baskin 1998).

Obsah regulátorů se během zrání semen mění. ABA byla zjištěna v nejvyšší koncentraci v době největšího růstu semen sóji a nejnižší při dozrání semene. Její obsah se lišil také mezi různě velkými semeny. V semenech s genotypem pro větší velikost se nacházela s koncentrací až o 50% vyšší než v malých semenech. (Schussler et al. 1984).

Bylo zjištěno, že dostupnost vody, živin a teplota u mateřské rostliny mají vliv na obsah ABA v semenech (King *ex* Roach et Wulff 1987). V pokusech, které prováděl Groot a Karssen (1992) na rajčatech, se projevil rozdíl mezi vlivem ABA získané od mateřské rostliny a vytvořené samotným semenem během vývoje. ABA, která byla syntetizována v semeni, ukázala větší schopnost udržet dormancy. Je tedy zřejmé, že mateřský efekt má na obsah a funkci regulátorů v semenech vliv, ale tento vztah poskytuje ještě mnoho prostoru pro budoucí výzkumy. Současné poznatky o molekulárních procesech během dozrání semen, dormance a klíčení vyzkoumané na modelovém druhu *Arabidopsis thaliana* shrnuje ve své rešerži Holdsworth et al. (2008).

2.2.2 Velikost, hmotnost a produkce semen

Je známo, že jedním z klíčových znaků ve strategii rostlin je míra investice do reprodukce, tedy jaká část zdrojů je věnována vegetativním orgánům a jaká rozmnožovacím. Celková investice do reprodukce však může být v rámci rozmnožovacích struktur rozdělena různě. Jedním z prvních, kdo se blíže tématem alokace zdrojů zabýval, byl Harper (1967). Ve svém článku *A Darwinian approach to plant* se věnuje otázce trade-off mezi velikostí a množstvím semen.

Ve velikosti semen byla u mnoha druhů objevena vnitrodruhová variabilita nejen mezi populacemi, ale i jednotlivými rostlinami (Wulff 1986). Rozdíly ve velikosti semen jsou známé i v rámci jedinců. Závisí například na pozici semene na rostlině, protože přísun živin a působení dalších faktorů nejsou pro všechna semena stejné (Cavers et Harper 1966, Wulff 1986).

Velikost semen je považována za nejznatelnější vlastnost rostlin ovlivňovanou mateřským efektem (Roach et Wulff 1987, Weiner et al. 1997). Proto byla její souvislost s mateřským prostředím poměrně hojně studována. Nejvíce pozornosti bylo věnováno dostupnosti živin, světla a vody a vlivu teploty při růstu rostlin a zrání semen.

2.2.2.1 Dostupnost živin

Podle klasického pojetí trade-off by měl počet semen klesat s jejich rostoucí velikostí. Tento princip bývá demonstrován v souvislosti s mírou kompetice, ale podle výsledků prací zabývajících se produkcí semen v živinovém gradientu však ve většině případů neplatí a je naopak pozorována pozitivní korelace mezi počtem a velikostí semen (Galloway 2001, Parrish et Bazzaz 1985, Aarsen et Burton 1990). Tohoto problému si všimnul Venable (1992), který ve své práci diskutoval jeho možné příčiny. Tvrdí, že trade-off v tomto případě většinou není patrný, protože je překryt právě vlivem množství zdrojů. Původní model (Smith et Fretwell 1974), na který Venable poukazuje, předpokládá, že fitness rodiče je přímo úměrné počtu vyprodukovaných potomků. Venable (1992) však ve svém modelu předkládá, že v případě rostlin v měnící se dostupnosti zdrojů je tento vztah nelineární, protože množství zdrojů ovlivňuje velikost semen maximalizující fitness. Zároveň však upozorňuje, že vzrůstání produkce a velikosti semen se zdroji nemusí být pravidlem, neboť jsou i případy, kdy velikost semen v gradientu živin klesá nebo zůstává nezměněna.

Velikost nebo váhu semen nezávislou na hnojení mateřské rostliny zjistil například Fenner (1986) ve svém pokuse se *Senecio vulgaris*, kde rostliny na nedostatek živin reagovaly snížením počtu semen, ale, co se týče velikosti, udržely jejich kvalitu. Podobných výsledků dosáhl i Weiner (et al. 1997) na *Centaurea maculosa*, který však tento jev generalizoval na obecně platný. Podle jeho slov je velikost semen velmi málo plastická, což rostliny v různých podmínkách kompenzují změnou počtu semen. Váhu semen mění rostliny údajně jen v případě, že je z nějakého důvodu plasticita počtu semen nedostupná nebo limitovaná.

Weiner si je vědom velkého počtu prací, ve kterých jsou prezentovány výsledky opačné, ale zdůvodňuje je rozdíly mezi individuálními mateřskými rostlinami. Pokud prý byly v podobných pokusech brány v úvahu jednotlivé rostliny, tak se změny ve velikosti semen výrazně statisticky neprojeví. V samotném jeho experimentu připadala na faktor jednotlivých rostlin polovina celkové variance dat. Autor dodává, že mateřský efekt je tak ve srovnání s ostatními faktory zanedbatelný (Weiner et al. 1997).

S tímto názorem se však neshodují například výsledky práce, kterou prováděl Schmitt et al. (1992). V tomto případě nebyl přímo identifikován vliv živin, protože se jednalo o experiment v přírodních podmínkách. Bylo však použito několik genotypů *Plantago lanceolata* na dvou lokalitách a v analýze hmotnosti semen převažoval vliv lokality nad genotypem. Zvyšování váhy nebo velikosti semen s lepšími živinovými podmínkami, které uvádí ve svém modelu Venable (1992), bylo zjištěno i u dalších autorů (Wulff 1986, Stratton 1989, Sultan 1996).

Velmi zajímavé jsou dvě práce s podobnou tematikou, kde je srovnáván vliv živin na produkci semen u dvou druhů, vegetativně a generativně se množících. První z nich provedli Andel a Vera (1977). Výhradně generativně se množící *Senecio sylvaticus* vyprodukoval ve všech úrovních živin stejné množství semen, ale u lépe hnojených rostlin se zvětšovala jejich hmotnost (tedy přesně opačně, než tvrdí Weiner et al. 1997). U *Chamaenerion angustifolium*, který se rozmnožuje také vegetativně, se za nižší dostupnosti živin zmenšovala frakce rostlin, které vykvetly, a v chudé půdě nekvetla rostlina žádná. Za to kořeny vykazovaly růst ve všech variantách. Z toho je patrné, že prioritně byly zdroje věnovány vegetativnímu množení, na rozdíl od generativního *Senecio sylvaticus*, kde ve stresových podmínkách převažovala investice do tvorby semen. Benech et al. (1992) si zvolili pro podobný experiment příbuzné druhy. *Sorghum halepense*, plevel, který se často množí vegetativně, za zhoršujících se živinových poměrů snižoval počet semen, ačkoliv udržoval jejich hmotnost. *Sorghum bicolor*, generativně množící se kultivovaný druh, také snižoval počet semen v horších živinových podmínkách, ale tvořil těžší semena (snížení počtu semen u obou druhů bylo ale dáno pavidel podobně snížením celkové biomasy rostlin). *Sorghum bicolor* je podle těchto výsledků jeden z případů, který odpovídá klasickému trade-off pojetí. V obou zmíněných studiích je tedy patrná větší snaha rostliny udržet kvalitu semenné produkce, pokud se jedná o výhradně generativní druh.

Vliv aplikace samotného fosforu a draslíku na vlastnosti semen byl na planě rostoucích rostlinách studován zřídka. Takové výzkumy se objevují spíše u kultivovaných druhů. Amjad et al. (2004) například zjistil, že u hrachu (*Pisum sativum*) zvyšuje váhu semen samostatná aplikace fosforu i draslíku. Největší hmotnosti bylo dosaženo aplikací obou prvků.

2.2.2.2 Vliv teploty a dostupnosti vody a světla

Ve většině zkoumaných případů v důsledku nedostatku vody rostlina vytvořila menší semena (Wulff 1986, Wright et al. 1999, Tielbörger et Valleriani 2005). Ale například Sultan

(1996) zjistil o 16 % větší hmotnost semen z rostlin v suchých podmínkách než v polní kapacitě. U všech těchto případů ale zhoršená dostupnost vody vyvolala snížení počtu semen.

Také osvětlení může ovlivnit velikost semen. Rostliny *Polygonum persicaria* s horším přístupem ke světlu produkovaly menší nažky. Zajímavé bylo, že nejvíce redukován byl perikarp, z čehož autor soudí, že rostliny šetřily na uhlíkově náročných a méně důležitých částech, aby mohly co nejlépe zásobit samotná semena. Přesto nebyly rostliny schopny kompenzovat v semenech svou vlastní limitaci zdrojů (Sultan 1996). V reakci na kompetici tedy může zastiňování hrát poměrně velkou roli při tvorbě semen. Negativně se může na velikosti projevit také zkrácení fotoperiodicity (Wulff 1986).

Bylo zjištěno, že záleží i na teplotě, ve které se mateřská rostlina nachází. I zde však bylo dosaženo různých výsledků. Wulff (1986) získala při zvýšení teploty menší semena. Lacey et al. (1997) naopak zjistila nárůst hmotnosti semen u vyšší teploty. V obou experimentech však byly použity pouze dvě varianty teplot, takže není možné určit, zda se optimum blížilo vyšší nebo nižší hodnotě. Lacey et al. (1997) dále zkoumala změnu v poměru osemení a embria. Ukázalo se, že při vyšší teplotě se hmotnost semene zvýší díky nárůstu osemení a nikoliv embria. Tvrdí, že se tedy nezmění zásoba živin v semeni. Chemická analýza ale v experimentu provedena nebyla. Mocnost osemení by ale mohlo mít značný vliv na vlastnosti klíčení.

Výsledky některých prací ukazují, že jeden faktor nemusí objasnit zákonitosti ve tvorbě semen určité velikosti. Byly totiž zjištěny interakce, kde jeden vliv prostředí usměrňoval velikost semen podle vlivu jiného. U *Plantago lanceolata* byla vysledována následná vazba mezi reakcí na světlo a živiny: při vyšším hnojení vzrůstala hmotnost semen s dostupností světla, ale při nižší dostupnosti živin tomu bylo naopak (Schmitt et al. 1992). Jeden faktor může také druhotně ovlivnit působení jiných. Například vyšší teplota snižuje dostupnost vody a živin (Wulff 1986). Vlivy prostředí můžou ovlivnit i projev genotypu. Při výzkum u *Abutilon theophrasti* bylo zjištěno, že mají-li mateřské rostliny nedostatek živin, pak koreluje velikost semene mateřské rostliny s velikostí vyprodukovaných semen, avšak při optimálních podmínkách se tento vztah neprojeví (Wulff 1986).

2.2.3 Obsah minerálů

Hmotnost semen je sice v rámci mateřského efektu nejsnadněji zkoumatelným znakem semen, ale při hodnocení skutečné zásoby živin, kterou má embryo k dispozici, je potřeba zaměřit se i na další znaky, jako na výše zmíněné změny v morfologii (Lacey et al. 1997) a koncentraci živin v semenech. Aby mohlo semeno uspět, musí být vybaveno zásobními plativy, které představují zdroj energie a živin pro počáteční vývoj semenáčku (Milberg et Lamont 1997). Poměr minerálů se tak v reprodukčních orgánech liší od těch vegetativních. Fosfor se například v semenech obvykle nachází ve větší koncentraci než v lodyhách a listech a draslík naopak v koncentraci nižší (Tyler et Zohlen 1997, Benech et al. 1992).

Obsah minerálů ve vyprodukovaných semenech většiny šlechtěných plodin je značně ovlivněn dostupností živin v půdě, u planných rostlin se však tento vztah projevuje méně (Roach et Wulff 1987). Sultan (1996) výraznější reakci u šlechtěných odrůd přikládá absenci přírodního výběru, díky čemuž rostliny ztratily schopnost kompenzovat nedostatek živin. Benech et al. (1992) tvrdí, že změněná odpověď vznikla umělou selekcí.

Ve více výzkumech planných rostlin se projevila poměrně velká homeostatická kapacita semen v gradientu mateřských živin, co se obsahu minerálů týče. Fenner (1986) například zjistil tento jev u *Senecio vulgaris*. Kromě toho, že při snížené dostupnosti živin byla udržována poměrně konstantní hmotnost semen, se výrazně neměnil ani obsah hlavních minerálů. Toto udržování živin v semenech však proběhlo na úkor koncentrace v lodyhách a listech. Proporční umístění zdrojů se při nedostatku živin tedy změnilo ve prospěch semen. Nemění se koncentrace prvků (s výjimkou draslíku) vyšla také v experimentu se *Sorghum bicolor*. Autor spojuje snahu rostlin udržet kvalitu semen i v nepříznivých podmínkách s druhy, které jsou závislé na generativním rozmnožování, protože převážně vegetativně se množící *S. halapense* takovou stabilitu neprojevoval (Benech et al. 1992). Zvýšenou investici nedostatkových zdrojů do semen v porovnání s listy vyzkoumali u více druhů také Tyler a Zohlen (1997).

V některých výsledcích ale vychází konstantní pouze některé prvky. Pozitivní korelaci koncentrace dusíku s jeho dostupností v mateřském prostředí pozoroval Benech et al. (1992), ale pouze právě na druh *S. halapense* s vegetativním rozmnožováním. Stejný efekt zjistili i Parrish a Bazzaz (1985) na *Abutilon theophrasi*, a to i přes to, že tento druh se rozmnožuje semeny, což nepodporuje závěry, které vyvodil Benech et al. (1992). Není tedy jasné, jak strategie rozmnožování rozhoduje o tom, zda bude v semenech udržována konstantní koncentrace důležitých minerálů.

2.2.4 Semenáčky

Vlastnosti semen a mateřský efekt má význam studovat pouze v případě, že ovlivní úspěšnost vzniklých jedinců a pokud změní jejich konkurenceschopnost ve vztahu k sousedním rostlinám. Kvalita semene může hrát důležitou roli, protože určuje, kolik zásobních látek bude mít rostlina v první fázi vývoje k dispozici. Výsledky studií zabývajících se vlivem mateřského efektu na zdatnost semenáčků se však liší.

Známým jevem je vytvoření větších semenáčků z větších semen v mezidruhovém srovnání (Milberg et Lamont 1997), ale i ve vnitrodruhovém (Cideciyan et Malloch 1982). Je však otázkou, zda uvnitř druhů tento efekt představuje reálnou výhodu pro své nositele. Cideciyan a Malloch (1982) potvrdili souvislost velikosti semen a semenáčků i u *R. crispus* a *R. obtusifolius*. Ačkoliv v jejich experimentu malá semena u *R. obtusifolius* vykazovala zároveň pomalejší počáteční růst, tyto hodnoty přestaly být během několika týdnů signifikantní a nebyl prokázán výraznější úspěch semenáčků z větších semen. K podobným

závěrům došel i Wiener et al. (1997) u *Centaurea maculosa*, kde byl sice počáteční růst ovlivněn velikostí, rozdíly však postupem času vymizely. Pokud by mateřský efekt vždy časem odezněl, narušil by sice selekci v juvenilním stadiu, ale dovolil by ji ve stadiu dospělosti. Kdyby byl ale přetrvával, narušil by selekci v celém životním cyklu (Stratton 1989).

Ne vždy ale s dospělostí rostliny mateřský efekt odezní. Práce zkoumající vliv mateřských živin na semenáčky většinou zjistily efekt větší velikosti semenáčků z lépe hnojených rostlin, který však byl zároveň spojen rovněž s větší velikostí semen. Takové výsledky získali Stratton (1989) u druhu *Erigeron annuus* i Sultan (1996) u *Polygonum persicaria*. Aarsen a Burton (1990) u *Senecio vulgaris* kromě toho zjistil, že i po 7,5 týdnech počáteční rozdíl ve velikosti semenáčků přetrvává, po té byl však pokus ukončen, takže nebylo možné jistit další vývoj. Také Wulff a Bazzaz (1992) u *Abutilon theophrasti* pozorovali přetrvávání mateřského efektu i v pozdějších stadiích růstu. Stratton (1989) ve svém experimentu s *Erigeron annuus* poukazuje na rozhodující vliv kompetice. U semenáčků v nekompetičním prostředí počáteční vliv hnojení mateřských rostlin vymizel během osmi týdnů a začal se silněji projevovat genotyp, zatímco za kompetičních podmínek se stával mateřský efekt s časem dokonce silnější a potlačil z velké části projevy genotypu.

Kromě celkové biomasy může mateřský efekt ovlivnit i další vlastnosti a parametry semenáčků, například alokaci zdrojů do nadzemní a podzemní části. Sultan (1996) zkoumal závislost délky kořenů na živinovém stresu, ale žádný vliv se neprojevil. V pokusu Aarsena a Burtona (1990), kteří měřili hmotnost částí semenáčků, však biomasa kořenů i prýtvů vzrůstala s hnojením mateřských rostlin.

Sultan (1996) zkoumal na *Polygonum persicaria* vliv světla u mateřské rostliny na semenáčky. Méně osvětlené rostliny produkovaly o čtvrtinu menší nažky, ale vzešly o 1,6 dne dříve, což by mohlo v konkurenčním prostředí ovlivnit biomasu semenáčků. U semenáčků v tomto experimentu, který nezkoumal konkurenci, však nebyla biomasa mateřskými světelnými pomínkami ovlivněna. Na rozdíl od nulového vlivu mateřských živin na délku kořenů, semenáčky ze světlem limitovaných rostlin vytvořily o 30 % kratší kořeny, patrně aby mohly investovat více zdrojů do nadzemních částí.

Zdá se, že rozdílné projevy mateřského efektu jsou spojeny hlavně s mírou konkurence prostředí. Je samozřejmé, že schopnost eliminovat v pozdějších stadiích růstu vliv mateřského efektu je pro semenáček, který neuspěje v konkurenčním tlaku na počátku svého vývoje, neupotřebitelná.

Dále také Roach a Wulff (1987) podotýkají, že je obtížné určit důležitost mateřského efektu pro jednotlivé druhy, a že i v rámci jednoho druhu obvykle nebyl objeven konzistentní vzorec pro jednotlivé vlastnosti.

Zajímavý experiment, ve kterém zkoumal dobu přežití semenáčků na sterilním substrátu, provedli na *Senecio vulgaris* Aarsen a Burton (1990). Některé semenáčky přežily bez zdroje externích živin až 70 dní. Překvapivé bylo, že semenáčky z lépe hnojených

mateřských rostlin odumřely dříve, než ty z rostlin méně hnojených. Autoři nabízí několik vysvětlení. Je možné, že semenáčky z lépe zásobených rostlin mají rychlejší metabolismus a rychleji své zásoby spotřebují. Z evolučního hlediska tedy mohou rostliny pod stresem z nedostatku živin produkovat semenáčky, které pomalým růstem a schopností odolat nepříznivým podmínkám můžou přežít do doby, kdy budou příznivější podmínky jak z hlediska konkurence, tak z hlediska dostupnosti živin.

Z uvedených výsledků je zřejmé, že různé strategie rostlinných druhů mohou vyústit v různé reakce v reprodukci a tím značně zkomplikovat vytváření jakýchkoliv generalizací o mateřském efektu na vlastnosti semen. Odpověď na kvalitu prostředí se ale může lišit i s jinými faktory, než je identita druhu. Venable (1992) poukazuje, že velikost semen hraje důležitější roli v případě kompetice, lze tedy očekávat vývin silnější reakce na živiny v kompetičním prostředí. Autor rozšiřuje tuto úvahu tím, že větší míra kompetice, které bude semeno a semenáček čelit, je očekávána při lepší dostupnosti živin u matky. V tomto případě budou selektivně zvýhodněna větší semena. Vývin takovéto plastické odpovědi na dostupnost živin by měl mnoho společných prvků s modely, které zpracovali Tielbörger a Valleriani (2005) pro vliv dostupnosti vody na klíčení (viz kapitola 2.2.1.1). Venable (1992) ale zároveň uvádí, že tyto vlivy jsou přeci jen méně přímé než například sourozenecké interakce. I v případě, že mateřský efekt ovlivní vlastnosti semen, je tedy otázka, do jaké míry se projeví na celkové úspěšnosti nového jedince.

Dva experimenty v následujících částech této práce by měly sloužit k objasnění některých aspektů mateřského efektu u *R. obtusifolius* a *R. crispus*.

3. Seznam použité literatury

- Aarsen L.W., Burton S. M. 1990: Maternal Effects at four levels in *Senecio vulgaris* (*Asteraceae*) grown on a soil nutrient gradient, *American Journal of Botany*, 77: 1231-1240.
- Amjad M., Anjum M. A., Akhtar N. 2004: Influence of Phosphorus and Potassium Supply to the Mother Plant on Seed Yield, Quality and Vigour in Pea (*Pisum sativum* L.), *Asian Journal of Plant Sciences* 3: 108-113.
- Andel J. V., Vera F. 1977: Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition, *Journal of Ecology* 65: 747-758.

- Baskin C. C., Baskin J. M. 1998: Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, Academic Press, San Diego, 666 str.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1978: A contribution to the germination ecology of *Rumex crispus* L., Bulletin of the Torrey Botanical Club 105: 278 – 281.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1985: Does seed dormancy play a role in the germination ecology of *Rumex crispus*?, Weed Research 33: 340 – 343.
- Benech R. L., Fenner M., Edwards P. J. 1992: Mineral allocation to reproduction in *Sorghum bicolor* and *Sorghum halepense* in relation to parental nutrient supply, Oecologia 92: 138-144.
- Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. 2006: Ecology – From individuals to ecosystems, Oxford, United Kingdom, Blackwell Publishing, pp 171.
- Bentley S., Whittaker J. B., Malloch A. J. C. 1980: Field experiment on the effect of grazing by a chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*, Journal of Ecology 68: 671 – 674.
- Benvenuti S., Macchia M., Miele S. 2001: Light, temperature and burial depth effects on *Rumex obtusifolius* seed germination and emergence, Weed Research 41: 177 – 186.
- Bojňanský V., Fargašová A. 2007: Atlas of seeds and fruits of central and east – European flora, The Carpathian mountains region, Dordrecht, Netherland, Springer, pp 115- 117.
- Cavers P. B. and Harper J. L. 1964: Biological flora of the British Isles, *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L., Journal of Ecology 52: 737-766.
- Cavers P. B., Harper J. L. 1966: Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*, Journal of Ecology 54: 367 – 382.
- Cideciyan M., Malloch A. J. C. 1982: Effect of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*, Journal of Ecology 70: 227-232.
- Darlington H. T., Steinbauer G. P. 1961: The eighty-year period for dr. Beal's seed viability experiment, *American Journal of Botany* 48: 321-325.
- Fenner M. 1986: The Allocation of Minerals to Seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage, *Journal of Ecology* 74: 385-392.

- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulissen D. (eds.) 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, Göttingen 18: 1-258.
- Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. 2006: Seed dormancy and the control of germination, *New Phytologist* 171: 501-523.
- Foster B. L., Gross K. L. 1998: Species richness in a successional grassland: effect of nitrogen enrichment and plant litter, *Ecology* 79: 2593-2602.
- Galloway L. F. 2001: The effect of Maternal and Paternal Environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae), *American Journal of Botany* 88: 832-840.
- Goudey J. S., Saini H. S., Spencer M. S. 1988: Role of nitrate in regulating germination of *Sinapis arvensis* L. (wild mustard), *Plant, Cell and Environment* 11: 9-12.
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. 1988: Comparative plant ecology, London, United Kingdom, Academic Division Of Unwin Hyman Ltd, pp 500-503.
- Groot S. P. C., Karssen C. M. 1992: Dormancy and Germination of Abscisic Acid-Deficient Tomato Seeds, *Plant Physiology* 99: 952-958.
- Harper J. L. 1967: A Darwinian approach to plant ecology, *Journal of Ecology* 55: 247 – 270.
- Harper J. L., Chancellor A. P. 1959: The comparative biology of closely related species living in the same area, *Journal of Ecology* 47: 679 – 695.
- Hejduk S., Doležal P. 2004: Nutritive value of broad-leaved dock (*Rumex obtusifolius*) and its effect on the quality of grass silages, *Czech Journal of Animal Science* 49: 144-150.
- Hejný S., Slavík B. 2003: Květena České republiky 2, Prague, Czech Republic, Academia, pp 320-326.
- Holdsworth J. M., Bentsink L., Soppe W. J. J. 2008: Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination, *New Phytologist* 179: 33-54.
- Honěk A., Martinková Z. 2001: Geographic variation in germinability of *Rumex obtusifolius* and *R. crispus* seeds in Europe, *Biologia* 56: 103-110.
- Honěk A., Martinková Z. 2002: Effect of individual plant phenology on dormancy of *Rumex obtusifolius* seed dispersal, *Weed Research* 42: 148-155

- Hongo A. 1988: Effect of cutting on growth and seed production of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. in Hokkaido, *Weed Research* 33: 1-7.
- Hongo A. 1994: Longevity of buried seeds of three *Rumex* species over a fourteen-year period, *Weed Research* 39: 52-53.
- Humphreys J., Jansen T., Culleton N., Macnae F. S., Storey T. 1999: Soil potassium and *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus* abundance in silage and grazed grassland swards, *Weed Research* 39: 1-13.
- Jeangros B., Nösberger J. 1990: Effects of an established sward of *Lolium perenne* L. on the growth and development of *Rumex obtusifolius* L. seedlings, *Grass and Forage science* 45: 1-7.
- Klimeš L. 1996: Population ecology of *Rumex obtusifolius*, in: Prach, K., Jeník, J., Large A. R. G. (eds): *Foodplain Ecology and Management*, Amsterdam, Netherland, SPB Academic Publishing, pp 155-179.
- Kohout V. 1997: *Plevelé polí a zahrad*, Prague, Czech Republic, Agrospoj, pp 212.
- Křišťálová V., Hejcman M., Červená K., Pavlů V. 2011: Effect of nitrogen and phosphorus availability on the emergence, growth and over-wintering of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*, *Grass and Forage Science* 66: In press.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. (eds.) 2002: *Klíč ke květeně České republiky*, Prague, Czech Republic, Academia, pp 190-192.
- Lacey E. P., Smith S., Case A. L. 1997: Parental effect on seed mass: Seed coat but not embryo/endosperm effects, *American Journal of Botany*, 84: 1617-1620.
- Luzuriaga A. L., Escudero A., Pérez-García F. 2006: Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae), *Weed Research* 46: 163-174.
- Martinková Z., Honěk A. 2001c: Regeneration of *Rumex obtusifolius* L. after cutting, *Rostlinná výroba*, 47: 228-232.
- Martinková Z., Honěk A. 2002: Induction and maintenance of primary seed dormancy in *Rumex obtusifolius* L., *Journal of Plant Diseases and Protection* 18: 225-230.
- Martinková Z., Honěk A., Pudil F. 1999: Seed Size and Dormancy in *Rumex obtusifolius*, *Plant Protection Science* 35:103-107.

- Mazer S. J., Snow A. A., Stanton M. L. 1986: Fertilization dynamics and parental effects upon fruit development in *Raphanus raphanistrum*: consequences for seed size variation, *American Journal of Botany* 73: 500-511.
- Mikulka J., Kneifelová M., Martinková Z., Soukup J., Uhlík J. 2005: Plevelné rostliny, Prague, Czech Republic, Profi Press s. r. o., pp 133-134.
- Mikulka J., Oliberius J., Chlupatý K. 1995: Metody průzkumu a hubení širokolistých šťovíků na loukách a pastvinách, Prague, Czech Republic, Ministerstvo zemědělství České republiky, pp 3-5.
- Milberg P., Lamont B. B. 1997: Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils, *New Phytologist* 137: 665 – 672.
- Novák F. A. 1972: Vyšší rostliny – *Tracheophyta* 1, Prague, Czech Republic, Academia, pp 431-433.
- Oracz K., Bouteau H. E., Farrant J. M., Cooper K., Belghazi M., Job C., Job D., Corbineau F., Bailly Ch. 2007: ROS production and protein oxidation as a novel mechanism for seed dormancy alleviation, *The Plant Journal* 50: 452-465.
- Parrish J. A. D., Bazzaz F. A. 1985: Nutrient content of *Abutilon theophrasi* seeds and the competitive ability of the resulting plants, *Oecologia* 65: 247-251.
- Pino J., Haggart R. J., Sans F. X., Masalles R. M., Sackville R. N. 1995: Clonal growth and fragment regeneration of *Rumex obtusifolius* L., *Weed Research* 35: 141-148.
- Pino J., Sans F. X., Masalles R. M. 2002: Size-dependent reproductive pattern and short-term reproductive cost in *Rumex obtusifolius* L., *Acta Oecologica* 23: 321- 328.
- Pye A., Andersson L. 2009: Time of emergence of *Rumex crispus* L. as affected by dispersal time, soil cover, and mechanical disturbance, *Acta Agriculturae Scandinavica Section B – Soil and Plant Science* 59: 500- 505.
- Roach D. A., Wulff R. D. 1987: Maternal Effects in Plants, *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-235.
- Sakanoue S., Kitahara N., Hayashi H. 1995: Biological Control of *Rumex obtusifolius* L. by Goat Grazing. *Japan Agricultural Research Quarterly* 29: 39-42.
- Samimy C., Khan A.A. 1983: Secondary dormancy, growth – regulator effects, and embryo growth potencial in curly dock (*Rumex crispus*) seeds, *Weed Science* 31: 153-158.

- Schmitt J., Niles J., Wulff R. 1992: Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*, *The American Naturalist* 139: 451-466.
- Schussler J. S., Brenner M. L., Brun W. A. 1984: Absidic acid and relationship to seed filling in soybeans, *Plant Physiology* 76: 301-306.
- Smith C. H. C., Fretwell S. D. 1974, The optimal balance between size and number of offspring, *The American Naturalist* 108: 499-506.
- Stratton D. A. 1989: Competition prolongs expression of maternal effects in seedlings of *Erigeron annuus* (Asteraceae), *American Journal of Botany* 76: 1646-1653.
- Strnad L., Hejzman M., Křišťálová V., Hejzmanová P., Pavlů V. 2010: Mechanical weeding of *Rumex obtusifolius* L. under different N, P and K availabilities in permanent grassland, *Plant Environment* 56: 393-399.
- Sultan S. E. 1996: Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*, *Ecology* 77: 1791-1807.
- Tielborger K., Petrů M. 2010: An experimental test for effects of the maternal environment on delayed germination, *Journal of Ecology* 98: 1216–1223.
- Tielbörger K., Valleriani A. 2005: Can seeds predict their future? Germination strategies of density-regulated desert annuals, *Oikos* 111: 235-244.
- Totterdell S., Roberts E. H. 1979: Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and development of induced dormancy in seed of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L., *Plant Cell and Environment* 2: 131-137.
- Tyler G., Zohlen A. 1997: Plant seeds and mineral resource for seedlings – a comparison of plants from calcareous and silicate soils, *Annals of Botany* 81: 455-459.
- Valleriani A., Tielbörger K. 2006: Effect of age on germination of dormant seeds, *Theoretical Population Biology* 70: 1-9.
- Van Assche J., Van Nerum D., Darius P. 2002: The comparative germination ecology of nine *Rumex* species, *Plant Ecology* 159: 131-142.
- Venable D. L. 1992: Size-number and the variation of seed size with plant resource status, *The American Naturalist* 140: 287-304.
- Weaver S. E., Cavers P. B. 1980: Reproductive effort of two perennial weed species in different habitats, *Journal of Applied Ecology* 17: 505-513.

- Weiner J., Martinez S., Müller-Schärer H., Stoll P., Schmid B. 1997: How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*, *Journal of Ecology* 85: 133-142.
- Wright K. J., Seavers G. P., Peters N. C. B., Marshall M. A. 1999: Influence of soil moisture on the competitive ability and seed dormancy of *Sinapis arvensis* in spring wheat, *Weed Research* 39: 309-317.
- Wulff R. 1986: Seed size variation in *Desmodium paniculatum*, I. Factors affecting seed size, *Journal of Ecology* 74: 87-97.
- Wulff R. D., Bazzaz F. A. 1992: Effect of the parental nutrient regime on growth of the progeny in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae), *American Journal of Botany* 79: 1102-1107.
- Zaller J. G. 2004a: Ecology and non-chemical control of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* (Polygonaceae): a review, *Weed research* 44: 414-432.
- Zaller J. G. 2004b: Competitive ability of *Rumex obtusifolius* against native grassland species: above- and belowground allocation of biomass and nutrients, *Journal of Plant Diseases and Protection* 19: 345-351.
- Zaller J. G. 2006a: Sheep grazing vs. cutting: regeneration and soil nutrient exploitation of the grassland weed *Rumex obtusifolius*, *BioControl* 51:837-850.
- Zaller J. G. 2006b: Allelopathic effects of *Rumex obtusifolius* leaf extracts against native grassland species, *Journal of Plant Diseases and Protection* 20: 463-470.
- Zaller J. G. 2007a: Seed germination of the weed *Rumex obtusifolius* after on-farm conventional, biodynamic and vermicomposting of cattle manure, *Annals of Applied Biology* 151: 245-249.
- Zaller J. G. 2007b: Effect of patchy distribution of soil nutrients on root morphology and biomass allocation of selected grassland species: Experimental approach, *Polish Journal of Ecology* 55: 731-746.

(v recenzním řízení)

4. Production, size and germination of *Rumex obtusifolius* seeds collected from mother plants grown under different nitrogen, phosphorus and potassium supply

Jana Hrdličková¹, Michal Hejcman^{1,2}, Veronika Křišťálová¹, Vilém Pavlu^{1,2}

¹Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, CZ 165 21 Prague 6 – Suchdol, Czech Republic.

²Crop Research Institute, Drnovská 507, CZ 161 06 Prague 6 – Ruzyně, Czech Republic.

Correspondence to: Michal Hejcman, Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, CZ 165 21 Prague 6 – Suchdol, Czech Republic. E-mail: hejcman@fzp.czu.cz

Abstract

Rumex obtusifolius is known to require high N, P and K supply, but an effect of nutrient availability on seeds production has never been investigated. We asked how are seeds production per plant, their chemical composition, size and germination affected by N, P and K availability.

A pot fertiliser experiment (ten N, P and K treatments) was carried out in Prague (Czech Republic) in 2008 and 2009. Seeds from plants cultivated from spring under different N, P and K availability were collected in each August. In June 2010, germination of collected seeds was determined in long-day light conditions under stable temperature 20°C.

The number of seeds per plant ranged from zero in P1 and P2 treatments, less than 200 in control and K treatment up to almost 9000 in N2P2K treatment. Number of seeds per plant was positively correlated with number of stems per plant. Relationship between seeds per plant and individual seed weight was positive. Concentrations of N, P and K in seeds were affected by treatments. Weight of 1000 seeds ranged from 1.3 to 1.7 g. Seed length ranged from 2.11 up to 2.34 mm and width from 1.26 to 1.42 mm. With the exception of control with 94% germination, seed germination was above 98% in all other treatments in 2008. In 2009, seeds germination was above 95% in all treatments except N1 and N2 treatments where 93% and 89% germination was recorded. Time necessary for germination of 50% of seeds ranged from 1.53 to 2.89 days and was not related to N concentration in seeds, but was negatively related to P and K concentrations.

Seed production per plant of *R. obtusifolius* is highly affected by nutrient availability. Low supply for mother plants by P and consequent low concentration of P in seeds negatively affects germination of produced seeds.

Keywords: Broad-leaved dock, Maternal effect, Phenotypic plasticity, Plant nutrition

Introduction

Rumex obtusifolius subsp. *obtusifolius* (hereafter referred to as *R. obtusifolius*) is widespread perennial species common as weed on arable land and in grasslands in temperate zone (Grime et al. 1988; Strnad et al. 2010). The main reason for its worldwide distribution is a high production of well germinable seeds which can survive in the soil seed bank for decades (Toole and Brown 1946; Tsuyuzaki 2010). In addition to generative reproduction, clonal growth enabling its spread was recorded in grasslands (Pino et al. 1995). Although generative reproduction is crucial for its ability to colonize new localities, seed production of individual plants has received only little research attention up today. According to Cavers and Harper (1964), the maximal annual seed production can be 60000 seeds per plant. Although no details about estimation of this number was provided by Cavers and Harper (1964), such an extreme number has been taken over by many other authors dealing with *R. obtusifolius* ecology (Zaller 2004). This is a nice example how extreme numbers draw high attention, although real seed production per plant can be substantially lower. In Canada for example, Weaver and Cavers (1980) recorded maximal seed production per plant ranging from 900 to 26 756 in different *R. obtusifolius* populations. Bentley et al. (1980) recorded 4 200 seeds per plant grazed by beetle *Gastrophysa viridula* and 13 800 in control ungrazed plant in Lancaster (UK). In Spain, Pino et al. (2002) recorded seed production per plant ranging from less than 100 up to approximately 8 000 in the stand of *Medicago sativa*. Hongo (1988) recorded maximal annual seed production 12 900 per plant in Eastern Hokkaido (Japan). In cut sward in the same study, number of seeds ranged from 3 500 to 6 300 per plant under cutting height ranging from 2.5 to 15 cm, respectively.

Weight of *R. obtusifolius* seeds is highly variable depending on the position on mother plant, environmental conditions and on herbivory. Martínková et al. (1999) for example recorded weight of 1000 dry seeds ranging from 0.69 to 1.95 g, Bentley et al. (1980) ranging from 1.44 to 1.96 and Cideciyan and Malloch (1982) ranging from 1.23 to 2.46 g. According to information of authors, no study has been performed to investigate how nutrient availability affects seed production per plant, weight of seeds and their germination.

Seed weight in many species has been usually discussed in connection with their number per plant, because of limited parental investment into reproduction (Smith and Fretwell 1974). Classic trade-off conception between seed number and seed weight under varying nutrient conditions can be recorded, but keeping constant seed weight under low or high seed number

per plant (Benech et al. 1992; Weiner et al 1997) or an increase in seed weight together with an increase in seed number was also recorded under improved nutrient availability for different species (Parrish and Bazzaz 1985; Arssen and Burton 1990; Galloway 2001).

R. obtusifolius is known as an indicator of high nitrogen (N) availability in the soil (Klimeš 1996). Positive effect of N application on its growth can be expected especially on soils with adequately high phosphorus (P) and potassium (K) supply (Niggli et al. 1993; Strnad et al. 2010; Křišťálová et al. 2011a). As recorded previously by Křišťálová et al. (2011b) for *R. crispus*, production of seeds and germination of seeds can be negatively affected by low P nutritional status of the mother plant and therefore by low P concentration in seeds. Low soil P status can thus negatively affect seed quality of *R. crispus*. Whether low soil P status negatively affects P concentration in seeds of *R. obtusifolius* and their germination has never been investigated.

The aim of this study was therefore to investigate (1) how is the production of *R. obtusifolius* seeds per plant their chemical composition and size affected by N, P and K supply and (2) is there any difference in germination of seeds collected from mother plants grown under different N, P and K supply?

Material and methods

2.1 Study site and design of the pot experiment

In May 2008 and in May 2009, a pot experiment was established in the open air vegetation hall of the Crop Research Institute in Prague-Ruzyně (Czech Republic, 50° 5' N; 14° 18' E) with natural rain, temperature and light conditions. The experiment was established in 2008 and again in 2009 as very high winter mortality of *R. obtusifolius* was recorded and almost no plants survived (see Křišťálová et al. 2011a). Following ten fertilizer treatments were used: Control, N₁, N₂, P₁, P₂, K, N₁P₁, N₁P₁K, N₂P₁K, N₂P₂K; see Table 1 for details). Each treatment was replicated five times (thus, 50 pots in total). The pots were fertilized twice per each vegetation season, on 12 May and 20 July, using the following fertilizers dissolved in water: ammonium nitrate with lime (NH₄NO₃ + CaCO₃, 27.5% N, 10% Ca), super phosphate (Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄, containing 8.5% P, 20% Ca, 10% S) and potassium chloride (KCl, 50% K, 47% Cl). The position of individual pots was changed at weekly intervals to avoid any pseudo-replication and edge effects.

The pot volume was 30 L and the pot surface area was 1963 cm² (pot diameter 50 cm). Clay soil with the following chemical properties was used: N_{total} = 919 mg kg⁻¹, K_{MehlichIII} 160 mg kg⁻¹ (good K availability) (Madaras and Lipavský 2009), P_{MehlichIII} 16 mg kg⁻¹ (low P availability) (Kulhánek et al. 2007), Mg_{MehlichIII} 373 mg kg⁻¹ (high Mg availability), Ca_{MehlichIII} 10,501 mg kg⁻¹ (very high Ca availability) and CaCl₂ pH 7.96. Potassium-rich soil was used to avoid any risk of K limitation on growth, as the emphasis

was placed on N and P nutrition in this study. In order to ensure that growth was not limited by K, treatments with K applications (K, N₁P₁K and N₂P₂K) were used.

At the study site, the long-term mean annual temperature was 8.2 °C (ranging from 6.4 to 9.7 °C) and the mean annual precipitation was 422 mm (ranging from 255 to 701 mm; Prague-Ruzyně meteorological station, 1955-2007). The mean temperature from June to September 2008 and 2009 (main vegetation season) was 17.6 °C and 17.9 °C, respectively. Seeds of *R. obtusifolius* used in the experiment were collected during autumn 2007 and 2008 from a region near Prague city in central Czech Republic. The collection sites were mainly roadside ditches or abandoned fields. Seed material was collected from a group of plants at three localities. Five plants were selected randomly at each site, taking care not to favour tall or small plants. The seeds were stored at room temperature, in paper bags in the dark. Twenty visually undamaged and fully ripened seeds of *R. obtusifolius* were sown into each pot with pre-fertilized soil on 19 May 2008 and again in 2009. The depth of sowing was 1 – 2 cm and the pots were watered if necessary to maintain optimal moisture conditions for plant growth. Three of the most developed plants were left in each pot after 26 June 2008 and 2009.

2.2 Data collection

An effect of nutrient availability on emergence and early growth of *R. obtusifolius* was studied by Křišťálová et al. (2011a). In both years, all seeds were collected in middle of the August. From each stem, all achenes were collected, dried in room temperature (22°C) and weighted with perianth. Further, weight of 1000 seeds without perianth was measured, weight proportion of perianth (37% from weight of achenes) was determined. Seed production per individual plant was calculated only in 2009. Length and width of 200 seeds from each treatment was measured using a light microscope with the image analysis software Analysis (Olympus, Tokyo, Japan (<http://www.olympus-global.com>)).

Concentration of total N in seeds (without perianth) was determined by the Dumas method using Nitrogen Determination System Dumatherm (www.gerhardt.de). P and K concentrations were determined by spectrophotometry and emission flame spectrometry after digestion in sulphuric acid in an accredited national laboratory. In each treatment, one mixed sample of seeds was analyzed only because of insufficient production of seeds in several treatments. Collected seeds were stored in stable laboratory conditions (room temperature 20°C) in paper bags in dark since the harvest in mid August 2008 and 2009 to the start of the germination experiment in 18th June 2010. Before germination, the perianth segments were removed from all seeds. Only full and entire seeds were used. The germination test was carried out in klimabox using 90 mm circle Petri Dish with Filter Paper KA2 regularly softened by distilled water to avoid seeds desiccation. Light conditions were set to long day fotoperiod alternating 16 hours light and 8 hours dark under stable temperature 20°C. Three

replicates of fifty seeds were used for each treatment. Germination was observed daily for period of three weeks.

Data analysis

All analysis was done using STATISTICA 8.0 software (Statsoft, Tulsa). One-way ANOVA followed by comparison using Tukey's HSD test was applied to identify significant differences among treatments. Relationship between seed length and width, nutrient concentration and germination or seed weight was evaluated by linear regression analysis.

Results

Seed production per plant

Seeds were produced in all treatments in 2008 but not in P1 and P2 treatments in 2009. Number of seeds per plant was highly affected by fertilizer treatment. In treatments with seeds production in 2009, number of seeds per plant ranged from less than 200 in control and K treatment up to almost 9000 in N2P2K treatment (Table 2). More than 3500 seeds per plant were produced in N2 treatment and in all treatments where N and P were applied together. Number of seeds per plant was significantly positively correlated with number of stems per plant (Fig. 1).

Concentration of N, P and K in seeds and their weight, length and width

With the exception of control, concentrations of N in seeds were higher in the first year than in the second (Table 2). Concentration of N ranged from 18.9 g kg⁻¹ in P1 treatment up to 25.2 g kg⁻¹ in N2P2K treatment in 2008 and from 19.3 g kg⁻¹ in N1P1K treatment up to 24.4 g kg⁻¹ in N2P2K treatment in 2009.

Concentrations of P in seeds were generally higher in 2008 than in 2009 (Table 2). Concentration of P ranged from 3.3 g kg⁻¹ in N2P2K treatment up to 4.7 g kg⁻¹ in P1 and K treatments in 2008 and from 3.1 g kg⁻¹ in N1 treatment up to 4.4 g kg⁻¹ in N1P1K treatment in 2009.

Concentrations of K in seeds were not consistent in 2008 and in 2009 (Table 2). Concentration of K ranged from 3.7 g kg⁻¹ in N2P2K treatment up to 5.9 g kg⁻¹ in P1 treatment in 2008 and from 3.5 g kg⁻¹ in control up to 5.1 g kg⁻¹ in N1P1K and N2P1K treatments in 2009.

There were no consistent differences in weight of seeds between years. Weight of 1000 seeds was significantly affected by treatment in both investigated years (Fig. 2) and ranged from 1.3 g in control up to 1.7 g in N1 treatment in 2008 and from 1.3 g in K treatment up to 1.6 g in N2P2K treatment in 2009.

Seed production per plant and weight of seeds were positively correlated, but their linear relationship was on the border of statistical significance (Fig. 3). Further, seed weight was significantly positively correlated with N concentration in seeds, but the relationship was relatively weak (Fig. 4).

Seed lengths and widths were comparable in both years and were significantly affected by treatment (Fig. 5a and 5b) in both years. Seed length ranged from 2.14 mm in K treatment up to 2.32 mm in N1 treatment in 2008 and from 2.11 in K treatment up to 2.34 mm in N2 treatment in 2009. Seed width ranged from 1.26 mm in control up to 1.37 mm in N1 treatment in 2008 and from 1.27 mm in K treatment up to 1.42 mm in N2P2K treatment in 2009.

In both years, seed length and width were significantly positively correlated in the same way (Fig. 6).

Seed germination

There was no significant effect of treatment on total seed germination in 2008 or 2009 (Fig. 7a). With the exception of control with 94% germination, seed germination was above 98% in all other treatments in 2008. In 2009, seeds germination was above 95% in all treatments except N1 and N2 treatments where 93% and 89% germination was recorded. Germination of all seeds without any variability was recorded in P1 and P2 treatments in 2008 and in N1P1 treatment in 2009.

Time necessary for germination of 50% of seeds was significantly affected by treatment in both years (Fig. 7b). The most rapid germination was recorded in N2 and P2 treatments in 2008 (1.53 days). The slowest germination was recorded in K treatment in 2009 (2.89 days). With the exception of N2P2K treatment, generally all seeds in 2009 germinated more slowly than in 2008.

There was no significant effect of N, P and K concentration in seeds on total seed germination. Further, there was no significant effect of N concentration in seeds (Fig. 8a) but there was significantly negative relationship between concentrations of P and K and time necessary for 50% germination (Fig. 8b and 8c).

Discussion

Seed production

Seed production was highly affected by nutrient supply. In the second year, in which seed production was measured, plants in treatment with the higher availability of nutrients (N2, N2P1K and N2P2K) produced approximately 40 times higher seed number than plants in control with no fertilizer input. Such a high increase in seed production was given especially by and increase in number of fertile stems per plant and by an increase in number of seeds per

individual stem. Maximal seed production per plant (9 000) was substantially lower than maximal value 60 000 seeds per plant mentioned in review by Cavers and Harper (1964). It seems that the value 60 000 was probably only roughly estimated and therefore the value is not based on real seed counting as no details about method of seed counting was provided by Cavers and Harper (1964). Values provided by other authors (Bentley et al. 1980; Hongo 1988) are rather consistent with our results and supports the conclusion that normal seed production per individual plant of *R. obtusifolius* does not exceed 10 000 seeds per year. Maximal recorded number of seeds per plant based on real counting was almost 27 000 in study by Weaver and Cavers (1980), therefore the frequently referred value 60 000 seeds per plant seems to be over estimated.

Seed chemical composition, weight, length and width

Nutrient availability in soil and therefore nutritional status of the mother plant highly affected concentrations of N, P and K in seeds of *R. obtusifolius*. Similar results were recently published by Křišťálová et al. (2011b) for *R. crispus*. In the first year, concentration of P in seeds was the highest in treatment with no N application (P1, P2, K). This was probably because of slow growth of N deficient plants and thus avoiding P dilution in seeds. The same effect occurred in K treatment, where concentration of K was the highest from all treatments with K application. This was probably because of slow plant growth limited by N and therefore luxurious K accumulation in seeds. In control, N1, N2 and K treatments, concentration of P in seeds was lower in the second year than in the first year probably because of P removal with the biomass during the first year and therefore lower P availability in the second year. Availability of P in the used soil was generally low, as 16 mg P kg⁻¹ extracted by Mehlich III reagent is considered as insufficient for crops with high P requirements (Kulhánek et al. 2007, Černý et al. 2010). No consistent decrease in K concentration in treatments without K application in the second year was probably given by the ability of the clay soil to release enough K for plants even without K application. With the exception of control, lower concentrations of N in the second than in the first year were probably given by different weather conditions. Slight positive correlation between N concentration and weight of seeds indicate positive effect of good N nutrition of the mother plant on growth of its seeds. The same positive correlation between seed size and N concentration was recorded for *Senna obtusifolia* by Tungate et al. (2002). Increase in seed weight and yield with improving of maternal N nutrition and therefore with increase in N concentration in seeds is known for several other species (Parrish and Bazzaz 1985, Aarssen and Burton 1990; Tungate et al. 2002). On the other hand, negative relationship between seed weight and N concentration in seeds was also reported (He et al. 2005). Finally, there was no relationship between P or K concentration and seed number or seed weight.

Weight of 1000 seeds ranged from 1.25 to 1.7 g and this is substantially lower than the range from 0.69 to 2.46 g obtained from the literature (Bentley et al. 1980; Cideciyan and Malloch

1982; Martínková et al. 1999). Only one population of *R. obtusifolius* was investigated in our study. In studies, where substantially higher range was recorded, seeds were frequently collected from many populations in different environmental conditions. No consistent effect of year and fertilizer treatment on seed weight can be explained by different growth conditions in both years. Treatment K was the only treatment where seeds were small in both years probably because of severe N limitation of plant growth. Further, seed weight was positively correlated with seeds production per plant. This indicates no classical trade-off between seed size and seed production per plant under limited resource availability in the case of *R. obtusifolius* as was recorded by Benech et al. (1992).

Length and width of seeds were highly positively correlated and well reflected weight of seeds in particular treatments. The correlations were highly comparable in both years indicating minimal interannual variation in this relationship. Seed width ranged from 1.25 to 1.43 mm and this well corresponds with seed size lower than 1.2 mm for small seeds and over 1.4 mm for large seeds reported by Cideciyan and Malloch (1982).

Seed germination

Total seed germination was over 87% in seeds collected from mother plants in all treatments in both years indicating high germination ability of *R. obtusifolius* seeds. Total germination below 94% was recorded only in N1 and N2 treatments in 2009 and the decrease was probably connected with P deficiency as P concentration in seeds, 3.1 and 3.2 g kg⁻¹, was lowest from all investigated treatments. According to Křišťálová et al. (2011b), decrease in total germination of *R. crispus* was recorded if the concentration of P in seeds was below 3 g kg⁻¹. The negative effect of low P concentration on total seed germination in *R. obtusifolius* was only slight probably because the lowest P concentration in seeds was above the critical value 3 g kg⁻¹. Total seed germination can be therefore slightly affected by P deficiency in the mother plant given by low P availability in the soil.

Low P concentration in seeds significantly prolonged time for 50% germination and this is in accordance with results obtained for *R. crispus* by Křišťálová et al. (2011b). Deficiency of P for mother plant can thus negatively affect competitive ability of its offspring as their establishment can be substantially prolonged in comparison with seeds coming from well P supplied plants. High positive effect of increased P supply for the germination and emergence of *R. obtusifolius* seedlings was recorded by Křišťálová et al. (2011a). Similarly to P, positive effect of K concentration in seeds on rapidity of germination was recorded. Positive effect of P and K supply on germination is in accordance with results by Amjad et al. (2004) for *Pisum sativum*. In our experiment, availability of P and its concentration in seeds were the most important factors affecting germination behaviour of produced seeds.

Acknowledgements

Special thanks for help with field work go to Pavel Brázdil, Eva Kunzová, Petr Šrek and Kristýna Červená. Useful comments of two anonymous reviewers are gratefully acknowledged. The completion of the present paper was funded by the projects MZE 0002700604 and NAZV 72217.

References

- Aarsen, L.W. and Burton, S. M.** (1990) Maternal Effects at four levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. *American Journal of Botany* 77,1231-1240.
- Amjad, M., Anjum, M. A. and Akhtar, N.** (2004) Influence of phosphorus and potassium supply to the mother plant on seed yield, quality and vigour in pea (*Pisum sativum* L.). *Asian Journal of Plant Sciences* 3,108-113.
- Benech, R. L., Fenner, M. and Edwards, P. J.** (1992): Mineral allocation to reproduction in *Sorghum bicolor* and *Sorghum halepense* in relation to parental nutrient supply. *Oecologia* 92,138-144.
- Bentley, S., Whittaker, J. B. and Malloch, A. J. C.** (1980) Field experiment on the effect of grazing by a chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *Journal of Ecology* 68,671–674.
- Cavers, P. B. and Harper, J. L.** (1964) Biological flora of the British Isles, *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Journal of Ecology* 52,737-766.
- Černý, J., Balík, J., Kulhánek, M., Čásová, K. and Nedvěd, V.** (2010) Mineral and organic fertilization efficiency in long-term stationary experiments. *Plant Soil and Environment* 56,28-36.
- Cideciyan, M. and Malloch, A. J. C.** (1982) Effect of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 70,227-232.
- Galloway, L. F.** (2001) The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany* 88,832-840.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. and Hunt, R.** (1988) *Comparative plant ecology*. London, Academic Division Of Unwin Hyman Ltd.
- He, J. S., Flynn, D. F. B., Wolfe-Bellin, K., Fang, J. and Bazzaz, F. A.** (2005) CO₂ and nitrogen, but not population density, alter the size and C/N ratio of *Phytolacca americana* seeds. *Functional Ecology* 19,437-444.
- Hongo, A.** (1988) Effect of cutting on growth and seed production of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. in Hokkaido. *Weed Research* 33,1-7.

- Klimeš, L.** (1996) Population ecology of *Rumex obtusifolius*, pp. 155-179 in: Prach, K., Jeník, J. and Large A. R. G. (Eds) *Foodplain Ecology and Management*. Amsterdam, SPB Academic Publishing.
- Madaras, M. and Lipavský, J.** (2009) Interannual dynamics of available potassium in a long-term fertilization experiment. *Plant, Soil and Environment* 55,334-343.
- Křišťálová, V., Hejman, M., Červená, K. and Pavlů V.** (2011a) Effect of nitrogen and phosphorus availability on the emergence, growth and over-wintering of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Grass and Forage Science* 66, In press.
- Křišťálová, V., Hejman, M., Červená, K., Hrdličková J. and Pavlů V.** (2011b) Effect of nitrogen, phosphorus and potassium availability on mother plant size, seed production and germination ability of *Rumex crispus* L. Under review.
- Kulhánek, M., Balík, J., Černý, J., Nedvěd, V. and Kotková, B.** (2007) The influence of different intensities of phosphorus fertilizing on available phosphorus contents in soils and uptake by plants. *Plant, Soil and Environment* 53,382-387.
- Martínková, Z., Honěk A. and Pudil, F.** (1999) Seed size and dormancy in *Rumex obtusifolius*. *Plant Protection Science* 3,103-107.
- Niggli, U., Nosberger, J. and Lehmann, J.** (1993) Effects of nitrogen fertilization and cutting frequency on the competitive ability and the regrowth capacity of *Rumex obtusifolius* L. in several grass swards. *Weed Research* 33,131-137.
- Parrish J. A. D. and Bazzaz F. A.** (1985) Nutrient content of *Abutilon theophrasi* seeds and the competitive ability of the resulting plants. *Oecologia* 65,247-251.
- Pino, J., Haggar, R. J., Sans, F. X., Masalles, R. M. and Sackville, R. N.** (1995) Clonal growth and fragment regeneration of *Rumex obtusifolius* L. *Weed Research* 35,141-148.
- Pino, J., Sans, F. X. and Masalles, R. M.** (2002) Size-dependent reproductive pattern and short-term reproductive cost in *Rumex obtusifolius* L. *Acta Oecologica* 23,321-328.
- Smith, CH. C. and Fretwell, S. D.** (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* 108,499-506.
- Strnad L., Hejman, M., Křišťálová, V., Hejmanová, P. and Pavlů, V.** (2010) Mechanical weeding of *Rumex obtusifolius* L. under different N, P and K availabilities in permanent grassland. *Plant Soil and Environment* 56,393-399.
- Tsuyuzaki, S.** (2010) Seed survival for three decades under thick tephra. *Seed Science Research* 20,201-207.
- Toole, E. and Brown, E.** (1946) Final results of the Duvel buried seed experiment. *Journal of Agricultural Research* 72,201-210.
- Tungate, K. D., Susko, D. J. and Ruffy, T. W.** (2002) Reproduction and offspring competitiveness of *Senna obtusifolia* are influenced by nutrient availability. *New Phytologist* 154,661-669.

- Weaver, S. E. and Cavers, P. B.** (1980) Reproductive effort of two perennial weed species in different habitats. *Journal of Applied Ecology* 17,505-513.
- Weiner, J., Martinez, S., Müller-Schärer H., Stoll, P. and Schmid, B.** (1997) How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*, *Journal of Ecology* 85,133-142.
- Zaller, J. G.** (2004) Ecology and non-chemical control of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* (Polygonaceae): a review. *Weed Research* 44,414-432.

Table 1 Fertilizer treatments and amount of nutrients applied in one dressing. Numbers given in brackets correspond to the total seasonal amount of applied nutrients (two dressings together).

Treatment abbreviation	N (kg ha⁻¹)	P (kg ha⁻¹)	K (kg ha⁻¹)
Cont	-	-	-
N ₁	150 (300)	-	-
N ₂	300 (600)	-	-
P ₁	-	40 (80)	-
P ₂	-	80 (160)	-
K	-	-	100 (200)
N ₁ P ₁	150 (300)	40 (80)	-
N ₁ P ₁ K	150 (300)	40 (80)	100 (200)
N ₂ P ₁ K	300 (600)	40 (80)	100 (200)
N ₂ P ₂ K	300 (600)	80 (160)	100 (200)

Table 2 Mean seed production per individual plant and concentration of N, P and K (in g kg⁻¹) in seeds of *R. obtusifolius* from different treatments. Treatment abbreviations are given in Table 1.

Treatment abbreviation	Seeds production per plant	N (g kg⁻¹)		P (g kg⁻¹)		K (g kg⁻¹)	
Year	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Cont	152	19.2	20	4.4	4	5.1	3.5
N1	479	23.2	19.9	3.5	3.1	4.2	4.4
N2	3910	24.8	23.6	4.4	3.2	4	3.6
P1	-	18.9	-	4.7	-	5.9	-
P2	-	22	-	4.6	-	4.2	-
K	208	21.6	21	4.7	4.1	6.2	4.4
N1P1	5142	23.9	21.6	4.3	4.2	4.1	4.5
N1P1K	3532	21.4	19.3	4.5	4.4	4.5	5.1
N2P1K	6334	23.9	22.2	3.5	3.9	4.2	5.1
N2P2K	8775	25.2	24.4	3.3	4.1	3.7	4

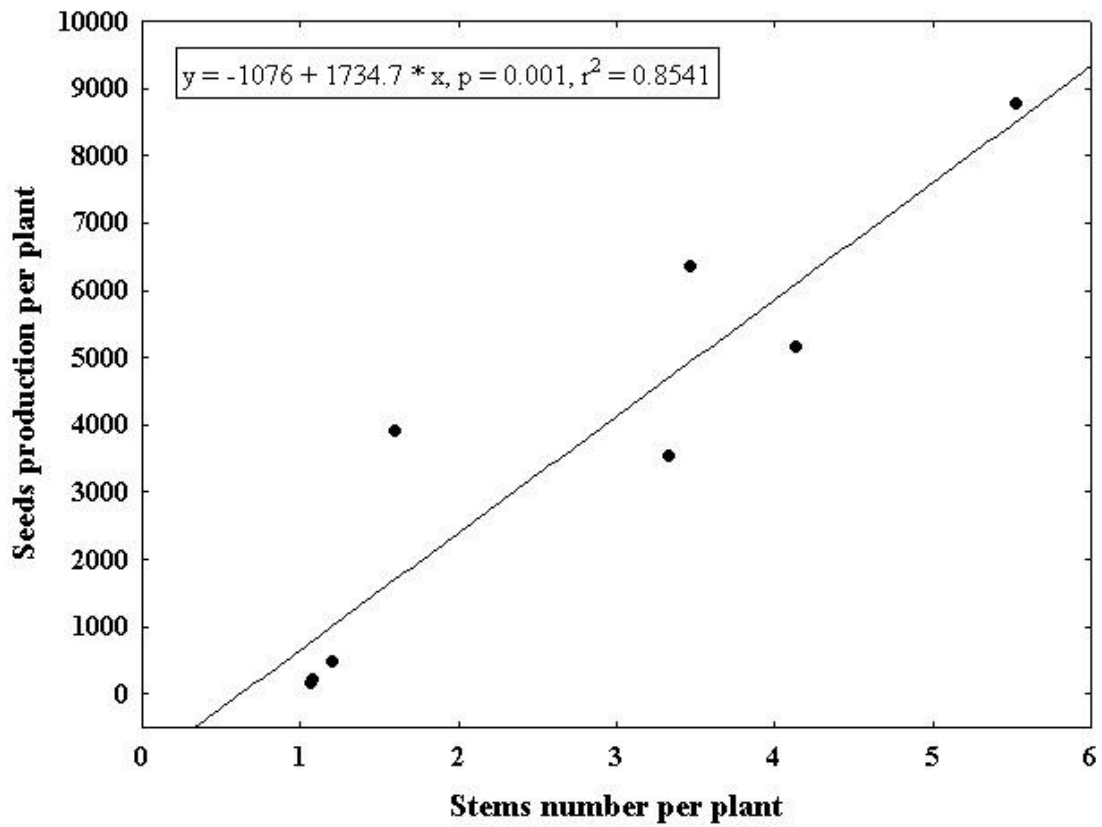


Fig. 1. Seed production per plant of *R. obtusifolius* as a function of number of stems per individual plant.

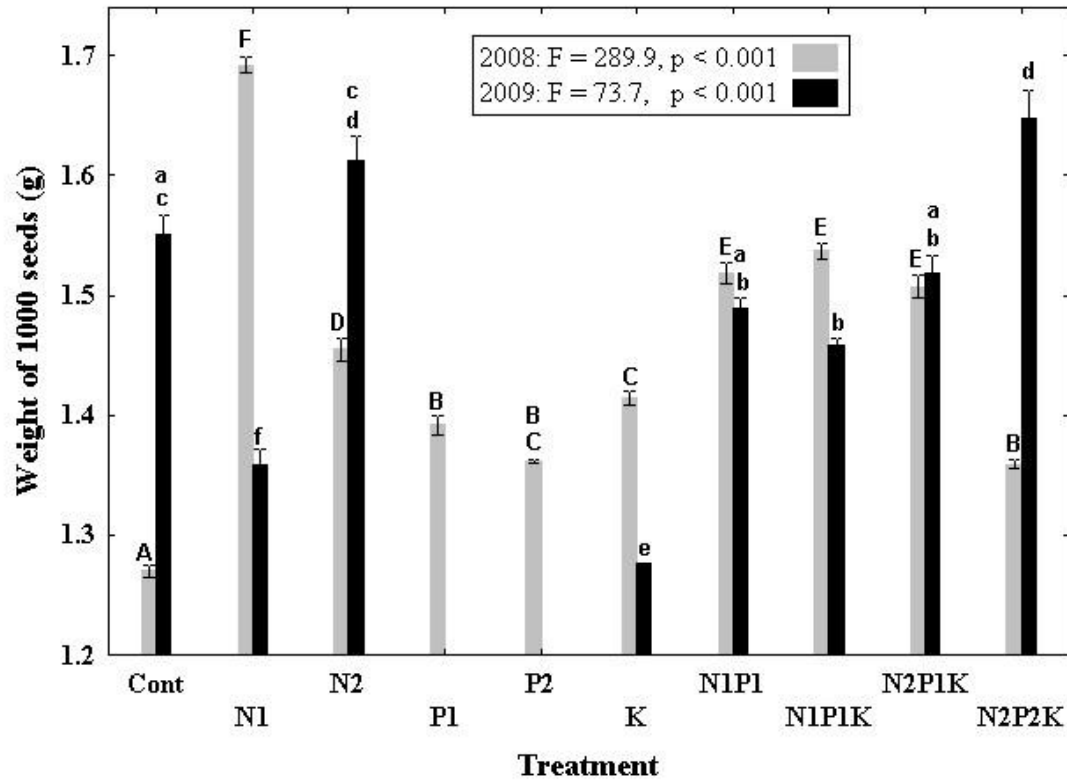


Fig. 2. Weight of 1000 seeds of *R. obtusifolius* without perianth. Seeds were collected from individuals planted in different fertilizer treatments. Treatment abbreviations are given in Table 1. Vertical lines represent standard error of the mean (SE) and F and P values were obtained from one-way ANOVA. Separate analysis was made for each year. Calculated by Tukey test, treatments with the same letter in the same year were not significantly different.

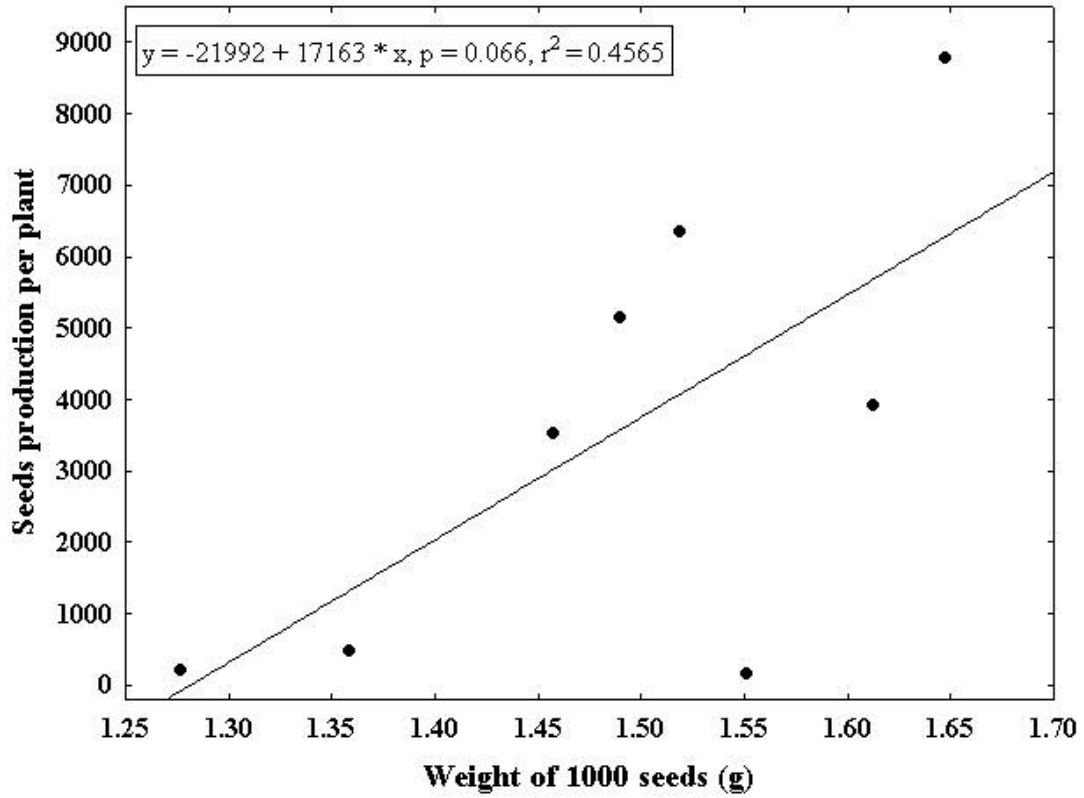


Fig. 3. Relationship between weight of 1000 seeds and seed production per plant of *R. obtusifolius* in 2009.

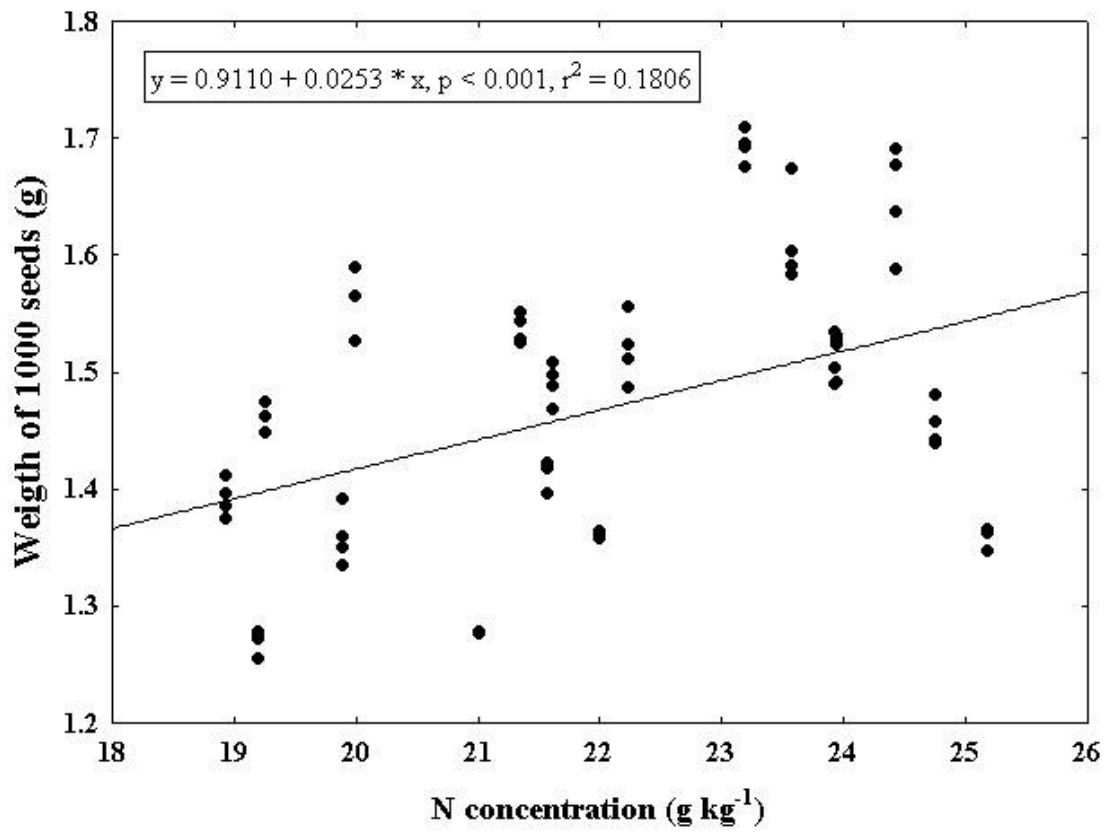


Fig. 4. Relationship between weight of 1000 seeds and N concentration in seeds of *R. obtusifolius*.

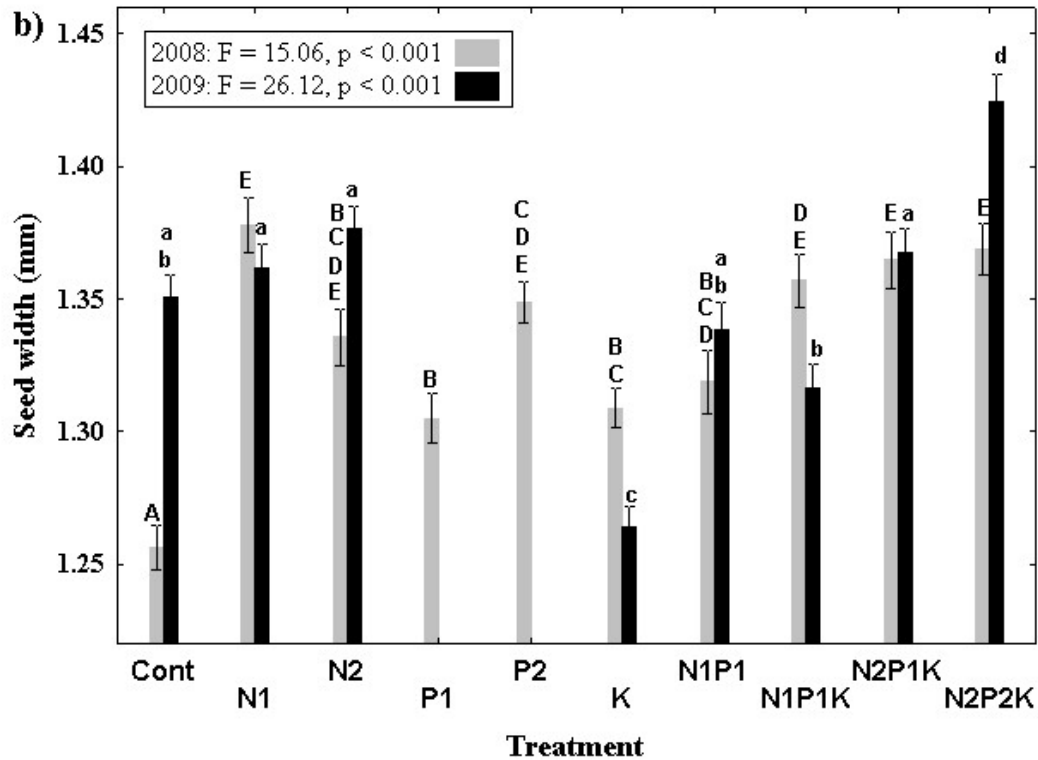
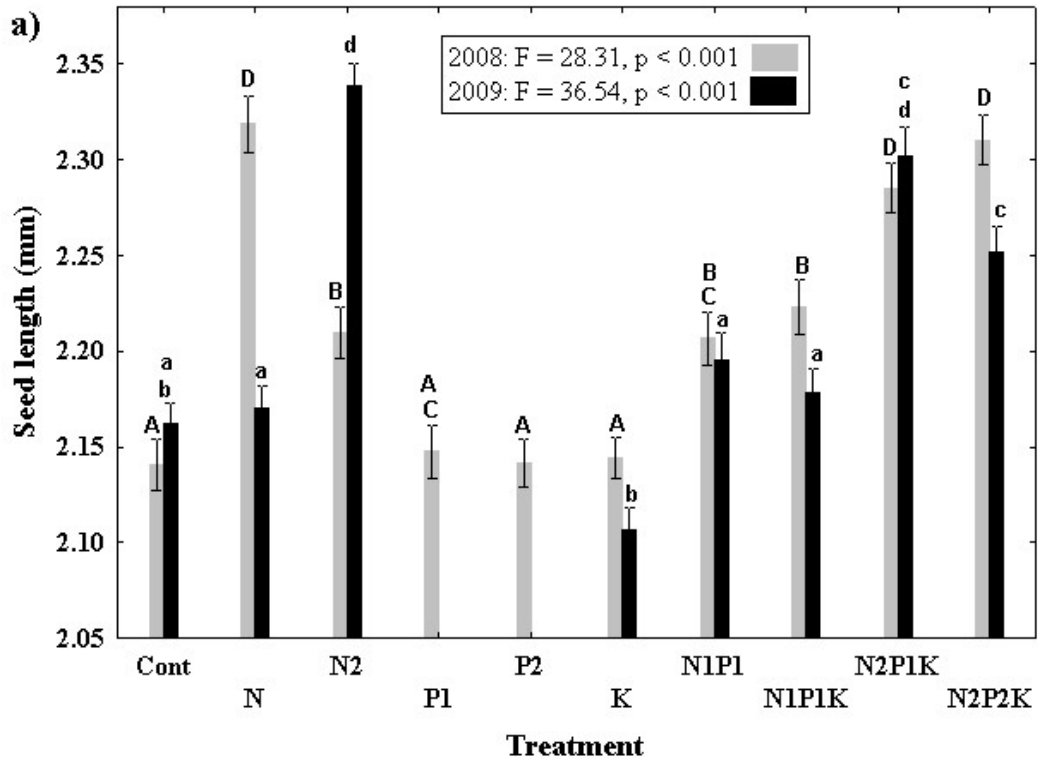


Fig. 5. Effect of fertilizer treatment on (a) seed length and (b) seed width of *R. obtusifolius* in 2008 and 2009. Treatment abbreviations are given in Table 1. Vertical lines represent standard error of the mean (SE) and F and P values were obtained from one-way ANOVA. Separate analysis was made for an each year. Calculated by Tukey HSD test, treatments with the same letter in the same year were not significantly different.

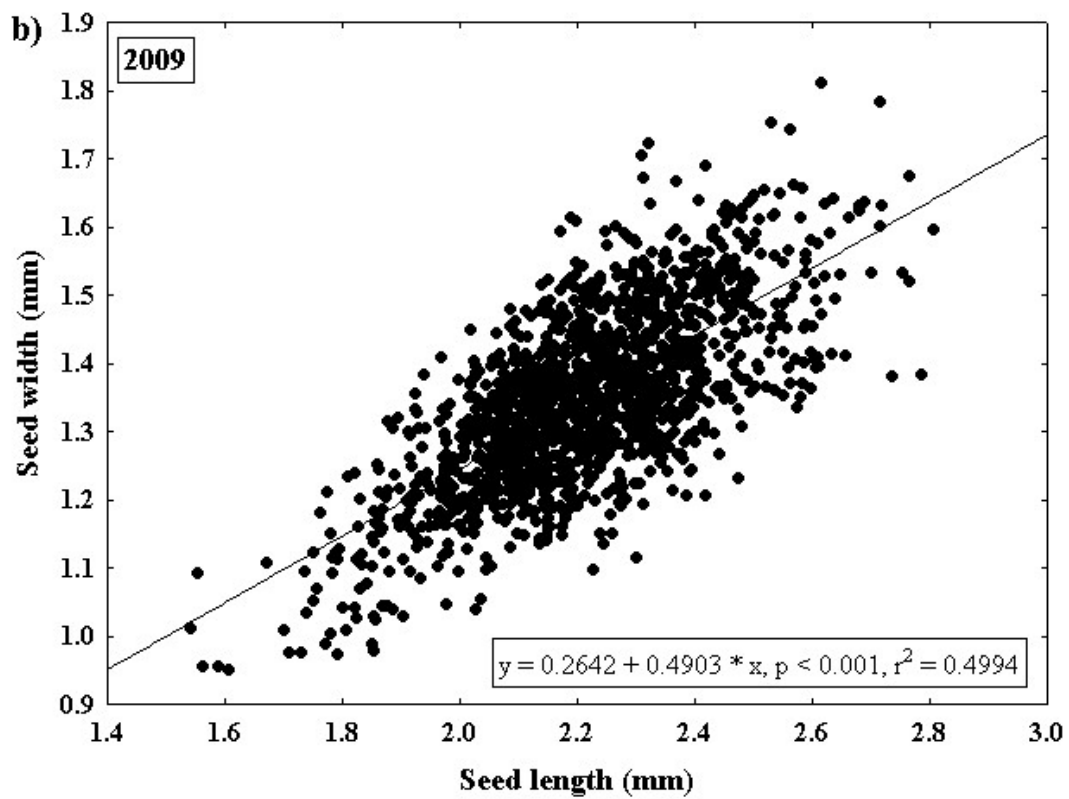
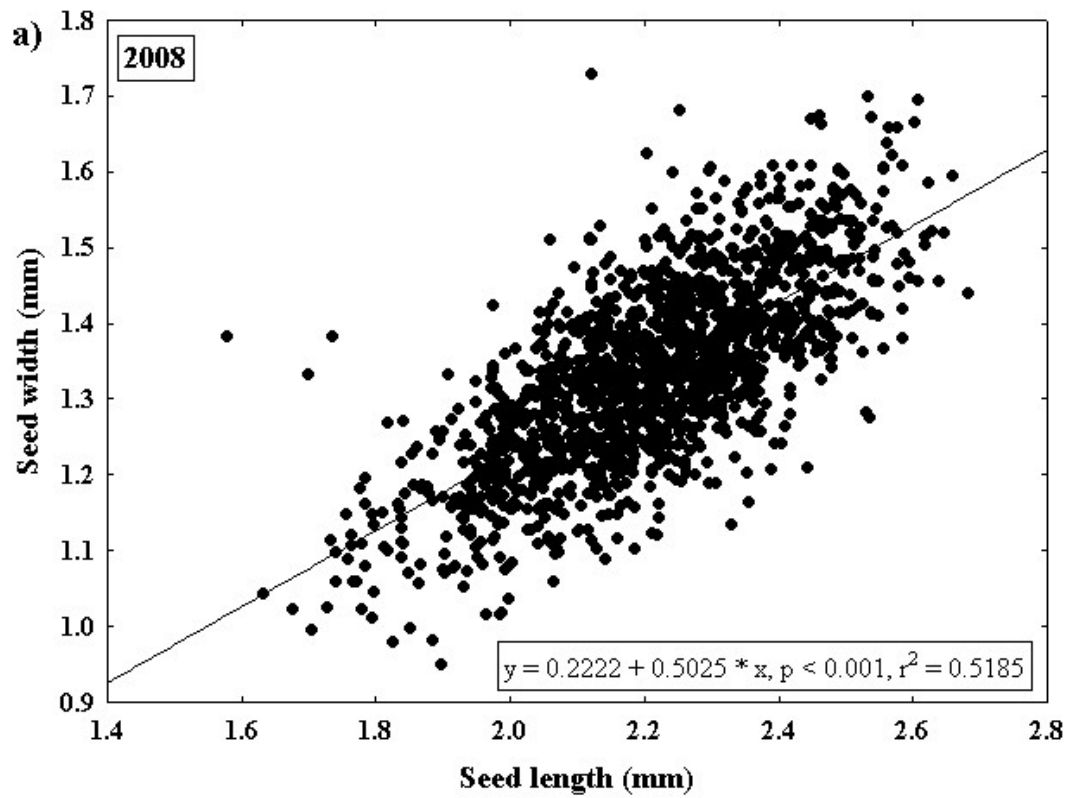


Fig. 6. Relationship between seed length and seed width of *R. obtusifolius* in (a) 2008 and in (b) 2009.

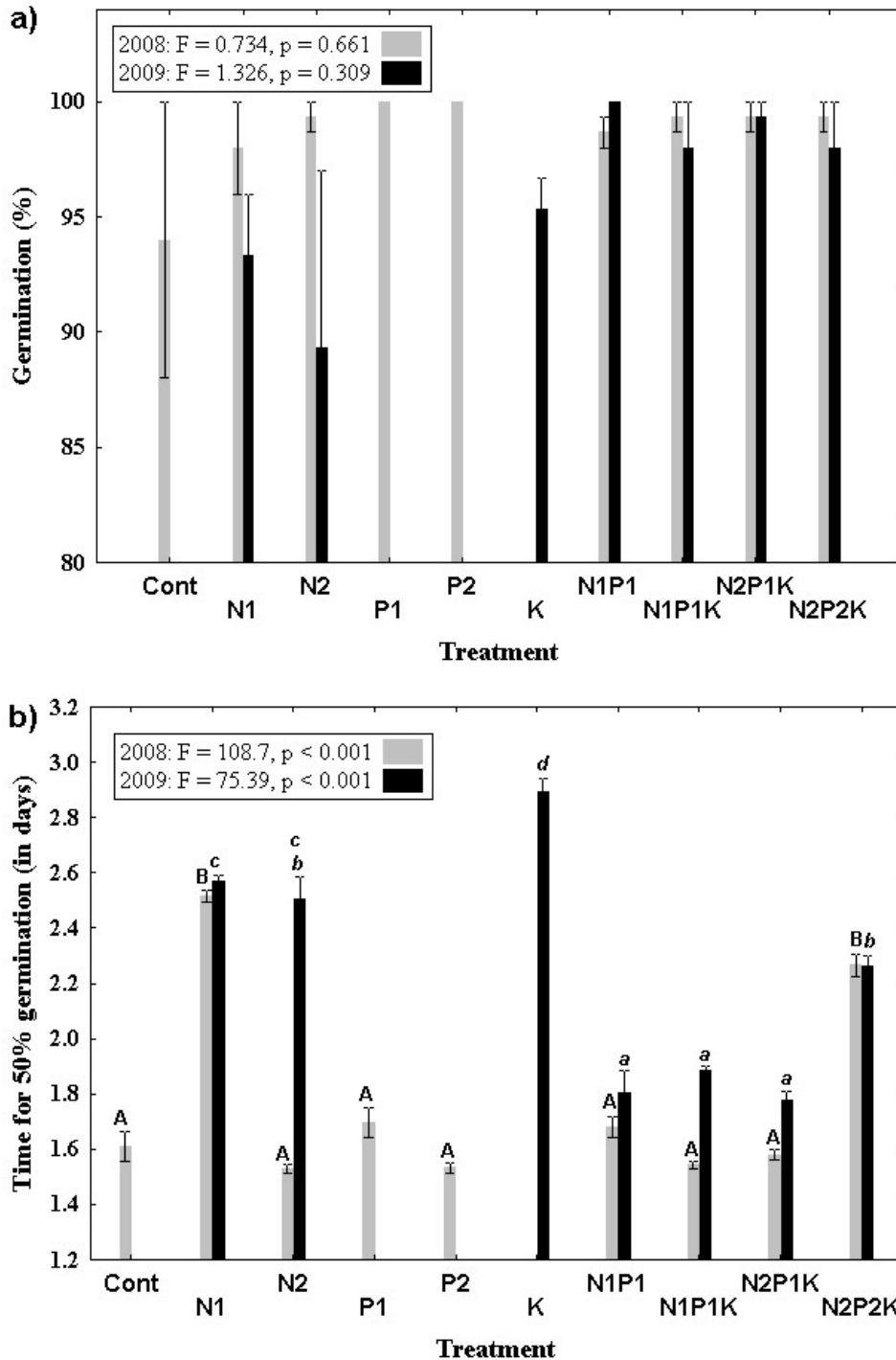


Fig. 7. (a) Germination and (b) time necessary to achieve 50% germination. Seeds of *R. obtusifolius* were collected from plants in different fertilizer treatments in 2008 and 2009. Missing values – germination was not performed because of insufficient number of seeds. Treatment abbreviations are given in Table 1. Vertical lines represent standard error of the mean (SE) and F and P values were obtained from one-way ANOVA. Separate analysis was made for the each year. Calculated by Tukey HSD test, treatments with the same letter were not significantly different.

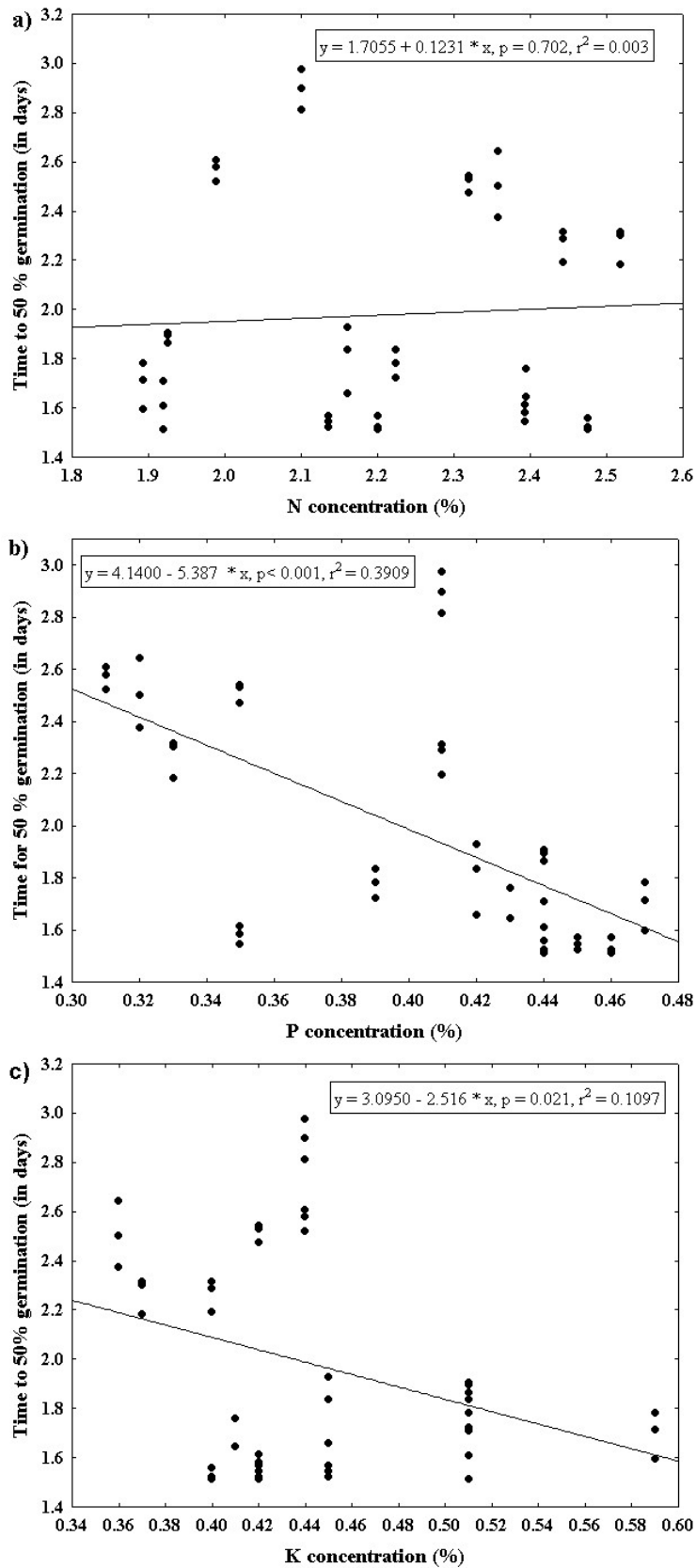


Fig. 8. Time required for 50 % germination of *R. obtusifilius* seeds as a function of (a) N (b) P (c) K concentrations in seeds.

(v recenzním řízení)

5. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium availability on growth and seed production of *Rumex crispus* L.

Veronika Křišťálová^a, Michal Hejzman^{a,b,*}, Kristýna Červená^a, Jana Hrdličková^a, Vilém Pavlů^{a,b}

^aDepartment of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, CZ-165 21 Prague 6 - Suchbát, Czech Republic

^bCrop Research Institute, Drnovská 507, CZ-161 06 Prague 6 - Ruzyně, Czech Republic

Corresponding author. Tel. +420 224 382 129.

E-mail address: hejzman@fzp.czu.cz

ABSTRACT

An effect of nutrient availability on *Rumex crispus* growth and seed production has never been investigated. We studied how are plant growth, seed production and plant longevity affected by nutrient availability.

In May 2008, the pot nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer experiment was established in open air vegetation hall in Prague (Czech Republic). Creation of stems and fruiting was recorded only in the second vegetation season and then all plants died. Number of stems and leaves per plant, leaf size and plant height were high in all treatments where N and P was applied together whereas low in control and treatments where N, P or K was applied separately. Seed production per plant ranged from less than 2000 in control and low P treatment up to almost 25 000 in high NPK treatment. More than 16 000 seeds per plant were produced in all treatments where N and P were applied together. Concentration of N, P and K in seeds and weight and size of seeds were highly affected by fertilizer treatment. Lowest seed size, P concentration and germination were recorded in high N treatment.

In Central Europe, *R. crispus* behaves as monocarpic biennial if cut in the stage of fully ripe seeds. Phenotypic plasticity of *R. crispus* is very high and quantitative plant characteristics must be taken with caution for description of different populations as they can be markedly affected by nutrient availability. Seed germination can be highly affected by nutritional status of the mother plant.

Keywords:

Curled dock

Germination

Monocarpic biannual

Phenotypic plasticity

Plant nutrition

1. Introduction

Rumex crispus L. (curled dock), native in temperate Europe and today one of the most widely distributed weed species in the world flora (Cavers and Harper 1964; Zaller 2004), belongs into frequently studied weed species in many countries. Using *R. crispus* or curled dock as a key-word in the Web of Science database (<http://apps.isiknowledge.com>), there had been 215 records (85 with *R. crispus* directly in the title) from 1945 to September 2010. Majority of performed studies were connected with *R. crispus* control on agricultural land (Hatcher 1996; Zaller 2004; Dimitrovova and Marinov-Sarafimov 2008), germination ecology of seeds (Cavers and Harper 1966; Totterdell and Roberts 1979; Baskin and Baskin 1985; Pye and Andersson 2009) and recently especially with its medicinal use (Coruh et al. 2008). *R. crispus* is highly variable species abundant especially in cultivated fields, waste places, demolition sites, river banks and along roadsides (Weaver and Cavers 1979; Grime et al. 1988).

Grime et al. (1988) described *R. crispus* as short-lived perennial or, more rarely, as an annual herb able to flower in its seeding year. *R. crispus* often dies after flowering and tends to disappear from permanent grassland if new seedlings fail to establish (Bond et al. 2007). Perennation of *R. crispus* can be supported by cutting before flowering although *R. crispus* is generally much negatively affected by severe defoliation than *R. obtusifolius* (Bentley and Whittaker 1979; Hongo 1989). According to Hume and Cavers (1983a), plants of *R. crispus* do not flower in the seeding year in North America in contrast to Britain and the rest of Europe. Nevertheless in the Central Europe (Prague, Czech Republic), no flowering of *R. crispus* in the seeding year under optimal growth conditions was documented by Křišťálová et al. (2010). Hongo (1989) recorded no flowering of *R. crispus* in the seeding year in cold winter region of Hokkaido. Further research is therefore required to adequately describe flowering behavior of *R. crispus*.

Although there are high number of performed studies, effect of nutrient availability on *R. crispus* growth and seed production has rarely been investigated. According to Jursík et al. (2008), *R. crispus* is generally believed to be nitrophylous, but it has probably lower nitrogen (N) requirements than *R. obtusifolius*. Similarly to *R. obtusifolius* (Humphreys et al. 1999; Strnad et al. 2010), soils rich in phosphorus (P) and potassium (K) are probably more favorable for *R. crispus* growth than P and K poor soils, but exact experimental data are

missing. Further, according to information of authors, no study investigated how is growth, plant longevity and seed production of *R. crispus* affected by nutrient availability.

Seed production and weight of achenes in *R. crispus* is highly variable estimates ranging from 100 to over 40 000 achenes per individual plant and from 0.7 to 2 g per 1000 achenes (Cavers and Harper 1964, 1966). In study of eleven different *R. crispus* populations, seed production per individual plant ranged from 13 700 to 28 300 and weight of 1000 achenes ranged from 1.25 to 1.72 g in ideal garden conditions (Hume and Cavers 1983b). Bentley et al. (1980) recorded seed production per individual plant of *R. crispus* ranging from 2 400 to 3 900 and seed weight of 1000 seeds ranging from 1.45 to 1.9 g. It is well known from grain crops that nutritional status of mother plant highly affect chemical composition of seeds, N concentration especially (Haberle et al. 2007; Acreche and Slafer 2009). No study has been performed to investigate how are seed production per individual plant of *R. crispus*, seed weight, seed chemical composition and germination affected by nutritional status of mother plant.

The aim of this study was therefore to answer following questions:

1) How is number of leaves per plant, number of leaves per main stem, length of the longest leaf, height of the plant, number of stems and seed production per plant, seed size and weight of *R. crispus* affected by nutrient availability? b) How is germination and chemical composition of seeds affected by nutritional status of the mother plant? c) How frequent is *R. crispus* mortality after flowering under different nutrient availability?

2. Material and methods

2.1 Study site and design of the pot experiment

In May 2008, the pot experiment with *Rumex crispus* was established in open air vegetation hall in Crop Research Institute in Prague-Ruzyně (Czech Republic, 50° 5' 7.574" N, 14° 18' 13.286" E) with natural rain, temperature and light conditions (Křišťálová et al. 2010). Ten fertilizer treatments were used: Control, N₁, N₂, P₁, P₂, K₁, N₁P₁, N₁P₁K₁, N₂P₁K₁, N₂P₂K₁, see Table 1 and Fig. 1 for details). Each treatment was replicated five times (50 pots altogether). Pots were fertilized two times per vegetation seasons 2008 and 2009 on 12th May and 20th July using the following fertilizers: saltpeter ammonium with lime (NH₄NO₃ + CaCO₃, 27.5% N, 10% Ca), super phosphate (Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄, 8.5% P, 20% Ca, 10% S) and potash salt (KCl, 50% K, 47% Cl). Position of individual pots was changed in week intervals to avoid "side and pseudoreplication effects". Watering of pots was performed when necessary to avoid any water stress of cultivated plants.

Pot volume was 30 L and pot surface area was 1963 cm² (pot diameter 50 cm, see Fig. 1). Clay soil with the following chemical properties was used: N_{total} = 919 mg kg⁻¹, K_{MehlichIII} 160 mg kg⁻¹ (good K availability) (Madaras and Lipavský 2009), P_{MehlichIII} 16 mg kg⁻¹

(low P availability) (Kulhánek et al. 2007), $Mg_{\text{MehlichIII}} 373 \text{ mg kg}^{-1}$ (high Mg availability), $Ca_{\text{MehlichIII}} 10501 \text{ mg kg}^{-1}$ (very high Ca availability) and $\text{pH}/CaCl_2 7.96$. Potassium rich soil was used to avoid K limitation of growth as the stress was paid on N and P nutrition in this study. To be sure that growth is not limited by K, N_1P_1K and N_2P_2K treatments were used.

At the study site, the mean annual temperature was $8.2 \text{ }^\circ\text{C}$ (ranging from 6.4 to $9.7 \text{ }^\circ\text{C}$) and mean annual precipitation was 422 mm (ranging from 255 to 701 mm ; Prague-Ruzyně meteorological station, 1955-2007). Mean temperature from June to September 2008 and 2009 (main vegetation season) was $17.6 \text{ }^\circ\text{C}$ and $17.9 \text{ }^\circ\text{C}$ and from December 2008 and 2009 to March 2009 and 2010 (winter season) was $2.4 \text{ }^\circ\text{C}$ and $0 \text{ }^\circ\text{C}$, respectively. During the winter season 2008/2009, the lowest measured temperature ($-13.2 \text{ }^\circ\text{C}$) was recorded on the 3rd January 2009 and during winter season 2009/2010 lowest temperature ($-19.8 \text{ }^\circ\text{C}$) was recorded on the 27th January 2010. Pots were not protected by covering or insulated from frost and were exposed to normal weather conditions during the winter.

Seeds of *R. crispus* were collected during autumn 2007 from a region near Prague city in central part of the Czech Republic. The collection sites were mainly roadside ditches or abandoned fields. Seed material was collected from a group of plants at three close localities. Five plants were selected randomly at each site, taking care not to favor tall or small plants. Twenty visually undamaged and fully ripened seeds of *R. crispus* were sown into each pot with pre-fertilized soil on the 19th May 2008. Three of the most developed plants were left in each pot after the 26th June 2008. The experiment was terminated in April 2010 as no plants survived winter season 2009/2010. During the whole experiment the mechanical weeding of weeds was made.

2.2 Data collection

An effect of nutrient availability on emergence and early growth of *R. crispus* was studied by Křišťálová et al. (2010) in the first vegetation season in 2008. No flowering and creation of stems was recorded in the first vegetation season and the season was terminated by creation of rosettes in all treatments. From the beginning of the second vegetation season in 2009, the following data were collected in two weeks intervals: 1) number of leaves per rosette, 2) number of leaves per main stem, 3) length of the longest leaf, 4) height of the plant, 5) number of stems per plant. Fertile stems with fully ripe seeds were harvested 5 cm above ground in 9th August 2009. From each stem, all achenes were collected, dried in room temperature ($22 \text{ }^\circ\text{C}$) and weighted with perianth. Further, weight of 1000 seeds without perianth was measured, weight proportion of perianth (49% from weight of achenes) was determined and seed production per individual plant was calculated. Length and width of 200 seeds from each treatment was measured using a light

microscope with the image analysis software Analysis (Olympus, Tokyo, Japan (<http://www.olympus-global.com>)).

Concentration of total nitrogen in seeds (without perianth) was determined by the Dumas method using Nitrogen Determination System Dumatherm (www.gerhardt.de). Phosphorus and potassium concentrations were determined by spectrophotometry and emission flame spectrometry after digestion in sulphuric acid in an accredited national laboratory. In each treatment, one mixed sample of seeds was analyzed only because of insufficient production of seeds in several treatments.

2.3 Germination experiment

Collected seeds were stored in stable laboratory conditions (room temperature 20°C) in paper bags in dark since the harvest in 9th August 2009 to the start of the germination experiment in 18th June 2010. Only full and entire seeds were used. The germination test was carried out in klimabox using 90 mm circle Petri Dish with Filter Paper KA2 regularly softened by distilled water to avoid seeds desiccation. Light conditions were set to long day fotoperiod alternating 16 hours light and 8 hours dark under stable temperature 20°C. Three replicates of fifty seeds were used for each treatment. Germination was observed daily for period of three weeks.

2.4 Data analysis

All analysis was done using STATISTICA 8.0 software (Statsoft, Tulsa). One-way and repeated measures ANOVA followed by comparison using Tukey's HSD test was applied to identify significant differences among treatments, time and their interactions. Relationship between seed length and width was evaluated by linear regression analysis.

3. Results

3.1 Plant characteristics

In the first year of the study in year 2008, only rosettes were created in all treatments. All rosettes survived winter season 2008/2009 and start to grow again in spring 2009. During the second vegetation season in 2009, number of stems per plant, number of leaves per rosette, number of leaves per main stem, plant height and length of the longest leaf in the rosette was high in all treatments where N and P was applied together whereas low in control and treatments where N, P or K was applied separately. Effect of treatment, time as well as treatment and time interaction was significant on all measured plant characteristics (see Table 2 for details).

The size of rosettes was highly affected by fertilizer treatment in spring 2009. In 11th April 2009, mean number of newly arising stems ranged from less than 1 in control to almost 5 in

N1P1 treatment and number of leaves in rosette ranged from 2 to 22 leaves in the same treatments (Fig. 2 and 3a). In almost all treatments, the number of newly arising stems slightly decreased between April and May and then was stable up to mid August harvest. Plant regrowth and creation of new rosettes with growing points and leaves was recorded at the end of August. Number of leaves per rosette was highest in 24th May and lately the leaves from rosettes disappeared as the expansion of leaves on stems occurred and highly shaded leaves in rosettes senesced. Number of leaves on main stem was highest 19th June and then started to decrease because bottom leaves senesced and disappeared (Fig. 3b). In 19th June, number of leaves per main stem ranged from 2 in control to 12 in N1P1K and N2P1K treatments, respectively. Plant height steeply increased between 9th May and 5th June particularly in N1P1, N1P1K and N2P1K treatments (Fig. 3c). The time from 9th May to 5th June was marked as the main stem elongation period. In 3th July, plant height ranged from 21 cm in control, P1 and P2 treatments up to 125 cm in N1P1, N1P1K and N2P1K treatments, respectively. Longest leaves in rosettes were recorded in the period from 9th to 24th May. In 24th May, length of longest leaves ranged from 5 cm in P1 treatment up to 43 cm in N2P1K treatment. After production of seeds, no plants survived winter season 2009/2010 - no living plants were recorded in April 2010.

3.2 Seeds production

Seed production per plant was highly affected by fertilizer treatment and ranged from less than 2000 in control and P1 treatment up to almost 25 000 in N2P2K treatment (Table 3). More than 16 000 seeds per plant were produced in all treatments where N and P were applied together.

3.3 Seed chemical composition, weight, length and width

Concentration of nitrogen in seeds ranged from 1.86% in K treatment up to 2.20% in N2 treatment, concentration of phosphorus ranged from 0.27 in N2 treatment up to 0.41 in P1 treatment and concentration of K ranged from 0.25 to 0.53 in P1 and P2 treatments, respectively (Table 3). Weight of 1000 seeds was significantly affected by treatment and was below 1.3 g in N1, N2 and N1P1K treatments and above 1.5 g in control, P2, N2P1K and N2P2K treatments, respectively (Fig. 4a). Seed length and width were significantly affected by treatment (Fig. 5a and 5b). Seeds shorter than 2.1 mm were recorded in N2 and N1P1K treatments while seeds longer than 2.20 were recorded in control, P1, P2, N2P1K and N2P2K treatments, respectively. Seed width lower than 1.45 mm was recorded in N1, N2, K, N1P1 and N1P1K treatments and seeds wider than 1.45 mm were recorded in control, P1, P2, N2P1K and N2P2K treatments, respectively. Seed length and width were significantly positively correlated (Fig. 5c).

3.4 Seed germination

Seed germination and time necessary for germination 50% of seeds were significantly affected by treatment (Fig. 4b and 4c). With the exception of N2 treatment with 80% germination, N1 and N1P1K treatments with 95% germination, seed germination was above 95% in all other treatments. Seed germination 100% without any variability was recorded in control, P2, K and N2P1K treatments, respectively.

With the exception of N1 and N2 treatments, time necessary for germination of 50% of seeds was approximately 2.6 day. In N1 and N2 treatments, time necessary for 50% germination was 3.2 and 3.6 day, respectively.

4. Discussion

4.1 Plant characteristics

The first main message of this study is that high differences in plant height, number of stems or leaves can be recorded even for the plants of the same genotype under different nutrient availability in the soil. Phenotypic plasticity of *R. crispus* is therefore very high and plant characteristics such as plant height, number of stems, number and size of leaves must be taken with caution for description of different populations as quantitative characteristics can be markedly affected by nutrient availability. For example the maximal plant height of *R. crispus* (130 cm) recorded in this study was lower than maximal height (150 cm) given in flora of Germany (Rothmaler et al. 2000), but it is higher than maximal height (100 cm) given in the flora of the Czech Republic (Hejný and Slavík 1990). It seems that maximal height of investigated *R. crispus* genotype under optimal N, P and K nutrition, water availability and no competition from other plants is 130 cm.

In our study, *R. crispus* behaved strictly as biannual monocarpic species although Grime et al. (1988) described *R. crispus* rather as short living polycarpic perennial. Rosettes were created in the first vegetation season, stems, flowers and fruits in the second season. Although regrowth of plants and creation of new rosettes was recorded after harvest of dry stems with fully ripe achenes in mid August 2009, no plants survived the winter season 2009/2010. Someone can believe that biannual character of the investigated *R. crispus* population can be fixed genetically. We cultivated the same *R. crispus* genotype in the field conditions under two cut management which was performed in May and in August. Cutting management made before or during flowering enabled some plants to survive for four years in permanent grassland (Hejcman unpublished data). Positive effect of cutting on perennation of *R. crispus* was obtained as well as by Hongo (1989). Therefore it seems that *R. crispus* can behave as perennial if cut early, but not if cutting take place in the phonological stage of fully ripe seeds. It is highly probably that at least some populations of *R. crispus* in Central Europe are rather monocarpic than polycarpic.

4.2 Seed production

The second main message of this paper is that seed production of the same genotype of *R. crispus* can be highly variable depending on nutrient supply. In comparison to nutrient poor control, seed production in the same genotype can be increased by 14 times in optimal N, P and K availability. Such a high increase in seed production was given especially by (i) an increase in number of fertile stems per plant (Fig. 2) and by (ii) an increase in number of seeds per individual stem. Maximal seed production under optimal nutrient and water supply and no competition from other plants was 24 932 seed per plant. This is substantially lower than maximal values over 40 000 seeds per plant mentioned in review by Cavers and Harper (1964) and frequently taken over by other authors (Bond et al. 2007; Zahler et al. 2004). It seems that the value 40 000 seeds per plant was probably only roughly estimated and therefore the value was not based on real seed counting as no details about method of seed counting was provided by Cavers and Harper (1964). Further in subsequent studies, substantially lower maximal seed numbers per plant were described. For example Hume and Cavers (1983b) recorded maximal seed production per individual plant of *R. crispus* 28 300 seeds under optimal growth conditions in the garden, Stevens (1932) recorded 29 500 under the same growth conditions and Bentley et al. (1980) only 3 900 seeds per plant under normal pasture management. Based on our results and their comparison with other authors, we estimated maximal seed production per individual plant of *R. crispus* on 30 000.

4.3 Seed chemical composition, weight, length and width

The third main message of this study is that nutrient availability in soil and therefore nutritional status of the mother plant highly affects concentrations of N, P and K in seeds of *R. crispus*. For example concentration of N in seeds was above 2.15% only in treatments with high N supply (N2). This positive effect of N application on N concentration in seeds is well known from grain crops (Haberle et al. 2008; Acreche and Slafer 2009) but this has never been published for *R. crispus* previously. Similarly P and K concentrations were positively affected by P or K application. Lowest P and K concentrations in seeds were recorded in N1 and N2 treatments probably because of restricted P and K supply and dilution effect caused by increased growth of plants due to improved N supply. Weights of 1000 seeds ranging from 1.25 in N2 to 1.58 g in N2P2K treatment were comparable with data published by other authors. According to Cavers and Harper (1964), normal weight of 1000 seeds range from 1 to 2 g, Bentley et al. (1980) published range from 1.45 to 1.9 g and Hume and Cavers (1983b) from 1.25 to 1.72 g.

The most interesting result was high weight of individual seeds in control with low number of produced seeds and low weight of seeds in N1 and N2 treatments with low P and K concentrations in seeds caused by insufficient P and K supply in these treatments. Length and width of seeds were highly positively correlated and well reflected weight of seeds in

particular treatments. High nutrient supply can therefore increase number of seeds produced per individual plant, but need not increase weight of the individual seed.

4.4 Seed germination

The fifth main message of this study is that seed germination of *R. crispus* can be affected by nutritional status of the mother plant and therefore by nutrient concentrations in the seeds. Although germination of *R. crispus* has been frequently investigated previously (Cavers and Harper 1966; Baskin and Baskin 1985; Honěk and Martínková 2001; Pye and Andersson 2009), no study investigated effect of nutritional status of mother plant on germination of its seeds. It seems that P and K concentrations in seeds below 0.3% negatively affect their total germination and rate of germination. This is clear from lowest germination of seeds from N2 treatment with lowest P and K concentrations and the seed size. Lower germination of small size than big size seeds of *R. crispus* was recorded by Cidecyian et al. (1982), but no information was provided about chemical composition of seeds. Part of viability in seeds germination can be therefore given by concentration of P in seeds which is dependant on nutritional status of mother plant.

Acknowledgements

Special thanks for help with field work go to Pavel Brázdil, Eva Kunzová and Petr Šrek. Useful comments of two anonymous reviewers are gratefully acknowledged. The completion of the present paper was funded by the projects MZE 0002700604 and NAZV 72217.

References

- Acreche, M.M., Slafer, G.A., 2009. Variation of grain nitrogen content in relation with grain yield in old and modern Spanish wheats grown under a wide range of agronomic conditions in a Mediterranean region. *J. Agric. Sci.* 147, 657-667.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1985. Does seed dormancy play a role in the germination ecology of *Rumex crispus*? *Weed Sci.* 33, 340-343.
- Bentley, S., Whittaker, J.B., 1979. Effects of grazing by a chrysomelid beetle *Gastrophysa viridula* on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *J. Ecol.* 67, 79-90.
- Bentley, S., Whittaker, J.B., Malloch, A.J.C., 1980. Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) on seed production and quality in *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *J. Ecol.* 68, 671-674.

- Bond, W., Davies, G., Turner, R.J., 2007. The biology and non-chemical control of broad-leaved dock (*Rumex obtusifolius* L.) and curled dock (*R. crispus* L.). HDRA, Coventry, UK.
- Cavers, P.B., Harper, J.L., 1964. Biological flora of the British Isles. *Rumex obtusifolius* L. and *R. crispus* L. J. Ecol. 52, 737–766
- Cavers, P.B., Harper, J.L., 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. J. Ecol. 54, 367–382.
- Cidecyian, M.A., Malloch, A.J.C., 1982. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. J. Ecol. 70, 227–232.
- Coruh, I., Gormez, A., Ercisli, S., Sengul, M., 2008. Total phenolic content, antioxidant and antibacterial activity of *Rumex crispus* grown wild in Turkey. Pharmaceut. Biol. 46, 634–638.
- Dimitrova, T., Marinov-Sarafimov, P., 2008. Chemical control of curled dock (*Rumex crispus* L.) and other weeds in noncropped areas. Pestic. Phytomed. 23, 123–126.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. Comparative plant ecology – A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- Hatcher, P.E., 1996. The effect of insect-fungus interactions on the autumn growth and overwintering of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* seedlings. J. Ecol. 84, 101–109.
- Hejný, S., Slavík, B., 1990. Květena České republiky 2 [Flora of the Czech Republic 2]. Academia, Prague, CZ
- Honěk, A., Martínková, Z., 2001. Geographical variation in germinability of *Rumex obtusifolius* and *R. crispus* seeds in Europe. Biologia-Bratislava 56, 103–110.
- Hongo, A., 1989. Survival and growth of seedlings of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. in newly sown grassland. Weed Res. 29, 7–12.
- Hume, L., Cavers, P.B., 1983a. Differences in the flowering requirements of widespread populations of *Rumex crispus*. Can. J. Bot. 61, 2760–2762.
- Hume, L., Cavers, P.B., 1983b. Resource allocation and reproductive and life-history strategies in widespread populations of *Rumex crispus*. Can. J. Bot. 61, 1276–1282.
- Humphreys, J., Jansen, T., Culleton, N., MacNaeidhe, F.S., Storey, T., 1999. Soil potassium supply and *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus* abundance in silage and grazed grassland swards. Weed Res. 39, 1–13.
- Jursík, M., Holec, J., Zatoriová, B., 2008. Biology and control of another important weeds of the Czech Republic: broad-leaved dock (*Rumex obtusifolius*) and curled dock (*Rumex crispus*). Listy cukr. řep. 124, 215–219.
- Madaras, M., Lipavský, J., 2009. Interannual dynamics of available potassium in a long-term fertilization experiment. Plant Soil Environ. 55, 334–343.
- Kulhánek, M., Balík, J., Černý, J., Nedvěd, V., Kotková, B., 2007. The influence of different intensities of phosphorus fertilizing on available phosphorus contents in soils and uptake by plants. Plant Soil Environ 53, 382–387.

- Pye, A., Andersson, L., 2009. Time of emergence of *Rumex crispus* L. as affected by dispersal time, soil cover, and mechanical disturbance. *Acta Agric. Scand. Sect. B – Plant Soil Sci.* 59, 500-505.
- Rothmahler, W., Jager, E.J., Werner, K., 2000. *Exkursionsflora von Deutschland*, Bd. 3, Gefäßpflanzen: Atlasband. Spectrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, D.
- Stevens, O.A., 1932. The number and weight of seeds produced by weeds. *Am. J. Bot.* 19, 784-794.
- Strnad, L., Hejzman, M., Křit'álová, V., Hejzmanová, P., Pavlů, V., 2010. Mechanical weeding of *Rumex obtusifolius* L. under different N, P and K availability in permanent grassland. *Plant Soil Environ.* 56, 393-399.
- Totterdell, S., Roberts, E.H., 1979. Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant Cell Environ.* 2, 131–137.
- Weaver, S.E., Cavers, P.B., 1979. Dynamics of seed populations of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius* (*Polygonaceae*) in disturbed and undisturbed soil. *J. Appl. Ecol.* 16, 909-917.
- Zaller, J.G., 2004. Ecology and non-chemical control of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* (*Polygonaceae*): a review. *Weed Res.* 44, 414–432

Table 1 List of fertilizer treatments and amount of nutrients supplied in one application (in kg of N, P and K per ha).

Treatment abbreviation	N (kg ha⁻¹)	P (kg ha⁻¹)	K (kg ha⁻¹)
Cont	-	-	-
N1	150	-	-
N2	300	-	-
P1	-	40	-
P2	-	80	-
K	-	-	100
N1P1	150	40	-
N1P1K	150	40	100
N2P1K	300	40	100
N2P2K	300	80	100

Table 2 Results of repeated measures ANOVA analyses of number of stems per plant, number of leaves per rosette, number of leaves per main stem, plant height and length of the longest leaf in the rosette. Degree of freedom were 9 for treatment, 10 for time and 90 for treatment and time interaction.

Treatment abbreviation	N (kg ha⁻¹)	P (kg ha⁻¹)	K (kg ha⁻¹)
Cont	-	-	-
N1	150	-	-
N2	300	-	-
P1	-	40	-
P2	-	80	-
K	-	-	100
N1P1	150	40	-
N1P1K	150	40	100
N2P1K	300	40	100
N2P2K	300	80	100

Table 3 Mean seed production per individual plant and concentration of N, P and K (in %) in seeds of *Rumex crispus* from different treatments. Treatment abbreviations are given in Table 1.

Treatment abbreviation	Seeds production per plant	N (%)	P (%)	K (%)
Cont	1831	1.99	0.4	0.51
N1	11443	2.07	0.3	0.29
N2	9512	2.2	0.27	0.25
P1	1575	2.09	0.41	0.53
P2	3080	2.12	0.4	0.53
K	2815	1.86	0.36	0.41
N1P1	17617	1.97	0.37	0.44
N1P1K	16750	1.97	0.38	0.42
N2P1K	20982	2.16	0.31	0.32
N2P2K	24932	2.16	0.35	0.37



Fig. 1 Photograph of selected fertilizer treatments taken in 14th June 2009. Size of individual *Rumex crispus* plants was highly affected by investigated fertilizer treatments. Treatment abbreviations are given in Table 1.

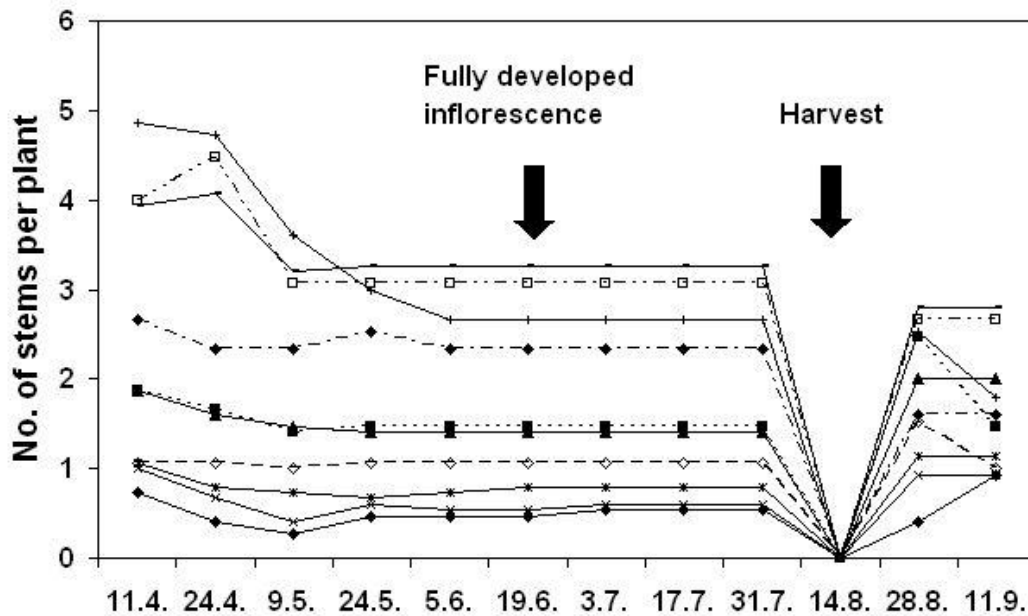


Fig. 2. Effect of fertilizer treatment on number of stems per plant. Treatment abbreviations are given in Table 1.

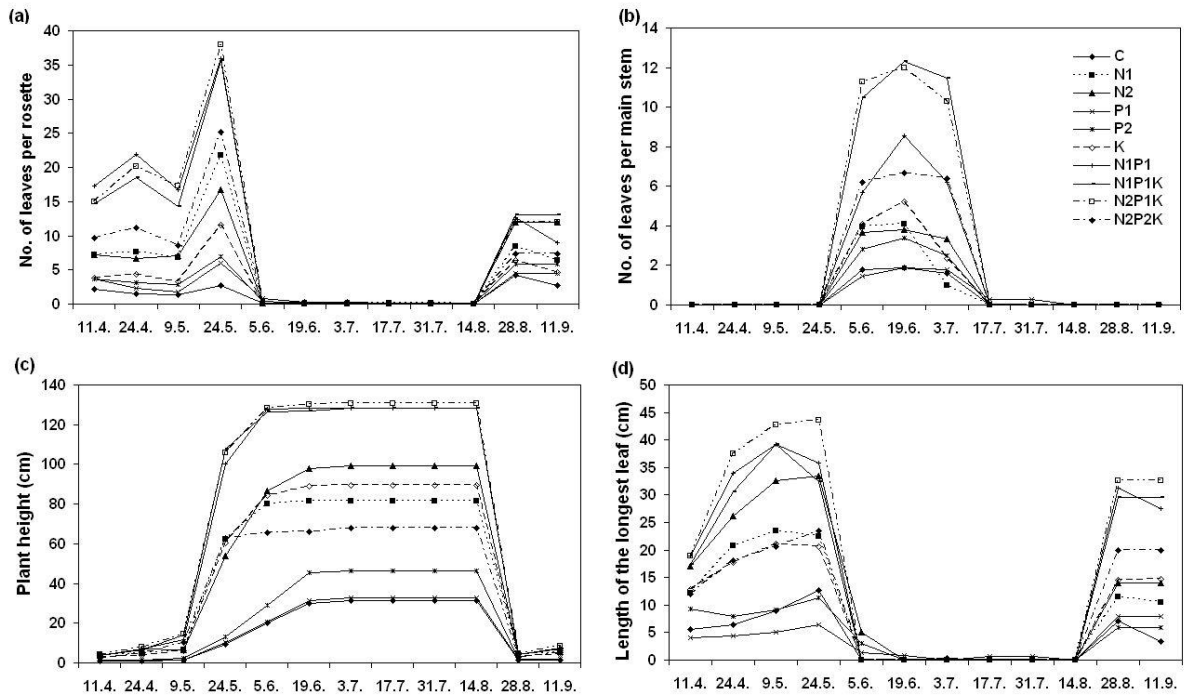


Fig. 3. Effect of fertilizer treatment on (a) number of leaves per rosette, (b) number of leaves per main stem, (c) plant height and (d) length of the longest leaf. Treatment abbreviations are given in Table 1.

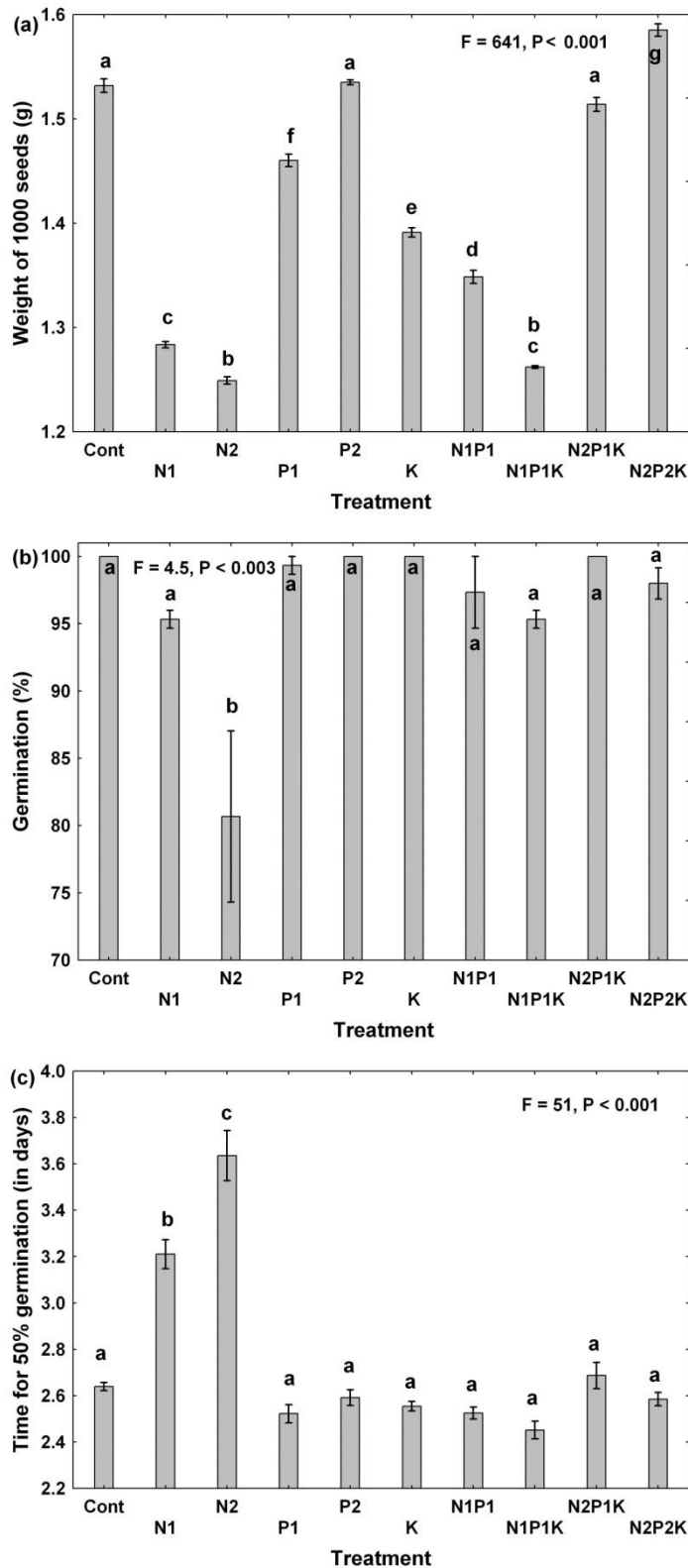


Fig. 4. (a) Weight of 1000 seeds without perianth, (b) germination and (c) time necessary to achieve 50% germination. Seeds of *Rumex crispus* were collected from individuals planted in different fertilizer treatments. Treatment abbreviations are given in Table 1. Vertical lines represent standard error of the mean (SE) and F and P values were obtained from one-way ANOVA. Calculated by Tukey test, treatments with the same letter were not significantly different.

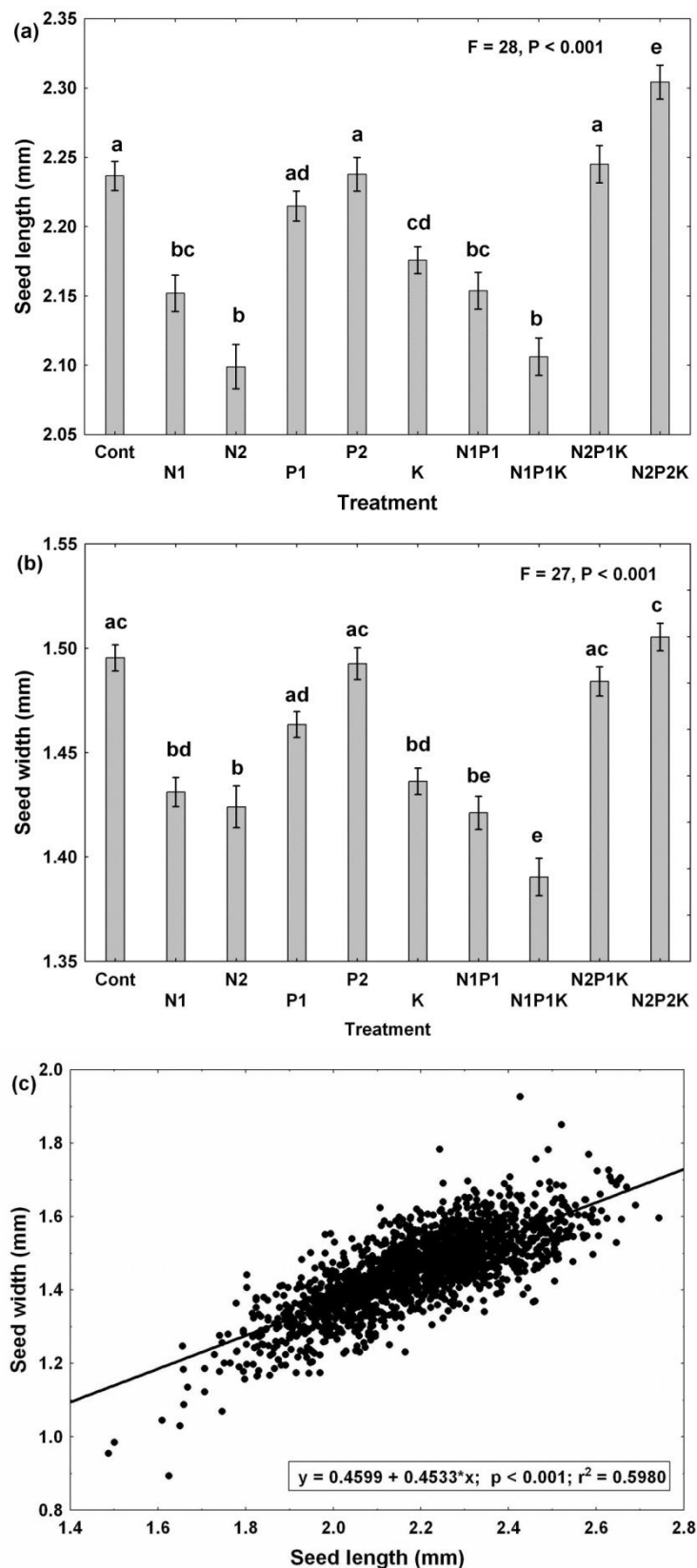


Fig. 5. Effect of fertilizer treatment on (a) seed length (b) seed width and (c) on length and width relation. Treatment abbreviations are given in Table 1. Vertical lines represent standard error of the mean (SE) and F and P values were obtained from one-way ANOVA. Calculated by Tukey test, treatments with the same letter were not significantly different.

6. Závěr

Podle uvedených článků je zřejmé, že *R. obtusifolius* a *R. crispus* mají ve své fenologii společné prvky, ačkoliv reakce na dané prostředí se mohou v určitých směrech lišit. U obou se však ukázala hlavně výrazná odpověď na zvýšenou dostupnost živin, která se projevila mnohonásobným zvýšením semenné produkce. Zároveň se prokázala důležitost fosforu v ekologii klíčení. Takovéto důsledky rozdílných úrovní živin v půdě by si ve velkém množství prací věnovaných těmto druhům zasloužily větší pozornost. Protože v dnešní době stále roste zájem o organické zemědělství, kde jsou možnosti regulace plevelů omezené, lze do budoucna očekávat poptávku po dalších způsobech, které by pomohly výskyt nežádoucích druhů omezit. Širokolisté šťovíky budou bezesporu jedněmi z nich. Proto je třeba zaměřit se ve výzkumu nejen na metody hubení, ale také na porozumění jednotlivých aspektů ekologie těchto druhů. Vliv faktorů, které ovlivňují produkci a kvalitu semen plevelů, by měl být významným tématem i díky probíhajícím změnám globálního charakteru v prostředí rostlin, které zahrnují i měnící se teplotu, vodní režim a obsah půdních živin. Zaměření se na tuto problematiku by tak mohlo přinést cenné poznatky nejen ve vývinu nových způsobů potlačování *R. obtusifolius* a *R. crispus*, ale i v prognózách jejich budoucího šíření.