

Turiony vodních rostlin

II. Zvláštnosti vývoje a hormonální regulace

V minulém dílu (Živa 2024, 1: 9–12) jsme se seznámili se vznikem a ekofyziologickými charakteristikami turionů (zimních pupenů) vodních rostlin, které brání zmrznutí křehkých rostoucích prýtů v zimním období. Turiony jsou typické dormantní (klidové) zásobní zelené pupeny vznikající na podzim a jsou analogické zimním pupenům dřevin (obr. 1–3). Jejich dormance je aktivně navozená hormonálně v důsledku výrazně pozměněné genové exprese, která zastavuje letní růst rostlin a zahajuje zvláštní růstové a vývojové procesy vedoucí k tvorbě dormantních turionů. Tvorba, dozrávání a setrvávání turionů v dormantním stavu během zimního období i jejich jarní klíčení a růst jsou regulovány rostlinnými hormony (fytohormony). Ve druhém dílu seriálu pojednáme o této regulaci ve světle nejnovějších poznatků.

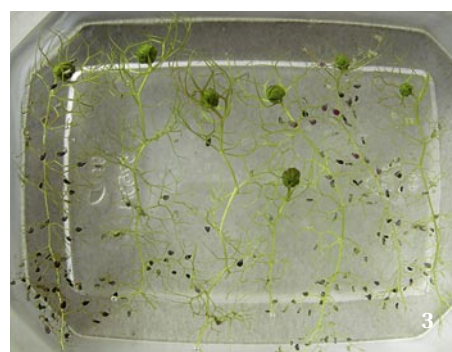


Dormance turionů

Stejně jako u analogických suchozemských orgánů – zimních pupenů dřevin – se vznik turionů začátkem podzimu indukuje nepříznivými ekologickými podmínkami, tedy hlubším a delším poklesem teplot, zkrácením délky dne a snížením osvětlení, přičemž důležitost jednotlivých podmínek je u různých druhů pravděpodobně odlišná. U okřešku závitky mnohokořenné (*Spirodela polyrrhiza*), která je již 70 let oblíbeným laboratorním modelem hormonální indukce tvorby turionů, bylo zjištěno, že vznik turionů je regulován fotoreceptorem fotoperiodismu, fytochromem (obr. 4). U jiných druhů vodních rostlin to ale známo není. Po indukci vzniku turionů dochází v rostoucích vrcholech rovněž modelové aldrovandky měchýřkaté (*Aldrovanda vesiculosa*) a bublinatky jižní (*Utricularia australis*) během 1–2 týdnů k prvním viditelným morfologickým změnám. Postupně se zastavuje růst nových listových uzlin, mezičlánky (internodia) se zkracují, a tím vzniká základ turionu (obr. 5–11).

Je zajímavé, že růst uzlin se zastavuje už v raném stadiu u aldrovandky, ale až v pozdějším stadiu u bublinatky (viz dále v textu; Adamec a kol. 2024).

Stejně jako u zimních pupenů dřevin se u turionů vodních rostlin rozlišují dvě fáze dormance. Růstové vrcholy po indukci při dozrávání turionů vstupují do období vrozené dormance (anglicky innate dormancy), kdy je další růst aktivně inhibován i v příznivých podmínkách vysokých teplot a dlouhého dne. Znamená to, že tato fáze je nevratná, jak vyplývá i z pěstování mnoha druhů tvořících turiony – pokud je tvorba turionů zahájena, není cesty zpět. Otázkou je pouze rychlost jejich dozrávání. Vývoj všech turionů je výrazně urychlován nízkými teplotami vody (např. 8–12 °C), ale plně dozrává u většiny druhů – morfologické i fyziologické – bývá často spojené i s oddělením od mateřského prýtu nebo jeho částečným rozkladem a vyžaduje několikátý denní minimální teploty přibližně pod 6 °C. Celý vývoj zimních pupenů u většiny našich druhů může trvat 1–2 měsíce,



1 Řezan pilolistý (*Stratiotes aloides*) má až 3 cm dlouhé, odlamující se turiony, které klesají ke dnu, ale na jaře klíčí u hladiny. Mateřské rostliny spolehlivě přezimují, což je u druhů s turiony výjimka.

2 Turiony rdestu ostrolistého (*Potamogeton acutifolius*) jsou dlouhé až 4 cm a tvořené několika plochými listy.

3 Nepravidelně kulovité turiony bublinatky menší (*Utricularia minor*), velké 1–4 mm

4 Letní lístky (frondy) závitky mnohokořenné (*Spirodela polyrrhiza*) vytvářejí v bočních kapsách malé tmavé ploché turiony klesající ke dnu.

ale malé ploché turiony závitky se vyvíjejí obvykle ještě v teplém létě jen týden. Pokud bychom nezralé turiony aldrovandky a našich druhů bublinek nechali dozrávat na denním světle při pokojové teplotě, byly by malé, fyziologicky nezralé a mateřské prýty by se příliš nerozkládaly, nastala by vývojová „patová“ situace. Jak bylo

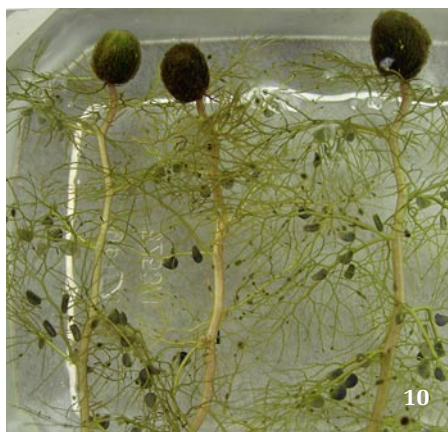
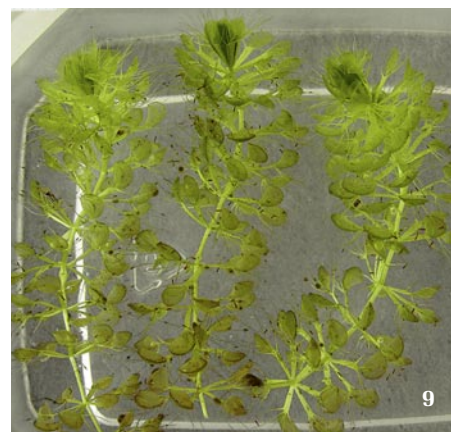
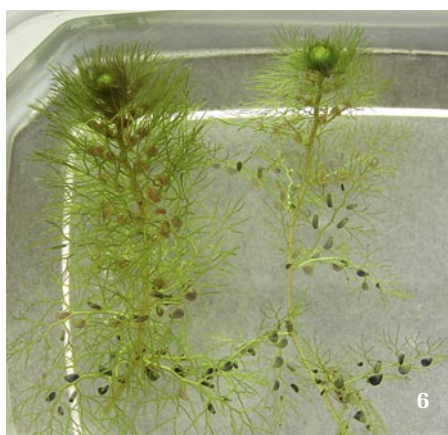
uvedeno v prvním dílu, zralé turiony přezimují většinou na dně vod nebo na mokřiném pobřežním substrátu při nízkých teplotách od 0 do 5 °C (nebo v lednici). Takto nízké teploty trvající 2–3 měsíce v kombinaci s krátkými dny či tmou jsou nezbytné, aby se zrušila vrozená dormance a turiony přešly do fáze vnucené dormance (imposed dormancy), u našich druhů nastává zpravidla v průběhu února. Při vnucené dormanci, v níž turiony vstupují do teplejší jarní sezony, jsou už růstově inhibiční látky odbourány a růst je brzděn pouze nízkými teplotami. Za příznivých podmínek, jako jsou dostatečně vysoké teploty vody a dostatek světla, mohou začít klíčit a růst.

Analogicky s klíčením semen se i u turionů rozlišují dva nezávislé procesy, které na sebe těsně navazují (Adamec 2011, 2018). Přezimované turiony přenesené z chladné vody do teplé (přes 14 °C) po několika dnech i ve tmě klíčí a u některých druhů je to spojeno s vyplouváním k hladině (blíže v prvním dílu). Při klíčení (germination) se vyšší teplotou aktivuje energetický metabolismus a turiony se lehce rozevrou – mírně prodlouží internodia a napřímí listy (obr. 12 a 13). K vývoji a růstu nových orgánů spojenému s dělením meristematických buněk ale nedochází. Pokud jsou turiony na denním světle, klíčení přechází plynule v rašení, růst rostliny (sprouting, obr. 14–19), při němž se výrazně prodlužují internodia a turionové listy, dělí se buňky a rostou nové listy, stonky i kořeny. U vodních masožravých rostlin, aldrovandky a bublinečky, vznikají i funkční pasti.

Úloha hormonů ve vývoji turionů

U rostlin jsou růstové a vývojové procesy regulovány vzájemným působením různých fytohormonů, signálních organických látek, produkovaných přirozeně v závislosti na vývojovém stadiu, fyziologickém stavu a vnějších podmínkách. Rostlinných hormonů existuje několik skupin s různou chemickou strukturou a fyziologickou funkcí, často působících synergicky, jindy ale i antagonisticky – auxíny, cytokininy, gibbereliny, etylen, brasinosteroidy, kyselina abscisová, kyselina salicylová, kyselina jasmónová a strigolaktony. K tomu navíc existuje řada nových, syntetických regulátorů růstu (např. Živa 2017, 4: 149–152). Hormony se vyskytují v rostlinných pletivech ve velice nízkých koncentracích (typicky v nanomolech na kilogram čerstvé hmoty, což činilo a činí jejich zkoumání velmi nesnadným), přesto dokážou ovlivňovat různé procesy všech důležitých fází růstu a vývoje rostlin.

Již v 19. století předpovídali někteří badatelé existenci signálních látek, které působí na koordinovaný růst rostlin. Prvním hormonem, který se podařilo objevit, byl auxin neboli kyselina indolyl-3-octová (IAA, viz Živa 2001, 3: 105–106) obsahující aromatický kruh a karboxylovou skupinu. Ze všech fytohormonů mají auxiny nejširší spektrum účinků (Živa 2007, 1: 8–12), např. regulují tropismy (orientované pohyby rostlin) a apikální dominanci, tvorbu nadzemních orgánů, zakládání a diferenciaci kořenů, tvorbu a regeneraci vodivých pletiv, stárnutí listů a zrání plodů. Další významnou skupinou jsou cytokininy (např. Živa 2017, 4: 149–152), homogenní skupina





5 až 11 Vývojová stadia turionů bublinatky jižní (*U. australis*, obr. 5 vlevo, 6, 8 a 10) a aldrovandky měchýřkaté (*Aldrovanda vesiculosa*, 5 vpravo, 7, 9 a 11). Letní rostoucí rostliny (5), stadium I (6, 7) – první náznaky tvorby turionů, kdy vstupují do fáze vrozené dormance, stadium II (8, 9) – turiony obou druhů jsou již zřetelné, stadium III (10, 11) – turiony zaujímají konečnou velikost, ale jsou nezralé a jejich báze prýtně postupně odumírají.

Upraveno podle: L. Adamec a kol. (2024)

12 a 13 Klíčící (obr. 12) a rostoucí turiony (13) vzplývavky tolíjolisté (*Caldesia parnassifolia*), u nichž z bází vyrůstají adventivní kořeny.

14 a 15 Zralé (obr. 14) a rostoucí turiony (15) bublinatky tmavé (*U. stygia*). Původní listy turionů neobsahují pasty.

derivátů N6-substituovaného adeninu. Podobně jako auxiny plní rozmanité funkce, od zahájení buněčného dělení a kontroly diferenciace pletiv až k regulaci kvetení, tvorby plodů a stárnutí (senescence). Jsou také důležitou součástí komunikace rostliny s okolním prostředím. Naproti tomu kyselina abscisová (ABA) patří mezi seskviterpeny, je známá jako hlavní stresový hormon a má též hlavní úkol v přechodu k dormanci – připravit rostlinu na období vegetačního klidu.

Nejinak je tomu i při regulaci vzniku a vývoje turionů. Již více než 50 let víme, že přidání inhibičního hormonu ABA k rostoucím rostlinám závitky už ve velmi nízké koncentraci pod 1 μM vyvolá do týdne

tvorbu zralých turionů (obr. 4). Později se potvrdilo, že přidaná ABA působí podobně i u několika jiných vodních rostlin a její účinek může být zvrácen současným přidáním syntetických cytokininů (benzyladeninu nebo zeatinu) v koncentraci 2–10 μM , které udržují rostliny v rostoucím stavu. Koncem 70. let byly ve vzrostných vrcholech u tří vodních druhů pomocí nedokonalých analýz nebo biotestů rámcově popsány endogenní hladiny hormonů během vývoje turionů a fází jejich dormance. Vysoká vnitřní hladina ABA po indukci navozuje tvorbu turionů a ve fázi vrozené dormance je spojena s nízkými hladinami volných giberelinů, auxinů a cytokininů (Adamec 2018). Přechod do vnucené dormance je spojen s ubývajícím ABA a zvyšujícím se koncentrací volných giberelinů, auxinů a cytokininů. Tento trend se ještě prohlubuje po přerušení dormance při začátku klíčení turionů, čímž se hormonální hladiny přibližují stavu v letních rostoucích rostlinách.

Díky nově vyvinuté miniaturizační purifikační metodě a velkému pokroku v chromatografickém stanovení byly v Laboratoři růstových regulátorů, společném pracovišti Ústavu experimentální botaniky AV ČR a Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci analyzovány tři skupiny fytohormonů (cytokininů, auxinů a ABA) ze společného vzorku obsahujícího pouze 2 mg sušiny. S využitím Sbírky vodních a mokřadních rostlin Botanického ústavu AV ČR v Třeboni byly v sezonách 2022–23 provedeny dvě navazující studie zaměřené na výzkum hormonální regulace v turionech. Z 26 analyzovaných metabolitů cyto-

kininů jsme sloučili volné báze a jejich ribosidy (vzniklé spojením s monosacharidem ribózou) jakožto fyziologicky aktivní formy (ostatní jsou považovány za neaktivní) a součet všech metabolitů tvořil celkové cytokinininy. Stejně tak ze čtyř analyzovaných auxinů je pouze IAA považována za aktivní formu, zatímco součet všech čtyř tvořil celkové auxiny. V první studii (Adamec a kol. 2024) jsme se zaměřili na stanovení hladin těchto tří skupin fytohormonů v průběhu celého vývoje turionů u dvou modelových bezkořených druhů vodních masožravých rostlin aldrovandky měchýřkaté a bublinatky jižní, které byly pěstovány ve venkovní nádrži v polopřirozených podmínkách. Vývoj byl rozdělen podle zralosti turionů do tří zřetelných stadií (I–III, obr. 5–11). Fytohormony byly stanoveny ve vyvíjejících se i ve zcela zralých turionech a také ve vzrostných vrcholech letních rostoucích rostlin, které sloužily jako kontrola.

Oba druhy se značně lišily v obsahu aktivních cytokininů během vývoje turionů (obr. 20 a 21). U aldrovandky obsah aktivních i celkových cytokininů v turionech přechodně mírně stoupl během vývoje, ale u bublinatky zůstal stálý pouze celkový obsah, kdežto obsah aktivních cytokininů postupně mnohonásobně klesl. Výrazné mezidruhové rozdíly byly zjištěny i u auxinů a ABA (obr. 22 a 23). Velmi vysoký obsah celkových auxinů v rostoucích vrcholech obou druhů postupně klesal až na desetinu. U aldrovandky se obsah IAA přechodně zdvojnásobil, aby pak ve zralých turionech dosáhl téměř nulové

hodnoty, ale u bublinatky po přechodném zvýšení 2–3× klesl na hodnotu srovnatelnou s rostoucími rostlinami. V rostoucích rostlinách obou druhů byl ve shodě s teorií velmi nízký obsah ABA, a to pod limitem detekce, který se ale u aldrovandky dramaticky zvyšoval už od prvního stadia vývoje turionů (I), kdežto u bublinatky došlo ke zvýšení až od druhého stadia (II). Ve zralých turionech byl pak obsah ABA velmi vysoký. Výrazné zvýšení obsahu ABA v mladých vyvíjejících se turionech tedy časově předcházelo zastavení růstu nových listů u obou druhů. I přes toto zastavení zůstávala rychlost fotosyntézy v mladých listech u obou druhů v optimálních teplotních podmínkách i v pozdních vývojových stadiích stále dosti vysoká, protože fotosyntéza je hlavním zdrojem zásobních látek pro dozrávající turiony. Opětovné využití organických látek ze stárnoucích prýtů je zřejmě nedostatečné. Přechodná zvýšení obsahů aktivních cytokininů i auxinů během vývoje mezi stadii I až III patrně souvisejí s růstem změněných turionových listů a se zajištěním dostatečné síly úložné kapacity (sinku) v rostoucích turionech pro ukládání organických i minerálních zásobních látek. Klíčová úloha ABA jako hlavního inhibičního hormonu v procesech dormance, který reguluje i vývoj turionů, byla tedy jednoznačně potvrzena.

Srovnání hormonálních profilů u zralých turionů

Ve druhé studii (Adamec a kol., nepublikováno) jsme srovnávali obsahy cytokininů, auxinů a ABA ve zralých podzimních turionech 22 druhů vodních rostlin a také v nedormantních zimních vrcholech tří druhů, které byly blíže příbuzné některým dormantním druhům s turiony. Všechny použité dormantní druhy jsme zařadili do několika funkčních skupin podle určitých funkčních znaků – způsob kořenování (zakořenění ve dně versus volný růst), místo klíčení a růstu turionů (u dna versus u hladiny), masožravost (ano/ne), dvouděložné versus jednoděložné druhy (viz i obr. na webu Živy). Použitím statistické metody fylogenetické korekce (zohledňující vliv evoluční příbuznosti druhů na výsledky) jsme se snažili zjistit, zda a jak obsahy jednotlivých hormonů závisejí na určitých funkčních skupinách rostlin. Obsahy všech tří skupin fytohormonů, a to celkové obsahy i aktivní formy, u daného souboru turionů měly obrovskou variabilitu, která dosahovala u všech skupin hormonů 2–3 řádů (výsledky uvádíme na webu Živy).

Celkový obsah cytokininů v turionech (v jednotkách $\text{nmol.kg}_{\text{suš}}^{-1}$) kolísal v rozmezí 30 až 4 250, obsah aktivních cytokininů v rozmezí 7–618 a podíl aktivních cytokininů na celkových se pohyboval mezi 0,18 až 67 %, v případě obsahu celkových auxinů 1 120 až 166 000, IAA od 3 do 22 500 a podíl IAA na celkových auxinech od 0,014 do 99 %. Obsah ABA jako nejdůležitějšího hormonu pro vývoj turionů kolísal mezi 33 až 54 000 $\text{nmol.kg}_{\text{suš}}^{-1}$. Jak vysvětlit obrovské rozmezí obsahů jednotlivých hormonů v orgánech, které jsou homologické svou stavbou a analogické svou funkcí?

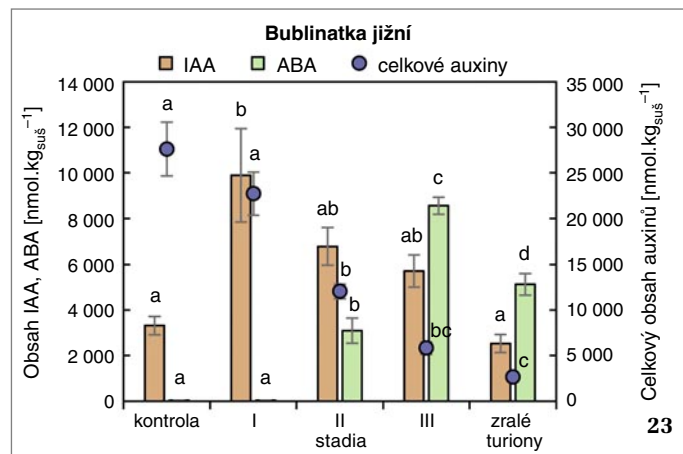
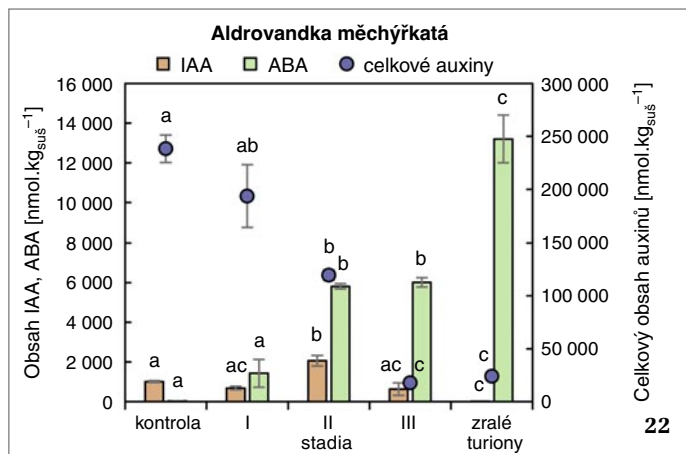
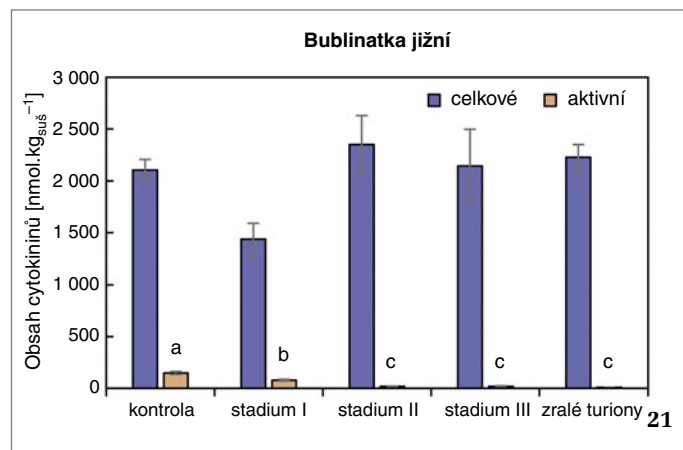
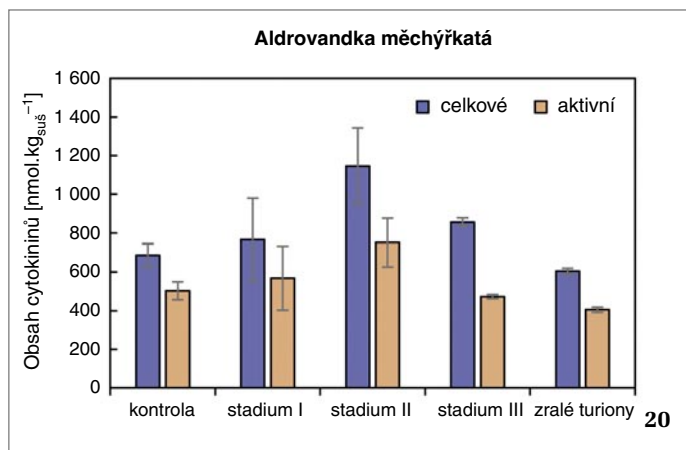
Obsahy všech analyzovaných skupin a forem hormonů podléhají silné mezidru-



hové variabilitě. Zjistili jsme u všech skupin průkazné a více než řádové rozdíly i mezi devíti druhy bublinatek a pěti druhy rdestů (viz tab. 1 na webu). Největším překvapením však byl obsah ABA pod limitem detekce u trojice druhů, jejichž turiony jsou typicky dormantní – u růžkatce ostnitého (*Ceratophyllum demersum*), stolísku přeslenitého (*Myriophyllum verticillatum*) a řezanu pilolistého (*Stratiotes aloides*). Protože fyziologické i vývojové procesy u rostlin představují výslednici poměrů hladin inhibičních (ABA) a aktivních hormonů (IAA, cytokininů), je pravděpodobné, že dormance turionů je u těchto druhů udržována také poměrně nízkými obsahy aktivních cytokininů a IAA. Velmi vysoká mezidruhoví variabilita obsahů všech skupin hormonů ve zralých turionech může odrážet nezávislý původ turionů v rámci různých rodů, čeledí, řádů i tříd (viz obr. na webu), zatím víme jen málo i o vzájemném vztahu mezi hormonálními profily v rostoucích vrcholech a zralých turionech (Adamec a kol. 2024). U některých druhů se nabízí vysvětlení vlivem dosud přiléhajících stárnoucích mateřských prýtů na hormonální profily ve zralých turionech díky mezibuněčnému transportu, neboť ve vrcholových částech prýtů aldrovandky měchýřkaté a bublinatky jižní byl zjištěn strmý gradient obsahu cytokininů (Šimura a kol. 2016). Ze všech tří prověřovaných funkčních skupin se po použití

fylogenetické korekce prokázala nejsilnější závislost celkových a aktivních obsahů cytokininů a ABA a podílu aktivních cytokininů a IAA na místě růstu zimních pupenů. Vyjma podílu aktivních cytokininů byly všechny uvedené veličiny v průměru vyšší u těch vyrůstajících na hladině – u rodů aldrovandka, bublinatka, voňanka (*Hydrocharis*), řezan a závitka. Typickým rysem velmi rychle rostoucích rostlin je i vysoká rychlost fotosyntézy. Tyto vlastnosti je předurčují k rychlému jarnímu růstu na hladině v teplejší vodě a při dostatku světla, což jim dává značnou fenologickou výhodu. Naopak kořenění na dně ani masožravost neměly na hormonální profily žádný vliv.

Ze tří potenciálně stále rostoucích druhů, jejichž růstové vrcholy u zimních prýtů jsou bez zjevné dormance, tedy růžkatce bradavčitého (*C. submersum*), vodního moru amerického (*Elodea nuttallii*) a okřehku menšího (*Lemna minor*), hormonální obsahy růžkatce překvapivě připomínaly stav u typických dormantních turionů s vysokým obsahem ABA, byť s poměrně vysokými obsahy aktivních cytokininů i IAA (více v tab. 1 na webu). Naproti tomu u ostatních dvou druhů byl obsah ABA očekávatelně pod limitem detekce a u všech tří druhů byly obsahy aktivních cytokininů i IAA alespoň mírně vyšší než v dormantních turionech u jejich příbuzných protějšků. Zimní lístky (fronds) okřehku menšího mají téměř nulový obsah ABA, ale je zná-



16 až 19 Zralé a rostoucí turiony aldrovandky (obr. 16 a 17) a voďanky žabí (*Hydrocharis morsus-ranae*, 18 a 19). Šťovitvé listy voďanky plavou na hladině. Snímky L. Adamec

20 až 23 Obsah celkových a aktivních cytokininů (obr. 20 a 21), celkových a aktivních auxinů (IAA) a kyseliny abscisové (ABA, 22 a 23) ve vzrostných vrcholech rostoucích letních prýtů (jako kontrola), ve třech vývojových stadiích turionů (viz obr. 5–11) a ve zralých turionech aldrovandky měchýřkaté (20, 22) a bublinatky jižní (21, 23). Uvedeny jsou intervaly $\pm$ střední chyba průměru. Statisticky průkazné rozdíly pro jednotlivé druhy mezi jednotlivými stadii znázorněny různými písmeny jen při statistické hladině průkaznosti pod 0,05. Upraveno podle: L. Adamec a kol. (2024). Orig. L. Plačková

mo, že po přidání ABA k rostoucím rostlinám v prostředí *in vitro* se růst velmi rychle zastaví. Ačkoli ani zimní lístky okřehku nemají přirozený vysoký obsah ABA, zevní přidání ABA u nich působí podobně jako u druhů tvořících dormantní turiony, kde vysoký obsah ABA vzniká přirozeně.

U turionů aldrovandky měchýřkaté, bublinatky jižní, bublinatky *U. macrorhiza* a vzplývavky tolíjolisté (*Caldesia parnassifolia*) jsme sledovali také obsahy hormonů po přezimování v laboratoři (v lednici). Celkový obsah cytokininů byl ve srovnání s podzimními turiony obvykle mírně snížen, ale obsah aktivních forem byl buď stejný, nebo průkazně vyšší i nižší (viz tab. 2 na webu). U všech druhů několikrát násobně poklesl celkový obsah auxinů a (vyjma aldrovandky) i obsah IAA. U aldrovandky

se naopak obsah IAA dramaticky zvýšil z nuly na hladinu srovnatelnou s ostatními druhy. Přezimování rovněž snížilo výrazně (u obou druhů bublinátek až na nulu) obsah ABA u tří druhů, ale u vzplývavky tolíjolisté zůstal nezměněn. Údaje opět ukazují nečekanou rozmanitost hormonálních profilů v turionech různých druhů při vnucené dormanci, když už mohou turiony za příznivých podmínek klíčit a růst. Dá se tedy předpokládat, že stále velmi vysoký obsah ABA v přezimovaných turionech u některých druhů se dramaticky a rychle (během několika dní) sníží k nule až při klíčení za vyšší teploty a na světle, jinak nemůže být růst zahájen.

Můžeme shrnout, že v podzimních zralých turionech 22 druhů vodních rostlin měly zjištěné fytohormonální profily podobné vlastnosti (být s několika zásadními výjimkami): vysoké obsahy ABA a poměrně proměnlivé obsahy celkových i aktivních forem cytokininů i auxinů, které připomínají stav v zimních pupenech dřevin. Výjimečně nízké obsahy ABA v turionech některých druhů by mohly být vyvažovány poměrně nízkými obsahy aktivních cytokininů a auxinů. Není překvapivé, že hormonální profily závisely ze všech sledovaných funkčních skupin nejvíce na místě klíčení a růstu turionů (hladina/dno), což jen potvrzuje, že tento funkční znak je zásadní pro ekofyziologii i růstovou strategii turionů. Díky dalšímu rozvoji analytických metod na olomouckém pracovišti plánujeme rozšířit analýzy podzimních a jarních turionů o gibereliny a metabolity ABA, čímž se spektrum znalostí o hormonální regulaci vývoje turionů významně rozšíří a výše uvedené výjimky i vysoká proměnlivost mohou být lépe vysvětleny.

Závěrem

Budoucí fyziologické studie vývoje turionů by měly nezbytně zahrnovat transkriptomické metody zaměřené na indukci tvorby turionů a stadia jejich vývoje a dormance podobně, jak je použili Wenqin Wang a kol. (2014) a zejména Buntora Pasaribu a kol. (2023) při studiu turionů závitky mnoho-kořenné. Cílem by mělo být u různých druhů vodních rostlin z různých taxonomických i funkčních skupin stanovit geny zodpovědné za vznik a vývoj turionů, a vysvětlit, v jakých fázích zvýšený obsah ABA začíná řídit dozrávání turionů a do jaké míry je podstatou udržování vrozené dormance, jejího ukončení a přechodu do vnucené dormance. Tím by se rovněž ukázalo, do jaké míry se uvedené procesy podobají těm během dozrávání a dormance semen. Jak totiž zjistili B. Pasaribu a kol. (2023) u turionů závitky (více na str. LXII kuléru této Živy), mnoho genů zúčastněných na tvorbě a vývoji turionů se původně podílelo i na dozrávání a dormanci semen. Přínosné může být i transkriptomické srovnání druhů nebo populací vodních rostlin tvořících dormantní turiony jen v části areálu nebo jen u některých populací. Jak vyplývá z našeho dvoudílného seriálu, ekofyziologické vlastnosti turionů jsou neméně zajímavé i důležité než ty, které známe z letních rostoucích prýtů těchto druhů rostlin.

Kolektiv spoluautorů: Karel Doležal, Lenka Plačková a Martin Bitomský

Použitou a doporučenou literaturu, detailní výsledky a další obrázky najdete na webové stránce Živy.