

Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích

Biologická fakulta

Magisterská diplomová práce

**PRODUKCE A DEKOMPOZICE RAŠELINÍKŮ
NA HORSKÉM VRCHOVIŠTI**

Tomáš Hájek

Školitel: RNDr. Lenka Papáčková, CSc.

Konzultant: RNDr. Jan Květ, CSc.

České Budějovice

2002

Hájek, T., 2002. Produkce a dekompozice rašeliníků na horském vrchovišti. [*Sphagnum* production and decomposition on a mountain raised bog. MSc. Thesis, in Czech]. – Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANOTACE

Differences in growth, production, decomposition, decomposition rate and decomposability, and their spatial and temporal dynamics were investigated in six dominant *Sphagnum* species on a Central European mountain patterned mire. These characteristics are referred to the formation of hummock-and-hollow microtopography.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně s použitím citovaných zdrojů

V Českých Budějovicích 8. ledna 2002

Práce byla zajištěna z prostředků grantu Grantové agentury České republiky č. 206/99/1411 “Biotické, mikroklimatické a mikrohydrologické interakce při genezi horských rašelinišť”, který byl udělen RNDr. Lence Papáčkové, CSc., Botanický ústav Příhonice.

PODĚKOVÁNÍ

Mé poděkování patří především mé školitelce, RNDr. Lence Papáčkové, CSc., za vedení práce a zajištění nadstandardních pracovních podmínek v terénu. Dále děkuji mému konzultantu a učiteli RNDr. Janu H. Květovi, CSc. za mnoho podnětů.

Za pomoc se statistickým zpracováním výsledků děkuji RNDr. Tomáši Frantíkovi a Prof. RNDr. Janu Š. Lepšovi. CSc. Můj dík za ochotu a trpělivost si rozhodně zaslouží personál Společné knihovny biologických pracovišť AV ČR a BF JU a Knihovny Botanického ústavu AV ČR. Za finanční podporu práce a příjemné prostředí děkuji též své Katedře botaniky. A Davidovi díky za pročtení celé práce.

V neposlední řadě děkuji své rodině a Janě za především morální podporu.

ABSTRACT

Growth, production, decomposition and decomposability of six dominant *Sphagnum* species (*S. fuscum*, *S. rubellum* as hummock species, *S. capillifolium* in bog-lagg, *S. magellanicum* in carpets, *S. majus* as hollow species and the aquatic form of *S. cuspidatum*) were investigated in the Central European mountain patterned mire (Rokytecká slat', Bohemian Forest).

In the seasons of 2000 and 2001, net primary production ranged between 200 and 300 g·m⁻²·y⁻¹. No differences were found among the studied *Sphagnum* species, probably due to high biomass (bulk density of upper 1 cm of plant) of slowly-growing species (*S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. magellanicum*). Biomass correlated positively with stem densities of *Sphagnum* carpets; both characteristics were very high in hummocks of *S. fuscum*, where they reached to 543 g·m⁻²·cm⁻¹ and 1217 ind·dm⁻¹, respectively, and are comparable with growth performance of this species in climatically severe environments.

The variability in seasonal growth rate of *Sphagnum* species, studied in five subsequent seasons (summer and autumn 2000 and spring, summer and autumn 2001) was the highest in hummock species *S. fuscum* and *S. capillifolium* and in aquatic form of *S. cuspidatum*. All species showed the highest growth rate during the wet summer 2001, no differences of growth rate among species were observed in autumn 2000, autumn 2001 and spring 2001.

Decomposition was investigated by means of litter-bag method for dry dead material of six *Sphagnum* species and cellulose. Samples were exposed for 0.4; 1.0 and 1.4 year. Decay of six *Sphagnum* species and its rate didn't differ significantly among species' microhabitats (*S. majus* 25 %, *S. cuspidatum* 13 % and 21 % y⁻¹ the other species), but that of cellulose were slower in hollow and pool microhabitat of *S. majus* and *S. cuspidatum*. Decomposition rates and *Sphagnum* decomposability, defined as the ratio between lost mass of *Sphagnum* and cellulose (%), were higher in wet environments of *S. majus* and *S. cuspidatum* but decreased quickly after first months of exposure. Due to their differences in decomposability *Sphagnum* species are supposed to be responsible in differentiated development and maintenance of coexisting hummocks and hollows.

OBSAH

ABSTRACT	3
1. ÚVOD.....	5
2. CÍLE	9
3. MATERIÁL A METODY	10
3.1 LOKALITA.....	10
3.1.1. Lokalizace.....	10
3.1.2. Charakteristika rašeliniště.....	10
3.1.3. Klima	10
3.1.4. Vegetace	11
3.2 STUDOVANÉ DRUHY	11
3.2.1. <i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.....	12
3.2.2. <i>Sphagnum rubellum</i> Wils.	12
3.2.3. <i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.....	12
3.2.4. <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.....	13
3.2.5. <i>Sphagnum majus</i> (Russow) C. Jens.....	13
3.2.6. <i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.....	13
3.3 POUŽITÉ METODY	14
3.3.1. Výběr ploch	14
3.3.2. Měření faktorů prostředí.....	14
3.3.3. Produkce	14
3.3.4. Dekompozice.....	19
3.3.5. Statistické vyhodnocení dat	22
4. VÝSLEDKY	23
4.1 PRODUKCE	23
4.1.1. Charakteristiky porostů rašeliníků, roční přírůstek a produkce.....	23
4.1.2. Sezónní dynamika růstu.....	25
4.2 DEKOMPOZICE.....	27
4.2.1. Dekompozice mezi druhy a mikrostanovišti	27
4.2.2. Rozložitelnost rašeliníků	30
5. DISKUSE	31
5.1 POUŽITÉ METODY	31
5.1.1. Produkce	31
5.1.2. Dekompozice	32
5.2 KVANTIFIKACE	33
5.2.1 Produkce	33
5.2.2 Dekompozice	38
5.2.3 Produkčně-dekompoziční bilance.....	42
6. ZÁVĚR.....	44
7. LITERATURA.....	45

1. ÚVOD

Rašeliniště jsou mokřadní respektive semiterestrické ekosystémy, ve kterých dlouhodobě převládá velikost produkce organické hmoty nad její dekompozicí, čímž dochází k její akumulaci v podobě rašeliny. V případě akumulace rašeliny je rozhodujícím činitelem velmi pomalá dekompozice biomasy (CLYMO 1984), která je ze značné části tvořena odumřelými stélkami rašeliníků. Rašeliníky jsou mechy, které jsou morfologicky i ekofyziologicky výborně adaptované na prostředí rašelinišť, biotop, který si samy vytvořily. Rozšíření vrchovištních rašelinišť i rašeliníků je určeno klimatickou predispozicí – srážkami převyšujícími potenciální evapotranspiraci (RUUHIJÄRVI 1960; GIGNAC 1993).

Rašeliníky na bultech a ve šlencích

Během růstu rašeliniště často dochází k nejednotnému vývoji jeho povrchu, jehož výsledkem je mozaika vertikálně členěného mikroreliefu. Na takovémto strukturovaném rašeliništi je nejvýznamnějším ekologickým gradientem hloubka podzemní vody, se kterou se přítomné rostliny vyrovnávají ekofyziologickými adaptacemi (CRAWFORD 1983), konkurenčními strategiemi (RYDIN 1993b, SVĚTLÍKOVÁ 2001), a tím i výsledným druhovým složením v jednotlivých mikrostanovištích.

Pro zjednodušení se dále omezím na dva základní typy mikrostanovišť – bulty a šlenky. Vyvýšená sušší mikrostanoviště, bulty, jsou porostlá dosti odlišnými druhy mechorostů i cévnatých rostlin než mokré sníženiny mezi bulty – šlenky (např. RYDIN 1993a – review – rašeliníky).

Rozložení nik rašeliníků podél gradientu hloubky podzemní vody bylo tématem mnoha prací (nověji např. ANDRUS et al. 1983; VITT & SLACK 1984; OKLAND 1990; GIGNAC 1992; NORDBAKKEN 1996; BRAGAZZA 1997). Šlenky jsou osídleny druhy sekce Cuspidata, které mají schopnost rychlého růstu v poměrně rozvolněných porostech, které jim však neumožňují dostatečně zadržovat vodu při periodickém vysychání stanoviště, které proto mohou tolerovat (WAGNER & TITUS 1984; SAGOT & ROCHEFORT 1996). Na opačné straně stojí omezenou dostupností vody limitované bulty, které mohou být odkázané pouze na srážky (CLYMO & HAYWARD 1982). Jsou osídlovány především druhy sekce Acutifolia, které jsou adaptovány růstem v hustých kompaktních porostech efektivně zadržujících a vedoucích vodu. Bultové rašeliníky přirůstají ve srovnání se šlenkovými pomalu (např. CLYMO 1970; FERGUSON & LEE 1983; LINDHOLM & VASSANDER 1990), a to i ve stejných laboratorních podmínkách (GERDOL 1995).

Konkurencí a koexistencí rašeliníků se dlouhodobě zabývá Rydin (RYDIN 1993a – review). Základní niky bultových druhů mají na vodním gradientu široké amplitudy a zcela překrývají niky druhů šlenkových. Bultové druhy mohou, ale i nemusí být ve šlencích konkurenčně vyloučeny šlenkovými druhy (RYDIN & McDONALD 1985). Na bultech ale ke konkurenci bultových a šlenkových druhů nedochází, protože sem nezasahuje základní nika morfologicky neadaptovaných šlenkových druhů (RYDIN 1987). Výjimkou potvrzující toto pravidlo jsou vtroušené rostlinky šlenkových druhů v bultech, které zde jednotlivě přežívají díky horizontálnímu přísunu vody z okolního hustého porostu bultového druhu (RYDIN 1985).

Teorie cyklické regenerace vs. dlouhodobá koexistence bultů a šlenků

Stále ovšem dostatečně nerozumíme procesům, které stojí za vývojem bultů a šlenků. Zažila se (dnes téměř stoletá) hypotéza švédských badatelů o cyklickém přeměňování šlenků v bulty a naopak. Na počátku této „teorie autogenní cyklické sukcese“ bylo pozorování určitých opakujících se jevů patrných na průřezu rašelinným horizontem. Pozdější četné paleoekologické analýzy rostlinných makrozbytků však nepotvrdily žádné takové pravidelné změny (např. SVENSSON 1988; ZOBEL 1988 – review). Určité pravidelné změny v rozloženosti rašeliny, vysvětlené ovšem změnami klimatu, ve zaznamenal AABY (1976), který naopak potvrzuje existenci bultů na stejném místě po dobu nejméně 2.500 let. BACKÉUS (1972) po 60 letech znovu vymapoval vegetaci rašeliniště, na kterém se teorie zrodila, ale žádné změny, které by napovídaly na cyklickou regeneraci, nepozoroval. U nás se stejným výsledkem provedli podobné znovuvymapování povrchu strukturovaného krkonošského rašeliniště po 60 letech JENÍK & SOUKUPOVÁ (1992).

MALMER et al. (1994) popisují vznik bultu takto: rašeliník obrůstá kmínky erikoidních keříčků, které mu poskytují oporu a keříčky pak vznikající bult prokořeňují. U šlenků se předpokládá, že se objevily druhotně po zvýšení hladiny podzemní vody (SVENSSON 1988).

Opěrným bodem hypotézy cyklické sukcese byl předpoklad, že produkce rašeliníků ve vodou dobře zásobených šlencích je větší než na dostupností vody limitovaných bultech., čímž by mělo dojít k tomu, že šlenk přeroste v bult a bult se stane šlenkem. Sama produkce ovšem nemůže dynamiku či stabilitu bultů a šlenků vysvětlit. Stejně tak samotná pomalejší rychlost dekompozice v bultech vše nevysvětlí, protože doba, po kterou je biomasa vystavena aerobní, převážně houbové (BERGMAN et al. 2000) dekompozici v akrotelmu, je několikanásobně delší než u biomasy ve šlencích. Až potom je pohlcena katotelmem, trvale zavodněnou půdní vrstvou rašeliniště, ve které je rychlost dekompozice zanedbatelná (INGRAM 1978; CLYMO 1984).

Dnes tedy bulty a šlenky uvažujeme jako dlouhodobě spolu koexistující jednotky. Přímoou příčinou jejich koexistence musí být stejná rychlost ukládání rozkládající se biomasy do katotelmu (BELYEA & CLYMO 1998), přesněji řečeno její objem.

Dekompozice na bultech a ve šlencích

Práce porovávající dekompozici mezi bulty a šlenky se v posledním desetiletí zaměřují na vliv biotických faktorů, jako je kvalita substrátu a stupeň jeho rozložení. JOHNSON & DAMMAN (1991) studovali dekompozici recipročně uložených substrátů – čerstvých stélek bultových a šlenkových druhů. Oddělili tak vliv prostředí mikrostanoviště a zjistili, že kvalita stélek rašeliníků má na rychlost dekompozice větší vliv, než hloubka vody. Konkrétně, bultový druh *Sphagnum fuscum* měl horší rozložitelnost v obou mikrostanovištích než *S. cuspidatum*. Naopak, HOGG (1993) zjišťoval intenzitu aerobního dýchání rašelinné hmoty odebrané z různých hloubek bultů i šlenků, na kterou měla hlavní vliv právě hloubka, nikoli druhové složení rašeliníků, ze kterých rašelina pocházela. Protože bylo nejintenzivnější dýchání zaznamenáno u vzorků z podpovrchové vrstvy, rozhodujícím faktorem byla doba, po kterou byl materiál vystaven aerobní dekompozici. Rozpor řešila BELYEA (1996), která měřila rychlost dekompozice materiálu vzájemně přeneseného do různých hloubek čtyř mikrostanovišť. Potvrdila, že rychlost dekompozice je negativně korelována s dobou, po jakou byl substrát – stélky rašeliníků – vystaven aerobnímu prostředí akrotelmu, přičemž bultové druhy jsou vůči dekompozici odolnější, než druhy šlenkové.

Obecně, dekompozice je řízena třemi základními faktory: **a)** abiotickým prostředím, **b)** kvalitou substrátu a **c)** povahou a početností dekompozitorů (např. COÛTEAUX et al. 1995). A právě kvalita substrátu, tedy stélek rašeliníků či pozdější rašeliny, je faktor rozhodující, ovlivňující oba další faktory.

Rašeliníky jako edifikátory, *ecosystem engineers*

O rašelinících je známo, že se jejich stélky, oproti jiným rostlinám, rozkládají výrazně pomaleji, a to i mimo svá stanoviště (např. COULSON & BUTTERFIELD 1978; SCHEFFER et al. 2001), a že jejich přítomnost zpomaluje rozklad jiných substrátů (VERHOEVEN & TOTH 1995).

Buněčné stěny rašeliníků jsou stavěny z modifikované celulózy propletené sítí polyfenolických polymerů. **a)** Polyfenoly, které se rozkladem uvolňují do půdního roztoku v podobě známých huminových kyselin, jsou hlavním zdrojem antiseptických vlastností

rašeliníků a rašeliny. V posledním desetiletí se mluví i o sfagnanu, polyuronových kyselinách, které především stabilizují bílkoviny, tedy i exoenzymy dekompozitorů (JOHNSON & DAMMAN 1993; PAINTER 1998; cf. AERTS et al. 1999). Na špatné stravitelnosti stélek rašeliníků se podílí i **b)** malý obsah jednoduchých, snadno rozložitelných organických látek, který je dán velkým poměrem buněčných stěn k živé protoplazmě. Hromaděním nerozložené rašeliny dochází k zavodnění půdního profilu a znesnadnění přístupu **c)** kyslíku i **d)** tepla, což má negativní vliv na aktivitu dekompozitorů, tak jako **e)** okyselení prostředí, způsobené fyziologickou aktivitou živých rašeliníků, které mají vysoce účinnou schopnost výměny protonů za kationty kovů. Posledním faktorem je **f)** nedostatek anorganických živin, o které musejí mikroorganismy s rostlinami ve většinou chudém prostředí rašeliníšť konkurovat.

Kombinací výše uvedených faktorů prostředí rašeliníky ze zbytků svých těl vytvořily rašeliníště, biotop pro ně optimální. Můžeme proto na rašeliníště nahlížet jako na rozšířený fenotyp rašeliníků (VAN BREEMEN 1995) a rašeliníky označit jako edifikátory (KLIKA 1955), čili *autogenic ecosystem engineers* (JONES et al. 1994).

Rašeliníště a globální změny klimatu

V současné době se role rašeliníšť jako jímek, zásobáren a potenciálních zdrojů uhlíku diskutuje v souvislosti se změnami globálního klimatu (např. BERENDSE et al. 2001; UPDEGRAFF et al. 2001; WIEDER 2001; nebo i BELYEA & CLYMO 2001) nebo navíc v souvislosti se znečištěním prostředí (např. AERTS et al. 1992; GUNNARSSON & RYDIN 2000).

Já jsem se ve své práci zaměřil na porovnání produkce, dekompozice a rozložitelnosti šesti druhů rašeliníků, které představují celé spektrum mikrostanovišť v prostoru jediného středoevropského horského strukturovaného rašeliníště. Většina podobně zaměřených studií probíhala na severských rašeliníštích, kde má většina rašeliníků centrum svého rozšíření. Proto se mohou středoevropské populace lišit od severských svou fyziologickou odpovědí na jiné podmínky prostředí.

2. CÍLE

V porostech šesti dominantních druhů rašeliníků (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. majus* a *S. cuspidatum*) stanovit:

- velikost čisté primární produkce
 - prostorová dynamika
 - sezónní dynamika
- rychlost dekompozice
 - rašeliníků
 - celulózy
- rozložitelnost rašeliníků odstíněním vlivu mikrostanoviště

- porovnat hodnoty produkce a dekompozice s hodnotami z jiných oblastí, biomů
- přiblížit procesy narůstání a degradace rozrůzněného povrchu rašeliniště

3. MATERIÁL A METODY

3.1 LOKALITA

3.1.1. Lokalizace

Měření produkce i dekompozice probíhalo na rašeliništi Rokytecká slat' (Rokytská, Weifällerská slat') [49°01'27" N, 13°25'12" E; 1115 m n. m.], které se nachází v rozsáhlejší komplexu rašelinišť, tzv. Modravských slatí v Národním parku Šumava na jihozápadě České republiky.

3.1.2. Charakteristika rašeliniště

Zájmová část Rokytecké slati je horským strukturovaným vrchovištním rašeliništěm. Vhodné klimatické podmínky plochých vrcholových partií Šumavy (vysoké roční úhrny srážek a nízká průměrná roční teplota – viz dále) zde začátkem holocénu před 10.000 roky umožnily paludifikaci mírně skloněného svahu a následný vývoj až 6,4 m (DOHNAL 1965) mocného rašelinného ložiska (SVOBODOVÁ & SOUKUPOVÁ 2000). V současné době je rašeliniště místně narušeno lidskou činností (bývalá „železná opona“, výstavba cest s použitím vápence), která však neovlivňuje tu část, ve které probíhala veškerá měření.

3.1.3. Klima

Průměrný roční úhrn srážek	1486 mm
min. průměrný měsíční úhrn srážek	85 mm v březnu (5,7 %)
max. průměrný měsíční úhrn srážek	160 mm v červenci (10,8 %)
Průměrná roční teplota vzduchu	3,5 °C
min. prům. měsíční prům. teplota	−4,7 °C v lednu
max. prům. měsíční prům. teplota	12,2 °C v červenci
První mráz kolem	1.10.
Poslední mráz kolem	11.5.
Délka trvání sněhové pokrývky	140 dní
Prům. relativní vlhkost vzduchu	82 %
Převládající proudění větrů od	Z, JZ
Vegetační perioda	99 dní: 31.5.–6.9.

Tab. 1. Základní klimatické údaje pro lokalitu Rokytecká slat' podle Dohnala (Dohnal 1965).

Přiléhající vrcholová oblast Šumavy má relativně oceánický charakter, čemuž nasvědčují tyto základní podnebné činitele: vysoký roční úhrn srážek, velmi vyrovnaná

křivka ročního srážkového chodu s druhotným zimním maximem či malá roční teplotná amplituda (NEKOVÁŘ 1966, 1967), **Tab. 1**.

3.1.4. Vegetace

Rokytecká slat' hostí dobře vyvinutou vegetaci strukturovaných rašeliníšť. Vrchoviště je od jihu ohraničeno smrčinou, která s přibývajícím hloubkou rašeliny přechází v laggovou smrčinu a hustý porost polykormické borovice *Pinus × pseudopumilio*. Otevřená část vrchoviště je mírně skloněna k severu a je rozrůzněna do mozaiky mikrostanovišť.

Nejrozšířenější povrchovou formou jsou trávníky, porostlé vegetací třídy *Oxycocco-Sphagnetea* s dominantními druhy *Trichophorum caespitosum* a *Eriophorum vaginatum*, v mechovém patře pak *Sphagnum rubellum* a *S. magellanicum* s vtroušeným *S. balticum*. Sušší části trávníků a vyvýšené bulvy porůstají erikoidní keříky, především *Vaccinium uliginosum* a *Andromeda polifolia*. V mechovém patře se daří pouze druhům *Sphagnum fuscum* a *Polytrichum strictum* a na prosýchavé obnažené rašelině lišejníkům *Cetraria islandica* a několika druhům rodu *Cladonia*. V centrální části jsou trávníky protkány mělkými protáhlými kalužinami, flarky, orientovanými kolmo ke svahu. Jsou trvale či periodicky zaplaveny a hostí vegetací třídy *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* s druhy *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum cuspidatum*, *S. majus*, *Warnstorfia fluitans*, *Gymnocoela inflata* a vláknitou řasu *Zygonium ericetorum*. Velká a hluboká jezírka místy zarůstají *Carex limosa* a *Sphagnum cuspidatum*.

3.2 STUDOVANÉ DRUHY

Nomenklatura rašeliníků je sjednocena podle Váni (VÁŇA 1997), stručná ekologická a biogeografická charakteristika podle DANIELS & EDDY (1990).

V **Tab. 2** je přehled studovaných druhů, jejich mikrostanovišť a průměrná hloubka podzemní vody, která je považována za rozhodující faktor určující rozložení nik rašeliníků (např. RYDIN 1986, 1987; BRAGAZZA 1997).

druh	mikrostanoviště	voda ± s.d. [cm]
<i>Sphagnum fuscum</i>	vyšší a sušší bulty, zastíněné většinou málo nebo vůbec	18,0 ± 4,3 a
<i>S. rubellum</i>	nižší a rozložitější bulty, většinou zastíněné <i>Pinus × pseudopumilio</i>	16,0 ± 4,5 a
<i>S. capillifolium</i>	porosty v laggové smrčtině a navazujícího pásu <i>Pinus × pseudopumilio</i>	43,5 ± 10,8 b
<i>S. magellanicum</i>	zastíněné koberce pod <i>Pinus × pseudopumilio</i> ,	15,5 ± 4,1 a
<i>S. majus</i>	pozvolné břehy trvale zaplavených kalužin a jezírek	4,0 ± 1,8 c
<i>S. cuspidatum</i>	trvale zaplavené hlubší kalužiny	0,0 ± 0,0 c

Tab. 2. Přehled druhů rašeliníků a jejich typických mikrostanovišť, pro které byla zjišťována rychlost produkce a dekompozice rašeliníků. Uvedená hloubka hladiny podzemní vody (od povrchu mechového patra) je průměrem ročních průměrů ze 13–20 studovaných ploch každého mikrostanoviště ± směrodatná odchylka. Rozdílná písmena značí průkazné rozdíly mezi mikrostanovišti (ANOVA, Tukeyho HSD test, $p = 0,05$).

3.2.1. *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Sekce *Acutifolia*. Drobný, zeleně až hnědě zbarvený rašeliník s cirkumboreálním a spíše kontinentálnějším rozšířením. Vytváří husté porosty, zejména na bultech oligotrofních rašelinišť.

Na studované lokalitě se nachází roztroušeně, obývá sušší a méně zastíněná mikrostanoviště, především sušší bulty, rozvolněné polykormony *Pinus × pseudopumilio* nebo i strmé břehy jezírek, které mají v letních měsících až xerothermní charakter. Na příliš suchých mikrostanovištích je střídán ploníkem *Polytrichum strictum*.

3.2.2. *Sphagnum rubellum* Wils.

Sekce *Acutifolia*. Především morfologicky, ekologicky i biogeograficky podobný, ale až temně červeně zbarvený druh běžný na suboceánsky laděných neutrofizovaných rašeliništích či v kyselých lesích.

Na lokalitě se hojně vyskytuje v kompaktních porostech na osluněných bultech i ve stínu porostů *Pinus × pseudopumilio*, kde často roste smíšeně se *S. magellanicum*.

3.2.3. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.

Sekce *Acutifolia*. Druh, do kterého bývá (zejména britskými autory) řazen i předchozí druh *S. rubellum*, od kterého se liší některými morfologickými znaky (např. CRONBERG

1998) i ekologickými znaky (nahrazuje předešlé dva druhy ve stinných a okrajových částech rašelinišť; HORTON et al. 1979).

Na Rokytecké slati nevstupuje do centrální části rašeliniště, ale obývá pouze úzký pás laggové smrčiny a přilehlý porost vysoké *Pinus × pseudopumilio*. Zde vytváří především řídké zelené porosty, avšak je schopen v hustých a kompaktních polštářích porůstat báze kmenů smrků.

3.2.4. *Sphagnum magellanicum* Brid.

Sekce *Sphagnum*. Cirkumboreálně rozšířený rašeliník, ostrůvkovitě se vyskytující i na jižní polokouli. Mohutné, zelené až tmavočervené lodyžky vytvářejí nejčastěji nepřilíš husté rozsáhlejší koberce či nízké bulvy na oligotrofních rašeliništích i ve vlhkých kyselých lesích.

Na lokalitě je spolu se *S. rubellum* dominantním druhem rašeliníku, se kterým se často vyskytuje smíšeně. Nejčastěji roste ve stínu *Pinus × pseudopumilio*. Na plochých bultech jsou nahlučené lodyžky temně zbarvené.

3.2.5. *Sphagnum majus* (Russow) C. Jens.

Sekce *Cuspidata*. Tento severský, cirkumpolárně rozšířený druh se ve Střední Evropě vyskytuje vzácně, především na horách. Mohutné, nejčastěji žlutohnědé lodyžky vyhledávají nejvlhčí neeutrofizovaná mikrostanoviště, včetně volné vodní hladiny.

Na Rokytecké slati neroste přímo ve vodě, ale především na pozvolných březích trvale zaplavených flarků a jezírek. Nejrozsáhlejší porost se nachází v mokré depresi v místě již zarostlého jezírka.

3.2.6. *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm.

Sekce *Cuspidata*. Oceáničtější laděný druh oligotrofních rašelinišť severní polokoule, jehož zelené lodyžky mohou obývat vlhké sníženiny, šlenky až volnou vodní hladinu.

Na studovaném rašeliništi jej, narozdíl od předešlého *S. majus*, nalezneme především submerzně v hlubších flarcích a jezírkách, jejichž hladinu dokáže dokonale zatáhnout.

3.3 POUŽITÉ METODY

3.3.1. Výběr ploch

Při vybírání vhodných porostů rašeliníků, ve kterých měla být produkce i dekompozice šesti druhů rašeliníků (**Tab. 2**) měřena, rozhodovala dvě kritéria: patřičné druhové složení rašeliníků a dostatečná velikost plochy. Čisté porosty jednoho druhu rašeliníku nejsou většinou rozsáhlé, zato se jich v rámci celého rašeliniště nachází dostatek. Proto výběr ploch považuji za náhodný. Produkce a dekompozice byla měřena na různých plochách, aby nedocházelo k vzájemnému rušení obou pokusů manipulacemi. Plochy s porosty *Sphagnum capillifolium* se nacházely v okrajové laggové smrčíně a přilehlém pásu vysoké *Pinus × pseudopumilio*, plochy ostatních rašeliníků pouze v bezlesé centrální části rašeliniště.

3.3.2. Měření faktorů prostředí

Na každé ploše (opakování) všech druhů jsem měřil průměrnou hloubku podzemní vody (od povrchu mechového patra) použitím jednoduché metody, která spočívá v měření hloubky anoxické, trvale zaplavené vrstvy rašeliniště (BELYEA 1999). Indikátorem je odbarvení PVC izolační pásky, která je vystavena tomuto redukčnímu prostředí. Červenou PVC pásku jsem nalepil na tenké bambusové tyčky, určené pro zahradnické účely. Tyčky je možné zapíchnout kamkoli do porostu rašeliníků bez jakéhokoli jeho narušení. Pásky byly exponovány v obdobích léto 2000, léto až podzim 2000 a léto 2000 až jaro 2001. Nebyly zjištěny rozdíly mezi obdobími a i tyto krátkodobější hodnoty expozic lze brát jako roční průměry. Při odečítání hloubky odbarvení (zhnědnutí) pásky jsem bral v úvahu dolní hranici krátkého přechodu barev, která indikuje hloubku trvalého zaplavení a je zároveň porovnáním mikrostanovišť v obdobích největších rozdílů hloubky vody mezi mikrostanovišti v suchých obdobích.

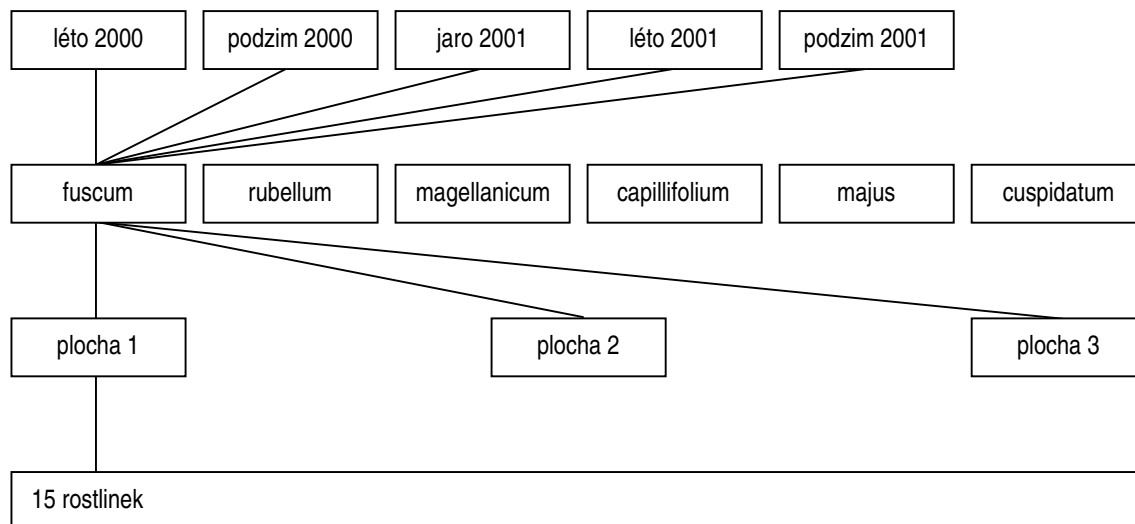
3.3.3. Produkce

Uspořádání pokusu

Pro měření produkce jsem vybral po třech plochách (opakováních) pro každý z šesti druhů (**REFMERGEFORMATREFMERGEFORMAT Tab. 2**). Od léta 2000 do podzimu 2001 jsem změřil délkové přírůstky za pět období (**Tab. 3; Obr. 1**). Na podzim 2001 jsem odebral vzorky všech studovaných porostů a zpětně stanovil jejich přírůstek a produkci za roky 2001 a 2000.

období expozice	období / časové rozmezí	počet dní
léto 2000	15. 6.2000 – 29. 8.2000	75
podzim 2000	29. 8.2000 – 28.10.2000	60
jaro 2001	28.10.2000 – 9. 6.2001	224
léto 2001	.9. 6.2001 – 28. 8.2001	80
podzim 2001	28. 8.2001 – 30.10.2001	63

Tab. 3. Časová období, za které byly zjišťovány přírůstky rašeliníků



Obr. 1. Uspořádání produkčního pokusu. Pro zjednodušení je spojnicemi naznačeno pouze schéma pro *S. fuscum*. Popis viz text.

Popis použitých metod

CLYMO (1970) shrnul a testoval mnohé známé metody měření růstu a produkce rašeliníků. Hlavní okruhy techniky měření růstu jsou následující:

- a) využití přirozených znaků na lodyžce
- b) použití značek vně lodyžky
- c) použití lodyžek zkrácených na známou délku

Růst a následně produkci jsem stanovoval dvěma způsoby na totožných plochách (opakováních):

- 1) jednorázovým zpětným změřením přírůstku za roky 2001 a 2000, biomasy a plošné hustoty lodyžek porostů (viz popis níže uvedené metody „využití přirozených znaků na lodyžce“)
- 2) několikanásobným měření přírůstku během roku 2000 a 2001 (viz popis níže uvedené metody „použití značek vně lodyžky“)

a) *Využití přirozených znaků na lodyžce*

Výrazná sezonalita středoevropského klimatu a především pravidelná sněhová pokrývka se odrážejí v růstu lodyžek, na kterých pak můžeme pozorovat určité cyklické změny, které mohou mít roční periodu. CLYMO (1970) možnosti této jednoduché metody zmiňuje, avšak pro přímořské oblasti s mírnou zimou se zdá být nevhodná.

Na rašelinících se na Rokytecké slati dlouhá zimní sezóna projeví většinou hned několika z těchto čtyř změn na lodyžkách:

Ohnutí lodyžky. – Vlivem tlaku ležícího sněhu na rašeliníkový porost vzpřímené lodyžky mírně polehnou na jednu stranu. Po roztátí sněhu se již nenarovnají a hlavičky pokračují v kolmém růstu. Místo ohybu lodyžky tedy přesně indikuje období, po které byl porost zatížen sněhovou pokrývkou. Tento jev je velmi spolehlivý zejména u nepřilíš hustě rostoucích a nepoléhavých porostů. PAKARINEN (1978) použil tuto metodu na jihofinských rašeliníštích.

Zkrácení internodií mezi lodyžnými lístky a větvemi. – Ohnutí lodyžky je často provázeno nahuštěním lodyžných lístků, méně často větví, což je třeba pozorovat pod silnou lupou. Tyto změny ale pravděpodobně souvisejí s celým delším, pro růst nepříznivým, chladným obdobím.

Zkrácení délek větví. – U *Sphagnum magellanicum* jsem častěji pozoroval změny v délkách větví, které opět souvisely s předešlými projevy a především se zkracováním internodií.

Změna barvy lodyžky. – Tento znak je použitelný pouze u některých porostů některých druhů. Uplatnil se např. u rychle rostoucího a poléhavého porostu *S. majus*, kde měla v chladných měsících přirůstající lodyžka tmavší barvu (do hnědočervena).

Při sledování většiny uvedených projevů je nejvhodnější rostlinky zbavit větví a pozorovat holou lodyžku, která by však neměla uschnout.

Nevýhodou těchto znaků je především to, že bývají „rušeny“ neperiodickými vlivy, které se mohou projevit stejně, a je zde nutné rozhodnutí badatele, aby určil, zda má projev souvislost se zimní periodou či nikoli. Ve většině případů nelze pro měření vybírat lodyžky náhodně, ale je třeba vybírat ty, na kterých je (nejlépe kombinace) sledovaných znaků dobře patrná. Proto nemá smysl statistické zpracování jednotlivých pozorování.

Takto jsem zpětně stanovil přírůstek všech pěti druhů terestricky se vyskytujících rašeliníků (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. majus*) na všech třech plochách (opakováních), na kterých byla zjišťována sezónní dynamika růstu

(viz následující metoda). Velmi rychle rostoucí submerzní *S. cuspidatum* žádné takové znaky nevykazovalo a uváděné přírůstky jsou součtem tří dílčích měření během roku 2001.

b) Použití značek vně lodyžky

Lodyžka rašeliníků přirůstá pouze v několik milimetrů dlouhé apikální části, tzv. hlavičce. Již neprodlužující se část lodyžky pod hlavičkou se ováže v definované vzdálenosti od špičky hlavičky (pro jednoduchost 10 mm) nití. Rostlinky se opatrně (nejlépe pomocí špičaté pinzety) zasunou zpět do porostu tak, aby hlavička zůstala s ostatními hlavičkami v rovině. Konce nitě zůstávají volně ležet na povrchu porostu a podle nich se pak označené rostlinky dohledají. Nit může být z umělého vlákna, pak se ovšem může uzel povolovat. Já jsem volil lněnou nit, která se snadno a trvale na vlhké lodyžce utáhne, ale nepřeškrtní ji. Při delších expozicích v porostu však vlivem mikrobiální dekompozice hrozí její zeslabení a přetržení.

Na konci pokusu se označené lodyžky z porostu vyjmou a změří se prodloužení oproti původním 10 mm, které jsou vyznačeny nití. Tím se získá délkový přírůstek lodyžky a tedy i celého porostu.

Zjištěná veličina:

$$l \text{ [cm} \cdot \text{čas}^{-1}\text{]}$$

kde

l je délkový přírůstek za jednotku času [cm·čas⁻¹]

Na radu zkušeného skotského badatele B. Williamse z MLURI Aberdeen jsem použil odvozenou metodu „capitulum correction method“ (CLYMO 1970), která umožňuje na základě výše popsané metody vyčíslit skutečný hmotnostní přírůstek lodyžky, protože dokáže zpětně stanovit hmotnost hlavičky před započítáním pokusu na základě zjištěné lineární závislosti mezi hmotností hlavičky (jako prvních 10 mm rostlinky) a jednotkou délky vlastní lodyžky zbavené větvi pod hlavičkou. Tato metoda je dosti pracná, protože vyžaduje stanovení poměru hmotností hlavičky a lodyžky pro každý druh a porost. Zásadním problémem této metody aplikované na rašeliníky z Rokytecké slati byla značná variabilita v poměrech hmotností hlaviček a lodyžek, která přinášela velkou chybu do výpočtu hmotnosti hlavičky před pokusem a získané hodnoty hmotnostních přírůstků rostlinek byly i záporné. Neúspěch této metody v šumavských podmínkách si vysvětluji méně příznivým zdejším klimatem – především výraznou sezonalitou.

c) Přepočet délkového přírůstku na produkci

Produkce porostu rašeliníků se stanovuje z hustoty určitého objemu biomasy pod hlavičkami. Já jsem zvolil následující výpočet (stejně jako např. WELTZIN et al. 2001):

$$NPP = d \cdot l \cdot w_2 \cdot 0,1$$

kde:

NPP je čistá primární produkce rašeliníků v daném časovém intervalu [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{čas}^{-1}$]

d je plošná hustota lodyžek na jednotku plochy [dm^{-2}]

l je délkový přírůstek za jednotku času [$\text{cm}\cdot\text{čas}^{-1}$]

w_2 je průměrná hmotnost druhého cm (11.–20. mm) úseku lodyžky [$\text{mg}\cdot\text{cm}^{-1}$]

0,1 je převodní člen pro výsledný rozměr NPP [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{čas}^{-1}$].

Při posledním odběru lodyžek jsem z každé plochy odebral vzorek porostu rašeliníku. Bílou barvou ve spreji jsem orámoval plochu 50 cm^2 a vzorek odebral s okrajovou zónou, aby nedošlo k poškození či ztrátě lodyžek. Spočítal jsem všechny živé hlavičky na povrchu porostu. Poté bylo (s použitím generátoru náhodných čísel) náhodně vybráno 20 lodyžek u kterých byla zjištěna hmotnost sušiny horního 10 mm úseku s hlavičkou a hmotnost sušiny navazujícího 10 mm úseku lodyžky včetně větví. Z hodnocení byly odděleny nevyvinuté drobné lodyžky, které pocházejí z adventních pupenů aktivovaných po poranění hlaviček či z oddělených větví a které mají o jeden až dva řády menší hmotnost než „dospělé“ lodyžky, na které konkurenčně téměř nepůsobí. Z průměrné hmotnosti sušiny prvních 10 mm a počtu lodyžek byla získána hodnota sušiny biomasy na jednotku plochy. Stejně byla s použitím průměrné hmotnosti sušiny 11.–20. mm lodyžky získána jednotka produkce sušiny na jednotku plochy, ze z té vynásobením délkového přírůstku velikost čisté primární produkce. Postup, jakým jsem stanovoval sušinu je uveden v kapitole 3.3.4, část „zpracování vzorků“.

Zjištěné veličiny:

$$d \text{ [dm}^{-2}\text{]}$$

$$b \text{ [g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{cm}^{-1}\text{]}$$

$$NPP \text{ [g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{čas}^{-1}\text{]}, \text{ [g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}\text{]}$$

kde:

d je plošná hustota lodyžek na jednotku plochy [dm^{-2}]

b je biomasa porostu vyjádřená jako hmotnost prvního cm (1.–10. mm) všech lodyžek na jednotku plochy [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{cm}^{-1}$].

NPP je čistá primární produkce rašeliníků v daném časovém intervalu [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{čas}^{-1}$].

Uvedený postup má některé předpoklady: Hustota a biomasa lodyžek se v porostu během měření nemění. Sledovaný úsek pod hlavičkou, z jehož hmotnosti se počítá produkce, podléhá zanedbatelné dekompozici. Proto byl zvolen úsek o délce pouze 1,0 cm.

Biomasu rašeliníků vztahují k prvním 10 mm lodyžky s hlavičkou. Někteří autoři biomasu vztahují k zelenému úseku stélky (PAKARINEN 1978; WALLÉN et al. 1988), který však může být těžko rozlišitelný u temně zbarvených stélek hustých porostů *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum*. Biomasa vztažená na jednotku délky lodyžky je vlastně prostorovou hustotou rostoucí vrstvy a lze ji dále porovnávat mezi porosty a druhy.

3.3.4. Dekompozice

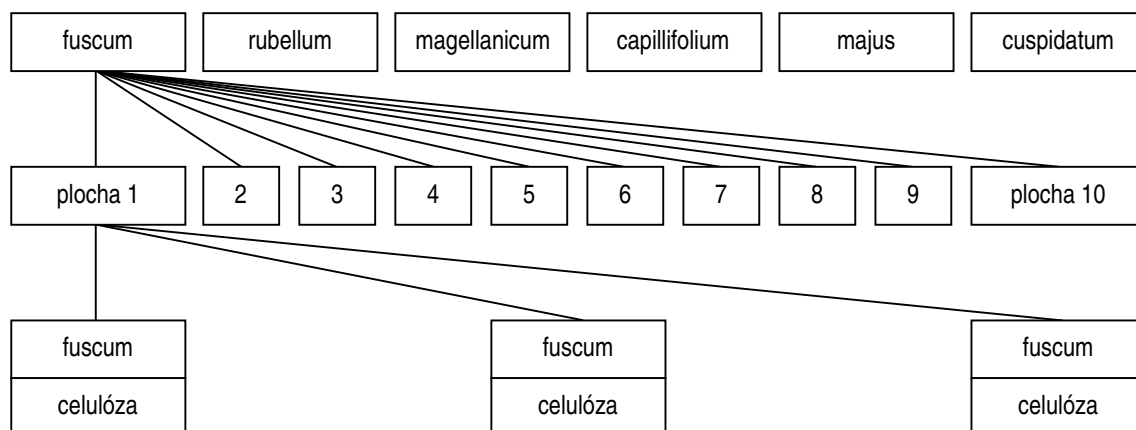
Dekompozici jsem měřil metodou opadových sáčků, která má, zejména v prostředí rašeliníšť, své výhody. Můžeme např. zanedbat vliv půdních živočichů a nezohledňovat je při výběru velikosti ok síťoviny (COULSON & BUTTERFIELD 1978). Při zpracování můžeme zanedbat podíl popelovin, jejichž podíl je jinak u sáčků uložených do minerálních půd značný.

Uspořádání pokusu

Pro každý druh bylo vybráno deset ploch, do kterých bylo počátkem června 2000 vloženo po třech dvojicích sáčků. Každá dvojice sestávala ze sáčku s celulózou a sáčku s příslušným rašeliníkem (**Obr. 2**). Odběry sáčků jsem prováděl po zhruba půlročních intervalech (**Tab. 4**).

odběr	období / časové rozmezí	počet dnů (roků)
založení pokusu	8. 6.2000	0,000
podzim 2000	8. 6.2000 – 28.10.2000	142 (0,389)
jaro 2001	8. 6.2000 – 7. 6.2001	364 (0,997)
podzim 2001	8. 6.2000 – 30.10.2001	509 (1,394)

Tab. 4. Data odběrů a doba, po kterou byly rašeliníky a celulóza exponovány v dekompozičních sáčcích.



Obr. 2. Uspořádání dekompozičního pokusu. Pro zjednodušení je spojnícemi naznačeno pouze schéma pro *S. fuscum*. Popis viz text.

Na jaře 2000 jsem ze studovaného rašeliniště odebral živý rašeliník z několika porostů všech šesti druhů, který jsem dále zpracoval podle autorů JOHNSON & DAMMAN (1991). Z rostlinek jsem oddělil hlavičku a ponechal navazující 1,5 cm úsek lodyžky. Nemá smysl měřit dekompozici hlaviček, o které navíc víme, že je asi dva krát rychlejší CLYMO (1965). Lodyžky byly sušeny při pokojové teplotě přibližně 10 dní. Sušina byla zjišťována až při vyhodnocování pokusu (viz odstavec Zpracování vzorků). Takto připravené lodyžky byly po přesných navážkách 70,0–150,0 mg vloženy do připravených nylonových sáčků a po stlačení, aby zaujímaly co nejmenší objem, uzavřeny zatavením okrajů sáčků.

Opadové sáčky o rozměrech 5,5×5,5 cm byly zhotoveny z nylonové (uhelon, polyamid) síťoviny o velikosti ok 610×610 μm a propustnosti 60 %. Vybraný průměr ok by měl znemožnit vypadávání lístků rašeliníků a zároveň by neměl vytvářet prostor s odlišným mikroklimatem uvnitř sáčku. Všechny čtyři okraje sáčku byly zataveny páječkou. Jako celulózu jsem použil jednu vrstvu filtračního papíru (80 g·m⁻²) o rozměru 5×5 cm a přesné hmotnosti přibližně 200,0 mg a po uzavření do sáčku přitavil jednou stranou ke straně sáčku s rašeliníkem a dvojici opatřil polyamidovou nití. Do každého sáčku s rašeliníkem byl vložen raznicí označený identifikační štítek z bílého plastu (podložka na psaní) o rozměrech 10×7 mm.

Před založením sáčků do půdy byl kompaktní koberec terestrických rašeliníků opatrně nadzvednut a pět dvojic sáčků bylo uloženo vodorovně do přibližné hloubky 7 cm pod povrch mechového porostu. Polyamidové nitě, které sloužily k dohledání sáčku při odběrech, byly připevněny k drátu z nerezové oceli ukotvenému uprostřed každé plochy. Sáčky ukládané do submerzního porostu *Sphagnum cuspidatum* byly ponechávány ve

spodní části vodního sloupce nade dnem pod vzplývajícími polštáři rašeliníků a opět dlouhou nití volně přichyceny k ukotvenému drátu.

Zpracování vzorků

Vyjmuté sáčky byly do doby zpracování (do týdne) uloženy v lednici. Po vyjmutí jejich nerozloženého obsahu byly pinzetou opatrně odstraněny případné prorostlé kořínky rostlin. Nerozložená celulóza byla ve vodním prostředí téměř vždy porostlá slizovitým povlakem řas a sinic, který jsem za mokra odstraňoval seškrábnutím nožem. Značně rozložená celulóza vytvářela na síťovině tenký neoddělitelný film, jehož množství bylo zanedbáváno. Očištěný obsah sáčků byl usušen při pokojové teplotě a zvážen (20–23 °C a 40–50 % relativní vzdušné vlhkosti). Poté byly směsné vzorky každého druhu sušeny po dobu tří hodin v sušárně při 80 °C a zváženy. Poměr obou hodnot je pro každý substrát velmi stabilní nehledě na stupeň rozložení; pro celulózu činí 92,4 % ± 0,1 a pro rašeliník 86 % ± 0,9 (průměr ± směrodatná odchylka; n = 6 resp. 12).

Stanovení rychlosti dekompozice a rozložitelnosti rašeliníků

Relativní rychlost dekompozice byla vyjádřena exponentem k (dále k_e) [čas⁻¹] exponenciální regresní rovnice ($R_t = e^{-k \cdot t}$) a absolutní rychlost dekompozice členem k (dále k_l) [čas⁻¹] lineární regresní rovnice ($R_t = 1 - k \cdot t$), fitující průběh dekompozice v čase, kde R_t je podíl nerozloženého substrátu v čase t [v letech] (např. WIEDER & LANG 1982; CLYMO 1984). Jednoduchý exponenciální model je při modelování dekompozice často používán, protože dobře, realisticky a jednoduše popisuje úbytek biomasy v čase. Lineární model je používán méně často, protože není tolik realistický (WIEDER & LANG 1982)

Rozložitelnost rašeliníků jsem si definoval dvěma způsoby: jako poměr procent rozložené biomasy a jako podíl absolutních rychlostí dekompozice rašeliníků a celulózy ($k_l^{sph.} \div k_l^{cel.}$).

3.3.5. Statistické vyhodnocení dat

Data byla statisticky zpracována souborem statistických programů Statistica. Grafické výstupy pocházejí z programu Microsoft Excel.

Produkce

Všechny výsledky byly patřičně transformovány, aby splňovaly podmínky normality rozdělení a homogenity variancí pro vyhodnocení analýzou variance (ANOVA) a následně porovnávání Tukeyho HSD testem. Vyhodnocoval jsem pouze rychlosti délkového přirůstání [$\mu\text{m}\cdot\text{den}^{-1}$], protože jejich poměry jsou na základě použité metodiky stanovení produkce shodné s poměry rychlostí produkce, např. [$\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$].

Logaritmované hodnoty rychlosti přirůstání v pěti časových intervalech byly zpracovány hierarchickou analýzou variance. Pouze zde byl použit statistický program Solo, který se byl schopen vyrovnat s několika chybějícími hodnotami. Při vyhodnocování rozdílů mezi druhy resp. jednotlivými odběry byl faktor plocha (opakování) zahrnut ve faktoru druh resp. odběr. Zde jsem pro mnohonásobná porovnání užil Duncanova testu.

Dekompozice

Dekompozice byla pro každé období charakterizována jako podíl hmotností nerozložené a původní biomasy. Data byla normalizována logaritmickou transformací $X' = \log(X + 1,5)$ a vyhodnocena vícecestnou analýzou variance. Čas expozice materiálu vystaveného dekompozici, vyjádřený třemi odběry, byl zadán jako *repeated factor*. Testováním interakce vysvětlované proměnné s časem se bude testovat rychlost dekompozice.

Kvůli přítomnosti nulových hodnot jsem nemohl použít exponenciálního modelu při modelování rychlosti dekompozice celulózy, která byla často již zcela rozložena, proto jsem se zaměřil na porovnávání absolutních rychlostí dekompozice k_l . Logaritmicky transformované k_e a k_l byly vyhodnoceny jednocestnou analýzou variance.

Rozložitelnosti rašeliníků definované jako poměry procent rozložené biomasy nebyly statisticky vyhodnocovány, ale byly zpracovány pouze průměry všech deseti opakování kvůli značné variabilitě (dané podíly tak již variabilních výsledků obsahující nulové hodnoty) Těchto 18 průměrů (pro každý druh a odběr jeden) jsem vyhodnotil neparametrickým testem Friedmanova ANOVA, který je obdobou opakovaných měření v analýze variance a mnohonásobná porovnání jsem provedl pomocí Wilcoxonova párového testu. Rozložitelnost definovanou jako podíl absolutních rychlostí dekompozice rašeliníků

a celulózy jsem vyhodnotil neparametrickým testem Kruskal-Wallisova ANOVA a mnohonásobná porovnání pomocí Mann-Whitneyova U-testu.

4. VÝSLEDKY

V textu jsou používány tyto zkratky: d.f. – počet stupňů volnosti; F – hodnota testového kritéria pro analýzu variance; n – počet pozorování; n.s. – statisticky neprůkazný rozdíl na stanovené hladině významnosti.; p – hladina dosažené významnosti; s.d. – směrodatná odchylka; α – hladina významnosti, na které zamítám nulovou hypotézu. Pro statistická vyhodnocení platí $\alpha = 0,05$.

Termín „mikrostanoviště“ se vztahuje k jednomu z šesti mikrostanovišť (Tab. 2) charakterizovaných jedním z šesti druhů rašeliníků. Termín „období“ představuje jeden z pěti časových intervalů, za který jsem zjišťoval délkové přírůstky lodyžek (viz Tab. 3).

4.1 PRODUKCE

4.1.1. Charakteristiky porostů rašeliníků, roční přírůstek a produkce

Porosty šesti studovaných druhů rašeliníků se v roce 2001 lišily plošnou hustotou vyvinutých lodyžek, biomasou a délkovým přírůstkem, zatímco z jednorázového odběru zpětně zjištěná produkce za rok 2001 a 2001 se mezi druhy statisticky nelišila (Tab. 5).

druh	hustota lodyžek [dm ⁻²]	biomasa [g·m ⁻² ·cm ⁻¹]	délkový přírůstek 2001 [mm·rok ⁻¹]	prod. 2001 [g·m ⁻² ·rok ⁻¹]	prod. 2000 [g·m ⁻² ·rok ⁻¹]
<i>Sphagnum fuscum</i>	1023 ± 290 a	444 ± 90 a	12,4 ± 0,6 a	365 ± 81	258 ± 37
<i>S. rubellum</i>	607 ± 145 ab	304 ± 65 ab	14,3 ± 3,7 a	229 ± 24	246 ± 20
<i>S. capillifolium</i>	464 ± 197 bc	204 ± 79 b	33,9 ± 13,4 a	338 ± 124	203 ± 71
<i>S. magellanicum</i>	385 ± 107 bc	303 ± 91 ab	14,0 ± 4,9 a	251 ± 50	224 ± 63
<i>S. majus</i>	211 ± 37 bc	207 ± 89 b	33,5 ± 8,2 a	334 ± 116	191 ± 29
<i>S. cuspidatum</i>	97 ± 60 c	104 ± 86 b	92,2 ± 19,1 b	201 ± 167	180 ± 53 *

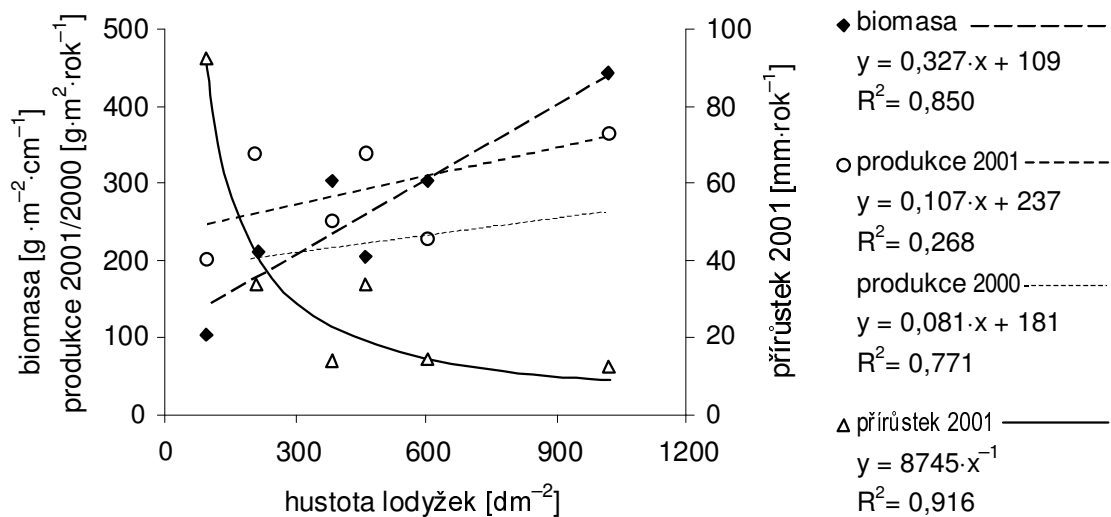
Tab. 5. Produkční charakteristiky porostů šesti druhů rašeliníků zjištěné jednorázově ze vzorků odebraných 31.10.2001. Uvedeny průměry ± s.d (n = 3). Rozdílná písmena značí průkazné rozdíly mezi druhy (ANOVA, Tukeyho test, $\alpha = 0,05$). Přírůstky a produkce stanoveny zpětně odečtem morfologických změn na lodyžkách, u *S. cuspidatum* stanoveny ze tří dílčích měření, * extrapolovaná hodnota ze dvou dílčích měření.

Plošná hustota lodyžek klesala v pořadí druhů *S. fuscum* > *S. rubellum* > *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. majus* > *S. cuspidatum*. Maximální hodnota byla zaznamenána u *S. fuscum* – v jednom případě 1217 jedinců·dm⁻².

S hustotou rašeliníků dobře korelovala biomasa, která klesala v pořadí druhů *S. fuscum* > *S. rubellum*, *S. magellanicum* > *S. capillifolium*, *S. majus*, *S. cuspidatum*. (max. $543 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{cm}^{-1}$ u *S. fuscum*) (**Obr. 3**).

Produkce v obou letech 2001 a 2000 korelovala velmi slabě s hustotou porostů a výrazně negativně koreloval délkový přírůstek za rok 2001, který klesal v pořadí *S. cuspidatum* > ostatní druhy, z nichž měly navzájem podobný větší přírůstek druhy *S. capillifolium* a *S. majus* a navzájem podobný menší přírůstek *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum* (**Obr. 3**).

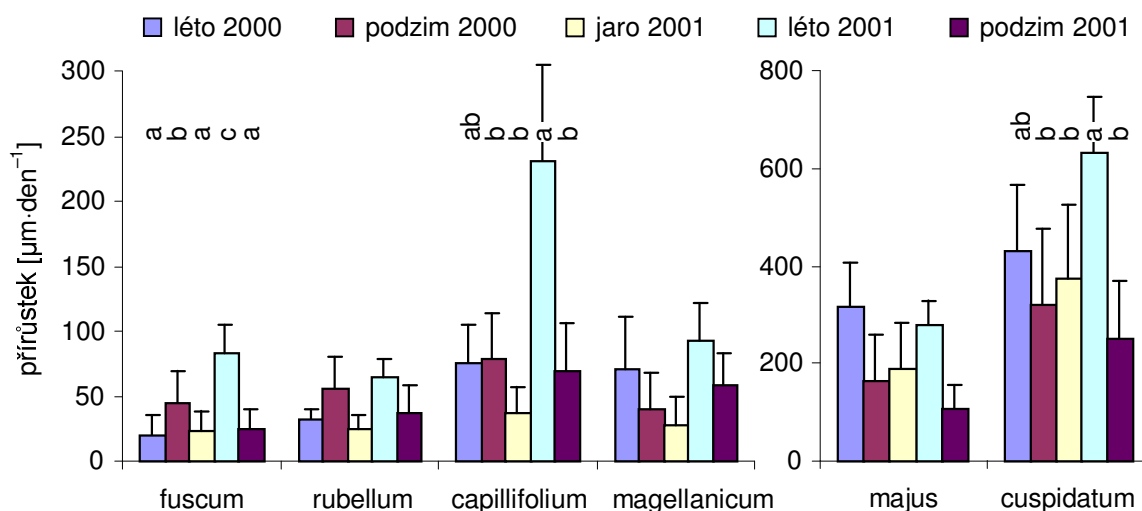
Délkový přírůstek, a tedy i produkce v roce 2001 byla u pěti druhů větší než v roce 2000, u *S. rubellum* naopak.



Obr. 3. Závislost biomasy porostů rašeliníků a jejich produkce a délkového přírůstku v roce 2001 na hustotě porostů, jejichž vzorky byly odebrány 31.10.2001. Produkce v roce 2000 je naznačena pouze regresní přímkou. Uvedeny průměrné hodnoty ($n = 3$) všech šesti druhů, uvedené v **Tab. 5**.

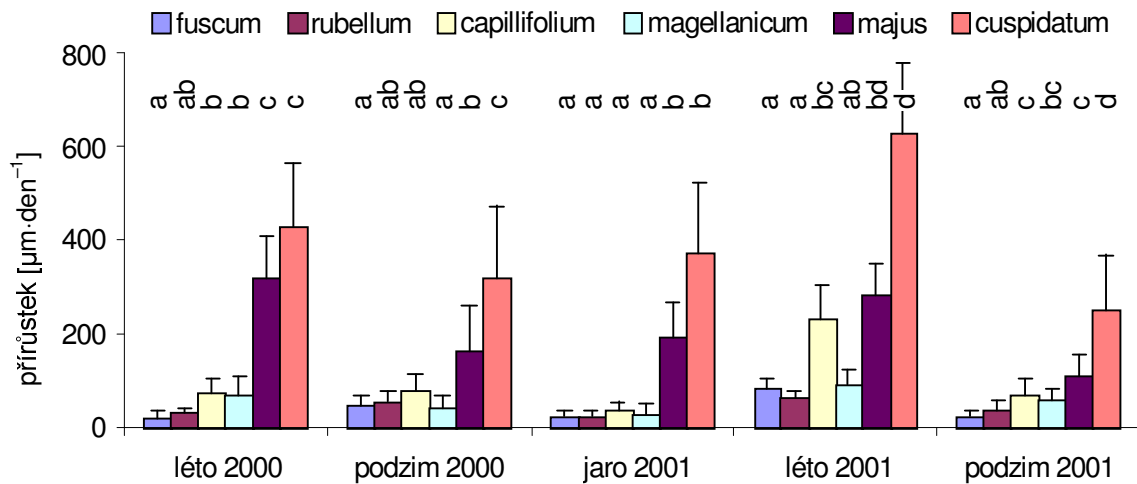
4.1.2. Sezónní dynamika růstu

Rychlost růstu rašeliníků [$\mu\text{m}\cdot\text{den}^{-1}$], stejně tak jako produkce, se mezi obdobími lišily u druhů *S. fuscum*, *S. capillifolium* a *S. cuspidatum* a nelišily se u *S. rubellum*, *S. magellanicum* a *S. majus* (Obr. 4). Rychlost růstu byla u pěti z šesti druhů největší v létě 2001. U *S. fuscum* byla průkazně větší v létě a menší na podzim 2001 než za stejná období roku 2000. Tyto rozdíly jsou naznačeny i u ostatních druhů. Rychlost růstu jarního a dvou podzimních období se u žádného druhu neliší.



Obr. 4. Srovnání rychlosti růstu šesti druhů rašeliníků [$\mu\text{m}\cdot\text{den}^{-1}$] mezi pěti navazujícími obdobími (průměry \pm s.d.). Rozdílná písmena značí průkazné rozdíly mezi obdobími uvnitř druhu (hierarchická ANOVA, $\alpha = 0,05$; Duncanův test, $\alpha = 0,05$). Zobrazeny skutečné hodnoty, analyzovaná data byla logaritmována. Stejně poměry hodnot mezi odběry v rámci každého druhu a výsledky testů platí i pro produkci.

Rychlosti růstu se mezi rašeliníky v rámci každého období liší (**Obr. 5**). Vždy nejrychleji přirůstají *S. cuspidatum* a pak *S. majus*. Mezi podobnými druhy *S. fuscum* a *S. rubellum* nejsou žádné průkazné rozdíly, tak jako mezi ekologicky i taxonomicky odlišnými druhy *S. capillifolium* a *S. magellanicum*.



Obr. 5. Srovnání rychlosti růstu [$\mu\text{m}\cdot\text{den}^{-1}$] mezi šesti druhy rašeliníků v pěti navazujících obdobích (průměry \pm s.d.). Rozdílná písmena značí průkazné rozdíly mezi druhy v každém období (hierarchická ANOVA; Duncanův test, $\alpha = 0,05$). Zobrazeny skutečné hodnoty, analyzovaná data byla logaritmována.

4.2 DEKOMPOZICE

4.2.1. Dekompozice mezi druhy a mikrostanovišti

Dekompozice se liší mezi mikrostanovišti jednotlivých druhů, mezi oběma typy substrátů (rašeliník, celulóza), má časový trend a rovněž všechny interakce jsou vysoce průkazné (**Tab. 6**).

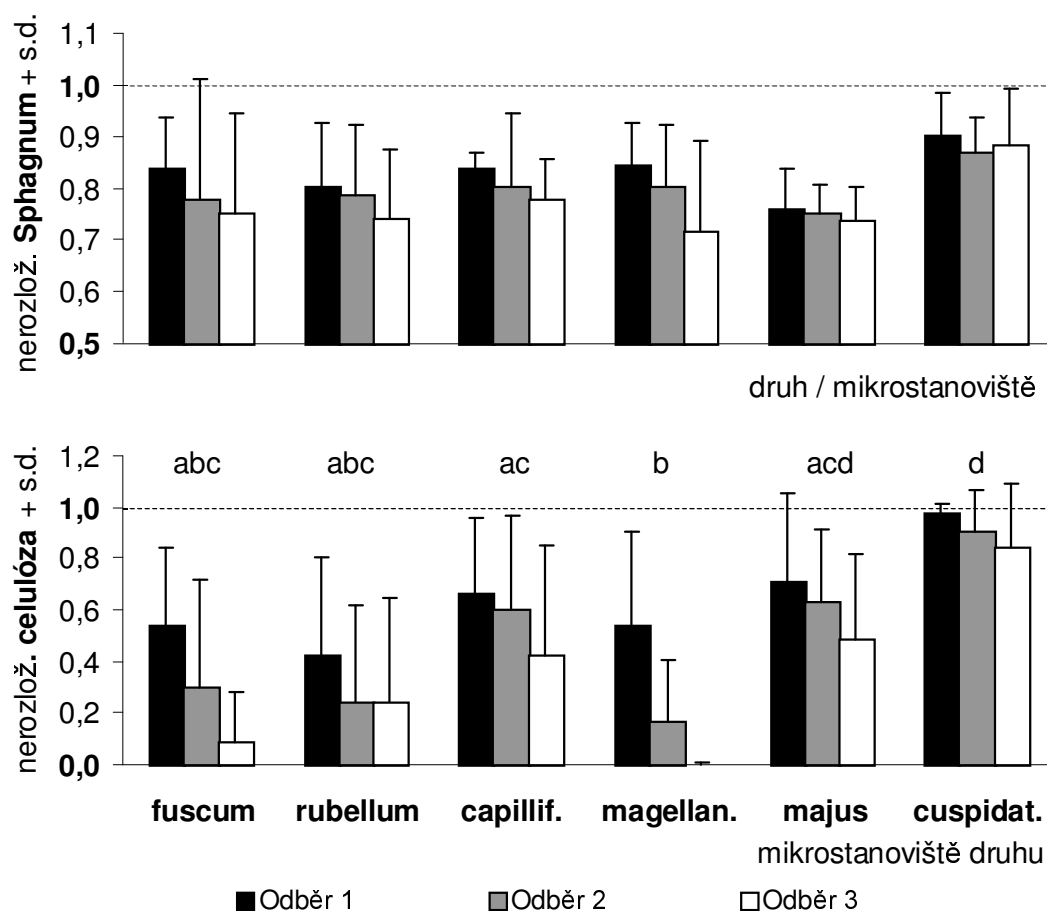
Konkrétnější výsledky pro oba substráty podává **Tab. 7**. Rozdíly v dekompozici šesti rašeliníků v příslušných mikrostanovištích jsou neprůkazné. Průkazný je pouze časový trend (rašeliníky se rozkládají). Zato dekompozice celulózy se průkazně liší mezi stanovišti, nejrychleji probíhá v kalužinách se *S. cuspidatum* a nejpomaleji v porostech *S. magellanicum* (**Obr. 6**). Interakce Mikrostanoviště×Čas je vysoce průkazná, rozdíly se mezi mikrostanovišti v čase mění, což indikuje rozdílné dekompoziční rychlosti celulózy mezi jednotlivými mikrostanovišti rašeliníků.

Faktor	df	F	p
Druh / Mikrostan. (A)	5	11,13	< 0,0001
Substrát (B)	1	91,81	< 0,0001
Čas (C)	3	120,04	< 0,0001
Interakce A×B	5	7,58	< 0,0001
Interakce A×C	15	4,30	< 0,0001
Interakce B×C	3	33,96	< 0,0001
Interakce A×B×C	15	2,83	0,0004

Tab. 6. Třicestná ANOVA pro podíl hmotností nerozložené biomasy exponované po tři období v opadových sáčcích. Byl testován vliv šesti dominantních druhů rašeliníků / mikrostanovišť těchto druhů (faktor Druh / Mikrostanoviště) a vliv substrátu (celulózy a příslušných rašeliníků; faktor Substrát). Faktor Čas je *repeated factor* mající čtyři hladiny představující hodnoty v čase 0 a tři odběry po 0,4; 1,0 a 1,4 roce. Byla užita logaritmická transformace $X' = \log(X + 1,5)$. Tučně jsou zvýrazněny průkazné ($\alpha = 0,05$) vlivy faktorů.

faktor	d.f.	Sphagnum		celulóza	
		F	p	F	p
Druh / Mikrostan. (A)	5	2,20	0,0677	10,08	< 0,0001
Čas (B)	3	8878,34	< 0,0001	79,47	< 0,0001
Interakce AxB	15	0,89	0,5712	3,92	< 0,0001

Tab. 7. Dvoucestná ANOVA, výsledky dvou testů pro podíl hmotností nerozloženého materiálu – šest druhů **Sphagnum** a **celulóza** v mikrostanovištích těchto druhů – exponovaného po tři období v opadových sáčcích. Byl testován vliv šesti druhů / mikrostanovišť těchto druhů (faktor Druh / Stanoviště). Více viz popisek u **Tab. 6**.



Obr. 6. Průběh dekompozice šesti druhů rašelínků a celulózy v opadových sáčcích vložených do šesti mikrostanovišť příslušných druhů. Průměry z deseti hodnot \pm s.d. Tři odběry představují interval expozice 0,4; 1,0 a 1,4 roku, linie v hodnotě 1,0 stav v čase 0. Rozdílná písmena značí průkazné rozdíly mezi mikrostanovišti druhů (ANOVA, $\alpha = 0,05$; Tukeyho HSD test, $\alpha = 0,05$).

Relativní ani absolutní rychlost dekompozice k_e a k_l se mezi rašeliníky neliší (opět značná variabilita, s.d. i přesahuje polovinu průměru). Rychlost dekompozice celulózy, vyjádřená k_l , se mezi mikrostanovišti opět liší, a to s jediným rozdílem oproti předchozímu testu analýzy variance pro podíly nerozloženého substrátu (**Tab. 8**). Pro celulózu jsem k_e nevyhodnocoval pro každou plochu (mnoho nulových hodnot), ale pouze pro průměry odběrů všech deseti ploch každého mikrostanoviště.

druh / stanoviště	k_e		k_l	
	Sphagnum	celulóza	Sphagnum	celulóza
d.f.	5	–	5	5
F	1,58	–	2,02	11,09
p	0,18	–	0,09	< 0,0001
<i>S. fuscum</i>	0,30 ± 0,25	1,57	0,20 ± 0,15	0,70 ± 0,16 <i>abc</i>
<i>S. rubellum</i>	0,25 ± 0,13	1,20	0,21 ± 0,09	0,65 ± 0,29 <i>abcd</i>
<i>S. capillifolium</i>	0,22 ± 0,13	0,61	0,19 ± 0,08	0,43 ± 0,32 <i>ad</i>
<i>S. magellanicum</i>	0,26 ± 0,13	3,36	0,21 ± 0,09	0,78 ± 0,11 <i>bc</i>
<i>S. majus</i>	0,27 ± 0,07	0,52	0,23 ± 0,05	0,39 ± 0,25 <i>de</i>
<i>S. cuspidatum</i>	0,11 ± 0,08	0,11	0,11 ± 0,07	0,10 ± 0,16 <i>e</i>

Tab. 8. Hodnoty relativní rychlosti dekompozice k_e vyjádřené exponentem $-k$ exponenciální regresní rovnice ($R_t = e^{-k \cdot t}$) a absolutní rychlosti dekompozice k_l lineární rovnice ($R_t = 1 - k \cdot t$) fitující průběh dekompozice celulózy a rašeliníků v příslušných mikrostanovištích. R_t je podíl nerozloženého substrátu v čase t (v letech). Jsou uvedeny průměry ± s.d. ($n = 10$), hodnoty k_e celulózy pocházejí z regresní křivky proložené průměry deseti hodnot. Shodná písmena značí neprůkazné rozdíly mezi mikrostanovišti (Tukeyho HSD test, $\alpha = 0,05$), nepřítomnost písmen neprůkazný vliv druhu / mikrostanoviště (ANOVA, $\alpha = 0,05$).

4.2.2. Rozložitelnost rašeliníků

Protože se rozložitelnost vyjadřuje obtížně, zvláště když data obsahují extrémní hodnoty, zpracoval jsem pouze průměrné hodnoty ($n = 10$) rozložitelnosti rašeliníků jako poměr průměrů rozložených podílů rašeliníku a celulózy (**Tab. 9**). Statisticky průkazné jsou rozdíly v rozložitelnostech definovaných jako poměry absolutních rychlostí k_l rašeliníků a celulózy.

druh	% rozlož. Sphagnum:celulóza			$k_l^{Sph.} \div k_l^{cel.}$
	odběr 1 <i>a</i>	odběr 2 <i>b</i>	odběr 3 <i>b</i>	odběr 1–3
<i>S. fuscum</i>	0,35	0,31	0,27	0,34 <i>a</i>
<i>S. rubellum</i>	0,34	0,28	0,34	0,39 <i>ab</i>
<i>S. capillifolium</i>	0,48	0,50	0,38	0,50 <i>bc</i>
<i>S. magellanicum</i>	0,33	0,24	0,28	0,34 <i>a</i>
<i>S. majus</i>	0,83	0,68	0,51	0,66 <i>bc</i>
<i>S. cuspidatum</i>	3,64	1,29	0,75	0,99 <i>c</i>

Tab. 9. Rozložitelnost rašeliníků vyjádřená jako poměr průměrů rozložených podílů rašeliníku a celulózy a jako logaritmus poměru absolutních rychlostí k_l (z regresní lineární rovnice $R_t = 1 - k \cdot t$). Tři odběry představují interval expozice 0,4; 1,0 a 1,4 roku. Shodná písmena u druhů značí neprůkazné rozdíly mezi druhy (Kruskal-Wallisova ANOVA, $H = 19,51$, $p = 0,015$; Mann-Whitneyův U-test, $\alpha = 0,05$). Shodná písmena u odběrů značí neprůkazné rozdíly mezi odběry (Friedmanova ANOVA, $\chi^2 = 5,83$, $p = 0,054$; Wilcoxonův párový test, $\alpha = 0,05$).

Lepší rozložitelnost mají stélky druhů sekce Cuspidata – *S. cuspidatum* a *S. majus* a částečně i laggového *S. capillifolium*. Nejmenší je rozložitelnost u *S. fuscum* a *S. magellanicum*.

U *S. majus* a *S. cuspidatum* došlo k výraznému poklesu rozložitelnosti během expozice, které se projevilo velkým úbytkem biomasy za první období expozice, zatímco v navazujících obdobích je další úbytek neznatelný.

5. DISKUSE

5.1 POUŽITÉ METODY

5.1.1. Produkce

Měřením přírůstků jednotlivých ovázaných lodyžek dochází k porušení propletené struktury jejich větví. Lodyžka tak může být znevýhodněna zhoršeným přísunem kapilárně se pohybující vody porostem a zjištěné přírůstky mohou být podhodnoceny. Určitou chybu výsledků způsobuje i omezená přesnost při ovazování a měření prodloužených lodyžek, která se pohybuje z rozmezí zhruba ± 1 mm a zatěžuje tak zejména výsledky malých přírůstků.

Při sklizení označených lodyžek se mi několikrát přihodilo, že jsem tyto lodyžky našel z porostu vytažené, zřejmě působením nějakého hlodavce či ptáka. Takové události pak komplikují statistické zpracování dat a je třeba s nimi dopředu počítat.

Jednorázové zpětné stanovení ročních přírůstků z morfologických změn na lodyžce není zatíženo žádnými zásahy badatele, může ale být rušeno jinými, náhodnými zásahy do porostu, které se na lodyžkách odrazí obdobně jako cyklické změny připisované zatížení ležící sněhem

Délkový přírůstek tří dílčích měření v roce 2001 byl, ve srovnání s jednorázovým odečtem za stejné období, statisticky průkazně podhodnocen u trojice druhů sekce *Acutifolia* (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum* a *S. capillifolium*; zhruba 0,8-krát; párový t-test, $p < 0,01$). Toto podhodnocení přičítám narušení zásobení označených lodyžek kapilární vodou v hustých porostech. U řidších porostů *S. magellanicum*, které mělo přírůstky podobné jako *S. fuscum* a *S. rubellum*, se výsledky obou metod nelišily a u *S. majus* byla hodnota tří dílčích měření naopak spíše nadhodnocena (1,3-krát; párový t-test, $p = n.s.$). Zde mohlo narušení kompaktnosti vodou dobře zásobeného porostu zmenšit limitující konkurenci o světlo.

Výsledky jednoletých studií je třeba vyhodnocovat opatrně vzhledem k počasí. V suchých letech může výrazně poklesnout produkce šlenkových druhů, zatímco u bultových druhů, jejichž husté porosty tolik neprosychají, jen málo nebo vůbec (RYDIN 1993a).

5.1.2. Dekompozice

Použití opadových sáčků pro studium dekompozice je jediná terénní metoda, která vystaví substrát všem dekompozičním procesům. Přesto má mnohá omezení. Sáčky vytvářejí bariéru, která omezuje přístup nejvýznamnějším dekompozitorům provzdušněných půd – houbovým hyfám (ST. JOHN 1980). Velikost ok sítě může vyloučit vliv půdní fauny (COULSON & BUTTERFIELD 1978), může způsobit vypadávání či vpadávání organického materiálu (cf. SUFFING & SMITH 1974) nebo může udržovat odlišné mikroklima v sáčku (ST. JOHN 1980). V sáčcích se mohou hromadit různé organismy – mikroorganismy, bezobratlí, kořeny rostlin. Může dojít k oživení vloženého materiálu (cf. CLYMO & DUCKET 1986; WAGNER & TITUS 1984).

Já jsem se při studiu dekompozice rašeliníků a celulózy setkával s následujícími jevy. Ve vodním prostředí byl vložený substrát osídlován řasami (*Zygonium ericetorum*) a sinicemi (*Chroococcus subnudus*), které mohou zvýšit množství živin, hlavně dusíku, v prostředí sáčků (cf. BASILIER & GRANHALL 1979) a zvýšit tak i rychlost dekompozice (COULSON & BUTTERFIELD 1978). Místy byly sáčky prorůstány kořeny Cyperaceae ve vlhkých a Ericaceae v sušších mikrostanovištích. Setkal jsem se i s nahromaděním houbového mycelia uvnitř sáčku s rašeliníky v bultech.

Téměř veškeré výsledky uvnitř druhů / mikrostanovišť i uvnitř jednotlivých ploch jsou zatíženy značnou variabilitou, kterou reprezentuje stav některých odebraných opadových sáčků s celulózou – polovina papírového čtverce 5×5 cm byla téměř zcela rozložena, druhá polovina vypadala zcela neporušeně. Takovou prostorovou variabilitu si vysvětlují kolonizací substrátu houbovými hyfami z jediného směru.

Použití jednosložkového jednoduchého exponenciálního modelu pro modelování průběhu dekompozice vychází z předpokladu, že absolutní rychlost dekompozice lineárně klesá s časem, zatímco relativní rychlost zůstává konstantní. Výrazný pokles rozložitelnosti rašeliníků již během prvního období naznačuje, že došlo k vyčerpání lépe rozložitelné složky substrátu a v další fázi probíhá pomalý rozklad hůře rozložitelné složky. Proto by bylo vhodnější použít vícesložkový model, který by modeloval obě naznačené fáze rozkladu stélek rašeliníků (cf. ŠETLÍK 1999). Použití lineárního modelu je sporné, protože předpokládá konstantní absolutní a vzrůstající relativní rychlosti dekompozice. Osvědčil se při vyhodnocování velmi variabilního rozkladu celulózy, kdy bylo potřeba proložit regresní křivku čtyřmi hodnotami v rozmezí nezřídka 100 až 0 %.

5.2 KVANTIFIKACE

5.2.1 Produkce

Charakteristiky porostů rašeliníků

Zjištěné hodnoty plošné hustoty lodyžek (zejména druhů sekce *Acutifolia*) jsou oproti publikovaným hodnotám výrazně větší. Např. LINDHOLM (1983) konstatuje, že se obvyklá hodnota pro *S. fuscum* pohybuje kolem 450 dm^{-2} , zatímco mnou zjištěné hodnoty přesahují 1000 dm^{-2} . WALLÉN et al. (1988) uvádějí u stejného druhu z jihošvédského vrchoviště hustotu zhruba 100 dm^{-2} a JOHNSON et al. (1990) 470 dm^{-2} , ILOMETS (1982) z estonských rašeliníšť 220 dm^{-2} , READER & STEWART (1972) z jihokanadských rašeliníšť 410 dm^{-2} a LUKEN (1985) a GEHRKE et al. (1998) ze subarktických rašeliníšť 910 dm^{-2} resp. 800 dm^{-2} .

CLYMO (1970) našel negativní závislost mezi hmotností 10 mm úseku lodyžky s hlavičkou a plošnou hustotou lodyžek. Tato závislost na britských rašeliníštích udržuje konstantní biomasu terestrických porostů kolem $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{cm}^{-1}$, nehledě na druh a mikrostanoviště. Naopak pozitivní korelaci mezi hloubkou podzemní vody a plošnou i prostorovou hustotou lodyžek rašeliníků všech mikrostanovišť na Aljašce shledal LUKEN (1985). I když se mnou zjištěná biomasa mezi druhy statisticky neliší, je zde patrný trend od dvounásobku Clymovy hodnoty pro *Sphagnum majus* až po čtyřapůlnásobek u *S. fuscum*.

VASANDER (1981) na finském ombrotrofním rašeliníšti zjistil, že s klesající hloubkou podzemní vody směrem od bultů do šlenků vzrůstala biomasa i produkce mechového patra, avšak na estonských rašeliníštích je produkce bultových rašeliníků menší při větší biomase (ILOMETS 1982). Mé výsledky mají opačný charakter – bultové druhy mají větší biomasu, ale produkce se od šlenkových neliší.

LINDHOLM & VASANDER (1990) publikovali výsledky růstu a produkce osmi druhů z jediného komplexu rašeliníšť. Zde mělo *S. fuscum* (tak jako v mém případě) a *S. majus* největší prostorovou hustotu [$\text{g} \cdot \text{dm}^{-3}$] a největší produkci a *S. fuscum* navíc nejmenší délkový přírůstek. Naopak zase PAKARINEN (1978) zaznamenal při velké prostorové hustotě *S. fuscum* malou produkci oproti šlenkovým rašeliníkům.

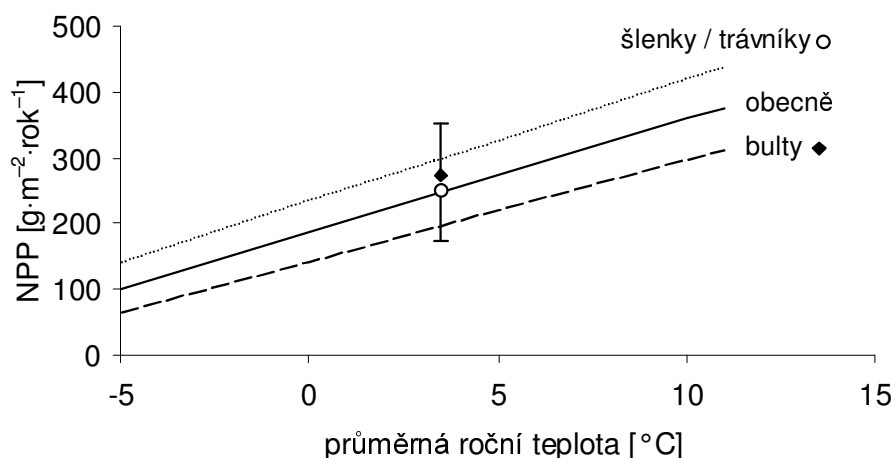
Z uvedených příkladů je zřejmé, že zejména bultové rašeliníky oplývají značnou fenotypickou plasticitou, která jim umožňuje účinně regulovat hustotu lodyžek v porostu, a tím hospodařit s vodou a využívat zdrojů v mikroklimaticky méně příznivých bultech. Hustoty lodyžek bultového *S. fuscum* jsou na Rokytecké slati podobné hustotám na

subarktických rašeliníšťích, tedy klimaticky extrémních biotopech. Proto usuzují, že bultová mikrostanoviště mají pro tento druh extrémní charakter.

Růst a produkce mezi mikrostanovišti

CLYMO & HAYWARD (1982) uvádějí obvyklou velikost produkce zapojených rašeliníkových porostů v rozsahu $100\text{--}600\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$. MOORE (1989), LINDHOLM & VASANDER (1990), ROCHEFORT & VITT (1990) a GERDOL (1995) vypracovali literární přehledy ročních přírůstků a produkcí vybraných druhů. Produkce rašeliníků se pohybuje v širokém rozmezí jednotek $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$ u *S. fuscum* v Arktidě až po $1000\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$ u *S. riparium* ze severního Německa či *S. fallax* z Nizozemí (BROCK & BREGMAN 1989). Přírůstek [$\text{mm}\cdot\text{rok}^{-1}$] mívá rozmezí, od jednotek po stovky (285 u zmíněného *S. riparium*).

Podle většiny autorů produkce negativně koreluje se vzdáleností povrchu porostu od hladiny podzemní vody – klesá od šlenků přes trávníky po bulty (CLYMO 1970; PEDERSEN 1975; PAKARINEN 1978; VASANDER 1981; HULME & BLYTH 1982; GRIGAL 1985; WALLÉN et al. 1988; WELTZINET al. 2001). Stejný výsledek prezentuje MOORE (1989), který porovnal mnoho publikovaných i nepublikovaných údajů produkce bultových a šlenkových / trávníkových druhů ve vztahu k průměrné roční teplotě (**Obr. 7**). Ačkoli jde o značně zobecněný model, je zřejmý rozdíl v produkci mezi mikrostanovišti podél dlouhého gradientu průměrné roční teploty, která reprezentuje velké klimatické rozpětí studovaných ekosystémů – od subarktických po temperátní a od přímořských po kontinentální.



Obr. 7. Vztah mezi roční čistou primární produkcí (NPP) rašeliníků na bultech a ve šlencích / trávnicích a průměrnou roční teplotou (MAT). Obecně: $NPP = 187 + 17,2 \cdot MAT$; $R^2 = 0,307$; $n = 60$. Bulťy: $NPP = 141 + 15,4 \cdot MAT$; $R^2 = 0,321$; $n = 31$. Šlenky / trávničky: $NPP = 234 + 18,6 \cdot MAT$; $R^2 = 0,381$; $n = 29$. Pro všechny tři mikrostanoviště $p < 0,001$. Převzato z MOORE (1989). Dva body reprezentují průměrné hodnoty NPP za rok 2000 a 2001 (\pm s.d.) uvedené v této práci (**Tab. 5**) – *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. capillifolium* jako bultové druhy; *S. magellanicum* a *S. majus* jako druhy šlenků / trávniců.

Mnou zjištěné hodnoty produkce se nejčastěji pohybují v rozmezí zhruba 200 až $300 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ a neliší se mezi mikrostanovišti (**Tab. 5**, **Obr. 7**). Podobné výsledky publikoval GERDOL (1995), který nenachází rozdíl mezi produkcí bultového *S. capillifolium* a šlenkového *S. fallax* na jihoalpším rašeliništi (cca $400 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$), zato *S. magellanicum* mělo produkci třetinovou. VITT (1990) a ROCHEFORT & VITT (1990) sice uvádějí menší produkci bultů na vrchovišti, ale na úživnějších slatiništích je poměr opačný nebo alespoň vyrovnaný. Podobně BARTSCH & MOORE (1984) zaznamenali na slatiništích větší produkci bultů než trávniců.

GRIGAL (1985) poukazuje na skutečnost, že povrch vyklenutých bultů při je půdorysné projekci větší, než povrch šlenků. Jeho hodnoty produkce bultových druhů byly menší než u druhů šlenkových, ale když produkci vyjádřil ve vztahu ke skutečné ploše vyklenutých bultů, získal opačný poměr.

Výsledky studií sledujících fotosyntézu rašeliníků shrnuje RYDIN (1993a). Šlenkové druhy mívají větší maximální rychlost fotosyntézy, která je závislá na objemu vody v hlavičkách. Zatímco porosty bultových rašeliníků dokáží po většinu roku udržet vlhkost hlaviček v rozmezí, ve kterém je intenzita fotosyntézy největší, šlenkové porosty často bývají zcela zaplaveny nebo jejich hlavičky v rozvolněných porostech prosychají.

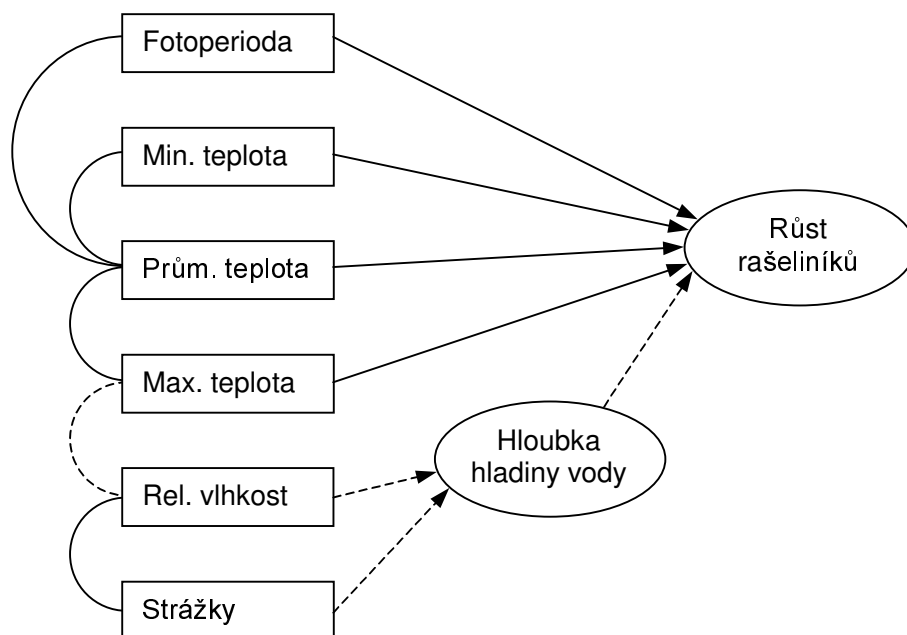
Čistá primární produkce rašeliníků na bultech je obvykle menší než ve šlencích. Na Rokytecké slati jsou produkce vyrovnané pravděpodobně proto, zde lodyžky bultových druhů rostou ve velkých plošných i prostorových hustotách.

Sezónní dynamika růstu

Sezónní dynamika růstu je nejčastěji spojována s chodem teplot a srážek.

GERDOL (1995) vypracoval hypotetický model vlivu faktorů prostředí na růst rašeliníků v italských Alpách (**Obr. 8**) a pak jej, na základě terénních a laboratorních pokusů, aplikoval na bultový druh *S. capillifolium*, trávnicový *S. magellanicum* a šlenkový *S. fallax*. Zaznamenal dva výrazné rozdíly v růstu druhů mezi mikrostanovišti: růst *S. capillifolium* a *S. magellanicum* pozitivně koreloval s teplotou, zato hladinou podzemní

vody byl nejvíce ovlivňován druh *S. fallax*. Výrazný vliv nerovnoměrného zásobení vodou na růst šlenkových druhů a malý nebo žádný vliv na bultové druhy dokázali na základě terénních pozorování a laboratorních pokusů další autoři (CLYMO & REDDAWAY 1974; ILOMETS 1982; LUKEN 1985; MOORE 1989). Tyto rozdíly jsou dány již zmíněnou schopností bultových druhů vést a udržet vodu.



Obr. 8. Path diagram, který na hypotetickém modelu zobrazuje vliv faktorů prostředí na růst rašeliníků v italských Alpách. Plné spojnice vyjadřují kladné korelace / vlivy, čárkované záporné. Převzato z GERDOL (1995).

Dalšími významnými faktory, které mohou růst a produkci rašeliníků v přirozeném prostředí ovlivňovat, je intenzita osvětlení a délka vegetační sezóny v obou typech mikrostanovišť. Zastínění obvykle potlačuje růst rašeliníků (HAYWARD & CLYMO 1983), ale MURRAY et al. (1996) při terénních i laboratorních pokusech prokázal fotoinhibici u rašeliníků vystavených přirozené intenzitě záření. Délka vegetační sezóny souvisí s kontinentalitou lokality. Ve Skotsku HULME & BLYTH (1982) zaznamenali celoroční růst vodních forem rašeliníků v tůňkách a na opačné straně pětiměsíční růst bultových druhů v bultech. Bultové druhy pěstované v tůňkách měly vegetační sezónu o málo delší. V kontinentálnějších podmínkách se díky chladnější zimě rozdíl v délce vegetační sezóny zmenšují.

Největší rychlost růstu rašeliníků na Rokytecké slati v létě 2001 připisují vydatným srážkám, rovnoměrně rozloženým po celé období. Jev je průkazný u *S. fuscum*, *S. capillifolium* a *S. cuspidatum*, tedy u druhů různých mikrostanovišť. Podle výše nastíněného schématu bych ale předpokládal, že nejvíce bude na dostatek srážek reagovat *S. majus*. Právě u tohoto vlhkomilného druhu jsem pozoroval rychlé prosychání (zbělení) hlaviček za slunných letních dnů, které se porostem šířilo od sušších k vlhčím částem. U porostů *S. majus* je také největší poměr v přírůstcích / produkcích mezi roky 2001 a 2000 (1,75; jednorázový odečet, viz **Tab. 5**). Nepřítomnost rozdílů mezi obdobími u *S. majus* může být zapříčiněna metodickým nedostatkem, kdy jsem měřené rostlinky na počátku každého z pěti období nevkládal opakovaně do zcela shodné části rozlehlého porostu, čímž mohly být jednotlivé sady vystaveny různým intenzitám prosychání porostu.

Nejmenší odpověď na dostatek srážek bych očekával naopak u bultových druhů *S. fuscum* a *S. rubellum*, jejichž rychlost růstu v létě 2001 byla zhruba dvojnásobná oproti suššímu létu 2000 a naopak poloviční na podzim 2001 než na podzim 2000. Poměr produkcí obou druhů mezi oběma roky je ale menší (1,41 resp. 0,93) než u *S. majus*.

Růst trvale ponořeného *S. cuspidatum* je nejvíce ovlivňován, krom teploty vody a intenzity záření, koncentrací CO₂. Tmavá rašelinná voda mělkých i hlubokých tůňek se za slunného počasí rychle prohřívá (a přehřívá) a s rostoucí intenzitou fotosyntézy roste i pH a klesá koncentrace molekulárního oxidu uhličitého, o který je v takovém prostředí velká nejen vnitrodruhová konkurence, ale i mezidruhová konkurence zejména mezi rašeliníkem a vláknitou spájkivou řasou *Zygonium ericetorum*. BOATMAN (1977) zjistil, že pro *S. cuspidatum* jsou optimální růstové podmínky v tůňkách v zastíněném laggu než v bezlesé středové části, kde přenesené laggové rostlinky prosperovaly lépe než původně rostoucí.

Souhrn – růst a produkce

Čistá primární produkce se mezi šesti sledovanými druhy rašeliníků neliší pravděpodobně proto, že jsou malé délkové přírůstky suchu tolerujících druhů vykompenzovány výrazně větší plošnou i prostorovou hustotou jejich lodyžek v porostu.

Největší sezónní rozdíly v růstu / produkci měly suchu tolerující druhy, které také nejvíce přirůstaly během srážkově nadprůměrného léta 2001.

5.2.2 Dekompozice

Dekompozice mezi druhy a mikrostanovišti

JOHNSON & DAMMAN (1993) vypracovali přehled publikovaných hodnot úbytků biomasy rašeliníků z dekompozičních sáčků exponovaných v mikrostanovištích příslušných druhů. Tyto hodnoty ročních ztrát jsou velmi variabilní, od 0,1 do 30 %, avšak maximální zjištěný úbytek 30 % za rok svědčí o značné odolnosti rašeliníků vůči dekompozici obecně. Mé výsledky úbytků biomasy rašeliníků za rok jsou u sucho tolerujících druhů *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum* jednotné – 21 %, u *S. majus* 25 % a u ponořeného *S. cuspidatum* 13 % rok⁻¹.

Z průběhů dekompozice rašeliníků i celulózy (**Obr. 6**) je patrné, že největší úbytek biomasy připadá na první období. U čisté celulózy, která obsahuje pouze minimální množství dalších látek, jde o úbytek daný charakterem procesu – negativně exponenciálním trendem. U rašeliníků je nápadné náhlé zpomalení dekompozice vysvětlitelné vyčerpáním většího obsahu živin obsažených v usušených živých stélkách (N, P, K; PAKARINEN 1978; MALMER 1990) a snadno rozložitelných uhlíkatých látek (CLYMO 1965) vyloužením a činností mikroorganismů. SZUMIGALSKI & BAYLEY (1996) zjistili, že zatímco během dekompozice jiných rostlin ve stejném prostředí dochází k jejich obohacování dusíkem a snižování C/N poměru, u rašeliníků se hodnoty těchto veličin téměř nemění a pro tím dekompozitory zůstávají nepříhodné. BARTSCH & MOORE (1985) však předkládají výsledky opačné – po roce byly stélky rašeliníků oproti ostatním cévnatým rostlinám obohaceny N a P nejvíce.

To, že jsem neshledal rozdíly v rychlosti dekompozice rašeliníků mezi mikrostanovišti není zcela překvapující, protože jiné práce uvádějí jednak pomalejší dekompozici rašeliníků v bultech než ve šlencích (BARTSCH & MOORE 1985 [$k_e = 0,068; 0,115$]; ROCHEFORT et al. & VITT 1990; JOHNSON & DAMMAN 1991), jednak výsledky opačné (FARRISH & GRIGAL 1985, 1988; BARTSCH & MOORE 1985 [$k_e = 0,113; 0,082$; živinami bohaté slatiniště]).

Nejpomalejší rozklad celulózy ve vodním biotopu *S. cuspidatum* lze vysvětlit pomalou difúzí kyslíku vodou, nízkou teplotou vody nade dnem (10–40 cm) a nepřítomností houbového dekompozitora, jehož činnost je v akrotelmu dominantní. Naopak nejrychleji se celulóza rozkládala v porostech dobře provzdušněných a většinou zastíněných porostech *S. magellanicum*, kde po 1,4 roku nezbylo v 9 z 10 sáčků nic. Relativně pomalejší rozklad v zastíněných porostech *S. capillifolium* v okrajovém lesnatém laggu, u kterých se očekává

větší úživnost, pravděpodobně snižuje značná hloubka hladiny podzemní vody (44 cm). Rozklad celulózy v bultech (*S. fuscum* a *S. rubellum*) probíhal neprůkazně rychleji, než v mikrostanovišti druhu *S. majus*, které je zástupcem šlenkových druhů a roste těsně nad hladinou podzemní vody, která rychlost dekompozice může zpomalovat.

Nelišící se rychlosti dekompozice rašeliníků a lišící se za stejných podmínek získané hodnoty rychlosti dekompozice celulózy jako kontrolního substrátu napovídají, že dekompozici významně ovlivňují dva faktory: abiotické prostředí mikrostanoviště a kvalita substrátu jako biotický faktor.

Rozložitelnost rašeliníků

Relativní rychlost dekompozice studovali různí autoři použitím různých kontrolních substrátů. CLYMO (1965) naopak porovnával rychlost dekompozice tří rašeliníků, dvou šlenkových v mikrostanovišti třetího, *S. papillosum* v trávnicích, které se rozkládalo, oproti předchozím dvěma, dvakrát pomaleji. JOHNSON et al. (1990) na základě hloubky, ve které docházelo k rozpadu stélek ve smíšených porostech prokázali, že stélky bulového *S. fuscum* jsou vůči rozkladu odolnější než stélky *S. rubellum* a šlenkového *S. balticum*.

JOHNSON & DAMMAN (1991) se poprvé cíleně zaměřili na oddělení obou vlivů (substrátu a prostředí) studiem dekompozice recipročně uložených čerstvých stélek bultových a šlenkových rašeliníků uložených do několika úrovní vzhledem k hladině vody. BELYEA (1996) výsledky zpřesnila, když použila rašelinný substrát z různých hloubek, který recipročně vkládala do bultů a šlenků. Bultové druhy byly dekompozici odolnější než druhy šlenkové a navíc značně rozložený rašelinný substrát bultů, po dlouhou dobu vystavený dekompozici v akrotelmu, vykazoval „chemické zestárnutí“, které snižovalo rychlost dekompozice (také HOGG 1993).

FARRISH & GRIGAL (1985, 1988) ve vertikálním profilu bultů a šlenků zjišťovali dekompozici celulózy a biomasy (rašeliny) rašeliníků z příslušných hloubek profilu. Konstatovali kombinovaný vliv kvality substrátu a prostředí. Ačkoli samotná dekompozice probíhala rychleji na a uvnitř bultů, rozložitelnost, kterou jsem dopočítal, se u bultových rašeliníků a jejich rašeliny na vertikálním profilu buď nelišila nebo byla v některých případech horší. Rozložitelnost s rostoucí hloubkou neklesala, ačkoli jsem očekával, že bude klesat obdobně, jako dekompozice a aerobní respirace.

Mé výsledky rozložitelnosti (z podílů rozložených substrátů i z podílů absolutních rychlostí dekompozice) ukazují na větší rozložitelnost vlhkomilného *S. majus* a vodního *S. cuspidatum*, zatímco sucho tolerující druhy *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum* mají

rozložitelnost menší a navzájem velmi podobnou. Tyto výsledky se shodují se závěry výše popsanými studií (JOHNSON & DAMMAN 1991; BELYEA 1996) a poukazují tedy na rozdíly v rozložitelnosti, kvalitě substrátů, které jsou řízeny přímo rašeliníky.

Rozdíly v rozložitelnosti rašeliníků mohou spočívat v odlišných koncentracích různých látek podporujících či inhibujících mikrobiální aktivitu:

- a) **minerální látky** – šlenková a vodní mikrostanoviště jsou minerálně bohatší a navíc hojněji osídlena sinicemi poutajícími vzdušný dusík. Proto stélky šlenkových rašeliníků mohou být těmito prvky obohaceny a být tak lépe rozložitelné. Zatímco PAKARINEN (1978) nenachází rozdíly v koncentracích nejvýznamnějších prvků mezi druhy bultů a šlenků, AULIO (1982) našel průkazně vyšší koncentrace kovových iontů u šlenkového *S. cuspidatum* než u ostatních druhů (*S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum*) a usuzuje na závislost obsahu prvků na druhu rašeliníku nebo podobnost mezi druhy v rámci taxonomických sekcí (AULIO 1980). KARLIN & BLISS (1984) shledali, že tento gradient je významný na minerotrofnějších rašeliníštích, kde je velká koncentrace dvoumocných kationtů ve šlencích, zatímco v izolovaných bultech je malá. PAKARINEN (1978) ani JOHNSON & DAMMAN (1991) nezaznamenali rozdíly v koncentracích dusíku mezi druhy bultů a šlenků. *S. capillifolium* je velmi příbuzné *S. rubellum*, přesto je jeho rozložitelnost ve všech parametrech větší. Je pravděpodobné, že jsou jeho stélky bohatší na minerální látky, protože roste v mezotrofnějším laggovém okraji rašeliníště, kde je i velký obrat živin;
- b) **snadno rozložitelné uhlikaté sloučeniny** jsou pravděpodobně více zastoupeny ve stélkách vlhkomilných druhů, u kterých docházelo k výraznému poklesu rozložitelnosti během expozice, které se projevilo velkým úbytkem biomasy za první období expozice, zatímco v navazujících obdobích je další úbytek neznatelný;
- c) **těžce rozložitelné sloučeniny**, z nichž jsou nejpodezíranější látky podobné ligninu, který však není v rašelinících přítomen (cf. VAN BREEMEN 1995);
- d) **sloučeniny s antibiotickým účinkem**, z nichž jsou nejznámější polyfenoly (sfagnová kyselina). V poslední době je značný antibiotický účinek připisován sfagnanu, derivátům polyuronových kyselin (zejm. galakturonové kys.), které mají schopnost stabilizovat bílkoviny, tedy i exoenzymy mikroorganismů a vyvazovat dvoumocné kationty kovů (JOHNSON & DAMMAN 1993; PAINTER 1998). Sfagnan zajišťuje iontovou výměnu v buněčných stěnách rašeliníků a jeho množství významně koreluje s pozicí druhů na vodním gradientu bult-šlenk – bultové rašeliníky mají oproti šlenkovým až dvojnásobný obsah sfagnanu (CLYMO 1963; cf. VITT et al.

1975). Je proto pravděpodobné, že je sfagnan významným původcem horší rozložitelnosti bultových rašeliníků.

Ačkoli je již zřejmé, že se rozložitelnost rašeliníků mezi druhy či ekologickými a taxonomickými skupinami liší, čímž patrně hraje důležitou roli v dynamice rašeliništních společenstev a ekosystémů, její skutečnou podstatu neznáme. Vliv žádného ze čtyř výše zmíněných faktorů na rozložitelnost nebyl přímo studován; slibně se ale jeví průkazná korelace mezi rychlostí rozkladu různých rašeliníků a obsahem jejich polyuronových kyselin (JOHNSON & DAMMAN 1993).

Souhrn – dekompozice

Dekompozice a její rychlost se u šesti studovaných druhů rašeliníků mezi jejich mikrostanovišti neliší.

Dekompozice celulózy a její rychlost je pomalejší v mikrostanovištích vodních a šlenkových rašeliníků (*S. cuspidatum*, *S. majus*), než sucho tolerujících druhů bultů (*S. fuscum*, *S. rubellum*) a trávníků (*S. magellanicum*).

Rozložitelnost bultových a trávnickových rašeliníků je menší než u druhů vlhkomilných. Rozložitelnost rašeliníků se s časem snižuje zejména u vlhkomilných druhů.

Rozdíly v rozložitelnosti druhů nápadně pozitivně korelují s publikovanými hodnotami obsahu či podílů polyuronových kyselin, které zajišťují iontovou výměnu, a které mají navíc významný inhibující účinek na dekompozitory.

5.2.3 Produkčně-dekompoziční bilance

I když otázka vzniku a udržení diferenciovaného mikroreliéfu strukturovaných rašeliníšť nebyla prozatím jednoznačně vyřešena, předpokládá se, že je spojena s problematikou vztahu produkce biomasy a jejího rozkladu v akrotelmu (JENÍK & SOUKUPOVÁ 1992, MALMER & WALLÉN 1999), jehož výsledkem je rychlost ukládání rašeliny do katotelmu (CLYMO 1984; BELYEA 1996).

Produkce biomasy je v krátkodobém měřítku poměrně snadno a přesně měřitelná veličina. Ačkoli je u bylinného patra produkce nadzemní (WALLÉN 1986, 1987) i podzemní biomasy (SJÖRS 1991) nezanedbatelná, produkce rašeliníků jako rašelinotvorného materiálu bývá nahlížena jako rozhodující pro rychlost ukládání organické hmoty do katotelmu (MALMER & WALLÉN 1999). Přesné vyhodnocení průběhu dekompozice biomasy v celém profilu akrotelmu je metodicky velmi obtížné, a tak jsou terénní studie nejčastěji zaměřeny na stanovení rychlosti dekompozice čerstvých stélek nebo rašelinných substrátů v několika hloubkách a laboratorní výzkumy se zaměřují na zjišťování rychlosti respirace dekompozitorů měřením produkce CO₂. Takto zjištěné hodnoty rychlosti dekompozice poslouží k poznání činitelů odpovědných za její rozdílný průběh mezi skupinami, ale nejsou vhodné pro přesné vyčíslování průběhu dekompozice biomasy během jejího průchodu akrotelmem, který u vyvýšených mikrostanovišť může trvat řádově desítky až přes sto let (JOHNSON et al. 1990, MALMER & WALLÉN 1999).

Přesnou metodou sledování změn koncentrací N, ¹⁴C a ²¹⁰Pb na vertikálním rašelinném profilu MALMER & WALLÉN (1999) porovnávali dlouhodobé změny v produkci biomasy a

akumulaci rašeliny. Usuzují, že větší produktivita bultů udržuje mikrotopografii povrchu rašeliniště a určuje i jeho samotný růst.

MALMER & WALLÉN (1999) rovněž zjistili, že více humifikovaná a zhutnělá „bultová“ rašelina vstupující do katotelmu má větší hustotu, než rašelina pod šlenky ve stejné vzdálenosti od hladiny vody. Má-li být zachován stejný objem rašeliny vstupující do katotelmu pod bulty a šlenky (BELYEA & CLYMO 1998), bulty přispívají větší hmotností. Vstupuje tak do hry další faktor spojený s dekompozicí.

Protože nebyl nalezen obecný vztah mezi produktivitou bultových a šlenkových mikrostanovišť, musí mít velký význam rychlost dekompozice rašeliníků, která je řízena přímo druhy samotnými a proti které navíc pracuje větší rychlost akumulace do katotelmu. Oproti lépe rozložitelným šlenkovým rašeliníkům si špatně rozložitelné bultové druhy utvářejí a udržují bulty, tedy prostředí, ve kterém šlenkové druhy nemohou převládnout. Proto na bulty nahlížím jako na strategický produkt jejich druhů. V měřítku strukturovaného rašeliniště jsou bultové rašeliníky edifikátory, ecosystem engineers a bulty jejich rozšířeným fenotypem, obdobně, jako rašeliníky a jejich rašeliniště v měřítku krajiny.

6. ZÁVĚR

Velikost čisté primární produkce se u šesti sledovaných druhů rašeliníků pohybovala v rozmezí 200–300 g·m⁻²·rok⁻¹, avšak mezi druhy se nelišila pravděpodobně proto, že malé délkové přírůstky sucho tolerujících druhů (*S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum*)

byly vykompenzovány výrazně větší plošnou i prostorovou hustotou jejich lodyžek v porostu, která dobře koreluje s biomasou porostu. Obě veličiny nabývají velmi vysokých hodnot u druhu *S. fuscum* na bultech, který tak pravděpodobně reaguje na extrémní mikroklimatické podmínky na takových bultech.

Největší sezónní rozdíly v růstové rychlosti měly bultové druhy *S. fuscum* a *S. capillifolium* a submerzně rostoucí *S. cuspidatum*. Všechny druhy rychle přirůstaly během srážkově bohatého léta 2001, zatímco rozdíly v rychlosti růstu mezi podzimem 2000 a 2001 a jarem 2001 shledány nebyly.

Dekompozice a její rychlost se u šesti studovaných druhů rašeliníků ve studovaném období 1,4 roku mezi jejich mikrostanovišti nelišila (*S. majus* 25 %, *S. cuspidatum* 13 % a 21 % rok⁻¹ pro *S. fuscum*, *S. rubellum* a *S. magellanicum*). Dekompozice celulózy a její rychlost je pomalejší v mikrostanovištích vodních a šlenkových rašeliníků (*S. cuspidatum*, *S. majus*), než sucho tolerujících druhů bultů (*S. fuscum*, *S. rubellum*) a trávníků (*S. magellanicum*).

Rozložitelnost bultových a trávnickových rašeliníků, stanovená jako poměr procent rozložené biomasy resp. absolutní dekompoziční rychlosti rašeliníku a celulózy, je menší než u druhů vlhkomilných. Rychle klesá během prvních měsíců, což je nejvíce patrné u vlhkomilných druhů. Ačkoli s jistotou neznáme původce rozdílů v rozložitelnostech druhů, významným faktorem se zdají být polyuronové kyseliny, které potlačují mikrobiální aktivitu a které jsou ve zvýšené míře přítomny v biomase bultových druhů. Rašeliníky se tak rozdílností v rozložitelnostech svých stélek významně podílí na vzniku a udržení koexistujících bultů a šlenků.

7. LITERATURA

- AABY B. (1976): Cyclic climatic variations in climate over past 5500 yr. reflected in raised bogs. – *Nature* **263**: 281–284.
- AERTS R., VERHOEVEN J. T. A. & WHIGHAM W. H. (1999): Plant mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. – *Ecology* **80**: 2170–2181.
- AERTS R., WALLÉN B. & MALMER N. (1992): Growth limiting nutrients in *Sphagnum* dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. – *Journal of Ecology* **80**: 131–140.
- ANDRUS R. E., WAGNER D. J. & TITUS J. E. (1983): Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. – *Canadian Journal of Botany* **61**: 3128–3139.
- AULIO K. (1980): Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. I. A multi-variate summarization of the mineral element components of 13 species of *Sphagnum* from an ombrotrophic raised bog. – *Annales Botanici Fennici* **17**: 307–314.
- AULIO K. (1982): Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra- and interspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. – *Annales Botanici Fennici* **19**: 93–101.
- BACKÉUS I. (1972): Bog vegetation re-mapped after sixty years. Studies on Skagershultamossen, central Sweden. – *Oikos* **23**: 384–393.
- BARTSCH I. & MOORE T. R. (1985): A preliminary investigation of primary production in four peatlands near Schefferville, Québec. – *Canadian Journal of Botany* **63**: 1241–1248.
- BASILIER K. & GRANHALL U. (1979): Nitrogen fixation in wet minerotrophic moss communities of a subarctic mire. – *Oikos* **31**: 236–246.
- BELYEA L. R. & CLYMO R. S. (1998): Do hollows control the rate of peat bog growth. In: Standen V., Tallis J. & Meade R. [eds]: *Patterned Mires and Mire Pools*. – British Ecological Society, London, 55–65.
- BELYEA L. R. & CLYMO R. S. (2001): Feedback control of the rate of peat formation. – *Proceedings of the Royal Society of London* **B268**: 1315–1321.
- BELYEA L. R. (1996): Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. – *Oikos* **77**: 529–539.
- BELYEA L. R. (1999): A novel indicator of reducing conditions and water-table depth in mires. – *Functional Ecology* **13**: 431–434.
- BERENDSE F., VAN BREEMEN N., RYDIN H., BUTTLER A., HEIJMANS M., HOOSBEEK M. R., LEE J. A., MITCHELL E., SAARINEN T., VASANDER H. & WALLÉN B. (2001): Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. – *Global Change Biology* **7**: 591–598.
- BERGMAN I., LUNDBERG P., PRESTON C. M., NILSSON M. (2000): Degradation of ¹³C-U-glucose in *Sphagnum majus* litter: Responses to redox, pH, and temperature. – *Soil Science Society of America Journal* **64**: 1368–1381.
- BOATMAN D. J. (1977): Observations on the growth of *Sphagnum cuspidatum* in a bog pool on the Silver Flowe National Nature Reserve. – *Journal of Ecology* **65**: 119–126.

- BRAGAZZA L. (1997): *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy. – *The Bryologist* **100**: 507–515.
- BROCK T. C. M. & BREGMAN R. (1989): Periodicity in growth, productivity, nutrient content and decomposition of *Sphagnum recurvum* var. mucronatum in a fen woodland. – *Oecologia* **80**: 44–52.
- CLYMO R. S. & DUCKET J. G. (1986): Regeneration of *Sphagnum*. – *New Phytologist* **102**: 589–614.
- CLYMO R. S. & HAYWARD P. M. (1982): The ecology of *Sphagnum*. In: Smith A. J. E. [eds]: *Bryophyte Ecology*. – Chapman and Hall, New York, 229–289.
- CLYMO R. S. & REDDWAY E. J. (1971): Productivity of *Sphagnum* (bog-moss) and peat accumulation. – *Hidrobiologia* **12**: 181–192.
- CLYMO R. S. (1963): Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. – *Annals of Botany* **27**: 309–324.
- CLYMO R. S. (1965): Experiments on breakdown of *Sphagnum* in two bogs. – *Journal of Ecology* **53**: 747–758.
- CLYMO R. S. (1970): The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. – *Journal of Ecology* **58**: 13–49.
- CLYMO R. S. (1984): The limits to peat bog growth. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **B303**: 605–654.
- COULSON J. C. & BUTTERFIELD J. (1978): An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition of blanket bog. – *Journal of Ecology* **66**: 631–650.
- COÛTEAUX M. M., BOTTNER P. & BERG B. (1995): Litter decomposition, climate and litter quality. – *Trends In Ecology and Evolution* **10**: 63–66.
- CRAWFORD R. M. M. (1983): Root survival in flooded soils. In: Gore A. J. P. [eds]: *Ecosystems of the World. Vol. 4A. Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor*. – Elsevier Sci. Publ., New York, NY, 257–284.
- CRONBERG N. (1998): Population structure and interspecific differentiation of the peat moss sister species *Sphagnum rubellum* and *S. capillifolium* (Sphagnaceae) in northern Europe. – *Plant Systematics and Evolution* **209**: 139–158.
- DANNIELS R. E. & EDDY A. (1990): *Handbook of European Sphagna*. – HMSO, London.
- DOHNAL 1965 *Československá rašeliniště a slatiniště*. – Nakladatelství ČSAV, Praha.
- FARRISH K. W. & GRIGAL D. F. (1985): Mass loss in a forested bog: relation to hummock and hollow microrelief. – *Canadian Journal of Soil Science* **65**: 375–378.
- FARRISH K. W. & GRIGAL D. F. (1988): Decomposition in an ombrotrophic bog and a minerotrophic fen in Minnesota. – *Soil Science* **145**: 353–358.
- FERGUSON P. & LEE J. A. (1983): The growth of *Sphagnum* species in the Southern Pennines. – *Journal of Bryology* **12**: 579–586.
- GEHRKE C. (1998): Effects of enhanced UV-B radiation on production-related properties of a *Sphagnum fuscum* dominated subarctic bog. – *Functional Ecology* **12**: 940–947.
- GERDOL R. (1995): The growth dynamics of *Sphagnum* based on field measurements in a temperate bog and on laboratory cultures. – *Journal of Ecology* **83**: 431–437.

- GIGNAC L. D. (1992): Niche structure, resource partitioning, and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in western Canada. – *The Bryologist* **95**: 406–418.
- GIGNAC L. D. (1993): Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate. – *Advances in Bryology* **5**: 187–222.
- GRIGAL D. F. (1985): *Sphagnum* production in forested bogs of northern Minnesota. – *Canadian Journal of Botany* **63**: 1204–1207.
- GUNNARSSON U. & RYDIN H. (2000): Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. – *New Phytologist* **147**: 527–537.
- HAYWARD P. M. & CLYMO R. S. (1983): The growth of *Sphagnum* – experiments on, and simulation of, some effects of light-flux and water-table depth. – *Journal of Ecology* **71** : 845–863.
- HOGG E. H. (1993): Decay potential of hummock and hollow *Sphagnum* peats at different depths in a Swedish raised bog. – *Oikos* **66**: 269–278.
- HORTON D. G., VITT D. H. & SLACK N. G. (1979): Habitats of circumboreal-subarctic *Sphagna*: I. A quantitative analysis and review of species in the Caribou Mountains, northern Alberta. – *Canadian Journal of Botany* **57**: 2283–2317.
- HULME P. D. & BLYTH A. W. (1982): The annual growth period of some *Sphagnum* species on the Silver Flowe National Nature Reserve, Southwest Scotland. – *Journal of Bryology* **12**: 287–291.
- ILOMETS M. (1982): The productivity of sphagnum communities and the rate of peat accumulation in Estonian bogs. In: Masing V. [eds]: *Peatlands Ecosystems*. – Valgus, Tallinn, 117–120.
- INGRAM H. A. P. (1978): Soil layers in mires: function and terminology. – *Journal of Soil Science* **29**: 224–227.
- JENÍK J. & SOUKUPOVÁ L. (1992): Microtopography of subalpine mires in the Krkonoše Mountains, the Sudetes. – *Preslia* **64**: 313–326.
- JOHNSON L. C. & DAMMAN A. W. H. (1991): Species-controlled *Sphagnum* decay on a South Swedish raised bog. – *Oikos* **61**: 234–242.
- JOHNSON L. C. & DAMMAN A. W. H. (1993): Decay and its regulation in *Sphagnum* peatlands. – *Advances in Bryology* **5**: 249–296.
- JOHNSON L. C., DAMMAN A. W. H. & MALMER N. (1990): *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic South Swedish peat bog. – *Journal of Ecology* **78**: 633–647.
- JONES C. G., LAWTON J. H & SHACHAK M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. – *Oikos* **69**: 373–386.
- KARLIN E. F. & BLISS L. C. (1984): Variation in substrate chemistry along microtopographical and water-chemistry gradients in peatland. – *Canadian Journal of Botany* **62**: 142–153.
- KLIKA J. (1955): *Nauka o rostlinných společenstvech (Fytocenologie)*. – Nakladatelství ČSAV, Praha.
- LINDHOLM T. & VASANDER H. (1990): Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland. – *Annales Botanici Fennici* **27**: 145–157.
- LINDHOLM T. (1983): Variation in *Sphagnum* shoot numbers and shoot bulk density in hummocks of a raised bog. – *Suo* **34**: 73–78.

- LUKEN J. O. (1985): Zonation of *Sphagnum* mosses: Interaction among shoot growth, growth form and water balance. – *The Bryologist* **88**: 374–379.
- MALMER N. & WALLÉN B. (1999): The dynamics of peat accumulation on bogs: mass balance of hummocks and hollows and its variation throughout a millennium. – *Ecography* **22**: 736–750.
- MALMER N. (1990): Constant or increasing nitrogen concentrations in *Sphagnum* mosses on mires in Southern Sweden during the last few decades. – *Aquilo Series Botanica* **28**: 57–65.
- MALMER N., SVENSSON B. M. & WALLÉN B. (1994): Interaction between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. – *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **29**: 483–496.
- MOORE T. R. (1989): Growth and net production of *Sphagnum* at 5 fen sites, Subarctic Eastern Canada. – *Canadian Journal of Botany* **67**: 1203–1207.
- MURRAY K. J., TENHUNEN J. D. & NOWAK R. S. (1996): Photoinhibition as a control on photosynthesis and production of *Sphagnum* mosses. – *Oecologia* **96** : 200–207.
- NEKOVÁŘ F. (1966, 1967): Některé zvláštnosti jihočeského klimatu. I, II. část. – Rozpravy pedagog. fak. v Č. Budějovicích, Řada přír. věd, 2: 1–55, 5: 1–43.
- NORDBAKKEN J. F. (1996): Plant niches along the water table gradient on an ombrotrophic mire expanse. – *Ecography* **19**: 114–121.
- OKLAND R. H. (1990): A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. III. Diversity and habitat niche relationships. – *Nordic Journal of Botany* **10**: 191–220.
- PAINTER T. J. (1998): Carbohydrate polymers in food preservation: an integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in *Sphagnum*-dominated peat bogs. – *Carbohydrate Polymers* **36**: 335–347.
- PAKARINEN P. (1978): Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in Southern Finnish raised bogs. – *Annales Botanici Fennici* **15**: 15–26.
- PEDERSEN A. (1975): Growth measurements of five *Sphagnum* species in South Norway. – *Norwegian Journal of Botany* **22**: 277–284.
- READER R. J. & STEWART J. M. (1972): The relationship between net primary production and accumulation for a peatland in southeastern Manitoba. – *Ecology* **53**: 1024–1037.
- ROCHEFORT L. & VITT D. H. (1990): Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. – *Ecology* **71**: 1986–2000.
- RUUHIJÄRVI R. (1960): Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. – *Annales Botanica Soc. "Vanamo"* **31**: 1–360.
- RYDIN H. & McDONALD A. J. S. (1985): Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents. – *Journal of Bryology* **13**: 579–584.
- RYDIN H. (1985): Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding *Sphagna*. – *Oikos* **45**: 374–379.
- RYDIN H. (1986): Competition and niche separation in *Sphagna*. – *Canadian Journal of Botany* **64**: 1817–1824.

- RYDIN H. (1987): Microdistribution of *Sphagnum* species in relation to physical environment and competition. – *Symposia Biologia Hungarica* **35**: 295–304.
- RYDIN H. (1993a): Mechanism of interactions among *Sphagnum* species along water level gradients. – *Advances in Bryology* **5**: 153–185.
- RYDIN H. (1993b): Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. – *Oikos* **66**: 413–423.
- SAGOT C. & ROCHEFORT L. (1996): Tolérance des sphaignes a la dessiccation. – *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie* **17**: 171–183.
- SCHEFFER R. A., VAN LOGTESTIJN R. S. P., VERHOEVEN J. T. A. (2001): Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species. – *Oikos* **92**: 44–54.
- SJÖRS H. (1991): Phyto- and necromass above and below ground in a fen. – *Holarctic Ecology* **14**: 208–218.
- SOUKUPOVÁ L. (1996): Developmental diversity of peatlands in Bohemian Forest. – *Silva Gabreta* **1**: 99–107.
- ST. JOHN T. V. (1980): Influence of litter bags on growth of fungal vegetation structures. – *Oecologia* **46**: 130–132.
- SUFFING R. & SMITH D. W. (1974): Litter decomposition studies using mesh bags: spillage inaccuracies and the effect of repeated artificial drying. – *Canadian Journal of Botany* **52**: 2157–2163.
- SVENSSON G. (1988): Fossil plant communities and regeneration patterns on a raised bog in South Sweden. – *Journal of Ecology* **76**: 41–59.
- SVĚTLÍKOVÁ M. (2001). *Ekobiologie graminoidů šumavského rašeliniště*. Ms. (Diplomová práce depon in knihovna katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Karlovy university, Praha) p. pp.166.
- SVOBODOVÁ & SOUKUPOVÁ (2000): Mires of the Šumava Mountains: 13,000-years of their development and present-day biodiversity. – *Geolines* **11** : 108–111.
- SZUMIGALSKI A. R. & BAYLEY S. E. (1996): Decomposition along a bog to rich fen gradient in Central Alberta, Canada. – *Canadian Journal of Botany* **74**: 573–581.
- ŠETLÍK J. (1999): Dekompozice opadu rákosu obecného *Phragmites australis* (Trin.) ex Steudel. Ms. (Diplomová práce depon. in Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a Biologické fakulty Jihočeské univerzity, České Budějovice, p. 39.
- UPDEGRAFF K., BRIDGHAM S.D., PASTOR J., WEISHAMPEL P. & HARTH C. (2001): Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water table manipulation. – *Ecological Applications* **11**: 311–326.
- VAN BREEMEN N. (1995): How *Sphagnum* bogs down other plants. – *Trends In Ecology and Evolution* **10**: 270–275.
- VÁŇA J. (1997): Bryophytes of the Czech Republic – an annotated check-list of species (1). – *Novitates Botanicae Universitatis Carolinae* **11**: 39–89.
- VASANDER H. (1981): Keidasrämeen kasvibiomassa ja tuotos. [Plant biomass and production in an ombrotrophic raised bog]. – *Suo* **32**: 91–94.

- VERHOEVEN J. T. A. & TOTH E. (1995): Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens – effect of litter quality and Inhibition by living tissue-homogenates. – *Soil Biology and Biochemistry* **27**: 271–275.
- VITT D. H. & SLACK N. G. (1984): Niche diversification of *Sphagnum* relative to environmental factors in northern Minnesota peatlands. – *Canadian Journal of Botany* **62**: 1409–1430.
- VITT D. H. (1990): Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **104**: 35–59.
- VITT D. H., HORTON D. G., SLACK N. G. & MALMER N. (1975): The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. – *Michigan Botanist* **14**: 190–200.
- WAGNER D. J. & TITUS J. E. (1984): Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. – *Oecologia* **62**: 182–187.
- WALLÉN B. (1986): Above- and belowground dry mass of three main vascular plants on hummocks on a subarctic peat bog. – *Oikos* **46**: 51–56.
- WALLÉN B. (1987): Growth pattern and distribution of biomass of *Calluna vulgaris* on an ombrotrophic peat bog. – *Holarctic Ecology* **10**: 73–79.
- WALLÉN B., FALKENGREN-GRERUP U. & MALMER N. (1988): Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on South Swedish peat bog. – *Holarctic Ecology* **11**: 70–76.
- WELTZIN J. F., HARTH C., BRIDGHAM S. D. & PASTOR J, VONDERHARR M. (2001): Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-table manipulations. – *Oecologia* **128**: 557–565.
- WIEDER R. K. & LANG G. E. (1982): A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. – *Ecology* **63**: 1636–1642.
- WIEDER R. K. (2001): Past, present, and future peatland carbon balance: An empirical model based on ²¹⁰Pb dated cores. – *Ecological Applications* **11**: 327–342.
- ZOBEL M. (1988): Autogenic succession in boreal mires – a review. – *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **23**: 417–445.