

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**

**ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA**

Studijní program: **Ekologie a ochrana prostředí**

Studijní obor: **Aplikovaná a krajinná ekologie**

Katedra: **Katedra biologických disciplín**

Vedoucí katedry: **doc. Mgr. Michal Berec, Ph.D.**

## **DISERTAČNÍ PRÁCE**

**Úloha rostlin v bilanci skleníkových plynů z ostřicového slatiniště**

Vedoucí disertační práce: **prof. RNDr. Hana Čížková, CSc.**

Konzultant disertační práce: **Mgr. Jiří Dušek, Ph.D.**

Autor disertační práce: **Ing. Jitka Novotná**

České Budějovice, 2019

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že v souladu s § 47 zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to – v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Zemědělskou fakultou – elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich 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 výsledků 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 31. 10. 2019

.....

Ing. Jitka Novotná

Disertační práce vznikla jako součást projektu GA ČR P504/11/1151, který se zabýval vlivem rostlin na celkovou bilanci oxidu uhličitého a ostatních skleníkových plynů vyprodukovaných v modelovém ekosystému ostřicového slatiniště, jenž se nachází na lokalitě Mokré louky u Třeboně. V rámci týmové spolupráce jsem se zabývala těmito činnostmi:

1. podílela jsem se na analýzách produkce metanu v emisních komorách
2. provedla jsem destruktivní odběry nadzemní biomasy v terénu s přispěním Ing. L. Haška, jemuž jsem konzultovala diplomovou práci (Hašek 2015)
3. provedla jsem nedestruktivní měření sezónního chodu nadzemní biomasy a výšky hladiny podzemní vody v manuálních komorách
4. provedla jsem kultivační pokus s přispěním Ing. V. Januše, jemuž jsem konzultovala diplomovou práci (Januš 2015)
5. zhodnotila jsem vztahy mezi produkcí rostlin a emisemi CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> za různých výšek vodní hladiny, její dynamiky a různé teploty
6. měla jsem zásadní podíl na sepsání publikace Vítková et al. (2017).

## Prohlášení o impaktovaných publikacích

Prohlašuji, že moje role na přípravě publikací, které jsou uvedeny na této stránce, byla následující:

**Vítková J.**, Dušek J., Stellner S., Moulisová L., Čížková H. (2017): Effect of hummock-forming vegetation on methane emissions from a temperate sedge-grass marsh. *Wetlands*, 37. 675–686 pp.

- destruktivní a nedestruktivní analýza sezónního chodu nadzemní biomasy
- měření výšky hladiny podzemní vody v manuálních komorách
- statistické zhodnocení vztahů mezi produkcí rostlin a emisemi CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> za různých výšek vodní hladiny, její dynamiky a různé teploty
- účast na sepsání článku z 90 %.

Honissová M., Hovorka F., Kuncová Š., Moulisová L., **Vítková J.**, Plsová M., Čížek J., Čížková H. (2015): Seasonal dynamics of biomass partitioning in a tall sedge, *Carex acuta* L. *Aquatic Botany*, 125. 64–71 pp.

- destruktivní analýza sezónního chodu nadzemní biomasy
- spoluúčast na přípravě článku z 10 %.

Za spoluautory a školící pracoviště pravdivost prohlášení potvrzuje:

V Českých Budějovicích dne 31. 10. 2019

prof. RNDr. Hana Čížková, CSc.

.....

## **Ostatní publikace**

**Vítková J.**, Dušek J., Čížková H. (2015): Role of plants in the greenhouse gas budget of a sedge fen. Abstract. Proceedings of SWS European Chapter Meeting. Wetlands – indicators of the changing environment. Bled, 10.-13. 5. 2015.

**Vítková J.**, Dušek J., Čížková H. (2014): Role of plants in the greenhouse gas budget of a sedge fen. Abstract. Proceedings of the International Conference Wetlands 2014. Wetlands Biodiversity and Services: Tools for Socio-Ecological Development. Huesca, 14.-18. 9. 2014.

## **Výukové texty k předmětu Ekologie mokřadů**

**Vítková J.** (2014): Úloha mokřadů v globální bilanci uhlíku. Výukový portál ZF JU, Moodle. 5 pp.

**Vítková J.** (2014): Ochrana mokřadů. Výukový portál ZF JU, Moodle. 4 pp.

## Poděkování

Mé poděkování patří v první řadě paní profesorce RNDr. Haně Čížkové, CSc. za odborné vedení, podnětné připomínky, trpělivost a neskonalou laskavost. Dále děkuji Mgr. Jiřímu Duškovi, Ph.D. a Ing. Stanislavu Stellnerovi z Ústavu výzkumu globální změny AV ČR, v. v. i. za poskytnutí velmi cenných dat o emisích CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> v prostoru manuálních emisních komor, doplňujících meteorologických údajů a odborné pomoci při řešení společné publikace (Vítková et al. 2017). Děkuji také Ing. Lence Moulisové za poskytnutí údajů o podzemní biomase v terénní studii a spolupráci na výše zmíněné publikaci. Velké poděkování patří také Ing. Ladislavu Haškovi za pomoc při destruktivním stanovení nadzemní biomasy v terénní studii a Ing. Vojtěchu Janušovi za veškerou pomoc při realizaci kultivačního pokusu v roce 2014. Dále děkuji Bc. Janu Čížkovi, který provedl proložení číselných dat modelovými křivkami v programu Eureka. V neposlední řadě děkuji své rodině, která mě při studiu podporovala.

## Abstrakt

Mokřady hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku, neboť poutají či uvolňují oxid uhličitý (CO<sub>2</sub>) a současně jsou zdrojem atmosférického metanu (CH<sub>4</sub>). Dynamika výměny těchto skleníkových plynů je určována zejména výškou a dynamikou vodní hladiny, výškou teploty, strukturou vegetace a její biomasou. Cílem této studie bylo zhodnotit vliv rostlin s dominantní trsnatou ostřicí *Carex acuta* na emise CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> z ostřicového slatiniště na modelové lokalitě Mokré louky u Třeboně. Výzkum zahrnoval terénní pokus, v němž byla použita metoda manuálních emisních komor, sledující rozdíly mezi bulty porostlými vegetací a šlenky bez vegetace. Sledována byla také nadzemní biomasa rostlin, výška vodní hladiny a teplota. Terénní pokus byl doplněn o kultivační pokus, v němž byl hodnocen vliv vodního režimu na produkci biomasy *C. acuta*. Z výsledků terénního pokusu vyplývá, že výška vodní hladiny měla na emise CO<sub>2</sub> průkazný vliv pouze v případě šlenků. Teplota půdy představovala důležitý faktor u obou mikrostanovišť. Přítomnost a biomasa rostlin měla na množství emisí CO<sub>2</sub> podstatný vliv ve druhé části vegetační sezóny, kdy nadzemní biomasa porostu dosáhla sezónního maxima. Na emise CH<sub>4</sub> měla zásadní vliv výška vodní hladiny a její předchozí dynamika, zatímco vliv teploty prokázán nebyl. Významným faktorem byla také vlastní přítomnost ostřicových bultů, které odváděly značné množství CH<sub>4</sub> do ovzduší v případě, že bazální část bultu byla zaplavena. Pokud se vodní hladina nacházela v hloubce od -20 cm k povrchu půdy, emise CH<sub>4</sub> zprostředkované rostlinami byly poměrně nízké. Pro podmínky v roce 2014 byl vytvořen model odhadující vliv ostřicových bultů s dominantní *C. acuta* na toky a bilanci uhlíku. Asimilace uhlíku do biomasy rostlin převyšovala nejen emise uhlíku zprostředkované samotnými rostlinami, ale také emise z celého bultu. Díky rostlinám bylo do půdy uloženo přibližně 130 g C m<sup>-2</sup> za vegetační sezónu. Kultivační pokus ukázal, že největší podzemní i celkovou biomasu tvořily rostliny *C. acuta* v limózní ekofázi a následně rostliny vystavené jarní záplavě.

## Klíčová slova

bilance uhlíku; *Carex acuta*; kultivační pokus; emise metanu; emise oxidu uhličitého; mokřad; ostřicový bult; vodní hladina

## Abstract

Wetlands play an important role in the global carbon cycle because they fix or release carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and are a source of atmospheric methane (CH<sub>4</sub>). The dynamics of the exchange of these greenhouse gases is determined mainly by the height and dynamics of water level, temperature and vegetation structure and biomass. The aim of this study was to evaluate the effect of plants with a dominant sedge, *Carex acuta*, on CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions from a sedge fen on a model site "The Wet Meadows" near Třeboň. This study included field research using a method of manual emission chambers in order to monitor the differences in the emissions between hummocks with vegetation and hollows without vegetation. In addition, aboveground plant biomass, water level and temperature were followed. The field research was supplemented with a mesocosm experiment in which the influence of water regime on *C. acuta* biomass production was evaluated. The results of the field research show that water level had a significant effect on CO<sub>2</sub> emissions only in the hollows. Soil temperature was an important factor on both micro-sites. The presence and biomass of the plants had a substantial effect on the amounts of CO<sub>2</sub> emissions, but only in the second part of the vegetation season, when the plant aboveground biomass reached its seasonal maximum. CH<sub>4</sub> emissions were significantly influenced by the water level and its previous dynamics but not by temperature. An important factor was also the presence of sedge hummocks, which vented considerable amounts of CH<sub>4</sub> into the atmosphere when their basal parts were flooded. Fairly small amounts of CH<sub>4</sub> were mediated by the plants at water levels between -20 cm and the soil surface. A conceptual model has been created for the conditions of 2014 in order to estimate the effect of the *C. acuta* dominated vegetation of the hummocks on carbon emissions and its balance. The carbon assimilation into plant biomass exceeded not only the carbon emissions mediated by the plants, but also the emissions from the whole hummocks. Approximately 130 g C m<sup>-2</sup> per vegetation season was stored into the soil owing to the plants. The mesocosm experiment indicated that the plants of *C. acuta* formed the greatest belowground biomass as well as total biomass in the limosal ecophase followed by the plants subjected to a spring flood.

## Keywords

*Carex acuta*; carbon balance; carbon dioxide emissions; mesocosm experiment; methane emissions; sedge hummocks; water surface; wetland



## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíle práce.....	2
3	Literární přehled .....	3
3.1	Charakteristika mokřadních ekosystémů .....	3
3.1.1	Definice mokřadů .....	3
3.1.2	Charakteristika mokřadních půd .....	4
3.1.3	Charakteristika mokřadní vegetace .....	6
3.2	Bilance uhlíku v mokřadech.....	9
3.2.1	Výměna CO <sub>2</sub> mezi mokřady a atmosférou.....	11
3.2.2	Emise CH <sub>4</sub> .....	13
3.3	Globální změna klimatu .....	15
3.3.1	Radiační účinnost.....	15
3.3.2	Skleníkové plyny .....	16
3.3.3	Dopady globální změny klimatu na mokřady .....	17
4	Metodika.....	20
4.1	Terénní pokus .....	20
4.1.1	Popis studované lokality .....	20
4.1.2	Návrh experimentu a měření plynů.....	22
4.1.3	Stanovení faktorů prostředí .....	24
4.1.4	Stanovení nadzemní biomasy .....	25
4.2	Kultivační pokus .....	26
4.2.1	Pokusný materiál.....	26
4.2.2	Založení pokusu.....	26
4.2.3	Vodní režim nádrží .....	27
4.2.4	Měření a odběry biomasy.....	28
5	Hodnocení dat .....	32
5.1	Terénní pokus .....	32
5.1.1	Hodnocení toků CO <sub>2</sub> a CH <sub>4</sub> ve vztahu k hlavním environmentálním faktorům .....	32

5.1.2	Sezónní chod nadzemní biomasy.....	33
5.1.3	Hustota ostřicových bultů v porostu.....	34
5.2	Kultivační pokus.....	34
5.2.1	Hodnocení vlivu vodního režimu na biomasu v kultivačním pokusu.....	34
6	Výsledky.....	35
6.1	Terénní pokus.....	35
6.1.1	Sezónní vývoj abiotických a biotických faktorů prostředí.....	35
6.1.2	Toky CO <sub>2</sub> .....	38
6.1.3	Toky CH <sub>4</sub> .....	45
6.2	Kultivační pokus.....	54
6.2.1	Sezónní dynamika růstu.....	54
6.2.2	Nadzemní biomasa.....	56
6.2.3	Podzemní biomasa.....	58
6.2.4	Poměr kořenů a odnoží (R/S).....	64
6.2.5	Shrnutí vlivu vodního režimu na biomasu <i>C. acuta</i> .....	65
7	Diskuse.....	67
7.1	Terénní pokus.....	67
7.1.1	Toky CO <sub>2</sub> .....	67
7.1.2	Toky CH <sub>4</sub> .....	70
7.1.3	Přínos a omezení metody emisních komor.....	75
7.2	Kultivační pokus.....	76
7.2.1	Vliv vodního režimu na tvorbu biomasy.....	76
7.2.2	Vliv vodního režimu na alokaci biomasy.....	78
7.2.3	Přínos a omezení kultivačního pokusu.....	79
7.3	Souhrnná diskuse.....	81
7.3.1	Úloha rostlin v bilanci uhlíku.....	81
8	Závěr.....	86
8.1	Vliv přítomnosti rostlin na emise CO <sub>2</sub> .....	86
8.2	Vliv přítomnosti rostlin na emise CH <sub>4</sub> .....	86

8.3	Vliv biomasy rostlin na bilanci uhlíku .....	86
8.4	Vliv hydrologického režimu na biomasu <i>C. acuta</i> .....	86
9	Použitá literatura.....	88
10	Přílohy .....	103

# 1 Úvod

Mokřadní ekosystémy hrají důležitou roli v dynamice globálního cyklu uhlíku. Tyto ekosystémy představují globálně významný zásobník půdního uhlíku, úložiště (z anglického „sink“) půdního uhlíku a zdroj atmosférického metanu. Zatímco metan ( $\text{CH}_4$ ) je z mokřadů vždy uvolňován, oxid uhličitý ( $\text{CO}_2$ ) může být buď fixován, nebo uvolňován v závislosti na převažujících environmentálních podmínkách. Pokud je míra uvolňování uhlíku vyšší než jeho ukládání, působí mokřad jako zdroj skleníkových plynů, v opačném případě jako sink.

Toky  $\text{CH}_4$  i  $\text{CO}_2$  se liší mezi různými typy mokřadů. Prostorovou a časovou heterogenitu emisí těchto plynů zaznamenáváme ale také v rámci jediného mokřadu. Produkce skleníkových plynů z mokřadů je ovlivňována řadou environmentálních faktorů, zejména vodním režimem, dostupností živin, teplotou a přítomností a složením vegetačního pokryvu. Vegetace ovlivňuje bilanci skleníkových plynů v ekosystému přímo a nepřímo. Přímý vliv představuje vlastní metabolismus rostlin, tedy fotosyntéza a respirace. Mezi nepřímé vlivy rostlin na bilanci skleníkových plynů patří poskytování organického uhlíku pro metabolismus půdním mikroorganismům. Další nepřímý účinek, typický pro vysoké ostřice, je spojen s vnitřním provětráváním rostlin, které umožňuje odvětrávání  $\text{CO}_2$  produkovaného respirací rostlin a  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  produkovaného půdními mikroorganismy. Tytéž rostlinné struktury zlepšují podmínky pro oxidaci  $\text{CH}_4$  tím, že usnadňují transport kyslíku z atmosféry do půdy mokřadu. Proto je nezbytné sledovat nejen produkci nadzemních částí rostlin, ale také podzemních. Právě podzemní biomasa je v řadě studií opomíjena, ačkoliv představuje v době sezónního maxima 50–80 % celkové biomasy mokřadních porostů a zásadně ovlivňuje koloběh uhlíku. Vlastní produkce rostlinné biomasy je ovlivňována řadou faktorů, z nichž je velký význam přisuzován vodnímu režimu.

Vegetační kryt ostřicového slatiniště je charakteristický přítomností vysokých bultů, utvářených v čase z trsů vysokých ostřic, které mezi sebou vytváří tzv. šlenky. Bulty a šlenky představují různá mikrostanoviště, u nichž lze očekávat, že mají odlišný podíl na produkci skleníkových plynů.

## 2 Cíle práce

Souhrnným cílem této studie bylo vyhodnotit vliv vegetace s dominantní trsnatou ostřicí říznou (*Carex acuta*) na emise hlavních skleníkových plynů, tj. CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> vyprodukovaných v modelovém ekosystému ostřicového slatiniště, jenž se nachází na lokalitě Mokré louky u Třeboně. Studie měla dva dílčí cíle:

1. vyhodnocení vlivu přítomnosti rostlin na emise CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> z ostřicového slatiniště v souvislosti s hlavními proměnnými prostředí, tj. teplotou, výškou vodní hladiny a její dynamikou
2. zjištění vlivu vodního režimu na růst a velikost biomasy *C. acuta*, zejména jejích podzemních částí.

## 3 Literární přehled

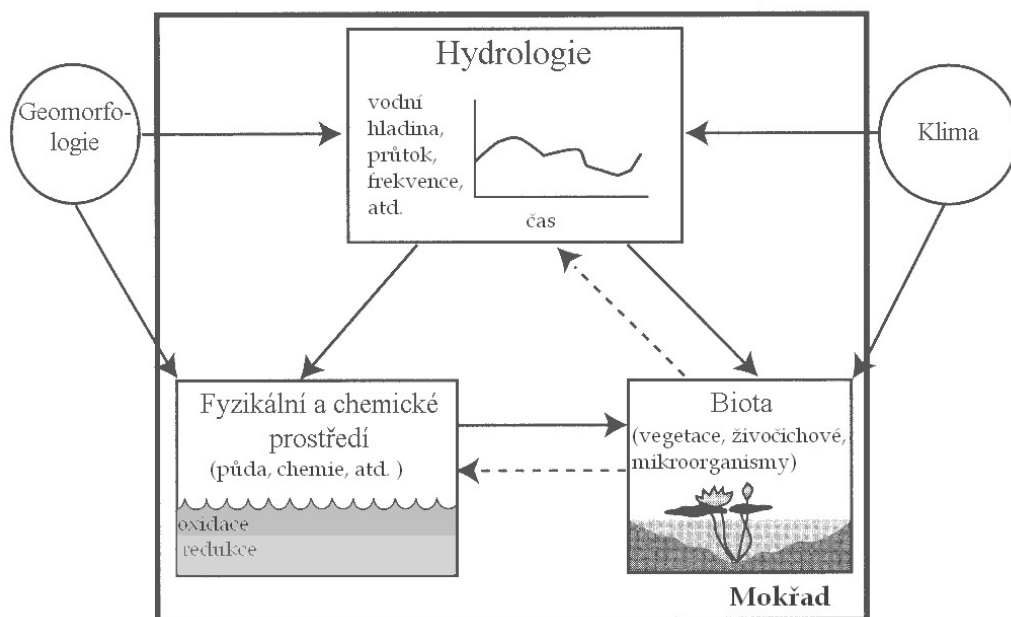
### 3.1 Charakteristika mokřadních ekosystémů

#### 3.1.1 Definice mokřadů

Pro mokřadní ekosystémy existuje více definic (Mitsch a Gosselink 2000), protože mají velmi pestrý a proměnlivý charakter (Kender 2000). Obecně se jedná o oblasti na rozhraní vodního a terestrického prostředí (Mitsch a Gosselink 2000). Na území mokřadu je půda zcela nasycena vodou (Kadlec a Knight 1996), nebo hladina vody dosahuje alespoň do prokořeněné části půdního profilu (Kender 2000). Na povrchu se může nacházet i vrstva vody stojaté (Kadlec a Knight 1996). Míra zaplavení či zamokření se může značně měnit v průběhu roku či několika let. Některé mokřady jsou zaplaveny kontinuálně, jiné pouze sezónně (Scott a Jones 1995; Mitsch a Gosselink 2000). Například pro vegetace vysokých ostřic, které se vyskytují v pobřežních mělčinách, na březích rybníků, podmáčených sníženinách na loukách apod., je typické sezónní kolísání vodní hladiny. V létě hladina vody klesá na úroveň povrchu půdy nebo i hluboko pod něj. V případě dlouhodobého nedostatku vody je porost ochuzen o mokřadní druhy a dochází k rozvoji druhů ruderálních (Šumberová et al. 2010).

Změna v hydrologii mokřadu zásadně ovlivňuje fyzikální, chemické i biotické vlastnosti mokřadu (Obrázek 1) (Mitsch a Gosselink 2000). Hydrologické podmínky určují salinitu půdy a vody, dostupnost živin, oxido-redukční podmínky v půdě, dynamiku sedimentace a vlastnosti substrátu, jako je textura a pH (Baker et al. 2009). Tyto změny fyzikálně-chemických podmínek mokřadu ovlivňují jeho biotickou složku. Také míra zaplavení má přímý vliv na výskyt a početnost jednotlivých druhů rostlin, živočichů a mikroorganismů. Biota zpětně ovlivňuje jak hydrologii (např. tvorba bultů, transpirace), tak fyzikálně-chemické vlastnosti mokřadu (Mitsch a Gosselink 2000).

Mezinárodní klasifikace mokřadů podle Ramsarské úmluvy dělí mokřady na tři základní skupiny, a to 1) mořské a pobřežní, 2) vnitrozemské a 3) mokřady vzniklé lidskou činností. Každá z uvedených skupin zahrnuje širokou škálu jednotlivých typů mokřadů. Na území České republiky k nim patří rašeliniště a slatiniště, lužní lesy a další nívné biotopy, rákosiny, ostřicové louky, prameniště a toky, horská jezera a slaniska. Z mokřadů vzniklých lidskou činností na našem území najdeme např. rybníky, stoky, údolní nádrže, průmyslové nádrže, zatopené lomy, pískovny (Květ 2017) a kořenové čistírny odpadních vod (Kender 2000).

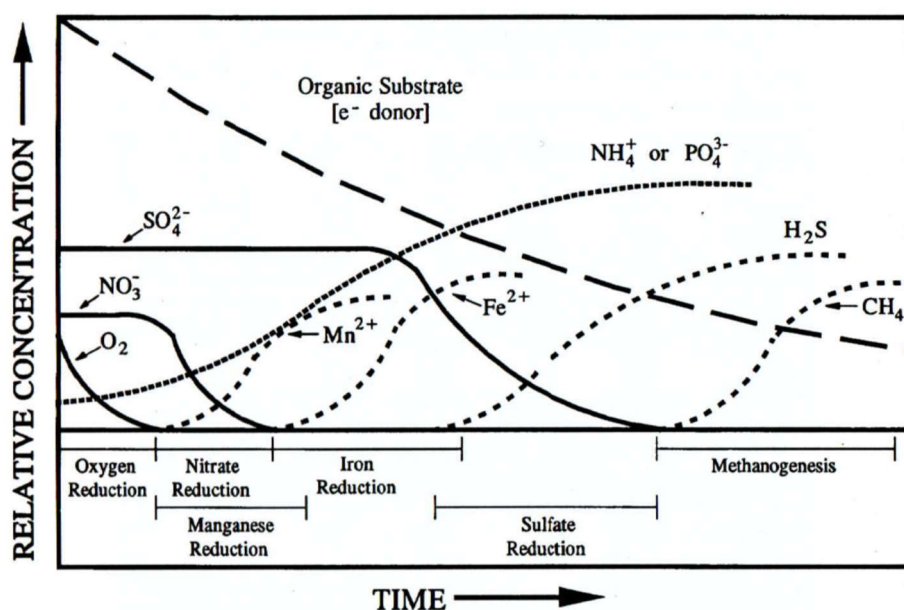


**Obrázek 1:** Hlavní součásti mokřadu a jejich vzájemné interakce (Upraveno podle Mitsche a Gosselinka 2000).

### 3.1.2 Charakteristika mokřadních půd

S rostoucí mírou zaplavení přechází půdní systém od aerobního a oxidačního k anaerobnímu a redukčnímu. To je dáno tím, že vodou saturované půdní póry jen velmi pomalu difundují vzdušný kyslík ( $10^4$ krát pomaleji ve srovnání s provzdušněnou půdou), a tak se kyslík rychle spotřebovává (v důsledku mikrobiální a chemické respirace) a půda se stává anoxickou. Na povrchu zaplavených či vodou nasycených půd však najdeme i tenkou (jednotky milimetrů) oxickou vrstvu, v níž probíhá aerobní metabolismus (Mitsch a Gosselink 2000). Oxické vrstvy jsou typické hnědou barvou a obsahují oxidované formy chemických látek, jako jsou:  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Mn}^{4+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_2$  (Čížková a Šantrůčková 2006). Tyto oxidované formy mohou pronikat z oxické vrstvy do hlubších horizontů s anaerobním prostředím. Zde jsou postupně spotřebovány v procesu anaerobní respirace anaerobními organismy jako konečné akceptory vodíku a elektronů místo kyslíku (Čížková a Šantrůčková 2006; Šantrůčková 2018). Tento transfer elektronů způsobuje elektrochemickou redukci půdy. Stupeň redukce mokřadní půdy se zjišťuje stanovením redoxního potenciálu (Eh), který vyjadřuje dostupnost elektronů v roztoku v jednotkách milivoltů (mV) (Vymazal 2017) a udává, zda se chemické látky v půdě vyskytují v oxidované (donor elektronu) nebo v redukované (akceptor elektronu) formě (Šantrůčková 2018). Redukce saturovaných půd představuje sekvenční proces. Dusičnany jsou první půdní komponentou, která je redukována (Eh 220 mV) po kyslíku. Následuje redukce manganických sloučenin (Eh 200 mV). Obě uvedené reakce mohou nastat ještě před

úplným vyčerpáním výchozí látky předešlé reakce. Následující redukce železitých iontů (Eh 120 mV), síranů (Eh -75 až -150 mV) a  $\text{CO}_2$  (-250 až -350 mV) se již nepřekrývají (Obrázek 2) (Vymazal 2017). Pokud spotřeba oxidovaných forem prvků převáží nad jejich přísunem, zpomalují se i procesy anaerobní respirace. Pokud je takto redukována půda bohatá na organickou hmotu, začnou ve společenstvech půdních organismů převládat organismy fermentační (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000; Čížková a Šantrůčková 2006). Ty nedokážou využívat jako akceptory elektronů anorganické látky v půdním prostředí (Šantrůčková 2018), ale místo toho přenáší elektrony na jednoduché organické látky uvnitř buňky (nejčastěji pyruvát nebo acetaldehyd) (Šantrůčková a Kaštovská 2018). Fermentační organismy se v půdě bohaté na organickou hmotu rozvíjí již při redoxním potenciálu s nulovými hodnotami a méně (Šantrůčková 2018), tj. pod zónou redukce železitých iontů (Vymazal 2017). Redukovaná podpovrchová vrstva je většinou modrošedá a metabolicky anaerobní. Anaerobní půda obsahuje redukované látky, jako jsou amoniak, oxid dusný, železnaté a manganaté soli, siřičky; a dále produkty anaerobní dekompozice organických sloučenin (tj. fermentace), jako jsou aldehydy, alkoholy, organické kyseliny a merkaptany (Mitsch a Gosselink 2000).



**Obrázek 2:** Časová posloupnost proměn prvků a sloučenin v půdě po zaplavení (Převzato z Mitsche a Gosselinka 1993).

Po zaplavení půdy dochází nejprve k vyčerpání kyslíku. Následně dochází k redukcí dusičnanů a síranů. Roste obsah redukovaného manganu, redukovaného železa, sulfanu (sirovodíku) a nakonec metanu. Zároveň se postupně snižuje obsah organického substrátu (donor elektronů) a zvyšuje se obsah dostupných amonných a fosfátových iontů. Graf lze také interpretovat jako relativní koncentraci uvedených prvků v závislosti na hloubce mokřadní půdy.



Vlivem zaplavení dochází k posunu pH půd do oblastí neutrálních hodnot, tzn. u kyselých půd se pH zvyšuje, u alkalických naopak snižuje (Mitsch a Gosselink 2000).

### 3.1.3 Charakteristika mokřadní vegetace

Rostliny kořenící v zamokřené půdě se pro svou existenci musely vyrovnat s nedostatkem kyslíku v půdním prostředí. Řada mokřadních rostlin si tak vytvořila strukturní adaptace (tj. morfologické a anatomické) a metabolické adaptace (Armstrong et al. 1994; Čížková a Šantrůčková 2006; Rydin a Jeglum 2006).

#### 3.1.3.1 Strukturní adaptace rostlin k zamokření

Strukturní adaptace umožňují trvalé přežití rostlin a jejich růst. Podstatou těchto adaptací je specifická diferenciací pletiv podzemních i nadzemních orgánů. V těchto pletivech (listy, stonky, oddenky, kořeny) se u většiny mokřadních rostlin vyvinuly vzdušné prostory (tzv. aerenchym). Vzdušné prostory jsou vzájemně propojené a umožňují vnitřní provětrávání rostliny (Čížková a Šantrůčková 2006). Díky systému provětrávání se kyslík dostává z atmosféry k buňkám podzemních orgánů (Čížková a Šantrůčková 2006; Rydin a Jeglum 2006). Ty tak nejsou závislé pouze na okolní půdě a nedostatkem kyslíku netrpí (Čížková a Šantrůčková 2006).

Ve vzdušných prostorech se plyny pohybují dvěma hlavními mechanismy. Pro provětrávání kořenů má hlavní význam difúze. Během difúze se molekuly každého plynu pohybují ve směru koncentračního spádu daného plynu (Armstrong 1991a,c). Kyslík transportovaný do kořenů je využit pro aerobní respiraci buněk a část kyslíku difunduje ze vzdušných prostor kořene přes povrchová pletiva ven do rhizosféry. Tím se vytváří okysličená vrstva kolem kořene, která částečně chrání rostlinná pletiva před působením toxických látek vznikajících v anaerobním substrátu (Armstrong et al. 1983). Druhým mechanismem je hromadný tok, kdy se molekuly všech plynů pohybují stejným směrem po spádu tlaku (Armstrong 1991a,c). Tento mechanismus probíhá v rostlinných strukturách, které jsou vzhledem k atmosféře „průtočné“ (tedy komunikují s atmosférou na „přítoku“ i na „odtoku“). U takových rostlin tedy probíhá nejen difúze po spádu koncentrace, ale také provětrávání hromadným tokem po spádu tlaku (konvekci) (Armstrong et al. 1991b; Grosse et al. 1996).

Mezi anatomická přizpůsobení rostlin se řadí také ochranné vrstvy povrchových pletiv. Ochranné vrstvy zamezují průniku toxických látek vznikajících v bezkyslíkatém prostředí. Zároveň brání úniku kyslíku z rostlinných pletiv do okolí. Buněčné stěny povrchových pletiv jsou u starších částí oddenků a kořenů impregnované ligninem, kutinem či suberinem. Mladá apikální pletiva impregnována nejsou. Z nich uniká kyslík do rhizosféry, kde se tvoří okysličená

vrstva, která mladé části rostlin chrání před působením toxických látek (Čížková a Šantrůčková 2006).

### 3.1.3.2 Metabolické adaptace rostlin k zamokření

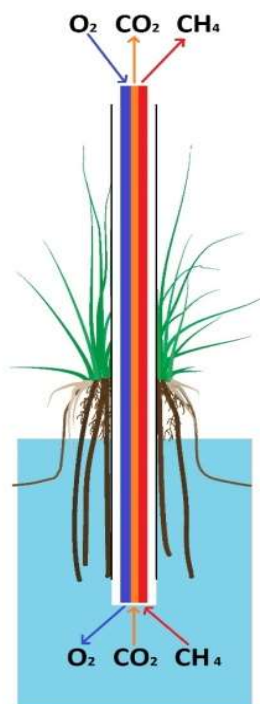
Metabolické adaptace jsou nezbytné pro přežití rostlin v případech, kdy je zásobování kyslíkem k pletivům sníženo či přerušeno (Končalová 1990). To nastává v situacích, jako je náhlá záplava, kdy jsou ponořeny celé prýty a spojení s atmosférou je přerušeno. Další situací může být extrémní redukce prostředí, kdy dochází k velké radiální ztrátě kyslíku (Brix a Sorrell 1996). Adaptace spočívá v tom, že rostliny získávají energii potřebnou pro přežití prostřednictvím anaerobních fermentačních procesů, s etanolem jako koncovým produktem. Metabolické adaptace umožňují rostlinám přežít bez kyslíku pouze určitou dobu, než se při anaerobní fermentaci spotřebují rezervy zásobních sacharidů. Tato doba je omezena na několik hodin až měsíců dle rostlinného druhu (Čížková a Šantrůčková 2006).

### 3.1.3.3 Charakteristika *Carex acuta*

*C. acuta* je trsnatá vytrvalá bylina, řadící se mezi helofyta. Z trsů se postupně vyvíjí bulvy (Soukupová 1986), které mohou dosahovat až 0,5 m (Květ et al. 2002; Honissová et al. 2015). Jednotlivé bulvy jsou od sebe odděleny sníženinami (tzv. šlenky). Pupy, zakládající se v paždí listů mateřských odnoží, dávají vznik extravaginálním apogeotropním (růst směrem nahoru) a diageotropním (růst horizontálně s povrchem půdy) výhonům. Z apogeotropních výhonů se vyvíjejí nadzemní vegetativní odnože, končící svůj cyklus generativním rozmnožováním. Diageotropní výhony vytvářejí oddenky sloužící k rozmnožování vegetativnímu. Z pupenů na apogeotropních částech prýtů vyrůstají kořeny (Soukupová 1986). Kořenový systém *C. acuta* je svazčitý. Kořeny lze rozdělit na půdní a vodní kořeny. Půdní kořeny jsou pozitivně geotropní, bývají tlusté a řídce rozvětvené. V půdních kořenech je dobře vyvinutý aerenchym, který dosahuje až 30 % objemu kořene a spojuje se s intercelulárními prostory na bázi odnože (Končalová a Pazourek 1988; Končalová 1990). Soukupová (1986) uvádí podíl aerenchymu v kořenech v rozmezí 40 až 50 %. Za hlavní funkci půdních kořenů je považována podpora rostliny v substrátu. Vodní kořeny jsou tenké a bohatě rozvětvené s méně rozvinutým aerenchymem. Při zaplavení se vyskytují ve vodě, při podmáčení a v suchém substrátu v jeho svrchní vrstvě. Jejich hlavní význam je příjem živin (Končalová 1990).

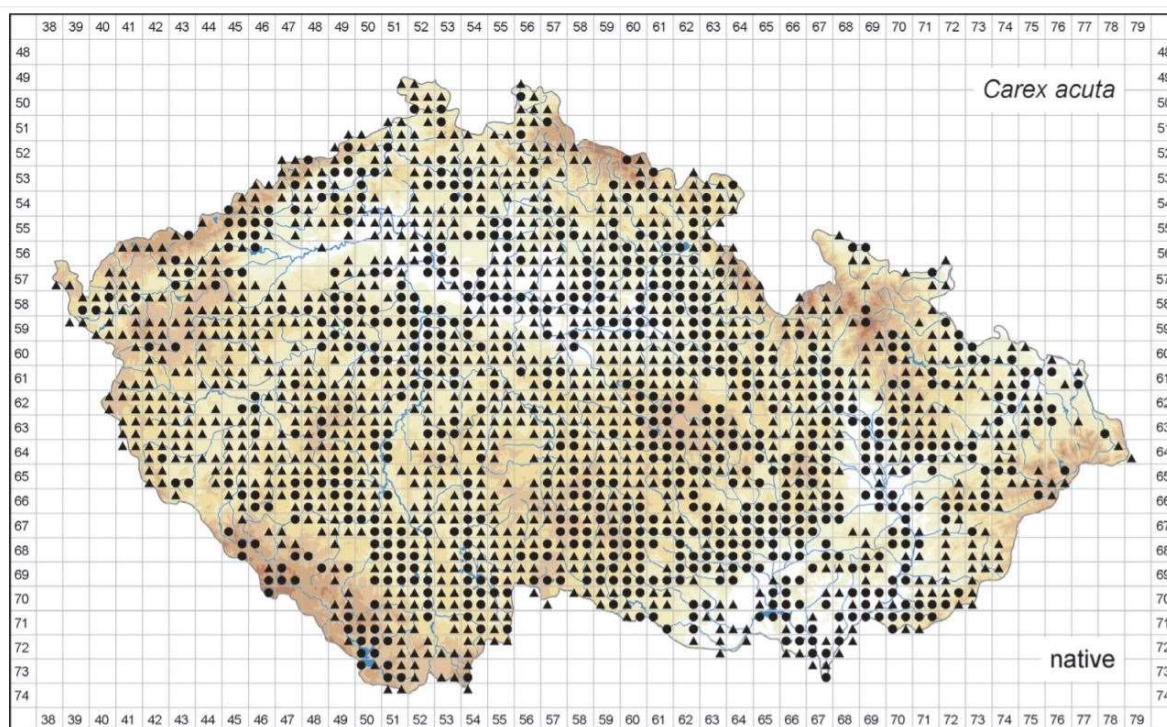
Tento druh dobře toleruje kolísání hladiny podzemní vody včetně záplav (Kaplan et al. 2018). K zvýšené vodní hladině je *C. acuta* přizpůsobena zejména díky aerenchymu (viz. kapitola 3.1.3.1) (Soukupová 1986) a tvorbě bultů (Nishikawa 1990; Lawrence a Zedler 2011). Bulvy se tvoří postupným přirůstáním nových generací odnoží, které vyrůstají z apogeotropních

pupenů, rašících z báze mateřské odnože. Rostlina (nadzemní i podzemní část) tak „uniká“ před možným zaplavením stále výše (Crain a Bertness 2005). Aerenchym umožňuje mimo přísunu kyslíku do rhizosféry také opačný tok plynů, jejichž koncentrace je v půdě vyšší než v atmosféře. Jedná se o odvětrávání  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  (Obrázek 3) (Agethen et al. 2018).



**Obrázek 3:** Transport plynů skrz aerenchym trsnaté rostliny *C. acuta*. Kyslík ( $\text{O}_2$ ) je difundován z atmosféry do rhizosféry a oxid uhličitý ( $\text{CO}_2$ ) a metan ( $\text{CH}_4$ ) jsou stejným mechanismem odvětrávány z půdy do atmosféry. (orig. J. Vítková)

V České republice jsou porosty *C. acuta* široce rozšířeny především v litorálních zónách eutrofních rybníků. Vyskytují se od nížin až do výšky 800 m n. m, přičemž s rostoucí nadmořskou výškou jejich početnost klesá. Za rozšíření tohoto druhu během posledních třiceti let pravděpodobně může právě eutrofizace vod. Výskyt *C. acuta* v České republice popisuje Obrázek 4. Tento druh je vzácný na horách a v nížinných oblastech, kde většina původních mokřadů byla odvodněna a přeměněna na ornou půdu. V jižní části Českomoravské vrchoviny, v západních Čechách a na severní Moravě, kde není výskyt uveden, se pravděpodobně jedná spíše o nedostatečné záznamy, než o skutečnou absenci tohoto druhu (Kaplan et al. 2018).



**Obrázek 4:** Distribuce *Carex acuta* v České republice: ● výskyt dokumentovaný herbářovými položkami (681 kvadrantů), ▲ výskyt podložený jinými záznamy (1133 kvadrátů). Převzato z Kaplana et al. (2018).

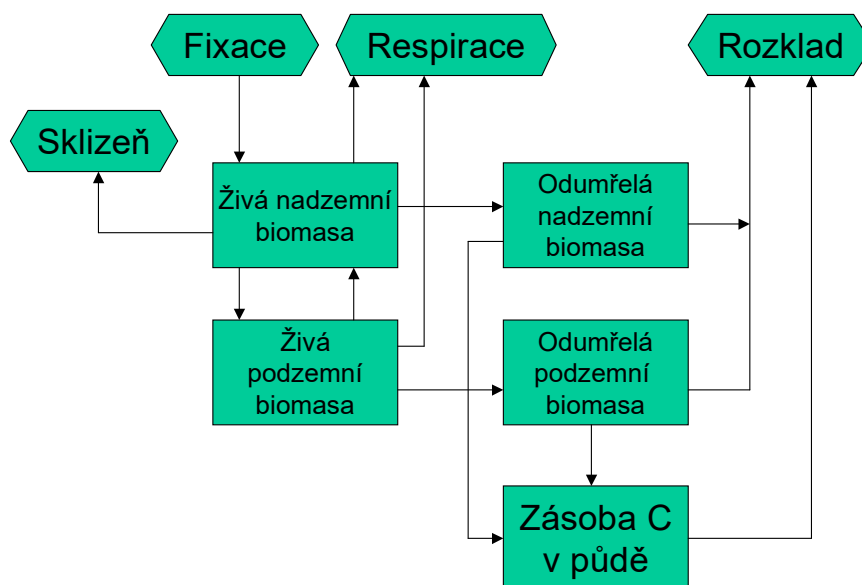
### 3.2 Bilance uhlíku v mokřadech

Mokřady hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku (Bohn et al. 2007; Dušek et al. 2009). Představují celosvětově významné zásobníky půdního uhlíku, sink  $\text{CO}_2$  a zdroj atmosférického  $\text{CH}_4$  (Segers 1998; Le Mer a Roger 2001; Bohn et al. 2007). K dlouhodobému ukládání uhlíku v půdní organické hmotě dochází díky potlačené dekompozici v důsledku dlouhodobé saturace půd (Whiting a Chanton 2001; Čížková et al. 2004). Přestože světové mokřady zaujímají pouze 5–8 % rozlohy terestrických oblastí Země (Mitsch et al. 2010), ukládají do svých půd 350–535 Gt uhlíku, což představuje 20–25 % zásob celkového uhlíku uloženého v půdách terestrických oblastí. Jedná se však jen o hrubé odhady (Adhikari et al. 2009). Podle Mitsche et al. (2010) ukládají až 30 %. Nejvíce uhlíku je uloženo v půdách severských rašelinišť a v tropických mokřadech (Mitsch et al. 2010; Hodgkins et al. 2018). Tyto mokřady zaujímají největší podíl z rozlohy světových mokřadů (Mitsch et al. 2010). Aurela et al. (2009) uvádí, že ve světovém měřítku je jen v severských rašeliništích uloženo až 30 % zásob půdního uhlíku, ačkoliv jejich plocha je jen 4 % povrchu země (Aurela et al. 2009). Uhlík se z mokřadů uvolňuje ve formě  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$ . Emise  $\text{CO}_2$  jsou výsledkem respirace autotrofních a heterotrofních organismů (viz kapitola 3.2.1.) a oxidace  $\text{CH}_4$  (viz kapitola 3.2.2.).  $\text{CH}_4$  je produkován během anaerobních rozkladných procesů v hlubších vrstvách mokřadní půdy (viz kapitola 3.2.2.) (Dušek et al. 2009). Dynamika výměny těchto skleníkových plynů je určována specifickými místními

podmínkami, které jsou dány hydrologií, meteorologickými a klimatickými podmínkami prostředí, typem půdy, vegetací i managementem (Bohn et al. 2007; Dušek et al. 2012; Čížková et al. 2013).

Zatímco akumulace uhlíku v mokřadu je velmi pomalý proces, trvající stovky i tisíce let, k jeho uvolnění může docházet již v rámci desetiletí. Toto masivní uvolňování uhlíku z mokřadních půd může být způsobeno narušením mokřadů zejména vysušením způsobeným přímým zásahem člověka, nebo globální změnou klimatu (Dušek et al. 2009). Snížením vodní hladiny dochází k rychlejšímu rozkladu organické hmoty, čímž se značně zvyšují emise CO<sub>2</sub> do atmosféry. Takový mokřad na druhou stranu vystupuje jako sink CH<sub>4</sub>, ale akumulační rychlost je podstatně nižší než rychlost uvolňování CO<sub>2</sub> (Vymazal 2017).

Pro studium bilance uhlíku v mokřadech bylo navrženo zjednodušené schéma (Obrázek 5), znázorňující nejdůležitější zásobníky a toky uhlíku (tzn. cyklus uhlíku v mokřadech). Schéma je složeno z pěti hlavních zásobníků, a to: živá nadzemní a podzemní biomasa rostlin, odumřelá nadzemní a podzemní biomasa rostlin a zásoba organického uhlíku v půdě. Fixace, respirace, rozklad a sklizeň jsou považovány za hlavní toky uhlíku (Čížková et al. 2004; Marek et al. 2007).



**Obrázek 5:** Schéma hlavních zásobníků a toků uhlíku v mokřadním ekosystému (orig. H. Čížková).

Obrázek 5 popisuje, jak se uhlík postupně váže do dvou hlavních zásobníků, a to do biomasy rostlin (živé i odumřelé) a do půdy jako půdní organická hmota (Vavrušková et al. 2008). Uhlík se do mokřadu dostává zejména prostřednictvím fotosyntézy (Marek et al. 2007). Část uhlíku z ekosystému okamžitě uniká vlastní respirací rostlin (Janouš et al. 2011). Část je využita pro tvorbu rostlinné biomasy. Vzniklá biomasa rostlin může být sklizena a odvezena ze stanoviště, nebo postupně odumírá. Při rozkladu odumřelé hmoty se část uhlíku uvolňuje do ovzduší a část se váže v půdní organické hmotě (Marek et al. 2007). Dlouhodobé ukládání uhlíku je však limitováno dekompozičními procesy půdní organické hmoty, kdy se část uhlíku zpětně uvolňuje do atmosféry (Adhikari et al. 2009) a to převážně jako CO<sub>2</sub> a část v podobě CH<sub>4</sub> (Marek et al. 2007).

### 3.2.1 Výměna CO<sub>2</sub> mezi mokřady a atmosférou

#### 3.2.1.1 Poutání CO<sub>2</sub>

Během procesu fotosyntézy je atmosférický CO<sub>2</sub> přeměněn v biomase mokřadních rostlin na organický uhlík, a je tak dočasně fixován v jejich tělech (Adhikari et al. 2009). Odumřelá biomasa rostlin se usazuje na dně mokřadu, kde se jen pomalu rozkládá, a tím umožňuje sekvestraci uhlíku (Lal 2004). Pojem „půdní sekvestrace uhlíku“ vyjadřuje celý proces, kdy rostlina váže atmosférický CO<sub>2</sub> a ukládá jej jako stabilní uhlík v půdní organické hmotě (Lal 2004; Moomaw et al. 2018; Šantrůčková et al. 2018).

#### 3.2.1.2 Uvolňování CO<sub>2</sub>

Velká část uhlíkatých sloučenin zabudovaných do biomasy rostlin se uvolňuje autotrofní respirací jako CO<sub>2</sub> (Janouš et al. 2011). Další část uhlíku se uvolňuje respirací spojenou s heterotrofními pletivy rostlin, činností půdní mikroflóry, mikrofauny a fauny (Hanson et al. 2000; Janouš et al. 2011). Souhrnně je toto dýchání označováno jako půdní respirace (Hanson et al. 2000). Respirace půdní makrofauny má minimální přímý vliv na toky CO<sub>2</sub>, ale díky fragmentaci a rozmělnování rostlinných zbytků zvyšuje mikrobiální respiraci. Pomineme-li kořeny, největší měrou ovlivňuje toky CO<sub>2</sub> z půdy respirace mikrobiální, tedy dýchání půdních mikroorganismů (bakterie, houby, aktinomycety) (Kuzyakov 2006). Respirace půdních mikroorganismů souvisí s rozkladem organické hmoty, kterou mikroorganismy oxidují, a přitom produkují CO<sub>2</sub> (Berg a McClaugherty 2008). Jinými slovy, jedná se o jeden proces, který můžeme pojmut dvěma způsoby, a to jako 1) rozklad půdní organické hmoty (tj. dekompozice) a 2) uvolňování CO<sub>2</sub> respirací heterotrofních organismů. Podle dostupnosti akceptorů elektronů, potřebných pro oxidaci organické hmoty, rozlišujeme respiraci aerobní

a anaerobní. Při nedostatku oxidovaných forem prvků dochází k fermentaci organické hmoty (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000; Čížková a Šantrůčková 2006; Šantrůčková 2018).

V provzdušněné půdě převládají aerobní mikroorganismy, které získávají pro svůj život energii v procesech aerobní respirace, při níž oxidují cukry na  $\text{CO}_2$  a spotřebovávají kyslík (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000). Dekompozice organické hmoty je nejrychlejší za aerobních podmínek ve středně vlhké půdě nebo za režimu střídavého zaplavování a vysychání (Úlehlová 1998b). Úlehlová (1998b) uvádí, že přibližně polovina uhlíku je zabudována do biomasy mikroorganismů (dekompozitorů). Šantrůčková et al. (2018) uvádí rozmezí 20 až 40 %. Zbylý uhlík je použit při respiraci a uvolněn jako  $\text{CO}_2$ . Dochází tak k rychlé mineralizaci organické hmoty (Šantrůčková et al. 2018).

V zaplavené půdě se kyslík rychle vyčerpává a aerobní organismy snižují a postupně zastavují svou aktivitu. Jsou nahrazovány anaerobními mikroorganismy, které při respiraci jako konečný akceptor elektronu používají oxidované formy prvků (tj.  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Mn}^{4+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_2$ ) v procesu anaerobní respirace. Produkty anaerobní respirace jsou redukované prvky a  $\text{CO}_2$  (viz. kapitola 3.1.2) (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000). Za anaerobních podmínek probíhá dekompozice půdní organické hmoty pomalu (Šantrůčková et al. 2018). Ztráty uhlíku jsou však obvykle zvýšeny uvolňováním  $\text{CH}_4$  (Janouš et al. 2011), jelikož za silně anaerobních podmínek vzniká kromě  $\text{CO}_2$  také  $\text{CH}_4$ , jako konečné produkty metanogeneze, a to v poměru 1:1 (Marek et al. 2007). Metanogeneze je podrobněji popsána v kapitole 3.2.2.1. Množství  $\text{CO}_2$  uvolněného v anaerobních procesech odpovídá přibližně polovině ve srovnání s aerobním či střídavě aerobním prostředím (Úlehlová 1998b). Pro většinu mokřadů je však typická částečná zásoba kyslíku, tzn., že zde probíhá jak aerobní, tak anaerobní dekompozice v různém vzájemném poměru, který udává následné množství produkovaného  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  (Marek et al. 2007).

Pokud oxidované prvky již nepokryjí potřebu anaerobní respirace a půda je zároveň bohatá na organickou hmotu, začnou ve společenstvech půdních organismů převládat fermentační organismy (viz. kapitola 3.1.2) (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000; Čížková a Šantrůčková 2006). Fermentační organismy nezískávají energii v procesech respirace, ale ve fermentačních procesech (Čížková a Šantrůčková 2006). V anaerobních podmínkách proces fermentace převažuje nad anaerobní respirací (Odum, 1977). Během procesu fermentace vznikají různé nízkomolekulární kyseliny a alkoholy, jako jsou kyselina mléčná nebo etanol, a vzniká méně  $\text{CO}_2$  než při respiraci (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000). Proto je v mokřých půdách produkováno méně  $\text{CO}_2$  (Odum 1977). Organické kyseliny (především kyselina octová) jsou následně využívány metanogenními (viz. kapitola 3.2.2.1) a sulfát redukujícími bakteriemi. Převaha fermentačních pochodů způsobuje, že se v zaplavené půdě

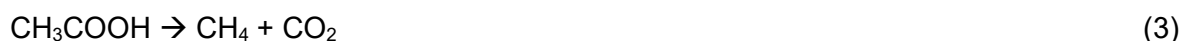
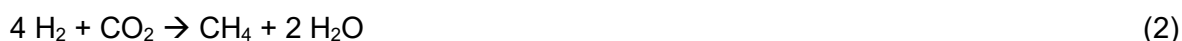
zpomaluje mineralizace organické hmoty (Šantrůčková et al. 2018). Proto jsou také mokřady obvykle bohatší na organickou hmotu než dobře provzdušněné půdy.

### 3.2.2 Emise CH<sub>4</sub>

#### 3.2.2.1 Produkce CH<sub>4</sub>

Emise CH<sub>4</sub> jsou výsledkem anaerobních dekompozičních procesů, probíhajících v hlubších vrstvách půdy (Vymazal 2017). V takové půdě s extrémně redukovanými podmínkami produkují metanogenní bakterie CH<sub>4</sub> v procesu metanogeneze, přičemž používají CO<sub>2</sub> jako konečný akceptor elektronů (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000; Carmichael et al. 2014; Vymazal 2017).

Produkce CH<sub>4</sub> je závislá na dostupnosti organické hmoty a přítomnosti metanogenních bakterií (Šantrůčková 2018). Organická hmota (proteiny, polysacharidy, lipidy) v půdě bez kyslíku je nejprve hydrolyzována na oligomery a monomery (aminokyseliny, monosacharidy, mastné kyseliny). Tyto látky jsou dále fermentovány na organické kyseliny a metylenové sloučeniny (Dean et al. 2018). Následně dochází k vlastní metanogenezi, která je založena na dvou základních procesech, jimiž jsou fermentace octanu (rovnice 1) a oxidace vodíku na vodu (rovnice 2). Při obou reakcích vzniká CH<sub>4</sub> jako odpadní produkt. Za určitých situací může CH<sub>4</sub> vznikat také přímým rozkladem kyseliny octové (rovnice 3) (Vymazal 2017):



CH<sub>4</sub> je produkován taxonomicky různorodou skupinou prokaryotních mikroorganismů skupiny *Archea* (v textu dále označovány jako metanogenní bakterie). Metanogenní bakterie se dělí do tří skupin podle typu substrátu, který pro proces metanogeneze využívají: 1) CO<sub>2</sub> typ (využívají CO<sub>2</sub>, CO a mravenčan); 2) methylový typ (využívají metanol, metylamin, dimethylamin, trimethylamin, metylmerkaptan a dimetylsulfid) a 3) octanový typ (využívají acetát nebo pyruvát) (Carmichael et al. 2014; Vymazal 2017). Produkce CH<sub>4</sub> vyžaduje extrémně redukční podmínky, s redoxním potenciálem mezi -250 a -350 mV, kdy jsou již ostatní konečné akceptory elektronů redukovány (Bohn et al. 2007; Adhikari et al. 2009).

Odhaduje se, že přibližně 2 % CO<sub>2</sub> fixovaného v biosféře je ročně přeměněno a uvolněno do atmosféry jako CH<sub>4</sub> (Dean et al. 2018). U sladkovodních mokřadů bývá metanogeneze výraznější (1–440 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) než u brakických mokřadů (0,8–109 mg C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), jelikož



obsahují menší množství síranů ve vodě a sedimentech (Mitsch a Gosseling 2000). Mezi faktory, které nejvíce ovlivňují velikost emisí CH<sub>4</sub>, patří půdní teplota, výška vodní hladiny, kvalita substrátu (organický uhlík) (Bohn et al. 2007; Adhikari et al. 2009) a přítomnost rostlin (Carmichael et al. 2014). V mírném pásmu má tak metanogeneze sezónní charakter (Mitsch a Gosselink 2000). Pokud se vodní hladina nachází výš než zhruba -10 cm pod povrchem půdy, stává se limitujícím faktorem pro uvolňování CH<sub>4</sub> teplota půdy. Při nižší hladině vody je limitující obsah vody. Teplota půdy neovlivňuje pouze emise CH<sub>4</sub> (prostřednictvím rychlosti mikrobiálního metabolismu), ale má dále nepřímý vliv i na hladinu podzemní vody (prostřednictvím tání sněhu a evapotranspirace). Výsledná výška vodní hladiny a míra emisí CH<sub>4</sub> v mokřadu může stoupat nebo naopak klesat v závislosti na rovnováze mezi rostoucími srážkami a růstem teploty. Výsledky jsou však vysoce heterogenní již v rámci jednoho mokřadu, a to v důsledku rozdílů v hloubce podzemní vody spojených s místními topografickými rysy (Bohn et al. 2007).

Rostliny mohou ovlivňovat produkci CH<sub>4</sub> v půdě přímo a nepřímo (Carmichael et al. 2014). Mezi přímé vlivy patří transport CH<sub>4</sub> skrz aerenchym z půdy do atmosféry (Carmichael et al. 2014; Vymazal 2017) a vylučování exudátů do rhizosféry. Nepřímo ji ovlivňují prostřednictvím kvality a množství opadu (Carmichael et al. 2014). Keppler et al. (2006) identifikovali nový aerobní mechanismus produkce CH<sub>4</sub> pocházející z degradace pektinu v rostlinách (a ligninu v případě dřevin). To znamená, že rostlinný materiál může být důležitým přímým zdrojem emisí CH<sub>4</sub>. Tyto strukturální látky obsahují methoxylové skupiny, které se vlivem stresu (např. UV záření, teplota, dostupnost vody, narušení mikrobiálními společenstvy, herbivorie) rozpadají, a tím produkují CH<sub>4</sub> (Carmichael et al. 2014). Keppler et al. (2006) uvádí, že výše popsaná aerobní produkce CH<sub>4</sub> představuje 10 až 37 % z roční světové produkce CH<sub>4</sub>. Podle Carmichaela et al. (2014) jsou však tyto hodnoty sporné a potřebují důkladnější prozkoumání.

#### 3.2.2.2 Uvolňování CH<sub>4</sub>

CH<sub>4</sub> se do ovzduší uvolňuje ebulicí z půdy (přímým vyubláváním CH<sub>4</sub> z půdy do ovzduší) a/nebo transportem rostlinami (Vymazal 2017; Dean et al. 2018). V dobře zapojeném porostu (např. rákos či rýže) je transportem rostlinami uvolněno 60 až 94 % produkovaného CH<sub>4</sub>. S klesajícím vegetačním pokryvem roste význam ebulice (Vymazal 2017). Výsledné emise CH<sub>4</sub> jsou obvykle nižší než jeho vlastní produkce, neboť je část CH<sub>4</sub> při své cestě do ovzduší oxidována. K oxidaci CH<sub>4</sub> dochází několika způsoby: 1) anaerobní oxidací spojenou s redukcí síranů (známo v mořských sedimentech) a 2) aerobní oxidací metanotrofními bakteriemi. Metanotrofní bakterie jsou schopny oxidovat CH<sub>4</sub> při difuzi přes rozhraní mezi aerobním a anoxickým prostředím v sedimentu, při průchodu vodním sloupcem nebo v rostlinách před tím, než unikne do ovzduší (Vymazal 2017, Dean et al. 2018). Rostliny mohou ovlivňovat

oxidací CH<sub>4</sub> oxidací rhizosféry (Colmer 2003). Podle Carmichaela et al. (2014) se vyskytuje ještě další způsob snižování emisí CH<sub>4</sub>, který je spojen s procesem denitrifikace a probíhá za anaerobních podmínek. CH<sub>4</sub>, který se do ovzduší uvolní, je zachycen v troposféře fotochemickou oxidací CH<sub>4</sub> na oxid uhelnatý OH radikálem (Carmichael et al. 2014).

### 3.3 Globální změna klimatu

Hlavním projevem globální změny klimatu je postupný růst průměrných teplot na Zemi (Walther et al. 2002). Klima Země se od roku 1986 oteplilo přibližně o 0,6 °C k roku 2005 a o více než 1 °C k roku 2015 (Hawkins et al. 2017). Rychlost oteplování je v současnosti zřejmě nejvyšší za posledních tisíc let (Walther et al. 2002). Prvotním důsledkem globální změny klimatu je čtenější výskyt extrémních jevů počasí, jako jsou povodně, letní vlny horka a dlouhotrvající období sucha (Jentsch et al. 2007).

#### 3.3.1 Radiační účinnost

Hnacími silami změny klimatu jsou přírodní a antropogenní látky a procesy, které mění energetickou bilanci Země. Změny v tocích energie způsobené těmito hnacími silami se vyjadřují pomocí tzv. radiačního působení (Radiative forcing) (IPCC 2013). Pozitivní radiační působení (množství absorbované energie převažuje nad množstvím vyzařeném) představuje ohřívání zemského povrchu. Negativní radiační působení naopak představuje pokles teploty zemského povrchu (IPCC 2001). Radiační působení jednotlivých skleníkových plynů nezávisí jen na jejich koncentraci v atmosféře, ale také na účinnosti pohlcování a vyzařování dlouhovlnného záření a době setrvání v atmosféře. Nejúčinnějším skleníkovým plynem je CO<sub>2</sub>, jehož radiační účinnost je v současné době (změna od roku 1790 do 2011) odhadována na +1,68 W.m<sup>-2</sup>, následuje CH<sub>4</sub> s radiační účinností +0,97 W.m<sup>-2</sup>, halogenované uhlovodíky +0,18 W.m<sup>-2</sup> a oxid dusný (N<sub>2</sub>O) +0,17 W.m<sup>-2</sup>. Radiační účinky mají i další plyny, aerosoly a látky obsažené v atmosféře, ale také změny využívání krajiny a přírodní vlivy (sluneční či sopečná aktivita). Celkové radiační působení všech antropogenních skleníkových plynů (od roku 1750 do 2011) je odhadováno na +2,3 [+1.1 až 3.3] W.m<sup>-2</sup>, přičemž největší nárůst nastal od roku 1970 (IPCC 2013).

Pro porovnání radiačních účinků jednotlivých skleníkových plynů se také používá tzv. potenciál globálního oteplování (Global Warming Potential). Ten měří radiační účinnost na jednotku hmotnosti dané látky (skleníkového plynu), akumulované ve zvoleném časovém horizontu ve srovnání s referenční látkou (tj. CO<sub>2</sub>) (IPCC 2013).

### 3.3.2 Skleníkové plyny

Skleníkové plyny absorbují tepelné záření Země, čímž ohřívají spodní vrstvu atmosféry a zemský povrch. V atmosféře je to hlavně vodní pára, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O a freony (IPCC 2001). Skleníkové plyny mají obrovský vliv na klima. Bez nich by průměrná teplota na Zemi byla přibližně -18 °C místo příjemných 14 °C. Kvůli jejich radiačním účinkům však mohou mít i malé změny v koncentraci těchto plynů velké účinky na teplotu (Smol 2012). Mokřady emitují do ovzduší čtyři hlavní skleníkové plyny, a to vodní páru, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> a N<sub>2</sub>O. Tyto plyny přechází mezi přírodními zásobníky (organismy, půda, vodstvo a atmosféra), které jsou významně ovlivňovány lidskou činností (Moomaw et al. 2018).

Vodní pára představuje dominantní skleníkový plyn (přispívá ke skleníkovému efektu přibližně z 95 %). Mezi koncentrací CO<sub>2</sub> (380 ppm), CH<sub>4</sub> (1,76 ppm) a vodní páry (několik tisíc až 30 000 ppm) je velký rozdíl. Voda má však vysokou rychlost obratu a v atmosféře se nehromadí. Průměrná doba zdržení vodní páry v atmosféře je několik dní, zatímco u CO<sub>2</sub> jsou to roky (Huryna a Pokorný 2016). Ve srovnání s jinými skleníkovými plyny je vodní pára věnována mnohem méně pozornosti (Brom a Pokorný 2017). To je pravděpodobně také kvůli tomu, že lidská činnost vodní páru do atmosféry nepřidává. Tento přístup však nebere v úvahu význam úzké provázanosti mezi energetickou bilancí Země a koloběhem vody (Huryna a Pokorný 2016). Plochy s vegetačním krytem a vysokým obsahem vody v půdě ochlazují své okolí evapotranspirací, kdy je většina sluneční energie přeměněna na latentní teplo. V noci (nebo na chladném místě) se toto teplo uvolňuje při kondenzaci vodní páry a okolí se ohřívá. Takové plochy, typicky mokřady, tak přispívají k vyrovnávání tepelných rozdílů v čase i v prostoru (Brom a Pokorný 2017). Odvodňování mokřadů (ale také odlesňování) způsobuje pokles dešťových srážek, snižuje evapotranspiraci a zvyšuje odtok vody z krajiny. Sluneční energie již není natolik vázána do vodní páry a okolí se ohřívá (přeměna sluneční energie na zjevné teplo) (Huryna a Pokorný 2016). Odvodňování tak významně přispívá ke změně lokálního i regionálního klimatu (Čížková et al. 2013).

Podle IPCC (2013) se na globální změně klimatu největší měrou podílí zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře. Mokřady mají v bilanci atmosférického CO<sub>2</sub> značný význam, neboť jej akumulují v biomase rostlin a díky zpomaleným dekompozičním procesům vlivem zaplavení, působí jako jeho úložiště (Whiting a Chanton 2001; Nahlik a Fennessy 2016). Pokud je však mokřadní půda vysušena, dochází k rychlému aerobnímu rozkladu organické hmoty a značnému uvolnění CO<sub>2</sub> do atmosféry (Joosten 2010). CH<sub>4</sub> se řadí svým významem za CO<sub>2</sub> (Moomaw et al. 2018). Ačkoliv je jeho koncentrace v atmosféře přibližně 200krát nižší než CO<sub>2</sub>, jeho potenciál globálního oteplování je 28 až 34krát větší než CO<sub>2</sub> za stoletý časový horizont (Carmichael et al. 2014; Dean et al. 2018). Za nejdůležitější přírodní zdroj emisí CH<sub>4</sub>

jsou považovány mokřady, neboť zodpovídají přibližně za třetinu celkových globálních emisí CH<sub>4</sub>. V rámci mokřadů je CH<sub>4</sub> nejvíce emitován tropickými mokřady (50–60 %), dále severskými (boreální a arktické) mokřady (~ 34 %) a nejméně temperátními mokřady (~ 5 %) (Dean et al. 2018). V pořadí třetím nejvýznamnějším skleníkovým plynem je N<sub>2</sub>O, jehož potenciál oteplování je přibližně 300krát větší než CO<sub>2</sub>. Z přirozeného prostředí uniká jako meziproduct nitrifikace (za aerobních podmínek) a denitrifikace (za anaerobních podmínek), a proto může být produkován v mokřadních půdách (Meronigal et al. 2004). Sladkovodní i slané mokřadní půdy jsou však zdrojem N<sub>2</sub>O pouze v případě nadměrného přísunu reaktivního dusíku (např. splachem minerálních hnojiv). Jinak mohou být naopak sinkem tohoto skleníkového plynu (Moomaw et al. 2018). N<sub>2</sub>O proto není dále v této práci studován.

### 3.3.3 Dopady globální změny klimatu na mokřady

Mokřady obecně patří k velice citlivým ekosystémům, které jsou náchylné ke změnám klimatu (Bohn et al. 2007). Globální změna klimatu se může projevovat několika způsoby, podle typu a umístění jednotlivých mokřadů (Junk et al. 2013). K velice diskutovaným dopadům těchto změn patří oteplování a následné tání permafrostu v arktických oblastech (Junk et al. 2013; McCalley et al. 2014; Schuur et al. 2015), zaplavení pobřežních mokřadů vlivem stoupající hladiny moří (DeLaune a White 2012; Junk et al. 2013; Dean et al. 2018) a změna v distribuci srážek, způsobující zaplavení nebo naopak vysušení mokřadních ekosystémů (viz. kapitoly níže) (Čížková et al. 2013; Junk et al. 2013). Narušení mokřadů spojené s globální změnou klimatu může zpětně ovlivnit globální klimatický systém (tzv. climatic feedback) (Bohn et al. 2007). Změny klimatických a hydrologických podmínek totiž určují bilanci mezi sekvestrací a emisemi půdního uhlíku (Moomaw et al. 2018) a mají také zásadní vliv na složení vegetačního krytu a dostupnost organického materiálu pro metanogenní či metanotrofní bakterie, které tuto bilanci ovlivňují (Dean et al. 2018). Toto platí zejména v severních zeměpisných šířkách, kde jsou probíhající a předpokládané změny klimatu nejvýraznější, a zejména v severní Eurasii, kde se nachází zhruba 30 % celosvětových mokřadů (Bohn et al. 2007).

#### 3.3.3.1 Tání permafrostu

Oblasti permafrostu představují velké rezervoáry uhlíku (přibližně polovina globálního půdního uhlíku) (McCalley et al. 2014). Tato dlouhodobá úložiště jsou velmi citlivá ke globální změně klimatu, která způsobuje především tání permafrostu a urychluje tak mikrobiální rozklad organické hmoty (Schuur et al. 2015). Tání permafrostu tak může vést k významné ztrátě akumulovaného uhlíku ve formě emisí CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> (McCalley et al. 2014). Předpokládané emise těchto skleníkových plynů z tajícího permafrostu by ale neměly být tak intenzivní, aby vedly

k náhlé změně klimatu během několika let až desetiletí a svým významem se podobají jiným historicky významným biosférickým zdrojům (např. emisím způsobeným změnou využívání krajiny) a představují pouhý zlomek současných emisí, pocházejících ze spalování fosilních paliv. Nicméně, dokud se bude oteplovat, bude permafrost dále odtávat do větších hloubek a organická hmota z něj se bude nadále rozkládat. To může pokračovat desetiletí až staletí. Tyto emise mohou být tak významné, že pokud je v modelech zanedbáme a budeme uvažovat jen přímé antropogenní zdroje emisí, dostaneme podhodnocené odhady emisí (a tedy i scénáře vzrůstu teploty) (Schuur et al. 2015). Zvýšení teploty v arktických oblastech zrychluje cyklus oteplování, neboť se táním ledovců odhaluje tmavší půda a oceány, které v létě nepřetržitě absorbují sluneční energii Slunce. Tyto plochy tak sluneční energii akumulují (nízké albedo), namísto aby ji odrážely, čímž se stávají stále teplejšími. Tímto způsobem se Arktida od roku 1980 oteplila zhruba dvakrát rychleji, než je celosvětový průměr (Smol 2012).

### 3.3.3.2 Zaplavení mokřadů vlivem stoupající hladiny moří

Tání ledovců zvyšuje výšku mořské hladiny, což způsobuje zaplavování přímořských mokřadů (Nicholls a Cazenave 2010). Přímořské mokřady se obecně nacházejí v chráněných oblastech mořského pobřeží a zahrnují především mangrovy, přílivové mělčiny a přímořská slaniska (Edwards et al. 2017; Moomaw et al. 2018). Ačkoliv rozloha přímořských mokřadů zaujímá pouze 0,2 % plochy oceánu, zodpovídají přibližně za poloviční množství uhlíku uloženého v oceánských sedimentech. To z nich dělá jedny z nejúčinnějších sinků uhlíku na planetě (Duarte et al. 2013). Zvyšující se hladina moří však může způsobit erozi půdy v pobřežních mokřadech i úplnou ztrátu některých přímořských mokřadů (DeLaune a White 2012; Čížková et al. 2013; Dean et al. 2018). Na druhou stranu, podle Rogers et al. (2019) povede vzestup hladiny moří k rozšíření některých přímořských mokřadů (Afrika, Austrálie, Čína a Jižní Amerika) a k následnému zvýšení sekvestrace uhlíku. Produkce  $\text{CH}_4$  může být omezena díky zvýšené dostupnosti síranů, které jsou do stávajících sladkovodních systémů přineseny mořskou vodou. Redukcí síranů na sulfan se totiž snižuje množství organické hmoty potřebné pro metanogenní bakterie. Produkovaný  $\text{CH}_4$  může být navíc při svém postupu vzhůru oxidován ve vrstvách s přítomnými sírany na sulfan v procesu anaerobní oxidace metanu (Dean et al. 2018). V hustě osídlených oblastech však ke vzniku nových mokřadů pravděpodobně nedojde, protože suché půdy jsou již využité člověkem (sídla, zemědělství) (Čížková et al. 2013).

### 3.3.3.3 Změna distribuce srážek a výsledný vliv na zaplavení/vysušení mokřadů

Předpokládá se, že průměrné srážky v současně již suchých středních zeměpisných šířkách a subtropických regionech budou nadále klesat, zatímco ve vlhkých středních zeměpisných

šířkách a severských mokřadech budou růst (Dean et al. 2018). Déle trvající sucha sníží hladiny podzemních vod mokřadů, čímž se sníží emise CH<sub>4</sub>, zatímco emise CO<sub>2</sub> budou vyšší (Mitsch et al. 2010). Naopak, rostoucí srážky zvýší vodní hladinu a také zvětší plochy mokřadů, takže podpoří sekvestraci uhlíku, ale zároveň zvýší také emise CH<sub>4</sub> do ovzduší. Zda takové mokřady přispějí k pozitivní či negativní klimatické zpětné vazbě (tzv. climatic feedback) závisí právě na bilanci těchto protichůdných procesů. Zvýšení srážek může také zvýšit rychlost vymývání organických substrátů do hlubších částí půdy, což povede ke zvýšení metanogeneze, neboť v hlubších vrstvách organických půd může být produkce CH<sub>4</sub> dvakrát až čtyřikrát větší než v horní vrstvě (1 m) (Dean et al. 2018).

#### 3.3.3.4 Dopady klimatické změny na evropské mokřady

Dopady probíhající změny klimatu na evropské mokřady se budou pravděpodobně lišit v závislosti na typu daného mokřadu a jeho geografické poloze (Čížková et al. 2013). Růst hladiny moře bude pravděpodobně rozhodujícím faktorem ovlivňujícím pobřežní mokřady, zejména podél pobřeží Atlantického oceánu (IPCC 2007; Čížková et al. 2013). Předpokládaný nárůst hladiny moří by mohl způsobit ztrátu až poloviny současných evropských pobřežních mokřadů (Airoidi a Beck 2007; Čížková et al. 2013). V boreálních částech Evropy bude rozhodující růst teploty, který pravděpodobně povede k nárůstu roční evapotranspirace a ke snížení akumulace organické hmoty v půdě. Dojde tak k potlačení sekvestrace uhlíku v těchto oblastech. Četnější extrémní srážky ve střední a západní Evropě mohou navýšit potřebu protipovodňových opatření, které mají negativní dopad na hydrologii již existujících mokřadů. Jižní Evropa bude pravděpodobně nejvíce sužována nedostatkem vody, který povede k boji o vodní zdroje (Čížková et al. 2013).

## 4 Metodika

Pro zjištění vlivu vegetace na emise CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> byla použita metoda manuálních emisních komor, sledujících rozdíly mezi dvěma různými mikrostanovišti – bulty a šlenky. Do hodnocení bylo zahrnuto i doprovodné měření nadzemní a podzemní biomasy a základních proměnných faktorů prostředí daného stanoviště – vodní režim a teplota. Protože je velmi obtížné studovat růst podzemních orgánů in situ, byl zařazen kultivační pokus, sledující vliv vodního režimu na růst *C. acuta*.

### 4.1 Terénní pokus

#### 4.1.1 Popis studované lokality

Mokřad Mokrý louky u Třeboně (49°01'28''N, 14°46'13''E) se nachází v centrální části biosférické rezervace Třeboňsko. Lokalita leží ve výšce 426 m n. m., průměrná roční teplota činí 7,6 °C a srážky 614 mm (Jeník et al. 2002; Dušek et al. 2009). Oblast je pokryta vrstvou humolitu o mocnosti až několik metrů, který se v holocénu tvořil z přirozeně konzervovaných zbytků slatinišť, olšin a vrchovišť. Pod touto vrstvou se nacházejí kvartérní aluviální písky a jíly (Jeník et al. 2002). Jedná se o plochou depresi o rozloze 450 ha, která je situována v záplavové oblasti rybníka Rožmberk (5 km<sup>2</sup>; Obrázek 6). Výška hladiny vody je řízena systémem stok, které propojují rybníky v celém regionu, a udržují tak hladinu podzemní vody v blízkosti povrchu půdy (Prach a Soukupová 2002; Přibáň a Jeník 2002). Vodní hladina se nachází obvykle ve výšce -0,2 až 0,1 m a je poměrně stabilní po celý rok s výjimkou period s extrémními projevy počasí, jako je dlouhotrvající sucho nebo povodně, kdy dosahuje až 2 m nad povrch půdy (Dušek et al. 2009).

Pro terénní výzkum byla zvolena modelová lokalita, která je situována v severní části Mokrých luk v blízkosti rybníka (Obrázek 6). Na území této lokality byla v roce 1976 postavena meteorologická stanice Botanického ústavu ČSAV, na níž se každodenně sledovala základních mezoklimatická data až do r. 2006. V její blízkosti byla v r. 2004 umístěna ekosystémová stanice Ústavu systémové biologie a ekologie AV ČR (dnes Ústav výzkumu globální změny AV ČR), která byla později vybavena též přístroji pro sledování výměny CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> mezi ekosystémem a atmosférou (Přibáň a Jeník 2002).

Výzkumná plocha byla kosena jednou za rok do začátku padesátých let 20. století. Vegetace (botanická nomenklatura dle Kubáta et al. 2002) je tvořena především vysokými ostřicemi (*Carex acuta*, *C. vesicaria*) a travami tolerujícími zamokření (zejména *Calamagrostis canescens*) (Květ et al. 2002; Prach a Soukupová 2002; Prach 2008). Během posledních

70 let, po ukončení kosení, se trsy *C. acuta* rozvinuly v tzv. bulty, dosahující až 0,5 m nad povrch půdy. Svrchní část bultů bývá často kolonizována doprovodnými druhy, zejména třtinou šedavou (*Calamagrostis canescens*). Mezi bulty zůstávají mezery, tzv. šlenky. Během vlhčích period, kdy se vodní hladina drží nad povrchem půdy, je bult tvořen převážně *C. acuta* a do prostoru šlenků se rozšiřují *Glyceria maxima* a *Acorus calamus*. V suchých letech se *C. Canescens* rozšiřuje do svrchní části bultů a šlenky jsou kolonizovány několika druhy dvouděložných rostlin (zejména *Barbarea stricta*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Persicaria hydropiper*, *Scutellaria galericulata*) (Květ et al. 2002; Honissová et al. 2015). V posledních desetiletích roste též výskyt nitrofilní *Urtica dioica* v důsledku kejdivání výše položené části Mokrých luk. *Phalaris arundinacea* se šíří podél melioračních struh a cest.



**Obrázek 6:** Mapa znázorňující mokřad Mokrý louky u Třeboně a lokalizaci výzkumné plochy.



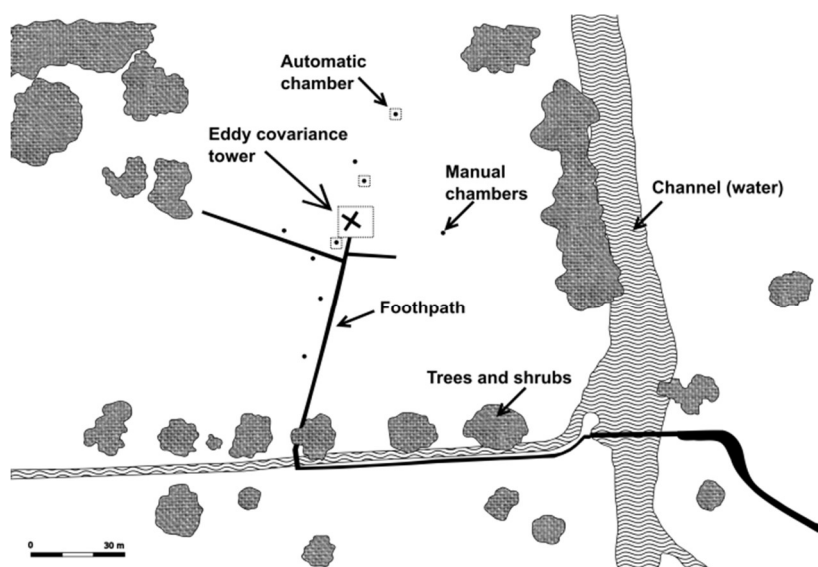
#### 4.1.2 Návrh experimentu a měření plynů

Vliv rostlin na emise  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  v ostřicovém slatiništi s dominantní *C. acuta* byl sledován v terénním pokusu, který proběhl v letech 2012 až 2014. Data z roku 2013 ale nebyla do studie zahrnuta kvůli poruše plynového analyzátoru. Toky  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  z bultů tvořených trsnatou *C. acuta* a z přilehlých ploch bez vegetace (v textu dále označovány jako bult a šlenk), byly zjišťovány metodou manuálních emisních komor. Primární data, zjištěná touto metodou, poskytli pro další hodnocení v rámci společné práce na projektu J. Dušek (ÚVGZ).

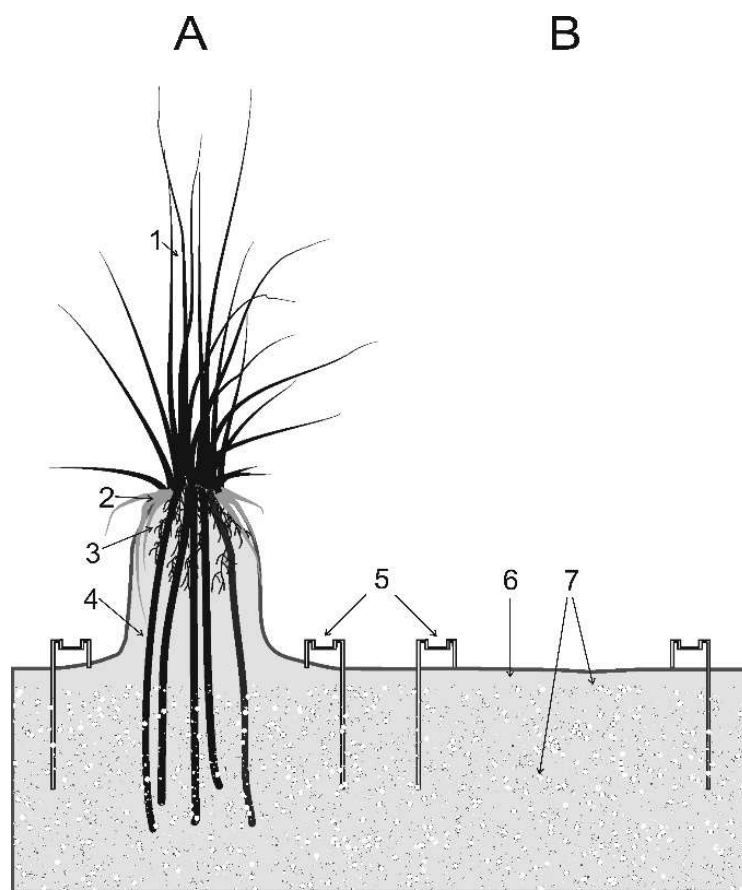
Manuální komora se skládala ze dvou částí, a to plastového límce, který byl permanentně fixován v půdě a odnímatelné plynové komory (Obrázek 7). Šest párů plastových límců o průměru 43 cm bylo instalováno do půdy mokřadu rok před zahájením pokusu, tj. v roce 2011. Obrázek 8 znázorňuje rozmístění (v textu dále označováno jako „lokality“) límců v rámci modelového mokřadu. Jeden plastový límec z každého páru těsně ohraničoval 20–30 cm vysoký bult s dominantní *C. acuta*, zatímco druhý byl umístěn na přilehlou plochu šlenku (max 1 m vedle bultu) bez vegetace. Odnímatelné emisní komory o objemu 60 l byly nasazeny na límec a utěsněny vrstvou vody před začátkem každého měření (Obrázek 9). Po odebrání vzorku plynu (popsáno níže) byla komora z límce opět odstraněna. Měření byla prováděna mezi 10. a 12. hodinou v týdenních intervalech během celé vegetační sezóny (od konce dubna do října).



**Obrázek 7:** Plastový límec (A) a instalace odnímatelné emisní komory (B) (foto H. Čížková)



**Obrázek 8:** Mapa modelového mokřadu s vyznačenými lokalitami, na nichž byly umístěny páry emisních manuálních komor (orig. J. Dušek)



**Obrázek 9:** Schematické znázornění řezu manuální emisní komorou umístěnou na bultu (A) a na přilehlém šlenku (B). 1 – živé listy; 2 – odumřelé listy; 3 – jemné a bohatě větvené kořínky; 4 – silné kořeny; 5 – plastový límec; 6 – půda; 7- voda (orig. J. Vítková).

Emisní komory byly konstruovány podle českého užitného vzoru č. 24236 (Zařízení pro měření emisí plynů uvolňovaných porostem rostlin nebo půdou) (Vítková et al. 2017). Během vegetační sezóny (duben až říjen) 2012 bylo provedeno 18 měření, v roce 2014 dalších 25 měření.

Toky  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  byly vypočteny na základě změn koncentrací těchto plynů v prostoru emisní komory, které nastaly během doby uzavření (40 min) s přihlédnutím k objemu komory (60 l) a plochy, kterou komora pokrývá ( $0,145 \text{ m}^2$ ). Nakonec byly přepočteny pomocí stavové rovnice (zákon ideálního plynu) na aktuální teplotu a tlak vzduchu. Výpočet těchto toků provedl J. Dušek (ÚVGZ).

#### 4.1.3 Stanovení faktorů prostředí

Sezónní chod srážek, vodní hladiny a teploty byl měřen ekosystémovou stanicí ÚVGZ (Obrázek 10). Tyto údaje byly digitálně zaznamenány dataloggerem každých 30 s a průměrovány v 30-min intervalech. Data k dalšímu hodnocení v rámci společné studie poskytl J. Dušek (ÚVGZ).



**Obrázek 10:** Modelová lokalita se zbudovanou meteorologickou a eddy-kovarianční stanicí (foto J. Vítková).

Vodní hladina a teplota půdy v hloubce 5 cm byla navíc měřena manuálně na jednotlivých plochách s plastovými límcí, bezprostředně po ukončení každého měření koncentrací CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub>. Pro zjištění výšky vodní hladiny byly v těsné blízkosti límců instalovány plastové trubky (vysoké 1 m), které byly zapuštěny do půdy do hloubky 40 cm. Výška vodní hladiny byla vztažena k povrchu půdy, tj. k základně bultu nebo k povrchu půdy v případě šlenku. Jak hladina vody, tak teplota půdy byly v rámci spárovaných ploch (bult a přilehlý šlenk) totožné. Výšky vodní hladiny se mezi meteorologickou stanicí a plochami s límcí lišily v rámci téhož termínu měření jen minimálně, a to v rozmezí 6 cm pro jednotlivé časové úseky.

#### 4.1.4 Stanovení nadzemní biomasy

Pro stanovení sezónního chodu živé nadzemní biomasy na měřených plochách s bulty (v límcí emisních komor), byla v roce 2014 použita tzv. nedestruktivní metoda. Během vegetační sezóny 2014 byly na jednotlivých plochách počítány živé odnože v kategoriích přítomných jednoděložných rostlin (*Carex acuta*, *Calamagrostis canescens*, *Glyceria maxima*, *Acorus calamus* a *Phalaris arundinacea*), a to ve čtyřech termínech, tj. na počátku vegetační sezóny (duben), v době největší rychlosti růstu (červen), v době sezónního maxima nadzemní biomasy (srpen) a na konci vegetační sezóny (konec října). Počet odnoží dané kategorie byl následně vynásoben průměrnou sušinou jedné živé odnože, která byla paralelně zjištěna destruktivní metodou (popsána níže).

Sezónní chod živé a celkové nadzemní biomasy z celé plochy porostu byl stanoven destruktivní váhovou metodou (Jakrlová 1987) z ploch o rozměrech 1 x 1 m, situovaných na kružnici, jejíž střed tvořila automatická meteorologická stanice. Během vegetační sezóny bylo provedeno celkem 8 odběrů. V každém termínu byly odebrány dvě plochy. Pozice jedné plochy na kružnici byla vybrána náhodně a druhá plocha byla umístěna na kružnici proti ní, aby byl podchycen rozdíl mezi sušší jižní a vlhčí severní částí modelového mokřadu.

Vzorky byly odebírány od dubna do listopadu 2014 ve tří- až čtyřtýdenních intervalech. Na práci se podílel též L. Hašek, student ZF JU, jemuž jsem konzultovala diplomovou práci (Hašek 2015). Nejprve byla ostříhána veškerá živá biomasa rostlin (u povrchu půdy). Následně byla ostříhána i odumřelá biomasa, a to podle vnitřního okraje odběrové vidlice. Odebrané vzorky byly převezeny do laboratoře, kde byly roztříděny do několika kategorií a vloženy do předem označených papírových sáčků. Jednoděložné rostliny byly roztříděny do jednotlivých druhů a v rámci jednoho druhu byly dále rozděleny na biomasu živou a odumřelou. U *C. acuta* byla navíc vymezena kategorie pro mladé odnože, které začaly růst až na podzim, tj. ostřice živá z podzimní kohorty. U výše vyjmenovaných kategorií byl zjišťován počet odnoží, který byl použit k odhadu nadzemní biomasy na plochách s emisními komorami, určených ke sledování

koncentrací CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub>. Dalšími kategoriemi byly „rostliny dvouděložné“, „mechy“ a „opad“. Biomasa byla následně vysušena při 85 °C do konstantní hmotnosti a zvážena s přesností na setiny gramů.

## 4.2 Kultivační pokus

Pro zjištění vlivu režimu zaplavení na růst *C. acuta* byl dále proveden kultivační pokus. Vlastní pokus byl založen na podzim roku 2013 ve spolupráci s V. Janušem (student ZF JU) jako součást jeho diplomové práce, jejíž jsem byla konzultantkou. Januš se podílel na zjišťování biomasy a hodnocení dat v roce 2014 (Januš 2015). Pokus pokračoval stejnou metodikou do konce roku 2015. Během pokusu byly simulovány čtyři typy vodního režimu – limózní a litorální ekofáze a dále jarní a letní záplava. Hodnocen byl výsledný vliv vodního režimu na produkci nadzemní a podzemní biomasy.

### 4.2.1 Pokusný materiál

Pokusné rostliny *C. acuta* byly získány vegetativním namnožením rostlin odebraných na Mokřých loukách u Třeboně v r. 2008, které byly nadále pěstovány v nádobové kultuře na pozemku ZF JU. Koncem října 2013 byly matečné rostliny rozděleny na jednotlivé odnože, které byly přesazeny do kelímků o objemu 0,5 l. Jako substrát byl použit místní kompost. Celkem bylo k dispozici 746 nově přesazených odnoží.

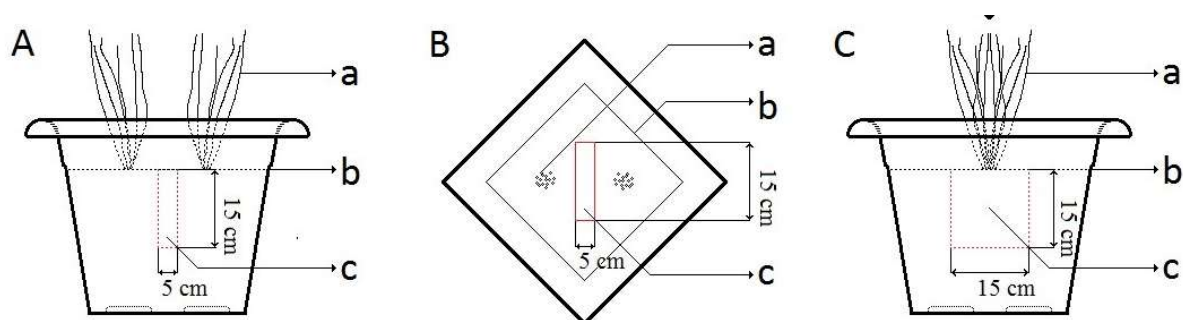
### 4.2.2 Založení pokusu

Pro pokus bylo k dispozici na pozemku ZF JU osm laminátových nádrží s rozměry 187 x 106 x 40 a osm nádrží o rozměrech 187 x 106 x 60 cm. Pro pokus byly vybrány květníky o rozměrech 40 x 40 x 32 cm a objemu 27 l. Začátkem listopadu 2013 bylo přesazeno do namíchaného substrátu 128 rostlin, tedy do každého květníku byly rozsazeny do protilehlých rohů dvě rostliny (Příloha 1). Substrát tvořila rašelina s jemným pískem v objemovém poměru 2:1, tedy 13 l rašeliny a 6,5 l písku (tj. 19,5 l substrátu). Použitá rašelina měla tyto vlastnosti: celkový obsah organických látek 92–96 %; pH 3,2–4,5; elektrická vodivost <0,6 mS/cm. Květníky byly umístěny do nádrží, kde byla udržována hladina vody cca 5 cm. Při příchodu prvních mrazů na začátku prosince byla voda vypuštěna, aby nedošlo k poškození rostlin a květníků.

V první polovině května 2014 bylo do všech květníků aplikováno pomalu rozpustné hnojivo Osmocote®Plus 15+10+12+2 Mgo. Délka působení hnojiva je 5 až 7 měsíců. Chemické složení použitého hnojiva je uvedeno v Příloze 2. Hnojivo bylo zapraveno do rýhy o hloubce 10 cm, vedené po pomyslné úhlopříčce květníku mezi rostlinami (Obrázek 11). Do všech



květníků bylo zapraveno 162 g hnojiva (8,3 g/l l). V polovině května 2014 byly všechny květníky (64 ks) náhodným losováním rozmístěny do nádrží, tak aby v každé nádrži byly čtyři květníky.



**Obrázek 11:** Schéma aplikace dlouho rozpustného hnojiva OSMOCOTE mezi dvě rostliny v každém květníku (A – nárys, B – půdorys, C – bokorys; a – rostlina *Carex acuta*, b – úroveň substrátu v květníku, c – prostor vytvořený pro aplikaci hnojiva; Januš 2015).

#### 4.2.3 Vodní režim nádrží

Následně byly stanoveny jednotlivé varianty vodního režimu, které simulovaly 1) limózní ekofázi, 2) litorální ekofázi, 3) jarní záplavu a 4) letní záplavu (Obrázek 12). Tyto čtyři varianty vodního režimu byly náhodným losováním přiděleny k jednotlivým nádržím takovým způsobem, že každá varianta měla čtyři opakování. Vodní režimy byly shodně simulovány během obou let pokusu.

U limózní ekofáze byla hladina vody v nádrži udržována 10 cm pod povrchem substrátu v květnících. Při litorální ekofázi byla hladina vody udržována přibližně 15 cm nad povrchem substrátu. Jarní záplava probíhala první tři měsíce (květen, červen, červenec) stejně jako litorální ekofáze a další tři měsíce (srpen, září, říjen) jako limózní ekofáze. Vodní režim stanovený pro letní záplavu měl v prvních třech měsících stejný režim jako u limózní ekofáze a další tři měsíce byla simulována letní záplava zvýšením vodní hladiny přibližně 35 cm nad povrch substrátu v květnících. Výšky vodní hladiny simulující jarní a letní záplavu byly zvoleny s ohledem na průměrnou výšku odnoží v prvním roce pokusu tak, aby i v době záplavy bylo zajištěno provětrávání rostliny. Rostliny byly proto zaplaveny nejvýše do poloviny své průměrné výšky.



**Obrázek 12:** Simulace čtyř typů zaplavení *Carex acuta* na pozemku ZF JU v květnu 2015. V popředí je vidět simulace jarní záplavy a limózní ekofáze.

#### 4.2.4 Měření a odběry biomasy

Měření a odběry nadzemní i podzemní biomasy započaly v roce 2014 a s drobnými změnami pokračovaly v roce 2015 (Tabulka 1). V experimentu byl průběžně zjišťován počet kvetoucích rostlin, maximální výška rostlin a počet odnoží, které rostliny během růstu vytvářely. Odběry nadzemní a podzemní biomasy umožnily zjistit čerstvou a suchou hmotnost jednotlivých částí rostlin.

**Tabulka 1:** Časový harmonogram měření jednotlivých charakteristik *Carex acuta* v kultivačním pokusu v roce 2014 a 2015.

Měřená charakteristika	Termín měření	
	2014 [měsíc]	2015 [měsíc]
Počet kvetoucích rostlin	V až VI	—
Délka nejdelší odnože	V, VI, VII a X	V, VII, X
Počet odnoží	V, VI, VII a X	V, VII, X
Odběr nadzemní biomasy	X	VII a X
Odběr podzemní biomasy	X	VII a X

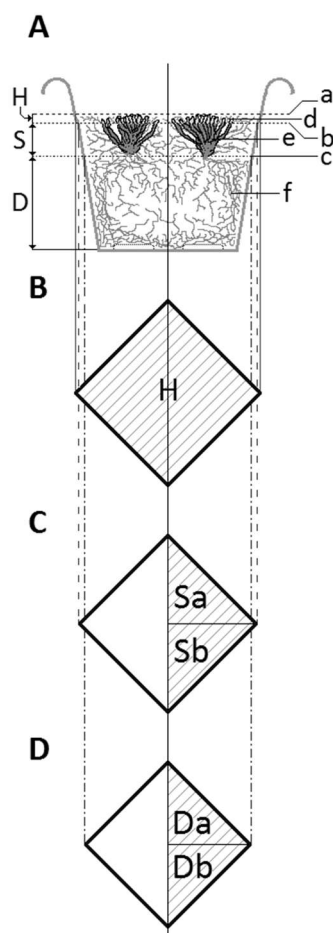
Počet kvetoucích rostlin byl zaznamenán jen v roce 2014, a to v květnu a červnu. Délka nejdelší odnože (změřená od povrchu substrátu po špičku nataženého listu) a počet odnoží byly zjišťovány v obou letech experimentu. V roce 2014 byly délky zaznamenány od konce května ve dvou týdenních intervalech po konec června, kdy už rostliny nevykazovaly výrazný nárůst. Poslední měření bylo uskutečněno počátkem října, tedy v době, kdy byla část rostlin odebrána. V roce 2015 tato měření proběhla ve třech termínech, a to v květnu, červenci a říjnu.

Odběr nadzemní biomasy v prvním roce pokusu proběhl začátkem října 2014. Odebíralo se z každé nádrže po dvou květnících s vegetací. Tyto květníky byly vybrány náhodným výběrem. Zbylé dva květníky s vegetací byly v nádrži ponechány pro pokračování pokusu v následujícím roce. V roce 2014 bylo celkem sklizeno 32 květníků. V roce 2015 byla nadzemní biomasa odebrána ze zbylých květníků. V tomto roce byl odběr rozdělen do dvou termínů. Během prvního odběru koncem července byla odebrána nadzemní biomasa jednoho květníku z každé nádrže (zvoleného náhodným výběrem). Biomasa z druhého květníku z každé nádrže byla odebrána až koncem října. V roce 2015 bylo tedy celkem sklizeno dalších 32 květníků s vegetací. V obou letech, vždy den před odběrem, byly vybrané květníky s rostlinami vytaženy z nádrží, označeny lihovým fixem a uloženy do stínu, kde do druhého dne odtekla přebytečná voda ze substrátu. Před samotným odběrem nadzemní biomasy byl každý květník s rostlinami vyfotografován (Příloha 3), byla změřena délka nejdelší odnože a zjištěn celkový počet odnoží. Nadzemní biomasa byla následně ostříhána těsně nad povrchem substrátu (Příloha 4). Sklizená nadzemní biomasa byla ihned zvážena na dvě desetinná místa (čerstvá biomasa). Následně byly vzorky usušeny v sušárně do konstantní hmotnosti a zváženy (sušina). V roce 2014 byla sušina zjišťována pouze u jednoho květníku z každé nádrže. Poměr suché a čerstvé hmotnosti byl následně použit pro přepočítání čerstvých hmotností zbývajících vzorků na sušinu.

Odběr podzemní biomasy probíhal v roce 2014 od poloviny do konce října. V následujícím roce 2015 byly provedeny dva odběry podzemní biomasy. Oba odběry trvaly přibližně měsíc



a těsně navazovaly na odběr nadzemní biomasy (tj. červenec a říjen). Z každé nádrže byl pro zjištění podzemní biomasy vybrán jeden květník s čerstvě odebranou nadzemní biomasou, v případě roku 2014 byl vybrán vždy jeden květník z každé nádrže, u kterého byla hmotnost sušiny stanovena přímo sušením. Pro zjištění sušiny jednotlivých typů kořenů byla podzemní biomasa v rámci každého květníku rozdělena do pěti vzorků. Rozdělení trsu je znázorněno na Obrázku 13 a v Příloze 5. Nejdříve byl květník jako celek vyklopen na pracovní plochu, kde byla odstraněna nožem či nůžkami jeho horní vrstva, dále v textu označena jako vrstva "H". Jednalo se o tenkou vrstvu, která byla oddělena ve výšce původního povrchu substrátu (tj. 22 cm ode dna). Vrstva "H" obsahovala zejména báze vegetačních odnoží (tj. zkrácená lodyha rostoucí z vertikálních oddenků, ze které následně vyrůstají listy) a vodní kořeny, jejichž rozvoj nejvíce ovlivnil vlastní tloušťku této vrstvy (nula až cca 4 cm). V roce 2014 byla hodnocena celá tato vrstva. V následujícím roce 2015 byla odebrána pouze polovina vrstvy "H", oddělená úhlopříčným řezem. Dále byl vzorek bez vrstvy "H" úhlopříčně rozřezán v obou letech experimentu. Řez musel procházet oběma rohy, do kterých byly původně zasazeny sazenice *C. acuta*. Poté byla vybrána jedna polovina k dalšímu zkoumání. Vybraná polovina byla rozdělena dále na střední vrstvu, tj. vrstvu "S" a dolní vrstvu, tj. vrstvu "D". Vrstva "S" byla stanovena 7 cm od zarovnaného vrchního okraje vzorku a její objem činil cca 7 l. V této vrstvě se vyskytovalo množství bází, dále zvýšený podíl oddenků a jemnější kořínky. Zbývající vrstva "D" o tloušťce 15 cm a objemu přibližně 12 l byla charakteristická největším podílem kořenů a oddenků, báze se až na výjimky nevyskytovaly (Příloha 6). Vrstvy "S" a "D" byly dále rozděleny na dvě poloviny (tj.  $S_a$ ,  $S_b$ ,  $D_a$ ,  $D_b$ ). U vrstvy "S" byl kromě sušiny zjišťován počet výhonů, a to dle počtu bází v každé polovině  $S_a$  i  $S_b$  zvlášť.



**Obrázek 13:** Schéma odběru podzemní biomasy *C. acuta* v nádobovém pokusu v r. 2014. Vyšrafované části představují části kořenového balu, které byly odebrány pro následné zjištění sušiny. V r. 2015 byla odebrána pouze polovina horní vrstvy "H", ostatní části byly odebrány podle schématu. **A** – nárys, příčný řez a rozmístění kořenového systému v květníku, **B** – půdorys horní vrstvy, **C** – půdorys střední vrstvy a její následné rozdělení na vzorky  $S_a$  a  $S_b$ , **D** – půdorys dolní vrstvy a její následné rozdělení na vzorky  $D_a$  a  $D_b$ . H – horní vrstva, S – střední vrstva, D – dolní vrstva; a – výška odběru nadzemní biomasy, b – povrch substrátu a hranice H a S, c – hranice S a D, d – zbytky nadzemních částí po odběru, e – nejvíce odnoží a oddenků, f – kořeny a kořínky (Januš 2015).

Vodní režim ve všech nádržích byl v obou letech experimentu před příchodem prvních mrazů (listopad/prosinec) snížen na jednotnou hladinu cca 5 cm.

## 5 Hodnocení dat

### 5.1 Terénní pokus

Vliv vegetace na emise CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> byl posuzován na základě rozdílů mezi toky jednotlivých plynů z bultů a z přilehlých šlenků, tedy rozdílů mezi spárovanými plochami. Pokud byl tento rozdíl pozitivní, byl přisouzen provětrávání skrze rostlinné struktury (v textu dále označené jako „toky zprostředkované rostlinami“).

Data o tocích CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> byly dále analyzovány pomocí statistického programu Statistica 10 (Statsoft, USA). Normalita dat byla hodnocena pomocí Shapiro-Wilkova testu normality (Royston 1982a, 1982b, 1995).

#### 5.1.1 Hodnocení toků CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> ve vztahu k hlavním environmentálním faktorům

Rozdělení dat o tocích CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> se signifikantně lišilo od normality ( $p < 0,01$ ). Rozdíly v tocích mezi různými lokalitami (6 lokalit s páry emisních komor) byly proto testovány s použitím neparametrického testu Kruskal-Wallisovy ANOVA s porovnáním více nezávislých vzorků (skupin) (Kruskal a Wallis 1952). Rozdíly v tocích CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> mezi spárovanými plochami na jednotlivých lokalitách (bult a přilehlý šlenk) byly hodnoceny pomocí neparametrického Wilcoxonova párového testu (Hollander a Wolfe 1999). Jednostranný Wilcoxonův test byl použit k testování pozitivních nebo negativních rozdílů mezi těmito spárovanými plochami.

Primární data emisí CO<sub>2</sub> byly pro následná hodnocení normalizována na 10 °C, aby došlo k eliminaci vlivu teploty, s použitím rovnice podle Lloyd a Taylora (1994):

$$R = R_{10} e^{308.56 (1/56.02 - 1/(T - 227.13))}$$

kde  $R$  – toky CO<sub>2</sub> při teplotě  $T$  (°C),  $R_{10}$  – toky CO<sub>2</sub> normalizované na 10°C. Vzájemné vztahy mezi toky CO<sub>2</sub> ( $R_{10}$ ) a proměnnými prostředí byly nejprve posuzovány pomocí regresní analýzy. Následně byla spočtena velikost toků CO<sub>2</sub> ( $R_{10}$ ) zprostředkovaných samotnými rostlinami. Vztah mezi  $R_{10}$  z rostlin a vodní hladinou byl aproximován za použití zobecněné logistické funkce podle Koya a Goshu (2013):

$$R_{10} = A_L + (A - A_L) [1 - B e^{-k(t-\mu)}]^m$$

kde  $A$  – horní asymptota křivky,  $A_L$  – dolní asymptota křivky,  $m$  – konstantní zakřivení,  $B$ ,  $k$ ,  $t$ ,  $\mu$ ,  $m$  – ostatní parametry. Proložení křivky a její zakřivení provedl v rámci společné studie J. Čížek v programu Eureka (Schmidt a Lipson 2014).

Vzájemné vztahy mezi toky CO<sub>2</sub> (R<sub>10</sub>) a proměnnými vnějšího prostředí byly dále posuzovány pomocí analýzy kovariance. Výška vodní hladiny byla označena jako spojitá nezávislá proměnná. Na základě dat o výšce vodní hladiny byla stanovena tzv. předchozí dynamika výšky vodní hladiny (tj. nárůst či pokles vodní hladiny od stavu v předchozím měření), která byla hodnocena jako kategoriální proměnná. Další kategoriální proměnnou byla produkce. Produkce popisuje stav, v němž se produkce biomasy nacházela během vegetačního období, tj. 1) růst na začátku vegetační sezóny v květnu; 2) maximum biomasy v polovině vegetační sezóny na konci července a 3) pokles biomasy na konci vegetační sezóny v říjnu.

Sezónní chod toků CO<sub>2</sub>, vyjádřených jako procento z maximálních hodnot R<sub>10</sub>, zprostředkovaných rostlinami z jednotlivých lokalit s bulty, byly posuzovány pomocí lineární regrese.

Vzájemné vztahy mezi toky CH<sub>4</sub> a proměnnými prostředí byly nejprve posuzovány pomocí korelační analýzy netransformovaných dat a poté pomocí analýzy kovariance na logaritmicky transformovaných datech toků CH<sub>4</sub>. Výška vodní hladiny a teplota půdy byly označeny jako spojitě nezávisle proměnné. Předchozí dynamika výšky vodní hladiny byla hodnocena jako kategoriální proměnná v interakci se současnou vodní hladinou.

### 5.1.2 Sezónní chod nadzemní biomasy

Sezónní chod celkové a odumřelé nadzemní biomasy z celého porostu rostlin (zjištěného destruktivní metodou), byl získán proložením primárních dat sigmoidou, vypočtenou na základě Richardsonovy rovnice (Hunt 1982):

$$W = A [1 + e^{(b-CT)}]^{-1/d}$$

kde  $W$  – sušina nadzemní biomasy celého porostu modelového mokřadu (zahrnující bulty a šlenky) [g m<sup>-2</sup>],  $T$  – čas [d],  $A$  – horní asymptota křivky,  $d$  – konstantní zakřivení,  $a$ ,  $b$ ,  $c$  – další parametry. Sezónní chod živé nadzemní biomasy byl získán jako rozdíl mezi sezónním chodem celkové a odumřelé nadzemní biomasy. Primární data byla proložena křivkami, modelovanými v programu Eureqa (Schmidt a Lipson 2014). Toto proložení provedl v rámci společné studie J. Čížek.

### 5.1.3 Hustota ostřicových bultů v porostu

Průměrná hustota ostřicových bultů v porostu modelového mokřadu byla odhadnuta jako:

$$D_H = \frac{W_H}{W_S}$$

kde  $D_H$  – průměrná hustota bultů [ $\text{m}^{-2}$ ],  $W_H$  – průměrné sezónní maximum nadzemní biomasy, vyjádřené jako množství sušiny na jeden bult [g] a  $W_S$  – průměrné sezónní maximum nadzemní biomasy celého porostu modelového mokřadu (zahrnující bulty a šlenky) [ $\text{g m}^{-2}$ ].

## 5.2 Kultivační pokus

### 5.2.1 Hodnocení vlivu vodního režimu na biomasu v kultivačním pokusu

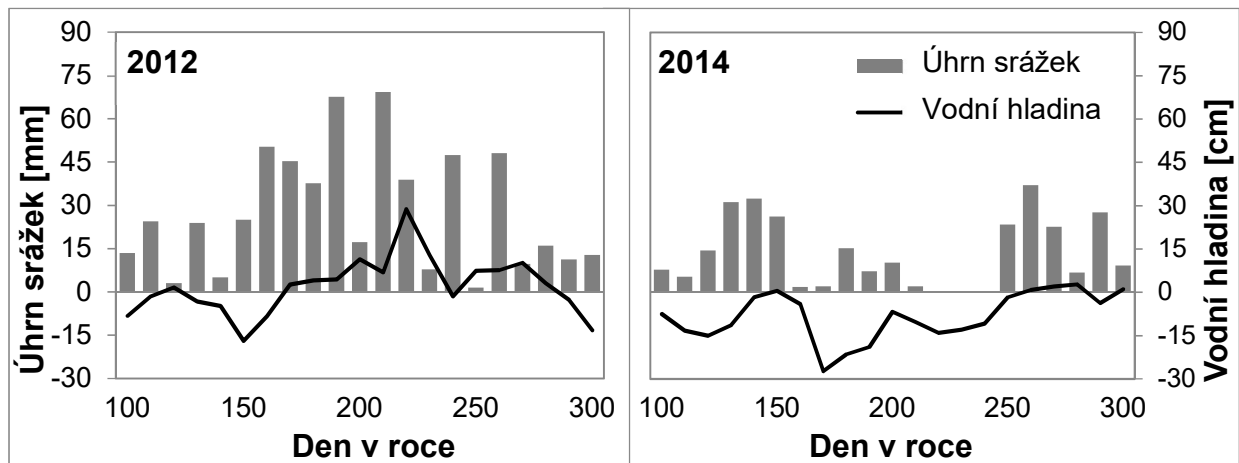
V rámci kultivačního pokusu vykazovala data o rostlinné biomase (nadzemní a podzemní) normální rozdělení. Pro zjištění rozdílů mezi variantami bylo testováno několik proměnných – počet živých odnoží, délka nejdelší odnože, nadzemní biomasa (hmotnost sušiny vzorku) a podzemní biomasa (kořenů, oddenků a bází v jednotlivých vrstvách vzorku). Pro testování vlivu vodního režimu na jednotlivé proměnné byla užita jednocestná ANOVA v programu Statistica 10 (Statsoft, USA). Proměnné byly testovány pro různé části sezóny, tj. začátek, polovinu a konec vegetační sezóny v případě nedestruktivních měření a termíny sklizní v případě odběrů destruktivních, a to v každém roce zvlášť.

## 6 Výsledky

### 6.1 Terénní pokus

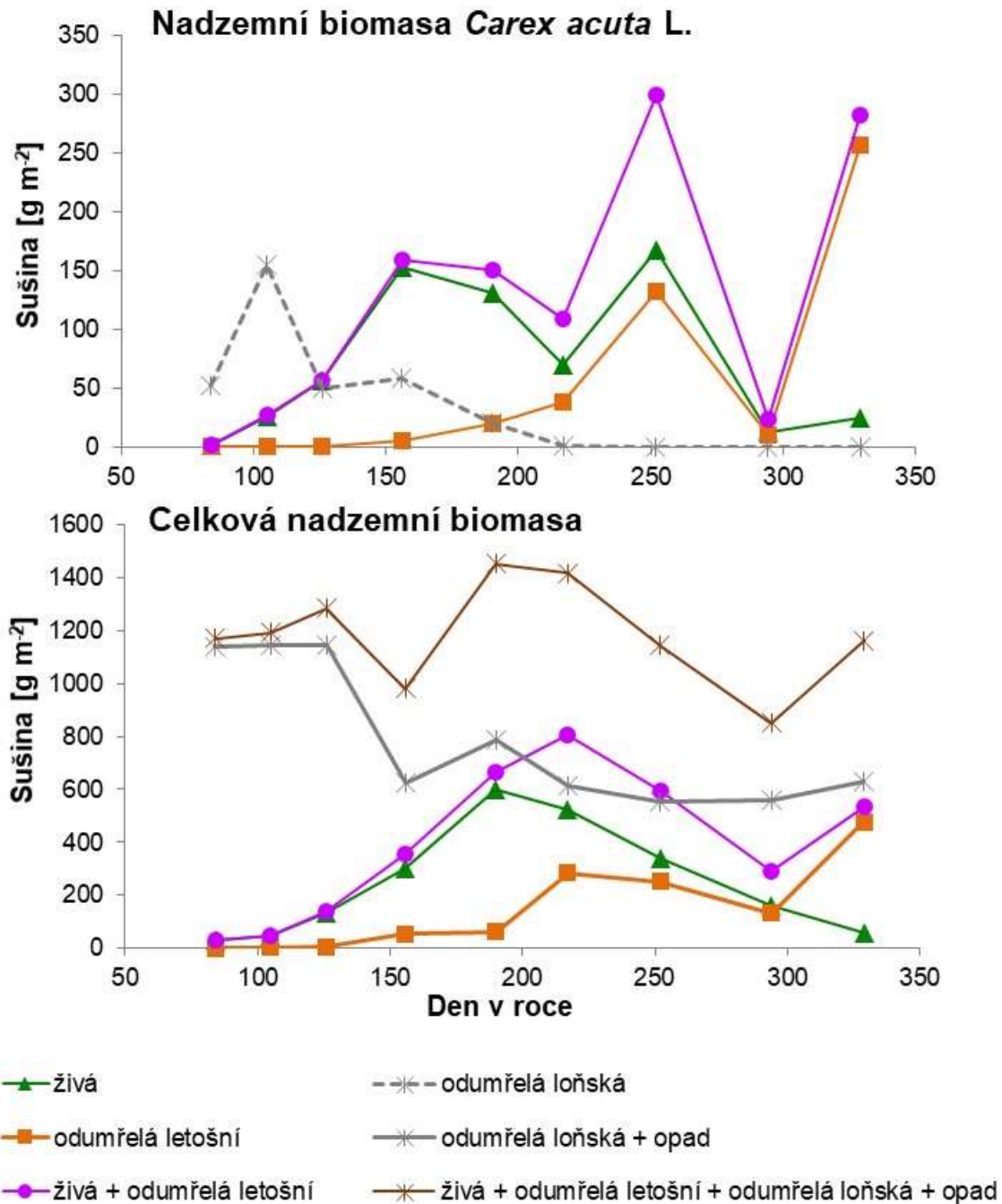
#### 6.1.1 Sezónní vývoj abiotických a biotických faktorů prostředí

Během obou let nebyly zaznamenány žádné extrémní projevy počasí, jako jsou vlny letních veder nebo povodňové události. Rok 2012 byl obecně vlhčí, s maximální vodní hladinou dosahující až 30 cm a mediánem 3 cm nad povrchem půdy. Během vegetační sezóny tak došlo k částečnému zaplavení bultů. Naopak rok 2014 byl sušší, s vodní hladinou zakleslou pod úroveň povrchu půdy téměř po celou vegetační sezónu a s mediánem 4 cm pod povrchem půdy (Obrázek 14). Teplota půdy v hloubce 5 cm byla v roce 2012  $12,6 \pm 3,9$  °C a v roce 2014  $11,8 \pm 2,1$  °C (Vítková et al. 2017).

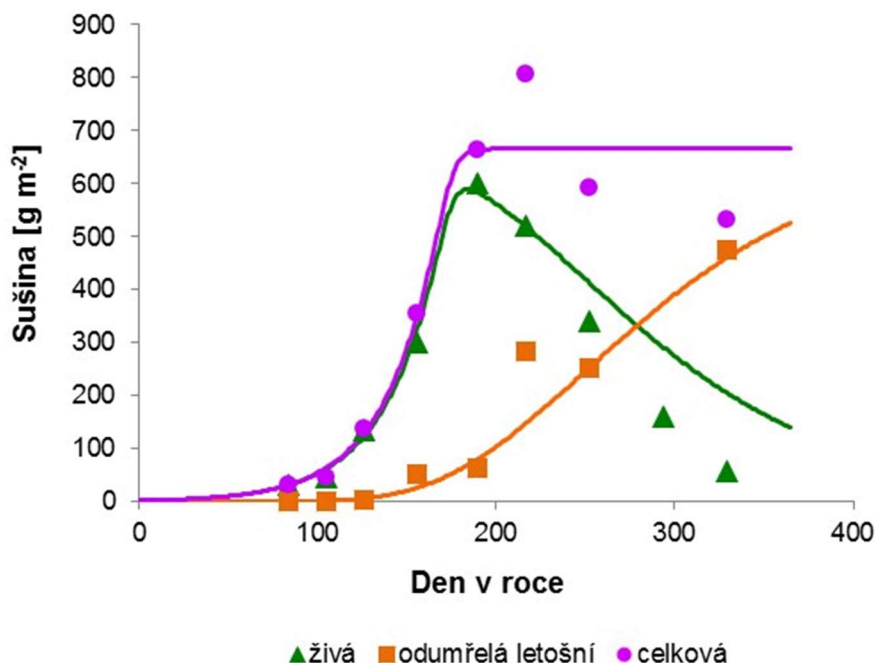


**Obrázek 14:** Sezónní chod srážek a vodní hladiny v roce 2012 a 2014. Sdílená data naměřená J. Duškem a S. Stellnerem na ekosystémové stanici ÚVGZ AV ČR, v.v.i..

Údaje o rostlinné biomase byly zjištěny pouze v roce 2014. Průměrná hustota bultů v porostu modelového mokřadu byla  $2,5 \text{ m}^{-2}$ . Průměrná výška bultu byla  $24 \pm 8$  cm (průměr  $\pm$  směrodatná odchylka,  $n = 56$ ). Množství celkové nadzemní biomasy (tj. živá a odumřelá biomasa všech přítomných rostlinných druhů) v roce 2014 stoupalo až do konce června a zůstalo na svém sezónním maximu až do září. Toto sezónní maximum nadzemní biomasy (zjištěné na základě tří po sobě následujících destruktivních odběrů v červnu až září) bylo  $0,69 \pm 0,11 \text{ kg m}^{-2}$  (Obrázek 15 a 16). Sezónní maximum nadzemní biomasy *C. acuta* bylo  $0,18 \pm 0,08 \text{ kg m}^{-2}$ , což představovalo asi čtvrtinu z celkové nadzemní biomasy (Obrázek 15). Hustota odnoží *C. acuta* na ploše činila  $195 \pm 44 \text{ m}^{-2}$ .



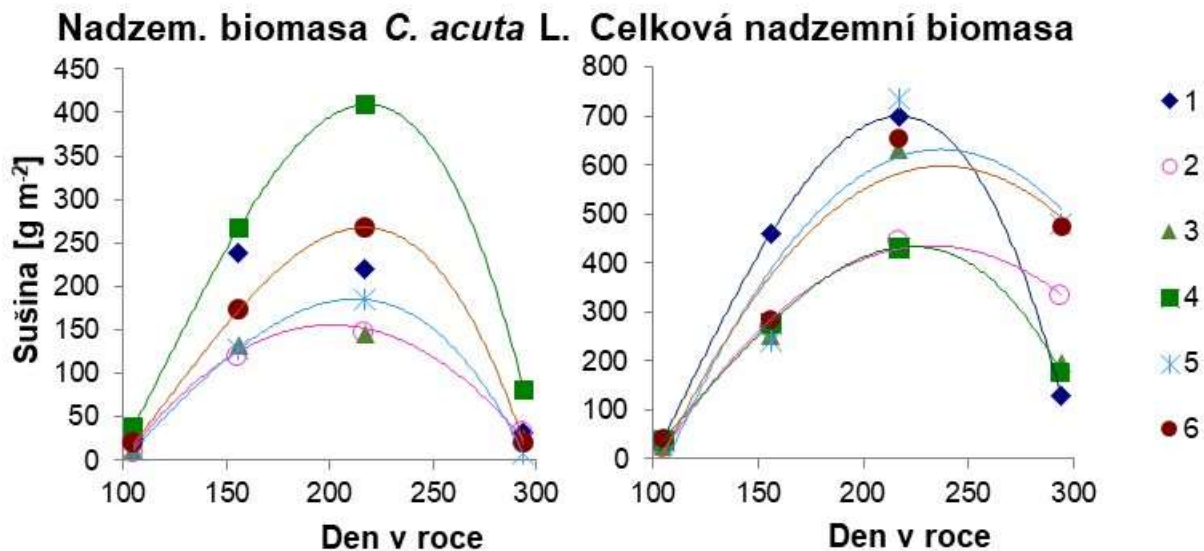
**Obrázek 15:** Sezónní vývoj nadzemní biomasy v roce 2014. Hmotnosti sušiny byly získány destruktivní metodou z celé plochy Mokřých luk.



**Obrázek 16:** Sezónní vývoj celkové nadzemní biomasy porostu na modelovém mokřadu v roce 2014. Hmotnosti sušiny byly získány destruktivní metodou. Každý bod představuje průměr ze dvou vzorků o ploše 1 m<sup>2</sup>. Naměřená data jsou proložena křivkami modelovanými v programu Eureka (proložení křivek provedl J. Čížek).

V prostoru samotných emisních komor s bulty (0.145 m<sup>2</sup>), bylo v období sezónního maxima (červen až srpen 2014) napočteno nedestruktivní metodou  $66 \pm 8$  kusů odnoží *C. acuta* (průměr  $\pm$  směrodatná odchylka, n=6). Počet odnoží i výsledná hmotnost sušiny živých rostlin se lišila mezi jednotlivými lokalitami emisních komor v závislosti na velikosti bultu a převaze rostlinného druhu. Nejspecifičtější byla komora č. 4, v níž byl bult tvořen pouze odnožemi *C. acuta*, které dosahovaly nejvyšší biomasy ze všech lokalit. Celková živá nadzemní biomasa byla však na komoře č. 4 nejnižší. Na konci října byl zaznamenán značný pokles živé biomasy u lokalit s dominantní *C. acuta* (zejména komora č. 1 a 4). Naproti tomu, hmotnosti sušiny živých rostlin na lokalitách s vysokým výskytem *Glyceria maxima* (zejména komora č. 5 a 6) setrvaly na vyšších hodnotách déle do podzimu (Obrázek 17). To souviselo s vytvářením nových vegetativních odnoží *G. maxima* ve druhé polovině vegetační sezóny.





**Obrázek 17:** Odhad hmotnosti sušiny živých rostlin (nedestruktivní metoda) v jednotlivých emisních komorách s bulty v roce 2014. Data byla proložena polynomy II a III řádu. Sušina byla přepočítána k sezónnímu maximu živé biomasy na celé ploše (tj. 600 g m<sup>-2</sup>). Legenda udává číslo emisní komory.

### 6.1.2 Toky CO<sub>2</sub>

Toky CO<sub>2</sub> byly několikanásobně vyšší z ploch s vegetací než ze šlenků (Tabulka 2). Během vlhčího roku 2012 byly mediány emisí CO<sub>2</sub> z bultu 7,43 a ze šlenku 1,05 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. V sušším roce 2014 byly hodnoty o něco nižší, bult emitoval 5,24 a šlenk 1,02 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. Rozdíly v emisích CO<sub>2</sub> mezi plochami s bulty a plochami se šlenky byly pozorovány během celé sezóny v obou letech a byly vysoce statisticky průkazné (Tabulka 3). Toky CO<sub>2</sub> se signifikantně nelišily mezi jednotlivými lokalitami s bulty, ani mezi lokalitami umístěnými v přilehlých šlencích (Tabulka 4).

**Tabulka 2:** Sezónní mediány vodní hladiny a toků CO<sub>2</sub>-C [g m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup>], naměřených v manuálních komorách (0.145 m<sup>2</sup>) s bulty a šlenky. N – počet měření, B – bult, Š – šlenk, B-Š – toky zprostředkované rostlinami.

Rok	Lokalita	Vodní hladina [cm]	N	CO <sub>2</sub> -C [g.m <sup>-2</sup> .den <sup>-1</sup> ]		
				B	Š	B-Š
2012	1	-0,3	17	8,71	1,17	7,54
	2	0,24	18	7,13	0,96	6,17
	3	-1,65	18	7,27	1,34	5,93
	4	2,98	17	9,16	0,74	8,43
	5	3,28	18	5,60	0,93	4,67
	6	-0,28	17	6,91	1,07	5,84
2014	1	-3,78	25	5,22	0,83	4,39
	2	-4,83	25	4,66	1,03	3,63
	3	-5,66	25	5,01	1,41	3,60
	4	-1,66	25	5,12	1,06	4,05
	5	-2,18	25	5,70	0,93	4,78
	6	-4,83	25	8,12	0,75	7,38

**Tabulka 3:** Statistické hodnocení rozdílů v emisích CO<sub>2</sub>-C mezi plochami s bulty a plochami se šlenky, v jednotlivých letech. N – počet měření, Df – stupeň volnosti, H – vypočítaná hodnota Kruskal-Wallisova testu, P – hladina významnosti. Signifikantní efekty jsou zvýrazněny tučně.

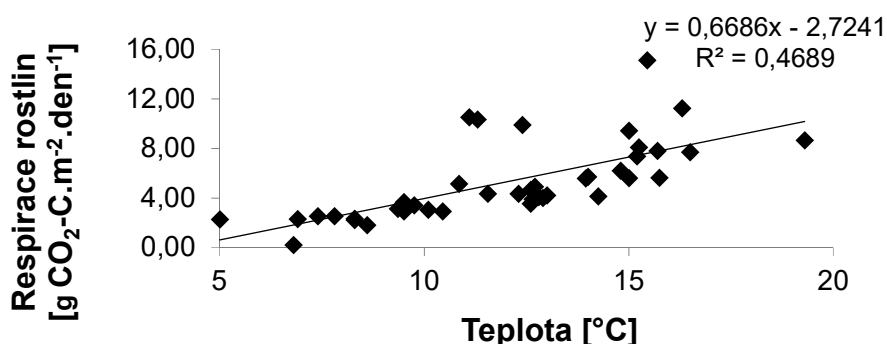
Plyn	Rok	N	Df	H	P
CO <sub>2</sub> -C	2012	210	1	139,14	<b>&lt;0.0001</b>
CO <sub>2</sub> -C	2014	300	1	200,89	<b>&lt;0.0001</b>

**Tabulka 4:** Statistické hodnocení rozdílů v emisích CO<sub>2</sub>-C mezi lokalitami v rámci ploch emisních manuálních komor s bulty a ploch se šlenky, v jednotlivých letech. N – počet měření, Df – stupeň volnosti, H – hodnota Kruskal-Wallisova testu, P – hladina významnosti.

Plyn	Typ komory	Rok	N	Df	H	P
CO <sub>2</sub> -C	Šlenk	2012	105	5	8.493747	0.1310
CO <sub>2</sub> -C	Šlenk	2014	150	5	4.750247	0.4471
CO <sub>2</sub> -C	Bult	2012	105	5	5.336416	0.3762
CO <sub>2</sub> -C	Bult	2014	150	5	6.894296	0.2286

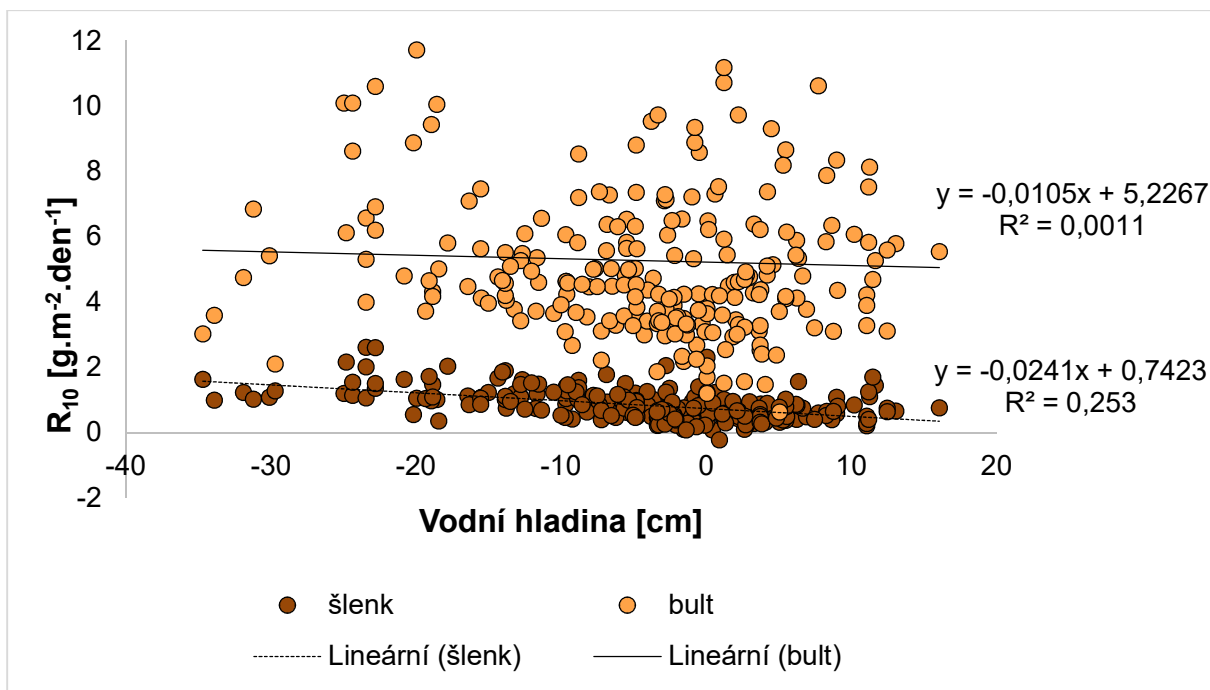
#### 6.1.2.1 Vliv abiotických a biotických faktorů na toky CO<sub>2</sub>

S rostoucí teplotou půdy v hloubce 5 cm se emise CO<sub>2</sub> zvyšovaly. Teplota půdy v hloubce 5 cm vysvětlila 19 % z celkové variance množství emisí CO<sub>2</sub> ze šlenků a 54 % z bultů. Emise ze samotných rostlin byly ovlivněny teplotou z 47 % (Obrázek 18). Sezónní medián R<sub>10</sub> (tok CO<sub>2</sub> normalizovaný na teplotu 10 °C) byl v roce 2012 z bultů 5,43 a ze šlenků 0,74 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. V sušším roce 2014 byl medián R<sub>10</sub> z bultů 4,78 a ze šlenků 0,96 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>.

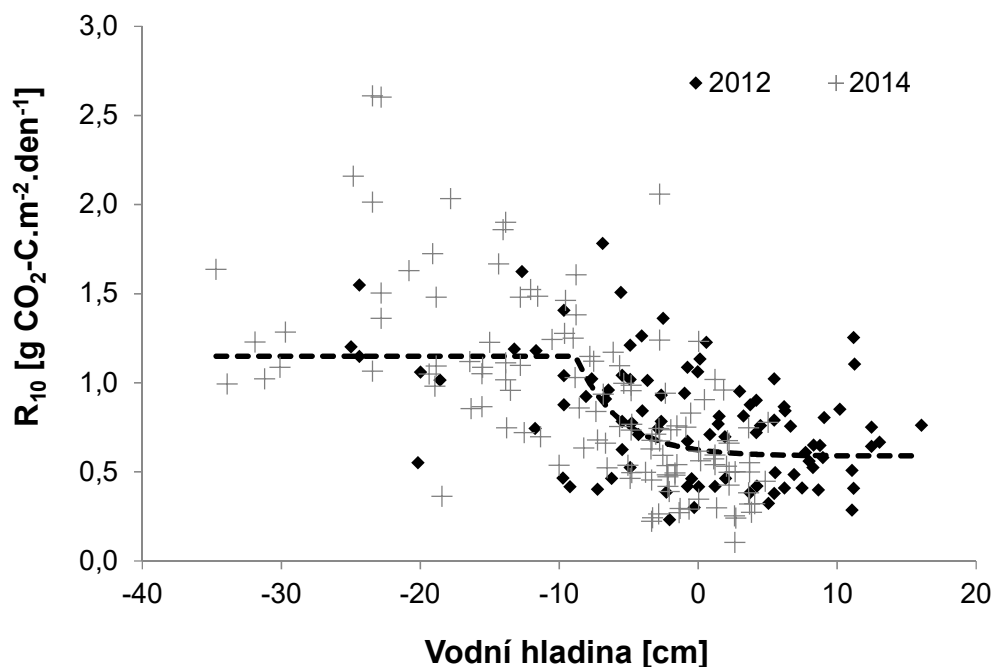


**Obrázek 18:** Respirace samotných rostlin v manuálních komorách naměřená v průběhu sezóny 2012 a 2014 [g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>] v závislosti na teplotě půdy v hloubce 5 cm.

Vliv výšky vodní hladiny na hodnoty R<sub>10</sub> se lišil mezi bulty a šlenky. Zatímco v případě bultů žádný vliv prokázán nebyl, u šlenků hodnoty R<sub>10</sub> klesaly s rostoucí vodní hladinou (Obrázek 19). Generalizovaná logistická křivka proložená daty zjištěnými ve šlencích prokázala zřetelný pokles hodnot R<sub>10</sub> při výšce vodní hladiny 10 cm pod úroveň povrchu půdy (Obrázek 20) a vysvětlila 33 % variance. Horní asymptota křivky odpovídala vysušené půdě a hodnoty R<sub>10</sub> dosahovaly v průměru 1,5 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. Spodní asymptota odpovídala zaplavené půdě a průměrné hodnoty R<sub>10</sub> činily 0,59 g C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>.



**Obrázek 19:** Normalizovaná respirace k 10 °C ( $R_{10}$ ) v manuálních komorách se šlenky a bulty v závislosti k vodní hladině, zjištěná v letech 2012 a 2014.



**Obrázek 20:** Vliv vodní hladiny na emise CO<sub>2</sub>-C ze šlenků, vyjádřeno jako  $R_{10}$ , v jednotlivých letech. Závislost znázorňuje křivka generalizované logistické funkce, kterou v rámci společného projektu proložil daty z let 2012 a 2014 J. Čížek.

Analýza kovariance potvrdila vliv vodní hladiny na  $R_{10}$  ze samotných rostlin. V případě celých bultů podobná závislost prokázána nebyla. Pro šlenky byl vliv vodní hladiny potvrzen pouze pro sušší rok 2014, v roce 2012 byla hodnota významnosti hraniční. Vliv dynamiky vodní hladiny nebyl prokázán (Tabulka 5).

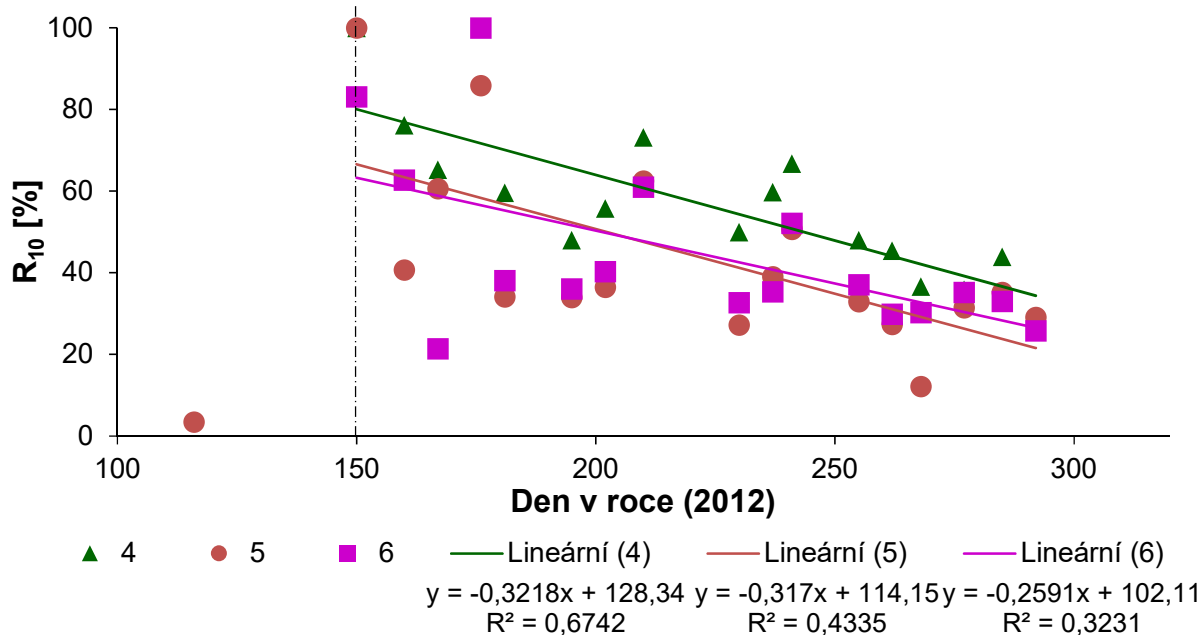
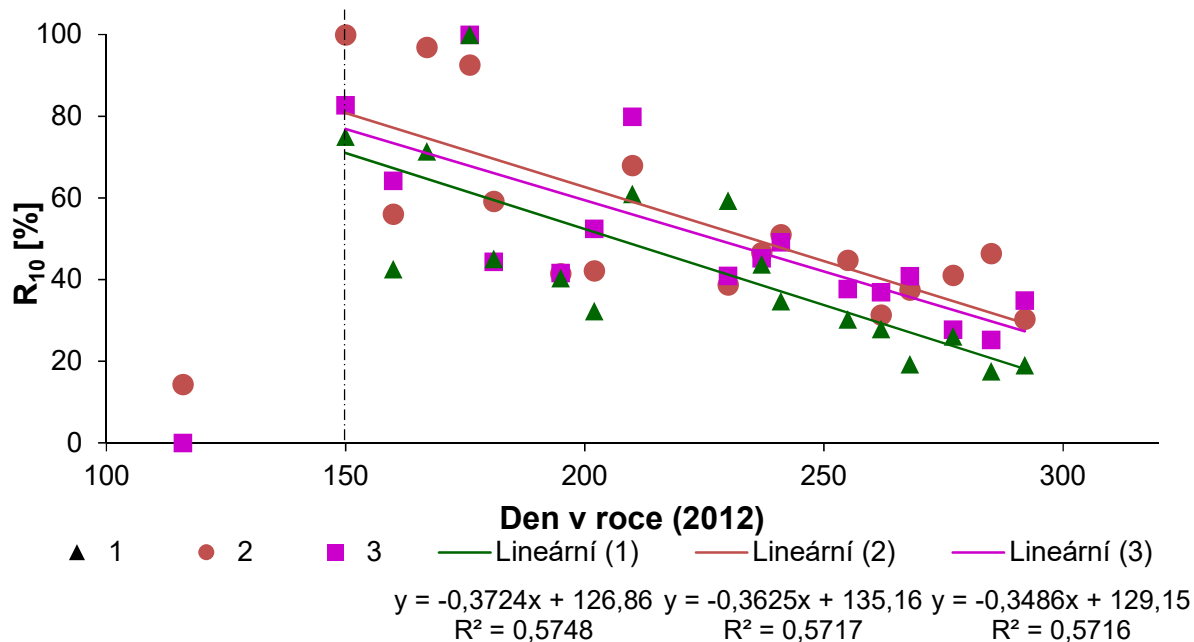
Aby bylo možné lépe pochopit vlastní význam rostlin v celkových emisích  $CO_2$  z ekosystému, byly hodnoty  $R_{10}$  vztaženy k biomase rostlin. Regresní rovnice však žádnou souvislost mezi těmito proměnnými nepotvrdila. Následně byl testován vliv kategoriální proměnné „produkce“ (růst, maximum biomasy a pokles – blíže popsáno v kapitole 5.1.1.) na  $R_{10}$ . Analýza kovariance potvrdila vysoce signifikantní vliv produkce na  $R_{10}$  z bultů i ze samotných rostlin nacházejících se v komorách s bulty, a to v obou letech (Tabulka 5).

**Tabulka 5:** Vliv hlavních abiotických faktorů na toky  $R_{10}$  ( $CO_2$ ), testovaných pomocí analýzy kovariance. *B* – toky z bultů, *Š* – toky ze šlenků, (*B-Š*) – toky zprostředkované rostlinami. *VH* – výška vodní hladiny, *DY* – dynamika výšky vodní hladiny,  $R^2$  – determinant kovariance celého modelu, *Df* – stupně volnosti, *F* – hodnotící faktor, *P* – hladina významnosti. Produkce popisuje stav, v němž se produkce biomasy nacházela během vegetačního období – růst, maximum biomasy a pokles. Signifikantní efekty jsou zvýrazněny tučně.

Typ	Faktor	2012				2014			
		$R^2$	Df	F	P	$R^2$	Df	F	P
B	výška vodní hl. (VH)		1	2,508	0,117		1	0,685	0,410
	dynam. VH (DY)		1	0,447	0,506		1	0,702	0,404
	Produkce		2	25,937	<b>&lt;0,001</b>		2	3,450	<b>0,035</b>
	Reziduum		89				127		
	celý model	0,057	4	1,903	0,114	0,057	4	1,903	0,114
Š	výška vodní hl. (VH)		1	3,807	0,054		1	5,678	<b>0,019</b>
	dynam. VH (DY)		1	0,052	0,820		1	0,209	0,648
	Reziduum		93				129		
	celý model	0,060	2	4,093	<b>0,019</b>	0,060	2	4,093	<b>0,019</b>
B-Š	výška vodní hl. (VH)		1	4,634	<b>0,034</b>		1	3,938	<b>0,049</b>
	dynam. VH (DY)		1	0,623	0,432		1	0,784	0,378
	Produkce		2	26,621	<b>&lt;0,001</b>		2	5,815	<b>0,004</b>
	Reziduum		89				127		
	celý model	0,084	4	2,926	<b>0,024</b>	0,084	4	2,926	<b>0,024</b>

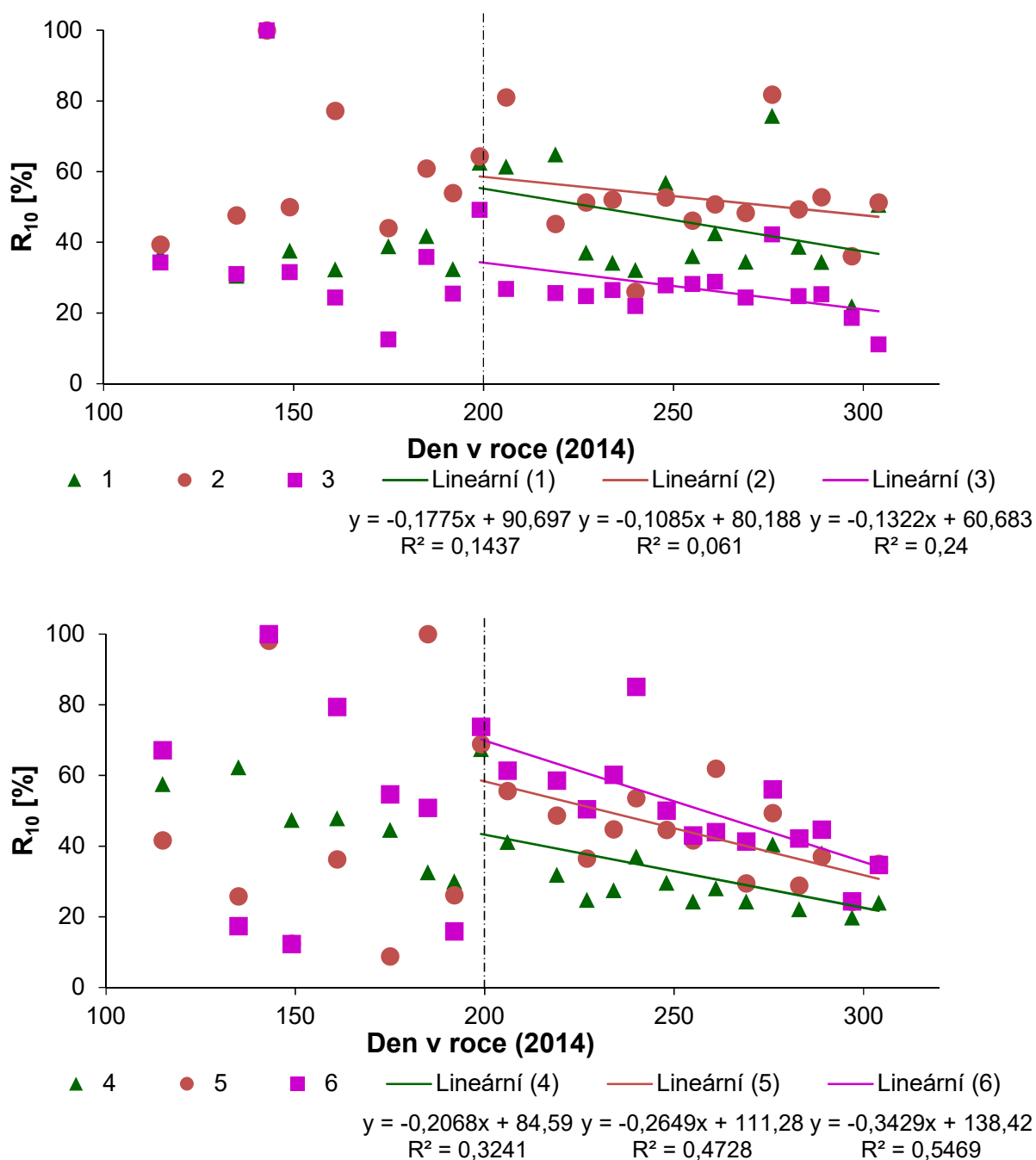
Respirace ( $R_{10}$ ) zprostředkovaná samotnými rostlinami vykazovala sezónní chod s maximem na přelomu května a června v obou letech (Obrázek 21 a 22). V roce 2012 byl pokles  $R_{10}$  pozorován od června (den 150–300). Sezónní chod vysvětlil přibližně polovinu hodnot  $R_{10}$ .

Těsnost vztahu se lišila mezi jednotlivými komorami (hodnoty  $R^2$  byly v rozmezí 0,32 až 0,67) (Obrázek 21).



**Obrázek 21:**  $R_{10}$  samotných rostlin v manuálních komorách v roce 2012 (tj. emise  $\text{CO}_2$  z rostlin vyjádřená jako % z maxima  $R_{10}$ ). Symboly označují jednotlivé lokality emisních komor s butly (komora č. 1 až 6). Pro každou lokalitu je vynesena spojnice lineárního trendu (barevně odpovídá symbolům) a zobrazena rovnice trendu s determinačním koeficientem  $R^2$ .

V roce 2014 byl pokles  $R_{10}$  pozorován až od srpna (den 200–300). Těsnot vztahů byla podstatně nižší než v roce 2012 (Obrázek 21). Hodnoty se značně lišily mezi jednotlivými komorami (hodnoty  $R^2$  byly v rozmezí 0,06 až 0,55) (Obrázek 22).



**Obrázek 22:**  $R_{10}$  samotných rostlin v manuálních komorách v roce 2014 (tj. emise  $CO_2$  z rostlin vyjádřená jako % z maxima  $R_{10}$ ). Symboly označují jednotlivé lokality emisních komor s butly (komora č. 1 až 6). Pro každou lokalitu je vynesena spojnice lineárního trendu (barevně odpovídá symbolům) a zobrazena rovnice trendu s determinačním koeficientem  $R^2$ .

### 6.1.3 Toky CH<sub>4</sub>

Toky CH<sub>4</sub> byly obecně vyšší z ploch s vegetací než ze šlenků (Tabulka 6). Během vlhčího roku 2012 byly mediány emisí CH<sub>4</sub> z bultů 17,13 a ze šlenků 6,79 mg C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. V sušším roce 2014 byly hodnoty výrazně nižší, pro bulty jen 2,34 a pro šlenky 1,29 mg C.m<sup>-2</sup>.den<sup>-1</sup>. Rozdíly v emisích CH<sub>4</sub> mezi plochami s bulty a plochami se šlenky byly statisticky vysoce průkazné v roce 2012. V roce 2014 dosahovala hladina významnosti hraniční hodnoty (Tabulka 7). Statistickým zhodnocením jednotlivých párů komor byly zjištěny průkazně vyšší toky CH<sub>4</sub> z bultů než z přilehlých šlenků na pěti lokalitách ze šesti v roce 2012 a na čtyřech v roce 2014. Průkazně nižší toky z bultů než z přilehlých šlenků byly nalezeny u dvou lokalit v roce 2014 (Tabulka 6). V obou letech se emise CH<sub>4</sub> značně lišily mezi jednotlivými lokalitami s bulty a mezi lokalitami se šlenky (Tabulka 6 a 8, Obrázek 23). Výrazně nejvyšší byly emise na lokalitě č. 4.

**Tabulka 6:** Sezónní mediány vodní hladiny a toků CH<sub>4</sub>-C [mg m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup>], naměřených v manuálních komorách (0.145 m<sup>2</sup>) s bulty a šlenky. N – počet měření, B – toky z bultů, Š – toky ze šlenků, B-Š – toky zprostředkované rostlinami. Písmena, uvedená vedle toků CH<sub>4</sub>-C, poukazují na signifikantní odlišnost v sloupci pro daný rok. Hvězdička ukazuje průkazné rozdíly v tocích CH<sub>4</sub>-C mezi bultem a přilehlým šlenkem při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ . Křížky indikují průkazně vyšší (†) nebo nižší (X) toky CH<sub>4</sub>-C z bultu než z přilehlého šlenku při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ .

Rok	Lokalita	Vodní hladina [cm]	N	CH <sub>4</sub> -C [mg m <sup>-2</sup> den <sup>-1</sup> ]					
				B		Š		B-Š	
2012	1	-0.03	17	7.60	a	1.10	a	6.50	*†
	2	0.24	18	16.88	ac	4.57	ab	12.31	*†
	3	-1.65	18	6.95	a	6.61	abc	0.34	
	4	2.98	17	311.94	d	52.16	c	259.78	*†
	5	3.28	18	39.07	bcd	10.97	abc	28.10	*†
	6	-0.28	17	41.22	bcd	26.68	bc	14.54	†
2014	1	-3.78	23	2.23	ac	0.57	a	1.66	*†
	2	-4.83	23	0.70	a	3.50	b	-2.80	*X
	3	-5.66	23	0.83	a	1.19	ab	-0.36	*X
	4	-1.66	23	9.87	b	2.16	ab	7.71	*†
	5	-2.18	23	6.58	bc	0.73	ab	5.85	*†
	6	-4.83	17	7.17	bc	1.25	ab	5.92	†

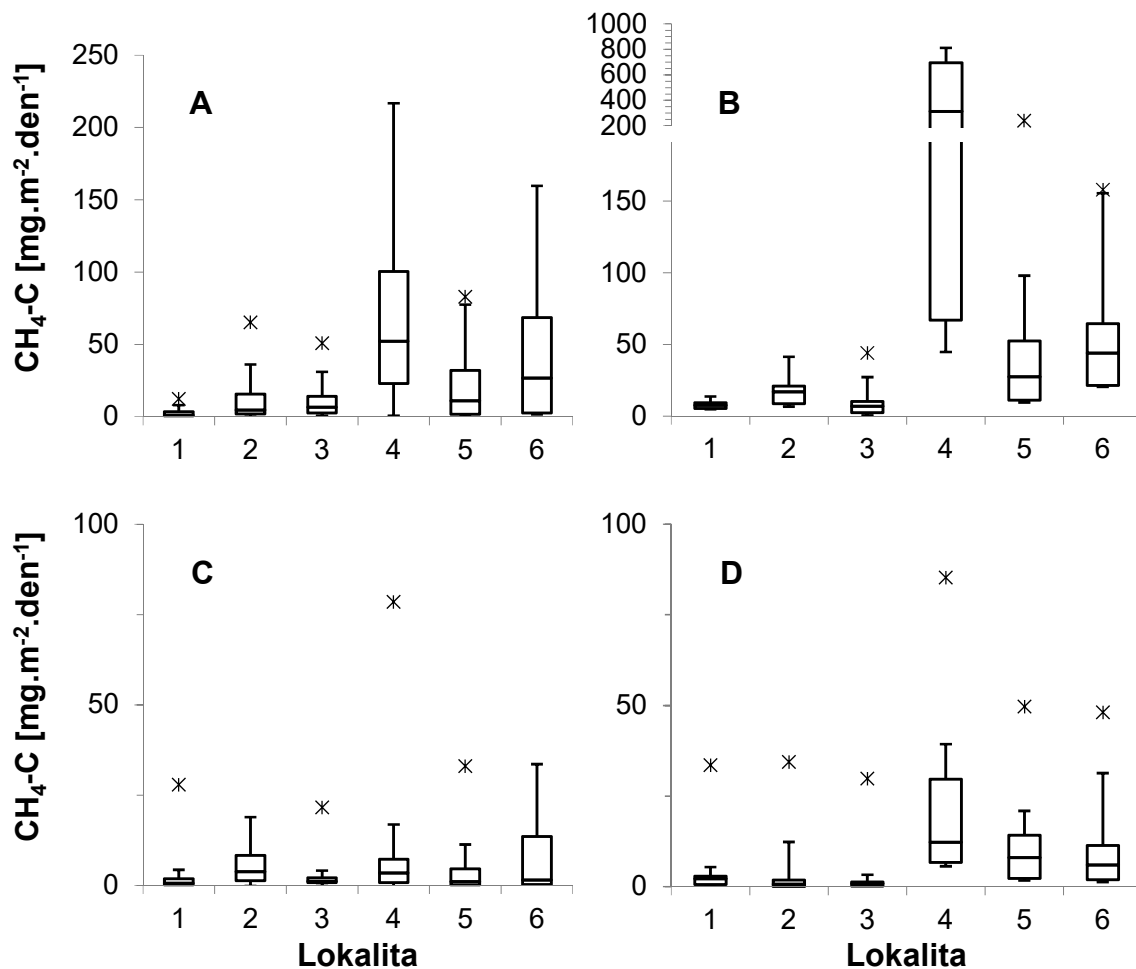


**Tabulka 7:** Statistické hodnocení rozdílů v emisích CH<sub>4</sub>-C mezi plochami s bulty a plochami se šlenky v jednotlivých letech; N – počet měření, Df – počet stupňů volnosti, H – vypočítaná hodnota Kruskal-Wallisova testu, P – hladina významnosti. Signifikantní efekty jsou zvýrazněny tučně.

Plyn	Rok	N	Df	H	P
CH <sub>4</sub> -C	2012	210	1	13,08	<b>&lt;0.0001</b>
CH <sub>4</sub> -C	2014	300	1	3,95	<b>0.0467</b>

**Tabulka 8:** Statistické hodnocení rozdílů v emisích CH<sub>4</sub>-C mezi lokalitami v rámci ploch emisních manuálních komor s bulty a ploch se šlenky, v jednotlivých letech. N – počet měření, Df – stupeň volnosti, H – vypočítaná hodnota Kruskal-Wallisova testu, P – hladina významnosti. Signifikantní efekty jsou zvýrazněny tučně.

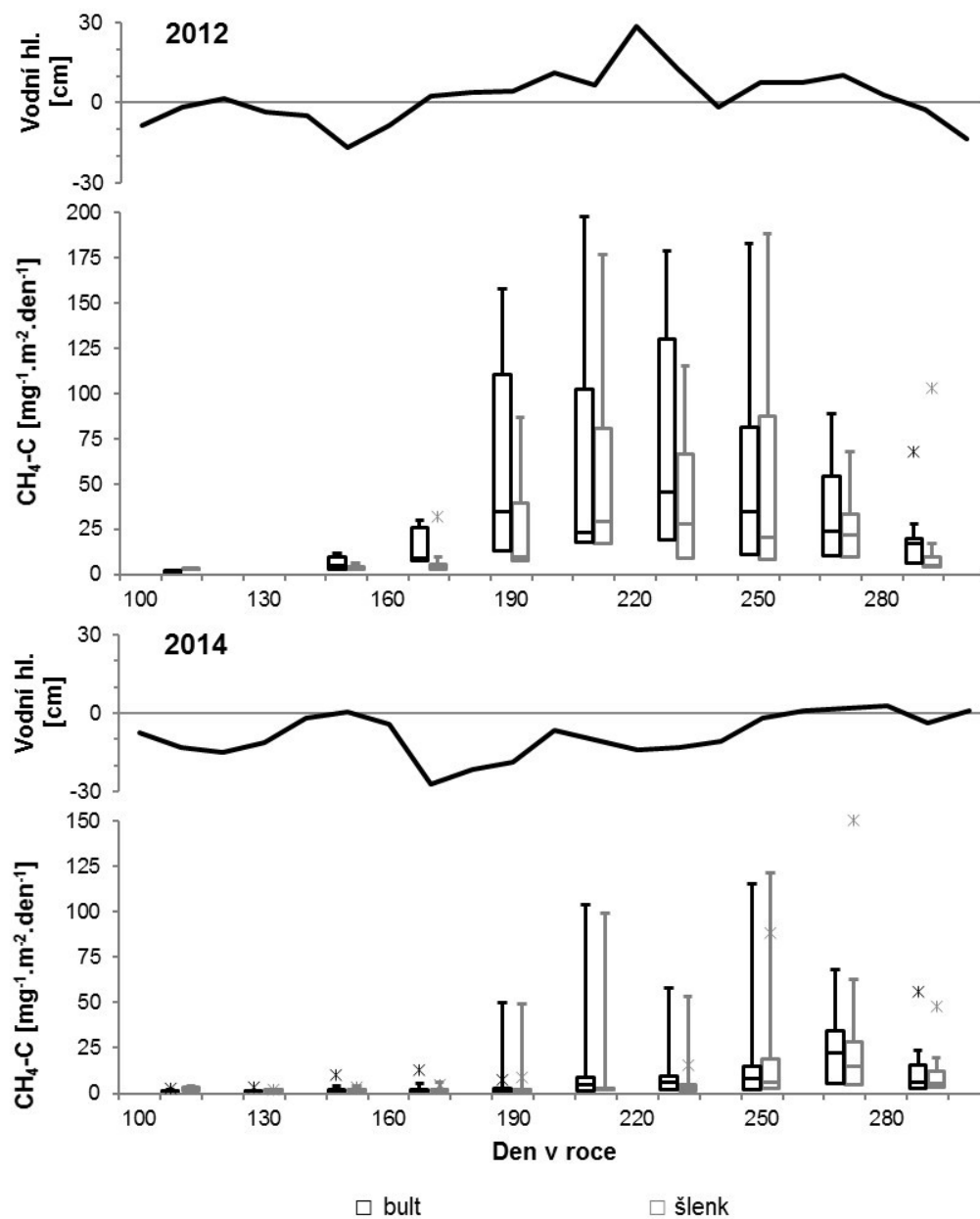
Plyn	Typ komory	Rok	N	Df	H	P
CH <sub>4</sub> -C	Šlenk	2012	105	5	30.070	<b>&lt; 0.0001</b>
CH <sub>4</sub> -C	Šlenk	2014	150	5	15.166	<b>0.0097</b>
CH <sub>4</sub> -C	Bult	2012	105	5	47.176	<b>&lt; 0.0001</b>
CH <sub>4</sub> -C	Bult	2014	150	5	56.381	<b>&lt; 0.0001</b>



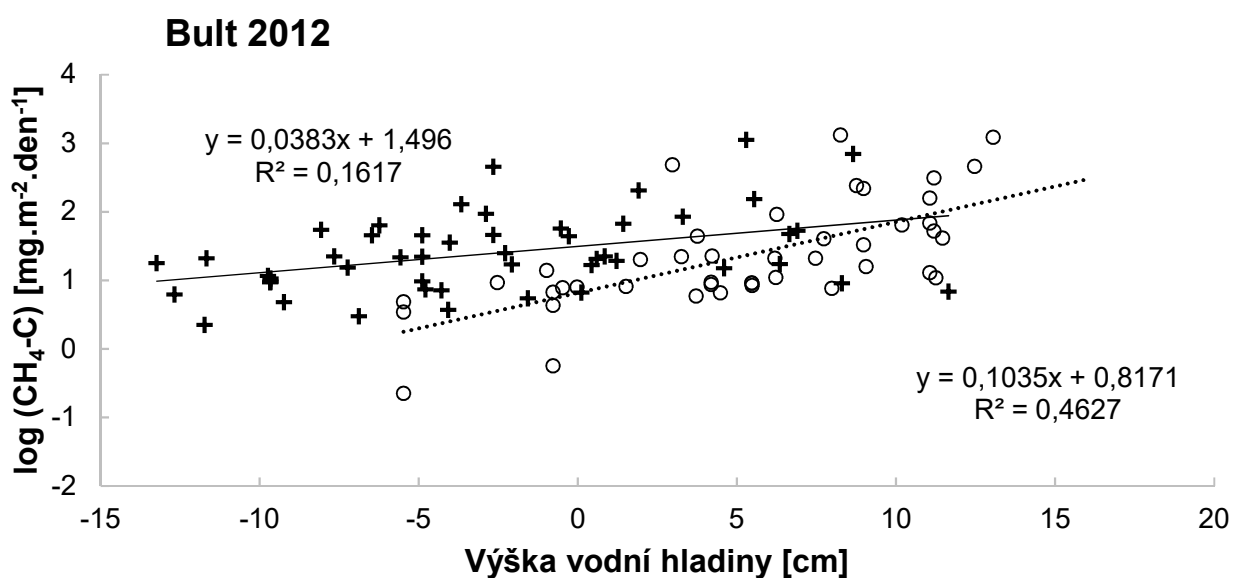
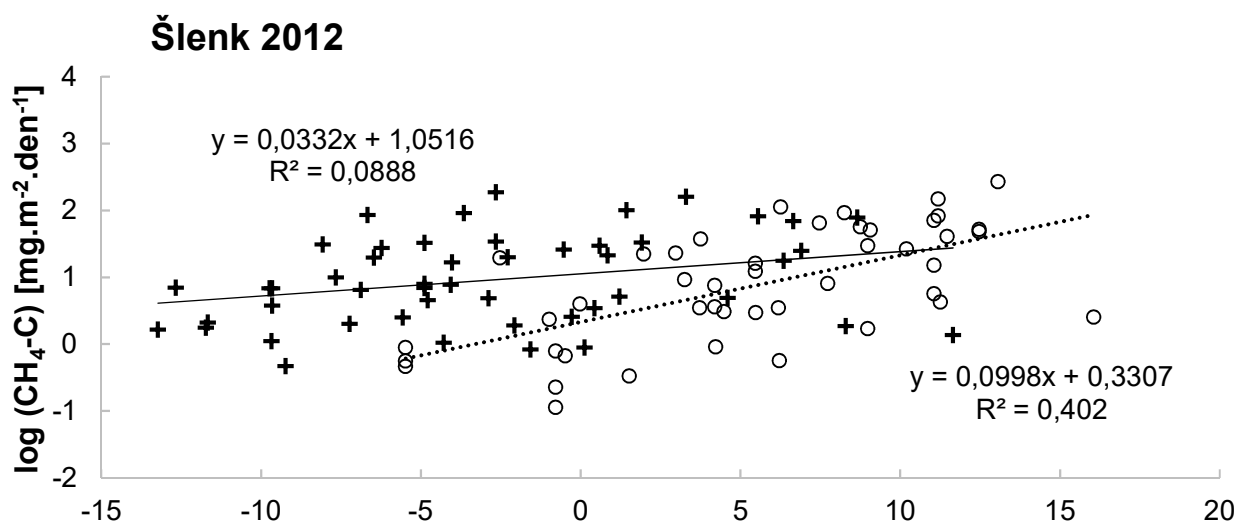
**Obrázek 23:** Velikost emisí CH<sub>4</sub>-C naměřených na jednotlivých emisních komorách. Krabicové grafy ukazují mediány, kvartily a rozpětí. A – komory se šlenky v roce 2012, B – komory s bulvy v roce 2012, C – komory se šlenky v roce 2014, D – komory s bulvy v roce 2014.

#### 6.1.3.1 Vliv abiotických a biotických faktorů na toky CH<sub>4</sub>

Sezónní chody toků CH<sub>4</sub> zhruba kopírovaly sezónní chody vodní hladiny. V roce 2012, kdy byla plocha zaplavena po téměř celou vegetační sezónu, byla tato závislost zcela evidentní. Během suššího roku 2014 již nebyla natolik zřetelná, ale byla pozorována také (Obrázek 24). S vyšší vodní hladinou byly emise CH<sub>4</sub> vyšší. Nicméně byl zjištěn vliv dynamiky vodní hladiny, tzn. zda před měřením emisí CH<sub>4</sub> došlo k nárůstu nebo naopak k poklesu vodní hladiny na komoře. Toky CH<sub>4</sub> byly obecně nižší po nárůstu vodní hladiny než po jejím zaklesnutí (Obrázek 25 a 26).

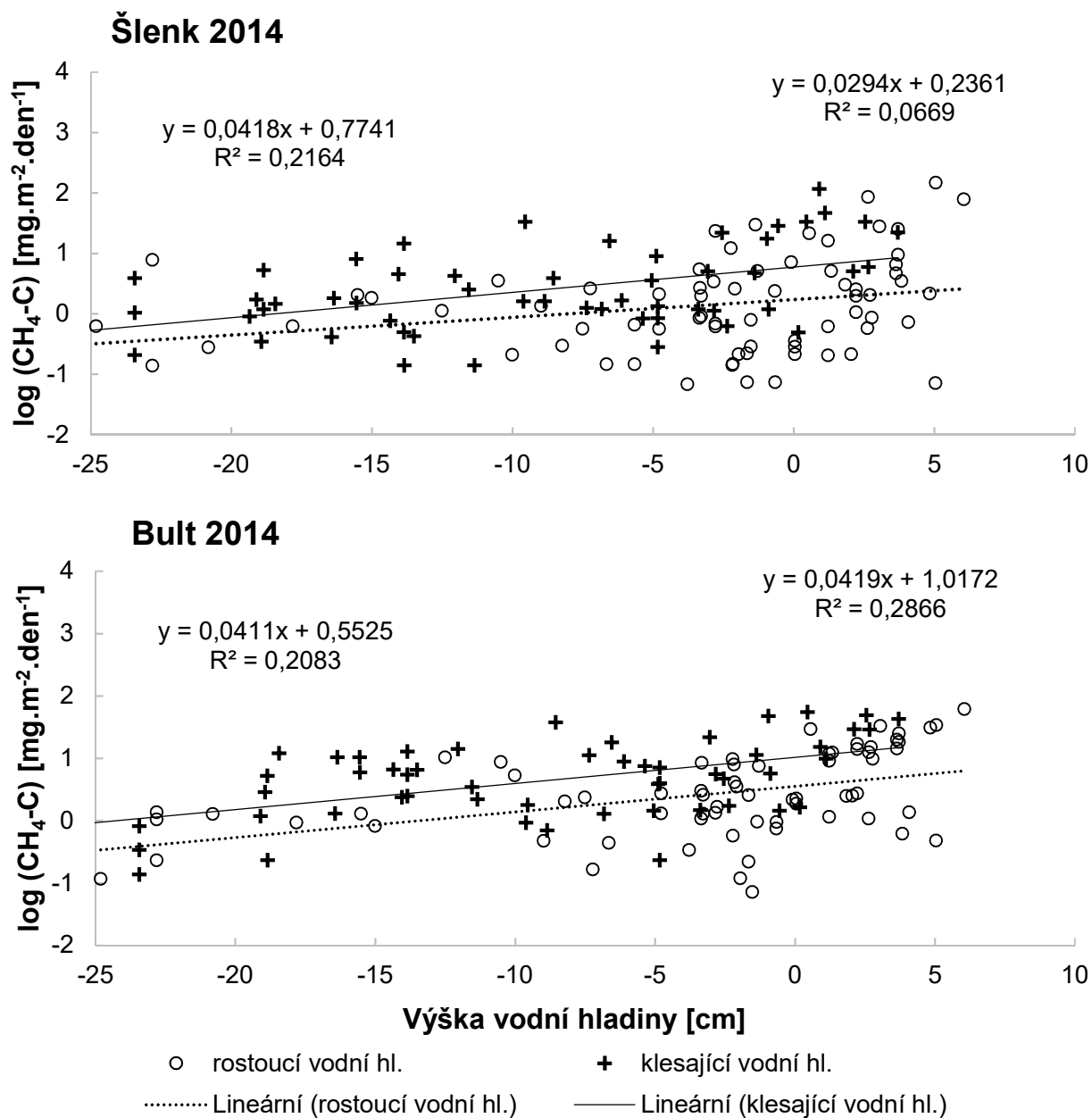


**Obrázek 24:** Sezónní chody vodní hladiny a toků CH<sub>4</sub>-C z bultů a šlenků během vegetační sezóny 2012 a 2014. Krabicové grafy ukazují mediány, kvartily a rozpětí.



- rostoucí vodní hl.
  - + klesající vodní hl.
- ..... Lineární (rostoucí vodní hl.)
  - Lineární (klesající vodní hl.)

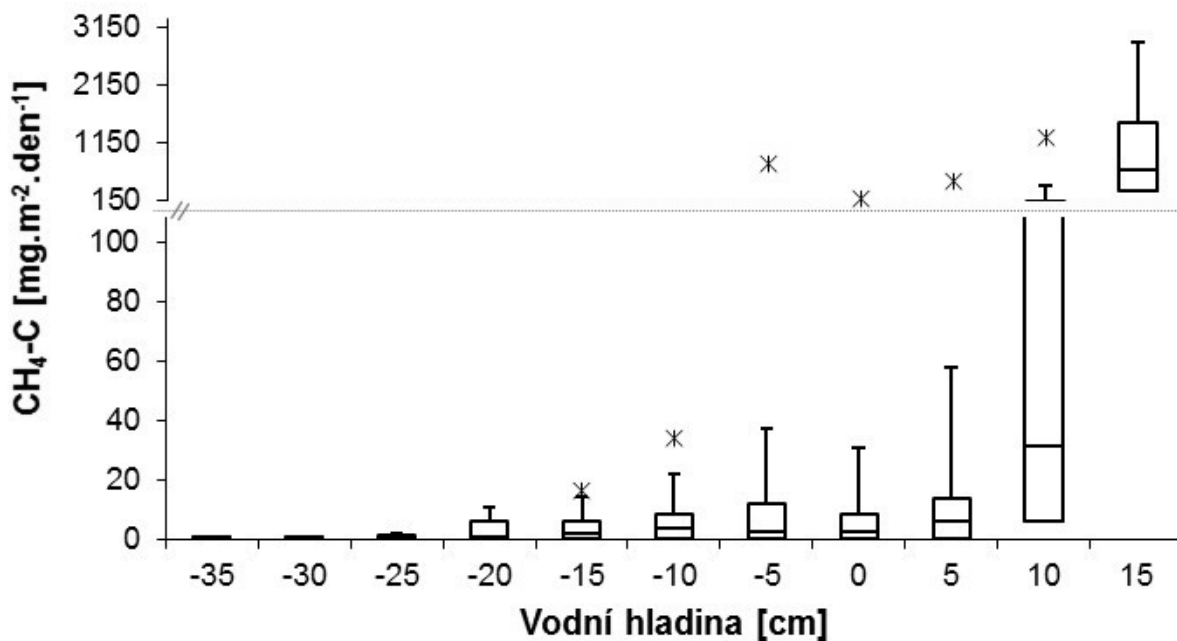
**Obrázek 25:** Závislost toků  $CH_4-C$  emitovaných z bultů a šlenků v roce 2012 na výšce a dynamice vodní hladiny. Regresní rovnice a determinační koeficienty pro klesající vodní hladinu jsou uvedeny vlevo a pro rostoucí vodní hladinu vpravo.



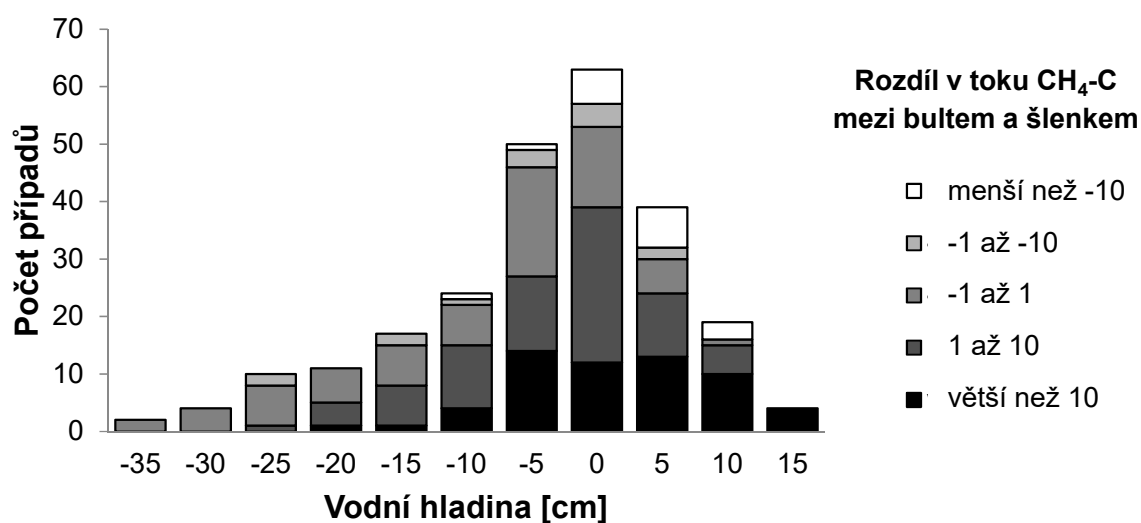
**Obrázek 26:** Závislost toků  $\text{CH}_4\text{-C}$  emitovaných z bultů a šlenků v roce 2014 na výšce a dynamice vodní hladiny. Regresní rovnice a determinační koeficienty pro klesající vodní hladinu jsou uvedeny vlevo a pro rostoucí vodní hladinu vpravo.

Toky  $\text{CH}_4$  z bultů byly obecně vyšší než toky ze šlenků (Tabulka 6, Obrázky 24, 27 a 28). Rozdíl vzniklý po odečtení toků  $\text{CH}_4$  ze šlenků od toků ze spárovaných bultů byl tedy obvykle kladný. Samotné rostliny emitovaly malé množství  $\text{CH}_4$  při vodní hladině v rozmezí od -20 do +5 cm. Prudký nárůst emisí  $\text{CH}_4$  byl pozorován při vodní hladině od 10 cm nad povrchem půdy (Obrázek 27). Po detailnějším zhodnocení dat byl nalezen kladný rozdíl toků  $\text{CH}_4$  zprostředkovaných samotnými rostlinami, u 60 % případů při vodní hladině od -10 do +5 cm a 80 % případů při vodní hladině vyšší než 5 cm. Kladné rozdíly vyšší než  $10 \text{ mg m}^{-2} \text{ den}^{-1}$  byly

četnější s rostoucí vodní hladinou a představovaly více než 50 % případů při vodní hladině vyšší než 5 cm. Záporné rozdíly toků  $\text{CH}_4$  byly méně četné, ačkoli malé rozdíly (okolo  $1 \text{ mg m}^{-2} \text{ den}^{-1}$ ) byly pozorovány v rozmezí všech naměřených výšek vodní hladiny. Záporné rozdíly vyšší než  $10 \text{ mg m}^{-2} \text{ den}^{-1}$  byly zjištěny převážně při vodní hladině nad povrchem půdy, s rostoucí četností s vyšší vodní hladinou (Obrázek 28). Tyto záporné rozdíly byly pravděpodobně způsobeny ebulicí ze šlenků.



**Obrázek 27:** Velikost emisí  $\text{CH}_4\text{-C}$ , zprostředkovaných rostlinami, vzhledem k vodní hladině v roce 2012 a 2014. Krabicové grafy ukazují mediány, kvartily a rozpětí.



**Obrázek 28:** Četnosti různě velkých rozdílů mezi toky CH<sub>4</sub>-C [mg m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup>] z bultů a přilehlých šlenků ve vztahu k vodní hladině. Kladné hodnoty představují situace, kdy bult emitoval více CH<sub>4</sub> než přilehlý šlenk.

Analýza kovariance potvrdila vliv vodní hladiny a její předchozí dynamiky (nárůst nebo pokles) na toky CH<sub>4</sub>, a to z obou typů komor a také ze samotných rostlin. Interakce mezi současnou vodní hladinou a její předchozí dynamikou (dynamika vodní hladiny) byla průkazná v roce 2012. To znamená, že toky CH<sub>4</sub> reagovaly na stejnou vodní hladinu rozdílně, pokud rostla nebo klesala (Tabulka 9).

Vliv teploty půdy na emise CH<sub>4</sub> prokázán nebyl, až na jedinou výjimku v roce 2014 (Tabulka 9).

Zjistit vliv produkce rostlin na toky CH<sub>4</sub> bylo obtížné, protože sezónní chody nadzemní biomasy v jednotlivých manuálních komorách byly sledovány pouze v roce 2014, kdy byly toky CH<sub>4</sub> velmi nízké. Sezónní chody sušiny nadzemní biomasy a ani produkce rostlin v bultech proto neměly průkazný vliv na toky CH<sub>4</sub> zprostředkované rostlinami (data nejsou uvedena). Jedinou výjimkou bylo sezónní maximum nadzemní sušiny *C. acuta* zjištěné v manuálních komorách s bulty (n=6), které průkazně korelovalo se sezónním mediánem toků CH<sub>4</sub> z bultů (R<sup>2</sup> = 0,719, df = 4, p = 0,0329).

**Tabulka 9:** Vliv hlavních abiotických faktorů na toky CH<sub>4</sub>-C, testovaných pomocí analýzy kovariance. B – toky z bultů, Š – toky ze šlenků, (B-Š) – toky zprostředkované rostlinami. VH – výška vodní hladiny, DY – dynamika výšky vodní hladiny, R<sup>2</sup> – determinant kovariance celého modelu, Df – stupně volnosti, F – hodnotící faktor, P – hladina významnosti. Signifikantní efekty jsou zvýrazněny tučně.

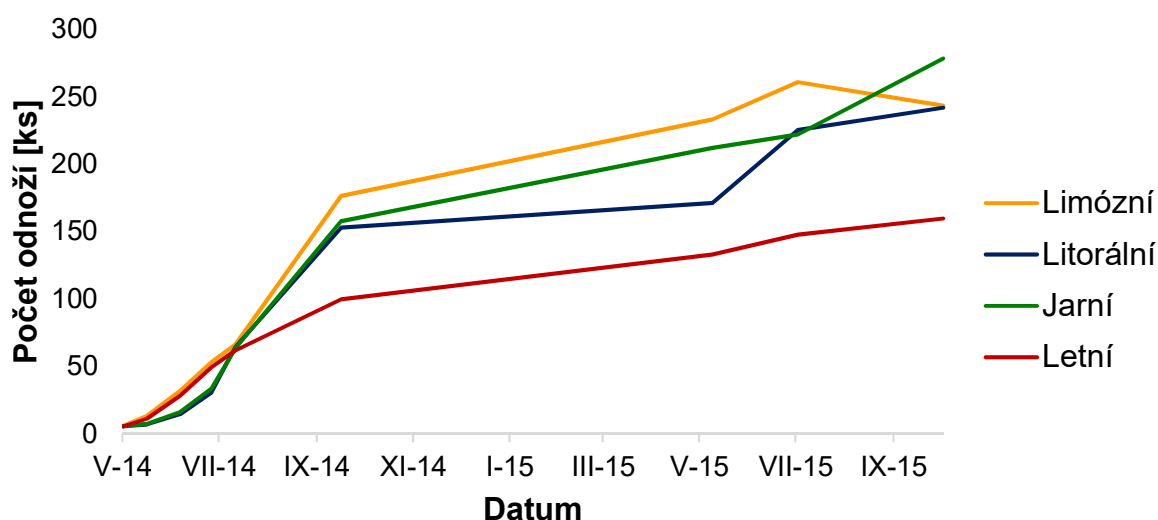
Typ	Faktor	2012				2014			
		R <sup>2</sup>	Df	F	P	R <sup>2</sup>	Df	F	P
B	výška vodní hl. (VH)		1	29.751	<b>&lt;0.001</b>		1	14.440	<b>&lt;0.001</b>
	dynam. VH (DY)		1	17.328	<b>&lt;0.001</b>		1	9.649	<b>0.002</b>
	VH*DY		1	7.367	<b>0.008</b>		1	0.170	0.680
	teplota půdy		1	0.523	0.471		1	4.122	<b>0.045</b>
	Reziduum			89				119	
	celý model	0.281	4	8.691	<b>&lt;0.001</b>	0.175	4	6.298	<b>&lt;0.001</b>
Š	výška vodní hl. (VH)		1	43.224	<b>&lt;0.001</b>		1	35.359	<b>&lt;0.001</b>
	dynam. VH (DY)		1	21.501	<b>&lt;0.001</b>		1	10.534	<b>0.002</b>
	VH*DY		1	9.191	<b>0.003</b>		1	0.001	0.978
	teplota půdy		1	0.839	0.362		1	0.081	0.776
	Reziduum			88				115	
	celý model	0.353	4	12.023	<b>&lt;0.001</b>	0.262	4	10.191	<b>&lt;0.001</b>
B-Š	výška vodní hl. (VH)		1	18.954	<b>&lt;0.001</b>		1	17.252	<b>&lt;0.001</b>
	dynam. VH (DY)		1	7.040	<b>0.010</b>		1	8.544	<b>0.005</b>
	VH*DY		1	4.413	<b>0.039</b>		1	2.706	0.104
	teplota půdy		1	0.881	0.351		1	1.402	0.240
	Reziduum			70				77	
	celý model	0.237	4	5.428	<b>0.001</b>	0.175	4	6.298	<b>&lt;0.001</b>



## 6.2 Kultivační pokus

### 6.2.1 Sezónní dynamika růstu

Dynamika sezónního růstu se vlivem vodního režimu a jeho změnám během měření měnila (Obrázek 29 a Tabulka 10, Příloha 7). Na začátku vegetační sezóny 2014 nebyly pozorovány průkazné rozdíly mezi počtem odnoží z jednotlivých variant. V polovině vegetační sezóny 2014 byl pozorován vysoký nárůst počtu odnoží u letní záplavy a limózní ekofáze (v průměru 67 odnoží). Počty odnoží se mezi těmito dvěma variantami průkazně nelišily. Zvýšená vodní hladina u litorální ekofáze a jarní záplavy schopnost odnožování snížila (v průměru 42 odnoží). Tyto dvě varianty se mezi sebou průkazně nelišily. Zásadní vliv na sezónní vývoj počtu odnoží měla změna vodního režimu na přelomu července a srpna 2014, tedy mezi polovinou a koncem vegetační sezóny. U letní záplavy, která byla náhle zaplavena, byl zjištěn nejnižší počet odnoží (100) a tato varianta se průkazně odlišovala od všech ostatních. Navzdory snížení vodní hladiny u jarní záplavy byly počty odnoží podobné jako u litorální ekofáze. Největší počet odnoží byl zjištěn u limózní ekofáze (177). V roce 2015 byly rozdíly mezi počty odnoží z jednotlivých variant víceméně podobné, jako tomu bylo na konci vegetační sezóny 2014. Nejnižších počtů dosahovaly odnože z letní záplavy. Nejvíce odnoží bylo napočítáno u limózní ekofáze, pouze na konci vegetační sezóny 2015 bylo nejvíce odnoží zjištěno u jarní záplavy.

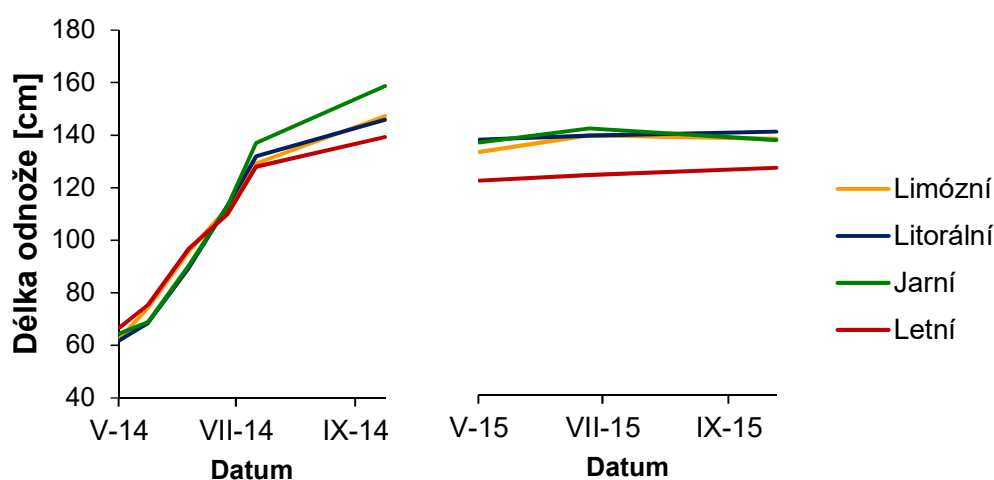


**Obrázek 29:** Sezónní chod počtu živých odnoží *C. acuta* zjištěných v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 (průměry ze 6 měření) a 2015 (průměry ze 3 měření). Měření proběhla zvláště pro čtyři typy vodního režimu (v legendě).

**Tabulka 10:** Průměrný počet živých odnoží u jednotlivých variant, zjištěných ve třech termínech vegetační sezóny, tj. začátek (květen), polovina (červenec) a konec (říjen) vegetační sezóny v roce 2014 a 2015. Ke změně vodního režimu došlo na přelomu července a srpna. Hodnoty uvedené kurzívou představují celkové počty odnoží živých s přičtenými odnožemi odumřelými, které byly nalezeny jen v říjnu 2015. N – počet měření. Písmena uvedená vedle počtů odnoží poukazují na průkaznou odlišnost v rámci daného období (řádek) při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ .

Rok	Období	N	Varianta							
			Limózní		Litorální		Jarní		Letní	
2014	květen	64	6	a	6	a	6	a	5	a
	červenec	64	66	a	41	b	44	b	68	a
	říjen	32	177	a	153	a	158	a	100	b
2015	květen	32	233	a	171	b	212	a	133	c
	červenec	32	261	a	225	a	222	a	148	b
	říjen	16	183	a	178	a	199	a	133	a
	říjen	16	242	ab	242	ab	279	a	160	b

Sezónní chod délky odnoží (nejdelší odnož v květníku) byl značně dynamický v prvním roce pokusu. V roce 2015 již k zásadním změnám nedocházelo. Nejvyšší průměrné délky živých odnoží byly zjištěny u jarní záplavy. U této varianty bylo v roce 2014 zjištěno maximum při posledním měření v říjnu (159 cm). V roce 2015 byly nejvyšší hodnoty zjištěny v červenci (142 cm). Nejnižších délek odnoží dosahovala letní záplava, s maximem v říjnu 2014 (139 cm) a v listopadu 2015 (127 cm) (Obrázek 30).



**Obrázek 30:** Sezónní chod délky nejdelších živých odnoží *C. acuta* (průměry) zjištěných v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 a 2015. Měření proběhla zvláště pro čtyři typy vodního režimu (v legendě).

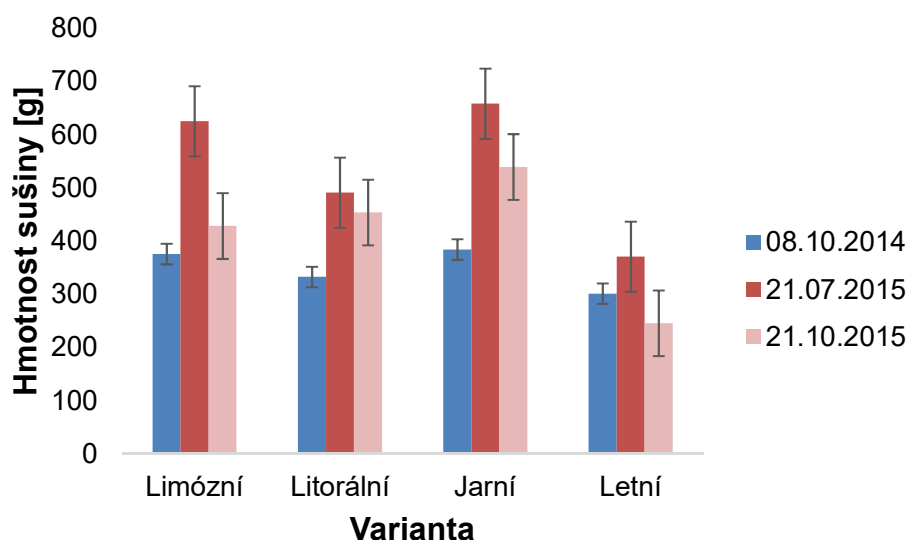
Délka nejdelších živých odnoží byla v průběhu sledování ovlivněna daným vodním režimem a jeho změnami (Tabulka 11). Na začátku vegetační sezóny 2014 nebyly pozorovány průkazné rozdíly mezi délkami odnoží z jednotlivých variant. V polovině vegetační sezóny 2014 byl pozorován vysoký nárůst odnoží u jarní záplavy (137 cm) a dále litorální ekofáze (132 cm), u nichž byla během jarního období držena zvýšená vodní hladina. Délka odnoží z ostatních variant byla průkazně nižší. Na konci vegetační sezóny 2014 byly nejvyšší odnože z jarní záplavy (159 cm). Nejnižší byly odnože z letní záplavy, což přetrvalo i v celém následujícím roce 2015 (ne vždy se však průkazně lišily od ostatních variant). V roce 2015 již délka nejvyšších odnoží z jarní záplavy nebyla průkazně větší než v limózní ani litorální ekofázi.

**Tabulka 11:** Průměrná délka nejvyšších živých odnoží [cm] u jednotlivých variant, zjištěných ve třech termínech vegetační sezóny, tj. začátek (květen), polovina (červenec) a konec (říjen) vegetační sezóny v roce 2014 a 2015. Ke změně vodního režimu došlo na přelomu července a srpna. N – počet měření. Písmena uvedená vedle výšek odnoží poukazují na průkaznou odlišnost v rámci daného období (řádek) při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ .

Rok	Období	N	Varianta							
			Limózní		Litorální		Jarní		Letní	
2014	květen	64	63	a	62	a	65	a	67	a
	červenec	64	129	a	132	ab	137	b	128	a
	říjen	62	147	a	146	a	159	b	139	a
2015	květen	32	133	ab	138	a	136	a	122	b
	červenec	32	139	a	139	a	142	a	124	b
	říjen	16	138	a	141	a	137	a	127	a

## 6.2.2 Nadzemní biomasa

Vliv zaplavení na tvorbu nadzemní biomasy (živá a letošní odumřená biomasa odnoží s přičtenými bázemi z horní vrstvy) byl statisticky průkazný ( $F(3,44)=7,8124$ ,  $p=0,00027$ ). Nejvyšších průměrných hodnot dosahovala jarní záplava. Nadzemní biomasa u letní záplavy byla v druhém roce pokusu průkazně nižší než u jarní záplavy a limózní ekofáze a na konci sezóny (v říjnu 2015) také nižší než litorální ekofáze (Obrázek 31, Tabulka 12). Maximální hodnoty nadzemní biomasy byly zjištěny při sklizni v červenci 2015, a to u všech variant. Jarní záplava dosahovala hodnoty 659 g, zatímco letní záplava pouze 371 g (Obrázek 31).

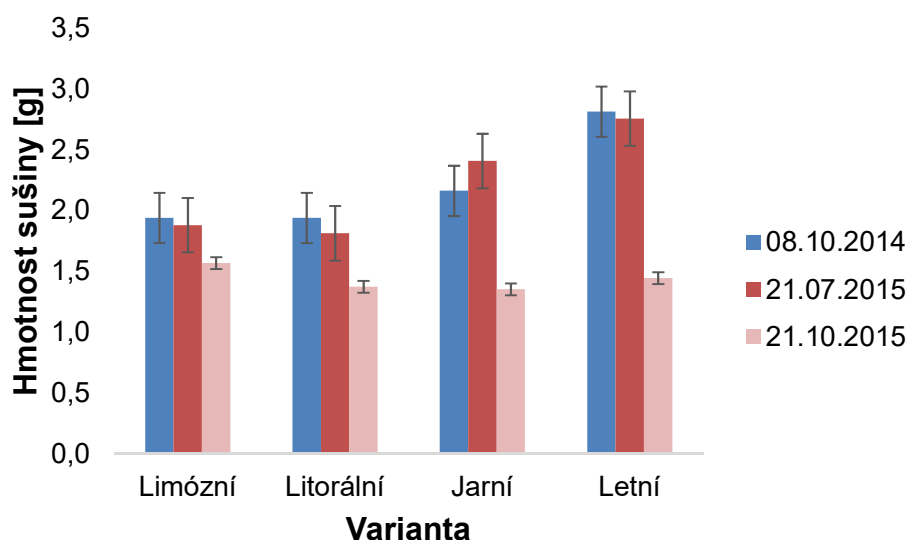


**Obrázek 31:** Sezónní vývoj průměrné hmotnosti sušiny živých a odumřelých letošních odnoží *C. acuta*, včetně bází v horní vrstvě, zjištěných v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 a 2015. Měření proběhla zvláště pro čtyři typy vodního režimu (v legendě). Úsečky představují střední chybu průměru. Počet měření  $n=16$ .

**Tabulka 12:** Statistické zhodnocení rozdílů ve hmotnosti sušiny nadzemní biomasy *C. acuta* mezi variantami. Písmena poukazují na průkaznou odlišnost pro danou vrstvu (řádek) v daném období sklizně při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ . Počet měření  $n=16$  (Hodnoty průměrné sušiny nadzemní biomasy lze odečíst z Obrázku 31).

Období	Varianta			
	Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	a	a	a	a
VII-15	a	ab	a	b
X-15	a	a	a	b

Průměrná hmotnost jedné odnože byla také ovlivněna vodním režimem ( $F(3, 60)=4,6035$ ,  $p=0,00577$ ). Hmotnost jedné odnože u letní záplavy byla v roce 2014 a v červenci 2015 průkazně vyšší než u limózní a litorální ekofáze. Při poslední sklizni v říjnu 2015 již žádný rozdíl mezi hmotnostmi odnoží jednotlivých variant prokázán nebyl (Obrázek 32, Tabulka 13). Nejvyšší hmotnosti sušiny jedné odnože byly naměřeny obecně během první sklizně nadzemní biomasy v říjnu 2014. Nejvyšších hmotností sušiny dosáhly odnože u letní záplavy (2,81 g). Odnože z limózní a litorální ekofáze dosahovaly ve stejnou dobu pouze 1,94 g (Obrázek 32).



**Obrázek 32:** Sezónní vývoj průměrné hmotnosti sušiny jedné odnože *C. acuta* (živých a odumřelých letošních), zjištěných v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 a 2015. Měření proběhla zvláště pro čtyři typy vodního režimu (v legendě). Úsečky představují střední chybu průměru. Počet měření  $n=32$  (8.10.2014) a 16 (21. 7. a 21.10. 2015).

**Tabulka 13:** Statistické zhodnocení odlišnosti průměrné sušiny jedné odnože mezi variantami. Písmena poukazují na průkaznou odlišnost pro danou vrstvu (řádek) v daném období sklizně při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ .  $N$  – počet měření. (Hodnoty průměrné sušiny jedné odnože lze odečíst z Obrázku 32).

Období	N	Varianta			
		Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	32	a	a	ab	b
VII-15	16	a	a	ab	b
X-15	16	a	a	a	a

### 6.2.3 Podzemní biomasa

Podzemní biomasa dosahovala největších hodnot u limózní ekofáze. V červenci 2015 zde byla zjištěna největší hmotnost sušiny za celý pokus (1060 g). Nejnižší podzemní biomasa byla zjištěna u letní záplavy. Litorální ekofáze a jarní záplava dosahovaly víceméně průměrných hodnot a v průběhu pokusu si byly vzájemně podobné (Tabulka 14). Litorální ekofáze a jarní záplava se vyznačovaly velkou podzemní biomasou v horní vrstvě, která obsahovala zejména vodní kořeny a báze rostlin (báze z horní vrstvy byly připočteny k sušině nadzemní biomasy, a proto nejsou započteny v Tabulce 14). Kořeny byly ve velkém množství nalezeny v profilu

celého květníku. Největší biomasa oddenků byla nalezena ve vrstvě střední. Báze se hojně vyskytovaly ve vrstvě střední a u litorální ekofáze a jarní záplavě ve vrstvě horní.

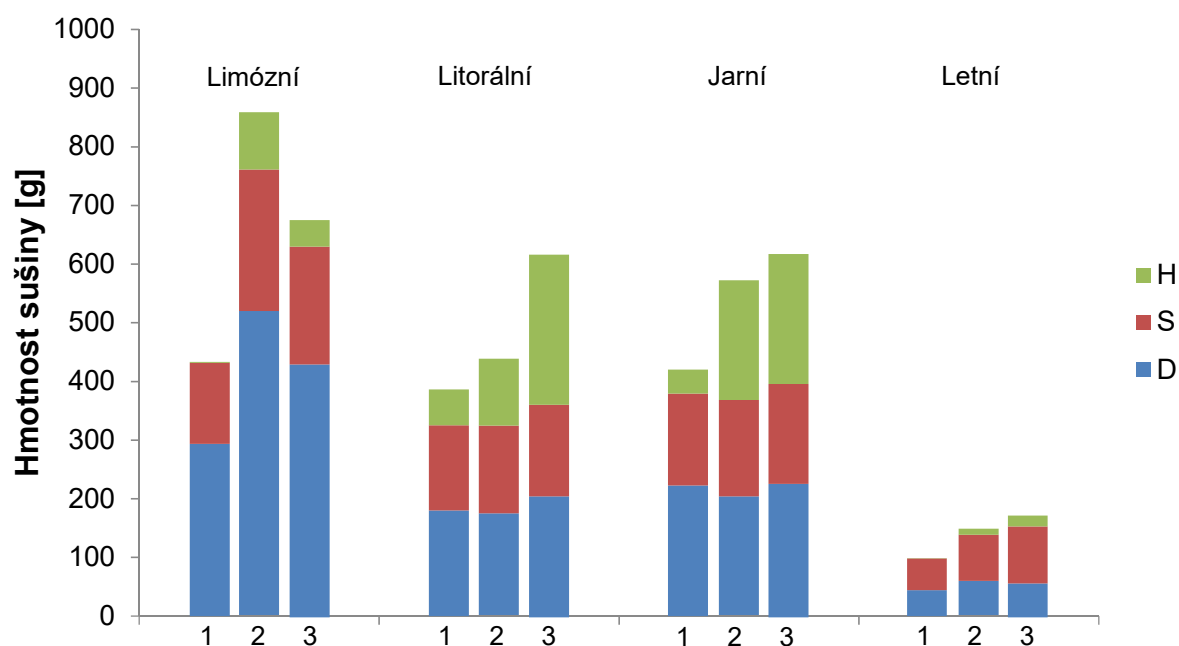
**Tabulka 14:** Průměrné hodnoty sušiny celkové podzemní biomasy [g] v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 a 2015. Měření proběhla zvlášť pro čtyři typy vodního režimu. Počet měření  $n = 64$ .

Období	Varianta			
	Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	548,2	493,1	510,0	184,9
VII-15	1059,2	544,2	687,6	233,8
X-15	856,5	731,4	747,1	272,2

### Průměrná hmotnost kořenů

Obecně největší hmotnost kořenů v horní vrstvě měla litorální ekofáze a jarní záplava. Hmotnosti kořenů ve střední vrstvě byly u všech variant podobné a největší hmotnost kořenů v dolní vrstvě byla zjištěna u limózní ekofáze. Právě limózní ekofáze dosahovala největší celkové hmotnosti kořenů. U letní záplavy byla zjištěna nejmenší hmotnost kořenů, a to v celém profilu květníku i v jeho jednotlivých vrstvách.

Během pokusu se hmotnost biomasy kořenů v jednotlivých vrstvách a variantách vyvíjela odlišně (Tabulka 15, Obrázek 33). U litorální ekofáze, jarní i letní záplavy se jejich hmotnost postupně zvyšovala. Výjimkou byla limózní ekofáze, kde bylo nejvíce kořenů zjištěno již při sklizni v červenci 2015. Zároveň se jednalo o maximální zjištěnou biomasu kořenů v rámci pokusu (tj. 860 g/květník). Do následující sklizně v říjnu jejich biomasa klesla téměř o pětinu (Obrázek 33). Mezi variantami se nejvíce odlišovala letní záplava. Na konci prvního roku pokusu byla hmotnost kořenů ve střední a dolní vrstvě letní záplavy průkazně nižší než v ostatních variantách. V roce 2015 byla průkazně nižší než ostatní varianty pouze v dolní vrstvě (s výjimkou litorální ekofáze v říjnu). Významné byly také průkazně vyšší hmotnosti kořenové biomasy v dolní vrstvě limózní ekofáze v druhém roce pokusu. V tomto roce byly zjištěny také průkazně vyšší hmotnosti kořenů v horní vrstvě u litorální ekofáze (s výjimkou limózní ekofáze v červenci) a jarní záplavy (Tabulka 15).



**Obrázek 33:** Hmotnostní poměr kořenů, vyjádřených jako průměrná sušina kořenů z horní (H), střední (S) a dolní (D) části květníku (objem vrstev se lišil, tj.  $V_H$  nelze určit,  $V_S = 7$  l,  $V_D = 12$  l). Hodnoty jsou uvedeny pro jednotlivé režimy zaplavení vždy ve třech termínech, tedy po sklizni v říjnu 2014 (1), červenci 2015 (2) a říjnu 2015 (3). Počet měření  $n = 4$ .

**Tabulka 15:** Statistické zhodnocení odlišnosti průměrné sušiny kořenů [g] mezi variantami. Písmena poukazují na průkaznou odlišnost pro danou vrstvu (řádek) v daném období sklizně při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ . H – horní vrstva, S – střední vrstva, D – dolní vrstva. Počet měření  $n = 4$ . (Hodnoty průměrné sušiny kořenů lze odečíst z Obrázku 33).

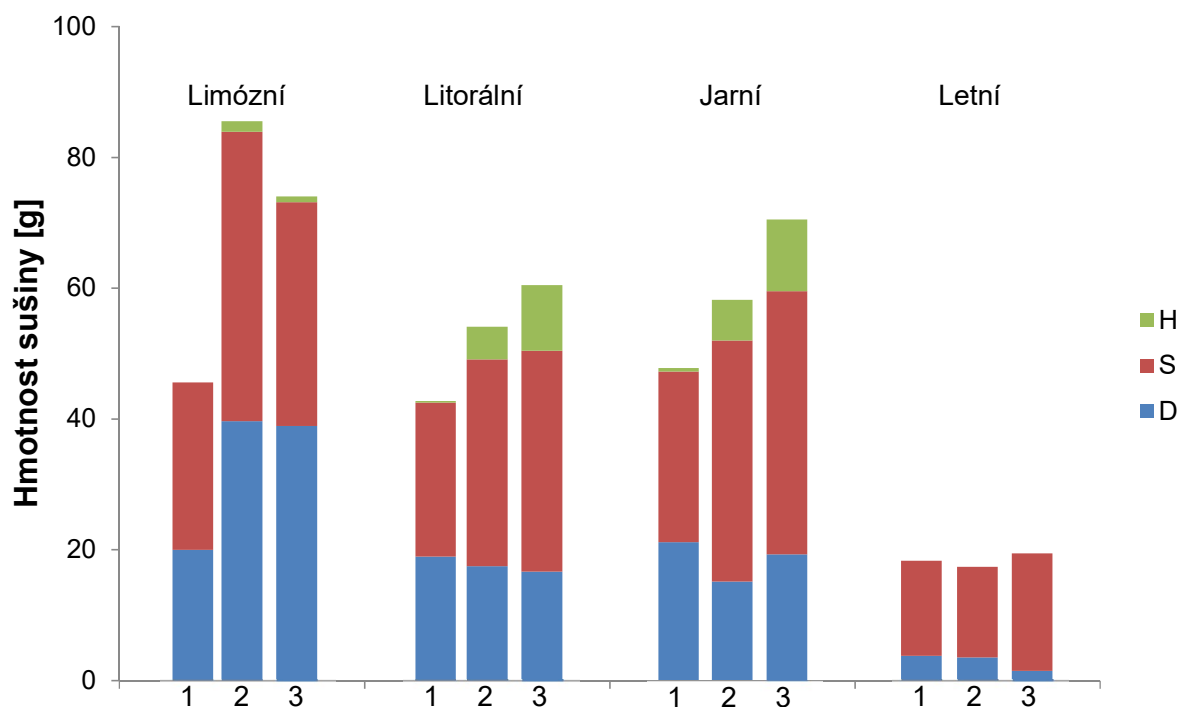
Období	Vrstva	Varianta			
		Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	H	a	a	a	a
	S	a	a	a	b
	D	a	ab	a	b
VII-15	H	ab	ab	a	b
	S	a	bc	ab	b
	D	a	b	b	c
X-15	H	a	b	b	a
	S	a	ab	ab	b
	D	a	bc	b	c

## **Průměrná hmotnost oddenků**

Stejně jako v případě kořenů bylo celkově nejvíce oddenků zjištěno u limózní ekofáze, ačkoliv horní vrstva byla vyvinuta jen málo. Litorální ekofáze a jarní záplava opět dosahovaly průměrných hodnot ve střední a dolní vrstvě a měly nejvyšší hmotnost sušiny oddenků ve vrstvě horní. Nejnižší hmotnosti oddenků byly zjištěny u letní záplavy, a to ve všech jejích vrstvách (hmotnost oddenků v horní vrstvě se blížila nule). V profilu celého květníku bylo nejvíce oddenků nalezeno ve střední vrstvě, což je patrné i na Obrázku 34, i přes to, že tato vrstva měla téměř poloviční objem než dolní.

Hmotnost oddenků se u litorální ekofáze a jarní záplavy postupně zvyšovala. U limózní ekofáze bylo její maximum zjištěno již v červenci 2015 (85 g/květník), což byla maximální zjištěná celková sušina oddenků během pokusu. Hodnoty u letní záplavy jemně kolísaly (Obrázek 34). Porovnání hmotnosti oddenků z jednotlivých vrstev mezi variantami prokázalo méně rozdílů, než tomu bylo u kořenů (Tabulka 16). Nejvíce se odlišovala letní záplava ve vrstvách střední a dolní. Během první i druhé sklizně její oddenky dosahovaly průkazně menších hmotností, než v ostatních variantách (s výjimkou střední vrstvy litorální ekofáze). Při druhé i poslední sklizni byla zjištěna průkazně větší hmotnost oddenků v dolní vrstvě limózní ekofáze než v ostatních variantách. V říjnu 2015 se letní záplava lišila (méně oddenků) pouze ve střední vrstvě od jarní záplavy a dolní vrstvě od jarní záplavy a limózní ekofáze.





**Obrázek 34:** Hmotnostní poměr oddenků, vyjádřených jako průměrná sušina oddenků z horní (H), střední (S) a dolní (D) části květníku (objem vrstev se lišil, tj.  $V_H$  nelze určit,  $V_S = 7$  l,  $V_D = 12$  l). Hodnoty jsou uvedeny pro jednotlivé režimy zaplavení vždy ve třech termínech, tedy po sklizni v říjnu 2014 (1), červenci 2015 (2) a říjnu 2015 (3). Počet měření  $n = 4$ .

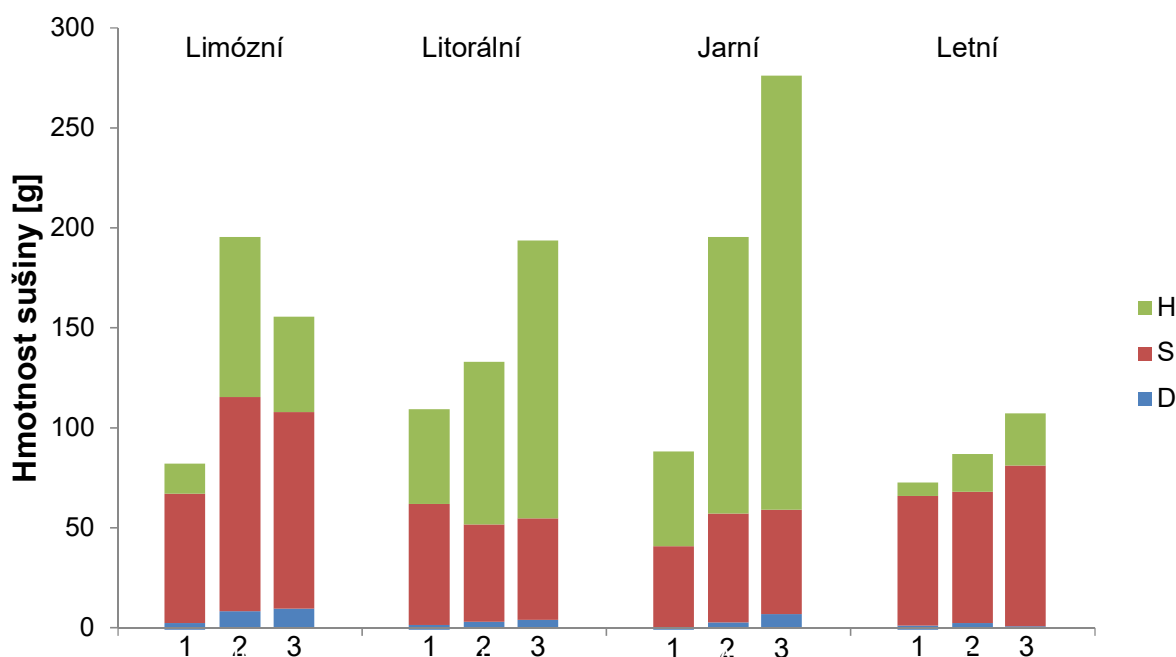
**Tabulka 16:** Statistické zhodnocení rozdílů v průměrné hmotnosti sušiny oddenků [g] mezi variantami. Písmena poukazují na průkaznou odlišnost pro danou vrstvu (řádek) v daném období sklizně při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ . H – horní vrstva, S – střední vrstva, D – dolní vrstva. Počet měření  $n = 4$ . (Hodnoty průměrné sušiny oddenků lze odečíst z Obrázku 34).

Období	Vrstva	Varianta			
		Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	H	a	a	a	a
	S	a	ab	a	b
	D	a	a	a	b
VII-15	H	a	a	a	a
	S	a	ab	a	b
	D	a	b	b	b
X-15	H	a	a	a	a
	S	ab	ab	a	b
	D	a	bc	b	c

## Průměrná hmotnost bází

Nejvyšší hmotnost bází byla zjištěna u jarní záplavy. Následovala limózní a litorální ekofáze a nejmenší hmotnost byla nalezena u letní záplavy. U všech variant se báze vyskytovaly jen minimálně v dolní vrstvě, zatímco ve střední se vyskytovaly hojně. Velké rozdíly v hmotnosti bází byly pozorovány v horní vrstvě. Nejvíce jich bylo zjištěno u jarní záplavy a nejméně u letní záplavy (Obrázek 35).

Hmotnost bází měla v čase podobný sled jako v případě kořenů (tj. rostoucí u všech variant s výjimkou limózní ekofáze). Během první sklizně v říjnu 2014 nebyl prokázán žádný rozdíl mezi variantami. V červenci 2015 došlo k značnému rozvoji bází v horní vrstvě jarní záplavy, která se průkazně lišila od všech ostatních. U letní záplavy bylo v této vrstvě naopak průkazně méně bází než v jiných variantách. Ve střední vrstvě se mezi sebou lišila pouze limózní a litorální ekofáze. V říjnu 2015 byl nejvýznamnější průkazně větší výskyt bází u litorální ekofáze a jarní záplavy (Tabulka 17, Obrázek 35).



**Obrázek 35:** Hmotnostní poměr bází, vyjádřených jako průměrná sušina bází z horní (H), střední (S) a dolní (D) části květníku (objem vrstev se lišil, tj.  $V_H$  nelze určit,  $V_S = 7$  l,  $V_D = 12$  l). Hodnoty jsou uvedeny pro jednotlivé režimy zaplavení vždy ve třech termínech, tedy po sklizni v říjnu 2014 (1), červenci 2015 (2) a říjnu 2015 (3). Počet měření  $n = 4$ .

**Tabulka 17:** Statistické zhodnocení rozdílů v průměrné sušině bází [g] mezi variantami. Písmena poukazují na průkaznou odlišnost pro danou vrstvu (řádek) v daném období sklizně při hladině významnosti  $p \leq 0.05$ . H – horní vrstva, S – střední vrstva, D – dolní vrstva. Počet měření  $n = 4$ . (Hodnoty průměrné sušiny bází lze odečíst z Obrázku 35).

Období	Vrstva	Varianta			
		Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	H	a	a	a	a
	S	a	a	a	a
	D	a	a	a	a
VII-15	H	a	a	b	c
	S	a	b	ab	ab
	D	a	a	a	a
X-15	H	a	b	b	ac
	S	a	a	a	a
	D	a	ab	ab	b

#### 6.2.4 Poměr kořenů a odnoží (R/S)

Hmotnostní poměr kořenů a odnoží (R/S neboli root/shoot ratio) se pohyboval od 0,6 do 2,0 (Tabulka 18). U varianty limózní a litorální ekofáze a jarní záplavy vždy přesahoval hodnotu jedna, což značně převažující alokaci biomasy do podzemních orgánů. U letní záplavy byl větší podíl biomasy investován do nadzemních orgánů v listopadu 2014 a červenci 2015. V listopadu 2015 již bylo více biomasy uloženo v orgánech podzemních. Průměrně nejvyšší hodnoty R/S dosahovala limózní ekofáze, tj. varianta s trvale nízkou vodní hladinou. U limózní ekofáze a letní záplavy v průběhu pokusu poměr R/S stále rostl. U litorální ekofáze a jarní záplavy k červenci 2015 klesl, ale poté opět vzrostl v říjnu 2015.

**Tabulka 18:** Poměry kořenů a odnoží (R/S), vypočítané z hmotností sušiny nadzemní a podzemní biomasy v jednom květníku (objem 27 l) v nádobovém pokuse během vegetační sezóny 2014 a 2015. Měření proběhla zvláště pro čtyři typy vodního režimu ve třech termínech (viz tabulka). Počet měření  $n = 64$ .

Období	Varianta			
	Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	1,46	1,48	1,33	0,61
VII-15	1,69	1,11	1,04	0,63
X-15	2,00	1,61	1,38	1,11

## 6.2.5 Shrnutí vlivu vodního režimu na biomasu *C. acuta*

### 6.2.5.1 Limózní ekofáze

Rostliny z limózní ekofáze tvořily největší počet odnoží, ačkoliv jejich vzrůst (délka odnoží) byl nižší a výsledná nadzemní biomasa menší než u jarní záplavy. Limózní ekofáze však vytvořila jednoznačně nejvíce podzemní biomasy. Na rozdíl od jiných variant měla totiž velmi dobře vyvinuté kořeny a oddenky nejen ve střední vrstvě, ale také v dolní vrstvě balu.

### 6.2.5.2 Litorální ekofáze

Biomasa rostlin z litorální ekofáze dosahovala průměrných hodnoty jak nadzemních, tak podzemních orgánů (oboje menší než limózní ekofáze a větší než letní záplava). Rostliny se se stabilně vyšší vodní hladinou vyrovnaly tvorbou tenkých vodních kořenů, které vyrůstaly nad úroveň povrchu půdy (podobně jako u jarní záplavy).

### 6.2.5.3 Jarní záplava

Rostliny z jarní záplavy tvořily nejvíce nadzemní biomasy a průměrné množství biomasy podzemní. Rostliny díky brzké záplavě na jaře tvořily dlouhé odnože a po odeznění záplavy ještě investovaly do tvorby odnoží nových. Prospěšnost jarní záplavy se však ukázala až s odstupem času, kdy rostliny negativní vliv stresu dokázaly vyrovnat. Během prvního roku, kdy byly rostliny ještě velmi mladé a malé, měla zvýšená vodní hladina na jaře negativní vliv na odnožování rostlin (stejně i u litorální ekofáze). Zaplavené rostliny na jaře vytvořily přibližně o třetinu méně odnoží než rostliny s nízkou vodní hladinou, nicméně odnože byly delší (sušina nebyla na jaře sledována). Zaplavené rostliny se však se stresem brzy vyrovnaly a do října 2014 vytvořily čtyřnásobný počet odnoží. U simulace jarní záplavy, kde byla vodní hladina po zbytek vegetační sezóny držena cca 15 cm pod povrchem půdy, byla při podzimní sklizni zjištěna nejvyšší nadzemní biomasa ze všech srovnávaných variant a byla nejvyšší i během dalších sledování v létě a na podzim 2015. Simulace jarní záplavy v druhém roce již rostlinám neublížila.

### 6.2.5.4 Letní záplava

Nejhůře si vedly rostliny z letní záplavy, jejichž nadzemní i podzemní biomasa byla nejnižší ze srovnávaných variant. Nízká vodní hladina na začátku pokusu umožnila tvorbu velkého počtu odnoží nízkého vzrůstu. Náhlé zaplavení v létě 2014 však značně omezilo tvorbu nových odnoží a jejich počet (v říjnu) byl nejnižší ze všech variant. Navíc rostliny ani přes zvýšenou vodní hladinu neinvestovaly do prodloužení svých odnoží. Rostliny se se zaplavením nedokázaly vyrovnat ani v druhém roce pokusu. Ačkoliv nadzemní biomasa byla malá,

převažovalo ukládání biomasy právě do nadzemních orgánů (u ostatních variant bylo vždy více biomasy ukládáno do podzemních orgánů). To poukazuje na to, že zaplavení v létě nejvíce omezilo právě růst podzemních orgánů.

## 7 Diskuse

### 7.1 Terénní pokus

#### 7.1.1 Toky CO<sub>2</sub>

Jak již bylo uvedeno v rešerši (kapitola 3.2), z mokřadních ekosystémů se CO<sub>2</sub> uvolňuje respirací rostlin, půdní respirací (zejména mikroorganismy) a oxidací CH<sub>4</sub> ve vyšších oxidovaných vrstvách půdy (Whiting a Chanton 2001; Zhou et al. 2008; Dušek et al. 2009).

##### 7.1.1.1 Vliv environmentálních faktorů

Stejně jako v řadě dalších studií (např. Silvola et al. 1996; Chojnicki et al. 2010; Juszczak et al. 2013) patřila výška vodní hladiny a teplota půdy k důležitým abiotickým faktorům, ovlivňujícím intenzitu toků CO<sub>2</sub> do atmosféry. Jak teplota, tak i výška vodní hladiny má zásadní vliv na regulaci dekompozičních procesů, které jsou spojeny s půdní respirací. Výška vodní hladiny reguluje rychlost rozkladu organické hmoty tím, že tvoří aerobní a anaerobní zóny v půdním profilu. Při poklesu vodní hladiny se zvyšuje rychlost difúze kyslíku do půdy, což stimuluje aerobní rozklad a vede tak ke zvýšené emisi CO<sub>2</sub> z půdy (Juszczak et al. 2013). Úlehová (1998b) uvádí, že za takových podmínek je ve formě CO<sub>2</sub> uvolněno přibližně 50 % uhlíku z rozkládající se organické hmoty. Zbylý uhlík je zabudován do biomasy mikroorganismů (dekompozitorů) (Úlehová 1998b). Z půdy saturované vodou, tedy za anaerobních podmínek, se uvolňuje podstatně méně CO<sub>2</sub>, avšak dochází zároveň k produkci a následnému odvětrání CH<sub>4</sub> (Janouš et al. 2011). Hladina vody však ovlivňuje emise CO<sub>2</sub> také nepřímo, neboť má zásadní vliv na vegetační složení a typy a zastoupení aerenchymatických rostlin (Minke et al. 2016), které jsou v řízení toků CO<sub>2</sub> z ekosystému klíčové (Kuzyakov a Gavrichkova 2010). Vyšší teploty vzduchu a půdy mikrobiální aktivitu stimuluje, což vede k vyšším emisím CO<sub>2</sub>, avšak velikost těchto vlivů se liší u respirace heterotrofních a autotrofních organismů. Heterotrofní respirace je z velké míry ovlivňována výškou vodní hladiny, zatímco vliv teploty může být potlačen. Důvodem je vliv výšky vodní hladiny na chemické složení substrátu, dostupnost živin a vlastní přítomnost mikrobiálních rozkladačů (Juszczak et al. 2013). Naproti tomu autotrofní respirace může být blíže spojena s kolísáním teploty a méně citlivá na změny výšky vodní hladiny (Lafleur et al. 2005). To může být nejvíce patrné u mokřadů s bohatou vegetací, která je schopna se přizpůsobit k poklesu vodní hladiny prodloužením kořenů (Murphy a Moore 2010).

Vliv vodní hladiny se lišil mezi šlenky a bulty. U šlenků, kde se rostliny nevyskytovaly, byly naměřeny vyšší hodnoty CO<sub>2</sub> v sušším roce 2014 než ve vlhčím roce 2012 (Tabulka 2). To

odpovídá obecnému pravidlu, že s nižší vodní hladinou je půdní respirace rychlejší a uvolňuje se více CO<sub>2</sub> (Juszczak et al. 2013). V případě ostřicových bultů výška vodní hladiny pouze doplňovala klíčový vliv rostlin. To potvrzuje zjištění, že bulty i samotné rostliny emitovaly obecně více CO<sub>2</sub> ve vlhčím roce 2012 než v sušším roce 2014 (Tabulka 2). Moore a Dalva (1993) odůvodnili nízký vliv výšky vodní hladiny na emise CO<sub>2</sub> tím, že 1) velké množství CO<sub>2</sub> je produkováno respirační kořenů rostlin a 2) po poklesu vodní hladiny se sice tvoří aerobní prostředí i v hlubších vrstvách půdy, ta je však chladnější a hůře rozložitelná. Dalším důvodem nižších emisí v roce 2014 mohla být také nižší produkce *C. acuta*, která neměla vhodné podmínky kvůli snížené vodní hladině. Zatímco v roce 2014 bylo sezónní maximum sušiny živých odnoží *C. acuta* na studované ploše 180 g m<sup>-2</sup>, Honissová et al. (2015) uvádí pro rok 2012 hodnotu 226 g m<sup>-2</sup>.

Vliv hystereze výšky vodní hladiny na emise CO<sub>2</sub> prokázán nebyl. Podobně Moore a Dalva (1993) odhalili jen velmi slabý vliv hystereze, kdy bylo více CO<sub>2</sub> emitováno při klesající vodní hladině než při rostoucí.

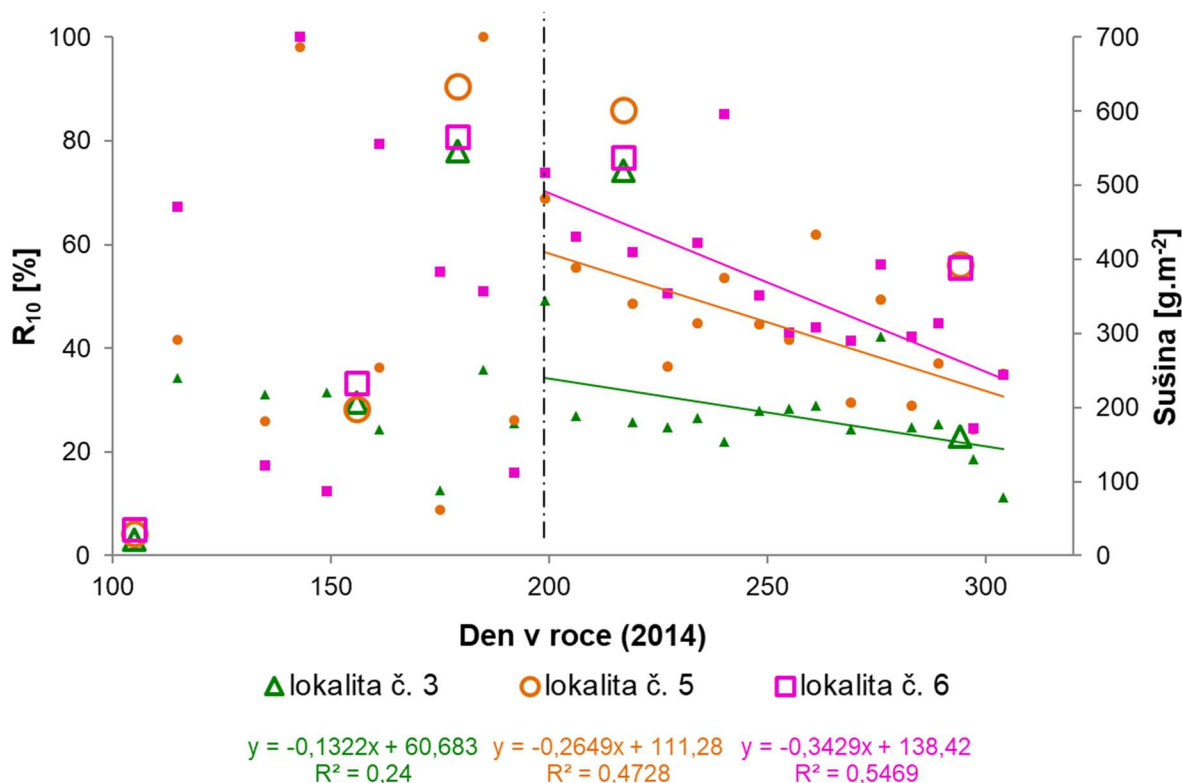
S rostoucí teplotou půdy, měřené v hloubce 5 cm, byly naměřeny vyšší emise CO<sub>2</sub> (Obrázek 18). Právě teplota půdy zjištěná v blízkosti povrchu půdy je podle Zhu et al. (2015) vhodnější prediktor ekosystémové respirace než teplota v hlubších vrstvách. Vliv teploty na množství emisí CO<sub>2</sub> byl pro testování vlivu vodní hladiny a vlivu rostlin odfiltrován pomocí normalizování dat na respiraci při 10 °C (R<sub>10</sub>).

#### 7.1.1.2 Vliv rostlin

Rostliny představují klíčový faktor ovlivňující emise CO<sub>2</sub>. Část uhlíku asimilovaného v procesu fotosyntézy (Kuzyakov a Gavrichkova 2010) je prodýchána nadzemními částmi rostlin přímo do ovzduší ve formě CO<sub>2</sub> (Janouš et al. 2011). Další asimiláty jsou transportovány floémem do kořenů. Zde je další část uhlíku spotřebována pro respiraci kořenů a část je z kořenů uvolněna ve formě snadno rozpustných organických látek, tzv. exudátů. Tyto látky jsou následně vychytávány mykorhizními houbami a mikroorganismy v rhizosféře a použity na jejich respiraci. CO<sub>2</sub> produkovaný půdní respirací dále difunduje na povrch půdy a uvolňuje se zpět do atmosféry. Fotosyntéza je tak hnacím motorem celého procesu (Kuzyakov a Gavrichkova 2010).

Podstatný vliv rostlin na emise CO<sub>2</sub> byl prokázán také v naší studii, kdy bulty emitovaly několikanásobně více CO<sub>2</sub> než šlenky (Tabulka 2). Velikost nadzemní biomasy rostlin ovlivňovala toky CO<sub>2</sub> různou měrou v závislosti na časovém úseku v průběhu vegetační sezóny (Tabulka 5, Obrázky 21 a 22). Zatímco v první polovině vegetační sezóny (tedy v době

rychlého růstu nadzemních částí) nebyl zjištěn vliv biomasy rostlin na emise CO<sub>2</sub>, v druhé části sezóny (tj. od srpna) závislost pozorována byla. To demonstruje vztah mezi velikostí emisí CO<sub>2</sub> a nadzemní biomasou rostlin v r. 2014 (Obrázek 36), kde je vyneseno sezónní chod CO<sub>2</sub> (% z maximální hodnoty R<sub>10</sub>) v porovnání k celkové nadzemní sušině rostlin na ploše v roce 2014. Z Obrázku 36 je patrná (nikoliv průkazná) závislost emisí CO<sub>2</sub> na velikosti biomasy rostlin v druhé polovině vegetační sezóny, kdy R<sub>10</sub> klesala nápadně s poklesem biomasy (v daných komorách).



**Obrázek 36:** R<sub>10</sub> samotných rostlin v manuálních komorách v roce 2014. Dýchání rostlin je vyjádřeno jako % ze sezónního maxima R<sub>10</sub> (malé symboly). Symboly označují čísla lokalit s emisními komorami. Pro každou lokalitu je vynesena spojnice lineárního trendu (barevně odpovídá symbolům) ve druhé polovině vegetační sezóny (přibližně od doby sezónního maxima biomasy) a též zobrazena jeho rovnice s determinačním koeficientem R<sup>2</sup>. Hodnoty R<sub>10</sub> [%] jsou porovnány se sezónním vývojem celkové nadzemní biomasy v roce 2014, zjištěné pomocí nedestruktivní metody na komorách (velké symboly).

Zjištění, že v první části vegetační sezóny nebyla zjištěna statisticky průkazná závislost R<sub>10</sub> na velikosti nadzemní biomasy, může znamenat, že respirace nadzemních odnoží představovala pouze malou část celkových emisí CO<sub>2</sub>. Další část těchto emisí pocházela z respirace kořenů. Respirace kořenů obvykle vykazuje menší krátkodobé kolísání než respirace nadzemních částí stejného trsu, protože teplota půdy je ve srovnání se vzduchem poměrně stálá. Další,



pravděpodobně velmi významná část emisí CO<sub>2</sub> z bultu byla způsobena metabolickou aktivitou mikrobiálních organismů, kteří bult kolonizovali. Tento závěr je podpořen velkými výkyvy toků CO<sub>2</sub> v krátkých časových intervalech (dny, týdny), což mohlo být způsobeno rychlými reakcemi mikrobiálního společenstva na měnící se okolní podmínky, zejména dostupnost vody. Sezónní nárůst biomasy kořenů, k němuž dochází v druhé polovině vegetační sezóny v souvislosti s tvorbou zásob sacharidů, může vysvětlit vysoké hodnoty respirace na vrcholu vegetační sezóny, kdy též kulminovaly teploty v půdě.

Dále jsme zjistili, že toky R<sub>10</sub> z bultů vykazovaly typický sezónní chod, zatímco v případě šlenků s holou půdou taková pravidelnost pozorována nebyla. To může být přičítáno množství exudátů z kořenů, které podporují mikrobiální metabolismus. Rostliny do půdy přímo dodávají organické sloučeniny (Kuzyakov a Gavrichkova 2010), a proto aktivita mikroorganismů sleduje jejich sezónní trend. Ve šlencích k takto způsobeným sezónním výkyvům mikrobiálního metabolismu nedochází. Jednak množství půdní organické hmoty v půdě bez vegetace je poměrně stálé a jednak obsahuje zejména pomalu rozložitelné a těžko rozložitelné látky. Navíc, šlenky jsou často zamokřené, a proto zde převažuje anaerobní potravní řetězec a rozklad organické hmoty je pomalý a neúplný (Šantrůčková et al. 2018a,b).

Na základě předchozích úvah jsem dospěla k tomu, že emise CO<sub>2</sub> z bultů jsou silně ovlivněny mikrobiálními metabolickými procesy, ke kterým dochází díky přísunu organických sloučenin prostřednictvím rostlin, v druhé části sezóny se pak významněji projevuje též respirace vlastních rostlin.

## 7.1.2 Toky CH<sub>4</sub>

CH<sub>4</sub> je produkován v půdě metanogenními bakteriemi za silně redukčních podmínek (Odum 1977; Mitsch a Gosselink 2000). Metanogenezi a výsledné emise CH<sub>4</sub> nejvíce ovlivňuje půdní teplota v hloubce 25 cm pod povrchem půdy (Olefeldt et al. 2017), výška vodní hladiny a kvalita substrátu (Bohn et al. 2007; Adhikari et al. 2009). Důležitý vliv má také přítomnost aerenchymatických rostlin, které regulují toky CH<sub>4</sub> dvěma směry. Na jednu stranu zvyšují produkci CH<sub>4</sub> přísunem organických látek do půdy a odvětráváním CH<sub>4</sub> do atmosféry skrz aerenchym. Na druhou stranu mohou množství emisí CH<sub>4</sub> snižovat jeho oxidací (Segers 1998; Joabsson et al. 1999).

### 7.1.2.1 Vliv environmentálních faktorů

Výsledky z vlhčího roku 2012 ukazují, že emise CH<sub>4</sub> se během sezóny mohou značně měnit, a to i v rámci stejné lokality (Obrázek 23), přičemž nápadná část těchto změn je způsobena vodní hladinou (Obrázek 24, Tabulka 9). Hladina vody byla rozhodujícím abiotickým faktorem

ovlivňujícím toky  $\text{CH}_4$  ze studovaného mokřadu. Klíčový vliv vodní hladiny byl popsán také v mnoha dalších studiích (např. Bubier et al. 1993; Ding et al. 2003; Hendriks et al. 2010; Siljanen et al. 2010).

Toky při určité vodní hladině vykazovaly hysterezi (tj. hodnoty emisí  $\text{CH}_4$  byly nižší při vzestupu nebo při následném poklesu vodní hladiny; Obrázek 25 a 26). Podobný výsledek zjistili také Moore a Dalva (1993) a Juutinen et al. (2003). Hysterezi vysvětlili tím, že (1) při rostoucí vodní hladině dochází ke zpoždění (až 10 dnů) ve vývoji anaerobních podmínek, a tím i k pomalejší (re)aktivaci metanogenních mikroorganismů, a (2) při klesající vodní hladině dochází v důsledku retenční vodní kapacity půdy ke zpoždění přechodu z anaerobního mikroprostředí na aerobní. Tyto vlivy hystereze pravděpodobně ovlivnily okamžité emise  $\text{CH}_4$  i v této studii, kdy byly toky  $\text{CH}_4$  obecně nižší po nárůstu vodní hladiny než po jejím zaklesnutí (Obrázek 25 a 26). Významný vliv hystereze vodní hladiny na emise  $\text{CH}_4$  byl pozorována ve vlhčím roce 2012 při vodní hladině s rosotucím charakterem, která vysvětlila 40 % emisí  $\text{CH}_4$  ze šlenků a 46 % z bultů (Obrázek 25). To bylo způsobeno zřejmě rychlejším a intenzivnějším zaplavením a tím i rychlejším vývojem podmínek, vhodných pro rozvoj metanogenních organismů.

Toky  $\text{CH}_4$  mohou být z hlediska hydrologie území ovlivněny také laterálními a vertikálními pohyby vody. Ta s sebou nese rozpuštěné chemické látky, jako jsou organické substráty, potřebné pro metanogenezi nebo dokonce i vlastní  $\text{CH}_4$  (Le Mer a Roger 2001). Vzestupné toky vody mohou vysvětlit vysoké emise  $\text{CH}_4$  naměřené na lokalitě č. 4 (Tabulka 6), která pravděpodobně představovala místní „hotspot“ emisí  $\text{CH}_4$ .

Teplota byla v řadě studií považována za významný faktor ovlivňující metabolické procesy (např. Juutinen et al. 2003; Kettunen 2010). Kettunen et al. (2010) sledovali během sezóny významný nárůst emisí  $\text{CH}_4$  s rostoucí teplotou rašeliny v hloubce 20 a 50 cm, zatímco teplota naměřená na povrchu rašeliny vysvětlovala pouze 20 %. Olefeldt et al. (2017) pozorovali vliv teploty půdy v hloubce 25 cm na emise  $\text{CH}_4$ . V této studii během vegetační sezóny průkazný vliv teploty na emise  $\text{CH}_4$  nebyl zjištěn (Tabulka 9). To mohlo být způsobeno tím, že byly testovány pouze teploty půdy v hloubce 5 cm. Pro zjištění závislosti emisí  $\text{CH}_4$  na teplotě půdy by bylo zapotřebí dalšího zkoumání, zahrnujícího korelaci teploty půdy zjištěnou i v hlubším profilu, tedy v místech, kde obvykle dochází k tvorbě  $\text{CH}_4$ . Vliv teploty půdy v hloubce 2 cm neprokázali ani Kowalska et al. (2013) a Olefeldt et al. (2017) ve studiích emisí  $\text{CH}_4$  z mokřadů s podobnými podmínkami prostředí.

### 7.1.2.2 Vliv rostlin

Toky CH<sub>4</sub> byly obvykle větší z bultů než ze spárovaných šlenků (Obrázek 28). To potvrzuje závěry mnoha autorů (např. Bubier 1995; Joabsson 1999; Laanbroek 2010; Turetsky et al. 2014; McEwing et al. 2015; Minke et al. 2016), že přítomnost aerenchymatických cévnatých rostlin zvyšuje emise CH<sub>4</sub>. Vyskytovaly se však situace, kdy emise ze šlenků byly vyšší než z bultů. Malé rozdíly, řádově  $\pm 1 \text{ mg m}^{-2} \text{ den}^{-1}$ , byly považovány za zanedbatelné, a proto nebyly dále hodnoceny. Tyto drobné toky mohly být způsobeny rozdíly v půdních podmínkách a odlišnou mírou mikrobiální aktivity v rámci spárovaných lokalit. Vyskytlo se však několik případů, kdy šlenky emitovaly podstatně více než bulty. K těmto situacím docházelo nejvíce při vodní hladině nad povrchem půdy (Obrázek 28). To bylo pravděpodobně způsobeno velikou ebulicí CH<sub>4</sub> z mělce zaplavené půdy ve šlenku. Vzácně se objevily také případy, kdy bylo podstatně více emisí CH<sub>4</sub> produkováno ze šlenků než z bultů při vodní hladině zaklesnuté pod povrch půdy. Podrobné zkoumání dynamiky toků CH<sub>4</sub> ukázalo, že tyto nečekané situace nastaly za výrazných a rychlých změn výšky vodní hladiny, které mohly vést k tzv. epizodickým tokům CH<sub>4</sub> (Windsor et al. 1992; Moore a Roulet 1993). Takové toky jsou pravděpodobně odvětrávány rychleji z bultů než ze šlenků a tento fázový posun může představovat neočekávané rozdíly toků CH<sub>4</sub> mezi spárovanými lokalitami.

Publikované studie porovnávající toky CH<sub>4</sub> z bultů a šlenků jsou z velké části omezeny na boreální rašeliniště. Bubier et al. (1993), MacDonald et al. (1998), Heikkinen et al. (2002) a Kettunen (2010) pozorovali obecně nižší toky CH<sub>4</sub> z bultů (a vrstevnicových bultů "strings") kolonizovaných keříčkovou vegetací než ze šlenků (a vrstevnicových šlenků "flarks") s větším výskytem aerenchymatických cévnatých rostlin, často travin. Naproti tomu v naší studii byly zjištěny vyšší emise z bultů než ze šlenků. Na rozdíl od výše zmiňovaných studií byly bulty vyvinuty z trsů tvořených *C. acuta* a dále osídleny doprovodnými travinnými druhy, zatímco šlenky byly trvale udržovány bez jakékoliv vegetace.

Domnívám se, že vyšší toky CH<sub>4</sub> z bultů jsou důsledkem přítomnosti dominantních druhů ostřic. Design experimentu však neumožňuje posoudit relativní význam tří základních mechanismů, k nimž díky nim dochází, tj. (1) zásobování organickými substráty potřebnými pro metanogenezi, (2) odvětrávání CH<sub>4</sub> a (3) transport kyslíku směrem dolů, který oxiduje CH<sub>4</sub> (viz Segers 1998; Joabsson et al. 1999). Protože rostliny dodávají do půdy značné množství organických substrátů (Kuzyakov a Domanski 2000; Picek et al. 2007; Merino et al. 2015; Minke et al. 2016), lze spekulovat, že rychlost metanogeneze může být pod vegetačním povrchem větší než v případě šlenků s holou půdou. Avšak tato zvýšená metanogeneze v půdě bultů (s vegetací) může být potlačena rychlejší oxidací CH<sub>4</sub> v rhizosféře rostlin (bezprostřední okolí kořenů, poskytující specifické prostředí mikroorganismům) za

předpokladu, že je dostatečně oxidována. Potenciál oxidace CH<sub>4</sub>, související s rostlinou, může být značný. Popp et al. (1999) zjistili, že k oxidaci CH<sub>4</sub> dochází přímo na povrchu kořenů, v tzv. rhizoplánu. Také Faußer et al. (2013) zjistili, že 45 % kořenových buněk exodermis *Phragmites australis* byly kolonizovány bakteriemi, z nichž 34–47 % měly potenciál oxidovat CH<sub>4</sub>. Nápadná závislost toků CH<sub>4</sub> zprostředkovaných rostlinami na vodní hladině a její dynamice nasvědčuje tomu, že odvětrávání CH<sub>4</sub> pravděpodobně převládalo nad ostatními dvěma mechanismy v případě, že je půda mělce zaplavena.

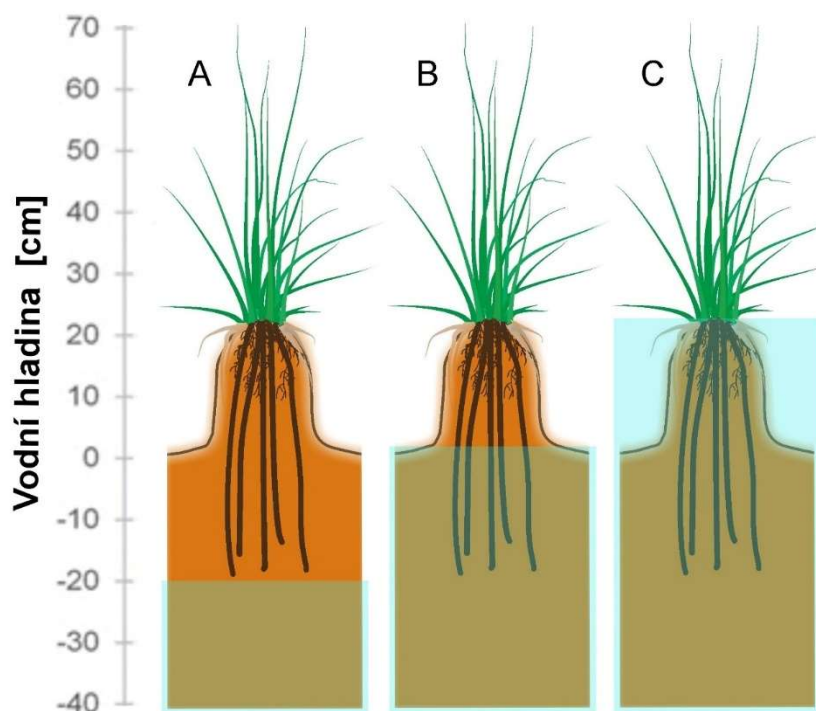
Mechanismus i intenzita provětrávání skrze rostliny závisí na jejich anatomické a morfologické stavbě (Laanbroek 2010). U trsnatých travin probíhá provětrávání kořenů difúzí, jejíž rychlost je závislá na délce difuzní dráhy a na difuzní konstantě. Délka difuzní dráhy odpovídá délce kořenů a propustné části odnože. Difuzní konstanta jednoho kořene závisí na (1) boční propustnosti povrchového pletiva, které představuje bariéru pro výměnu plynů s půdním prostředím a (2) propustnosti kořenového aerenchymu podél kořene (např. Armstrong 1971; Armstrong a Armstrong 1988; Soukup et al. 2007). Pro zhodnocení intenzity toků plynu na jednotku plochy ekosystému musí být zohledněna také hustota kořenů.

*C. acuta* má dva druhy kořenů: 1) tenké, bohatě rozvětvené kořeny, dosahující k povrchové vodě nebo k povrchu půdy, které pravděpodobně slouží k příjmu živin a 2) tlusté, řídké rozvětvené, pozitivně geotropní kořeny, jejichž hlavní funkcí je podpora rostliny v substrátu (Končalová 1990). Podle Vítkové et al. (2017) je kořenová biomasa *C. acuta* na Mokrých loukách tvořena převážně tlustými kořeny, které jsou zároveň jediným typem kořenů rostoucím v půdě pod buly. Tyto kořeny dosahovaly až do hloubky 0,4 m. Aerenchym tlustých kořenů dosahuje až 30 % objemu a spojuje se s intercelulárními prostory na bázi odnože (Končalová 1990). V důsledku toho je celé tělo rostliny dobře propustné pro plyny (Končalová et al. 1988). Vzhledem k těmto anatomickým a morfologickým charakteristikám může *C. acuta* potenciálně odvětrávat CH<sub>4</sub> produkovaný v půdě, ale také podporovat reoxidaci CH<sub>4</sub> dodáním kyslíku metanotrofním bakteriím, vyskytujícími se na povrchu kořene.

#### 7.1.2.3 Vliv rostlin v interakci s vodní hladinou

Velikost toků CH<sub>4</sub> zprostředkovaných rostlinami může souviset s vertikálním rozložením kořenů *C. acuta* ve vztahu k vodní hladině (Obrázek 37). Pokud byla vodní hladina zaklesnuta více než 20 cm pod povrch půdy, kde jsou kořeny přítomny jen v malé hustotě, toky CH<sub>4</sub> zprostředkované rostlinami byly zanedbatelné. Poměrně malé toky CH<sub>4</sub> zprostředkované rostlinami byly zjištěny při hladinách vody od hloubky 20 cm k povrchu půdy. V této půdní vrstvě se vyskytují obvykle jen tlusté kořeny, které sice mají dobře vyvinutý aerenchym, ale boční výměně plynů mezi kořenem a půdou brání nízká propustnost buněk exodermis

(Končalová 1990, Soukup et al. 2017). Toky  $\text{CH}_4$  byly nápadně zvýšeny vegetací pouze při hladinách vody nad povrchem půdy. To naznačuje, že kořenové struktury odváděly značné množství  $\text{CH}_4$  do atmosféry pouze tehdy, když byla bazální část bultu zaplavena (Obrázek 27 a 37). Podobný výstup prezentovali ve své studii také Hendriks et al. (2010), kteří posuzovali vliv délky kořenů ve vztahu k hladině vody na rychlost toku  $\text{CH}_4$ .



**Obrázek 37:** Průřez bultem s dominantní *C. acuta* a přilehlým šlenkem, s vyznačenými rostlinnými strukturami. A – vodní hladina je zaklesnuta více než 20 cm pod povrchem půdy; B – vodní hladina dosahuje k povrchu půdy, ale bult není zatopen; C – bult je zcela zatopen.

Poměrně nízké emise  $\text{CH}_4$ , které byly v naší studii zjištěny při výšce vodní hladiny v blízkosti povrchu půdy, byly pravděpodobně způsobeny malou hustotou kořenů v půdě pod bultem, neboť většina kořenové biomasy se nacházela v bultu, vyčnívajícím nad povrch půdy. Pro transport  $\text{CH}_4$  ze zaplavené půdy tedy bylo k dispozici jen omezené množství ventilačních struktur. Dalším vysvětlením nízkých emisí je to, že část  $\text{CH}_4$  transportovaného tlustými kořeny z půdy pod bultem směrem do atmosféry mohla být oxidována kyslíkem vedeným z atmosféry. Faušer et al. (2013) ukázali přítomnost metanotrofních bakterií na povrchu kořenů i v mezibuněčných prostorech rákosu a je velmi pravděpodobné, že je tomu tak i u dalších aerenchymatických druhů.

Nishikawa (1990) a Lawrence a Zedler (2011) uvádějí, že tvorba bultů u travin je adaptací na prodloužené období zaplavení. Vzhledem k tomu, že se nové odnože často tvoří z pupenů rašících z báze mateřské odnože, rostou další generace odnoží stále výše a výše než předchozí. Díky tomu je menší část kořenů těchto odnoží vystavena škodlivým účinkům zaplavení půdy. Riziko zaplavení se snižuje také u doprovodných druhů rostlin, které se nacházejí v horní části bultů, a také u mikrobiálních populací, které bulty osidlují. V horní části bultu, která již není zaplavena, převládají aerobní podmínky a produkce CH<sub>4</sub> je omezena pouze na anaerobní mikrozóny, nasycené vodou. CH<sub>4</sub> produkovaný v hlubších vrstvách půdy může být během transportu skrz bult reoxidován. Pro tyto účinky lze trsnaté traviny považovat za „ekosystémové inženýry“ (Crain a Bertness 2005).

### 7.1.3 Přínos a omezení metody emisních komor

Design experimentu umožnil posoudit vliv ostřicových bultů s dominantní *C. acuta* na emise CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> (tj. toky uhlíku) ve vztahu k hlavním proměnným prostředí v rámci jednoho ekosystému, a to v obou letech měření, což bylo cílem této práce. V roce 2014, kdy byla sledována také alokace uhlíku (stanovení biomasy) byl zhodnocen také vliv rostlin na výslednou bilanci uhlíku (kapitola 7.3.1). Výsledky terénního experimentu však nelze použít pro vyčíslení emisí CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> z celého ekosystému. Existuje proto řada důvodů. Prvním důvodem je, že varianty "bult" a "šlenk" představovaly extrémní situace, kdy byl šlenk udržován trvale zcela bez vegetace, aby bylo možné posoudit vliv samotných rostlin. Mnohé šlenky mezi ostřicovými bulty však byly pokryty vegetací (byť jen řídkou a tvořenou mělce kořenicími doprovodnými druhy), která nebyla sledována. Dalším důvodem je, že se jednalo o bodová měření, která probíhala jen v určitém časovém intervalu během dne a jen několikrát za sezónu. Navíc nebyla podchycena čistá fotosyntéza, kterou by bylo možné měřit jen v průhledných komorách.

Pro měření emisí těchto plynů a pro následné vyčíslení celkové bilance uhlíku na úrovni celého ekosystému je vhodnější použití metody eddy-kovariance. Dušek et al. (2012) díky této metodě zjistili, že studovaný mokřadní ekosystém Mokré louky fungoval během tří po sobě jdoucích vegetačních období jako sink uhlíku. Zhodnotili však jen toky uhlíku ve formě CO<sub>2</sub>, přičemž uvádějí, že emise CH<sub>4</sub> byly převážně nízké (v průměru 0,02 g C m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup>). Emise CH<sub>4</sub> jsou na Mokřích loukách dlouhodobě nízké také podle Janouše et al. (2011) a potvrzuje to také tato studie pro studované roky 2012 a 2014 (Tabulka 6). Během vegetačního období suchého roku 2007 byl čistý příjem uhlíku naměřený Duškem et al. (2012) 274 g m<sup>-2</sup>, což bylo nejvíce za roky sledování. Autoři však uvádějí, že nízká vodní hladina umožnila vysokou asimilaci uhlíku rostlinami, nikoliv dlouhodobé ukládání uhlíku do půdy, pro které je nutná vysoká hladina vody. Emise uhlíku (respirace ekosystému) dosahovala 1054 g m<sup>-2</sup>. Naopak nejnižší čistý příjem

uhlíku ( $152 \text{ g C m}^{-2}$ ) byl zjištěn v mokrém roce 2006, během něhož proběhly dvě silné letní povodně, které omezily asimilaci uhlíku rostlinami. Emise uhlíku byly také nižší, a to  $844 \text{ g m}^{-2}$  (Dušek et al. 2012). Snížená rostlinná produkce za podmínek intenzivní záplavy v létě byla zjištěna také v kultivačním pokusu (např. kapitola 6.2.5.4).

## 7.2 Kultivační pokus

### 7.2.1 Vliv vodního režimu na tvorbu biomasy

Konkurenceschopnost rostlin za určitých vnějších podmínek se projevuje mimo jiné velikostí biomasy a jejím rozložením v prostoru. Vodní režim biotopu primárně ovlivňuje podzemní biomasu a její prostorovou strukturu. Toto téma je předmětem zájmu již několik desetiletí (např. Soukupová 1983), ale výsledků je dosud málo, protože se získávají obtížně.

Soukupová (1983, 1986, 2002) provedla tříletý nádobový pokus s dvěma druhy ostřic běžnými na Mokřích loukách, *C. acuta* (syn. *C. gracilis*) a *C. vesicaria*. V pokusu simulovala podmínky tří ekofází: terestrické (hladina vody 5–20 cm pod povrchem), limózní (hladina blízko povrchu půdy, tj. -5 až +5 cm) a litorální (hladina 5–20 cm nad povrchem půdy). Zjistila, že největší celkovou biomasu vytvořily rostliny v terestrické ekofázi. Rostliny nejvíce rozvíjely svou kořenovou soustavu, jejíž biomasa značně převyšovala biomasu ostatních orgánů. Menší produkci biomasy pozorovala v limózní ekofázi a nejmenší v litorální. Nicméně vliv vodní hladiny na produkci *C. acuta* se měnil v průběhu sezóny v závislosti na sledu ekofází (tj. ekoperiodě ve smyslu Hejného a Husáka (1978). Odhadla optimální růst *C. acuta* v ekoperiodě s tímto sledem ekofází: litorální v květnu a červnu, terestrické v červenci, srpnu a počátkem září a limózní koncem září, v říjnu a listopadu. Tato ekoperioda je typická pro přirozené prostředí mokřadní vegetace s dominantní *C. acuta* (společenstvo *Caricetum gracilis*), pro které je běžné pravidelné zaplavování půdy v jarním období, v létě voda zaklesá, pokud výpar převyšuje srážky, a na podzim, kdy se bilance srážek a výparu vyrovnává, se půda opět dosycuje vodou (Soukupová 2002).

Na rozdíl od Soukupové (1983, 1986, 2002) jsme v této studii zvolili jen dvě ekofáze (limózní a litorální), ale přesto lze výsledky dobře porovnat. I naše výsledky ukazují, že pro růst *C. acuta* jsou vhodnější podmínky s nižší vodní hladinou (limózní ekofáze), než s vysokou (litorální ekofáze). Rostliny z limózní ekofáze produkovaly největší celkovou biomasu ze sledovaných typů vodního režimu, a to zejména díky značně rozvinuté kořenové soustavě v dolní vrstvě balu. Nejintenzivnější růst rostlin v limózní ekofázi byl pozorován během první poloviny vegetační sezóny 2015 (tj. mezi sklizněmi v říjnu 2014 a červenci 2015), kdy nadzemní biomasa byla od předchozího měření vyšší přibližně o 40 % a podzemní biomasa o 50 %. V litorální ekofázi byl v tomto období přírůstek nadzemní biomasy přibližně 30 %, zatímco

u podzemní biomasy jen 10 % (srov. Obrázek 31 a Tabulka 14). To bylo zřejmě díky tomu, že rostliny z limózní ekofáze účinněji získávaly energii pro tvorbu biomasy díky aerobnímu dýchání podzemních částí, které bylo umožněno dobrým přísunem kyslíku skrze aerenchym. Naproti tomu u rostlin v litorální ekofázi byla difúzní dráha pro transport plynů aerenchymem delší o výšku vodního sloupce (15 cm). Proto lze předpokládat, že kvůli horšímu zásobení kyslíkem nejmladší (nejníže uložené) části kořenů získávaly energii anaerobně, tedy velmi málo účinně.

Potvrdil se také závěr Soukupové (1983, 1986, 2002), že rostliny *C. acuta* jsou dobře přizpůsobeny k jarní záplavě. Podobně jako u limózní ekofáze byl v první polovině vegetační sezóny 2015 sledován nárůst nadzemní biomasy (od předchozího měření) přibližně o 40 %. Podzemní biomasa vzrostla o 30 % (srov. Obrázek 31 a Tabulka 14). Z toho lze usuzovat, že po odeznění jarní záplavy rostlina vytvořila dostatečné množství energie (za převažujících aerobních podmínek) pro tvorbu jak nadzemních, tak podzemních orgánů. Květ et al. (2002), kteří studovali meziroční variabilitu nadzemní biomasy ve společenstvu *Caricetum gracilis* v průběhu deseti let, ukázali pozitivní vliv jarní povodně na podíl ostřic. Zjistili nejvyšší hodnoty sezónní maximální biomasy *Carex* spp. během roku s jarní záplavou. Nadzemní biomasa *Carex* spp. od předchozího suchého roku vzrostla přibližně třikrát a *Carex* spp. byla v porostu výrazně dominantní. Nicméně v roce 1985, kdy kromě jarní záplavy proběhly ještě dvě krátké záplavy v létě, zůstal podíl biomasy *Carex* spp. vůči ostatním rostlinným druhům (zejména *Calamagrostis canescens*) malý (Květ et al. 2002). Pozitivní vliv jarní záplavy popsali také Zedler a Kercher (2004). Vysvětlují jej tím, že jarní záplavy přináší nové živiny (zejména dusík), na které většina mokřadních rostlin reaguje v tomto období intenzivního růstu velmi pozitivně. Nedochozí ani k významnějšímu mechanickému poškození rostlin, neboť jsou zatím malé a chráněné stařinou. Lze se také domnívat, že jarní záplava má jen malý vliv na metabolismus rostliny, protože teplota vody i půdy je dosud nízká (Soukupová 2002).

Na rozdíl od jarní záplavy působila letní záplava na rostliny silně negativně (srov. např. Obrázek 31, Tabulka 14). Zde nemělo vliv pouze načasování povodně, ale také její intenzita (na rozdíl od jarní záplavy, kdy byla hladina vody zvýšena na 15 cm nad povrch půdy, u letní povodně dosahovala 35 cm nad povrch, srov. kapitola 4.2.3). U letní záplavy pravděpodobně došlo k energetickému „vyhladovění“ rostlin. V létě a časně na podzim, kdy rostliny přednostně ukládají asimiláty do rezervních orgánů, si v důsledku záplavy rostliny nebyly schopny zásoby utvořit. Proto byl zjištěn jen pomalý přírůstek celých rostlin, kdy malá nadzemní produkce limitovala růst podzemních orgánů. Vliv letní záplavy na ostřicové porosty popsali také Zedler a Kercher (2004). Uvádějí, že letní povodně mají často škodlivější efekt než jarní, a to jednak



díky charakteru nástupu povodně ve vlnách, a také díky tomu, že v tomto období ostřice kvetou či se vysemeňují.

### 7.2.2 Vliv vodního režimu na alokaci biomasy

S měnící se vodní hladinou se mění také alokace biomasy do nadzemních a podzemních částí rostlin (Soukupová 1983 a 2002; Miller a Zedler 2003; Pan et al. 2014; Li et al. 2017). Souvisí to mj. s tím, že vlivem zaplavení půdy, spojenému s vyčerpáním kyslíku v okolí kořenů, vytváří mokřadní rostliny řadu morfologických a fyziologických adaptací. Mezi ně patří relativní zvýšení alokace biomasy do nadzemních orgánů vůči podzemním (tj. pokles root/shoot ratio, R/S), prodlužování nadzemních odnoží a často též tvorba mělčího kořenového systému (Pan et al. 2012). Protože kyslík je za vyššího vodního sloupce hůře dostupný, v oddencích a kořenech probíhá anaerobní metabolismus, který je z hlediska energetického zisku jen málo účinný (Brändle 1991).

Hmotnostní poměr R/S byl v limózní ekofázi vyšší než v litorální (Tabulka 18). To odpovídá výsledkům dalších autorů (např. Soukupová 2002; Miller a Zedler 2003; Pan et al. 2012), že s rostoucí vodní hladinou tento poměr klesá. U limózní a litorální ekofáze a jarní záplavy byla biomasa uložená do podzemních orgánů větší než do nadzemních. U letní záplavy byla podzemní biomasa větší až při posledním odběru. Podzemní biomasa *Carex* spp. může být až několikrát větší než sezónní maximum nadzemní biomasy. Podle Květa et al. (2002) k tomu přispívá dlouhověkost podzemních částí. Zatímco hlavní kořeny a oddenky mohou přetrvávat až několik let, nadzemní biomasa na konci sezóny odumírá. Dochází tak k tomu, že se poměr R/S zvyšuje se stářím rostliny. Květ et al. (2002) uvádí u *C. acuta* poměr R/S 1,8 až 3,3 po prvním roce růstu rostlin ve venkovním nádobovém pokuse. Soukupová (1983) uvádí průměrný hmotnostní poměr R/S 1,2 u *C. acuta* pěstované v jednoleté pískové kultuře. Naše hodnoty se pohybovaly od 0,6 (letní záplava) do 2,0 (limózní ekofáze). Nízké hodnoty u letní záplavy vysvětlují enormním zpomalením růstu kořenů vlivem letní povodně. Soukupová (2002) uvádí, že právě v období od konce srpna do poloviny září probíhá největší růst podzemní biomasy *C. acuta*. Podobně Honissová et al. (2015), kteří zkoumali růst *C. acuta* v terénu na Mokřých loukách, zjistili výrazně větší průměrnou biomasu kořenů jedné odnože *C. acuta* v srpnu a v listopadu (5 g na odnož) ve srovnání s hodnotami v dubnu a v červnu (2 g na odnož) (viz též dále).

Taktéž jsme zjistili, že rostliny *C. acuta* v limózní ekofázi tvořily mnohem větší biomasu kořenů v dolní vrstvě balu (7 až 22 cm pod povrchem půdy) než rostliny s vyšší vodní hladinou (v litorální ekofázi). To bylo pravděpodobně způsobeno také kratší difúzní vzdáleností pro plyny vlivem nižší vodní hladiny (Jackson a Armstrong 1999). Rostliny z litorální ekofáze měly

biomasy kořenů i jejich vertikální rozložení velmi podobné jako rostliny z jarní záplavy. To naznačuje, že na tvorbu kořenového systému u jarní záplavy měla zásadní vliv první jarní povodeň a následný pokles vodní hladiny ji již neovlivnil. Pro obě varianty byla typická tvorba velkého množství vodních, tenkých a bohatě větvených kořenů v horní vrstvě kořenového balu. Tvorba většího množství kořenů v horní vrstvě (tj. ve vodě a tenké povrchové vrstvě substrátu) slouží jako adaptační mechanismus rostliny na zaplavení substrátu, neboť zde převládají aerobní podmínky (Končalová a Pazourek 1988). Rostliny z letní záplavy měly kořenový systém vyvinut jen velmi slabě ve všech vrstvách půdy.

Na alokaci biomasy do nadzemních a podzemních orgánů má značný vliv také sezónní vývoj samotné rostliny. V období od počátku jara do počátku léta se tvoří nejvíce nových odnoží a také nových listů. Sušina listů jedné odnože se zvyšuje až do pozdního podzimu nejen tvorbou nových listů, ale také jejich růstem. Ke konci vegetační sezóny se však zmenšuje, protože rychlost odumírání dospělých listů přesáhne rychlost růstu nových. Nadzemní biomasa porostu se ke konci vegetační sezóny snižuje také odumíráním většího počtu odnoží než v jejím průběhu (Honissová et al. 2015). V kultivačním pokusu byl značný pokles sušiny nadzemní biomasy zjištěn koncem října 2015 (Obrázek 31).

V průběhu vegetační sezóny se zvyšuje také biomasa kořenů (Honissová et al. 2015) (viz výše). Sezónní zvyšování biomasy kořenů na jednu odnož podporuje myšlenku, že část asimilátů je ke konci vegetační sezóny transportována do podzemní části a je zde uložena jako rezerva. Rezervy jsou mobilizovány na počátku jara příštího roku a podporují rychlý růst generativních odnoží, které tak mohou rychle využít období příznivé pro kvetení a produkci semen (Honissová et al. 2015). Tato sezónní dynamika je obecným rysem vytrvalých mokřadních, ale i jiných planých rostlin (např. Ondok 1978; Larcher 1988). V této studii byla zjištěna výrazná dynamika translokace biomasy u rostlin v litorální ekofázi a u rostlin vystavených jarní záplavě, kdy sušina kořenů na jednu odnož v létě druhého roku pokusu (červenec 2015) byla nižší než v předchozí podzimní sklizni (říjen 2014). Na podzim druhého roku pokusu (říjen 2015) její hodnoty opět vzrostly a byly u jednotlivých variant nejvyšší za celou dobu trvání pokusu (Příloha 8).

### 7.2.3 Přínos a omezení kultivačního pokusu

Roli rostlin v bilanci skleníkových plynů můžeme hodnotit jen tehdy, pokud známe velikost a rozložení biomasy rostlin. Význam velikosti rostlinné biomasy souvisí s fixací CO<sub>2</sub>, s jeho uvolňováním respirací a s postupným rozkladem organické hmoty za produkce CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> (kapitola 3.2). Velikost biomasy a její vertikální rozložení totiž souvisí s mírou adaptace na nedostatek kyslíku v půdě spojenou s tvorbou aerenchymatických pletiv, skrze něž probíhá

výměna plynů mezi atmosférou a půdou (Obrázek 3). Proto je nezbytné sledovat nejen produkci nadzemních částí rostlin, ale také podzemních. Většina terénních prací, které se zabývají mokřadními rostlinami z výnosového hlediska, studuje dynamiku nadzemních orgánů, ale z metodických a technických důvodů se nezabývají podzemními orgány (Nešpor 2015). Podzemní orgány však představují v době sezónního maxima 50–80 % celkové rostlinné hmoty mokřadní vegetace (Rychnovská 1985), a zásadně tak ovlivňují koloběh uhlíku. Studium podzemní biomasy je tak realizováno převážně v rámci kultivačních pokusů („mesocosm experiments“). Experimentálních studií, které by navíc zkoumaly vliv ekofáze/hydroperiody na růst celé rostliny je jen velmi málo. K těmto nemnohým studiím patří práce Soukupové (1983, 1986, 2002), které však nezahrnují rozbor podzemní biomasy v půdním profilu a nesledují vliv dočasných záplav. Tento kultivační pokus tak přispěl novými poznatky, které se týkají rozložení podzemních orgánů v závislosti na vodním režimu včetně dvou různých režimů záplav, jarní a letní.

Výsledky kultivačních pokusů je však třeba extrapolovat na terénní podmínky velmi opatrně. Existuje proto řada důvodů. Prvním důvodem je, že variace často představují extrémní hodnoty zkoumaných faktorů, což v našem případě byla hlavně délka záplav. V případě Mokřých luk u Třeboně občasné dochází k záplavám, které trvají měsíc nebo šest týdnů. Obvykle však trvají pouze dva týdny (např viz. Příbáň a Bauer 2006, Dušek et al. 2009, Honissová et al 2015). Simulace jarní a letní povodně v kultivačním pokusu trvaly tři měsíce, což zásadně ovlivnilo výsledky o biomase rostlin. Simulace litorální a limózní ekofáze však odpovídala skutečným podmínkám v přirozeném prostředí.

Dalším důvodem je, že pokus trval pouze dva roky, zatímco Soukupová (1983, 1986, 2002) uvádí, že hodnoty podzemní biomasy zjištěné v pokuse odpovídají terénním měřením až po třech letech. Pokud by pokus trval déle než několik let, pravděpodobně by výška vodní hladiny ovlivnila nejen rozložení podzemních orgánů v profilu půdy, ale také vlastní tvorbu bultů. Vliv hydroperiody na tvorbu bultů *Carex stricta* v kultivačním pokusu sledovali Lawrence a Zedler (2011). Zjistili, že v důsledku dlouhodobé záplavy s výškou vodní hladiny 18 cm nad povrchem půdy je výška a objem bultů větší než v podmínkách s kolísavou vodní hladinou, a nejnižší hodnoty zjistili v podmínkách bez zaplavení. Podobně, Nishikawa (1990) zjistil, že *Carex thunbergii* vytvořila v anoxické půdě vzesupné oddenky a tvořila bulvy, zatímco v aerobní půdě tvořila pouze dlouhé, plazivé oddenky. Jak je uvedeno v kapitole 7.1.2.3, právě tvorba bultů je typickou strategií ostřic, jak uniknout stresu při zvýšené vodní hladině. Dá se tak předpokládat, že pokud by byly v kultivačním pokusu testovány ostřice s již vzrostlými bulvy (nikoliv mladé rostliny), jejich odpověď k zaplavení by se od našich výsledků mohla lišit (zejména u letní záplavy).

Významným limitem kultivačního pokusu je také to, že zde nebyl zahrnut vliv dalších druhů rostlin, které se ve společenstvu v přirozeném prostředí nachází. *C. acuta* je přizpůsobena k mělkému zaplavení biotopu, typicky vyšší vodní hladině (litorální ekofázi) na jaře a zamokření (limózní až terestrické ekofázi) v létě (Soukupová 2002). V takovém prostředí prosperuje a její podíl v porostu je vysoký (Květ et al. 2002; Honissová 2015). Terestrické prostředí studovanému druhu *C. acuta* poskytuje optimální podmínky k růstu, ale bývá v něm vytlačována konkurenčně silnějšími travami (tj. ve společenstvu Mokrých luk zejména *Calamagrostis canescens*). Je to proto, že v sušším prostředí se neuplatní adaptační mechanismy spojené s velkým kořenovým systémem. Jak shrnuje Končalová (1990), jde zejména o schopnost růst v anaerobním prostředí zaplavené půdy díky aerenchymu a tvořit sacharidové rezervy pro případná období anaerobního metabolismu, kdy je přerušen kontakt aerenchymatických struktur se vzduchem. *C. canescens* (a další konkurenční trávy) energii asimilátů investují naopak do růstu nadzemních částí, čímž získávají oproti ostřicím výhodu v konkurenci o světlo (Soukupová 2002).

Posledním omezením kultivačního pokusu bylo, že produkce zjištěná v tomto pokusu je vztažena na velikost pěstební nádoby. Nelze ji tedy srovnávat s daty zjištěnými v terénu, kde je hmotnost biomasy vztažena nejčastěji na 1 m<sup>2</sup>.

## 7.3 Souhrnná diskuse

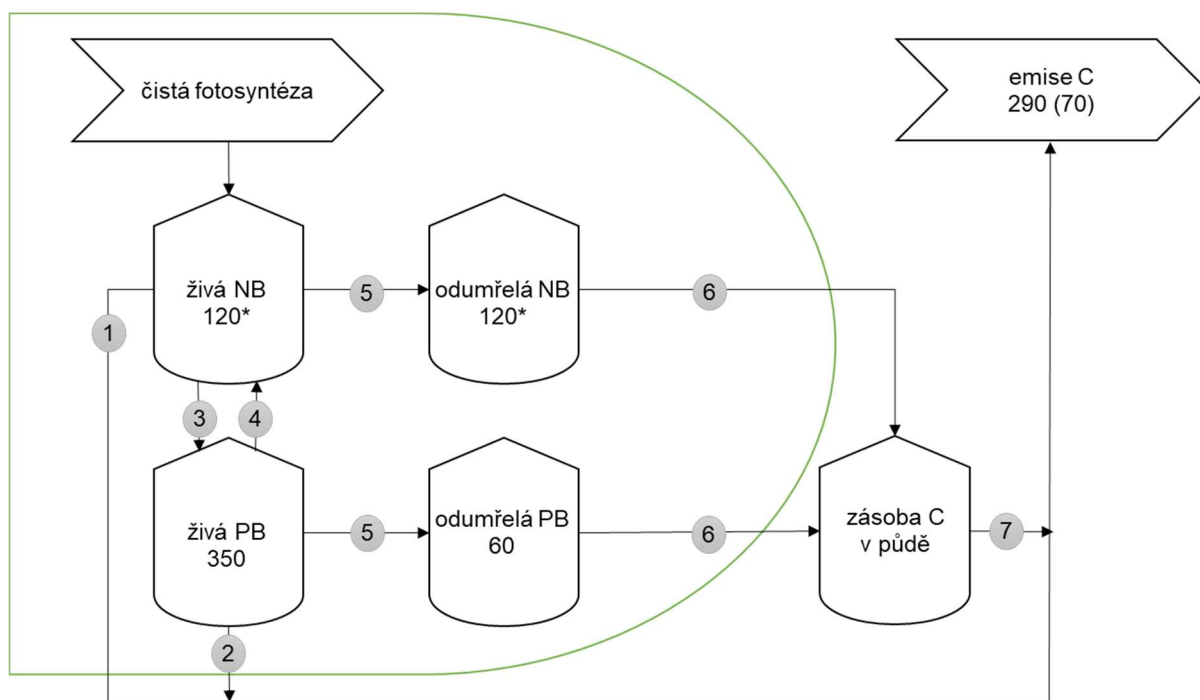
### 7.3.1 Úloha rostlin v bilanci uhlíku

Studium koloběhu uhlíku je v současnosti v popředí zájmu mimo jiné pro svůj praktický dopad, tj. poznání dynamiky hlavních skleníkových plynů, tj. CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub>, a možností, jak tuto dynamiku ovlivňovat (Čížková et al. 2004). Z naměřených údajů, získaných během víceletého měření jednotlivých zásobníků a toků uhlíků a jejich vazeb na hlavní ekologické faktory, jako jsou teplota, vlhkost, roční doba atd., je možné sestavit celkovou bilanci uhlíku (Úlehlová 1998a). K významným zásobníkům uhlíku patří kromě půdy též živá i odumřelá nadzemní a podzemní biomasa rostlin. Existují rozsáhlé studie o dynamice rostlinné biomasy a o její dekompozici v mokřadních ekosystémech, z nichž lze bilanci uhlíku nepřímou dopočítat (např. Dykyjová a Květ 1978, Prach et al. 1996, Westlake et al. 1998, Květ et al. 2002).

#### 7.3.1.1 Úloha rostlin s dominantní *C. acuta* jako zásobníku a zdroje uhlíku

Na Obrázku 38 je znázorněno jednoduché schéma uhlíkové bilance, které popisuje vliv vegetace ostřicových bultů na hlavní zásobníky a toky uhlíku na Mokrých loukách. Do schématu jsou doplněny hodnoty pro ostřicové bulty s dominantní *C. acuta* vyhodnocené pro vegetační sezónu v roce 2014. Pro vyčíslení zásobníků a toků uhlíku byla použita vlastní data

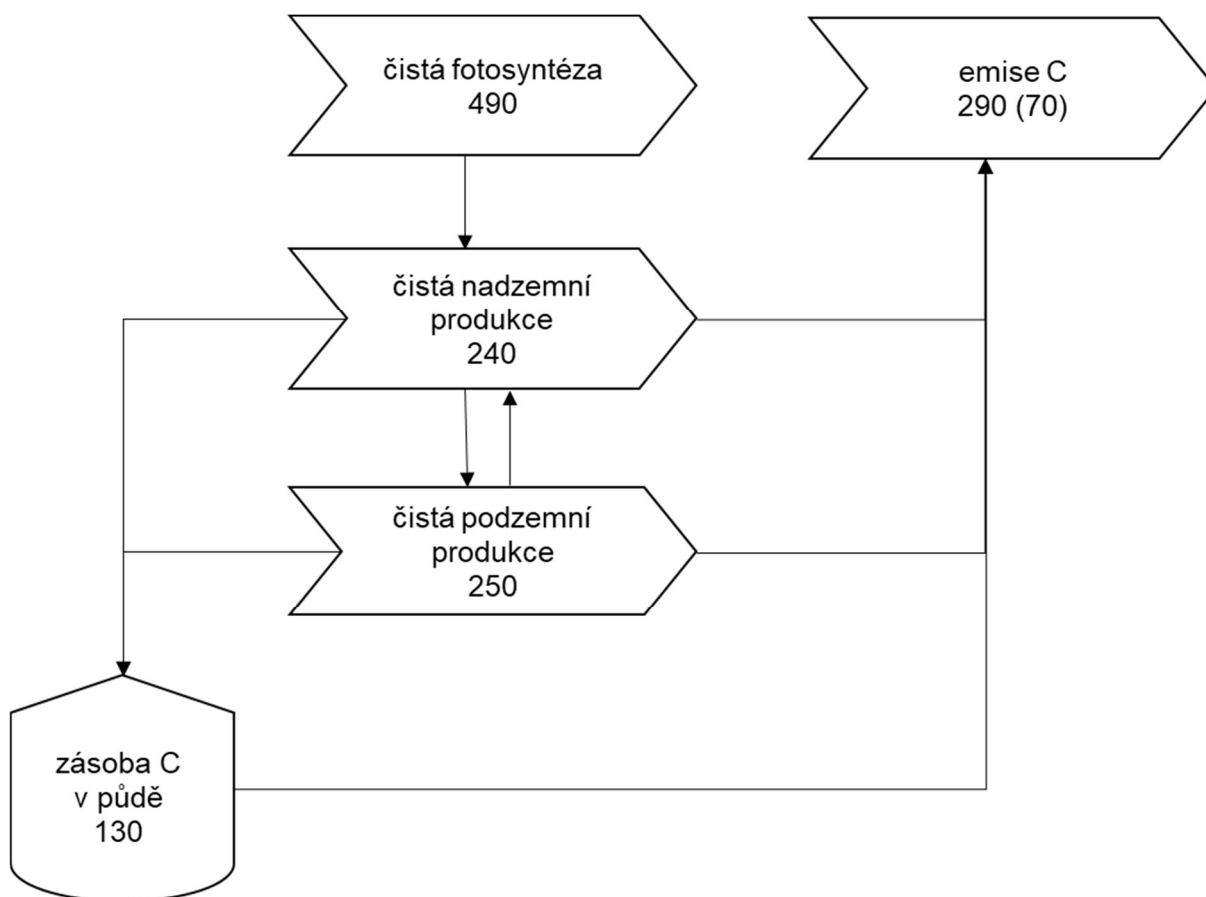
o nadzemní biomase (kapitola 6.1.1, Příloha 9) a tocích CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> z ploch emisních komor s bulty (kapitoly 6.1.2 a 6.1.3). Dále byla použita převzatá data o podzemní biomase, která jsou publikována ve studii Vítkové et al. (2017). Vliv rostlin rostoucích mimo bult (tj. ve šlencích) nejsem schopna na podkladě tohoto pokusu hodnotit (viz. kapitola 7.1.3), avšak považuji ho za zanedbatelný. I když v roce 2014 byly plochy šlenků částečně kolonizovány drobnými širokolistými bylinami (kapitola 4.1.1.), jejich biomasa během vegetační sezóny tvořila v průměru jen 2,6 % (maximum 7,9 %) biomasy všech semenných rostlin (Hašek 2015). Ve schématu je proto hodnocen pouze vliv rostlin tvořících bulty (tj. *C. acuta*) a rostlin, které tyto bulty kolonizovaly (zejména *C. canescens*). Hodnoty jsou vyjádřeny s ohledem na poměrné zastoupení bultů v porostu studované plochy, tj. hodnoty o biomase i o emisích jsou vynásobeny počtem bultů přítomných v jednom m<sup>2</sup> (kapitola 5.1.3.). Údaje o rostlinné biomase byly převedeny na data o uhlíku [g C m<sup>-2</sup>] za zjednodušujícího předpokladu, že uhlík tvoří 45 % sušiny (Úlehlová 1985). Nadzemní a podzemní biomasa byla stanovena s ohledem na translokaci látek mezi nadzemními a podzemními orgány. Podle Honissové et al. (2015) je přibližně 20 % nadzemní produkce *C. acuta* ještě před odumřením listů přesunuto ve formě mobilních látek (zejména asimilátů) do biomasy podzemních orgánů. Podobně byl pokles pozorován i v případě naší studie (Příloha 9). Dochází tak ke značnému růstu podzemních orgánů a tvorbě zásob. Tyto zásoby jsou mobilizovány brzy na jaře příštího roku (Dykyjová a Véber 1978; Honissová et al. 2015), translokovány do nadzemních částí a podporují rychlý růst generativních odnoží, které tak mohou využít období příznivé pro kvetení a tvorbu semen. To potvrzuje zjištění Honissové et al. (2015), že sušina podzemní biomasy je na jaře přibližně poloviční v porovnání s hodnotami na podzim (viz kapitola 7.2.2). V této studii jsou proto hodnoty nadzemní i podzemní biomasy vyhodnoceny pro totéž období, a to k době sezónního maxima podzemní biomasy na konci vegetační sezóny.



**Obrázek 38:** Naměřené hodnoty hlavních zásobníků [ $\text{g m}^{-2}$ ] a toků [ $\text{g m}^{-2}$  za vegetační sezónu $^{-1}$ ] uhlíku v nekoseném porostu s dominantní *Carex acuta* na modelovém území Mokré louky na konci vegetační sezóny (v říjnu 2014). Obsah uhlíku je počítán jako 45% sušiny nadzemní biomasy (nedestruktivní metoda v emisních komorách s bulty) a podzemní biomasy (dopočteno na základě převzatých údajů, získaných destruktivní metodou Vítkovou et al. (2017)). Emise uhlíku z modelové lokality byly zjištěny metodou emisních komor a představují sumu  $\text{CO}_2\text{-C}$  a  $\text{CH}_4\text{-C}$  (mediány) ze samotných rostlin, v závorce jsou uvedeny emise uhlíku z půdy bultu. NB – podzemní biomasa, PB – podzemní biomasa, C – uhlík, 1 – respirace nadzemních částí, 2 – respirace podzemních částí, 3 – translokace (jarní), 4 – translokace (podzimní), 5 – odumírání, 6 – dekompozice, 7 – půdní respirace, symboly dle Oduma (1977). \* – shodnost dat je pouze náhodná (viz. Příloha 9).

### 7.3.1.2 Vliv porostu s dominantní *C. acuta* na výslednou bilanci uhlíku

Na základě znalosti dat o množství uhlíku uloženého do biomasy rostlin a množství uhlíku emitovaného z bultů v roce 2014 (Obrázek 38) byl vytvořen model odhadující výsledný vliv ostřicových bultů s dominantní *C. acuta* na toky a bilanci uhlíku (Obrázek 39). Množství uhlíku asimilovaného rostlinami (tj. čistá fotosyntéza) představuje roční produkci biomasy. Roční produkce nadzemní biomasy byla odhadnuta jako sušina živých a odumřelých odnoží. Roční produkce podzemní biomasy byla odhadnuta za předpokladu, že adventivní kořeny *C. acuta* žijí stejně dlouho jako s nimi související nadzemní odnož, což je podle Soukupové (1986) dva roky. U ostatních druhů (trav a dvouděložných) se počítalo s životností kořenů pouze jeden rok. Ve schématu je odhadnuta také zásoba uhlíku v půdě, která je vyčíslena jako rozdíl mezi množstvím asimilovaného uhlíku a emisemi uhlíku z bultu.



**Obrázek 39:** Odhad vlivu rostlin na uhlíkovou bilanci [ $\text{g m}^{-2}$ ] nekoseného porostu s dominantní *Carex acuta* na modelovém území Mokré louky ve vegetační sezóně 2014. Čistá fotosyntéza byla odhadnuta jako množství uhlíku asimilovaného do rostlinné hmoty (tj. roční produkce nadzemní a podzemní biomasy). Roční produkce nadzemní biomasy představuje množství uhlíku v sušině živých a odumřelých odnoží na konci vegetační sezóny (nedestruktivní metoda v emisních komorách s bulty). Roční produkce podzemní biomasy představuje poloviční množství uhlíku v sušině živých podzemních orgánů *C. acuta* a celkové množství podzemní biomasy u ostatních rostlin (dopočteno na základě údajů, získaných destruktivní metodou Vítkovou et al. (2017)). Emise uhlíku z modelové lokality byly zjištěny metodou emisních komor a představují sumu  $\text{CO}_2\text{-C}$  a  $\text{CH}_4\text{-C}$  (mediány) ze samotných rostlin (respirace rostlin), v závorce jsou uvedeny emise uhlíku z půdy bultu (půdní respirace). Zásoba uhlíku v půdě byla odhadnuta jako rozdíl mezi množstvím asimilovaného uhlíku a emisemi uhlíku z bultu. C – uhlík; symboly dle Oduma (1977).

Tento model (Obrázek 39) vede k závěru, že vegetace s dominantní *C. acuta* v roce 2014 podpořila ukládání uhlíku do jednotlivých složek mokřadu (vlastní biomasa a následně půdní uhlík). Odhaduji, že do půdy mokřadu bylo díky rostlinám uloženo přibližně  $130 \text{ g C m}^{-2}$  za vegetační sezónu. Tento rok byl však typický nízkou vodní hladinou, která se nacházela v průměru přibližně 4 cm pod povrchem půdy (kapitola 6.1.1). Za těchto podmínek rostliny zprostředkovaly poměrně nízké emisí uhlíku ( $290 \text{ g C m}^{-2}$ ), z čehož emise  $\text{CH}_4$  byly necelých  $0,1 \text{ g C m}^{-2}$ .

Ve vlhčím roce 2012, kdy se vodní hladina nacházela přibližně 3 cm nad povrchem půdy, byly emise téměř dvojnásobné ( $438 \text{ g C m}^{-2}$ , z čehož emise  $\text{CH}_4$  byly  $0,7 \text{ g C m}^{-2}$ ). V roce 2012 však biomasa rostlin zjišťována nebyla, a proto můžeme o výsledném vlivu rostlin na bilanci uhlíku pouze spekulovat. Domnívám se, že emise uhlíku byly ve vlhčím roce 2012 větší než v roce 2014 nejen pro větší limitaci půdních procesů kyslíkem ale též díky příznivějším hydrologickým podmínkám pro růst *C. acuta*. V roce 2012 byly ostřicové bulty trvale mělce zaplavené (viz. kapitola 6.1.1) a podle Honissové et al. (2015) tvořila biomasa ostřic větší podíl z celkové biomasy porostu než v suchém roce 2014. Zatímco v roce 2012 tvořila biomasa ostřic  $230 \text{ g m}^{-2}$ , v roce 2014 jen  $150 \text{ g m}^{-2}$  (Honissová et al. 2015). Lze předpokládat, že fotosyntetická asimilace menší nadzemní biomasy ostřic může podporovat jen růst menší podzemní biomasy a menší množství kořenových exudátů. Jiné druhy (hlavně *Calamagrostis canescens*) nemohou plně kompenzovat funkci kořenového systému ostřic v bilanci plynů, protože mají jen malý a povrchový kořenový systém.

#### 7.3.1.3 Vliv hydrologického režimu na biomasu *C. acuta*

Režim vodní hladiny zásadně ovlivňuje produkci a také poměr mezi podzemními a nadzemními orgány (root/shoot ratio). Zatímco sezónní dynamika nadzemní biomasy byla předmětem řady terénních studií, údajů o podzemní bioase je stále poměrně málo, a to z důvodů metodických i technických. Data o produkci podzemní biomasy ve vztahu k různému hydrologickému režimu jsou však nutná při zpřesňování modelů bilancí uhlíku. Podzemní orgány ovlivňují bilanci uhlíku (1) jeho poutáním do vlastní biomasy, která může značně převyšovat biomasu nadzemních orgánů, (2) vlastní respirací, (3) poskytováním organických substrátů pro mikrobiální rozklad a také (4) prostřednictvím provětrávání přes aerenchymatická pletiva ostřic (Obrázek 3). Údaje o podzemní biomase zjišťované v terénu jsou však značně variabilní z důvodu prostorové heterogenity. Pro zjištění vlivu různého vodního režimu na tvorbu nadzemní i podzemní biomasy *C. acuta* byl proto proveden kultivační pokus. Z jeho výsledků vyplývá, že vodní režim může ovlivnit produkci podzemní biomasy až o 80 % (srov. údaje v Tabulce 14). Největší hmotnost podzemní biomasy byla zjištěna za podmínek limózní ekofáze. Právě tyto hydrologické podmínky se nejvíce podobaly podmínkám naměřeným v roce 2014. Největší hmotnost nadzemní biomasy byla zjištěna u jarní záplavy. Nejnižší hodnoty podzemní i nadzemní biomasy byly zjištěny během letní záplavy.



## 8 Závěr

Přítomnost rostlin, dynamika vodní hladiny a teplota půdy byly hlavní faktory ovlivňující velikost emisí CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> z ostřicového slatiniště na Mokřých loukách u Třeboně.

### 8.1 Vliv přítomnosti rostlin na emise CO<sub>2</sub>

Dynamika emisí CO<sub>2</sub> (normalizovaná na teplotu 10 °C) byla v první polovině vegetační sezóny pravděpodobně ovlivněna hlavně rychlostí mikrobiálních metabolických procesů, která byla podpořena přísunem organických sloučenin prostřednictvím rostlin a pravděpodobně též aktuální vlhkostí uvnitř bultů. Velikost nadzemní biomasy rostlin měla podstatný vliv na emise CO<sub>2</sub> až v druhé části vegetační sezóny (tj. po dosažení sezónního maxima biomasy), kdy teplota a výška vodní hladiny pouze doplňovaly klíčový vliv rostlin.

### 8.2 Vliv přítomnosti rostlin na emise CH<sub>4</sub>

Na emise CH<sub>4</sub> měla zásadní vliv výška vodní hladiny a její předchozí dynamika. Při rostoucí vodní hladině byly emise CH<sub>4</sub> vyšší než při klesající. Významným faktorem byla také přítomnost ostřicových bultů, z nichž se odvádělo značné množství CH<sub>4</sub> skrze aerenchym rostlin do ovzduší, ale pouze v případě, že bazální část bultu byla zaplavena. Pokud se vodní hladina nacházela v hloubce od -20 cm k povrchu půdy, emise CH<sub>4</sub> zprostředkované rostlinami byly poměrně nízké. Vliv teploty prokázán nebyl, neboť byla testována pouze teplota v blízkosti povrchu půdy, zatímco k metanogenezi obvykle dochází v hlubších vrstvách půdy.

### 8.3 Vliv biomasy rostlin na bilanci uhlíku

Vliv biomasy rostlin s dominantní *C. acuta* na bilanci uhlíku byl odhadnut v sušším roce 2014, kdy byla průměrná vodní hladina blízko povrchu půdy. Za těchto podmínek asimilace uhlíku do biomasy rostlin převyšovala nejen emise uhlíku zprostředkované samotnými rostlinami, ale také emise z celého bultu. Díky rostlinám tak bylo v průběhu jedné vegetační sezóny uloženo do půdy mokřadu přibližně 130 g C m<sup>-2</sup>. Ve vlhčím roce 2012 byly emise uhlíku zprostředkované rostlinami vyšší, ale pravděpodobně byly vyrovnány vyšší asimilací uhlíku do biomasy rostlin v důsledku vyšší vodní hladiny, která konkurenčně zvýhodňovala *C. acuta* oproti suchomilnější třtině *C. canescens*.

### 8.4 Vliv hydrologického režimu na biomasu *C. acuta*

Kultivační pokus ukázal, že biomasa rostlin *C. acuta* je výrazně ovlivněna výškou a dynamikou vodní hladiny. Rostliny vyprodukovaly největší celkovou biomasu za podmínek limózní ekofáze a následně jarní záplavy. Biomasa rostlin v litorální ekofázi byla poněkud menší a nejmenší byla za podmínek letní záplavy. Největší podzemní biomasu tvořily rostliny v limózní ekofázi,

a to zejména díky velké biomase kořenů v dolní vrstvě balu. Rostliny v litorální ekofázi a jarní záplavě měly průměrné množství podzemní biomasy. Pro obě varianty byla typická tvorba vodních (tenkých a bohatě větvených) kořenů v horní vrstvě balu. Rostliny z letní záplavy měly kořenový systém vyvinut jen velmi slabě ve všech vrstvách půdy a byly jedinou variantou, kde byla zjištěna menší biomasa podzemních orgánů než nadzemních. Pro dominanci *C. acuta* v přirozeném prostředí je však nezbytná alespoň občasně zvýšená vodní hladina. Pokud je vodní hladina trvale snížena pod povrch půdy (terestrická až limózní ekofáze), trsnaté ostřice jsou vytlačovány konkurenčně silnějšími travami. Rostliny *C. acuta* tak nejvíce prosperují v důsledku jarního zaplavení.

## 9 Použitá literatura

- Adhikari S., Bajracharaya R. M., Sitaula B. K. (2009): A review of carbon dynamics and sequestration in wetlands. *Journal of Wetlands Ecology*, 2. 42–46 pp.
- Agethen S., Sander, M., Waldemer C., Knorr K. H. (2018): Plant rhizosphere oxidation reduces methane production and emission in rewetted peatlands. *Soil Biology a Biochemistry*, 125. 125–135 pp.
- Airoldi L., Beck M. W. (2007): Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, 45. 345–405 pp.
- Armstrong J., Armstrong W. (1988): *Phragmites australis* – A preliminary study of soil oxidizing sites and internal gas transport pathways. *New Phytologist*, 108: 373–382 pp.
- Armstrong W. (1971): Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiologia Plantarum*, 25. 192–197 pp.
- Armstrong W., Beckett P., Justin S. H. F. W., Lythe S. (1991a): Modelling and other aspects of root aeration by diffusion. In: Jackson M. B., Davies D. D., Lambers H. (Eds). *Plant Life under Oxygen deprivation*. APB Academic Publishing, The Hague. 267–282 pp.
- Armstrong W., Beckett P., Justin S. H. F. W. (1991b): Convective gas-flows in wetland plant aeration. In: Jackson M. B., Davies D. D., Lambers H. (Eds). *Plant Life under Oxygen Deprivation*. APB Academic Publishing, The Hague. 283–302 pp.
- Armstrong W., Brändle R., Jackson M. B. (1994): Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 43. 307–358 pp.
- Armstrong W., Justin S. H. F. W., Beckett P. M., Lythe S. (1991c): Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany*, 39. 57–73 pp.
- Aurela M., Lohila A., Tuovinen J-P., Hatakka J., Riutta T., Laurila T. (2009): Carbon dioxide Exchange on a northern boreal fen. *Boreal Environment Research*, 14. 699–710 pp.
- Baker Ch., Thompson J. R., Simpson M. (2009): Hydrological Dynamics I: Surface Waters, Flood and Sediment Dynamics. In: Maltby E., Barker T. (Eds). *The wetlands handbook*. Wiley-Blackwell. Oxford, UK. 121–168 pp.
- Berg B., McClaugherty C. (2008): *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. 315 pp.

- Bohn T. J., Lettenmaier D. P., Sathulur K., Bowling L. C., Podest E., McDonald K. C., Friborg T. (2007): Methane emissions from western Siberian wetlands: heterogeneity and sensitivity to climate change. *Environmental Research Letters*, 2. 1–9 pp.
- Brändle R. (1991): Flooding Resistance of Rhizomatous Amphibious Plants. In: Jackson M. B., Davies D. D., Lambers H. (Eds). *Plant Life Under Oxygen Deprivation: Ecology, Physiology and Biochemistry*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing bv. 35–46 pp.
- Brix H., Sorrell B. K. (1996): Oxygen stress in wetland plants: comparison of de-oxygenated and reducing root environments. *Functional Ecology*, 10. 521–526 pp.
- Brom J., Pokorný J. (2017): Hydrologie mokřadů, vodní cyklus a klima. In: Čížková H., Vlasáková L., Květ J. (Eds). *Mokřady: Ekologie, ochrana a udržitelné využívání*. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 313–332 pp.
- Bubier J. L. (1995): The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *Journal of Ecology*, 83: 403–420 pp.
- Bubier J. L., Moore T. R., Roulet N. T. (1993): Methane emissions from wetlands in the midboreal region of northern Ontario, Canada. *Ecology*, 74: 2240–2254
- Carmichael M. J., Bernhardt E. S., Bräuer S. L., Smith W. K. (2014): The role of vegetation in methane flux to the atmosphere: should vegetation be included as a distinct category in the global methane budget? *Biogeochemistry*, 119. 1–24 pp.
- Colmer T. D. (2003): Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant cell and environment*, 26. 17–36 pp.
- Crain C. M., Bertness M. D. (2005): Community impacts of a tussock sedge: is ecosystem engineering important in benign habitats? *Ecology*, 86: 2695–2704 pp.
- Čížková H., Květ J., Comín F. A., Laiho R., Pokorný J., Pithart D. (2013): Actual state of European wetlands and their possible future in the context of global climate change. *Aquatic Sciences*, 75. 3–26 pp.
- Čížková H., Pokorný J., Květ J., Bauer V. (2004): Cyklus a bilance uhlíku v mokřadech. *Collection of Scientific Papers, Faculty of Agriculture in České Budějovice. Series for Crop Science*, 21: 265–268 pp.

- Čížková H., Šantrůčková H. (2006): Procesy spojené s eutrofizací mokřadů. *Živa*, 5. 201–204 pp.
- Dean J. F., Middelburg J. J., Röckmann T., Aerts R., Blauw L. G., Egger M., Jetten M. S. M., de Jong A. E. E., Meisel O. H., Rasigraf O., Slomp C. P., Zandt M. H., Dolman A. J. (2018): Methane feedbacks to the global climate system in a warmer world. *Reviews of Geophysics*, 56. 207–250 pp.
- DeLaune R. D., White J. R. (2012): Will coastal wetlands continue to sequester carbon in response to an increase in global sea level?: a case study of the rapidly subsiding Mississippi river deltaic plain. *Climatic Change*, 110. 297–314 pp.
- Ding W., Cai Z., Tsuruta H., Li X. (2003): Key factors affecting spatial variation of methane emissions from freshwater marshes. *Chemosphere*, 51. 167–173 pp.
- Duarte C. M., Losada I. J., Hendriks I. E. Mazarrasa I., Marba N. (2013): The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nature Climate Change*, 3. 961–968 pp.
- Dušek J., Čížková H., Czerný R., Taufarová K., Šmídová M., Janouš D. (2009): Influence of summer flood on the net ecosystem exchange of CO<sub>2</sub> in a temperate sedge-grass marsh. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149. 1524–1530 pp.
- Dušek J., Čížková H., Stellner S., Czerný R., Květ J. (2012): Fluctuating water table affects gross ecosystem production and gross radiation use efficiency in a sedge-grass marsh. *Hydrobiologia*, 692. 57–66 pp.
- Dykyjová D., Květ J. (Eds) (1978): Pond littoral ecosystems, Structure and functioning. Springer Verlag, Berlin. 464 pp.
- Dykyjová D., Véber K. (1978): Experimental hydroponic cultivation of helophytes. In: Dykyjová D., Květ J. (Eds). Pond littoral ecosystems, Structure and functioning. Springer Verlag, Berlin. 181–192 pp.
- Edwards K. R. (2017): Přímořské mokřady. In: Čížková H., Vlasáková L., Květ J. (Eds). Mokřady: Ekologie, ochrana a udržitelné využívání. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 57–78 pp.
- Faußer A., Dušek J., Čížková H., Hoppert M., Walther P., Kazda M. (2013): Internal oxygen dynamics in rhizomes of *Phragmites australis* and presence of methanotrophs in root

biofilms in a constructed wetland for wastewater treatment. *Desalination and Water Treatment*, 51. 3026–3031 pp.

Grosse W., Armstrog J., Armstrong W. (1996): A history of pressurised gas-flow studies in plants. *Aquatic Botany*, 54. 87–100 pp.

Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., Andrews J. A. (2000): Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48. 115–146 pp.

Hašek L. (2015): Dynamika nadzemní biomasy ostřicového slatiniště. (Diplomová práce, katedra Biologických disciplín, fakulta Zemědělská, Jihočeská univerzita, České Budějovice). 52 pp.

Hawkins E., Ortega P., Suckling E., Schurer A., Hegerl G., Jones P., Joshi M., Osborn T. J., Masson-Delmotte V., Mignot J., Thorne P., van Oldenborgh G. J. (2017): Estimating changes in global temperature since the preindustrial period. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 98. 1841–1856 pp.

Heikkinen J. E. P., Maljanen M., Aurela M., Hargreaves K. J., Martikainen P. J. (2002): Carbon dioxide and methane dynamics in a sub-Arctic peatland in northern Finland. *Polar Research*, 21. 49–62 pp.

Hejný S., Husák Š. (1978): Higher Plant Communities. In: Dykyjová D., Květ J. (Eds). *Pond littoral ecosystems, Structure and functioning*. Springer Verlag, Berlin. 23–64 pp.

Hendriks D. M. D., van Huissteden J., Dolman A. J. (2010): Multi-technique assessment of spatial and temporal variability of methane fluxes in a peat meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150. 757–774 pp.

Hodgkins, S. B., Richardson, C. J., Dommair, R., Wang, H., Glaser, P. H., Verbeke, B., Winkler B. R., Cobb A. R., Rich V. I., Missilmani M, Flanagan N., Ho M., Hoyt A. M., Harvey Ch. F., Vining S. R., Hough M. A., Moore T. R., Richard P. J. H., De La Cruz F. B., Toufaily J., Hamdan R., Cooper W. T., Chanton J. P., (2018): Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance. *Nature Communications*, 9. 1–13 pp.

Hollander M., Wolfe D. A. (1999): *Nonparametric Statistical Methods*, 2nd ed. John Wiley a Sons, New York. 816 pp.

- Honissová M., Hovorka F., Kuncová Š., Moulisová L., Vítková J., Plsová M., Čížek J., Čížková H. (2015): Seasonal dynamics of biomass partitioning in a tall sedge, *Carex acuta* L. *Aquatic Botany*, 125. 64–71 pp.
- Hunt R. (1982): *Plant Growth Curves*. University Park Press, Baltimore. 248 pp.
- Huryňa H., Pokorný J. (2016): The role of water and vegetation in the distribution of solar energy and local climate: a review. *Folia Geobotanica*, 51. 191–208 pp.
- Chojnicki B. H., Michalak M., Acosta M., Juszczak R., Augustin J., Drösler M., Olejnik J. (2010): Measurements of carbon dioxide fluxes by chamber method at the Rzecin wetland ecosystem, Poland. *Polish Journal of Environmental Studies*, 19. 283–291 pp.
- IPCC (2001): *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguera M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A. (Eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 881 pp.
- IPCC (2007): *Climate Change 2007: The Physical Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K., Tignor M. M. B., Miller H., Chen Z. (Eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 996 pp.
- IPCC (2013): *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S. K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P. M. (Eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 1535 pp.
- Jakrlová J. (1987): Destruktivní stanovení nadzemní biomasy. In: Rychnovská M. (Ed). *Metody studia travinných ekosystémů*. Academia, Praha. 56–64 pp.
- Janouš D., Pavelka M., Taufarová K., Havránková K., Czerný R., Pokorný R., Dušek J., Marek M.V. (2011): Toky uhlíku mezi ekosystémem a atmosférou. In: Marek M.V. (Ed.) *Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu*. Academia, Praha. 99–128 pp.

- Januš V. (2015): Vliv režimu zaplavení na růst ostřice štíhlé (*Carex acuta*) v nádobovém pokuse. (Diplomová práce, katedra Biologických disciplín, fakulta Zemědělská, Jihočeská univerzita, České Budějovice). 71 pp.
- Jeník J., Kurka R., Husák Š. (2002): Wetlands of the Třeboň Basin Biosphere Reserve in the central European context. In: Květ J., Jeník J., Soukupová L. (Eds). Freshwater wetlands and their sustainable future. A case study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve. CRC Press, Boca Raton. 11–18 pp.
- Jentsch A., Kreyling J., Beierkuhnlein C. (2007): A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5. 365–374 pp.
- Joabsson A., Christensen T. R., Wallén B. (1999): Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology and Evolution*, 14. 385–388 pp.
- Joosten H. (2010): The Global Peatland CO<sub>2</sub> Picture: Peatland status and drainage related emissions in all countries of the world. Greifswald University Wetlands International, Ede. 10 pp.
- Junk W. J., Shuqing An C. M., Finlayson C. M., Gopal B., Květ J., Mitchell S. A., Mitsch W. J., Robarts R. D. (2013): Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic sciences*, 75. 151–167 pp.
- Juszczak R., Humphreys E., Acosta M., Michalak-Galczewska M., Kayzer D., Olejnik J. (2013): Ecosystem respiration in a heterogeneous temperate peatland and its sensitivity to peat temperature and water table depth. *Plant and Soil*, 366. 505–520 pp.
- Juutinen S., Alm J., Larmola T., Huttunen J.T., Morero M., Saarnio S., Martikainen P., Silvola J. (2003): Methane (CH<sub>4</sub>) release from littoral wetlands of boreal lakes during an extended flooding period. *Global Change Biology*, 9. 413–424 pp.
- Kadlec R. H., Knight R. L. (1996): Treatment wetlands. Lewis Publisher, Boca Raton. 893 pp.
- Kaplan Z., Koutecký P., Danihelka J., Šumberová K., Ducháček M., Štěpánková J., Ekrt L., Grulich V., Řepka R., Kubát K., Mráz P., Wild J., Brůna J. (2018): Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 6. *Preslia*, 90. 235–346 pp.



- Kender J. (Ed) (2000): Teoretické a praktické aspekty ekologie krajiny. MŽP a Enigma s.r.o., Praha. 218 pp.
- Keppler F., Hamilton J. T. G., Brass M., Rockmann T. (2006): Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, 439. 187–191 pp.
- Kettunen A., Kaitala V., Aim J., Silvola J., Nykänen H., Martikainen P. J. (2000): Predicting variations in methane emissions from boreal peatlands through regression models. *Boreal Environment Research*, 5. 115–131 pp.
- Končalová H. (1990): Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. *Aquatic Botany*, 38. 127–134 pp.
- Končalová H., Pazourek J. (1988): Root dimorphism in flooded *Carex gracilis* Curt. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica*, 31. 43–50 pp.
- Končalová H., Pokorný J., Květ J. (1988): Root ventilation in *Carex gracilis* Curt.: Diffusion or mass flow? *Aquatic Botany*, 30. 149–155 pp.
- Kowalska N., Chojnicki B. H., Rinne J., Haapanala S., Siedlecki P., Urbaniak M., Juszczak R., Olejnik J. (2013): Measurements of methane emission from a temperate wetland by the eddy covariance method. *International Agrophysics*, 27. 283–290 pp.
- Koya P. R., Goshu A. T. (2013): Generalized mathematical model for biological growths. *Open Journal of Modelling and Simulation*, 1. 42–53 pp.
- Kruskal W. H., Wallis W. A. (1952): Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47. 583–621 pp.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. (Eds) (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha. 928 pp.
- Kuzyakov Y. (2006): Sources of CO<sub>2</sub> Efflux from Soil and Review of Partitioning Methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 38. 425–448 pp.
- Kuzyakov Y., Domanski G. (2000): Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163. 421–431 pp.
- Kuzyakov Y., Gavrichkova O. (2010): Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Global Change Biology*, 16. 3386–3406 pp.

- Květ J. (2017): Klasifikace mokřadů. In: Čížková H., Vlasáková L., Květ J. (Eds). Mokřady: Ekologie, ochrana a udržitelné využívání. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 35–44 pp.
- Květ J., Lukavská J., Tetter M. (2002): Biomass and net primary production in graminoid vegetation. In: Květ J., Jeník J., Soukupová L. (Eds). Freshwater wetlands and their sustainable future. A case study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve. CRC Press, Boca Raton. 293–299 pp.
- Laanbroek H. J. (2010): Methane emission from natural wetlands: interplay between emergent macrophytes and soil microbial processes. A mini-review. *Annals of Botany*, 105. 141–153 pp.
- Lafleur P. M., Moore T. R., Roulet N. T., Frohling S. (2005): Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table. *Ecosystems*, 8. 619–629 pp.
- Lal R. (2004): Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science*, 304. 1623–1627 pp.
- Larcher W. (1988): Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha. 368 pp.
- Lawrence B. A., Zedler J. B. (2011): Formation of tussocks by sedges: effects of hydroperiod and nutrients. *Ecological Applications*, 21. 1745–1759 pp.
- Le Mer J., Roger P. (2001): Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: a review. *European Journal of Soil Biology*, 37. 25–50 pp.
- Li F., Xie Y., Yang G., Zhu L., Hu C., Chen X., Deng Z. (2017): Interactive influence of water level, sediment heterogeneity, and plant density on the growth performance and root characteristics of *Carex brevicuspis*. *Limnologica*, 62. 111–117 pp.
- Lloyd J., Taylor J. A. (1994): On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 315–323 pp.
- MacDonald J. A., Fowler D., Hargreaves K. J., Skiba U., Leith I. D., Murray M. B. (1998): Methane emission rates from a northern wetland; response to temperature, water table and transport. *Atmospheric Environment*, 32. 3219–3227 pp.
- Marek M. V., Pokorný R., Dubrovský M., Huth R., Urban O., Soukupová J., Čížková H., Špunda V., Formánek P., Albrechtová J., Šantrůčková H., Janouš D., Apltauer J., Černý M.,

- Cienciala E., Henžlík V., Macků J., Cudlín P., Matějka K., Zemek F., Lapka M., Cudlínová E., Líšková Z., Maxa J. (2007): CzechCarbo – Studium cyklu uhlíku v terestrických ekosystémech ČR v souvislostech evropského projektu CARBOEUROPE. Závěrečná zpráva řešení projektu VaV 640/18/03 (2003–2007). 282 pp.
- McCalley C. K., Woodcroft B. J., Hodgkins S. B., Wehr R. A., Kim E. H., Mondav R., Crill P. M., Chanton J. P., Rich V. I., Tyson G. W., Saleska S. R. (2014): Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw. *Nature*, 514. 478–481 pp.
- McEving K. R., Fisher J. P., Zona D. (2015): Environmental and vegetation controls on the spatial variability of CH<sub>4</sub> emission from wet-sedge and tussock tundra ecosystems in the Arctic. *Plant Soil*, 388. 37–52 pp.
- Megonigal J.P., Hines M.E., Visscher P.T. (2004): Anaerobic Metabolism: Linkages to Trace Gases and Aerobic Processes. In: Schlesinger W.H. (Ed). *Biogeochemistry*, Elsevier-Pergamon, Oxford. 317–424 pp.
- Merino C., Nannipieri P., Matus F. (2015): Soil carbon controlled by plant, microorganism and mineralogy interactions. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15. 321–332 pp.
- Miller R. C., Zedler, J. B. (2003): Responses of native and invasive wetland plants to hydroperiod and water depth. *Plant Ecology*, 167. 57–69 pp.
- Minke M., Augustin J., Burlo A., Yarmashuk T., Chuvashova H., Thiele A., Freibauer A., Tikhonov V., Hoffmann M. (2016): Water level, vegetation composition, and plant productivity explain greenhouse gas fluxes in temperate cutover fens after inundation. *Biogeosciences*, 13. 3945–3970 pp.
- Mitsch W. J., Gosselink J. G. (1993): *Wetlands*. 2nd Ed. Van Nostrand Reinhold, New York. 722 pp.
- Mitsch W. J., Gosselink J. G. (2000): *Wetlands*. 3rd Ed. John Wiley a Sons, New York. 920 pp.
- Mitsch W. J., Nahlik A., Wolski P., Bernal B., Zhang L., Ramberg L. (2010): Tropical wetlands: seasonal hydrologic pulsing, carbon sequestration, and methane emissions. *Wetlands Ecology and Management*, 18. 573–586 pp.

- Moomaw W. R., Chmura G. L., Davies G. T., Finlayson C. M., Middleton B. A., Natali S. M., Perry J. E., Roulet N., Sutton-Grier A. E. (2018): Wetlands In a Changing Climate: Science, Policy and Management. *Wetlands*, 38. 183–205 pp.
- Moore T. R., Dalva M. (1993): The influence of temperature and water table position on carbon dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. *Journal of Soil Science*, 44. 651–664 pp.
- Moore T. R., Roulet N. T. (1993): Methane flux: Water table relations in northern wetlands. *Geophysical Research Letter*, 20. 587–590 pp.
- Murphy M. T., Moore T. R. (2010): Linking root production to aboveground plant characteristics and water table in a temperate bog. *Plant and Soil*, 336. 219–231 pp.
- Nahlik A. M., Fennessy M. S. (2016): Carbon storage in US wetlands. *Nature Communications*. 7. 1–9 pp.
- Nešpor M. (2015): Podzemní biomasa ostřice štíhlé (*Carex acuta*) v travinném mokřadu. (Diplomová práce, katedra Biologických disciplín, fakulta Zemědělská, Jihočeská univerzita, České Budějovice). 57 pp.
- Nicholls R. J., Cazenave A. (2010): Sea-Level Rise and Its Impact on Coastal Zones. *Science*, 328. 1517–1520 pp.
- Nishikawa Y. (1990): Role of rhizomes in tussock formation by *Carex thunbergii* var. *appendiculata*. *Ecological Research*, 5. 261–269 pp.
- Odum P. E. (1977): *Základy ekologie*. Academia, Praha. 733 pp.
- Olefeldt D., Euskirchen E. S., Harden J., Kane E., McGuire A. D., Waldrop M. P., Turetsky M. R. (2017): A decade of boreal rich fen greenhouse gas fluxes in response to natural and experimental water table variability. *Global Change Biology*, 23. 2428–2440 pp.
- Pan Y., Xie Y. H., Deng Z.M., Tang Y., Pan D. D. (2014): High water level impedes the adaptation of *Polygonum hydropiper* to deep burial: Responses of biomass allocation and root morphology. *Scientific Reports*, 4. 1–6 pp.
- Pan Y., Xie Y., Chen Y., Li F. (2012): Effects of flooding and sedimentation on the growth and physiology of two emergent macrophytes from Dongting Lake wetlands. *Aquatic Botany*, 100. 35–40 pp.

- Picek T., Čížková H., Dušek J. (2007): Greenhouse gas emissions from a constructed wetland – plants as important source of carbon. *Ecological Engineering*, 27. 153–165 pp.
- Popp T. J., Chanton J. P., Whiting G. J., Grant N. (1999): Methane stable isotope distribution at a *Carex* dominated fen in North Central Alberta. *Global Biogeochemical Cycles*, 13. 1063–1077 pp.
- Prach K. (2008): Vegetation changes in a wet meadow complex during the past half-century. *Folia Geobotanica*, 43. 119–130 pp.
- Prach K., Jeník J., Large A. R. G. (Eds) (1996): Floodplain ecology and management. The Lužnice River in the Třeboň Biosphere Reserve, Central Europe. SPB Academic Publishing, Amsterdam. 285 pp.
- Prach K., Soukupová L. (2002): Alterations in the Wet Meadows vegetation pattern. In: Květ J., Jeník J., Soukupová L. (Eds). *Freshwater wetlands and their sustainable future. A case study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve*. CRC Press, Boca Raton. 243–254 pp.
- Přibáň K., Bauer V. (2006): Meteorologické parametry Mokrých luk u Třeboně: Databáze denních dat. Botanický ústav AV ČR, Třeboň.
- Přibáň K., Jeník J. (2002): Climatic and hydrologic setting of the Wet Meadows. In: Květ J., Jeník J., Soukupová, L. (Eds). *Freshwater Wetlands and their Sustainable Future. A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve*. Czech Republic. CRC Press, Boca Raton. 231–241 pp.
- Rogers K., Kelleway J. J., Saintilan N., Megonigal J. P., Adams J. B., Holmquist J. R., Lu M., Schile-Beers L., Zawadzki A., Mazumder D., Woodroffe C. D. (2019): Wetland carbon storage controlled by millennial-scale variation in relative sea-level rise. *Nature*, 567. 91–95 pp.
- Royston P. (1982a): An extension of Shapiro and Wilk's *W* test for normality to large samples. *Applied Statistics*, 31. 115–124 pp.
- Royston P. (1982b): Algorithm AS 181: The *W* test for Normality. *Applied Statistics*, 31.176–180 pp.
- Royston P. (1995): Remark AS R94: A remark on Algorithm AS 181: The *W* test for normality. *Applied Statistics*, 44. 547–551 pp.

- Rydin H., Jeglum J. K. (2006): The biology of peatlands, Oxford University Press, Oxford. 360 pp.
- Rychnovská M. (1985): Primární produkce a vazba sluneční energie v porostech. In: Rychnovská M., Balátová-Tuláčková E., Úlehlová B., Pelikán J. Ekologie lučních porostů. Praha. Academia. 125–181 pp.
- Scott D. A., Jones T. A. (1995): Classification and inventory of wetlands: A global overview. *Vegetatio*, 118. 3–16 pp.
- Segers R. (1998): Methane production and methane consumption: a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 41. 23–51 pp.
- Schmidt I. M., Lipson H. (2014): Eureka (Version 0.98 beta) [Software]. Dostupné na [www.nutonian.com](http://www.nutonian.com), 27.12.2014.
- Schuur E. A., McGuire A. D., Schädel C., Grosse G., Harden J. W., Hayes D. J., Hugelius G., Koven C. D., Kuhry P., Lawrence D. M., Natali S. M., Olefeldt D., Romanovsky V. E., Schaefer K., Turetsky M. R., Treat C. C., Vonk J. E. (2015): Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature*, 520. 171–179 pp.
- Siljanen H. M. P., Saari A., Krause S., Lensu A., Abell G. C. J., Bodrossy L., Bodelier P. L. E., Martikainen P. J. (2010): Hydrology is reflected in the functioning and community composition of methanotrophs in the littoral wetland of a boreal lake. *FEMS Microbiology Ecology*, 75. 430–445 pp.
- Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykanen H., Martikainen P. J. (1996): CO<sub>2</sub> fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *Journal of Ecology*, 84. 219–228 pp.
- Smol J. P. (2012): A planet in flux - How is life on Earth reacting to climate change? *Nature*, 483. 12–15 pp.
- Soukup A., Armstrong W., Schreiber L., Franke R., Votrubová O. (2007): Apoplastic barriers to radial oxygen loss (ROL) and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species – *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *New Phytologist*, 173. 264–278 pp.

- Soukupová L. (1983): Vliv ekofáze na růst ostřic *Carex gracilis* CURT. a *C. canescens* L. In: Jeník J. a Květ J.: Studie zaplavovaných ekosystémů u Třeboně. Academia, Praha. 39–43 pp.
- Soukupová L. (1986): Strategie mokřadních travin. (Kandidátská disertační práce, Botanický ústav ČSAV Třeboň). 238 pp.
- Soukupová L. (2002): Life strategie of graminoid populations in the Wet Meadows. In: Květ, J., Jeník, J., Soukupová, L. (Eds): Freshwater Wetlands and their Sustainable Future. A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve. Czech Republic. CRC Press, Boca Raton. 255–267 pp.
- Šantrůčková H. (2018): Půda jako prostředí pro půdní organizmy. In: Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J., Miko L., Tajovský K. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 35–80 pp.
- Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J. (2018a): Organická hmota v půdě. In: Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J., Miko L., Tajovský K. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 81–94 pp.
- Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J. (2018b): Koloběhy živin v půdě. In: Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J., Miko L., Tajovský K. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 211–248 pp.
- Šantrůčková H., Kaštovská E. (2018): Živá složka půdy. In: Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J., Miko L., Tajovský K. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 95–210
- Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J. (2018): Koloběhy živin v půdě. In: Šantrůčková H., Kaštovská E., Bárta J., Miko L., Tajovský K. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 211–248 pp.
- Šumberová K., Chytrý M., Sádlo J. (2010): Katalog biotopů České republiky. In: Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V., Lustyk P. (Eds). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha. 34–53 pp.
- Turetsky M. R., Kotowska A., Bubier J., Dise N. B., Crill P., Hornibrook E. R. C., Minkinen K., Moore T. R., Myers-Smith I. H., Nykänen H., Olefeldt D., Rinne J., Saarnio S., Shurpali N., Tuittila E., Waddington J. M., White J. R., Wickland K. P., Wilmking M. (2014):

A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands. *Global Change Biology*, 20. 2183–2197 pp.

Úlehlová B. (1985): Koloběhy minerálních prvků. In: Rychnovská M., Balátová-Tuláčková E., Úlehlová B., Pelikán J. *Ekologie lučních porostů*. Academia, Praha. 219–238 pp.

Úlehlová B. (1998a): Koloběhy minerálních prvků v půdě zprostředkované rozkladači. In: Rychnovská M. (Ed). *Metody studia travinných ekosystémů*. Academia, Praha. 539–554 pp.

Úlehlová B. (1998b): The role of decomposers in wetlands. In: Westlake D.F., Květ J., Szczepański A. (Eds), *The production ecology of wetlands*. Cambridge University Press. 192–210 pp.

Vavrušková M., Dušek J., Čížková H. (2008): Metodické přístupy výzkumu bilance uhlíku v mokřadech. In: Příklad I., Kröpfelová L., Pechar L. (Eds). *Mokřady a voda v krajině*. Sborník přednášek. ENKI, o.p.s., Třeboň. 96 pp.

Vítková J., Dušek J., Stellner S., Moulisová L., Čížková H. (2017): Effect of Hummock-Forming Vegetation on Methane Emissions from a Temperate Sedge-Grass Marsh. *Wetlands*, 37. 675–686 pp.

Vymazal J. (2017): Biogeochemické procesy v mokřadech. In: Čížková H., Vlasáková L., Květ J. (Eds). *Mokřady: Ekologie, ochrana a udržitelné využívání*. Episteme – edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. 333–355 pp.

Walther G-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416. 389–395 pp.

Westlake D. F., Květ J., Szczepański A. (Eds) (1998): *The production ecology of wetlands*. Cambridge University Press. 500 pp.

Whiting G. J., Chanton J. P. (2001): Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration. *Tellus*, 53B. 521–528 pp.

Windsor J., Moore T. R., Roulet N. T. (1992): Episodic fluxes of methane from subarctic fens. *Canadian Journal of Soil Science*, 7. 441–452 pp.

Zedler J. B., Kercher S. (2005): Wetland resources: Status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources*, 30. 39–74 pp.



Zhou G., Jia B., Han G., Zhou L. (2008): Toward a general evaluation model for soil respiration (GEMSR). *Science in China Series C: Life Sciences*, 51. 254–262 pp.

Zhu X., Song C., Swarzenski C. M., Guo Y., Zhang X., Wang J. (2015): Ecosystem-atmosphere exchange of CO<sub>2</sub> in a temperate herbaceous peatland in the Sanjiang Plain of northeast China. *Ecological Engineering*, 75. 16–23 pp.

## 10 Přílohy

**Příloha 1:** Založení kultivačního pokusu v listopadu 2013, kdy byly do každého květníku zasazeny dvě rostliny *C. acuta*.

**Příloha 2:** Chemické složení rozpustného hnojiva Osmocote®Plus 15+10+12+2 Mgo.

**Příloha 3:** Měření parametrů nadzemní biomasy před sklizní 7. 10. 2014 v kultivačním pokusu.

**Příloha 4:** Sklizeň nadzemní biomasy 7. 10. 2014 v kultivačním pokusu.

**Příloha 5:** Rozdělení vzorku podzemní biomasy na vrstvu horní, střední a dolní v kultivačním pokusu.

**Příloha 6:** Rozbor podzemní biomasy ve vzorku varianty litorální ekofáze v kultivačním pokusu.

**Příloha 7:** Počet živých odnoží, zjištěných ve třech termínech vegetační sezóny v roce 2014 a 2015 v kultivačním pokusu.

**Příloha 8:** Průměrná sušina kořenů [g] na jednu odnož v jednotlivých termínech sklizně v kultivačním pokusu.

**Příloha 9:** Hmotnost sušiny nadzemních odnoží zjištěných nedestruktivní metodou v prostoru emisních komor na studované ploše Mokrý louky ve vegetační sezóně 2014. Hodnoty jsou vztaženy k poměrnému zastoupení bultů na studované ploše.

**Příloha 1:** Založení kultivačního pokusu v listopadu 2013, kdy byly do každého květníku zasazeny dvě rostliny *C. acuta*.



**Příloha 2:** Chemické složení rozpustného hnojiva Osmocote®Plus 15+10+12+2 Mgo.

Chemická látka	%
Dusík	15
Fosfor	10
Draslík	12
Hořčík	2
Bór	0,02
Měď	0,05
Železo	0,4
Mangan	0,08
Molybden	0,02
Zinek	0,015

**Příloha 3:** Měření parametrů nadzemní biomasy před sklizní 7. 10. 2014 v kultivačním pokusu.  
Vlevo litorální ekofáze, vpravo letní záplava.





**Příloha 4:** Sklizeň nadzemní biomasy 7. 10. 2014 v kultivačním pokusu. Vlevo litorální ekofáze, vpravo letní záplava.



**Příloha 5:** Rozdělení vzorku podzemní biomasy na vrstvu horní, střední a dolní v kultivačním pokusu.



**Horní vrstva**  
(odříznutí od vzorku)



**Střední vrstva**



**Dolní vrstva**



**Příloha 6:** Rozbor podzemní biomasy ve vzorku varianty litorální ekofáze v kultivačním pokusu.



**Horní vrstva**

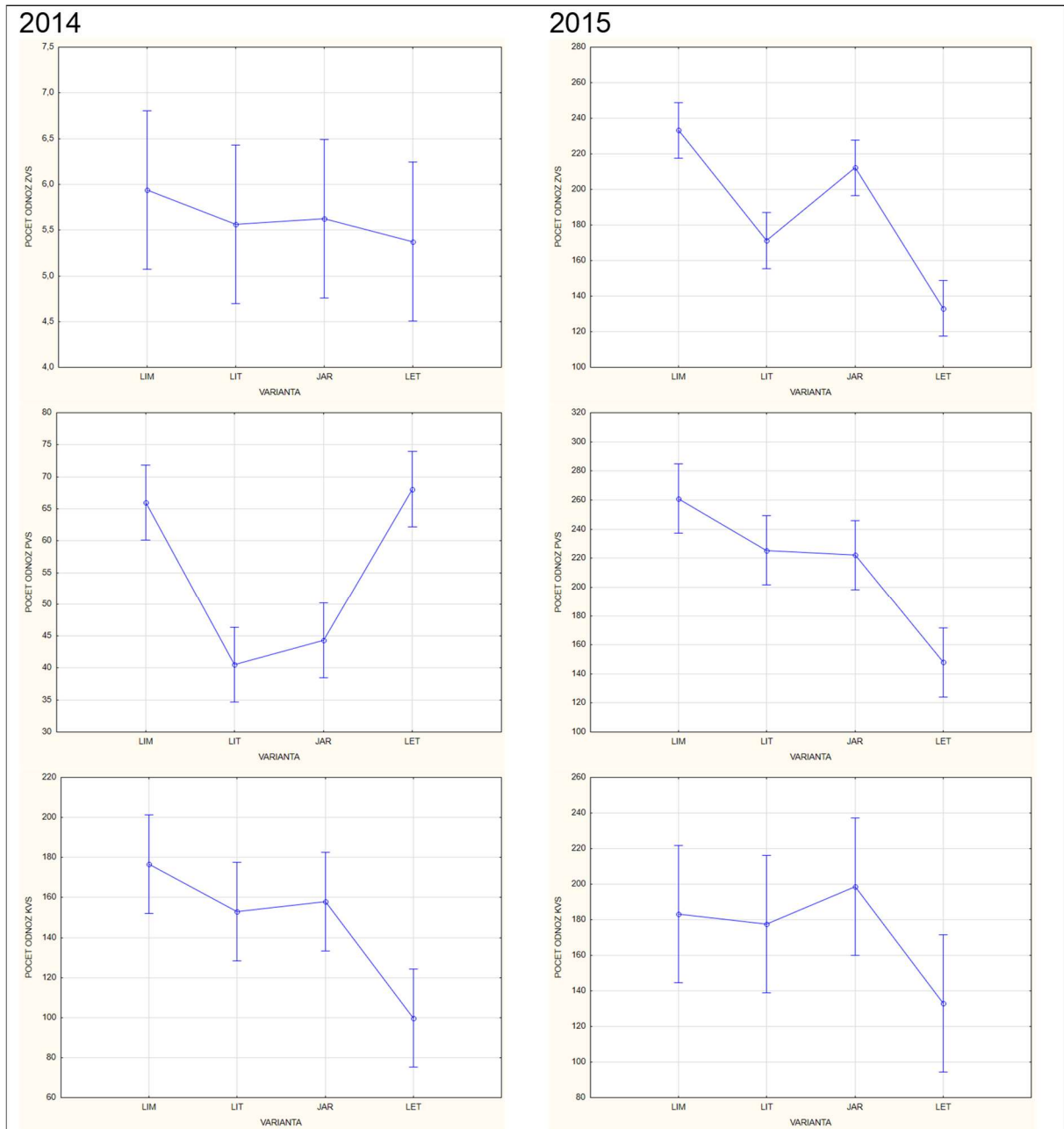


**Střední vrstva**



**Dolní vrstva**

**Příloha 7:** Počet živých odnoží, zjištěných ve 3 termínech vegetační sezóny (ZVS – začátek vegetační sezóny v květnu, PVS – polovina vegetační sezóny na konci července, KVS – konec vegetační sezóny v říjnu) v roce 2014 a 2015 v kultivačním pokusu. Ke změně vodního režimu došlo v období mezi PVS a KVS. Bod označuje průměrnou hodnotu, úsečky značí 95 % konfidenční intervaly. Počet měření n = 64 (PVS, ZVS 2014), n = 32 (KVS 2014 a ZVS, PVS 2015), n = 16 (KVS 2015).



**Příloha 8:** Průměrná sušina kořenů [g] na jednu odnož v jednotlivých termínech sklizně v kultivačním pokusu. Počet měření n = 64.

Období	Varianta			
	Limózní	Litorální	Jarní	Letní
X-14	2,4	2,5	2,7	1,0
VII-15	3,3	1,9	2,6	1,0
X-15	3,7	3,5	3,1	1,3

**Příloha 9:** Hmotnost sušiny nadzemních odnoží zjištěných nedestruktivní metodou v prostoru emisních komor na studované ploše Mokré louky ve vegetační sezóně 2014. Hodnoty jsou vztaheny k poměrnému zastoupení bultů na studované ploše.

