Biologická fakulta Jihočeské univerzity
České Budějovice

MAGISTERSKÁ PRÁCE

Šíření a omezování třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos Roth.*) se zřetelem na její oddenkový systém

Stanislav Březina
1999

vedoucí práce: Doc. RNDr. Karel Prach CSc.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně,
jen s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, 3. 5. 1999 .....

Děkuji svému školiteli Karlu Prachovi za cenné připomínky k magisterské práci a hlavně za trpělivost, kterou projevil. Taktéž děkuji Jitce Klimešové za poskytnutý čas i informace. Neméně děkuji paní Albrechtové z botanického ústavu v Průhonicích za ochotu s jakou pomohla urychlit analýzy vzorků, jejichž výsledkyé jsem ve své práce nutně potřeboval uvést. Hodně děkuji tátovi za technickou spolupráci při budování terénních pokusů i mámě...A velice děkuji všem kolegům, kteří se trápili u počítačů za stejných temných nocí jako já. Byla to svým způsobem romantika.

Abstract

The Master thesis deals with a perennial grass *Calamagrostis epigejos* (*C.e.*). This species has rapidly expanded in many types of vegetation in past decades. Many notes have been found about this process and its negative consequences for invaded communities in the literature. High resistance of this plant to disturbance is also well known.

One aim of my study is to investigate the possibilities of the species control. At the second I wanted to avaluate the role of rhizom connection between shoots in great regenerative and competitive properties of this grass.

Two experiments were conducted, first on the "Opatovské louky" wet meadow, and the second on relativly dry site near the village of Budišov.

In the first experiment, the cover of *C.e.* was mown for one season. The results show that only differences between treatments in the average hight and the leaf area of shoots were significant. The decrease in shoot density and fertility was observed both in the control and the mown sites. Probably shading by undecomposed litter on the unmowed treatment is the reason for this type of behaviour.

The latter research was carried out as a more detailed study. There was investigated influence of severing rhizome connection between daughter and mother ramet on one hundred daughter shoots treated with various clipping frequency. There was strong influence of rhizome severing on unclipped plant. This type of treatment resulted in decrease of number of green leaves, weight of rhizomes and allocation of nitrogen into new generation shoots. The differences between one times clipped shoots were not so strong. The sollution of this paradox is: unclipped shoots have higher transpiration surface of leaves and so they needs more water to succes growth.

So there seems to be great importance of rhizomes for regeneration of C.e. cover in Opatovské louky meadow. They serve as the storage of sugars, that are important for the initiation of shoots regrowth after disturbance. But longer lasting experiments are needed for better evaluation of mowing influence on cover of this grass. However rhizome connection between shoots is also very important for competitive and regenerative properties of this grass especially under stress conditions.

I concluded that we may try to explore these results in practise. It would be worthable to severe rhizome connection between shoots by *Calamagrostis* cover management and thus try to decrease its ability to expansion. into surroundings, especially in dry sites.

Úvod

Ve své magisterské práci se zabývám druhem třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos* L.). Jedná se o klonální vytrvalou trávu s monokarpickými dicyklickými výběžky a hypogeotropním extenzivním oddenkovým systémem. Další informace o anatomii, morfologii a fenologii této rostliny shrnula např. Dolečková (1989) nebo Ulanova (1986). Při svých pokusech bych se chtěl zaměřit na dva okruhy problémů, týkajících se velké úspěšnosti třtiny křovištní v současné krajině:

Omezuje nějakým způsobem krátkodobé kosení třtinové porosty?

Jak důležité je fyziologické propojení mezi jednotlivými výhonky klonu pro úspěšné zapojení třtiny do vegetace na často velmi odlišných stanovištích?

I. třtina křovištní jako „enfant terrible" naší flóry

Třtina křovištní byla u nás ještě v padesátých letech známá spíše jako nebezpečná buřeň lesních lemů a pasek (Šindelářová 1959): Centrum jejího celkového areálu bylo podle Ulanové (1986) omezeno spíše na kontinentální Eurasii. V poslední době se však začíná významně uplatňovat i v oceaničtějších oblastech západní Evropy, např. Porúří (Prach ústní sdělení) a zmínky jsou také o jejím výskytu v Severní Americe (Aiken et al.1989). V naší přírodě se za několik posledních desetiletí stala jednou z nejhojnějších travin. Na většině míst, kde se uchytí její semenáčky (většinou narušená stanoviště), prorostou její oddenky velmi rychle okolní vegetací a následné výhonky ji svými velkými listy zastíní. Tyto listy se navíc velmi dlouho rozkládají - Dolečkové (1989) se polovina opadu rozloží za 1,5 – 1,7 roku. Nerozložený opad pak silně ovlivňuje počet i spektrum druhů schopných na lokalitě přežít.

Různorodost stanovišť, do kterých třtina expanduje, je udivující. Spektrum porostů, ve kterých se dnes třtina uplatňuje, shrnula ve své diplomové práci Dolečková (1989). Negativní působení třtiny na invadované porosty je patrné jak na suché Pouzdřanské stepi (vlastní pozorování), tak na podmáčených loukách na Křivoklátsku (Kučera 1996) nebo na Opatovských zákopech. Zde jsem také její

negativní vliv na složení a druhovou diverzitu vegetace experimentálně ověřil ve své bakalářské práci (Březina 1997). Problémy s jejími monocenózami jsou samozřejmě i jinde, uvedené příklady však zároveň ukazují velkou přizpůsobivost třtiny na vodní režim prostředí (viz také Ulanova 1986). Široké spektrum prostředí, ve kterých třtina proniká do okolní vegetace, se dá částečně vysvětlit také adaptabilitou k dalším abiotickým faktorům jako jsou světelné podmínky (Gloser et Gloser 1996) nebo acidita půdy (Dolečková 1989, Kučera 1996) -podrobnější souhrn, viz moje bakalářská práce (Březina 1997). Existují také doklady, které naznačují, že ani za změněných klimatických podmínek nebude tato tráva v krajině ubývat. Např. pozitivní vliv vyšší hladiny CO_2 na fotosyntézu jejich porostů zjištěný Gloserem et Bartákem(1994) je neobyčejně vysoký. Odolnost k UV-B záření zaznamenaná Tosseramsem et Rosemou (1995).

Uvedené skutečnosti vnucují otázku po možnostech omezení jejího šíření v nejrůznějších prostředích. Kladný vliv kosení na druhovou pestrost lučních porostů a potlačení dominanty byl přitom popsán již vícekrát (např. Prach 1996, Slavíková 1986 nebo Hara et Šrůtek 1996). Proto jsem založil disturbanční experiment, který měl zjistit reakci třtiny na kosení, a to na stejném místě, kde jsem zjistil její negativní vliv na invadovaný porost. To byla mokrá louka v PR Opatovské zákopy. Také podstatná část mého druhého pokusu na suché louce u Budišova se zabývá odpovědí třtiny na kosení. Zde jsem se ale rozhodl kosit vždy jen jediný výhonek a zkoumat jeho odpověď na kosení detailněji z poněkud odlišného hlediska – viz dále. Přesto si myslím, že i hrubé srovnání výsledků regenerace výhonků na tak odlišných lokalitách umožní ucelenější shrnutí celé této problematiky.

Jako nejčastější odpověď travin na kosení bývá uváděno zvyšování počtu výhonků při současném snižování jejich váhy a snižování fertility (Morávková-Lipnická in Klimeš 1993 - *Calamagrostis villosa*, Šindelářová 1959 *Lolium multiflorum* a další), dosud známé výsledky o detailnější reakci třtiny jsou však nejednoznačné (Dolečková 1989, Sedláková 1997). Obecně se však třtina považuje za velmi těžko hubitelnou rostlinu, která se třeba z lesních pasek eliminuje jen ztěží (Šindelářová 1959).

2. třtina jako klonální rostlina

Třtina křovištní není ovšem jediným druhem, schopným i v zapojeném porostu vytvořit takřka čistou monocenózu, která se jen velmi těžko eliminuje pomocí prostředků obvyklých v běžné ochranářské či lesnické praxi. Podobné zprávy existují např. i o dalších druzích rodu *Calamagrostis*. U nás je to *Calamagrostis villosa* expandující na imisních holinách (shrnutí viz Pyšek 1993) nebo *Calamagrostis canescens* zapojující se do mokřadních porostů (Soukupová 1996), V Americe existuje zase druh *Calamagrostis canadensis*, svou životní strategií na tamních pasekách velmi podobný *C.e.* Zabývá se jím celá řada prací (některé budou zmíněny v diskusi). Další, podobné druhy jsou například *Brachypodium pinnatum* (Strnadová 1997) nebo *Phalaris arundinacea* (Klimešová 1996) *Urtica dioica* (Hara et Štrůtek 1996). Některé společné znaky mezi těmito kompetetivně superiorními druhy jsou vysoká růstová rychlost, velká listová plocha (Grime 1979) nebo dlouhý poločas rozkladu jejich biomasy (Cornelissen 1997). Jedním z hlavních společných znaků, který zvyšuje konkurenční schopnost těchto rostlin je však mohutný extenzivní oddenkový systém. Přítomnost oddenků může být však pro rostlinu výhodná z mnoha důvodů.

Rozsáhlý oddenkový systém umožňuje těmto rostlinám efektivně translokovat a využívat roztroušené zdroje za jejich všeobecně nízkých koncentrací v prostředí - *Carex bigelowii* (Jónsdóttir 1989) nebo *Maianthemum bifolium* (D`Hertefeld et Jónsdóttir 1994) i uzurpovat dusík do vlastní biomasy v prostředí s vysokým stupněm eutrofizace jako např. *Brachypodium pinnatum* na loukách s přerušeným obhospodařováním (De Kroon et Bobbink 1997). Oddenky tvořící jednolitou vrstvu jsou také schopny mechanicky bránit ostatním druhům jak v jejich ecesi, tak v dalším růstu (Faliňska 1991). Důležité jsou oddenky také pro rostliny žijící v prostředí s vysokou hladinou vody, kde slouží jako prostředí umožňující šíření vzduchu i do ponořených částí rostlin jak tomu je např. u druhu *Phragmites australis* (Květ materiály k přednášce o ekofyziologii rostlin). Oddenky v mnoha případech slouží také jako zásobárna cukrů, které mohou podporovat rychlý růst výhonků v časné sezóně (Lytle et al.1980 *Spartina alterniflora*) nebo urychlit regeneraci výhonků po jejich distubanci (Rice et al. 1995 *Arachis glabrata).* Review viz např May (1960). Pozoruhodná je také funkce oddenků ve všech prostředích, kde je

rovnoměrný růst rostlin omezen jeho heterogenním a často zástupným rozmístěním různých zdrojů. Zde mohou oddenky 1. pomocí růstové plasticity regulovat přítomnost ramet v nepříznivých prostředích - např. *Glechoma hederacea* (Marshall et Price 1997), ale viz De Kroon et al. (1994) nebo za 2. podporovat druhé ramety zdroji hojnými na jejich mikrolokalitě a naopak- viz např. u druhů *Fragaria chiloensis* (Alpert et Money 1986) nebo *Solidago canadensis* (Bazzaz et Harnett 1983), shrnutí viz Alpert et Stuefer (1997). Tyto fyziologické odpovědi jsou však v logickém rozporu, jehož vyřešení si žádá nové náhledy na problematiku - viz. Marshall et Price (1997).

Jaká je tedy role oddenků pro regeneraci a zachování pozoruhodné kompetiční schopnosti třtiny křovištní jako zástupce výše uvedených nepříjemně expanzívních druhů? Může se tato funkce lišit mezi prostředími? To jsou další otázky , které úzce souvisí s otázkami položenými výše. Jejich řešení bych rád ve své práci alespoň naznačil.

Herben et Hara (1997) aplikovali přístup *dominance* a *founder control* strategií přežívání v ekosystému na způsob kompetice klonálních rostlin. Obecný rozdíl mezi těmito dvěma strategiemi tkví ve způsobu uplatňování ve společenstvu. Druhy se strategií *founder control* hledají prázdné niky ve společenstvu mezi ostatními druhy. Naopak druhy dominance control se snaží o vytvoření dominance způsobem vytlačení (zastínění) druhů ostatních. Hlavní rozdíl mezi klonálními rostlinami s těmito strategiemi tkví pak podobně ve schopnosti nového výhonku přerůst dosavadní zapojený porost a následně ho zastínit. Shrnují zde obecné schéma způsobu kompetice klonálních rostlin podobného typu jako je třtina křovištní - mateřská rameta vysílá do okolního porostu oddenky, na kterých vyrostou nové ramety. Tyto ramety jsou pak podporovány mateřskými výhonky do doby, než jsou schopné sami úspěšně konkurovat okolnímu porostu. Schopnost zprostředkovat fyziologické propojení mezi kompetujícími výhonky druhů *dominance control* a zbytkem klonu se jeví jako velmi důležitá vlastnost oddenků pro kompetiční úspěch výhonků (Herben et Hara 1997). Teoretickému shrnutí poznatků o výhodách a nevýhodách fyziologické integrace z různých úhlů se věnovalo poměrně hodně úsilí. Pitelka et Ashmun (1985) sec. Klimešová et Klimeš (1997) popisují výhody a nevýhody zachování fyziologického propojení takto: ramety v propojeném systému se jsou schopny navzájem podporovat různými zdroji což je zvláště přínosné pro

ontologicky mladé výhonky a pro ramety rostoucí v nepříznivých podmínkách, zároveň pak sdílení zdrojů mezi nimi snižuje intraklonální kompetici. Na druhou stranu je však k zachování tohoto fyziologického propojení mezi rametami třeba hodně energie, růst malých ramet brzdí růst těch velkých a navíc se prostřednictvím oddenků mohou snadno šířit např. virové infekce. Přímých důkazů důležitosti fyziologické podpory pro kompetiční schopnosti *dominance control* druhů, jako je u nás třtina a ostatní zmíněné expanzivní druhy, je však přesto podle Hary et Herbena (1997) překvapivě málo. Dosavadní studie o výhodách a nevýhodách fyziologického propojení pro klonální rostliny byly prováděny spíše na druzích se strategií founder control, které nejsou schopny na daném místě vytvořit dominantní porosty jako např. *Trifolium repens* Kemball et Marshall (1995). Jmenný seznam těchto druhů lze najít například v článku Jónsdóttira et Watsona (1997).

Efekt odpojení přítoku zásobních látek k výhonkům v ranných ontogenetických fázích vývoje je silný (Bullock et al. 1994, Harnett et Bazzaz 1983) a dá se očekávat u většiny druhů šířících se laterálně prostřednictvím výhonků. Proto jsem se rozhodl ke studii rozdílů mezi výhonky ontogeneticky staršími, odpojenými a neodpojenými od zbytku klonu. Jejich porovnání a dále porovnání takto zasažených výhonků ještě navíc zastřižených je jednou z možností jak reálně zhodnotit důležitost oddenkového systému pro silné regenerační i kompetiční charakteristiky tohoto druhu a odpovědět tak na výše položené otázky. (viz např. Bullock et al. 1994). Předpokládám, že umístění pokusu na poměrně suché místo jako je louka u Budišova, by mělo lépe zvýraznit roli fyziologického propojení pro další růst třtiny a ukázat tak, jestli je to role pro třtinu významná nebo je-li vůbec nějaká.

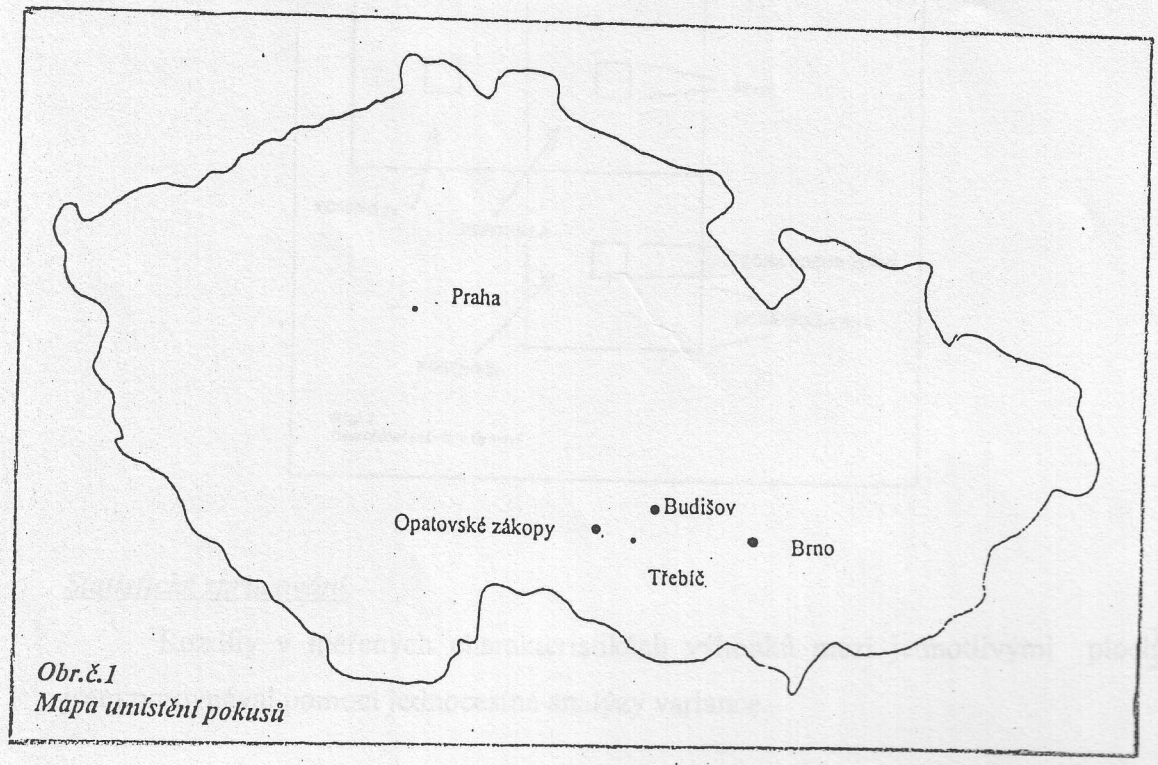
Doufám, že výsledky mé magisterské práce budou zajímavé jak pro možnost zapojení dat o oddenkovém systému třtiny křovištní do širšího kontextu k tématu kompetice a regenerace klonálních rostlin, tak z hlediska praktické redukce porostů těch agresivnějších z nich.

Metodika

Opatovské zákopy

Celkový popis lokality Opatovské zákopy

Přírodní rezervace Opatovské zákopy se nachází na 49° 12´s.š. a 15° 40´v.d., asi 18 km západně od města Třebíč (viz obr. č 1). Klima je zde mírně vlhké, vrchovinné s průměrnými ročními teplotami okolo 6°C průměrné roční srážky dělají asi 650mm Z fytogeografického hlediska řadíme tuto lokalitu do mezofytika, konkrétně k 67. okresu - Českomoravské vrchovině. Nadmořská výška se zde pohybuje okolo 660m.n.m. Podle rekonstrukční geobotanické mapy (Mikyška et al. 1968 - 1972) zabíraly dříve toto území lesy svazu *ALNION GLUTINOSAE* na mokrých místech, obklopené lesy svazu *FAGION* na místech sušších. Dnes tvoří PR komplex mokrých luk z podsvazu *CALTHENION* o různém stupni zachovalosti s dominující *Carex nigra* ve formě vysokých trsů. Ty také úplně oddělují PR na 2 samostatné části. Celková rozloha je 15,4 ha. Dolní část rezervace je zachovalá a pravidelně kosená, zatímco horní, kde provádím svůj pokus je nechána ladem asi 5 let. Třtina křovištní zde za tu dobu stačila vytvořit několik klonů s různým stupněm homogenity na malé škále.

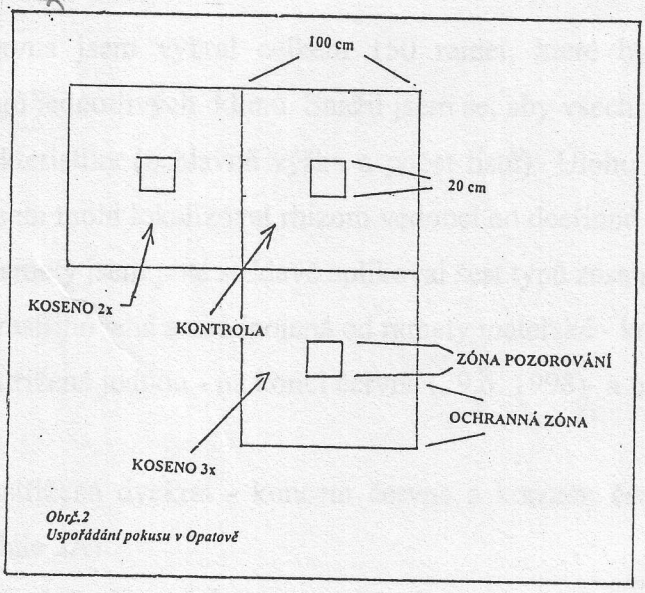


Obr.č.1
Mapa umístění pokusů

Uvedený fytocenologický snímek, 2x2m velký, z 29.7.1997 je na druhy spíše bohatší než typické snímky z této lokality (hodnoty pokryvnosti jsou uvedené v procentech): *Calamagrostis epigejos 55, Agrostis stolonifera 15, Carex nigra 15, Holcus mollis 10, Lysimacia vulgaris 10, Festuca pratense 10, Festuca ovina Rannunculus acer 5, Galium palustre 5, Cirsium palustre 5, Lathyrus pratensis 5, Potentilla erecta 1.*

Uspořádání pokusu

Jedná se o klasický disturbanční experiment, prováděný jednu sezónu. V jednom pokusném bloku byly plochy kosené dvakrát, třikrát a kontrola. Kosení jsem prováděl na konci června (29.-30.6.1997), v polovině srpna (16.-17.8.1997) a koncem září (26.- 27.9.1997). Měření níže uvedených charakteristik porostu jsem prováděl 29.-30.6.1997 a 28.6.-29.6.1998. Každá plocha měla rozměry 1x1m. Pozorování jsem prováděl v jejich vnitřní části o rozměrech 20x20cm. Zde jsem sledoval počet výhonků, jejich pokryvnost, průměrnou výšku sterilních výhonků, přibližnou plochu největšího listu u těchto výhonků a celkovou fertilitu porostu. Mimo to jsem v každém čtverci pozoroval pokryvnosti ostatních druhů. Celkem jsem prováděl 5 opakování ve znáhodněných blocích- viz. obr. č2.

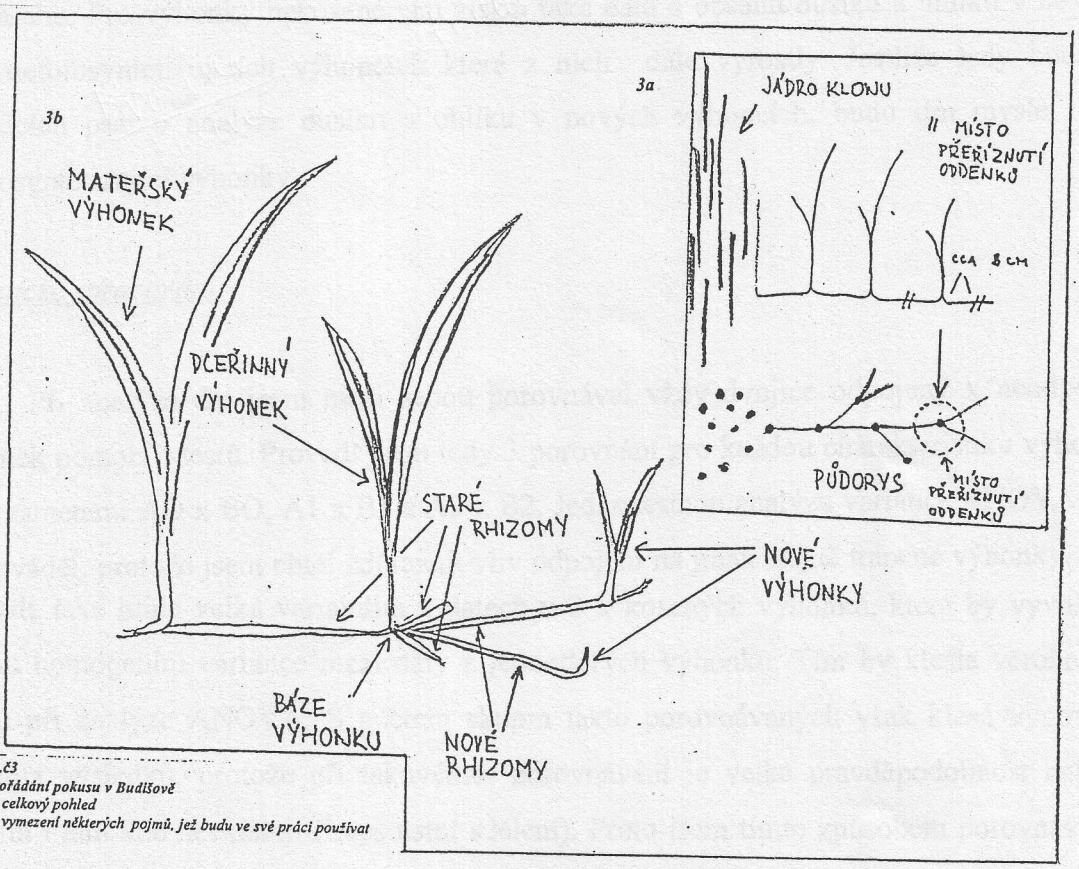


Obr.č.2
Uspořádání pokusu v Opatově

Statistické zpracování

Rozdíly v měřených charakteristikách výhonků mezi jednotlivými plochy jsem porovnával pomocí jednocestné analýzy variance.

Výhonky jsem obřezával kruhem o poloměru asi 8cm, abych alespoň do určité míry unifikoval počáteční podmínky pro všechny výhonky. Stejnou metodiku použili Mattheis et Tieszen (1976). Rhizomu spojujícímu mateřskou a dceřinnou rametu jsem se při obřezávání neodpojených výhonků snažil vyhnout, půdu v bezprostředním okolí oddenku jsem však nakypřil. Vyloučil jsem tak větší poškození kořenů v případě odpojovaných výhonků. Celková situace je uvedená na obrázku č. 3. Zde jsem se také pokusil vyjasnit některé pojmy, které budu ve své práci používat.



Obr.č3
Uspořádání pokusu v Budišově
a) celkový pohled
b) vymezení některých pojmů, jež budu ve své práci používat

Protože zde *Festuca ovina* roste, jak je pro ni obvyklé, v nepravidelných trsech, rozdělil jsem zapojenost jejího porostu v bezprostřední blízkosti výhonku do tří kategorií: řídký porost-1, středně hustý porost-2 a hustý porost -3, Tyto hodnoty jsem pak při analýzách dosazoval jako „*covariables.*" Stupeň zapojenosti porostu jsem odhadoval, žádné pomocné veličiny jsem pro jeho zjišťování neměřil.

U každé ramety jsem pozoroval výšku, délku a šířku největšího listu - vynásobením těchto dvou veličin jsem potom odhadoval jeho plochu, počet zdravých listů a celkový počet listů. Tato pozorování jsem prováděl před prvním zastřihováním tj. 29.-30.6.98, před druhým zastřihováním - 30.-31.7.98 a 30.8.-1.9.99.

Začátkem listopadu jsem všechny ramety vykopal i s celým oddenkovým systémem, který z nich vyrostl. Na oddenkovém systému mne zajímaly tyto veličiny: hmotnost nových i starých rhizomů - tedy těch, které vyrostly až po zásahu a těch, které jsem při obřezávání na začátku pokusu přeřízl, jejich délka a počet, počet nových výhonků, průměrná délka jednoho rhizomu, jeho průměrná hmotnost a jeho specifická hmotnost (hmotnost 1cm oddenku). Dále jsem měl k dispozici analýzu obsahu dusíku a uhlíku v sušině nových i starých oddenků (v %). Zde jsou, kvůli velké nákladnosti analýzy, porovnány vždy jen 4 výhonky pro jeden typ zásahu. Pro výhonky nekosené jsm získal také data o obsahu dusíku a uhlíku v nových, ještě nefotosyntetizujících výhoncích které z nich dále vyrostly. Jestliže tedy budu ve výsledcích psát o analýze dusíku a uhlíku v nových výhoncích, budu tím myslet tyto nefotosyntetizující výhonky.

Statistické zpracování

Při analýza dat jsem mezi sebou porovnával vždy dvojice odpojený x neodpojený výhonek pomocí t-testů. Provedl jsem tedy 3 porovnání pro každou charakteristiku výhonku- mezi rametami AO x BO, A1 x B1 a A2 x B2. Jednocestnou analýzu variance ANOVA jsem neprováděl, protože jsem chtěl zdůraznit vliv odpojení na jinak stejně trápené výhonky. Svou roli zde také hrála velká variabilita v datech u 2 x kosených výhonků, která by vyvolávala malou homogenitu variance mezi daty z jednotlivých výhonků. Tím by klesla věrohodnost údajů při analýze ANOVA. S počtem skupin takto porovnávaných však klesá vypovídací hodnota výsledků, protože při takovémto porovnávání je velká pravděpodobnost nalezení rozdílů i tam kde neexistují (Lepš ústní sdělení). Proto jsem tímto způsobem porovnával jen tři dvojice. Data jsem zobrazoval pomocí zobrazených kvantilů „Box and Whisker plots."

Pro porovnání produkčních charakteristik nadzemní biomasy v čase mezi typy zásahů jsem použil analýzu *repeated measures.*

Vzájemnou závislost některých produkčních charakteristik mezi sebou a na zapojenosti porostu jsem hodnotil korelačním koeficientem.

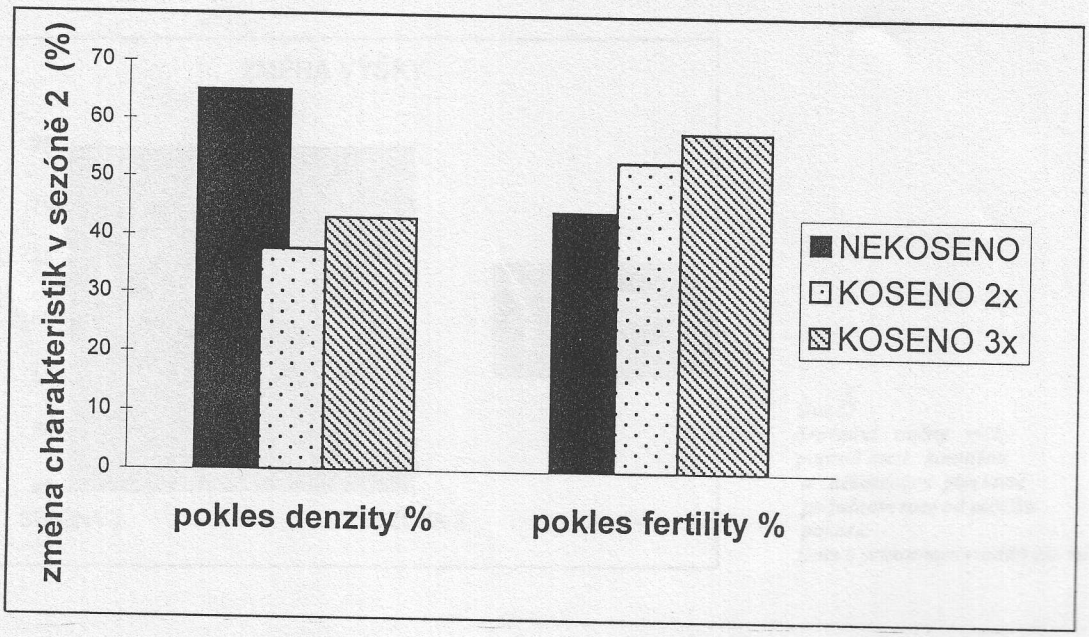
Výsledky

Výsledky disturbančního pokusu (lokalita Opatov)

Rozdíly v pokryvnosti třtiny nejsou mezi plochami kosenými a nekosenými průkazné. Počet opakování i krátká doba trvání pokusu byla nedostatečné ke zjištění jakýchkoli trendů v pokryvnosti ostatních druhů, které by se dali vysvětlit kosením.

Rozdíly v denzitě porostu *C.e.* byly ve 2. sezóne signifikantní mezi plochami kosenými a kontrolou ($p<0.01$), přičemž na kontrolní ploše byla hustota výběžků menší. To dokazuje pozitivní vliv kosení na hustotu výběžků. Jak ukazuje obr.č.4 pokles počtu výhonků byl výrazný nejen pro kontrolu - o 64,2%, ale i pro pro kosené plochy – zde se hustota výběžků zmenšila průměrně o 37,6% u 2x kosených a o 43,1% u 3x kosených ploch.

K výraznějšímu poklesu fertility došlo v sezóně po kosení u ploch 2x (o 44,4%) i třikrát kosených (o 53.1%) ($p<0.001$) na kontrolní ploše se fertilita snížila také, ale neprůkazně (o12.9%) ($p<0.1$). Porovnání je zřetelné z obr č.4. Rozdíly mezi plochami jsou však ve druhé sezóne neprůkazné, což vylučuje negativní vliv kosení na fertilitu tohoto konkrétního porostu.



Obr.č.4
Srovnání poklesu denzity a fertility porostů mezi kosenými a nekosenými plochami po jednom roce od začátku pokusu.
Data o průkaznosti rozdílů viz. tab.č.1

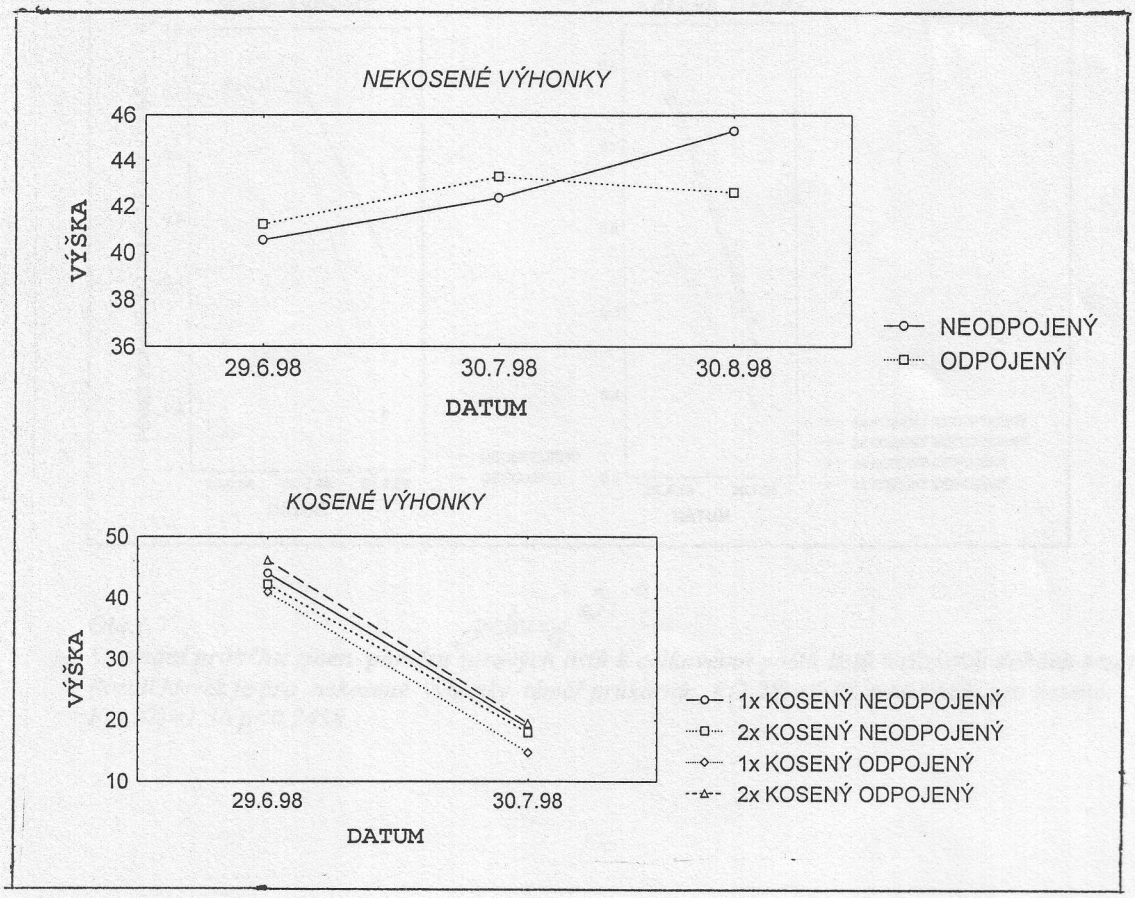
Výsledky odpojovacího pokusu na některé charakteristiky výhonků (lokalita Budišov)

Rozdíly mezi nekosenými výhonky:

Z ramet neodpojených od mateřských výhonků zaschl pouze jeden exemplář, z ramet izolovaných pak uhynuly dva z původních. Původní počet výhonků byl devatenáct. Rozdíl v mortalitě nebyl statisticky signifikantní.

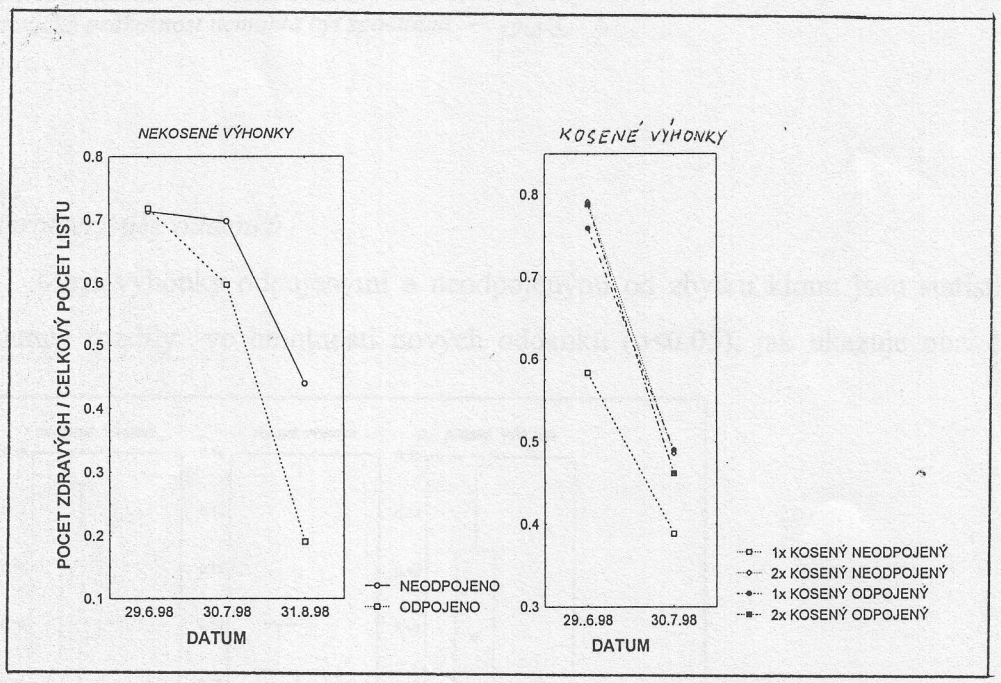
1. nadzemní biomasa

Výška se mezi odpojenými a neodpojenými výhonky signifikantně nelišila, i když její větší velikost u neodpojeného výhonku po dvou měsících od zásahu je z obrázku č.6 viditelná. Výhonky odpojené od mateřských ramet se lišily od kontrol hlavně charakteristikami vitality listů.



Obr.č.6
Srovnání průběhu změn výšek v čase mezi výhonky s různými typy zásahů..
Rozdíly křivek nejsou průkazné - pro nekosené výhonky: $F(2,68)=2,06$ $p<0.1357$; pro kosené: $F(3,54)=0,12$ $p<0.9470$.

Měsíc po odpojení měly izolované výhonky nižší počet zdravých listů i plochu největšího listu ($p < 0.1$). Rozdíl v počtu zdravých listů se dále zvětšoval a po dvou měsících od zásahu byl již statisticky průkazný($p<0.05$). V tomto období byl statisticky průkazný také poměr zelených listů k jejich celkovému počtu. Celkový počet listů se však snižoval v průběhu sezóny rychleji u neodpojených, než u odpojených výhonků. Tento pokles však nebyl průkazný. Rozdíly v časovém průběhu - analýze *„repeated measures"* – uvedených charakteristik byly téměř průkazné jen pro poměr zelených k celkovému počtu listů ($p<0.1$) Výsledek této analýzy můžeme vidět na obr.č. 7. Konkrétní výsledky analýzy nadzemní biomasy pro všechny typy zásahů jsou shrnuty v tab. č. 2.



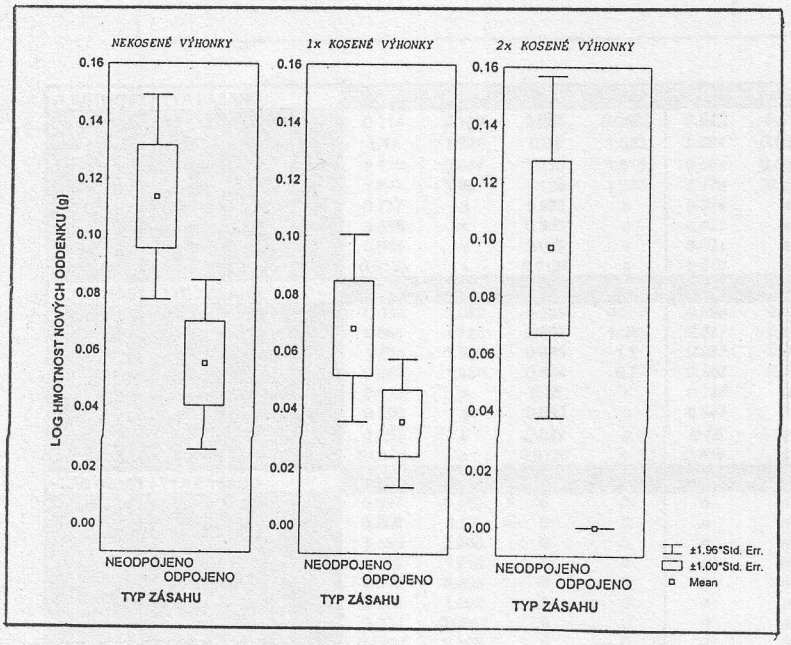
Obr.č.7
Srovnání průběhu změn poměru zdravých listů k celkovému počtu listů v různých dobách sezóny.
Rozdíl křivek je pro nekosené výhonky téměř průkazný: $F(2,28)=2,12$ $p<0.0683$; pro kosené: $F(5,87)=1,36$ $p<0.2458$

VLASTNOST / TYP ZÁSAHU	AO	BO	p AOxBO	A1	B1	p A1xB1	A2	B2	p A2xB2
výška (cm) 29.6.-30.6.98	40.54	41.23	*0.968*	42.51	41.36	*0.895*	42.32	46.12	*0.221*
výška (cm) 30.7.-31.7.98	42.38	43.31	*0.685*	18.23	14.55	*0.215*	17.24	19.47	*0.931*
výška (cm) 30.8.-1.9.98	45.31	42.62	*0.215*	20.71	17.4	*0.378*	4.51	2.81	*0.558*
plocha největšího listu (cm) 29.6.-30.6.98	23.62	24.51	*0.763*	25.41	26.31	*0.851*	26.84	28.56	*0.724*
plocha největšího listu (cm) 30.7.-31.7.98	31.45	25.36	*0.088*	11.52	8.54	*0.447*	10.7	8.82	*0.652*
plocha největšího listu (cm) 30.8.-1.9.98	n	n	*n*	n	n	*n*	n	n	*n*
počet listů 29.6.-30.6.98	2.82	2.7	*0.712*	2.87	2.75	*0.845*	2.75	2.85	*0.621*
počet listů 30.7.-31.7.98	3.54	3.08	*0.289*	1.6	1.78	*0.598*	1.53	1.34	*0.578*
počet listů 30.8.-1.9.98	3.21	3.21	*0.962*	n	n	*n*	n	n	*n*
počet zelených listů 29.6.-30.6.98	1.98	1.85	*0.514*	1.72	1.89	*0.486*	2.22	2.24	*0.963*
počet zelených listů 30.7.-31.7.98	2.54	1.92	*0.071*	1.74	1..12	*0.32*	0.084	0.69	*0.685*
počet zelených listů 30.8.-1.9.98	2	0.85	*0.005*	n	n	*n*	n	n	*n*
zelené listy/celkový počet listů 29.6.-30.6.98	0.72	0.72	*0.942*	0.69	0.76	*0.254*	0.79	0.83	*0.895*
zelené listy/celkový počet listů 30.7.-31.7.98	0.7	0.6	*0.321*	0.39	0.49	*0.21*	0.49	0.46	*0.821*
zelené listy/celkový počet listů 30.8.-1.9.98	0.44	0.19	*0.023*	n	n	*n*	n	n	*n*

Tab.č.2
Charakteristiky nadzemní biomasy u různě ovlivňovaných výhonků a data o statistické průkaznosti rozdílů mezi nimi.
AO – výhonek nezastřižený a neodpojený od mateřské ramety
BO – výhonek nezastřižený a odpojený
A1 – výhonek jednou zastřižený a neodpojený
B1 – výhonek jednou zastřižený a odpojený
A2 – výhonek dvakrát zastřižený a neodpojený
B2 – výhonek dvakrát zastřižený a odpojený
p - dosažená hladina významnosti rozdílů mezi uvedenými výhonky
n – statistická průkaznost nemohla být spočítána

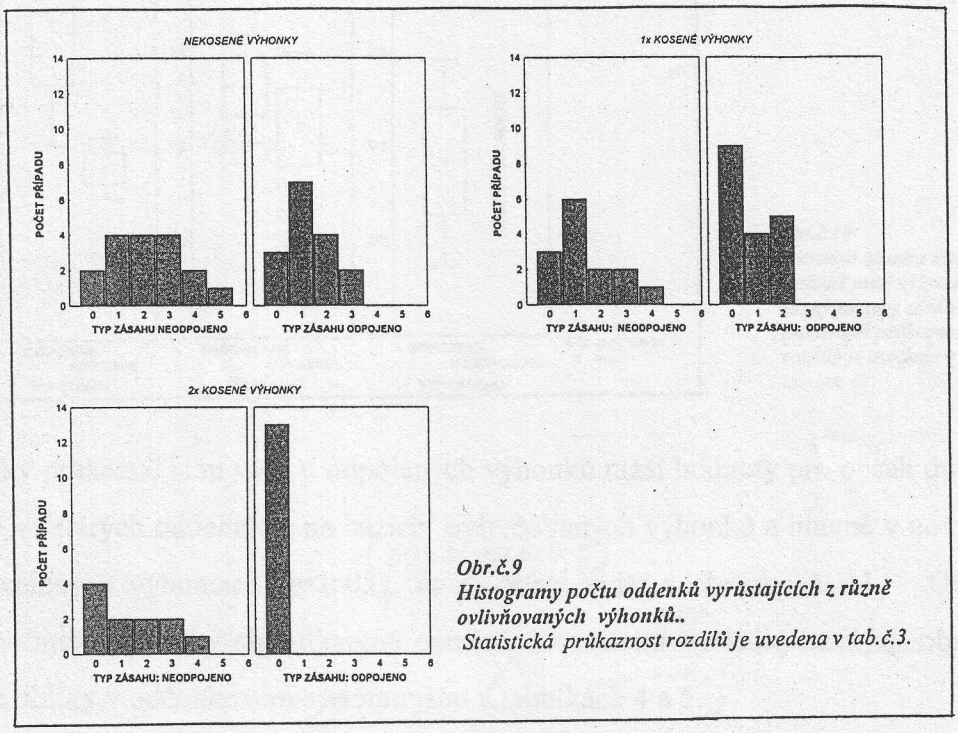
2. charakteristiky oddenků

Mezi výhonky odpojenými a neodpojenými od zbytku klonu jsou statisticky významné rozdíly ve hmotnosti nových oddenků ($p<0.05$), jak ukazuje obr. č. 8.



Obr.č.8
Srovnání hmotností oddenkového systému mezi výhonky s různými typy zásahů.
Statistická průkaznost rozdílů je uvedena v tabulce č.3.

Průměrná hmotnost jednoho oddenku je u izolovaných výhonků také snížená ($p<0.1$), jeho specifická hmotnost (hmotnost / délka) však průkazně odlišná není. Zřetelné, i když neprůkazné jsou rozdíly mezi celkovou délkou oddenkového systému ($p<0.1$) a v počtu oddenků vyrůstajících z ovlivňovaných výhonků ($p<0.1$) - obr.č.9. Tyto rozdíly však nejsou zřetelné pro průměrné délku 1 rhizomu. Počet výhonků ani poměr výhonků k oddenkům se také průkazně neliší. Celkové porovnání rozdílů v biomase oddenků je v tabulce č.3.

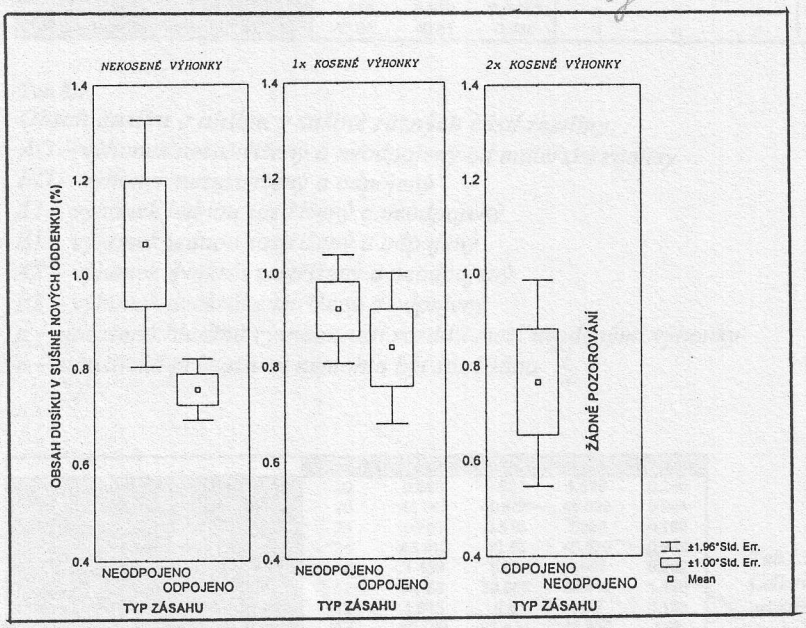


Obr.č.9
Histogramy počtu oddenků vyrůstajících z různě ovlivňovaných výhonků..
Statistická průkaznost rozdílů je uvedena v tab.č.3.

VLASTNOST / TYP ZÁSAHU	AO	AO*	BO	BO*	p AOxBO	p AO*xBO*
Log hmotnost nových oddenků (g)	0.114	0.129	0.055	0.0683	**0.022**	**0.021**
Log délka nových oddenků (cm)	1.17	1.326	0.83	1.023	0.081	**0.0346**
počet nových oddenků	2.176	2.467	1.313	1.615	0.054	**0.0494**
počet nových výhonků	1.647	1.867	1.125	1.385	0.178	0.219
počet výhonků/počet oddenků	0.777	s	0.923	s	0.344	s
prům. délka 1 oddenku	0.868	s	0.696	s	0.421	s
prům.hmotnost 1 oddenku	0.054	s	0.039	s	0.091	s
prům. hmotnost 1 cm oddenku	0.0153	s	0.0137	s	0.543	s
VLASTNOST / TYP ZÁSAHU	**A1**	**A1***	**B1**	**B1***	**p A1 xB1**	**p A1*xB1***
Log hmotnost nových oddenků (g)	0.068	0.089	0.035	0.067	0.098	0.417
Log délka nových oddenků (cm)	0.861	1.125	0.603	1.046	0.211	0.637
počet nových oddenků	1.294	1.692	0.895	1.7	0.287	0.985
počet nových výhonků	0.882	1.154	0.444	0.7	0.162	0.126
počet výhonků/počet oddenků	0.692	s	0.35	s	0.126	s
prům. délka 1 oddenku	0.796	s	0.693	s	0.541	s
prům.hmotnost 1 oddenku	0.054	s	0.039	s	0.18	s
prům. hmotnost 1 cm oddenku	0.0155	s	0.0126	s	0.449	s
VLASTNOST / TYP ZÁSAHU	**A2**	**A2***	**B2**	**B2***	**p A2xB2**	**p A2*xB2***
Log hmotnost nových oddenků (g)	0.097	0.153	0	0	n	n
Log délka nových oddenků (cm)	0.808	1.27	0	0	n	n
počet nových oddenků	1.455	2.286	0	0	n	n
počet nových výhonků	1.182	1.714	0	0	n	n
počet výhonků/počet oddenků	0.809	0.809	0	0	n	n
prům. délka 1 oddenku	0.676	1.082	0	0	n	n
prům.hmotnost 1 oddenku	0.064	0.0644	0	0	n	n
prům. hmotnost 1 cm oddenku	0.0217	0.809	0	0	n	n

Tab.č.3
Charakteristiky oddenkové biomasy u různě ovlivňovaných výhonků a data o statistické průkaznosti rozdílů mezi nimi.
AO – výhonek nezastřižený a neodpojený od mateřské ramety
BO – výhonek nezastřižený a odpojený
A1 – výhonek jednou zastřižený a neodpojený
B1 – výhonek jednou zastřižený a odpojený
A2 – výhonek dvakrát zastřižený a neodpojený
B2 – výhonek dvakrát zastřižený a odpojený
p - dosažená hladina významnosti rozdílů mezi uvedenými výhonky
**- označuje charakteristiky oddenků získané po vyloučení uhynulých výhonků z analýzy*
s – charakteristiky, které zůstávaly po vyloučení uhynulých výhonků přibližně stejné
n – statistická průkaznost nemohla být spočítána

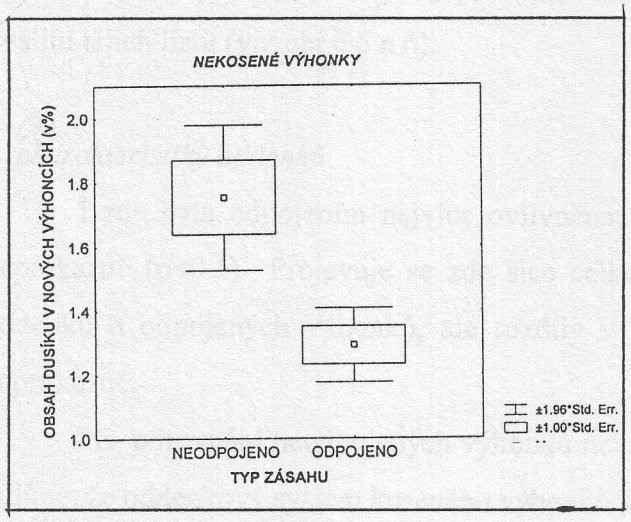
Obsah dusíku v sušině nových oddenků je mezi izolovanou rametou a kontrolou odlišný jen neprůkazně ($p<0.1$). Názorné srovnání je ukázáno na obr.č.10.



Obr.č.10
Srovnání obsahu dusíku v sušině mezi výhonky s různými typy zásahů.
Statistická průkaznost rozdílů je uvedena v tabulce č4.

Statisticky průkazně jsou však u odpojených výhonků nižší hodnoty pro obsah dusíku v sušině ve starých oddencích, na bázích ovlivňovaných výhonků a hlavně v nových, ještě nezelených výhoncích ($p<0.05$). To je dobře vidět z obrázku č. 11. Obsah uhlíku se mezi výhonky signifikantně nemění. Kompletní výsledky analýzy obsahu dusíku a uhlíky v oddenkovém systému jsou v tabulkách 4 a 5.

Je nutno dodat, že v žádné z výše i níže uvedených analýz neměla „*covariable*" zapojenost porostu, průkazný vliv na uvedené výsledky.



Obr.č.11
Srovnání obsahu dusíku v sušině nových, ještě nefotosyntetizujících výhonků mezi nepokosenými rametami.
Statistická průkaznost rozdílů je uvedena v tabulce č4.

OBSAH N a C / TYP ZÁSAHU	AO	BO	p AOxBO	A1	B1	p A1 xB1	A2	B2	p A2xB2
N v sušině nových oddenků (v%)	1.078	0.708	*0.068*	0.922	0.839	*0.523*	0.805	n	*n*
C v sušině nových oddenků (v%)	43.19	43.87	*0.509*	43.73	44.52	*0.255*	44.11	n	*n*
N v sušině starých oddenků (v%)	1	0.695	***0.032***	0.786	0.675	*0.437*	0.723	0.625	*0.23*
C v sušině starých oddenků (v%)	43.52	43.49	*0.974*	44.51	44.3	*0.459*	43.79	44.17	*0.752*
N v sušině nových výhonků (v%)	1.75	1.29	***0.0313***	n	n	*n*	n	n	*n*
C v sušině nových výhonků (v%)	41.37	41.48	*0.888*	n	n	*n*	n	n	*n*
N v sušině bazí výhonků (v%)	1.116	0.939	***0.0413***	n	n	*n*	n	n	*n*
C v sušině bazí výhonků (v%)	40.54	40.81	*0.868*	n	n	*n*	n	n	*n*

Tab.č.4
Obsah dusíku a uhlíku v sušině různých částí rostliny. .
AO – výhonek nezastřižený a neodpojený od mateřské ramety
BO – výhonek nezastřižený a odpojený
A1 – výhonek jednou zastřižený a neodpojený
B1 – výhonek jednou zastřižený a odpojený
A2 – výhonek dvakrát zastřižený a neodpojený
B2 – výhonek dvakrát zastřižený a odpojený
p - dosažená hladina významnosti rozdílů mezi uvedenými výhonky
n – statistická průkaznost nemohla být spočítána

	n	průměr	minimum	maximum	Std.Dev.
N v nových oddencích (v%)	20	0.899	0.527	1.576	0.246
C v nových oddencích (v%)	20	43.767	40.608	45.029	0.944
N ve starých oddencích (v%)	24	0.763	0.515	1.335	0.188
C ve starých oddencích (v%)	24	43.912	42.43	45.579	0.903
N v nových výhoncích (v%)	12	1.459	0.65	1.957	0.362
C v nových výhoncích (v%)	12	41.55	39.685	44.418	1.126
N v bazích výhonků (v%)	12	1.015	0.8	1.22	0.133
C v bazích výhonků (v%)	12	40.788	37.414	43.985	1.98

Tab.č.5
Celkové shrnutí alokace dusíku a uhlíku uvnitř oddenkového systému rostliny
n – počet pozorování

Vliv odpojení na 1x kosené výhonky:

Mortalita odpojených výhonků byla 47,4% u odpojených výhonků a 21% u neodpojených. Původní počet byl osmnáct výhonků od obou typů výhonků. Rozdíl byl statisticky průkazný (p=0,0443).

1. nadzemní biomasa

Odpojení nemělo statisticky průkazný vliv na výšku porostu po kosení ani na kvalitu jejich listů (viz obr.č.5 a 6).

2. charakteristiky oddenků

I zde byla odpojením nejvíce ovlivněna veličina hmotnost oddenků, i když neprůkazně ($p<0.1$) Projevuje se zde sice celkový trend zhoršování charakteristik oddenků u odpojených výhonků, ale rozdíly v jednotlivých charakteristikách jsou neprůkazné.

Při porovnání neodpojených výhonků nekosených a 1x kosených mezi sebou vidíme, že oddenkový systém koseného výhonků je lehčí a vyrůstá z něj méně nových výhonků a oddenků. Kosení u odpojených výhonků redukuje výrazně poměr výhonků / rhizomů a počet nových výhonků oddenkového systému. Jejich hmotnost ani obsah

dusíku v sušině se mnoho neliší. Kosení už odpojeného výhonku tedy nesnižuje dále jeho růstové charakteristiky v míře jako tomu je u neodpojených výhonků.

Uvedených výsledky naznačují, že přítomnost oddenkového propojení nehraje při regeneraci nezaschlých jednou pokosených výhonků významnou roli. Musím zde však zopakovat, že při takovémto porovnávání je nutné mít na zřeteli, že a priori statistické vzájemné porovnávání více skupin mezi sebou pomocí t- testů je výrazně slabší test oproti a posteriori porovnání po provedené analýze ANOVA. (viz metody). Proto jsem také kosené a nekosené výhonky neporovnával pomocí t- testu statisticky.

Vliv odpojení na výhonky 2x kosené

1. nadzemní biomasa

Všechny odpojené a 2x pokosené výhonky uhynuly, oproti neodpojeným výhonkům, kde dosáhla mortalita 46%. Původní počet výhonků byl třináct.

Charakteristiky nadzemní biomasy výhonků 2x kosených nešly mezi sebou porovnat. Důvodem bylo právě vysoké procento výhonků, které nevzešlo nebo uschlo a snížilo tak statistickou průkaznost testu.

2. charakteristiky oddenků

I zde jsou rozdíly mezi typy zásahu statisticky neporovnatelné, protoze malá homogenita variance mezi nimi neumožňovala vykonat t-test. Zběžné porovnání však ukázalo, že rozdíly mezi oddenkovým systémem neodpojených 2x kosených ramet a nekosené neodpojené kontroly nejsou ani v jednom případě zřetelné (srovnej s 1x kosenými výhonky)! Jak jsem již však napsal charakteristiky rhizomů jsou značně variabilní, což je nutno mít na zřeteli pri další interpretaci výsledků.

Vliv typu zásahu na obsah dusíku a uhlíku v jednotlivých částech rostlin

Při celkovém porovnávání obsahu dusíku mezi jednotlivými částmi rostlin se ukázalo, že obsah dusíku ve starých oddencích je průkazně nižší ($p<0.05$) a v nových, ještě nefotosyntetizujících výhoncích vyšší ($p< 0.001$) než v nových výhoncích. Strukturního uhlíku je v nových výhoncích naopak průkazně méně než v nových

oddencích ($p<0.001$). Na obsah uhlíku v nových i starých oddencích má průkazný vliv odpojení ($p<0.05$). Kosení nemá vliv na úbytek dusíku v nových oddencích, ale zřetelný je vliv zastřižení na obsah dusíku v oddencích starých ($P<0.1$).

Vliv „covariable" zapojenost porostu na růstové charakteristiky charakteristiky výhonků

Všechny skupiny treatmentů vykazovaly na začátku pokusu, ještě před zásahy, pozitivní korelaci mezi zapojeností okolního porostu a výškou resp. plochou největšího listů ($p<0.05$). Naopak počet listů měl tendenci s rostoucí zapojeností klesat. Po jednom měsíci od zásahu byly kompeticí nejvíce ovlivněny kosené a odpojené výhonky (viz tab.č. 6a).

Z oddenkových charakteristik byl na stupni zapojenosti nejvíce závislý počet výhonků, a to u kosených výhonků ($p<0.05$) a odpojených výhonků ($p<0.1$). Celkové shrnutí můžeme vidět v tabulce č. 6b.

ČAS 1						ČAS 2				
NEKOSENO N=36										
	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů
zapojenost	0.4153	0.4047	-0.1044	0.0722	-0.2872	0.4679	0.0288	0.0914	0.0031	0.0728
	p=.012	**p=.014**	p=.545	p=.676	p=.089	**p=.004**	p=.867	p=.596	p=.986	p=.673
NEODPOJENO N=45										
	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů
zapojenost	0.4796	0.3788	-0.1336	0.0818	-0.3386	0.3831	-0.0514	0.0348	-0.0107	0.0683
	p=.001	**p=.010**	p=.382	p=.593	p=.023	**p=.009**	p=.737	p=.821	p=.944	p=.656
KOSENO N=58										
	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů
zapojenost	0.4599	0.1237	-0.0935	0.0803	-0.2365	0.242	0.1274	-0.2732	-0.2657	-0.1117
	p=.000	p=.355	p=.485	p=.549	p=.074	p=.070	p=.345	**p=.040**	**p=.046**	p=.408
ODPOJENO N=49										
	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů	výška	LAR	poč. zdr.l.	poměr	počet listů
zapojenost	0.3969	0.0572	-0.0645	0.0845	-0.1968	0.1523	0.1732	-0.1713	-0.2902	-0.0832
	p=.005	p=.696	p=.659	p=.564	p=.175	p=.301	p=.239	p=.244	**p=.045**	p=.574

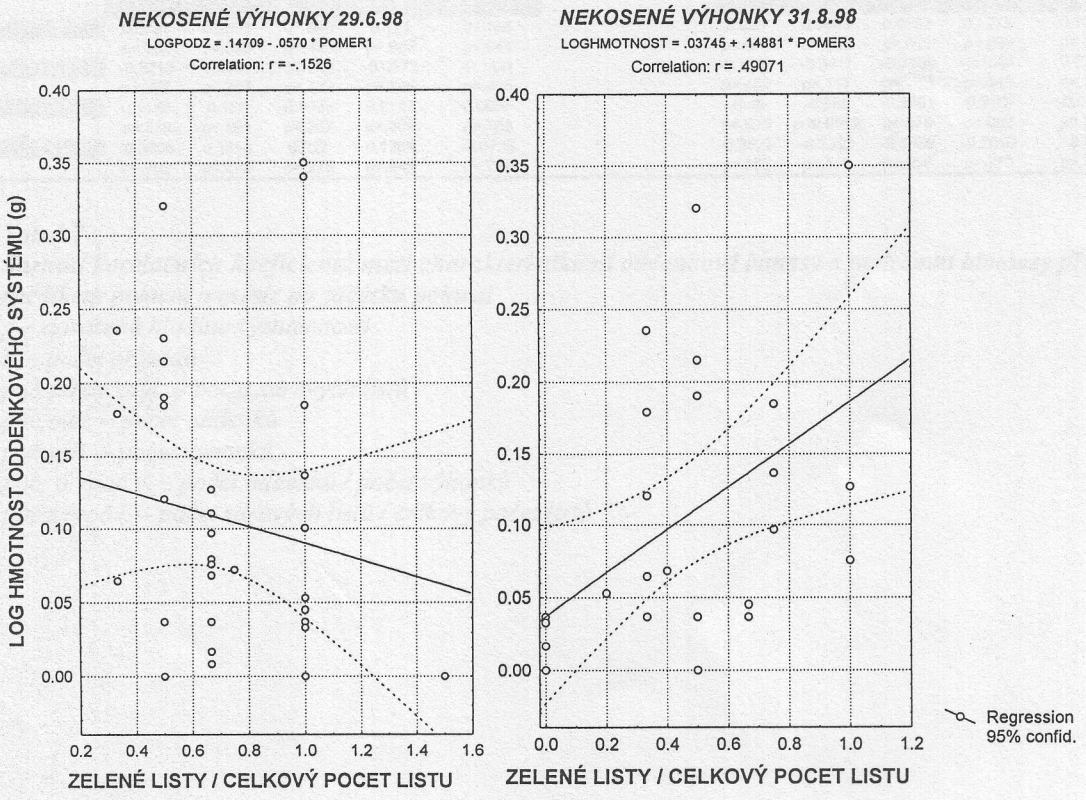
NEKOSENO N=34					
	délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
zapojenost	0.0398	-0.1501	-0.2207	-0.1892	-0.0364
	p=.823	p=.397	p=.210	p=.284	p=.838
KOSENO N=31					
zapojenost	-0.2364	-0.1877	-0.1562	-0.374	-0.3011
	p=.200	p=.312	p=.402	p=.038	p=.100
NEODPOJENO N=40					
zapojenost	0.025	-0.1461	-0.1648	-0.1777	-0.0095
	p=.878	p=.368	p=.309	p=.273	p=.953
ODPOJENO N=25					
zapojenost	-0.2489	-0.2049	-0.2333	-0.3839	-0.2604
	p=.230	p=.326	p=.262	p=.058	p=.209

Tab. č.6
a) Shrnutí korelačních koeficientů mezi zapojeností porostu a nadzemními charakteristikami rostliny pro různé typy zásahů.
b) Shrnutí korelačních koeficientů mezi zapojeností porostu a oddenkovými charakteristikami rostliny pro různé typy zásahů
p – dosažená hladina významnosti
N – počet případů
poč.zdr.l. – počet zdravých listů
poč.odd. – počet oddenků
poč.výh. – počet výhonků
poč. o. /poč.v. – počet oddenků / počet výhonků

Korelace mezi charakteristikami nadzemní a podzemní biomasy

Charakteristiky oddenků nebyly korelované s produkčními charakteristikami nadzemní biomasy před začátkem pokusu u žádné z uvedených skupin. Po 1 měsíci od zásahu však byla pozitivně korelovaná celková délka a hmotnost oddenkového systému u neodpojených ($p<0.05$) a kosených výhonků ($p<0.05$).

U nekosených výhonků je průkazná pozitivní korelace mezi uvedenými charakteristikami přítomná až po dvou měsících, a to mezi délkou ($p=0,031$), hmotností ($p=0,006$) a počtem oddenků ($p=0,041$) a poměrem zelených listů k celkovému počtu listů (viz obr. č12). V této době byla průkazná i korelace posledních dvou veličin s počtem zdravých listů ($p=0,011$; $p=0,041$). Ostatní korelační koeficienty jsou shrnuty v tab.č.7.



Obr.č.12
Srovnání vztahu kvality oddenkového systému výhonků a kvality listů výhonku v době před pokusem a dva měsíce po něm.
Analýza prováděna jen pro nekosené výhonky. Data o statistické průkaznosti korelačních koeficientů jsou v tabulce č.7.

ČAS 1

NEODPOJENO
N=31

	délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
plocha nejv. listu	0.0426	0.1908	0.0558	-0.1938	-0.3369
	p=.820	p=.304	p=.765	p=.296	p=.064
počet listů	-0.1068	0.0577	0.1444	-0.0794	-0.2214
	p=.568	p=.758	p=.438	p=.671	p=.231
poč z./poč.l	-0.0461	0.0529	0.1751	0.1883	0.0701
	p=.806	p=.778	p=.346	p=.310	p=.708
poč. zdrav. listů	-0.1008	0.0714	0.2384	0.1319	-0.0783
	p=.589	p=.703	p=.196	p=.479	p=.675

ODPOJENO
N=25

	délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
plocha nejv. listu	-0.1874	0.05	0.0661	0.27	0.2091
	p=.370	p=.812	p=.753	p=.192	p=.316
počet listů	-0.2241	-0.0356	0.0018	-0.1547	-0.1537
	p=.282	p=.866	p=.993	p=.460	p=.463
poč z./poč.l	-0.0488	0.1612	0.1785	0.2225	0.132
	p=.817	p=.441	p=.393	p=.285	p=.529
poč. zdrav. listů	-0.2671	0.0535	0.1117	0.0094	-0.0397
	p=.197	p=.799	p=.595	p=.965	p=.850

NEKOSENO
N=31

	délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
plocha nejv. listu	-0.2675	0.0009	-0.0719	-0.1027	-0.109
	p=.146	p=.996	p=.701	p=.583	p=.560
počet listů	-0.0135	0.0685	0.1456	-0.1516	-0.3263
	p=.942	p=.714	p=.435	p=.416	p=.073
poč z./poč.l	-0.2499	-0.041	0.1122	0.1431	0.1462
	p=.175	p=.826	p=.548	p=.443	p=.433
poč. zdrav. listů	-0.2547	-0.0304	0.1434	-0.0115	-0.13
	p=.167	p=.871	p=.441	p=.951	p=.486

KOSENO
N=25

	délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
plocha nejv. listu	0.0797	0.2008	0.1669	0.121	0.0148
	p=.705	p=.336	p=.425	p=.565	p=.944
počet listů	-0.2219	0.0623	0.0722	-0.0573	-0.1431
	p=.286	p=.767	p=.732	p=.786	p=.495
poč z./poč.l	0.1168	0.183	0.1923	0.2147	0.0636
	p=.578	p=.381	p=.357	p=.303	p=.763
poč. zdrav. listů	-0.0806	0.1813	0.227	0.1269	-0.0736
	p=.702	p=.386	p=.275	p=.545	p=.727

ČAS 2

N=29

délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
-0.0402	-0.1089	-0.1138	-0.1247	-0.0027
p=.836	p=.574	p=.557	p=.519	p=.989
0.0515	-0.0707	-0.0538	0.0281	0.1408
p=.791	p=.716	p=.782	p=.885	p=.466
-0.4856	-0.4132	-0.2804	-0.2455	-0.0133
p=.008	**p=.026**	p=.141	p=.199	p=.945
-0.2532	-0.2656	-0.1457	-0.091	0.0745
p=.185	p=.164	p=.451	p=.639	p=.701

N=24

délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
0.0564	0.3929	0.3379	0.6106	0.4391
p=.794	p=.058	p=.106	**p=.002**	**p=.032**
-0.1719	0.1416	-0.0439	0.2321	0.3572
p=.422	p=.509	p=.838	p=.275	p=.087
0.029	0.2872	0.1438	0.247	0.2861
p=.893	p=.174	p=.503	p=.244	p=.175
-0.0874	0.2885	0.1032	0.2663	0.3411
p=.685	p=.172	p=.631	p=.208	p=.103

N=30

délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
-0.194	0.0852	-0.0168	-0.0151	-0.0141
p=.304	p=.654	p=.930	p=.937	p=.941
-0.0216	0.2327	0.034	0.0519	0.0167
p=.910	p=.216	p=.859	p=.785	p=.930
-0.0839	0.1203	0.1164	0.19	0.1963
p=.659	p=.527	p=.540	p=.315	p=.298
-0.1267	0.1507	0.1015	0.0897	0.0382
p=.505	p=.427	p=.594	p=.637	p=.841

N=23

délka	hmotnost	poč.odd.	poč.výh.	poč o./poč.v.
0.093	0.0885	0.0532	0.1272	0.1071
p=.673	p=.688	p=.809	p=.563	p=.627
-0.1626	-0.3417	-0.3105	-0.1662	0.0794
p=.459	p=.111	p=.149	p=.449	p=.719
-0.48	-0.386	-0.3851	-0.3707	-0.0754
p=.020	**p=0.0512**	p=.070	p=.082	p=.732
-0.3825	-0.3392	-0.3536	-0.2699	0.04
p=.072	p=.113	p=.098	p=.213	p=.856

Tab.č.7
Shrnutí korelačních koeficientů mezi charakteristikami oddenkové bimasy a nadzemní biomasy před začátkem pokusu a měsíc po začátku pokusu
p – dosažená hladina významnosti
N – počet případů
poč.zdrav.listů. – počet zdravých listů
poč.odd. – počet oddenků
poč.výh. – počet výhonků
poč. o. /poč.v. – počet oddenků / počet výhonků
poč.z./poč.l. – počet zdravých listů / celkový počet listů

Diskuse

Efekt kosení na porost třtiny na lokalitě Opatov

Celkový počet výhonků třtiny křovištní klesá prokazatelně více na nekosených kontrolách než na kosených plochách. Tento poznatek je v protikladu k výsledkům práce Dolečkové (1989) i Sedlákové (1991). I kosení působí na denzitu porostů negativně, ale prokazatelně méně než na kontrolu. Pokles denzity při jednoduché i trojité seči o 21% uvádí Sedláková (1997), zvýšený počet výhonků po pokosení udává naopak Dolečková (1989). Tyto rozdíly lze těžko interpretovat bez detailnějšího porovnání všech lokalit. Jejich charakteristiky by mohly pomoci interpretovat rozdíly v odlišném chování porostů po jejich pokosení. Na Opatovských zákopech nestačila třtina ještě vytlačit z podrostu všechny druhy - viz popis lokality - a její porost byl v čase nestabilizovaný. Při sledování vlivu kosení na tento porost se pak na nekosených plochách začalo projevovat negativní působení opadu. Ten zmiňují i Hogg et Lieffers (1991a,b) při porovnávání kosených a nekosených porostů druhu *Calamagrostis canadensis*. Facelli et Picket (1991) se pak zabývají rostlinným opadem z šišího úhlu pohledu. Zmiňují jeho působení na světelný, vodní, teplotní i chemický režim uvnitř porostů.

Při srovnání s jinými druhy travin je pak nutné znát anatomii a rozložení meristémů na rostlině. To silně ovlivňuje působení kosení na ni - viz rozdíl mezi *Alopecurus pratensis* - a *Baldingera arundinacea* (Klimešová et Čížková 1996). Kosení chrastice rákosovité odstraní její apikální meristém a tím umožní růst postranním meristémům axilárním, kterých je více než apikálních. Psárka má však apikální meristém lokalizovaný na bázi výhonku a kosení zde tedy nemá za následek „zlomení" apikální dominance. Třtina pak patří svým rozložením meristémů k typu *Alopecurus pratensis*. Při interpretaci rozdílů mezi odpověďmi hustoty třtiny na kosení je důležité znát také výšku zástřihu (Chaparro et al 1996). Důležitá je také četnost sečí - Sedláková (1997) zjistila největší pokles hustoty výhonků až po čtyřnásobné seči - o 52%. Naznačuje to tedy sníženou koncentraci zásobních cukrů v oddencích a tím zhoršenou regenerační schopnost nových výhonků nebo spíše anatomické omezení třtiny?

Jednorázové i dvojnásobné sečení u *Calamagrostis canadensis* nemá prokazatelný vliv na koncentraci cukrů v oddencích, a ta pak neovlivňuje rychlost regenerace nových výhonků (Hogg et Lieffers 1991). Nízkou závislost regenerace výhonků na rezervách cukrů v oddencích zjistili například u dvou druhů rodu *Agropyron* také Richards et Caldwell (1985). Opačný trend pozorovali ale Mislevy et al. (1978) pro druhy *Phleum pratense* a *Dactylis glomerata*.

Spektrum různých vztahů mezi zmíněnými veličinami ukazuje např. May (1965). I tyto vztahy však závisí do značné míry na úživnosti prostředí. Například chrastice rákosovitá je schopná dlouhodobě udržet dominanci i na trojnásobně kosené ploše, ale jen když je bohatá na živiny (Klimešová et Čížková 1996). Způsob alokace asimilátů do různých částí rostliny za odlišných podmínek prostředí shrnuje např. Bazzaz et al. (1997).

Je těžké tedy přesně odpovědět na otázku zda pokles denzity výhonků na kosených plochách je dán meristematickým omezením třtiny nebo snížením zásob cukrů v jejich oddencích. Pro zjištění skutečné míry odolnosti porostů ke kosení se proto u většiny druhů musí seč aplikovat delší dobu. Například Prach et Straškrabová (1996) na loukách v nivě Lužnice pozorovali, že pokryvnost trav *Alopecurus pratensis* a *Phalaris arundinacea* se po jednom roce kosení dokonce zvětšila. V dalších letech aplikace zásahu se však pokryvnost psárky dále zvyšovala, zatímco pokryvnost chrastice rapidně klesla. V pokusu Šrůtka et Hary (1996) se citlivost kopřivy ke kosení projevila naopak už po první sezóně.

Také fertilita porostu klesla v obou typech zásahů tj. plochách kosených i kontrolách. Důvod jejího poklesu na kontrolní ploše je stejný jako v případě změny její celkové denzity. Negativní vliv kosení na fertilitu je udávaný snad ve všech podobných pokusech (viz již uvedené pokusy).

Průměrná plocha největšího listu výhonku se na kosených plochách průkazně nezměnila, na kontrolních však vzrostla, což ukazuje na zvýšenou roli zástinu uvnitř porostu. Zvětšení listů jako reakci na zástin dokázali pro třtinu Glosser et Glosser (1994) a stejnou reakci listů na zapojenost porostu jsem zjistil i na louce v Budišově.

I rozdíl výšek porostů po kosení je zaviněný spíše větším nedostatkem světla v kontrolní ploše. Větší výška rostliny při nedostatku světla je nověji popsána např. Bazzazem (1997) pro druh *Potentilla anglica.*

Z výsledků je tedy patrné, že kosení po dobu jedné sezóny nemá na porosty třtiny v nestabilizovaném stádiu vývoje klonu výraznější vliv, než vrstva opadu přítomná ve druhé sezóně na kontrolních plochách. Mechanismy působení těchto stresových faktorů na výšku, plochu největšího listu i hustotu výběžků jsou však více či méně rozdílné.

Efekt odpojení ramety od zbytku klonu

Výsledky ukazují, že rozdíly mezi výhonky neodpojenými od mateřských ramet a výhonky odpojenými jsou výrazné hlavně v charakteristikách listů - statisticky průkazně se lišil počet listů na ovlivňovaném výhonku po jednom měsíci od počátku experimentu a počet

zelených listů po dvou měsících od počátku experimentu. Poměr zelených listů k celkovému počtu listů se po dvou měsících lišil také signifikantně – výhonky odpojené od mateřské ramety tedy rychleji stárnou. Mortalita výhonků díky stárnutí nebyla rozdílná. Z vlastností rhizomů byla signifikantně odlišná jejich hmotnost. Odpojené výhonky také ukládaly signifikantně menší množství dusíku do nových oddenků, (ale jejich hmotnost nebyla signifikantně odlišná) a ještě nefotosyntetizujících výhonků. Ostatní vlastnosti se mezi izolovanými a neodpojenými výhonky statisticky průkazně neliší (viz výsledky). Výsledky podobných pokusů na jiných druzích se mezi případy liší. Vliv odpojení na část klonu se liší hlavně mezi druhy s různou růstovou strategií.

Podobný typ alokace nadzemní biomasy po odpojení ramety od mateřské ramety byl zjištěn v pokusu Mattheise et Tieszena (1975) pro arktickou trávu *Dupontia fischeri,* kterou Jónsdóttir et Watson (1997) ve svém přehledu řadí mezi druhy s "plnou integrací uvnitř velkého rametového systému." Je to v souhlasu s teorií, že jedna z funkcí klonálního systému je extenzivní propojení ramet v prostředí chudém na živin. U této trávy byla váha rhizomů u izolovaných ramet mnohem menší než u kontroly (7,65 mg vs. 2,14mg). Počet oddenků mezi typy zásahů se signifikantně nelišil. Při provedení zásahu na starší ramety se nelišila ani jejich hmotnost. Z těchto výsledků je podle autorů zřejmé, že výhonky této trávy tvoří do určité míry integrovaný systém. Důsledek slabé alokace do oddenků na následný růst nových výhonků bohužel neukazují.

Oproti předchozí trávě *Dupontia fischeri* jsou následující druhy *Solidago canadensis* a *S. altissima* řazeny Jónsdóttirem et Watsonem (1997) k rostlinám s "malými plně integrovanými klony", protože díky vyšší nabídce živin v jejich přirozeném prostředí jsou oddenková spojení zachovávána kratší dobu. Abrahamson et Crea (1986) pro druh *Solidago altissima* zjistili pozitivní relativní přírůstek v alokaci do podzemní biomasy u odpojených výhonků, kterou interpretují jako „sázku na budoucnost." Celková biomasa se však příliš nezměnila, odpojené ramety byly však méně odolné k požírání listů larvami dvoukřídlého hmyzu *Eurosta solidaginis.* V červenci odpojené výhonky klonální rostliny *Solidago canadensis* produkovaly podle Harnetta et Bazzaze (1983) méně listů než neodpojené. Jejich rhizomů bylo oproti kontrole polovina, měly však větší délku. Důsledky tohoto způsobu alokace pro další růst však dále nediskutovali. Mezi rametami odpojenými v srpnu a kontrolou však už podobné rozdíly nebyly. Shmid et Bazzaz (1987) v laboratorním experimentu však zjistili, že dospělé odpojené ramety tohoto druhu produkují více výhonků než kontrola. Na základě těchto nepřímých důkazů Herben et Hara (1997) logicky vyvozují, že zatímco fyziologické propojení druhu *S.altissima* je za normálních podmínek funkční celý

rok *S. canadensis* tuto schopnost v dospělosti ztrácí.

Výhonky medyňku vlnatého *Holcus lanatus* se už po dvou měsících od začátku růstu osamostatňují a jejich odpojení na ně nemá žádný vliv, nebo spíše vliv pozitivní (Bullock et al 1994). Horší růstové vlastnosti dospělých výhonků u druhů *Solidago canadensis* a *Holcus lanatus* připojených k mateřskému klonu neznamenají však automaticky jeho zbytečnost pro *„fittnes"* celého klonu. Výhonky těchto rostlin jsou díky odlišné růstové formě – krátké vzájemné vzdálenosti – obklopeny spíše výhonky vlastního klonu než okolním porostem (tzv *„falanx"* strategie šíření). Oddenkový systém zde díky sdílení zdrojů omezuje vnitroorganismovou kompetici (Hara 1993). Naopak výhonky třtiny stejně jako druhu *Solidago altissima* díky dlouhým oddenkům a relativně velkým vzájemným vzdálenostem mezi výhonky na okrajích klonu nezažívají silnou vnitrodruhovou kompetici, a ta proto nemusí být regulována omezováním jejich vzrůstu (*„guerilla"* strategie šíření). Směrem k jádru klonu se pak hustota výhonků zvyšuje a v centru klonu jsou oddenky mezi výhonky už rozpadlé. Celková situace se tak může měnit, ale neovlivní již kompetici klonu s okolním porostem.

Na základě uvedených souvislostí, zejména však podobou odpovědí třtinových výhonků a výhonků druhu *Dupontia fischeri* na odpojení, se může zdát že výhonky třtiny se vzájemně podporují v míře pro ostatní druhy s malými fyzicky propojenými klony neobvyklé. Při vzájemném porovnávání uvedených druhů je ale nutno mít na zřeteli podmínky prostředí, ve kterých byl pokus prováděn. Roli může hrát například různý stupeň zapojení okolního porostu mezi lokalitami. Pro výhonky třtiny křovištní má stupeň zapojenosti prostředí průkazný vliv na počet výhonků vzešlých z nových oddenků u kosených a odpojených ramet. Ty jsou tedy kompeticí díky přídatnému stresu nejvíce ovlivňovány. U druhu *Solidago canadensis* ovlivňuje hustota výběžků fyziologické odpovědi oddenkové biomasy velmi výrazně – při velké denzitě se mění efekt odpojení na počet výhonků i oddenků a také na průměr stonku výhonku, na který byl aplikovaný zásah (Schmid et Bazzaz 1987). Dále například Abrahamson a Crea (1986) v již zmíněném pokusu zjistili, že efekt odpojení na výhonky *Solidago altissima* se zmenší při pohnojení prostředí. Pokus na suché louce u Budišova mohl z podobných důvodů nadhodnotit roli fyziologického propojení pro třtinu ve srovnání s prostředím s průměrnými vlhkostními poměry.

Nedostatek vody jako limitujícího faktoru pro třtinu na tomto místě indikuje jak předčasné vadnutí jejich odpojených výhonků, tak způsob mortality pokosených výhonků (viz níže). Výhodnost vedení vody mezi výhonky pomocí oddenků zaznamenal u druhů rostoucích na suchých místech Alpert (1990) pro druh *Distichlis spicata* nebo De Kroon (1998) pro

Carex arenaria. Sdílení vody však připustil také Bazzaz (1983) u druhu *Solidago canadensis* v normálních vlhkostních podmínkách. Vysvětluje ho tím, že růst kořenů je oproti nadzemní biomase u tohoto druhu zpožděn a výhonky, které již nepředstavují „*sink*" pro fotosyntetické asimiláty díky nevyvinutým kořenům stále závisí na mateřském výhonku na vodě. Tuto možnost podporuje i konstatování Pyška (1993), který pro druh *Calamagrostis villosa* zaznamenal hlavní rozvoj kořenové biomasy až na srpen, tedy později než nejvyší produkce nadzemní biomasy. Pro posouzení vlivů těchto dvou faktorů – tedy sucha a zpožděného vývoje kořenů -by bylo potřeba soustavně sledovat kořenovou biomasu výhonku přímo na místě, což je přinejmenším časově velmi náročné. Na základním faktu – negativním následkům nedostatku vody u odpojených výhonků by to však stejně nic nezměnilo.

Uvedené skutečnosti mohou být jedním z důvodů velké tolerance třtiny k vlhkostním podmínkám stanovišť – viz úvod - a úspěšného vytlačování ostatních druhů i na velmi suchých lokalitách jako je např. již zmíněná Pouzdřanská step.

Výsledky analýzy dusíku v nových oddencích a ve výhoncích další generace pak silně podporují hypotézu, že tyto nové výhonky závislé na odpojených rametách budou alespoň v suchém prostředí více či méně znevýhodněny v kompetici s okolním porostem. Zda se dusík do výhonku dostal jako výsledek cíleného ukládání nebo je jeho tamní zvýšená koncentrace výsledkem vyššího proudění vody do této části rostliny lze rozhodnout jen těžko. Bazzaz (1997) ve své knize poznamenává, že zatímco tok asimilátů uvnitř klonů je prozkoumaný již relativně dobře, nedá se to říci o toku živin uvnitř oddenkového systému. De Kroon (1998) ve své práci o *Carex arenaria* zjistil, že dusík se v rostlině prakticky nepohybuje proti směru pohybu vody. I Marshall et Anderson-Taylor (1992) ve své práci ukazují, že vodní a živinový koloběh nelze zkoumat odděleně. Nicméně závislost výhonku v počátečním období jeho vývoje na koncentraci dusíku v rhizomech zjistil u druhu *Reynoutria japonica* Adachi et al. (1996), Wiesler et al. (1997) pro *Miscanthus sinensis*, nebo Welker (1987) pro *Schizastrium scoparium*. Posledně jmenovaný také píše, že pro jarní růst nových výhonků tohoto druhu je od druhého roku vývoje klonu důležitější koncentrace dusíku v oddencích než v půdě.

Porovnání kompetiční schopnosti výhonků s různou koncentrací dusíku, kterou mají k dispozici, by jistě přineslo zajímavé výsledky. Založení takovéhoto pokusu je však velmi těžko proveditelné pro skloubení destruktivního zjištění stavu výhonků v jedné sezóně s požadavky, které vyžadují tyto výhonky nedestruované pro porovnání kompetiční úspěšnosti v sezóně druhé.

Efekt zastřižení na odpojené a neodpojené výhonky

Teorie o významu oddenků pro podporu kompetiční úspěšnosti dceřinných ramet v raném ontogenetickém stádiu je přijímána pro klonální druhy takřka jednoznačně (viz např. Suzuki et Hutchings 1997). Nedopustím se snad velkého prohřešku, vztáhnu-li tento axiom i na třtinu křovištní. Moje výsledky ukazují, jak je oddenkový systém důležitý pro regeneraci výhonků, které již nejsou v juvenilním stádiu. Tyto výhonky mají přitom význam pro podporu další generace výhonků a tím i pro další plošné rozrůstání klonu – viz předchozí část diskuse.

Bylo publikováno již hodně prací o vlivu zastřihování výhonků na tok asimilátů uvnitř klonu. Ve většině případů podporují ramety neporušené výhonky odlistěné, a to i když za normálních podmínek byla mezi nimi výměna látek téměř nulová jako třeba u druhu *Lolium multiflorum* (Marshall et Sagar 1965) nebo *Solidago canadensis* (Harnett et Bazzaz 1983). Existují však i doklady o opaku, kdy ani zastřižení neobnovilo tok asimilátů mezi rametami – viz *Aster acuminatus* (Ashmun et al. 1982). Jen velmi málo prací ale kombinuje zastřižení a odpojení ramety a ukazuje, jak se regenerace ramety po kosení změní, jestliže asimiláty nedostane - do jaké míry je pro ni podpora od ostatních ramet pomocí toku asimilátů důležitá prakticky.

Mé výsledky ukázaly, že dospělé výhonky, které byly zastřiženy a přitom odpojeny od zbytku klonu častěji usychaly, než výhonky kosené a neodpojené. Celkový trend ve zhoršování vlastností oddenkového systému živých výhonků po odpojení od mateřské ramety byl patrný, ale ne signifikantní. Statisticky průkazně nebyly ovlivněny jak jeho kvantitativní vlastnosti – hmotnost, délka, počet oddenků – tak ani vlastnosti kvalitativní – obsah dusíku a strukturního uhlíku v oddencích.

Pro výhonky dvakrát kosené má však izolace od oddenkového systému katastrofické následky - všechny takto zasažené ramety zaschly a nevytvořily žádný oddenkový systém. Z výhonků neodpojených od klonu a 2x pokosených přežila více než polovina. Žádný z dvakrát pokosených výhonků však již netvořil nadzemní biomasu.

Kvalita ani kvantita oddenkového systému neodpojených výhonků se nezhoršovala oproti výhonkům jednou koseným.

Podobný vliv kosení na odpojené výhonky *Dupontia fischeri* uvádí Mattheis et Tieszen (1975). Pokosené izolované výhonky se od pokosených kontrol liší hlavně hmotností oddenků (8,82mg vs 2,49 mg suché váhy), i když v jejich práci není informace o statistické průkaznosti těchto rozdílů. Produkce listů se snižuje o jednu třetinu. Hmotnost oddenků dvakrát pokoseného odpojeného výhonku se od svého protějšku liší ještě více (5,83 vs 0,25 mg s.v.), ale nedochází zde k mortalitě výhonků. Produkce listů je zmenšena na jednu polovinu oproti neodpojené dvakrát kosené kontrole. Z uvedených skutečností je zřejmé, že role fyziologického propojení u těchto trav tedy s počtem disturbancí roste. V pokusu Schmida et al. (1988) má odpojení negativní vliv na relativní změnu jednotlivých vlastností rostlin (hmotnost listů a jejich fyziologické vlastnosti, váha rhizomů, celková biomasa) u druhů *Solidago gigantea, Solidago canadensis* i *Solidago altissima.* Neovlivňuje však celkové přežívání rostlin při zářijové sklizni. Odpojené kosené výhonky byly však méně odolné k následné herbivorii. Schmid zde také připouští, že zhoršené vlastnosti letošních výhonků ovlivní kompetiční vlastnosti výhonků v příští generaci.

Naproti tomu laboratorní pokus Bullocka et al. (1994) na výhoncích druhu *Holcus lanatus* ukázal, že odpojení již zakořeněných ramet, dva měsíce starých, které jsou koseny každých 14 dnů, nemá žádný nebo spíše pozitivní na jejich růstové charakteristiky (hmotnost výhonků neodpojených je po kosení asi 0,02g, hmotnost odpojených 0,04g., Je tedy jasné, že vliv oddenkového propojení je i u kosených výhonků závislý hlavně na růstové strategii celého klonu., jak jsem se o tom zmínil již výše.

Při porovnání vlivu odpojení na 1x kosený výhonek a výhonek nekosený dojdeme k překvapivému závěru, že odpojením se více zvětší rozdíly mezi nekosenými než kosenými výhonky. Tento výsledek odporuje většině prací na toto téma, které zmiňují proces „reintegrace" oddenkového systému po disturbanci jednoho z nich (viz již zmíněný Sagar et Marshall 1965, Harnett et Bazzaz 1983 nebo Marshall et Price 1997) Tento zdánlivý paradox lze však vysvětlit nedostatkem vody na lokalitě u Budišova, který měl na výhonky větší negativní vliv než nedostatek asimilátů. Výhonky, které jsou pokosené, zmenší svůj transpirační povrch a nepotřebují proto pro svůj růst tolik vody (Larcher 1998), která se tu zdá být hlavním limitním faktorem růstu. Vzpomeňme, že nadzemní biomasa u nekosených výhonků se lišila mezi typy zásahů hlavně poměrem zelených listů k celkovému počtu listů po dvou měsících. Přitom jediné korelace mezi nadzemní a podzemní biomasou nekosených výhonků, které byly průkazné, ukazovaly pozitivní vztah mezi počtem zdravých listů u

nekosených výhonků právě v tomto období a kvantitativními charakteristikami oddenků při sklizni. Zvýšené množství zelených listů zkoumaných výhonků v tomto období má pozitivní vliv na charakteristiky oddenků – například na jejich hmotnost. Také u druhu *Calamagrostis villosa* ukázal Pyšek (1993) maximální přírustky oddenkové biomasy až v pozdním létě.

Pro kosené a neodpojené výhonky byl vztah mezi kvantitativními charakteristikami nadzemní biomasy a oddenků přítomen již po jednom měsíci od zásahu, kde však díky malému transpiračnímu povrchu listů a vedení vody z mateřských ramet nebyl její celkový úbytek v systému tak silný. Charakteristiky nadzemní biomasy kosených výhonků po dvou měsících se již nedají spolehlivě interpretovat díky značné mortalitě výhonků. Pro odpojené a kosené výhonky nebyl zjištěn vztah mezi produkcí nadzemní a podzemní biomasy. To ukazuje, že kvalita oddenků odpojených a kosených výhonků není ve vztahu ke kvalitě zdroje zásobních cukrů, ale spíše k dostupnosti vody. Stoprocentní úmrtnost výhonků odpojených po druhém kosení nedovedu spolehlivě vysvětlit. Pravděpodobně se zde sčítá efekt nedostatku vody i asimilátů.

Charakteristiky rhizomů výhonků propojených se zbytkem klonu naznačují, že třtina patří ke druhům schopným podporovat růst dceřinných výhonků po disturbanci vícekrát jako například *Lolium multiflorum* (Sagar et Marshall 1965) na rozdíl od druhu *Carex bigelowii* (Jónsdóttir et Callaghan 1989), u kterého tok asimilátů do kosených výhonků po prvním kosení klesá. Je ovšem nutno mít na zřeteli velkou variabilitu charakteristik oddenků třtiny při dvojnásobném typu kosení. Ta je daná zejména malým počtem výhonků, který zbyl pro analýzu charakteristik oddenků.

Uvedené výsledky naznačují, že na Opatovských zákopech jsou oddenky schopné snížit vliv trojnásobného kosení na nadzemní biomasu, ať už třtina využívá cukry v nich obsažené k regeneraci do jakékoli míry. To však není tak zajímavý fakt jako ten, že na suché louce u Budišova dokáží oddenky do značné míry eliminovat vliv malé dostupnosti vody pro výhonky nejvíce vystavené mezidruhové kompetici na periferii klonu. Odpojení výhonků od zbytku klonu – a tím od zdroje vody zvláště v kombinaci s kosením pak prokazatelně sníží celkovou odolnost výhonku ke zvyšující se zapojenosti porostu a tím pádem i schopnost přežití výhonků další generace.

Způsob managementu

Už Šindelářová (1959) uvádí jako jeden z mála účinných způsobů jak eliminovat vegetaci na pasekách tzv. příkůpky asi 10cm široké, které se mají vykopat okolo klonu

třtiny. Třtina se tak nemůže dál vegetativně šířit. Nemám přesné informace o tom, do jaké míry je tato metoda požívaná v ochranářské praxi. Myslím, že méně drastický, zato však v sezóně vícekrát opakovaný zásah do oddenkového systému na periferii třtinového klonu by stál za vyzkoušení, a to zejména na sušších místech výskytu této trávy. Mohl by tam poměrně rychle snížit rychlost jejího šíření. Současné kosení by ji na těchto suchých lokalitách mohlo v krátkodobém horizontu spíše pomoci v růstu pozitivním efektem odstranění jejího opadu na porost a následné umožnění zvýšené ecese semenáčků na kosené ploše. Po dlouhé době aplikace zásahu by se snad oddenkový systém třtiny mohl přece jen oslabit. O správné kombinaci zásahů na určitém místě však musí vždy rozhodnout lidé s dobrými znalostmi podmínek zdejšího prostředí.

Závěr

Na lokalitě Opatovské zákopy nemá ani trojnásobné kosení během jednoho roku na třtinový porost prokazatelně vliv ve srovnání s nekosenou kontrolou. To naznačuje důležitou roli oddenků pro regeneraci pokosených porostů a tedy pro další uplatnění druhu na ploše.

Na poměrně suché lokalitě Budišov se oddenky zase silně uplatnily v regeneraci dvakrát kosených výhonků. Tyto výhonky měli menší mortalitu než ramety odpojené od oddenkového systému zbytku klonu a jejich oddenkový systém se příliš nelišil od oddenků výhonků pokosených jen jednou. Výrazné byly také rozdíly mezi nekosenými výhonky odpojenými a neodpojenými. Velká transpirační plocha nepokosených listů zde totiž zřejmě způsobila velké ztráty vody. Odpojené výhonky stresované jejím nedostatkem tvořily lehčí oddenky, ve kterých byl menší obsah dusíku.

Uvedené výsledky tedy ukazují, že oddenkový systém má pro třtinu význam zvláště ve stresujícím prostředí, jako prostředek umožňující vzájemnou podporu výhonků nedostatkovými zdroji. To zvyšuje celkovou regenerační i kompetiční schopnost uvedené trviny.

Těmto skutečnostem odpovídá také navržený způsob zásahu do jejich porostů, zejména na suchých lokalitách – mechanicky přerušit oddenkový systém třtiny na periferii klonu a ztížit tak její další vegetativní šíření. Nezdá se však, že by k výraznějšímu omezení jejich porostů stačilo krátkodobé kosení. Jiný by mohl však být efekt kosení dlouhodobého.

Literatura

Abrahamson W.G., Anderson S.S., McCrea K.D.(1991): Clonal integration: nutrient sharing between sister ramets of *Solidago altissima* (Compositae). American Journal of Botany, 78, 1508-1514.

Abrahamson W.G., McCrea K.D.(1986): Nutrient and biomass allocation in *Solidago altissima*: effects of two stem gallmakers, fertilisation, and ramet isolation.Oecologia, 68, 174-180.

Adachi et al. (1996): Nitrogen trnslocation via rhizome systems in monoclonal stands of Reynoutria japonica in an oligotrphic desert on Mt, Fuji. Ecological research, 11, 175-186."

Aiken S.G. et al (1989): Calamagrostis epigejos (Poaceae) in North America, especially Ontario. Canadian journal of Botany, 67, 3205-3218.

Alpert P. Stuefer J.F.(1997): Division of labour in clonal plants. In: The ecology and evolution of clonal plants, pp.137-154 ed. by H. de Kroon and J. van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers, Leiden.

Alpert P.(1991): Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth *in Fragaria chiloensis*. Ecology, 72, 69-80.

Ashmun J.W., Thomas R.J., Pitelka L.F. (1982): Translocation of photoassimilatesbetween sister ramets in two rhizomatous forest herbs. Annals of Botany, 49, 403-415.

Bradbury I.K.(1981): Dynamics, structure and performance of shoot populations of the rhizomatous herb *Solidago canadensis* L. in abandoned pastures. Oecologia,48, 271-276.

Březina S. (1997): Expanze třtiny křovištní v přírodní rezervaci Opatovské zákopy. Bakal. pr. Dep. in. Knih. Biolog. Fak. České Budějovice.

Bullock J.M., Mortimer A.M., Begon M.(1994): Physiological integration among tillersof *Holcus lanatus*: age-dependence and and reponses to clipping andcompetition. New Phytologist, 128, 737-747.

Buttler A.(1992): Permanent plot research in wet meadows and cutting experiment.Vegetatio, 103, 113-124.

Chaparro et al. (1996): Light interception, reserve status, and persistence of clipped mott elephant swards. Crop science,96 649-655.

Chapman D.F., Robson M.J., Snaydon R.W.(1991): The influence of leaf position and defoliation on the assimilation and translocation of carbon in white clover(*Trifolium repens* L.). 1. carbon distribution patterns. Annals of Botany,67, 295-302.

Cheplick G.P.(1997): Responses to severe competitive stress in clonal plant differences between genotypes. OIKOS, 79, 581-591.

Clifford P.E., Marshall C., Sagar G. R.(1973): The reciprocal transfer of radiocarbonbetween a developing tiller and its parent shoot in vegetative plants of *Lolium multiflorum* Lam. Annals of Botany, 37, 777-785.

Cornelissen J.H.C, Thompson K.(1997): Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytologist, 135, 109-114.

Croco T., Kelly C. K.(1991): On adaptive value of physiological integration in clonalplants. Ecology, 72, 81-93.

D´Hartefeld T., Jónsdóttir I.S.(1994):Effects of resource availability on integration and clonal growth in Maianthemum bifolium. Folia Geobotanica Phytotaxonomica. Praha, 29, 167-179.

De Kroon H., Bobbink R.(1997): Clonal plant dominance under elevated nitrogendeposition, with special reference to Brachipodium pinnatum in chalkgrassland. In: The ecology and evolution of clonal plants, pp.359-379 ed. byH. de Kroon and J. van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers,Leiden.

De Kroon H., Whigham D.F., Watson M.A.(1991): Developmental ecology ofmayapple: effects of rhizome severing, fertilization and timing of shootsenescence, Functional Ecology, 5, 360-368.

De Kroon H.,Stuefer J.F., Dong M., During H.J.(1994): On plastic and non-plasticvariation in clonal plant morphology and its ecological significance. Folia Geobotanica. Phytotaxonomica, 29,123-138.

Detling J. K.(1979): Processes controlling blue grama production on the short grasspraire. In: Perspectives in grassland ecology 25-39 ed.by Norman French.1979,Springer-Verlag, New York.

Dhetefeldt T., Jónsdóttir I.S.(1994): Effects of resource availibility on integration andclonal growth in Maianthemum bifolium. Folia Geobotanica.Phytotaxonomica, 29,167-179.

Dolečková H. (1989):Ekologická studie třtiny křovištní (Calamagrostis epigejos (L.) Roth.). Ms. Diplom. pr., depon in: Knih. Kat. Bot. Přírod. Fak. UK Praha.

Dostál J.: Nová květena ČSSR. Academia. Praha.1989.

Facelli J.M., Picket S.T.A.(1991):Plant litter – its dynamics and effects on plant community structure. 57, 1-32.

Falińska K.: Plant demography in vegetation succesion. Kluwer Academic Publishers. Dortrecht. 1991.

Gloser J., Gloser J.(1996):Acclimation capability of Calamagrostis epigejos and C. arundinacea to changes in radiation environment. Photosynthetica. 32.203-212.

Glosser J., Barták M.(1994): Net photosynthesis, growth rate and biomass allocation in a rhizomatous grass Calamagrostis epigejos grown at elevated CO_2 concentration. Photosynthetica, 30, 143-150.

Grime J. P.: Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley & Sons. Chichester. 1979.

Hara T.(1994): Growth and competition in clonal plants - persistence of shootpopulations and species diverzity. Folia Geobotanica. Phytotaxonomica,29, 181-201.

Harnett D.C., Bazzaz F.A.(1983): Physiological integration in *Solidago clones*.Ecology, 64, 780-788.

Herben T., Hara T.(1997):Competion and spatial dynamics of clonal plants. In: Theecology and evolution of clonal plants, pp.331-357 ed. by H. de Kroonand J. van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers, Leiden.

Hirose T., Werger M.J.A.(1994): Photosynthtic capacity and nitrogen partitioninggamong species in the canopy of a herbaceous plant community.Oecologia, 100, 203-212.

Hogg E.H., Lieffers V.J.(1991): Seasonal changes in shoot regrowth potential in Calamagrostis canadensis. Canadian Journal of botany, 69,592-602.

Hogg E.H., Lieffers V.J.(1991):The relationship between sesonal changes in rhizome carbohydrate reserves and recovery following disturbance in Calamagrostis canadensis. Canadian Journa of botany, 69,641-646.

Hutchings M.J.(1997): Resource allocation patterns in clonal herbs and theirconsequences for growth. In: Plant resource allocation pp.161-189 ed. by F.A. Bazzaz and J. Grace, 1997, Academic press, San Diego.

Jakrlová J., Sedláková I. (1997): Vliv expanze Calamagrostis epigejos na degradaci lučních ekosystémů jižní Moravy. Brno.

Jónsdóttir I. S., Callaghan T.V.(1989): Localised defoliation stress and movement of ^{14}C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. OIKOS, 54, 211-219.

Jónsdóttir I.S., Watson M.A.(1997): Extensive physiological integration: an adaptivetrait in resource-poor environments? In: The ecology and evolution of clonal plants, pp.109-136 ed. by H. de Kroon and J. van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers, Leiden.

Kemball W.D., Marshall C.(1995): Clonal integration between parent and branchstolons in white clover: a developmental study. New Phytologist, 129, 513-521.

Klimešová J., Čížková H.(1996) Limitations of establishment and growth of Phalaris arundinacea in the floodplain.In foodplain ecology and management ed. by K. Prach et al. Ac. Pub. Amsterdam pp.131 –145, 1996.

Klimešová J., Klimeš L.(1997): Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. Biologické listy, 62, 241-263.

Kučera T.(1996): Degradace údolních luk na Křivoklátsku. Sborník prací z ochrany přírody 4. 131-138.

Larcher: Ekofyziologie rostlin 1998

Lehman C.(1997): Clonal diversity of populations *of Calamagrostis epigejos* in relation to environmental stress and habitat heterogenity. Ecography, 20, 483-490.

lemning grasing in an Alaskan arctic tundra. Annals of Botany, 40, 179-197.

Lytle R,W., Hull R.J.(1980): Photoassimilate distribution in Spartina alterniflora .II. Autumn and winter storage and spring regrowth. Agronomy Journal. 72. 938-942.

Macdonald S. E. , Lieffers V.J.(1993): Rhizome plasticity and clonal foraging of *Calamagrostis canadensis* in response to habitat hetrogenity.Journal ofEcology, 81, 769-776.

Marshall C., Anderson-Taylor G.(1992): Mineral nutritional inter-relations amongststolons and tiller ramets in *Agrostis stolonifera* L. New Phytologist, 122,339-347.

Marshall C., Sagar C.(1965): The influence of defoliation on the distribution ofassimilates in *Lolium multiflorum* Lam. Annals of Botany, 29, 365-370.

Marshall Ch., Price E.A.C.(1997): Sectoriality and its implications for physiological integration. In: The ecology and evolution of clonal plants, pp.79-107 ed. by H.de Kroon and J. van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers, Leiden.

Mattheis P.J., Tieszen L.L.(1976): Responses of *Dupontia fischeri* to simulated

Mikyška et al.:Geobotanická mapa ČSSR. České země. Academia. Praha ,1968-1972.

Mislevy P., Washko J.B., Harrington J.D.(1976): Plant maturity and cutting frequencyeffect on total nonstructural carbohydrate percentages in the stubble and crownof timothy and orchardgrass.

Prach K et Straškrabová (1996): Louky v nivě řeky Lužnice v biosférické rezervaci Třeboňsko – možnosti obnovy. Příroda, 4, 163-168.

Prach K.(1994): Vegetační změny mokrých luk na Třeboňsku. Příroda, 1, 97-105.

Prach K., Wade M.(1992): Population characteristics of expansive perennial herbs. Preslia, 64, 45-51.

Price E.A.C., Hutchings M.J.(1992): Studies of growth in the clonal *herb Glechoma hederacea*. II. The effects of selective defoliation. Journal of Ecology, 80, 30-47.

Pyšek P.(1993): What do we know about Calamagrostis villosa? - A review of the species behviour in secondary habitats. Prelia 65, 1-20.

Rice et al.(1995): Defoliation effects on Rhizoma Peanut rhizome charakteristics and establishment performance. Crop science, 35, 1291-1299.

Richards J.H., Caldwell M.M. (1985): Soluble carbohydrates,concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with Agropyron species. Journal of applied ecology , 22, 907-920.

Schmid B., Bazzaz F.A.(1987): Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. Ecology, 68, 2016-2022.

Schmid B., Puttick G.m., Burgess K.H., Bazzaz F.A.(1988): Clonal integration andeffects of simulated herbivory in old - field perennials. Oecologia, 75, 765-471.

Šindelářová: Lesnicky důležité traviny. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 1959.

Slavíková J.:Ekologie rostlin. SPN. Praha.1986.

Soukupová L. (1992): Calamagrostis canescens: population biology of a clonal grass invading wetlands. OIKOS 63. 395-401.

Šrůtek M.,Hara T.(1996):Urtica dioica L. a dominant plant of abandoned floodplains.In Foodplain ecology and management ed. by K. Prach et al. Ac. Pub. Amsterdam pp.147 –153, 1996.

Suzuki J-I., Hutchings M.J.(1997): Interactions between shoots in clonal plants and theeffects of stored resources on the structure of shoot populations. In: Theecology and evolution of clonal plants, pp.311-329 ed. by H. de Kroon and J.van Groenendael. 1997, Backhuys Publishers, Leiden.

Tosserams M., Rozema J.(1994): Effect of ultraviolet-B radiation (UV-B) ona growth and physiology of the dune grassland species Calamagrostis epigejos. Environmental pollution. 89. 209-214.

Ulanova (cf.1986): cf: Fytogeografia Moskovskoj oblasti.

Welker J.M., Briske D.D.(1992): Clonal biology of the temperate, caespitose, graminoid Schysastrium scoparium. OIKOS, 63, 357-365.

Welker J.M., Briske D.D., Weaver R.W.(1987): Nitrogen- 15 partioning within a three generation tiller sequnce of the sequence of the bunchgrass *Schizastrium scoparium*: responcse to selective defoliation. Oecologia, 74, 330-334.

Wiesler et al.(1997): Effects of nitrogen suply on growth and nitrogen uptake by Miscanthus sinensis during establishment. Zeitschrift für Pflanzenerhaltung und Bodenkunde, 160, 25-31.