

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Magisterská práce

**Vliv managementu na růst a tvorbu zásob karbohydrátů
druhu *Molinia caerulea*.**

Michael Bartoš

Vedoucí práce: Štěpán Janeček

České Budějovice

2008

Bartoš M., 2008: Vliv managementu na růst a tvorbu zásob karbohydrátů druhu *Molinia caerulea*. [Effect of management on growth and carbohydrate reserves of *Molinia caerulea*. Mgr Thesis, in Czech] – pp. 36, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation: In the study effect of fertilization and abandonment on growth and carbohydrate storage dynamic of *Molinia caerulea* were studied. During the year 2006 plants were harvested six times to cover whole vegetation season. Carbohydrate content was determinate in both basal internodes and roots. Growth parameters were compared with carbohydrate reserves.

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

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

V Českých Budějovicích, dne

Michael Bartoš

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

Poděkování: Chtěl bych poděkovat všem. Především pak svému školiteli a jeho početné rodině za neskonalou trpělivost. V neposlední řadě pak patří můj dík Holubu králi.

Obsah

1. Úvod	5
2. Metodika.....	8
2.1. Studovaný druh.....	8
2.2. Lokalita	8
2.3. Design pokusu.....	8
2.4. Odběr vzorků	9
2.5. Zpracování vzorků.....	9
2.6. Statistické zpracování.....	11
3. Výsledky	12
4. Diskuze.....	27
5. Závěr.....	31
6. Literatura	32

1. Úvod:

Luční společenstva představují druhově nejbohatší ekosystém ve střední Evropě. Tento polopřirozený biotop se vyvinul v důsledku dlouhodobého působení lidské činnosti. Ovšem, byl to opět lidský faktor, který vedl v době po 2. světové válce, díky změně v obhospodařování a intenzifikaci zemědělství, k ohrožení těchto jedinečných stanovišť. Od tradičního obhospodařování, jakým bylo kosení luk jednou či dvakrát ročně nebo extenzivní pastva, bylo postupně upouštěno. A právě pravidelné odstraňování nadzemní biomasy, které snižuje asymetričnost mezidruhové kompetice, zabraňuje hromadění opadu a způsobuje drobné narušení vegetačního pokryvu, napomáhá k udržení vysoké druhové diverzity (Tilman 1987, Schwinning & Weiner 1998).

Díky vzrůstající eutrofizaci krajiny došlo i ke zvýšenému přísunu živin na dosud oligotrofní louky, což v důsledku vedlo ke zvýšení kompetičního tlaku v rámci rostlinných společenstev a tím i k úbytku kompetičně slabších druhů (Lepš 1999). Kromě toho byla řada luk opuštěna a bohatá luční společenstva degradována spontánní sukcesí. V takto degradovaných společenstvech převládly kompetičně zdatnější vyšší druhy, což mělo za následek snížení biodiverzity (Isselstein et al. 2005, Krahulec 2001).

V lučních společenstvech obvykle dominují klonálně rostoucí traviny (Klimeš et al. 1997). Byla navržena celá řada mechanismů, kterými tyto druhy dosahují svého dominantního postavení. Mezi nejdůležitější, kromě velké schopnosti odnožování, patří především tendence k značnému výškovému růstu při malých nákladech (Silvertown et al. 1994). Jejich výšková dominance pak způsobuje kompetiční asymetrii vzhledem k nižším druhům (Schwinning & Weiner 1998). Zatímco tyto růstové vlastnosti travin jsou všeobecně známy, je třeba si uvědomit, že růst je jen jednou z možných investic získaných zdrojů (Chapin et al. 1990). Pro pochopení životní strategie rostlin je tedy potřebné studovat nejenom vlastní růst, ale i investice do tvorby zásob či obrany.

Jednou z důležitých zásobních látek jsou karbohydráty. Řada vytrvalých rostlin si vytváří dlouhodobější zásoby škrobů či fruktanů namísto toho, aby je okamžitě investovala do svého růstu (Hendry 1987). Nashromážděné karbohydráty mohou pomoci rostlině při jarním růstu získat kompetiční výhodu nebo jí pomohou překlenout období, kdy poptávka po zdrojích

převyšuje jejich nabídku (Chapin et al. 1990). Rozdíly mezi poptávkou a nabídkou mohou být očekávatelné, způsobené sezónními výkyvy například teplot či srážkových úhrnů, nebo neočekávatelné zapříčiněné například okusem (Kleijn et al. 2005). Způsob vytváření a nakládání se zásobními karbohydráty může být obzvláště významný v lučních porostech, kde rostliny díky kosení či pastvě přicházejí o značnou část své nadzemní biomasy. Po této disturbanci jsou nuceny k regeneraci, která je do značné míry závislá na množství zásob v nenarušených částech rostliny (Iwasa & Kubo 1997).

Nestrukturální karbohydráty jsou formovány v listech a jsou ukládány především ve spodních částech stonků, v kořenech či ve speciálních zásobních orgánech (Klimeš et al. 1997). Odtud jsou postupně čerpány a využity pro katabolické procesy v různých částech rostliny. Následkem je sezónní kolísání obsahů těchto cukrů v daných částech rostliny (Steen & Larsson 1986).

Hlavními zásobními látkami v rostlinných podzemních orgánech jsou polysacharidy - škroby a fruktany. Zatímco škroby jsou formovány a ukládány v plastidech, fruktany jsou syntetizovány a uloženy ve vakuolách. Fruktanům se kromě jejich zásobní funkce přisuzuje i funkce osmotická. Byl studován vliv syntézy a degradace fruktanů na toleranci rostlin k mrazu a vodnímu deficitu (Spollen & Nelson 1994, Yoshida et al. 1998, Iriki et al. 2005). Dalšími nestrukturálními karbohydráty v rostlinách jsou monosacharidy, zastoupené především glukosu a fruktosu, a disacharid sacharosa. Funkce těchto jednoduchých cukrů je především transportní (Heldt 2005).

Zatímco mnohé studie se zabývají vlivem opuštění a eutrofizace na růst (produkci) dominantních travinných druhů (např. Lepš 1999), vliv managementu na tvorbu a využívání zásobních látek byl doposud opomíjen. Avšak právě znalost investičního chování (růst x ukládání zásob) dominantních druhů může být důležitá pro celkové pochopení jejich růstové strategie a pro optimalizaci obhospodařování těchto druhově bohatých společenstev.

V této práci se zabývám vlivem eutrofizace a opuštění na růst a ukládání zásob dominantního druhu *Molinia caerulea* na oligotrofní louce svazu *Molinion*, lokalita Ohrazení u Českých Budějovic. *M. caerulea* patří mezi druhy, které jsou díky svým růstovým vlastnostem schopny dominance na daném stanovišti. Tvorbou kompaktních trsů a produkcí značného množství opadu, který zaplňuje regenerační gapy, omezuje a vytlačuje pomalu rostoucí druhy

(Špačková & Lepš 2004). Avšak pravidelné odstraňování nadzemní biomasy již po několika letech vede k její nižší produkci a je redukována i velikost trsů (Grant et al. 1996).

Cílem mé diplomové práce bylo zjistit, jaký je vliv kosení a eutrofizace na změny zásobních látek v kořenech a bazálních internodiích druhu *M. caerulea* v průběhu vegetační sezóny.

2. Metodika:

2.1. Studovaný druh

Molinia caerulea (L.) Moench je vytrvalá travina tvořící kompaktní trsy dosahující až 30ti cm na průměru. Tyto trsy jsou formovány hustě rostoucími výhony klonálního původu (tzn. typ „phalanx“, Lovett Doust 1981). Každý výhon nese pouze jedno kolénko - nod, pod kterým se nachází bazální internodium (Jefferies 1915). Bazální internodium je přezimující orgán, ve kterém jsou uchovány zásobní látky, především škrob a bílkoviny, podporující růst nového výhonu na počátku další vegetační sezóny. Z každého bazálního internodia mohou z pupenů založených na jeho spodní části vyrůst až 3 nové výhony (Arber 1934). Výhony mají zpravidla sedm funkčních listů až 60 cm dlouhých. *M. caerulea* kvete převážně na přelomu července a srpna, přičemž kvetoucí stéblo dorůstá výšky až 140 cm. Na konci vegetační sezóny listy opadávají v místě opadové zóny mezi listem a bazálním internodiem. Hlavní funkce tohoto u trav nepříliš obvyklého jevu je zřejmě ochrana nashromážděných zásob (Jefferies 1915, Salim et al. 1988).

2.2. Lokalita

Lokalita „Ohrazení“ se nachází v blízkosti stejnojmenné obce přibližně 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48°57' N, 14°38' E) ve výšce okolo 530 m.n.m. Průměrná roční teplota se zde pohybuje mezi 7- 8°C a průměrné roční srážkové úhrny činí 620 mm. Jedná se o vlhkou oligotrofní louku, fytoocenologicky patřící do svazu *Molinion*, jejíž dominantou rostlinného společenstva je právě *Molinia caerulea*. Tato louka je od roku 1994 dvakrát ročně sečena.

2.3. Disign pokusu

Pokusné plochy byly vytyčeny na jaře 2005, tj. rok před zahájením vlastního pozorování a odběrem vzorků. Jednalo se o 5 ploch tvořených 12 čtverci o velikosti 3x3 m. Na těchto plochách byl ustanoven management zahrnující tři varianty: a) hnojeno – pokos s následným odnosem

biomasy a pohnojení, b) nekoseno – ponechání bez zásahu, c) kontrola – pokos s následným odnosem biomasy. Pokos byl prováděn pouze jednou ročně, a to koncem června. Hnojeno bylo pomocí hnojiva NPK (12% N, 19% P a 19 % K). Dávka 50 g/m² byla aplikována v roce 2005 po pokosení a dávka 65 g/m² v roce 2006 v dubnu.

Na konci března 2006 byly z každé plochy náhodně vybrány tři čtverce reprezentující všechny varianty zásahu a v nich označeno 10 náhodných trsů *Molinia caerulea*. V průběhu vegetační sezóny bylo celkem 6-krát odebráno (31. březen, 8. květen, 14. červen, 1. srpen, 6. září, 12. říjen) z každého vybraného čtverce souhrnem přibližně 20 „jedinců“.

2.4. Odběr vzorků

Odebíraný „jedinec“ (růstová jednotka) byl reprezentován bazálním internodiem z předešlého roku a všemi jeho dceřinými výhony. Byly definovány tři kohorty bazálních internodií: 1) přezimující, 2) založeno na jaře, 3) založeno po seči. Při přepočtech „na jednu bázi“ nebyl brán zřetel na příslušnost ke kohortě. Do celkové nadzemní biomasy byla zahrnuta i biomasa bazálních internodií. Za fotoaktivní byl považován olistěný výhon tzn. nikoli výhon poškozený sečí.

2.5. Zpracování vzorků

Odebrané výhony byly rozděleny na jednotlivé orgány (kořeny, bazální internodia, listy, květenství a podpůrné orgány) a zváženy. Při každém odběru byla změřena listová plocha naskenováním listů při rozlišení 300 dpi. Byly ustanoveny tři skupiny bazálních internodií – 1) z předešlého roku, 2) jarní, a 3) letní, které vyrašili po pokosení. Kořeny a bazální internodia byla uložena do tekutého dusíku a později lyofilizována. Nadzemní biomasa byla vysušena při 80°C. Za použití listové plochy spočítané z naskenovaných listů a suché váhy listů byla stanovena specifická listová plocha (SLA) v m²/kg.

V kořenech a bazálních internodiích byl stanoven obsah škrobů a volných transportovatelných sacharidů zastoupených glukosou, fruktosou a sacharosou. Lyofilizované kořeny a bazální internodia byla zvážena a poté najemno rozemleta.

Pro stanovení obsahu volně transportovatelných sacharidů v kořenech a bazálních internodiích byla použita metoda ethanolové extrakce. Navážka 100 mg namletého suchého vzorku byla po dobu 12 min. inkubována v 5 ml 80% ethanolu ve vodní lázni při 83°C. V průběhu inkubace byl vzorek každé tři minuty promíchán na vortexu. Následně byl odstředován 11 min. v centrifuze při 3000 rpm. Poté byl supernatant slit. K usazenině ve zkumavce bylo přidáno 5 ml ethanolu a po zamíchání byla opět vložena do vodní lázně. Tento proces se opakoval celkem třikrát. Z takto získaného ethanolového extraktu volných sacharidů byl v sušárně při 50°C odpařen ethanol. Sušina byla rozpuštěna v 10 ml destilované vody a vzniklý roztok přefiltrován. Pak byla provedena kapalinová chromatografická analýza na glukosu, fruktosu a sacharosu. Byl použit systém ICS – 3000 od firmy Dionex, s elektrochemickým detektorem a kolonou CarboPac PA 1. Užitým eluentem byl 200 mM NaOH. Cukerné standardy pocházely od firmy Dr. Ehrenstorfer.

Pro stanovení obsahu škrobu byla užitá enzymatická metoda Megazyme (AA/AMG 11/01), při které se škrob enzymaticky hydrolyzuje na glukosu, jejíž množství je následně spektrometricky stanoveno.

Vzorek usazený ve zkumavce po extrakci volných cukrů byl po přidání 0,2 ml vodného roztoku ethanolu rozptýlen na vortexu. Poté byly přidány 3 ml termostabilní alfa-amylázy (300 jednotek U) v MOPS pufru (MOPS – sodná sůl 50 mM, pH 7,0; chlorid vápenatý 5 mM, azid sodný 0,02 %). Po protřepání na vortexu byl vzorek na 6 minut vložen do vroucí lázně a každé dvě minuty znovu protřepán. Následovalo přidání 4 ml pufru octanu sodného (200 mM, pH 4,5) a 0,1 ml amyloglukosidázy (20 U). Vzorek byl dán do vodní lázně o teplotě 50°C a v průběhu inkubace dvakrát protřepán. Vzorek byl převeden do odměrné baňky a doplněn destilovanou vodou na 100 ml. Po promíchání byl odstředěn alikvotní podíl při 3000 rpm po dobu 10 minut.

Do zkumavky byla odebrána 0,1 ml odstředěného vzorku a k ní přidány 3 ml GOPOD reagentie. Byly připraveny glukosové kontroly a reagenční slepý vzorek. Vzorky byly opět 20 minut inkubovány ve vodní lázni při 50°C. Absorbance byla měřena při 510 nm na spektrofotometru Spekol 210.

2.6. Statistické zpracování

Výsledky byly zpracovány pomocí programu Statistica 7, za použití metod analýz variance (ANOVA, MANOVA). Bylo pracováno na hladině významnosti $p = 0,05$.

3. Výsledky:

Celková biomasa druhu *M. caerulea* na počátku vegetační sezóny narůstá stejnou měrou. Zatímco na opuštěných plochách dochází mezi 14.6 a 1.8. k značnému nárůstu nadzemní biomasy, na hnojených a kontrolních plochách porost, který byl po 14.6. pokosen, regeneruje a celkové množství biomasy dosahuje obdobných hodnot jako před pokosem (Obr. 1, Tabulka 1).

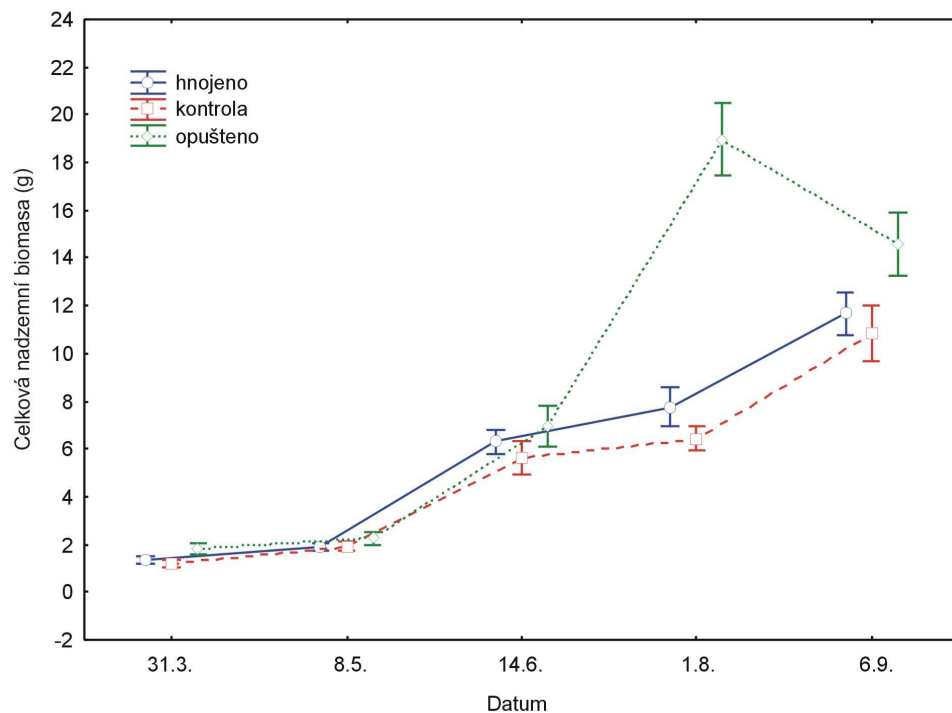
Tabulka 1: Vliv obhospodařování a času na celkovou biomasu *M. caerulea* (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	4	127.5	0.000*
Treatment	2	33.5	0.000*
Čas*Treatment	8	13.6	0.000*

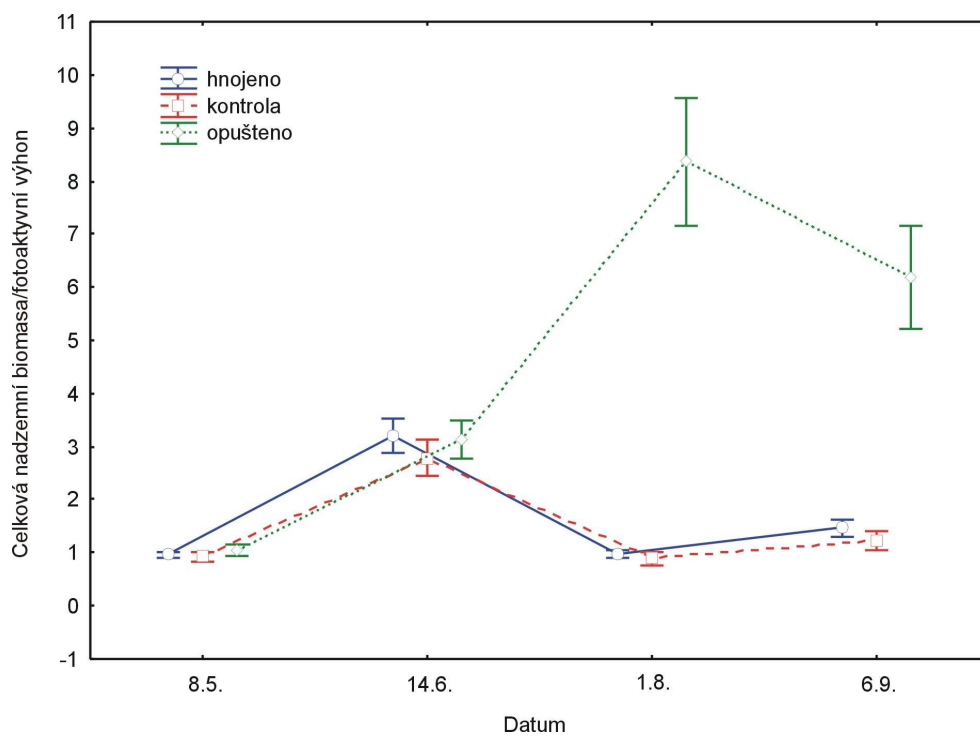
Po přepočtu celkového množství biomasy na jeden fotoaktivní výhon je patrné, že výhony na kosených plochách (hnojeno, kontrola) již do konce sezóny nejsou schopny narůst do velikosti před pokosem (Obr. 2, Tabulka 2).

Tabulka 2: Vliv obhospodařování a času na celkovou biomasu *M. caerulea*.
Přepočteno na fotoaktivní výhon (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	3	15.15	0.000*
Treatment	2	54.73	0.000*
Čas*Treatment	6	18.61	0.000*



Obr. 1: Vliv obhospodařování a času na celkovou biomasu *M. caerulea*. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

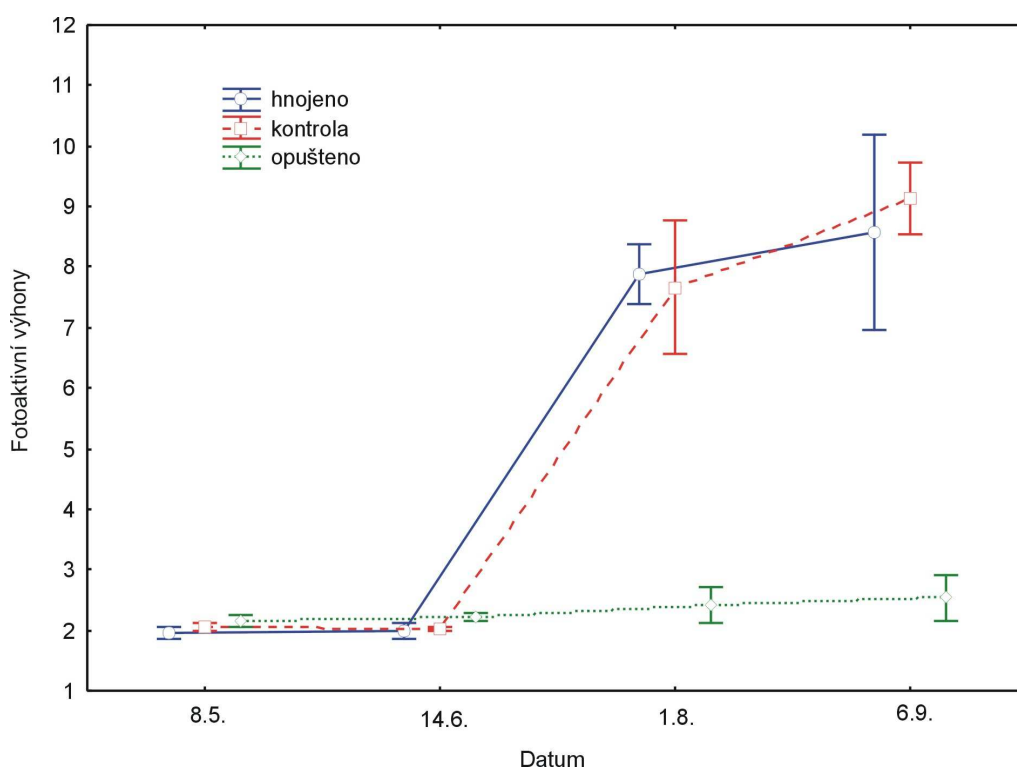


Obr 2: Vliv obhospodařování a času na celkovou biomasu *M. caerulea*. Přepočteno na jedno bazální internodium. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

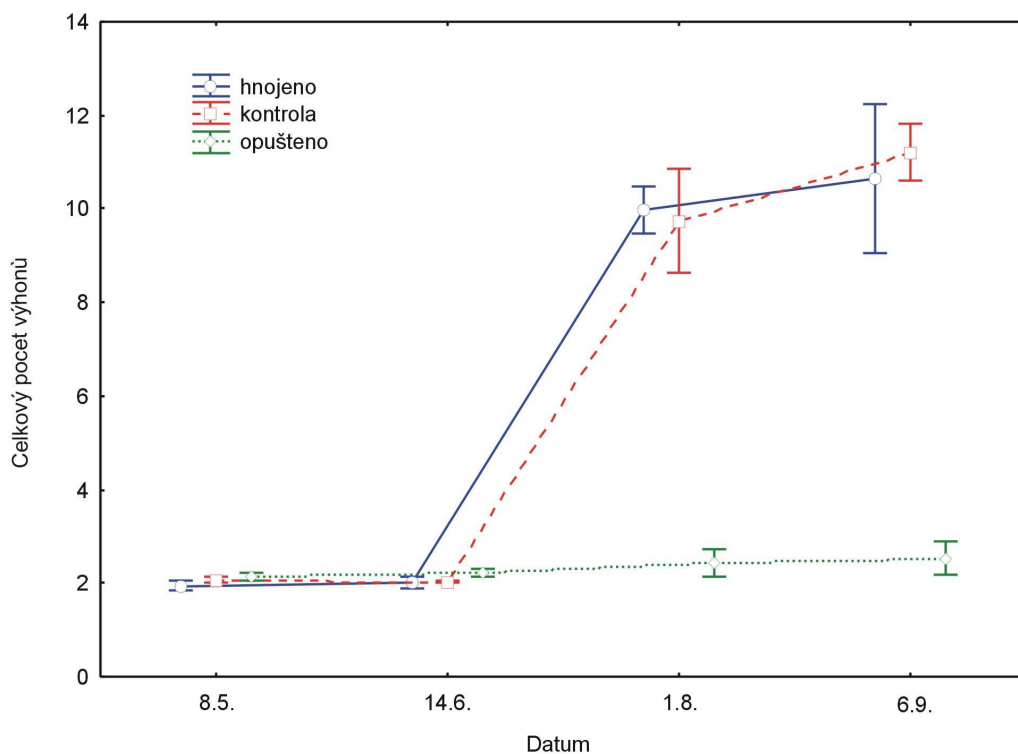
Kosení má za následek značný nárůst nových výhonů. Výhony vzniklé na počátku sezóny po ztrátě asimilačních listů způsobené pokosem zastavují svůj růst a regenerují zakládáním nových dceřiných výhonů. Na opuštěných plochách počet výhonů setrvává víceméně neměnný po celé vegetační období (Obr. 3, Tabulka 3). Stejný průběh je patrný i v celkovém množství bazálních internodií založených během roku (Obr. 4, Tabulka 4).

Tabulka 3: Vliv obhospodařování a času na počet fotoaktivních výhonů *M. caerulea* (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	3	48.07	0.000*
Treatment	2	27.33	0.000*
Čas*Treatment	6	10.46	0.000*



Obr. 3: Vliv obhospodařování a času na počet fotoaktivních výhonů *M. caerulea*. (Vyneseny jsou průměry a SE.)



Obr. 4: Vliv obhospodařování a času na počet výhonů *M. caerulea* vyprodukovaných za rok. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

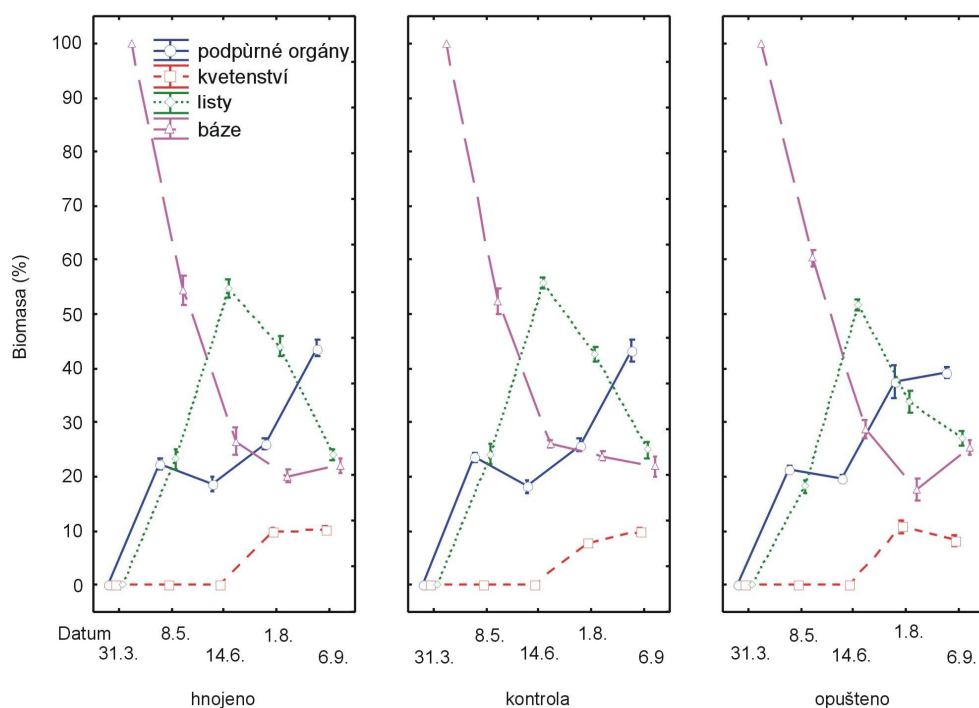
Tabulka 4: Vliv obhospodařování a času na počet výhonů *M. caerulea* vyprodukovaných za rok (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	3	83.41	0.000*
Treatment	2	51.02	0.000*
Čas*Treatment	6	18.77	0.000*

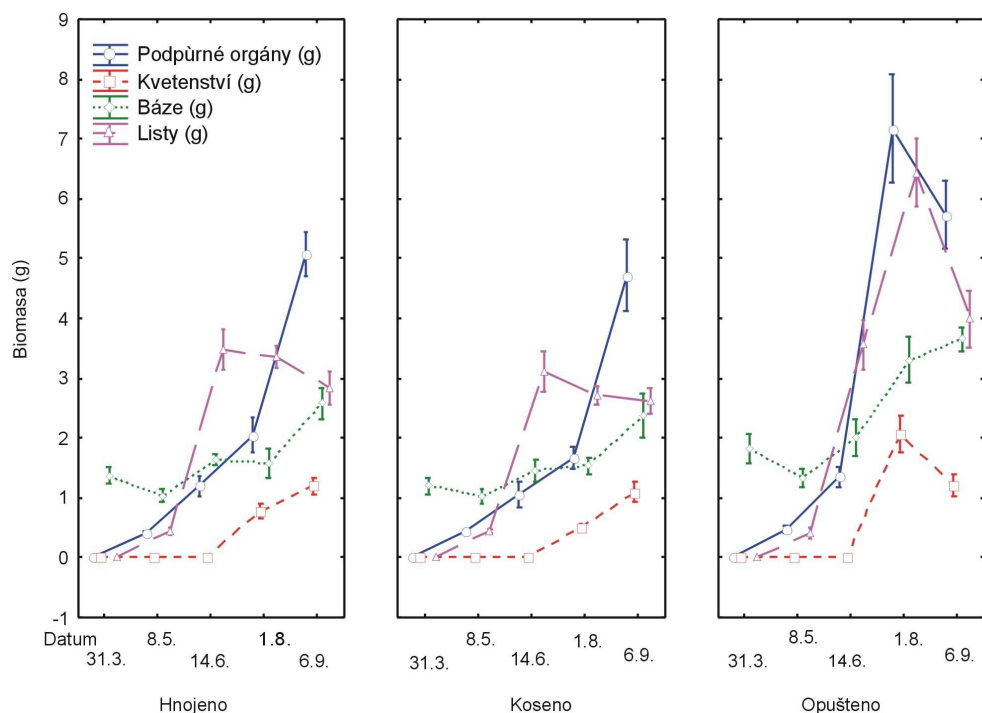
Poměrné množství investic do bazálních internodií na počátku roku prudce klesá, oproti tomu rostou investice do listů a podpůrných orgánů. Na počátku srpna je zřejmý nárůst investic do květu a podpůrných orgánů, jenž je v případě kosených ploch zbržděn sečí. U nich dosahují investice do kvetení vrcholu až na počátku září, tedy v době, kdy na nekosených plochách již rostou relativní investice do bazálních internodií (Obr.5, Tabulka 5).

Tabulka 5: Vliv obhospodařování a času na relativní investici (%) do jednotlivých rostlinných orgánů (MANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	12	499.9	0.000*
Treatment	6	4.7	0.000*
Čas*Treatment	24	3.5	0.000*



Obr. 5: Vliv obhospodařování a času na relativní investici (%) do jednotlivých rostlinných orgánů. (Vyneseny jsou průměry a SE.)



Obr. 6: Vliv obhospodařování a času na reálnou investici do jednotlivých rostlinných orgánů. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Reálné investice do jednotlivých orgánů dosahují v případě opuštěných ploch vyšších hodnot než je tomu u ploch kosených. Znatelný je prudký nárůst biomasy listů, květů a podpurných orgánů na počátku srpna. V září, v důsledku postupného odumírání na nekosených plochách dochází k poklesu hodnot (Obr. 6, Tabulka 6).

Tabulka 6: Vliv obhospodařování a času na reálnou investici do jednotlivých rostlinných orgánů (MANOVA).

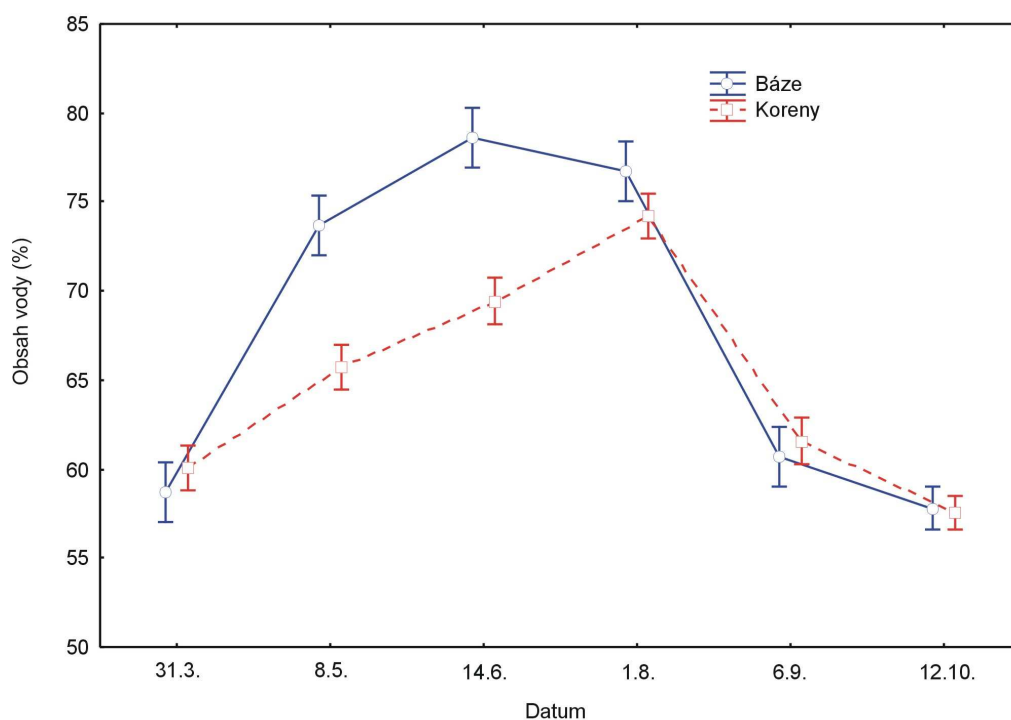
	d.f.	F	p
Čas	16	75.53	0.000*
Treatment	8	8.2	0.000*
Čas*Treatment	32	3.14	0.000*

Relativní obsah vody v kořenech a bazálních internodiích z počátku roku roste. V bázích dosahuje svého vrcholu na počátku léta, těsně před sečí. U kořenů je tento vrchol posunut na

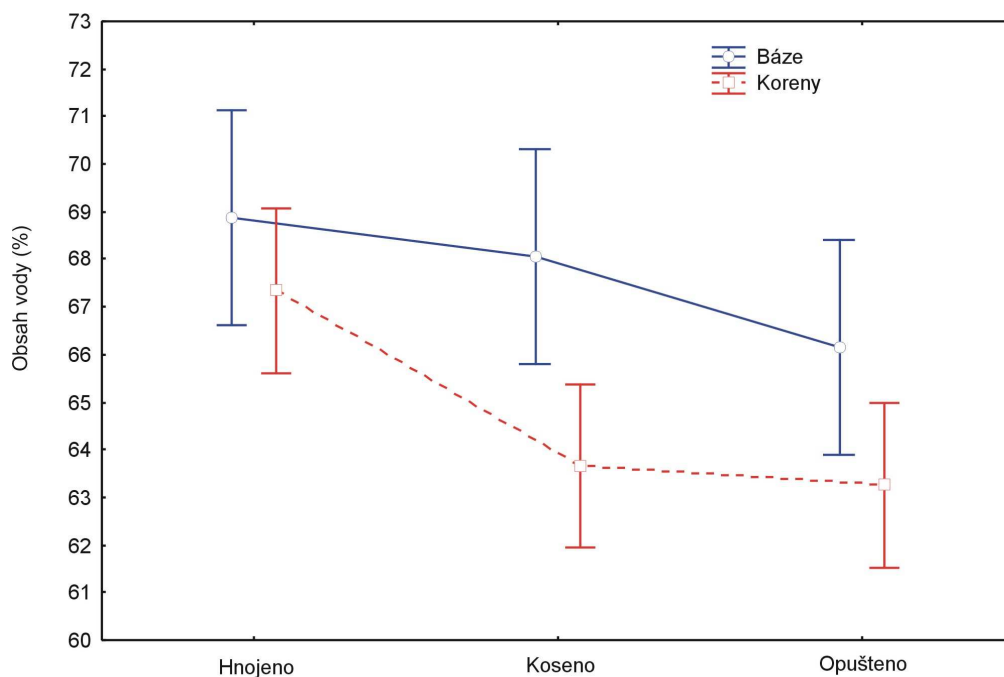
začátek srpna. Poté následuje pokles relativního obsahu vody v obou orgánech na hodnoty srovnatelné s jarními obsahy (Obr. 7, Tabulka 7). Nejvyšších hodnot dosahují relativní obsahy vody na hnojených plochách, nejnižších pak na plochách opuštěných. Celkově je obsah vody nižší v kořenech než v bazálních internodiích. Největší rozpětí hodnot relativního obsahu vody v kořenech a bazální internodiích je u kontrolních ploch (Obr. 8, Tabulka 7).

Tabulka 7: Vliv obhospodařování a času na relativní obsah (%) vody v bazálních internodiích a kořenech (MANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	10	19.83	0.000*
Treatment	4	3.53	0.009*
Čas*Treatment	20	0.66	0.858



Obr. 7: Vliv času na relativní obsah (%) vody v bazálních internodiích a kořenech. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

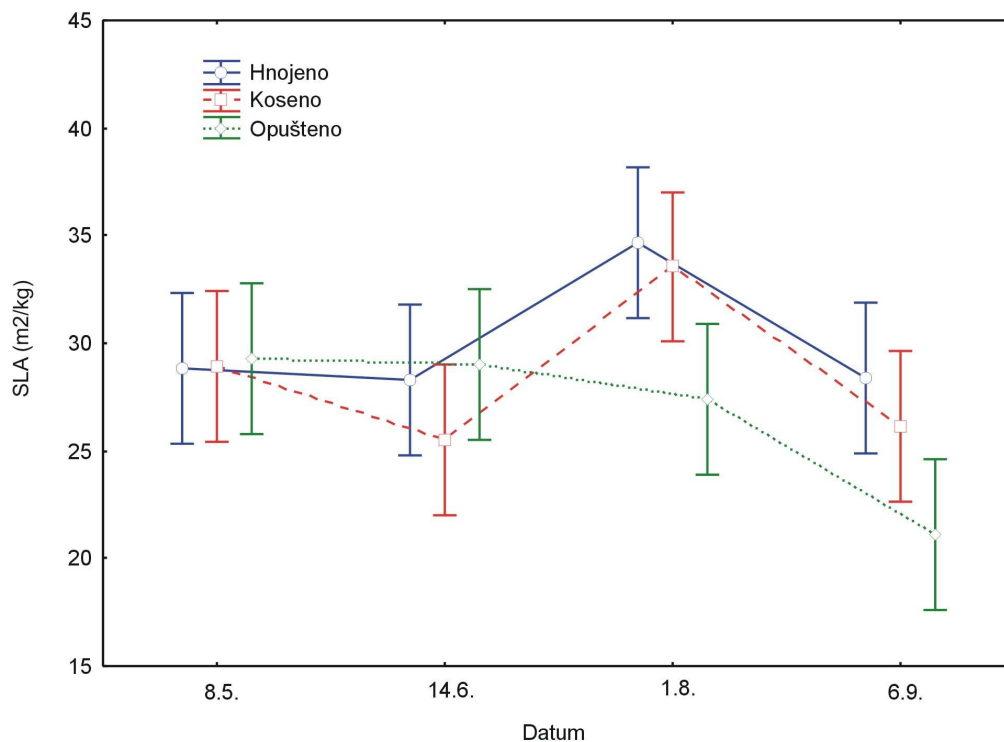


Obr. 8: Vliv obhospodařování na relativní obsah (%) vody v bazálních internodiích a kořenech. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Specifická listová plocha (SLA) na opuštěných plochách se v průběhu sezóny zmenšuje v důsledku mohutnění a hrubnutí listů. Na hnojených a kontrolních plochách je patrný nárůst SLA v době po seči, kdy se zakládají nové jemné listy. I na těchto plochách však později specifická listová plocha klesá (Obr.9, Tabulka 8).

Tabulka 8: Vliv obhospodařování a času na specifickou listovou plochu (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	3	7.691	0.000*
Treatment	2	3.731	0.031*
Čas*Treatment	6	2.393	0.042*



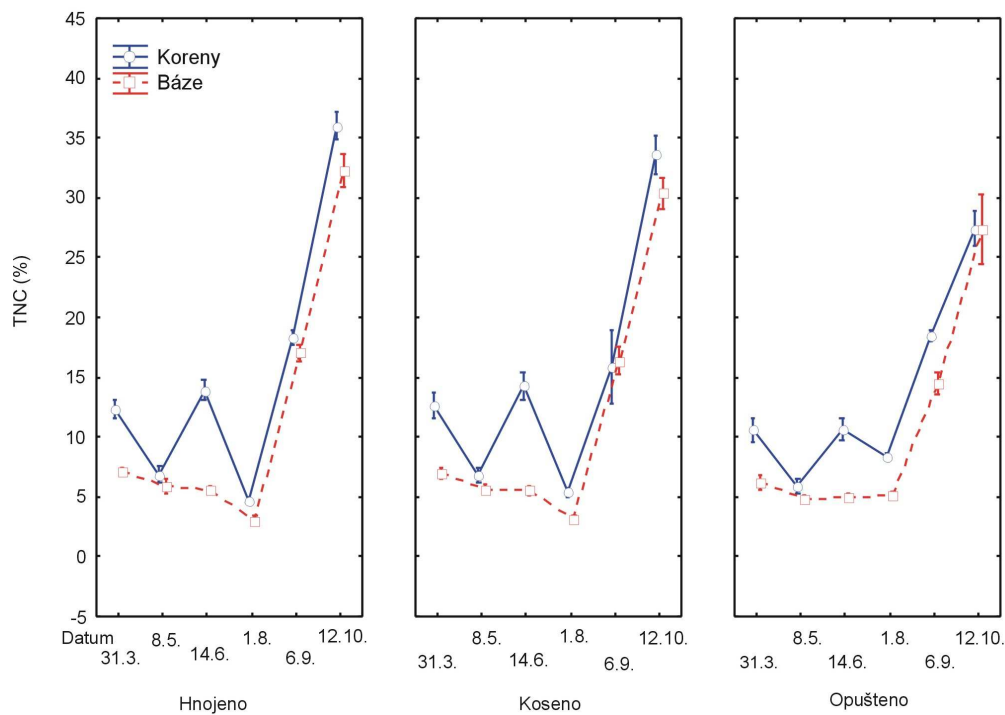
Obr. 9: Vliv obhospodařování a času na specifickou listovou plochu. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Koncentrace nestrukturních karbohydrátů při prvním odběru jsou u všech treatmentů překvapivě nízké (Obr.10, Tabulka 9). U nekosených ploch se celou sezónu udržuje obsah karbohydrátů v bazálních internodiích na hladině 5 % a po 1.srpnu následuje prudký nárůst koncentrace zásobních cukrů až na přibližných 27 %. Oproti tomu u bazálních internodií hnojených a kontrolních ploch je patrný pokles koncentrace po pokosu. I přes tento pokles vykazují bazální internodia kosených ploch na konci vegetačního období vyšší koncentrace TNC (cca. 30 %) než báze na nekosených plochách. Kořeny mají celkově vyšší koncentrace nestrukturních karbohydrátů než bazální internodia, ale také se projevuje větší kolísání těchto koncentrací v průběhu roku. Po počátečním poklesu na začátku sezóny následuje mezi květnovým a červnovým odběrem prudký nárůst koncentrací TNC. Poté je však zaznamenán náhlý pokles koncentrací ve všech treatmentech, který je však daleko výraznější u kosených ploch. Tento pokles koresponduje s časem pokosu a je zřejmě sečí umocněn. Letní pokles koncentrací na nekosených plochách bude diskutován. Na konci roku dosahují koncentrace TNC v kořenech

obdobných hodnot jako koncentrace v bazálních internodiích a tyto koncentrace jsou vyšší u kosených ploch než u nekosených ploch.

Tabulka 9: Vliv obhospodařování a času na koncentraci nestruturních karbohydrátů (TNC) v bazálních internodiích a kořenech (MANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	10	68.44	0.000*
Treatment	4	1.47	0.213
Čas*Treatment	20	1.8	0.024*



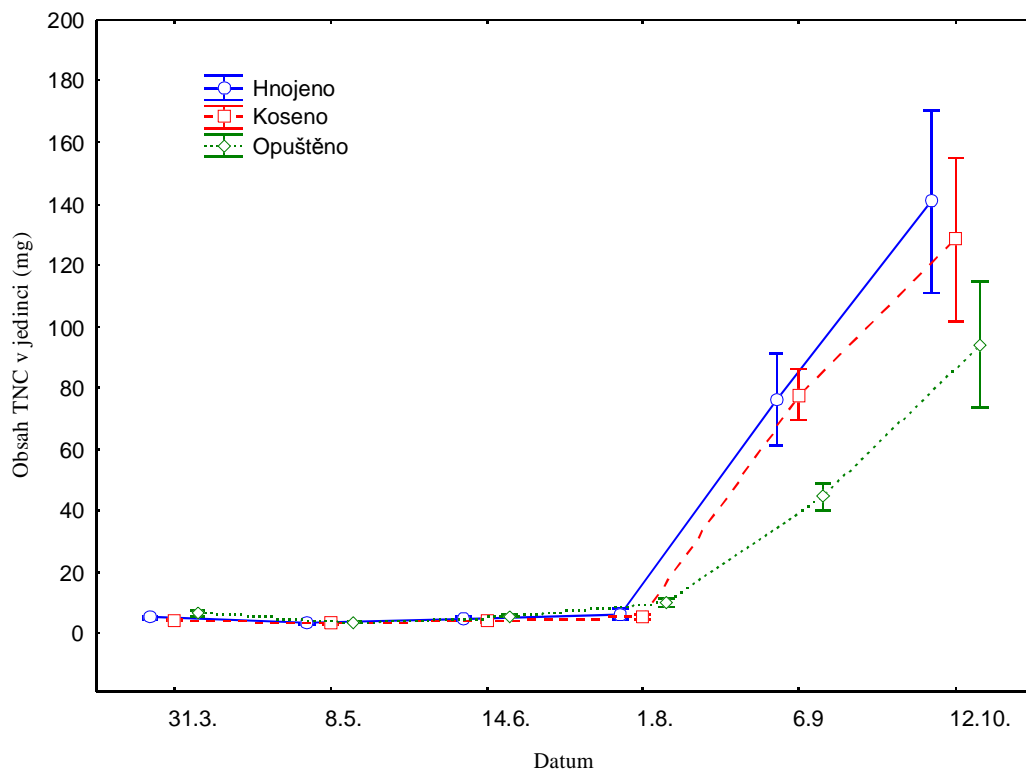
Obr. 10: Vliv obhospodařování a času na koncentraci nestruturních karbohydrátů (TNC) v bazálních internodiích a kořenech. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Rozdíly v celkovém obsahu nestruturních karbohydrátů v růstové jednotce nebyly napříč treatmenty statisticky prokázány (Tabulka 10). Na kosených plochách je však na podzim patrný větší nárůst obsahů zásobních látek na jednu růstovou jednotku než na plochách opuštěných (Obr. 11). Při přepočtu obsahů na jedno bazální internodium byl však stav opačný. Kosené plochy, ač

opět neprůkazně (Tabulka 11), vykazovaly nižší obsahy karbohydrátů než plochy nekosené (Obr.12).

Tabulka 10: Vliv obhospodařování a času na obsah nestrukturních karbohydrátů (TNC) v růstové jednotce (ANOVA).

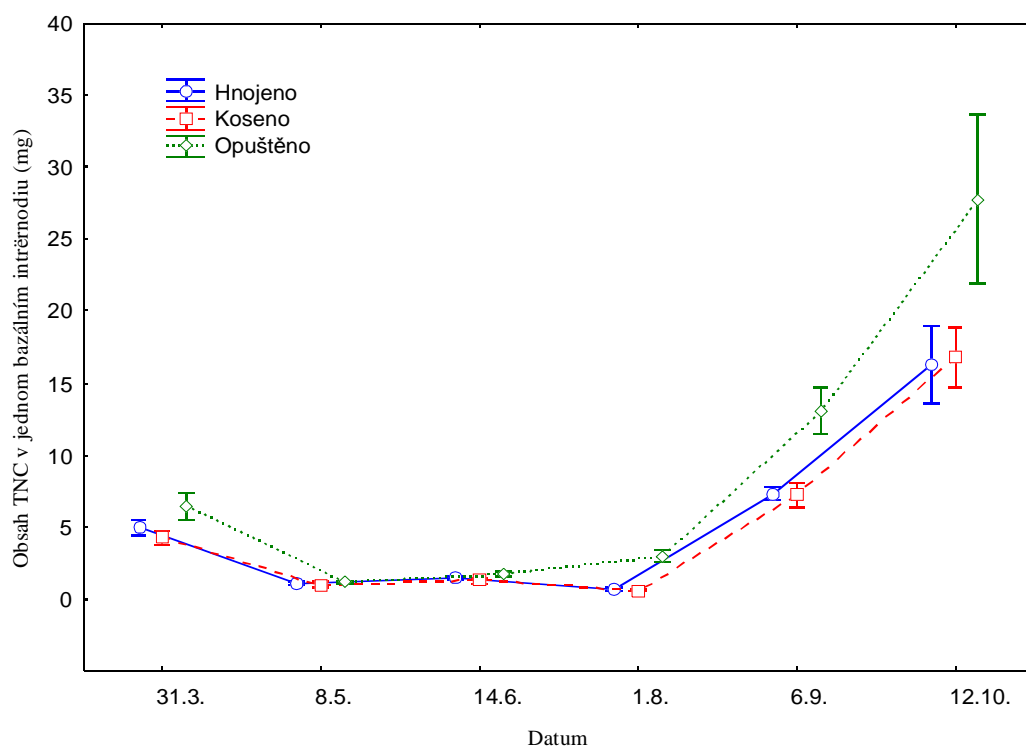
	d.f.	F	p
Čas	5	25.29	0.000*
Treatment	2	0.60	0.551
Čas*Treatment	10	0.44	0.922



Obr. 11: Vliv obhospodařování a času na obsah nestrukturních karbohydrátů (TNC) v růstové jednotce. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Tabulka 11: Vliv obhospodařování a času na obsah nestruturních karbohydrátů (TNC) v jednom bazálním internodiu (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	5	27.24	0.000*
Treatment	2	2.82	0.065
Čas*Treatment	10	0.96	0.487



Obr. 12: Vliv obhospodařování a času na obsah nestruturních karbohydrátů (TNC) v jednom bazálním internodiu. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

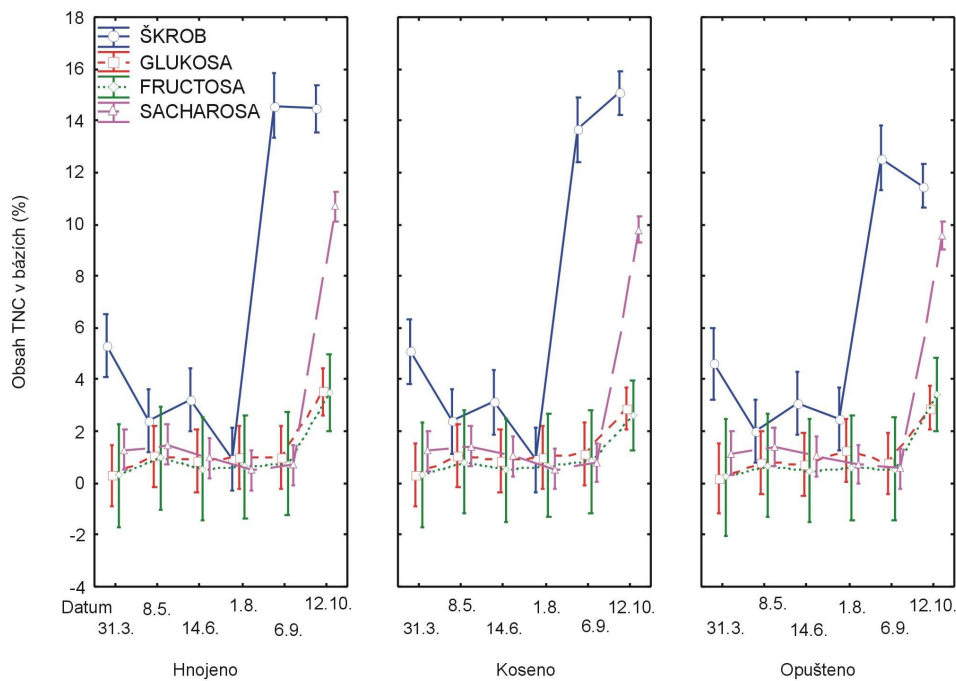
Největší podíl na zásobách v bazálních internodiích i kořenech vykazuje škrob (Obr. 13, Obr.14). Oproti koncentracím volně transportovatelných sacharidů, množství škrobu v průběhu roku značně kolísá. V kořenech je koncentrace škrobu celkově vyšší než v bázích a její fluktuační výraznější. Na konci sezóny prudce roste podíl sacharosy, a to jak v bazálních internodiích, tak i v kořenech. Je patrný i nárůst koncentrací glukosy a fruktosy, který však není tak výrazný. Vliv různého obhospodařování ploch na koncentrace jednotlivých karbohydrátů v bázích i kořenech je statisticky neprůkazný (Tabulka 12, Tabulka 13).

Tabulka 12: Vliv obhospodařování a času na koncentraci jednotlivých cukrů (škrob, glukosa, fruktosa, sacharosa) v bazálních internodiích (MANOVA).

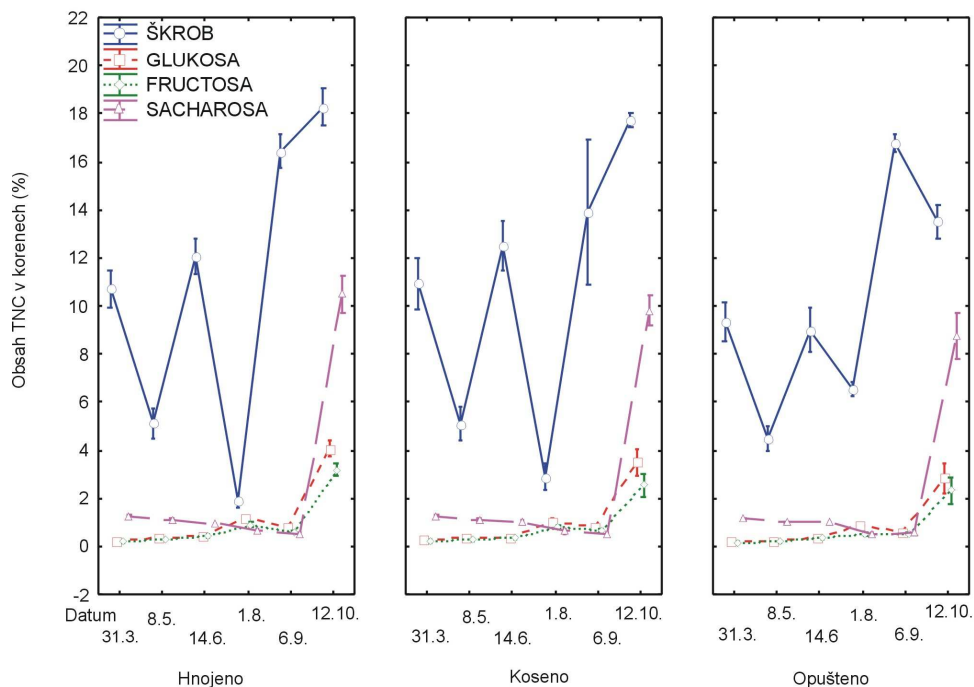
	d.f.	F	p
Čas	20	79.57	0.000*
Treatment	8	1.02	0.420
Čas*Treatment	40	1.19	0.212

Tabulka 13: Vliv obhospodařování a času na koncentraci jednotlivých cukrů (škrob, glukosa, fruktosa, sacharosa) v kořenech (MANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	20	35.07	0.000*
Treatment	8	0.64	0.747
Čas*Treatment	40	1.38	0.069



Obr. 13: Vliv obhospodařování a času na koncentraci jednotlivých cukrů (škrob, glukosa, fruktosa, sacharosa) v bazálních internodiích. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

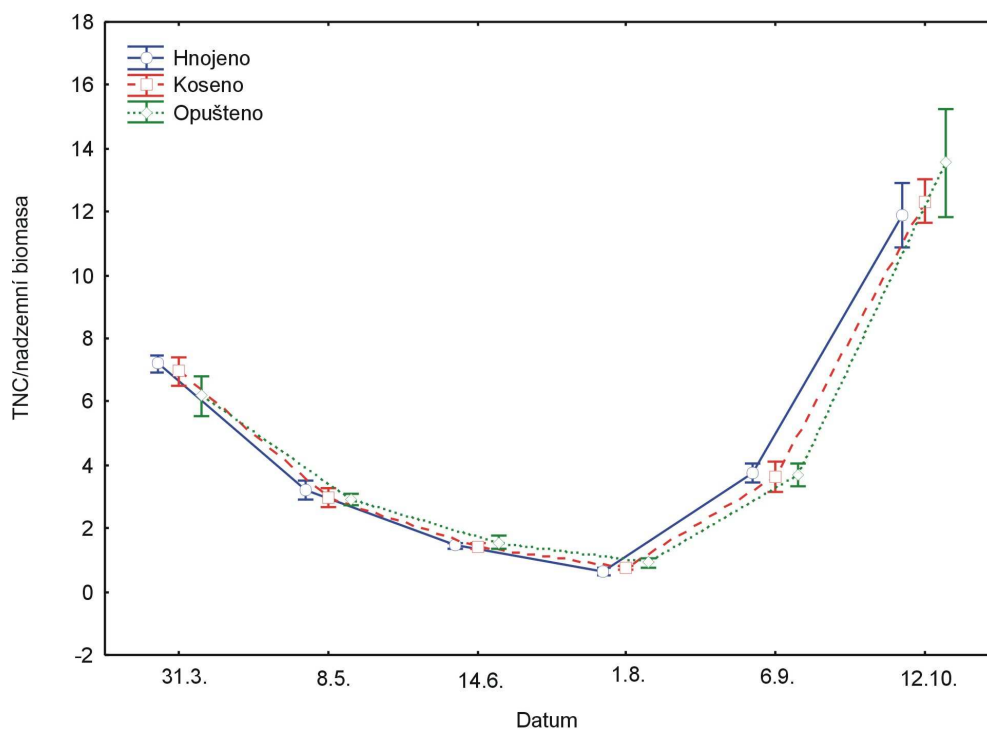


Obr. 14: Vliv obhospodařování a času na koncentraci jednotlivých cukrů (škrob, glukosa, fruktosa, sacharosa) v kořenech. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

Přes značné kolísání množství zásobních látek v bazálních internodiích a kořenech i přes rozdíly v objemu nadzemní biomasy v jednotlivých treatmentech se podíl těchto dvou složek jeví velice konstantním (Obr. 15). Rozdíly v tomto poměru jsou vysoce neprůkazné napříč všemi treatmenty (Tabulka 14).

Tabulka 14: Vliv obhospodařování a času na podíl nestrukturních karbohydrátů (TNC) a suché nadzemní biomasy (ANOVA).

	d.f.	F	p
Čas	5	93.07	0.000*
Treatment	2	0.03	0.937
Čas*Treatment	10	0.31	0.978



Obr. 15: Vliv obhospodařování a času na podíl nestrukturních karbohydrátů (TNC) a suché nadzemní biomasy. (Vyneseny jsou průměry a SE.)

4. Diskuze:

Největší podíl na zásobách karbohydrátů v bazálních internodiích i kořenech má škrob. Zatímco Janeček (2001) u druhu *Molinia caerulea* a Klimeš & Klimešová (2002) u příbuzného druhu *M. arundinacea* zaznamenali koncentrace škrobů blízké 40 % - 50 %, mnou naměřené maximální podzimní koncentrace dosahovaly cca. 15 % v bázích a 18 % v kořenech. Tento značný rozdíl je pravděpodobně způsoben nevhodně zvolenou metodou kyselé hydrolýzy, kterou autoři použili. Přítomnost fruktanů se v zásobních orgánech *M. caerulea* nepodařilo prokázat, což koresponduje s prací Hendryho (1987), přestože Klimeš & Klimešová (2002) jejich přítomnost zaznamenali u příbuzného druhu *M. arundinacea*.

Obsahy volných karbohydrátů se v průběhu roku značně liší. Jak již bylo dříve pozorováno, zatímco na jaře i po celou vegetační sezónu jsou obsahy na minimu, na podzim dosahují svého maxima (Mores et al. 2002, Steen & Larsson 1986). Podobně jako zaznamenal Heldt (2005), byl zřetelný nárůst především u hlavního transportního sacharidu – sacharosy, jejíž koncentrace na konci roku dosahuje cca. 10 %. Glukosa a fruktosa vykazují také prudký nárůst, koncentrace však dosahují výrazně nižších hodnot, a to jak v bázích, tak i v kořenech (cca. 3-4 %). Podobný nárůst rozpustných cukrů byl na konci sezóny zaznamenán i u alpských druhů *Saxifraga rhomboidea*, *Polygonum viviparum* a *Geum turbinatum* (Mooney & Billings 1960) či u vytrvalých tráv *Dactylis glomerata* (Voltaire et al. 2005) a *Calamagrostis epigeios* (Dušek 2002).

Na kosených plochách byla *M. caerulea*, v důsledku ztráty asimilačních orgánů ve vrcholu sezóny, nucena zakládat nové výhony, a tím více investovat do klonálního růstu. Zakládání této druhé generace výhonů mělo za následek opožděné kvetení i celkový menší vzrůst rostlin. K podobným závěrům došel Janeček (2001) Rozdíl mezi hnojenými a kontrolními plochami nebyl velký, přesto byl patrný trend většího nárůstu biomasy na plochách s přísunem živin. Je pravděpodobné, že při dlouhodobějším hnojení by mohly být rozdíly mezi těmito plochami výraznější (Venterink et al. 2001, Steinbachová-Vojtíšková et al. 2006). Oproti tomu se opuštění ploch projevilo velice výrazně již druhý rok od založení pokusu. Byly založeny pouze dva až tři jarní výhony, které dosáhly svého růstového maxima na počátku srpna, kdy vrcholilo i jejich kvetení.

Způsob obhospodařování se projevil i v rozdílech specifické listové plochy (SLA), neboť po seči založené letní výhony byly jemnější než starší výhony nekosených ploch (Cingolani & Callantes 2005). Vliv hnojení nebyl opět výrazný, avšak patrný.

Nárůst relativního obsahu vody může být způsoben uvolňováním zásobních látek z orgánů a jejich následnou investicí do růstu. Podzimní pokles zřejmě odráží hromadění zásobních látek a bytnění orgánů, přičemž podíl vody v příslušných orgánech prudce klesá.

Při velice časném jarním odběru byly překvapivě nízké celkové koncentrace nestrukturních karbohydrátů v zásobních orgánech. Zřejmě bylo značné množství zásob prodýcháno v období vegetačního klidu. Dalším zajímavým aspektem bylo rozložení zásob mezi bazální internodia a kořeny. Steen & Larsson (1986) studovali zásoby nestrukturních karbohydrátů v kořenech a oddencích vytrvalých trav a došli k závěru, že v oddencích jsou vyšší koncentrace karbohydrátů než v kořenech. Přestože bazální internodia jsou považována za specializovaný zásobní orgán stonkového původu (Klimeš & Klimešová 2002, Jefferies 1915, Taylor et al. 2001), obsahy TNC byly v průběhu celé vegetační sezóny vyšší v kořenech, což je v souladu s pozorováním Janečka (2001). Na základě získaných výsledků navrhuji dvě možné hypotézy: 1) Bazální internodia nejsou hlavní zásobárnou karbohydrátů, 2) Bazální internodia a kořeny mohou být do jisté míry samostatně hospodařícími zásobními jednotkami, kdy zásoby v kořenech slouží především pro samotný růst kořenů. Zatímco pro první hypotézu svědčí především vysoké kořenové koncentrace, pro druhou výraznější kolísání karbohydrátů v kořenech, které se značně neshoduje s vývojem koncentrací v bazálních internodiích.

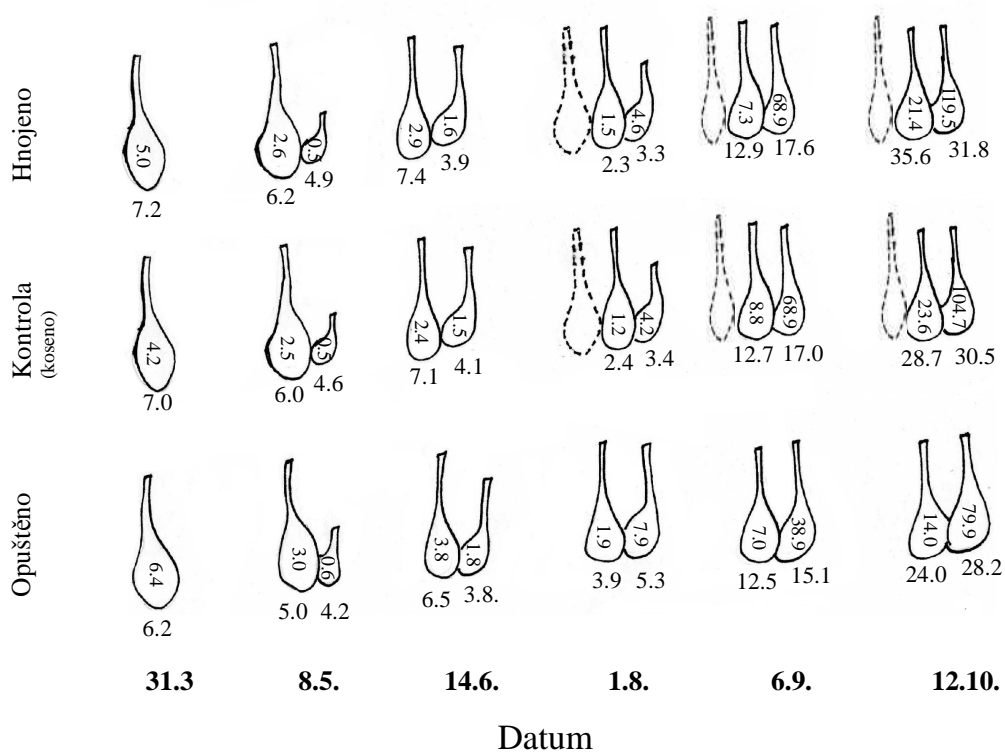
Velký pokles zásobních karbohydrátů v kořenech na sečených plochách může být způsoben nejen požadavky rostliny na regeneraci, ale i prodýcháním zásob bez jejich dalšího přísunu. Méně výrazný pokles koncentrace karbohydrátů v kořenech rostlin na nekosených plochách může být způsoben vnějšími faktory jako například déle trvající sníženou dostupností vody v období letního sucha.

Pokles koncentrací karbohydrátů v bazálních internodiích v době po seči je zřejmě způsoben především využitím zásob pro regeneraci, což znamená založením nových dceřinných výhonů.

V průběhu sezóny jsou reálné obsahy zásobních látek v bazálních internodiích velice malé. Získané karbohydráty jsou rostlinou investovány především do růstu a generativního

rozmnožování. K výraznému ukládání zásob dochází až koncem vegetačního období, jak uvádí i Brocklebank & Hendry (1989).

Růstové jednotky opuštěných ploch jsou tvořeny méně početnými výhonky s vyššími reálnými zásobami karbohydrátů než mají početnější výhonky růstových jednotek z kosených ploch. Avšak celkové množství zásob růstových jednotek na kosených plochách je vyšší než na plochách opuštěných (Obr. 16). Kosením dochází k „přerozdělení“ zásob do nově vzniklých výhonů.



Obr. 16: Porovnání koncentrací a reálných obsahů nestruturních karbohydrátů (TNC) v bazálních internodiích. Bazální internodia zde symbolizují jednotlivé kohorty růstových jednotek (výhonů vzniklých během roku z jednoho přezimujícího bazálního internodia. Čísla pod bazálními internodií vyjadřují koncentraci TNC (%) a čísla uvnitř bazálních internodií vyjadřují celkové reálné obsahy TNC (mg) v dané kohortě.

I přes značné rozdíly v množství nadzemní biomasy a velké kolísání koncentrací zásobních látek mezi treatmenty se podíl těchto charakteristik téměř nemění. Rostliny vykazují konstantní podíl mezi celkovým obsahem karbohydrátů v bazálních internodiích a nadzemní biomasou v průběhu roku bez ohledu na způsob obhospodařování.

Kosením jsou nejvíce zasaženy vysoké dominantní rostliny, mezi které právě *M. caerulea* patří, což je v souladu s pozorovanými velkými ztrátami nadzemní biomasy přepočtené na jeden fotosynteticky aktivní výhon. Při seči tak tyto dominanty, na rozdíl od nízkých druhů, přicházejí o poměrně větší část své nadzemní biomasy (Klimeš & Klimešová 2002). To vede k potlačení asymetrické kompetice a přispívá k udržení druhové diverzity (Tilman 1987, Schwinning & Weiner 1998). Vytvořené zásoby mohou do značné míry kompenzovat ztrátu nadzemní biomasy. Speciální zásobní orgány usnadňují rychlou obnovu původní biomasy. Disturbance a větší míra odnožování na kosených plochách vede k postupnému rozvolňování trsů (Janeček 2005). Podobně jako v pracích Granta et al. (1996) a Pakemana (2004) v důsledku regenerace počet výhonů stoupal, ale jejich biomasa se zmenšovala. Podobný trend byl v této studii pozorován i u zásobních karbohydrátů v jednotlivých internodiích, přičemž docházelo k „rozložení zásob“ do většího počtu výhonů na kosených plochách. Kosení tak zřejmě oslabuje kompetiční převahu druhu *M. caerulea* a trsy mohou být náchylnější k mechanickému poškození či invazi jiného rostlinného druhu.

5. Závěr:

Kosení potlačuje celkový vzrůst *M. caerulea*, má však za následek intenzivnější odnožování. Hnojení nemá v krátkém časovém horizontu výrazný vliv na růst *M. caerulea*.

Hlavní zásobní látkou u *M. caerulea* jsou škroby. Ačkoli jsou za zásobní orgán považována bazální internodia, dosahují karbohydráty větších koncentrací v kořenech.

Na kosených plochách mají výhony *M. caerulea* drobnější bazální internodia s nižším obsahem zásobních karbohydrátů. Hnojení nemá vliv na tvorbu zásob *M. caerulea*.

Podíl nestrukturních karbohydrátů (TNC) a suché nadzemní biomasy *M. caerulea* je v průběhu roku konstantní, bez ohledu na způsob obhospodařování.

6. Literatura:

Arber A. (1934): The Gramineae: A study of cereal, bamboo, and grass. University Press, Cambridge. 480 pp.

Brocklebank K.J. & Hendry G.A.F. (1989): Characteristics of plant species which store different types of reserve carbohydrates. *New Phytol.* 112: 255-260.

Chapin F.S., Schulze E-D. & Mooney H.A. (1990): The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:423-447.

Cingolani A.M., Posse G. & Collantes M.B. (2005): Plant functional traits, herbivore selectivity and response to wheel grazing in Patagonian steppe grassland. *Journ. Appl. Ecol.* 42: 50-59.

Dušek J. (2002): Seasonal dynamic of nonstructural saccharides in a rhizomatous grass *Calamagrostis epigeios*. *Biol. Plantarum* 45: 383-387.

Grant S.A., Torvell L., Common T.G., Sim E.M. & Small J.L. (1996) Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journ. Appl. Ecol.* 33: 1267-1280.

Heldt H-W. (2005): Plant biochemistry. Elsevier Academic Press, London. 630 pp.

Hendry G. (1987): The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytol.* 106: 201-216.

Iriki N., Nishio Z., Kawakami A., Yoshida M., Funtov K. & Kawahara T. (2005): Fructan content in *Aegilops cylindrica* and its relationship to snow mold resistance and freezing tolerance. *Plant Prod. Sci.* 8: 563-566.

Isselstein J., Jeangros B. & Pavlů V. (2005): Agronomic aspects of extensive grassland farming and biodiversity management. In: *Proceedings of the 13th International Occasional Symposium of the European Grassland Federation "Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity"*, Tartu, Estonia. pp. 211-220.

Iwasa Y. & Kubo T. (1997): Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evol. Ecol.* 11: 41-65.

Janeček Š. (2001): Seasonal changes in competition and growth features of clonal species *Molinia caerulea*. (MSc Thesis, in Czech). University of South Bohemia, Faculty of Biological Science, 36pp.

Janeček Š. (2005): Ecological study of *Molinia caerulea*, a dominant species of wet meadows. (PhD Thesis). University of South Bohemia, Faculty of Biological Science, 63pp.

Jefferies T.A. (1915): Ecology of the Purple Heath Grass (*Molinia caerulea*). *J Ecol.* 3: 93-109.

Kleijn D., Treier U.A. & Müller-Schärer H. (2005): The importance of nitrogen and carbohydrate storage for plant growth of the alpine herb *Veratrum album*. *New Phytol.* 166: 565-575.

Klimeš L. & Klimešová J. (2002): The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evol. Ecol.* 15: 363-382.

Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R. & van Groenendael J. (1997): Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H. and van Groenendael J. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1-29.

Krahulec F., Skálová H., Herben T., Hadincová V., Wildová R. & Pecháčková S. (2001): Vegetation changes following Wheel grazing in abandoned mountain meadows. *Appl. Veg. Sci.* 4: 97-102.

Lepš J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230.

Lovett Doust L. (1981): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial *Ranunculus repens*. I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-755.

Mooney H.A. & Billings W.D. (1960): The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. *Am. J. Bot.* 47: 594-598.

Mores M.G., de Souza A., Pessoni R.A.B. & Figueiredo-Ribeiro R.C.L. (2002): Soluble carbohydrate similarities between *Echinochloa inflexa* and *Melinis minutiflora* (Poaceae). *Hochnea* 29: 151-158.

Pakeman R.J. (2004): Consistency of plant species and trait response to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *J. Ecol.* 92: 893-905.

Salim K.A., Carter P.L., Shaw S. & Smith C.A. (1988): Leaf abscission zones in *Molinia caerulea* (L.) Moench, The Purple Moor Grass. *Ann. Bot.* 62: 429-434.

Schwinning S. & Weiner J. (1998): Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447-455.

Silvertown J., Lines C.E.M., & Dale M.P. (1994): Spatial competition between grasses – Mates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing. *J. Ecol.* 82: 31-38.

Spollen W.G. & Nelson J.C. (1994): Response of fructan to water deficit in growing leaves of Tall Fescue. *Plant Physiol.* 106: 329-336.

Steen E. & Larsson K.(1986): Carbohydrates in roots and rhizomes of perennial grasses. *New Phytol.* 104: 339-346.

Steinbachová-Vojtíšková L., Tylová E., Soukup A., Novická H., Votrubová O., Lipavská H. & Čížková H. (2006): Influence of nutrient supply on growth, carbohydrate, and nitrogen metabolic relations in *Typha angustifolia*. *Environ. Exp. Bot.* 3:246-257.

Špačková I. & Lepš J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Folia Geobotanica* 29: 41-55.

Tilman D. (1987): On the meaning of competition and the mechanism of competitive superiority. *Functional Ecology* 1: 304-315.

Taylor K., Rolland A.P. & Jones H.E. (2001): *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* 89: 126-144.

Venterink H.O., van der Vliet R.E. & Wassen M.J. (2001): Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant Soil* 234: 171-179.

Volaire F., Norton M.R., Norton G.M. & Lelièvre F. (2005): Seasonal patterns of growth, dehydrins and water-soluble carbohydrates in genotypes of *Dactylis glomerata* varying in summer dormancy. *Ann. Bot.* 95: 981-990.

Yoshida M., Abe J., Moriyama M. & Kuwabara T. (1998): Carbohydrate levels aminy winter wheat cultivars varying in freezing tolerance and snow mold resistance dutiny autumn and winter. *Physiol. Plant.* 103: 8-16.