

→ 7. (Molineria)  
(07 oct)

Magisterská práce 2001

**Sezónní změny kompetičních a růstových  
vlastností klonálního druhu *Molinia coerulea***

Štěpán Janeček



**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH  
BIOLOGICKÁ FAKULTA**


Vedoucí práce: Jan Lepš

Janeček Š., 2001: Sezónní změny kompetičních a růstových vlastností klonálního druhu *Molinia coerulea*. [Seasonal changes in competition and growth features of clonal species *Molinia coerulea*. Mgr. Thesis, in Czech.] - 37p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:** This study deals with clonal growth of *Molinia coerulea* and competition-related properties of its growth strategy. This study was divided into three parts: 1/ Study of production and survival of new shoots. 2/ Changes of carbohydrate storage in roots and basal internodes in relation to part 1. 3/ Influences of litter, basal cover of *Molinia coerulea* (formed by the first thick internodes) and total cover of leaves on seed germination.

Tato práce je součástí řešení projektu financovaného z grantů FRVŠ 0128, FRVŠ 0334 a GAČR 06/99/0889, jehož řešitelem byl Jan Lepš.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím uvedené literatury. V Českých Budějovicích, dne 2.1.2001.

  
Štěpán Janeček

**Poděkování:**

Rád bych poděkoval především Janu Lepšovi za vedení mé terénní práce, Haně Brabcové a Václavu Bauerovi za pomoc při práci laboratorní. Dále můj dík patří Petru Šmilauerovi za poskytnutí barev použitých ke značení výhonů, Petře Janečkové, Markovi Fidlovi a Záběji Hrázskému za pomoc při terénních měřeních.

# Obsah

<b>Úvod</b> .....	1
<b>Metodika</b>	
1/ Dynamika produkce výběžků a jejich přežívání.....	5
2/ Analýzy zásobních látek a jejich metabolických intermediátů v bázích a kořenech <i>M. coerulea</i> .....	6
A/ Odběr vzorků.....	6
B/ Extrakce volných sacharidů.....	6
C/ Kvantitativní rozbor izolovaných volných sacharidů.....	7
D/ Stanovení obsahů škrobu anthronovou metodou.....	7
3/ Vliv opadu bazální vrstvy a listoví na klíčení semenáčků.....	8
4/ Statistické zpracování.....	9
<b>Výsledky</b>	
1/ Dynamika produkce výběžků a jejich přežívání.....	10
2/ Dynamika zásobních látek během vegetační sezóny.....	13
3/ Vliv opadu, bazální vrstvy a celkové pokryvnosti na klíčení semenáčků.....	15
<b>Diskuse</b> .....	22
<b>Závěr</b> .....	27
<b>Literatura</b> .....	28
<b>Summary</b> .....	34
<b>Příloha I: Fotodokumentace</b> .....	35
<b>Příloha II: Průměrné obsahy zásobních látek během vegetační sezóny 2000</b> .....	37

## Úvod

Klonální rostliny – stejně jako *Molinia coerulea* - mají zásadní význam ve složení rostlinných společenstev (Klimeš et al. 1997, Prach a Pyšek 1994, Callaghan et al. 1992, Eriksson<sup>a Jakobsson</sup> 1998), přesto se studium klonality u těchto rostlin začalo více rozvíjet až v posledních 30 letech (de Kroon 1997). Změnil se tak zcela pohled na fungování rostlinných společenstev. Na rostlinná společenstva se tak nemůžeme dívat pouze jako na soubor jednotlivých rostlin kompetujících si o zdroje se svými nejbližšími sousedy, ale z velké části jako na mnohem komplexnější systém rostlinných klonů, které mohou díky své integraci pro sebe získávat nedostupné zdroje pomocí dalších kooperujících jedinců. Studium této integrace se tak stalo jedním z hlavních směrů studia klonality (Price a Hutchings 1992). Díky této integraci a snadnosti vegetativního množení jsou klonální rostliny schopny se „rozhodovat“ nejen mezi sexuální a asexuální reprodukci, ale i mezi jednotlivými strategiemi růstu spočívajícími v upřednostňování růstu jednotlivých výhonů (Gardner a Mangel 1999). Důležitý je i pohled na chování jednotlivých klonálních druhů z hlediska populačního či spíše metapopulačního, který odlišuje dvě populační úrovně, z nichž jedna je úroveň populace zahrnující soubor nezávislých rostlin a druhá úroveň zahrnující populaci výhonů jednotlivých klonů (Harper a White 1974, White 1979).

Kompetiční význam klonálního růstu úzce souvisí s růstovými formami phalanx a guerilla<sup>laxel</sup> (Doust 1981). Zatímco rostliny typu phalanx (ke kterým patří i *Molinia coerulea*) tvoří nové výběžky v těsné blízkosti výběžku mateřského a jejich strategie spočívá v zajištění si místní dominance, rostliny typu guerilla jsou schopny cestovat<sup>h</sup> porostem a využívat kvalitní místa, a to jak ve vztahu k živinám (Slade a Hutchings 1987b, Sannwald et al. 1998), tak ve vztahu k světlu (Kemball et al. 1992, Slade a Hutchings 1987a). Určitá pohyblivost je ovšem vlastní i rostlinám typu phalanx a i ony jsou tak součástí dynamických pochodů spočívajících ve vzájemném nahrazování druhů v daných mikrostanovištích (Herben et al. 1997).

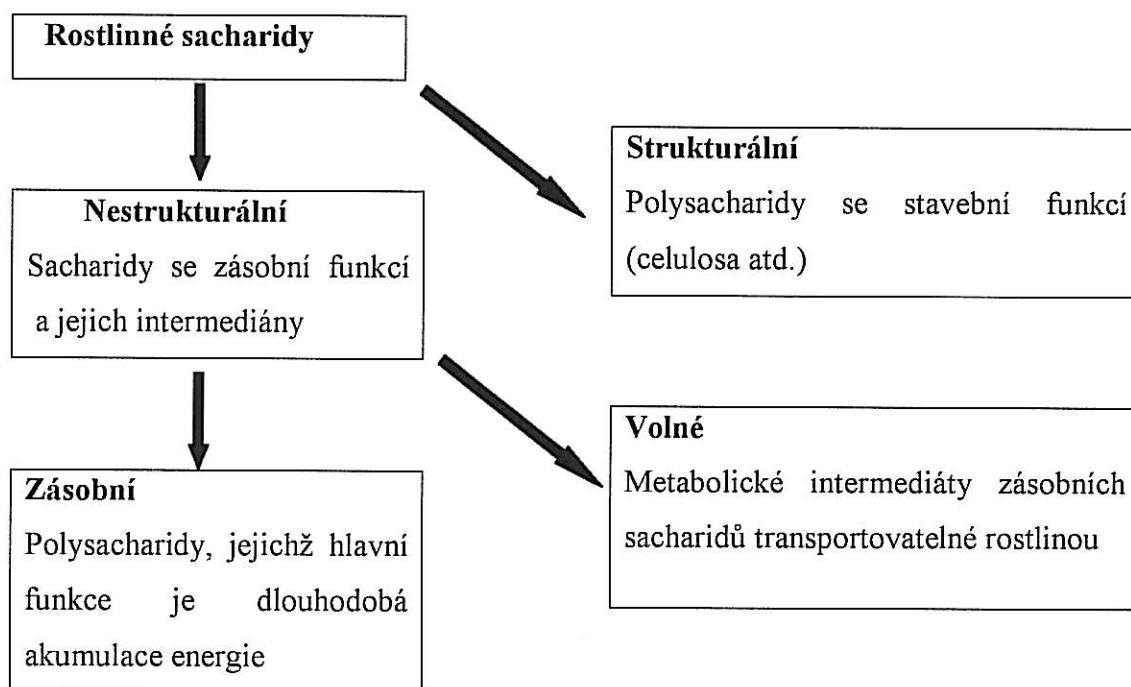
Jednou z hlavních otázek, týkajících se fungování klonů jednotlivých druhů, je pohyb živin a vytváření zásobních látek. Přesto jsou podrobnější práce na toto téma, především ve vztahu k dynamickému vytváření a využívání zásobních látek během sezóny, velmi ojedinělé (např. Raese a Decker 1966). Přitom je zřejmé, že právě tato



studia by mohla dát odpověď na mnohé otázky nejen ekologické a ekofyziologické, ale i fylogenetické. (Například studie zabývající se fylogenezí podčeledi *Arundinoideae* na základě sekvencí rDNA prokázala příbuznost *M. coerulea* a *Phragmites australis* (Hsiao et al. 1998). Obě tyto rostliny jako jedny z mála z čeledi *Poaceae* nevytváří prakticky žádné fruktany a jejich funkci plně nahrazuje škrob (Hendry 1987)).

Funkce zásobních látek nespočívá pouze ve vyživování rostliny při přežívání zimy a intenzivním jarním růstu, kdy vlastní asimilace nestačí pokrýt požadavky, ale zároveň i jako regenerační rezerva, která zásobuje rostlinu po poškození (Klimeš et al. 1993, White 1973, Klimešová 1996). Zároveň je zřejmé, že množství zásobních látek odpovídá podmínkám prostředí a stáří zásobních orgánů (Klimeš et al. 1999, Klimešová a Klimeš 1996).

Z hlediska fyziologické funkce lze studované sacharidy rozdělit podle následujícího schématu (modifikováno podle práce Kubína 1994) :

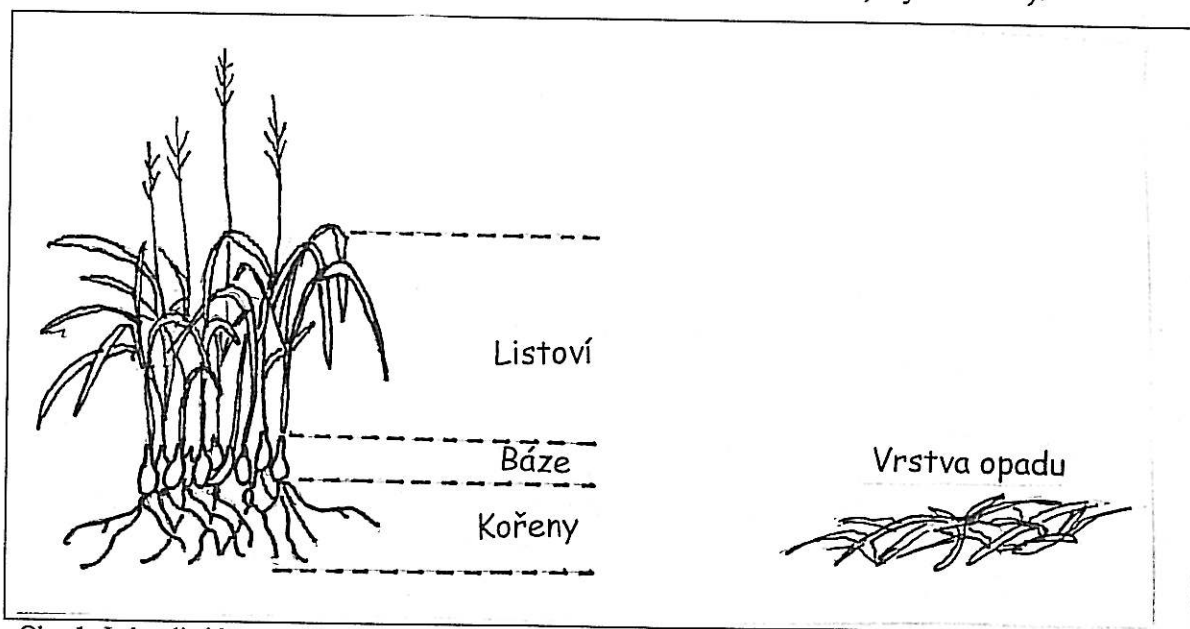


*Molinia coerulea* je nejen silnou dominantou stanovišť na oglejených, živinami chudých půdách s kolísající hladinou spodní vody (Moravec 1995), ale invaduje například i do vřesovištních či rašelinných společenstev (Heil a Brugging 1987).

Obdivuhodná je i její schopnost růstu jak na kyselých, tak na zásaditých substrátech (Salim et al. 1995).

Příčiny její dominance lze hledat právě v charakteru jejího klonálního růstu, který vytváří silné kompetiční nástroje. Při hodnocení kompetičních vzorů však musíme vzít v úvahu i četné morfologické a fyziologické adaptace, jako je například vytvoření u listů trav vzácné opadové zóny (Salim et al. 1988), nevídaná schopnost retranslokace živin z opadavých listů (Aerts a Caluwe 1989) či vytváření ztlustlých prvních internodií se zásobní funkcí (Jefferies 1915). Tyto adaptace většinou nemají přímý kompetiční vliv, ale vytváří předpoklady k obsazení celého spektra nik a následné kompetiční úspěšnosti.

U trsů *M. coerulea* můžeme rozlišit tři základní morfologické kompetiční zóny (zóna listoví, báze a kořenů) a jednu kompetiční zónu nemorfologickou – zóna opadu (obr. 1). Zatímco vliv opadu, především na klíčení semenáčků, byl celkem podrobně studován (Kotorová a Lepš 1999), kompetičním významem především bazální a kořenové vrstvy se zabývá poměrně málo autorů (např. Kupferschmid et al. 2000, Ryser 1993).



Obr. 1: Jednotlivé kompetiční vrstvy *M.coerulea*.

Význam *M. coerulea* pro funkci společenstev svazu *Molinion* spočívá při silné dominanci i ve vytváření hlavního zdroje biotické heterogenity. Tato biotická heterogenita určuje do značné míry spolu s heterogenitou abiotickou strukturu a fungování rostlinného společenstva (Eissenstat a Caldwell 1988, Ryel et al. 1994).

Ve struktuře porostu se silnou dominancí *M. coerulea* tak můžeme rozlišit dvě základní stanoviště: 1/ vyvýšené trsy se zvýšenou kompeticí o živiny, 2/ deprese mezi trsy se zhoršenými světelnými podmínkami. Ostatní rostliny pak mezi těmito základními stanovišti „vybírají“ (Kupferschmid et al. 2000).

### **Cíle práce:**

- 1/ Popsat produkční dynamiku výhonů druhu *Molinia coerulea* a jejich přežívání.
- 2/ Zjistit změny v obsazích zásobních látek u kořenů a bazálních internodií *M. coerulea* během roku v návaznosti na bod 1.
- 3/ Experimentálně ověřit vliv opadu, celkové pokryvnosti listoví a bazální pokryvnosti *M. coerulea* na klíčení semenáčků.

### **Popis lokality:**

Studijní lokalita leží 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic, 48°57' severní šířky a 14°38' východní délky, 510 m.n.m. Průměrné roční srážky se pohybují okolo 620 mm a průměrná roční teplota okolo 7,8°C (České Budějovice - meteorologická stanice). Jedná se o oligotrofní druhově bohatou louku fytoecenologicky patřící do svazu *Molinion* s některými prvky svazu *Violion caninae*.

### **Použitá terminologie**

Celková pokryvnost – celková pokryvnost listoví všech druhů.

Pokryvnost *M. coerulea* – pokryvnost listoví *M. coerulea*.

Báze – bazální internodia *M. coerulea*.

Báze staré – báze založené minulou sezónou, které neprojevují ve sledované vegetační sezóně již žádné růstové aktivity.

Báze mladé – báze založené během studované vegetační sezóny.

Bazální pokryvnost – pokryvnost bází *M. coerulea*.

céře pod internodií

## Metodika

### 1/ Dynamika produkce výběžků a jejich přežívání

V roce 2000 na konci zimy bylo do pravidelné sítě skládající se ze čtvercových ploch o velikosti hrany pět metrů umístěno celkem 25 postýlek vyrobených z potahovaného pletiva o velikosti ok 4,2 cm<sup>2</sup> (obr. 1, foto 2-příloha). V době umístování postýlek ještě nedocházelo k tvorbě a růstu výhonů z přezimujících bází, které by bránily jejich instalaci bez poškození rostliny. Každá postýlka náležela vždy k jinému trsu *M. coerulea* a byla posazena tak, aby minimálně dvě řady ok zasahovaly do trsu. Během sedmi měření během roku 2000 (18. dubna, 3. května, 19. května, 10. června, 10. července, 14. srpna a 2. října) byly v každém oku pletiva barevně označeny nově vytvořené výhony a spočítány přeživší. Barvení bylo prováděno na listy vodou ředitelnými barvami Galejo, používanými ke kolorování animovaných filmů. Při každém sčítání byl nový výhonek označen

dvěmi až třemi tečkami na listy. Pro každé sčítání byla použita vždy jiná barva. V době květu (10. července a 14. srpna) byly zvlášť zaznamenávány výhony kvetoucí a nekvetoucí.

3 □ □ □ □ □ □	2 *	1 □ □ □ □ □ □
6 *	5 □ □ □ □ □ □	4 *
9 □ □ □ □ □ □	8 *	7 □ □ □ □ □ □
12 *	11	10

Obr. 2: Podoba studijních ploch  
(Sezóna 2000 – plochy 5x5 m)  
□ - pletivová postýlka  
\* - plochy, kde byly odebrány vzorky na analýzu zásobních látek

## **2/ Analýzy zásobních látek a jejich metabolických intermediátů v bázích a kořenech *M. coerulea***

### **A/ Odběr vzorků**

Během vegetační sezóny 2000 proběhlo celkem pět odběrů (16. března, 25. dubna, 6. června, 28. července a 27. října). Z pěti čtverců o hraně 5 metrů rozmístěných v pravidelné síti (obr. 2) bylo odebráno po pěti vzorcích od každého druhu zásobního orgánu (16. března: kořeny a přezimující staré báze, 25. dubna a 6. června kořeny staré přezimující báze a báze nové, 28. července a 27. října kořeny a nové báze). Vzorek byl vždy vytvořen z pěti trsů *M. coerulea*, z každého trsu bylo odebráno pět bází (starých, mladých či obojí) a jejich kořeny o délce zhruba 8 cm. Vzorky byly transportovány v přenosné chladničce při teplotách okolo 0°C, aby se zamezilo prodýchávání zásobních látek během převozu. Jednotlivé rostlinné orgány byly následně očištěny a ihned usušeny při 90°C po dobu 24 hodin.

Pro body B-D byla použita standardní metodika používaná v laboratořích Botanického ústavu Třeboň vedených RNDr. Janem Květem.

### **B/ Extrakce volných sacharidů**

1/ Rozemletá sušina bází i kořenů byla vysušena do konstantní hmotnosti (mlýnek:

TECATOR CYCLOTEC 1903, Sample Mill).

2/ 0,2 gramů sušiny bylo zalito 20 mililitry 80% etanolu.

3/ Necháno 10 minut ve vodní lázni při 70°C, přitom dvakrát zamícháno.

4/ Vzorek dále sedimentován na centrifuze při 3 100 otáčkách /min po dobu 15 minut.

5/ Supernatant slit do kádinky, na usazeninu dále nalito opět 20 ml etanolu (proces extrakce takto opakován třikrát, toto opakování by mělo stačit pro extrakci téměř všech studovaných volných sacharidů a mělo by tak zabránit nízké extrakci některých sacharidů při provedení pouze jedné extrakce (Kubín 1994, Passos et al. 1999).

6/ Usazenina byla převedena do původních lahviček a vysušena, stejně tak obsah kádinek.

7/ Povlak z kádinek byl převeden do umělohmotných lahviček, doplněn destilovanou vodou do 10 ml a zmražen do dalšího zpracování.

### **C/ Kvantitativní rozbor izolovaných volných sacharidů**

Vzorky sacharidů rozpuštěných ve vodě byly rozmrazeny při pokojové teplotě a měřeny pomocí vysokoúčinné kapalinové chromatografie (HPLC): kolona: CHO-620 carbohydrate column, Interaction Chromatography, Inc, USA; pumpa: LCP 4000.1, ECOM s.r.o, CZ; detektor: refraktometr RIDK 102, ECOM s.r.o, CZ; termostat kolon: LCO 101, ECOM s.r.o, CZ; teplota 85°C, průtok 0,5 ml/min. Jako standardy byly použity roztoky sacharózy, glukózy a fruktózy (Fluka).

### **D/ Stanovení obsahů škrobu anthronovou metodou**

1/ Usazenina získaná po extrakci volných sacharidů byla vysušena do konstantní hmotnosti.

2/ Do čistých lahviček naváženo od 10 do 11 mg usazeniny (navážka zaznamenána s přesností na 1 desetinné místo).

3/ Navážená usazenina byla zalita 20 ml kyseliny chloristé o koncentraci 32%.

4/ Zavřené vzorky byly umístěny na třepačku a extrahovány do druhého dne při pokojové teplotě.

5/ Do varných zkumavek byl napipetován 1 ml vzorku (každý vzorek vždy do tří zkumavek).

6/ Vzorek, vychlazen v ledové lázni na 0°C byl zalit pěti ml ledového anthronu (anthron byl připravován každý den čerstvý).

7/ Zkumavky byly překryty parafilmem a důkladně zamíchány (do sady vzorků přidán také dvakrát blank (1ml HClO<sub>4</sub> + 5 ml anthronu) a čtyřikrát standard 100 µg/ml glukózy).

8/ Sada vzorků byla vařena ve vodní lázni 7 minut.

9/ Dále ochlazená v ledové lázni 30 minut a měřena extinkce při 625 nm.

10/ Vzhledem k lineární závislosti extinkce na koncentraci glukózy (Kubín 1994) byl obsah škrobu počítán podle rovnice: obsah škrobu ( g škrobu / g sušiny) = 2 x extinkce vzorku / hmotnost navážky x extinkce standardu.

### 3/ Vliv opadu bazální vrstvy a listoví na klíčení semenáčků

V roce 1999 byla založena pokusná plocha v podobě pravidelné sítě čtverců o velikosti 1x1 m. V pěti čtvercích byl na konci zimy před začátkem vegetační sezóny odstraněn opad (obr. 3), ostatní čtverce byly ponechány bez zásahu. Uprostřed každého čtverce byla pomocí 2 mm tlustých drátů vytyčena sledovaná plocha 0,5x0,5 m. Každá tato plocha byla dále rozdělena na 25 plošek 10x10 cm. Dráty sloužily k nasazení dřevěného rámu a zajišťovaly tak stejnou polohu rámu při všech sledováních. Třikrát během roku 1999 byly zaznamenány u všech 250 plošek mikrosnímky (20. dubna, 2. června a 2. srpna), popisující nejen počet a druhové složení semenáčků koexistujících dvouděložných rostlin, ale i druhovou skladbu a procentuální pokryvnost ostatních druhů včetně bazální pokryvnosti *M. coerulea*. Pro odhad změny světelných podmínek v porostu bylo měřeno světelné záření nad porostem, pod porostem a u kontrolních čtverců pod

vrstvou opadu. Měření bylo prováděno luxmetrem čtyřikrát u každého čtverce (vždy uprostřed všech stran čtverce) v průběhu snímkování okolo 14<sup>00</sup> hod.

1 +	2 -
3 -	4 +
5 +	6 -
7 -	8 +
9 +	10 -

Obr. 3: Podoba studijních ploch (Sezóna 1999 - plochy 1x1 m)  
+ s opadem, - bez opadu

#### 4/ Statistické zpracování

A/ Pro jednorozměrné proměnné byly použity následující metody:

- a/ Pro statistické hodnocení změn v čase byla použita analýza variance pro opakovaná pozorování.
- b/ Pro porovnání procenta kvetoucích výhonů (obr. 8) byla z důvodů nenormálního rozdělení dat použita analýza deviance.
- c/ Byly spočítány korelační koeficienty mezi proměnnými.

Analýzy v bodech a-c byly provedeny v programu STATISTICA verze 5.5. (Anon. 1996).

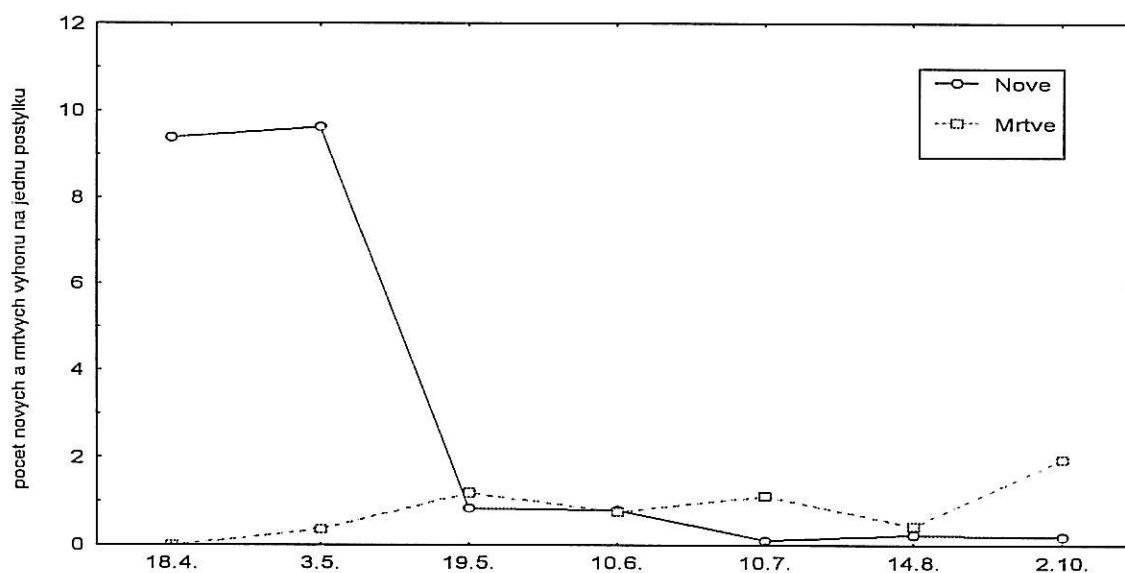
B/ Pro analýzu mnohorozměrných dat byla použita přímá gradientová analýza RDA. Z této analýzy byly získány i korelační koeficienty pro korelaci celkové pokryvnosti s pokryvností bazální (program CANOCO (ter Braak a Šmilauer 1998)) a pro grafické znázornění programy CANODRAW a CANOPOST (Šmilauer 1992).



## Výsledky

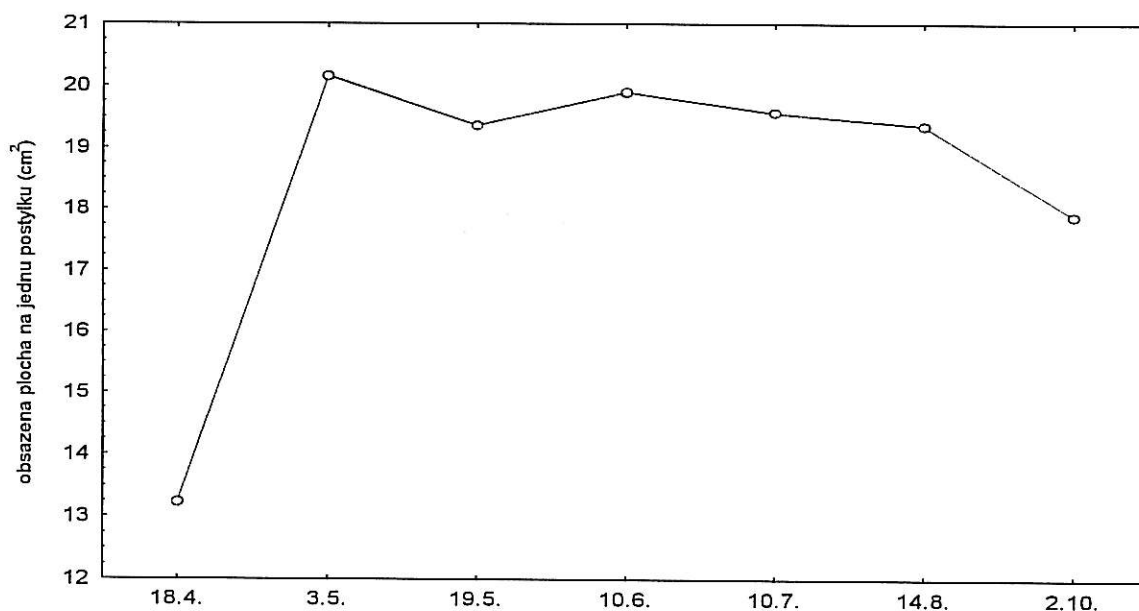
### 1/ Dynamika produkce výběžků a jejich přežívání

K maximální produkci nových výhonů došlo hned na začátku vegetační sezóny během dubna. Úmrtnost výhonů v této době byla minimální. V dalších měsících pak již nebyl zaznamenán žádný výraznější produkční vrchol nových výhonů a produkce se pohybovala pod 10 procent produkce dubnové. Zvýšil se však počet nepřeživších výhonů v daných obdobích (obr. 4, rozdíly v čase pro křivku natality  $F=57,06$ ;  $p<0,01$  a pro křivku mortality  $F=9,46$ ;  $p<0,01$ ).



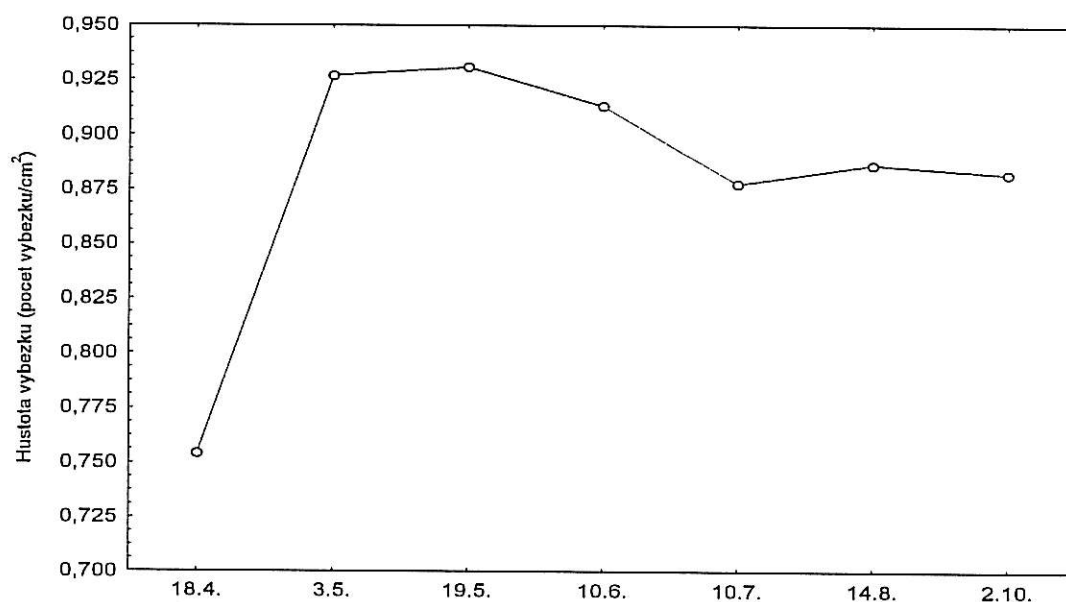
Obr. 4: Počet nově vytvořených a zemřelých výhonů v průběhu roku 2000 (jedna postýlka = 95 cm<sup>2</sup>).

Plocha bazální vrstvy se rapidně zvýšila spolu s maximem produkce nových bází v dubnu. Tento nárůst bazální pokrývnosti tak popisuje jednu ze základních kompetičních vlastností *M. coerulea*, spočívající v obsazení prostoru na samém začátku vegetační sezóny (obr. 5, rozdíly v čase:  $F=16,41$ ;  $p<0,01$ ). Po dosažení maximální obsazené plochy dochází k jejímu pozvolnému snižování (pro průběh od 10. června do 2. října  $F=4,33$ ;  $p<0,01$ ).



Obr. 5: Obsazená plocha na jednu postýlku v cm<sup>2</sup> (jedna postýlka = 95 cm<sup>2</sup>).

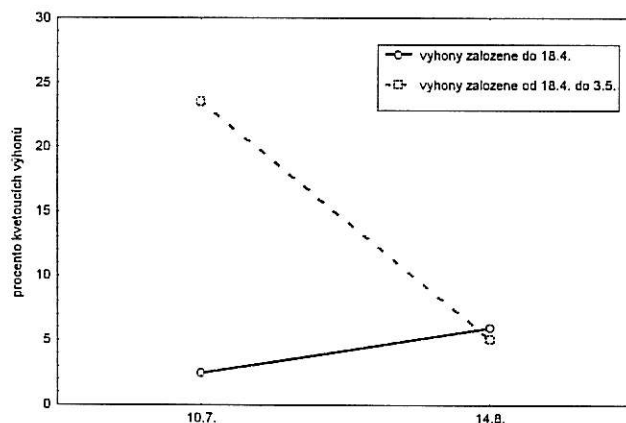
Hustota výběžků po jarním vzestupu začala od poloviny května, kdy dosahovala zhruba 0,91 výhonu na cm<sup>2</sup> klesat a tento pokles se zastavil až v první polovině července na hodnotě 0,88 výhonů na cm<sup>2</sup> (pro celý průběh  $F=4,35$ ;  $p<0,01$  (obr. 6) a pro pokles hustoty mezi 19. květnem a 10. červencem  $F=5,17$ ;  $p<0,01$ ).



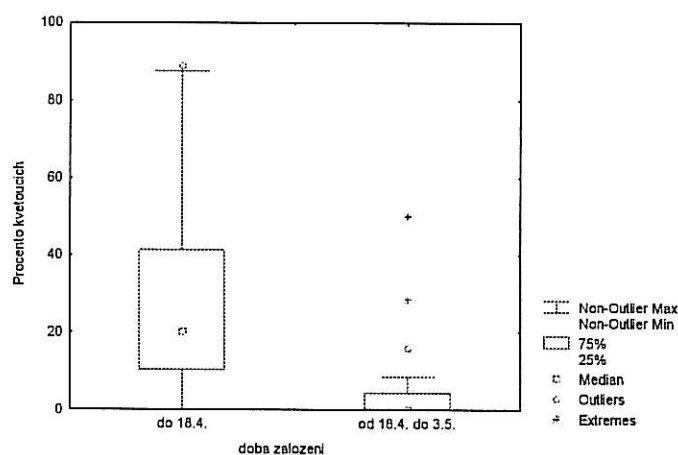
Obr. 6: Průběh hustot bází během vegetační sezóny 2000.

Schopné vykvést byly pouze výhony založené do 18. dubna a od 18. dubna do 3. května. Mezi těmito dvěma skupinami výhonů je zřejmý fenologický posun, kdy později založené výhony mají i pozdější dobu kvetení (obr. 7, tab. 1). Většina kvetoucích výhonů realizujících fázi kvetení, založených před 18. dubnem tak vykvetla do 10. července, zatímco výhony založené od 18. dubna do 3. května, které realizovaly fázi kvetení, byly ve většině případů schopné vykvést až mezi 10. červencem a 14. srpnem.

Rozdílná byla i celková schopnost kvetení mezi oběma kategoriemi založení, zatímco z první, dříve založené skupiny výhonů vykvetlo zhruba 28 procent založených u skupiny založené od 18. dubna do 3. května pouze asi 9 procent (obr. 8;  $p < 0,01$ ; analýza deviance).



Obr. 7: procentuální kvetení dvou skupin výhonů lišících se dobou založení v době kvetení.



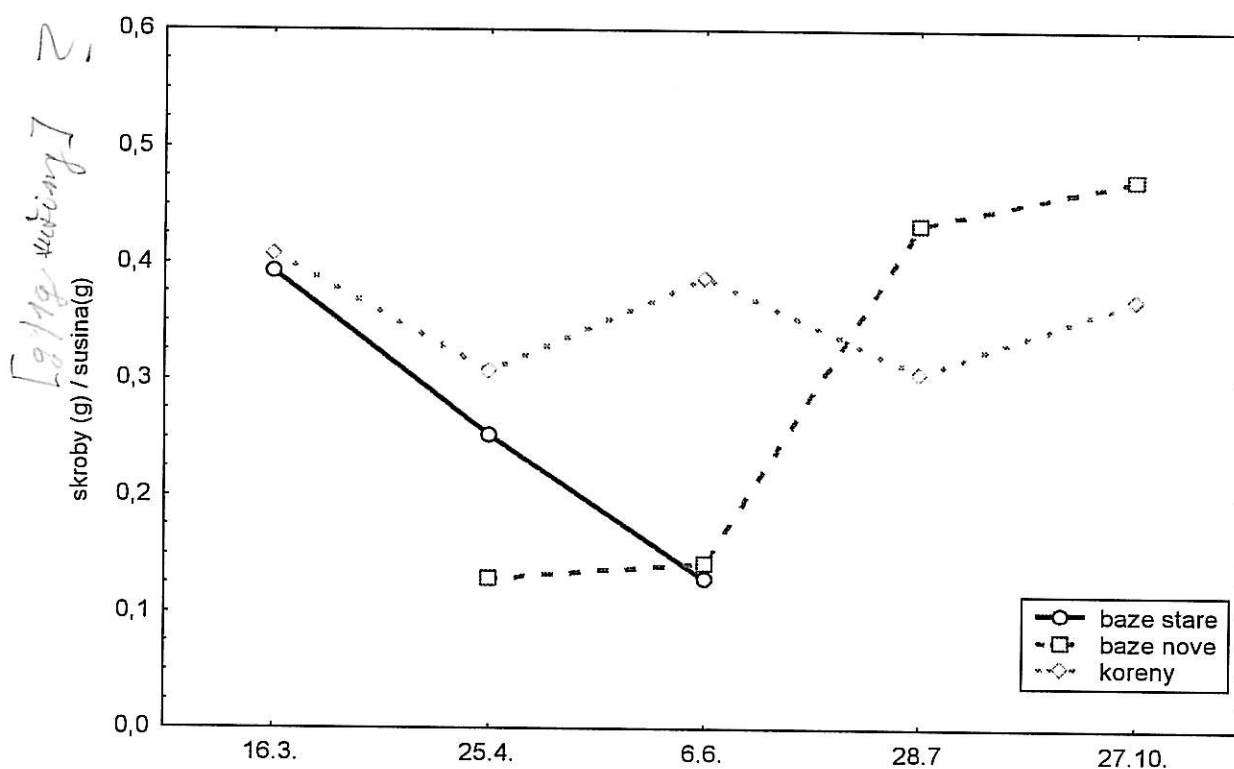
Obr. 8: Procento vykvetlých výhonů u dvou skupin, lišících se dobou založení.

Tab. 1: Výsledky analýzy variance v procentu kvetoucích výhonů pro opakovaná pozorování (faktor čas) a dobu založení výhonů (faktor doba založení).

	F	P
Doba založení	10,52	0,002
Čas	5,61	0,022
Čas * Doba založení	12,01	0,001

## 2/ Dynamika zásobních látek během vegetační sezóny

V bázích i v kořenech byly zjištěny vysoké obsahy hlavní zásobní látky - škrobu. Na pokles obsahu škrobu v starých dožívajících bázích navazuje vzestup u bází nových, který dosahuje vrcholu před začátkem zimy. Obsah škrobů v kořenech se pohybuje od 30 do 40% v sušině a má tak oproti zásobám v bázích poměrně stabilní průběh (obr. 9; tab. 2).



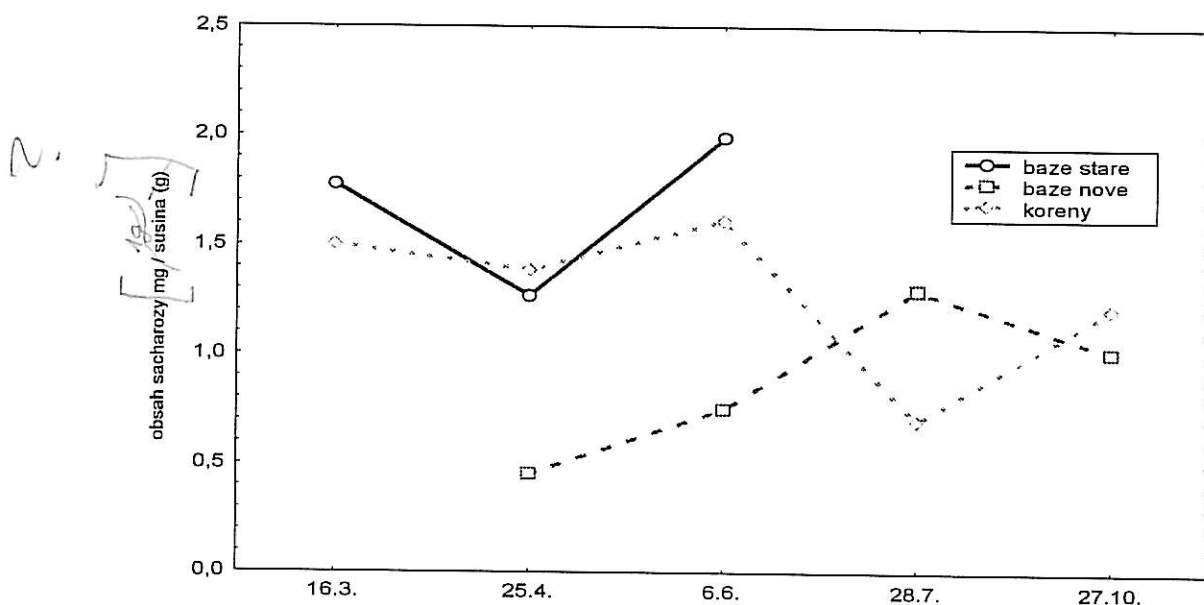
Obr. 9: Změny v obsahu škrobů v kořenech bazálních internodiích *M. coerulea* během vegetační sezóny 2000.

Tab. 2: Statistické vyhodnocení časových změn v obsazích škrobu, sacharózy a glukózy v bázích a kořenech *M.coerulea*.

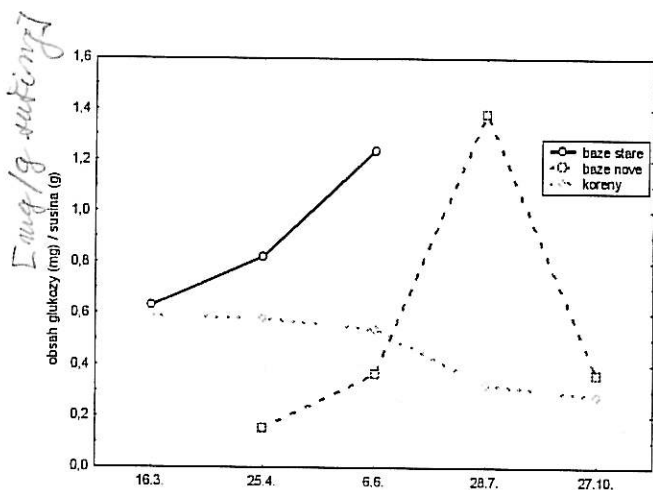
	Škrob		Sacharóza		Glukóza	
	F	P	F	P	F	P
Staré báze	13,83	0,003	4,7817	0,043	8,89	0,009
Nové báze	119,51	0,001	11,3451	0,038	12,32	0,018
Kořeny	3,5994	0,038	5,884	0,007	3,98	0,046

*koncentrace*  
 Obsahy volných sacharidů vykazovaly poměrně malé hodnoty. Statisticky významné byly změny v obsahu sacharózy a glukózy v kořenech, starých i mladých bázích (tab. 2). Změny v obsazích fruktózy byly ve všech těchto rostlinných částech neprůkazné. Nebyl shledán ani rozdíl v obsazích volných sacharidů a škrobů mezi kvetoucími a nekvetoucími bázemi.

Největší obsahy sacharózy byly zaznamenány u starých dožívajících bází a kořenů na začátku vegetační sezóny. Mladé báze dosahovaly maximálního obsahu sacharózy na konci července v době květu. V této době nastalo naopak minimum u kořenů (obr. 10).



Obr. 10: Změny v obsahu sacharózy v kořenech a bazálních internodiích *M. coerulea* během vegetační sezóny 2000.



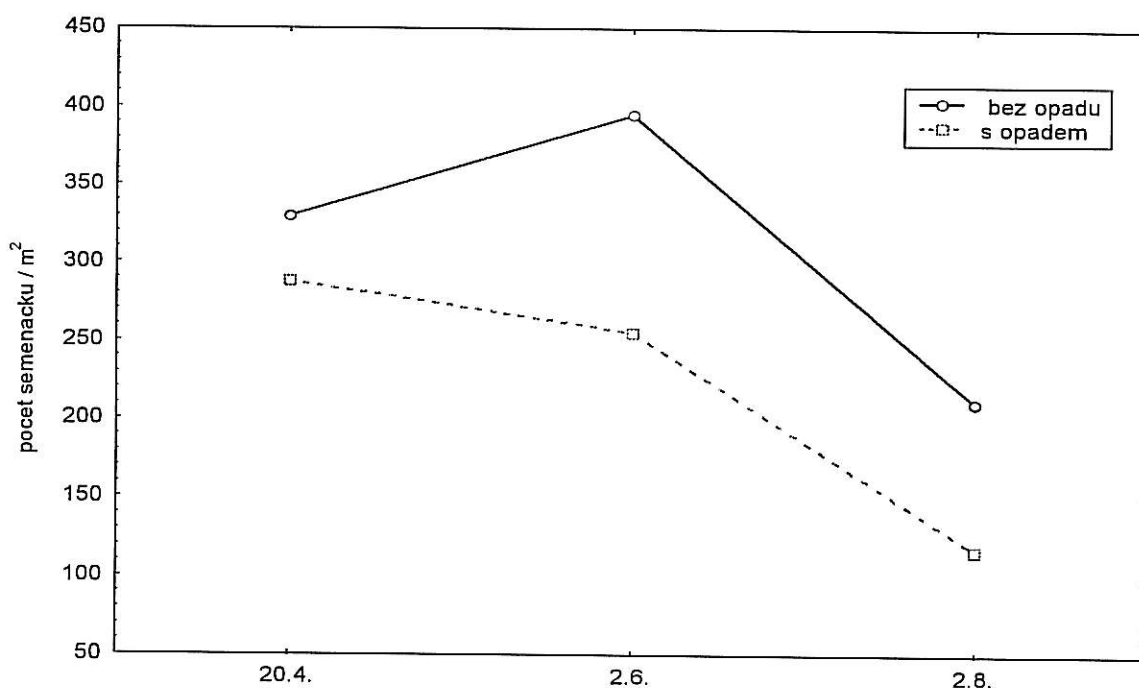
Obr. 11: Změny v obsahu glukózy v kořenech a bazálních internodiích *M. coerulea* během vegetační sezóny 2000.

Průběh v obsazích glukózy byl obdobný jako u sacharózy. Maximální obsah u mladých bází dosahuje na konci července výraznějšího maxima než je tomu u sacharózy. Staré báze v obsazích glukózy vykazují na rozdíl od obsahů sacharózy od časných jarních měsíců výrazný nárůst (obr. 11). Hodnoty obsahů škrobů i volných sacharidů viz příloha II.

### 3/ Vliv opadu, bazální vrstvy a celkové pokryvnosti na klíčení semenáčků

Během sezóny 1999 došlo na pokusných plochách jak k fenologickým změnám celého rostlinného společenstva (RDA,  $F=32,640$ ;  $p<0,01$ ), tak ke změnám ve složení společenstva semenáčků (RDA;  $F=14,377$ ;  $p<0,01$ ). Ačkoli přítomnost opadu na skladbu semenáčků se nepodařila prokázat (RDA;  $p=0,47$ ), ukázal se průkazným vliv odstranění opadu na celkový počet semenáčků (obr. 12; tab. 5).

Počty semenáčků měly v plochách kontrolních i plochách bez opadu přibližně stejný průběh. Avšak maxima počtu semenáčků na plochách bez opadu bylo dosaženo až 2. června, zatímco u kontrolních ploch od maxima zaznamenaného 20. dubna počet semenáčků klesal.



Obr. 12: Změny v počtu semenáčků v průběhu sezóny 1999 na plochách kontrolních a plochách bez opadu.

Přítomnost opadu má nepříznivý vliv na celkovou pokryvnost i na pokryvnost listoví *M. coerulea*. Celková pokryvnost i pokryvnost *M. coerulea* zvyšující se v průběhu vegetační sezóny byla díky přítomnosti opadu fenologicky posunuta. Korelační vztah mezi oběma pokryvnostmi shrnuje tab. 3.

Negativní korelace pokryvnosti *M. coerulea* na začátku sezóny s celkovou pokryvností na plochách bez opadu je plně v souladu s pozitivní korelací pokryvnosti ostatních druhů s celkovou pokryvností v tomto období ( $r = 0,7645$ ;  $p < 0,05$ ), kdy byl zaznamenán vrchol

pokryvnosti ostatních druhů (obr. 15). Negativní korelace pokryvnosti *M. coerulea* s pokryvnostmi ostatních druhů se ukázala být statisticky průkazná ve všech obdobích pozorování na plochách bez opadu (tab. 4). Na plochách s přítomností opadu tyto pokryvnosti statisticky významně korelovány nebyly.

Tab. 3: Výsledky korelační analýzy mezi celkovou pokryvností a listovou pokryvností *M. coerulea*.

S opadem			Bez opadu		
Datum	Korelační koeficient	P	Korelační koeficient	P	
20.4.	0,13717	0,826	-0,9731	0,005	
2.6.	0,9593	0,009	0,7397	0,221	
2.8.	0,8831	0,047	0,94260	0,016	

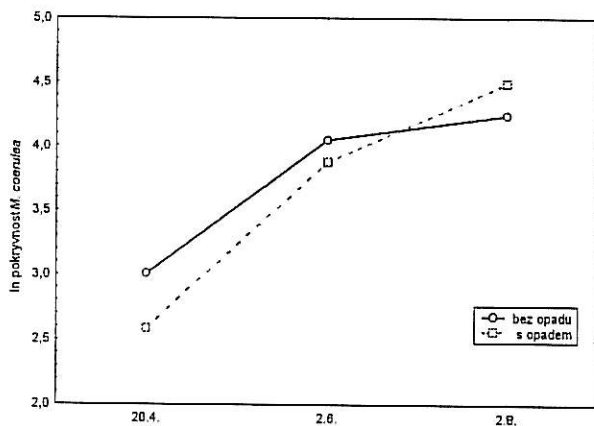
Tab. 4: Výsledky korelační analýzy mezi pokryvností *M. coerulea* a ostatních druhů na plochách bez opadu.

Datum	Korelační koeficient	P
20.4.	-0,9680	0,007
2.6.	-0,9634	0,008
2.8.	-0,9683	0,007

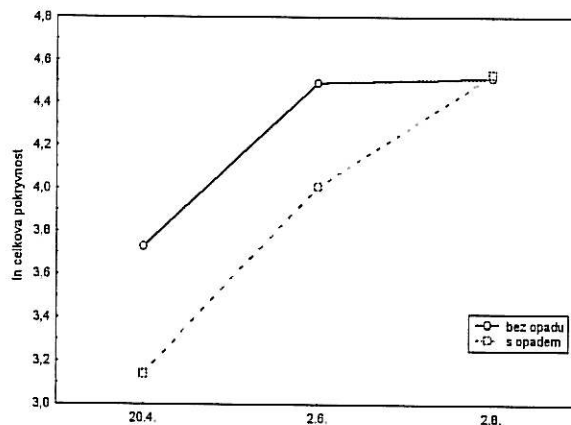
Pokryvnosti *M. coerulea* dosahovaly nejvyšších hodnot ke konci vegetační sezóny 2. srpna. Ačkoli její pokryvnosti byly na plochách bez opadu větší 20. dubna i 2. června, v době dosažení maxima byla pokryvnost vyšší na plochách s opadem (obr. 13).

Tab. 5: Výsledky analýzy variance počtu semenáčků pro opakovaná pozorování (faktor čas) a odstranění opadu (faktor opad).

Počet semenáčků			Celková pokryvnost		Pokryvnost <i>M. coerulea</i>	
Faktor	F	P	F	P	F	P
Opad	23,64	0,000	54,46	0,000	0,1186	0,739
Čas	151,35	0,000	440,53	0,000	244,24	0,000
Čas*opad	11,63	0,000	34,80	0,000	10,67	0,001

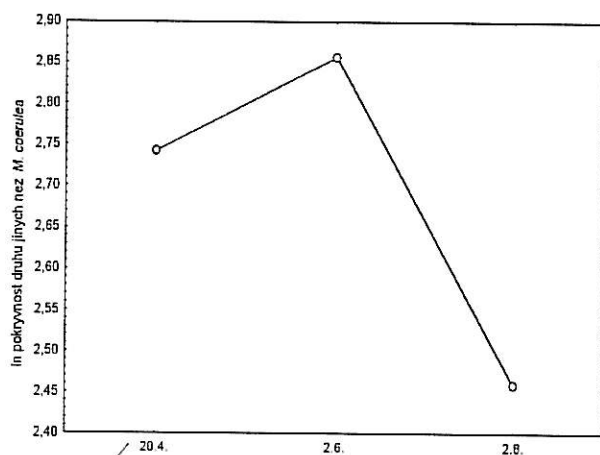


Obr. 13: Změny pokryvnosti druhu *M. coerulea* (1999).

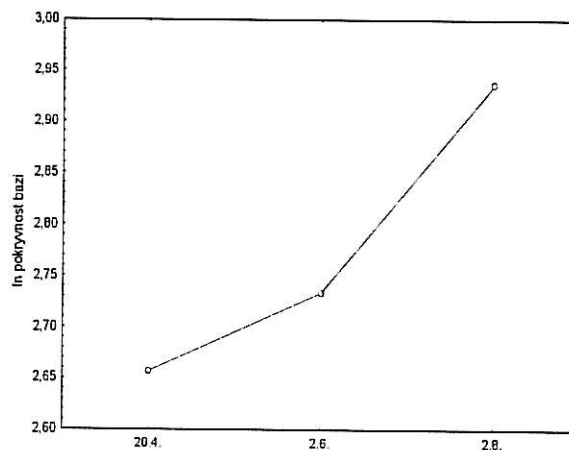


Obr. 14: Změny celkové pokryvnosti (1999).

Celková pokryvnost odpovídala průběhu pokryvnosti *M. coerulea* především v plochách s přítomností opadu, kde s ní byla i silněji pozitivně korelována. Naopak celkové pokryvnosti na plochách bez opadu byly zřetelně vyšší než pokryvnosti listoví *M. coerulea* (tab. 5; obr. 14).



Obr. 14: Pokryvnost ostatních rostlinných druhů (Pokryvnost bez *M. coerulea*) (1999).



Obr. 15: Pokryvnost bází *M. coerulea* (1999).

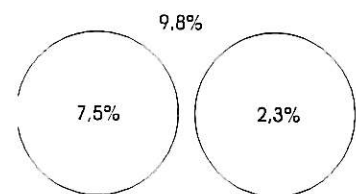
Vliv opadu na pokryvnost ostatních druhů se neukázal být statisticky průkazný. Vývoj pokryvnosti v čase ukázal fenologicky časnější maxima této pokryvnosti (obr. 15; pro časový průběh:  $F=7,8713$ ;  $p<0,01$ ). Změna bazální pokryvnosti se statisticky významně lišila v čase (obr. 16,  $F=4,09$ ;  $p<0,05$ ), kdy vykazovala vzestupnou tendenci (o možných příčinách rozdílnosti obr. 16 a obr. 5 je pojednáno v diskusi). Vliv opadu na tuto pokryvnost nebyl statisticky významný. Ačkoli celková pokryvnost je s bazální pokryvností kladně korelována (tab. 9), každá z nich vysvětluje



jinou část variability v mnohorozměrné analýze společenstev semenáčků (tab. 6-8). Sdílení vysvětlené variability v analýzách snímků z 20. dubna a 2. června znázorňuje obr. 17 respektive obr. 18.

Tab. 6: Rozklad variability jednotlivých vysvětlujících proměnných 20.4. 1999 pomocí metod RDA.

Environmentální (pokryvnost)	Covariabíle (pokryvnost)	Vysvětlená variabilita (%)	F	P
Celková	-----	7,5	20,073	0,002
Bazální	-----	2,3	5,715	0,002
Celková	Bazální	7,5	20,641	0,002
Bazální	Celková	2,3	6,306	0,002
Celková+bazální	-----	9,8	21,426	0,002

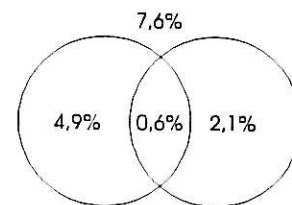


Celková pokryvnost Bazální pokryvnost

Obr. 17: Procenta vysvětlené variability 20. 4. 1999.

Tab. 7: Rozklad variability jednotlivých vysvětlujících proměnných 2. 6. 1999 pomocí metod RDA.

Environmentální (pokryvnost)	Covariabíle (pokryvnost)	Vysvětlená variabilita (%)	F	P
Celková	-----	5,5	14,322	0,002
Bazální	-----	2,7	6,812	0,004
Celková	Bazální	4,9	13,179	0,002
Bazální	Celková	2,1	5,730	0,018
Celková+bazální	-----	7,6	14,358	0,006



Celková pokryvnost Bazální pokryvnost

Obr. 18: Procenta vysvětlené variability 2. 6. 1999.

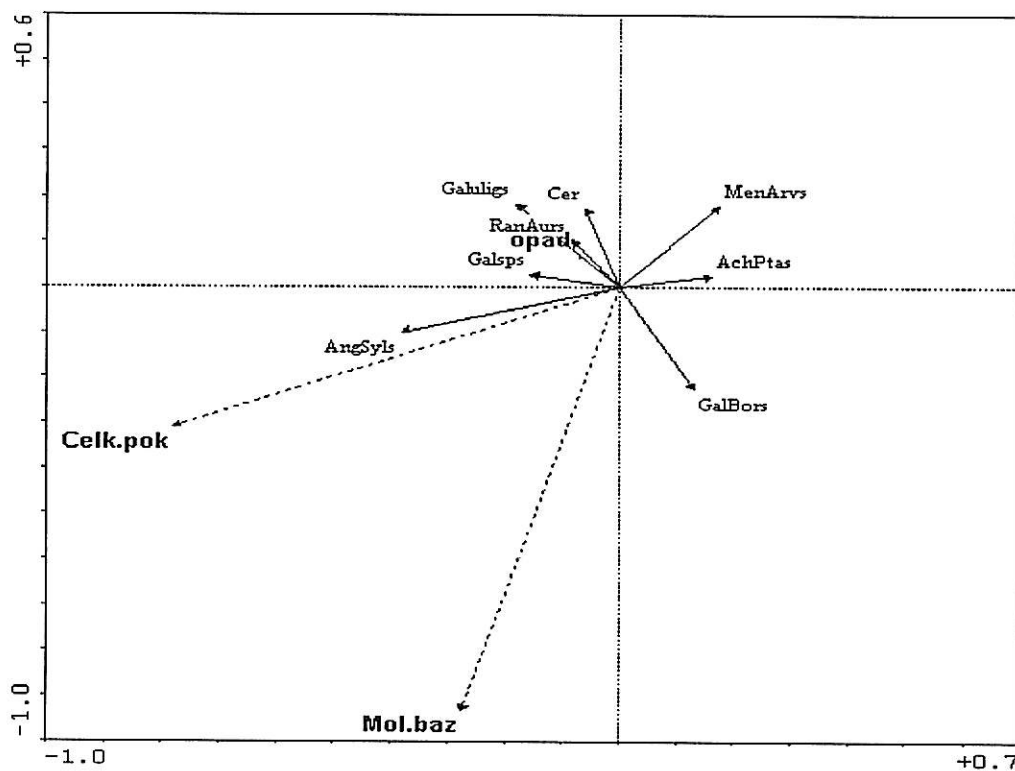
Tab. 8: Rozklad variability jednotlivých vysvětlujících proměnných 2. 8. 1999 pomocí metod RDA.

Environmentální (pokryvnost)	Covariabíle (pokryvnost)	Vysvětlená variabilita (%)	F	P
Celková	-----	-----	1,714	0,374
Bazální	-----	3,9	9,941	0,002
Celková	Bazální	-----	1,374	0,538
Bazální	Celková	3,7	9,557	0,002
Celková+bazální	-----	3,9	10,034	0,006

Tab. 9: Korelace mezi celkovou pokryvností a pokryvností bazální.

Datum	Korelační koeficient	P
20.4.	0,5297	0,002
2.6.	0,4973	0,006
2.8.	0,3598	0,006

Vztah jednotlivých druhů semenáčků k celkové pokryvnosti a pokryvnosti bází ve třech měřeních během roku 1999 je znázorněn na obr. 19 - obr. 21, významnost obou vysvětlujících proměnných viz. tab. 6 - tab. 8. Vliv opadu, ač v těchto analýzách nebyl statisticky průkazný, je zobrazen také, neboť se prokázal jeho vliv na celkový počet semenáčků (obr. 12). Z grafů jsou patrné dvě základní strategie. Zatímco naprostá většina druhů není schopna vyklíčit v trsech *M. coerulea* a pod velkou listovou pokryvností, druh *Angelica sylvestris* naopak v trsech *M. coerulea* klíčí dobře.



Obr. 19: Klíčení semenáčků ve vztahu k celkové pokryvnosti a bazální pokryvnosti *M. coerulea* 20. 4. 1999.

(Zobrazeny pouze druhy nejlépe odpovídající kanonickým osám)

Zkratky k obr. 19-21:

*MenArvs* – *Mentha arvensis*

*AchPtas* – *Achillea ptarmica*

*Galsps* – *Galium sp.*

*GalBors* – *Galium boreale*

*RanAurs* – *Ranunculus auricomus*

*CirPals* – *Cirsium palustre*

*MyoPals* – *Myosotis palustre*

*PotErs* – *Potentilla erecta*

*SelCarvs* – *Selinum carvifolia*

**Celk.pok** – celková pokryvnost listoví

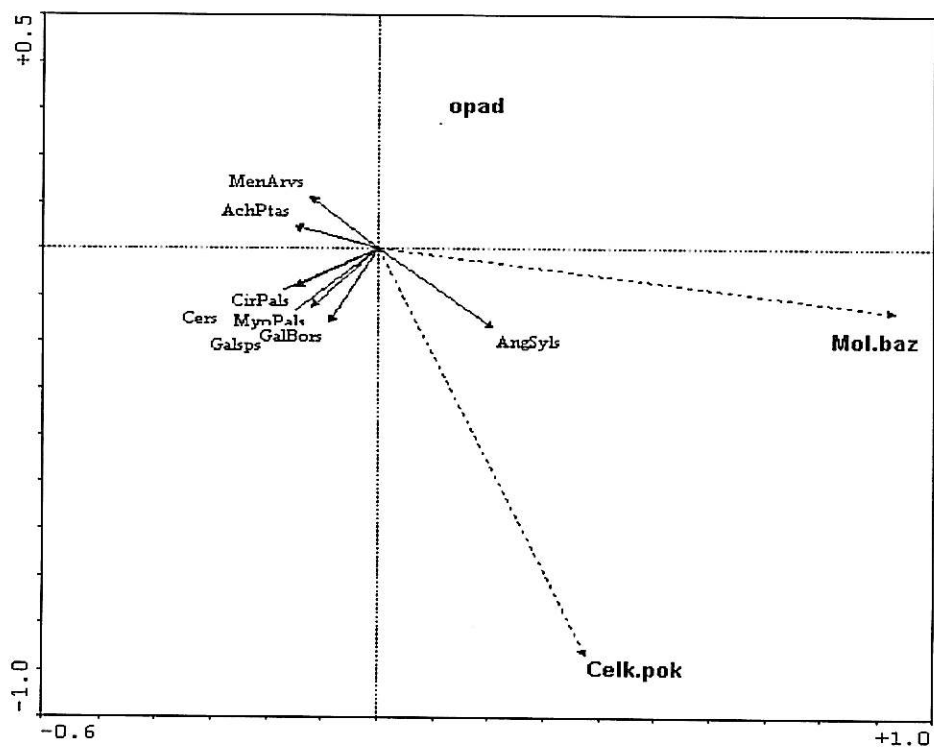
*SucPras* – *Succisa pratensis*

*AcePras* – *Acetosa pratensis*

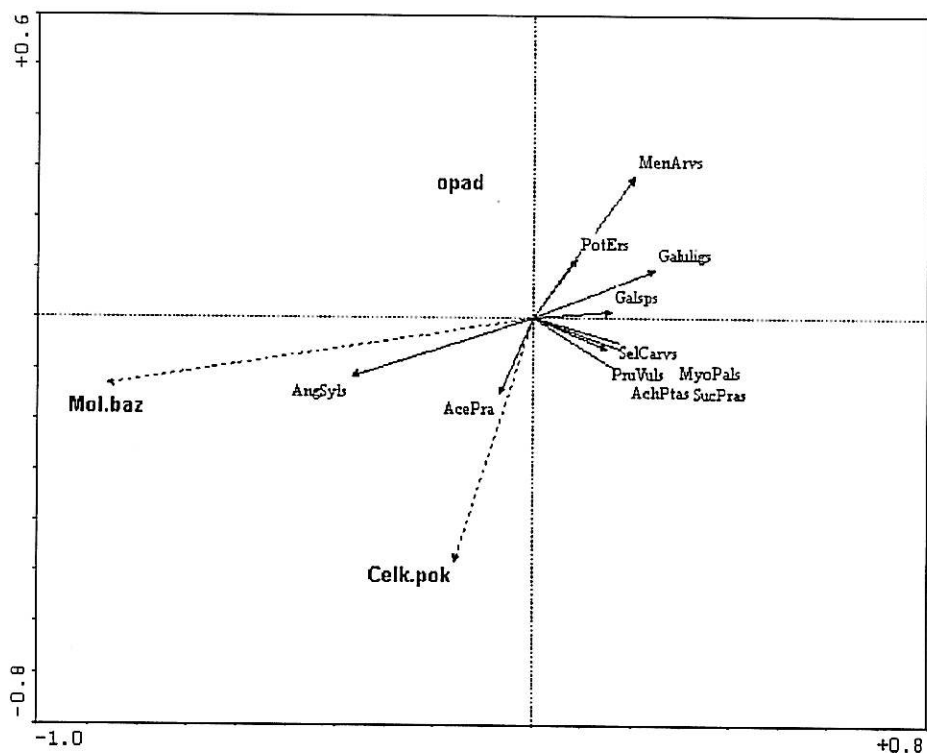
*AngSyls* – *Angelica sylvestris*

*GalUligns* – *Galium uliginosum*

**Mol. Baz** – bazální pokryvnost  
*M. coerulea*

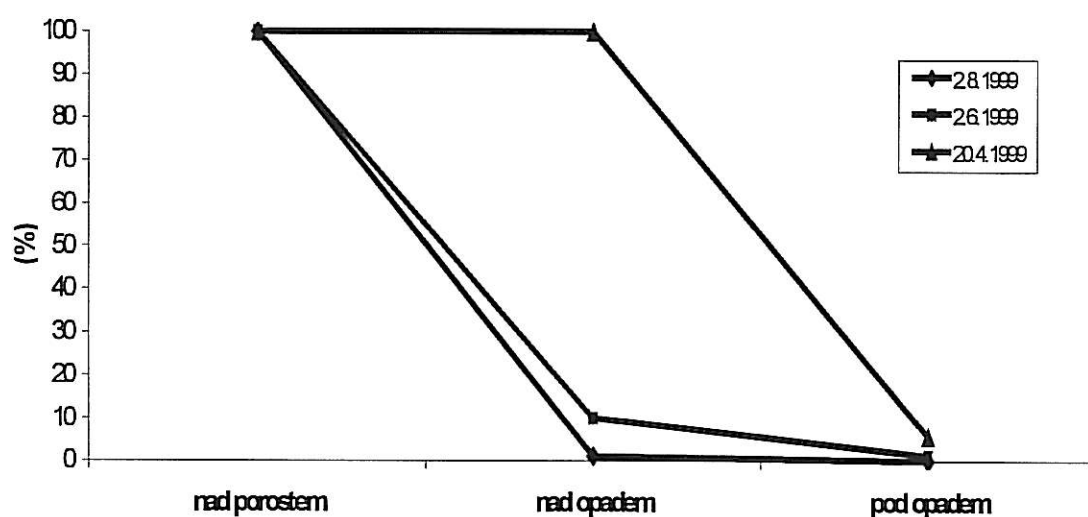


Obr. 20: Kličení semenáčků ve vztahu k celkové pokryvnosti a bazální pokryvnosti *M. coerulea* 2. 6. 1999.  
 (Zobrazeny pouze druhy nejlépe odpovídající kanonickým osám)



Obr. 21: Kličení semenáčků ve vztahu k celkové pokryvnosti a bazální pokryvnosti *M. coerulea* 2. 8. 1999.  
 (Zobrazeny pouze druhy nejlépe odpovídající kanonickým osám)

Pouze malé procento solárního záření dopadalo na povrch půdy pod porostem. Procento pronikajícího záření se tak snižovalo na plochách s opadem z 5,62% na samém počátku vegetační sezóny až na 0,06% na konci sezóny, kdy průniku světla spolu s opadem bránila maximální dosažená pokryvnost listoví. Samotná vrstva listoví způsobila pokles světelného záření až na 1% při své maximální pokryvnosti (obr. 22).



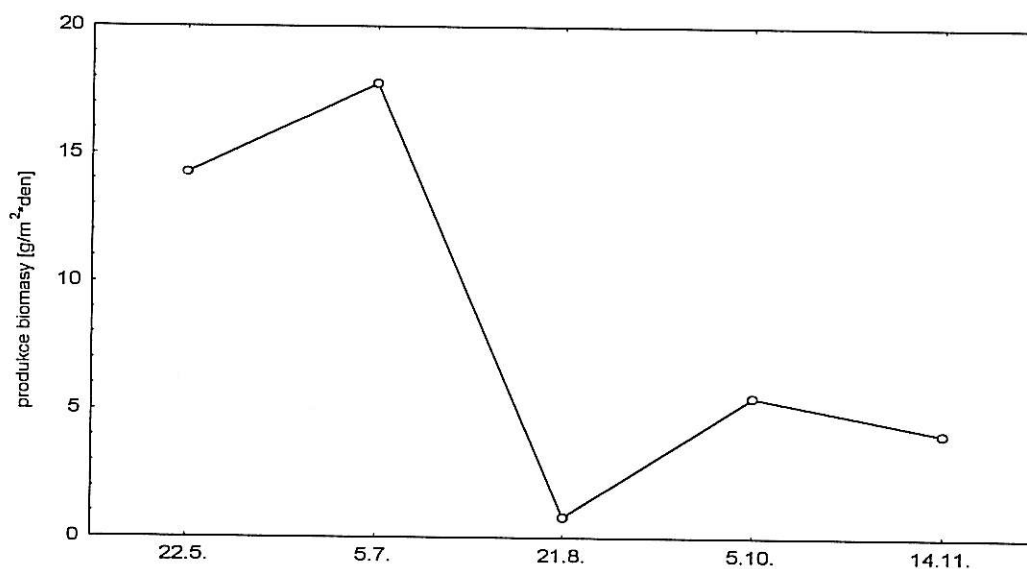
Obr. 22: Procento pronikajícího světla porostem.

## Diskuse

Průběh tvorby nových výhonů zhruba odpovídá jedné ze základních studií zabývajících se ekologií druhu *M. coerulea* (Jefferies 1915). Autorem popsaná tvorba nových bází staršími v pozdější fázi vegetační sezóny byla nalezena v tomto studiu zcela minimální a jediný produkční vrchol byl zaznamenán brzy zjara.

Maximální produkce biomasy *M. coerulea* na konci léta (Aerst 1989, Loach 1968a) plně koresponduje s pozorovaným vzrůstem její pokryvnosti (obr. 13). Rozvoj biomasy je tak zřetelně odlišen od fáze tvorby bází, která probíhá brzy zjara na začátku vegetační sezóny. Vzhledem k rozdílným dynamikám jednotlivých kompetičních vrstev můžeme takto rozlišit tři základní fenologické fáze:

- 1/ Fáze tvorby nových výhonů: fáze realizovaná na samém počátku vegetační sezóny. V této fázi dochází k obsazení bazální zóny.
- 2/ Fáze růstu kořenů: navazuje na fázi produkce výhonů a dochází při ní k obsazení půdní vrstvy (obr. 23, Janeček 1998).
- 3/ Fáze produkce nadzemní biomasy, jejíhož maxima je dosaženo ke konci vegetační sezóny a dochází při ní k obsazení nadzemního prostoru. Velká produkce nadzemní biomasy se později kompetičně uplatňuje i jako vrstva opadu.



Obr. 23: Průběh roční produkce kořenů ve svazu *Molinion* se silnou dominancí *M. coerulea* během sezóny 1997 (Janeček 1998).

Samozředování je u rostlin typu phalanx často diskutovaným problémem. Trsnaté trávy jak bylo ukázáno na příkladu *Festuca pratensis* a *Lolium perenne* jsou schopny díky své integraci kooperativní inhibice. Tato inhibice zabraňuje procesu samozředování podle  $-3/2$  zákona a podle tohoto zákona se tyto rostliny chovají pouze při obsazování nového prostoru po procesu klíčení (Lonsdale a Watkinson 1983). Je však zřejmé, že i mnohé klonální rostliny určitému procesu zředování podléhají, a to nejen při kompetici více klonů (de Kroon a Kwant 1991), ale i v rámci jednoho klonu, jehož integrita není prakticky nikdy úplná. Srovnávací práce Wilhalma (1995), zabývající se fragmentací u 24 vytrvalých a tří jednoletých evropských trav tvořících trsy zjistila, že fragmentace se ve větší či menší míře vyskytla u všech vytrvalých rostlin. Tato desintegrita tak může být hlavní příčinou snížené kooperace a mít za následek proces samozředování. Desintegrita nastává v důsledku úhynu výhonu spojujícího nejméně dva další výhony. Proces úhynu integračně důležitých výhonů nastává u *M. coerulea* vzhledem k jednoletosti bází zřejmě zcela pravidelně. Jistou ochranou před touto desintegrací je však zajisté zjištěná dominantní povaha dříve založených integračně důležitějších bází. Tato desintegrace je zjevně i jedním z výsledku cíleného sečení lučních porostů a snižuje tak spolu s dalšími faktory dominantní postavení trsnatých trav vlastní prakticky všem lučním společenstvům. Toto snížení dominance bylo po kosení zjištěno i u *M. coerulea* (Lepš 1999). Desintegrace v případě kosení nemusí být způsobena ani tak přímým narušením oddenkového spojení, jako oslabením integrujících výhonů defoliací (Thornton a Millard 1993). Podobný efekt snižování hustot výhonů byl zjištěn u druhu *Lolium perenne* na intenzivně pasených loukách (Brock et al. 1996). Otázka integrační funkčnosti starých bází *M. coerulea* po ztrátě funkcí produkčních a zásobních však zasluhuje dalšího studia. Vliv na hustotu bází má i kompetiční prostředí, ve kterém jsou zakládány. Musíme si však uvědomit, že ačkoli byl zaznamenán pokles hustot mezi 19. květnem a 10. červencem, bez experimentální manipulace hustoty nemůžeme tento fakt považovat za důkaz hustotně závislé fáze odumírání výhonů.

Cheplick a Gutierrez (2000) studovali vliv kompetice *Lolium perenne* na zakládání klonů *Amphibromus scabrivalis*. V kompetičním prostředí *A. scabrivalis*

produkoval kompaktnější trsy, u nichž se dceřinné výhony zakládaly blíže rodičovským. Tato snaha o obsazení místa, obecná všem rostlinám se strategií phalanx, je v souladu s pozorovanou růstovou strategií *M. coerulea*, která si své místo obsazuje na samém začátku vegetační sezóny. Vzhledem k tomu, že po obsazení místa již nedochází k dalšímu rozrůstání, můžeme druh *M. coerulea* považovat ve vztahu k ostatním koexistujícím druhům jako klasický příklad rostliny uplatňující kontrolu dominance, neschopnou později obsazovat blízká uvolněná místa (Herben a Hara 1997). Ukázal se rozdíl mezi výsledky použitých metod značení výhonů a odhadování pokryvnosti, kdy metoda odhadování pokryvnosti vykazuje prakticky stálou vzestupnou tendenci bazální pokryvnosti během vegetační sezóny. Tento rozdíl je zřejmě způsoben jednak nadhodnocením odhadu bazální pokryvnosti v době, kdy pokryvnost listoví dosahuje svého maxima a znesnadňuje tak nedestruktivním způsobem odhad bazální pokryvnosti, a jednak nárůstem bazální pokryvnosti díky zjevným morfologickým změnám bází, zřejmě spojených s ukládáním zásobních látek (obr. 9).

Ačkoli se v koncentraci škrobů i volných sacharidů báze kvetoucí a nekvetoucí nelišily, hmotnější kvetoucí báze obsahují celkově větší množství zásobních látek. Neschopnost vykvést by tak mohla být mimo jiné způsobena nedostatkem zásobních látek pro realizaci tvorby květenství. Menší schopnost realizace kvetení byla zaznamenána na intenzivně pasených lukách u druhu *Dactylis glomerata* (Brock et al. 1996). Zajímavá je i otázka vnitřní kooperace mezi výhony ve vztahu k schopnosti vykvést. Tento vztah byl v předložené studii nalezen zcela inhibiční, kdy dříve založené výhony realizují kvetení zřejmě na úkor jen o něco později založených nekvetoucích bází. Důležitost integrace pro kvetení ukázal Briske a Butler (1989) pomocí experimentu spočívajícího v umělém zředování trsů, kdy ve zředěných trsech realizovalo kvetení menší procento výhonů. Naopak u nenarušených rostlin klesá schopnost kvetení v hustších prostředích obsazených více klony (Humphrey a Pyke 1998).

Rozbor zásobních látek u *M. coerulea* kromě toho, že potvrdil již dlouhou dobu známou funkci bazálních internodií jakožto zásobních orgánů (Jefferies 1915), ukázal i velkou rezervu zásobních látek v kořenech *M. coerulea*. Ačkoli metodický přístup tohoto studia byl zaměřen spíše na sezónní změny v obsazích jednotlivých zásobních látek, studované změny jsou plně v souladu se studii zabývajícími se transportními pochody

asimilátů mezi jednotlivými výběžky a dokazujícími metodou radioaktivního značení přesun asimilátů z mateřských do dceřiných výhonů (Price a Hutchings 1992, Landa et al. 1992, Welker a Briske 1992).

Interpretaci sezónních změn v obsazích zásobních látek jakožto přesuny zásobních látek mezi mateřskými a dceřinými výhony usnadňuje i fakt, že primárně mateřské báze, ze kterých se během vegetační sezóny vyvíjejí báze nové, jsou víceméně jednoleté a další rok kromě zakládání nových bází neprojevují žádnou růstovou aktivitu (Jefferies 1915). A tak představa, že by stará báze s minimálními vlastními metabolickými požadavky spojená s bázemi dceřinými své obrovské zásoby asimilátů sama prodýchala, se jeví více než absurdní. Naopak je vysoce pravděpodobné, že snižování obsahu škrobů a nárůst obsahu volných transportovatelných sacharidů ve starých dožívajících bázích na začátku vegetační sezóny je spojen se zásobováním bází nových, které se v této době vyvíjejí. Největší obsahy škrobů, které byly zjištěny u mladých bází na sklonku vegetační sezóny, plně odpovídají obecně známým snahám rostlin o maximální kumulaci zásobních látek před zimním obdobím. Tyto tendence byly nalezeny i u dalších trav (Raese a Decker 1966). Vysoké obsahy škrobů, které vykazovaly u kořenů v porovnání s bázemi pouze relativně malé změny, naznačují zásobní stabilitu těchto orgánů. Ačkoli ne všechny zásobní látky mohou být rostlinou využity (Chapin et al. 1990), je otázkou, zda by tyto velké zásoby mohly být mobilizovány při procesu regenerace po poškození rostliny, jak bylo ukázáno na příkladu *Phalaris arundinacea* (Klimešová 1996), kde kosené rostliny vykazovaly na konci vegetační sezóny menší obsahy zásobních látek. Podobný regenerační význam zásobních látek byl ukázán i u druhu *Rumex alpinus* (Klimeš et al. 1993). Obsahy transportovatelných sacharidů byly u kořenů zaznamenány od začátku vegetační sezóny do 6. června a zjevně tak souvisí s maximem kořenové produkce v tomto období (Janeček 1998).

Výsledky experimentálního odstraňování opadu jsou v souladu se zjištěními Špačkové<sup>et al.</sup> (1998), která se zabývala podrobněji studiem vlivu opadu, mechového patra a vlivem dominance druhu *Nardus stricta* na klíčení semenáčků, kdy byl také nalezen silně negativní vliv opadu na klíčení prakticky všech studovaných druhů. Je pravděpodobné, že neprůkaznost vlivu opadu na složení společenstva semenáčků (Canoco, RDA analýza) je způsobena krátkým trváním experimentu. Negativní vliv opadu zjevně nespočívá pouze v



kvantitativních změnách pronikajícího světla, jak bylo ukázáno v této práci, ale také ve změnách kvalitativních měnících poměr R/FR záření (Pons 1993). Dalším důležitým faktorem snižujícím klíčení semenáčků může být i rozklad opadu, při kterém se mohou tvořit organické inhibitory klíčení (Karssen a Hilhorst 1993). Odstranění opadu je také obsaženo v často studovaném zásahu kosením. Byl prokázán pozitivní vliv tohoto zásahu jak na klíčení semenáčků (Kotorová a Lepš 1999) tak na druhovou bohatost lučních společenstev (Křenová a Lepš 1996, Lepš 1999).

Odstranění opadu, které způsobilo fenologický posun u druhu *M. coerulea* především v první polovině vegetační sezóny, mělo zjevně za následek silnější kompetiční interakci mezi *M. coerulea* a ostatní vegetací, která měla v těchto měsících své produkční maximum. Tato interakce mohla mít vliv na snížení maxima pokryvnosti *M. coerulea* na těchto plochách ke konci vegetačního období.

Analýzou vysvětlující variability byl rozlišen vliv celkové pokryvnosti, která je díky dominanci *M. coerulea* silně korelována s pokryvností listoví *M. coerulea*, od vlivu pokryvnosti bazální. Vyčlenění mikrostanoviště trsů *M. coerulea* je tak zcela oprávněné. Toto prostředí vyhovuje semenáčkům *Angelica sylvestris*. Podobný kladný vliv tohoto stanoviště na přežívání semenáčků byl zjištěn u druhu *Arabis hirsuta* (Kupferschmid et al. 2000). Výhody takovýchto stanovišť spočívají zřejmě v ochraně semenáčků před teplotními výkyvy, vyplavováním půdy po průtržích mračen a poskytují ochranu před herbivory. Ryser (1993) odlišil ještě další mikrostanoviště, kterým je okraj trsu. Toto mikrostanoviště umožňuje přežívání semenáčků některých druhů a semenáčky tak využívají ochrany poskytované trsem, aniž by byly vystaveny přímé kompetici uvnitř trsu. Tato dvě mikrostanoviště mají ovšem i některé základní nevýhody, mezi nimiž je zásadní vysoká kompetice o světlo (Ryel et al. 1994) a živiny v půdě. Na chudých půdách s rozptýlenou vegetací však může nastat opačný efekt, kdy v okolí trsů díky velkému množství mineralizovatelného materiálu je větší obsah živin v půdě (Jackson and Caldwell 1993). Výše uvedené nevýhody jsou také důvodem, proč naprostá většina sledovaných semenáčků klíčila spíše v otevřených přirozených mezerách (gapech) mimo trsy *M. coerulea* a pod malou pokryvností listoví. Je však nutné si uvědomit, že kladné vlastnosti mikrostanovišť v trsech a na jejich okrajích mají pozitivní vliv především ve vztahu k přežívání semenáčků, a tak se projeví až v delším časovém intervalu.

## Závěr

- 1/ Produkce bazálních internodií *M. coerulea* dosahuje svého maxima na začátku vegetační sezóny, na rozdíl od pokryvnosti listoví *M. coerulea*, které má své maximum na konci. Obě tyto kompetiční vrstvy mají tak rozdílnou dynamiku růstu během vegetační sezóny.
- 2/ Výhonky zakládající se jako první kvetou častěji a dříve, než výhony založené poměrně krátce po nich.
- 3/ Obsah škrobu u starých dožívajících bází klesá, zatímco se zvyšuje obsah u bází nově založených.
- 4/ V době, kdy dochází k redukci zásob škrobu ve starých bázích, byl zaznamenán v těchto orgánech i největší obsah transportovatelných sacharidů.
- 5/ Největší obsah transportovatelných sacharidů byl u mladých bází zaznamenán v době maximální produkce listoví.
- 6/ Vysoký obsah škrobu v kořenech s poměrně malými změnami během vegetační sezóny vzhledem ke změnám v bazálních internodiích indikuje zásobní stabilitu těchto orgánů.
- 7/ Nejvyšší obsah transportovatelných sacharidů byl zaznamenán u kořenů v první půlce vegetační sezóny, kdy nastává jejich maximální růst (Janeček 1997). 2.
- 8/ Opad negativně ovlivňuje klíčení semenáčků i celkový vývoj listoví.
- 9/ Pokryvnost listoví druhu *M. coerulea* byla větší na plochách bez opadu na začátku i uprostřed vegetační sezóny, avšak nedosáhla hodnot pokryvností na plochách s opadem na konci vegetační sezóny, kdy má rozvoj listoví *M. coerulea* svoje maximum.

## Summary

I have studied clonal growth of *Molinia coerulea* and competition-related properties of this growth strategy. This study was divided into three parts: 1/ Study of production and survival of new shoots. 2/ Changes of carbohydrate storage in roots and basal internodes in relation to part 1. 3/ Influences of litter, basal cover of *Molinia coerulea* (formed by the first thick internodes) and total cover of leaves on seed germination.

Production and survival of new shoots as well as changes of carbohydrate storage was performed through vegetation season 2000 in ten 5 x 5m plots. From five plots, I collected 5 samples of each storage organ for analyses of carbohydrates reserves. Each sample included material from five *Molinia* tufts. In another five plots, I measured production of new ramets and their survival using 25 beds made from wire netting. During the vegetation season 1999, an experimental removal of litter was performed in five 0,5 x 0,5 m plots, five plots were kept as a controls. I also prepared three micro-vegetation maps describing development of plant community during vegetation season 1999.

The study showed that: 1/ The basal cover has its maximum development in the start of vegetation season, as opposed to production of leaves, which peaked towards end of the season. 2/ The first established shoots produced inflorescences more often and they flowered earlier than the later established ones. 3/ Total litter negatively influenced seedling requirement and total cover of leaves of all plant species. 4/ The cover of leaves of *Molinia coerulea* was higher in places with removed litter at the start and in the middle of vegetation season, but it was smaller at the end of the vegetation season, when the maximum of this cover have been recorded. 5/ Total cover of leaves and basal cover of *M. coerulea* showed species-specific influences on seedling requirement of community-constituting species. 6/ Roots of *M. coerulea* contained high amount of starch throughout entire vegetation season. 7/ The high content of starch in old basal internodes decreased, whereas content in new basal internodes increased with progression of season. 8/ The contents of sucrose and glucose in roots was highest at the start of the season, when the maximum of roots production was recorded. 9/ The highest content of sucrose and glucose in new basal internodes was recorded in the time of the highest leaves production of *M. coerulea*.

## Literatura:

- ✓ Aerts R., de Caluwe H., 1989: Aboveground productivity and nutrient turnover of *Molinia caerulea* along an experimental gradient of nutrient availability. *Oikos* 54: 320-324.
- ✓ Aerts R., 1989: Aboveground biomass and nutrient dynamics of *Caluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in a dry heathland. *Oikos* 56: 31-38.
- ✓ Anon., 1996: STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Stat Soft, Tulsa OK. p..
- ✓ Briske D.D., Butler J.L., 1989: Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: interclonal versus intracolonial interference. *Journal of Ecology* 77: 963-974.
- ✓ Brock J.L., Hume D.E., Fletcher R.H., 1996: Seasonal variation in the morphology of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and cocksfoot (*Dactylis glomerata*) plants and populations in pastures under intensive sheep grazing. *Journal of Agriculture Science* 126: 37-51.
- ✓ Callaghan T.V., Carlsson B.A., Jónsdóttir I.S., Svensson B.M., Jonasson S., 1992: Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* 63: 341-347.
- ✓ Chapin F.S., Schulze E.D., Mooney H.A., 1990: The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-427.
- ✓ Cheplick G.P., Gutierrez C.M., 2000: Clonal growth and storage in relation to competition in genets of rhizomatous perennial *Amphibromus scabrivalvis*. *Canadian Journal of Botany* 78: 537-546.
- ✓ de Kroon H., 1997: Preface In: de Kroon H. and van Groenendael J. (ed.), *The Ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands: 453 pp.
- ✓ de Kroon H., Kwant R., 1991: Density-dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoot density. *Oecologia* 86: 298-304.

- ✓ Lovell - Doust J.L., 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): 1/The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- ✓ Eissenstat D.M., Caldwell M.M., 1988: Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology* 69: 870-873.
- ✓ Eriksson O., Jakobsson A., 1998: Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922-933.
- ✓ Gardner S.N., Mangel M., 1999: Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in clonal plant. *Ecology* 80: 1202-1220.
- ✓ Harper J.L., White J., 1974: The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- ✓ Heil G.W., Brugging M., 1987: Competition for nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull. and *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Oecologia* 73: 105-107.
- ✓ Hendry G., 1987: The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytologist* 106: 201-216.
- ✓ Herben T., Hara T., 1997: Competition and spatial dynamics of clonal plants In: de Kroon H. and van Groenendael J. (ed.), *The Ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands: 453 pp.
- ✓ Herben T., Krahulec F., Hadincová V., Pecháčková S., Kovařová M., 1997: Fine-scale spatio-temporal patterns in mountain grassland: do species replace each other in regular fashion? *Journal of Vegetation Science* 8: 217-224.
- ✓ Hsiao C., Jacobs S.W.L., Barker N.P., Chatterton N.J., 1998: A molecular phylogeny of subfamily *Arundinoideae* (*Poaceae*) based on sequences of rDNA. *Australian Systematic Botany* 11: 41-52.
- ✓ Humphrey L.D., Pyke D.A., 1998: Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *Journal of Ecology* 86: 854-865.
- ✓ Jackson R.B., Caldwell M.M., 1993: Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81: 683-692.

- ✓ Janeček Š., 1998: Vliv kosení a odstranění dominantního druhu *Molinia coerulea* na produkci kořenové biomasy společenstva svazu *Molinion* během vegetační sezóny 1997 a porovnání změn některých morfologických aspektů u bázi druhu *Molinia coerulea* v závislosti na kosení porostu. Bakalářská práce knihovna BF JCU: 22 pp.
- ✓ Jefferies T.A., 1915: Ecology of the purple heath grass (*Molinia coerulea*). *Journal of Ecology* 3: 93-109.
- ✓ Karssen C.M., Hilhorst H.W.M., 1993: Effect of Chemical Environment on seed germination. In: Fenner M. (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Trowbridge, UK: 327-348.
- ✓ Kembell W.D., Palmer M.J., Marshall C., 1992: The effect of local shading and darkening on branch growth, development and survival in *Trifolium repens* and *Galium aparine*. *Oikos* 63: 366-375.
- ✓ Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R., van Groenendael J., 1997: Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H. and van Groenendael J. (ed.), *The Ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands: 453 pp. 4-?
- ✓ Klimeš L., Klimešová J., Osbornová J., 1993: Regeneration capacity and carbohydrate reserves in clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burial. *Vegetatio* 109: 153-160.
- ✓ Klimeš L., Klimešová J., Čížková H., 1999. Carbohydrate storage in rhizomes of *Phragmites australis*: the effects of altitude and rhizome age. *Aquatic botany* 64: 105-110.
- ✓ Klimešová J., Klimeš L., 1996: Effects of rhizome age and nutrient availability on carbohydrate reserves in *Rumex alpinus* rhizomes. *Biologia* 51: 457-461.
- ✓ Klimešová J., 1996: *Phalaris arundinacea* at its altitudinal maximum in the Czech Republic: effect of cutting on carbohydrate and nitrogen content in rhizomes. *Ekológia* 15: 161-167.
- ✓ Kotorová I., Lepš J., 1999: Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 175-186.
- ✓ Křenová Z., Lepš J., 1996: Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic meadow. *Journal of Vegetation Science* 7: 107-112.

- ✓ Kubín P., 1994: Změny obsahu zásobních sacharidů mokřadních rostlin na oligotrofních a eutrofních stanovištích. Diplomová práce, knihovna Přírodovědecké fakulty UK. Praha 115 pp.
- ✓ Kupferschmid A.D., Stampfli A., Newbery D.M., 2000: Dispersal and microsite limitation in an abandoned calcareous grassland of the southern prealps. *Folia Geobotanica* 35: 125-141.
- ✓ Landa K., Benner B., Watson M.A., Gartner J., 1992: Physiological integration for carbon in mayapple (*Pedophyllum peltatum*), a clonal perennial herb. *Oikos* 63: 348-356.
- ✓ Lepš J., 1999: Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 219-230.
- ✓ Loach K., 1968a: Seasonal growth and nutrient uptake in a *Molinietum*. *Journal of Ecology* 56: 433-444.
- ✓ Lonsdale W.M., Watkinson A.R., 1983: Tiller dynamics and self-thinning in grassland habitats. *Oecologia* 60: 390-395.
- ✓ Moravec J., 1995: Rostlinná společenstva České Republiky a jejich ohrožení. Okresní vlastivědné muzeum, Litoměřice. 206 pp.
- ✓ Passos L.P., Vidigal M.C., da Mota A.F., Farias A.P.S.F., 1999: Evaluation of techniques and suitable sample number for soluble carbohydrate extraction in stem bases of Elephantgrass. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 30: 1153-1164.
- ✓ Pons T.L., 1993: Seed responses to light. In: Fenner M. (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Trowbridge, UK: 259-284.
- ✓ Prach K., Pyšek P., 1994: Clonal plants - what is their role in succession? *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica*, 29: 307-320.
- ✓ Price E.A.C., Hutchings M.J., 1992: The causes and developmental effects of integration and independence between different parts of *Glechoma hederacea* clones. *Oikos* 63: 376-386.



- ✓ Raese J.T., Decker A.M., 1966: Yields, stand persistence, and carbohydrate reserves of perennial grasses as influenced by spring harvest stage, stubble height, and nitrogen fertilization. *Agronomy Journal* 58: 322-326.
- ✓ Ryel R.J., Beyschlag W., Caldwell M.M., 1994: Light field heterogeneity among tussock grasses: Theoretical considerations of light harvesting and seedling establishment in tussocks and uniform tiller distributions. *Oecologia* 98: 241-246.
- ✓ Ryser P., 1993: Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.
- ✓ Salim K.A., Gordon D.B., Shaw S., Smith C.A., 1995: Variation in *Molinia caerulea* (L.) Moench. the purple moor grass, in relation to edaphic environments. *Annals of Botany* 75: 481-489.
- ✓ Salim K.A., Carter P.L., Shaw S., Smith C.A., 1988: Leaf abscission zones in *Molinia caerulea* (L.) Moench, the purple moor grass. *Annals of Botany* 62: 429-434.
- ✓ Sannwald E.H., Pyke D.A., Caldwell M.M., Durham S., 1998: Effects of nutrient patches and root systems on clonal plasticity of a rhizomatous grass. *Ecology* 76: 2267-2280.
- ✓ Slade A.J., Hutchings M.J., 1987a: The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 639-650.
- ✓ Slade A.J., Hutchings M.J., 1987b: The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 95-112.
- ✓ Šmilauer P., 1992: CANODRAW users guide v. 3.0. Microcomputer Power, Ithaca, NY. p.
- ✓ Špačková I., Kotorová I., Lepš J., 1998: Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobotanica* 33: 17-30.
- ✓ ter Braak C.J.F., Šmilauer P., 1998: CANOCO release 4. Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY. p.



- ✓Thornton B., Millard P., 1993: The effects of nitrogen supply and defoliation on the seasonal internal cycling of nitrogen in *Molinia caerulea*. Journal of Experimental Botany 44: 531-536.
- ✓Welker J.M., Briske D.D., 1992: Clonal biology of the temperate, caespitose, graminoid *Schizachyrium scoparium*, a synthesis with reference to climate change. Oikos 63: 357-365.
- ✓White L.M., 1973: Carbohydrate reserves of grasses: A review. Journal of Range Management 26: 13-18.
- ✓White J., 1979: The plant as a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 109-145.
- ✓Wilhelm T., 1995: A comparative study of clonal fragmentation in tussock-forming grasses. Abstracta Botanica 19: 51-60.

## Příloha I: Fotodokumentace



**Foto 1:** Luční porost s dominantní *M. coerulea* (studijní louka poblíž obce Ohrazení).



**Foto 2:** Pletivová postýlka sloužící k sčítání výhonů.





**Foto 3:** Trs *M. coerulea*.



**Foto 4:** Opad - silný kompetiční faktor.

Příloha II:

Průměrné obsahy zásobních látek během vegetační sezóny 2000.

	16. 3.	25. 4.	6. 6.	28. 7.	27. 10.
Báze staré	0,392404	0,251781	0,128522		
Báze mladé		0,129061	0,145155	0,387785	0,461814
Kořeny	0,409237	0,310206	0,394806	0,298421	0,368326

Tab. II-1: Průměrné obsahy škrobu během sezóny 2000 (g škrobu / g sušiny).

	16. 3.	25. 4.	6. 6.	28. 7.	27. 10.
Báze staré	1,776826	1,26692	1,990906		
Báze mladé		1,99749	1,35015	0,343392	0,337951
Kořeny	1,876616	1,384393	1,610678	0,697382	1,210532

Tab. II-2: Průměrné obsahy sacharózy během sezóny 2000 (mg sacharózy / g sušiny).

	16. 3.	25. 4.	6. 6.	28. 7.	27. 10.
Báze staré	0,629659	0,822035	1,238081		
Báze mladé		1,306295	0,887141	0,254985	0,124222
Kořeny	0,5889	0,558858	0,527586	0,321417	0,393359

Tab. II-3: Průměrné obsahy glukózy během sezóny 2000 (mg glukózy / g sušiny).

	16. 3.	25. 4.	6. 6.	28. 7.	27. 10.
Báze staré	0,612175	0,981455	0,893801		
Báze mladé		1,511745	0,667488	0,235831	0,088861
Kořeny	0,531953	1,336584	1,40905	0,427493	1,271796

Tab. II-4: Průměrné obsahy fruktózy během sezóny 2000 (mg fruktózy / g sušiny).