

# 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

## Ekofyziologie fotosyntézy mokřadních travin



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

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

Autor disertační práce: **Ing. Markéta Mejdová**

České Budějovice, 2021

# 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 Čakově, dne.....

.....

Ing. Markéta Mejdová

Disertační práce vznikla jako součást projektu GA ČR P504/11/1151 (<https://starfos.tacr.cz/cs/project/GAP504%2F11%2F1151>) „Úloha rostlin v bilanci skleníkových plynů ostřicového slatiniště“. Tento projekt se zabýval vlivem rostlin na celkovou bilanci oxidu uhličitého a ostatních skleníkových plynů vyprodukovaných v modelovém ekosystému ostřicového slatiniště, jež se nachází na lokalitě Mokré louky u Třeboně. Během studia jsem se zabývala těmito činnostmi:

- 1- Podrobné mapování vegetace Mokřích Luk u Třeboně s použitím GPS přístroje Ashtech Magellan mobile mapper 10 (2013, 2017)
- 2- Zjišťování produkce nadzemní biomasy ostřice štíhlé (*Carex acuta* L.) – stanovení sezónního chodu biomasy destruktivní a nedestruktivní metodou, stanovení obratu nadzemní biomasy, odhad translokace mobilních organických látek a živin (2013, měsíční intervaly)
- 3- Stanovení nadzemní biomasy, listové plochy a pokryvnosti listoví (LAI) dominantních druhů: ostřice štíhlá (*Carex acuta* L. [syn. *Carex. gracilis*]), třtina šedavá (*Calamagrostis canescens* (Weber) Roth), chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.), zblochan vodní (*Glyceria maxima* (Hartman.) Holmberg.), puškvorec obecný (*Acorus calamus* L.) (2017, měsíční intervaly).
- 4- Měření světelných křivek fotosyntézy přenosným systémem pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA) (2013, týdenní intervaly).
- 5- Měření prostupu slunečního záření porostem rostlin (2016)
- 6- Porovnání výsledků měření světelných křivek s výsledky měření eddy-kovarianční technikou.
- 7- Měla jsem zásadní podíl na sepsání publikací Honissová a kol. (2015), Mejdová a kol. (2021).

### Prohlášení o impaktovaných publikacích

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

**Honissová M.**, Hovorka F., Kunčová Š., Moulisová L., Vítková J., Plsová M., Čížek J., Čížková

H. Seasonal dynamics of biomass partitioning in a tall sedge, *Carex acuta* L. *Aquatic Botany*, 125. 64–71 pp (2015).

- Měření nadzemní biomasy ostřice štíhlé destruktivními a nedestruktivními způsoby měření
- Měření velikosti listové plochy ostřice štíhlé
- Stanovení koeficientu obratu
- Zpracování a statistické vyhodnocení dat
- Účast na sepsání rukopisu ze 75 %

**Mejdová M.**, Dušek J., Foltýnová L., Macálková L., Čížková H. Photosynthetic parameters of a sedge-grass marsh as a big-leaf: effect of plant species composition. *Scientific Reports* **11**, 3723 (2021).

<https://doi.org/10.1038/s41598-021-82382-2>

- Měření světelných křivek fotosyntézy dominantních druhů rostlin v terénu pomocí přenosného systému pro měření fotosyntézy LI-6400.
- Vytvoření podrobných vegetačních map porostu Mokřých luk u Třeboně
- Stanovení LAI, hustoty porostu, pokryvnosti dominantních druhů rostlin
- Účast na statistickém vyhodnocení dat
- Účast na sepsání rukopisu z 50 %

- **Ostatní publikace**

**Honissová M.**, Čížková H. (2013): Turnover of aboveground biomass of *Carex acuta*, a dominant of a sedge-grass marsh. Abstract. 2013 SWS European Chapter Meeting International Conference, Wetlands Systems: Ecology, Functioning and Management. Padua, 1-4 9., 2013. (poster viz příloha 1).

Za spoluautory a školící pracoviště pravdivost prohlášení potvrzuje:

Místo a datum podpisu:

Mgr. Jiří Dušek, Ph.D.

.....

.....



## **Poděkování**

Mé poděkování v první řadě patří panu Mgr. Jiřímu Duškovi, Ph.D. za odborné vedení a jeho neskonalou vstřícnost a trpělivost. Ráda bych mu také poděkovala za jeho velkou podporu při finalizaci rukopisu. Dále děkuji paní profesorce RNDr. Haně Čížkové, CSc. a panu RNDr. Janu Květovi, CSc. za podnětné konzultace a rady. Také děkuji Ing. Stanislavu Stellnerovi za veškerou pomoc při terénním měření. Dále děkuji Mgr. Lence Macálkové a Mgr. Lence Foltýnové, Ph.D. za fitování světelných křivek fotosyntézy různými modely a za pomoc a rady při statistickém zpracování dat. V neposlední řadě děkuji své rodině, která mě při studiu podporovala. Obzvláště děkuji svému manželovi, který mi velmi pomáhá s péčí o naše dcery.

## Abstrakt

Mokřadní ekosystémy hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku (C). Jednotlivé procesy výměny C a jeho sekvestrace vegetací jsou studovány pomocí různých přístupů a metod. Vázání/příjem C fotosyntézou lze přímo měřit na úrovni listu za aktuální ozáření nebo za ozáření regulovaným zdrojem světla. Měřením fotosyntézy za různé ozáření lze vypočítat světelnou křivku fotosyntézy, na jejímž základě můžeme stanovit fotosyntetické parametry ( $P_{\max}$  – maximální rychlost fotosyntézy,  $I_{\text{comp}}$  – světelný kompenzační bod,  $R_d$  – rychlost temnostního dýchání,  $\alpha$  – maximální kvantový výtěžek) jednotlivých druhů rostlin tvořících porost. Znalost těchto parametrů nám umožní porozumět tomu, jak rostliny přispívají k výměně a sekvestraci C v ekosystému.

Hlavním cílem této práce bylo stanovit parametry světelné křivky fotosyntézy dominantních druhů rostlin v porostu Mokřých luk u Třeboně. Zhodnotit, zda se zkoumané druhy rostlin liší ve fotosyntetických parametrech a jak přispívají k výměně C v ekosystému. Měření fotosyntézy jsem provedla během růstové sezóny roku 2013 v týdenních intervalech. V roce 2013 a 2017 jsem podrobně zmapovala vegetaci vybrané části porostu studovaného ekosystému.

Pro celkové poznání funkce mokřadního ekosystému byly určeny produkční a fotosyntetické charakteristiky jednotlivých zkoumaných dominantních druhů rostlin. Na základě parametrů světelné křivky fotosyntézy pro jednotlivé dominantní druhy rostlin byly určeny parametry hypotetického „velkého listu ekosystému“ („ecosystem big-leaf“), jenž zjednodušeně zahrnuje celý ekosystém. Vázání C „velkým listem“ bylo porovnáno s měřeními výměny C (net ecosystem Exchange - NEE) metodou eddy-kovariance (EC).

Zkoumané druhy rostlin se průkazně lišily v parametru  $P_{\max}$  a mohou se podle něj rozdělit do tří skupin. Do první skupiny s nejvyšší průměrnou hodnotou  $P_{\max}$  spadají *Glyceria maxima* ( $18,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a *Acorus calamus* ( $16,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Do druhé skupiny spadají *Carex acuta* ( $10,83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a *Phalaris arundinacea* ( $9,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Do třetí skupiny s nejnižší průměrnou hodnotou  $P_{\max}$  spadá *Calamagrostis canescens* ( $7,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).  $P_{\max}$  byla vyšší na počátku léta a poté se postupně snižovala. Vyšší  $R_d$  bylo pozorováno např. na začátku růstové sezóny; po povodni a především na konci růstové sezóny. Parametr  $P_{\max}$  byl průkazně ovlivněn kolísáním hladiny vody u *Phalaris arundinacea* a *Calamagrostis canescens*. Parametr  $P_{\max}$  u *Phalaris arundinacea* byl také průkazně ovlivněn červnovou povodní. Vodivost průduchů neměla vliv na parametr  $P_{\max}$ , byla však průkazně ovlivněna hladinou vody u všech zkoumaných druhů rostlin. Při vegetačním mapování v roce 2013 bylo zjištěno následující

relativní zastoupení jednotlivých druhů rostlin: *Phalaris arundinacea* 35 %, *Carex acuta* 28,6 %, *Glyceria maxima* 16,5 %, *Acorus calamus* 1,2 % a *Calamagrostis canescens* 18,7 %. Při porovnání rychlosti fotosyntézy „velkého listu“ vybrané části porostu s NEE byl zjištěn velmi podobný sezónní průběh ( $R^2=0,859 - 0,998$ ), nicméně rychlost fotosyntézy „velkého listu“ byla výrazně vyšší než NEE měřené metodou EC.

#### **Klíčová slova**

Mokřad, ekofyziologie fotosyntézy, parametry světelné křivky fotosyntézy, big-leaf, *Carex acuta*, *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Acorus calamus*, *Calamagrostis canescens*.

## Abstract

The wetland ecosystems play an important role in the global carbon cycle. The individual processes of carbon (C) exchange and sequestration of vegetation are studied using different approaches and methods. Using by the photosynthesis light curves can be determined parameters of photosynthesis ( $P_{\max}$  – maximum rate of photosynthesis,  $I_{\text{comp}}$ – compensation point,  $R_d$ – dark respiration,  $\alpha$ - maximum quantum yield) of individual plant species. Knowledge of these parameters will allow us to understand what role plants play in the processes of C exchange and sequestration. The main goal of this work was to determine the parameters of the photosynthesis light curve of dominant plant species in the sedge-grass marsh stand of Mokré louky near to Třeboň town. Further to evaluate whether the investigated plant species differ in individual photosynthetic parameters and whether they are affected by environmental conditions. The work took place during the vegetation period of 2013 at weekly intervals. Vegetation mapping was performed also in 2013 and consequently in 2017. For a comprehensive knowledge of the ecosystem, the production characteristics of the investigated plant species and the determination of the big-leaf parameters of the light curve for whole ecosystem. Estimated carbon uptake by the hypothetical big-leaf was compared with net ecosystem exchange (NEE) measured by eddy-covariance (EC) system. The investigated plant species differed significantly in the  $P_{\max}$  parameter and can be divided into three groups according to it. The first group with the highest average value of  $P_{\max}$  includes *Glyceria maxima* ( $18.36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and *Acorus calamus* ( $16.61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). The second group includes *Carex acuta* ( $10.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and *Phalaris arundinacea* ( $9.41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). And in the third groups with the lowest average value of  $P_{\max}$  includes *Calamagrostis canescens* ( $7.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).  $P_{\max}$  was higher in early summer and then gradually decreased. Higher  $R_d$  was observed, for example, at the beginning of the growth season; after the flood and especially at the end of the growing season. The  $P_{\max}$  was significantly affected by water level fluctuations in *Phalaris arundinacea* and *Calamagrostis canescens*. The  $P_{\max}$  in *Phalaris arundinacea* was also significantly affected by the June floods. The conductivity of the stomata did not affect the  $P_{\max}$  parameter, but was significantly affected by the water level in all examined plant species. During vegetation mapping in 2013, the following relative representation of individual plant species was processed: *Phalaris arundinacea* 35 %, *Carex acuta* 28.6 %, *Glyceria maxima* 16.5 %, *Acorus calamus* 1.2 %, and *Calamagrostis canescens* 18.7 %. Rate of  $P_n$  and NEE had a similar seasonal course ( $R^2=0,859 - 0,998$ ), but  $P_n$  reached higher values than NEE measured by EC method.

## Key words

Wetland, ecophysiology of photosynthesis, parameters of photosynthesis light curve, big-leaf, *Carex acuta*, *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Acorus calamus*, *Calamagrostis canescens*.

# Obsah

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>11</b>
<b>2. CÍLE PRÁCE</b> .....	<b>12</b>
<b>3. LITERÁRNÍ PŘEHLED</b> .....	<b>13</b>
<b>3.1 Mokřady</b> .....	<b>13</b>
Definice mokřadů .....	13
Typy mokřadů .....	13
Funkce mokřadů .....	14
Vliv mokřadů na energetickou bilanci krajiny.....	14
Primární produkce mokřadů.....	15
Cyklus uhlíku v mokřadech .....	17
<b>3.2 Mokřadní vegetace</b> .....	<b>20</b>
Adaptace mokřadních rostlin.....	20
<b>3.3 Studovaná lokalita Mokré louky u Třeboně</b> .....	<b>23</b>
Klima .....	23
Vývoj Mokřých luk .....	24
Výzkum .....	25
<b>3.4 Studované rostlinné druhy</b> .....	<b>26</b>
Ostřice štíhlá ( <i>Carex acuta</i> L. [syn. <i>Carex gracilis</i> ]) .....	26
Zblochan vodní ( <i>Glyceria maxima</i> (Hartman.) Holmberg.).....	27
Chrastice rákosovitá ( <i>Phalaris arundinacea</i> L.).....	28
Třtina šedavá ( <i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth) .....	29
Puškvorec obecný ( <i>Acorus calamus</i> L.) .....	29
<b>3.5 Přehled metod pro měření fotosyntetické produkce rostlin</b> .....	<b>31</b>
Vymezení použitých termínů .....	31
Tvorba organické hmoty .....	32
Stanovení biomasy.....	33
Metody měření fotosyntézy .....	34
Světelná křivky fotosyntézy .....	35
Přehled rovnic pro fitování světelných křivek fotosyntézy.....	37
<b>4. METODIKA</b> .....	<b>39</b>
<b>4.A Porost Mokřých luk a jeho charakteristika</b> .....	<b>40</b>
4.A.1: Meteorologická měření .....	40
4.A.2: Podrobná vegetační mapa porostu Mokřých luk .....	40
4.A.3: Velikost listového aparátu dominantních druhů rostlin.....	41
<b>4.B Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů rostlin</b> .....	<b>42</b>
4.B.1: Světelná křivka fotosyntézy .....	42
4.B.2: Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy .....	44
<b>4.C Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému</b> .....	<b>45</b>
4.C.1: Mokřad jako „velký list ekosystému“ („big-leaf“).....	45
4.C.2: Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance.....	46

<b>4.D</b>	<b>Produkční charakteristika porostu .....</b>	<b>50</b>
4.D.1:	Stanovení koeficientu obratu <i>C. acuta</i> a určení translokace látek na konci vegetační sezóny .....	50
4.D.2:	Produkční charakteristika porostu Mokrých luk .....	51
<b>5.</b>	<b>VÝSLEDKY .....</b>	<b>52</b>
<b>5.A</b>	<b>Porost Mokrých luk a jeho charakteristika .....</b>	<b>52</b>
5.A.1:	Meteorologická měření .....	52
5.A.2:	Vegetační mapa Mokrých luk .....	55
5.A.3:	Velikost listového aparátu dominantních druhů rostlin .....	57
<b>5.B</b>	<b>Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů .....</b>	<b>58</b>
5.B.1:	Světelná křivka fotosyntézy .....	58
5.B.2:	Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy .....	63
<b>5.C</b>	<b>Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému .....</b>	<b>69</b>
5.C.1:	Mokřad jako „velký list“ ekosystému („big-leaf“) .....	69
5.C.2:	Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance .....	72
<b>5.D</b>	<b>Produkční charakteristika porostu .....</b>	<b>79</b>
5.D.1:	Koeficient obratu <i>C. acuta</i> a translokace látek na konci růstové sezóny .....	79
5.D.2:	Produkční charakteristika porostu Mokrých luk .....	87
<b>6.</b>	<b>DISKUZE .....</b>	<b>89</b>
<b>6.A</b>	<b>Porost Mokrých luk a jeho charakteristika .....</b>	<b>89</b>
<b>6.B</b>	<b>Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů .....</b>	<b>91</b>
6.B.1:	Světelná křivka fotosyntézy .....	91
6.B.2:	Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy .....	94
<b>6.C</b>	<b>Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému .....</b>	<b>97</b>
6.C.1:	Mokřad jako „velký list“ („big-leaf“) .....	97
6.C.2:	Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance .....	98
<b>6.D</b>	<b>Produkční charakteristika porostu .....</b>	<b>99</b>
6.D.1:	Stanovení koeficientu obratu <i>C. acuta</i> a určení translokace látek na konci růstové sezóny .....	99
6.D.2:	Produkční charakteristika porostu Mokrých luk .....	100
<b>7.</b>	<b>ZÁVĚR .....</b>	<b>101</b>
<b>8.</b>	<b>POUŽITÁ LITERATURA .....</b>	<b>103</b>
<b>9.</b>	<b>PŘÍLOHY .....</b>	<b>115</b>

## 1. ÚVOD

Cyklus uhlíku (C) a jeho výměna mezi ekosystémem a atmosférou je klíčovým procesem, jenž ovlivňuje množství skleníkových plynů v atmosféře (Reichstein a kol., 2013). Mokřadní ekosystémy hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku. Jsou významnými zásobníky půdního uhlíku, sink  $\text{CO}_2$  a zdroj atmosférického  $\text{CH}_4$  (Bohn a kol., 2007). Jednotlivé procesy výměny a sekvestrace uhlíku vegetací jsou studovány pomocí různých přístupů a metod z teoretického i praktického hlediska (Baldocchi a kol., 2001). Znalost vztahu mezi rychlostí fotosyntézy a ozářeností má zásadní význam pro ekofyziologii rostlin a ekologický výzkum. Pomocí světelných křivek fotosyntézy lze stanovit fotosyntetické parametry ( $P_{\max}$  – maximální rychlost fotosyntézy,  $I_{\text{comp}}$  – světelný kompenzační bod,  $R_d$  – rychlost temnostního dýchání,  $\alpha$  – maximální kvantový výtěžek) jednotlivých druhů rostlin tvořících porost. Znalost těchto parametrů nám umožní porozumět tomu, jak rostliny přispívají k sekvestraci C v ekosystému v dynamicky měnícím se prostředí (Lin a kol., 2008). Parametry těchto křivek se dále používají v růstových modelech rostlin (McCree 1972; Ondok 1975; Lasslop a kol., 2010) a postupech zpracování eddy-kovariačních (EC) dat (Reichstein a kol., 2005; Lasslop a kol., 2010) a jako počáteční parametry modelující čistou ekosystémovou produkci (NEP) (Smith, Dukes 2013). Kontinuální měření toku  $\text{CO}_2$  mezi vegetací ekosystému a atmosférou pomocí eddy-kovarianční techniky (Baldocchi a kol., 2001) lze interpretovat pomocí „big-leaf“ přístupu neboli konceptu „velkého listu“, který přirovnává ekosystém k jednomu velkému listu (Sellers a kol., 1992; Pury a Farquhar 1997). Přístup „big-leaf“ ale u ekosystémů, které jsou tvořeny větším počtem rostlinných druhů, nedokáže určit, jakou měrou se jednotlivé druhy rostlin na sekvestraci uhlíku podílejí.

Mokré louky jsou mokřadní ekosystém, kde výrazně kolísá hladina vody. Kolísání hladiny vody zde má určující vliv na složení rostlinného společenství. Dalo by se předpokládat, že v závislosti na změnách hydrologického režimu ekosystému se může měnit i distribuce jednotlivých rostlinných druhů, tím může docházet i ke změně „big-leaf“ parametrů a tím ke změně sekvestrace C porostem.

## 2. CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem této studie bylo stanovení parametrů světelných křivek fotosyntézy u dominantních druhů rostlin (ostřice štíhlá – *Carex acuta*, chrastice rákosovitá – *Phalaris arundinacea*, zblochan vodní – *Glyceria maxima*, puškovec obecný – *Acorus calamus* a třtina šedavá – *Calamagrostis canescens*), tvořící porosty Mokřých luk u města Třeboně. Zhodnotit, zda se parametry jednotlivých zkoumaných druhů rostlin mezi sebou liší a zda se liší během vegetační sezóny. Dále zhodnocení ekofyziologie fotosyntézy ve smyslu vlivu teploty, hydrologického režimu a vodivosti průduchů na jednotlivé parametry světelné křivky fotosyntézy.

Cílem bylo také stanovení fotosyntetických parametrů hypotetického „velkého listu ekosystému“ („big-leaf“) a porovnání vázání C „velkým listem“ ekosystému s měřeními výměny C (net ecosystem Exchange - NEE) metodou eddy-kovariance (EC).

Dalším cílem bylo co nejpodrobněji popsat porost, a to stanovením produkčních charakteristik (index listové plochy LAI, hmotnost nadzemní biomasy, pokryvnost, obrat nadzemní biomasy u ostřice štíhlé), mapováním porostu a stanovením průchodu záření porostem.



### 3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

#### 3.1 Mokřady

##### Definice mokřadů

Mokřady mohou být definovány nejrůznějšími způsoby (Keddy 2000). Všechny definice mokřadů mají však společné tři základní rysy: (a) v území je voda přítomna buď až k povrchu půdy nebo alespoň v kořenové zóně, (b) půda mokřadů má zvláštní chemické vlastnosti, které ji odlišují od ostatních půd (např. obsahem živin nebo velmi nízkou hladinou kyslíku), (c) v mokřadech se vyvíjí vegetace adaptovaná k zaplavení a rostliny, které zaplavení nesnesou, v ní nejsou přítomny (Mitsch, Grosselink, 1993). Ramsarská úmluva (viz Sbírka zákonů č. 396/1990) definuje mokřad jako území bažin, slatin, rašelinišť i území pokrytá vodou, přirozeně i uměle vytvořená, trvalá či dočasná, s vodou stojatou či tekoucí, sladkou, brakickou či slanou, včetně území s mořskou vodou, jejíž hloubka při odlivu nepřesahuje šest metrů (Lyster a Prince Philip, 1985). Ramsarská úmluva, tedy úmluva na ochranu mokřadů majících mezinárodní význam především jako biotopy vodního ptactva, byla podepsána v íránském městě Ramsar dne 2. 2. 1971 a vstoupila v platnost v r. 1975. K 1. 2. 2012 měla celkem 160 smluvních stran s 1995 mokřady z celého světa o celkové rozloze 192 mil. ha. Česká republika přistoupila k Ramsarské úmluvě v roce 1993 a nyní je v ČR celkem 14 mokřadů mezinárodního významu. Jsou jimi: Šumavská rašeliniště, Třeboňské rybníky, Novozámecký a Břehyňský rybník, Lednické rybníky, Litovelské Pomoraví, Poodří, Krkonošská rašeliniště, Třeboňská rašeliniště, Mokřady dolního Podyjí, Mokřady Liběchovky a Pšovky, Podzemní Punkva, Krušnohorská rašeliniště, Pramenné vývěry a rašeliniště Slavkovského lesa, Horní Jizera (Ministerstvo Životního prostředí ©2008-2020).

##### Typy mokřadů

Mokřady lze dělit na přímořské a vnitrozemské, dále pak na lentické (se stojatou vodou) a lotické (s tekoucí vodou). Obě tyto skupiny zahrnují mokřady přirozené či přírodě blízké i mokřady vytvořené člověkem. Hydrologické, půdní a klimatické faktory určují typickou vegetaci mokřadů.

K hlavním typům přirozených a přírodě blízkých mokřadů patří:

- Přímořské mokřady (přilivové mělčiny, přímořská slaniska, mangrovy)
- Aluviální mokřady (prameniště, vodní toky a jejich nivy, lužní a mokřadní lesy a křoviny)
- Mokřady na březích stojatých vod

- Travino-bylinné mokřady (bažiny, mokřadní louky – vegetace vysokých ostřic, travinné biotopy bažinného typu, rákosiny eutrofizovaných stojatých vod)
- Rašeliniště (minerotrofní rašeliniště, vrchoviště, rašelinné lesy)
- Extrémní mokřady (extrémní vnitrozemská slaniska, termální a minerální prameny, krasové vody, smáčené skalní stěny) (Čížková a kol., 2019).

K hlavním typům sladkovodních antropogenních mokřadů patří:

- Rybníky
- Mělké nádrže a poldry
- Mokřady na územích ovlivněných těžkou surovin
- Umělé mokřady pro čištění odpadních vod
- Polní mokřady
- Zemědělsky využívané mokřady (plovoucí zahrady, divoká rýže, kulturní rýže) (Čížková a kol., 2019).

### **Funkce mokřadů**

Mokřadní ekosystémy zajišťují různé funkce v krajině. Mezi ně patří například doplňování zásob podzemní vody a vyrovnávání teplot evapotranspirací, umožňují rozliv vody při povodních, zachytávají sedimenty, snižují erozi, zachytávají a transformují živiny (dusík, fosfor, těžké kovy, kationty). Dále jsou stanovištěm pro volně žijící živočichy, jsou místem pro rybolov, aktivní i pasivní rekreaci a jsou významným přírodním dědictvím. Mokřady jsou také zdrojem potravin (rýžová pole) a rostlinné biomasy (rákos, dřevo) (Pokorný, 2002, Čížková a kol., 2019).

### **Vliv mokřadů na energetickou bilanci krajiny**

Přestože fotosyntéza je zásadní pro existenci života na Zemi, spotřebovává velmi malé množství dopadajícího slunečního záření. Většina energie dopadajícího slunečního záření je využita při výparu vody rostlinou (transpirací). Transpirace je dynamický proces, který je závislý zejména na dostupnosti vody rostlinou. Transpirací rostlin a výparem vody z půdy (evaporací), souhrnně nazývanou evapotranspirací, se energie slunečního záření přeměňuje na latentní teplo výparu a tím se stabilizuje teplota stanoviště. Mokřady jsou ekosystémy, které jsou většinou dostatečně zásobovány vodou, a jejich potencionální evapotranspirace je většinou shodná s aktuální evapotranspirací (Pokorný a kol., 2010), proto mají významný vliv na energetickou bilanci krajiny (Rychnovská, 1976). Evapotranspirace v mokřadních porostech může spotřebovat až  $400 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Pokorný a kol., 2010). Míra evapotranspirace běžně dosahuje hodnot 6–15 mm vody za den. Oproti

tomu v ekosystémech s nedostatkem vody dochází k přeměně energie převážně na pocitové teplo, které výrazně zvyšuje teplotu prostředí (Pokorný a kol., 2010).

### **Primární produkce mokřadů**

Průměrná produkce sušiny v přírodních mokřadních porostech mírného pásma činí  $1000 \text{ g m}^{-2}$ . Průměrná denní produkce sušiny je až  $10 \text{ g m}^{-2} \text{ den}^{-1}$ , to odpovídá průměrnému dennímu energetickému toku  $4 \text{ W m}^{-2}$  (Pokorný a kol., 2010). Množství vyprodukované biomasy závisí na typu vegetace a na úživnosti stanoviště (Květ a kol., 2008). Obecně platí, že za srovnatelných podmínek mají makrofyta vyšší produkci ( $200\text{--}10\,000 \text{ g sušiny m}^{-2}$ ) než fytoplankton ( $10\text{--}100 \text{ g sušiny m}^{-2}$ ) (Westlake, 1965). Mokřady jsou klasifikovány podle jejich trofické úrovně na oligotrofní, mezotrofní a eutrofní (Květ a kol., 2008).

Eutrofní nebo eutrofizované mokřady mají vysokou primární produkci biomasy, protože je zde velice efektivně využívána světelná energie při fotosyntéze za dostatku živin. Mokřady s pomalým rozkladem odumřelé organické hmoty, jako jsou oligotrofní bažiny, močály a rašeliniště, mají vysokou schopnost akumulovat organickou hmotu z biomasy, ale míra primární produkce je poměrně nízká (Pokorný a kol., 2010). Květ a kol. (2008) uvádí nejmenší maximální sezónní produkci biomasy v oligotrofních podmínkách, a to u všech životních forem makrofyt (tabulka 1). Emerzní (vynořená) a semiemerzní (polovynořená) makrofyta mají nejvyšší maximální sezónní produkci biomasy v eutrofních podmínkách. Pro ostatní životní formy se zdají být nejpříznivější mezotrofní podmínky. Volně plovoucím rostlinám se daří stejně dobře i v eutrofních mělkých vodách, protože na rozdíl od submerzních (ponořených) makrofyt nejsou vystaveny konkurenci s řasami (fytoplanktonem), které submerzní makrofyta potlačují zastíněním a konkurencí o dostupný  $\text{CO}_2$  ve vodě. Mnoho druhů velkolisté plovoucí vegetace často trpí anoxickými podmínkami v eutrofních sedimentech, proto jsou pro ně mezotrofní stanoviště nejpříznivější (tabulka 1).

**Tabulka 1:** Maximální sezónní produkce biomasy různého typu vegetace v závislosti na úživnosti stanoviště (upraveno podle Květ a kol., 2008).

Růstová forma	Maximální sezónní produkce biomasy (g m <sup>-2</sup> rok <sup>-1</sup> )		
	Oligotrofní	Mezotrofní	Eutrofní
Emerzní rostliny	250	1500	2000
Semiemerzní rostliny	100	1000	1500
Kořenící velkolisté plovoucí rostliny	100	650	250
Rostliny se vzplývavými listy	0	750	750
Ponořené rostliny	50	600	80

Hejný a kol. (1981) mokřadní rostliny dělí podle jejich životní formy v souvislosti s výškou vodní hladiny a její dynamikou. Podle výšky hladiny rozlišuje hydrofázi (vodní prostředí), ekofázi litorální (s výškou hladiny nad povrchem půdy), limózní (s vodní hladinou blízko povrchu půdy) a terestrickou (alespoň 0,2 m pod povrchem půdy). Jednotlivé životní formy se vyznačují mimo jiné i různými hodnotami roční čisté primární produkce (hmotnost sušiny rok<sup>-1</sup>).

*Ochtohydrofyta*, druhy rostoucí především v litorální až limózní ekofázi. Jsou to druhy se schopností rychlého obsazování prostoru kořenovými výběžky a s celkově vysokým vzrůstem, konkurenčně zdatné, nejčastěji vytvářející druhově chudé porosty až monocenózy (např. *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Glyceria maxima* a *Acorus calamus*), až přes 3000 g m<sup>-2</sup>

*Hydroochtofyta* jsou litorální druhy, u kterých se při hydrofázi a limnofázi vytváří výrazné adaptivní změny (*Bolboschoenion maritimi*) a *Euchthofyta* tedy druhy limózní ekofáze s menšími výkyvy hladiny vody, hydrofáze je pouze přechodná, výrazná může být terestrická ekofáze (*Carex elata*, *C. acuta* *C. riparia*) Tyto druhy vytvoří až 2000 g m<sup>-2</sup>. *Pleustofyta* (např. *Lemna*, *Spirodela*, *Riccia*) a *Aerohydrofyta* (např. *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton natans*) mohou dosáhnout až 1000 g m<sup>-2</sup> a *Euhydrofyta* (např. *Elodea canadensis*) až 500 g m<sup>-2</sup>.

Relativně vysoké celkové výnosy rostlinné biomasy mohou být získané ze společenstva mokřadních rostlin, pokud jsou koseny či sklizeny jiným udržitelným způsobem dvakrát či vícekrát za růstovou sezónu, tj. bez ztráty rezervních látek rostlin, které jsou potřeba pro jejich růst

v následující sezóně. K těmto druhům patří vysoké ostřice (*Carex acuta*, *C. vesicaria*), a trávy *Calamagrostis canescens*, *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Agrotis stolonifera* a *Alopecurus pratensis*). Na druhé straně rostliny, které nemohou být koseny během růstové sezóny, jsou *Phragmites australis*, *Typha ssp.*, *Schoenoplectus ssp.* a *Acorus calamus* (Pokorný a kol., 2002).

Jak bylo již řečeno, jednotlivé druhy mokřadů se liší v produkci rostlinné biomasy ale také ve schopnosti dlouhodobé akumulace odumřelé organické hmoty (detritu, rašeliny) z biomasy. Tato schopnost závisí na poměru mezi průměrnou rychlostí primární produkce a rychlostí dekompozice. Oligotrofní mokřady jako např. rašeliniště se vyznačují nízkou roční primární produkcí biomasy (cca 100-250 g m<sup>-2</sup> sušiny), rozklad organické hmoty je velice potlačený, dochází k akumulaci odumřelé organické hmoty, případně k její transformaci na rašelinu. Oproti tomu litorály eutrofizovaných rybníků mají čistou primární produkci biomasy o řád vyšší, ale poměr rychlosti rozkladu k produkci je zde menší. V mokřadech je poměr produkce a dekompozice ovlivněn množstvím živin (převážně N a P) (Pokorný a kol., 2010).

### **Cyklus uhlíku v mokřadech**

Mokřady konzervují, vzhledem ke své velikosti 2-6 % zemského povrchu, mnohem větší množství organického uhlíku oproti jiným ekosystémům, a tak hrají důležitou úlohu v jeho globálním cyklu (Gorham, 1991; Miller, 2011; Whitting, Chanton, 2001; Chmura a kol., 2003; Sjögersten a kol., 2014; Vítková, 2017). Mokřady ročně akumulují 76 Tg C rok<sup>-1</sup> (*Teragram=10<sup>12</sup> g*) (Bohn a kol., 2007) a celkově tak mokřady obsahují 1500 Pg C (*1 Petagram=10<sup>15</sup> g*) (Whitting, Chanton, 2001). Pro srovnání terestrické ekosystémy obsahují ve své biomase asi 500 Pg uhlíku; oceány 39000 Pg C; atmosféra (při koncentraci CO<sub>2</sub> 410,5±0,2 ppm) (WMO, 2020) 785 Pg C; půdní organická hmota 2000 Pg C (Nátr, 2005), z toho půdní organická hmota mokřadních ekosystémů 225 Pg C (Zhang a kol., 2008).

Dlouhodobé ukládání uhlíku v podobě organické hmoty v půdě je dáno potlačením aerobní dekompozice organické hmoty při dlouhodobém nasycení půdy vodou (Bohn a kol., 2007). V půdě nasycené vodou je zpomalený přísunu kyslíku, protože difuze kyslíku v zamokřených půdách je 10<sup>4</sup>krát pomalejší nežli v půdách nezamokřených (Jackson, Colmer, 2005; Gorham, 1991). Akumulace uhlíku v nerozložené organické hmotě probíhá lépe při nižších teplotách, a proto je většina světových zásob rašeliny ve vyšších zeměpisných šířkách (Miller, 2011). Například rašeliniště v Třeboňské pánvi zaujímají 70 km<sup>2</sup> a celkově obsahují 49 milionů tun uhlíku (při roční čisté primární produkci 0,07 kg. m<sup>-2</sup> C a průměrné hloubce rašeliny 5 m). Předpoklad roční akumulace je 50 000 tun C (Pokorný a kol., 2002).

To, zdali bude mokřad uhlík poutat či uvolňovat, je výrazně ovlivněno klimatickými, hydrologickými, antropogenními faktory a druhem mokřadní vegetace (McDonald, 2009; Bohn a kol., 2007). Klimatické podmínky ovlivňují mokřady z hlediska množství a kvality vstupující vody a změn v mokřadech jako např. působení delšího sucha. K antropogenním vlivům patří např. odvodňování, zahlubování a narovnávání vodotečí, těžba rašeliny, zavádění nepůvodních druhů, eutrofizace. (Novitzki a kol., 1993).

V mokřadech s vhodnými hydrologickými podmínkami je zabráněno oxidaci uložené organické hmoty a uhlíku a dochází k rapidnímu poklesu úniku uhlíku z ekosystému ve formě CO<sub>2</sub>. Poškozené mokřady, které jsou odvodněné nebo vysušené ztrácí svou schopnost poutat uhlík a rozkladem organického materiálu uvolní uhlík ve formě CO<sub>2</sub> do atmosféry (Gorham, 1991; Miller, 2011; Whitting, Chanton, 2001). Zatímco akumulace uhlíku v mokřadech je poměrně pomalý proces (stovky a tisíce let) (Belyea, Malmer 2004), jeho uvolňování způsobené odvodněním nebo poškozením mokřadů může být výrazně rychlejší (desítky let) (Bohn a kol., 2007).

Mokřady uvolňují uhlík jako oxid uhličitý (CO<sub>2</sub>) a metan (CH<sub>4</sub>). Tyto plyny se považují za významné skleníkové plyny. Oxid uhličitý se na globálním oteplování podílí z 50ti %, metan z 20ti % (Hütsch, 2001). Metan, jehož koncentrace v atmosféře dosahuje 1,877 ppm (WMO, 2020) přispívá k atmosférické absorpci infračerveného záření 25krát větší mírou než CO<sub>2</sub> (mol/mol) (Whitting, Chanton, 2001). Mokřady přispívají až 115 Tg CH<sub>4</sub> rok<sup>-1</sup> (Bohn a kol., 2007) a ročně tak do atmosféry vydají přibližně ¼ z celkových globálních emisí metanu (McDonald, 2009).

Zatímco CO<sub>2</sub> je obvykle produktem aerobního dýchání, při anaerobní fermentaci kromě CO<sub>2</sub> vzniká i CH<sub>4</sub>. Produkce CO<sub>2</sub> za aerobních podmínek je zajištěna dýcháním všech živých organismů a rozkladem půdní organické hmoty (SOM), kdy dochází k její oxidaci na jednodušší látky, a nakonec až na CO<sub>2</sub>. Půdní dýchání lze rozdělit na autotrofní (dýchání živých kořenů a oddenků, 50 %) a heterotrofní (dýchání mikroorganismů jako jsou bakterie, houby; dýchání makrofauny) (Dušek a kol., 2020; Bohn a kol., 2007). Emise CO<sub>2</sub> jsou také částečně dány oxidací CH<sub>4</sub> v horních vrstvách půdy (Bohn a kol., 2007).

Emise CH<sub>4</sub> jsou důsledkem anaerobních rozkladných procesů v hlubších vrstvách mokřadních půd (Bohn a kol., 2007). Hlavním zdrojem organického materiálu pro anaerobní dekompozici je půdní organická hmota. Pro rozklad je zapotřebí působení anaerobních a metanogenních mikroorganismů z domény *Archea*. Ty produkují plynný CH<sub>4</sub>, jsou anaerobní a snesou podmínky s nízkým oxidačně-redukčním potenciálem – kolem -200mV). Emise CH<sub>4</sub> z povrchu půdy jsou výsledkem procesů metanogeneze a metanotrofie. Oba procesy mají odlišnou dynamiku a probíhají za mírně odlišných fyzikálních podmínek (Dušek a kol., 2020).

K nejvýznamnějším faktorům prostředí, které ovlivňují emise  $\text{CH}_4$  z mokřadu, patří hloubka podzemní vody, teplota půdy a kvalita substrátu (zejména obsah organického uhlíku). Bylo zjištěno, že závislost emisí  $\text{CH}_4$  na hloubce hladiny podzemní vody je velice nelineární. Když je hladina podzemní vody do cca 10 cm od povrchu půdy, tak se teplota půdy stává limitujícím faktorem pro produkci  $\text{CH}_4$  a citlivost na hladinu podzemní vody se snižuje. Ale pokud je hloubka hladiny podzemní vody pod 10 cm, stává se limitujícím faktorem voda (Bohn a kol., 2007).

Teplota silně ovlivňuje emise skleníkových plynů. Emise  $\text{CH}_4$  a  $\text{CO}_2$  z ekosystémů do atmosféry těsně korelují s teplotou (Dušek a kol., 2020). Dynamika emisí  $\text{CH}_4$  a  $\text{CO}_2$  se s teplotou mění, často bývá charakterizována parametrem  $Q_{10}$ , který představuje proporcionální změnu emisí při zvýšení teploty o 10 °C (Lloyd a Taylor, 1994). Dynamika produkce  $\text{CO}_2$  v půdě, a tím i dýchání ekosystému, jsou řízeny hlavně teplotou v blízkosti povrchu půdy (Pavelka a kol., 2007), protože produkce  $\text{CO}_2$  je koncentrována ve vyšších vrstvách půdy a teplota zde také více kolísá ve srovnání s hlubšími vrstvami.

## 3.2 Mokřadní vegetace

Nejběžnějšími dominantními druhy společenstev jak přirozených, tak umělých mokřadů mírného a subtropického pásma, zejména říčních niv, litorálů jezer a rybníků jsou mokřadní traviny. Mokřadní traviny zahrnují druhy lipnicovitých (*Poaceae*) a dalších jednoděložných (*Monocotyledonae*) rostlin, jež jsou morfologicky podobné travám. Jsou to vytrvalé oddenkaté byliny, jejichž nadzemní fotosynteticky aktivní části jsou po většinu vegetace vnořeny nad vodní hladinou a jejich podzemní části (oddenky a kořeny) jsou v zaplavených půdách. Kromě lipnicovitých rostlin se v mokřadních ekosystémech vyskytují zástupci z čeledí sítinovitých (*Juncaceae*), šáchorovitých (*Cyperaceae*), zevarovitých (*Sparganiaceae*), orobincovitých (*Typhaceae*) a áronovitých (*Araceae*) (Čížková – Končalová, 1993).

Mokřadní druhy rostlin mohou mít jak C3, tak C4 cyklus fotosyntézy. C4 rostliny, jako např. *Cyperus papyrus*, *Cyperus spp.* a *Spartina spp.* mají typickou pochvu kolem cévních svazků obsahující chloroplasty, vyšší teplotní optimum, nižší hodnotu kompenzačního bodu pro CO<sub>2</sub> a menší fotorespiraci. Většina druhů mokřadních rostlin patří ale k C3 rostlinám. Mnoho druhů má schopnost aerobně dýchat kořeny či oddenky za anoxických podmínek, protože jsou adaptovány na růst v zamokřených půdách (Mitsch, Grosselink, 1993; Květ, Westlake, 1998).

### Adaptace mokřadních rostlin

Nejsilněji působícím faktorem na přítomnost vysoké hladiny vody je snížená přítomnost kyslíku a projevy spojené s anaerobně probíhajícími chemickými procesy v půdě. Difuze kyslíku z vody je 10<sup>4</sup>krát pomalejší než ze vzduchu (Jackson, Colmer, 2005). V zatopených půdách dochází ke změnám ve složení půdního plynu, kyselosti, zásobě živin, teplotě a mikrobiální aktivitě. Stres ze zatopení může mít za následky snížení rychlosti fotosyntézy, narušení tvorby energie (Soukupová, 1994), narušení funkčních vztahů mezi orgány jako jsou kořeny a výhony, potlačení asimilace uhlíku (Vartapetian, Jackson, 1996).

Mokřadní rostliny se musely těmito specifickým podmínkám zaplavení vyrovnat (Čížková, Šantrůčková, 2006), a proto si vytvořily různé anatomické a metabolické adaptace (Soukupová, 1994). Metabolické adaptace spočívají v přežití rostlin bez dostatečného přísunu kyslíku prostřednictvím využívání energie, kterou buňky získávají anaerobními fermentačními procesy (Čížková, Šantrůčková, 2006). Mezi metabolické adaptace patří např. zamezení vlastní otravy, cytoplazmatické acidózy, udržení dostatečné zásoby energie (ATP) a sacharidů (Vartapetian, Jackson,



1996). Tyto adaptace umožňují rostlinám přežít bez kyslíku ale jen určitou omezenou dobu (Čížková, Šantrůčková, 2006).

Rozhodující adaptací pro trvalé přežití a intenzivní růst jsou anatomické adaptace. Anatomickou adaptací se rozumí specifická diferenciací rostlinných pletiv, především tvorba rozsáhlých mezibuněčných prostor v pletivech podzemních i nadzemních orgánů. Tato vzdušná pletiva (aerenchym) jsou navzájem propojena a slouží k vnitřnímu provětrávání, při kterém se kyslík z atmosféry dostává k buňkám podzemních orgánů. Vzduch prochází aerenchymem od listů přes stonky a popřípadě i oddenky do kořenů, v jejichž okolí je kyslík vyčerpán. Buňky podzemních orgánů pak nejsou závislé na příjmu kyslíku z půdy (Brix, 1994; Čížková, Šantrůčková, 2006). Aerenchym zpravidla v určitých intervalech obsahuje vrstvu velmi malých buněk a mezibuněčných prostor, čímž omezuje vniknutí vody a poškození pletiv (Brix, 1994; Soukup a kol., 2000). Kyslík je pak spotřebováván dvěma procesy: a) respirací buněk kořenů a oddenků a b) radiálním únikem kyslíku přes povrchová pletiva do okolní půdy (Čížková- Končalová, 1993). Okolí povrchu kořene se oxiduje, a proto je při vytržení ostřice s kořeny na jejich površích patrný rezavý povlak oxidovaného železa (Hejný, 2000).

Velikost radiálního úniku kyslíku roste s „kyslíkovým dluhem“ v půdě (tj. s mírou nedostatku kyslíku v půdě), a dále s propustností „stěny kořene“, která je dána vlastnostmi pletiv mezi vzdušným kanálkem a půdou. Díky radiálnímu úniku kyslíku se vytváří na povrchu kořenů tenká oxidovaná vrstva, jež má ochrannou funkci (Čížková- Končalová, 1993), stimuluje aerobní dekompozici organické hmoty a růst nitrifikačních bakterií (Brix, 1994). Oxidují se zde redukované látky, které vznikají v zaplavené půdě a mohou být pro rostlinu toxické. Tato oxidovaná vrstva se ale udržuje na úkor kyslíku ze vzdušných prostor, který současně kryje respiraci buněk kořene. V půdě s velkým „kyslíkovým dluhem“ může být radiální únik kyslíku tak velký, že může být limitována vlastní respirace buněk kořene (Čížková- Končalová, 1993).

Brix (1994) uvádí data různých autorů o rychlosti uvolňování kyslíku kořeny u *Phragmites australis*: 4,3 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup> (Lawson, 1985); 5–12 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup> (Armstrong, 1990); 1–2 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup> (Gries a kol., 1990); a jen 0,02 g O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> den<sup>-1</sup> (Brix, 1990).

Nejvíce rozvinutý aerenchym mají mokřadní rostliny z čeledí lipnicovitých (*Poaceae*), šachorovitých (*Cyperaceae*) a sítinovitých (*Juncaceae*). Obsah vzduchu v kořenech u druhů patřících do těchto čeledí dosahuje až 30-50 % celkového objemu kořene. Brix (1994) dokonce uvádí, že vzduch může obsahovat až 60 % z celkového objemu všech pletiv. Aerenchymatický prostor kořenů u *Carex acuta* zaujímá 9,4-15,1 % (Busch, 2001). V tlustých pozitivně geotropických kořenech vzdušné prostory zaujímají až 30 % objemu (Končalová 1990).

I přes existenci této adaptace může však nastat situace, kdy dojde k přerušení dodávky kyslíku. Takovou situací může být např. náhlá záplava, při které jsou ponořeny celé prýty rostlin. Dodávka kyslíku nemusí dostačovat, pokud se rostlina nachází v extrémně redukujícím půdním prostředí, v němž dochází k velké spotřebě kyslíku, či na počátku vegetace u přezimujících orgánů, před tím než vyrostou nové prýty, které umožní provětrání (Čížková, 2006). Kromě této anatomické adaptace (tvorba vzdušných pletiv) se u mokřadních rostlin vyskytuje také povrchová ochrana mechanické povahy, tzv. ochranná bariéra. Ta je tvořena buňkami hypodermis, jejichž buněčné stěny jsou impregnovány kutinem, ligninem či suberinem. Tato vrstva chrání rostlinu před vstupem toxických látek a také účinně zabraňuje úniku kyslíku z rostlinných pletiv do okolního prostředí (Čížková, Šantrůčková, 2006).

Reakcí na stres ze zatopení je u klonálních rostlin o 20 % větší produkce odnoží a pokles produkce kořenů o 20-30 %. Pokles produkce kořenové hmoty je důsledkem nedostatku půdního kyslíku, kterým se zpomaluje získávání energie pro růst kořenového systému. Nerovnováha je kompenzována tvorbou odnoží, jež vyrábějí více energie (Soukupová, 1994).

### 3.3 Studovaná lokalita Mokré louky u Třeboně

Mokré louky zauímají plochu 450 ha a jsou plochou sníženinou, která je překryta až několikametrovou vrstvou rašeliny (Jeník, 1983). Průměrná nadmořská výška je 426,5 m n. m. Mokré louky se rozkládají mezi východním okrajem města Třeboně a rybníkem Rožmberkem, konkrétně v jeho výtopě (Jeník a kol., 2002). Rožmberk, se svou rozlohou 489 ha a katastrální plochu 647 ha, je největším rybníkem v chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervaci Třeboňsko. Rybník byl vybudován mezi lety 1584 až 1590. Jedná se o mělký rybník s bohatě vyvinutým litorálním pásmem (cca 200 ha). Průměrná hloubka rybníka je 1,5 m (Přibáň, Ondok, 1980) a hloubka vody u hráze je průměrně 6,5 m (Třeboňský kapr 2016©). Hospodaření v rybníce se zaměřuje na intenzivní chov kapra. Každý rok se rybník hnojí a na podzim probíhá výlov (Hroudová, Zákavský, 2002). Hladina vody je zde řízena systémem napájecích a vypouštěcích vodotečí neboli stok, které propojují rybníky v celém regionu, a tudíž je poměrně stabilní po celý rok (Dušek a kol., 2009). Také Mokré louky byly rozděleny do téměř pravidelných pruhů o velikosti 500krát 100 m oddělenými stokami, které jsou kolmé na centrální kanál „prostřední stoka“ vedoucí od rybníka. Prostřední stoka se drží nejbliže linie původního potoka v ose Mokřých luk (Káplová a kol., 2011). Hladina vody se na Mokřých loukách běžně nachází v blízkosti povrchu půdy a je poměrně stabilní po celý rok ( $\pm 0,1$  m), ale při povodních může dosahovat až 2 m nad povrch půdy (Dušek a kol., 2009; Dušek a kol., 2017).

#### Klima

Makroklima Třeboně je suboceánické, s mírnými zimami a mírnými letními maximy (Jeník, 1983). Leden je nejchladnější měsíc ( $-2,2$  °C) červenec nejteplejší ( $17,7$  °C). Průměrné roční sluneční záření činí 1641 hodin a průměrné globální záření za růstovou sezónu činí  $2568 \text{ kJ m}^{-2}$ . Průměrná roční vlhkost je 79 % (Ondok, 1977). Dušek a kol. (2013) porovnávali teplotu vzduchu mezi dvěma dekádami. Průměrná teplota vzduchu v období mezi léty 1977-1986 činila  $6,17$  °C. Průměrná teplota vzduchu v období 2000-2009 byla  $7,36$  °C. Mezi těmito dekádami došlo i ke vzrůstu počtu tropických dní (dny s maximální teplotou rovnou nebo vyšší než  $30$  °C) z průměrného počtu 2,1 na 14,8 a poklesu počtu arktických dní (dny s maximální teplotou rovnou nebo menší než  $-10$  °C) z průměrného počtu 1,3 na 0,1.

Pro Třeboň je charakteristický kontinentální charakter ročního chodu srážek, tj. většina srážek spadne během vegetačního období. Mezi dubnem a zářím spadne 68 % ročního úhrnu srážek, z toho 42 % v letních měsících (Pokorný, Kučerová, 2000). Dušek a kol. (2013) uvádí průměrný roční úhrn

srážek 614mm. Roční úhrn srážek v jednotlivých letech 2006, 2007 a 2008 byl 737 mm, 580 mm a 539 mm (Dušek a kol., 2012). V posledních letech se vyskytují častěji extrémní srážkové úhrny než před rokem 2000 (Dušek a kol., 2017).



**Obrázek 1:** Mokré louky u Třeboň (zdroj Google mapy).

### **Vývoj Mokrých luk**

Třeboňsko jako celek prodělalo opakované vodohospodářské úpravy, zejména ve spojení s velkými vodohospodářskými díly Mikuláše Rutharda (?-1576), Štěpánka Netolického (1460-1539) a Jakuba Krčína (1535-1587) (Holubičková, 1959).

Mokré louky, které mají málo propustné podloží, byly od pozdního glaciálu trvale zamokřeny. Byly napájeny dešťovou vodou, ale také povrchovými vodami a výstupnými prameny (Jeník, 1983). Vlivem vodohospodářských úprav, zemědělství a blízkosti města zde došlo k úplné změně původního rostlinného krytu. Byly vykáceny rašelinné bory, jedliny, olšiny a vrbiny a na jejich místě vznikly vlhké louky, využívané pro pastvu a travení. Nejvlhčí část Mokrých luk byla až do roku 1950 kosena jednou ročně. Během posledních 70 let (po ukončení kosení) zde vznikla zřetelná struktura porostu,

tvořená buly (trsy) a šlenky (prostory mezi trsy). Výsledná vegetace byla tvořena především vysokými ostřicemi (*Carex acuta* syn. *C. gracilis*, *C. vesicaria*) a mokřadními travami (*Calamagrostis canescens*) (Holubičková, 1959; Prach, 1993; 2008; Prach, Soukupová, 2002). Současná struktura porostu byla ovlivněna kosením a postupnou eutrofizací vody v rybníku (Přibáň, Ondok, 1980). Toto společenství je klasifikováno jako asociace *Caricetum gracilis* Almquist 1929 (Balátová-Tuláčková 1978; Květ a kol., 2002), které představuje nejrozsáhlejší typ litorálního pásma rybníku Rožmberka (Hroudová, Zákavský, 2002). Od roku 1980 byla lokalita eutrofizována také vstupy živin z nedaleké prasečí farmy. Eutrofizace způsobila expanzi kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*), šťovíku (*Rumex* ssp.) a chrastice rákosovité (*Phalaris arundinacea*) (Prach, 2008). *P. arundinacea* se nejprve vyskytovala převážně podél okrajů příkopů a po povodních v roce 2002 se začala stávat dominantním druhem (Káplová a kol., 2011).

## Výzkum

Mokré louky byly od roku 1976 součástí multidisciplinárního výzkumu UNESCO Člověk a biosféra (MaB) (Přibáň, Ondok, 1980). Od té doby v nejsevernější části Mokrých luk, při jižním zálivu rybníka Rožmberka, probíhal intenzivní a integrovaný výzkum. Pravidelně se zde měřily základní meteorologické prvky (Pokorný, Kučerová, 2000) a probíhal zde výzkum zaměřený na produkci mokřadních rostlinných společenstev (Květ, Jeník, 2002).

Původní meteorologickou stanicí vybudovanou už v roce 1976 Botanickým ústavem Československé akademie věd převzal v roce 2003 Ústav ekologie krajiny AV ČR (dnešní Ústav výzkumu globální změny AV ČR v.v.i. – CzechGlobe). Měření z této původní stanice byla postupně přesunuta na novou stanicí vybudovanou v r. 2004, která je umístěna blíže k rybníku Rožmberku.

Měření hlavních meteorologických charakteristik na nové stanici byla postupně rozšířena o měření toků CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> metodou eddy-kovariance (vířivé kovariance) a pomocí emisních komor (Dušek a kol., 2009; 2013; 2017; Pavelka a kol., 2016). Metoda měření EC využívá infračervené analyzátoři plynů CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> (LI-7500, LI-7200 a LI-7700) a ultrazvukový anemometru GILL R3 EC. Měření CO<sub>2</sub> jsou v provozu od roku 2006 (Dušek a kol., 2009; 2013; 2017).

### 3.4 Studované rostlinné druhy

Rostlinné druhy, které jsou dominantní na Mokrých loukách, patří do asociace *Caricetum gracilis* Almquist 1929 (Balátová-Tuláčková 1978; Květ a kol., 2002) a jsou přizpůsobeny růstu ve vodou nasycené půdě s kolísající hladinou vody (Balátová-Tuláčková 1978, Hejný, Husák 1978, Květ a kol., 2002, Honissová a kol., 2015).

#### **Ostřice štíhlá (*Carex acuta* L. [syn. *Carex. gracilis*])**

##### *Popis a životní cyklus*

Rod *Carex* (*Cyperaceae*) celosvětově zahrnuje více než 2000 druhů. Na severní polokouli, kde mokřady zaujímají velkou část povrchu, mají ostřicové porosty dominantní postavení, ale jsou dominantní i v mokřadech mírného pásma téměř po celém světě (Busch, Lösch, 1999).

*Carex acuta* je vysoká ostřice bultovitého typu dorůstající 30–150 cm, která vytváří dlouhé podzemní výběžky a silné odnože vyrůstající v trsech (Soukupová, 1986; 1988). U *C. acuta* rozeznáváme velký a malý životní cyklus. Malý životní cyklus představuje ontogenetický vývoj jedné odnože (Soukupová, 1986; 1988; 2002). Odnože se zakládají z pupenů na oddencích nebo bázi jiných odnoží obvykle na podzim, ale i během jara. V první vegetační sezóně se vyvíjejí jako vegetativní (virgílní). Vytrvávají po celou vegetační sezónu a nesou většinu asimilačního aparátu. Jsou tvořeny krátkou, cca 10 cm dlouhou bází, z níž vyrůstají samonosné listy. Ke konci této vegetační sezóny se vzrostný vrchol (apex) mění z vegetativního na generativní. Následující jaro vyrůstá generativní odnož, tvořená trojhranným stéblem, jež je zakončeno květními klásky a 2–3 listeny, jež doplňují funkci listů. Po vytvoření plodů odnož odumírá. Na její bázi se zakládají nové vegetativní odnože, které opět procházejí malým životním cyklem (Soukupová, 1988).

Velký životní cyklus představuje ontogenetický vývoj jedné rostliny (genety), která vyrůstá ze semene, dále se rozrůstá vegetativním odnožováním, a vytváří tak trs. Zahrnuje juvenilní, virgílní vegetativní, generativní a senilní vegetativní stadium. Nové odnože se v rámci trsu zakládají z pupenů na bázi starých generativních, ale i vegetativních odnoží (Soukupová 1986; 1988; 2002).

##### *Výskyt*

*C. acuta* se vyskytuje na rovných či mírně svažitéch oglejených půdách či hlubokých organických sedimentech (Hroudová, Zákravský, 2002) v eulitorální či epilitorální zóně mesotrofních a eutrofních rybníků a jezer (Hejný, Husák 1978).

### Produkční charakteristika

Produkce nadzemní biomasy se u *C. acuta* odvíjí od hydrologických podmínek stanoviště. V terestrické ekofázi dosahuje až  $340 \text{ g m}^{-2}$  (344 ks odnoží  $\text{m}^{-2}$ ), v limozní ekofázi  $368 \text{ g m}^{-2}$  (404 ks odnoží  $\text{m}^{-2}$ ) a v litorální ekofázi  $395 \text{ g m}^{-2}$  (420 ks odnoží  $\text{m}^{-2}$ ) (Soukupová, 1994). Kuncová (2009) uvádí maximální nadzemní biomasu *C. acuta* na Mokrých loukách u Třeboně v roce 2008  $550,8 \text{ g m}^{-2}$ . Podle Hovorky (2012) v letech 2010 a 2011 činila nadzemní biomasa  $321,4 \text{ g m}^{-2}$  a  $358 \text{ g m}^{-2}$ .

### Zblochan vodní (*Glyceria maxima* (Hartman.) Holmberg.)

#### Popis a životní cyklus

*Glyceria maxima* je temperátní vodní tráva pocházející z Eurasie. Invazně se chová v Severní Americe (Anderson, Reznicek, 1994), Australasii (Clarke a kol., 2004), ale i regionech, kde je původní (Sorrell, Brix, 2012). Invazivní chování *G. maxima* je spojeno s vyšší úrovní živinného režimu, zvláště N a P (Sorrell, Brix, 2012).

*G. maxima* je vytrvalá tráva s plazivým systémem oddenků. U mladých rostlin nejprve vznikají vzpřímené nadzemní výhony, ty se nejprve rozvíjí jako vegetativní či generativní odnože, později během vegetační sezóny jen jako vegetativní odnože. Nejprve jsou tvořeny vegetativní výhony, které když jsou plně vyvinuté, mohou dosahovat až 200 cm. V průběhu roku se vytváří nové, ale kratší. Kvetoucí (generativní) stébla jsou až 250 cm dlouhá. *G. maxima* má jasně zelené listy, někdy jsou zabarveny červeně, zejména když jsou mladé. Květenstvím jsou až 45 cm dlouhá lata (Lambert, 1947). Chování mladých klonálních rostlin je závislé na konkurenci. Bez vnitrodruhové konkurence jsou nové odnože produkovány během celé růstové sezóny a zajišťují plošné šíření polykormonu. V hustším porostu je vznik nových odnoží potlačen, což vede k odumření mladých rostlin (Květ, Westlake, 1998).

#### Výskyt

*G. maxima* obývá hluboké bahnitě a často nezpevněné sedimenty (Hroudová, Zákravský, 2002). Roste v litorálu eutrofních až hypertrofních rybníků, od písčité až po jílovité půdy s vrstvou sapropelu. Vytváří mělký kořenový systém a hustou síť oddenků, která zabraňuje rozvoji ostatních druhů rostlin v tomto společenstvu (Hejný, Husák, 1978), a proto je silný konkurent, který často tvořící monocenózy (Hroudová, Zákravský, 2002).

### *Produkční charakteristika*

Struktura růstu tohoto druhu je velice ovlivněna úrodností půdy, klimatickými podmínkami a hustotou porostu. Hmotnost se rapidně zvyšuje na jaře, ale počet odnoží klesá. Největšího počtu odnoží je dosaženo v listopadu (600 odnoží na m<sup>-2</sup> ve srovnání s 40–200 odnožemi na m<sup>-2</sup> během vegetace), protože odnože jsou malé a v porostu je méně ostatních druhů rostlin. V mírném klimatu s relativně nízkou půdní úrodností je dosaženo maximální hmotnosti sušiny 600–1100 g m<sup>-2</sup>. Tato maximální hmotnost sušiny se v porostu udržuje poměrně dlouhou dobu (během července a srpna), to je dáno výskytem starých odumírajících odnoží a nových vznikajících odnoží. V příznivějších klimatických podmínkách a úrodnějších půdách je maxima dosaženo v kratším období a činní 1200–3200 g m<sup>-2</sup> (Květ, Westlake, 1998).

### **Chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea* L.)**

#### *Popis a životní cyklus*

*Phalaris arundinacea* je vytrvalá tráva, která má klonální růst a rozvětvený kořenový systém. Na oddencích se objevují boční svísele rostoucí pupeny ve zhruba pravidelných intervalech, které dávají vznik nadzemním odnožím. Nadzemní vegetativní odnože rostou vertikálně a nesou horizontálně nebo mírně šikmo rostoucí listy, které jsou rozmístěny v pravidelných intervalech. Někdy se vytváří také sekundární odnože, jež jsou kratší. Zakládají se v paždích listu nacházejícího se ve spodní části mateřské odnože. Listy odumírají jeden po druhém od spodu. Generativní odnože jsou hojné, květenstvím je lata (Danais, 1986).

#### *Výskyt*

*Společenstvo Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931 kolonizuje malé plochy s písčným podkladem v souvislých porostech vysokých ostřic (Hejný, 1990).

#### *Produkční charakteristika*

*P. arundinacea* se velice rychle vyvíjí na počátku vegetace z pupenů a maximální nadzemní biomasy dosahuje v červenci a srpnu. Na strukturu růstu mají významný vliv přírodní podmínky. Rostliny, jež jsou na jaře více zaplavené, později rostou, utváří méně generativních odnoží a dosahují nižší nadzemní i podzemní biomasy (Květ, Westlake, 1998). Produkce maximální nadzemní biomasy se liší podle autorů. Hlávková-Kumnacká (1980) in Vymazal, Kröpfelová (2005) udávají produkci nadzemní biomasy na Mokřích loukách 1408 g m<sup>-2</sup> a 2304 g m<sup>-2</sup>. *P. arundinacea* společně s *Phragmites australis* patří v České republice k nejčastějším druhům rostlin využívaným v umělých



mokřadech pro čištění odpadních vod (Květ a kol., 1999; Vymazal, 2010). Zde primární produkce nadzemní biomasy dosahuje  $1900 \text{ g m}^{-2}$  (Vymazal, Kröpfelová, 2005).

### **Třtina šedavá (*Calamagrostis canescens* (Weber) Roth)**

#### *Popis a životní cyklus*

*Calamagrostis canescens* je dlouhověká vytrvalá tráva s rozsáhlým systémem oddenků. Vytváří extravaginální odnože. Dosahuje výšky až 0,6 – 1,2 m. Základní morfologickou jednotkou jsou odnože. Nové odnože se zakládají na bázi mateřských odnoží. Odnože jsou monocyklické, tj. jejich životní cyklus je dokončen během jedné sezóny (Soukupová, 1992).

#### *Výskyt*

*C. canescens* roste na sedimentech složených z jílovité a písčité hlíny pokryté středně tlustou vrstvou humusu (Hroudová, Zákravský, 2002). Třtina je druhem, který je schopný odolat krátkodobému zamokření. Často se objevuje v porostu vysokých ostřic. Na Mokrých loukách se šíří již od sedmdesátých let. Její rozvoj zde byl zapříčiněn eutrofizací a terestifikací. Při osidlování území využívá příznivých podmínek na vrcholu ostřicových bultů. Mikroklíma bultů je pro *C. canescens* výhodné jednak kvůli dobrému provzdušnění a jednak kvůli uniknutí následkům povodní (Soukupová, 1992).

#### *Produkční charakteristika*

Po dosažení maximální biomasy klesá její biomasa, rychlost růstu a později klesá i hustota odnoží. Soukupová (1992) uvádí maximální nadzemní biomasu  $1420 \text{ g m}^{-2}$  a její následný pokles na  $1050 \text{ g m}^{-2}$  na podzim,

### **Puškvorec obecný (*Acorus calamus* L.)**

#### *Popis a životní cyklus*

*Acorus calamus* roste ve východní a tropické Asii, v Evropě, a ve východní části Severní Ameriky. V Evropě se vyskytují pouze triploidní, primárně neplodné rostliny (Buell, 1935; Dykyjová, 1980), které sem byly v 16. století dovezeny z orientu. Jinde však rostou i typy diploidní a tetraploidní, které jsou normálně plodné (Dykyjová, 1980).

*A. calamus* vytváří v mělké vrstvě půdy hustou síť oddenků, která brání rozvoji ostatním rostlinám ve společenstvu. To může mít za následek až vznik jednodruhových monocenóz. Sezónní rozvoj nadzemních výhonů a jejich růstový cyklus probíhá v poměrně krátkém vegetačním období. Pupeny se objevují brzy na jaře a odnože dosahují maximální délky na začátku července. Listy začínají odumírat v srpnu. Pokud roste na stanovištích s dostatkem vody a živin, tak odumírá později. V důsledku poměrně krátkého vegetačního období je citlivý na kolísání hladiny vody (Dykyjová, 1980). Lépe snáší kolísání hladiny vody, než stále vysokou hladinu vody (Wei a kol., 2014).

#### Výskyt

Společenstvo *Acoretum calami* Dagys 1932 obývá hluboké bahnité sedimenty, především v akumulární zóně v blízkosti vodní plochy (Hroudová, Zákravský, 2002). Toleruje široké spektrum půdních druhů od písčitých po těžké jílovité půdy obvykle pokryté sapropelovou vrstvou. Kolonizuje litorály eutrofních až hypertrofních rybníků, močálů nebo pomalu tekoucích vod (Hejný, Husák, 1978). *A. calamus* je ale přizpůsobený i k pěstování v půdách s nedostatkem živin i ve vysoce anoxické půdě (Pai, McCarthy, 2005). Vyskytuje se na půdách, které jsou charakteristické pro mokřadní oblasti. Jsou to půdy se zvýšenou vlhkostí, zvýšeným obsahem organické hmoty a jílu a nízkým pH. Má vyšší potenciál rozšiřovat se se zvyšujícím se množstvím naplavenin v půdě (Pai, McCarthy, 2005).

#### Produkční charakteristika

Dykyjová (1980) uvádí průměrnou hmotnost sušiny v litorálu rybníků okolo 1000 g m<sup>-2</sup>, maximální hmotnost uvádí až 1440 g m<sup>-2</sup>. Při jeho pěstování v experimentálních podmínkách v hydroponické kultuře s optimální koncentrací živin byla produkce nadzemní biomasy vyšší než v přirozených ekosystémech. Hmotnost sušiny listů odnoží, pěstovaných v prvním roce, činila více než 2000 g m<sup>-2</sup> a celková hmotnost sušiny byla více než 3000 g m<sup>-2</sup>. V druhém roce pěstování byla hmotnost sušiny listů 2500 g m<sup>-2</sup> a celková hmotnost sušiny byla 4500 g m<sup>-2</sup>. Celková denní produkce sušiny je 23,6 g m<sup>-2</sup> (Dykyjová, 1980).

### 3.5 Přehled metod pro měření fotosyntetické produkce rostlin

#### Vymezení použitých termínů

- *Záření* (Radiance) je v ekologii především elektromagnetické vlnění s vysokou energií, emitované Sluncem. Na povrch atmosféry Země dopadá  $1,38 \text{ kJ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  tj. solární konstanta. Záření má povahu částicovou a zároveň vlnovou.
- *Fotosynteticky aktivní záření*: (PhAR-Photosynthetically Active Radiation) je světelné záření o vlnové délce 380-750 nm, přijímané rostlinnými pigmenty, především chlorofyly.
- *Ozáření* (Irradiation) je celkové množství zářivé energie, které dopadlo na určitou strukturu či jednotku její plochy (např. listu, porostu) za určitou dobu (např. za den, za vegetační období).
- *Ozářenost* (Irradiance), *intenzita (tok energie) záření*; [ $\text{W m}^{-2}$ ] je množství světelné energie dopadající na jednotku plochy.
- *Hustota toku fotonů* (PPFD- Photosynthesis Photon Flux Density); [ $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] počet fotonů ve vlnovém pásmu PhAR dopadajících za jednotku času na povrch rostlin.
- *Světelná křivka fotosyntézy* (PN/I křivka; Photosynthesis Light Curve) udává vztah mezi ozářeností listů a rychlostí fotosyntézy za určitého PPFD.
- *Rychlost čisté fotosyntézy* ( $P_n$ ); [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] je rozdíl mezi biochemickou fixací  $\text{CO}_2$  (P) a respirací ( $R_e$ ), které probíhají v listu současně.
- *Maximální rychlost fotosyntézy* ( $P_{\text{max}}$  - Maximum Rate of Net Photosynthetic ); [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] rychlost fotosyntézy při světelné saturaci.
- *Maximální kvantový výtěžek* ( $\alpha$ - Apparent Maximum Quantum Yield) [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ ] je reprezentován počátečním lineárním sklonem idealizovaného hyperbolického vztahu mezi hustotou toku dopadajících fotonů (PPFD) a čistou absorpcí  $\text{CO}_2$  (fotosyntetická rychlost) a vyjadřuje počet molů uvolněného  $\text{O}_2$ , nebo počet molů fixovaného  $\text{CO}_2$  při využití energie jednoho molu fotonů.
- *Rychlost temnostního dýchání* ( $R_D$ - Dark Respiration); [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] je množství uvolněného  $\text{CO}_2$  při zatemnění PPFD=0  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .
- *Světelný kompenzační bod* ( $I_{\text{comp}}$ -Light Compensation Point); [ $\mu\text{mol (foton) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] vyjadřuje ozářenost, při níž se rychlost fotosyntézy rovná rychlosti respirace.
- *Rozdíl v tlaku par* (VPD-Vapour-pressure deficit); [ $\text{g m}^{-3}$ ] je rozdíl koncentrací vodní páry mezi prostředím v listu a vnější atmosférou. Je hnací silou transpirace.
- *Vodivost průduchů* ( $g_{\text{sw}}$ - Stomatal Conductance); [ $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] je difúzní vodivost průduchů pro vodní páru.

- *Čistá ekosystémová výměna* (NEE- Net Ecosystem Exchange); [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}\text{net}$ ] je čistá výměna  $\text{CO}_2$  mezi atmosférou a ekosystémem.
- *Eddy-kovariance* (EC- eddy-covariance) metoda měření čisté výměny  $\text{CO}_2$  mezi ekosystémem a atmosférou. Výsledky těchto měření zahrnují výměnu  $\text{CO}_2$  mezi rostlinami, půdou a dalšími organismy přítomnými v ekosystému.
- *Velký list* (big-leaf) je zjednodušující přístup, který považuje ekosystém za jeden velký list. Využívá se také při zpracování EC dat.
- *Index listové plochy* (LAI-Leaf Area Index); [ $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ], je velikost celkové plochy listů na jednotce plochy porostu.
- *Specifická hmotnost listů* (SLM- Specific Leaf Mass); [ $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ] je poměr mezi hmotnostmi listů a jejich plochou.
- *Koeficient obratu* (P/B- turnover rate); [ $\text{rok}^{-1}$ ] udává poměr mezi produkcí a biomasou. Produkce je veškerá biomasa vytvořená za určité období. V produkční ekologii se nejčastěji produkce počítá za jeden rok. Biomasa je stav v určitém čase (např. v době odběru).

### **Tvorba organické hmoty**

Nepřetržitá funkce ekosystémů závisí na strukturální organizaci společenstev. Rostlinná (fotosyntetizující) společenstva ekosystému zajišťují primární vazbu dopadající sluneční energie, chemických komponent atmosféry ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ) a půdy ( $\text{H}_2\text{O}$ , minerálních živin) a jejich transformaci v primární živou (organickou) hmotu. Na fotosyntéze zelených suchozemských i vodních rostlin jsou závislé všechny ostatní skupiny živých populací a společenstev v biosféře, tedy živočichové (konzumenti) a rozkladači (reducenti) organické hmoty – zejména heterotrofní mikroorganismy (Dykyjová, 1989).

Tím, jak rostliny během fotosyntézy přijímají  $\text{CO}_2$ , dochází k poklesu jeho koncentrace v přiléhající (hraniční) vrstvě vzduchu u povrchu listu ve srovnání s vrstvami vyššími. Vzniklý koncentrační spád vede k toku  $\text{CO}_2$  z vyšších vrstev vzduchu směrem k porostu (Gloser, 1989). Na výměnu  $\text{CO}_2$  mezi listem a atmosférou působí mnoho faktorů vnějšího prostředí. Fotosyntéza jako fotochemický proces je závislá na dostupnosti záření. Temnostní reakce fotosyntézy a respirace jsou biochemické procesy, limitované hlavně teplotou a dostupností  $\text{CO}_2$ . Kromě těchto faktorů vnějšího prostředí je produkce ovlivňována také minerální výživou rostlin a zásobováním vodou (Larcher, 1995).

Energie vstupující do ekosystémů přenosem světelných kvant pomocí chlorofylového aparátu do makroergických organických vazeb je okamžitě dále využita k četným syntézám v buňce nebo

uložena do organických rezerv (Dykyjová, 1989). Asimilovaný uhlík (C), který není prodýchán, zvyšuje hmotnost sušiny rostliny a může být použit pro růst nebo vytváření dlouhodobých energetických zásob. Akumulace C se projevuje růstem tj. zvyšováním hmotnosti rostlin. Zvětšování biomasy rostlin působené hromaděním produktů asimilace se nazývá produkce sušiny. Produkce je tím vyšší, čím vyšší je rychlost asimilace CO<sub>2</sub> rostlin tvořících porost, čím dokonaleji systém asimilačních povrchů rostlin (pokryvnost listoví LAI) přijímá dopadající světlo a čím delší je doba, po kterou mohou rostliny udržet kladnou bilanci výměny plynů (délka vegetační sezóny) (Larcher, 1995). Obecně se rychlost fotosyntézy rapidně zvyšuje během vývoje listů a dosahuje maxima před úplným rozvinutím listové plochy. Nejvyšší rychlost fotosyntézy mají nejmladší plně rozvinuté listy. Tato rychlost se s postupným stárnutím listů snižuje. Ale LAI dosahuje sezónního maxima až v době, kdy jsou mnohé listy fyziologicky starší, ale na druhou stranu jejich plocha je mnohem větší. Velmi nízká rychlost fotosyntézy v nově rozvinutých listech je spojena s vysokou rychlostí temnostního dýchání a s nízkou průduchovou a hlavně intracelulární vodivostí CO<sub>2</sub>. Maximální rychlosti fotosyntézy je dosaženo při 35–100 % rozvoji fotosyntetického aparátu listů (Tichá a kol, 1985).

Bilance C rostlinného společenstva určuje rozdíl mezi příjmem a výdejem uhlíku. Příjem se rovná celkovému množství C vázaného v průběhu roku fotosyntézou. Protože u suchozemských rostlin nemůžeme tuto hrubou primární produkci (*PPg*) v přírodě měřit, využívá se přibližného odhadu z hodnot čisté primární produkce (*PPn*) a dýchání (*R*) společenstva:

$$PPg = PPn + R \text{ (Larcher, 1995)}$$

Výtěžek čisté primární produkce slouží pro tvorbu organické hmoty, z níž část ztrácejí rostliny v průběhu roku opadem (*L*) a část spasou konzumenti (*G*). Zbývající část čistého výtěžku zvětšuje množství živé rostlinné hmoty na jednotku plochy půdy (biomasa *B*); a odpovídá tedy roční změně hmotnosti sušiny rostlin v porostu (*DB*) (Larcher, 1995).

$$PPn = DB + L + G. \text{ (Larcher, 1995).}$$

### **Stanovení biomasy**

Množství nadzemní biomasy je možné stanovit mnoha různými způsoby, které lze rozdělit do dvou hlavních směrů. Jedná se o destruktivní a nedestruktivní stanovení biomasy. Destruktivní stanovení biomasy je spojeno s odebíráním částí rostlin a tím dochází k poškozování porostu. Tento způsob zjišťování biomasy umožňuje poznat podrobnou strukturu porostu i jednotlivých populací rostlin a jedinců s minimálním technickým vybavením, proto se tento způsob stal nejrozšířenější a

nejpoužívanější metodou v produkční ekologii (Jakrlová, 1989). Biomasa se stanovuje jednak přímo váhově či stanovením obsahu sušiny, chlorofylu, dusíkatých látek a dalších chemických látek, dále stanovení energetické hodnoty biomasy, velikosti asimilačního aparátu apod. U destruktivních odběrů ale pokaždé měříme jiné rostliny, a proto výsledky ovlivňuje také variabilita mezi nimi (Rychnovská a kol., 1987).

Nedestruktivní zjišťování se provádí bez porušení rostlinného porostu, při němž se používá prostého odhadu, analogie s paralelními vzorky, vpichová (dotyková) metoda, metoda na základě analýzy výměny plynů apod. (Jakrlová, 1987). Významná metoda, která se uplatňuje při nedestruktivních měřeních, je prováděna na základě alometrických vztahů (Rychnovská a kol., 1987). Alometrie je studium relativního růstu, při kterém se zjišťují kvantitativní změny orgánů vzhledem k jiným orgánům nebo k celému organismu. Alometrické vztahy představují závislost mezi růstem a biometrickými prvky, např. mezi výškou a hmotností. Obecnou formu alometrických vztahů popisuje rovnice  $y = b * x^a$ , kdy  $x$  a  $y$  jsou vzájemně srovnávané růstové rychlosti;  $a$ ,  $b$  jsou parametry rovnice (Květ a kol., 1971). Květ a Westlake (1998) uvádějí metody nepřímého stanovení biomasy. Je to například metoda trvalých čtverců, metoda střední hustoty porostu a metoda střední hodnoty hmotnosti odnoží.

### **Metody měření fotosyntézy**

Při studiu uhlíkové bilance ekosystémů se uplatňují dva přístupy. Jsou jimi jednak gazometrické metody a jednak produkční metody založené na stanovení množství uhlíku vázaného v různých složkách ekosystému a jejich změn v čase. Jejich výhodou je možnost získat množství informací o bilanci uhlíku nepřímo z dat o produkci sušiny (Čížková a kol., 2004). Možné parametry, které mohou být použity k zjišťování množství vyprodukované biomasy a primární produkce jsou objem, čerstvá hmotnost, suchá hmotnost, obsah uhlíku, obsah energie a chlorofylu (Westlake, 1965).

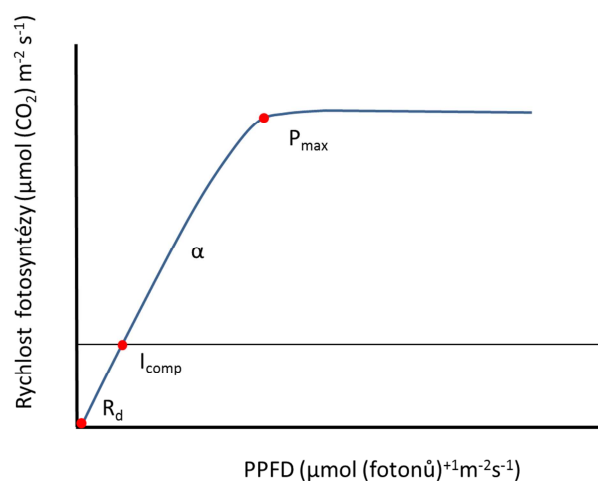
Gazometrické metody patří mezi nejvíce rozšířené metody měření fotosyntézy a jsou nepřímé, založené na stanovení rychlosti příjmu  $\text{CO}_2$  plošnou jednotkou asimilačního aparátu rostlin. Gazometrické metody se využívají na různých úrovních (např. ekosystém, list). Na ekosystémové úrovni lze využít metodu EC (eddy-kovariance), kdy měříme čistou výměnu  $\text{CO}_2$  mezi ekosystémem a atmosférou. Výsledky těchto měření však zahrnují výměnu  $\text{CO}_2$  nejen mezi rostlinami, ale také mezi půdou a dalšími organismy přítomnými v ekosystému (Burba, 2013).

Existují dva základní typy závislosti rychlosti příjmu  $\text{CO}_2$  rostlinami. Jde o závislost na měnící se koncentraci  $\text{CO}_2$ , kterou popisuje tzv.  $\text{CO}_2$  křivka, a závislost na měnící se intenzitě fotosynteticky

aktivní radiace, jejímž výsledkem je tzv. světelná křivka fotosyntézy (Marek, 2009; Mejdová a kol., 2021).

### Světelná křivky fotosyntézy

Čistá fotosyntéza, také nazývaná asimilace  $\text{CO}_2$  ( $P_n$ ), je rozdíl mezi biochemickou fixací  $\text{CO}_2$  ( $P$ ) a respirací ( $R_e$ ), které probíhají v listu současně. Fotosyntéza se zvyšuje se zvyšující se ozářeností (obrázek 2) (Schulze, a kol., 2005). Jestliže jsou listy vystaveny zvyšující se intenzitě fotosynteticky aktivního záření, zvětšuje se příjem  $\text{CO}_2$  nejdříve úměrně s intenzitou záření a pak pomaleji až ke své maximální hodnotě. To znamená, že závislost čisté fotosyntézy na intenzitě fotosynteticky aktivního záření lze vyjádřit saturační křivkou.



**Obrázek 2:** Světelná křivka fotosyntézy.  $P_{\text{max}}$  – maximální rychlost fotosyntézy,  $R_d$  – rychlost temnostního dýchání,  $I_{\text{comp}}$  – světelný kompenzační bod,  $\alpha$  – maximální kvantový výtěžek.

Při velmi malé ozářenosti je více  $\text{CO}_2$  uvolňováno dýcháním než je vázáno při fotosyntéze (rychlost temnostního dýchání  $R_d$ ). Při trochu vyšší intenzitě světla listy dosahují kompenzačního bodu ( $I_{\text{comp}}$ ). Při kompenzační intenzitě světla se váže fotosyntézou právě tolik  $\text{CO}_2$ , kolik je ho uvolňováno dýcháním (Lobo, 2013; Larcher, 1995; Nobel, 2009). Po překonání  $I_{\text{comp}}$  se příjem  $\text{CO}_2$  zvyšuje rychle. Ve spodní vzestupné části křivky platí přímá úměrnost mezi intenzitou fotosyntézy a ozářeností. V této oblasti je rychlost světelných reakcí limitujícím faktorem celého procesu fotosyntézy. Čím je kvantový výtěžek ( $\alpha$ ) větší, tím křivka roste strměji. Od určitého PPFD se výtěžek fotosyntézy zvyšuje dále jen nepatrně nebo vůbec ne. V tomto bodě (světelný saturační bod-  $I_s$ ) je reakce světlem nasycena a rychlost příjmu  $\text{CO}_2$  začíná být limitována nikoli fotochemickými, ale spíše enzymatickými procesy a dostupností  $\text{CO}_2$  (Larcher, 1995).

Rostliny s C4 fotosyntézou (např. proso, kukuřice, třtina, šáchor, spartina, přeslenice vodní) nejsou světlem nasyceny ani při nejvyšších intenzitách a při středním PPFD jsou výkonnější než C3 rostliny. Intenzita fotosyntézy u Calvinova cyklus C3 rostlin je nižší, a proto jsou jejich křivky závislosti fotosyntézy na PPFD nasyceny při nižších intenzitách.

Polohy základních bodů  $I_{comp}$  a  $I_s$  jsou odrazem světelných podmínek na přirozených stanovištích rostlin. Listy adaptované na stín dýchají méně než listy slunné, a proto leží jejich kompenzační body v oblasti značně nižších intenzit ozáření – u stinných rostlin obvykle při 0,5-1,0 % plného slunečního ozáření. Stinné listy také lépe, než listy slunné využívají nižší intenzity ozáření a dosahují bodu nasycení kolem  $100 \text{ W m}^{-2}$  (Larcher, 1995).

Maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ) je reprezentován počátečním lineárním sklonem idealizovaného hyperbolického vztahu mezi hustotou toku dopadajících fotonů (PPFD) a čistou absorpcí  $\text{CO}_2$  (fotosyntetická rychlost) a vyjadřuje počet molů uvolněného  $\text{O}_2$ , nebo počet molů fixovaného  $\text{CO}_2$  při využití energie jednoho molu fotonů. Maximální hodnoty kvantového výtěžku jsou dosahovány při nízké ozářenosti a při inhibici fotorespirace. Maximální kvantový výtěžek vyjadřuje maximální účinnost, s níž může být ve fotosyntéze zářivá energie fotonů přeměněna v chemickou (Nárt, 1999). Při obvyklých koncentracích  $\text{O}_2$  (21 %) a  $\text{CO}_2$  (kolem 400 ppm) se maximální kvantový výtěžek zjišťovaný gazometricky na intaktních listech pohybuje kolem  $0,05 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \mu\text{mol}(\text{photon})^{-1}$  u široké škály C3 rostlin (Skillman, 2008, Nobel, 2009). Maximální kapacita je prezentována jako saturace  $\text{CO}_2$  parciálním tlakem v souvislosti s kapacitou transportu elektronů v listu (Ögren, Evans, 1993). Maximální hodnota, která se uvádí je  $\alpha = 0,125 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \mu\text{mol}(\text{photon})^{-1}$ , odpovídá 8kvantům záření, které poskytuje minimální energii pro fixaci jedné molekuly  $\text{CO}_2$  (Nárt, 1999). Stanovení správného maximálního kvantového výtěžku musí být co nejbližší k této teoretické hodnotě (Emerson, 1958; Singaas a kol., 2001). Hodnoty  $\alpha$  mají jasnou matematickou definici, ale často nemají požadovanou ekofyziologickou vypovídací hodnotu kvůli různorodosti metod používaných pro zjišťování tohoto parametru, a musí být proto interpretovány s velkou opatrností. Dalším problémem je zakřivený tvar světelné křivky fotosyntézy po celé jeho délce, čímž lineární fáze není jasně identifikovatelná (Lobo a kol., 2013).



## Přehled rovnic pro fitování světelných křivek fotosyntézy

Existuje řada modelů, kterými lze fitovat světelné křivky fotosyntézy. Tyto modely jsou rozděleny na rektangulární (rovnoosé) a non-rektangulární (nerovnoosé) hyperboly, exponenciální modely a hyperbolické tangenty (Lobo, 2013). Rektangulární hyperboly (Tabulka 2, rovnice 1-2), které jsou založeny na modelu Michaelis-Mentenové, byly použity např. ve studiích Baly, 1935; Kyei-Boahen a kol., 2003. Exponenciální modely (Tabulka 2, rovnice 3) použili Steele, 1962; Lewis, Smith, 1983; Ralph, Gademann, 2005; Lin a kol., 2008. Jassby, Platt (1976) použili model tangenty a Ye (2007) vytvořil další nový model, kterým se dají světelné křivky fotosyntézy prokládat (Tabulka 2, rovnice 5). Významný model, který se velmi často používá je non-rektangulární hyperbola (Tabulka 2, rovnice 4) (Örgen, Evants, 1993; Thornley, 1998). Tento model bývá nejčastěji používán, například ve studiích: Leverenz, 1979; 1990; 1995; Marshall, Biscoe, 1980; Prieto a kol., 2010; Li a kol., 2010; Arous a kol., 1986; Örgen, 1993; Örgen, Evans, 1993; Thornley, 1998; Marschall, Proctor, 2004; Wu a kol., 2006.

**Tabulka 2:** Přehled rovnic pro fitování světelných křivek fotosyntézy. Rovněž jsou uvedeny zdroje jednotlivých modelů. Původní zdroj rovnice je zvýrazněn tučně.

Model/ Rovnice	Zdroj
<p><b>Rektangulární hyperbola</b></p> <p>(1) <math>P_n = \frac{\alpha * I * P_{max}}{\alpha * I + P_{max}} d</math></p> <p>(2) <math>P_n = \frac{\alpha * I * P_{max}}{\sqrt{\alpha^2 * I^2 + P_{max}^2}} d</math></p>	<p><b>Baly, 1935;</b> Kyei-Boahen a kol., 2003; Lobo a kol., 2013</p> <p><b>Smith 1936;</b> Lobo a kol., 2013</p>
<p><b>Exponenciální model</b></p> <p>(3) <math>P_n = P_{max} \left[ 1 - \exp\left(\frac{-\alpha * I}{P_{max}}\right) \right] d</math></p> <p><math>P_n = P_{max} \left[ 1 - \exp\left(-k(I - I_{comp})\right) \right]</math></p>	<p><b>Webb a kol., 1974;</b> Steele, 1962, Lewis a Smith 1983; Ralph a Gademann 2005; Lin a kol., 2008; Lobo a kol., 2013</p>
<p><b>Non-rektangulární hyperboly</b></p> <p>(4) <math>\theta * P^2 - (\alpha * I + P_{max}) * P + \alpha * I * P_{max} = 0</math></p> <p><math>P_n = \frac{\alpha * I + P_{max} - \sqrt{(\alpha * I + P_{max})^2 - 4\theta * \alpha * I * P_{max}}}{2\theta} - R_d</math></p>	<p><b>Marshall, Biscoe, 1980;</b> Leverenz 1979; 1990; 1995; Li a kol., 2010; Araus a kol., 1986; Ögren 1993; Ögren, Evans 1993; Thornley, 1998; Marschall, Proctor 2004; Wu a kol., 2006; Sorrell, Brix, 2012; Lobo a kol., 2013</p>
<p><b>Ye model</b></p> <p>(5) <math>P_n = \alpha (I - I_{comp}) * \frac{1 - \beta * I}{1 + \gamma * I} * (I - I_{comp}) - R_d</math></p>	<p><b>Ye, 2007;</b> Lobo a kol., 2013</p>

$P_n$  – rychlost čisté fotosyntézy [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

$P_{max}$  – maximální rychlost fotosyntézy [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

$I$  - ozáření neboli hustota toku fotonů PPFD [ $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

$I_{comp}$  – světelný kompenzační bod [ $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

$\alpha$  – maximální kvantový výtěžek [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ ]

$\theta$  - konvexita (bezrozměrný)

$R_d$  – rychlost temnostního dýchání [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

$k$  – faktor [ $\text{s m}^2 \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ ]

$\beta$  - faktor (bezrozměrný)

$\gamma$  - faktor (bezrozměrný)

#### 4. METODIKA

Metodika měření rychlosti fotosyntézy v této disertační práci zahrnuje gazometrické i produkční metody. U gazometrické metody byl použit systém pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA) za účelem stanovení parametrů světelných křivek fotosyntézy dominantních druhů rostlin. Produkční metody, založené na měření zvyšující se vyprodukované hmotnosti sušiny, byly použity pro detailní studium porostu. Byla zjišťována hmotnost sušiny, index listové plochy (LAI), hustota porostu a jejich změna během vegetační sezóny. V návaznosti na předcházející bakalářskou a diplomovou práci, zabývající se dynamikou obratu nadzemní biomasy *C. acuta*, byla tato tematika rozšířena také o odhad translokace živin v období podzimu. Na zkoumané části Mokřých luk bylo provedeno podrobné vegetační mapování.

Práce je podle zaměření rozdělena do následujících tematických okruhů:

- A. Porost Mokřých luk a jeho charakteristika
- B. Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů
- C. Porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému
- D. Produkční charakteristika porostu

## 4.A Porost Mokrých luk a jeho charakteristika

### 4.A.1: Meteorologická měření

K vyhodnocení vlastních dat jsem dostala k dispozici výsledky meteorologických měření z ekosystémové stanice provozované Ústavem výzkumu globální změny AV ČR v.v.i. Tato stanice kontinuálně měří meteorologické parametry prostředí ostřicové louky. Jsou to následující parametry: fotosynteticky aktivní záření přicházející i odražené (PhAR, sensor EMS Brno, Czech Republic), teplota půdy v různých hloubkách (Pt 100, EMS Brno, Czech Republic) teplota vzduchu v různých výškách (Pt 100, EMS Brno, Czech Republic) a srážky (rain gauge Model 376, Met One Instruments, USA). Směr a rychlost větru je měřena 2D sonickým anemometrem Wind sonic (GILL Instruments, UK) a také s 3D anemometrem R3-50 (GILL Instruments, UK). Jednotlivá měření probíhají v 30 sekundových intervalech. Z těchto dat se počítají 30 minutové průměry, které se archivují.

#### *Analýza směru a rychlosti větru*

Na základě dat z 3D anemometru byly vytvářeny pro každý měsíc roku 2013 větrné růžice. Nejprve bylo potřeba převést data do 2D hodnot. Následně byla stanovena frekvence vyjádřená v procentech směru větru v 10° intervalech. Data byla vyhodnocena v programu MS EXCEL.

#### *Analýza průchodu záření porostem*

Průchod záření porostem rostlin byl měřen pomocí přístroje Sun Scan type SS1 (delta-Devices Cambridge-England, UK). Měření probíhalo v termínu 29. 10. 2016 mezi 14:30-17:00 hodinou (zimní čas GMT-1). Průchod záření byl měřen u všech dominantních druhů rostlin (kromě *A. calamus*, který dříve ukončuje vegetační sezónu, a v říjnu byly nalezené nadzemní části již odumřelé). Měření probíhalo nejprve nad porostem a po té ve 20 cm intervalech směrem k povrchu půdy. Stanoven byl jednak poměr mezi dopadajícím a procházejícím zářením (I/T) a také relativní ozáření porostu neboli relativní světelný požitek (% prošlého záření porostem rostlin).

### 4.A.2: Podrobná vegetační mapa porostu Mokrých luk

Pro vytvoření vegetační mapy dominantních druhů rostlin (*C. acuta*, *P. arundinacea*, *G. maxima* *A. calamus*, *C. canescens*) byl použit přístroj Ashtech GPS Magellan mobile mapper 10. Mapování probíhalo na přelomu října a listopadu 2013 a na jaře roku 2017. Práce v porostu probíhala obcházením ploch jednotlivých dominantních druhů rostlin, přičemž byly zaznamenávány GPS souřadnice. Pokud se vyskytovaly na určité ploše rostliny společně, byla stanovena procentuální pokrývnost jednotlivých druhů. Data byla zpracována v softwaru ArcGis 10.2. software.

Georeferenční systém mapy je S-JTSK Krovak EastNorth. Vektorová vegetační mapa byla utvořena vytvořením jednotlivých polygonů, které byly pokryty určitým rostlinným druhem. Po té byla stanovena plocha každého polygonu a nakonec plochy, na nichž se rozprostíraly porosty jednotlivých dominantních druhů. Pro potřebu práce s daty naměřenými metodou EC (eddy-kovariance) jsem vzniklou vegetační mapu ještě upravila, a to tak, že byla od středu mapy (EC stanice) rozdělena na 72 částí po 5°. V každé této části byla stanovena plocha jednotlivých dominantních druhů.

#### 4.A.3: Velikost listového aparátu dominantních druhů rostlin

U *C. acuta* byl index listové plochy (LAI) stanoven v měsíčních intervalech od května do října 2013. LAI byl stanoven jako průměrná listová plocha jedné odnože vynásobená průměrným počtem odnoží na 1 m<sup>2</sup>.

Index listové plochy ostatních dominantních druhů rostlin (*P. arundinacea*, *C. canescens*, *G. maxima* a *A. calamus*) byl měřen třikrát v šestitýdenních intervalech během léta a podzimu 2016 a dvakrát v třítydenních intervalech během jara 2017. Na ploše 0,25 m<sup>2</sup> byl odebrán veškerý živý rostlinný materiál, který byl nadále analyzován. Zjištěn byl počet rostlin a také plocha jejich listů. Z naměřených dat byla stanovena průměrná listová plocha. Plocha listů byla stanovena použitím optického listového skeneru LI-3100 AREA METER (LI-COR Biosciences, USA), který měří s přesností na 1 mm<sup>2</sup>.

Výsledná tabulka indexu listové plochy byla vytvořena s použitím růstově-analytických charakteristik, konkrétně pomocí charakteristiky rychlosti tvorby sušiny.

$$\Delta W = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1)$$

W<sub>2</sub>- plocha listů v čase 2

W<sub>1</sub>- plocha listů v čase 1

t<sub>2</sub>-čas 2

t<sub>1</sub>-čas 1

## 4.B Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů rostlin

### 4.B.1: Světelná křivka fotosyntézy

Měření světelných křivek fotosyntézy (PN/I) probíhalo během růstové sezóny roku 2013. Odběry byly prováděny v týdenních intervalech od poloviny dubna do začátku října 2013, s výjimkou června, kdy byla zkoumaná lokalita zaplavena.

Na začátku vegetace bylo označeno několik výhonů (*P. arundinacea*, *G. maxima*, *A. calamus*) či bult (*C. acuta* či *C. canescens*), které byly opakovaně používány pro měření PN/I křivek po celou růstovou sezónu. Tím že byly analyzovány stále tytéž rostliny, byl omezen vliv variability porostu (který je dán jednak variabilitou v rámci druhu a jedince, ale také variabilitou prostředí).

Z těchto označených rostlin byly při každém měření vybrány dva výhony / odnože. Z nichž byly vybrány mladé, ale plně vyvinuté listy (druhý až čtvrtý nejmladší list), které byly použity pro měření. Listy bylo potřeba pečlivě umístit do listové komory, tak aby celá její plocha (6 cm<sup>2</sup>) byla plně překryta a zároveň aby se listy nepřekrývaly. Pro měření byly použity 2 listy z dvou různých výhonů *G. maxima*, *A. calamus* a *P. arundinacea* a 4 listy z dvou různých odnoží *C. acuta* a *C. canescens*. Měřené listové segmenty byly situovány přibližně ve vzdálenosti  $\frac{3}{4}$  od báze listu. Až na výjimky byly při každém měření měřeny všechny zkoumané druhy rostlin. Všechny měřené listy byly adaptovány na aktuální *in situ* ozáření.

Rychlost čisté fotosyntézy byla měřena pomocí systému pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA), vybavené modulovatelným zdrojem světla (6400-02B LED) (obrázek 3). Jedná se o otevřený systém, kdy měření fotosyntézy a transpirace jsou založena na rozdílech v koncentraci CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O v proudu vzduchu protékající měřicí komorou (kyvetou) v níž je vložen list. Systém LI-6400 je oproti tradičním otevřeným systémům lepší v tom, že analyzátor CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O je umístěn přímo v měřicí komoře (kyvetě). To výrazně eliminuje časové prodlevy (lag) a umožňuje velmi přesné měření reakcí listu na změny prostředí, např. po uzavření průduchů dochází k poklesu koncentrace vodní páry. Podobně náhlá změna intenzity světla způsobí okamžitou změnu fotosyntézy, která bude detekována jako změna koncentrace CO<sub>2</sub>. Při měření je velice důležité, aby příchozí koncentrace vzduchu byla stabilní. V otevřených systémech lze vstupní proud vzduchu stabilizovat (např. teplotu a vlhkost vzduchu, koncentraci CO<sub>2</sub>) (LI-COR Biosciences, USA).



**Obrázek 3:** Systém pro měření fotosyntézy LI-6400 při měření fotosyntézy *C. acuta* na Mokřých loukách u Třeboně.

Světelné křivky fotosyntézy byly vypracované podle metodiky uvedené v manuálu systému LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA)., Na počátku měření byla nastavena vysoká hustota toku fotonů (PPFD 2000  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), která se postupně snižovala (1500, 1000, 600, 400, 200, 100, 30, 0  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Časový interval mezi dvěma po sobě jdoucími měřeními byl nejméně 2 minuty s 15sekundovým ustálením, tak aby splňoval standardní protokol uvedený v manuálu (LI-COR Biosciences, USA). Tento interval byl prodloužen na 4 minuty při PPFD 0  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pro stanovení rychlosti temnostního dýchání ( $R_d$ ). Koncentrace  $\text{CO}_2$  vstupujícího do listové komory byla nastavena na 400  $\mu\text{mol na 1 mol vzduchu}^{-1}$ .

#### 4.B.1.1: Vyhodnocení dat

Protože existuje celá řada modelů pro fitování světelných křivek fotosyntézy (tabulka 2) bylo potřeba nejprve najít model, který bude vhodný pro zkoumané druhy rostlin. Nejvhodnější model byl vybrán na základě statistických analýz provedených Mgr. Lenkou Macálkovou a Mgr. Lenkou Foltýnovou, Ph.D z Ústavu výzkumu globální změny AV ČR v.v.i. z oddělení Toků látek a energie. Metodika výběru nejvhodnějšího modelu společně s výsledky je uvedena v příloze 2.

Parametry světelné křivky fotosyntézy byly stanovovány následovně: maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) a maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{\text{max}}$ ) byly modelovány pomocí funkce nls2 (<https://cran.r-project.org/web/packages/nls2/>) ve statistickém

programu R verze 3.6.1 (Chambers, 2008). Tato funkce určuje nelineární (vážené) odhady nejmenších čtverců parametrů nelineárního modelu (Bates, Watts 1988). Rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ) byla stanovena jako průnik modelované křivky s osou Y (při nulové ozářenosti). Modely byly parametrizovány samostatně pro každý zkoumaný druh a pro každý den měření. Parametr konvexity ( $\theta$ ) v modelu non-rektangulární hyperboly byl podle Ögrena (1993) umístěn v pevném intervalu od 0 do 1.

Data byla nejprve testována na normalitu pomocí Shapiro-Wilkxonova testu. Protože data neměla normální rozdělení, byl následně použit neparametrický Kruskal-Wallisův test (Hollander, Wolfe 1999) pro vyhodnocení rozdílů mezi zkoumanými druhy. Post-hoc testování bylo provedeno pomocí Dunnova testu s Bonferroniho korekcí pro vícenásobná porovnání v případě Kruskal-Wallisova testu. Vztah mezi parametry podmínek prostředí byl analyzován korelační analýzou (Spearmanův neparametrický korelační koeficient).

#### **4.B.2: Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy**

Byl hodnocen vliv teploty, hladiny vody, zaplavení a vodivosti průduchů na rychlost fotosyntézy. Pro zjištění těsnosti vztahu mezi teplotou a parametry světelné křivky fotosyntézy byl stanoven determinační koeficient.

Pro zjištění vlivu hladiny vody na parametry světelné křivky byl využit Kruskal-Wallisův test. Proto byla stanovena nulová hypotéza  $H_0$ : Hladina spodní vody a zatopení porostu nemá vliv na parametry světelné křivky fotosyntézy jednotlivých zkoumaných druhů rostlin.

Pro vyhodnocení závislosti vodivosti průduchů pro vodní páru na rychlost fotosyntézy a na podmínkách prostředí byl také použit Kruskal-Wallisův test. Zodpověď má následující nulové hypotézy:

- (2)  $H_0$ : Vodivost průduchů se mezi zkoumaným i druhy neliší
- (3)  $H_0$ : Vodivost průduchů se během vegetační sezóny neliší
- (4)  $H_0$ :  $P_{max}$  není vodivostí průduchů ovlivněna
- (5)  $H_0$ : vodivost průduchů není ovlivněna výškou hladiny vody



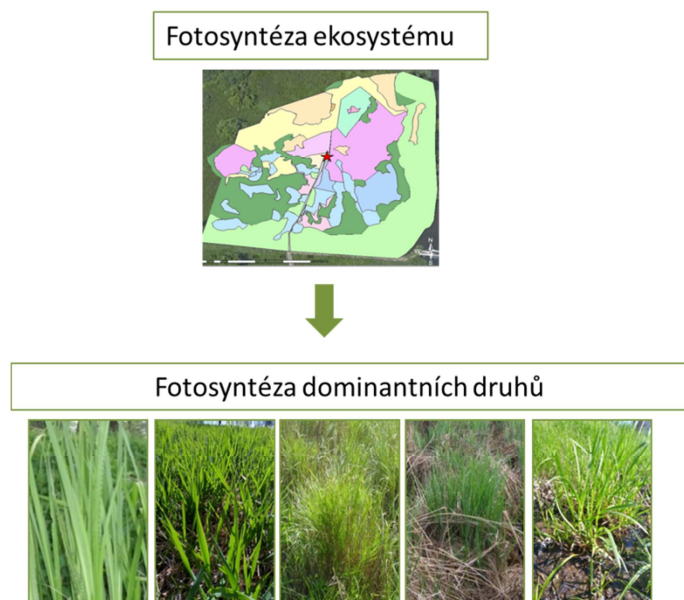
#### 4.C Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému

V mokřadu je kontinuálně měřena výměna CO<sub>2</sub> a vodní páry eddy-kovarianční metodou. Nicméně metoda EC nedokáže přesně určit, jakou měrou jednotlivé zkoumané druhy rostlin přispívají k celkové výměně CO<sub>2</sub>. Tato část disertační práce si klade za cíl určit přibližný podíl jednotlivých druhů rostlin na celkovém poutání CO<sub>2</sub> porostem. K tomu byl využit „big-leaf“ přístup (kapitola 4.C.1), jenž považuje ekosystém za hypotetický velký list.

Druhý přístup (kapitola 4.C.2) porovnává data naměřená metodou EC se světelnými křivkami fotosyntézy jednotlivých druhů rostlin. Toto porovnání proběhlo jen u dnů s úzkým rozpětím přicházejícího směru větru. Obrázky C1 a C2 schematicky vysvětlují oba přístupy.

##### 4.C.1: Mokřad jako „velký list ekosystému“ („big-leaf“)

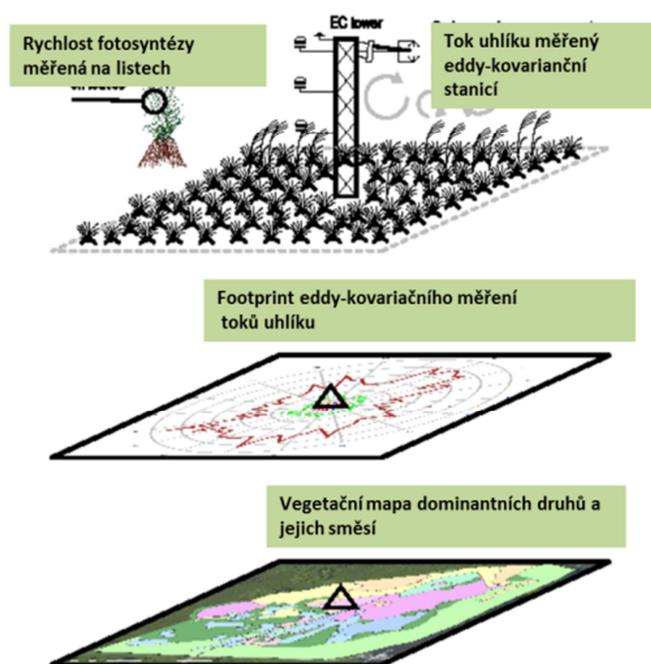
Data získaná metodou eddy-kovariace přináší informace o výměně CO<sub>2</sub> a vodní páry mezi ekosystémem a atmosférou. Přístupuje tak zjednodušeně k ekosystému jako k jednomu velkému listu („big-leaf“ přístup) i když ve výměně je zahrnuta respirace půdy. Tento přístup ovšem nedokáže stanovit, jakou měrou se jednotlivé druhy rostlin podílejí na této výměně. Tento podíl byl proto odhadnut s pomocí rozlohy jednotlivých dominant stanovené mapováním (obrázek A4), jejich LAI (obrázek A5), a fotosyntetických parametrů PN/I křivek (tabulka B2).



**Obrázek 4** : Schéma znázorňující fotosyntézu ekosystému, jenž je tvořená fotosyntézou jednotlivých dominantních druhů rostlin.

#### 4.C.2: Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance

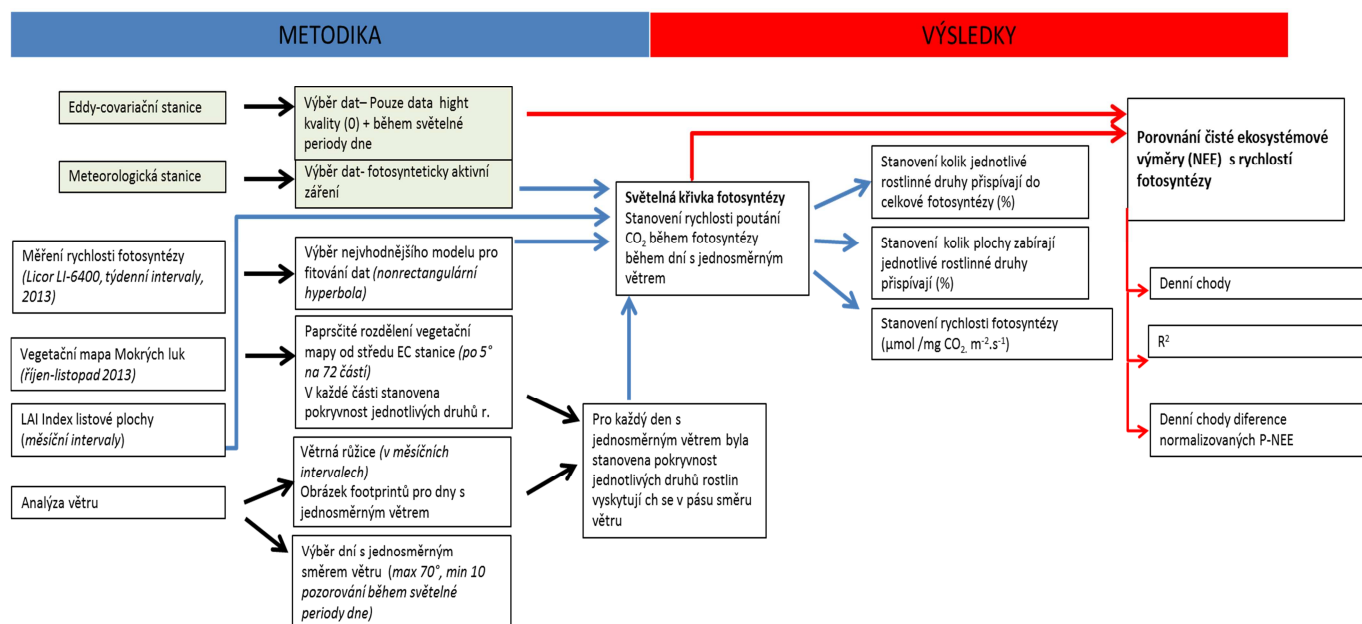
Díky znalostem parametrů světelných křivek fotosyntézy a znalostem o plošném rozmístění jednotlivých zkoumaných druhů rostlin v ekosystému bylo možno tyto výsledky porovnat s výsledky měření metodou eddy-kovariance. Schématické znázornění uvádí obrázek 5.



**Obrázek 5:** Schématické znázornění integrace získaných dat v měřítku listu a porostu. Autor obrázku J. Dušek.

Pro vyhodnocení vztahu mezi PN/I křivkami a ekosystémovou výměnou  $\text{CO}_2$  jsem měla k dispozici data získaná systémem eddy-kovariance. Ten se skládá z otevřeného (open path) nebo uzavřeného (enclosed) infračerveného analyzátoru plynů  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  (Burba, 2013) Licor 7500 nebo 7200 (LI-COR Biosciences, USA) a ultrazvukového anemometru R3-50 (GILL Instruments Limited, Velká Británie). Analyzátor plynu a anemometr jsou instalovány ve výšce 2,5 m nad povrchem půdy. Naměřená data byla vyhodnocována podle metodiky FLUXNET (Aubinet a kol., 2000; Baldocchi, 2003) a byla ukládána v 30 minutových intervalech. Získaná data byla testována na svou kvalitu standardizovaným procesem podle Mauder, Foken (2004; 2011) pomocí pokročilého nastavení softwaru EddyPro<sup>®</sup>, eddy-kovariančního zpracování od společnosti LI-COR<sup>®</sup> Biosciences, Inc. USA. Dle kvality byla data označena symboly: 0 (nula) vysoce kvalitní, 1 (jedna) středně kvalitní a 2 (dva) data nízké kvality. Tato data mi byla poskytnuta Mgr. Jiřím Duškem, Ph.D. Z těchto dat jsem vybrala pouze data vysoké kvality (označeny 0) naměřená během světelné periody dne. Za NEE je zde považována

čistá výměna CO<sub>2</sub> mezi atmosférou a ekosystémem ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Integrací v čase se získá čistá ekosystémová produkce (NEP, v g C m<sup>-2</sup> za den, měsíc nebo rok), tzn. množství uhlíku zachyceného v ekosystému za definované časové období. Do NEP není zahrnuta další forma uhlíku typická pro mokřady, tj. metan.



**Obrázek 6:** Metodické schéma pro vyhodnocení vztahu mezi PN/I křivkami a ekosystémovou výměnou CO<sub>2</sub>.

Jednotlivé metodické kroky a návaznosti shrnuje schéma znázorněné na obrázku 6. Porovnání rychlosti fotosyntézy (P) a NEE nebylo možné provést pro celé růstové období. Bylo provedeno jen u dnů splňujících tato kritéria:














- Dny s jednosměrným větrem, tj. úzké rozpětí přicházejícího směrem větru (max. 70°).
- Minimálně 10 pozorování během světelné periody dne (data kvality 0).

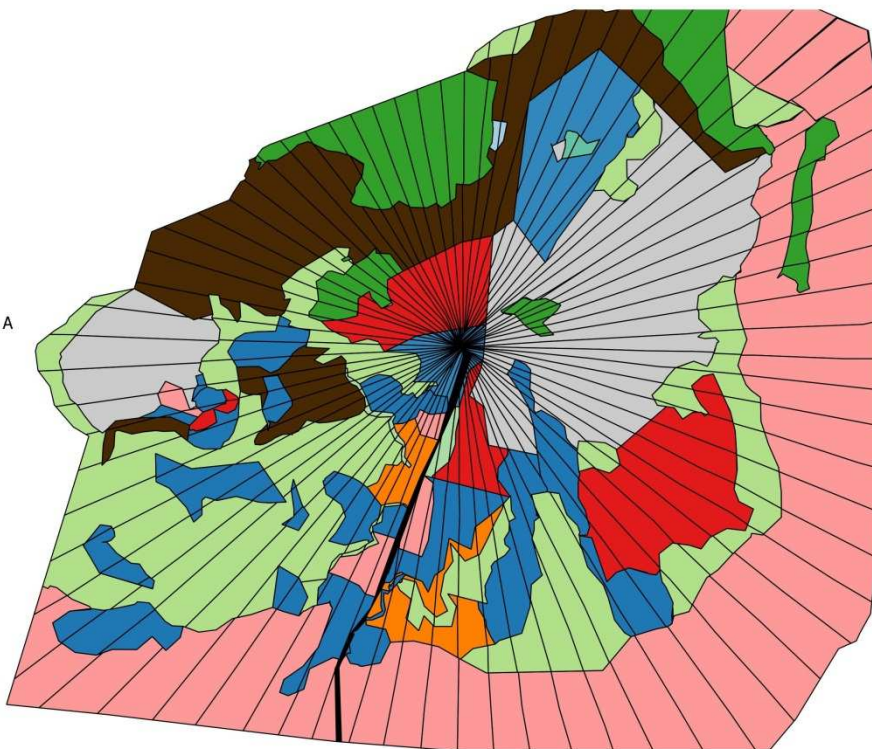
Další postup sestával z těchto kroků:

- Doplnit k těmto vybraným dnům hodnoty PhAR naměřené meteorologickou stanicí.
- Paprscitě rozdělit vegetační mapu Mokřých luk na 72 částí po 5°. Středem mapy je umístění systému eddy-kovariance (obrázek 7).
- V každé nově vzniklé části této mapy byla stanovena pokryvnost jednotlivých zkoumaných druhů rostlin (příloha 4).

## Legenda

### vegetace

-  Acorus calamas
-  Calamagrostis can.
-  Carex acuta
-  Glyceria maxima
-  Phalaris arund.
-  mixture of Cal, Car
-  mixture of Car, Cal, P
-  mixture of Cal, Car, G
-  mixture of Cal, P
-  mixture of Car, A
-  mixture of Car, Cal, G, A
-  mixture of Car, G, P
-  bridge



**Obrázek 7:** Vegetační mapa Mokřých luk po rozdělení po 5° od místa umístění EC systému.

- Stanovení pokryvnosti zkoumaných druhů rostlin na ploše odpovídající zdroji signálu (stopa neboli footprint EC systému) dne s jednosměrným větrem. Směr větru byl zaokrouhlen s přesností na 5°.
- Stanovení vážené hodnoty LAI (dále LAI<sub>A</sub>). Vážená hodnota LAI<sub>A</sub> byla stanovena vynásobením indexu LAI průměrnou pokryvností jednotlivých zkoumaných druhů rostlin (tj. podílu druhu na 1 m<sup>2</sup>), rostoucích na plochách, přes něž přecházel jednosměrný vítr (footprint). Byla stanovena průměrná měsíční LAI<sub>A</sub>.
- Pro jednotlivé dny s jednosměrným větrem byla vypočítána rychlost čisté fotosyntézy ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) každého zkoumaného druhu rostlin pomocí modelu non-rektangulární hyperboly.
- Pro výpočet rychlosti fotosyntézy byla využita PhAR data z meteorologické stanice.
- Výsledné hodnoty byly porovnány s NEE ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Při interpretaci byla použita ekologická (nikoli fyzikální) konvence, kdy záporné hodnoty znamenají uvolňování CO<sub>2</sub>.

- Vzhledem k odlišné délce dne během vegetačního období a odlišnému počtu pozorování během každého dne byly údaje normalizovány. Normalizace byla provedena podle rovnice

***normalize*** <- ***function(x) { return ((x - min(x)) / (max(x) - min(x))) }***

- Pro normalizované hodnoty fotosyntézy a NEE byl vytvořen denní průběh rozdílu ( $\Delta$ ) podle rovnice  $\Delta = P_{norm} - NEE_{norm}$

$P_{norm}$  normalizovaná rychlost čisté fotosyntézy  $P_n$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

$NEE_{norm}$  normalizovaná čistá ekosystémová výměna NEE ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Plocha odpovídající signálu (footprint) je plocha porostu, ze které jsou změřené toky  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  (Burba, 2013). Tato plocha porostu není stále stejná, mění se podle aktuálních meteorologických podmínek a stavu atmosféry. Footprint byl vytvořen s použitím Kljunova modelu (Kljun a kol., 2015) a Kormannova modelu (Kormann, Meixner, 2001), které jsou k dispozici v programu EddyPro® (verze 6.0). Vizualizace footprintu byly vytvořeny pomocí R-skriptu. Tento skript vytvořila Ing. Lenka Macálková.

## 4.D Produkční charakteristika porostu

### 4.D.1: Stanovení koeficientu obratu *C. acuta* a určení translokace látek na konci vegetační sezóny

Pro možnost stanovení koeficientu obratu a posléze i translokace živin bylo zapotřebí sledovat vznik, růst i odumírání jednotlivých listů na vybraných odnožích *C. acuta* během růstové sezóny. Výzkum probíhal celkem v 8 termínech měření (duben až listopad 2013) za použití destruktivních i nedestruktivních metod.

#### *Nedestruktivní měření*

Nedestruktivní měření probíhalo sledováním růstu odnoží ve třech vybraných bultech. Bulky byly v porostu umístěny na různých místech. Na těchto bultech bylo označeno celkem 44 odnoží (30 vegetativních a 15 generativních). Ke každému datu byla stanovena délka každé odnože od spodní části báze po špičku nejdelšího listu. Pozice všech listů byla očíslována od báze k vrcholu a byl zaznamenán jejich stav (živý, odumřelý nebo chybějící). Pokud došlo k nalezení odumřelého listu, byl odříznut a následně byla zjištěna hmotnost jeho sušiny po usušení do konstantní hmotnosti při teplotě 85 °C. Na základě zjištěných hmotností sušiny listů jednotlivých inzercí pomocí destruktivní metody byla odhadnuta hmotnost sušiny listů rostoucích ve sledovaných bultech.

#### *Destruktivní měření*

Destruktivní měření spočívalo v odběru odnoží v těsné blízkosti sledovaných bultů. Počet odebraných odnoží se v jednotlivých termínech odběru pohyboval v rozmezí 13-20 vegetativních a 3-7 generativních. Všechny listy na destruktivně odebraných odnožích byly očíslovány od nejstarších po nejmladší. Listové čepele byly poté odříznuty a roztříděny do kategorií podle čísla (zvláště byly tříděny živé a odumřelé listy). Mezi další kategorie patřily báze vegetativních odnoží a stonky a květenství generativních odnoží. Tímto způsobem byla zjišťována průměrná hmotnost sušiny jednoho listu. Poté byla přiřazena reálná pozice (číslo inzerce listu) všem listům podle průměrných hodnot počtu listů zaznamenaných na nedestruktivně měřených odnožích k danému termínu měření.

Počet listů a jejich stav ke každému datu měření byl odhadnut z průměrných hodnot zjištěných u odnoží, které byly nedestruktivně měřeny. Průměrná hmotnost sušiny živých a odumřelých listů byla stanovena destruktivní metodou. Průměrná suchá hmotnost chybějících listů byla odhadnuta jako hmotnost sušiny odumřelých listů měřených nedestruktivní metodou, zjištěná k předchozímu datu odběru. Všechny hodnoty hmotnosti sušiny byly vyjádřeny buď na jeden list, nebo na jednu odnož.

### *Koeficient obratu*

Koeficient obratu (P/B) byl odhadnut jako poměr čisté primární produkce a biomasy. Roční čistá primární produkce byla odhadnuta jako součet sušiny všech živých, odumřelých a chybějících listů a bází vegetativních odnoží či jako součet všech živých, odumřelých a chybějících listů, stonků a květenství generativních odnoží. Biomasa byla odhadnuta jako součet hmotnosti sušiny všech částí odnože, které na ní byly nalezeny v daném termínu měření. Jinými slovy, čistá primární produkce byla odhadnuta jako součet současné biomasy plus hmotnosti sušiny chybějících listů.

### *Translokace živin*

Pro stanovení translokace živin byla u destruktivně měřených odnoží stanovena specifická hmotnost listů (SLM). SLM byla stanovena jako podíl hmotnosti sušiny listu a jeho plochy ( $\text{mg cm}^{-2}$ ). SLM byla použita za účelem zjištění, zda u rostlin dochází k translokaci mobilních organických látek a minerálních živin do podzemních přezimujících orgánů (srov. Aerts, 1996). Data byla vyhodnocena ve statistickém programu Statistica 10 (Statsoft, USA).

## **4.D.2: Produkční charakteristika porostu Mokřých luk**

Během růstové sezóny roku 2017 byla provedena detailní analýza části porostu Mokřých luk. Bylo zopakováno mapování porostu a zhodnocení nadzemní biomasy dominantních druhů.

Velký odběr biomasy zkoumaných druhů byl prováděn 25. července 2017. Odběr biomasy byl prováděn z plochy  $0,25 \text{ m}^2$ . Bylo celkem 7 odběrných míst (5 odběrných míst pro každý zkoumaný druh a 2 odběrná místa pro rostliny rostoucích ve směsích, místa odběru jsou znázorněna na obrázku A4 dole). U odebraných rostlin byla zjištěna plocha živých listů a následně hmotnost sušiny pro kategorie živý list, odumřelý list a báze/stéblo. Pro každý zkoumaný rostlinný druh byla zjišťována pokryvnost, a to v pěti opakováních. Z těchto pěti opakování byla zjištěna průměrná hodnota a směrodatná odchylka. Pokryvnosti byly stanovovány v těsné blízkosti míst, z nichž došlo k odběru biomasy.

## 5. VÝSLEDKY

### 5.A Porost Mokřých luk a jeho charakteristika

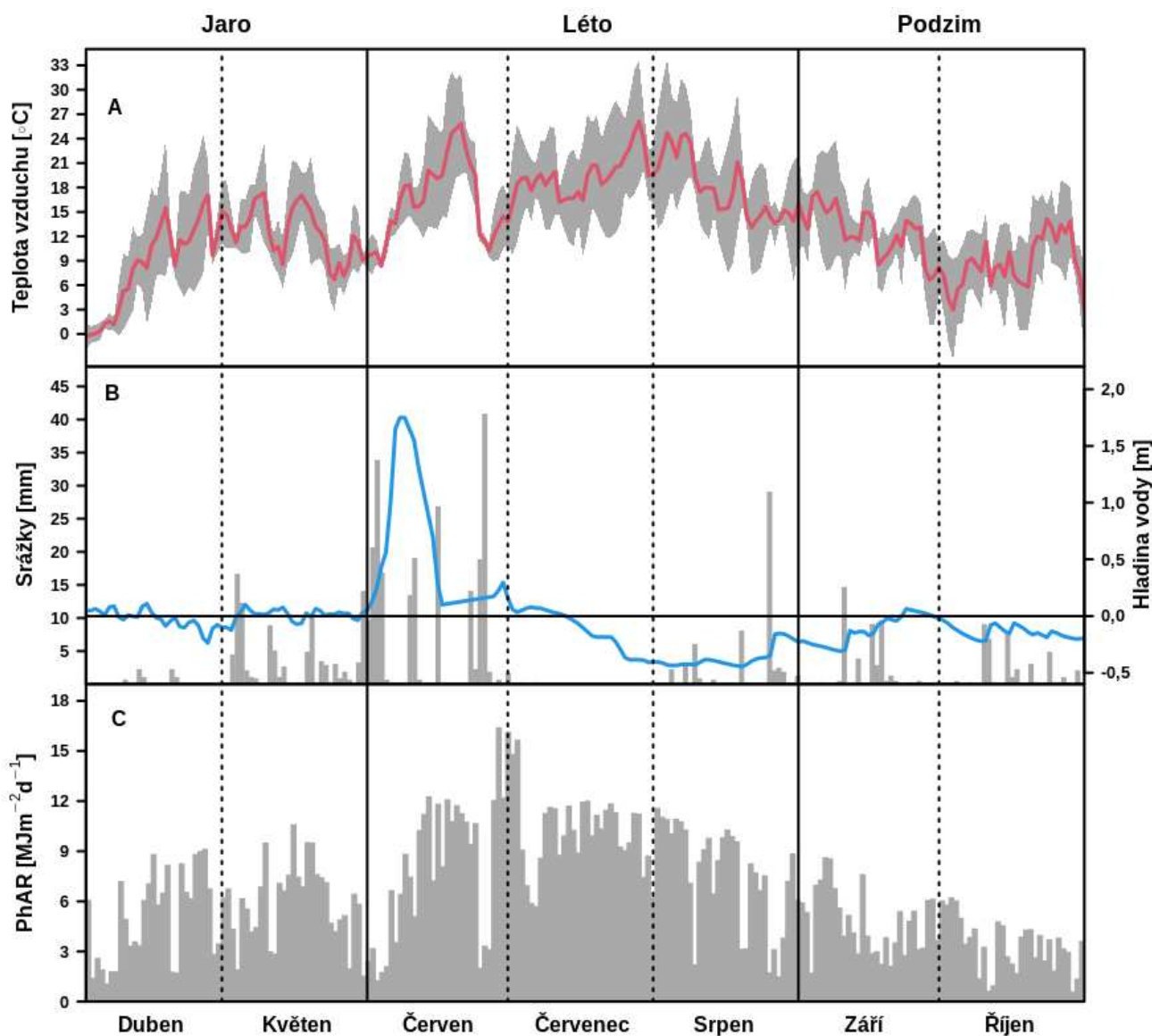
#### 5.A.1: Meteorologická měření

Průměrné denní dopadající fotosynteticky aktivního záření (PhAR), teplota vzduchu, srážky a hladina vody v růstové sezóně 2013 je znázorněna na obrázku A1. Množství PhAR dosáhlo na jaře hodnoty přibližně  $330 \text{ MJ m}^{-2} \text{ perioda}^{-1}$ , to průměrně představuje  $5,4 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Maximální hodnoty byly naměřeny v létě, PhAR činil téměř  $800 \text{ MJ m}^{-2} \text{ perioda}^{-1}$ , což odpovídá dennímu průměru  $8,7 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Nejnižší hodnoty PhAR byly naměřeny na podzim (PhAR  $247 \text{ MJ m}^{-2} \text{ perioda}^{-1}$ , denní průměr  $4,1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Podobně tomu bylo i s průměrnou denní teplotou vzduchu, která činila  $10,4 \text{ }^\circ\text{C}$  na jaře,  $16,6 \text{ }^\circ\text{C}$  v létě a  $10,7 \text{ }^\circ\text{C}$  na podzim.

Srážkové úhrny se lišily mezi jednotlivými obdobími růstové sezóny a měsíci. Na jaře činily  $117 \text{ mm}$ , v létě  $379 \text{ mm}$  a na podzim  $82 \text{ mm}$ . Nejvyšší měsíční úhrny srážek byly zaznamenány v květnu ( $109 \text{ mm}$ ) a červnu ( $212 \text{ mm}$ ). Červenec byl srážkově velmi podprůměrný (méně než  $1 \text{ mm}$ ), stejně tak i srpen (pouze  $58 \text{ mm}$ ).

Hladina vody na jaře zůstávala blízko povrchu půdy. V červnu, po období s extrémně vysokými srážkami, nastala povodeň (maximální hladina vody byla  $1,75 \text{ m}$  nad povrchem půdy). V červenci poklesla hladina vody na  $-0,44 \text{ m}$  pod povrchem půdy a pod povrchem půdy zůstala až do poloviny září. Kolísání hladiny vody významně korelovalo se srážkami na jaře ( $R_{\text{spearman}} = 0,31$ ,  $p < 0,05$ ) a v létě ( $R_{\text{spearman}} = 0,32$ ,  $p < 0,01$ ). Avšak na podzim korelace se srážkami nebyla statisticky průkazná.



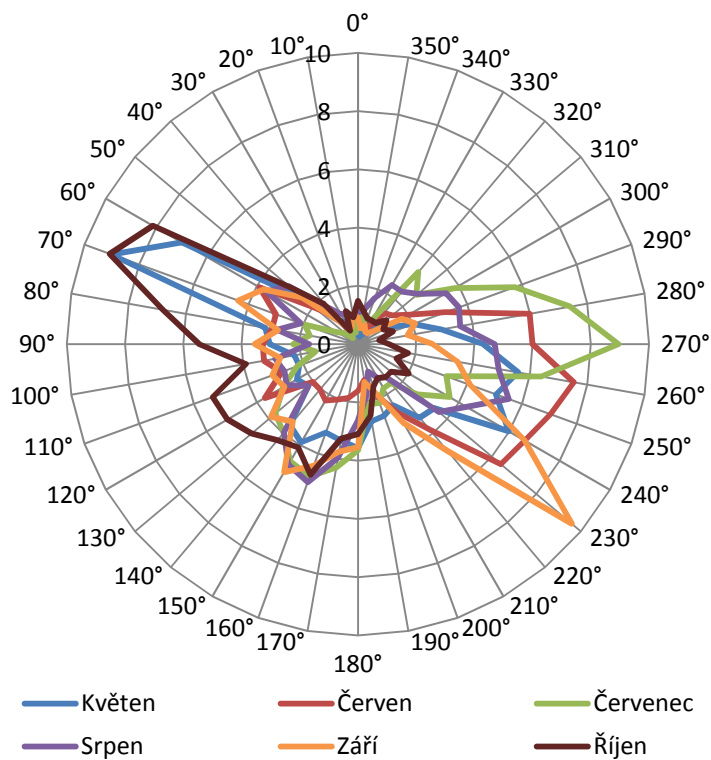


**Obrázek A1:** A: Denní průměrná teplota vzduchu; B: Úhrn srážek a chod hladiny spodní vody; C: Denní průměrné dopadající záření během jara, léta a podzimu 2013 (Autor obrázku: J. Dušek).

#### *Analýza směru a rychlosti větru*

V lednu, únoru, dubnu, červnu a červenci roku 2013 převládal směr větru ze západu. Na jaře (březen, květen) a na podzim (říjen – prosinec) převládal směr větru od severovýchodu. V létě (duben, červenec a srpen) byla vysoká frekvence (4-5 %) jihovýchodního směru větru. Jihozápadní vítr byl pozorován v září s frekvencí 10 %. Severní vítr byl nejméně častý (1 %) (obrázek A2).

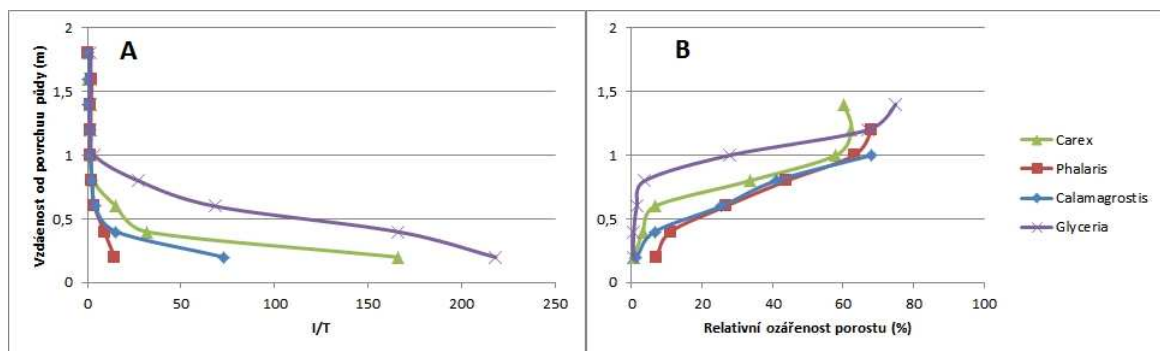
Průměrná rychlost větru během roku 2013 činila  $1,20 \pm 0,93 \text{ m s}^{-1}$ ; s mediánem  $0,98 \text{ m s}^{-1}$ . V první polovině roku byla průměrná rychlost větru vyšší, činila  $1,3\text{-}1,7 \text{ m s}^{-1}$  (leden-červen). Od července do října byla nižší ( $0,7\text{-}1 \text{ m s}^{-1}$ )



**Obrázek. A2:** Větrná růžice pro období květen až říjen 2013.

#### *Analýza průchodu záření porostem*

Z obrázku A3 je patrné, že mezi jednotlivými zkoumanými druhy jsou značné rozdíly v průchodu záření porostem. U *G. maxima* se začíná poměr mezi dopadajícím a procházejícím (I/T) zářením zvyšovat již ve výšce porostu 1 m od povrchu půdy, a ve výšce 0,8 m je porost ozářen jen z 3,7 %. U *C. acuta* se poměr I/T začíná zvyšovat od 0,6 m od povrchu půdy, kdy je porost ozářen jen z 6,6 %. Porost *C. canescens* a *P. arundinacea* byl ve výšce 0,8 m od povrchu půdy ozářen cca 40 % a ve výšce 0,6 m cca 25 %. V porostu *P. arundinacea* byla zjištěna nejvyšší relativní ozářenost ve výšce porostu 0,2 m, činila 7 %.



**Obrázek A3:** A: Poměr mezi dopadajícím a procházejícím zářením ( $I/T$ ); B: Relativní ozáření porostu

### 5.A.2: Vegetační mapa Mokřých luk

Na horní části obrázku A4 je zobrazena vegetační mapa části porostu Mokřých luk u Třeboně z roku 2013. Je patrné, že se jednotlivé druhy rostlin vyskytují v rozdílných částech mokřadu a na jejich distribuci má velký význam hydrologický režim. V severní vlhčí části mokřadu (směrem k rybníku Rožmberku) dominovala *G. maxima*, kde vytvářela často i monodominantní porost. Jižněji se vyskytovala společně s ostatními druhy rostlin. *A. calamus* se rovněž vyskytoval především v severní vlhčí části mokřadu. *P. arundinacea* se vyskytovala zejména podél tekoucích vod (Prostřední stoka, strouha). Často se vyskytovala také společně s *C. acuta* a *G. maxima* v severní části porostu a s *C. acuta* a *C. canescens* v jižní části porostu. *C. acuta* se vyskytovala hlavně v jižní, zejména jihozápadní části mokřadu. *C. canescens* je ze zkoumaných druhů nejméně adaptovaná na zaplavení. Vyskytuje se v jižní části mokřadu a kolonizuje často bulty (trsy) *C. acuta*, které jsou vyšší a poskytují jí tak ochranu před zatopením.

Relativní zastoupení % (a plocha v  $m^2$ ) jednotlivých pěti zkoumaných druhů rostlin bylo následující: *P. arundinacea* 35 % (7 130  $m^2$ ), *C. acuta* 28,6 % (5 842  $m^2$ ), *G. maxima* 16,5 % (3 369  $m^2$ ) *C. canescens* 18,7 % (3 810  $m^2$ ) a *A. calamus* 1,2 % (245  $m^2$ ). Celková plocha mokřadu, která byla zmapovaná, činila 20 400  $m^2$ .

Na jaře roku 2017 bylo mapování zopakováno (obrázek A4 dolní část). Relativní zastoupení % (plocha v  $m^2$ ) jednotlivých druhů bylo následující: *P. arundinacea* 29,4 % (8 342  $m^2$ ), *C. acuta* 25,7 % (7 286  $m^2$ ), *G. maxima* 12,15 % (3 441  $m^2$ ), *C. canescens* 29,4 % (8 331  $m^2$ ) a *A. calamus* 3,2 % (915  $m^2$ ). Plocha mokřadu, na níž byla vegetace zmapovaná, byla větší než v r. 2013, činila 28 318  $m^2$ .

Při porovnání vegetačních map z let 2013 a 2017 jsou patrné drobné změny. Období mezi mapováními bylo velmi suché a rostlinné druhy na to zareagovaly změnou své distribuce, s výjimkou *P. arundinacea*, která se v obou termínech vyskytovala podél tekoucí vody. Nápadný je hlavně úbytek

monodominantních porostů *C. acuta* v jihozápadní části mokřadu a *G. maxima* v severní části mokřadu. Rostliny se vyskytovaly častěji společně. Významné je také zvýšení zastoupení *C. canescens*, jejíž pokryvnost vzrostla o 10,7 %.

## Legenda

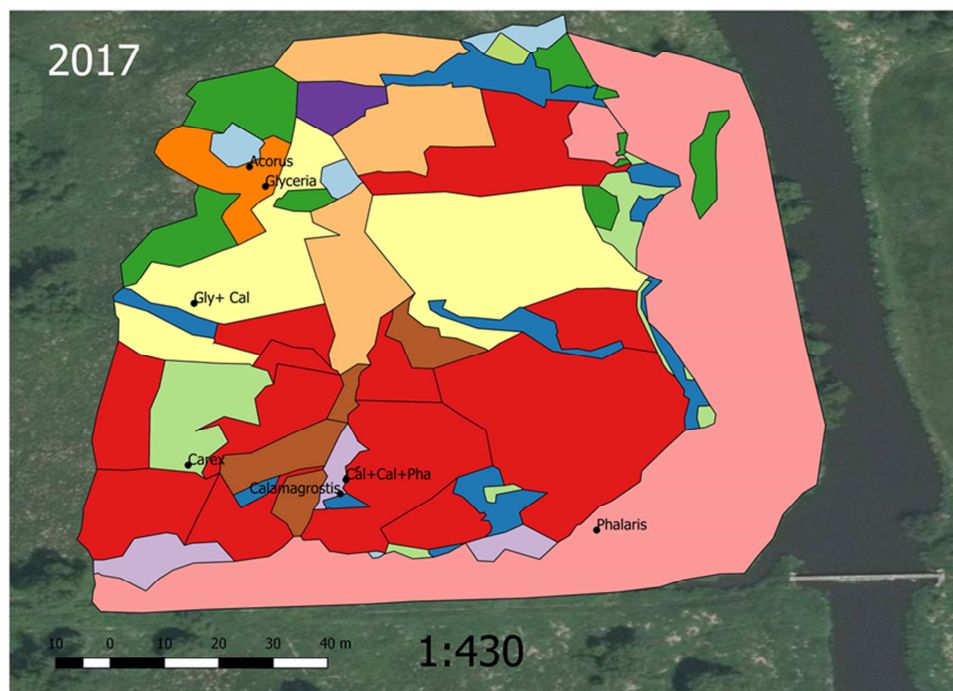
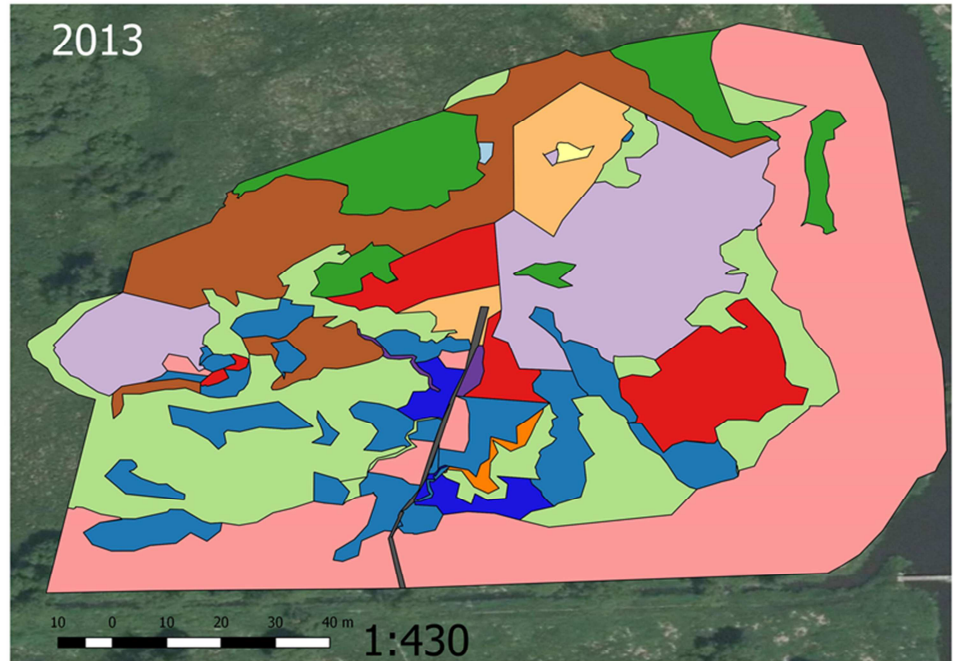
- Points

### vegetace

- Acorus calamas*
- Calamagrostis*
- Carex acuta*
- Glyceria maxima*
- Phalaris*
- směs Cal, Car
- směs Car, Cal, G, A
- směs Car, Cal, P
- směs Cal, Car, G
- směs Cal, P
- směs Car, A
- směs Car, G, P
- směs Car, Cal, P
- lávka

### vegetace\_2017

- Acorus calamus*
- Calamagrostis*
- Carex acuta*
- Glyceria maxima*
- Phalaris*
- směs Car, Cal
- směs Car, Cal, Ac, Gly
- směs Cal, Gly
- směs Cal, Pha
- směs Car, Cal, Ac
- směs Car, Cal, Gly
- směs Car, Cal, Pha
- směs Car, Gly



**Obrázek A4:** Vegetační mapa Mokřých luk u Třeboně z let 2013 (horní část) a 2017 (dolní část).

### 5.A.3: Velikost listového aparátu dominantních druhů rostlin

Index listové plochy (LAI) se během růstové sezóny postupně zvyšoval (tabulka A1). Maximální hodnota LAI u *C. acuta* a *C. canescens* byla zaznamenána přelomu května a června. U *P. arundinacea*, *G. maxima* a *A. calamus* byl zaznamenán maximální index listové plochy v červenci. V důsledku stárnutí porostu a odumírání listů se v dalších termínech měření index listové plochy výrazně snižoval. Jako první ze zkoumaných druhů rostlin ukončil vegetaci *A. calamus*, a to již v září.

**Tabulka A1:** Index listové plochy (LAI m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>) v monodominantních porostech zkoumaných druhů rostlin.

Datum	<i>Phalaris</i>	<i>Carex</i>	<i>Acorus</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Calamagrostis</i>
28. 3.	0,10	0,07	0,00	0,10	0,02
20. 4.	0,45	0,15	0,00	0,12	0,07
3. 5.	0,54	0,15	0,84	2,31	0,93
26. 5.	1,13	1,96	1,22	2,55	1,51
11. 6.	1,53	1,90	1,48	2,73	1,92
30. 7.	2,61	1,68	2,18	3,18	1,48
17. 9.	2,2	1,29	0,23	2,16	1,47
3. 10.	1,84	0,33	0,00	1,55	1,46
22. 10.	1,59	0,33	0,00	0,73	1,46

## 5.B Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů

### 5.B.1: Světelná křivka fotosyntézy

Závislost rychlosti fotosyntézy na ozáření byla modelována pomocí non-rektangulární hyperboly (tabulka 2, příloha 2). Rychlost fotosyntézy se mezi zkoumanými druhy rostlin průkazně lišila v parametru  $P_{\max}$  ( $p < 0,05$ ). Podle tohoto parametru můžeme zkoumané druhy rostlin rozdělit do tří skupin. První skupina, dosahující nejvyšší hodnoty parametru  $P_{\max}$  zahrnuje *A. calamus* a *G. maxima*, jejich  $P_{\max}$  byla průměrně  $16,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $18,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Druhá skupina, tvořená *P. arundinacea* a *C. acuta*, dosáhla průměrně  $P_{\max}$   $9,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $10,83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Třetí skupina s nejnižší průměrnou hodnotou  $P_{\max}$  okolo  $7,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  byla tvořená *C. canescens*.

**Tabulka B1:** Statistická průkaznost (p-hodnota) testovaných rozdílů mezi jednotlivými druhy rostlin (*Ph* – *P. arundinacea*, *Car* – *C. acuta*, *Gl* – *G. maxima*, *Ac* – *A. calamus*, *Cal* – *C. canescens*) v parametrech světelné křivky fotosyntézy (maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{\max}$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) a rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ), testovaného pomocí Kruskal-Wallisova testu. DF – počet stupňů volnosti. Význam (p) testovaných rozdílů mezi jednotlivými druhy rostlin ve stomatální vodivosti vůči vodní páře ( $g_{\text{sw}}$ ) byl zjišťován pomocí Kruskal-Wallisova testu, post-hoc testy byly provedeny pomocí Dunnova testu s Bonferroniho korekcí pro vícenásobné srovnání. Hodnota p – Kruskal-Wallisova testu pro každou proměnnou je uvedena na posledním řádku tabulky. Průkazné rozdíly mezi druhy jsou znázorněny tučně.

Druh	DF	$\alpha$	$P_{\max}$	$I_{\text{comp}}$	$R_d$	$g_{\text{sw}}$
Ph & Car	13	0,56	1,00	1,00	1,00	0,10
Ph & Gl	12	1,00	<b>0,002</b>	1,00	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Ph & Ac	12	1,00	<b>0,029</b>	1,00	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Ph & Cal	11	1,00	1,00	1,00	1,00	0,41
Car & Gl	11	<b>0,05</b>	<b>0,003</b>	1,00	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Car & Ac	12	0,48	<b>0,047</b>	1,00	0,06	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Car & Cal	9	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Gl & Ac	12	1,00	1,00	0,30	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Gl & Cal	10	0,50	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	1,00	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
Ac & Cal	10	1,00	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	1,00	0,21	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>
K-W test	-	0,05	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	0,30	0,06	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>

### Maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{max}$ )

Maximální rychlost fotosyntézy se značně lišila mezi vybranými druhy rostlin (tabulka B1, B2) a i během vegetační sezóny (obrázek B1A). Nejvyšší hodnoty  $P_{max}$  byly nalezeny u *G. maxima* a *A. calamus* v květnu a červnu (okolo  $26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).  $P_{max}$  těchto druhů se v období od července do poloviny srpna snížila asi o 25 %. Od poloviny srpna do konce vegetační sezóny došlo k výraznému snížení  $P_{max}$  (o 45 %). *C. acuta* a *P. arundinacea* dosáhly nejvyšší hodnoty  $P_{max}$  (asi  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) po povodni. Ve zbytku vegetační sezóny byla  $P_{max}$  nižší, pohybovala se mezi  $6\text{--}13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . *C. canescens* dosáhla nejvyšší hodnoty  $P_{max}$  ( $17,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) po povodni, poté se snižovala. Po srpnovém ochlazení se  $P_{max}$  pohybovala okolo  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Na podzim po vzestupu hladiny podzemní vody se  $P_{max}$  zvýšila na cca  $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Sezónní chod hodnot  $P_{max}$  u zkoumaných druhů rostlin a lineární rovnice spojnice trendu a  $R^2$  je uveden v obrázku B1A.

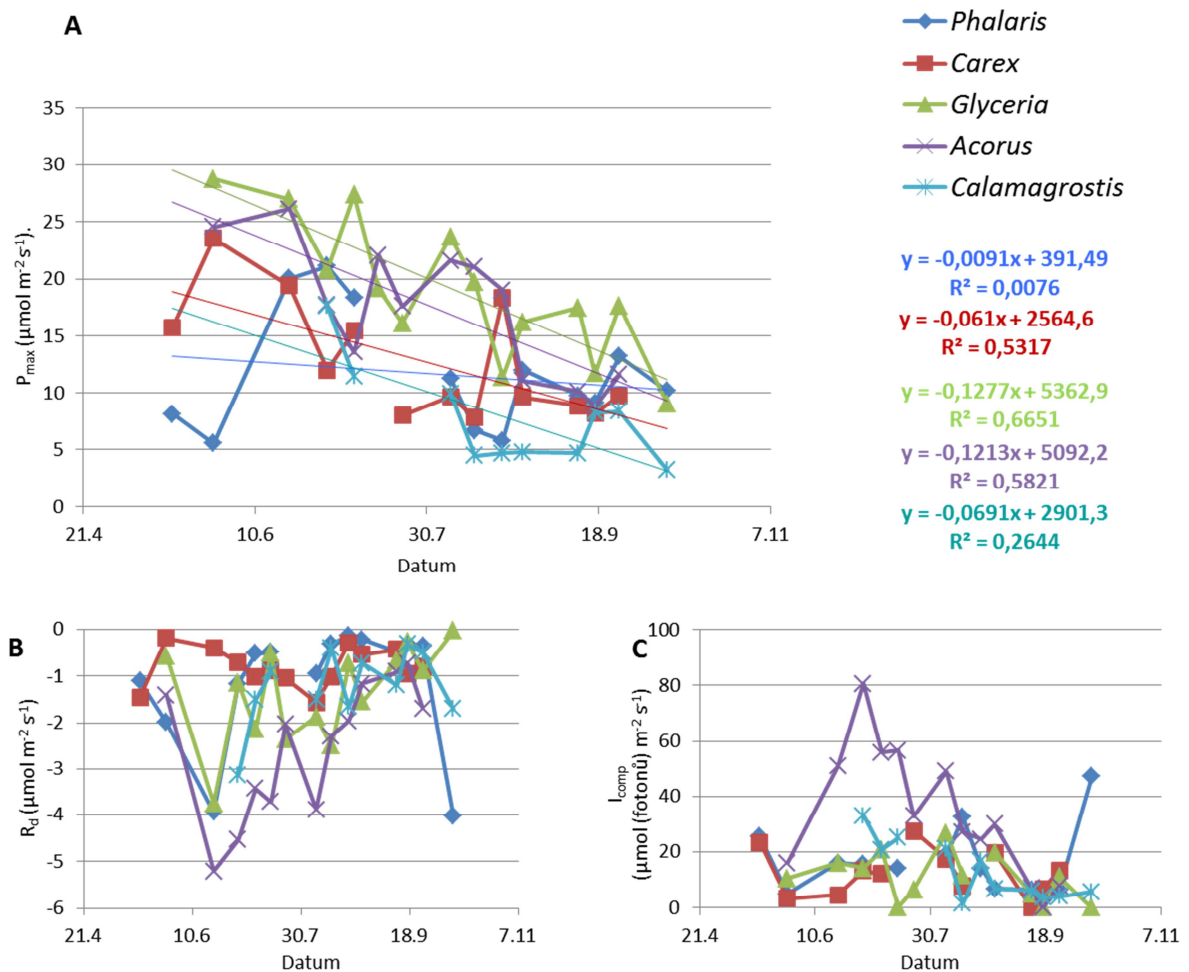
### Maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ )

Průměrná hodnota maximálního kvantového výtěžku byla v rozmezí od  $0,041 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} (\text{photon})^{-1}$  u *C. acuta* po  $0,078 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} (\text{photon})^{-1}$  u *G. maxima*, s průměrnými hodnotami ostatních druhů mezi nimi. Mezi zkoumanými druhy byl nalezen pouze jeden statisticky průkazný rozdíl, a to mezi *C. acuta* a *G. maxima* ( $p < 0,05$ , tabulka B1). Hodnota  $\alpha$  měla podobný sezónní trend u všech pěti zkoumaných druhů rostlin.

### Rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ )

Vyšší rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ) byla pozorována: na začátku růstové sezóny; po povodni, na konci června; v období vyschlé půdy na začátku srpna; a především na konci růstové sezóny. Nejvyšší průměrná  $R_d$  byla pozorována u *A. calamus*. Nicméně mezi zkoumanými druhy nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl (tabulka B1). Nejstabilnější a nejnižší  $R_d$  byla pozorována u *C. acuta*. Naopak nejméně stabilní  $R_d$  u *P. arundinacea*. Chod hodnot parametru  $R_d$  je znázorněn na obrázku B1B.





**Obrázek B1:** **A)** Průběh hodnot parametru  $P_{max}$  zkoumaných druhů rostlin během růstové sezóny. Lineární rovnice spojnice trendu a determinační koeficient  $R^2$ . **B)** Průběh hodnot parametru  $R_d$ . **C)** Průběh hodnot parametru  $I_{comp}$ .

#### Světelný kompenzační bod ( $I_{comp}$ )

Množství dopadajícího slunečního záření vyjádřené hustotou toku fotonů (PPFD) na porost ovlivňovalo hodnotu  $I_{comp}$ . Vyšší PPFD zapříčinilo i vyšší hodnotu  $I_{comp}$ . Když bylo PPFD nad  $1000 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , tak se  $I_{comp}$  pohyboval okolo  $14\text{--}19 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  u *P. arundinacea* a okolo  $20 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  u *C. canescens*. Když se ale PPFD snížilo pod  $500 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , snížil se i  $I_{comp}$ , pohyboval se kolem  $6 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  u obou druhů rostlin. Jiná hodnota světelného kompenzačního bodu byla ale pozorována u *A. calamus*. Při dnech s vysokým PPFD  $I_{comp}$  činil  $50 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . Po poklesu PPFD během srpna  $I_{comp}$  klesl průměrně na  $27 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  a následně poklesl v září na pouhých  $7 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . U *G. maxima* a *C. acuta* nebyl pozorován žádný významný trend v chodu  $I_{comp}$ , během růstové sezóny se pohyboval mezi  $0,01$  a  $27,4 \mu\text{mol (fotonů)}\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ .

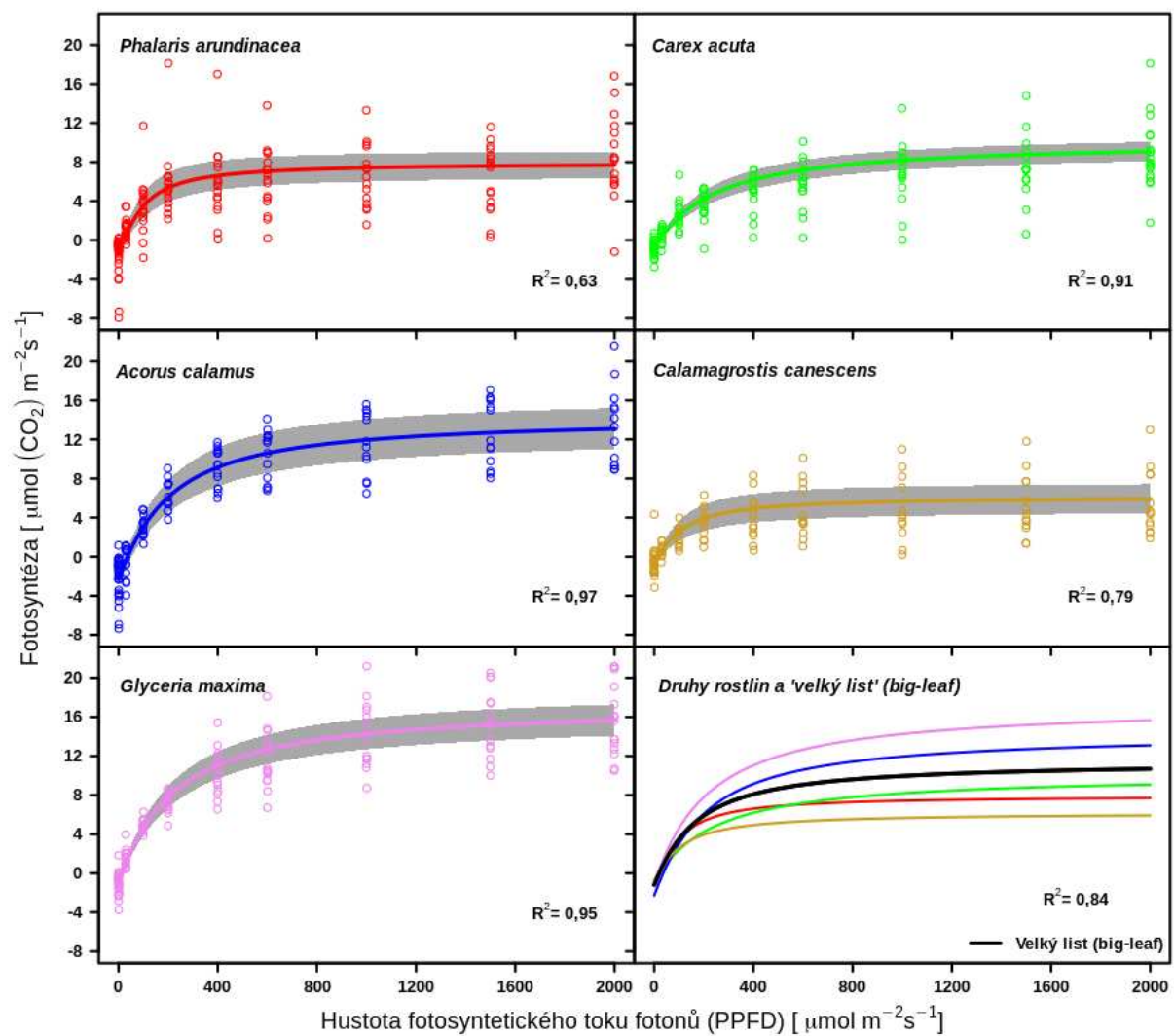


(fotonů)  $m^{-2} s^{-1}$ . U zkoumaných druhů rostlin se průměrná sezónní hodnota světelného kompenzačního bodu pohybovala od 13,36  $\mu\text{mol (fotonů) } m^{-2} s^{-1}$  do 22,49  $\mu\text{mol (fotonů) } m^{-2} s^{-1}$ , s výjimkou u *A. calamus*, kde dosáhla průměrně 29,52  $\mu\text{mol (fotonů) } m^{-2} s^{-1}$ . Nicméně nebyly nalezeny mezi zkoumanými druhy průkazné rozdíly v hodnotě  $I_{\text{comp}}$  (tabulka B1). Chod hodnot parametru  $I_{\text{comp}}$  je znázorněn na obrázku B1C.

**Tabulka B2:** Průměrná hodnota (AVG) a směrodatná odchylka (SD) parametrů světelné křivky fotosyntézy: maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{\text{max}}$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) a rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ),  $n$  – počet měření.

Rostlinný druh	n	$\alpha$		$P_{\text{max}}$		$I_{\text{comp}}$		$R_d$	
		$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol (fotonů)}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol (fotonů)}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 m^{-2} s^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 m^{-2} s^{-1}$	$\mu\text{mol (fotonů) } m^{-2} s^{-1}$	$\mu\text{mol (fotonů) } m^{-2} s^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 m^{-2} s^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 m^{-2} s^{-1}$
<i>Phalaris</i>	15	0,07	0,041	9,9	3,05	28,68	23,93	-1,51	1,79
<i>Carex</i>	15	0,046	0,031	10,17	3,79	27,7	24,63	-0,68	0,47
<i>Glyceria</i>	14	0,078	0,023	18,36	4,97	15,95	9,84	-1,08	1,02
<i>Acorus</i>	13	0,069	0,028	16,61	5,44	35,08	23,58	-2,27	1,92
<i>Calamagrostis</i>	11	0,054	0,037	7,02	4,26	23,59	21,04	-0,85	0,71

Průměrná světelná křivka fotosyntézy studovaných druhů (obrázek B2) ukazuje, že průměrná rychlost čisté fotosyntézy byla nejvyšší u *G. maxima* a *A. calamus*. Nejmenší byla u *C. canescens*. Podíl variability rychlosti fotosyntézy vysvětlený modelem PN/I byl charakterizován stanovením determinačního koeficientu ( $R^2$ ). Nejvyšší  $R^2$  byl nalezen u *A. calamus* ( $R^2=0,97$ ) a *G. maxima* ( $R^2=0,95$ ). Nižší hodnoty determinačního koeficientu byly nalezeny u *C. acuta* ( $R^2=0,91$ ) a *C. canescens* ( $R^2=0,79$ ). Nejnižší hodnota determinačního koeficientu byla nalezena u *P. arundinacea* ( $R^2= 0,63$ ). Průměrná vážená křivka PN/I „big-leaf“ vysvětluje přibližně 84 % variability rychlosti fotosyntézy a je umístěna pod křivkami *A. calamus* a *G. maxima* a nad křivkami pro *C. acuta*, *P. arundinacea* a *C. canescens* (více o „big-leaf“ v kapitole 5.C.1).



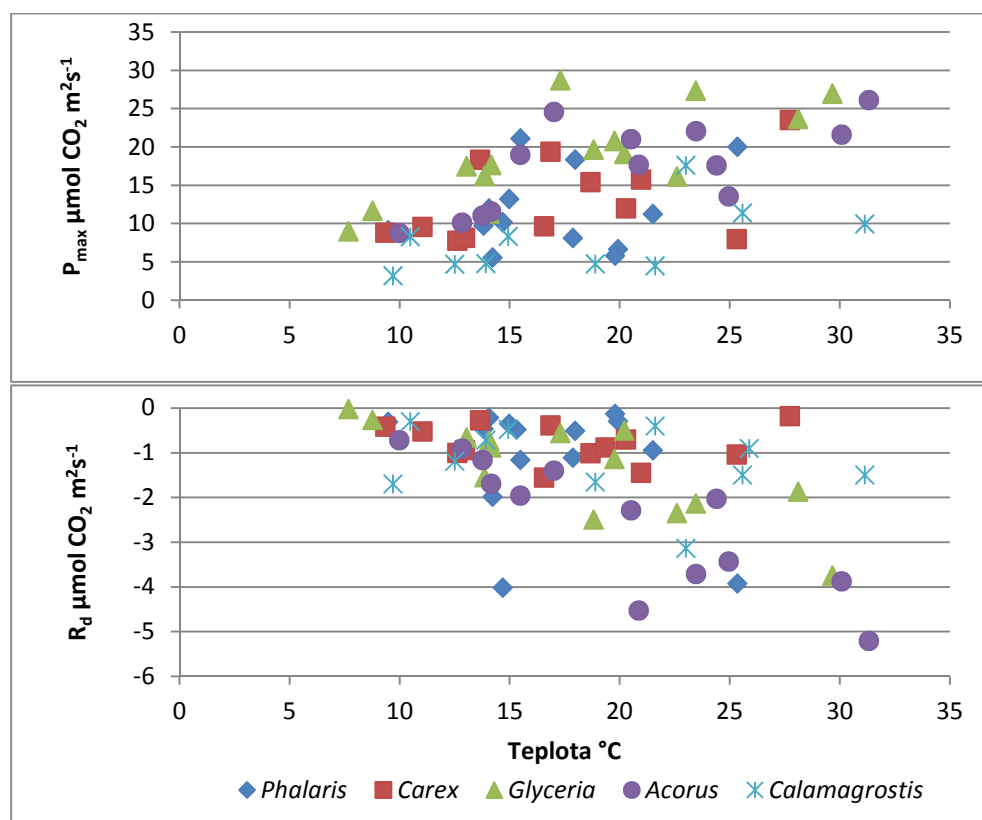
**Obrázek B2:** Vztah fotosyntézy a PPFD (PN/I) pěti druhů rostlin a vážený vztah PN/I pro teoretický „velký list ekosystému“ (černá čára) modelovaný non-rektangulární hyperbolou. Šedé oblasti představují standardní chyby průměrných vztahů PN/I (Autor obrázku: J. Dušek).

## 5.B.2: Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy

### Teplota

Obrázek B3 znázorňuje vztah teploty vzduchu a parametrů  $P_{\max}$  a  $R_d$ . Tabulka B3 uvádí hodnotu determinačního koeficientu ( $R^2$ ) vztahu mezi teplotou a jednotlivými parametry světelné křivky fotosyntézy. Nejvyšší  $R^2$  vztahu mezi teplotou vzduchu a  $P_{\max}$  byl nalezen u *G. maxima* ( $R^2 = 0,57$ ) a *A. calamus* ( $R^2 = 0,48$ ). U ostatních zkoumaných druhů rostlin se pohyboval v rozmezí  $R^2 = 0,23-0,29$ . Všeobecně bylo pozorováno, že se zvyšující se teplotou se zvyšovala i rychlost fotosyntézy. Respektive, jak je patrné z obrázku B4, který znázorňuje chod teplot a parametrů  $P_{\max}$  a  $R_d$  během růstové sezóny, docházelo od druhé dekády srpna k postupnému ochlazení a zároveň i k poklesu  $P_{\max}$ .

Determinační koeficient lineárního vztahu mezi teplotou a rychlostí temnostního dýchání byl nejvyšší také u *A. calamus* ( $R^2 = 0,73$ ) a *G. maxima* ( $R^2 = 0,63$ ) (tabulka B3). Z obrázku B3 je obzvláště patrné, jak se zvyšující se teplotou vzduchu zvyšuje i  $R_d$  u *A. calamus*.



**Obrázek B3:** Vztah teploty vzduchu k parametrům maximální rychlosti fotosyntézy ( $P_{\max}$ ) a rychlosti temnostního dýchání ( $R_d$ ).

**Tabulka B3:** Determinační koeficient lineárního vztahu mezi teplotou vzduchu (T) a parametry světelných křivek fotosyntézy maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{\max}$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) a rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ) zkoumaných druhů rostlin.

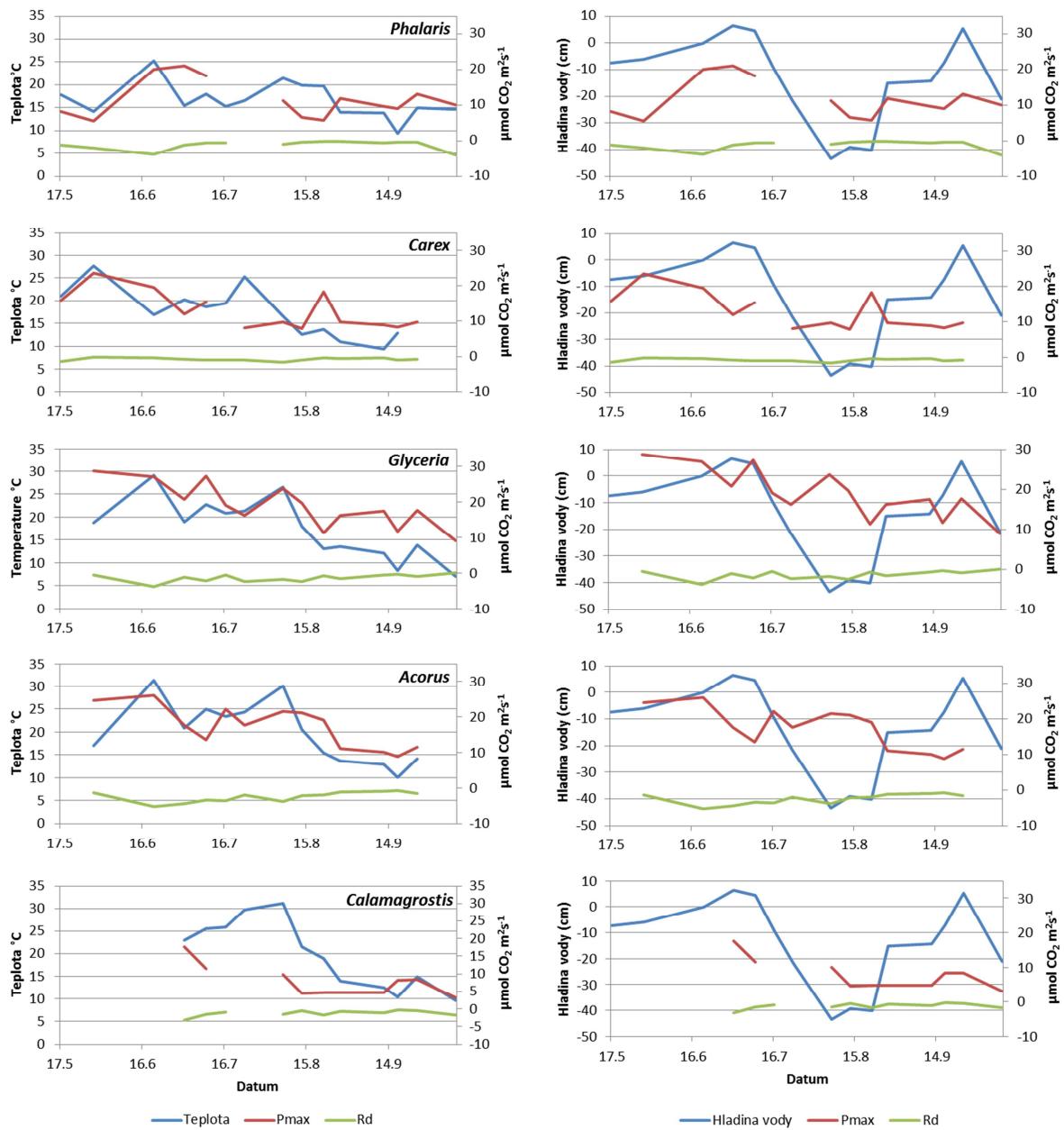
Rostlinný druh	$R^2$ lineárního vztahu			
	T- $\alpha$	T- $P_{\max}$	T- $I_{\text{comp}}$	T- $R_d$
<i>Phalaris</i>	0,1812	0,2951	1064	0,1002
<i>Carex</i>	0,0118	0,2339	0,104	0,0091
<i>Glyceria</i>	0,2789	0,5717	0,4068	0,63
<i>Acorus</i>	0,0205	0,4888	0,5178	0,737
<i>Calamagrostis</i>	0,3831	0,2951	0,5178	0,0929

#### Hladina podzemní vody

Kolísání hladiny vody během růstové sezóny mělo průkazný vliv na parametr  $P_{\max}$  pouze u *P. arundinacea* a *C. canescens* (tabulka B4). U ostatních zkoumaných druhů nebyl nalezen žádný průkazný vliv. Dále byl testován vliv červnové povodně, který byl prokázán pouze u *P. arundinacea* ( $W=1,0$ ,  $p < 0,05$ ). Fotosyntéza *C. canescens* nebyla před povodní měřena, tedy nemohl být vyhodnocen její vliv. Na ostatní parametry  $I_{\text{comp}}$ ,  $R_d$  a  $\alpha$  nebyl vliv kolísání hladiny vody průkazný u žádného druhu (tabulka B4).

**Tabulka B4:** Vliv kolísání hladiny vody na parametry světelné křivky fotosyntézy – maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{\max}$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) a rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ). Statisticky průkazný vliv ( $p < 0,05$ ) je znázorněn tučně.

Rostlinný druh	$\alpha$	$P_{\max}$	$I_{\text{comp}}$	$R_d$
<i>Phalaris</i>	1,000	<b>0,011</b>	0,310	0,612
<i>Carex</i>	0,612	0,310	0,782	0,612
<i>Glyceria</i>	1,000	0,176	0,128	0,398
<i>Acorus</i>	0,166	0,518	0,309	0,229
<i>Calamagrostis</i>	0,683	<b>0,025</b>	0,414	0,474



**Obrázek B4:** Chod teplot vzduchu, hladiny vody a parametrů  $P_{\max}$  a  $R_d$  během růstové sezóny.

### Vodivost průduchů pro vodní páru v závislosti na fotosyntéze a podmínkách prostředí

Mezi zkoumanými druhy rostlin byly pozorovány významné rozdíly ve vodivosti průduchů ( $g_{sw}$ ). Rozdíl nebyl nalezen pouze mezi *P. arundinacea* a *C. canescens* a mezi *C. acuta* a *C. canescens* (tabulka B1, sloupec  $g_{sw}$ ). Tyto rostlinné druhy dosáhly nižších průměrných hodnot  $g_{sw}$ . U *P. arundinacea* průměrná  $g_{sw}$  činila o 0,11 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, u *C. acuta* 0,17 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, u *C. canescens* 0,18 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

U těchto tří zkoumaných druhů rostlin byl zjištěn významný sezónní vliv na vodivost průduchů (tabulka B5). Vodivost průduchů *P. arundinacea* se mezi sezónami významně lišila ( $p < 0,05$ ). Podobně tomu bylo i u *C. acuta*, kde  $g_{sw}$  byla na podzim výrazně odlišná ( $p < 0,001$ ) (0,36 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) od jara (0,12 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) i léta (0,10 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). *C. canescens* nebyla měřena na jaře, tedy vliv sezóny na  $g_{sw}$  byl nalezen pouze mezi létem (0,15 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) a podzimem (0,26 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). *G. maxima* dosáhla středních hodnot  $g_{sw}$ , v průměru 0,25 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Vodivost průduchů pro vodní páru byla vyšší na jaře ve srovnání s nižšími hodnotami  $g_{sw}$  na podzim. *A. calamus* dosáhl nejvyšší hodnoty  $g_{sw}$  ze všech zkoumaných druhů rostlin, průměrně 0,44 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Vodivost průduchů byla nejvyšší na podzim a nejnižší na jaře.

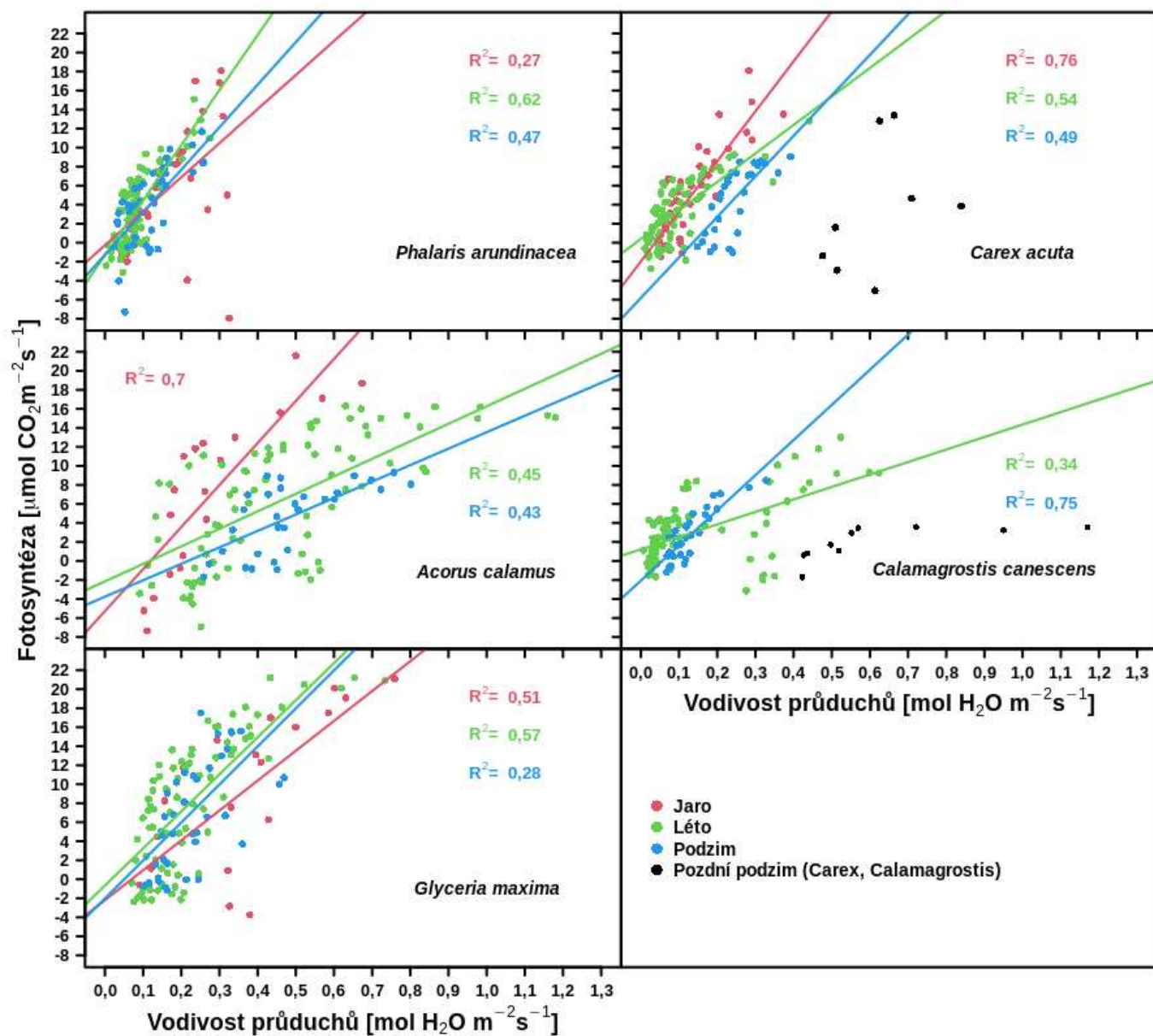
Vodivost průduchů je velmi ovlivněna zvláště půdní a vzdušnou vlhkostí. Nalezla jsem průkazný vliv kolísání hladiny vody na vodivost průduchů u všech zkoumaných druhů rostlin (tabulka B5 sloupec  $g_{sw} \sim \text{hl.vody}$ ).

**Tabulka B5:** Vliv vodivosti průduchů pro vodní páru ( $g_{sw}$ ) na maximální rychlost fotosyntézy ( $P_{max}$ ) a vliv období růstové sezóny (obd.RS) a výšky hladiny vody (hl.vody) na  $g_{sw}$ . Významnost vlivů byla testována neparametrickým Kruskal-Wallis testem. Statisticky průkazný vliv ( $p < 0,05$ ) je znázorněn tučně.

Rostlinný druh	$P_{max} \sim g_{sw}$	$g_{sw} \sim \text{obd.RS}$	$g_{sw} \sim \text{hl.vody}$
<i>Phalaris</i>	0,314	<b>&lt;0,05</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>Carex</i>	0,446	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>Glyceria</i>	0,326	0,982	<b>&lt;0,001</b>
<i>Acorus</i>	0,281	0,063	<b>&lt;0,001</b>
<i>Calamagrostis</i>	0,442	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>

Jak jsem očekávala, vodivost průduchů rostla společně se zvyšující se rychlostí fotosyntézy (obrázek B5) a  $P_{max}$  nebyla průkazně ovlivněna vodivostí průduchů (tabulka B5, sloupec  $P_{max} \sim g_{sw}$ ). Pro celou růstovou sezónu byl determinační koeficient ( $R^2$ ) lineárního vztahu mezi vodivostí průduchů a

$P_{\max}$  poměrně nízký.  $R^2$  se u *P. arundinacea*, *A. calamus* a *G. maxima* pohyboval mezi 0,38-0,48.  $R^2$  u ostatních zkoumaných druhů byl ještě nižší, pohyboval se okolo 0,20-0,22. Během růstové sezóny se ale  $R^2$  měnil. Nejsilnější lineární vztah mezi  $P_{\max}$  a  $g_{sw}$  byl nalezen na jaře,  $R^2$  byl průměrně 0,9. Ve zbytku růstové sezóny tento vztah klesal.  $R^2$  byl průměrně 0,42 v létě a 0,27 na podzim (obrázek B5). Nejvíce vyrovnaný vztah mezi  $g_{sw}$  a maximální rychlostí fotosyntézy byl pozorován u *G. maxima*. Lineární trend tohoto vztahu byl velmi podobný během léta i podzimu. Jen na jaře, kdy dochází k vývoji listových čepelí, byly průduchy *G. maxima* více otevřené pro dosažení odpovídající rychlosti fotosyntézy (obrázek B5). Zajímavý trend vztahu mezi rychlostí fotosyntézy a průduchovou vodivostí byl pozorován také u *C. acuta* a *C. canescens*. Vodivost průduchů byla během léta nižší než na podzim, obzvláště pak během pozdního podzimu (říjen), kdy  $g_{sw}$  kolísala v širokém rozmezí (0,4 – 1,1 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ale odpovídající fotosyntéza byla poměrně nízká, u *C. acuta* dosahovala 4 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a u *C. canescens* pouhé 2 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Vyšší otevřenost průduchů a nižší fotosyntéza je zapříčiněna stárnutím listových čepelí (obrázek B5). U *A. calamus* byly nalezeny největší rozdíly mezi jarní periodou a ostatními dvěma následujícími periodami. Během jara byla průduchová vodivost u *A. calamus* poměrně nízká (méně než 0,7 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ale jeho  $P_{\max}$  byla poměrně vysoká (nad 21 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Během léta a podzimu byl tento vztah podobný,  $P_{\max}$  byla stále vysoká (nad 16 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) a  $g_{sw}$  dosáhla hodnoty okolo 1,2 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (obrázek B5).



**Obrázek B5:** Vztah vodivosti průduchů ( $g_{sw}$ ) a maximální rychlosti fotosyntézy ( $P_{max}$ ) zkoumaných rostlinných druhů v jednotlivých sezónách růstového období (autor obrázku: J. Dušek).



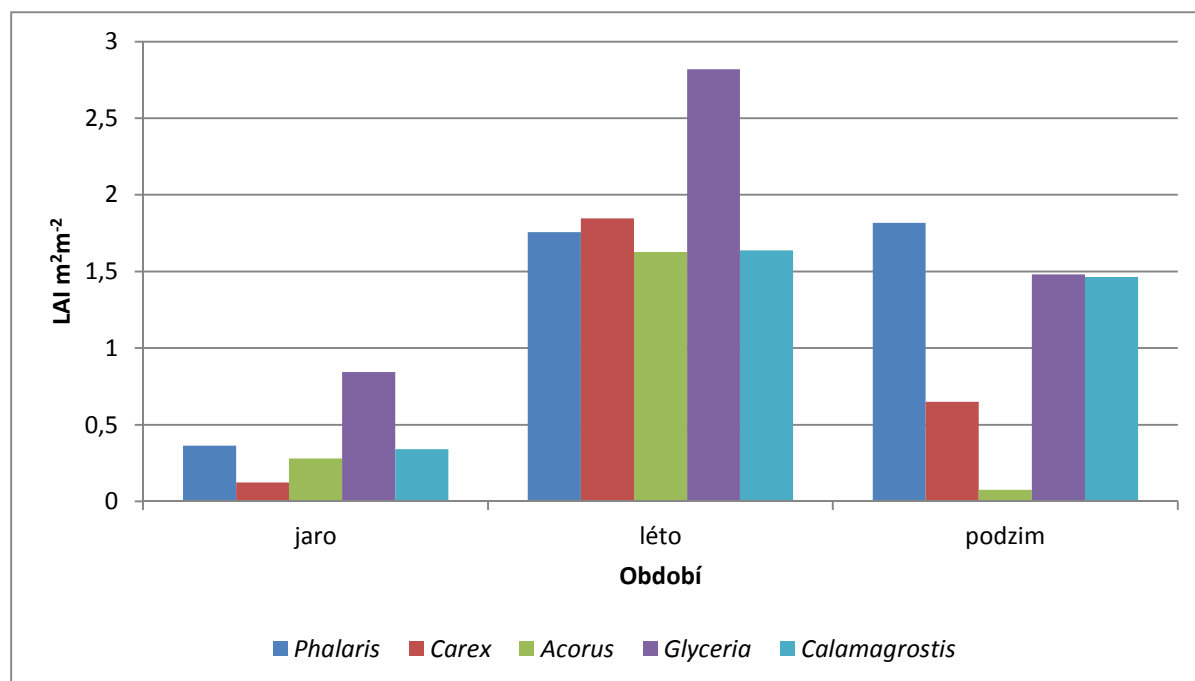
## 5.C Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému

### 5.C.1: Mokřad jako „velký list“ ekosystému („big-leaf“)

#### „Big-leaf“ dle LAI

Pro vytvoření průměrné světelné křivky fotosyntézy (PN/I) teoretického velkého listu ekosystému pro jednotlivá období růstové sezóny (jaro, léto, podzim, celá růstová sezóna) bylo potřeba všechny křivky vážit parciálními hodnotami LAI jednotlivých rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny (obrázek C1).

Součet průměrných hodnot LAI jednotlivých druhů se v jednotlivých obdobích průkazně lišil (chí kvadrát test=20,6,  $p < 0,05$ ). Pokryvnost listoví se postupně zvyšovala z jarních  $1,95 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  na letních  $9,7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ . Během podzimu poklesla na  $5,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ . Podíly jednotlivých druhů rostlin na celkové LAI byly také různé (obrázek C1). Nejvyšší podíl na celkovém LAI tvořil *G. maxima* (43,2 % na jaře, 29,1 % v létě a 27 % na podzim). Během letního období byly hodnoty LAI jednotlivých druhů poměrně vyrovnané v rozmezí 16,8 % až 19,1 % celkového LAI, kromě *G. maxima* (29,1 %). Nejnižší podíl na celkovém LAI měla *C. acuta* a *A. calamus* na jaře a na podzim. V podzimním období tvořily nejvyšší podíl na celkovém LAI *P. arundinacea* a *G. maxima*. Pro celou růstovou sezónu byly relativní podíly LAI u pěti dominantních druhů následující: *P. arundinacea* 23,0 %, *C. acuta* 15,3 %, *A. calamus* 11,6 %, *C. canescens* 20,1 % a *G. maxima* 30,0 %.



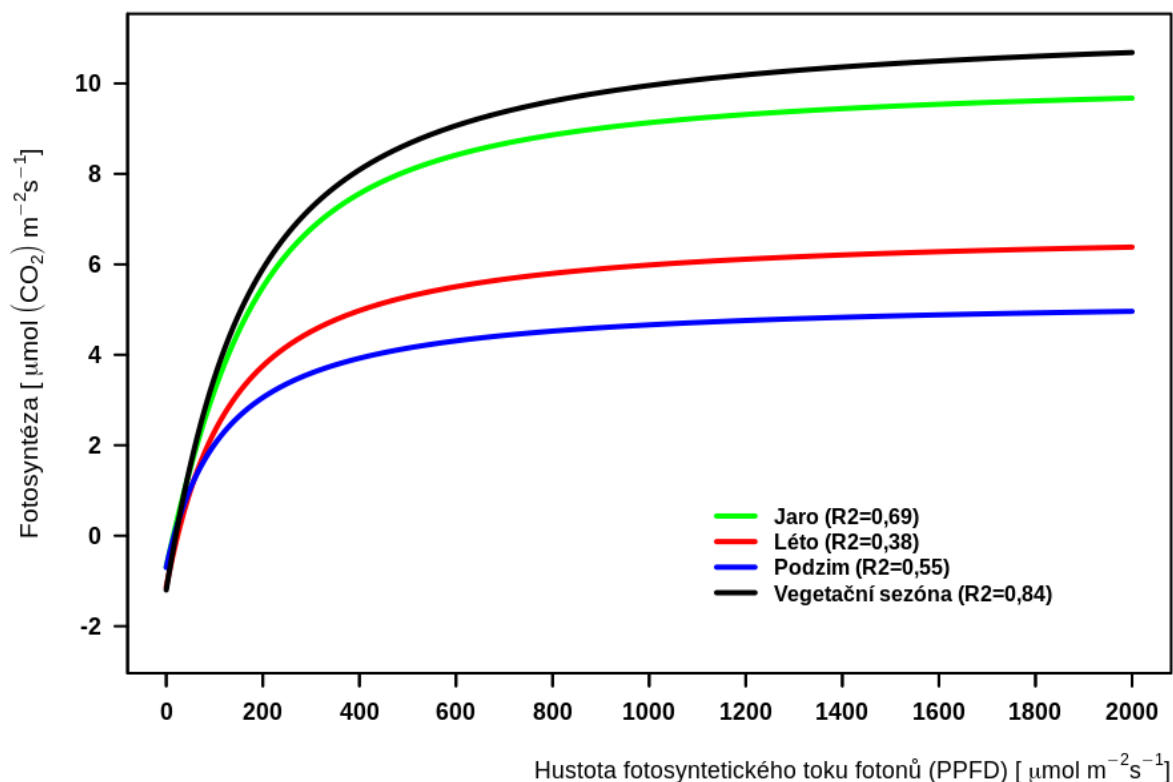
**Obrázek C1:** Průměrná hodnota indexu listové plochy (LAI) v ročních obdobích.

Parametry křivek byly váženy podle významnosti (procentem z celkového LAI) každého druhu v daném období růstové sezóny. Většina rozdílů mezi parametry křivek pro jednotlivá období nebyla významná. Nalezen byl jen průkazný rozdíl ( $p < 0,05$ ) u světelného kompenzačního bodu ( $I_{comp}$ ) v letním a podzimním období (tabulka C1).

**Tabulka C1:** Průměry a směrodatné odchylky (SE) parametrů světelných křivek fotosyntézy zkoumaných druhů rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny a během celé růstové sezóny. Maximální kvantový výtěžek ( $\alpha$ ), maximální rychlost čisté fotosyntézy ( $P_{max}$ ), světelný kompenzační bod ( $I_{comp}$ ) a temnostní dýchání ( $R_d$ ), počet měření ( $n$ ). Hodnoty jsou váženy hodnotami LAI rostlinných druhů v jednotlivých obdobích růstové sezóny. Hodnoty statisticky významně rozdílné ( $p < 0,05$ ) mezi druhy jsou vtištěny tučně.

Parametry		$\alpha$ [ $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}$ (photon) $^{-1}$ ]	$P_{max}$ [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]	$I_{comp}$ [ $\mu\text{mol (photon)}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]	$R_d$ [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
Perioda	n	Průměr $\pm$ SE	Průměr $\pm$ SE	Průměr $\pm$ SE	Průměr $\pm$ SE
jaro	8	0,0484 $\pm$ 0,018	10,903 $\pm$ 1,513	15,896 $\pm$ 2,948	-0,692 $\pm$ 0,166
léto	41	0,0548 $\pm$ 0,015	7,950 $\pm$ 1,681	<b>23,488 <math>\pm</math> 7,404</b>	-1,134 $\pm$ 0,403
podzim	19	0,0487 $\pm$ 0,011	5,994 $\pm$ 1,312	<b>13,994 <math>\pm</math> 2,415</b>	-0,702 $\pm$ 0,242
Celé období	68	0,065 $\pm$ 0,008	12,666 $\pm$ 1,155	<b>13,485 <math>\pm</math> 5,187</b>	-1,200 $\pm$ 0,305

Fotosyntetické parametry velkého listu mokřadního ekosystému („big-leaf“) vypočteného pomocí rovnice non-rektangulární hyperboly se lišily v jednotlivých obdobích růstové sezóny (obrázek C2). Nejvyšší dosažená rychlost čisté fotosyntézy byla nalezena pro celou růstovou sezónu. Následovaly „big-leaf“ křivky jarní, letní a podzimní s nižšími hodnotami  $P_{max}$ .



**Obrázek C2:** Průměrná světelná křivka fotosyntézy (PN/I) teoretického velkého listu („big-leaf“) ekosystému modelovaného non-rektangulárními hyperbolami. Vztahy PN/I jsou uvedeny samostatně pro jednotlivá období růstové sezóny: jaro, léto a podzim a pro celou růstovou sezónu. Všechny křivky byly váženy parciálními hodnotami LAI jednotlivých rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny (Obrázek A5) (autor obrázku: J. Dušek).

#### „Big-leaf“ dle pokrývnosti

Jiný možný přepočít parametrů světelných křivek fotosyntézy na „big-leaf“ ekosystému je pomocí pokrývnosti jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. Při pokrývnosti zjištěné v roce 2013 (obrázek A4, kapitola 5A2) byly stanoveny následující parametry PN/I křivky:  $\alpha = 0,058$ ;  $P_{max} = 9,03$ ;  $R_d = -0,878$ ;  $I_{comp} = 17,89$ . „Big-leaf“ rovnice non-rektangulární hyperboly je

$$P_n = \frac{0,058 \cdot I + 9,03 - \sqrt{(0,058 \cdot I + 9,03)^2 - 0,136 \cdot I}}{0,13} - 0,878.$$

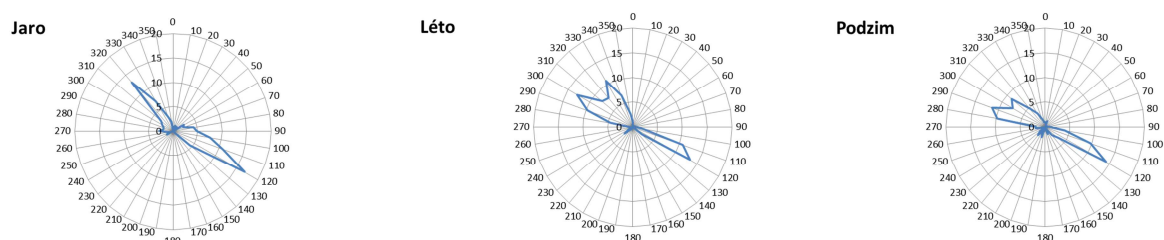
### 5.C.2: Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance

Pro možnost porovnání dat naměřených světelnými křivkami s daty naměřenými EC metodou bylo potřeba najít stopu (footprint), tj. plochu porostu, jehož výměna CO<sub>2</sub> byla zachycená měřicí eddy-kovarianční stanicí. Na této části porostu byla zjištěna pokrývnost jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. Porovnání byla provedena jen u dní s úzkým rozpětím příchozího směru větru. Počet takovýchto nalezených dní v jednotlivých měsících uvádí tabulka C2. V období od března do října bylo nalezeno celkem 77 dní s úzkým rozpětím příchozího směru větru (10° - 70°). Nejvíce takových dní bylo nalezeno na jaře (březen) a na podzim (září, říjen). Naopak nejméně jich bylo v létě (červenec, srpen). Protože v březnu a dubnu nebyla vegetace dostatečně rozvinutá a nebyla k dispozici data čisté ekosystémové výměny CO<sub>2</sub> (NEE), nebyly tyto měsíce zahrnuty do vyhodnocení.

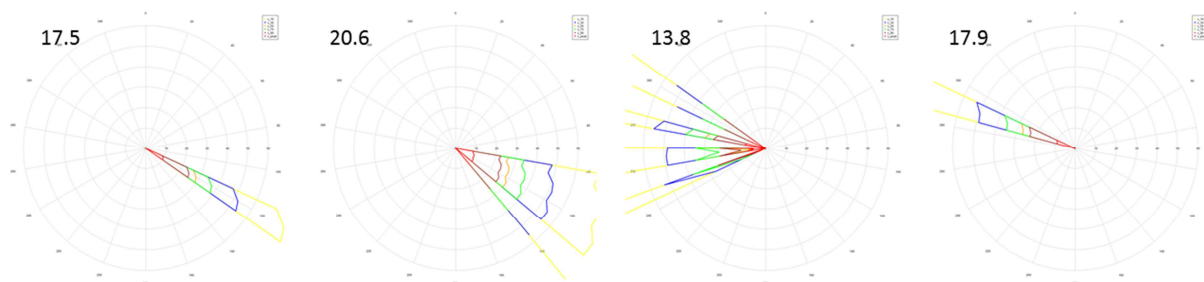
**Tabulka C2:** Počet dní v jednotlivých měsících s rozpětím příchozího směru větru v rozsahu 10° - 70°během světelné periody dne.

Měsíc	Duben	Květen	Červen	Červenec	Srpen	Září	Říjen	Celkem
Počet	10	9	8	6	6	12	11	62

Větrné růžice těchto nalezených dní pro jednotlivá období růstové sezóny znázorňuje obrázek C3 a příklady footprintů vybraných dnů obrázek C4. Příloha 4 uvádí pokrývnosti jednotlivých zkoumaných druhů rostlin na paprscitě rozdělené vegetační mapě od eddy-kovariační stanice v 5° intervalech (obrázek 7). Bližší popis mapy je uveden v části 4C2 a v obrázku A4.



**Obrázek C3:** Větrná růžice pro dny s úzkým rozpětím příchozího směru větru během jednotlivých období růstové sezóny 2013.



**Obrázek C4:** Příkladné obrázky footprintu dní s úzkým rozpětím příchozího směru větru (ve středu obrázku je umístěn eddy-kovarianční systém).

#### *Průběh čisté fotosyntézy během dní s větrem z jednoho směru*

Rychlost fotosyntézy se během růstové sezóny měnila. Zvyšovala se se zvyšující se plochou listů. Byla ovlivněna také ozářeností porostu (průměrná ozářenost porostu byla stanovena jako průměr ozářeností v době splňující kritéria pro porovnání dat tj. během dní s jednosměrným větrem, min. 10 pozorování během světelné periody dne a kvalita dat 0). V květnu dosáhla průměrná ozářenost porostu  $604 \mu\text{mol (fotonů)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a průměrná hodnota LAI vážená pokryvností jednotlivých zkoumaných druhů ( $\text{LAI}_A$ )  $0,9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ , a rychlost fotosyntézy činila  $10,7 \mu\text{mol (CO}_2\text{)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Maximální velikosti listové plochy bylo dosaženo v červenci ( $\text{LAI}_A$   $2,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ). Průměrná ozářenost činila  $1037 \mu\text{mol (foton)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a průměrná rychlost fotosyntézy byla  $33 \mu\text{mol (CO}_2\text{)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Rychlost  $P_n$  se mezi květnem a červencem zvýšila třikrát. K poklesu rychlosti  $P_n$  došlo v srpnu. Na podzim se vlivem odumírání nadzemní biomasy rostlin  $\text{LAI}_A$  snížila na  $1,2 - 1,4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ , průměrná ozářenost poklesla na  $539 \mu\text{mol (fotonů)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a průměrná rychlost fotosyntézy dosáhla pouze  $11,2 \mu\text{mol (CO}_2\text{)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . (tabulka C3, obrázek C4).

#### *Podíl jednotlivých zkoumaných druhů na celkové rychlosti fotosyntézy*

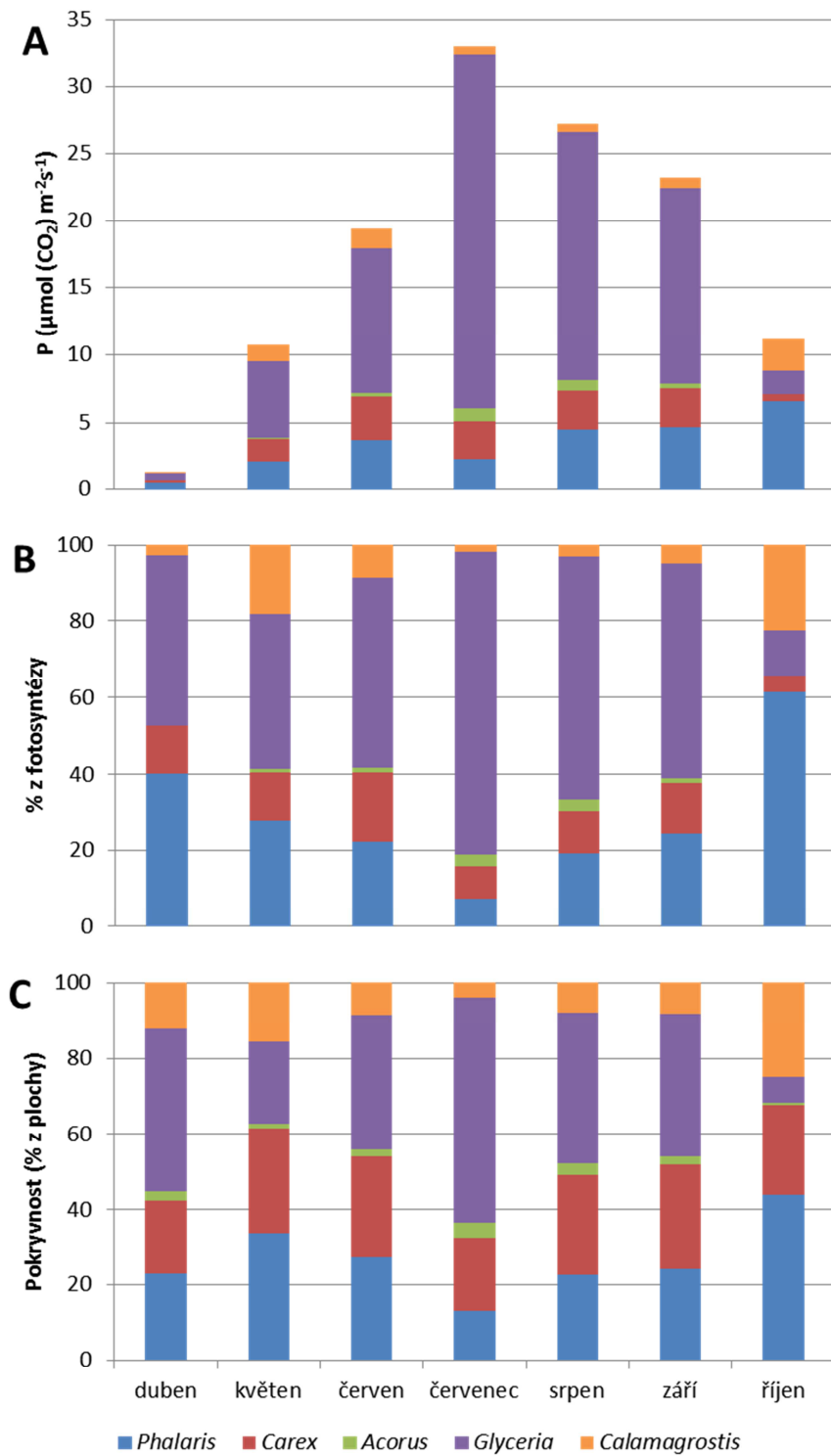
Na základě měnícího se převládajícího směru větru se měnil i podíl jednotlivých zkoumaných druhů na fotosyntetickém poutání  $\text{CO}_2$ . *P. arundinacea* výrazně přispívala (40,3%) do celkové rychlosti  $P_n$  v dubnu, i když její pokryvnost činila jen 23 % z celkové plochy. *G. maxima* měla největší pokryvnost, ale kvůli nedostatečně vyvinutému listovému aparátu nebyl podíl na celkové fotosyntéze tak výrazný. Během léta se ale *G. maxima* stala nejvýznamnějším přispěvatelem do celkové fotosyntézy porostu. Rychlost fotosyntézy *G. maxima* činila v průměru  $14,22 \mu\text{mol (CO}_2\text{)} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , (obrázek C5A), což představovalo 56 % z celkové čisté fotosyntézy, přičemž zaujímal pouze 37 % z celkové plochy (obrázek C5C). Ale nejvíce *G. maxima* přispěl do celkové fotosyntézy v červenci,

26,36  $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , což představovalo 79,4 % z celkové fotosyntézy a 59,2 % z celkové plochy. V létě byla průměrná rychlost fotosyntézy u *P. arundinacea* a *C. acuta* 2,95  $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a 2,56  $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  přičemž se jejich pokryvnost pohybovala okolo 25,5 % z celkové plochy. Během léta se *C. canescens* podílela na celkové fotosyntéze v průměru z 9,12 %, což představovalo 9,71 % z celkové plochy. Přestože rychlost fotosyntézy u *A. calamus* je vysoká (tabulka B2), jeho příspěvek do celkové fotosyntézy porostu bylo pouze 1,9 % (obrázek C5B), protože jeho podíl z plochy činil jen 2,44 % (obrázek C5C).

Podstatné změny v zastoupení jednotlivých zkoumaných druhů byly pozorovány na podzim, zejména v říjnu. *G. maxima* měla nižší podíl na celkové fotosyntéze, pokrývala průměrně 6,7 % z celkové plochy. Podíl *P. arundinacea* a *C. canescens* se výrazně zvýšil na 44 % a 25 %, na celkové fotosyntéze se podílely z 61,4 % a 22,4 %. Pokryvnost *C. acuta* a *A. calamus* se během podzimu příliš nezměnila, ale jejich příspěvek do celkové fotosyntézy výrazně poklesl (obrázek C5B).

**Tabulka C3:** Průměrná pokryvnost jednotlivých zkoumaných druhů rostlin na 1  $\text{m}^2$  v jednotlivých termínech měření roku 2013. LAI vážená průměrnou pokryvností jednotlivých zkoumaných druhů rostlin.

Datum	PRŮMĚRNÁ POKRYVOST (podíl druhů na 1 $\text{m}^2$ )					LAI * PRŮMĚRNÁ POKRYVOST					LAI <sub>A</sub> (suma)
	Pha	Car	Ac	Gly	Cal	Pha	Car	Ac	Gly	Cal	
28.3	0,28	0,20	0,02	0,38	0,13	0,03	0,01	0,00	0,04	0,00	0,08
16.4	0,24	0,19	0,03	0,43	0,11	0,11	0,03	0,00	0,05	0,01	0,19
3.5	0,37	0,24	0,01	0,22	0,17	0,20	0,03	0,01	0,50	0,15	0,90
26.5	0,23	0,37	0,02	0,32	0,06	0,26	0,72	0,03	0,82	0,10	1,92
11.6	0,22	0,21	0,03	0,46	0,09	0,33	0,40	0,04	1,25	0,17	2,19
30.7	0,20	0,28	0,03	0,42	0,07	0,53	0,47	0,06	1,33	0,11	2,50
17.9	0,28	0,27	0,03	0,33	0,10	0,56	0,34	0,01	0,72	0,14	1,77
3.10	0,49	0,21	0,00	0,02	0,27	0,90	0,07	0,00	0,04	0,40	1,41
22.10	0,44	0,28	0,00	0,02	0,26	0,71	0,10	0,00	0,02	0,37	1,19



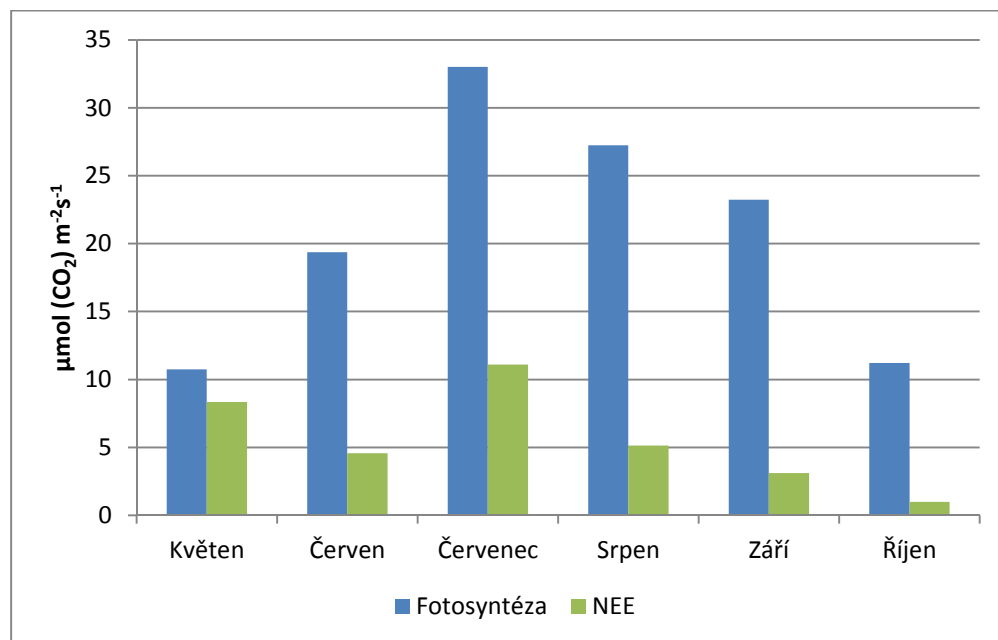
**Obrázek C5:** **A)** Průměrná měsíční rychlost  $P_n$  vybraných dní s úzkým rozpětím přicházejícího směru větru z průměrného  $m^2$ , který byl vážen pokryvností jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. **B)** Podíl jednotlivých druhů rostlin na poutání  $CO_2$  vyjádřený jako % z celkové fotosyntézy porostu  $P_n$ . **C)** Průměrná pokryvnost jednotlivých druhů vyjádřená jako % z celkové plochy.

### Porovnání sezonního chodu rychlosti čisté fotosyntézy s NEE

Výměna CO<sub>2</sub> byla měřena v měřítku listu a v měřítku porostu jako „velkého listu“ ekosystému, což odpovídá čisté výměně CO<sub>2</sub> (NEE) mezi ekosystémem a atmosférou. Výsledky porovnání těchto metod měření uvádí obrázek C6.

Čistá ekosystémová výměna (NEE) byla nižší než rychlost čisté fotosyntézy (obrázek C6). V dubnu byla průměrná rychlost čisté fotosyntézy 1,21  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ale průměrná NEE činila - 0,74  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , tedy CO<sub>2</sub> byl uvolňován z ekosystému (obrázek C6). Průměrná NEE byla v létě o 63 % nižší než průměrná rychlost čisté fotosyntézy. Nejmenší rozdíly mezi průměrnými hodnotami NEE a rychlostí čisté fotosyntézy byly pozorovány v květnu, kdy NEE dosáhla 8,34  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a rychlost čisté fotosyntézy byla 10,73  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Maximální NEE byla pozorována v červenci, činila 11,11  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Na podzim byla průměrná NEE nižší asi o 87 % než průměrná rychlost fotosyntézy. NEE činila 3,1  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 1  $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$  v září a říjnu.

Rychlost čisté fotosyntézy a NEE měly však částečně podobný sezónní průběh, s výjimkou června, kdy byl mokřad zaplaven a NEE byla o něco nižší. Průměrná měsíční rychlost absorpce CO<sub>2</sub> se do července postupně zvyšovala a poté postupně klesala.



**Obrázek C6:** Průměrné měsíční hodnoty: (během světelné periody vybraných dní s jednosměrným větrem) čisté fotosyntézy ( $P_n$ ) a čisté ekosystémové výměny (NEE). Průměrný počet pozorování v jednotlivých měsících uvádí tabulka C4.



### Porovnání rychlosti čisté fotosyntézy a čisté ekosystémové výměny během dne

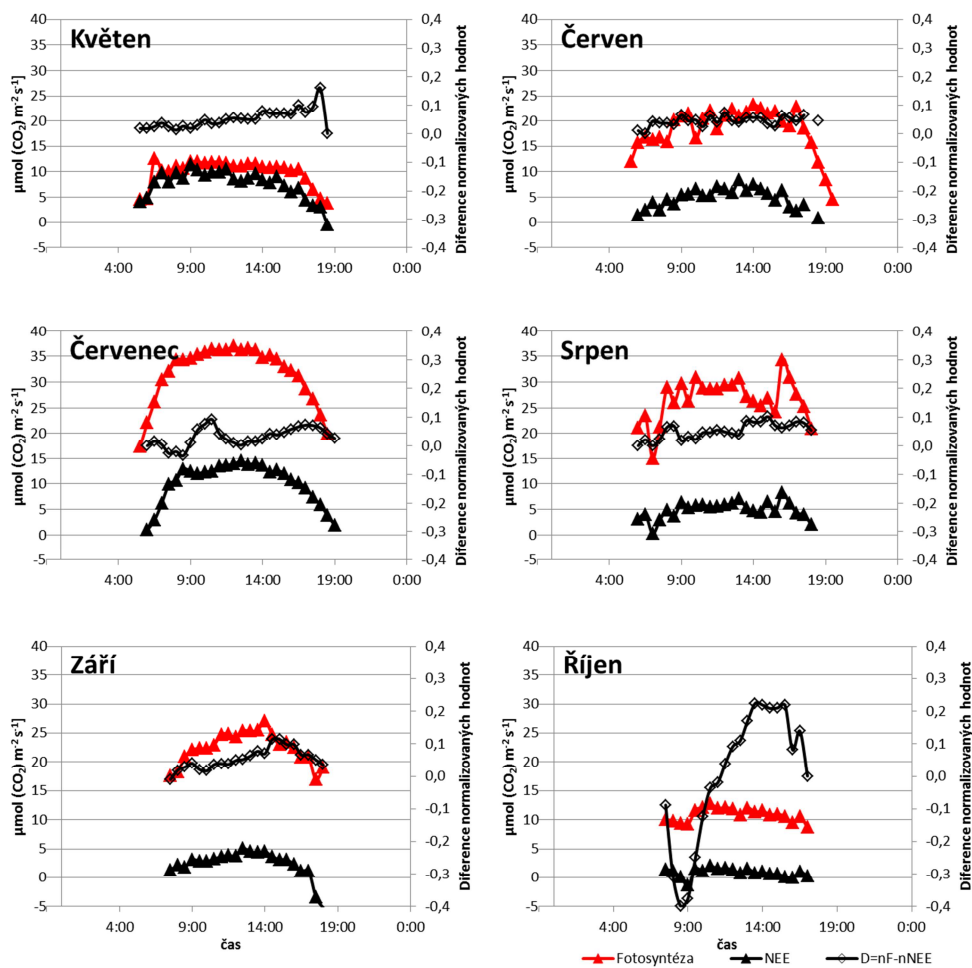
Během dne byl pozorován typický trend (obrázek C7). Spotřeba (poutání) CO<sub>2</sub> vegetací se zvyšovala s rostoucí ozářeností. Nízká ozářenost, čistá fotosyntéza (P<sub>n</sub>) a NEE byly pozorovány do 8:30, s výjimkou května a října, kdy to bylo v 6:30, respektive 9:30. Během těchto časných ranních hodin byl také pozorován minimální průměrný rozdíl normalizovaných hodnot fotosyntézy a NEE ( $\Delta$ ). Počet pozorování během světelné periody dne uvádí tabulka C4.

Maximální absorpce CO<sub>2</sub> ekosystémem bylo dosaženo v závislosti na délce dne a intenzitě ozáření. (V květnu bylo dosaženo maxima od 9:00 do 11:00, v červnu od 10:00 do 14:00, v červenci od 11:00 do 14:00, v srpnu od 9:00 do 13:00, v září od 11:00 až 14:30 a v říjnu od 10:00 do 13:00). Maximum bylo dosaženo nejčastěji od 10:00 do 14:00 a poté začalo klesat. Odpolední minimum bylo pozorováno kolem od 16:30. Změna ( $\Delta$ ) během tohoto poklesu dosáhla maxima.

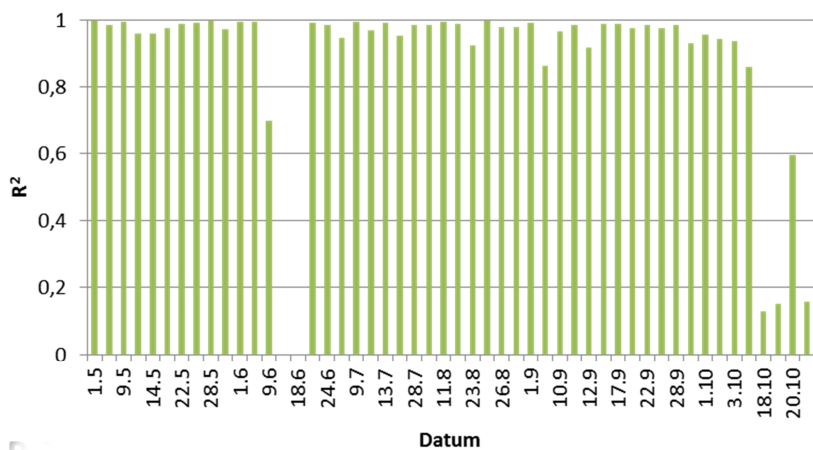
Determinační koeficient denního průběhu fotosyntézy a NEE se pohyboval kolem 0,859 - 0,998, s výjimkou měsíce dubna, krátkého období po povodni (koncem června) a konce růstové sezóny, R<sup>2</sup> byl 0,24 a 0,34 v dubnu a v poslední třetině října (obrázek C8).

**Tabulka C4:** Počet pozorování během světelné periody dne (zimní čas GMT-1)

čas	5:30	6:00	6:30	7:00	7:30	8:00	8:30	9:00	9:30	10:00	10:30	11:00	11:30	12:00	12:30
jaro	0	1	1	2	4	4	6	7	8	9	8	6	8	8	9
léto	1	6	12	15	21	20	24	26	27	27	25	28	28	26	28
podzim	0	0	0	0	7	9	13	9	18	18	16	17	19	21	17
čas	13:00	13:30	14:00	14:30	15:00	15:30	16:00	16:30	17:00	17:30	18:00	18:30	19:00	19:30	20:00
jaro	6	8	8	9	8	7	6	6	3	5	2	0	0	0	0
léto	25	26	26	27	22	25	22	23	19	17	12	11	4	2	2
podzim	17	20	20	18	19	18	17	12	6	3	2	0	0	0	0



**Obrázek C7:** Průměrné denní chody (zimní čas GMT-1) rychlosti čisté fotosyntézy a NEE v jednotlivých měsících. Diference normalizovaných dat.



**Obrázek C8:** Determinační koeficient ( $R^2$ ) lineárního vztahu mezi rychlostí fotosyntézy „velkého listu“ ekosystému (P) a čistou ekosystémovou výměnou (NEE) v jednotlivých dnech s převládajícím větrem z jednoho směru.

## 5.D Produkční charakteristika porostu

### 5.D.1: Koeficient obratu *C. acuta* a translokace látek na konci růstové sezóny

Vegetativní odnože přetrvávaly po celou růstovou sezónu roku 2013. Vyprodukovaly průměrně 14 listů. Počet živých listů na odnoži byl v jednotlivých termínech měření poměrně konstantní, pohyboval se mezi 6-8 listy. Na podzim začaly listy rychleji odumírat. V září byly vegetativní odnože tvořeny průměrně 4,4 živými listy a v listopadu průměrně jen 1 živým listem. Mezi dvěma po sobě jdoucími měřeními průměrně odumřely dva listy a dva listy odpadly (tabulka D1, obrázek D1).

Generativní odnože se na začátku růstové sezóny vyvíjely rychleji, avšak po uzrání semen v červenci rychle odumřely. Vyprodukovali průměrně 7 listů. Všechny listy byly vytvořeny během jarního období. V červnu byly průměrně tvořeny jen 1-2 živými listy a 3,6 odumřelými listy a 1-2 chybějícími listy (tabulka D1, obrázek D1).

Mezi sledovanými buly (trsy) *C. acuta* nebyly nalezeny průkazné rozdíly (tabulka D2). Vegetativní a generativní odnože se mezi sebou průkazně lišily v počtu vyprodukovaných živých listů a také v délce odnoží během vegetace. Termín měření měl statisticky průkazný vliv na všechny sledované charakteristiky (délku odnoží, počet živých, odumřelých i odpadlých listů).

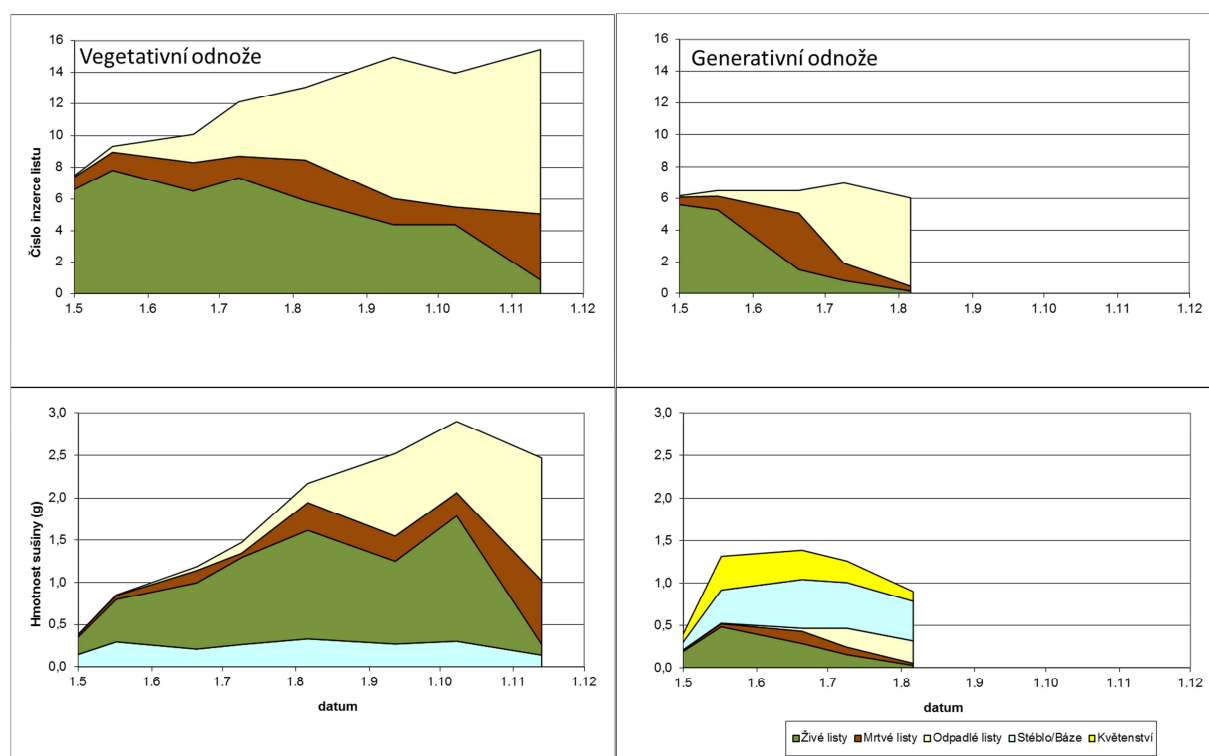
**Tabulka D1:** Průměrný počet (PP), průměrná hmotnost sušiny (PHS) a celková průměrná hmotnost sušiny (CPHS =PP\*PSH) živých, odumřelých a odpadlých listových čepelí vegetativních a generativních odnoží a hmotnost sušiny bází vegetativních odnoží a stébla a květenství generativních odnoží během růstové sezóny roku 2013.

#### Vegetativní odnože

Datum	délka (cm)	Živé listy			Odumřelé listy			Odpadlé listy			Báze (g)	
		PP	PHS listu (g)	CPHS (g)	PP	PHS listu (g)	CPHS (g)	PP	PHS listu (g)	CPHS (g)		
26.4	27	6,3	0,018	0,116	0,7	0,034	0,024	0,0	0,000	0,000	0,102	
17.5	71	7,8	0,064	0,502	1,1	0,041	0,046	0,4	0,019	0,007	0,296	
20.6	103	6,5	0,120	0,784	1,8	0,080	0,145	1,8	0,027	0,045	0,211	
9.7	118	7,4	0,140	1,029	1,4	0,037	0,050	3,4	0,051	0,129	0,265	
6.8	111	5,9	0,217	1,285	2,6	0,128	0,328	4,6	0,083	0,225	0,331	
12.9	109	4,4	0,223	0,980	1,7	0,181	0,299	8,9	0,171	0,970	0,271	
8.10	98	4,4	0,338	1,485	1,1	0,246	0,273	8,4	0,285	0,837	0,303	
13.11	N	0,9	0,144	0,126	4,2	0,180	0,755	10,4	0,316	1,446	0,139	
Generativní odnože											Stéblo	Květ
26.4	29	5,7	0,018	0,106	0,4	0,034	0,012	0,0	0,000	0,000	0,000	0,000
17.5	66	5,3	0,091	0,483	0,9	0,041	0,035	0,4	0,019	0,007	0,393	0,396
20.6	84	1,5	0,191	0,286	3,6	0,040	0,144	1,4	0,027	0,036	0,575	0,344
9.7	96	0,8	0,191	0,156	1,1	0,080	0,087	5,1	0,051	0,223	0,540	0,252
6.8	N	0,2	0,191	0,029	0,3	0,080	0,025	5,6	0,083	0,264	0,466	0,116

**Tabulka D2:** Vliv bultu (trsu), typu odnože (V- vegetativní, G-generativní) a termínu odběru vzorků (duben až říjen 2013) na délku odnože a počet listů jedné odnože *C. acuta*, testováno pomocí opakovaných měření ANOVA (bult je náhodný efekt). Statisticky významné rozdíly ( $P < 0,05$ ) jsou uvedeny tučně, DF = 193

	Délka		Živé listy		Odumřelé listy		Odpadlé listy		
	DF	F	P	F	P	F	P	F	P
Bult	2	3,235	0,157	0,392	0,708	1,408	0,529	0,269	0,775
V/G	1	9,368	0,083	59,388	<b>0,015</b>	0,446	0,551	0,802	0,458
Datum	6	52,279	<b>&lt;10<sup>-6</sup></b>	18,072	<b>&lt;10<sup>-5</sup></b>	3,862	<b>0,022</b>	92,204	<b>&lt;10<sup>-6</sup></b>
V/G*Datum	4	5,764	<b>0,024</b>	20,943	<b>&lt;10<sup>-3</sup></b>	2,810	0,107	2,331	0,133



**Obrázek D1:** Počet a hmotnost sušiny živých, odumřelých a odpadlých listů vegetativních a generativních odnoží *C. acuta* během růstové sezóny 2013.

### Koeficient obratu

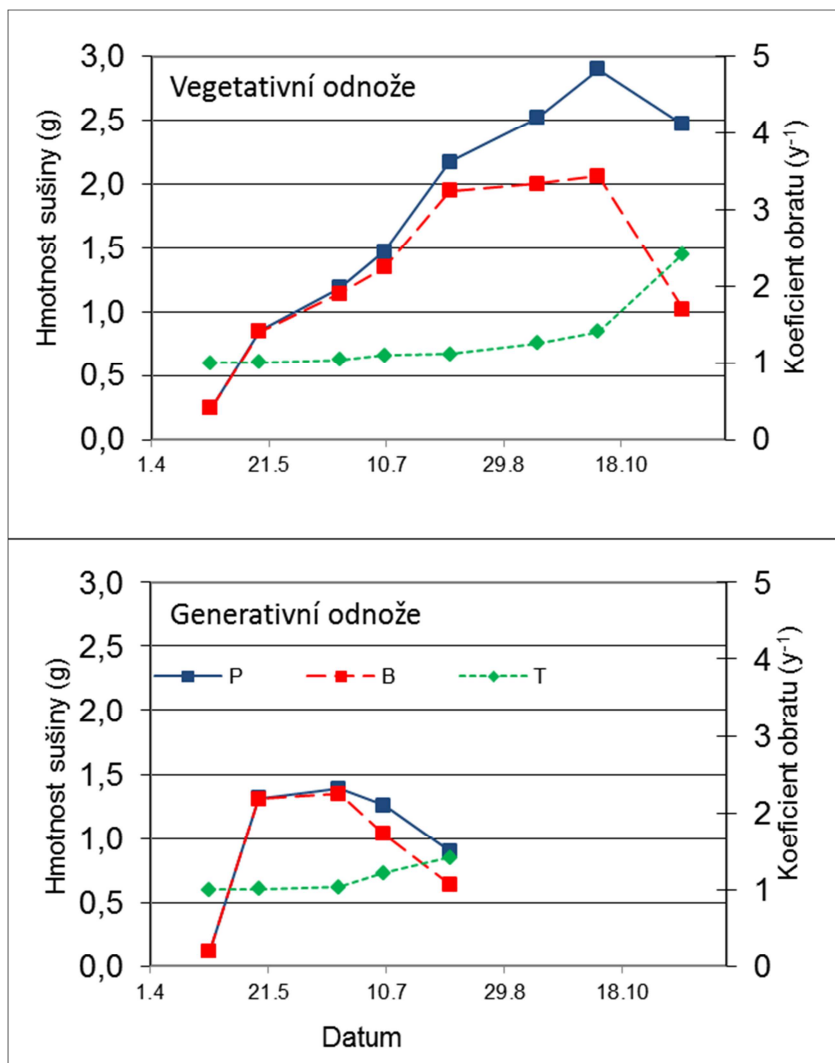
V tabulce D1 a na obrázku D1 jsou uvedeny průměrné hmotnosti sušiny listů různých kategorií v daném termínu měření. Hmotnost sušiny vegetativních odnoží byla tvořena hlavně listy. Průměrná hmotnost jednoho živého listu se zvýšila z 0,02 g na 0,34 g. Celková hmotnost sušiny všech živých

listů na odnoži se zvýšila z 0,12 g na 1,5 g. Hmotnost sušiny báze byla během růstové sezóny poměrně stabilní (0,21 g až 0,33 g), s výjimkou jarního období, kdy se pohybovala okolo hmotnosti 1 g. Vegetativní odnože dosáhly maximální sezónní nadzemní biomasy (tj. nadzemní hmotnost sušiny bez chybějících listů) na počátku října, činila 2,06 g na odnož. Maximální čistou nadzemní produkci vegetativní odnože dosáhly taktéž začátkem října. Průměrná roční čistá produkce všech listů na odnoži byla 2,6 g a průměrná roční čistá produkce celé odnože včetně báze byla 2,9 g. Koeficient obratu (P/B) listů za celou růstovou sezónu činil 1,48 rok<sup>-1</sup> a P/B celých vegetativních odnoží dosáhl hodnoty 1,41 rok<sup>-1</sup> (tabulka D3, obrázek D2).

Hmotnost sušiny generativních odnoží byla tvořena především stonkem a květenstvím. Listy všech kategorií představovaly pouze jednu třetinu celkové nadzemní biomasy. Generativní odnože dosáhly maximální sezónní biomasy (bez hmotnosti sušiny chybějících listů) na konci června, činila 1,35 g na odnož. Stejně tak i na konci června bylo dosaženo maximální čisté nadzemní produkce, která činila 1,39 g na odnož (obrázek D1, D2). Koeficient obratu sezónních maxim pro celou generativní odnož byl 1,03 rok<sup>-1</sup> a pro listy generativních odnoží 1,08 rok<sup>-1</sup>. Nižší obrat generativních odnoží ve srovnání s vegetativními byl zapříčiněn kratším životním cyklem a v souvislosti s tím též jinou funkcí odnoží a menším počtem utvořených listů (tabulka D3, obrázek D2).

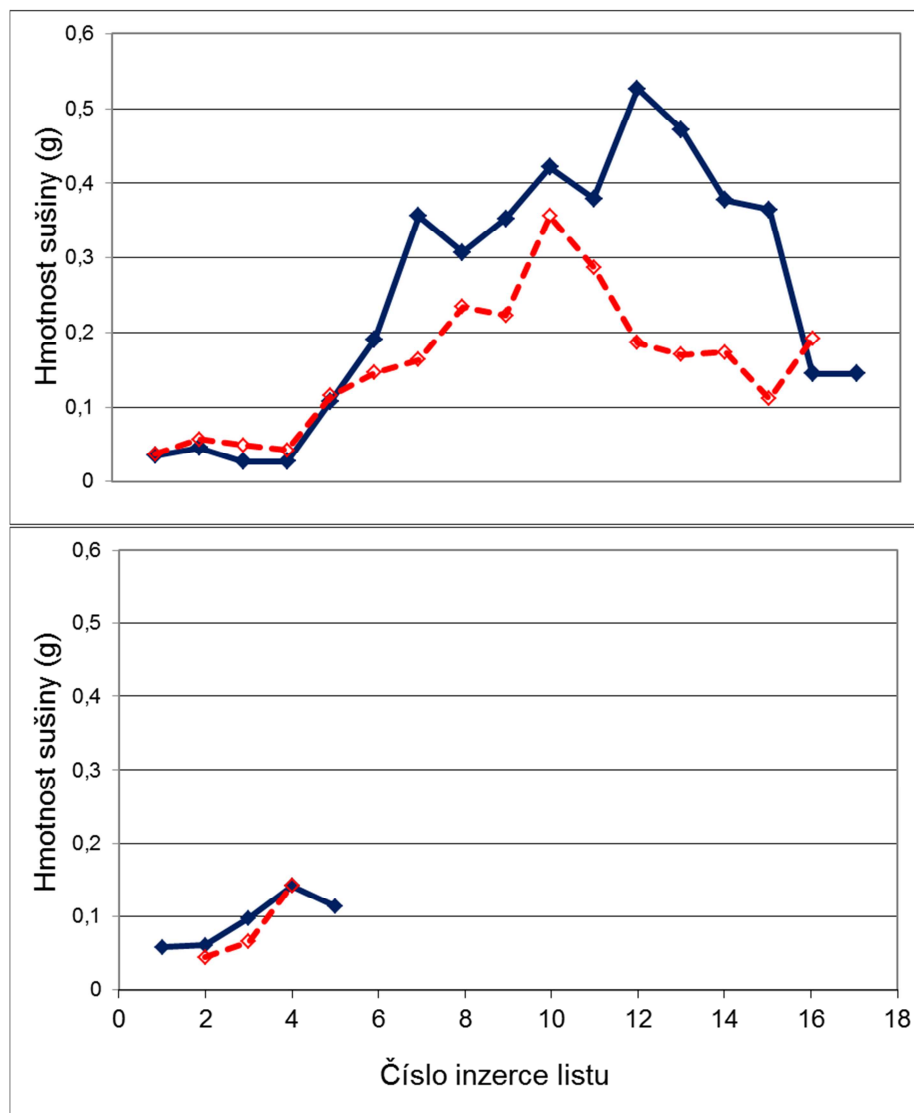
**Tabulka D3:** Produkce (P), biomasa (B) a koeficient obratu (P/B) vegetativních a generativních odnoží *C. acuta*.

Datum	Vegetativní odnože				Generativní odnože			
	Celé odnože		Listy		Celé odnože		Listy	
	P (g)	B (g)	P (g)	B (g)	P (g)	B (g)	P (g)	B (g)
26.4	0,24	0,24	0,14	0,14	0,12	0,12	0,12	0,12
17.5	0,85	0,84	0,56	0,55	1,31	1,31	0,53	0,52
20.6	1,18	1,14	0,97	0,93	1,39	1,35	0,47	0,43
9.7	1,47	1,34	1,21	1,08	1,26	1,03	0,47	0,24
6.8	2,17	1,94	1,84	1,61	0,9	0,64	0,32	0,05
12.9	2,52	2	2,25	1,69				
8.10	2,9	2,06	2,59	1,76				
13.11	2,47	1,02	2,33	0,88				
<b>P/B (rok<sup>-1</sup>)</b>	<b>1,41</b>		<b>1,48</b>		<b>1,03</b>		<b>1,08</b>	



**Obrázek D2:** Sezónní chod nadzemní čisté primární produkce (P), živé biomasy (B) a koeficientu obratu celých rostlin (P/B) vegetativních (levý graf) a generativních odnoží (pravý graf).

Obrázek D3 ukazuje změnu hmotnosti sušiny listů stejné inzerce (pozice čili pořadí vzniku na rostlině) před a po jejich odumření. Je patrné, že list po svém odumření ztrácí hmotnost, dochází k translokaci mobilních organických látek a minerálních živin do přezimujících orgánů rostliny. Změna hmotnosti sušiny před a po odumření je statisticky průkazná, stejně tak i změna specifické listové plochy (tabulka D4).



**Obrázek D3:** Hmotnost sušiny listů jednotlivých inzercí před (modrá barva) a po jejich odumření (červená barva) u vegetativních a generativních odnoží

**Tabulka D4:** Výsledky statistického testu rozdílů v hmotnosti sušiny a specifické hmotnosti listů (SLM) pro listy stejných inzercí před odumřením a po něm, testováno pomocí Wilxonova párového testu. Statisticky průkazné rozdíly ( $p < 0,05$ ) jsou označeny tučně.

Charakteristika	Odnož	DF	T	Z	p
Hmotnost sušiny	Vegetativní	16	22	2,379	<b>0,017</b>
	Generativní	4	2	1,095	0,273
SLM	Vegetativní	16	14	2,792	<b>0,005</b>
	Generativní	4	1	1,460	0,144



### *Odhad translokace*

Obrázek D1 ukazuje, že u vegetativních odnoží *C. acuta* dochází na konci růstové sezóny ke snížení hmotnosti sušiny, která je dána významným odumíráním listů na podzim. Obrázek D3 ukazuje, že listy vegetativních i generativních odnoží jsou po svém odumření lehčí. Pro zjištění zda tento pokles hmotnosti sušiny listů je způsoben translokací mobilních organických látek a minerálních živin (z listů před jejich odumřením) či rozkladem (až po odumření listů), byla brána v potaz změna specifické hmotnosti listů (SLM) pro listy konkrétních inzercí před a po jejich odumření.

Specifická hmotnost listů vegetativních odnoží měla typický sezónní trend. Listy dosáhly nejmenších hodnot SLM (6 až 7 mg cm<sup>-2</sup>), když byly poprvé nalezeny a tedy nebyly plně vyvinuty. SLM vzrostla v době dalšího měření a zůstala stabilní po většinu svého života, dosahovala hodnot v rozmezí 11 a 17 mg cm<sup>-2</sup> (s výjimkou posledního listu). Pokles specifické hmotnosti listů byl často pozorován u listů dané inzerce znovu po jejich odumření (tabulka D4). Tento rozdíl v SLM byl statisticky významný u listů vegetativních odnoží. U listů generativních odnoží průkazný rozdíl nebyl nalezen zřejmě kvůli malému počtu opakování (tabulka D3). Při porovnání SLM před a po odumření listů (tabulka D5) byl nalezen průměrný pokles hmotnosti sušiny na jednotku plochy listů o 3,9 mg cm<sup>-2</sup>, tj. asi o 20 %.

**Tabulka D5:** Průměrná specifická hmotnost (P) ( $\text{mg cm}^{-2}$ ) a směrodatná odchylka (SD) živých a odumřelých listů vegetativních a generativních odnoží *C. acuta*. Počet destruktivně odebraných odnoží se v jednotlivých termínech odběru pohyboval v rozmezí 13 - 20 u vegetativních odnoží a 3 - 7 u generativních odnoží.

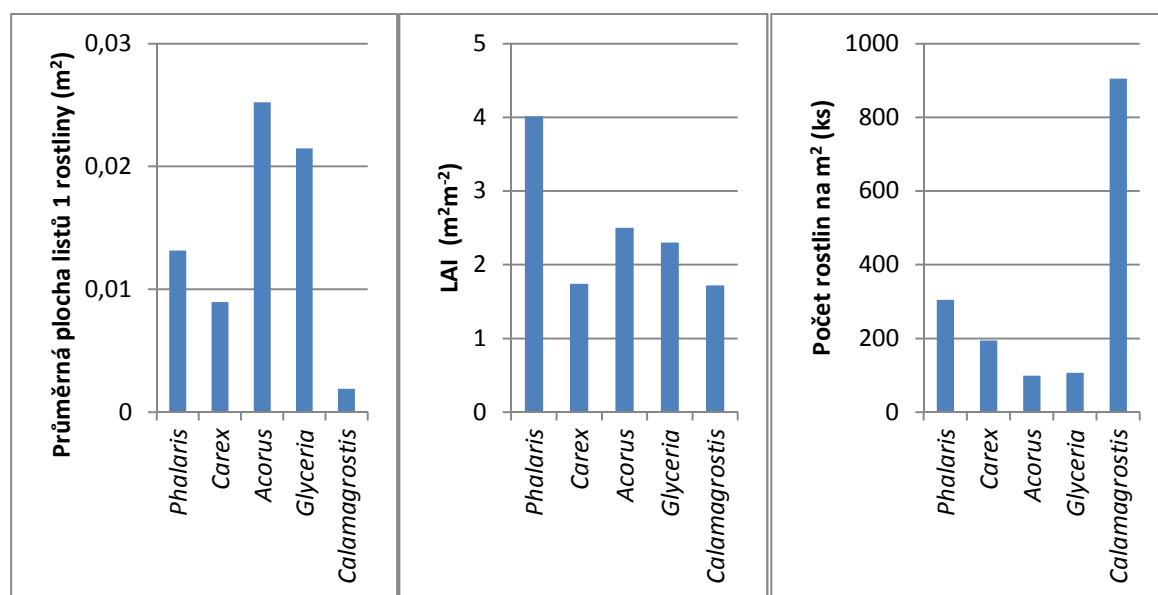
List číslo	Vegetativní odnože				Generativní odnože			
	Živé listy <sup>1</sup>		Odumřelé listy		Živé listy <sup>1</sup>		Odumřelé listy	
	P	SD	P	SD	P	SD	P	SD
	[ $\text{mg cm}^{-2}$ ]		[ $\text{mg cm}^{-2}$ ]		[ $\text{mg cm}^{-2}$ ]		[ $\text{mg cm}^{-2}$ ]	
1	11,44		15,71	6,76	13,04			
2	17,91	9,37	10,5	2,59	11,17		8,29	
3	15,12	4,7	10,7	1,61	13,37		9,54	1,29
4	13,12	2,07	10,61	2,79	14,84		11,48	
5	11,58	1,81	12,02	2,72	13,84	1,82	15,35	
6	12,92	2,37	10,23	1,46	19,29	1,13		
7	12,73	1,44	12,07	1,48				
8	11,06	1,62	13,31	1,56				
9	12,39	2,52	14,22	1,11				
10	12,26	2,02	14,78	0,92				
11	12,91	3,06	14,23	0,79				
12	16,52	7,51	13,77					
13	13,77	5,77	12,34					
14	15,58	6,28	12,4					
15	17,85	3,42	11,4					
16	14,65		11,63					
17	19,01							

<sup>1</sup> – průměrná hodnota pro živé plně vyvinuté listy jednotlivých inzercí měřené během růstové sezóny

## 5.D.2: Produkční charakteristika porostu Mokřých luk

Velký odběr nadzemní biomasy proběhl na konci července roku 2017. Při tomto odběru byl zjištěn největší index listové plochy (LAI) u *P. arundinacea*, ten byl více než dvojnásobný ve srovnání s *C. acuta* a *C. canescens*. LAI u *G. maxima* a *A. calamus* činil  $2,3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  a  $2,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  (obrázek D4). Ve srovnání s růstovou sezónou 2013 došlo k významnému poklesu LAI u *G. maxima* a významnému zvýšení u *P. arundinacea* (srov. tabulka A1).

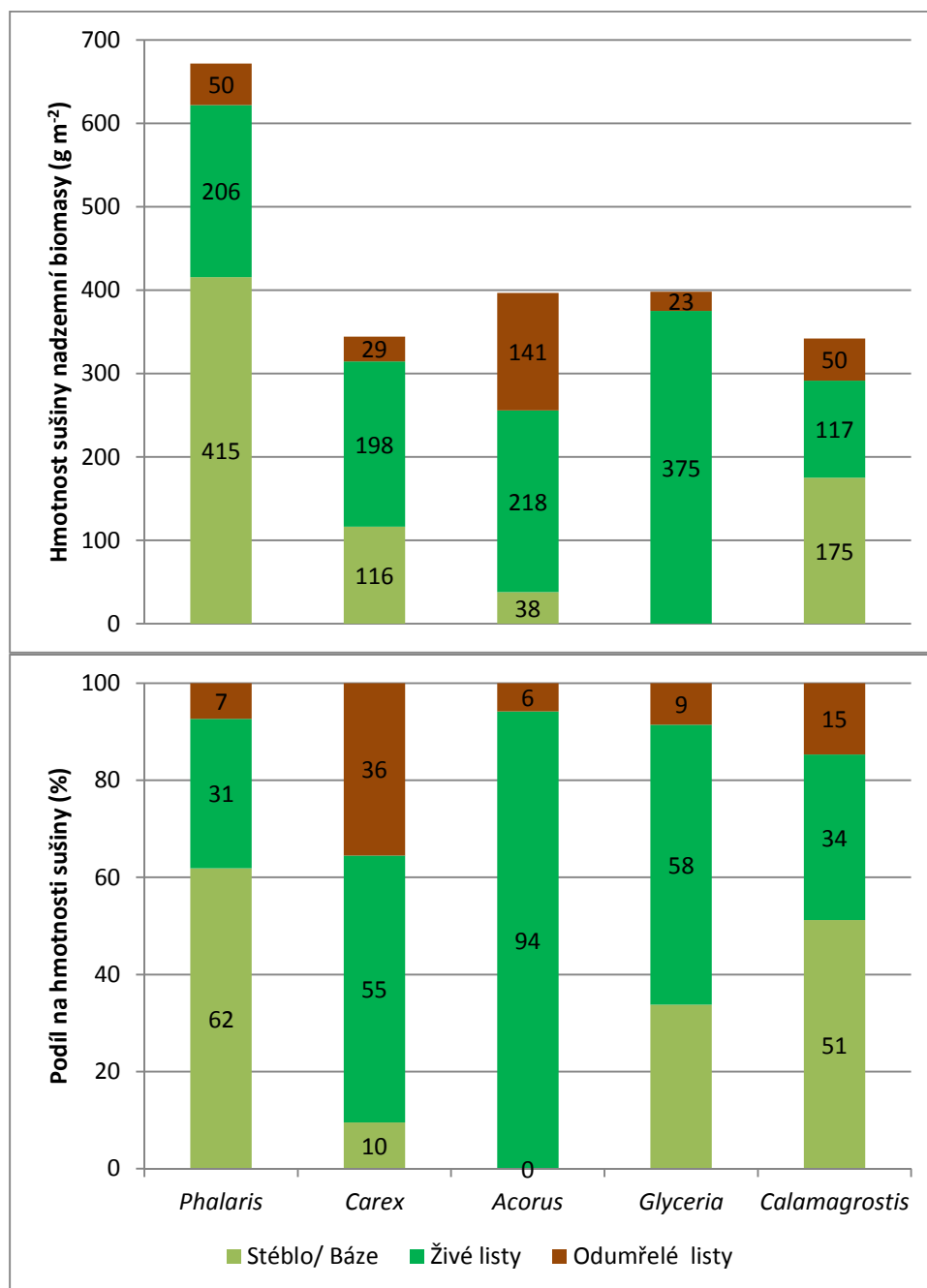
Obrázek D4 ale ukazuje i to, že i když *P. arundinacea* dosáhla nejvyšší hodnoty LAI, neměla ze zkoumaných druhů rostlin největší asimilační aparát tj. průměrnou listovou plochu jedné odnože. Vysoká hodnota indexu LAI byla dána také vysokou hustotou jejích odnoží, která se pohybovala okolo  $300 \text{ ks m}^{-2}$ . Největší listový aparát byl nalezen u *A. calamus* a *G. maxima*, zároveň ale u těchto druhů byla zjištěna nejnižší hustota odnoží (okolo  $100 \text{ ks m}^{-2}$ ). Opačně tomu bylo u *C. canescens*, u níž byla nalezena nejnižší průměrná plocha listů jedné odnože, ale největší počet odnoží na jednotku plochy (okolo  $900 \text{ ks m}^{-2}$ ).



**Obrázek D4:** Průměrná plocha listů rostliny, LAI zkoumaných druhů rostlin a jejich hustota (počet odnoží na m<sup>2</sup>) při odběru dne 25. července 2017.

Největší hmotnost nadzemní biomasy byla nalezena u *P. arundinacea*, hmotnost celých rostlin dosáhla téměř  $700 \text{ g m}^{-2}$ , z čehož 60 % hmotnosti bylo tvořeno stéblem. Významný podíl stébla na celkové hmotnosti sušiny byl pozorován také u *C. canescens* (60 %). Shodně se podíl živých listů na celkové hmotnosti sušiny nadzemní biomasy u těchto druhů pohyboval okolo 30 %. U *C. acuta* a *G. maxima* to bylo okolo 50 %. U *A. calamus* okolo 94 %. Hmotnost živých listů se pohybovala

shodně okolo 200 g m<sup>-2</sup> u *P. arundinacea*, *G. maxima* a *C. acuta*. *A. calamus* dosáhl téměř dvojnásobné hmotnosti živých listů, *C. canescens* naopak poloviční. Nejvíce odumřelých listů bylo nalezeno na *C. acuta* (obrázek D5).



**Obrázek D5:** Hmotnost jednotlivých částí nadzemní biomasy zkoumaných druhů rostlin a jejich procentický podíl na hmotnosti celkové nadzemní biomasy při odběru dne 25. července 2017.

## 6. DISKUZE

### 6.A Porost Mokrých luk a jeho charakteristika

V ostřico-travním mokřadním společenství s dominantní *C. acuta*, *C. canescens* a *G. maxima* jsou za velké rozdíly ve fotosyntetické produkci zodpovědné faktory jako: (a) rozdíly ve fotosyntetické kapacitě mezi dominantními druhy, (b) rozdíly v jejich konkurenční schopnosti určované jejich geometrií listů (konkurence o dopadající PhAR) a (c) heterogenita hustoty biomasy každého dominantního druhu (Ondok, Gloser, 1983). Mezi zkoumanými druhy byly nalezené značné rozdíly ve fotosyntetické kapacitě (tabulka B1, B2, obrázek B2), průchodu záření porostem (obrázek A3) a také ve velikosti indexu listové plochy (tabulka A1).

Vertikální struktura porostu charakterizuje průnik světla porostem u rozdílných druhů makrofyt. Vertikální struktura je často uváděna jako listová plocha na jednotku půdy (tzv. index listové plochy, LAI) (Květ, Westlake, 1998). Pokles světla procházejícího porostem se u jednotlivých skupin porostů liší v závislosti na charakteru jejich nadzemních částí. Rostliny, které mají široké a velké listy, pohlcují více světla než rostliny s úzkými a vztyčenými listy. Záření, které proniká do nižších částí porostu, ovlivňuje podmínky pro zakládání listů, reprodukci a růst, což ovlivňuje složení společenstva (Larcher, 1995). Hlavní složkou nadzemní konkurence je omezená dostupnost světla, která je z velké části zodpovědná za rozšíření druhů podle gradientu produktivity a způsobuje zonálnost vegetace (Kotowski, van Diggelen, 2004). Konkurenci o dopadající sluneční záření lze obecně/ve většině situací jen těžko posoudit. Důležitou roli hraje, pouze pokud ostatní podmínky prostředí spadají do rozmezí ekologické tolerance konkurenčních druhů. Těmito podmínkami jsou obzvláště pH, dostupnost kyslíku, obsah vody v půdě či fluktuace hladiny podzemní vody, která se jeví jako rozhodující faktor určující druhové složení zkoumaného společenství (Ondok, Gloser, 1983; Kotowski, van Diggelen, 2004).

Fotosyntetická produkce *C. acuta*, *C. canescens* a *G. maxima* v ostřico-travním mokřadu byla charakterizována poměrně nízkou konkurencí o dopadající záření. Geometrie listů u *G. maxima* a *C. acuta* je výhodnější kvůli jejich více erektofilnímu postavení listu než je tomu u *C. canescens* (Ondok, Gloser, 1983). *G. maxima* má největší část svého asimilačního aparátu koncentrovanou ve vyšších vrstvách, protože jeho listy rostou na stonku ve vertikální posloupnosti. *A. calamus* má taktéž příznivou geometrii listů a vysokou růstovou schopnost (Dykyjová, 1980), ale většina jeho asimilačního aparátu je umístěna v nižších vrstvách (Květ, Westlake, 1998). *G. maxima* poměrně dobře toleruje zastínění (Campbell a kol., 2010), zatímco *A. calamus* je heliofyt, tedy dostupnost

slunečního záření je omezujícím faktorem pro růst jeho populace (Pai, McCarthy, 2005). *A. calamus* začíná růst a plně rozvíjet svou listovou plochu podstatně dříve než ostatní makrofyty (Dykyjová, 1980), kdy je porost otevřenější. Jeon a kol. (2013) uvádí, že v porostech s dominantním puškvorcem je v březnu velmi nízký index biodiverzity, přičemž ale vykazuje nejvyšší významnost (abundanci). Brzký počátek růstu puškvorce v březnu je tedy jeho konkurenční výhodou vůči ostatním makrofytům.

*P. arundinacea* je jedna z druhů mokřadních rostlin, která je schopna vytvářet monotypické porosty (Mauer a kol., 2003). Rychlá expanze *P. arundinacea* do různých typů mokřadů je pravděpodobně umožněna jejím klonálním charakterem, morfologickou plasticitou a příznivou odezvou na vysokou dostupnost živin. Mladé ramety, které se objevují ve stinných podmínkách, jsou podporovány dotacemi od rodičovských rostlin. Ve stanovištích, která jsou bohatá na živiny, *P. arundinacea* maximalizuje nadzemní růst, a tím zachycuje i více dopadajícího záření (Maurer a kol., 2002). Významné snížení nadzemní biomasy *P. arundinacea* bylo pozorováno po podstatném snížení dostupnosti záření. Maurer a kol. (2002) uvádí pokles nadzemní biomasy ve skleníkových pokusech o 97 %, po vystavení silnému stínu. Podobné výsledky uvádí Perry, Galatowitsch (2004), kdy byla celková biomasa snížena o 52 % při  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 99 % při  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Průchod záření porostem byl nejvíce redukován u *G. maxima*, přičemž v 0,8 m od povrchu půdy procházelo porostem jen 3,7 % záření. Oproti tomu u *C. canescens* a *P. arundinacea* to bylo 40 % záření. U *P. arundinacea* byl průchod záření porostem ve vzdálenosti 0,2 m od povrchu půdy 7 %.

Při porovnání hodnot LAI z července roku 2013 a 2017 byly pozorovány rozdíly. LAI vzrostl u *P. arundinacea* (z  $2,6 \text{ m m}^{-2}$  na  $4 \text{ m m}^{-2}$ ), *C. acuta* ( $1,7 \text{ m m}^{-2}$  na  $2,3 \text{ m m}^{-2}$ ) a *C. canescens* (z  $1,5 \text{ m m}^{-2}$  na  $1,7 \text{ m m}^{-2}$ ) a poklesl u *G. maxima* (z  $3,2 \text{ m m}^{-2}$  na  $2,5 \text{ m m}^{-2}$ ) i *A. calamus* (z  $2,2 \text{ m m}^{-2}$  na  $1,7 \text{ m m}^{-2}$ ). Soukupová (2002) uvádí LAI u *C. acuta* v terestrických podmínkách  $1,37 \text{ m m}^{-2}$ , v limózních  $1,41 \text{ m m}^{-2}$  a litorálních  $1,82 \text{ m m}^{-2}$ . U *C. canescens* LAI dosahoval v terestrických podmínkách  $1,38 \text{ m m}^{-2}$  a v limózních  $1,96 \text{ m m}^{-2}$ . Vysoké LAI uvádí Danais (1986) u *P. arundinacea* ( $9,2 \text{ m m}^{-2}$ ). Dykyjová (1980) zaznamenala u *A. calamus* limózních podmínkách  $10,2 \text{ m m}^{-2}$  a v litorálních podmínkách  $8,6 \text{ m m}^{-2}$ . Hejný a Husák (1978) uvádí LAI u *G. maxima* v rozmezí  $5-9 \text{ m m}^{-2}$ .

## 6.B Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů

### 6.B.1: Světelná křivka fotosyntézy

#### *Maximální fotosyntetická kapacita*

Maximální rychlost fotosyntézy při světelné saturaci ( $P_{\max}$ ) je důležitým základním parametrem výměny plynu  $\text{CO}_2$ . Nobel (2009) uvádí typickou hodnotu  $P_{\max}$  pro  $\text{C}_3$  rostlinné druhy okolo  $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $P_{\max}$  se liší mezi rostlinami rostoucími ve stinných a slunných stanovištích. U stínomilných bylin se  $P_{\max}$  pohybuje v rozmezí od 2 do  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , zatímco u heliofytů je to 20 až  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Schulze a kol., 1994; Busch, 2001). V mokřadech mírného pásma je průměrná hodnota  $P_{\max}$  obvykle nižší než u travních porostů (Schulze a kol., 1994). Průměrná hodnota  $P_{\max}$  pro suchozemské druhy je asi  $6,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Chapin, Oechel, 1983).

Vysokou hodnotu  $P_{\max}$  pro *G. maxima* uvádí Gloser (1978), která dosahuje  $14,06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Maximální rychlost fotosyntézy u *A. calamus*, který byl pěstován v pobřežních zónách rybníků ve střední Evropě, uvádí Dykyjová (1980) v rozmezí 6,75 až  $14,84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Maximální denní rychlost fotosyntézy  $16,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  vypočtenou z měření na listových terčích uvádí Šetlík a kol. (1960). Podobnou hodnotu  $P_{\max}$   $16,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  uvádí také Ondok a Gloser (1983).  $P_{\max}$  naměřená mnou se pohybovala v rozmezí 9,31 až  $23,97 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  tedy s vyššími maximy, než jaké uvádí Ondok a Gloser (1983).

U ostřic pěstovaných v nadbytku živin (hlavně dusíku) uvádí Gúsewell (2004) hodnoty  $P_{\max}$  5 –  $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ale u ostřic pěstovaných při nízké úrovni živin uvádí  $P_{\max}$  3 –  $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Busch (2001) uvádí přehled maximální rychlosti čisté fotosyntézy u *C. acuta*  $17,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; *C. elata*  $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; *C. riparia*  $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; *C. pilosa*  $9,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; *C. aquatilis*  $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Chapin a Oechel (1983) uvádí průměrnou  $P_{\max}$  *Carex aquatilis* 10,48 a  $10,45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  v mírném alpinském a v subalpinském prostředí.

Sezónní chod čisté fotosyntézy ostřic se liší podle stupně zaplavení (Busch, Lösch, 1999). Ostřice mají vyšší čistou fotosyntézu za podmáčených podmínek než za vysušených podmínek, s maximální rychlostí čisté fotosyntézy v rozmezí 10 až  $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Busch, Lösch, 1999).  $P_{\max}$  *C. acuta* změřená v této práci byla v průměru  $10,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Jednalo se o třetí nejvyšší průměr z pěti zkoumaných druhů rostlin. Poslední dva druhy rostlin (*C. canescens* a *P. arundinacea*) nejsou striktně mokřadními druhy trav, ale mohou po dlouhou dobu růst ve vodou nasycených organických mokřadních půdách a tolerují kolísání hladiny vody. *C. canescens* roste hlavně na vrcholcích

ostřicových bultů (trsů) nebo na vyvýšených místech. *P. arundinacea* roste na březích Prostřední stoky.  $P_{\max}$  u těchto druhů rostlin činila průměrně  $7,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $9,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ondok a Gloser (1983) uvádí  $P_{\max}$  *C. canescens* v rozmezí  $7,02$  až  $11,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Caudle, Maricle (2014) uvádí rychlost čisté fotosyntézy u *P. arundinacea* v rozmezí od  $5$  do  $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ge a kol. (2012) uvádí poněkud vyšší hodnoty  $P_{\max}$  naměřené při kontejnerovém experimentu a to  $12$  až  $17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Waring a Maricle (2012) uvádějí hodnoty  $P_{\max}$  získané při záplavovém experimentu v rozmezí  $9,9$  až  $12,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Gloser (1978) udává čistou rychlost fotosyntézy u *P. arundinacea*  $11,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### Rychlost temnostního dýchání

Rychlost temnostního dýchání ( $R_d$ ) souvisí s vývojem listů (Larcher, 1995) teplotou listu (Zhou a kol., 2007) a jeho celkovým fyziologickým stavem (např. saturace vody, poloha listu na rostlině). Typický rozsah hodnot  $R_d$  u C3 rostlin je  $-0,7$  až  $-2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a u C4 rostlin je od  $-1,4$  do  $-2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Jones, 1992). Nobel (2009) uvádí  $R_d$  C3 rostlin u zidealizované světelné křivky  $-1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   $\text{CO}_2$  s  $P_{\max}$   $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Hodnoty  $R_d$  u mokřadních rostlin se pohybují například u *Schoenoplectus hallii*  $-1,3 \pm 0,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Smith, Houpis, 2004), *Phragmites australis*  $-2,62 \pm 0,11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , *Carex cinerascens*  $-1,58 \pm 0,09 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Li a kol., 2007, 2010), *P. arundinacea*  $-0,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (v kontrolních podmínkách),  $-0,66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (v submerzních podmínkách) (Vervuren a kol., 1999). Široký rozsah  $R_d$  ( $-0,41$  až  $-6,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) je způsoben odlišným tvarem světelných křivek studovaných druhů rostlin. Maximální absolutní hodnoty  $R_d$  byly nalezeny po povodni v červnu a v říjnu u *A. calamus* ( $-6,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a *P. arundinacea* ( $-5,94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Tyto hodnoty  $R_d$  odpovídají hodnotám, které naměřili Ondok a Gloser (1983).

### Maximální kvantový výtěžek

Rozsah maximálního kvantového výtěžku se pohyboval od  $0,051 \mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (foton)}^{-1}$  do jeho teoretické maximální hodnoty  $0,125 \mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (foton)}^{-1}$  (Mejdová a kol., 2021). Nejvyšší průměrný  $\alpha$  byl nalezen v srpnu u *P. arundinacea* a *A. calamus*. Nejnižší hodnota byla nalezena u *C. acuta* a *C. canescens*. Toto zjištění odpovídá tvaru jejich světelných křivek a nízké  $P_{\max}$ .



### Světelný kompenzační bod

Světelný kompenzační bod ( $I_{\text{comp}}$ ) je odvozen od idealizovaného hyperbolického vztahu mezi dopadající PPF<sub>D</sub> a čistou absorpcí CO<sub>2</sub> (fotosyntetická rychlost). Jinými slovy  $I_{\text{comp}}$  vyjadřuje ozáření při níž se rychlost fotosyntézy rovná rychlosti respirace. U C<sub>3</sub> rostlin je průměrně 15 μmol (foton) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> s průměrným rozsahem 8-16 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Nobel, 2009). Nízké hodnoty  $I_{\text{comp}}$  byly pozorovány hlavně u bylinných druhů vyskytujících se v kontrastním světelném prostředí pod listnatým lesním krytem (Hull, 2002).  $I_{\text{comp}}$  obvykle vzrůstá od míst pod hustou korunou směrem k jejímu rozestupu, a to v rozmezí od  $4,2 \pm 2,1$  do  $17,0 \pm 2,9$  μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Wayne, Van Auken 2009).

Hodnoty světelného kompenzačního bodu u vybraných mokřadních druhů rostlin jsou: *Schoenoplectus hallii* 24 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Smith, Houpis 2004); *Phragmites australis* 26,65 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Huang, 2010); *Carex cinerascen* 37,8 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Li a kol., 2007); rod *Carex* 20–70 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Busch, 2001). Záplavy obvykle zvyšují hodnotu  $I_{\text{comp}}$  (Li a kol., 2007; 2010).

Hodnoty  $I_{\text{comp}}$  zkoumaných druhů rostlin jsou v rozsahu uvedeném pro druhy *Carex* (Busch, 2001) a jsou velmi variabilní. Rozsah hodnot  $I_{\text{comp}}$  byl od 7,35 do 31,84 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Nejnižší  $I_{\text{comp}}$  byl nalezen u *C. acuta* a nejvyšší u *A. calamus*.  $I_{\text{comp}}$  může charakterizovat adaptace rostlin na slunná a stinná stanoviště. Listy aklimatizované na stín méně dýchají a jsou méně namáhány světlem než listy aklimatizované na vysoké ozáření (slunné listy). Nízký  $I_{\text{comp}}$  *C. acuta* souvisí se strukturou jejich listů a postavením bází, jež se v ostřicových bultech vzájemně zastiňují. Oproti tomu u *A. calamus*, který má rovné listy a tak zastiňuje své spodní části méně ve srovnání s *C. acuta*.  $I_{\text{comp}}$  odhadovaný z PN/I křivek u pěti zkoumaných mokřadních druhů rostlin je v souladu s ekofyziologickým principem, tedy že  $I_{\text{comp}}$  je nižší u listů přizpůsobených stínu než u listů vystavených přímému slunečnímu záření (Larcher, 1995).

## 6.B.2: Vyhodnocení vlivu prostředí na parametry světelné křivky fotosyntézy

### Teplota

Teplota působí na metabolické procesy prostřednictvím svého působení na reakční kinetiku chemických dějů a na účinnost různých enzymů v nich zapojených. Obecně platí Van't Hoffovo pravidlo poměru reakční rychlosti k teplotě, podle kterého se reakční rychlost procesu s teplotou zvyšuje exponenciálně (van't Hoff, 1898). Koeficient  $Q_{10}$  udává zvýšení rychlosti procesu (respirace) při zvýšení teploty o 10 °C (Pavelka a kol., 2007; Acosta a kol., 2017). Koeficient  $Q_{10}$  metabolických procesů se s teplotou mění. Při nízkých teplotách je vyšší, neboť rychlost limitují zpravidla enzymatické reakce. Zatímco při vysoké teplotě se zmenšuje, protože limitujícím se stávají fyzikální procesy jako je difúze (Larcher, 1995).

Teplota působí na rychlost fotosyntézy prostřednictvím sekundárních procesů. Fotochemický proces je na teplotě téměř nezávislý. Fixace a redukce  $\text{CO}_2$  se při zvyšování teploty zrychlují, až dosáhnou maximální hodnoty. Tato rychlost se pak udržuje v širokém rozsahu teplot. Až když dojde k překročení tepelné hranice, tak se rychlost fotosyntézy rychle snižuje (Larcher, 1995; Nobel, 2009).

Ondok a Gloser (1983) uvádějí  $P_{\max}$  u *C. acuta* pro různé teploty listu (10 °C: 13,63  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 20 °C: 15,91  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 30 °C: 17,05  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Tedy se zvyšující teplotou se rychlost fotosyntézy rovněž zvyšovala. Podobně tomu bylo i v této práci (obrázek B3), kdy za vysoké teploty vzduchu byla  $R_d$  nejvyšší (v absolutní hodnotě).

### Hladina spodní vody

Pro porozumění rozdílům ve fotosyntetické produkci jednotlivých druhů rostlin je důležitá znalost variability půdních a vodních podmínek (Ondok, Gloser, 1983). Společenstva trav zaujímají lépe provzdušněné lokality podél toků. *C. canescens* roste hlavně na ostřicových bultech (trsech) nebo na zvýšených místech. *P. arundinacea* pokrývá břehy bohaté na živiny podél centrálního kanálu (Soukupová, 2002) a je dobře přizpůsobena dočasnému hypoxickému stresu způsobenému povodní (Crawford, 1989). *G. maxima* sousedí se zaplavenými lokalitami (Soukupová, 2002) a vytváří monodominantní porosty v nejvlhčích stanovištích, zatímco *C. canescens* je nejhojnější v nejsušších mikrohabitátech. *C. acuta* zaujímá střední pozice (Ondok, Gloser, 1983). Rozhodující pro populace *C. acuta* a *C. canescens* je konkurence daná vodním režimem stanoviště (Květ a kol., 2002). *C. canescens* je úspěšnější za terestrických podmínek, zatímco *C. acuta* je úspěšnější za limózních podmínek, kdy hladina vody je nad povrchem půdy (Soukupová, 2002). Také Květ a kol. (2002) uvádí

meziroční změnu získaných hodnot i poměr mezi *C. acuta* a jinými druhy (převážně *C. canescens*) v nadzemní biomase, kdy v mokřých letech převládala *C. acuta*, zatímco v suchých letech převládala *C. canescens*. Z vytvořených vegetačních map je zřejmé, že distribuce jednotlivých druhů rostlin ve zkoumané části mokřadu je plně v souladu s tímto tvrzením (obrázek A4).

Obsah vody v půdě je důležitý faktor určující druhové složení společenstva, ale ovlivňuje i fotosyntetickou produkci jednotlivých druhů rostlin. Půdní záplava u mokřadních rostlin snižuje míru fotosyntézy v důsledku uzavírání průduchů a některých metabolických inhibic (např. produkce etylenu snižuje obsah chlorofylu a enzymu Rubisco) (Larcher, 1995).

Fotosyntéza zaplavených rostlin se může vyznačovat vysokou fotorespirací, sníženou rychlostí difúze plynů pod vodou, která vede k relativně nízké koncentraci  $\text{CO}_2$  ve srovnání s vnitřní koncentrací  $\text{O}_2$  (Mommer, Visser, 2005). Colmer a Pendersen (2008) prováděli pokus zaměřený na studium rychlosti fotosyntézy u zaplavených rostlin. Výsledkem pokusu bylo porovnání čisté fotosyntézy za koncentrace  $50 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-3}$  a  $500 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-3}$  při přítomnosti a absenci vzduchového filmu na listech. *P. arundinacea*, *Phragmites australis* a *Typha latifolia* vytvářejí na povrchu zatopených listů vzduchový film z obou stran. *G. maxima* vytváří vzduchový film jen na svrchní straně listu a *A. calamus* vzduchový film nevytváří vůbec. Ponořené rostliny byly umístěny do shodných podmínek ( $275 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-3}$ ;  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ; PhAR  $200 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 16 h světla; 8 h tma) po dobu 2 týdnů (tj. doba, po kterou přetrvává vzduchový film na listech). Při koncentraci  $50 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-3}$  se u *P. arundinacea* se vzduchovým filmem na povrchu listů se 6-ti násobně zvýšila čistá fotosyntéza a u *G. maxima* se zvýšila 1,5krát. Při koncentraci  $500 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-3}$  plynová vrstva zvýšila čistou fotosyntézu u *P. arundinacea* 3,1krát a u *Phragmites australis* 6,8krát.

Během růstové sezóny roku 2013 hladina vody na Mokřých loukách výrazně kolísala (obrázek A1). Rostliny se v červnu musely vyrovnat s povodní, kdy výška hladiny vody dosahovala až 1,75 m nad povrchem půdy, ale také s výrazným suchem, kdy naopak hladina vody zaklesla na -0,42 m pod povrchem půdy. Kolísání hladiny vody během růstové sezóny mělo průkazný vliv na parametr  $P_{\text{max}}$  pouze u *P. arundinacea* a *C. canescens* (tabulka B3). Červnová povodeň průkazně ovlivnila rychlost fotosyntézy *P. arundinacea*. Podobné výsledky našli i Li a kol. (2007), který analyzoval efekt zaplavení půdy na výměnu plynů v listech u *Phragmites australis*, *Carex cinerascens*, a *Hemarthria altissima*. Během zatopení rostlin se snížila rychlost fotosyntézy.

### Vodivost průduchů pro vodní páru v závislosti na fotosyntéze a podmínkách prostředí

Průduchy jsou schopné řídit výměnu plynů ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{O}_2$  aj.) mezi vnitřním prostorem listu a jeho okolím (atmosférou), tak aby byla dosažena nejvyšší možná rychlost fotosyntézy za daných podmínek prostředí (Raschke, 1976; Schulze a kol., 1994; Larcher, 1995). Raschke (1976) uvádí, že vodivost průduchů ( $g_{sw}$ ) je výsledek optimalizace intenzivní výměny  $\text{CO}_2$  z atmosféry a prevence nadměrné ztráty vody. Vodivost průduchů pro vodní páru ( $g_{sw}$ ) úzce souvisí s variabilitou fotosyntézy, zejména za stresových podmínek (např. nedostatečná vlhkost vzduchu), když jsou průduchy uzavřeny. Uzavření průduchu má za následek snížení  $g_{sw}$  a tím i snížení fotosyntézy (Dewar, 1995; Monteith, 1995; Lizana, 2006). Na druhé straně k uzavření průduchů a tím i k poklesu fotosyntézy může dojít při podmáčení/zaplavení (Pezeshki, 2001; Dalmolin a kol., 2013; Zhu a kol., 2016). V této práci bylo zjištěno, že vodivost průduchů během růstové sezóny 2013 byla průkazně ovlivněna kolísáním hladiny vody u všech zkoumaných druhů rostlin (tabulka B5, obrázek A1). Li a kol. (2007) zjistil, že zaplavení půdy způsobilo průkazný pokles  $g_{sw}$  jen u *C. cinerascens*. Také našel přímý vztah mezi  $g_{sw}$  a rychlostí fotosyntézy u všech zkoumaných druhů rostlin. V této práci vztah mezi  $g_{sw}$  a  $P_{max}$  nebyl statisticky průkazný (tabulka B5). Vodivost průduchů ( $g_{sw}$ ) klesala hlavně při vysokém VPD. Rychlost fotosyntézy je relativně málo ovlivněna změnou  $g_{sw}$  kvůli přímému vztahu k saturační kinetice a mezibuněčné koncentraci  $\text{CO}_2$  (Raschke, 1976; Smith, Houpis, 2004). Mokřadní druhy rostlin mají výhodu v tom, že většinou mají dostatek vody v půdním profilu a díky tomu mohou kompenzovat ztráty vody výparem za vysokého VPD během poledne (Smith, Houpis, 2004).

Rozdíl v  $g_{sw}$  mezi jednotlivými obdobími růstové sezóny souvisí s rozvojem a ontogenetickým vývojem listů (Šesták, 1985). Na začátku růstové sezóny (na jaře) bylo  $g_{sw}$  obvykle nižší než na jeho konci (na podzim). Vliv ročního období na  $g_{sw}$  byl průkazný u *P. arundinacea*, *C. acuta* a *C. canescens* (tabulka B5).

## 6.C Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO<sub>2</sub> v ekosystému

### 6.C.1: Mokřad jako „velký list“ („big-leaf“)

Cyklus uhlíku a jeho výměna mezi vegetací (primárními producenty) a atmosférou je klíčovým procesem, jenž je spojený s globální klimatickou změnou (Reichstein a kol., 2013). Jednotlivé procesy výměny a sekvestrace uhlíku vegetací jsou studovány pomocí různých přístupů a metod z teoretického i technického hlediska (Baldocchi a kol., 2001). Často používaným zjednodušujícím přístupem je koncept „velkého listu“ neboli „big-leaf“ přístup, který přirovnává ekosystém k jednomu velkému listu (Sellers a kol., 1992; Pury a Farquhar 1997). Koncept „velkého listu“ se také používá při následném zpracování eddy-kovariančních dat a je spojen se světelnými křivkami fotosyntézy. Technika eddy-kovariance měří čistou ekosystémovou výměnu (NEE) CO<sub>2</sub> jako rovnováhu mezi CO<sub>2</sub> uvolněným dýcháním ekosystému (Re) a fixací CO<sub>2</sub> fotosyntézou. PN/I vztah se používá k oddělení základních procesů (fotosyntetické fixace uhlíku a jeho výdej dýcháním). Tento přístup umožňuje posoudit fotosyntetické parametry celého rostlinného společenství jako u „velkého listu“, aniž by byly známy jednotlivé příspěvky dominantních druhů rostlin tvořících toto společenství (Lasslop a kol., 2010). Znalost fotosyntetických parametrů jednotlivých druhů rostlin umožňuje určit, jak tyto druhy přispívají do fotosyntézy celého „velkého listu“. Variace fotosyntézy „velkého listu“ za různých podmínek prostředí, různého druhového složení a funkční rozmanitosti nám umožňuje popsat a pochopit role jednotlivých druhů ve fotosyntéze celého rostlinného společenství.

Finální PN/I rovnice „velkého listu“ mokřadního ekosystému za celou růstovou sezónu je velmi podobná rovnici *C. acuta* (obrázek B2). Světelné křivky *G. maxima* a *A. calamus* se nacházejí nad PN/I křivkou „velkého listu“, zatímco PN/I křivky *C. acuta*, *P. arundinacea* a *C. canescens* jsou umístěny níže (obrázek B2). PN/I křivky se také lišily v jednotlivých růstových obdobích (obrázek C2). PN/I křivka „velkého listu“ pro celou růstovou sezónu je nad křivkami vypočítanými pro jarní, letní a podzimní růstová období. Druhá nejvyšší rychlost fotosyntézy byla nalezena na jaře. To bylo dáno výskytem puškvorce obecného, jenž je heliofyt (Pai a McCarthy, 2010) a který je fotosynteticky vysoce aktivní na jaře. Jeho růst začíná dříve ve srovnání s ostatními druhy, a tedy není v porostu zastíněn (Pai a McCarthy, 2010; Dykyjová, 1980). Důležitou roli hrála také *G. maxima*, jejíž rychlost fotosyntézy byla nejvyšší na jaře (obrázek B1) a její LAI byl na jaře ze zkoumaných druhů rostlin nejvyšší (obrázek C1). Relativní významnost těchto dvou druhů rostlin se v následujícím letním období snížila. Ostatní dominantní druhy se podílely z 17% až 18% na LAI „velkého listu“ (průměrné LAI bylo 1,75 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>). Během podzimu téměř všechny druhy rostlin začínaly odumírat a tak vztah PN/I byl nejnižší ze všech tří období růstové sezóny.

Světelná křivka fotosyntézy „velkého listu“ byla vážena LAI jednotlivých druhů v roce 2013. Mezi lety 2013 a 2017 došlo ke změně v distribuci a zastoupení jednotlivých zkoumaných druhů rostlin, ale také ke změně LAI (kapitola 5D2). V období 2014-2017 byly zaznamenány extrémní letní teploty a malé úhrny srážek během růstové sezóny. V důsledku toho vzrostla pokryvnost *C. canescens* (z 19% na 29%). Předpokládám tedy, že i světelná křivka „velkého listu“ by pro rok 2017 byla odlišná.

### **6.C.2: Porovnání zjištěných dat o rychlosti čisté fotosyntézy dominantních druhů rostlin s metodou eddy-kovariance**

Od roku 2006 se na ekosystémové stanici na Mokřích loukách kontinuálně měří NEE metodou eddy-kovariance. Výsledky tohoto měření uvádí Dušek a kol. (2009). V roce 2006 byl roční příjem  $\text{CO}_2 - \text{C}$   $199 \text{ g C m}^{-1}\text{rok}^{-1}$  s maximálním čistým příjmem  $\text{CO}_2$   $12\text{-}20 \text{ g CO}_2 - \text{C m}^{-2} \text{den}^{-1}$  a denním průměrným příjmem  $0,53 \text{ g CO}_2 - \text{C m}^{-2} \text{den}^{-1}$ . V roce 2007 to bylo  $220 \text{ g C m}^{-1}\text{rok}^{-1}$ ;  $4\text{-}12 \text{ g CO}_2 - \text{C m}^{-2} \text{den}^{-1}$ ;  $2,74 \text{ g CO}_2 - \text{C m}^{-2} \text{den}^{-1}$ .

Dušek a kol. (2009) také uvádí, že tok uhlíku v mokřadu je ovlivněn denními a sezónními vlivy. Příjem  $\text{CO}_2$  ekosystémem se výrazně zvyšuje po východu slunce. Kompenzační bod se pohybuje při ozářenosti  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , průměrně v 05:30 místního času. Příjem  $\text{CO}_2$  se poté zvyšuje se slunečním zářením a vrcholí při maximálním slunečním záření v poledne. Sezónním vlivem jsou např. povodně, které přímo ovlivňují tok plynů mezi ekosystémem a atmosférou. V jejich důsledku dochází k snížení výměny  $\text{CO}_2$ .

Při porovnání rychlosti fotosyntézy vybrané části porostu a NEE byl pozorován podobný sezónní průběh, nicméně rychlost fotosyntézy byla výrazně vyšší. Výrazný rozdíl v hodnotách fotosyntézy a NEE je daný tím, že v NEE je zahrnuta respirace ekosystému (rostliny, půda), zatímco v měření fotosyntézy na úrovni listu je zahrnuta pouze respirace samotného listu. Dalším vysvětlením je zjednodušení měření fotosyntézy, která nebere v potaz vliv zastínění rostlin při průchodu záření porostem. Nicméně charakter denního průběhu fotosyntézy a NEE byl velmi podobný. Determinační koeficient tohoto vztahu se pohyboval kolem  $R^2=0,859 - 0,998$ .

## 6.D Produkční charakteristika porostu

### 6.D.1: Stanovení koeficientu obratu *C. acuta* a určení translokace látek na konci růstové sezóny

Sezónní průběhy vývoje listů a biomasy (obrázek D1 a D2) ukazují některé nové aspekty v produkční ekologii vysokých ostřic. Zprvé, sezónní maximální suchá hmotnost jednotlivých označených odnoží stanovené nedestruktivním způsobem měření, je dosažena v různých termínech měření pro vegetativní a generativní odnože. Zadruhé, nevyčíslená hmotnost sušiny chybějících listů může způsobit podhodnocení roční nadzemní čisté primární produkce. Oba dva tyto aspekty mohou být důležité při odhadu čisté roční nadzemní produkce na základě jednoho vzorku odebraného v době sezónní maximální nadzemní biomasy.

Rozdíl v dynamice růstu vegetativních a generativních odnoží (obrázek D1) souvisí s jejich rolí v krátkém životním cyklu druhu (Bernard, 1975; Soukupová, 1988; Honissová, 2012; 2015). Vegetativní odnože mají převážně fotosyntetickou funkci, tj. vytvářejí a akumulují asimiláty. Ke konci růstové sezóny se část asimilátů i mobilních živin přemísťuje do podzemních částí rostlin a přes zimu se ukládají jako rezervy. Následující rok na jaře tyto re-mobilizované rezervy pravděpodobně podporují rychlý růst generativních odnoží. Generativní odnože tak mohou brzy na jaře začít kvést a na začátku léta produkovat semena. Tento předpoklad podporuje i Bausenwein a kol. (2001), který studoval translokaci dusíku mezi odnožemi dvou trvalých druhů trav. Dospěl k závěru, že vegetativní odnože jsou zdrojem dusíku, zatímco generativní odnože ho spotřebovávají.

Hejný a kol. (1981) uvádí koeficient obratu  $1,15 \text{ roku}^{-1}$  u společenstva *Caricetum gracilis*. Zjistila jsem poněkud vyšší koeficienty obratu pro stejné společenstvo ve stejné geografické oblasti. To může to být způsobeno probíhající eutrofizací stanoviště (Prach, 2008) případně metodickými rozdíly.

Ztráta hmotnosti sušiny (obrázek D3) a pokles hmotnosti odumřelých listů (tabulky D3, D4) naznačují, že mobilní organické látky a minerální živiny obsažené v živých listech byly před odumřením přemístěny do podzemních částí. Kombinované výsledky v tabulkách 1 a 2 v publikaci Chapin a kol. (1986) uvádějí, že 20 až 30 % sušiny může být přemístěno z odumírajících listů na konci růstové sezóny. Tato hodnota je podobná odhadované 20 % translokaci v této studii.

## 6.D.2: Produkční charakteristika porostu Mokřých luk

Jedny z nejstarších dat o dynamice produkce biomasy v porostu Mokřých luk u Třeboně uvádí Přibáň a Ondok (1980). Na počátku vegetace roku 1977 činila hmotnost živé biomasy  $60 \text{ g m}^{-2}$ , v období červen až srpen to bylo  $600 \text{ g m}^{-2}$  a na konci růstové sezóny (pozdní podzim) klesla na  $400 \text{ g m}^{-2}$ . Množství stařiny se pohybovalo v rozmezí  $700\text{-}1200 \text{ g m}^{-2}$ .

Studiem porostu metodou produkční ekologie se na Mokřých loukách zabývala celá řada autorů, např. Ondok, Gloser, 1983; Květ, Westlake, 1998; Soukupová, 2002; Květ a kol., 2002; 2008; Honissová 2012; Honissová a kol., 2015, Kuncová, 2009; Hovorka, 2012 aj. Kuncová (2009) uvádí maximální nadzemní biomasu *C. acuta* v roce 2008  $550,8 \text{ g m}^{-2}$ . Hovorka (2012) uvádí celkovou nadzemní biomasu pro rok 2010  $558,22 \text{ g m}^{-2}$  a pro rok 2011  $638,78 \text{ g m}^{-2}$ . V této práci byla naměřená červencová hodnota nadzemní biomasy *C. acuta*  $217 \text{ g m}^{-2}$ , *P. arundinacea*  $206 \text{ g m}^{-2}$ , *G. maxima*  $198 \text{ g m}^{-2}$  a *C. canescens*  $116 \text{ g m}^{-2}$  a *A. calamus*  $375 \text{ g m}^{-2}$ .



## 7. ZÁVĚR

V porostu Mokřých luk u Třeboně je výměna uhlíku (C) ve formě CO<sub>2</sub> mezi ekosystémem a atmosférou měřena metodou eddy-kovariace (EC). Metoda EC přistupuje k ekosystému jako k hypotetickému velkému listu („big-leaf“ přístup). Tento přístup ovšem nedokáže stanovit, jakou měrou se jednotlivé druhy rostlin podílejí na výměně C porostem. Porost mokřadního ekosystému je tvořen 5-ti dominantními druhy rostlin (ostřice štíhlá – *Carex acuta*, chrastice rákosovitá – *Phalaris arundinacea*, zblochan vodní – *Glyceria maxima*, puškvorec obecný – *Acorus calamus* a třtina šedavá – *Calamagrostis canescens*), které mají odlišné produkční a fotosyntetické parametry. Zjištěné odlišnosti souvisí s různým významem jednotlivých druhů v poutání a celkové sekvestraci C ve formě CO<sub>2</sub> v mokřadním ekosystému.

Rychlost fotosyntézy se mezi zkoumanými druhy rostlin průkazně lišila v parametru P<sub>max</sub>. Podle tohoto parametru můžeme zkoumané druhy rostlin rozdělit do tří skupin. *A. calamus* a *G. maxima* tvořili první skupinu, s nejvyšší hodnotou P<sub>max</sub> (průměrně 16,61 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a 18,36 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Druhá skupina, tvořená *P. arundinacea* a *C. acuta*, dosáhla průměrné hodnoty P<sub>max</sub> 9,41 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a 10,83 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. *C. canescens* spadala do třetí skupiny s nejnižší průměrnou hodnotou P<sub>max</sub> 7,02 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Chod parametrů fotosyntézy během růstové sezóny kolísal (obrázek B1). Všeobecně lze tvrdit, že P<sub>max</sub> byla vyšší na počátku léta a poté se postupně snižovala. Vyšší R<sub>d</sub> byla pozorována např. na začátku růstové sezóny; po povodni a především na konci růstové sezóny. I<sub>comp</sub> byl ovlivněn množstvím dopadajícího slunečního záření (PPFD) na porost. Vyšší PPFD zapříčinilo i vyšší hodnotu I<sub>comp</sub>. Při zhodnocení vlivu podmínek prostředí na parametry světelné křivky bylo pozorováno, že při zvyšující se teplotě se zvyšovala i rychlost fotosyntézy. Průkazný vliv na parametr P<sub>max</sub> mělo i kolísání hladiny vody u *P. arundinacea* a *C. canescens*. P<sub>max</sub> u *P. arundinacea* byla také průkazně ovlivněna červnovou povodní. Vodivost průduchů neměla vliv na parametr P<sub>max</sub>, byla však průkazně ovlivněna hladinou vody u všech zkoumaných druhů rostlin. U *P. arundinacea*, *C. canescens* a *C. acuta* byla g<sub>sw</sub> ovlivněna také obdobím růstové sezóny.

Světelná křivka fotosyntézy „velkého listu“ mokřadního ekosystému se lišily v jednotlivých periodách růstové sezóny. Nejvyšší dosažená rychlost fotosyntézy byla nalezena pro celou růstovou sezónu. Následovaly křivky jarní, letní a podzimní s nižšími hodnotami P<sub>max</sub>. Většina rozdílů mezi parametry světelných křivek pro jednotlivá období nebyla významná. Nalezen byl pouze statisticky průkazný rozdíl (p < 0,05) u I<sub>comp</sub> v letním a podzimním období. Světelná křivka „velkého listu“ fotosyntézy byla vážena LAI jednotlivých druhů v roce 2013. Mezi lety 2013 a 2017 došlo ke změně v distribuci a procentuálním zastoupení jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. Všeobecně se dá

tvrdit, že v tomto období byly naměřeny extrémní letní teploty a malé úhrny srážek během růstové sezóny. V důsledku toho vzrostla pokrývnost *C. canescens* (z 19% na 29%). Předpokládám tedy, že světelná křivka „velkého listu“ pro rok 2017 by byla odlišná.

Při porovnání rychlosti fotosyntézy vybrané části porostu a NEE byl pozorován podobný charakter sezónního a denního průběhu, nicméně rychlost fotosyntézy byla výrazně vyšší. Výrazný rozdíl v hodnotách fotosyntézy a NEE je hlavně daný tím, že v NEE je zahrnuta respirace ekosystému (rostliny, půda), zatímco v měření fotosyntézy na úrovni listu je zahrnuta pouze respirace samotného listu.

Produkce živé nadzemní biomasy se mezi zkoumanými druhy lišila. V červenci roku 2017 byla u *A. calamus* 375 g m<sup>-2</sup>, *C. acuta* 217 g m<sup>-2</sup>, *P. arundinacea* 206 g m<sup>-2</sup>, *G. maxima* 198 g m<sup>-2</sup> a *C. canescens* 116 g m<sup>-2</sup>. Při porovnání hodnot LAI z července roku 2013 a 2017 byly pozorovány rozdíly. LAI vzrostl u *P. arundinacea* (z 2,6 m m<sup>-2</sup> na 4 m m<sup>-2</sup>), *C. acuta* (1,7 m m<sup>-2</sup> na 2,3 m m<sup>-2</sup>) a *C. canescens* (z 1,5 m m<sup>-2</sup> na 1,7 m m<sup>-2</sup>) a poklesl u *G. maxima* (z 3,2 m m<sup>-2</sup> na 2,5 m m<sup>-2</sup>) a *A. calamus* (z 2,2 m m<sup>-2</sup> na 1,7 m m<sup>-2</sup>). Koeficient obratu vegetativních odnoží *C. acuta* v roce 2013 činil 1,41 rok<sup>-1</sup> a generativních odnoží 1,03 rok<sup>-1</sup>. Translokace mobilních organických látek a minerálních živiny do podzemních částí rostliny na konci růstové sezóny byla odhadnuta na 20 %.

## 8. POUŽITÁ LITERATURA

Acosta, M., Juszczak, R., Chojnicki, B., Pavelka, M., Havránková, K., Lesny, J., et al., 2017. CO<sub>2</sub> fluxes from different vegetation communities on a peatland ecosystem. *Wetlands* **37**, 423-435.

Aerts, R., 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials. Are there general patterns? *Journal of Ecology* **84**, 597-608.

Anderson, J. E., Reznicek, A. A., 1994. *Glyceria maxima* Poaceae in New England. *Rhodora* **96**, 97-101.

Araus, L. J., Alegre, L., Tapia, L., Calafell, R., Serret, M. D., 1986. Relationships between Photosynthetic Capacity and Leaf Structure in Several Shade Plants. *American Journal of Botany* **73**, 1760-1770.

Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J., et al., 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of European forests. the EUROFLUX methodology. *Adv.Ecol.Res.* **30**, 113-75.

Balátová-Tuláčková, E., 1978. Die Nass und Feuchtwiesen Nordwest-Böhmens mit besonderer Berücksichtigung Der Magnocaricetalia-Gesellschaften. Rozpr. Českoslov. Akad. Věd, Řada Mat. Přír. Věd.

Baldocchi, D. et al., 2001. FLUXNET. A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society* **82**, 2415-2434.

Baldocchi, D. D., 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems. past, present and future. *Global Change Biology* **9** 4, 479-492.

Baly, E.C. 1935. The kinetics of photosynthesis. *Proc. roy. Soc. London B* **117**, 218-239.

Bates, D. M. & Watts, D. G., 1988. *Nonlinear regression analysis and its applications*. Wiley.

Bausenwein, U., Millard, P., Raven, J.A., 2001. Remobilized old-leaf nitrogen predominates for spring growth in two temperate grasses. *New Phytologist* **152**, 283-290.

Belyea, L. R., Malmer, N., 2004. Carbon sequestration in peatland. patterns and mechanisms of response to climate change. CARBON SEQUESTRATION IN PEATLAND. *Global Change Biology* **10**, 1043-1052.

Bernard, J.M., 1975. The life history of shoots of *Carex lacustris*. *Can. J. Bot.* **53**, 256-260.

Bohn, T. J. et al., 2007. Methane emissions from western Siberian wetlands. heterogeneity and sensitivity to climate change. *Environ. Res. Lett.* **2**, 1-9.

Brix, H., 1990. Uptake and photosynthetic utilization of sediment-derived carbon by *Phragmites australis* Cav. Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany*, **38**, 377-389.

- Brix, H., 1994. Functions of Macrophytes in Constructed Wetlands. *Water Science and Technology* 29, 71-78.
- Buell, M. F., 1935. Seed and Seedling of *Acorus calamus*. *Botanical Gazette* 96, 758-765.
- Burba, G., 2013. Eddy covariance method. for scientific, industrial, agricultural, and regulatory applications ; a field book on measuring ecosystem gas exchange and areal emission rates. LI-COR® Biosciences, 331 pp.
- Busch, J., 2001. Characteristic values of key ecophysiological parameters in the genus *Carex*. *Flora* 196, 405–430.
- Busch, J., Lösch, R., 1999. The gas exchange of *Carex* species from eutrophic wetlands and its dependence on microclimatic and soil wetness conditions. *European Water Resources and Climate Changes Processes* 24, 117–120.
- Campbell, S., Higman, P., Slaughter, B., Schools, E., 2010. A Field Guide to Invasive Plants of Aquatic and Wetland Habitats for Michigan. Michigan DNRE, Michigan State University Extension, Michigan Natural Features Inventory. 90 pp.
- Caudle, K.L., Maricle, B.R., 2014. Physiological relationship between oil tolerance and flooding tolerance in marsh plants. *Environmental and Experimental Botany* 107, 7–14.
- Chambers, J. M. *Software for data analysis. programming with R*. Springer, 2008.
- Chapin, F. S., Oechel, W. C., 1983. Photosynthesis, respiration, and phosphate absorption by *Carex Aquatilis* ecotypes along latitudinal and local environmental gradients. *Ecological Society of America* 64, 743 –751.
- Chapin, F.S., III, Shaver, G. R., Kedrowski, R. A., 1986. Environmental Controls Over Carbon, Nitrogen and Phosphorus Fractions in *Eriophorum Vaginatum* in Alaskan Tussock Tundra. *Journal of Ecology* 74, 167-195.
- Chmura, G.L., Anisfeld, S.C., Cahoon, D.R., Lynch, J.C., 2003. Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global Biogeochemical Cycles* 17.
- Čížková, H., 2004. Carbon cycle and budget in wetlands. Collection of Scientific Papers, Faculty of Agriculture in České Budějovice. Series for Crop Science 21 3, 265–268.
- Čížková, H., 2006. Faktory ovlivňující dynamiku porostů rákosu obecného *Phragmites australis* [CAV.] Trin. ex Steudel v kulturní krajině. Habilitační práce, fakulta Zemědělská, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Čížková, H., Šantrůčková, H., 2006. Procesy spojené s eutrofizací mokřadů. *Živa* 5, 201-204.
- Čížková-Končalová H., 1993. Hranice přizpůsobení mokřadních travin k životu v zaplavené půdě Kandidátská disertační práce, Botanický ústav AV ČR, Úsek ekologie rostlin, Třeboň.

- Čížková, H., Vlasáková, L., Květ, J., 2019. Mokřady. Ekologie, ochrana a udržitelné využívání. Vydání první. České Budějovice. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 2017. 631 stran. Episteme. edice Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Natura. ISBN 978-80-7394-658-6.
- Clarke, A., Lake, P. S., O'Dowd, D. J., 2004. Ecological impacts on aquatic macroinvertebrates following upland stream invasion by a ponded pasture grass *Glyceria maxima* in southern Australia. *Marine and Freshwater Research* **55** 7, 1-5.
- Colmer, T. D., Penderson, O., 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants. gas films improve CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> exchange. *New Phytologist* **177**, 918–926.
- Crawford, R.M.M., 1989. Studies in Plant Survival. Ecological Case Histories of Plant Adaptation to Adversity. Oxford; Boston. Blackwell Scientific Publications, 296 pp.
- Dalmolin, A. C., et al., 2013. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. *Photosynthetica*. **51**, 379–386.
- Danais, M., 1986. The Influence of Some Environmental Factors on the Production of *Carex vesicaria* and *Phalaris arundinacea*. *Vegetatio* **67**, 45-56.
- Dewar, R.C., 1995. Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell & Environment* **18**, 365–372.
- 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. *Agriculture and Forestry Meteorology* **149**, 1524–1530.
- Dušek, J., Čížková, H., Stellner, S. et al., 2012. Fluctuating water table affects gross ecosystem production and gross radiation use efficiency in a sedge-grass marsh. *Hydrobiologia* **692**, 57–66
- Dušek, J., Stellner, S., Komárek, A., 2013. Long-term air temperature changes in a Central European sedge-grass marsh. *Ecohydrology* **6**, 182–190
- Dušek, J., Hudecová, Š., Stellner, S., 2017. Extreme precipitation and long-term precipitation changes in a Central European sedge-grass marsh in the context of flood occurrence. *Hydrological Sciences Journal* **62**, 1796–1808.
- Dušek, J., Dařenová, E., Pavelka, M., Marek, M.V., 2020. Methane and carbon dioxide release from wetland ecosystems, in. Climate Change and Soil Interactions. *Elsevier*, 509–553. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818032-7.00019-9>.
- Dykyjová, D., 1980. Production Ecology of *Acorus calamus*. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **15**, 29-57.
- Dykyjová, D., 1989. Metody produkční ekologie. In Dykyjová D eds. Metody studia ekosystémů. Academia, Praha, s. 303.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S., Weih, M., 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol.* **143**, 177-189.

- Emerson, R., 1958. The Quantum Yield of Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **9**, 1–24.
- Ge, Z-M., Zhou, X., Kellomäki, S., Peltola, H., Biasi, C., Shurpali, N., Martikainen, P.J., Wang, K-Y., 2012. Measured and modeled biomass growth in relation to photosynthesis acclimation of a bioenergy crop Reed canary grass under elevated temperature, CO<sub>2</sub> enrichment and different water regimes. *Biomass and Bioenergy* **46**, 251–62.
- Gill. *Gill Instruments Limited* [online]. ©2021 [cit. 2021-10-31]. Dostupné z. <http://gillinstruments.com/>.
- Gloser, J., 1978. Net photosynthesis and dark respiration of reed estimated by gas-exchange measurements. In: Dykyjová, D., Květ, J., Ed., *Pond Littoral Ecosystems. Structure and Functioning.* - Heidelberg, Berlin et New York, Ecological Studies, **28**, 227- 234.
- Gloser, J., 1989. Fotosyntéza a respirace. In Dykyjová D eds.. *Metody studia ekosystémů.* Academia, Praha, 349-350pp.
- Gorham, E., 1991. Northern peatlands. role in the carbon cycle and probable responses to climate warming. *Ecol. Appl.* **1**, 182–195.
- Gries, C., Kappen, L., Losch, R., 1990. Mechanism of Flood Tolerance in Reed, *Phragmites australis* Cav. Trin. ex Steudel. *The New Phytologist*, **114 (4)**, 589–593.
- Güsewell, S., 2004. High nitrogen. Phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist* **166**, 53 –550.
- Hejný, S., Květ, J., Dykytová, D., Marshall, E. J. P., Ondok, J.P., 1981. Survey of biomass and net production of higher plant communities in fishpond. *Folia Geobot Phytotaxonomica* **16**, 73–94.
- Hejný, S., 1990. Dynamic Changes in the Macrophyte Vegetation of South Bohemian Fishponds after 35 Years Source. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **25**, 245–255.
- Hejný, S., et al., 2000. *Rostliny vod a pobřeží.* East West Publishing, Praha.
- Hejný, S., Husák, Š., 1978. Higher plant communities. In: Dykyjová, D., Květ, J. *Pond littoral ecosystems. Structure and functioning.* – Heidelberg, Berlin et New York, **28**, 24–64.
- Hollander, M., Wolfe, D. A. Chicken, E., 2014. *Nonparametric statistical methods.* John Wiley & Sons, Inc.
- Holubičková, B., 1959. Příspěvek ke studiu rašeliništní vegetace. I. Mokrý louky u Třeboně A contribution to the study of moorland vegetation. I. Mokrý louky near Třeboň. *Sborník Vysoké Školy Zemědělské v Praze*, 257–285.
- Honissová, M., 2012. *Obrat nadzemní biomasy dominanty ostřicového slatiniště [Diplomová práce].* Jihočeská univerzita.
- Honissová, M., Hovorka, F., Kuncová, Š., Moulisová, L., Vítková, J., Plsová, M., Cizek, J., & Čížková, H., 2015. Seasonal dynamics of biomass partitioning in a tall sedge, *Carex acuta* L. *Aquatic Botany* **125**, 64-71.

Hovorka, F., 2012. Dynamika nadzemní biomasy ostřicového slatiniště [Diplomová práce]. Jihočeská univerzita.

Hroudová, Z., Zákravský, P., 2002. Littoral Plant Communities and Soils. 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, 195-209.

Huang, J., Wang, S., Yan, L., Zhong, Q., 2010. Plant photosynthesis and its influence on removal efficiencies in constructed wetlands. *Ecological Engineering* **36**, 1037-1043.

Hull, J.C., 2002. Photosynthetic Induction Dynamics to Sunflecks of Four Deciduous Forest Understory Herbs with Different Phenologies. *International journal of plant sciences* **163**, 913-924.

Hütsch, B.W., 2001. Methane oxidation in non-flooded soils as affected by crop production — invited paper. *European Journal of Agronomy* **14**, 237-260.

Jackson M. B., Colmer T. D., 2005. Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany* **96**, 501-505.

Jakrlová, J., 1987. Destruktivní stanovení nadzemní biomasy. In Rychnovská M. eds.. Metody studia travinných ekosystémů. Academia, Praha, 56-64.

Jakrlová, J., 1989. Primární produkce. In Dykyjová D. eds. Metody studia ekosystémů. Academia, Praha, 304-330

Jassby, A.D., Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **21**, 540-547.

Jeník, J., 1983. Mokré louky u Třeboně. modelová lokalita biosférického fondu. In: Jeník J., Květ J. eds.. Studie zaplavovaných ekosystémů u Třeboně. Studie ČSAV 4/83, Academia, Praha, s. 9-17.

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, s. 11-18.

Jeon, S. H., Kim, H., Nam, J. M., & Kim, J. G., 2013. Habitat characteristics of sweet flag *Acorus calamus* and their relationships with sweet flag biomass. *Landscape and ecological engineering* **9** 1, 67-75.

Jones, H.G., 1992. Plants and Microclimate A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. 2nd Edition, Cambridge University Press, 190 pp.

Káplová, M., Edwards, K., Květ, J., 2011. The effect of nutrient level on plant structure and production in a wet grassland. A field study. *Plant Ecology* **212**, 809-819.

Keddy, P.A., 2000. Wetland Ecology. Principles and Conservation, Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK; New York, NY.

Kljun, N., Calanca, P., Rotach, M.W., Schmid, H.P., 2015. A simple two-dimensional parameterisation for Flux Footprint Predictions FFP. *Geoscientific Model Development* **8**, 3695-3713.

- Končalová, H., 1990. Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids. limitations and drawbacks. *Aquatic Botany* **38** 1, 127-134.
- Kormann, R., Meixner, F. X., 2001. An analytical footprint model for non-neutral stratification. *Boundary-Layer. Meteorology* **99**, 207–224.
- Kotowski, W., Van Diggelen, R., 2004. Light as an Environmental Filter in Fen Vegetation. *Journal of Vegetation Science* **15**, 583-594.
- Kuncová, Š., 2009. Nadzemní produkce porostu zaplavované louky s dominantní ostřicí štíhlou [Diplomová práce]. Jihočeská univerzita.
- Květ, J., Nečas, J., Ondok, J. P., 1971. Metody růstové analýzy studijní zpráva. Ústav vědeckotechnických informací, Praha, 53 pp.
- Květ, J., Dušek, J., Husák, Š., 1999. Vascular plants suitable for wastewater treatment in temperate zones, in: Nutrient Cycling and Retention in Natural and Constructed Wetland. 101–110.
- Květ, J., Jeník, J., 2002. Development of IBP and MAB studies in the Třeboň basin biosphere reserve. 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. UNESCO, Paris and Parthenon, Boca Raton, 19-27.
- 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.
- Květ, J., Pokorný, J., Čížková, H., 2008. Carbon accumulation by macrophytes of aquatic and wetland habitats with standing water. *Proc. Nat. Acad. Sci. India B* **78** Suppl, 91–98.
- Květ, J., Westlake, D. F., 1998. Primary production in wetlands. In: Westlake D. F., Květ J., Szczepanski. The Production Ecology of Wetlands. Cambridge University Press, Cambridge., 78–168.
- Kyei-Boahen, S., Lada, R., Astatkie, T., Gordon, R., Caldwell, C., 2003. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. *Photosynthetica* **41**, 301-305.
- Lambert, J.M., 1947. *Glyceria Maxima* Hartm. Holmb. *Journal of Ecology* **34**, 310–344.
- Larcher, W., 1995. Physiological plant ecology. Berlin. Springer, 3. ISBN 3–540-58116–2.
- Lasslop, G. et al., 2010. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach. critical issues and global evaluation. *Global Change Biology* **16**, 187–208.
- Leverenz, J.W., Jarvis, P.G., 1979. Photosynthesis in Sitka spruce VIII. The effects of light flux density and direction on the rate of photosynthesis and the stomatal conductance of needles. *J. appl. Ecol.* **16**, 919-932.



- Leverenz, J.W., Falk, S., Pilström, C-M., Samuelsson G., 1990. The effects of photoinhibition on the photosynthetic light-response curve of green plant cells *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta* **182**, 161-168.
- Leverenz, J.W., 1995. Shade Shoot Structure of Conifers and the Photosynthetic Response to Light at Two CO<sub>2</sub> Partial Pressure. *Functional Ecology* **9**, 413-421.
- Lewis, M. R., Smith, J. C., 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Mar. Exil. Hog. Ser.* **13**, 99-102.
- Li, M., Yang, D., Li, W., 2007. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. *Photosynthetica* **45**, 222–228.
- Li, M., Hou, G., Yang, D., Deng, G., Li, W., 2010. Photosynthetic traits of *Carex cinerascens* in flooded and nonflooded conditions. *Photosynthetica* **48**, 370–376.
- LI-COR Biosciences. Using the LI-6400 Version 5. LI-COR Bioscience, Inc., Lincoln, NE, USA 2004.
- Lin, S-T., Guan, B. T., Chang, T-Y., 2008. Fitting Photosynthesis Irradiance Response Curves with Nonlinear Mixed-effects Models. *Taiwan J For Sci.* **23**, 55-69.
- Lizana, C., et al., 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* **57** 3, 685–697
- Lloyd, J., Taylor, J.A., 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* **8**, 315.
- Lobo, F. de A., Barros, M. P., Dalmagro, H. J., Dalmolin, â. C., Pereira, W. E., Souza, é. C., Vourlitis, G. L., Rodríguez Ortíz, C. E., 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel — a critical look at the models. *Photosynthetica* **51**, 445–456.
- Lyster, S., Prince Philip, H.R.H., 1985. International Wildlife Law. An Analysis of International Treaties Concerned with the Conservation of Wildlife. Cambridge University Press, Cambridge.
- Marek, V. M., 2009. Fyziologie rostlin pro biofyziky. Přírodovědecká fakulta Palackého univerzity Olomouc, Olomouc, 147 pp.
- Marschall, M., Proctor, C.F., 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Ann. Bot.* **94**, 593-603.
- Marshall, B., Biscoe, P.V., 1980. A model for C<sub>3</sub> leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *J. exp. Bot.* **120**, 29-39.
- Mauder, M., Foken, T., 2004. Documentation and instruction manual of the eddy covariance software package TK2. Arbeitsergebn, Univ Bayreuth, Abt Mikrometeorol, ISSN 1614-8916. 26.42 pp
- Mauder, M., Foken, T., 2011. Documentation and Instruction Manual of the Eddy Covariance Software Package TK2. Arbeitsergebnisse, Universität Bayreuth, Abteilung Mikrometeorologie, ISSN 1614-8916. 46. 10.5194/bg-5-451-2008.
- Maurer, D. A., Zedler, J. B., 2002. Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and clonal growth. *Oecologia*, **131** 2, 279-288.

- Maurer, D. A., Lindig-Cisneros, R., Werner, K. J., Kercher, S., Miller, R., Zedler, J. B., 2003. The replacement of wetland vegetation by reed canarygrass *Phalaris arundinacea*. *Ecological Restoration*, **21** 2, 116-119.
- McDonald, K. C., 2009. Mapping Boreal Wetlands, Open Water, and Seasonal Freeze-Thaw Status for Assessment of Land-Atmosphere Carbon Exchange. *K&C Science Report – Phase 1*, 1-22.
- McCree, K.J., 1972. Action Spectrum, Absorptance and Quantum Yield of Photosynthesis in Crop Plants. *Agricultural Meteorology* **9**, 191-216.
- Mejdová, M., Dušek, J., Foltýnová, L., Macálková, L., Čížková, H., 2021. Photosynthetic parameters of a sedge-grass marsh as a big-leaf. effect of plant species composition. *Sci Rep* **11**, 3723. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82382-2>.
- Miller, R., 2011. Carbon Gas Fluxes in Re-Established Wetlands on Organic Soils Differ Relative to Plant Community and Hydrology. *Wetlands* **31**, 1055–1066.
- Mitsch W. J., Gosselink J. G., 1993. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold Company, New York. s. 722.
- Mommer, L., Visser, E. J. V., 2005. Underwater Photosynthesis in Flooded Terrestrial Plants. A Matter of Leaf Plasticity. *Annals of Botany* **96**, 581–589.
- Monteith, J. L., 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell & Environment*. **18**, 357–364.
- Nárt, L., 1999. Fotosyntéza. In: Procházka, S., ed. *Fyziologie rostlin*. 1. Praha. Academia, 1999. ISBN 8020005862.
- Nátr, L., 2005. Rozvoj trvale neudržitelný. UK v Praze, Praha. 102 pp.
- Nobel, P.S., 2009. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Fourth Edition, Elsevier Science, 414 pp.
- Novitzki, R.P., Smith, R.D., Fretwell, J.D., 1993. Restoration, creation, and recovery of wetlands. Wetlands functions, values and assessment. National Water Summary on Wetland Functions. United States Geological Survey Water Supply Paper, 2425. *US Geological Survey USGS*.
- Ögren, E., 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiol.* **101**, 1013-1019.
- Ögren, E., Evans, J. R., 1993. Photosynthetic light-response curves. I. The influence of CO<sub>2</sub> partial pressure and leaf inversion. *Planta* **189**, 182-190.
- Ondok, J. P., 1975. Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* TRIN. IV. Stochastic model. *Photosynthetica*. **9** 2, 201-210.
- Ondok, J. P., 1977. Regime of global and photosynthetically active radiation in helophyte stands. Academia Praha, Praha. 112 s.
- Ondok, J. P., Gloser, J., 1983. Leaf Photosynthesis and Dark Respiration in a Sedge-Grass Marsh 1. Model for Mid-Summer Conditions. *Photosynthetica*. **7**, 77–86.

- Pai, A., McCarthy, B. C., 2005. Variation in shoot density and rhizome biomass of *Acorus calamus* L. with respect to environment. *Castanea* **70** (4), 263-275.
- Pai, A., B.C. McCarthy., 2010. The influence of environmental factors on the germination of *Acorus calamus* seeds. *Seed Science & Technology* **38**. 390-398.
- Pavelka, M., Acosta, M., Marek, M. V., Kutsch, W., Janous, D., 2007. Dependence of the Q10 values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant Soil* **292**, 171-179.
- Pavelka, M., Dařenová, E., Dušek, J., 2016. Modeling of soil CO<sub>2</sub> efflux during water table fluctuation based on in situ measured data from a sedge-grass marsh. *Applied Ecology and Environmental Research* **14**, 423-437.
- Perry, L. G., Galatowitsch, S. M., 2004. The influence of light availability on competition between *Phalaris arundinacea* and a native wetland sedge. *Plant Ecology* **170** 1, 73-81.
- Pezeshki, S. R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. exp. Bot.* **46**, 299-312.
- Pokorný J., Kučerová A., 2000. Monitoring klimatu a atmosférických depozic v CHKO Třeboňsko. In: Pokorný J., Šulcová J., Hátle M., Hlásek J., eds.. Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika po dvaceti letech. ENKI, o.p.s., Správa CHKO Třeboňsko a MaB, 87-91.
- Pokorný, J., Květ, J., Čerovská, K., 2002. The Role of Wetlands in Energy and Material Flows in the Landscape. 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, 445-462.
- Pokorný, J., Květ, J., Rejšková, A., Brom, J., 2010. Wetlands as energy-dissipating systems. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology* **37**, 1299-1305.
- Prach, K., 1993. Vegetational changes in a wet meadow complex, South-Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobot Phytotax.* **28**, 1-13.
- Prach, K., 2008. Vegetation changes in a wet meadow complex during the past half-century. *Folia Geobotanica* **43**, 119-130.
- 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.
- Přibáň, K., Ondok, J. P., 1980. The daily and seasonal course of evapotranspiration from a central European sedgegrass-marsh. *Journal of Ecology* **68**, 547-559.
- Prieto, J. A., Giorgi, G. E., Peña, P. J., 2010. Modeling photosynthetic-light response on Syrah leaves with different exposure. *Vitis* **49**, 145-146.
- Pury, D. de & Farquhar, G. D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment* **20**, 537-557.
- Ralph, P. J., Gademann, R., 2005. Rapid light curves. A powerful tool assesses photosynthetic activity. *Aquatic Botany* **82**, 222-237.

- Ramsarská úmluva o mokřadech. *Ministerstvo životního prostředí*, ©2008–2020 [online]. [cit. 2020-01-11]. Dostupné z. [http://www.mzp.cz/cz/ramsarska\\_umluva\\_o\\_mokradech](http://www.mzp.cz/cz/ramsarska_umluva_o_mokradech).
- Raschke, K., 1976. How Stomata Resolve the Dilemma of Opposing Priorities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*. **273**, 551–560.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biol.* **11** (9), 1424–1439.
- Reichstein, M. et al., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* **500**, 287–295.
- Rybník Rožmberk. *Třeboňský kapr* [online]. Rybářství Třeboň, ©2016 [cit. 2017-08-07]. Dostupné z. <http://www.trebonskykapr.cz/rybnik-rozMBERK>
- Rychnovská, M., 1976. Transpiration in Wet Meadows and Some Other Types of Grassland. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **11**, 427–432.
- Rychnovská M. Ed., 1987. *Metody studia travinných ekosystémů*. Academia, 269 pp.
- Schulze, E.-D., Kelliher, F.M., Koerner, C., Lloyd, J., Leuning, R., 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition. A global ecology scaling exercise in *Annual Review of Ecology and Systematics*. ed. Fautin, D.G. 629–660.
- Schulze, E.-D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K., 2005. *Plant Ecology*. Berlin, Springer Verlag. 702 pp.
- Sellers, P. J., Berry, J. A., Collatz, G. J., Field, C. B., Hall, F. G., 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* **42**, 187–216
- Šesták, Z., 1985. *Photosynthesis during leaf development*. Academia, Praha, 396 pp.
- Šetlík, I., Bartoš, J., Kubín, A., 1960. Photosynthesis in leaf disks as a measure of photosynthetic capacity in crop plants. *Biol. Plant* **2**, 292–307.
- Singsaas, E.L., Ort, D.R., DeLucia, E.H., 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia* **128**, 15–23.
- Sjögersten, S., Black, C.R., Evers, S., Hoyos-Santillan, J., Wright, E.L., Turner, B.L., 2014. Tropical wetlands. A missing link in the global carbon cycle?. Carbon cycling in tropical wetlands. *Global Biogeochemical Cycles* **28**, 1371–1386.
- Skillman, J. B., 2008. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis. not yet out of the dark. *Journal of Experimental Botany*, **59** 7, 1647–1661.
- Smith, E. L., 1936. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proceedings, National academy of sciences USA* **22**, 504–511.

- Smith, M., Wu, Y., Green, O., 1993. Effect of light and water-stress on photosynthesis and biomass production in *Boltonia decurrens* Asteraceae, a threatened species. *American Journal of Botany* 80 8. 859-864.
- Smith, M., Houppis, J.L., 2004. Gas exchange responses of the wetland plant *Schoenoplectus hallii* to irradiance and vapor pressure deficit. *Aquatic Botany* 79, 267–275.
- Smith, N.G., Dukes, J.S., 2013. Plant respiration and photosynthesis in global-scale vegetation models. Incorporating acclimation to temperature and CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* 19. 45-63.
- Sorrell, B. K, Brix, H., 2012. Gas exchange and growth responses to nutrient enrichment in invasive *Glyceria maxima* and native New Zealand *Carex* species. *Aquatic Botany* **103**, 37-47.
- Soukup, A., Votrubova, O., Čížková, H., 2000. Internal segmentation of rhizomes of *Phragmites australis*. protection of the internal aeration system against being flooded. *New phytologist*, **145** 1, 71-75.
- Soukupová L., 1986. Strategie mokřadních travin. Kandidátská disertační práce, Botanický ústav ČSAV Třeboň.
- Soukupová, L., 1988. Short life-cycles in two wetland sedges. *Aquat. Bot.* **30**, 49-62.
- Soukupová, L., 1992. *Calamagrostis Canescens*. Population Biology of a Clonal Grass Invading Wetlands. *Oikos* **63**, 395–401.
- Soukupová, L., 1994. Allocation Plasticity and modular structure in Clonal graminoids in response to waterlogging. *Folia Geobot.* **29**, 227–236.
- Soukupová, L., 2002. Life strategy 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*. CRC Press, Boca Raton, 255-267.
- Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.* **7**, 137-150.
- Thornley, J. H. M., 1998. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Ann. Bot.* **81**, 421-430.
- Tichá, I., Čatský, J., Hodáňová, D., 1985. Gas exchange and dry matter accumulation during leaf development. In: Šesták, Z. D., 1985. *Photosynthesis during leaf development*, Academia, Praha, 157–216.
- Hoff, J. H., Lehfeldt, R. A., 1898. *Lectures in theoretical and physical chemistry. Part I. chemical dynamics*. London. Edward Arnold.
- Vartapetian B.; Jackson M., 1996. Plant Adaptations to Anaerobic Stress. *Annals of Botany* **79**, 3-20.
- Vervuren, P.J.A., Beurskens, S.M.J.H., Blom, C.W.P.M., 1999. Light acclimation, CO<sub>2</sub> response and long term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant, Cell and Environment* **22**, 959-968.

- 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.
- Vymazal, J., 2010. Constructed Wetlands for Wastewater Treatment. *Water* **2**, 530–549.
- Vymazal, J., Kröpfelová, L., 2005. Growth of *Phragmites australis* and *Phalaris arundinacea* in constructed wetlands for wastewater treatment in the Czech Republic. *Ecological Engineering* **25**, 606–621.
- Waring, E.F., Maricle, B.R., 2012. Photosynthetic variation and carbon isotope discrimination in invasive wetland grasses in response to flooding. *Environmental and Experimental Botany* **77**, 77–86.
- Wayne, E.R., Van Auken, O.W., 2009. Light responses of *Carex planostachys* from various microsites in a *Juniperus* community. *Journal of Arid Environments* **73**, 435–43.
- Wei, H., Cheng, S., He, F., Liang, W., & Wu, Z., 2014. Growth responses and adaptations of the emergent macrophyte *Acorus calamus* Linn. to different water-level fluctuations. *Journal of freshwater ecology* **29** 1, 101-116.
- Wen-J. Z., et al., 2008. Estimating organic carbon storage in temperate wetland profiles in Northeast China. *Geoderma* **146**, 311–316.
- Westlake, D. F., 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In: Goldman Ch. R. Primary productivity in aquatic environments. Proceedings of an I. B. P. PF symposium. Pallanza, 229–248.
- Whitting, G. J., Chanton, J. P., 2001. Greenhouse carbon balance of wetlands. Methane emission versus carbon sequestration. *Tellus* **53B**, 521-528.
- World Meteorological Organization. WMO, 2020. WMO Greenhouse Gas Bulletin 2020 2020, 9.
- Wu, J., Guan, D., Sun, X., Zhang, M., Shi, T., Han, S., Jin, Ch., 2006. Photosynthetic characteristics of dominant three species and canopy in the broadleaves Korean pine forest of Changbai Mountains. *Science in China Series D. Earth Science* **49**, 89-98.
- Ye, Z.-P., 2007. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica* **45**, 637-640.
- Zhang, W-J., Xiao, H-A., Tong, Ch-L., et al., 2008. Estimating organic carbon storage in temperate wetland profiles in Northeast China. *Geoderma* **146** (1–2), 311-316.
- Zhou, X., Liu, X., Wallace, L.L., Luo, Y., 2007. Photosynthetic and respiratory acclimation to experimental warming for four species in a tallgrass prairie ecosystem. *Journal of Integrative Plant Biology* **49**, 270–81.
- Zhu, M., Li, F. H., Shi, Z. S., 2016. Morphological and photosynthetic response of waxy corn inbred line to waterlogging. *Photosynthetica* **54**, 636-640.

# 9. PŘÍLOHY

## Příloha 1: Poster z conference European chapter meeting v Padově 1.-4.9.2013.

2013 SWS European Chapter Meeting, Padua, Italy 1-4 September, 2013



### TURNOVER OF ABOVEGROUND BIOMASS OF CAREX ACUTA, A DOMINANT OF A SEDGE-GRASS MARSH

Markéta Honissová<sup>1,2</sup>, Hana Čížková<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> University of South Bohemia, Faculty of Agriculture, Studentská 13, České Budějovice 370 05, Czech Republic

<sup>2</sup> Global Change Research Centre AS CR, v.v.i., Bělá 986/4a, Brno, 603 00, Czech Republic

#### INTRODUCTION

This work was part of research focused on the role of plants in the carbon budget of a temperate herbaceous wetland. This study aims at estimating the turnover of aboveground biomass of the dominant sedge species (*Carex acuta* L.) in a sedge-grass marsh, the Wet Meadows near the town of Třeboň, Czech Republic.

#### LOCALITY

The wetland Wet Meadows is a sedge-grass marsh of 450 ha situated near the town of Třeboň, Czech Republic. The wettest part of the wetland, which has not been mown for at least 50 years, has a distinct stand structure of hummocks and hollows. The hummocks are formed by tussocks of *Carex acuta*. The vegetation is formed mainly by tall sedges (*Carex acuta*, *Carex vesicaria*) and wetland tolerant grasses.

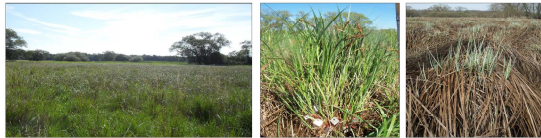


Fig. 1: Wet Meadows with *Carex acuta* (vegetation season 2011).

#### MATERIALS

*Carex acuta* is a perennial rhizomatous plant characterized by a shortened stem with meristems that produce long leaves. The plant has a short and a long life-cycles. The short life-cycle represents an ontogenetic development of one tiller and takes 2 years. The tillers evolve as vegetative in the first vegetation season and usually bear seeds and die out in the second. The long life-cycle includes the formation of a new genet from a seed and its further development into a tussock.

#### METHODS

Both destructive and non-destructive measurements were taken on 9 sampling dates from April to November 2011. Non-destructive measurement took place in three tussocks where 54 tillers (33 vegetative - V and 21 generative - G tillers) were marked. The measurement included length of the tiller (from base to top of the longest leaf) and numbers of live, dead and missing leaves. If a dead leaf occurred, it was cut off and its dry weight was determined. The destructive measurement consisted of cutting off tillers (min. 15 V, 10 G) in a close vicinity of the three tussocks. All leaves were numbered from the oldest to the youngest. The leaves were then cut off and sorted into categories by number (separately for live and dead leaves). After that the real numbers were assigned to them according to the average values recorded on the non-destructively measured tillers. The turnover coefficient was estimated as ratio net primary production and biomass. Net primary production was estimated as sum of all live, dead, and missing leaves and either the base of the vegetative tiller or the stem and inflorescence of the generative tiller. Biomass was estimated as sum of all parts found on the tiller at the time of measurement.

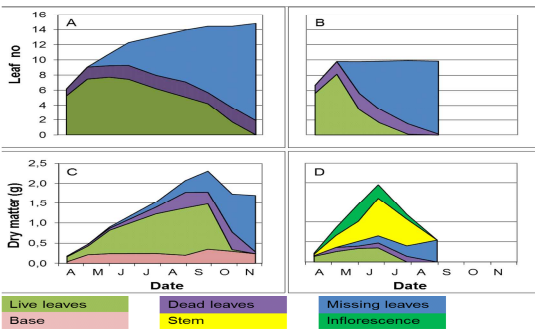


Fig. 2: Average number of different sorts of leaves (live, dead and missing) of vegetative (A) and generative (B) tillers. Average dry weight of different sorts of leaves and base of vegetative tillers (C) and stem and inflorescence of generative tillers (D).

#### RESULTS

Vegetative tillers produced on average 14 leaves during the vegetation period and reached their seasonal maximum dry weight at the end of September. The average dry weight of all leaves produced by that time was 1.96 g per tiller and the average total dry weight (including base) was 2.31 g. Generative tillers developed fast at the beginning of the vegetation season but died out soon after seed development in July. They produced on average 10 leaves and reached their seasonal maximum dry weight at the end of June. The average dry weight of all leaves produced was 0.65 g at that time and the average total dry weight was 1.95 g per tiller (Fig. 2).

The development of dry weight of live leaves of vegetative tillers had a typical trend. The first section of trend took from the beginning of the vegetation period to end of July. During this section the leaves developed fast and typically outgrew older leaves by the time of the next measurement. The second section of this trend took from August to end of the vegetation season. The younger leaves did not outgrow older leaves. Maximum dry weight was achieved by 8th to 10th leaves (0.45 to 0.5 g) in August. Generative tillers had a different trend of dry weight development. They formed on average 10 leaves (maximum 12 leaves) at the beginning of May. The development of 1st to 9th leaves was similar (0.03 to 0.04 g), but 10th to 12th leaves were insufficiently developed. Maximum dry weight (0.17 to 0.2 g) was achieved at the end of June (Fig. 3).

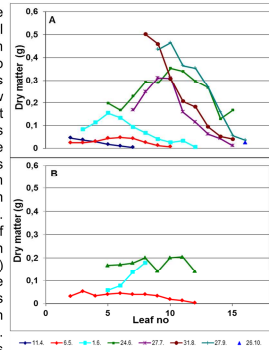


Fig. 3: Average dry weight of live leaves of vegetative (A) and generative (B) tillers.

#### CONCLUSIONS

The turnover coefficient of vegetative tillers was 1.24 year<sup>-1</sup> and 1.30 year<sup>-1</sup> for leaves and whole tillers, respectively. The turnover coefficient of generative tillers was 1.38 year<sup>-1</sup> and 1.10 year<sup>-1</sup> for leaves and whole tillers, respectively (Fig. 4).

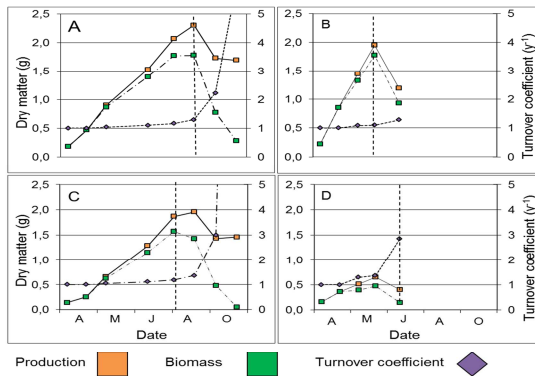


Fig. 4: Aboveground primary production, live biomass and turnover coefficient of whole vegetative (A) and generative (B) tillers and their leaves (C - vegetative, D - generative).

#### Acknowledgements

The authors gratefully acknowledge the financial support of research provided by projects GA ČR P504/11/1151 (The role of plants in the greenhouse gas balance of a sedge fen).

## Příloha 2: Výběr vhodného modelu pro fitování světelných křivek (PN/I) fotosyntézy

### Příloha 2A: Rovnice modelů

Pro fitování (PN / I) křivek lze použít mnoho matematických modelů. V této studii byly vybrány následující modely:

#### Rektangulární hyperbola

$$(1) Pn = \frac{\alpha * I * P_{\max}}{\alpha * I + P_{\max}} - R_d$$

$$(2) Pn = \frac{\alpha * I * P_{\max}}{\sqrt{\alpha^2 * I^2 + P_{\max}^2}} - R_d$$

#### Exponenciální model

$$(3) Pn = P_{\max} \left[ 1 - \exp\left(\frac{-\alpha * I}{P_{\max}}\right) \right] - R_d$$

#### Non-rektangulární hyperbola

$$(4) Pn = \frac{\alpha * I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha * I + P_{\max})^2 - 4\theta * \alpha * I * P_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

#### Ye model

$$(5) Pn = \alpha_{(1-I_{comp})} * \frac{1 - \beta * I}{1 + \gamma * I} * (I - I_{comp}) - R_d$$

(Legenda uvedena pod tabulkou č. 1)

Z těchto modelů byl zvolen ten, který vykazoval nejnižší hodnoty z následujících statistických parametrů: MSE, RMSE, RRMSE, MAE a nejvyšší hodnotu efektivity (EF) a BIAS. Data byla vyhodnocena Mgr. Lenkou Macálkovou pomocí statistického softwaru R verze 3.6.11.

Statistické parametry a rovnice výpočtu

$$\text{Mean square error} \quad MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (o_i - p_i)^2$$

$$\text{Root mean square error} \quad RMSE = \sqrt{MSE}$$

$$\text{Relative root mean square error} \quad RRMSE = \frac{RMSE}{\bar{o}}$$



Mean absolute error

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |o_i - p_i|$$

Effectivity

$$EF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (o_i - p_i)^2}{\sum_{i=1}^n (o_i - \bar{o})^2}$$

BIAS

$$bias = \bar{o} - \bar{p}$$

kde  $o_i$  jsou pozorované hodnoty,  $p_i$  jsou fitované hodnoty,  $n$  je počet pozorování,  $\bar{o}$  je průměr pozorovaných hodnot a  $\bar{p}$  je průměr fitovaných hodnot. Nejvhodnějším modelem byl stanoven model non-rektangulární hyperboly (Tabulka S1).

**Příloha 2B:** Údaje o četnosti výskytu jednotlivých modelů pro fitování PN / I křivek a jejich celkový součet pro pět zkoumaných druhů rostlin během růstové sezóny 2013. Nejvhodnější model je označen tučně.

Model	Četnost výskytu jednotlivých modelů					Celkem
	Rostlinný druh					
	<i>Phalaris</i>	<i>Carex</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Acorus</i>	<i>Calamagrostis</i>	
Rektangulární hyperbola (1)	0	0	1	1	0	2
Rektangulární hyperbola (2)	1	0	1	2	2	6
Exponenciální model (3)	5	1	2	0	2	10
<b>Non-rektangulární hyperbola (4)</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>32</b>
Ye model (5)	3	6	3	1	2	15

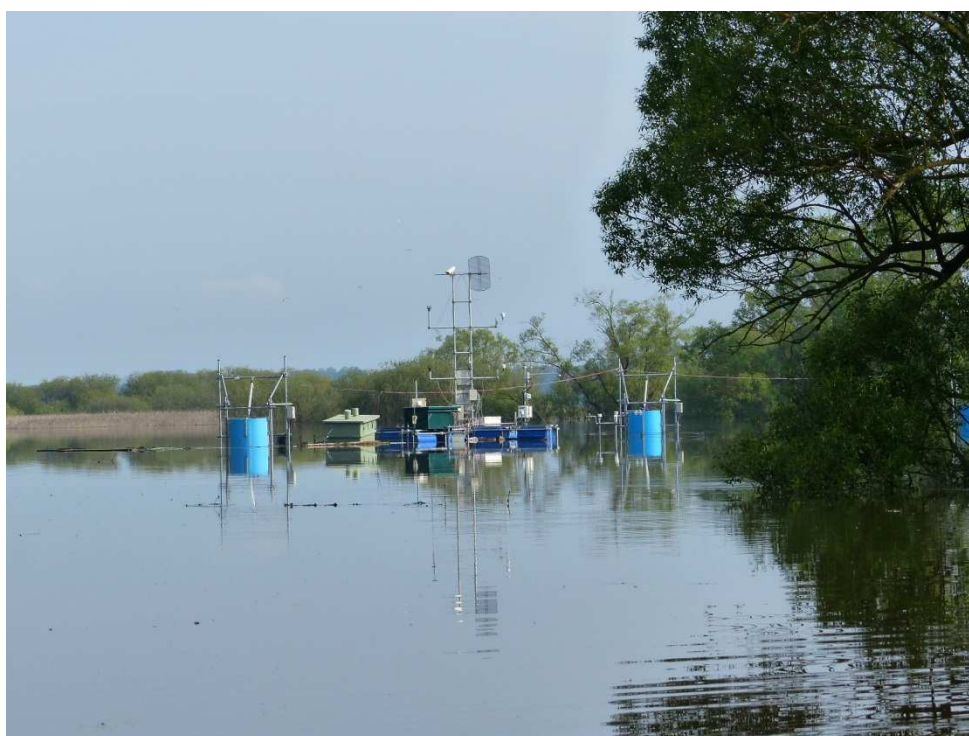
### Příloha 3: Fotografie



Příloha 3.1: Měření světelných křivek fotosyntézy na listech chrastice (*Phalaris arundinacea*) přenosným systémem pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA).



Příloha 3.2: Měření světelných křivek fotosyntézy na listech ostřice (*Carex acuta*) přenosným systémem pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA).



Příloha 3.3: Povodeň na Mokrých loukách v červnu 2013, Foto Ing. Stanislav Stellner.





Příloha 3.4: Porost ostřicové louky na lokalitě „Mokré louky u Třeboně“ v předjaří 2017.



Příloha 3.5: Mokré louky u Třeboně v jarním období 2013, pohled na označený bult *Carex acuta*.





Příloha 3.6: Mokrý louky u Třeboně v srpnu 2013.



Příloha: 3.7:Mokrý louky u Třeboně na podzim v září 2013.





Příloha 3.8: Mokré louky u Třeboně během pozdního podzimu v listopadu 2009, kdy je výrazné tmavé zbarvení *C. acuta*.



Příloha 3.9: Pohled na eddy-kovarianční a meteorologickou stanici na Mokřých loukách u Třeboně (Listopad 2011).

**Příloha 4:** Pokryvnost jednotlivých druhů rostlin (*Pha*- *P. arundinacea*, *Car*- *C. acuta*, *Ac*- *A. calamus*, *Gly*- *G. maxima*, *Cal*- *C. canescens*) v 5° intervalech.

<i>Interval</i>	<b>Plocha (m<sup>2</sup>)</b>					<i>Interval</i>	<b>Plocha (m<sup>2</sup>)</b>				
	<i>Pha</i>	<i>Car</i>	<i>Ac</i>	<i>Gly</i>	<i>Cal</i>		<i>Pha</i>	<i>Car</i>	<i>Ac</i>	<i>Gly</i>	<i>Cal</i>
0°-5°	53,8	73,4	10,0	58,7	5,0	180°-185°	173,8	24,1	0,0	0,0	53,0
5°-10°	42,8	63,4	17,8	63,3	20,6	185°-190°	150,1	18,9	0,0	0,0	103,6
10°-15°	19,8	57,9	31,3	57,9	38,1	190°-195°	138,5	17,1	0,0	0,0	108,9
15°-20°	17,6	60,5	30,8	73,0	42,8	195°-200°	158,6	24,3	0,0	0,0	77,5
20°-25°	17,8	62,9	32,0	126,8	38,8	200°-205°	206,6	91,1	0,0	0,0	85,2
25°-30°	49,8	69,2	28,2	170,5	40,3	205°-210°	176,1	116,4	0,0	0,0	50,1
30°-35°	126,5	119,6	5,8	114,7	34,2	210°-215°	178,0	189,3	0,0	0,0	35,1
35°-40°	128,1	70,7	0,1	72,2	31,9	215°-220°	150,1	259,8	0,0	0,0	80,9
40°-45°	154,4	105,7	0,1	87,7	50,5	220°-225°	111,5	189,2	0,0	0,0	113,4
45°-50°	157,9	83,7	0,0	97,3	55,8	225°-230°	77,0	244,1	0,0	0,0	100,6
50°-55°	126,5	59,7	0,0	109,0	59,7	230°-235°	7,5	218,4	0,0	6,1	112,4
55°-60°	138,2	49,3	0,0	81,6	49,3	235°-240°	18,4	213,9	0,0	16,6	56,9
60°-65°	138,0	47,8	0,0	84,4	47,8	240°-245°	16,1	203,3	0,0	14,0	66,9
65°-70°	137,1	46,5	0,0	71,0	43,9	245°-250°	30,7	136,3	0,0	25,2	51,2
70°-75°	153,8	64,5	0,0	57,4	33,1	250°-255°	37,8	82,0	0,0	67,6	52,6
75°-80°	173,4	71,9	0,0	38,0	37,1	255°-260°	20,1	115,7	0,0	119,1	47,4
80°-85°	159,2	61,6	0,0	30,8	31,1	260°-265°	5,8	108,2	0,7	113,8	70,6
85°-90°	134,5	56,1	0,0	27,5	27,7	265°-270°	2,6	100,7	3,4	92,7	56,5
90°-95°	153,5	83,2	0,0	21,5	29,2	270°-275°	24,9	103,5	7,5	80,5	18,1
95°-100°	166,6	101,8	0,0	22,5	35,1	275°-280°	50,6	74,8	6,1	55,7	7,0
100°-105°	166,2	96,1	0,0	28,0	91,2	280°-285°	39,5	61,2	3,6	58,6	4,2
105°-110°	157,8	98,1	0,0	23,4	104,5	285°-290°	34,6	51,7	4,0	55,9	4,4
110°-115°	162,8	84,4	0,0	17,8	120,3	290°-295°	32,2	50,4	4,1	63,0	4,7
115°-120°	214,6	73,0	0,0	14,6	114,6	295°-300°	28,9	46,3	3,3	52,6	3,7
120°-125°	221,6	91,8	0,0	7,8	110,1	300°-305°	38,6	47,3	4,7	61,5	5,0
125°-130°	242,7	96,6	0,0	5,9	125,1	305°-310°	31,7	35,7	4,0	62,5	4,3
130°-135°	246,5	48,9	0,0	8,9	172,5	310°-315°	31,9	36,3	4,4	54,3	4,5
135°-140°	247,8	26,5	0,0	8,5	163,3	315°-320°	21,3	24,1	2,8	67,6	2,9
140°-145°	212,9	168,2	0,0	9,1	59,7	320°-325°	9,1	12,1	3,1	77,6	3,2
145°-150°	131,9	137,4	0,0	5,2	38,5	325°-330°	9,4	13,7	4,3	87,3	4,6

<i>150°-155°</i>	135,0	123,4	0,0	4,0	85,5	<i>330°-335°</i>	7,9	10,9	3,0	89,7	3,2
<i>155°-160°</i>	126,2	101,5	0,0	0,3	109,9	<i>335°-340°</i>	7,8	12,1	4,3	92,8	4,5
<i>160°-165°</i>	106,4	73,7	0,0	0,0	94,3	<i>340°-345°</i>	6,5	11,2	4,7	103,1	4,9
<i>165°-170°</i>	128,9	89,6	0,0	0,0	81,8	<i>345°-350°</i>	7,3	11,6	4,3	95,0	4,5
<i>170°-175°</i>	139,4	57,1	0,0	0,0	78,5	<i>350°-355°</i>	13,1	26,8	4,1	97,0	4,2
<i>175°-180°</i>	163,6	34,1	0,0	0,0	93,9	<i>355°-360°</i>	22,5	49,9	12,2	59,8	4,1