

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Zemědělská fakulta

**SROVNÁNÍ EKOLOGICKÝCH NÁROKŮ A FUNKČNÍCH
VLASTNOSTÍ DRUHU *LATHYRUS NIGER* NA DRUHOVĚ
BOHATÝCH LOUKÁCH A V LISTNATÝCH LESÍCH BÍLÝCH
KARPAT: ANALÝZA RŮSTU A STANOVENÍ ZÁSOBNÍCH
LÁTEK METODOU KAPALINOVÉ CHROMATOGRRAFIE**

Diplomová práce

Hana Klečková

Vedoucí práce: Ing. Zuzana Balounová, PhD.

Konzultant: Mgr. Štěpán Janeček, PhD.

České Budějovice
2009

Prohlášení:

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

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

V Českých Budějovicích, dne

.....

Poděkování:

Mé poděkování patří především mé školitelce Ing. Zuzaně Balounové, PhD. za odborné vedení a Mgr. Štěpánu Janečkovi, PhD. za veškerý věnovaný čas a za pomoc a rady při vyhodnocování výsledků. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat mým rodičům za podporu a obrovskou trpělivost. Mé díky patří všem, kteří mi jakkoliv pomohli a poskytli cenné rady.

OBSAH

1. ÚVOD	1
1.1 Cíle práce	2
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	3
2.1 Analýza růstu rostlin a rozdělování zdrojů	3
2.1.1 Růst rostlin.....	3
2.1.2 Charakter rozdělování zásobních látek	4
2.1.3 Vývoj orgánů a rozdělování zásobních látek u vytrvalých rostlin.....	5
2.1.4 Rozdělování zásobních látek u klonálních druhů a růstové formy rostlin.....	5
2.2 Zásobní látky a jejich dynamika během růstu	7
2.2.1. Tvorba rezerv v rostlinách	7
2.2.2 Změny v obsahu zásobních látek z krátkodobého hlediska	8
2.2.3 Vliv zastínění na změny obsahu zásobních látek.....	9
2.2.3 Změny v obsahu zásobních látek v průběhu sezóny.....	10
2.3 Vliv kosení na růst rostlin a obsah zásobních látek	12
2.3.1 Obnova růstu po kosení a kolísání zásobních látek	12
2.3.2 Význam kosení a jeho vliv na luční společenstva	15
3. METODIKA	17
3.1 Popis lokality	17
3.1.1 Geomorfologické podmínky	17
3.1.2 Geologické podmínky	17
3.1.3 Hydrologické podmínky	17
3.1.4 Klima	18
3.2 Studovaný druh	18
3.3 Odběr vzorků	19
3.4 Analýzy sacharidů v kořenech rostlin.....	19
3.4.1 Stanovení škrobu.....	19
3.4.2. Analýza volných sacharidů	20
3.5. Statistické zpracování	21
3.6 Seznam zkratk	21
4. VÝSLEDKY	22
4.1 Růstové parametry druhu <i>Lathyrus niger</i>	22
4.2 Charakteristiky nadzemních orgánů druhu <i>Lathyrus niger</i>	26
4.3 Dynamika zásobních látek druhu <i>Lathyrus niger</i>	29
5. DISKUZE	37
5.1 Růst rostlin druhu <i>Lathyrus niger</i> během vegetační sezóny	37
5.2 Dynamika zásobních látek u druhu <i>Lathyrus niger</i>	38
6. ZÁVĚR	40
7. GRANT	41
7.1 Název projektu	41
7.2 Podstata projektu.....	41
8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	42
8.1 Internetové zdroje	47

SEZNAM TABULEK

1: Změna hmotnosti celkové biomasy druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	22
2: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	24
3: Vývoj specifické listové plochy druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	26
4: Obsah vody v listech u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	27
5: Obsah vody ve stoncích u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	28
6: Změna koncentrace TNC u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	29
7: Změna koncentrace jednotlivých cukrů u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	30
8: Celkové množství TNC u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	33
9: Celkové množství jednotlivých cukrů u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	34

SEZNAM OBRÁZKŮ

1: Změna hmotnosti celkové biomasy druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	22
2: Změna hmotnosti nadzemní biomasy druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	23
3: Změna hmotnosti podzemní biomasy <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	24
4: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu <i>L. niger</i> na louce	25
5: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu <i>L. niger</i> v lese	25
6: Vývoj specifické listové plochy druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	26
7: Obsah vody v listech u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	27
8: Obsah vody ve stoncích u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	28
9: Změna koncentrace TNC u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	29
10: Změna koncentrace škrobu u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	30
11: Změna koncentrace sacharózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	31
12: Změna koncentrace glukózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	32
13: Změna koncentrace fruktózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	32
14: Změna celkového množství TNC u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	33
15: Změna obsahu škrobu u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	34
16: Změna obsahu sacharózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	35
17: Změna obsahu glukózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	36
18: Změna obsahu fruktózy u druhu <i>L. niger</i> v průběhu sezóny	36

Klečková, H. 2009: Srovnání ekologických nároků a funkčních vlastností druhu *Lathyrus niger* na druhově bohatých loukách a v listnatých lesích Bílých Karpat: analýza růstu a stanovení zásobních látek metodou kapalinové chromatografie. [The comparison of ecological and functional characteristics of species *Lathyrus niger* in rich species meadows and in deciduous forests of White Carpathian Mountains: analysis of growth and assesment of carbohydrate storage by method of liquid chromatography].- pp. 47, Faculty of Agriculture, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Abstract

Lathyrus niger is a persistent herb typical for deciduous forests, which produced a lot of biomass, especially under ground. The aim of this study was evaluation of dynamism of total nonstructural carbohydrates (TNC) in roots and analysis of growth in species *L. niger* during vegetation season. It was tested influence of biotope (forest or meadow), including influence of shading plants in forest, next influence of mowing on plant's growth and on change of content of TNC.

Key words: growth, carbohydrate reserves, mowing, biotope, *Lathyrus niger*

Souhrn

Lathyrus niger je vytrvalá bylina, typická pro listnaté lesy, která produkuje velké množství biomasy, zvláště pod zemí. Cílem této studie bylo vyhodnocení dynamiky celkových nestrukturálních sacharidů (TNC) v kořenech a analýza růstu u druhu *L. niger* během vegetační sezóny. Byl testován vliv biotopu (les nebo louka), zahrnující také vliv zastínění rostlin v lese, dále vliv kosení na růst rostlin a na změnu obsahu TNC.

Klíčová slova: růst, sacharidové rezervy, kosení, biotop, *Lathyrus niger*

1. ÚVOD

Louky a pastviny po staletí sloužily jako zdroj píce pro hospodářská zvířata. Teprve před několika desetiletími si člověk uvědomil i jejich velký biologický význam a začal usilovat o jejich ochranu. Původní zemědělské hospodaření zaměřené téměř výhradně na produkci tak v chráněných územích nahradila údržba neboli tzv. management (Petříček 1999), který zohledňuje na prvním místě požadavky rostlin, živočichů a hub. Management většinou vychází z takové zemědělské činnosti, díky níž získalo dané území současnou podobu, a snaží se ji v rámci možností napodobovat (Jongepierová et al. 2008). Návrat k většímu zastoupení trvalých travních porostů bude zřejmě jediným východiskem pro regeneraci půdního fondu, pro zlepšení kvality vod, pro omezení půdní eroze, pro zdravotní stav dobytka. Travní porosty budou pohotovou náhradou lesů v oblastech postižených exhaláty a budou plnit i jiné funkce významné pro ekologicky vyváženou a stabilizovanou krajinu (Rychnovská ed. 1987).

Tato práce se zabývá studií druhu *Lathyrus niger* na zajímavé lokalitě v Bílých Karpatech, které jsou významné pro druhově bohaté suché louky. Louky Bílých Karpat začaly být botanicky objeveny před více než sto lety a staly se jedním z hlavních důvodů vyhlášení CHKO Bílé Karpaty v roce 1980. Bělokarpatské louky patří k druhově nejbohatším a svou rozlohou více než 4000 ha i k nejrozsáhlejším travním společenstvům Evropy. Vznikly staletí trvající lidskou činností, a v rukách člověka je i jejich další osud (Jongepierová ed. 2008).

Studie probíhala konkrétně v NPR Čertoryje. Jedná se o rozsáhlý komplex typických květnatých bělokarpatských luk s vysokou krajinářskou hodnotou a výskytem četných chráněných a ohrožených rostlin a živočichů (Bravencová et al. 2004). Podle Jongepiera (1990) bylo při zpracování inventarizačního průzkumu pouze na území NPR (bez ochranného pásma) nalezeno přes 500 rostlinných druhů (Bravencová et al. 2004), nověji 600 druhů (Klimeš 2008). Vysoká druhová diverzita rostlin Bílých Karpat byla nápadná už prvním badatelům, kteří zde botanizovali (Podpěra 1948). Nejde však pouze o nakupení velkého množství druhů, ale nápadná je také rozdílnost areálů, řečli bychom diverzita geoelementů (Podpěra 1951). Tato rozmanitost se především týká druhů nelesních stanovišť, tedy těch, které jsou vázány na výslunná či pohostinná místa (heliofyty, resp. heliosciofyty) (Grulich 2008).

Nejbohatší louky, až okolo osmdesáti druhů na šestnácti metrech čtverečních, se vyskytují na prudkém jihozápadním svahu nad údolím Járkovce, což jistě souvisí s orientací svahu, ale také s kvalitnější péčí, které se této části rezervace dostává. Kosí se pečlivěji a téměř o měsíc později, než většina zbylé části rezervace to znamená až po dozrání semen i později plodících druhů. To jistě příznivě ovlivňuje vývoj a obnovu druhové skladby luční vegetace. Větší část území však zaujímají louky na severovýchodních, západních či severozápadních svazích, jejichž druhová diversita je nižší (okolo čtyřiceti až padesáti druhů na šestnácti metrech čtverečních). Tyto louky se začínají kosit už v první polovině června

(Bravencová et al. 2004).

Hlavním tématem této práce byla studie zásobních sacharidů u druhu *Lathyrus niger*, jejich dynamika během roku a analýza růstu rostlin zahrnující vliv zastínění rostlin, rostoucích v lese, proti rostlinám nezastíněným, rostoucích na louce. Nabízí se otázka, jak se tento původem lesní druh adaptoval na růst v lučním společenstvu.

Zásobování je hlavní funkcí rostlin spolu se získáváním živin, transportem, růstem, ochranou a reprodukcí. Podle Chapina et al. (1990) jsou zásoby definovány jako zdroje, které se tvoří v rostlině a mohou být v budoucnosti mobilizovány na podporu biosyntézy pro růst nebo jiné rostlinné funkce (Chapin et al 1990). Sacharidové rezervy vyšších rostlin slouží jako substrát pro dýchání v období nedostatečné fotosyntézy (Matches et al. 1963). U studovaného druhu byl pozorován vliv kosení a zastínění, a proto tvorba a využití zásobních sacharidů může mít důležitou úlohu pro regeneraci rostlin za těchto podmínek v období strádání.

Práce probíhala na lokalitě Čertoryje v Bílých Karpatech pomocí pravidelných odběrů a laboratorní studie byla provedena v Botanickém ústavu AV ČR v Třeboni.

1.1 Cíle práce

- 1) Jaký je růst a investice biomasy do jednotlivých rostlinných orgánů v průběhu vegetační sezóny, zahrnující vliv kosení a zastínění?
- 2) Jaká je dynamika zásobních sacharidů v průběhu růstu?

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Analýza růstu rostlin a rozdělování zdrojů

2.1.1 Růst rostlin

Tvorbu a zvětšování velikosti nových buněk označujeme jako růst (v užším slova smyslu). Další procesy související se specializací vytvořených buněk nazýváme diferenciací. Společným působením obou těchto procesů dochází k postupným tvarovým změnám (morfogenezi), které provázejí rostlinu po celý její život, tedy v průběhu jejího ontogenetického vývoje. Termínem růst v širším slova smyslu označujeme nejruznější nevratné změny kvantitativního charakteru (zvýšení počtu buněk, délky, objemu, hmotnosti) (Gloser 1995).

Růst závisí v první řadě na zmnožení počtu buněk a na zvětšení jejich rozměrů do konečného stavu. Na rozdíl od živočichů probíhají tyto procesy jen v úzce vymezených zónách zvaných meristémy. Již v embryonálním stavu se vyčleňují dva typy primárních meristémů, jeden pro růst kořenů a druhý pro růst nadzemních částí. Tyto meristémy se udržují aktivní v apikálních částech kořene a výhonku prakticky po celý život rostliny. Kromě toho se u většiny rostlin dodatečně zakládají sekundární meristémy mimo apikální zóny (interkanálně, např. kambium) (Gloser 1995).

Vegetativní růst vyplývá z rozvinutí nových klidových meristému v listy, výhonky a kořeny, zatímco kvetení závisí na přeměně meristémů pro pohlavní roli. Termín kvetení a růstu je závislý na zdrojích, protože tvorba a zánik meristémů jsou ovlivněny charakterem rostlinných zdrojů nebo vztahem stavu zdrojů jako rostlinné hormonální rovnováhy (Takeda et al. 1980; Marino et Greene 1981; Goldschmidt et Colomb 1982; Diggle 1994; Geber et al. 1997), protože jsou zdroje potřebné k tvorbě orgánů vznikajících z meristémů. U mnoha vytrvalých rostlin, rostoucích v sezónních podmínkách, vývojový závazek meristémů k vegetativním nebo reprodukčním orgánům se uskutečňuje o měsíce nebo roky dříve, než jsou orgány vyvinuté a mohou předem využít značné množství času na investici zdrojů pro vytváření orgánů (Geber 1997).

Kořen působí stimulačně na růst stonku. Listy, které dospějí, zastaví svým zábranným vlivem tento prodlužovací růst. Základním principem harmonie celistvosti rostlin je určitá žádoucí rovnováha mezi stimulačním vlivem kořenů a zábranným vlivem listů. Dospělý list působí na růst zábranně, avšak velmi mladý list naopak stimulačně. Se stoupající listovou plochou klesá její produktivnost na jednotku této plochy. Obecně je tedy možno hodnotit jako mylnou představu, že větší listová plocha znamená větší výnos. To platí jen do hodnoty optimální listové pokrývnosti. Ta může být např. 3 až 5 m² listové plochy na 1 m² půdy (Psota et Šebánek 1999).

Ve své studii Nelson et Smith (1968) zjistili, že listová plocha u *Medicago sativa* se

vyvinula dříve a rychleji, než u *Lotus corniculatus* v každém období růstu. Maximální hodnota indexu listové plochy (dále LAI) pro *Medicago sativa* v průběhu jara byla 6,7. Rostlina vykazovala urychlený vývoj během letního období a koncem července a během srpna (suché období) byly hodnoty LAI nižší. LAI u obou druhů se zvýšily během srpna, když prší a to způsobilo i vrcholové větvení koruny. *Medicago sativa* měla mnohem větší hodnoty LAI během podzimu. Hodnoty růstového poměru (dále CGR) byly negativní na jaře, ale rychle vzrostly, když rostlina začala fotosyntetizovat. CGR *Medicago sativa* byl nejvyšší na LAI 3,5 a to bylo asi o 50% vyšší, než u *Lotus corniculatus* v průběhu května, kdy bylo tempo růstu obou druhů maximální. CGR *Medicago sativa* poklesl rychle, jak rostliny začaly poléhat a začaly ztrácet listy. *Lotus corniculatus* však dosáhl maximální CGR na LAI 1,4 a pokračoval a udržel si vysoký CGR po odkvětu, dokud nepolehl a začal ztrácet listy. Pokles CGR obou druhů koncem října způsobilo poškození mrazem (Nelson et Smith 1968).

2.1.2 Charakter rozdělování zásobních látek

Aby rostlina mohla uskutečnit svůj životní cyklus, musí fungovat jako vyvážený systém v době příjmu a využívání zdrojů. Zdroje získané z prostředí a vytvořené v rostlině jsou rozděleny do různých rostlinných částí pro různé funkce (růst, reprodukce a obrana) (Field 1991). Posun ve způsobech rozdělování zdrojů v měnících se podmínkách prostředí byl experimentálně prokázán v maximalizaci rostlinného růstu (e.g. Robinson et Rorison 1988; Mooney et al. 1988; Hirose 1987). Na fyziologické úrovni se předpokládá, že rostlina rozděluje zdroje tak, že společné prostory uvnitř rostliny zůstávají konstantní (Schulze et Chapin 1987). Také se předpokládá, že limity prostředí, které redukují využití zdrojů, budou také redukovat jejich příjem (Chapin 1991a,b). Nicméně existuje důkaz, že příjem a transport některých živin může převyšovat požadavky pro růst (Schulze 1991) (Bazzaz 1997).

Také existuje vztah mezi konstrukčními náklady a rychlostí růstu rostlin. Jestliže jsou konstrukční náklady vysoké, hmota rostoucího organismu musí být nižší pro fixaci uhlíku. Požadované zdroje pro rostlinný růst nemohou být dostupné současně. V některých případech tato neshoda v dostupnosti zdrojů může způsobit redukci růstu a změnu v rozdělování. Některé rostliny přijímají základní dostupné zdroje (jako je voda a živiny) dokud nejsou přístupné jiné zdroje a zpracovávají je dohromady (Bazzaz 1996). V tomto případě musí být náklady na zásobování a ochranu určené alespoň na krátkou dobu (Bazzaz et Wayne 1994) (Bazzaz 1997). Například v lese jsou rozdíly mezi jedinci lokalizovanými na západní straně od mezery v porostu, kteří přijímají dostačující množství světla v ranních hodinách, kdy je vysoká úroveň CO², tkáňový vodní potenciál je méně negativní atd. V tomto případě, protože tyto kritické zdroje jsou dostupné shodně, rostlina může fotosyntetizovat ve vysokém poměru (Bazzaz et Wayne 1994). Pro kontrast, rostliny lokalizované na východní části od mezery přijímají plné

sluneční záření jen odpoledne, když úroveň CO² není dlouho vysoká a tkáňový vodní potenciál rostliny se stává negativním. V tomto případě zpracovávání zdrojů může být velmi redukováno (Wayne et Bazzaz 1993a,b) (Bazzaz 1997).

2.1.3 Vývoj orgánů a rozdělování zásobních látek u vytrvalých rostlin

Utváření rostlinných orgánů je mnohem pevněji sdružené s obdobím kvetení. Preformování orgánů je mnohem běžnější u druhů kvetoucích na jaře a nejméně běžné u rostlin kvetoucích na podzim. Spojování preformování květů s kvetením na jaře naznačuje, že výhoda je v umožnění rychlého rozvoje kvetení brzy v období růstu, kdy jsou teploty obecně nízké. Výhoda rychlého vývoje může být také využita na preformování vegetativních struktur a může být zvláště důležitá u lesních rostlin, které přijímají značnou část uhlíku brzy na jaře před zastíněním stromy (Yoshie et Yoshida 1987, 1989). Rychlý vývoj orgánů by mohl být také výhodný v sezónně suchých podmínkách, kde jsou nejhodnější podmínky pro růst a reprodukci limitovány suchem (Raukiaer 1934) (Geber et al. 1997).

Zatímco je aktuální výhonek aktivní, ovlivňují dva vývojové děje průběh vývoje rostliny v dalším roce, což se začíná projevovat v podzemí: příprava oddenků na to, zda se budou větvit, nebo ne a determinovat na výhonky příštího roku. Brzy v květnu následuje vývoj aktuálního výhonu, jeden nebo více sympodiálních oddenkových segmentů se začíná prodlužovat z postranních oddenkových pupenů. Větvení začíná, když se dva nebo více těchto segmentů prodlužuje, aby se preformovaly výhonové pupeny, obsahující buď vegetativní nebo reprodukční výhony. Menší nové oddenkové segmenty zastaví svůj růst v brzkém stupni a vytvářejí výhonové pupeny. V těchto systémech pouze nové delší segmenty vytvářejí preformované výhonové pupeny a oddenkový systém se nevětví (Geber et al. 1997).

2.1.4 Rozdělování zásobních látek u klonálních druhů a růstové formy rostlin

Rostliny mnoha druhů vytváří dceřinné jednotky. Každá jednotka se skládá ze segmentů oddenku, které obsahují nody, v nichž mohou být utvářené orgány pro získávání zdrojů (listy a u některých druhů kořeny) a úžlabní pupeny, které, pokud rostou, mohou buď tvořit další jednotky, nebo produkovat struktury jako je květenství, které zakončuje růst lodyhy. Množství a prostorové uspořádání jednotek je vysoce variabilní mezi odlišnými rostlinami u mnoha druhů. Modelové rostliny rostou vytvářením nových jednotek a další jednotky na každé lodyze jsou oddělené oddenkovými internodii (Mogie et Hutchings 1990). Jako se mění dostupnost zdrojů ve většině lokalit v prostoru a čase (e.g., Grime 1994; Bell et Lechowicz 1994), často v malém poměru se odlišují dceřinné jednotky stejné rostliny, která obsadí místo s odlišující se kvalitou. Jestliže každá jednotka může vytvářet kořeny i listy, a proto získává všechny esenciální zdroje pro růst, je možné pozorovat plastickou reakci na lokální zásobu zdrojů v heterogenních

lokalitách. V tom by mohlo být rozdělení aktivity při získávání zdrojů u odlišných jednotek (Hutchings 1997).

V příznivých podmínkách mnoho modelových druhů vytváří kořeny stejně jako listy na nodech (Mogie et Hutchings 1990) a u mnoha modelových druhů s plagiotropickými oddenky (tj. oddenky rostoucími horizontálně), je vytváření kořenů z nodů normální, prokazující klonalitu. U těchto druhů může proto každá jednotka získávat všechny esenciální zdroje a potenciálně přežít, jestliže se oddělí z rodičovské rostliny (Bell 1984). Termín výhon se běžněji používá jako synonymum pro jednotky u těchto druhů (Jackson et al. 1985). Výhony jednotlivých rostlin mohou být široce distribuovány v čase i prostoru u některých z těchto druhů. Jedinci mohou být geneticky zachováni po desetiletí až staletí, rozšiřující se obrovským množstvím výhonů přes velkou plochu (Cook 1983). Spojením výhonů jednotlivých klonů je proto běžné, že zažijí variabilní růstové podmínky a mohou být očekávaným zobrazením plasticity v rozdělování zdrojů v lepším strukturálním poměru, než v celé rostlině (Hutchings 1997).

Růstové podmínky mají dramatické efekty na větvení a jiné aspekty klonální morfologie (e.g., de Kroon et Hutchings 1995), vytváření velikosti a hmotnosti se odlišuje od standardů mezi experimenty. Tedy je často jednodušší srovnávat klony v tom samém vývojovém stupni spíše, než v té samé velikosti. Druhy, které rostou v horizontální rovině, zřídka zažijí homogenní podmínky. Úprava způsobů rozdělování zdrojů podporuje získávání heterogenně distribuovaných zdrojů z částí lokality, kde jsou hojné, a tedy výhony dělí povinnosti získávání každého zdroje nerovnoměrně. V tom samém čase, změny v morfologii a větvení mohou podporovat využití hojnosti lokálních zdrojů nebo únik od jejich nedostatku (Hutchings et de Kroon 1994) (Hutchings 1997).

Na bělokarpatkých loukách lze běžně nalézt rostliny s různými typy orgánů klonálního růstu, neklonální trvalky a monokarpické rostliny (jednoletky a dvouletky). Nejčastěji zastoupeným typem orgánu klonálního růstu je epigeogenní oddenek s krátkými přírůstky. Druhy mající tento typ oddenku jsou navíc v louce nejhojnější (Klimeš et Klimešová 2000). Rostliny klonální (tedy vegetativně produkující potenciálně nezávislé potomky) jsou v loukách častější než neklonální a monokarpické rostliny (Mauer et al. 2003) a mezi klonálními rostlinami převládají druhy s pomalým šířením (Tamm et al. 2001). Klonální růst a laterální šíření podle některých autorů podporují koexistenci velkého počtu druhů (Van Der Maare et Sykes 1993), ale na bělokarpatských loukách nebyla zvýšená mobilita klonálních druhů s dlouhými oddenky potvrzena (Klimeš 1999) (Klimešová et al. 2008).

Klonální orgány neslouží jen k vegetativnímu šíření, ale nesou i zásobu pupenů a asimilátů, které jsou nezbytné pro regeneraci rostlin po pokosení (Klimeš et Klimešová 2001). Protože různé typy oddenků se těmito vlastnostmi liší, je možno očekávat, že zásoby pupenů a asimilátů mají koexistenci druhů v louce nějaký význam. Například velké dominantní druhy,

jako jsou bezkoleneček rákosovitý (*Molinia arundinacea*) a třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), nahrazují po pokosení velké ztráty biomasy regenerací na úkor podzemních zásob, které jsou větší než u vzrůstem nižšího sveřepu vzpřímeného (*Bromus erectus*). Sveřep však reaguje lépe, protože při kosení ztrácí menší podíl nadzemní biomasy (Klimeš et Klimešová 2001) (Klimešová et al. 2008).

U studovaného druhu *Lathyrus niger* je popsán typ klonálního růstu „*Dactylis glomerata*.“ Je charakterizován vytrvalými podzemními plagiotropickými oddenky, formovanými pod zemí (=hypogeotropické oddenky, Serebrjakov a Serebrjakova 1965). Formování klonálních růstových orgánů probíhá před reprodukcí (Klimešová et Klimeš 2005). Oddenky jsou méně než 10 cm dlouhé. Oddenky obvykle rostou horizontálně do druhově specifické hloubky. Po nějaké době se oddenek stane orthotropickým (vertikálním) a formují se nadzemní výhony. Plagiotropická část oddenku nese modifikovaný list, několik kořenů na nodech a má dlouhá internodia. Větvení je obvykle sympodiální. Životnost oddenků je okolo 2 až 9 let. Vegetativní rozrůstání může pokrýt několik metrů za rok. Rozpad začíná od nejstarší části podzemního oddenku (Klimešová et Klimeš 1998).

2.2 Zásobní látky a jejich dynamika během růstu

2.2.1. Tvorba rezerv v rostlinách

Tvorba rezerv je charakteristický rys většiny rostlin, zejména vytrvalých (Chapin et al. 1990). Sacharidové rezervy jsou důležité v managementu vytrvalých pícnin. Tyto rezervy jsou energetickým zdrojem pro obnovu růstu, když produkce fotosyntézy nestačí pokrýt metabolické potřeby rostliny (Sonneveld 1962) (Alison et Hoveland 1989).

Rozpoznáváme obecně tři úrovně tvorby zásob: akumulace, formování rezerv a recyklace. Akumulace je zvyšování množství komponentů, které přímo nepodporují růst. Formování rezerv zahrnuje metabolicky regulované části syntézy komponentů zásob ze zdrojů, které mohou přímo podporovat růst. Recyklace je reutilizace komponentů, jejichž fyziologické funkce přímo přispívají k růstu nebo ochraně, ale které mohou být následně nedostatečné pro podporu dalšího růstu (Chapin et al. 1990).

Akumulace a rezervování zásob se odehrává především ve vakuolách a plastidech, protože toto pomáhá předcházet degradaci zásob izolováním od dalších metabolických drah. Akumulace je nejméně nákladným a nejspíše nejběžnějším způsobem tvorby zásob v rostlinách. Uhlík se akumuluje primárně jako škrob, fruktany a sacharóza v závislosti na druzích. Akumulace uhlíku nastává v podmínkách vysoké světelné intenzity, nízkého obsahu živin nebo vody nebo solného stresu. Tyto zásoby uhlíku postupně podporují růst poté, co se stres zmírňuje. Tvorba škrobových zásob se odehrává v plastidech, takže jsou syntéza i zánik pevně

spojeny s fotosyntézou. (Chapin et al. 1990).

Kořeny slouží jako důležitý orgán skladování zásobních látek u mnoha druhů bylin (Buwai et Trlica 1977). Mezi hlavní dostupné nebo rozpustné sacharidové rezervy přítomné např. u trav patří cukry (glukóza, fruktóza a sacharóza), fruktany a škroby (Colby et al. 1965). Na chromatografu bylo zjištěno, že hlavním sacharidem rozpustným v ethanolu je sacharóza (Lytle et Hull 1980). Hlavními zásobními látkami u *Poa pratensis* a *Agrostis palustris* jsou rozpustné cukry, zvláště fruktany (Green et Beard 1969). Sprague a Sullivan také zjistili, že fruktany jsou nejdůležitějšími zásobními sacharidy *Dactylis glomerata* spolu s menším množstvím sacharózy a redukujících cukrů (Colby et al. 1965). Také u *Medicago sativa* a *Lotus corniculatus* jsou hlavními komponenty zásobních sacharidů škrob, sacharóza, glukóza a fruktóza (Nelson et Smith 1968). Primárním nestrukturálním sacharidem je škrob, zahrnující více než 72 – 77% celkových nestrukturálních sacharidů (dále TNC) v nadzemních a podzemních orgánech (Anderson et al. 1989).

2.2.2 Změny v obsahu zásobních látek z krátkodobého hlediska

Povětrnostní podmínky, zejména teplota, mají významný efekt na růst a sacharidové rezervy rostlin (Colby et al. 1965). Za podmínek malé listové plochy, nízké intenzity světla, nebo teplot nad optimální hodnotou pro růst, mohou být energetické rovnováhy látek negativní, neboť poptávky překračují fotosyntetické dodávky. Za takových podmínek jsou rezervy nebo přebytky sacharidů, pokud jsou k dispozici, pravděpodobně použity (Brown et Blase 1965).

Manipulace se světlem, živinami a vodou přímo indikuje, že úroveň zásobních látek je citlivá na krátkodobé změny v prostředí. Za přírodních podmínek úroveň sacharidů klesá během špatného počasí, když respirace a růst vyžadují zvýšení příjmu uhlíku (Burns 1972). Vodní deficit má vliv na ukládání a remobilizaci vodorozpustných sacharidů ze stonku. Rostliny při nedostatku vody ukládají méně sacharidů než rostliny, které jsou tomuto stresu odolné, může to být z důvodu zredukování listové plochy pro fotosyntézu a tím snížené množství produktů fotosyntézy (Davidson et Chevalier 1992). Bathurst et Mitchell (1969) zaznamenali obsah nejvíce 80 % v alkoholu rozpustných cukrů v podmínkách plného světla a nízkých teplot, a naopak při zastínění a vysokých teplotách byla produkce cukrů u pastevních druhů na nejnižší úrovni (Green et Beard 1969). Sullivan et Sprague (1965) prokázali, že sacharidové rezervy se akumulují rychle v chladném počasí (50-60 ° F), ale nehromadí se, či dokonce klesají v horkém počasí (70-80 a 80-90 ° F.) (Colby et al. 1965). Opačný trend byl zaznamenán u *Cynodon dactylon*. Sacharidy se hromadily za vyšších teplot přesto, že intenzita čisté fotosyntézy byla očividně nízká, kvůli vyššímu poměru list-kořen, ve srovnání k nižším teplotám (Schmidt et Blaser 1969). Studie ukázaly, že akumulace TNC je přímo ve vztahu k teplotě, která ovlivňuje respiraci. Maximální akumulace nastává při teplotách pod optimem pro růst. Akumulace může

též nastat i při optimálních teplotách, ale v menším poměru, kvůli vysoké úrovni respirace a obecně při oslabení rostliny. Pokud jsou všechny faktory prostředí v optimu pro růst, požadavek na sacharidy se využije na současnou fotosyntézu a sníží se tak úroveň TNC v zásobních orgánech (Younger et al. 1978). Obsah rozpustných sacharidů byl nejvyšší při vysoké světelné intenzitě s teplotami od 15 do 30° C (Garza et al. 1965).

Pokud jsou letní teploty rovnoměrně vysoké, budou se zásoby TNC ve tkáních neustále snižovat. Krátké periody vysokých teplot také sníží úroveň TNC. Pokud převládají mírné teploty po dlouhou dobu, úroveň TNC nemusí být ovlivněna, dokonce i růst pokračuje ve stabilním poměru (Younger et al. 1978). Obecně pro mladé rostliny jsou příznivé vysoké teploty; nicméně s postupujícím stářím rostlin se zvyšuje množství nefotosyntetizujících tkání a vysoké teploty zvyšují respiraci více, než zvyšují fotosyntézu, zvláště když takové teploty převládají v noci, kdy se fotosyntéza zastavuje (Garza et al. 1965).

2.2.3 Vliv zastínění na změny obsahu zásobních látek

Při redukci světla přírodním zastíněním jako například stromy u nízkých společenstev trav, také u plodin uměle zavedených, lze očekávat snížení fotosyntetické aktivity. Burton (1963) ukázal na redukci sacharidových rezerv v kořenech a oddencích stejně jako v procentu celkově dostupných sacharidů v pícech, když pobřežní *Cynodon dactylon* byl vystaven třem úrovním intenzity zastínění. Watkins (1963), pracující s rodem *Bromus*, zaznamenal podobnou reakci na sníženou intenzitu slunečního záření (Matches et al. 1963). Zastínění redukuje formování suché hmotnosti a množství sacharidů (Garza et al. 1965). Obsah škrobu u *Pisum sativum* při zastínění byl snížen o 53%. Zastínění 24 hodin způsobilo snížení hladiny cukru v listech a stonku až o 43% respektive snížilo hladinu škrobu v listech o 70% (Setter et al. 1984).

Data ukazují, že růst *Coronilla varia*, stejně jako jiných běžných bobovitých, je nejvíce ovlivněn světelnými podmínkami (Langille et McKee 1970). Matches et al. (1963) zjistili, že mladé rostliny *Medicago sativa* nejsou tolerantní k nízké světelné intenzitě. Světlo je kritický faktor prostředí jako výsledek zastínění společenstvem rostlin během vývoje pícnin, nebo když se světlo stane limitním faktorem růstu pícnin ve společenstvu bobovitých a trav (Garza et al. 1965). Evans (1964) ukázal, že všechny komponenty rostlinného růstu byly potlačeny nízkou intenzitou světla, ale kořenový růst byl ovlivněn více, než jiné komponenty. Sacharidy byly akumulovány a byly dostupné pro růst kořenů pouze v případě, že se metabolické požadavky pro jejich růst snížily (Khan et Wilson 1984). Kořenový růst tří variant *Coronilla varia* byl menší, než růst vrcholu. Redukce v růstu kořenů je připsána nízké mobilizaci sacharidů do kořenů a k tomu, že při nízké světelné intenzitě se produkují listy na úkor kořenů (Langille et McKee 1970).

Nízká intenzita světla nebo zastínění mělo za následek utilizaci TNC pro růst a respiraci, kvůli deficitu mezi poměrem energie, přeměňující se v metabolity a poměrem metabolitů, využívaných rostlinou. Výsledky předběžných studií ukázaly, že tento deficit se odráží v redukcii obsahu TNC ve vrcholové části *Bouteloua gracilis* (Khan 1980). Pokud je dodáváno plné světlo rostlině s vyčerpaným obsahem TNC, nadbytek produkce metabolitů je použit pro obnovení koncentrace TNC (Khan et Wilson 1984).

Produkce sušiny u *Festuca arundinacea* se zvyšuje s částečným zastíněním. Mladým rostlinám se daří nejlépe v 47% a 63% stínu. Starší rostliny mají největší produkci sušiny při 30% a 47% zastínění. Jak se úroveň zastínění zvyšuje, klesá produkce píce u *Triticum aestivum* a obsah rozpustných sacharidů u *Festuca arundinacea* i u *Triticum aestivum* (Stritzke et al. 1976). Schmidt u *Cynodon dactylon* zjistil, že obsah sacharidů v kořenech vzorků Tifdwarf, Tifgreen a FB-137 byl vyšší ve stínu, než na slunci (Schmidt et Blaser 1969). Toto může ukazovat na fakt, že zatímco délka dne nemusí být dominantním faktorem ve vývoji kořenů, je to důležitý faktor řídící změny v rezervě sacharidů, ke které dochází u trsnatých trav na podzim (Burns 1972).

2.2.3 Změny v obsahu zásobních látek v průběhu sezóny

Obecně zásoby sacharidů: 1) klesají s prudkým nástupem jarního růstu; 2) obnovují se po počáteční jarní ztrátě; 3) klesají během zapojovací fáze nebo během zrání, což závisí na druhu; 4) jsou obnovené po fázi zrání (Perry et al. 1974). V chladné části roku rostlina akumuluje fruktózu a sacharózu, zatímco v teplé části roku ukládá neredukující cukry a škroby (Schmidt et Blaser 1969). Green et Beard (1969) přidružují maximum redukcí cukrů k rapidnímu vegetačnímu růstu, maximum sacharózy k diferenciaci a největší množství zásobních polysacharidů ke krátké periodě, předcházející sekundárnímu růstu.

Škroby jasně ukazují na sezónní výkyvy a jsou hlavní zásobní frakcí. Cukry působí jako meziproducty syntézy a degradace. Jednou z významných výjimek je, že při stresu, jako je sucho nebo zima, může být škrob přeměněn na cukry a potom se sacharóza stává hlavní frakcí (Nelson et Smith 1968). Na to poukázali Lytle et Hull (1980). Sacharóza byla hlavním sacharidem extrahovaným ze stonků a kořenů během roku. Kořeny nikdy neobsahovaly více než 4% škrobu, zatímco v ethanolu extrahovatelných cukrů 20% suché hmotnosti na začátku jara a na podzim (Lytle et Hull 1980).

Procento TNC vždy klesá s počátkem růstu, dokud fotosyntéza prvních listů nezačne rostlinu zásobovat energií potřebnou pro respiraci a růst. Poměr doby a množství těchto TNC se snižuje variabilně mezi jednotlivými druhy a podmínkami prostředí (White et al. 1972). U vytrvalých rostlin rostoucích v sezónních podmínkách, zásoby uhlíku, dusíku a fosforu klesají, pokud je růst velmi rychlý a obnovují se, pokud se růst zastaví nebo vlivem stárnutí rostliny

dochází k recyklaci živin z listů zpátky do zásobních orgánů (Chapin et al. 1990). Mobilizace sacharidů související se stárnutím vytrvalých trav může vysvětlit vysoký letní vzestup obsahu cukrů v kořenech u vysokých forem (Lytle et Hull 1980). Sezónní vzorce shromažďování zásob ve vztahu k růstu naznačují, že zvýšení obsahu zásobních látek na konci sezóny může konkurovat růstu. Živinové limity u druhu ostřice *Eriophorum vaginatum*, rostoucí v tundře, zmenšují růst tohoto druhu, pokud akumulace rezerv začíná pozdě v létě. Za předpokladu přidání živin, růst i akumulace rezerv (ve formě cukrů, argininu a cukernatých fosfátů) pokračuje současně (Chapin et al. 1990).

Srovnáváním sezónních reakcí, Troughton zjistil, že rezervy sacharidů v kořenech různých pícninových trav obecně snižují svou koncentraci s růstem výhonků brzy na jaře a poté ji zvyšují během pozdního jara a léta (Green et Beard 1969). Naopak u *Onobrychis viciaefolia* TNC v kořenech vykazovaly jen menší cyklické změny a na nízké úrovni zůstaly až do pozdního léta a uvaďnutí. To podpořilo hypotézu, že růst tohoto druhu brzy na jaře je závislý především na sacharidech syntetizovaných ze stávající listové plochy (Cooper et Watson 1968).

Weinmann uvedl, že vysoký podíl sacharidů u *Cynodon dactylon* byl obecně nejlépe využit na jaře a korespondoval s rašením nových výhonků. Listy hromadily sacharidy během celého vývoje až do jejich opadu. (Schmidt et Blaser 1969). Roční kolísání v zásobách jednoduchých sacharidů v kořenech *Spartina alterniflora* ukázalo, že mezi březnem a dubnem byly rezervy mobilizovány pro využití v počátcích růstu. V březnu kořeny vysoké formy *S. alterniflora* obsahovaly více než 60mg jednoduchých sacharidů na gram suché hmoty, než nízké formy: 198 mg/g pro vysoké formy a 144 mg/g pro nízké (Lytle et Hull 1980). Brown zjistil, že obsah TNC u *Poa pratensis* se zvyšuje na podzim a na jaře (Younger et al. 1978).

Sekundární rostlinný růst v pozdním létě redukuje koncentraci sacharidových rezerv (Green et Beard 1969). Úroveň rozpustných sacharidů rychle klesá během druhé poloviny května s nástupem maximálního vegetativního vývoje a s nástupem maximálního prodlužování stébel a vzniku a vývoje semen. Nízká úroveň sacharidů v červnu a začátkem července ukázala na kritické období managementu (Colby et al. 1965). U *Poa pratensis* hladina glukózy a fruktózy poklesla na stopové množství uprostřed července, v souvislosti s nástupem letní dormance. Množství sacharózy a oligosacharidů zůstalo relativně konstantní (Green et Beard 1969). Koncentrace TNC v nadzemních a podzemních tkáních *Panicum virgatum* se zvýšily lineárně od pozdního vegetačního stádia v červnu do mléčného stádia uprostřed srpna. Tyto koncentrace se od srpna změnily jen mírně. Od června do července byla koncentrace TNC v nadzemních orgánech průměrně o 19% vyšší než v podzemních orgánech. Od srpna do konce září byla koncentrace TNC průměrně 126 g/kg. (Anderson et al. 1989). Během kvetení a tvorby semen v srpnu, obsah jednoduchých cukrů ve vysokých stoncích *Spartina alterniflora* byl kolem 10% suché hmotnosti, ale rychle poklesl mezi zářím a říjnem, což bylo časově shodné s poklesem v kořenech. Stonkové tkáně nízkých rostlin udržely relativně vysoký obsah

jednoduchých cukrů během října a obsah sacharidů v kořenech se zvýšil během podzimu a zimy. (Lytle et Hull 1980). V Riverside a Santa Ana byla úroveň TNC u *Poa pratensis* nižší na začátku října, pravděpodobně se projevil efekt předcházejících letních vysokých teplot (Younger et al. 1978).

Obecně nejvyšší obsah sacharidů v nadzemní biomase se vyskytuje ve druhé polovině května. Pro kontrast, podzemní biomasa rostlin v tomto období obsahuje nejmenší množství sacharidů, jako důsledek jejich mobilizace pro podporu růstu nadzemních orgánů. Nejvyšší obsah sacharidů v kořenech se vyskytuje od začátku dubna a postupně se snižuje do první poloviny května. Další nárůst rezerv v kořenech nastává od srpna do září. Obsah sacharidů v nadzemní biomase klesá významně od konce května kvůli translokaci rezerv k akumulaci do podzemních orgánů. Tato akumulace je podstatná pro intenzivní růst nadzemních částí a nových kořenů následující jaro (Fiala 1993). Pokud jsou zásobní sacharidy v kořenech pohotově dostupnými energetickými zdroji pro růst a další metabolické procesy, znalosti vzorců sezónní akumulace a využití celkově dostupných sacharidů mohou mít význam pro pochopení reakcí vytrvalých rostlin (Langille et al. 1968).

2.3 Vliv kosení na růst rostlin a obsah zásobních látek

2.3.1 Obnova růstu po kosení a kolísání zásobních látek

Priměřené množství sacharidových rezerv je důležité pro vytrvalé rostliny pro přežití zimy, začátek růstu na jaře a znovuobnovení růstu po kosení do té doby, než je fotosyntéza adekvátní pro vyrovnání energetických potřeb rostliny (White et al. 1972). Míra znovuobnovení růstu u vytrvalých píceňin po kosení nebo po pastvě je ovlivněna dvěma faktory: a) indexem listové plochy a konkurenčního zachycení světla, b) reutilizací sacharidů uložených v oddenku, stolonech, nebo kořenech. Pečlivě posečené rostliny měly velice nízký LAI a tudíž i denní akumulace sušiny byla nízká. Optimální LAI se liší u každého druhu rostliny (Ward et Blaser 1961).

Několik studií indikovalo, že kosení nebo pastva snižuje kořenovou hmotu, zatímco jiné studie ukázaly malou nebo žádnou změnu v kořenovém systému po defoliaci. Růst kořenů a zvyšování rezervy sacharidů je důležité pro udržení produkce píce po defoliaci (Buwai et Trlica 1977). Ihned po posečení drnu nastanou negativní energetické bilance, protože rostlina potřebuje energetické a uhlíkové kostry pro tvorbu nových tkání, ale jelikož má rostlina nízkou listovou plochu, tak je rychlost růstu dosti omezena. V důsledku toho jsou rezervy sacharidů využity k tvorbě nových listů a výhonků a jejich zásoba je tímto snížena na nízkou úroveň. Když rostliny znovu získají listovou plochu, je více energie k dispozici (Brown et Blase 1965). Několik vědců uvedlo, že kosení nebo pastva opravdu snižuje hmotnost kořenové soustavy

(Hanson et Stoddart 1940; Weaver 1950; Hedrick 1958; Schuster 1964). Weaver et Darland (1947) zjistili, že nekosené rostliny měly větší kořenovou hmotnost a více postranních větví. Naopak hlubší kořeny a méně mrtvého kořenového materiálu vykazovaly kosené rostliny (Buwai et Trlica 1977).

Nízký obsah sacharidů limituje růst rostliny během prvních 2 až 7 dní po kosení a tato pomalá obnova růstu snižuje produkci během následujícího exponenciálního růstu. Navíc výhonky zaniknou, pokud úroveň sacharidových rezerv poklesne pod kritickou úroveň (White et al. 1972). Vzhledem k tomu, že při sklizni odebereme největší část z fotosyntetického aparátu, na kterém jsou závislé vysoké výnosy, používá potom rostlina naakumulované sacharidové rezervy k znovuobnovení růstu a to vede k jistému vysílení rostliny, jestliže se tento proces opakuje dříve, než je rostlina schopna znovu naakumulovat dostatečné množství sacharidů (Booyesen et Nelson 1975). Velké vyčerpání TNC může zvýšit vnímavost rostliny k poškození při kosení; pokud jsou rezervy použity ke zvětšení listové plochy, částečně se vyrovnává ztráta rezerv zvyšující se fotosyntetizující plochou (White et al. 1972). Většina rostlin strádá při využití velkého množství jejich zásobních sacharidů. Studie obecně zdůrazňují závažnost poklesu sacharidových rezerv jako odpověď na kosení, ale strádáním rostliny jen upozorňují na malý pozůstatek sacharidů při frekventovaném kosení, které silně potlačuje obnovení růstu. Pokud jsou rostliny opakovaně koseny a ponechány ve tmě, jako prevence proti fotosyntéze, obecně se zastaví obnova jejich růstu dostatečně dlouho předtím, než dojde k vyčerpání sacharidových rezerv (Chapin et al. 1990).

Úroveň TNC klesá během brzké vegetační obnovy růstu, následující po kosení a poté vzrůstá, když je listová plocha dostatečná k zajištění fotosyntézy pro růst a rozdělování látek do kořenů (Gossen et al. 1994). Jak se zvyšuje fotosyntetizující plocha po kosení, úroveň sacharidových rezerv v kořenech se zvyšuje (Davis et al. 1995). Frekventovaná nebo nevhodná sklizeň může způsobit pokles rezerv TNC, pokles růstu a ztrátu na výnosech (Sheaffer et al. 1988); proto by měly být podzimní rezervy TNC využity jako indikátor stresu, který je způsoben právě frekvencí sklizně a projeví se na porostu (Gossen et al. 1994). Pokud jsou defoliace častější a vážnější, tak se sacharidové rezervy mohou snižovat a časové intervaly k jejich doplnění mohou být příliš krátké. Proto se tlak kosení a pastvy musí regulovat, aby nedocházelo k závažným defoliacím a aby bylo umožněno vytvoření dostatečné listové plochy, kterou je třeba zachovat po celé vegetační období pro dostatečnou prosperitu a životaschopnost rostliny (Booyesen et Nelson 1975).

Vytrvalé bobovité pícniny se mohou odlišovat v obsahu zásobních látek v kořenech podle odezvy na různé typy obhospodařování (Davis et al. 1995). Bylo zjištěno, že v kořenech *Lotus corniculatus* se snižoval obsah TNC od zahájení růstu po kosení. Zásoby sacharidů neakumuloval v kořenech, protože byly použity pro růst nadzemní části a aktivní úžlabní větvení. Toto vysvětluje, proč je u tohoto druhu důležitější zbytková listová plocha k obnovení

růstu, než zásoby sacharidů v kořenech. Na rozdíl od vojtěšky, která akumuluje rezervy v kořenech a tyto využije pro obnovu růstu po kosení (Nelson et Smith 1968). Koncentrace TNC ve stonkových bázích *Paspalum dilatatum* byla 1,5-2krát vyšší než v kořenech, to ukazuje, že výraznější snížení sacharidových rezerv po každé následné sklizni bylo znatelnější u kořenu, než u rezerv ze stonkových bází. Neporušené výhonky poskytují rostlině více fotosyntetické plochy a míst k ukládání sacharidových rezerv, které mohou být použity podle požadavků rostliny k okamžitým metabolickým potřebám nebo uloženy jako rezervy (Watson et Ward 1970). Po kosení *Coronilla varia* vykazuje vyčerpání zásobních sacharidů, charakteristické pro mnoho bobovitých. Pravděpodobně kvůli menší obnově růstu po kosení, srovnatelnému s *Medicago sativa*, *Coronilla varia* vstupuje do zimní periody s relativně vysokou úrovní celkových dostupných sacharidů (Langille et al. 1968).

Také doba kosení je důležitá, protože včasné poslední kosení poskytne rostlině dostatek času na akumulaci sacharidů k ochraně proti zmrznutí (Cooper et Watson 1968). Například rostliny sklizené pozdě v sezóně, schopné obnovení růstu před příchodem mrazů, vstupují do zimy s nižším obsahem TNC a následující jaro začínají s významně nižším obsahem TNC v porovnání s rostlinami sklizenými dříve (Forwood et al. 1988). U *Onobrychis viciaefolia* a *Medicago sativa* byla původní karbohydrátová úroveň dosažena rychleji při pokosení na konci sezóny než na počátku léta (Cooper et Watson 1968). Naopak, rostliny sklizené velmi pozdě, bez šance na obnovení růstu (žádné vyčerpání TNC rezerv) před příchodem mrazu, ukazují úroveň TNC podobnou těm rostlinám, které mají adekvátní odpočinek po defoliaci (Owensby et al. 1970; McKendrick et al. 1975) (Forwood et al. 1988).

Průměrná koncentrace TNC v nadzemních a podzemních orgánech *Panicum virgatum* klesala na 28 a 17 g/kg respektive 3 týdny po kosení, když první sklizeň proběhla v druhé polovině června nebo později. U rostlin, pokosených před 19. červnem, poklesly na pouhých 5 a 2 g/kg. Koncentrace TNC v nadzemních orgánech u později pokosených rostlin byla o 8 g/kg nižší než u dříve pokosených rostlin, zatímco koncentrace TNC v podzemních orgánech byla průměrně 44 g/kg u obou skupin 3 týdny po pokosení (Anderson et al. 1989). Výhonky s vyšším podílem sacharidových rezerv v době sečení vyprodukovaly větší množství sušiny, než vyprodukovaly výhonky, které měly nižší podíl sacharidových rezerv, avšak zásoba sacharidů byla méně důležitá než stupeň defoliace (Watson et Ward 1970). Koncentrace sacharidů 10 až 15% může být považována za nejnižší minimální úroveň nezbytnou pro zajištění rychlé obnovy po defoliaci. Proto, jak ukazují data, by se zdálo, že v průběhu sezóny vytvořené rezervy sacharidů u *Medicago sativa*, mohou být dostatečně vysoké ve fázi kvetení k poskytnutí odpovídající energie pro rostlinu, aby vydržela odolávat nepřízním, jako je defoliace (Matches et al. 1963). Ve strništi kvetoucích výhonů *Dactylis glomerata* nekosených do 15. června byl vyšší obsah TNC než u nekvetoucích výhonů, využívaných stejným způsobem. Nicméně, údaje naznačují, že obsah TNC ve strništi byl snížen během prvních 2 týdnů po kosení a 4 týdny po

sklizni byla obnovena původní úroveň. Úroveň sacharidových rezerv ve strništi byla obnovena asi 30 dní po kosení, proto obnovovací perioda 30-35 dní by mohla být odpovídající pro podpoření vitality rostliny (Taylor et Templeton 1966).

2.3.2 Význam kosení a jeho vliv na luční společenstva

V druhově bohatých travních porostech je způsob obhospodařování klíčovým momentem při jejich údržbě, která je základním prostředkem jejich ochrany. Většina cenných travních porostů je v Bílých Karpatech, podobně jako v celé střední Evropě, chráněna, čímž je vyloučena možnost jejich zničení například výstavbou sídlišť. Na rozdíl od lesů, skalních stěn nebo sutí však lokality s travními porosty vyžadují ve střední Evropě pravidelnou údržbu, tedy kosení či pastvu, aby nezanikly (Petříček 1999) (Klimeš et al. 2008).

Snad každý laik si je vědom, že nekosená louka dříve nebo později zaroste křovím a později lesem. Na většině bělokarpatkých luk je tento proces mimořádně rychlý, protože příslušné druhy dřevin jsou v dostatečné hustotě přítomné na všech lokalitách. Po přerušení kosení tedy mohou okamžitě využít nabízený prostor. Méně je zřejmé, že kosení je selektivní faktor, ovlivňující jednotlivé druhy různou měrou v závislosti na jejich velikostech a množství zásob uložených pod zemí. Regenerace větších druhů po kosení je pomalá a jejich kompetiční vliv na menší druhy je na jistou dobu silně potlačen, takže i druhy, které by společně bez narušení nemohly koexistovat, spolu díky kosení přežívají (Klimeš 2008).

Na bělokarpatských loukách však existují i další faktory, které se uplatňují do jisté míry obdobným způsobem. Prvním z nich jsou letní přísušky. Je nápadné, že lokality s druhově nejbohatšími lučními porosty jsou v Bílých Karpatech vždy orientovány k západu, jihozápadu až jihu. Na rozdíl od podobných lokalit v jiných územích je zde půda poměrně hluboká a má značnou vodní kapacitu. Rovněž jemné zrnitostní složení půd na karpatském flyši, který většinou tvoří vrstvy s mírně odlišnou strukturou, výrazně zpomaluje vysychání půdního profilu i při vysokých letních teplotách. Přesto může v létě po pokosení horní vrstva půdy silně vysychat. Zatímco dlouhodobé sucho vede k značné mortalitě teplomilných druhů v oblastech, kde je na výslunných svazích mělký půdní profil, na bělokarpatských loukách většina jedinců přežívá, byť jejich růst je v tomto období silně omezen. Mohutnější rostliny, které jsou navíc zpravidla náročnější na přísun vody, trpí v těchto podmínkách více než malé druhy, což opět přispívá k potlačení konkurenčních vlivů a ke koexistenci více druhů (Klimeš 2008).

Je evidentní, že pro všechny typy luk, včetně bělokarpatských, je pro udržení velkého počtu druhů klíčové používat vhodný způsob obhospodařování. Pestrost růstových forem, fenologie a konkurenčních vlastností jednotlivých druhů naznačuje, že pravidelné kosení jednou ročně v jednotlivých letech prováděné od června do září, nejlépe mozaikovitým způsobem, je při daném stavu luk nejvhodnější (Klimeš 2008).

Louky zůstanou i v budoucnu ekosystémem blížícím se požadavky na údržbu například trávníku v parku. Pokud tato údržba nebude zajištěna, povede to zákonitě k ústupu a vymizení mnohých druhů, v první řadě těch, které jsou již dnes vzácné a ohrožené. Bělokarpatké louky tedy jsou osobitými a velmi dynamickými společenstvy, mimořádně citlivými na malé změny ve způsobu obhospodařování, chodu počasí a přísunu živin. V České republice představují svým druhovým složením, kulturní historií i rozlohou unikátní typ vegetace, který mimo Bílé Karpaty nemá obdoby (Klimeš 2008).

3. METODIKA

3.1 Popis lokality

Národní přírodní rezervace Čertoryje je komplex rozsáhlých, druhově velmi bohatých luk s četným výskytem chráněných a ohrožených rostlin a živočichů. Jedná se o jedno z nejcennějších území CHKO Bílé Karpaty. Krajinářsky to je ojedinělé území, které nemá obdobu v celé střední Evropě.

NPR Čertoryje je součástí vymezeného krajinného celku Vojšická vrchovina. Louky jsou ohraničeny převážně bukovými lesy s vyvinutým keřovým lemem. Leží v jihovýchodní části Moravy v okrese Hodonín. Nadmořská výška je 430-440 m. Rezervace byla vyhlášena 17. 6. 1987. Leží v katastrálním území obcí Hrubá Vrbka, Kněždub a Tvarožná Lhota. Celková výměra rezervace činí 325,6 ha, ochranného pásma 369,3 ha (Bravencová et al. 2004).

3.1.1 Geomorfologické podmínky

NPR Čertoryje leží v jihozápadní části Bílých Karpat, v Žalostinské vrchovině. Území rezervace je charakteristické dosti hlubokou členitostí s velkými výškovými rozdíly. Nejvyšším bodem území je vrchol Kobyla (548), který je současně nejvyšším bodem moravské části Žalostinské vrchoviny. Nejnižší bod se nachází ve výšce 311 m v údolní nivě potoka Járkovce. Průměrná sklonitost území se pohybuje v rozmezí 6-14°. Severozápadní svah Čertoryjí je mírný, jihozápadní pak je příkřejší a spadá do údolí potoka Járkovce (Bravencová et al. 2004).

3.1.2 Geologické podmínky

Převážná část CHKO Bílé Karpaty na obou stranách pohoří náleží k flyšovému pásmu, jež je součástí magurského flyšového příkrovu. Flyšem se rozumí mnohonásobné střídání různých usazených hornin – v Bílých Karpatech zejména pískovců, řídkěji slínovců – ve vrstvách silných od několika centimetrů až do několika metrů (Pechanec et Jongepierová 2008). Území rezervace, ve kterém probíhala studie, leží na tomto magurském flyši, který je zde tvořen vrstvami jílovců malých mocností (většinou pestře zbarvených) a vrstvami pískovců o větších mocnostech, které v území převládají. Důležitou vlastností většiny typů flyšových pískovců Bílých Karpat je častý obsah uhličitánu vápenatého (Bravencová et al. 2004).

3.1.3 Hydrologické podmínky

Území odvodňuje říčka Radějovka a její levostranný přítok, potok Járkovec. Oba toky pramení v ochranném pásmu rezervace poblíž slovenských hranic a protékají územím severozápadním směrem (Jongepier et Jongepierová 1990, Dostál et Petrujová in Kuča et al. 1992). V letních měsících toky Járkovce a Radějovky často téměř vysychají. V rezervaci se

nachází i několik drobných periodických toků, které jsou však kromě brzkého jara a období vytrvalých dešťů vyschlé. Významným prvkem území jsou luční svahová prameniště, kterých je v rezervaci okolo čtyřiceti. Nejčastěji se vyskytují na jihozápadním a severovýchodním svahu nad údolím potoka Járkovce (Bravencová et. al. 2004).

3.1.4 Klima

V jednotlivých částech NPR Čertoryje nejsou patrné výrazné klimatické rozdíly. Území je řazeno do mírně teplých oblastí MT10, MT5 a MT3 (Quitt 1971, 1975). V oblasti MT10 leží severní část rezervace. Je zde dlouhé, teplé léto a krátká, mírně teplá a suchá zima. Průměrné červencové teploty dosahují 17-18 °C. Oblasti MT5 a MT3 se liší od MT10 kratším létem a delší, vlhčí zimou. Průměrná červencová teplota činí 16-17 °C. Sem spadá jižní část studovaného území.

Údaje o teplotách a srážkách pocházejí z klimatické stanice ve Strážnici. Maximum srážek zde připadá na červen až srpen, minimum pak na leden až březen. Nejteplejším měsícem roku je červenec s průměrnou teplotou 19,9 °C, nejchladnějším je leden s průměrnou teplotou – 1,9 °C (Bravencová et. al. 2004).

3.2 Studovaný druh

Lathyrus niger (L.) BERNH je vytrvalá bylina. Kořeny jsou dlouhé; oddenky krátké, silné, dřevnatější. Lodyhy jsou přímé, (20-)40 – 100 cm vysoké, 4hranné, rýhované, olysalé, ojímněné, za sucha černající, větvené. Listy se 4 - 6(-8) páry lístků, včetně listu zakončené tenkým, 2 – 4 mm dlouhým hrotem; palisty polostřelovité, úzce kopinaté až čárkovité, špičaté; lístky krátce řapíkaté, vejčité až podlouhlé, na vrcholu tupé, zaokrouhlené nebo náhle zašpičatělé, na bázi náhle zúžené, se zpeřenou žilnatinou, na svrchní straně zelené, na spodní nasivělé, za sucha černající, řapíčky asi 1 mm dlouhé. Stopky květenství jsou delší než podpůrný list, olysalé; květenství s 3 – 8 (-10) květy; kalich šikmo zvonkovitý. Lusky se semeny jsou v obrysu podlouhle čárkovité, v mládí prýtlivé chlupaté, později lysé nebo olysalé, hnědé až černohnědé. Semena obvykle kulovitá, řidčeji vejčitá až mnohostranná. Druh je proměnlivý zejména ve velikosti a tvaru lístků, také v barvě květů (Slavík et al. 1995).

L. niger se vyskytuje v listnatých lesích, lesních lemech, křovinatých stráních; na humózních, hlinitých až jílovitých půdách a na sušších a teplejších stanovištích. Převážně ve společenstvech svazu *Quercion pubescenti-petraeae*. V ČR se vyskytuje hojně v termofytiku, v teplejších částech mezofytika roztroušeně (sv. Čechy), ve vyšších a chladnějších polohách, zejména v s., z. a j. Čechách a na s. Moravě, je velmi vzácný nebo chybí. V planárním až suprakolinním stupni se vyskytuje hojně až roztroušeně (Slavík et al. 1995).

Lathyrus niger má hlavní kořen a další zásobní orgány. Pupy se nachází v úrovni nad 10 cm má více než 10 sezónních pupenů; od 0 do 10 cm má 1 – 10 sezónních pupenů; 0 cm má 1 – 10 sezónních pupenů a od 0 do -10 cm má méně než 10 vytrvalých pupenů (Klimešová et Klimeš 2005).

3.3 Odběr vzorků

Během vegetační sezóny 2006 proběhlo celkem pět odběrů (21. dubna, 18. května, 8. června, 23. srpna a 7. října) na lokalitě Čertoryje v Bílých Karpatech. Pro pokrytí variability v rámci studované oblasti se odebíralo celkově na deseti stanovištích, z nichž každé mělo velikost cca 5 x 5 metrů. Cílem bylo porovnání rostlin druhu *Lathyrus niger* rostoucích na louce a v lese pro vyjádření rozdílu v zásobení rostlin sacharidy v různých podmínkách.

Při každém odběru byly odebrány na každém stanovišti čtyři rostliny *Lathyrus niger*, dva jedinci v lese a dva na louce. Každá rostlina byla rozdělena na stonkovou a kořenovou část. Stonková část se zvážila, usušila při 80 °C a opět zvážila na analytických vahách (Kern 770). Listy byly naskenovány a následně upraveny ve Photoshopu 7. Podle počtu zjištěných pixelů a rozlišení (300 DPI) se vypočetla specifická plocha listu (m²/kg). Podzemní rostlinné orgány byly promyty a zváženy přímo v terénu. Zabalily se do alobalu a byly umístěny do tekutého dusíku. Tyto vzorky se poté lyofilizovaly. Po lyofilizaci byly znovu zváženy v laboratoři a rozdrceny ve šrotovníku na jemný prášek.

3.4 Analýzy sacharidů v kořenech rostlin

V kořenech studovaného druhu *L. niger* byly stanoveny obsahy škrobů a volných transportovatelných sacharidů (glukóza, fruktóza a sacharóza).

3.4.1 Stanovení škrobu

Pro stanovení škrobu byla použita enzymatická metoda AA/ AMG 11/01 (kit od firmy Megazyme).

Podle této metody se škrob hydrolyzuje ve dvou fázích. V první fázi dochází k částečné hydrolyze a úplnému rozpuštění škrobu pomocí termostabilní α -amylázy. Ve druhé fázi se škrobové dextriny kvantitativně hydrolyzují na glukózu pomocí amyloglukosidázy. Množství glukózy, která vznikla rozkladem škrobu ve vzorku, se poté stanovilo na spektrofotometru při 510 nm, vzorek se obarvil reagentii pro stanovení glukózy.

Vzorky kořenů, které byly rozemleté na šrotovníku, se dále dosušely při 50°C a poté se přesně navážilo 100 mg vzorku (analytické váhy Mettler AE 163) a přemístily se do

skleněných zkumavek. Jako kontrola byl navážen kukuřičný škrob ve stejném množství. Do každé zkumavky se pomocí pipety přidalo 5 ml 80% etanolu a vložily se do horké vodní lázně (Memmer GmbH, Schwabach, Germany) o teplotě 83°C na dobu 12 minut a každé 3 minuty se promíchaly na vortex mixéru. Zkumavky byly umístěny do centrifugy (centrifuga Janetzki T23) a odstředěny při 3000 rpm po dobu 10 minut a supernatant se poté slil do 25 ml lahvičky. Celý proces extrakce se třikrát opakoval. Supernatant se nechal odpařit při 50°C. Poté bylo přidáno 10 ml destilované vody a alikvotní podíl byl převeden do plastové lahvičky a vložen do mrazničky (tento extrakt se dále použil pro stanovení volných sacharidů, viz kapitola 3.4.2).

Po slítí supernatantu se do zkumavek přidalo 0,2 ml vodného roztoku etanolu pro lepší rozptýlení a poté proběhlo krátké třepání na vortexu, než vzorek uvolnil ze dna. Okamžitě byly přidány 3 ml termostabilní alfa-amylázy (300 jednotek U) v MOPS pufru (Mops - sodná sůl 50mM, pH 7,0; chlorid vápenatý 5mM, azid sodný 0,02 %). Poté se zkumavky opět protřepaly na vortexu a nechaly se inkubovat ve vroucí vodní lázni po dobu šesti minut (Po 2 a 4 minutách znovu protřepány). Po vyjmutí z vroucí vody se zkumavky umístily na 30 minut do další vodní lázně o teplotě 50°C a bylo přidáno 4 ml pufru octanu sodného (200 mM, pH 4,5) a 0,1 ml amyloglukosidázy (20 U). Během inkubace se zkumavky opět 2x protřepaly.

Ze zkumavek byly vzorky kvantitativně přeneseny do 100 ml odměrných baněk, promyty destilovanou vodou a důkladně promíchány a protřepány. Z odměrné baňky byl odebrán alikvotní podíl a ten byl odstředěn při 3000 rpm po dobu 10 minut. Pomocí pipety se dvojmo přeneslo 0,1 ml odstředěného vzorku na dno skleněné testovací zkumavky. Do každé zkumavky byla dále přidána 3 ml GOPOD reagentie, stejně tak do zkumavek s glukózovou kontrolou a s reagenčním slepým vzorkem. Poté proběhla inkubace ve vodní lázni při 50°C po dobu 20 min. Absorbance každého vzorku na glukózové kontroly byla odečítána při 510 nm na spektrofotometru (Spekol 210).

3.4.2. Analýza volných sacharidů

Analýza volných sacharidů se provedla metodou kapalinové chromatografie na systému ICS-3000 od firmy Dionex, s elektrochemickým detektorem a kolonou CarboPac PA1. Jako eluent byl použit 200 mM NaOH. Standardy fruktózy, glukózy a sacharózy se použily od firmy Dr. Ehrenstorfer.

3.5. Statistické zpracování

Pro zhodnocení byl použit program Statistika (Anon. 1996), aplikace Obecných Lineárních Modelů (ANOVA, MANOVA). Pokud v analýzách vystupovala biomasa, jakožto vysvětlovaná proměnná, byla data logaritmicky transformována – funkce $\text{Log}(x+1)$ - pro dosažení normálního rozdělení dat, ze stejných důvodů byla data transformována arcsinovou funkcí u procentuálních dat (investice do jednotlivých orgánů, obsah vody, koncentrace TNC). Charakteristiky nadzemních částí (SLA, obsah vody v listech a ve stoncích) byly počítány samostatně pro první 3 odběry před pokosem.

Pro grafické znázornění byl použit statistický program Systém R (R Development Core Team 2008). V grafech byl znázorněn medián pro větší vypovídací schopnost oproti průměru.

3.6 Seznam zkratk

CHKO – chráněná krajinná oblast

NPR – národní přírodní rezervace

LAI – index listové plochy (leaf area index)

SLA – specifická listová plocha (specific leaf area)

TNC – celkové množství nestrukturálních sacharidů (total nonstructural carbohydrates)

CGR – růstový poměr (crop growth rate)

Nomenklatura je v celé práci sjednocena dle Slavík (1995).

Práce byla podpořena grantem GAČR 526/06/0723 (viz. kapitola 7), který se zabýval studiem funkčních vlastností různých druhů rostlin na suchých loukách Bílých Karpat a na vlhkých loukách u Českých Budějovic. Pro všechny zkoumané druhy byla stanovena stejná metodika. Stejně tak byla tímto grantem podpořena diplomová práce Olivy (2009), který studoval druh *Filipendula vulgaris* na loukách v Bílých Karpatech.

4. VÝSLEDKY

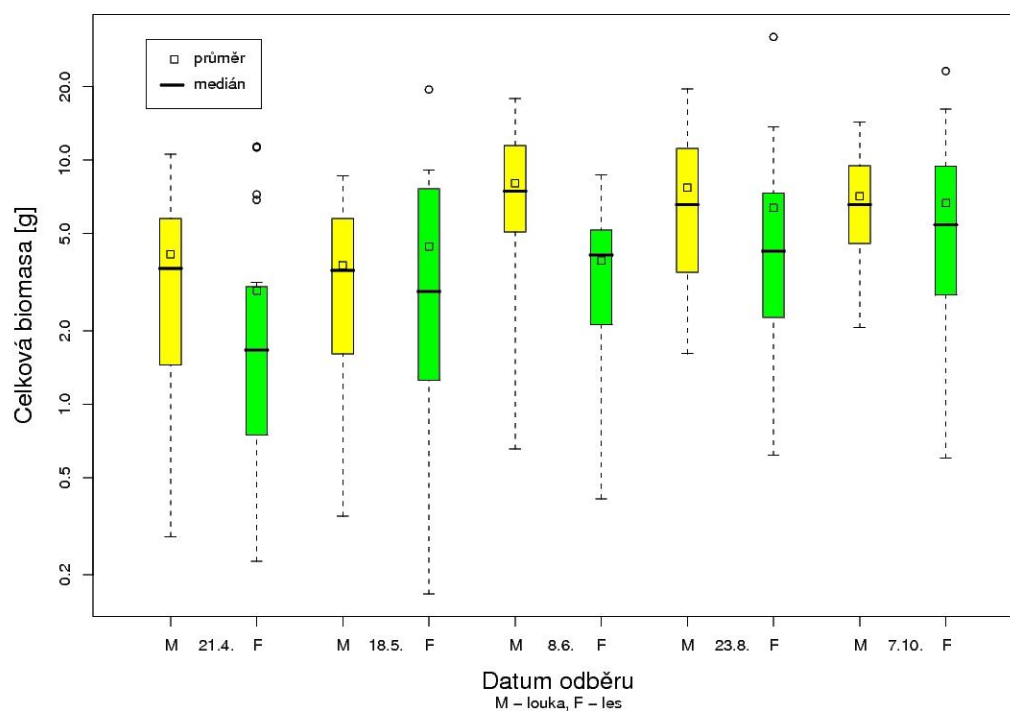
4.1 Růstové parametry druhu *Lathyrus niger*

Produkce celkové biomasy se prokazatelně měnila během vegetační sezóny. Stejně tak významný byl vliv biotopu (louka x les). U interakce času a biotopu nebyla změna statisticky prokázána (Tabulka 1).

Tabulka 1: Změna hmotnosti celkové biomasy druhu *L. niger* v průběhu sezóny

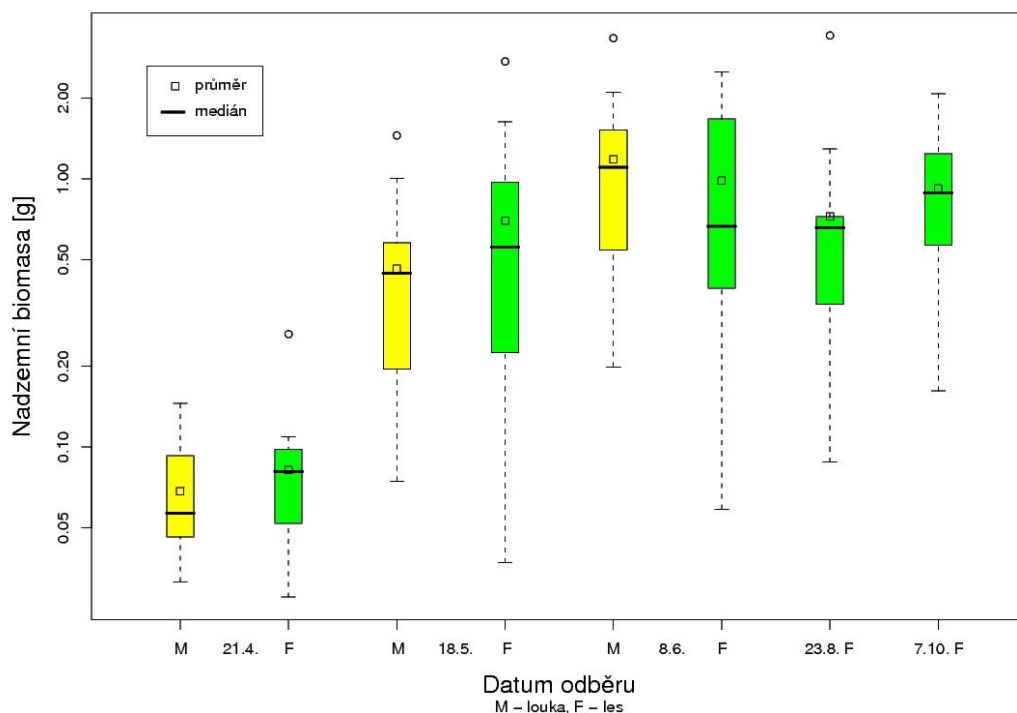
	d.f.	F	p
Čas	4	7.141	0.000
Biotop	1	8.356	0.004
Čas*Biotop	4	1.478	0.159

Nejvyšší průměrná produkce biomasy na louce byla zjištěna v červnu (8 g) a celkově byla biomasa *L. niger* rostoucího na louce větší, proti rostlinám v lese. V biotopu lesa biomasa postupně narůstala s menší intenzitou, přičemž nejvyšší průměrné hodnoty (6,7 g) dosáhla na podzim, při posledním odběru (Obr. 1). Vliv kosení louky, v termínu kolem 20. 7. 2006, významně poznamenal pouze nadzemní část rostlin (viz. dále Obr. 2).



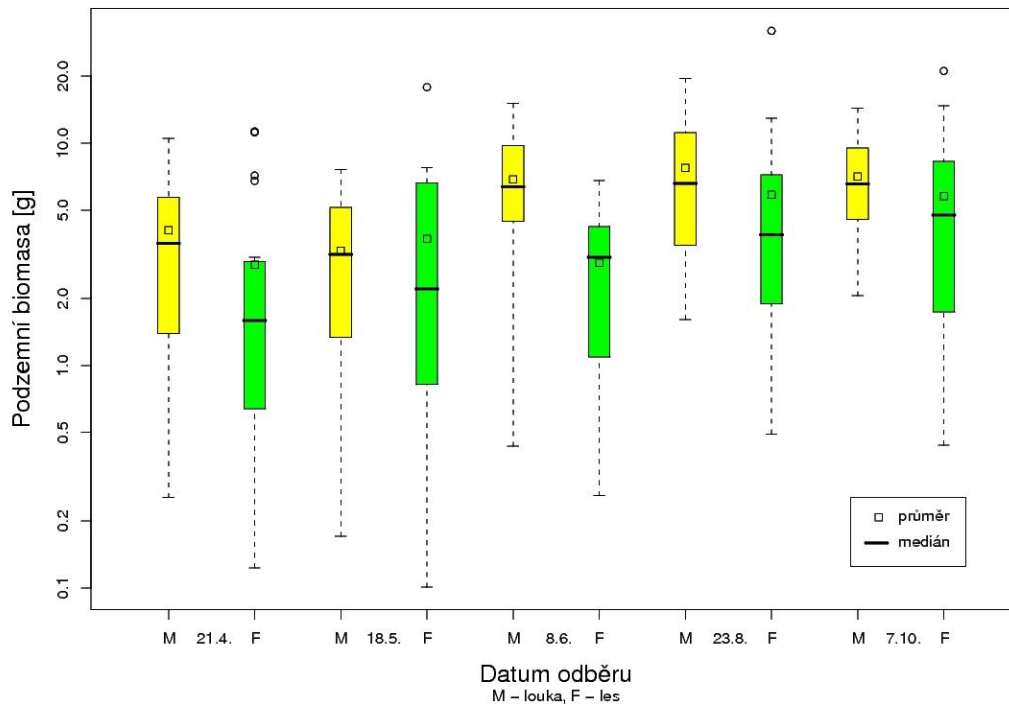
Obr. 1: Změna hmotnosti celkové biomasy druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Byla zjištěna větší produkce nadzemní biomasy u rostlin rostoucích v lese, které byly celkově větší a tvořily větší listy, než rostliny na louce. V obou biotopech dosáhly rostliny vyšších průměrných hodnot v červnu, na louce 1,2 g a v lese 0,9 g. Poté proběhlo kosení louky, kolem 20. 7. 2006, a nedošlo již k regeneraci druhu *L. niger*. V lese byl zjištěn mírný pokles během letních měsíců a poté opět mírný nárůst zjištěný při podzimním odběru (Obr. 2).



Obr. 2: Změna hmotnosti nadzemní biomasy druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Naopak produkce podzemní biomasy dosahovala vyšších hodnot u rostlin *L. niger* odebraných na louce. Průměrně se hodnoty pohybovaly v intervalu od 3 do 8 g. Maxima dosáhla v pozdním létě, jak ukázal srpnový odběr, až téměř 20 g. V biotopu lesa byla tato produkce celkově nižší, přičemž maxima dosáhla ještě později, než na louce. Průměrně zde hodnoty kolísaly od 2,5 do 6 g (Obr. 3).



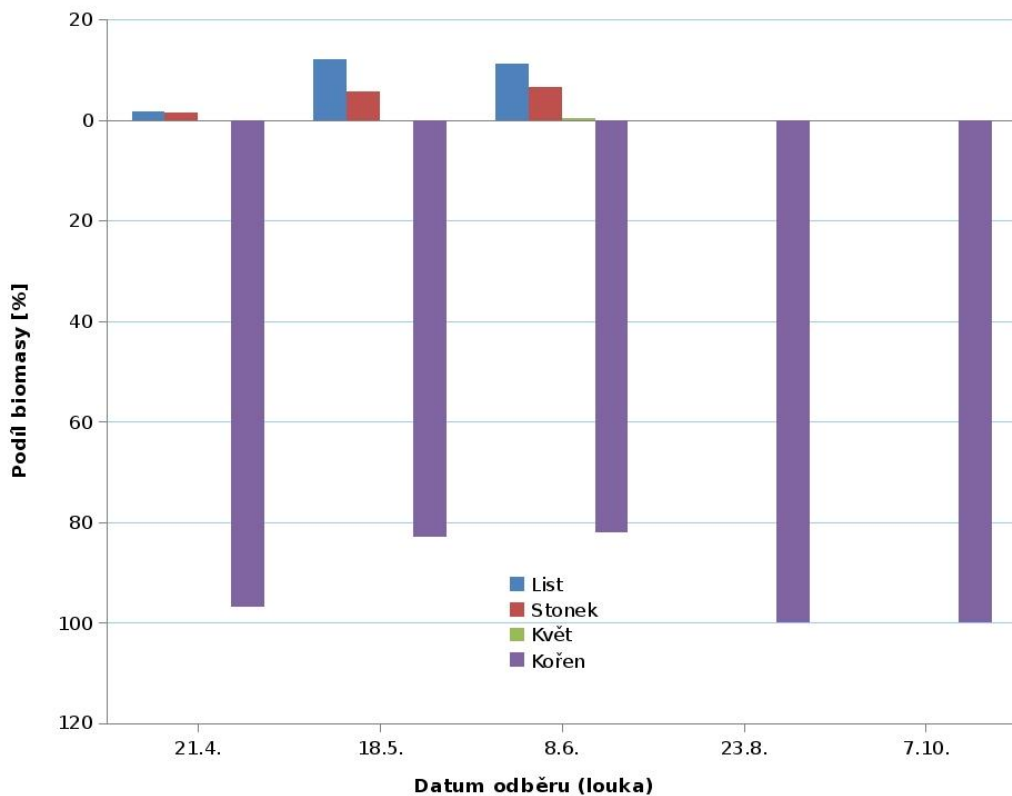
Obr. 3: Změna hmotnosti podzemní biomasy *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Podíl biomasy, který rostlina rozděluje do jednotlivých orgánů, se u studovaného druhu průkazně měnil během vegetační sezóny. Také byl zjištěn vliv biotopu louky nebo lesa, stejně tak i interakce času a biotopu byla statisticky prokázána (Tabulka 2).

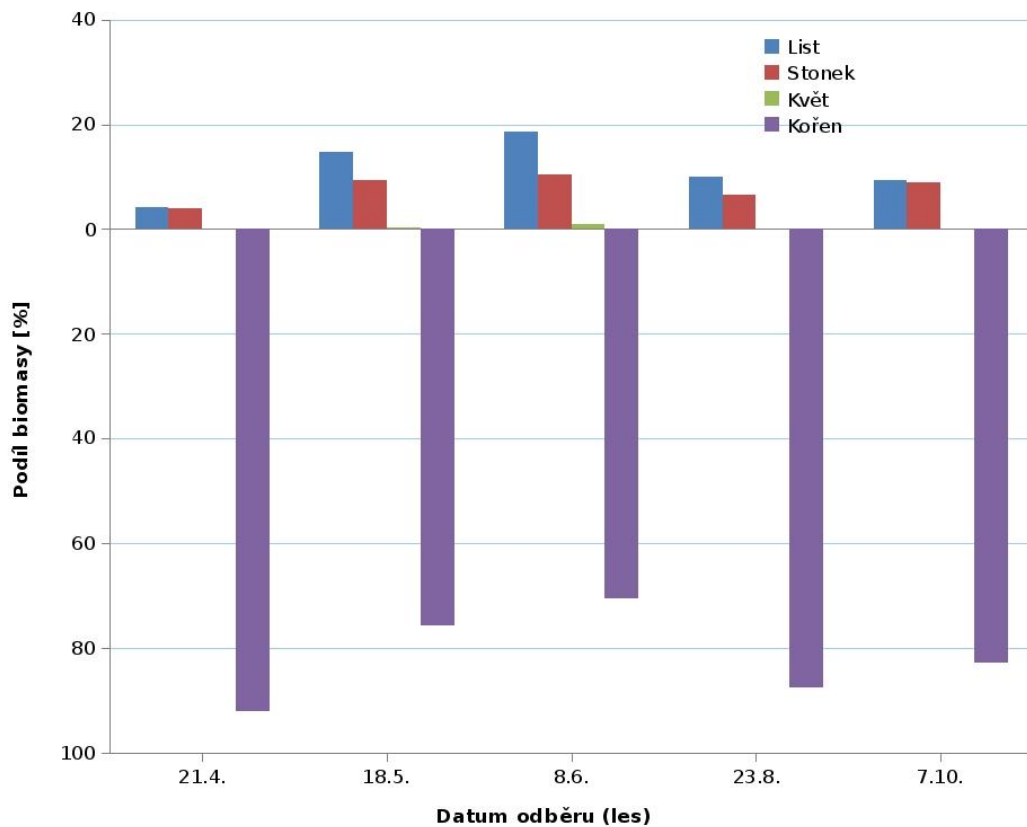
Tabulka 2: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	16	9.14	0.000
Biotop	4	24.23	0.000
Čas*Biotop	16	5.25	0.000

Porovnáním investic biomasy do jednotlivých orgánů na louce a v lese, bylo zjištěno, že rostliny druhu *L. niger* rostoucí na louce investují více do podzemních orgánů, zatímco v lese je naopak větší investice do nadzemních orgánů. Nejvíce pak do listů (Obr. 4 a Obr. 5).



Obr. 4: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu *L. niger* na louce, vyneseny průměry



Obr. 5: Investice biomasy do jednotlivých orgánů u druhu *L. niger* v lese, vyneseny průměry

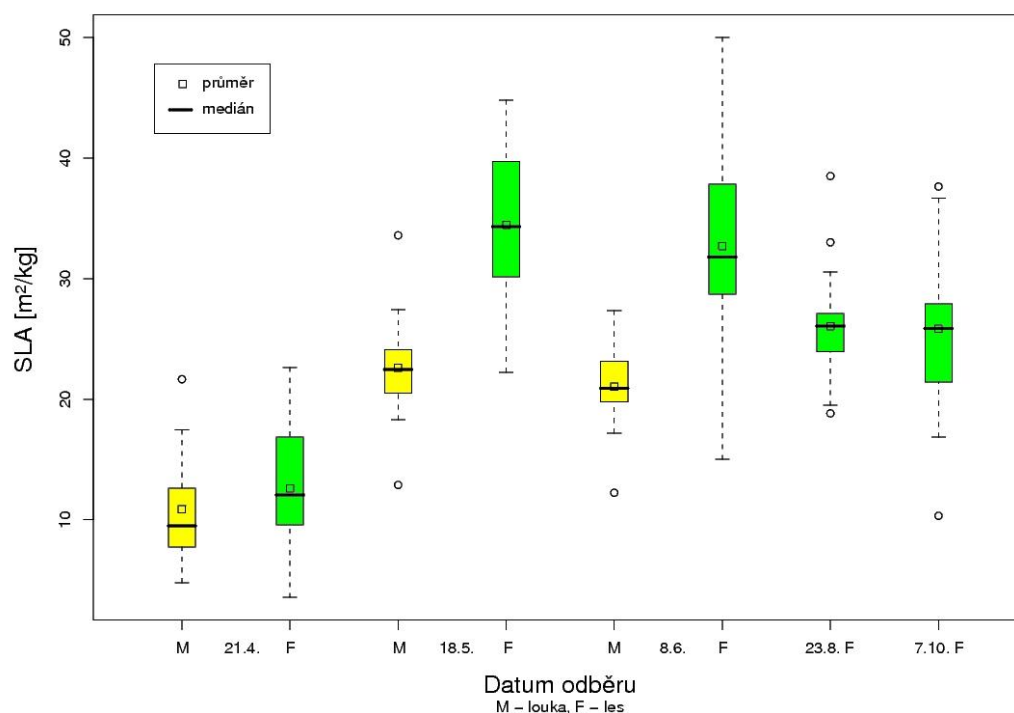
4.2 Charakteristiky nadzemních orgánů druhu *Lathyrus niger*

Vývoj specifické listové plochy (specific leaf area – SLA) byl ovlivněn datem odběru i biotopem louky nebo lesa. Také byl prokázán vliv interakce času a biotopu. SLA u rostlin rostoucích na louce byla testována pro první tři odběry (Tabulka 3).

Tabulka 3: Vývoj specifické listové plochy druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	2	108.5	0.000
Biotop	1	67.4	0.000
Čas*Biotop	2	10.2	0.000

Hodnoty specifické listové plochy se významně měnily v průběhu sezóny. Větší SLA byla zjištěna u rostlin *L. niger* rostoucích v lese, kde dosáhla maxima v červnu, a to až téměř na hranici 50 m²/kg. Později v létě byl zaznamenán výraznější pokles. Průměrně se hodnoty pohybovaly v intervalu od 12 do 33 m²/kg. Na louce dosahoval studovaný druh poměrně nízkých hodnot po celou dobu vegetace (kolem 20 m²/kg). Po kosení, kolem 20. 7. 2006, již rostliny nevytvořily žádnou nadzemní biomasu (Obr. 6).



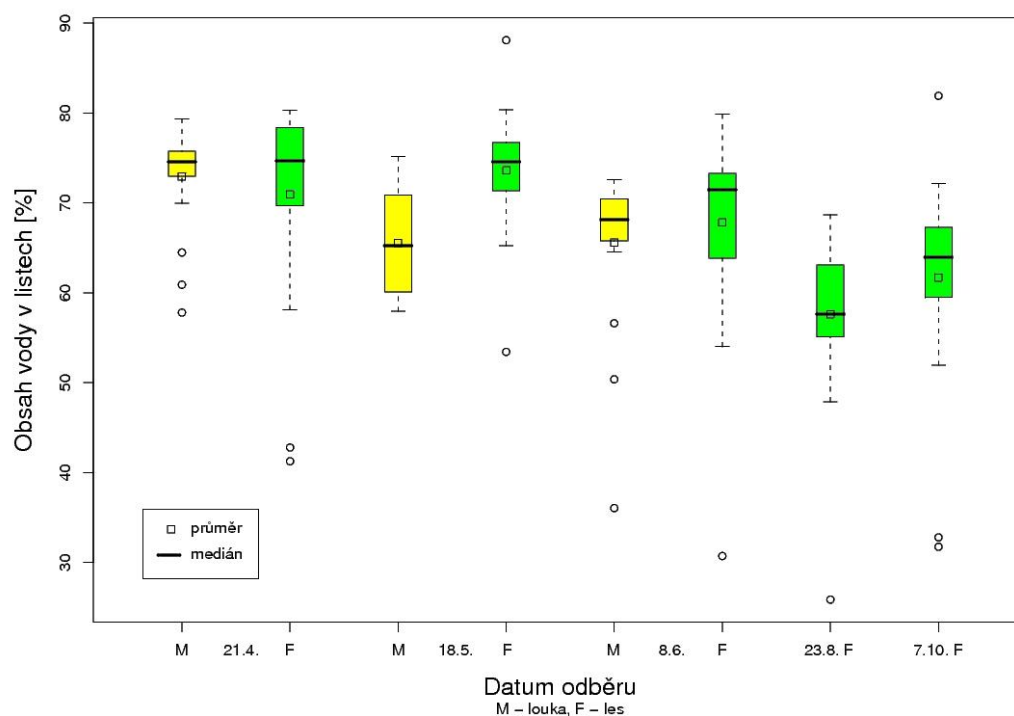
Obr. 6: Vývoj specifické listové plochy druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Obsah vody v listech u druhu *Lathyrus niger* se měnil významně během vegetační sezóny. Vliv biotopu na tuto charakteristiku nebyl statisticky prokázán, byl ovšem na hranici průkaznosti. Naopak interakce času a biotopu prokázána byla. Obsah vody u rostlin rostoucích na louce byl testován pro první tři odběry (Tabulka 4).

Tabulka 4: Obsah vody v listech u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	2	4.099	0.019
Biotop	1	3.378	0.069
Čas*Biotop	2	3.213	0.044

Celkově byl obsah vody v listech nejvyšší na začátku sezóny v obou biotopech (70 a 72 %). V lese pak byl zjištěn obsah mírně vyšší, než na louce, v létě byl zaznamenán větší pokles. Na louce se měnil obsah vody jen mírně. Po prvním odběru spíše poklesl přibližně o 10 % a významně se již nezvýšil (Obr. 7).



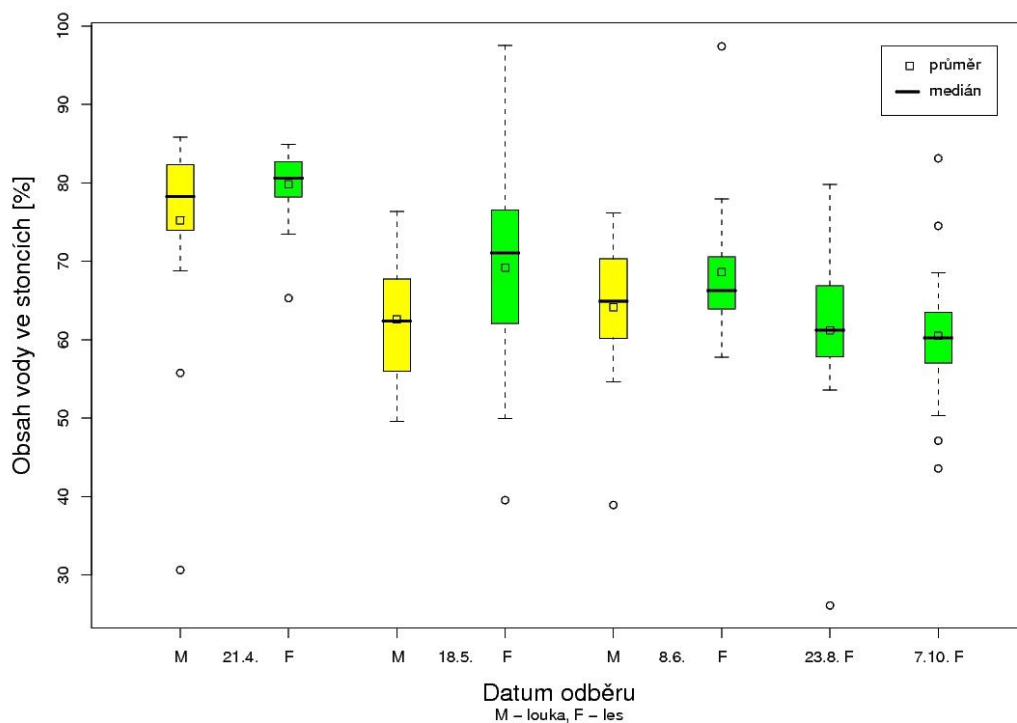
Obr. 7: Obsah vody v listech u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Obsah vody ve stoncích u druhu *Lathyrus niger* se významně měnil během vegetační sezóny. Také byl zjištěn průkazný vliv biotopu na tuto charakteristiku. Naopak interakce času a biotopu nebyla statisticky prokázána. Obsah vody u rostlin rostoucích na louce byl testován pro první tři odběry (Tabulka 5).

Tabulka 5: Obsah vody ve stoncích u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	2	16.92	0.000
Biotop	1	9.07	0.003
Čas*Biotop	2	0.21	0.808

Podobně jako u listů, byl také obsah vody ve stoncích studovaného druhu celkově nejvyšší na počátku vegetace (75 a 78 %). V obou biotopech obsah vody kolísal podobně, jen u rostlin rostoucích na louce byl zaznamenán mírně nižší obsah, než u lesních. Po prvním odběru následoval pokles až na průměr 62 % na louce. Poté se hladina hodnot držela přibližně na stejné úrovni, až na konci sezóny došlo k dalšímu poklesu (Obr. 8).



Obr. 8: Obsah vody ve stoncích u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

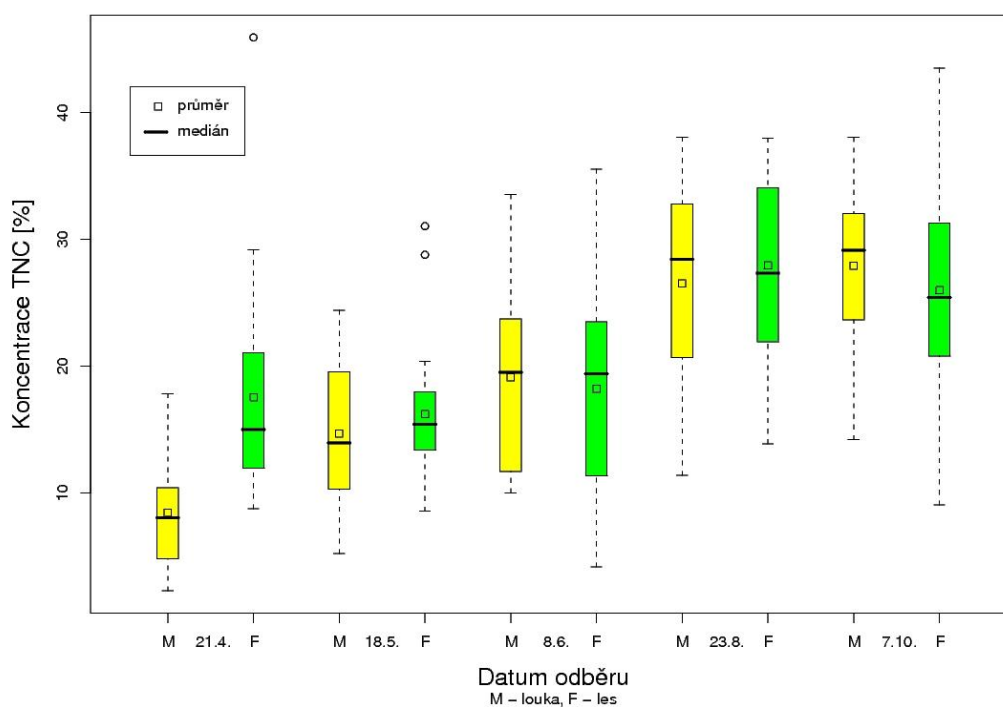
4.3 Dynamika zásobních látek druhu *Lathyrus niger*

Koncentrace celkových nestrukturálních sacharidů u studovaného druhu se významně měnila během vegetační sezóny. Byl zjištěn statisticky průkazný vliv času, biotopu rostlin a stejně tak byla prokázána interakce času a biotopu (Tabulka 6).

Tabulka 6: Změna koncentrace TNC u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	4	33.91	0.000
Biotop	1	4.35	0.038
Čas*Biotop	4	5.19	0.001

Procentuální obsah TNC u rostlin rostoucích na louce téměř lineárně stoupal po celou vegetační sezónu, při podzimním odběru byl zaznamenán pouze mírný pokles. Množství TNC na počátku sezóny u lučních rostlin druhu *L. niger* bylo velmi nízké, průměrně 8,4 %. Byl zaznamenán velký pokles oproti říjnovému odběru, kdy koncentrace dosáhly průměrných hodnot 28 % i více. U lesních rostlin nebyl nárůst TNC tak prudký, jejich obsah se zvyšoval spíše mírně a na konci sezóny také mírně poklesl jako na louce. V druhé části vegetační sezóny došlo ke zvýšení obsahu TNC v obou biotopech (Obr. 9).



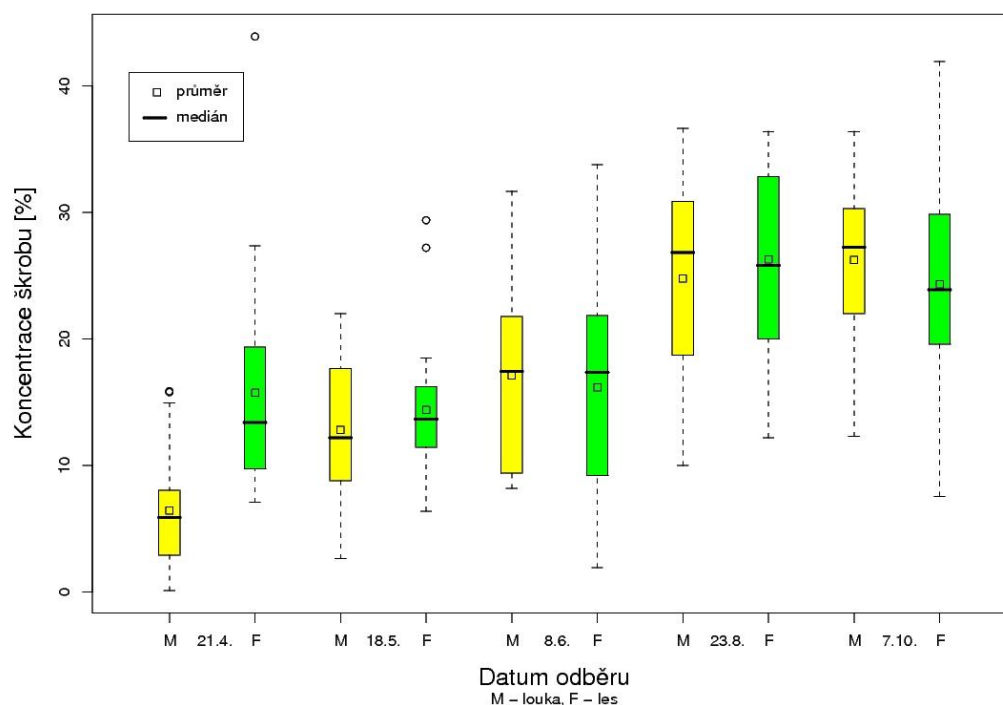
Obr. 9: Změna koncentrace TNC u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Koncentrace jednotlivých cukrů (škrobu, sacharózy, glukózy a fruktózy) významně kolísaly během vegetační sezóny. Vliv biotopu louky nebo lesa nebyl statisticky prokázán, ale tato hodnota se blížila hranici průkaznosti. Interakce času a biotopu u těchto charakteristik prokázána byla (Tabulka 7).

Tabulka 7: Změna koncentrace jednotlivých cukrů u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

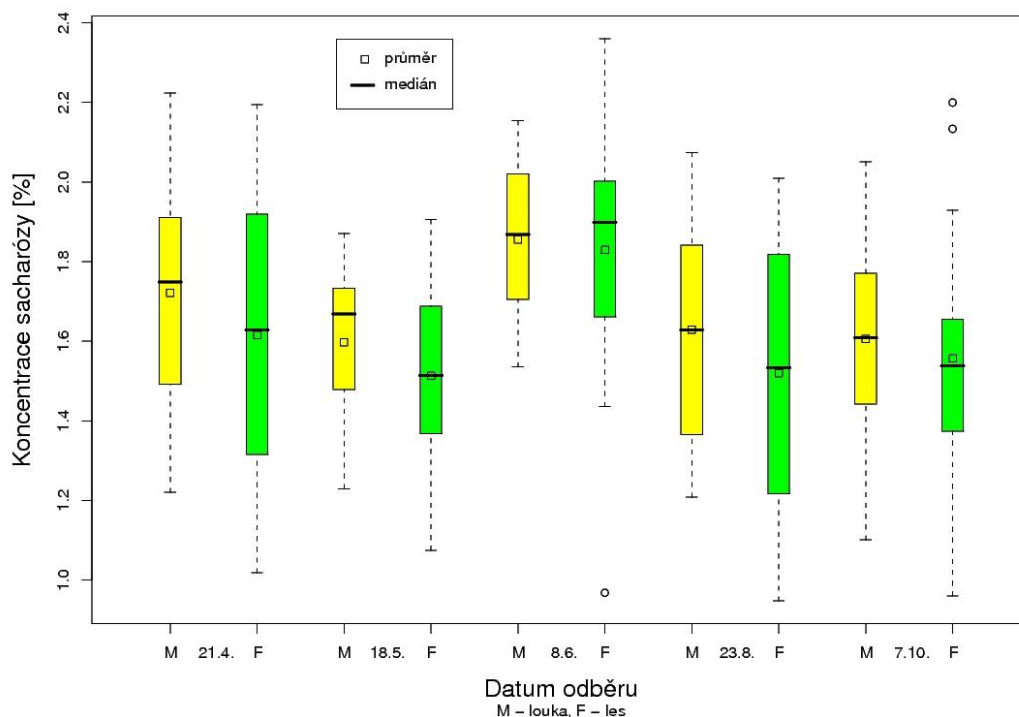
	d.f.	F	p
Čas	16	526.1	0.000
Biotop	4	172.0	0.054
Čas*Biotop	16	526.1	0.002

Ze všech testovaných sacharidů dosáhl škrob nejvyšší koncentrace, přičemž v lesním biotopu byly zjištěné hodnoty vyšší, než na louce. Na louce narůstaly průměrné koncentrace lineárně. V lese nedocházelo k takovému nárůstu, pouze ve druhé části vegetační sezóny. Nejvyšší průměrná koncentrace byla zjištěna na louce při říjnovém odběru a to až 28 %. U rostlin rostoucích v lese byla nejvyšší průměrná hodnota (také 28 %) zjištěna v srpnu (Obr. 10).



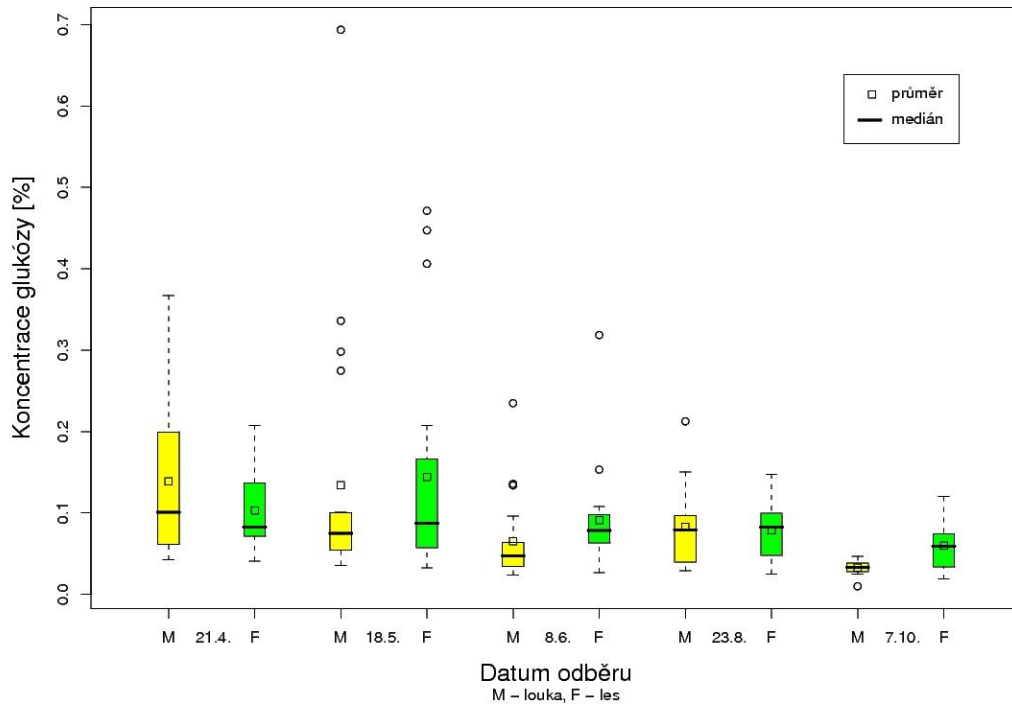
Obr. 10: Změna koncentrace škrobu u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Z transportovatelných sacharidů dosáhla nejvyšších koncentrací sacharóza, přičemž dosahovala přibližně stejných hodnot u obou biotopů. U všech rostlin se projevil počáteční prudký nárůst, poté koncentrace kolísaly a nejvyšších průměrných hodnot dosáhly v červnu, na louce 1,9 % a v lese 1,8 %. Po kosení, kolem 20. 7. 2006, koncentrace poklesly (Obr. 11).

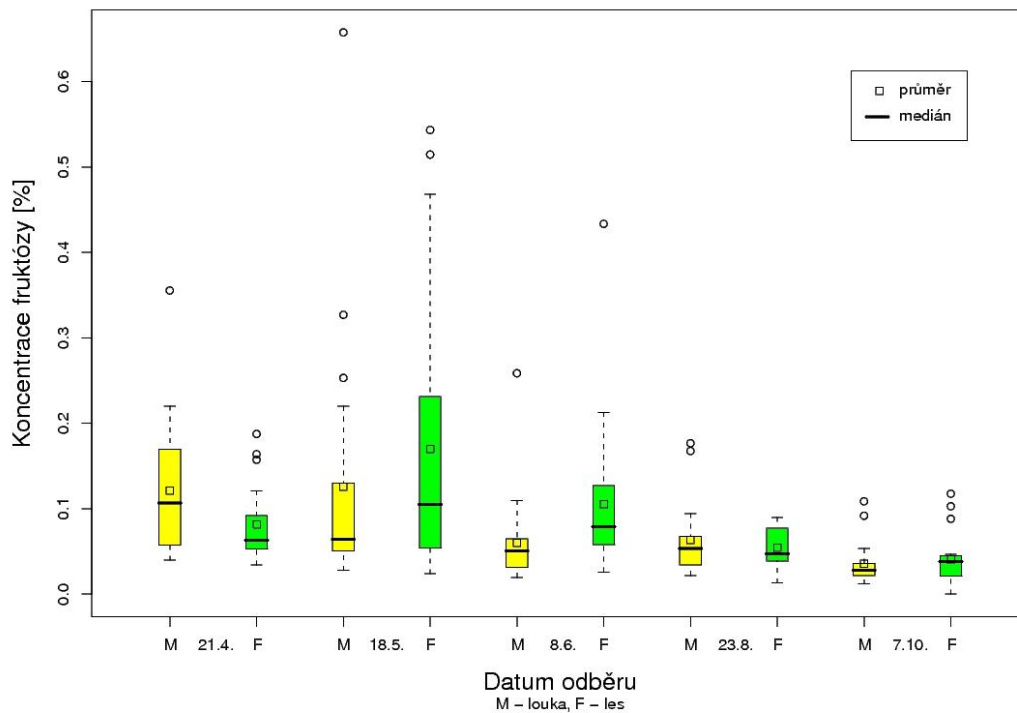


Obr. 11: Změna koncentrace sacharózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Koncentrace glukózy a fruktózy dosahovaly podobných hodnot, přičemž celkově u obou sacharidů byly mírně vyšší koncentrace zjištěné v biotopu lesa, než na louce. U rostlin rostoucích na louce se ovšem projevil prudší nárůst na počátku sezóny, průměrně 0,14 % a maximálně až téměř 0,4 % u glukózy, v porovnání s posledním lučním odběrem i s prvním odběrem v lese. U rostlin rostoucích v lese se větší nárůst koncentrací vyskytl až později při druhém odběru v květnu. Ve druhé části vegetace (po kosení v termínu kolem 20. 7. 2006) se koncentrace glukózy mírně zvýšila, naopak hladina fruktózy ukázala spíše pokles. Při podzimním odběru již oba sacharidy klesly na velmi nízké hodnoty v obou sledovaných biotopech a to až pod hranici 0,1 % (Obr. 12 a Obr. 13).



Obr. 12: Změna koncentrace glukózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchytky



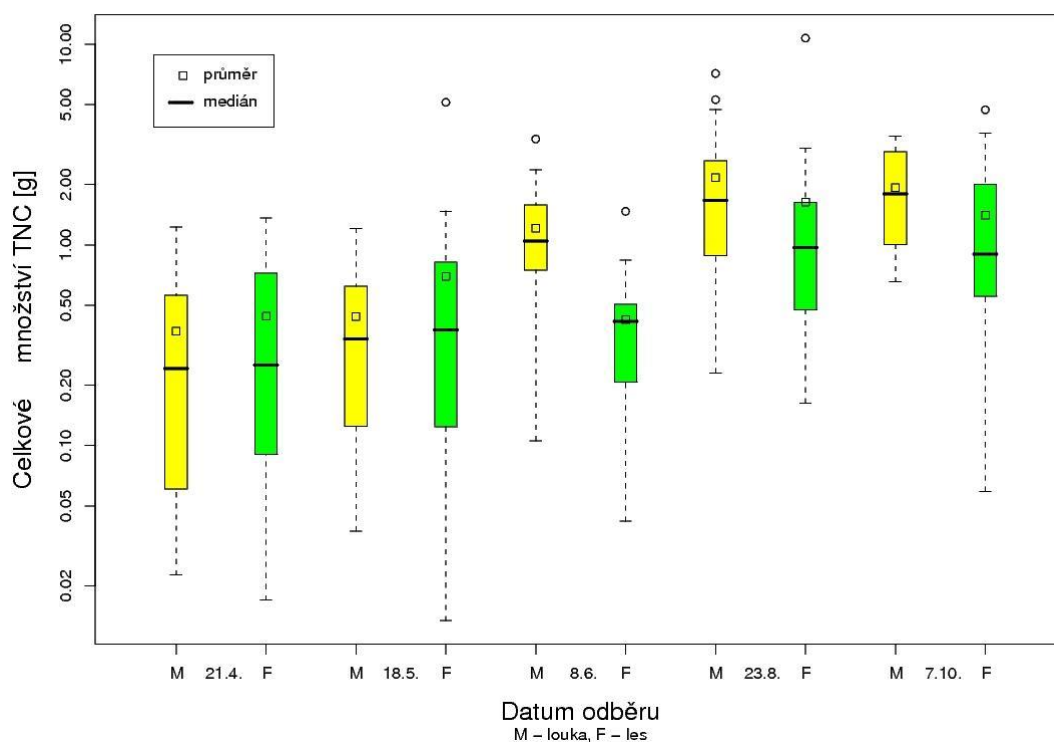
Obr. 13: Změna koncentrace fruktózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchytky

Celkové množství TNC u studovaného druhu bylo prokazatelně ovlivněno datem odběru, kdy se významně měnilo během vegetace rostlin. Vliv biotopu nebyl statisticky prokázán, ovšem blížil se na hranici průkaznosti. Také interakce času a biotopu nebyla průkazná (Tabulka 8).

Tabulka 8: Celkové množství TNC u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

	d.f.	F	p
Čas	4	12.87	0.000
Biotop	1	3.22	0.075
Čas*Biotop	4	1.37	0.247

Podobně jako u procentuálních dat i průběh změn celkového množství TNC v gramech na louce téměř lineárně stoupal. Ve druhé části vegetace dosáhl obsah TNC nejvyšší průměrnou hodnotu 2,16 g. Při posledním odběru v říjnu již byl zaznamenán pokles. Množství TNC na počátku sezóny u lučních rostlin druhu *L. niger* bylo velmi nízké, stejně jako u procentuálních dat, byl zaznamenán velký pokles oproti říjnovému odběru. U rostlin rostoucích v lese množství TNC příliš nekolísalo, přičemž nejvyšší průměrná hodnota 1,6 g byla zjištěna v srpnu (Obr. 14).



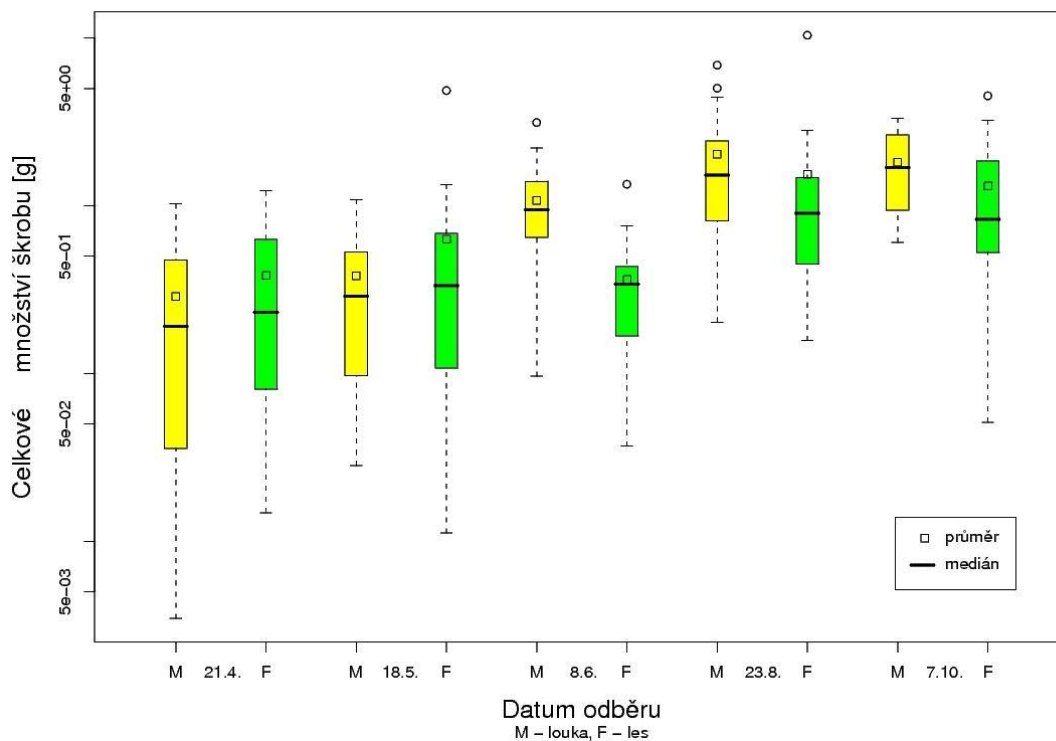
Obr. 14: Změna celkového množství TNC u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Celkové množství jednotlivých testovaných cukrů v gramech se významně měnilo v čase. Vliv biotopu na jejich množství nebyl prokázán, avšak blížil se hranici průkaznosti. Interakce času a biotopu nebyla statisticky prokázána (Tabulka 9).

Tabulka 9: Celkové množství jednotlivých cukrů u druhu *L. niger* v průběhu sezóny

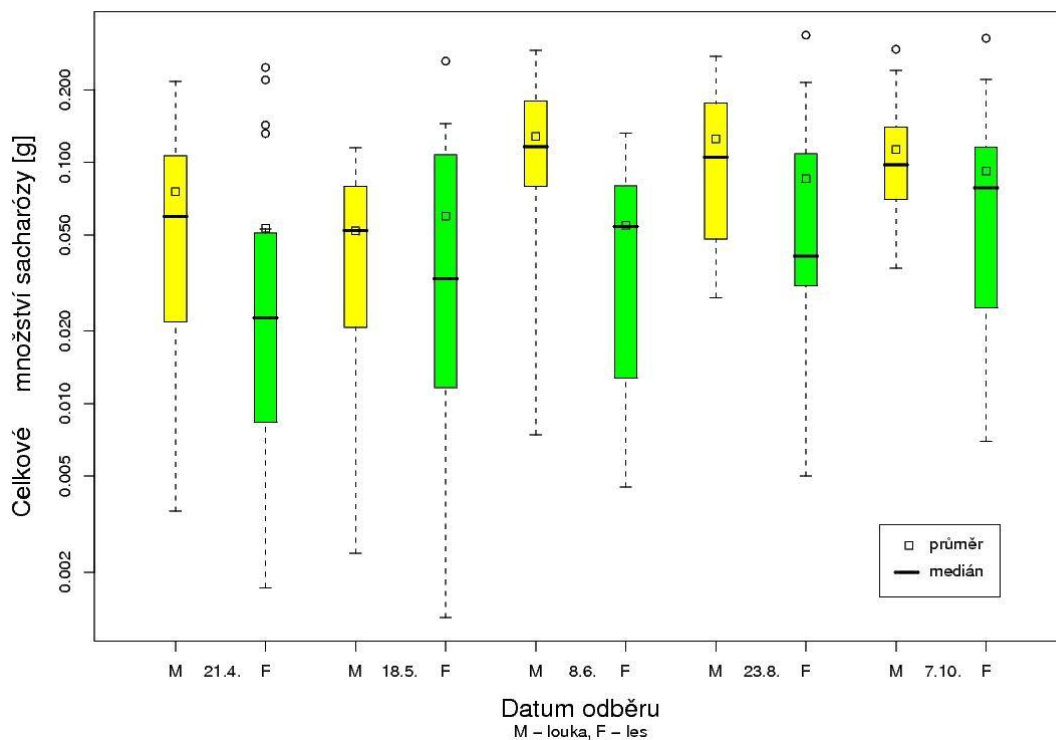
	d.f.	F	p
Čas	16	6.373	0.000
Biotop	4	2.263	0.064
Čas*Biotop	16	1.257	0.221

Celkově obsahovaly rostliny *Lathyrus niger* nejvíce škrobu, přičemž větší množství bylo zjištěno v lučním biotopu. U rostlin rostoucích na louce se obsah zvyšoval přibližně lineárně, až na konci sezóny mírně poklesl. V lesním biotopu se obsah škrobu příliš neměnil, v červnu i mírně poklesl. Nejvyšší průměrná hodnota 2 g na louce byly zjištěny při srpnovém odběru. Stejně tak nejvyšší průměrné množství škrobu u lesních rostlin 1,5 g bylo v srpnu (Obr. 15).



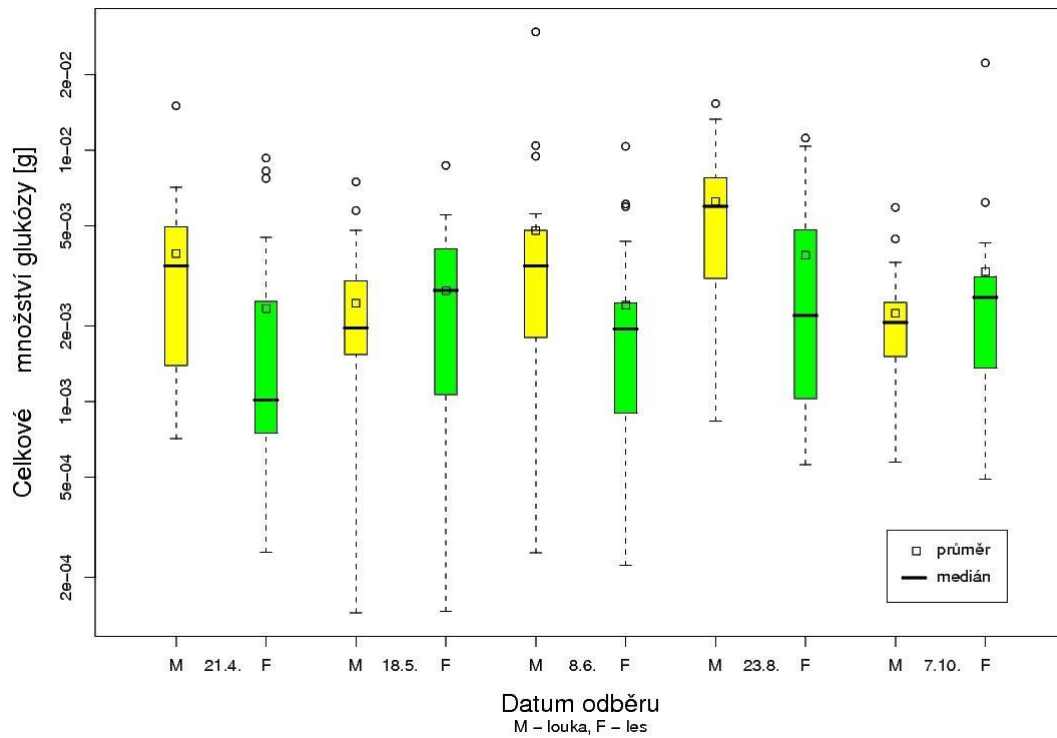
Obr. 15: Změna obsahu škrobu u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Množství sacharózy v gramech dosahovalo nejvyšších hodnot ze všech testovaných volných sacharidů. V obou biotopech měl obsah tohoto cukru spíše kolísavý průběh, přičemž na louce se nejvíce hodnot pohybovalo v průměru v intervalu od 0,05 do 0,1 g a v lese od 0,05 do 0,08 g. Kosení louky nemělo výrazný vliv na množství tohoto sacharidu (Obr. 16).

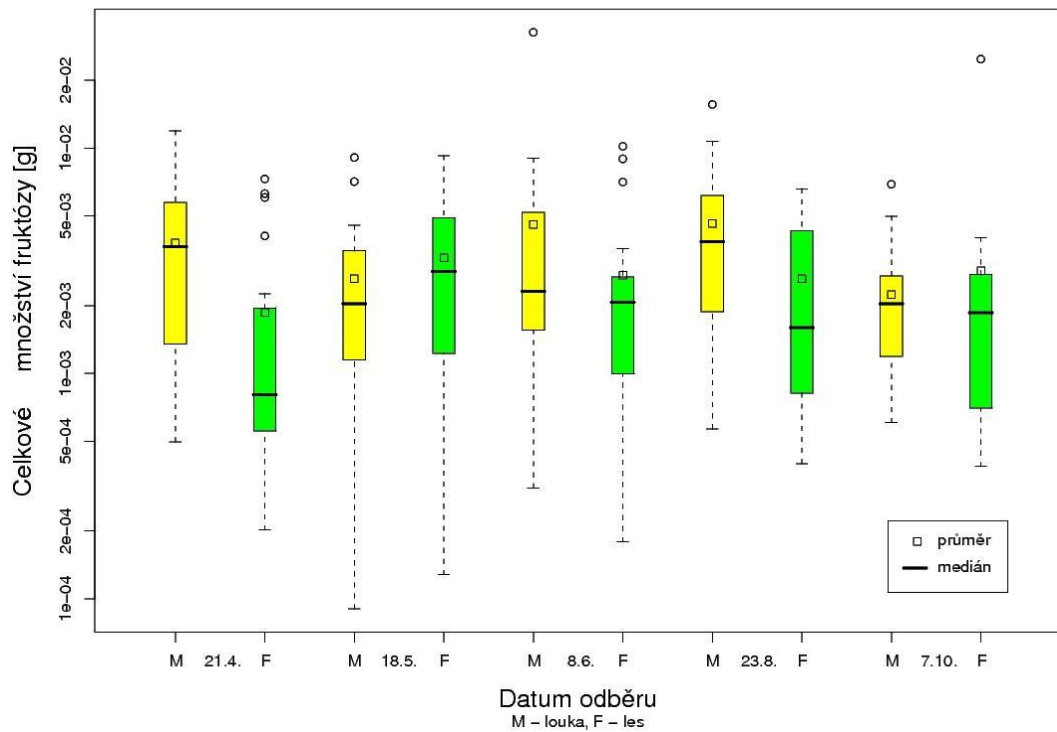


Obr. 16: Změna obsahu sacharózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

Celkové množství glukózy a fruktózy v gramech se pohybovalo přibližně ve stejném intervalu hodnot (průměrně od 0,002 do 0,005 g), přičemž celkově u obou sacharidů byly mírně vyšší koncentrace zjištěné v lučním biotopu, než v lese. U rostlin rostoucích na louce nastal prudší nárůst obsahu glukózy i fruktózy na počátku vegetace, v porovnání s posledním lučním odběrem i s prvním odběrem v lese, kde se projevil rozdíl mezi odběry i biotopy. U lesních rostlin se obsah glukózy příliš neměnil, obsah fruktózy se zvýšil po prvním odběru a poté se také již téměř neměnil. Ve druhé části vegetace (před níž proběhlo kosení v červenci) se množství obou cukrů mírně zvýšilo. Při podzimním odběru byl zjištěn pokles obou sacharidů (Obr. 17 a Obr. 18).



Obr. 17: Změna obsahu glukózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky



Obr. 18: Změna obsahu fruktózy u druhu *L. niger* v průběhu sezóny, vyneseny průměry, mediány a směrodatné odchylky

5. DISKUZE

5.1 Růst rostlin druhu *Lathyrus niger* během vegetační sezóny

Podle studie Yoshie et Yoshida (1987, 1989) může být výhoda rychlého vývoje využita na preformování vegetativních struktur a může být zvláště důležitá u lesních rostlin, které přijímají značnou část uhlíku brzy na jaře před zastíněním stromy (Geber et al. 1997).

U studovaného druhu bylo zjištěno, že rostliny rostoucí v lese vytváří brzy na jaře větší množství nadzemní biomasy, než rostliny rostoucí na louce. Toto může být vysvětleno větší snahou rostlin zachytit sluneční záření dříve, než budou zastíněny stromy. Jak ukázali Langille et McKee (1970) byl kořenový růst tří variant *Coronilla varia* menší, než růst vrcholu. Při nízké světelné intenzitě se produkují listy na úkor kořenů. Také v této práci byl zjištěn trend tvorby menších kořenů u rostlin v lesním biotopu, než u rostlin lučních.

Podle Raukiaera (1934) by mohl být rychlý vývoj orgánů také výhodný v sezónně suchých podmínkách, kde jsou nejvhodnější podmínky pro růst a reprodukci limitovány suchem (Geber et al. 1997). Výsledky této práce dokázaly, že na suchých loukách v Bílých Karpatech se uplatnil rychlý vývoj nadzemních i podzemních orgánů druhu *L. niger*, který vrcholil na počátku léta. Především vývoj podzemní biomasy na louce byl výrazný a nebyl poznamenán ani kosením, což zjistili Buwai et Trlica (1977), kteří poukázaly na malou nebo žádnou změnu v kořenovém systému *Bouteloua gracilis* a *Triticum aestivum* po defoliaci. Po seči nedošlo k obnovení růstu nadzemní biomasy, rostlina zřejmě potřebuje k regeneraci delší dobu, což se shoduje s prací Klimeše (2008), který uvedl, že regenerace větších druhů po kosení je pomalá a jejich kompetiční vliv na menší druhy je na jistou dobu silně potlačen, takže i druhy, které by společně bez narušení nemohly koexistovat, spolu díky kosení přežívají. Toto naznačuje, že pomalá regenerace studovaného druhu přispívá k druhové diverzitě louky.

Ve své studii Nelson et Smith (1968) zjistili, že listová plocha u *Medicago sativa* se vyvinula dříve a rychleji, než u *Lotus corniculatus* v každém období růstu. Rostlina vykazovala urychlený vývoj během letního období a koncem července a během srpna (suché období) byly hodnoty LAI nižší. Stejně výsledky byly zaznamenány u studovaného druhu *L. niger*, kdy se nezjišťovala přímo hodnota LAI, ale listová plocha dosáhla svého maxima v červnu a později v létě byl zaznamenán výraznější pokles, což mohlo být také způsobeno letními přísuškami, které jsou pro oblast zájmové lokality typické.

Jak ve své studii zjistila Matoušová (2007), maximální obsah vody v listech druhu *Molinia arundinacea* byl na začátku vegetačního období, kdy listy nemají plně vyvinutou strukturní pletiva a po zimním období je dostatek vláhy. Ke stejným výsledkům došla tato práce, kdy na počátku sezóny byl zjištěn nejvyšší obsah vody v listech a stoncích druhu *L. niger*. Poté se již obsah vody výrazně neměnil. Rostliny rostoucí v lese obsahovaly více vody,

než rostliny na louce, což může být vysvětleno větší listovou plochou a tím také menším obsahem sušiny.

5.2 Dynamika zásobních látek u druhu *Lathyrus niger*

Kořeny slouží jako důležitý orgán skladování zásobních látek u mnoha druhů bylin (Buwai et Trlica 1977). Studie zásobních látek druhu *L. niger* potvrdila funkci kořenů jako hlavních zásobních orgánů.

Nelson et Smith (1968) uvedli, že u příbuzných druhů *Medicago sativa* a *Lotus corniculatus* jsou hlavními komponenty zásobních sacharidů škrob, sacharóza, glukóza a fruktóza, což potvrdila tato práce. U studovaného druhu *L. niger* byl prokázán nejvyšší obsah škrobu, jako hlavního zásobního sacharidu, z volných sacharidů měla největší zastoupení sacharóza a nižší glukóza a fruktóza. Green et Beard (1969) přidružují maximum redukujících cukrů k rapidnímu vegetačnímu růstu, maximum sacharózy k diferenciaci a největší množství zásobních polysacharidů ke krátké periodě, předcházející sekundárnímu růstu. Také u druhu *L. niger* byl zaznamenán nejvyšší obsah volných sacharidů na začátku sezóny, zatímco zásoby škrobu dosáhly svého maxima až v pozdním létě.

Celkový obsah TNC u rostlin *L. niger* rostoucích na louce téměř lineárně stoupal během celé sezóny. Před začátkem vegetační sezóny byly však zaznamenány překvapivě nízké hodnoty, zejména pak škrobu. Mohla to způsobit velká intenzita dýchání kořenů rostlin (během období vegetačního klidu), které měly na louce větší biomasu, než v lese, a také vysoký obsah volných sacharidů na začátku vegetace ukazoval na zvýšenou aktivitu kořenů. Vzhledem k tomu, že po kosení rostliny studovaného druhu neobnovily růst nadzemní biomasy, ale naopak se zvýšila zásoba sacharidů v kořenech, mohlo by to být způsobené procesem akumulace rezerv v podzemních orgánech, která nepodpořila další růst nadzemních orgánů. Neboť, jak vysvětlují Chapin et al. (1990), akumulace rezerv je zvyšování množství komponentů, které přímo nepodporují růst.

Chapin et al. (1990) dále uvedli, že uhlík se akumuluje primárně jako škrob, což potvrdila tato studie, kdy nejvyšší nárůst obsahu škrobu nastal po seči, ve druhé části vegetace. Tato zvýšená akumulace zásob probíhala v srpnu zejména u lučních rostlin, také Chapin et al. (1990) zjistili, že akumulace uhlíku nastává v podmínkách vysoké světelné intenzity a při teplotách pod optimem pro růst (Younger et al. 1978). Tyto zásoby uhlíku postupně podporují růst poté, co se stres zmírňuje (Chapin et al. 1990). U druhu *L. niger*, který je původně lesním druhem, může tedy poukazovat hromadění zásob v kořenech na určitý druh stresu, způsobený velkou intenzitou světla, či letním suchem a vyššími teplotami. Pro srovnání se studií Langille et al. (1968), kteří zjistili, že pravděpodobně kvůli menší obnově růstu po kosení, srovnatelnému s *Medicago sativa*, *Coronilla varia* vstupuje do zimní periody s relativně vysokou úrovní

celkových dostupných sacharidů, by mohlo i toto tvrzení vysvětlovat vysoký obsah TNC na konci sezóny u druhu *L. niger*.

U rostlin studovaného druhu rostoucích v lese nebylo kolísání sacharidových rezerv tak výrazné, jako u lučních. Pokles rezerv na začátku sezóny také nebyl tak významný, ani vzestup volných sacharidů nepoukázal na tak velkou aktivitu kořenů, jako na louce. Jak zjistil Fiala (1993), obsah sacharidů v nadzemní biomase klesá významně od konce května kvůli translokaci rezerv k akumulaci do podzemních orgánů, ve kterých další nárůst rezerv nastává od srpna do září. Tato akumulace je podstatná pro intenzivní růst nadzemních částí a nových kořenů následující jaro. Studie druhu *L. niger* potvrdila tuto akumulaci v pozdním létě u lesních rostlin, které nebyly kosené a maximálního obsahu TNC dosáhly v srpnu.

Co se týká vlivu zastínění rostlin druhu *L. niger* rostoucích v lese bylo zjištěno, že zastínění nemá nejspíše velký vliv na obsah TNC v rostlinách. Jak uvedli Garza et al. (1965), že zastínění redukuje formování suché hmotnosti a množství sacharidů, výsledky této práce ukázaly jen na malý vliv tohoto faktoru, neboť nebyl zaznamenán žádný významný pokles obsahu TNC během sezóny.

6. ZÁVĚR

Cílem této práce bylo zjistit, jaká je investice biomasy do nadzemních a podzemních orgánů a dynamika zásobních látek u druhu *Lathyrus niger* v CHKO Bílé Karpaty, zahrnující vliv kosení a zastínění a také biotopu, ve kterém se rostliny vyvíjely.

Ze studie je možné odvodit tyto závěry:

1. Bylo zjištěno, že většina biomasy u druhu *L. niger* se nachází pod zemí.
2. Maximální produkce biomasy dosáhly rostliny na začátku léta, přičemž více nadzemní biomasy produkovaly rostliny v lese, a naopak více podzemní biomasy rostliny na louce.
3. Po kosení louky rostliny *L. niger* neobnovily růst, zřejmě potřebují k regeneraci delší dobu.
4. Větší SLA a větší obsah vody v nadzemních orgánech byly zjištěny u rostlin druhu *L. niger* rostoucích v lese, kde rostliny tvořily větší listovou plochu.
5. Hlavním zásobním sacharidem u rostlin *L. niger* na louce i v lese byl škrob. Největší akumulace zásobních látek nastala v obou biotopech v srpnu, přičemž celkově vyšší obsahy TNC byly zjištěny u rostlin rostoucích na louce.
6. Vliv zastínění rostlin *L. niger* rostoucích v lese se projevil větší investicí do nadzemních orgánů na úkor podzemních. Na zásoby TNC nebyl zjištěn zřejmý vliv.

7. GRANT

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

7.1 Název projektu

Které funkční vlastnosti rostlin jsou spojeny s druhovými změnami v různě obhospodařovaných loukách?

7.2 Podstata projektu

Oligotrofní druhově bohaté louky jsou rostlinná společenstva vytvořená tradičním obhospodařováním a ohrožená hnojením a neobhospodařováním. Druhové změny jsou v těchto společenstvech často sledovány, ale málo je známo o roli funkčních vlastností rostlin v těchto změnách. V tomto projektu se zjišťovalo, jestli vybrané funkční vlastnosti rostlin jsou relevantní studované problematice tím, že se použily pro interpretaci druhových změn na suchých oligotrofních loukách v Bílých Karpatech a vlhkých oligotrofních loukách u Českých Budějovic, na kterých je uplatňováno různé obhospodařování. Testovala se hypotéza, že stejný typ obhospodařování sice vede k různému druhovému složení na sledovaných loukách, ale k převládnutí stejných funkčních vlastností. Příspěvkem k porozumění klíčových funkčních vlastností rostlin zvýhodněných při různém obhospodařování se může zlepšit strategie managementu v ochraně, obnově a udržitelném rozvoji oligotrofních luk ve studovaných územích.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Alison, M. W., Jr., Hoveland, C. S. (1989): Birdsfoot Trefoil Management. I. Root Growth and Carbohydrate Storage. *Agronomy Journal* 81 (September – October), 739 – 745.
- Anderson, B., Matches, A. G., Nelson, C. J. (1989): Carbohydrate Reserves and Tillering of Switchgrass Following Clipping. *Agronomy Journal* 81 (January - February), 13 – 16.
- Anon. (1996): STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Stat Soft, Tulsa, OK.
- Bazzaz, F. A. (1997): Allocation of Resources in Plants. *In: Bazzaz, F. A., Grace, J. (1997): Plant Resource Allocation.* 1- 30 s. Academic Press.
- Booyesen, P. deV., Nelson, C. J. (1975): Leaf Area and Carbohydrate Reserves in Regrowth of Tall Fescue. *Crop Science* 15 (March – April), 262 – 266.
- Bravencová, L., Jongepierová, I., Jongepier, W. J. (2004): Botanický inventarizační průzkum Národní přírodní rezervace Čertoryje (deponováno Správa CHKO Bílé Karpaty)
- Brown, R. H., Blaser, R. E. (1965): Relationships Between Reserve Carbohydrate Accumulation and Growth Rate in Orchardgrass and Tall Fescue. *Crop Science* 5 (January – February), 577 – 582.
- Burns, R. E. (1972): Environmental Factors Affecting Root Development and Reserve Carbohydrates of Bermudagrass Cuttings. *Agronomy Journal* 64 (June), 44 – 45.
- Buwai, M., Trlicka, M. J. (1977): Defoliation Effects on Root Weights and Total Nonstructural Carbohydrates of Blue Grama and Western Wheatgrass. *Crop Science* 17 (January – February), 15 – 17.
- Colby, W. G., Drake, M., Field, D. L., Kreowski, G. (1965): Seasonal Pattern of Fructosan in Orchardgrass Stubble as Influenced by Nitrogen and Harvest Management. *Agronomy journal* 57 (March), 169 – 173.
- Cooper, C. S., Watson, C. A. (1968): Total Available Carbohydrates in Roots of Sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* Scop.) and Alfalfa (*Medicago sativa* L.) when Grown Under Several Management Regimes. *Crop Science* 8 (January – February), 83 – 85.

Davidson, D. J., Chevalier, P. M. (1992): Storage and Remobilization of Water-Soluble Carbohydrates in Stems of Spring Wheat. *Crop Science* 32 (January – February), 186 – 195.

Davis, D. K., McGraw, R. L., Beuselinck, P. R., Roberts, C. A. (1995): Total Nonstructural Carbohydrate Accumulation in Roots of Annual Lespedeza. *Agronomy Journal* 87 (January - February), 89 – 92.

Fiala, K. (1993): Underground biomass in meadow stands. *In: Rychnovská, M. [ed.] (1993): Structure and functioning of seminatural meadows*, s. 133-150. 1. Vydání. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd, 1993. 388 s. ISBN 80 – 200 – 0353 – 3.

Forwood, J. R., Matches, A. G., Nelson, C. J. (1988): Forage Yield, Nonstructural Carbohydrate Levels, and Quality Trends of Caucasian Bluestem. *Agronomy Journal* 80 (January - February), 135 – 139.

Garza, R. T., Barnes, R. F., Mott, G. O., Rhykerd, C. L. (1965): Influence of Light Intensity, Temperature and Growing Period on the Growth, Chemical Composition and Digestibility of Culver and Tanverde Alfalfa Seedlings. *Agronomy Journal* 57 (September), 417 – 420.

Geber, M. A., de Kroon, H., Watson, M. A. (1997) : Development and resource Allocation in Perennial. *In: Bazzaz, F. A., Grace, J. (1997): Plant Resource Allocation*. 113 – 137 s. Academic press.

Gloser, J. (1995): *Fyziologie rostlin*. 2. Rozšířené vydání. Masarykova univerzita v Brně, 1998. 157 s. ISBN 80 – 210 – 1789 – 9.

Gossen, B. D., Horton, P. R., Wright, S. B. M., Duncan, C. H. (1994): Field Response of Alfalfa to Harvest Frequency, Cultivar, Crown Pathogens, and Soil Fertility: Io Survival and Yield. *Agronomy Journal* 86 (January - February), 88 – 93.

Green, D. G., Beard, J. B. (1969): Seasonal Relationships Between Nitrogen Nutrition and Soluble Carbohydrates in the Leaves of *Agrostis palustris* Huds., and *Poa pratensis* L. *Agronomy Journal* 61 (January - February), 107 – 111.

Grulich, V. (2008): Fytogeografie. *In: Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains)*, s. 81-88. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

Hutchings, M. J. (1997): Resource Allocation Patterns in Clonal Herbs and Their Consequences for Growth. *In: Bazzaz, F. A., Grace, J. (1997): Plant Resource Allocation*. 161 – 186 s. Academic Press.

Chapin, F. S., Schulze, E. D., Mooney, H. A. (1990): The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423 – 447.

Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains). ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

Jongepierová, I., Deván, P., Devánová, K., Piro, Z., Hájek, M., Konvička, O., Mládek, J., Spitzer, L., Poková, H. (2008): Údržba travních porostů. *In: Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains)*, s. 433-444. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

Khan, S. M., Wilson, A. M. (1984): Nonstructural Carbohydrates and Dehydration Tolerance of Blue Grama Seedlings. *Agronomy Journal* 79 (July – August), 637 – 642.

Klimeš, L. (2008): Druhové bohatství luk. *In: Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains)*, s. 89-94. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

Klimeš, L., Hájek, M., Hájková, P., Rozbrojová, Z. (2008): Vliv kosení na flóru a vegetaci. *In: Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains)*, s. 325- 338. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

Klimešová, J., Klimeš, L., Latzel, V. (2008): Růstové formy lučních rostlin. *In: Jongepierová, I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains)*, s. 95- 100. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 2008. 461 s. ISBN 978 – 80 – 903 444 – 6 – 4.

- Langille, A. R., McKee, G. W. (1968): Seasonal Variation in Carbohydrate Root Reserves and Crude Protein and Tannin in Crownvetch Forage, *Coronilla varia* L. *Agronomy Journal* 60 (July – August), 415 – 419.
- Langille, A. R., McKee, G. W. (1970): Early Growth of Crownvetch Under Reduced Light. *Agronomy Journal* 62 (July – August), 552 – 554.
- Lytle, R. W., Jr., Hull, R. J. (1980): Annual Carbohydrate Variation in Culms and Rhizomes of Smooth Cordgrass (*Spartina alterniflora* Loisel). *Agronomy Journal* 72 (November – December), 942 – 946.
- Matches, A. G., Mott, G. O. Bula, R. J. (1963): The Development of Carbohydrate Reserves in Alfalfa Seedlings Under Various Levels of Shading and Potassium Fertilization. *Agronomy Journal* 55 (March), 185 – 188.
- Matoušová, L. (2007): Sezónní růst a změny zásobních sacharidů u druhu *Molinia arundinacea* – Bakalářská práce, Zemědělská fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice
- Nelson, C. J., Smith, D. (1968): Growth of Birdsfoot Trefoil and Alfalfa. III. Changes in Carbohydrate Reserves and Growth Analysis Under Field Conditions. *Crop Science* 8 (January - February), 25 – 28.
- Perry, L. J., Jr., Chapman, S. R. (1974): Effects of Clipping on Carbohydrate Reserves in Basin Wildrye. *Agronomy Journal* 66 (January - February), 67 – 69.
- Psota, V., Šebánek, J. (1999): Za tajemstvím růstu rostlin, Návody k experimentům. 1. Vydání. Praha: Scientia, spol s r.o., pedagogické nakladatelství, 1999. 187 s. ISBN 80 – 7183 – 093 – 3.
- R Development Core Team (2008): A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
URL <http://www.R-project.org>.
- Rychnovská, M. [ed.] (1987): Metody studia travinných ekosystémů. 1. Vydání. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd, 1987. 269 s. ISBN 21 – 119 – 87.
- Setter, T. L., McDavid, Ch. R., Lopez, F. B. (1984): Photosynthate Partitioning in Pigeonpea in Response to Defoliation and Shading. *Crop Science* 24 (March – April), 221 – 224.

Schmidt, R. E., Blaser, R. E. (1969): Effect of Temperature, Light, and Nitrogen on Growth and Metabolism of 'Tifgreen' Bermudagrass (*Cynodon* spp.). *Crop Science* 9 (January – February), 5 – 9.

Slavík, B.(1995): Květena České Republiky 4. 1. Vydání. Praha: AV ČR, 1995. 529 s. ISBN 80 – 200 – 0384 – 3.

Stritzke, J. F., Croy, L. I., McMurphy, W. E. (1976): Effect of Shade and Fertility on NO₃-N Accumulation, Carbohydrate Content, and Dry Matter Production of Tall Fescue. *Agronomy Journal* 68 (March – April), 387 – 389.

Taylor, T. H., Templeton, W. C., Jr. (1966): Tiller and Leaf Behavior of Orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) in a Broadcast Planting. *Agronomy Journal* 58 (March – April), 189 – 192.

Ward, C. Y., Blaser, R. E. (1961): Carbohydrate Food Reserves and Leaf Area in Regrowth of Orchardgrass. *Crop Science* 1 (January – February), 366 – 370.

Watson, V. H., Ward, C. Y. (1970): Influence of Intact Tillers and Height of Cut on Regrowth and Carbohydrate Reserves of Dallisgrass (*Paspalum dilatatum* Poir.). *Crop Science* 10 (September – October), 474 – 476.

White, L. M., Brown, J. H., Cooper, G. S. (1972): Nitrogen Fertilization and Clipping Effects on Green Needlegrass (*Stipa viridula*, Trin.): III. Carbohydrate Reserves. *Agronomy Journal* 64 (November – December), 824 – 828.

Younger, V. B., Nudge, F. J., Spaulding, S. (1978): Seasonal Changes in Nonstructural Carbohydrate Levels and Innovation Number to Kentucky Bluegrass Turf Growing in Three Plant-Climate Areas. *Agronomy Journal* 70 (May – June), 407 – 411.

8.1 Internetové zdroje

Klimešová, J., Klimeš, L. (1998): CLOPLA1 (CLOnal PLAnts, version 1) – a database of clonal growth in plants of central Europe [online]. [cit. 2008 – 03 – 23]. Dostupné z: <<http://www.butbn.cas.cz/klimes/>>.

Klimešová, J., Klimeš, L. (2005): CLOPLA3 (CLOnal PLAnts, version 3) – Clonal plants database [online]. Poslední aktualizace 20. 10. 2006 [cit. 2008 – 03 – 23]. Dostupné z: <<http://www.butbn.cas.cz>>.