

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv živin na růst komerčních a přírodních genotypů
chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea*)**

Diplomová práce

Bc. Kristýna Svačinová

Školitelka: Mgr. Daša Bastlová, PhD.

České Budějovice 2014

Svačinová, K. 2014: Vliv živin na růst komerčních a přírodních genotypů chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea*). [Effect of nutrients on growth of commercial and wild genotypes of reed canary grass (*Phalaris arundinacea*).Mgr. Thesis, in Czech]- 50p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Effect on growth of six Czech wild genotypes and one commercial genotype of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea*) on two nutrient levels was studied in this master thesis. Variegated and green cultivars of reed canarygrass were compared in photosynthetic rate and chlorophyll content.

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

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 elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 10.12.2014

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucí své diplomové práce Mgr. Daše Bastlové, PhD za cenné informace a připomínky a hlavně za velkou dávku trpělivosti. Dále děkuji RNDr. Simoně Polákové za pomoc se statistikou, Mgr. Tomáši Bílému za vyhodnocení listové plochy, Mgr. Danovi Hisemovi za rady s měřením fotosyntézy, Ing. Pepovi Tichému za spektrofotometrické školení a Janu Bošákovi za pomoc se sklizní.

V neposlední řadě patří veliký dík mému příteli za pomoc, podporu a rozptýlení a celé mé rodině za podporu a trpělivost.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Biologické invaze	3
1.2	Chrastice rákosovitá (<i>Phalaris arundinacea</i> L.)	4
1.2.1	Rozšíření chrastice rákosovité.....	6
1.2.2	Ekologie chrastice rákosovité.....	8
1.2.3	Komerční využití chrastice rákosovité.....	11
1.2.4	Genetická variabilita chrastice rákosovité.....	12
1.2.5	Panašovanost a její vliv na asimilaci CO ₂	13
2	Metodika	15
2.1	Materiál a metody.....	15
2.1.1	Růst.....	17
2.1.2	Fotosyntéza.....	18
3	Výsledky	20
3.1	Růst.....	20
3.1.1	Maximální vzdálenost výhonů od mateřského výhonu.....	20
3.1.2	Počet nových výhonů v každém týdnu.....	23
3.1.3	Celkový počet výhonů na konci kultivace	24
3.1.4	Poměr průměrné a maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu.....	25
3.1.5	Počet květů	26
3.1.6	Poměr počtu květů na celkový počet výhonů.....	27
3.1.7	Root/Shoot ratio	28
3.1.8	Porovnání váhy nadzemní a podzemní biomasy	29
3.1.9	Listová plocha	30

3.2	Fotosyntéza.....	31
3.2.1	Rychlost asimilace CO ₂	31
3.2.2	Obsah chlorofylu (a+b) v panašovaných a zelených listech	32
4	Diskuse.....	34
4.1	Růst.....	34
4.2	Fotosyntéza.....	37
5	Závěr	39
6	Použitá literatura	41
	Příloha	49

1 Úvod

Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.) (*Poaceae*) je druh s širokým areálem výskytu. Vyskytuje se v Evropě, Asii, Japonsku, Africe, Severní a Jižní Americe, na Novém Zélandu, na Havaii a na souostroví Maskarény v Indickém oceánu (Grau et al. 1998, Merigliano & Lesica 1998, Weber 2003, Lavergne & Molofsky 2004, Lavoie et al. 2005). K rozšíření chrastice rákosovité ve velké míře přispívá její hojné využití. V Evropě i v Severní Americe je pěstována jako pícní plodina, využívá se na zpevňování říčních břehů (Kutílek & Nielsen 1994), v kořenových čistírnách, jako surovina pro výrobu papíru a celulózy a v posledních letech je studována také jako vhodný druh ke spalování (Lewandowski et al. 2003).

Chrastice rákosovitá je v ČR považována za původní, je jí ale přisuzována velká míra expansivity což znamená, že mění druhovou skladbu společenstev především velmi agresivním růstem systému oddenků (Klimešová 1994, Klimešová & Čížková 1996). Tímto způsobem chrastice vytváří monokulturní porosty nejen v ČR, ale také v Severní Americe.

Do Severní Ameriky byla chrastice opakovaně dovezena z Evropy mezi roky 1830 – 1850 (Galatowitsch et al. 1999, Merigliano & Lesica 1998, Lavergne & Molofsky 2004, Casler et al. 2009a). Dovážena a pěstována byla v té době především jako krmivo. Chrastice je invazní v temperátních oblastech USA (Merigliano & Lesica 1998, Weber 2003, Lavergne & Molofsky 2004, Lavoie et al. 2005), kde osídlila mokřady, břehy toků a vlhké louky. Ve Wisconsinu je chrastice dominantní (více než 80 % porostu) na 40 000ha mokřadů (Zedler & Kercher 2004). V Illinois je chrastice nejdominantnější rostlinou v 74 % mokřadů (Spyreas et al. 2010). Podle botanického výzkumu v Minnesotě, Washingtonu a Québecu, je chrastice dominantní na 50 – 100 % plochy napadeného území (Galatowitsch 1999).

Existuje několik hypotéz o příčině invazního šíření chrastice rákosovité v USA. Jedna z nich předpokládá, že za invazním šířením chrastice rákosovité v USA stojí agresivní genotypy vzniklé křížením evropských genotypů s původními severoamerickými genotypy (Sakai et al. 2001, Lavergne & Molofsky 2004). Této hypotéze nahrává také to, že původní a introdukované genotypy se společně v Severní Americe vyskytují již asi 100 let (Casler et al. 2009).

Další hypotézou je, že invazní genotypy v USA mají kořeny v introdukovaných píceinářských kultivarech nebo jde o hybridy mezi původními americkými genotypy a jejími komerčně pěstovanými kultivary (Galatowitsch et al. 1999, Merigliano & Lesica 1998, Maurer & Zedler 2002, Weber 2003).

Jednou z vlastností, která by mohla přispívat expanzivnímu šíření chrastice nejen v USA, ale také v ČR, je její reakce na zvýšený přísun živin. Pozitivní reakce chrastice na zvýšený přísun živin do mokřadů a následný intenzivní růst a zvýšené kompetiční schopnosti chrastice, by mohly vysvětlit agresivní šíření chrastice v mokřadech poblíž zemědělských ploch v Minnesotě (Galatowitsch et al. 2000).

Tato práce je pokračováním většího mezinárodního projektu č. LH11039 (MŠMT a Centrum pro Česko-Americkou spolupráci (AMVIS), Program KONTAKT II.), který probíhal v letech 2010-2013 a v rámci kterého byla srovnávána genetická a morfologická variabilita českých a amerických planých, komerčních a invazních genotypů při jedné hladině živin. Pro tuto práci bylo vybráno šest českých planých genotypů a jeden komerční kultivar a byl sledován jejich růst při dvou hladinách živin.

Cílem této práce je zjistit, zda se původní české genotypy pocházející z různých přírodních podmínek a komerční kultivar Chrastava liší v růstu v závislosti na obsahu živin v půdě. Dalším cílem je zjistit, zda se liší jediný český komerční kultivar Chrastava v produktivitě oproti planým genotypům chrastice.

V průběhu kultivačního pokusu v roce 2012, který byl součástí výše zmíněného projektu se ukázalo, že panašované kultivary chrastice mají srovnatelnou produkci a růstové vlastnosti se zelenými komerčními kultivary a planými genotypy chrastice, i když podíl zelené části listové plochy na celé ploše listů byl asi 30-60 % (nepublikovaná data). Na základě těchto výsledků je dalším cílem této práce měření rychlosti fotosyntézy a dalších fyziologických charakteristik spojených s rychlostí fotosyntézy jak na zelených, tak na panašovaných rostlinách.

1.1 Biologické invaze

V současné době jsme svědky globálních změn, které jsou způsobeny člověkem. Některé změny, jako například globální oteplování a ubývání deštných pralesů, jsou hojně diskutovány a tudíž dobře známé široké veřejnosti. Dalším, neméně důležitým a přesto veřejnosti málo známým problémem, jsou biologické invaze. Biologické invaze mají na svědomí vymírání řady druhů, mají vliv na intenzitu a frekvenci disturbancí a jsou považovány za největší hrozbu pro biodiverzitu.

Invaze mají také souvislost s globálním oteplováním, které umožňuje druhům teplejších oblastí rozšiřovat se na severnější lokality, kde by dříve neměly šanci přežít (Saunders et al. 1991, D'Antonio & Vitousek 1992, Vitousek et al. 1996, D'Antonio & Mack 1998, Dukes & Mooney 1999, Simberloff 2000, Levine 2008).

První významnější vlna šíření druhů v souvislosti s člověkem se datuje do doby kolem roku 8 tisíc př.n.l., kdy začalo vznikat zemědělství (Diamond 2004). Historický zlom nastal v patnáctém století, které přineslo nespočet zámořských objevů a obrovský rozvoj dopravy a obchodu. V Evropě začaly vznikat první botanické zahrady, dovážely se zemědělské plodiny a dřeviny (D'Antonio & Vitousek 1992, Levine 2008).

Podle Levina (2008) invaze nastává, pokud je druh buď úmyslně nebo náhodou zavlečen mimo původní oblast výskytu, a v novém prostředí se úspěšně šíří. Zavlečené druhy mohou prostřednictvím predace, kompetice a schopnosti změny prostředí ovlivnit jak lokální druhové složení, tak běh celého ekosystému (Callaway & Ridenour 2004, Levine 2008, Lambdon 2008). Biologické invaze mají také nemalý vliv na světovou ekonomiku, například v USA se jedná o ztrátu více než 100 miliard amerických dolarů za rok (Pimentel et al. 2000, Levine 2008).

1.2 Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.)

Chrastice (lesknice) rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L., *Phalaroides arundinacea* L., *Baldigera arundinacea* L.), anglicky „canary reed grass“, je vřkominlná tráva, která patří do řeledi lipnicovité (*Poaceae*) (Dostál 1989, Cook 1996). Vyskytuje se v oblastech kolem vodních toků a nádrží, na mokřých loukách, v lužních lesích, v mělkých vodách společně s rákosem a někdy i u moře (Regal 1953, Dostál 1989, Grau et al. 1998, Weber 2003). Preferuje humózní, občas zaplavované půdy, roste i v těžkých hlinitopísčitych půdách, může se vyskytovat i na pobřežních skaliscích (Dostál 1989, Regal 1953). Ideální pH půdy je pro ni 5, roste ale na půdách s pH 4 až 7,5 (Regal 1953). Chrastici prospívají jarní záplavy, které podporují produkci rostlinné hmoty přísunem živin. Letní záplavy mohou její porost naopak mechanicky poškodit (Zedler & Kercher 2004, Lindig-Cisneros & Zedler 2002). Přestože se chrastice nejvíce vyskytuje na vlhkých stanovištích nižších nadmořských výšek, můžeme ji najít i ve vyšších polohách, kde může přežit dočasné sucho lépe než ostatní trávy (Lewandowski et al. 2003, Lavergne & Molofsky 2004).

Chrastice rákosovitá má přímá a hladká, 50 - 200cm dlouhá stébla. Pochvy listů jsou hladké, úzké, bíle lemované, s dlouze čárkovitě děleným jazýčkem. Lata je často načervenalá, větvená a podlouhlá. Kvete v červnu a červenci, druhý rok po vyklíčení. Plodem chrastice je obilka (Dostál 1989, Cook 1996, Grau et al. 1998).

Chrastice vytváří významnou semennou banku. Semena potřebují ke klíčení dostatek světla a prostoru, proto chrastice obsazuje místa vytvořená disturbancemi (např. povodněmi). Semenáčky jsou citlivé na mezidruhovou konkurenci a na jakýkoliv hospodářský zásah. K uchycení semenáček je třeba jedna vegetační sezona (Lindig – Cisneros & Zedler 2002). Po dvou letech zaplavení ztrácí semena schopnost klíčit (Lindig – Cisneros & Zedler 2002, Werner & Zedler 2002, Zedler & Kercher 2004, Lavergne & Molofsky 2007).

Pokud dojde k uchycení semenáčku chrastice, je její růst velmi rychlý. Díky schopnosti rychle obrůst je chrastice řazena k nejvýnosnějším travám (Galatowitsch et al. 1999, Lewandowski et al. 2003). Chrastice vytváří mohutný kořenový systém a šíří se také

vegetativně pomocí dlouhých oddenků rozprostírajících se těsně pod povrchem (Weber 2003, Lavergne & Molofsky 2004).

Chrastice má přirozeně vysokou koncentraci směsi alkaloidů odvozených od tryptaminu, karbolinu, graminu a fenylethylaminu, které dělají druh přirozeně špatně stravitelný (Marten et al. 1973, Ostrem 1987, Lewandowski et al. 2003, Sahramaa et al. 2003). K lepší stravitelnosti přispívají v současné době šlechtitelské postupy snižující vysokou koncentraci alkaloidů (Marten et al. 1973, Ostrem 1987, Lewandowski et al. 2003, Sahramaa et al. 2003).

Chrastice obsahuje halucinogenní DMT (dimethyltryptamin) a 5 – methoxy - DMT, které způsobují krátkodobé vizuální halucinace. Kvůli obsahu těchto látek bylo od 1.1.2010 její pěstování trestné. Chrastice se tak dostala do skupiny rostlin, jejichž pěstování je trestáno přísněji než pěstování konopí (Dostál 1989). Vzhledem k tomu, že chrastice je zcela běžně se vyskytující druh, byla aplikace této legislativy v praxi nemožná. Proto bylo původní ustanovení novelizováno a pěstování chrastice rákosovité není nadále omezováno (Ušťak et al. 2012).

Chrastice rákosovitá je využívána také zahradnický, pěstuje se především okrasný kultivar s podélně panašovanými listy *Phalaris arundinacea var. picta* (Dostál 1989, Weber 2003). Dále je využívána pro pícninářské účely, kořenové čističky odpadních vod a jako slibná rostlina pro produkci biomasy na spalování, výrobu pelet, papíru a buničiny (Lewandowski et al. 2003, Andersson & Lindvall 1997, Hutla 2004).

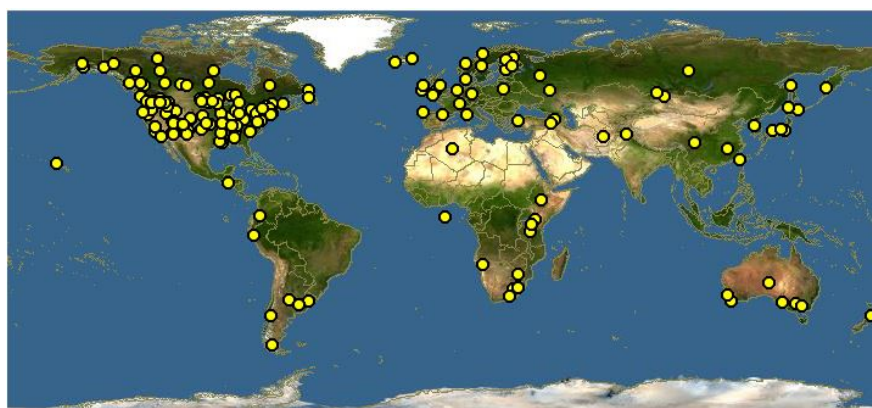
V České republice byla vyšlechtěna odrůda chrastice rákosovité Chrastava. Je první českou odrůdou trávy určenou na energetické účely, především na přímé spalování. Další možné použití Chrastavy je její pěstování na vlhkých loukách jako krmivo a použití jejích semen v krmných směsích pro ptáky (Stražil 1999).

1.2.1 Rozšíření chrastice rákosovité

Chrastice rákosovitá se vyskytuje téměř v celé Evropě (na jihu Evropy je její výskyt méně častý), v mírných oblastech Asie, v Japonsku, v severozápadní Africe, v Severní Americe se vyskytuje v Kanadě (vyjma nejsevernějších oblastí) a v USA. Oblastmi, kam byla chrastice zavlečena, ale není tam invazní, jsou Jižní Afrika, tropická Asie, Nový Zéland, západ USA, Jižní Amerika, Hawaii a souostroví Maskarény v Indickém oceánu (Grau et al. 1998, Merigliano & Lesica 1998, Weber 2003, Lavergne & Molofsky 2004, Lavoie et al. 2005).

Holm et al. (1991) dále uvádí země, kde se chrastice více či méně intenzivně šíří: Afganistán, Argentina, Belgie, Česká republika, Čína, Anglie, Turecko, Švédsko, Polsko, Finsko, Německo, Maďarsko, Korea, Kolumbie, Portoriko, Nový Zéland, Indonésie, Portugalsko, Mauritánie (Obr.1).

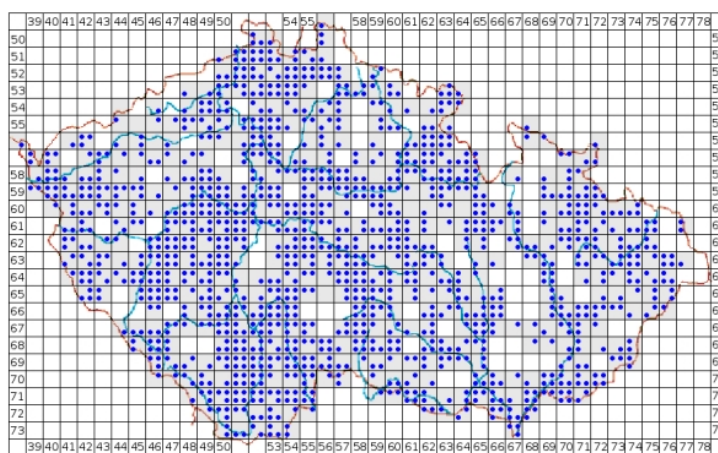
Chrastice rákosovitá má tři cytotypy, které se liší oblastí výskytu. Tetraploid, *Phalaris arundinacea arundinacea*, který je nejrozšířenější díky své velké toleranci k prostředí. Vyskytuje se v temperátních oblastech Evropy a Asie, v Mediteránu omezeně (Bennett & Smith 1976, Baldini & Jarvis 1991, Kerguelen 1993). Hexaploid, *Phalaris arundinacea oehlerii*, je adaptován na teplejší prostředí. Vyskytuje se na Iberském poloostrově a v Severní Africe (Bennett & Smith 1976, Kerguelen 1993). Diploid, *Phalaris arundinacea rotgesii*, se vyskytuje pouze na ostrově Korsika (Baldini & Jarvis 1991, Kerguelen 1993).



Obr. 1: Světové rozšíření chrastice rákosovité

(http://www.discoverlife.org/mp/20m?act=make_map&kind=Phalaris+arundinacea)

Chrastice rákosovitá se v České republice vyskytuje hojně, především podél vodních toků, nejhojněji se vyskytuje v neregulovaných úsecích řek, kde je zachován pozvolně se svažující břeh. Vyskytuje se kolem tůní, močálů, rybníků a bažin (Českobudějovicko, Třeboňsko). Nejčastěji se vyskytuje na místech, která bývají periodicky zaplavovaná a obnažovaná. V porostech lemujících říční břehy je chrastice rákosovitá dominantní ve svazech *Phalaridion arundinaceae*, *Rorippo-Phalaridetum arundinaceae* a vyskytuje se také ve vegetaci vysokých ostřic (Hroudová et al. 2009) (Obr.2).



Obr. 2: Rozšíření chrastice rákosovité ČR

http://is.muni.cz/do/rect/el/estud/prif/ps10/biogeogr/web/index_Pha_aru.html

Chrastice rákosovitá je v České republice považován za původní, i když s vysokou mírou expansivity, a svým agresivním chováním vytlačuje jiné druhy z rostlinných společenstev, čímž významně mění jejich druhovou skladbu. Její intenzivní šíření pomocí extenzivního a rychle rostoucího systému oddenků (Klimešová 1994, Klimešová & Čížková 1996) je dáno agresivním chováním chrastice a má za následek tvorbu monospecifických porostů jak v Evropě, tak v Severní Americe.

1.2.2 Ekologie chrastice rákosovité

Mokřady jsou ekosystémy obecně náchylné k invazím. Může to být způsobeno tím, že mokřady jsou přirozeným úložištěm sedimentů (živin) z výše položených míst (Zedler & Kercher 2004) a také místem častých disturbancí ve formě obnažování břehů, kvůli nimž poté v mokřadu vznikají mezery v dosavadním vegetačním pokryvu a vzniklé místo je náchylné k invazi (Galatowitsch et al. 1999). Chrastice rákosovitá nejlépe klíčí právě na takto disturbovaných místech, protože na takovém místě je umožněn přístup světla (Kercher & Zedler 2004). Disturbance sice umožňují chrastici uchycení a rozšiřování porostu, ale neexistují důkazy o tom, že chrastice potřebuje disturbance k úspěšné invazi (Lavergne & Molofsky 2004).

Invazemi obecně jsou nejvíce postiženy mokřady v blízkosti zemědělských ploch a měst, protože do nich stéká voda a sedimenty právě z těchto míst a dochází tak k obohacování mokřadů živinami (Galatowitsch et al. 1999, Zedler & Kercher 2004). Naopak mokřady, které nejsou primárně zásobeny tokem povrchové vody ze zemědělských ploch a nachází se ve vyšších polohách, mají obecně větší druhovou diverzitu a jsou téměř bez invazí (Zedler & Kercher 2004).

Aby se rostlina začala v nové oblasti úspěšně šířit, musí mít takové vlastnosti, které jí toto umožní. Chrastice rákosovitá má mnoho vlastností a výhod, které jí zvýhodňují oproti původním druhům a umožňují jí agresivní šíření.

Jedná se například o její schopnost šířit se nejen semeny, ale také pomocí oddenků a dalšími částmi rostlin, včetně přesunu a následného zakořenění celé rostliny pomocí vodního toku (Regal 1953, Grau et al. 1998, Weber 2003, Lavergne & Molofsky 2004). Silné oddenky, které jsou schopné vyrůst až o tři metry ročně (Lavergne & Molofsky 2006, Jakubowski et al. 2010), vytvoří pod povrchem hustou síť, která je pro jiné druhy neproniknutelná (Kercher & Zedler 2004, Lavergne & Molofsky 2004). Chrastice se snadno šíří i na velké vzdálenosti především v období záplav, kdy mohou odplavat nejen semena a oddenky, ale také celé odtržené trsy chrastice (Lavergne & Molofsky 2004, Kercher & Zedler 2004, Jakubowski et al. 2010).

Chrastice rákosovitá dobře snáší i dlouhodobé zaplavení. To sice zpomalí její růst a pozastaví její vegetativní šíření, nicméně po opadnutí vody je schopná růst i šíření obnovit (Lavergne & Molofsky 2004). Zedler & Kercher (2004) ve svém pokusu zjistili, že v průběhu čtyř týdnů zaplavení se porost chrastice a původních druhů snížil o 2/3. Na takto uvolněných a pro světlo přístupných místech byl následně podpořen růst především chrastice. Mokřady v blízkosti hnojených zemědělských ploch jsou citlivé na nadměrný přísun živin a sedimentů. Při zvýšeném přísunu sedimentů v kombinaci s jarními záplavami se zvýší produkce biomasy chrastice až dvojnásobně (Kercher & Zedler 2004).

Jak již bylo řečeno dříve, chrastice má velkou fyziologickou toleranci k různým vodním režimům (přečká zaplavení i sucha). Kořeny chrastice jsou z velké části tvořeny aerenchymem (Green & Galatowitsch 2001, Kercher & Zedler 2004), což umožňuje rostlinám tolerovat zaplavení (Miller & Zedler 2003, Lavergne & Molofsky 2004). Její šíření poblíž toků může v extrémních případech vést až k tomu, že chrastice zaroste koryto a tím přeruší tok (Lefor 1987).

Zvýšený přísun živin způsobený člověkem má velký vliv na úspěch rostlinných invazí. Jak již bylo řečeno dříve, do mokřadů stéká voda ze zemědělských ploch a mokřady jsou proto velmi citlivé na zvýšený přísun živin (Galatowitsch et al. 1999). Chrastice rákosovitá, která se využívá jako krmivo pro hospodářská zvířata, byla již mnohokrát studována v souvislosti s její zvýšenou produkcí biomasy v reakci na zvýšenou hladinu živin v půdě. Je tedy zřejmé, že eutrofizace by mohla mít vliv na růst a šíření chrastice v přirozených ekosystémech (Lavergne & Molofsky 2004). Pozitivní reakce chrastice na zvýšený přísun živin do mokřadů a následný intenzivní růst a zvýšené kompetiční schopnosti chrastice, by mohly vysvětlit agresivní šíření chrastice v mokřadech poblíž zemědělských ploch v Minnesotě (Galatowitsch et al. 2000), ale také v ČR. V experimentálních podmínkách reaguje chrastice na zvýšený přísun živin expanzivním růstem (Herr Turoff & Zedler 2005, 2007).

Zřejmě velký průlom ve výzkumu chrastice přináší práce Perry et al. (2004), ve které se zjistilo, že pokud je hladina dusíku v půdě udržována pod hodnotou $30\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, ostatní druhy ve společenstvu jsou schopné chrastici kompetičně vytlačit. V současné době je ale problém v okolí zemědělských ploch spíše vysoký obsah dusíku v půdě (až $700\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$), což naopak podporuje agresivní šíření chrastice.

Invazní rostliny, které se šíří klonálně, což je také případ chrastice rákosovité, mají obecně větší ekologický vliv na původní složení ekosystému. Klonální druhy se pomocí oddenků mohou šířit i do míst, ve kterých panují jiné podmínky než v místě, kde roste mateřská rostlina. Existují dvě formy klonálního růstu s ohledem na prostorové uspořádání výhonků klonálních rostlin: phalanx a guerilla (Clegg 1978, Lovett-Doust 1981). Strategie phalanx je typická krátkými internodii mezi ramety a následným vytvořením kompaktního trsu, strategie guerilla je naopak typická dlouhými oddenky (Xue-Hua Ye et al. 2006).

Klonální růst umožňuje rostlině rozrůstat se díky tomu, že sdílí zdroje mezi rostlinami ze stejného klonu. Pokud jsou zdroje ostrůvkovitě rozesté, sdílení zdrojů umožňuje rostlině rostoucí na chudší lokalitě pomocí klonu čerpat živiny z nutričně bohatších míst. Díky této schopnosti může rostlina obsazovat okolí, což jí dává velkou výhodu oproti rostlině šířící se generativně. Míra klonálního růstu může být projevem fenotypové plasticity (Martina & von Ende 2012, 2013).

Eutrofizace zvyšuje riziko šíření některých vegetativně se šířících rostlin. Například Woo & Zedler (2002) ve své práci prokázali, že přidání N, P a K pětikrát za sezonu mělo vliv na zdvojnásobení produkce nadzemní biomasy a rozšíření do dalších lokalit u druhu *Typha glauca*.

Podle práce Maurer & Zedler (2002) má zvýšený obsah živin v půdě prokazatelný pozitivní vliv na klonální růst chrastice. V jejich experimentu byl jasně patrný vliv nadbytku živin na růst postranních pupenů a tím pádem na počet nových výhonků, vliv se ovšem podařilo prokázat pouze ve skleníkovém experimentu, v terénu se vliv neprokázal. Při nízké hladině živin klony alokovaly o 30 % více energie do kořenů, naproti tomu při zvýšeném přísunu živin investovala chrastice o 75 % více energie do tvorby rhizomů a výhonků než do kořenů. Při vyšší hladině dusíku byla vzdálenost odnoží od mateřské rostliny o 30,5 % větší než u nízké hladiny dusíku (Martina & von Ende 2013).

Chrastice se při zvýšené hladině živin šíří pomocí strategie guerilla a při nízké hladině živin strategií phalanx (Maurer & Zedler 2002). Chrastice je tedy schopná v případě nutnosti střídat tyto strategie. Vytvoří hustý trs kolem mateřského výhonu a pokud dojde ke zvýšení hladiny živin, je schopná vytvořit ramety v širším okolí od mateřského trsu a obsadit tak široké okolí.

1.2.3 Komerční využití chrastice rákosovité

Během posledních let vzrůstá zájem o nové, obnovitelné zdroje energie. Pro energetické a průmyslové použití je pěstováno mnoho druhů rostlin a chrastice rákosovitá má potenciál stát se jedním z těchto druhů (Andersson & Lindvall 1997, Lewandowski et al. 2003, Heinsoo et al. 2011).

Na rozdíl od jiných zdrojů biomasy, například dřevnatých plodin, produkují trávy (chrastice) ve vhodných podmínkách až dvakrát více biomasy ročně. Díky recyklaci živin jejich kořenovým systémem nevyžadují tolik hnojení a mají málo přirozených škůdců, takže se téměř nemusí ošetřovat pesticidy (Lewandowski et al. 2003).

Chrastice se používá na přímé spalování, výrobu briket a její zelené části se využívají pro produkci bioplynu (Stražil 1999). Například ve Švédsku a Finsku je chrastice pěstována pro průmyslové využití již od roku 1990 (Lewandowski et al. 2003). Ve Finsku představuje chrastice 10 % spalovaných surovin ve čtyřech elektrárnách (Casler et al. 2009b).

Díky vysokému obsahu ligninu a celulózy se využívá také na výrobu buničiny, papíru a kartonu (Andersson & Lindvall 1997, Hutla 2004). Tato buničina je v tahu pevnější než buničina z břízy (Andersson & Lindvall 1997).

Kvůli vyššímu obsahu draslíku a křemíku chrastice hoří při nižších teplotách než dřevo a proto produkuje velké množství popela (Andersson & Lindvall 1997). Na obsah popela má velký vliv typ půdy, na němž se chrastice pěstuje. Z tohoto hlediska jsou nevhodné jílovité půdy, humusové a organické půdy jsou naopak vhodné (Lewandowski et al. 2003). Chrastice obsahuje chlór, který způsobuje korozi spalovacích zařízení (Andersson & Lindvall 1997).

Průměrná sklizeň chrastice se podle různých zdrojů pohybuje od 7,5t/ha do 12t/ha, což je v porovnání s dalšími travami pěstovanými na produkci biomasy (*Panicum virgatum*, *Miscanthus ssp.*, *Arundo donax*) nejméně, chrastice je ale jako jediná schopná efektivně růst v oblastech s krátkými obdobími růstu (Lewandowski et al. 2003, Sahramaa et al. 2003, Hutla 2004).

Chrastice rákosovitá se také často využívá v kořenových čistíčkách odpadních vod (Edwards et al. 2006), které se používají na čištění takzvané šedé odpadní vody, což je voda z dřezů, umyvadel, sprch, myček a praček. Jedná se v podstatě o umělé mokřady ve formě buď monokulturního porostu chrastice rákosovité, anebo ve směsi s jinými

rostlinnými druhy (např. rákos, kosatec). V České republice byla první kořenová čistička uvedena do provozu v roce 1989 a podle průzkumů z roku 2012 se dnes v ČR nachází kolem 200 velkých kořenových čistíren pro obce a přibližně stejný počet malých zařízení pro rodinné domy (Svoboda 2006, Vymazal 2004). V Evropě je kolem 50 000 těchto zařízení (Svoboda 2006, Vymazal 2004).

1.2.4 Genetická variabilita chrastice rákosovité

Pochopení mechanismů, které umožňují některým druhům stát se invazními, je nezbytné pro určení vhodné kontroly, popřípadě likvidace těchto rostlin. Genetické složení poskytuje náhled do historie druhu, jeho migrací nebo do vztahů mezi jednotlivými populacemi (Sakai et al. 2001). Rozsah genetické variability může přispět ke schopnosti druhu šířit se, pokud je spojen s fenotypovými změnami podporujícími fitness genotypu. Velká genotypová diverzita může invaznímu druhu propůjčit výhody, díky nimž může druh plasticky reagovat na různé ekologické podmínky (Gifford et al. 2002). Výzkum směřující do této oblasti by mohl pomoci předvídat šíření invazních druhů (Sakai et al. 2001).

Existují hypotézy, že v posledním století nahradily invazní genotypy *Phalaris arundinacea* v USA její původní genotypy (Saltonstall 2002). U různých rostlinných druhů (např. *Phragmites australis*) existují příklady vnitrodruhové invaze a vnitrodruhového křížení, které může vyústit ve vytvoření křížence s ještě větší vitalitou (Daehler 1996, Antilla et al. 2000) a může vést k vytvoření agresivních kříženců nebo k vymizení původních genotypů (Vila et al. 2000, Pooler et al. 2002, Ayers et al. 2008). U chrastice rákosovité došlo k mnohonásobnému zavlečení do USA, což vedlo ke zvýšení genetické variability v sekundárním areálu oproti primárnímu areálu (Lavergne & Molofsky 2007). Vícenásobné zavlečení a křížení ale nemusí vždy vést k vytvoření fyziologicky dokonalejšího a agresivnějšího genotypu (Brodersen et al. 2008, Lavergne & Molofsky 2007).

Chrastice je v Severní Americe původní, takže formálně by se mělo hovořit o expanzi chrastice rákosovité. Existují předpoklady, že v Severní Americe jsou invazní populace zavlečených evropských genotypů (Merigliano 1998, Lavergne & Molofsky 2004, Lavoie et al. 2005). Jde tedy vlastně o invazi na úrovni genotypů.

Původní a zavlečené populace spolu v Severní Americe koexistovaly více než sto let, takže je velice pravděpodobné, že došlo ke vzájemnému křížení genotypů a ke vzniku agresivních hybridů (Maurer & Zedler 2002, Lavergne & Molofsky 2004).

Důležité výsledky přinesli Casler et al. (2009a), kteří ve své práci zjišťovali genetické rozdíly mezi evropskými a americkými genotypy a došli k závěru, že v porovnání amerických a evropských genotypů se neprokázaly žádné rozdíly v potenciační schopnosti invaze.

Předpoklad, že invaze chrastice je způsobena genotypy z Evropy se zatím nepotvrdil a původ invazního genotypu tedy zatím zůstává nezjištěn (Casler et al. 2009a).

1.2.5 Panašovanost a její vliv na asimilaci CO₂

Fotosyntéza je několikastupňový proces, který začíná absorpcí světelné energie proteiny reakčních center obsahujících zelené barvivo, chlorofyl, uložený v chloroplastech. Kromě chlorofylu obsahují chloroplasty i další fotosyntetická barviva (pigmenty) (Šebánek et al. 1983, Larcher 1988, Voet & Voetová 1995).

Velká část fotosyntetických barviv slouží pouze k absorpci fotonů a přenosu excitační energie do reakčních center. Nejdůležitějším akceptorem je chlorofyl a. Účinnost energetického přenosu z různých doplňkových barviv na chlorofyl a se pohybuje v různých rozmezích (z karotenoidů 70 – 80 %, z fykoerythrinu a fykocyaninu 70 – 90 %) (Šebánek et al. 1983, Voet & Voetová 1995).

Fotosyntéza je kromě jiného ovlivňována spektrem a intenzitou světelného záření. Spektrum světelného záření vhodného pro fotosyntézu (FAR) je v rozmezí 380 - 760nm (Šebánek et al. 1983, Voet & Voetová 1995).

Fotosyntéza se dá měřit různými způsoby. Gazometrické metody měření fotosyntézy jsou metody nepřímé, které jsou založené na stanovení rychlosti příjmu oxidu uhličitého plošnou jednotkou asimilačního aparátu rostlin. Metoda, která byla použita v této práci patří mezi gazometrické metody. Je možné stanovit dva základní typy závislosti rychlosti příjmu CO₂. Závislost na měnící se koncentraci CO₂ (tzv. CO₂ křivka) a závislost na měnící se intenzitě fotosynteticky aktivní radiace (tzv. světelná křivka) (Marek, 2009).

S přibývajícím intenzitou světla se rychlost fotosyntézy zvyšuje. V okamžiku, kdy se příjem a výdej CO₂ vyrovná, nastává tzv. kompenzační světelný bod. Rychlost fotosyntézy pak

dále roste až do bodu světelného nasycení, kdy se ustálí. Závislost intenzity světla znázorňuje světelná křivka fotosyntézy (Šebánek et al. 1983, Voet & Voetová 1995).

Jev označovaný jako panašovanost (variegation) je výsledek mutace nebo jiných genetických změn v chloroplastech, které vyúsťují ve ztrátu schopnosti syntézy chlorofylu (Madore 1990, Conder & Lawson 1994, Konoplyova et al. 2008, La Rocca et al. 2011). Panašovanost se projevuje zelenými a bílými částmi listů. Chloroplasty v zelené části listu obsahují standardní chlorofyl, zatímco buňky v bílých částech obsahují mutantní chloroplasty, které neprodukují chlorofyl a nemají organizovanou membránovou strukturu (Chen et al. 2000). Panašovanost se objevuje u 700 druhů rostlin, nejčastěji v lesním podrostu a na zastíněných stanovištích (La Rocca et al. 2011), ale vyhledávaná je hlavně v zahradnictví (Downton & Grant 1994).

Protože ve světlých částech listu není chlorofyl, nabízí se předpoklad, že tyto listy budou vykazovat nižší fotosyntetickou aktivitu (Beerling & Woodward 1995, Konoplyova et al. 2008). Při výzkumu prováděném na rostlinách *Arum italicum*, *Ranunculus ficaria*, *Cyclamen hederifolium* a *Cyclamen persicum* bylo zjištěno, že buňky ve světlejších částech listů jsou větší, mají více mezibuněčných prostor a volnější uspořádání (Konoplyova et al. 2008). Bylo zjištěno, že od těchto buněk se více odráží světlo, což vedlo k podpoře předpokladu, že ztráta tohoto odraženého světla povede k nižší absorpci světla a tedy k nižší fotosyntetické aktivitě (Konoplyova et al. 2008). Předpokládané snížení fotosyntetické aktivity panašovaných listů se ale nepotvrdilo, oba listy měly stejnou čistou asimilaci CO₂ (Konoplyova et al. 2008).

Také při studiu panašovaného druhu *Arum italicum* se očekávalo snížení fotosyntetické aktivity u světlých částí listů (La Rocca et al. 2011). Přestože se jednotlivé části listů lišily v obsahu chlorofylu a karotenoidů, poměr těchto dvou pigmentů zůstal téměř stejný a listy se nelišily fotosyntetickou aktivitou (La Rocca et al. 2011).

Naproti tomu výzkumy plynové výměny panašovaných a zelených listů *Nerium oleander* a *Agonis flectuosa* potvrdily, že zelené listy vykazují oproti panašovaným listům vyšší fotosyntetickou aktivitu. Zajímavé je zjištění, že přesto, že jsou zelené listy fotosynteticky aktivnější, mají méně průduchů než listy panašované (Downton & Grant 1994). Podle Beerling & Woodward (1995) ovlivňuje zvýšená koncentrace CO₂ hustotu průduchů jak na zeleném, tak na panašovaném listu.

2 Metodika

Cíle práce:

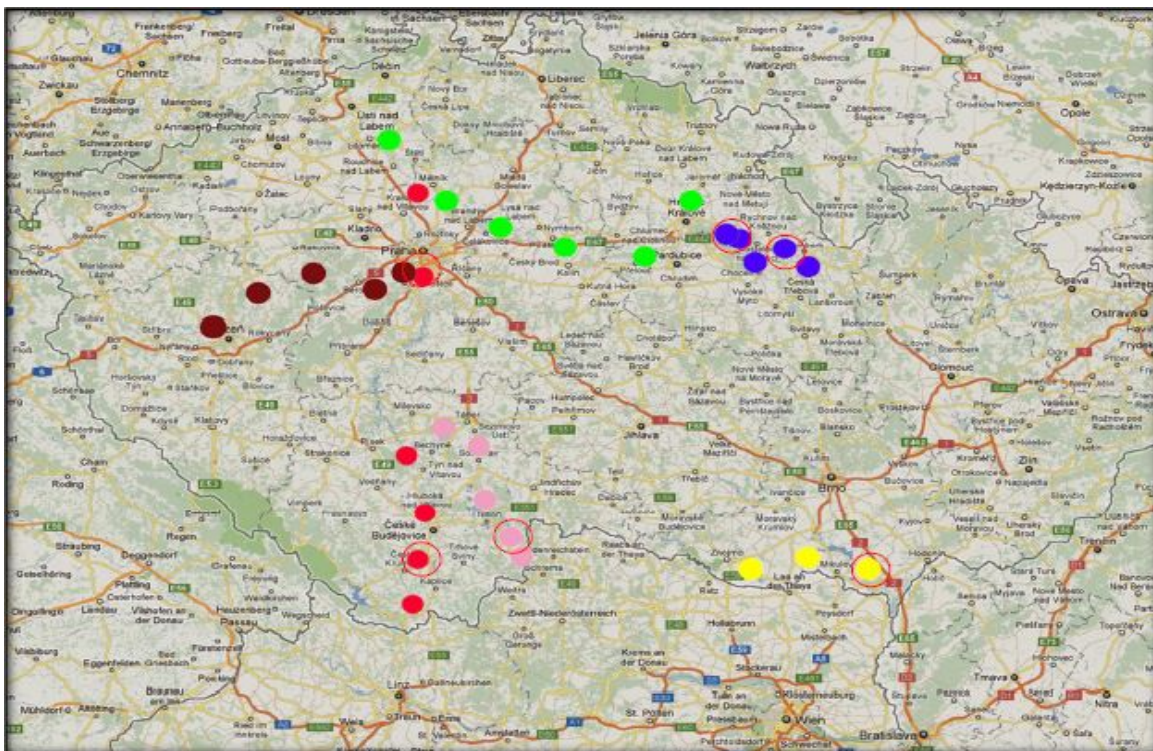
- srovnat dynamiku růstu přírodních českých genotypů a komerčního kultivaru v závislosti na dvou hladinách živin a zjistit, zda je možné na základě tohoto srovnání vyvodit závěry o míře a způsobu expansivnosti určitých populací v ČR
- srovnat rychlost fotosyntézy panašovaných kultivarů a zelených rostlin v závislosti na obsahu chlorofylu a zelené ploše
- zjistit, zda se liší komerční kultivar Chrastata v produktivitě oproti planým českým genotypům

2.1 Materiál a metody

Na základě záznamů v České národní fytoecologické databázi a výsledků předchozích studií (Lavergne & Molofsky 2007, Klimešová 1994, Klimešová & Čížková 1996), zabývajících se ekologií porostů a biologií populací chrastice rákosovité, byly vybrány populace chrastice rákosovité tak, aby reprezentovaly variabilitu v přírodních a klimatických podmínkách, ve kterých chrastice roste v ČR na přirozených biotopech.

Odběr rostlin z přirozených populací probíhal v roce 2011 v rámci projektu MŠMT a AMVIS č. LH11039. Bylo vybráno 6 největších řek na území ČR (Vltava, Labe, Berounka, Orlice, Dyje a Lužnice) (Obr.3). Na vybraných lokalitách byly odebrány vždy 3 trsy včetně oddenků a kořenů. Poté byly zkráceny nadzemní části a trsy byly zasazeny do plastových květináčů o objemu 12l naplněných pískem s přidáním komerčního hnojiva Osmocote v koncentraci 6g hnojiva na 1l substrátu. Zároveň s těmito původními přírodními genotypy byl zasazen i jediný český oficiální kultivar chrastice rákosovité „Chrastava“, který byl získán z Výzkumné stanice travinářské v Rožnově pod Radhoštěm – Zubří (OSEVA PRO s.r.o.). Takto osázené květináče byly umístěny v 15cm hlubokých novodurových vanách naplněných vodou v kultivačním areálu Botanického ústavu AV ČR

v Třeboni. Tento soubor rostlin tvořil základní „genofondovou“ banku pro následné experimenty.



Obr. 3: Mapa odběrových míst na 6 řekách v celé ČR s vyznačením lokalit, kde byly odebrány rostliny do kultivačního pokusu (Kávová 2013)

Pro experimentální část diplomové práce v roce 2013 byly použité rostliny z výše zmiňované „genofondové“ banky. Ze sbírky byly vybrány zdravé rostliny od všech šesti řek a komerční kultivar Chrastava, z každé lokality vždy dvě rostliny. Z rostlin pocházejících z jedné lokality bylo vybráno deset co nejpodobnějších oddělků mateřského trsu (částí oddenků). Tyto oddělky byly použity pro nádobový experiment. Z deseti oddělků z každé rostliny bylo pět zasazeno do nádob s nízkým obsahem živin (3g komerčního hnojiva Osmocote na 1l říčního písku) a pět oddělků do nádob s vysokým obsahem živin (6g komerčního hnojiva Osmocote na 1l říčního písku). Každý oddělek byl zasazen přesně do středu nádoby o rozměrech 40x40x23cm. Každá nádoba byla překryta kovovou mřížkou s velikostí ok 2,5x2,5cm. Nádoby byly poté náhodně umístěny do novodurových kádí o rozměrech 180x107x15cm naplněných vodou (sedm nádob do každé kádě). Hladina vody v kádích byla udržována na úrovni povrchu hladiny písku v nádobách. Uspořádání pokusu tedy bylo 2 hladiny živin, 7 genotypů, 5 opakování. Experimentální

část pokusu probíhala na pozemku Botanického ústavu AV ČR Třeboň od května do srpna 2013.

2.1.1 Růst

V období od května do srpna 2013 bylo u všech rostlin pravidelně v týdenních intervalech zapisováno pomocí souřadnic, určených mřížkou na povrchu každé kultivační nádoby, rozrůstání odnoží a jejich počet.

Na konci srpna byla kultivace ukončena (Adams-Reinhardt & Galatowitsch 2006) a u rostlin byly měřeny následující charakteristiky:

1. Z každého genotypu byla náhodně odebrána tři stébla z okrajových částí a středové části nádoby, z nich byly odebrány listy, které byly naskenovány pro pozdější vyhodnocování listové plochy. Stébla i listy byly vysušeny při 80°C. Po vysušení na konstantní hmotnost byly jednotlivé části zváženy.
2. Z každého genotypu byla odebrána všechna kvetoucí stébla, u všech stébel byla změřena délka, následně byl spočítán počet kolének. Ze stébla byly ostříhány listy a lata. Listy byly naskenovány pro pozdější vyhodnocení listové plochy, u latic byla změřena délka a šířka v nejširším místě. Jednotlivé části byly vysušeny při 80°C. Po vysušení na konstantní hmotnost byly části zváženy.
3. Trsy byly rozděleny na podzemní a nadzemní část. U nadzemní části byl spočítán celkový počet výhonů a následně byla nadzemní část vysušena při 80°C. Po vysušení na konstantní hmotnost byly jednotlivé části zváženy. Kořeny byly vyprány a zbaveny veškerého písku, poté byly vysušeny při 80°C. Po vysušení na konstantní hmotnost byly jednotlivé části zváženy.

2.1.2 Fotosyntéza

V březnu 2014 bylo ze sbírky přírodních genotypů a komerčních kultivarů *Phalaris arundinacea* vybráno šest genotypů. Tři zelené plané genotypy (rostliny pocházející od řek Dyje, Lužnice a Berounka) a tři panašované (různé komerční kultivary “var. Picta” použité v pokusech probíhajících v rámci zmiňovaného projektu), každý ve dvou opakováních. Tyto rostliny (celkem 6 genotypů) byly převezeny z Botanického ústavu AV ČR v Třeboni do skleníku na Přírodovědecké fakultě Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích. Rostliny byly několik týdnů ponechány ve skleníku na aklimatizaci a poté, co narostly do potřebné velikosti, byla v laboratorních podmínkách pomocí přístroje LI-6400 (přenosný gazometrický systém LI-COR, Nebraska, USA) změřena rychlost fotosyntézy.

Na přístroji byly nastaveny tyto hodnoty: koncentrace CO₂ = 390 μmol, průtok vzduchu = 300 μmol.s⁻¹, stabilita CV = 1% (koeficient variace v posledních 30s). Minimální čas mezi měřeními byl 60s, a maximální čas, po kterém byla zapsána hodnota byl 180s. Vlhkost vzduchu byla udržována kolem 70 %. Fotosyntéza byla měřena při těchto fotosynteticky aktivních ozářenostech: 1800, 1500, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100, 50 a 0 μmol. m⁻².s⁻¹.

Měřené části listů panašovaných (6cm²) byly vystřiženy, naskenovány k vyhodnocení podílu zelené a bílé listové plochy a poté uchovány ve tmě při teplotě -20°C. Měřené části zelených listů (6cm²) byly uchovány taktéž při teplotě -20°C .

Na konci března byl v listech spektrofotometricky změřen obsah chlorofylů podle následujícího protokolu (převzat z praktika z fyziologie rostlin z Přírodovědecké fakulty JU):

1. Vzorčky byly zpracovány při tlumeném světle, aby nedošlo k destrukci chlorofylu a vzorčky byly uchovávány na ledu, aby nedošlo k odparu rozpouštědla.
2. Části listů byly rozetřeny spolu s korundovým práškem a oxidem hořečnatým a 80% acetonem.
3. Získaný extrakt byl přelit do odměrné baňky.
4. Do zkumavky „eppendorf“ byly napipetovány 2ml extraktu a byly centrifugovány 2 min při 13 400 rpm.

5. Supernatant byl po 1ml napipetován do kyvety a spektrofotometricky byla změřena absorbance chlorofylu.
6. V případě nutnosti naředění byly vzorky naředěny acetonem.

Měření probíhalo na dvoupráskovém spektrofotometru při vlnových délkách (A): 710 nm (reference), 663,2 nm (chlorofyl a), 646,8 nm (chlorofyl b) a 470,0 nm (karotenoidy).

Obsah chlorofylů a karotenoidů byl vypočítán podle následujících vzorců:

$$C_a = 12,25 A_{663,2} - 2,79 A_{646,8}$$

$$C_b = 21,50 A_{646,8} - 5,10 A_{663,2}$$

$$C_{car} = (1000 A_{470} - 1,82 C_a - 85,02 C_b)/198$$

Výsledek (μg pigmentu na 1 ml) byl přepočítán na celkový objem a potom na zelenou plochu listu.

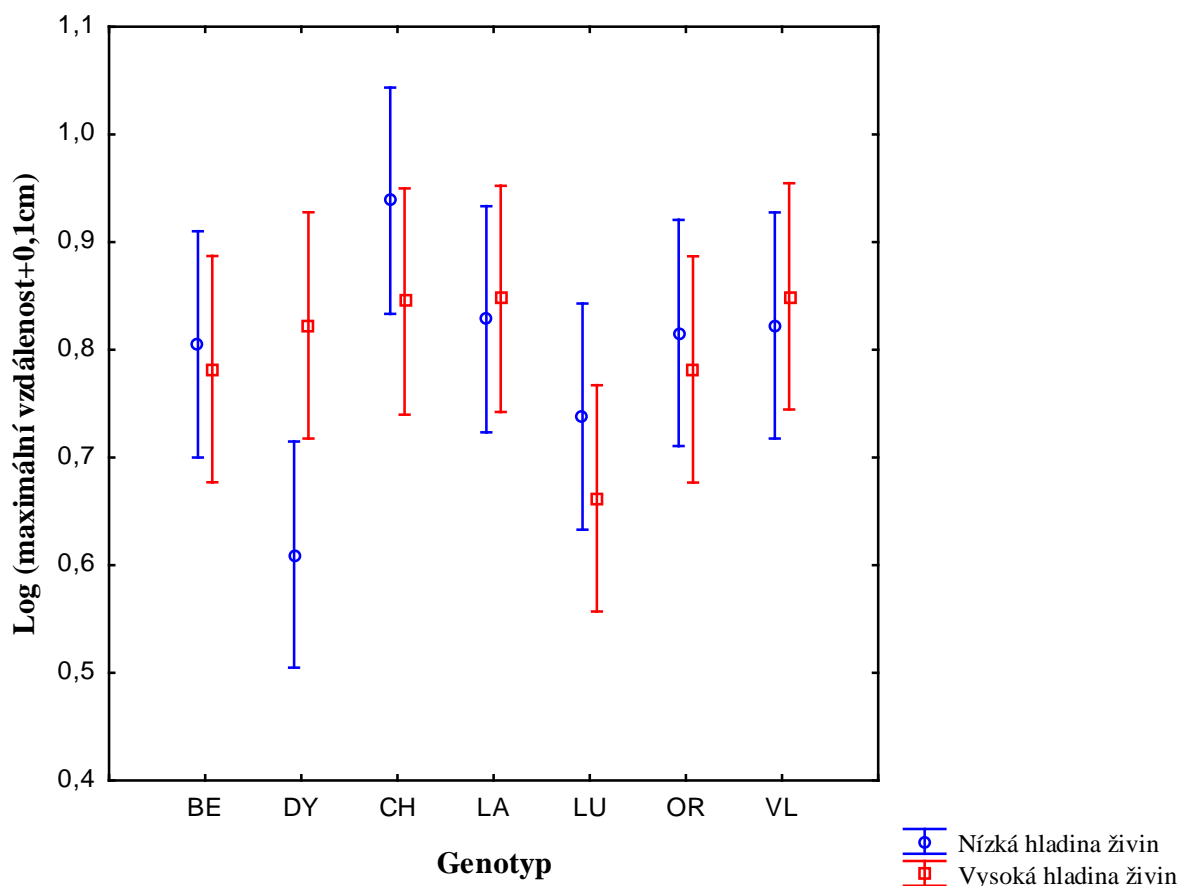
Výsledky byly zpracovány pomocí programu Microsoft Excel 2007 a STATISTIKA verze 12 (StatSoft inc, Tulsa, USA). Data byla zpracována pomocí Analýzy variance pro opakovaná měření (ANOVA), pro mnohonásobná porovnání byl použit Tukey HSD (Honest Significant Difference) test.

3 Výsledky

3.1 Růst

3.1.1 Maximální vzdálenost výhonů od mateřského výhonu

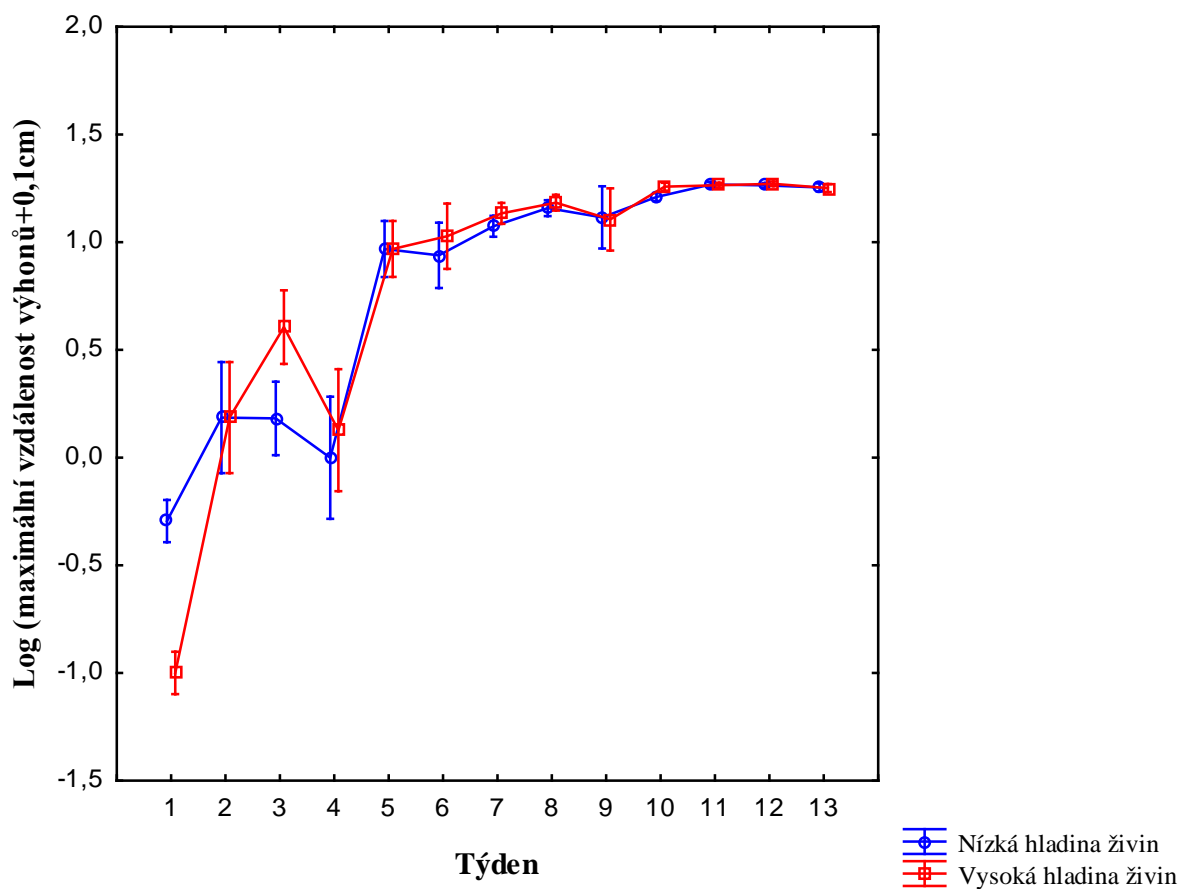
Z hlediska maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu při dvou hladinách živin (Obr.4) nebyl mezi genotypy celkově nalezen signifikantní rozdíl ($p=0,098$). Podle Tukey HSD (Honest Significant Difference) testu se od sebe signifikantně liší genotypy od řeky Dyje pěstované při nízké hladině živin od genotypů komerčního kultivaru Chrastava pěstovaného při nízké hladině živin ($p=0,0032$) a genotypy od řeky Lužnice pěstované při vysoké hladině živin od komerčního kultivaru Chrastava pěstovaného při nízké hladině živin ($p=0,027$). Největší rozdíl v maximální vzdálenosti výhonku od středu při dvou hladinách živin byl zjištěn u genotypů od řeky Dyje, přičemž výhonky genotypů pěstovaných při vysoké hladině živin dosahovaly vyšších maximálních hodnot. U genotypů od řek Berounky, Lužnice a Orlice a u komerčního genotypu Chrastava dosahovaly nejvyšší maximální vzdálenosti výhonů od středu rostliny pěstované při nízké hladině živin.



Obr. 4: Maximální vzdálenost výhonů od mateřského výhonu v závislosti na genotypu a hladině živin. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava. ($F=1,893$, $p=0,098$).

Vliv množství živin na hodnoty maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu se v jednotlivých týdnech prokazatelně liší ($p=0,000$) (Obr.5). V prvních pěti týdnech jsou patrné větší rozdíly mezi hodnotami u obou hladin živin, od druhé poloviny pokusu se již variabilita mezi týdny i živinami snižuje. Při prvním měření vyrostly výhonky rostlin pěstovaných při nízké hladině živin dále od mateřské rostliny než odnože rostlin pěstovaných při vysoké hladině živin. Ve druhém týdnu se u obou hladin živin maximální vzdálenost výhonů vyrovnává a v dalších týdnech již výhonky rostlin pěstovaných při vysoké hladině živin dosahují vyšších hodnot maximální vzdálenosti od mateřského výhonu. Zatímco ve třetím týdnu je patrný nárůst maximální vzdálenosti výhonů především u rostlin pěstovaných při vysoké hladině živin, v týdnu čtvrtém dochází u obou hladin živin k výraznému zpomalení růstu výhonků (měřeno jako maximální vzdálenost nově narostlého výhonu od mateřského výhonu) a v týdnu pátém výhonky rostlin

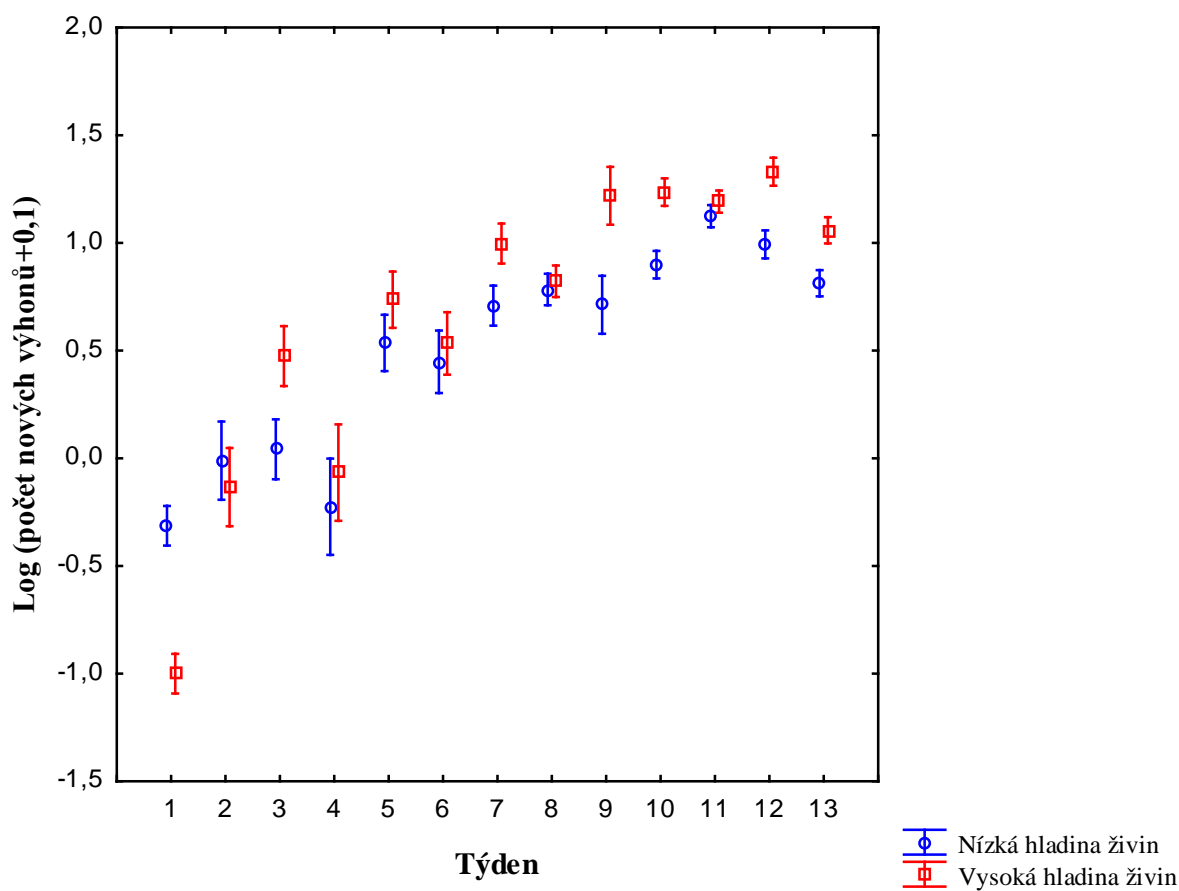
pěstovaných na obou hladinách živin vyrostly v do té doby nejvyšší vzdálenosti od mateřského výhonu.



Obr. 5: Vliv hladiny živin na maximální vzdálenost výhonů od mateřského výhonu v průběhu třinácti týdnů (bez ohledu na lokalitu). BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava. ($F=6,168$, $p < 0,001$).

3.1.2 Počet nových výhonů v každém týdnu

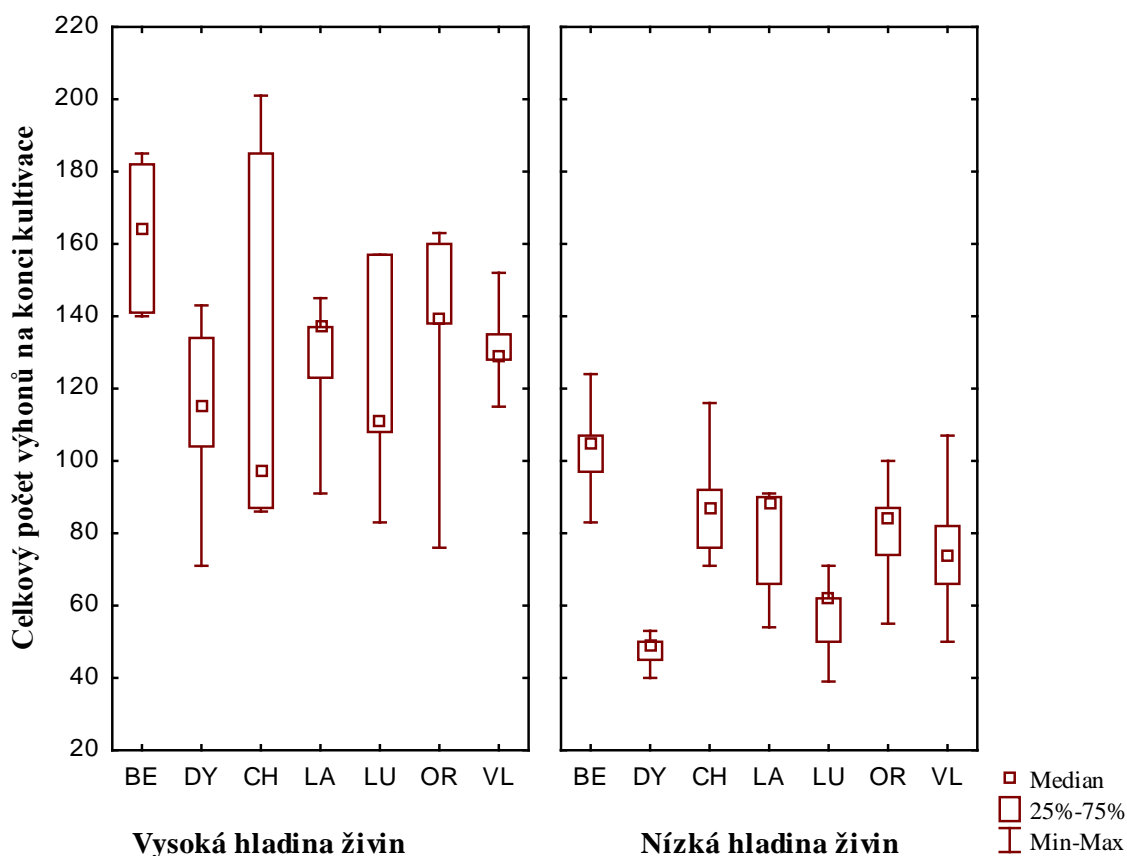
Počty nových výhonků v jednotlivých týdnech se signifikantně liší ($p < 0,00$) (Obr.6). V prvních dvou týdnech tvořily více nových výhonků rostliny pěstované při nízké hladině živin, od třetího týdne až do ukončení kultivačního pokusu tvořily více nových výhonků rostliny pěstované při vysoké hladině živin. Počty nových výhonků po celý průběh kultivačního pokusu rostly, výjimku tvoří pouze čtvrtý týden, kdy došlo k poklesu počtu nově narostlých výhonků u obou hladin živin.



Obr. 6: Počet nových výhonů v každém týdnu u rostlin pěstovaných při dvou hladinách živin. ($F=12,75$, $p < 0,00$).

3.1.3 Celkový počet výhonů na konci kultivace

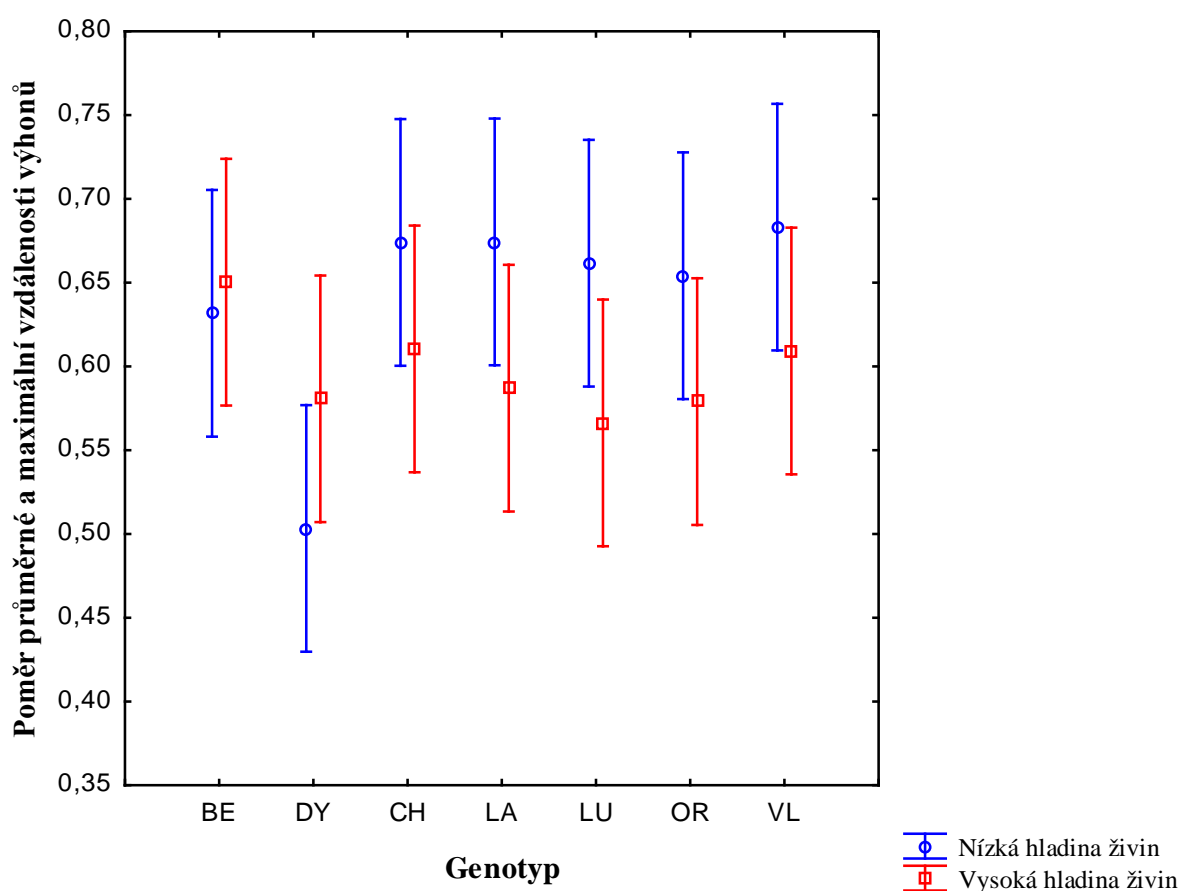
Celkový počet výhonů na konci kultivace (Obr.7) ukazuje, že na nízkou hladinu živin reagují všechny genotypy shodně, snížením celkového množství výhonů. V obou kategoriích dosáhly nejnižších hodnot rostliny od řeky Dyje a především při nízké hladině živin měly rostliny z této lokality ve všech opakováních pouze kolem padesáti výhonů. Nejvyšších hodnot dosahovaly rostliny od řeky Berounky a to jak při nízké, tak i při vysoké hladině živin. Nejvyššího rozsahu hodnot pak dosahují rostliny komerčního kultivaru Chrastava při vysoké hladině živin, konkrétně se jedná o variabilitu v rozmezí mezi 86 – 201 výhony, což je také celkově nejvyšší dosažený počet výhonů. Naopak nejnižšího počtu výhonů na konci populace, 39, dosáhla rostlina z lokality od řeky Lužnice pěstovaná při nízké hladině živin.



Obr. 7: Celkový počet výhonů na konci kultivace u jednotlivých genotypů při dvou hladinách živin. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava.

3.1.4 Poměr průměrné a maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu

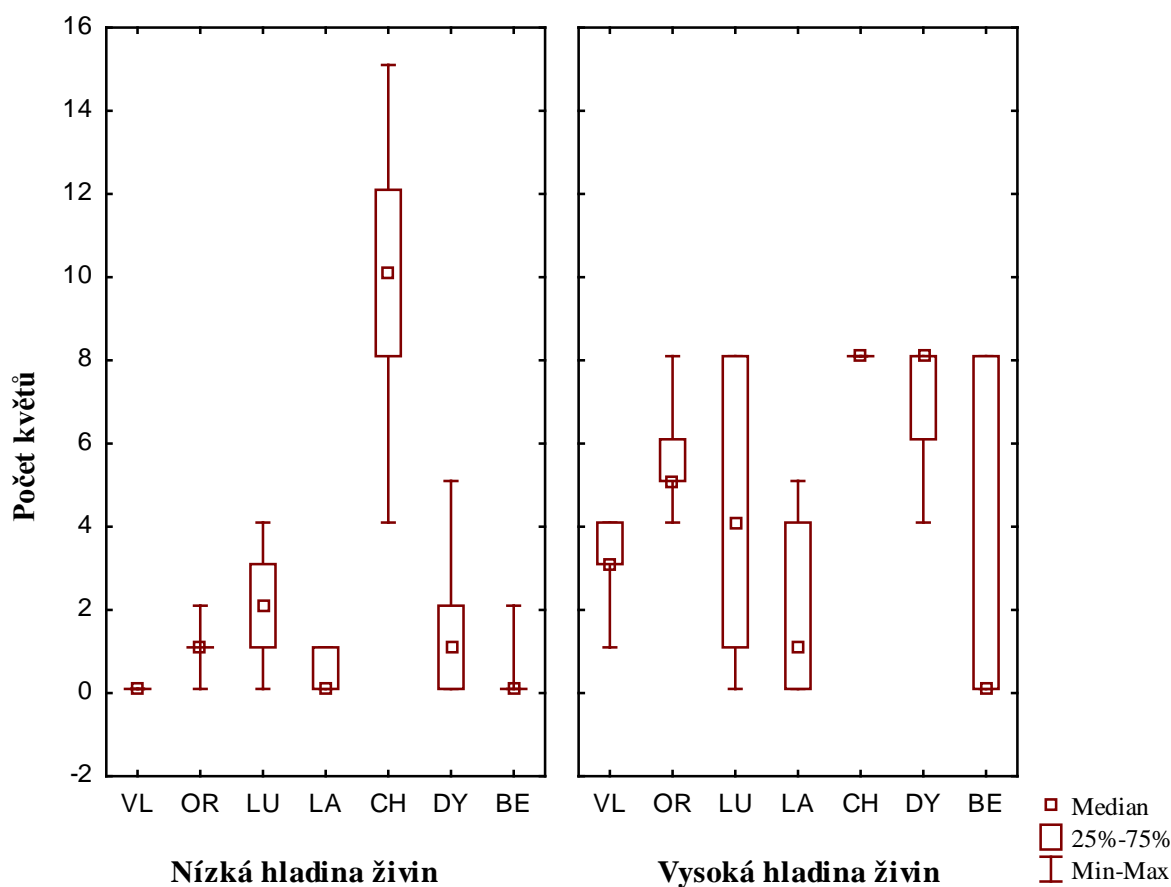
Poměr průměrné a maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu (Obr.8) udává, zda rostliny tvořily více krátkých výhonů, nebo naopak spíše delší výhony. Rostliny od řek Berounky a Dyje měly výhony dál od mateřského výhonu při nízké hladině živin, přičemž rostliny od řeky Dyje pěstované při nízké hladině živin tvořily výhony nejdále od mateřského výhonu. Pro zbytek genotypů, tedy ty od řek Labe, Orlice, Vltavy a komerční kultivar Chrastava platí, že při nízké hladině živin rostliny tvořily spíše kratší výhony, zatímco při vysoké hladině živin tvořily výhony delší.



Obr. 8: Poměr průměrné a maximální vzdálenosti výhonů od mateřské rostliny při dvou hladinách živin v závislosti na genotypu. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava. ($F=1,57$, $p=0,17$)

3.1.5 Počet květů

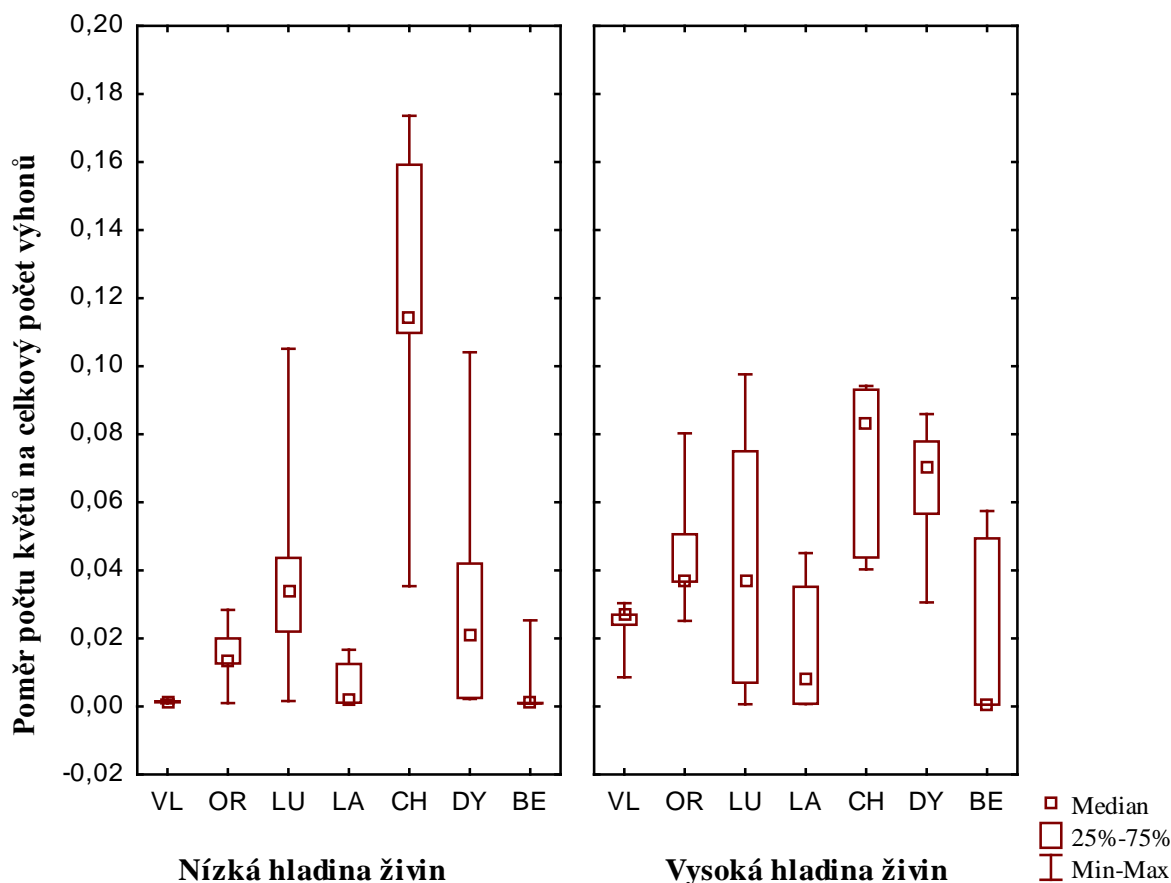
Nejvyššího počtu květů bylo dosaženo u komerčního kultivaru Chrastava při nízké hladině živin (Obr.9). Při vysoké hladině živin mělo všech pět rostlin komerčního kultivaru Chrastava shodný počet květů, osm. Naopak rostliny od řek Vltavy, Labe a Berounky pěstované při nízké hladině živin nekvetly téměř vůbec.



Obr. 9: Počet květů u jednotlivých genotypů pěstovaných při dvou hladinách živin. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava.

3.1.6 Poměr počtu květů na celkový počet výhonů

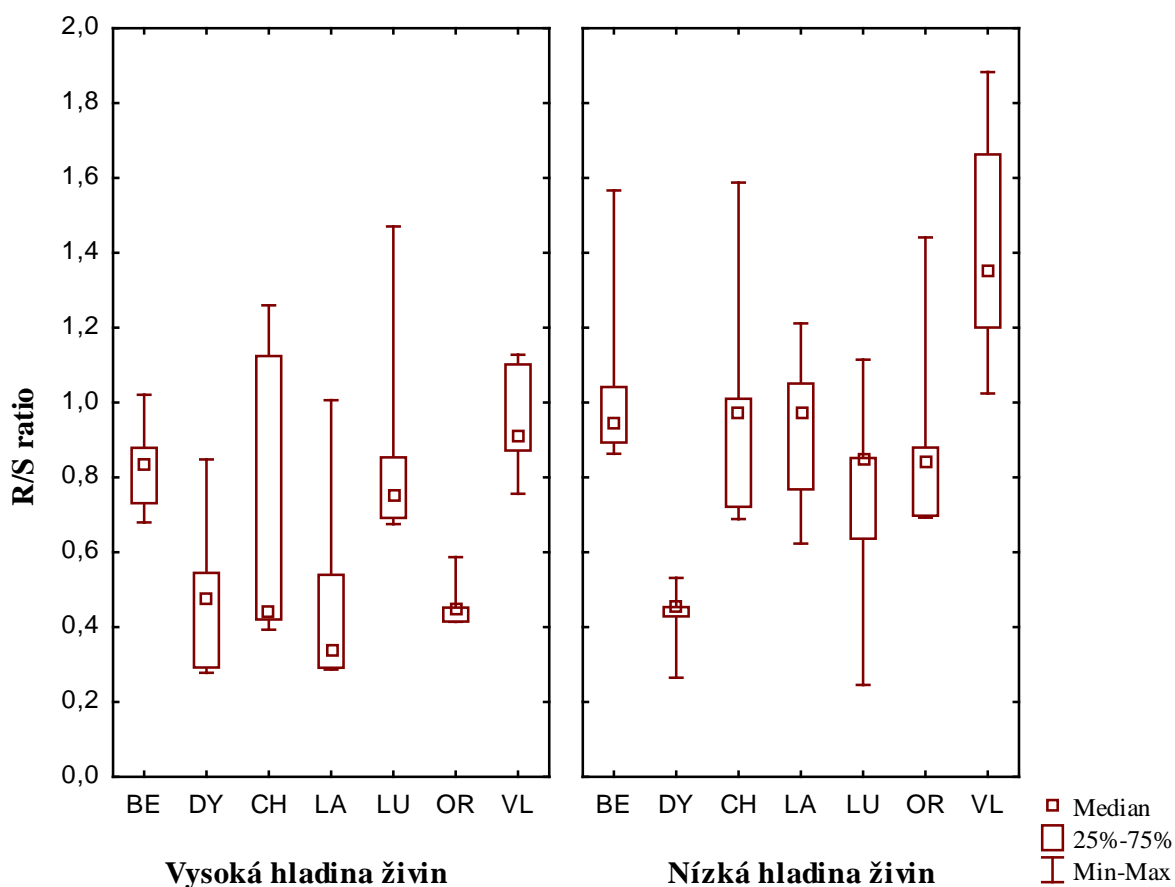
Nejvyšší hodnoty v poměru počtu květů na celkový počet výhonů dosáhl komerční kultivar Chrastava a to při nízké hladině živin (Obr.10). Nejmenších průměrných hodnot v tomto poměru dosahují genotypy od řeky Vltavy, Labe a Berounky.



Obr. 10: Poměr počtu květů na celkový počet výhonů u sedmi různých genotypů pěstovaných na dvou hladinách živin. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava.

3.1.7 Root/Shoot ratio

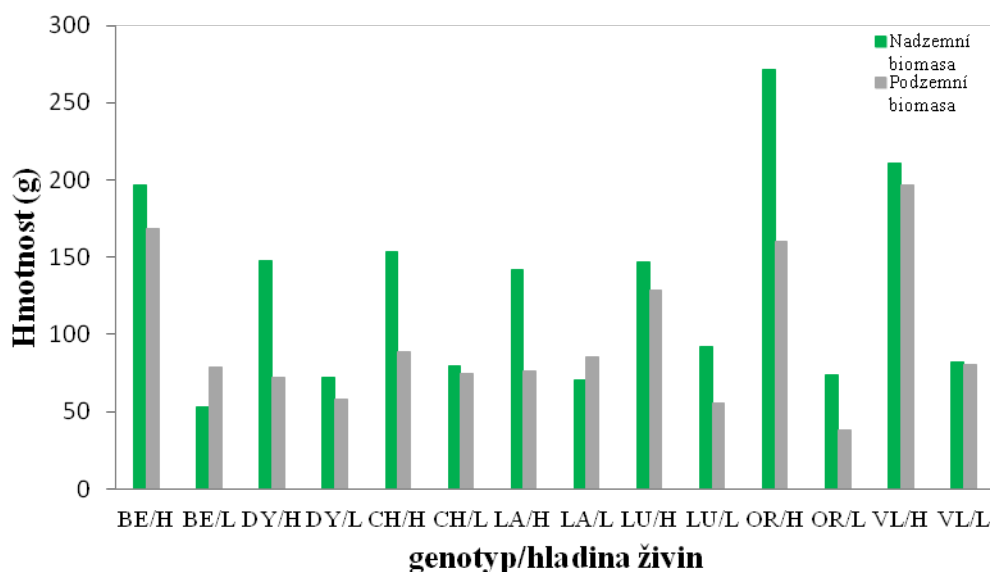
Jednotlivé genotypy se od sebe v poměru R/S velmi lišily (Obr.11). Většina genotypů (výjimku tvoří genotypy od řeky Dyje a Lužnice) reagovaly na nízkou hladinu živin zvýšeným růstem kořenů. Genotypy z povodí Dyje na nízkou hladinu živin téměř nereagovaly.



Obr. 11: Podíl průměrné hmotnosti nadzemní a podzemní biomasy (R/S ratio) sedmi genotypů. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava při dvou hladinách živin.

3.1.8 Porovnání váhy nadzemní a podzemní biomasy

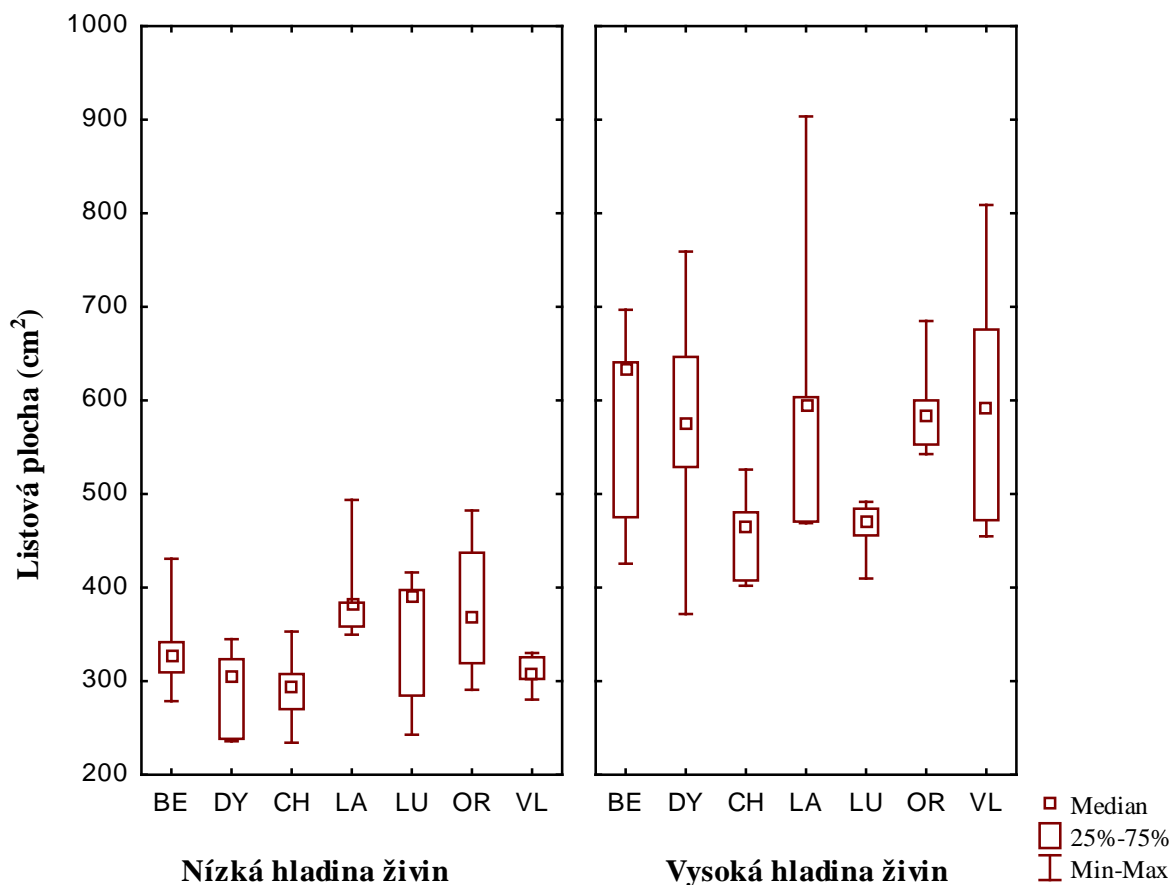
Je patrné, že všechny genotypy pěstované na vysoké hladině živin alokovaly více energie do nadzemní biomasy, přičemž u genotypů od řek Dyje, Labe a Orlice byla váha nadzemní biomasy téměř dvojnásobná oproti biomase podzemní (Obr.12). Nejmenší rozdíl mezi hmotnostmi nadzemní a podzemní biomasy při vysoké hladině živin vykazují genotypy od řek Vltavy, Lužnice a Berounky. U genotypů pěstovaných při nízké hladině živin, konkrétně u genotypů od řek Berounky a Labe dosahovala hmotnost podzemní biomasy vyšších hodnot než hmotnost biomasy nadzemní. U genotypů od řek Dyje, Lužnice a Orlice pěstovaných při nízké hladině živin, bylo více energie investováno do tvorby nadzemní biomasy a u genotypů od řeky Vltavy a u komerčního kultivaru Chrastava, se hmotnosti nadzemní a podzemní biomasy téměř rovnají.



Obr. 12: Porovnání průměrných hodnot hmotnosti nadzemní a podzemní biomasy u sedmi genotypů pěstovaných na dvou hladinách živin. H=vysoká hladina živin, L=nízká hladina živin, BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava.

3.1.9 Listová plocha

Listová plocha ze tří náhodně vybraných stébel od každého genotypu naznačuje, že rostliny pěstované při vysoké hladině živin měly více listů s větší listovou plochou (Obr.13).

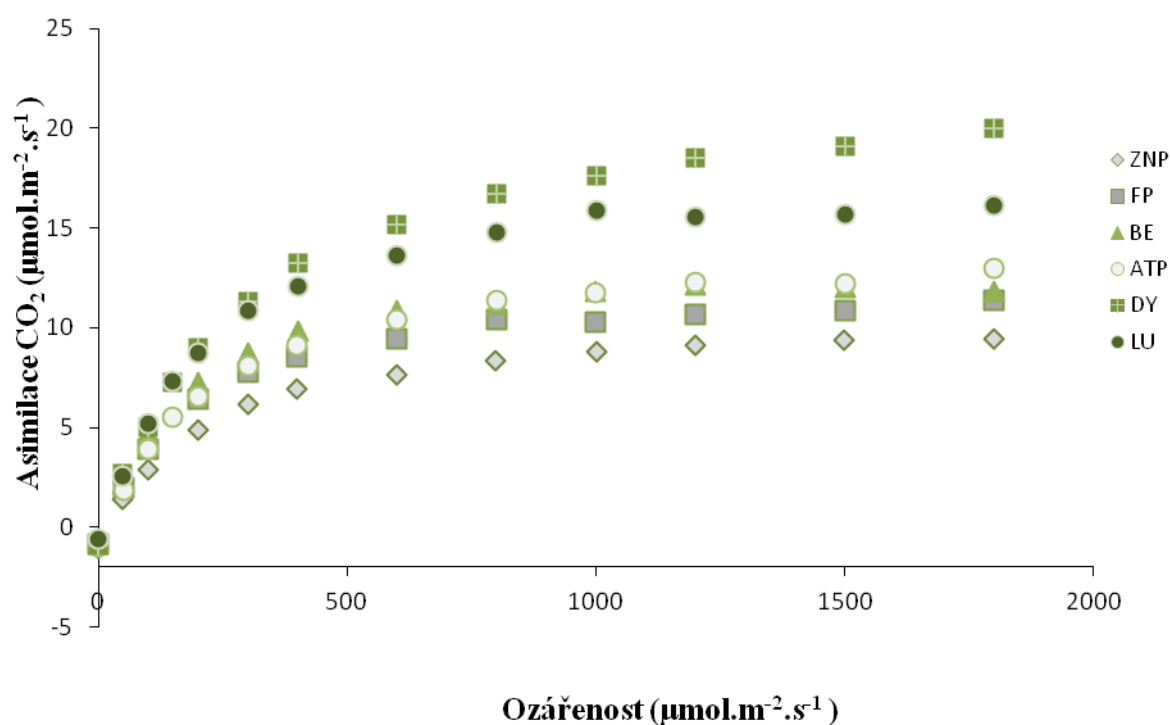


Obr. 13: Listová plocha všech listů u třech náhodně vybraných stébel od každého genotypu pěstovaného při dvou hladinách živin. BE=Berounka, DY=Dyje, CH=Chrastava, LA=Labe, LU=Lužnice, OR=Orlice, VL=Vltava při dvou hladinách živin.

3.2 Fotosyntéza

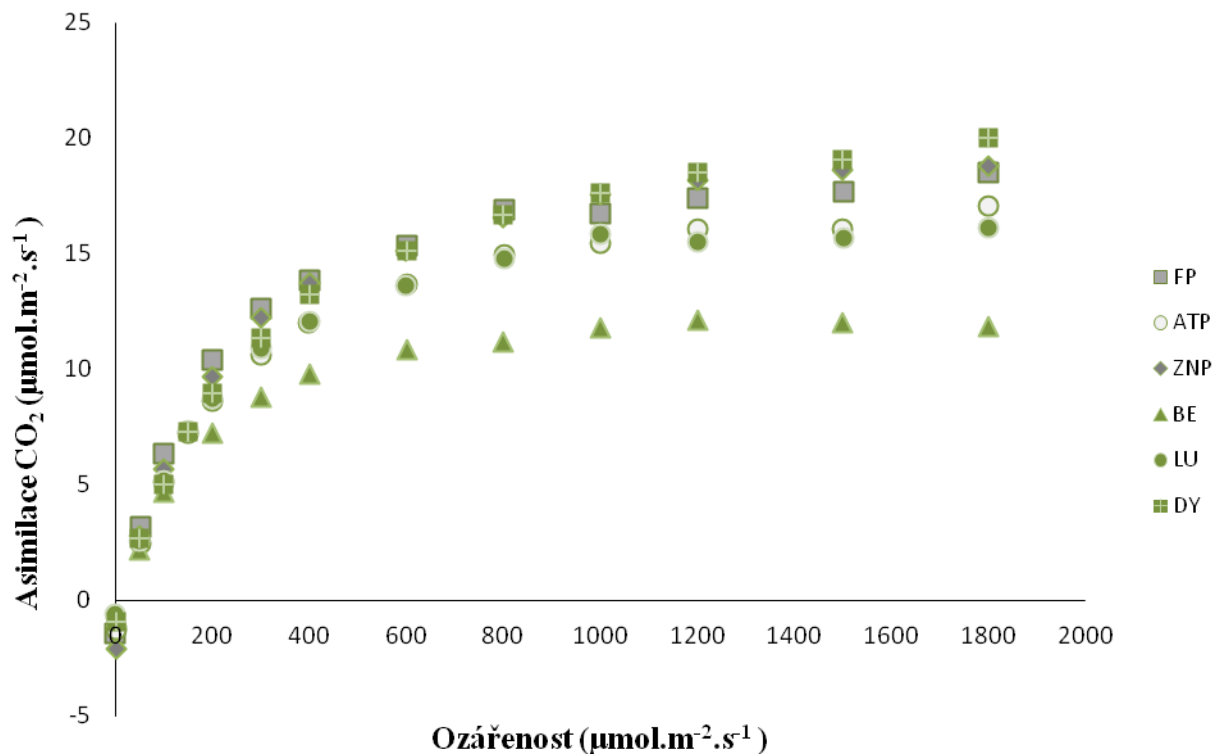
3.2.1 Rychlost asimilace CO₂

Existuje velká variabilita v rychlosti fotosyntézy nejen u panašovaných genotypů (8-12 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ při ozáření 1000 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), ale také u zelených genotypů (11-17 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ při ozáření 1000 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Rychlost čisté fotosyntézy na jednotku plochy listu je nižší u panašovaných genotypů chrastice rákosovité než u zelených rostlin (Obr.14).



Obr. 14: Závislost rychlosti asimilace CO₂ na ozáření u zelených a panašovaných genotypů na plochu listu. ZNP, FP, ATP – panašované genotypy, BE, DY, LU – zelené genotypy.

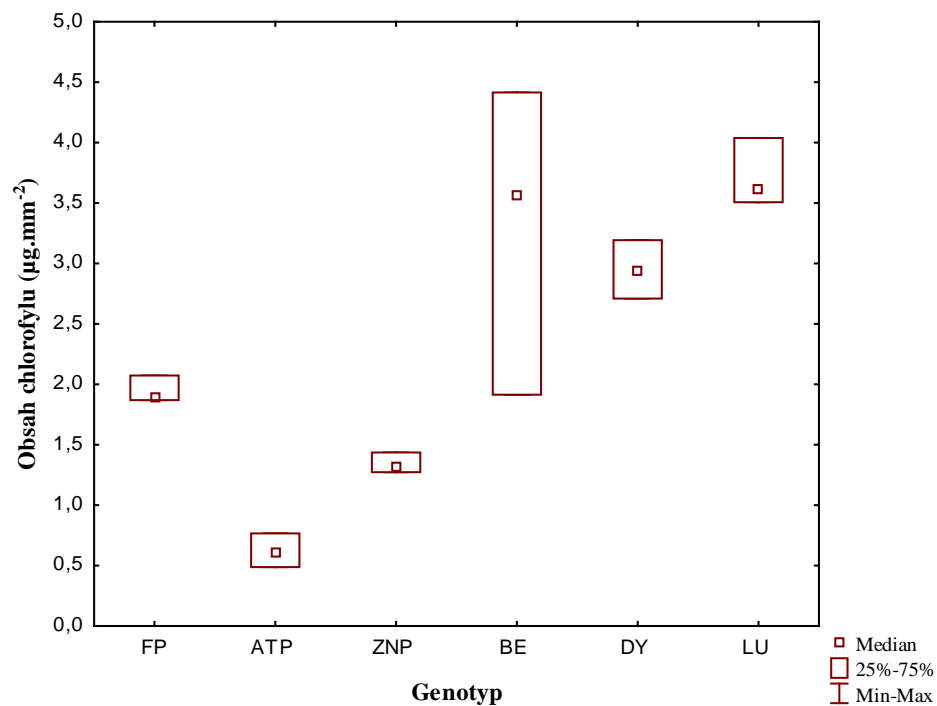
Při přepočítání fotosyntézy na jednotku zelené plochy listu je rychlost fotosyntézy u zelených planých rostlin a panašovaných kultivarů srovnatelná (Obr.15).



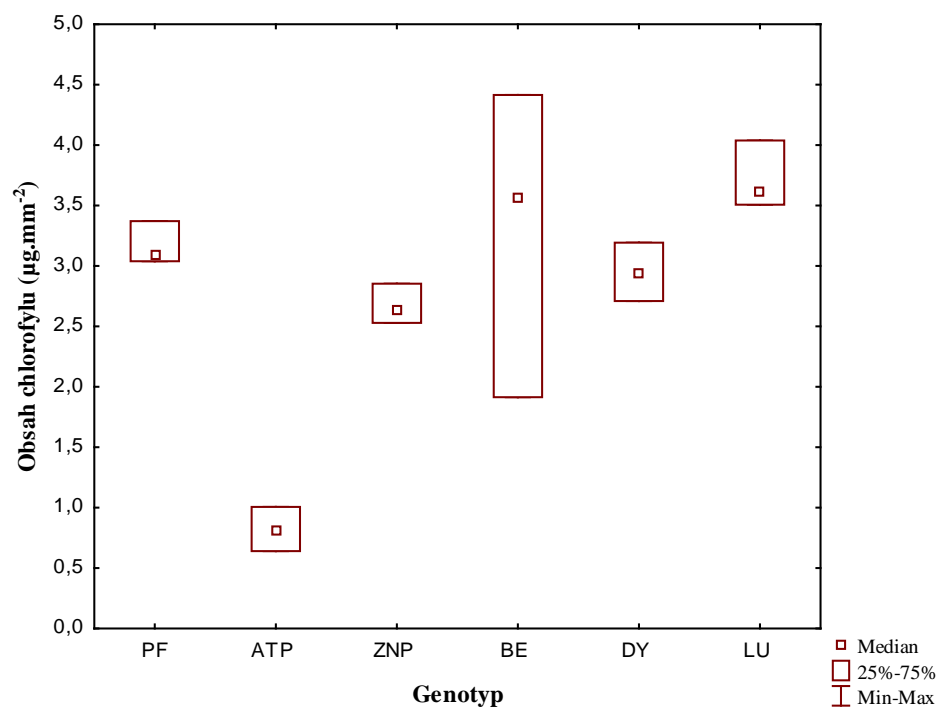
Obr. 15: Závislost rychlosti asimilace CO₂ na ozáření u zelených a panašovaných genotypů na jednotku zelené plochy listu. ZNP, FP, ATP – panašované genotypy, BE, DY, LU – zelené genotypy.

3.2.2 Obsah chlorofylu (a+b) v panašovaných a zelených listech

Panašované genotypy chřastice obsahují méně chlorofylu (a+b) na celkovou plochu listu než zelené genotypy (Obr.16). Při přepočítání na zelenou plochu listu obsahují dva panašované kultivary srovnatelné množství chlorofylu (a+b) jako zelené kultivary (Obr.17) Co se týče panašovaných listů, větší zelená plocha neznámá vyšší obsah chlorofylu, naopak panašovaný list s nejvyšší naměřenou zelenou plochou (ATP, naměřená zelená plocha 457mm²), měl nejnižší obsah chlorofylu (374µg.mm⁻²).



Obr. 16: Obsah chlorofylu (a+b) na plochu listu u třech panašovaných genotypů (FP, ATP, ZN) a třech zelených genotypů (BE, DY, LU).



Obr. 17: Obsah chlorofylu (a+b) na zelenou plochu listu u třech panašovaných genotypů (FP, ATP, ZN) a třech zelených genotypů (BE, DY, LU).

4 Diskuse

4.1 Růst

Agresivní šíření chrastice v USA může být důsledek zvýšeného obsahu živin v půdě způsobeného intenzifikací zemědělství a následnou eutrofizací mokřadů (Kercher & Zedler 2004, Jakubowski et al. 2010). Při zvýšené hladině živin je chrastice schopná konkurenčně vytlačit původní druhy (Jakubowski et al. 2010), zvýšit produkci biomasy (Kercher & Zedler 2004) a reagovat expansivním růstem (Herr Turoff & Zedler 2005,2007).

V práci Maurer & Zedler (2002) se chrastice lišila ve strategii růstu při dvou hladinách živin.

Při vysoké hladině živin se šířila pomocí strategie guerilla (výhony rostly o 50 % dále od mateřského výhonu a jejich počet byl dvojnásobný) a při nízké hladině živin strategií phalanx (méně výhonů blíže mateřskému výhonu). V případě potřeby by tedy chrastice měla být schopná tyto dvě strategie střídát. Podobné výsledky jsem potvrdila i ve své práci (Obr.5). Rozdíly ve strategii růstu však byly v mém případě patrné pouze na začátku pokusu (od druhého do čtvrtého týdne). Rostliny pěstované při vysoké hladině živin tvořily výhonky ve větší průměrné vzdálenosti od mateřského výhonu ve srovnání s rostlinami pěstovanými při nízké hladině živin. Od čtvrtého týdne kultivace se však rozdíly mezi délkou výhonu rostlin rostoucích při různých hladinách živin ztrácí. Možným důvodem malých rozdílů ve strategii růstu od čtvrtého týdne kultivace je malá velikost nádob, ve kterých kultivace probíhala nebo malý rozdíl mezi vysokou a nízkou hladinou živin. Maurer & Zedler (2002) ve své práci studovaly strategii růstu chrastice v prostoru 0,25x0,5m, přičemž mateřské výhony byly zasazeny pouze do jedné poloviny plochy a ze druhé poloviny byla sbírána data o rozrůstání. Naproti tomu v této práci byly použity nádoby o velikosti 0,4x0,4m a mateřský výhon byl zasazen přesně doprostřed studované plochy.

Co se týká jednotlivých studovaných genotypů chrastice, v maximální vzdálenosti výhonů od mateřského výhonu mezi nimi nebyl nalezen signifikantní rozdíl. Výhony výrazně nejbližší k mateřskému výhonu tvořily genotypy od řeky Dyje pěstované při nižší hladině živin (Obr.4).

Co se týče hustoty trsů rostlin pěstovaných při dvou hladinách živin, pět ze sedmi genotypů (komerční kultivar Chrastava a plané genotypy z povodí Labe, Lužnice, Orlice a Vltavy) vykazovalo při nízké hladině živin kompaktnější trsy než při vysoké hladině živin (Obr.8), což je v souladu s výsledky Maurer & Zedler (2002). Rostliny od řeky Dyje vykazovaly odlišnou strategii růstu - při nízké hladině živin tvořily delší výhony s menší tendencí tvořit trsy. Může to být způsobeno tím, že povodí Dyje je obecně bohatší na živiny, proto genotypy z této lokality reagují na nízkou hladinu živin dramatičtěji.

Při vyhodnocování počtu nových výhonů v každém týdnu se prokázalo, že rostliny pěstované na dvou hladinách živin se od sebe v průběhu času průkazně liší. Rostliny pěstované při vysoké hladině živin tvořily většinou více nových výhonů než rostliny stejného genotypu pěstované při nízké hladině živin (Obr.6).

V celkovém počtu výhonů na konci kultivace se výsledky v této práci (Obr.7) shodují s tvrzením Maurer & Zedler (2002) a Zedler & Kercher (2002). Rostliny pěstované při vysoké hladině živin vytvořily přibližně dvojnásobné množství výhonů než rostliny pěstované při nízké hladině živin.

Kromě intenzivního vegetativního šíření chrastice rákosovité není zanedbatelná ani její schopnost tvořit významnou semennou banku (Lindig – Cisneros & Zedler 2001, Lindig – Cisneros & Zedler 2002, Lavergne & Molofsky 2004). Proto se tato práce zaměřuje také na rozdíly počtu květů mezi studovanými genotypy na konci kultivace. Celkově dosahují vyššího počtu květů rostliny pěstované při vysoké hladině živin, nicméně zdaleka nejvyššího počtu květů, dvojnásobného oproti ostatním, dosáhl komerční kultivar Chrastava pěstovaný při nízké hladině živin (Obr.9). Tato skutečnost by mohla naznačovat rozdílnou strategii tohoto kultivaru, který reaguje na nízkou hladinu živin zvýšenou investicí do generativní reprodukce ve srovnání s jinými genotypy. Nejvyšších hodnot v poměru počtu květů na celkový počet stébel dosáhl taktéž komerční kultivar Chrastava pěstovaný při nízké hladině živin (Obr.10).

Plané genotypy chrastice se velice lišily v reakci poměru R/S na pokles množství živin v substrátu (Obr.11). Zatímco genotypy z povodí Dyje na nízkou hladinu živin téměř

nereagovaly, genotypy z povodí Vltavy a také komerční kultivar Chrastava reagovaly na nízký obsah živin výrazným růstem kořenů, tedy nárůstem hmotnosti podzemní části rostliny.

U rostlin pěstovaných při vysoké hladině živin byl pozorován vyšší počet listů s větší listovou plochou (Obr.13).

Mnoho prací potvrzuje hypotézu, že při dodání živin reaguje chrastice zvýšenou tvorbou biomasy (Green & Galatowitsch, 2001, Maurer & Zedler, 2002, Perry et al. 2004), práce Martina & von Ende (2008) navíc potvrzuje, že toto tvrzení neplatí jen v experimentálních podmínkách, ale i v terénu. V mém pokusu na nízké množství živin v substrátu reagovaly všechny genotypy nižším růstem, ale míra poklesu produkce biomasy je velice rozdílná. Genotypy pocházející od řeky Orlice vyrostly přibližně 5x větší při vysokém množství živin než při nízkém, zatímco u genotypů pocházejících od řek Vltava a Berounka byl růst při vysoké hladině živin pouze přibližně dvojnásobný. Komerčně vyšlechtěný kultivar Chrastava dosahuje spíše průměrných hodnot produkce biomasy a to i přes to, že byl vyšlechtěn jako produkční kultivar. Rostliny od řek Berounky, Orlice a Vltavy jsou produktivnější než komerční kultivar Chrastava (Obr.12).

4.2 Fotosyntéza

Panašovanost je výsledkem mutace nebo jiných genetických změn v chloroplastech, vyúsťující ve ztrátu schopnosti syntézy chlorofylu (Madore 1990, Conder and Lawson 1994, Konoplyova et al. 2008, La Rocca et al. 2011). Zatímco chloroplasty v zelené části listu obsahují morfologicky normální chlorofyl, buňky v bílé části listu obsahují mutantní chloroplasty, které neprodukují chlorofyl a nemají organizovanou membránovou strukturu, proto nejsou schopné fotosyntetické aktivity (Chen et al. 2000).

Jak ukazují výsledky měření rychlosti fotosyntézy v mé práci (Obr.14,15), panašované a zelené listy se liší v rychlosti fotosyntézy. Mé výsledky nižší rychlosti fotosyntézy u panašovaných rostlin jsou v souladu s výsledky práce Downton a Grant (1994). Při měření plynové výměny u druhů *Nerium oleander* a *Agonis flectuosa* byla stejně jako v mé práci naměřena nižší rychlost asimilace CO₂ panašovaných kultivarů. Naopak v práci Konoplyova et al. (2008) při výzkumu prováděném na rostlinách *Arum italicum*, *Ranunculus ficaria*, *Cyclamen hederifolium* a *Cyclamen persicum*, se tento předpoklad nepotvrdil, zelené i panašované listy měly stejnou čistou produkci CO₂. Při studiu druhu *Arum italicum* (La Rocca et al. 2011) se očekávalo snížení fotosyntetické aktivity u světlých částí listů. Přestože se jednotlivé části listů lišily v obsahu chlorofylů a karotenoidů, listy se nelišily fotosyntetickou aktivitou. La Rocca et al. (2011) tento jev vysvětlují tím, že všechny zelené buňky světlejších částí obsahovaly funkční chloroplasty a menší obsah pigmentů kompenzovaly vyšší relativní elektron transportní schopností.

Protože se panašované a zelené rostliny chřastice rákosovité v této práci liší v rychlosti fotosyntézy, byl změřen obsah chlorofylů v jednotlivých listech, aby mohla být potvrzena nebo vyvrácena hypotéza o závislosti rychlosti fotosyntézy na obsahu chlorofylů. Přítomnost chlorofylů je pro fotosyntézu klíčová, ve většině případů však nebyla zjištěna závislost rychlosti fotosyntézy na obsahu chlorofylu (Nátr, 2002).

Jak je patrné z výsledků měření obsahu chlorofylů na plochu listu v této práci (Obr.16), panašované listy mají průměrně o 37 % menší zelenou plochu listu a obsahují průměrně o 63 % méně chlorofylů než zelené listy. Z výsledků měření obsahu chlorofylů na zelenou plochu listu ovšem vyplývá, že dva z panašovaných kultivarů obsahují na jednotku zelené plochy srovnatelné množství chlorofylů (Obr.17).

Protože je v nezelených částech listu méně chlorofylů, nabízí se předpoklad, že tyto listy budou vykazovat nižší fotosyntetickou aktivitu (Beerling & Woodward 1995, Konoplyova et al. 2008). Při zahrnutí konkrétních hodnot rychlosti fotosyntézy z mých měření (Obr.14) vyplývá, že zatímco rostlina se zelenými listy od řeky Dyje dosahuje nejvyšších hodnot v rychlosti fotosyntézy, obsahuje ze tří zelených genotypů nejméně chlorofylů. U panašované rostliny ATP došlo k naměření nejvyšších hodnot rychlosti fotosyntézy z panašovaných rostlin, nicméně k nejmenšímu zjištěnému obsahu chlorofylů při největší zelené ploše panašovaného listu. Z těchto výsledků tedy vyplývá nejen to, že není přímá závislost mezi rychlostí fotosyntézy a obsahem chlorofylů (Šebánek et al. 1989, Nátr 2002, Beerling & Woodward 1995, Konoplyova et al. 2008, La Rocca et al. 2011), ale také to, že není přímá závislost mezi velikostí zelené plochy a obsahem chlorofylů.

Po přepočítání naměřených dat rychlosti fotosyntézy na jednotku zelené plochy jsou si všechny studované genotypy podobné jak v rychlosti fotosyntézy, tak v obsahu chlorofylu (Obr.15,17). Otázkou tedy zůstává, jaké mechanismy využívají panašované genotypy (mající jen například 40 % zelené listové plochy, přičemž fotosyntéza těchto ploch je stejná jako u zelených rostlin) k tomu, aby se vyrovnaly zeleným genotypům v rychlosti růstu.

Množství chlorofylů ovlivňuje tok elektronů a energetiku fotosyntézy, existuje ale mnoho dalších faktorů, které mají na průběh fotosyntézy vliv. Jedná se například o množství asimilátů a rychlost jejich transportu mimo chloroplast, dostatečnou přítomnost redukčních ekvivalentů a makroenergetických látek z probíhající fotosyntézy, výši odporu kladeného toku CO_2 do listu, stáří listů, světelné záření, koncentraci CO_2 , teplotu, obsah vody v prostředí, dostatečnou sorpci minerálních živin. Uvedené faktory navíc nepůsobí izolovaně, ale dochází k interakcím (Šebánek et al. 1989). Na dalších měřeních na panašovaných a zelených rostlinách by proto bylo užitečné zaměřit se na některou z výše uvedených vlastností.

5 Závěr

Z výsledků mé práce vyplývá, že studované plané české genotypy a komerční kultivar Chrastava mají v prvních týdnech vegetačního růstu rozdílnou strategii růstu v závislosti na množství živin. Při nízké hladině živin se chrastice rozrůstá pomocí strategie phalanx, naopak při vysoké hladině živin se šíří pomocí strategie guerilla.

Odpověď studovaných genotypů na dvě hladiny živin je velmi variabilní, nicméně na vysokou hladinu živin v půdě reagují tyto genotypy přibližně dvojnásobným množstvím výhonů a expansivním růstem. Na nízkou hladinu živin v substrátu reagovaly všechny genotypy sníženým růstem (ve formě menšího počtu výhonů, nižší biomasy, menšího počtu listů), ale míra poklesu produkce biomasy byla velice rozdílná.

Genotypy z povodí řeky Dyje se od ostatních studovaných genotypů odlišovaly. Při nízké hladině živin v substrátu tvořily minimální počty výhonů.

Komerční kultivar Chrastava pěstovaný při nízké hladině živin vytvořil největší počet květů ze všech studovaných genotypů. Na stres ve formě snížení živin tento kultivar reagoval vyšší produkcí generativních částí rostlin.

Srovnání komerčního kultivaru Chrastava ukazuje, že i přes to, že byl tento komerční kultivar vyšlechtěn jako produkční (pro produkci píče), podle výsledků této práce se v ČR vyskytují produktivnější plané genotypy, například ty z povodí Vltavy a Orlice.

Panašované a zelené rostliny chrastice rákosovité se sice liší v rychlosti asimilace CO_2 (měřeno na jednotku plochy listu) ve prospěch zelených rostlin, ale podle výsledků v této práci to není způsobeno sníženým obsahem chlorofylů u panašovaných rostlin. Na jednotku zelené plochy obsahují panašované genotypy obdobné množství chlorofylu (a+b) jako zelené genotypy. Po přepočtení hodnot na jednotku zelené plochy jsou si všechny studované genotypy podobné jak v rychlosti fotosyntézy, tak v obsahu chlorofylu. Otázkou tedy zůstává, jaké mechanismy využívají panašované genotypy (mající jen například 40 % zelené listové plochy, přičemž fotosyntéza těchto ploch je stejná jako u zelených rostlin) k tomu, aby se vyrovnaly zeleným genotypům v rychlosti růstu.

Vzhledem k malému množství měřených vzorků a vzhledem k tomu, že fyziologické mechanismy u panašovaných rostlin nejsou masově studovaným tématem, by si toto odvětví jistě zasloužilo další výzkum.

6 Použitá literatura

Andersson, B. & Lindvall, E. (1997) Use of biomass from Reed Canary Grass (*Phalaris arundinacea*) as raw material for production of paper pulp and fuel. http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/1997/1_03_003.PDF

Anttila, C. K., King, R. A., Ferris, C., Ayres, D.R. & Strong, D.R. (2000) Reciprocal hybrid formation of *Spartina* in San Francisco Bay. *Molecular Ecology*, **9**, 765–770.

Ayres, D. R., Zaremba, K., Sloop, C. M. & Strong, D. R. (2008) Sexual reproduction of cordgrass hybrids (*Spartina foliosa* x *alterniflora*) invading tidal marshes in San Francisco Bay. *Diversity and Distribution*, **14**, 187-195.

Baldini, R. M. & Jarvis, C. E. (1991) Typification of some Linnaean names in *Phalaris* (Gramineae). *Taxonomy*, **40**, 475–485.

Berling, D. J. (1993) The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in north-west Europe. *Journal of Biogeography*, **20**, 45–53.

Berling, D. J., & Woodward, F. I. (1995). Leaf stable carbon-isotope composition records increased water-use efficiency of C3 plants in response to atmospheric CO2 enrichment. *Functional Ecology*, **9**(3), 394–401.

Bennett, M. D. & Smith, J. B. (1976) Nuclear DNA amounts in Angiosperms. *Philosophical Transactions of Royal Society London Serie B*, **274**, 227–274.

Brodersen, C., Lavergne, S. & Molofsky, J. (2008) Genetic variation in photosynthetic characteristics among invasive and native populations of Reed Canary Grass (*Phalaris arundinacea*). *Biological Invasions*, **10**, 1317-1325.

Cagaš, B. (2008) Nové odrůdy: Chrastice rákosovitá Chrastava, *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, **44**, 41–42.

Callaway, R. M. & Ridenour, W. M. (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 436-443.

Casler, M. D., Cherney, J. H. & Brummer, E. Ch. (2009b) Biomass Yield of Naturalized Populations and Cultivars of Reed Canary Grass. *Bioenergy Resources*, **2**, 165-173.

Casler, M. D., Phillips, M. M. & Krohn, A. L. (2009a) DNA Polymorphism reveal geographic races of Reed Canarygrass. *Crop science*, **49**, 2139-2148.

Clegg, L. (1978) The morphology of clonal growth and its relevance to the population dynamics of perennial plants. PhD thesis, University of Wales.

- Conder, S. & Lawson, A. (1994) *Variegated Leaves*, Macmillan Publishing company, NY.
- Cook, C. D. K. (1996) *Aquatic plant book*, Academic publishing, 164, Amsterdam/New York.
- Daehler, C. C. & Strong, D. R. (1996) Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp invasions in Pacific estuaries, USA. *Biological Conservation*, **78**, 51–58.
- D'Antonio, C. M. & Mack, M. C. (1998) Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 195-198.
- D'Antonio, C. M. & Vitousek, P. M. (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 63-87.
- Decruyenaere, J. G. & Holt, J. S. (2005) Ramet demography of a clonal invader, *Arundo donax* (Poaceae), in Southern California. *Plant Soil*, **277**, 41–52.
- Diamond, J. (2004) *Třetí šimpanz. Paseka, Praha a Litomyšl*, 180.
- Dostál, J. (1989) *Nová květena ČSSR 2*, Academia Praha, Praha.
- Downton, W.J.S. & Grant, W., J., R. (1994) Photosynthetic and growth responses of variegated ornamental species to elevated CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**, 273-279.
- Dukes, J. S. & Mooney, H. A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 135-139.
- Edwards, K. R, Čížková, H., Zemanová, K., Šantrůčková, H. (2006) Plant growth and microbial process in a constructed wetland planted with *Phalaris arundinacea*. *Ecological Engineering*, **27**, 153-165.
- Figiel, C. R., Collins, B., & Wein, G. (1995) Variation in survival and biomass of two wetland grasses at different nutrient and water levels over a six week period. *Bulletin of Torrey Botanical Club*, **122**, 24–29.
- Galatowitsch, S. M., Anderson, N. O. & Ascher, P. D. (1999) Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands*, **19**, 733–755.
- Galatowitsch, S. M., Whited, D. C., Lehtinen, R., Husveth, J. & Schik, K. (2000) The vegetation of wet meadows in relation to their land-use. *Environmental Monitoring and Assessment*, **60**, 121–144.
- Gifford, A. L. S., Ferdy, J. B. & Molofsky, J. (2002) Genetic composition and morphological variation among populations of the invasive grass, *Phalaris arundinacea*. *Canadian Journal of Botany*, **80**, 779-785.
- Grau, J. et al. (1998) *Trávy, Ikar*, 134, Praha.

- Green, E. K. & Galatowitsch, S. M. (2001) Differences in wetland plant community establishment with additions of nitrate-N and invasive species (*Phalaris arundinacea* and *Typha xglauca*). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne Botanique*, **79**, 170–178.
- Heinsoo, K., Hein, K., Melts, I., Holm, B. & Ivask, M. (2011) Reed canary grass yield and fuel quality in Estonian farmers' fields, *Biomass and bioenergy*, **35**, 617-625.
- Herr-Turoff, A. & Zedler, J., B. (2005) Does wet prairie vegetation retain more nitrogen with or without *Phalaris arundinacea* invasion? *Plant and Soil*, **277**, 19-34.
- Herr-Turoff, A. & Zedler, J., B. (2007) Does morphological plasticity of the *Phalaris arundinacea* canopy increase invasiveness? *Plant Ecology*, **193**, 265-277.
- Holm, L. G., Pancho, J. K., Herberger, J. P. & Plunkett, P. L. (1991) A geographical atlas of world weeds. Krieger Publishing Co., Malabar, Florida.
- Hroudová, et al. (2009) Vegetace České republiky. Academia. Praha, 480-484.
- Hutla, P.(2004) Chrástice rákosovitá - pěstování a možnosti využití. *Biom.cz* [online]. 2004-03-10 [cit. 2011-03-29]. <<http://biom.cz/cz/odborne-clanky/chrastice-rakosovita-pestovani-a-moznosti-vyuziti>>. ISSN: 1801-2655.
- Chen, M., Choi, Y., Voytas, D. F. & Rodermel, S. (2000) Mutations in the *Arabidopsis* VAR2 locus cause leaf variegation due to the loss of a chloroplast FtsH protease, *The Plant Journal*, **22**, 303-314.
- Jakubowski, A. R., Casler, M. D. & Jackson, R.D. (2010) Landscape context predicts Reed Canarygrass invasion: implications for management. *Wetlands*, **30**, 685-692.
- Kávová, T. (2013) Genetická variabilita v populacích chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea* L.). Diplomová práce, Zemědělská fakulta, Jihočeská Univerzita.
- Kerguélen, M. (1993) *Index synonymique de la flore de France*, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Kercher, S. M. & Zedler, J. B. (2004) Multiple disturbances accelerate invasion of Reed Canary Grass (*Phalaris arundinacea* L.) in a mesocosm study. *Oecologia*, **138**, 455-464.
- Kercher, S. M., Herr-Turoff, A. & Zedler, J. B. (2007) Understanding invasion as a process: The case of *Phalaris arundinacea* in wet prairies. *Biological Invasions*, **9**, 657-665.
- Klimešová, J. & Čížková, H. (1996) Limitations of establishment and growth of *Phalaris arundinacea* in the floodplain. Floodplain ecology and management: *The Lužnice River in the Třeboň Biosphere Reserve, Central Europe*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 131-146.
- Klimešová, J. (1994) The effects of timing and duration of floods on growth of young plants of *Phalaris arundinacea* L. and *Urtica dioica* L. *Aquatic Botany*, **48**, 21-29.

- Konoplyova, A., Petropoulou, Y., Yiotis, C., Psaras, G., K. & Manetas, Y. (2008) The fine structure and photosynthetic cost of structural leaf variegation, *Flora*, **203**, 653-662.
- Kutilek, M. & Nielsen, D. R. (1994) Soil hydrology. Catena Verlag, CremlingenDestedt, Germany.
- La Rocca, N., Rascio, N. & Pupillo, P. (2011) Variegation in *Arum italicum* leaves. A structural-functional study. *Plant Physiology and Biochemistry*, **49**, 1392-1398.
- Lambdon, P. W. (2008) Is invasiveness a legacy of evolution? Phylogenetic patterns in the alien flora of Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, **96**, 46–57.
- Lambdon, P. W., Pyšek, P., Basnou, C. et al. (2008) Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**, 93–107.
- Larcher, W. (1988) Fyziologická ekologie rostlin, Praha, Academia.
- Lavergne, S. & Molofsky, J. (2004) Reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) as a biological model in the study of plant invasions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **23**, 415-429.
- Lavergne, S. & Molofsky, J. (2006) Control strategies for the invasive reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) in North American wetlands: The need for an integrated management plan. *Natural Areas Journal*, **26**, 208-214.
- Lavergne, S. & Molofsky, J. (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *The Proceedings of National Academy of Science USA*, **104**, 3883–3888.
- Lavoie, C., Dufresne, C. & Delisle, F. (2005) The spread of reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) in Québec: A spatio-temporal perspective. *Ecoscience*, **12(3)**, 355-375.
- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F. & Letourneau, G. (2003) Exotic plant species of the St. Lawrence River wetlands: a spatial and historical analysis. *Journal of Biogeography*, **30**, 537–549.
- Lefor, M. W. (1987) *Phalaris arundinacea* L. (reed canary grasss, Gramineae) as an hydrophyte in Essex, Connecticut, USA. *Environmental Management*, **11**, 771–773.
- Lesica, P. (1997) Spread of *Phalaris arundinacea* adversely impacts the endangered plant *Howellia aquatilis*. *Great Basin Naturalis*, **57**, 366–368.
- Levine, J. M. (2008) Biological invasions. *Current Biology*, **18**, R57-R60.
- Lewandowski, I., Scurlock, J. M. O., Lindvall, E. & Christou, M. (2003) The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe, *Biomass and Bioenergy*, **25**, 335 – 361.
- Lindig-Cisneros, R. & Zedler, J. B. (2001) Effects of light on seed germination in *Phalaris arundinacea* L. (reed canary grass). *Plant Ecology*, **155**, 75–78.

- Lindig-Cisneros, R. & Zedler, J. B. (2002) *Phalaris arundinacea* seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm, and restoration experiments. *Canadian J. Botany–Revue Canadienne De Botanique*, **80**, 617– 624.
- Lovett-Doust, L. (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*), *Journal of Ecology*, **69**, 757-768.
- Madore, A. M. (1990) Carbohydrate metabolism in photosynthetic and nonphotosynthetic tissues of variegated leaves of *Coleus blumei*. *Plant Physiology*, **93**, 617-622.
- Marek, V. M. (2009) Fyziologie rostlin pro biofyziky. Přírodovědecká fakulta Palackého univerzity Olomouc, Olomouc, 147 s.
- Marten, G. C., Barnes, R. F., Simons, A. B., & Wooding, F. J. (1973) Alkaloids and palatability of *Phalaris arundinacea* L. grown in diverse environments. *Agronomy Journal*, **65**, 199–201.
- Martina, J., P. & von Ende, C. (2008) Correlation of soil nutrients characteristic and reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) abundance in Northern Illinois (USA). *American Midland Naturalist*, **160**, 430-437.
- Martina, J., P. & von Ende, C. (2012) Highly plastic response in morphological and physiological traits to light, soil-N and moisture in the model invasive plant, *Phalaris arundinacea*, *Environmental and Experimental Botany*, **82**, 43-53.
- Martina, J., P. & von Ende, C. (2013) Increased spatial dominance in high nitrogen, saturated soil due to clonal architecture plasticity of the invasive wetland plant, *Phalaris arundinacea*, *Plant Ecology*, **214**, 1443-1453.
- Maurer, D. A. & Zedler, J. B. (2002) Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and clonal growth. *Oecologia*, **131**, 279-288.
- Merigliano, M. F. & Lesica, P. (1998) The native statues of reed canary grass (*Phalaris arundinacea* L.) in the Inland Northwest, USA. *Natural Areas Journal*, **18**, 223-230.
- Miller, R. C. & Zedler, J. B. (2003) Responses of native and invasive wetland plants to hydroperiod and water depth. *Plant Ecology*, **167**, 57–69.
- Molofsky, J. & Bever, J. D. (2002). A novel theory to explain species diversity in landscapes: positive frequency dependence and habitat suitability. *Proceedings of the Royal Society of London*, **269**, 2389-2393.
- Morrison, S. L. & Molofsky, J. (1998) Effects of genotypes, soil moisture, and competition on the growth of an invasive grass, *Phalaris arundinacea*, (reed canary grass). *Canadian Journal of Botany*, **76**, 1939-1946.
- Morrison, S. L. & Molofsky, J. (1999) Environmental and genetic effects on the early survival and growth of the invasive grass, *Phalaris arundinacea*. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 1447-1453.

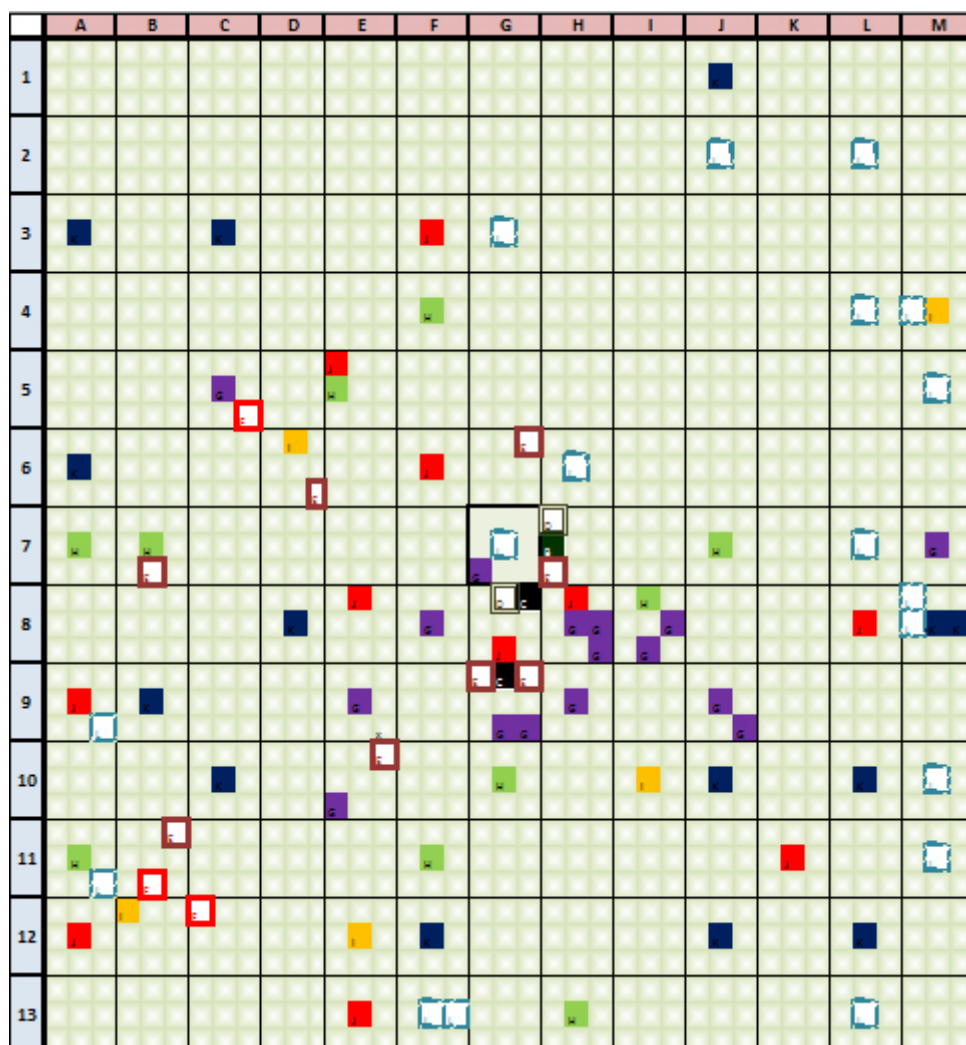
- Nátr, L. (2000) *Koncentrace CO₂ a rostliny*. Praha, ISV nakladatelství, 257 s.
- Nátr, L. (2002) *Fotosyntetická produkce a výživa lidstva*. Praha, ISV nakladatelství, 423 s.
- Ostrem, L. (1987) Studies on genetic variation in reed canary grass, *Phalaris arundinacea* L. I. Alkaloid type and concentration. *Hereditas*, **107**, 235–248.
- Perry, L. G., Galatowitsch, S. M. & Rosen, C.J. (2004) Competitive control of invasive vegetation: a native wetland sedge suppresses *Phalaris arundinacea* in carbon-enriched soil. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 151–162
- Perry, L.G., & Galatowitsch S. M. (2003) A test of two annual cover crops for controlling *Phalaris arundinacea* invasion in restored sedge meadow wetlands. *Restoration Ecology*, **11**, 297-307.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53-65.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T. & Tsomondo, T. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbeinvasions. *Agroecosystems and Environment*, **84**, 1–20.
- Pooler, M. R., Dix, R. L. & Feely, J. (2002) Interspecific hybridization between the native bittersweet, *Celastrus scandens*, and the introduced invasive species *C. orbiculatus*. *Southeast Nat*, **1**, 69–76.
- Quinn, L. D., Rauterkus, M. A. & Holt, J. S. (2007) Effects of nitrogen enrichment and competition on growth and spread of giant reed (*Arundo donax*). *Weed Science*, **55**, 319–326.
- Regal, V. (1953) *Pícní a plevelné trávy*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Reinhardt Adams, C. & Galatowitsch, S. M. (2006) Increasing the effectiveness of *Phalaris arundinacea* L. (reed canarygrass) control in wet meadow restorations. *Restoration Ecology*, **14**, 440-450.
- Rhymer, J. M. & Simberloff, D. (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 83–109.
- Sahramaa, M., Ihamaki, H. & Jauhiainen, L. (2003) Variation in biomass related variables of reed canary grass. *Agricultural and food science in Finland*, **12**, 2123-225.
- Sakai, A., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neill, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305–332.
- Saltonstall, K. (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **99**, 2445–2449.

- Saltonstall, K. (2003) Microsatellite variation within and among North American lineages of *Phragmites australis*. *Molecular Ecology*, **12**, 1689–1702.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology*, **5**, 18-32.
- Simberloff, D. (2000) Global climate change and introduced species in United States forests. *Science of the Total Environment*, **262**, 253-261.
- Simberloff, D. (2003) How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology*, **17**, 83-92.
- Spyreas, G., Wilm, B. V., Plocher, A. E., Ketzner, D. M., Matthews, J. W., Ellis, J. L. & Heske, E. J. (2010) Biological consequences of invasion by Reed Canary Grass (*Phalaris arundinacea*). *Biological Invasions*, **12**, 1253-1267.
- Stražil, Z. (1999) Pěstování a možnosti využití některých energetických plodin. Národní agentur pro zemědělský výzkum (projekt reg. č. EP 6457), <http://stary.biom.cz/sborniky/99kara/03.html> (15.3.2011).
- Svoboda, J. (2006) Kořenová čistírna odpadních vod. <http://www.priroda.cz/clanky.php?detail=663> (21.3.2011).
- Šebánek, J., et al. (1983) Fyziologie rostlin. 1. vyd. Praha, Státní zemědělské nakladatelství, 145–168.
- Ust'ak, S., Stražil, Z., Váňa, V. & Honzík, R. (2012) Pěstování chrastice rákosovité *Phalaris arundinacea* L. pro výrobu bioplynu. Výzkumný ústav rostlinné výroby.
- Vila, M., Weber, E. & D'Antonio, C. M. (2000) Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions*, **2**, 207–217.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468-478.
- Voet, D. & Voetová, J. (1995) Biochemie. 1. čes. vyd. Praha, Victoria Publishing, 679–679.
- Vymazal, J. (2004) Kořenové čistírny odpadních vod. ENKI o. p. s. Třeboň, MSM 000020001.
- Weber, E. (2003) Invasive plants of the world – a reference guide to environmental weeds, Cabi Publishing, Zurich, Švýcarsko.
- Werner, K. J. & Zedler, J. B. (2002) How sedge meadow soils, microtopography, and vegetation respond to sedimentation. *Wetlands*, **22**, 451-466.
- Woo, I. & Zedler, J., B. (2002) Can nutrients alone shift a sedge meadow towards dominance by the invasive *Typha x glauca*? *Wetlands*, **22**, 509-521.

Xue-Hua Ye, Fei-Hai Yu, Ming Dong (2006) A trade-off between guerrilla and Phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies, *Annual Botany*, **98**, 187-191.

Zedler, J. B., & Kercher, S. M. (2004) Causes and consequences of invasive plants in wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Science*, **23**, 431-452.

Příloha: Ukázka způsobu zapisování rozrůstání trsů chřastice v průběhu kultivace.



Příloha: Uspořádání zahradního pokusu Třeboň

