

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

AUTOREFERÁT DISERTAČNÍ PRÁCE

ING. MARKÉTA MEJDOVÁ

ČESKÉ BUDĚJOVICE

2021

Autoreferát disertační práce

Doktorand: **Ing. Markéta Mejdová**

Studijní program: **Ekologie a ochrana prostředí**

Studijní obor: **Aplikovaná a krajinná ekologie**

Název práce: **Ekofyziologie fotosyntézy mokřadních travin**

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

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

Oponenti: **prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.**

doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

prof. Ing. Jiří Šantrůček, CSc.

Obhajoba disertační práce se koná dne 8. března 2022 v 10 hodin v místnosti vědecké rady ZF JU v Českých Budějovicích.

S disertační prací se lze seznámit na studijním oddělení Zemědělské fakulty JČU v Českých Budějovicích.

doc. RNDr. Libor Pechar, CSc.

předseda oborové rady
aplikovaná a krajinná ekologie
ZF JU v Českých Budějovicích

Abstrakt

Mokřadní ekosystémy hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku (C). Jednotlivé procesy výměny C a jeho sekvestrace vegetací jsou studovány pomocí různých přístupů a metod. Vázání/příjem C fotosyntézou lze přímo měřit na úrovni listu za aktuální ozáření nebo za ozáření regulovaným zdrojem světla. Měřením fotosyntézy za různé ozáření lze vypočítat světelnou křivku fotosyntézy, na jejímž základě můžeme stanovit fotosyntetické parametry jednotlivých druhů rostlin tvořících porost. Znalost těchto parametrů nám umožní porozumět tomu, jak rostliny přispívají k výměně a sekvestraci C v ekosystému.

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

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

Zkoumané druhy rostlin se průkazně lišily v parametru P_{max} a mohou se podle něj rozdělit do tří skupin. Do první skupiny s nejvyšší průměrnou hodnotou P_{max} spadají *Glyceria maxima* ($18,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a *Acorus calamus* ($16,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Do druhé skupiny spadají *Carex acuta* ($10,83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a *Phalaris arundinacea* ($9,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Do třetí skupiny s nejnižší průměrnou hodnotou P_{max} spadá *Calamagrostis canescens* ($7,02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). P_{max} byla vyšší na počátku léta a poté se postupně snižovala. Vyšší R_d bylo pozorováno např. na začátku růstové sezóny; po povodni a především na konci růstové sezóny. Parametr P_{max} byl průkazně ovlivněn kolísáním hladiny vody u *Phalaris arundinacea* a *Calamagrostis canescens*. Parametr P_{max} u *Phalaris arundinacea* byl také průkazně ovlivněn červnovou povodní. Vodivost průduchů neměla vliv na parametr P_{max} , byla však průkazně ovlivněna hladinou vody u všech zkoumaných druhů rostlin. Při vegetačním mapování v roce 2013 bylo zjištěno následující relativní zastoupení jednotlivých druhů rostlin: *Phalaris arundinacea* 35 %, *Carex acuta* 28,6 %, *Glyceria maxima* 16,5 %, *Acorus calamus* 1,2 % a *Calamagrostis canescens* 18,7 %. Při porovnání rychlosti fotosyntézy „velkého listu“ vybrané části porostu s NEE byl zjištěn velmi podobný sezónní průběh ($R^2=0,859 - 0,998$), nicméně rychlost fotosyntézy „velkého listu“ byla výrazně vyšší než NEE měřené metodou EC.

Klíčová slova

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

Abstract

The wetland ecosystems play an important role in the global carbon cycle. The individual processes of carbon (C) exchange and sequestration of vegetation are studied using different approaches and methods. Using by the photosynthesis light curves can be determined parameters of photosynthesis (P_{\max} – maximum rate of photosynthesis, I_{comp} - compensation point, R_d - dark respiration, α - maximum quantum yield) of individual plant species. Knowledge of these parameters will allow us to understand what role plants play in the processes of C exchange and sequestration. The main goal of this work was to determine the parameters of the photosynthesis light curve of dominant plant species in the sedge-grass marsh stand of Wet Meadows (Mokré louky) near to Třeboň town. Further to evaluate whether the investigated plant species differ in individual photosynthetic parameters and whether they are affected by environmental conditions. The work took place during the vegetation period of 2013. Vegetation mapping was performed also in 2013 and consequently in 2017. For a comprehensive knowledge of the ecosystem, the production characteristics of the investigated plant species and the determination of the big-leaf parameters of the light curve for whole ecosystem. Estimated carbon uptake by the hypothetical big-leaf was compared with net ecosystem exchange (NEE) measured by eddy-covariance (EC) system. The investigated plant species differed significantly in the P_{\max} parameter and can be divided into three groups according to it. The first group with the highest average value of P_{\max} includes *Glyceria maxima* ($18.36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and *Acorus calamus* ($16.61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The second group includes *Carex acuta* ($10.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and *Phalaris arundinacea* ($9.41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). And in the third groups with the lowest average value of P_{\max} includes *Calamagrostis canescens* ($7.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). P_{\max} was higher in early summer and then gradually decreased. Higher R_d was observed, for example, at the beginning of the growth season; after the flood and especially at the end of the growing season. The P_{\max} was significantly affected by water level fluctuations in *Phalaris arundinacea* and *Calamagrostis canescens*. The P_{\max} in *Phalaris arundinacea* was also significantly affected by the June floods. The conductivity of the stomata did not affect the P_{\max} parameter, but was significantly affected by the water level in all examined plant species. During vegetation mapping in 2013, the following relative representation of individual plant species was processed: *Phalaris arundinacea* 35 %, *Carex acuta* 28.6 %, *Glyceria maxima* 16.5 %, *Acorus calamus* 1.2 %, and *Calamagrostis canescens* 18.7 %. Rate of P_n and NEE had a similar seasonal course ($R^2=0.859 - 0.998$), but P_n reached higher values than NEE measured by EC method.

Key words

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

1. ÚVOD

Cyklus uhlíku (C) a jeho výměna mezi ekosystémem a atmosférou je klíčovým procesem, jenž ovlivňuje množství skleníkových plynů v atmosféře (Reichstein a kol., 2013). Mokřadní ekosystémy hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku. Jsou významnými zásobníky půdního uhlíku, sink CO₂ a zdroj atmosférického CH₄ (Bohn a kol., 2007). Jednotlivé procesy výměny a sekvestrace uhlíku vegetací jsou studovány pomocí různých přístupů a metod z teoretického i praktického hlediska (Baldocchi a kol., 2001). Znalost vztahu mezi rychlostí fotosyntézy a ozářeností má zásadní význam pro ekofyziologii rostlin a ekologický výzkum. Pomocí světelných křivek fotosyntézy lze stanovit fotosyntetické parametry (P_{\max} – maximální rychlost fotosyntézy, I_{comp} – světelný kompenzační bod, R_d – rychlost temnostního dýchání, α – maximální kvantový výtěžek) jednotlivých druhů rostlin tvořících porost. Znalost těchto parametrů nám umožní porozumět tomu, jak rostliny přispívají k sekvestraci C v ekosystému v dynamicky měnícím se prostředí (Lin a kol., 2008). Parametry těchto křivek se dále používají v růstových modelech rostlin (McCree 1972; Ondok 1975; Lasslop a kol., 2010) a postupech zpracování eddy-kovariačních (EC) dat (Reichstein a kol., 2005; Lasslop a kol., 2010) a jako počáteční parametry modelující čistou ekosystémovou produkci (NEP) (Smith, Dukes 2013). Kontinuální měření toku CO₂ mezi vegetací ekosystému a atmosférou pomocí eddy-kovarianční techniky (Baldocchi a kol., 2001) lze interpretovat pomocí „big-leaf“ přístupu neboli konceptu „velkého listu“, který přirovnává ekosystém k jednomu velkému listu (Sellers a kol., 1992; Pury a Farquhar 1997). U ekosystémů, které jsou tvořeny větším počtem rostlinných druhů, nedokáže koncept „velkého listu“ určit, jakou měrou se jednotlivé druhy rostlin na sekvestraci uhlíku podílejí.

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

2. CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem této studie bylo stanovení parametrů světelných křivek fotosyntézy u dominantních druhů rostlin (ostřice štíhlá – *Carex acuta*, chrastice rákosovitá – *Phalaris arundinacea*, zblochan vodní – *Glyceria maxima*, puškvorec obecný – *Acorus calamus* a třtina šedavá –

Calamagrostis canescens), tvořící porosty Mokřých luk u města Třeboně. Zhodnotit, zda se parametry jednotlivých zkoumaných druhů rostlin mezi sebou liší a zda se liší během vegetační sezóny. Dále zhodnocení ekofyziologie fotosyntézy ve smyslu vlivu teploty, hydrologického režimu a vodivosti průduchů na jednotlivé parametry světelné křivky fotosyntézy.

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

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

3. **METODIKA**

Rychlost fotosyntézy byla měřena v týdenních intervalech od poloviny dubna do začátku října 2013, systémem pro měření fotosyntézy LI-6400 (LI-COR Biosciences, USA). Na začátku vegetace bylo označeno několik výhonů (*P. arundinacea*, *G. maxima*, *A. calamus*) či bult (*C. acuta* či *C. canescens*), které byly opakovaně používány pro měření PN/I křivek po celou růstovou sezónu. Tím že byly analyzovány stále tytéž rostliny, byl omezen vliv variability porostu. Parametry světelné křivky fotosyntézy (maximální kvantový výtěžek (α), světelný kompenzační bod (I_{comp}), maximální rychlost fotosyntézy (P_{max})) byly stanoveny pomocí rovnice non-rektangulární hyperboly. Rychlost temnostního dýchání (R_d) byla stanovena jako rychlost fotosyntézy při nulové ozářenosti. Byl hodnocen vliv teploty, hladiny vody, zaplavení a vodivosti průduchů na rychlost fotosyntézy jednotlivých zkoumaných druhů rostlin.

V této práci byly zjišťovány také produkční charakteristiky porostu. Během růstových sezón let 2013 a 2017 byla stanovena u zkoumaných druhů rostlin hmotnost sušiny, index listové plochy (LAI) a hustota porostu. Pro růstovou sezónu 2013 byl stanoven koeficientu obratu *C. acuta* a pomocí specifické hmotnosti listů (SLM; $mg\ cm^{-2}$) byla odhadnuta translokace živin na podzim.

Na zkoumané části Mokřých luk bylo na podzim roku 2013 a na jaře roku 2017 provedeno podrobné vegetační mapování pomocí přístroje Ashtech GPS Magellan mobile mapper 10. Mapy byly zpracovány v programu ArcGis 10.2. software. Byly také provedeny analýzy směru a rychlosti větru, průchodu záření porostem a vyhodnoceny meteorologické charakteristiky.

V mokřadu je kontinuálně měřena výměna CO_2 a vodní páry eddy-kovarianční metodou (EC). Nicméně tato metoda nedokáže přesně určit, jakou měrou jednotlivé zkoumané druhy rostlin přispívají k celkové výměně CO_2 . Pomocí přístupu „velkého listu“ a znalostí fotosyntetických

parametrů dominantních druhů byl určen přibližný podíl jednotlivých druhů rostlin na celkovém poutání CO₂ porostem.

Pro porovnání výměny CO₂ na úrovni listu a porostu byla vybrána EC data NEE dnů s vysokou kvalitou dat a s úzkým rozpětím přicházejícího směru větru během světelné periody dne. Pro možnost porovnání denních chodů NEE a rychlosti fotosyntézy byla data normalizována. V obou případech byla analyzovaná data naměřená během růstové sezóny roku 2013.

4. SHRUTÍ VÝSLEDKŮ A DISKUZE

4.A: Porost Mokrých luk a jeho charakteristika

4.A.1: Vegetační mapa

Na horní části obrázku 1 je zobrazena vegetační mapa části porostu Mokrých luk u Třeboně z roku 2013. Je patrné, že se jednotlivé druhy rostlin vyskytují v rozdílných částech mokřadu a na jejich distribuci má velký význam hydrologický režim. V severní vlhčí části mokřadu (směrem k rybníku Rožmberku) dominovala *G. maxima*, kde vytvářela často i monodominantní porost. *A. calamus* se rovněž vyskytoval především v severní vlhčí části mokřadu. *P. arundinacea* se vyskytovala zejména podél tekoucích vod (Prostřední stoka, strouha). Často se vyskytovala také společně s *C. acuta* a *G. maxima* v severní části porostu a s *C. acuta* a *C. canescens* v jižní části porostu. *C. acuta* se vyskytovala hlavně v jižní, zejména jihozápadní části mokřadu. *C. canescens* je ze zkoumaných druhů nejméně adaptovaná na zaplavení. Vyskytuje se v jižní části mokřadu a kolonizuje často buly (trsy) *C. acuta*, které jsou vyšší a poskytují jí tak ochranu před zatopením. V pracích Ondok, Gloser, (1983); Soukupová (2002) a Květ a kol., (2002) jsou shodně popsána preferovaná stanoviště jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. Relativní zastoupení % (a plocha v m²) jednotlivých pěti zkoumaných druhů rostlin bylo následující: *P. arundinacea* 35 % (7 130 m²), *C. acuta* 28,6 % (5 842 m²), *G. maxima* 16,5 % (3 369 m²) *C. canescens* 18,7 % (3 810 m²) a *A. calamus* 1,2 % (245 m²). Celková plocha mokřadu, která byla zmapovaná, činila 20 400 m².

Na jaře roku 2017 bylo mapování zopakováno (obrázek 1 dolní část). Relativní zastoupení % (plocha v m²) jednotlivých druhů bylo následující: *P. arundinacea* 29,4 % (8 342 m²), *C. acuta* 25,7 % (7 286 m²), *G. maxima* 12,15 % (3 441 m²), *C. canescens* 29,4 % (8 331 m²) a *A. calamus* 3,2 % (915 m²). Plocha mokřadu, na níž byla vegetace zmapovaná, byla větší než v r. 2013, činila 28 318 m².

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

mokřadu. Rostliny se vyskytovaly častěji společně. Významné je také zvýšení zastoupení *C. canescens*, jejíž pokryvnost vzrostla o 10,7 %.

Legenda

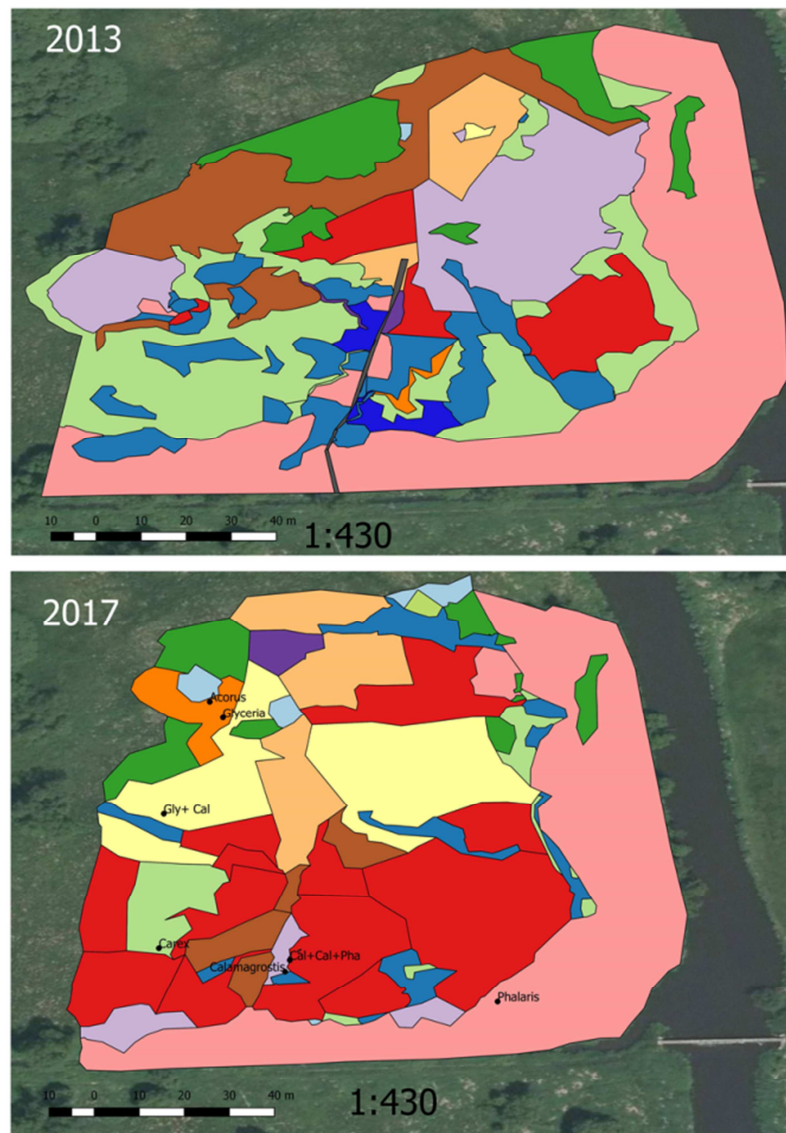
- Points

vegetace

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

vegetace_2017

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



Obrázek 1: Vegetační mapa Mokřích luk u Třeboně z let 2013 (horní část) a 2017 (dolní část).

4.A.2: Velikost listového aparátu dominantních druhů rostlin

Index listové plochy (LAI) se během růstové sezóny postupně zvyšoval (tabulka 1). Maximální hodnota LAI u *C. acuta* a *C. canescens* byla zaznamenána přelomu května a června. U *P. arundinacea*, *G. maxima* a *A. calamus* byl zaznamenán maximální index listové plochy v červenci. V důsledku stárnutí porostu a odumírání listů se v dalších termínech měření index listové plochy výrazně snižoval. Jako první ze zkoumaných druhů rostlin ukončil vegetaci *A. calamus*, a to již v září.

Tabulka 1: Index listové plochy (LAI m² m⁻²) v monodominantních porostech zkoumaných druhů.

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

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

4.B: Ekofyziologie fotosyntézy dominantních druhů

4.B.1: Světelná křivka fotosyntézy

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

Maximální rychlost fotosyntézy při světelné saturaci (P_{max}) je důležitým základním parametrem výměny plynu CO₂. Nobel (2009) uvádí typickou hodnotu P_{max} pro C3 rostlinné druhy okolo 12 μmol m⁻² s⁻¹. Vysokou hodnotu P_{max} pro *G. maxima* uvádí Gloser (1978), která dosahuje 14,06 μmol m⁻² s⁻¹. Maximální rychlost fotosyntézy u *A. calamus*, který byl pěstován v pobřežních zónách rybníků ve střední Evropě, uvádí Dykyjová (1980) v rozmezí 6,75 až 14,84 μmol m⁻² s⁻¹. Sezónní chod čistě

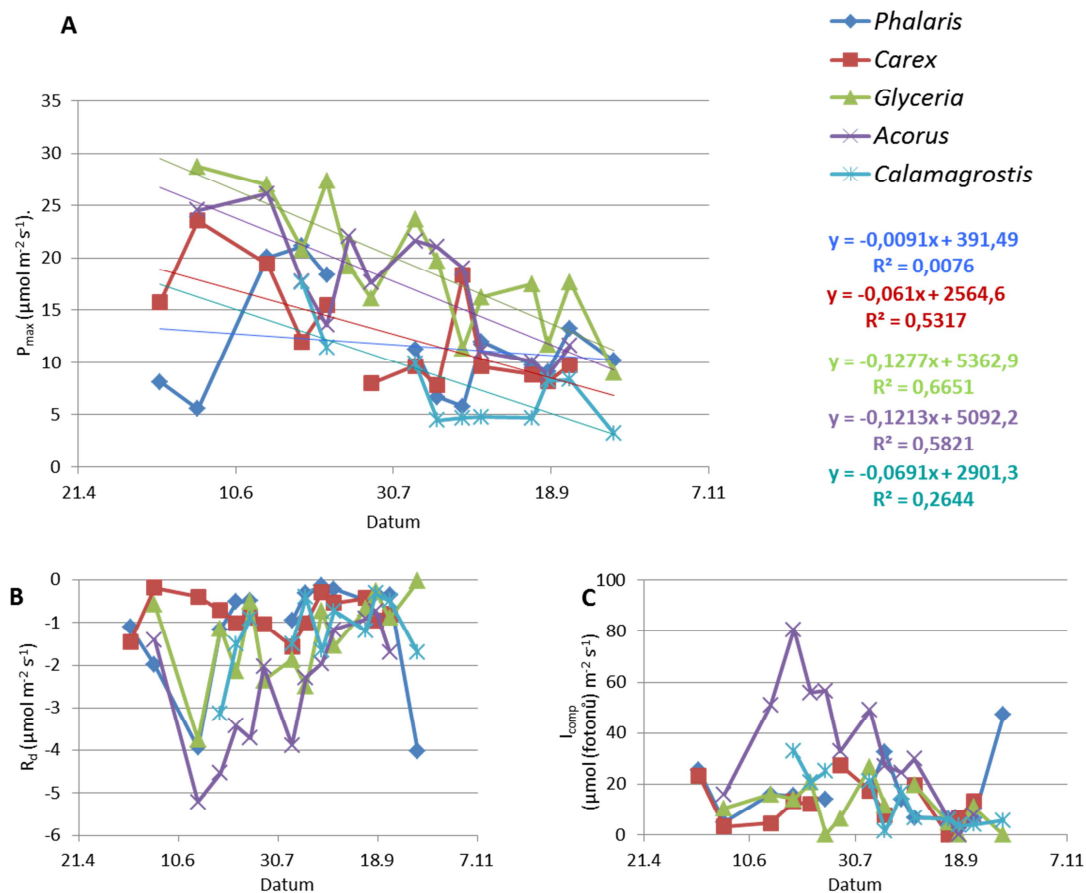
fotosyntézy ostřic se liší podle stupně zaplavení (Busch, Lösch, 1999). Ostřice mají vyšší čistou fotosyntézu za podmáčených podmínek než za vysušených podmínek, s maximální rychlostí čisté fotosyntézy v rozmezí 10 až 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Busch, Lösch, 1999). P_{max} *C. acuta* změřená v této práci byla v průměru 10,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Jednalo se o třetí nejvyšší průměr z pěti zkoumaných druhů rostlin. Poslední dva druhy rostlin (*C. canescens* a *P. arundinacea*) nejsou striktně mokřadními druhy trav, ale mohou po dlouhou dobu růst ve vodou nasycených organických mokřadních půdách a tolerují kolísání hladiny vody. P_{max} u těchto druhů rostlin činila průměrně 7,02 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 9,41 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ondok a Gloser (1983) uvádí P_{max} *C. canescens* 7,02 až 11,36 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Caudle, Maricle (2014) uvádí rychlost čisté fotosyntézy u *P. arundinacea* v rozmezí od 5 do 7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ge a kol. (2012) uvádí poněkud vyšší hodnoty P_{max} naměřené při kontejnerovém experimentu a to 12 až 17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Waring a Maricle (2012) uvádějí hodnoty P_{max} získané při záplavovém experimentu v rozmezí 9,9 až 12,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Gloser (1978) udává čistou rychlost fotosyntézy u *P. arundinacea* 11,41 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tabulka 2: Statistická průkaznost (p-hodnota) testovaných rozdílů mezi jednotlivými druhy rostlin (*Ph* – *P. arundinacea*, *Car* – *C. acuta*, *Gl* – *G. maxima*, *Ac* – *A. calamus*, *Cal* – *C. canescens*) v parametrech světelné křivky fotosyntézy

Druh	DF	α	P_{max}	I_{comp}	R_d	g_{sw}
Ph & Car	13	0,56	1,00	1,00	1,00	0,10
Ph & Gl	12	1,00	0,002	1,00	1,00	<10⁻³
Ph & Ac	12	1,00	0,029	1,00	1,00	<10⁻³
Ph & Cal	11	1,00	1,00	1,00	1,00	0,41
Car & Gl	11	0,05	0,003	1,00	1,00	<10⁻³
Car & Ac	12	0,48	0,047	1,00	0,06	<10⁻³
Car & Cal	9	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Gl & Ac	12	1,00	1,00	0,30	1,00	<10⁻³
Gl & Cal	10	0,50	<10⁻³	1,00	1,00	<10⁻³
Ac & Cal	10	1,00	<10⁻³	1,00	0,21	<10⁻³
K-W test	-	0,05	<10⁻³	0,30	0,06	<10⁻³

Rychlost temnostního dýchání (R_d) souvisí s vývojem listů (Larcher, 1995) teplotou listu (Zhou a kol., 2007) a jeho celkovým fyziologickým stavem (např. saturace vody, poloha listu na rostlině). Široký rozsah R_d (-0,41 až -6,28 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) je způsoben odlišným tvarem světelných křivek studovaných druhů rostlin. Maximální absolutní hodnoty R_d byly nalezeny po povodni v červnu a v

řijnu u *A. calamus* ($-6,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a *P. arundinacea* ($-5,94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Tyto hodnoty R_d odpovídají hodnotám, které naměřili Ondok a Gloser (1983).

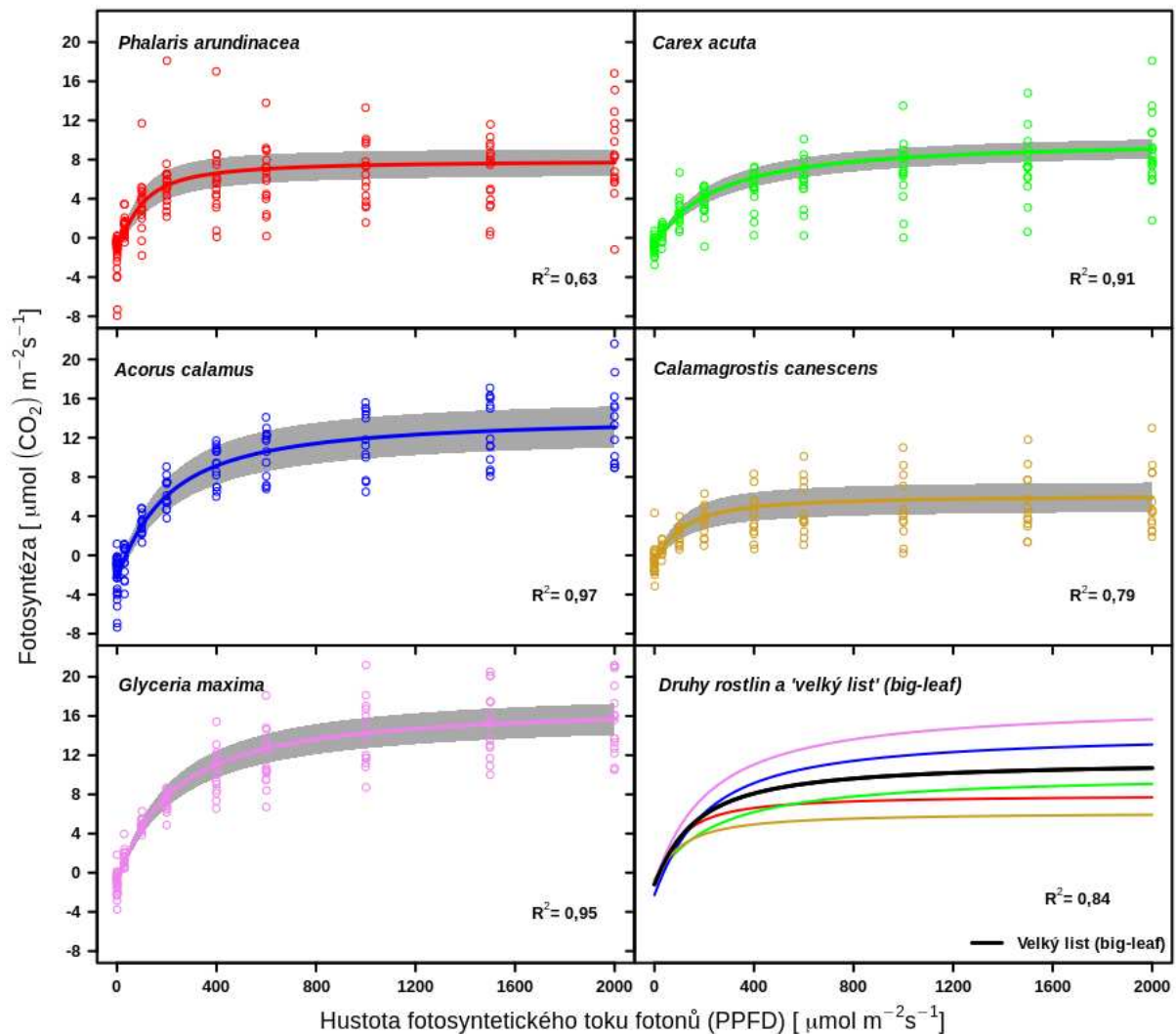


Obrázek 2: **A)** Průběh hodnot parametru P_{\max} zkoumaných druhů rostlin během růstové sezóny. Lineární rovnice spojnice trendu a determinační koeficient R^2 . **B)** Průběh hodnot parametru R_d . **C)** Průběh hodnot parametru I_{comp} .

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

Světelný kompenzační bod (I_{comp}) vyjadřuje ozářenost při níž se rychlost fotosyntézy rovná rychlosti respirace. Hodnoty světelného kompenzačního bodu u vybraných mokřadních druhů rostlin jsou: *Schoenoplectus hallii* $24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Smith, Houpis 2004); *Phragmites australis* $26,65 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Huang, 2010); *Carex cinerascens* $37,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Li a kol., 2007); rod *Carex* $20\text{--}70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Busch, 2001). Záplavy obvykle zvyšují hodnotu I_{comp} (Li a kol., 2007; 2010). Hodnoty I_{comp} zkoumaných druhů rostlin jsou v rozsahu uvedeném pro druhy *Carex* (Busch, 2001) a jsou velmi variabilní. Rozsah hodnot I_{comp} byl od $7,35$ do $31,84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nejnížší I_{comp} byl nalezen u *C. acuta* a nejvyšší u *A.*

calamus. Nízký I_{comp} *C. acuta* souvisí se strukturou jejich listů a postavením bází, jež se v ostřicových bultech vzájemně zastiňují. Oproti tomu u *A. calamus*, který má rovné listy a tak zastiňuje své spodní části méně ve srovnání s *C. acuta*.



Obrázek 3: Vztah fotosyntézy a PPFD (PN/I) pěti druhů rostlin a vážený vztah PN/I pro teoretický „velký list ekosystému“ (černá čára) modelovaný non-rektangulární hyperbolou. Šedé oblasti představují standardní chyby průměrných vztahů PN/I (Autor obrázku: J. Dušek).

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

Teplota

Teplota působí na rychlost fotosyntézy prostřednictvím sekundárních procesů. Fotochemický proces je na teplotě téměř nezávislý. Fixace a redukce CO_2 se při zvyšování teploty zrychlují, až dosáhnou maximální hodnoty. Tato rychlost se pak udržuje v širokém rozsahu teplot. Až když dojde k překročení tepelné hranice, tak se rychlost fotosyntézy rychle snižuje (Larcher, 1995; Nobel, 2009).

Ondok a Gloser (1983) uvádějí P_{\max} u *C. acuta* pro různé teploty listu (10 °C: 13,63 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 20 °C: 15,91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 30 °C: 17,05 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Tedy se zvyšující se teplotou se zvyšovala i rychlost fotosyntézy. Podobně tomu bylo i v této práci. Od druhé dekády srpna docházelo k postupnému ochlazování a zároveň i k poklesu P_{\max} . Nejvyšší R^2 vztahu mezi teplotou vzduchu a P_{\max} byl nalezen u *G. maxima* ($R^2 = 0,57$) a *A. calamus* ($R^2 = 0,48$). U ostatních zkoumaných druhů rostlin se pohyboval v rozmezí $R^2 = 0,23-0,29$. Determinační koeficient lineárního vztahu mezi teplotou a rychlostí temnostního dýchání byl nejvyšší taktéž u *A. calamus* ($R^2 = 0,73$) a *G. maxima* ($R^2 = 0,63$).

Hladina spodní vody

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

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

Průduchy jsou schopné řídit výměnu plynů (CO_2 , H_2O , O_2 aj.) mezi vnitřním prostorem listu a jeho okolím (atmosférou), tak aby byla dosažena nejvyšší možná rychlost fotosyntézy za daných podmínek prostředí (Raschke, 1976; Schulze a kol., 1994; Larcher, 1995). Raschke (1976) uvádí, že vodivost průduchů (g_{sw}) je výsledek optimalizace intenzivní výměny CO_2 z atmosféry a prevence nadměrné ztráty vody. Vodivost průduchů pro vodní páru (g_{sw}) úzce souvisí s variabilitou fotosyntézy, zejména za stresových podmínek (např. nedostatečná vlhkost vzduchu), když jsou průduchy uzavřeny. Uzavření průduchu má za následek snížení g_{sw} a tím i snížení fotosyntézy (Dewar, 1995; Monteith, 1995; Lizana, 2006). Na druhé straně k uzavření průduchů a tím i k poklesu fotosyntézy může dojít při podmáčení/zaplavení (Pezeshki, 2001; Dalmolin a kol., 2013; Zhu a kol., 2016). V této práci bylo zjištěno, že vodivost průduchů během růstové sezóny 2013 byla průkazně ovlivněna kolísáním hladiny vody u všech zkoumaných druhů rostlin (tabulka 3) ovšem vztah mezi g_{sw} a P_{\max} nebyl statisticky průkazný (tabulka 3). Mokřadní druhy rostlin mají výhodu v tom, že většinou mají dostatek vody v půdním profilu a díky tomu mohou kompenzovat ztráty vody výparem za vysokého VPD během poledne (Smith, Houpis, 1994). Rozdíl v g_{sw} mezi jednotlivými obdobími růstové sezóny souvisí s rozvojem a ontogenetickým vývojem listů (Šesták, 1985). Na začátku růstové sezóny (na

jaře) bylo g_{sw} obvykle nižší než na jeho konci (na podzim). Vliv ročního období na g_{sw} byl průkazný u *P. arundinacea*, *C. acuta* a *C. canescens* (tabulka 3).

Tabulka 3: Vliv vodivosti průduchů pro vodní páru (g_{sw}) na maximální rychlost fotosyntézy (P_{max}) a vliv období růstové sezóny (obd.RS) a výšky hladiny vody (hl.vody) na g_{sw} . Významnost vlivů byla testována neparametrickým Kruskal-Wallis testem. Statisticky průkazný vliv ($p < 0,05$) je znázorněn tučně.

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

4.C: Možnosti porovnání gazometrických způsobů měření výměny CO₂ v ekosystému

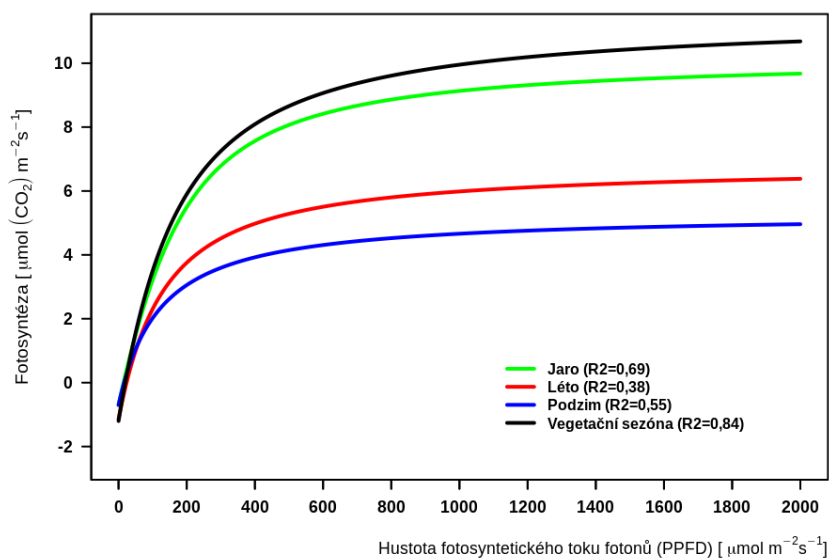
4.C.1: Mokřad jako „velký list“ ekosystému („big-leaf“)

Finální PN/I rovnice „velkého listu“ mokřadního ekosystému za celou růstovou sezónu je velmi podobná rovnici *C. acuta* (obrázek 3). Světelné křivky *G. maxima* a *A. calamus* se nacházejí nad PN/I křivkou „velkého listu“, zatímco PN/I křivky *C. acuta*, *P. arundinacea* a *C. canescens* jsou umístěny níže (obrázek 3). PN/I křivky se také lišily v jednotlivých růstových obdobích (obrázek 4). PN/I křivka „velkého listu“ pro celou růstovou sezónu je nad křivkami vypočítanými pro jarní, letní a podzimní růstová období. Pro vytvoření této PN/I křivky teoretického velkého listu bylo potřeba všechny křivky vážit parciálními hodnotami LAI jednotlivých rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny. Součet průměrných hodnot LAI jednotlivých druhů se v jednotlivých obdobích průkazně lišil (chí kvadrát test=20,6, $p < 0,05$). Pokryvnost listoví se postupně zvyšovala z jarních 1,95 m² m⁻² na letních 9,7 m² m⁻². Během podzimu poklesla na 5,5 m² m⁻². Podíly jednotlivých druhů rostlin na celkové LAI byly také různé. Nejvyšší podíl na celkovém LAI tvořil *G. maxima* (43,2 % na jaře, 29,1 % v létě a 27 % na podzim). Během letního období byly hodnoty LAI jednotlivých druhů poměrně vyrovnané v rozmezí 16,8 % až 19,1 % celkového LAI, kromě *G. maxima* (29,1 %). Nejnižší podíl na celkovém LAI měla *C. acuta* a *A. calamus* na jaře a na podzim. V podzimním období tvořily nejvyšší podíl na celkovém LAI *P. arundinacea* a *G. maxima*. Pro celou růstovou sezónu byly relativní podíly LAI u pěti dominantních druhů následující: *P. arundinacea* 23,0 %, *C. acuta* 15,3 %, *A. calamus* 11,6 %, *C. canescens* 20,1 % a *G. maxima* 30,0 %. Druhá nejvyšší rychlost fotosyntézy byla nalezena na jaře. To

bylo dáno výskytem puškvorce obecného, jenž je heliofyt (Pai a McCarthy, 2010) a který je fotosynteticky vysoce aktivní na jaře. Jeho růst začíná dříve ve srovnání s ostatními druhy, a tedy není v porostu zastíněn (Pai a McCarthy, 2010; Dykyjová, 1980). Důležitou roli hrála také *G. maxima*, jejíž rychlost fotosyntézy byla nejvyšší na jaře a její LAI byl na jaře ze zkoumaných druhů rostlin nejvyšší.

Tabulka 4: Průměry a směrodatné odchylky (SE) parametrů světelných křivek fotosyntézy zkoumaných druhů rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny a během celé růstové sezóny. Hodnoty jsou váženy hodnotami LAI rostlinných druhů v jednotlivých obdobích růstové sezóny. Hodnoty statisticky významně rozdílné ($p < 0,05$) mezi druhy jsou vyznačeny tučně, počet měření (n).

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



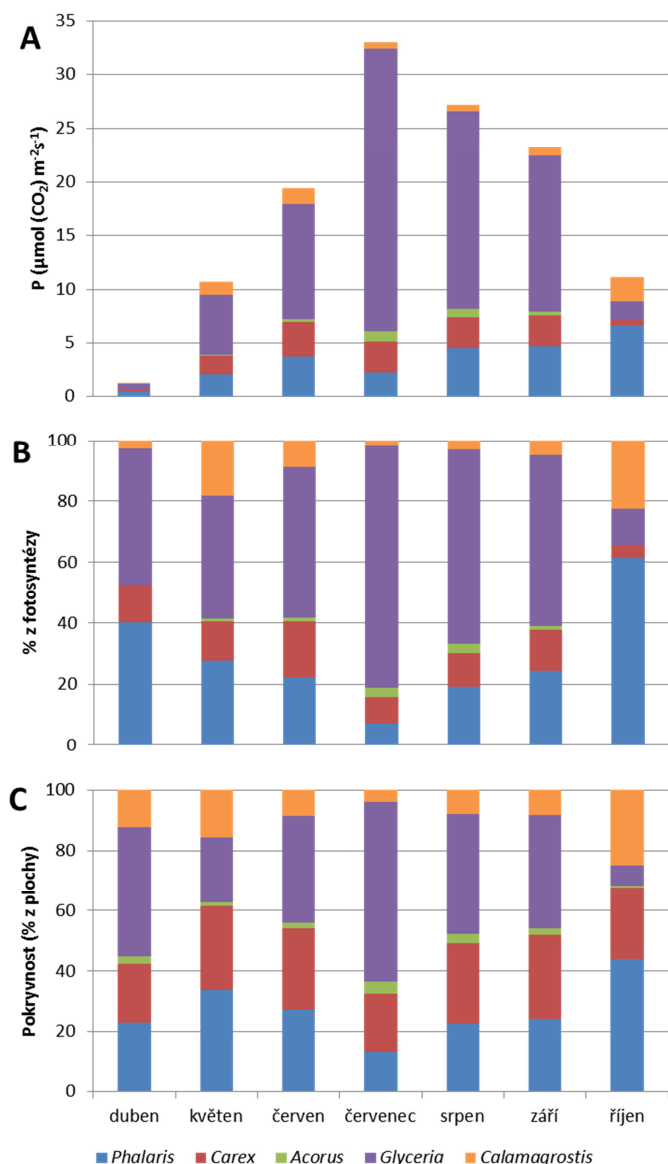
Obrázek 4: Průměrná světelná křivka fotosyntézy (PN/I) teoretického velkého listu („big-leaf“) ekosystému modelovaného non-rektangulárními hyperbolami. Vztahy PN/I jsou uvedeny samostatně pro jednotlivá období růstové sezóny: jaro, léto a podzim a pro celou růstovou sezónu. Všechny křivky byly váženy parciálními hodnotami LAI jednotlivých rostlin v jednotlivých obdobích růstové sezóny (Obrázek A5) (autor obrázku: J. Dušek).

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

Podíl jednotlivých zkoumaných druhů na celkové rychlosti fotosyntézy

Na základě měnicího se převládajícího směru větru se měnil i podíl jednotlivých zkoumaných druhů na fotosyntetickém poutání CO₂. *P. arundinacea* výrazně přispívala (40,3%) do celkové rychlosti P_n v dubnu, i když její pokryvnost činila jen 23 % z celkové plochy. *G. maxima* měla největší pokryvnost, ale kvůli nedostatečně vyvinutému listovému aparátu nebyl podíl na celkové fotosyntéze tak výrazný. Během léta se ale *G. maxima* stala nejvýznamnějším přispěvatelem do celkové fotosyntézy porostu. Rychlost fotosyntézy *G. maxima* činila v průměru 14,22 μmol (CO₂) m⁻² s⁻¹, (obrázek 5A), což představovalo 56 % z celkové čisté fotosyntézy, přičemž zaujímal pouze 37 % z celkové plochy (obrázek 5C). Ale nejvíce *G. maxima* přispěl do celkové fotosyntézy v červenci, 26,36 μmol (CO₂) m⁻² s⁻¹, což představovalo 79,4 % z celkové fotosyntézy a 59,2 % z celkové plochy. V létě byla průměrná rychlost fotosyntézy u *P. arundinacea* a *C. acuta* 2,95 μmol (CO₂) m⁻² s⁻¹ a 2,56 μmol (CO₂) m⁻² s⁻¹ přičemž se jejich pokryvnost pohybovala okolo 25,5 % z celkové plochy. Během léta se *C. canescens* podílela na celkové fotosyntéze v průměru z 9,12 %, což představovalo 9,71 % z celkové plochy. Přestože rychlost fotosyntézy u *A. calamus* je vysoká jeho příspěvek do celkové fotosyntézy porostu bylo pouze 1,9 % (obrázek 5B), protože jeho podíl z plochy činil jen 2,44 % (obrázek 5C).

Podstatné změny v zastoupení jednotlivých zkoumaných druhů byly pozorovány na podzim, zejména v říjnu. *G. maxima* měla nižší podíl na celkové fotosyntéze, pokrývala průměrně 6,7 % z celkové plochy. Podíl *P. arundinacea* a *C. canescens* se výrazně zvýšil na 44 % a 25 %, na celkové fotosyntéze se podílely z 61,4 % a 22,4 %. Pokryvnost *C. acuta* a *A. calamus* se během podzimu příliš nezměnila, ale jejich příspěvek do celkové fotosyntézy výrazně poklesl (obrázek 5B).

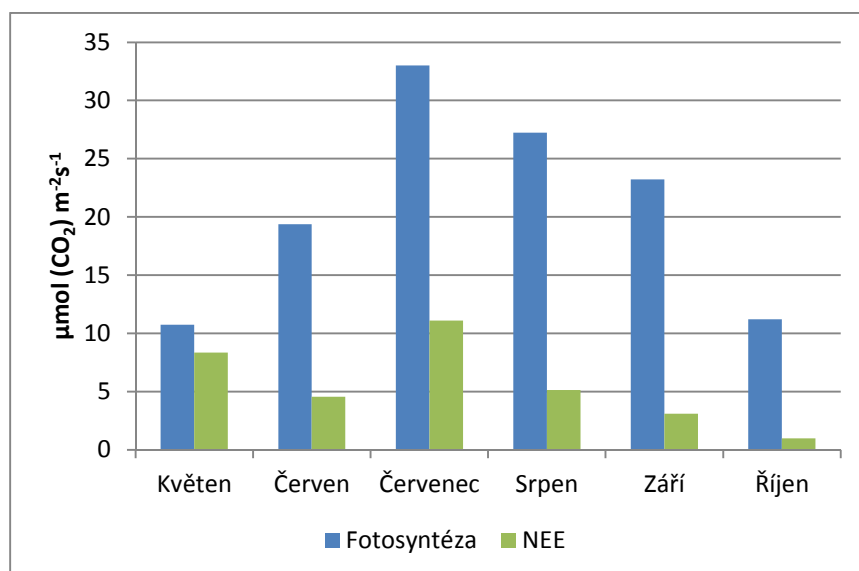


Obrázek C5: **A)** Průměrná měsíční rychlost P_n vybraných dní s úzkým rozpětím přicházejícího směru větru z průměrného m^2 , který byl vážen pokryvností jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. **B)** Podíl jednotlivých druhů rostlin na poutání CO_2 vyjádřený jako % z celkové fotosyntézy porostu P_n .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

Porovnání sezonního chodu rychlosti čisté fotosyntézy s NEE

Čistá ekosystémová výměna (NEE) byla nižší než rychlost čisté fotosyntézy (obrázek C6). V dubnu byla průměrná rychlost čisté fotosyntézy $1,21 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ale průměrná NEE činila $-0,74 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tedy CO_2 byl uvolňován z ekosystému (obrázek C6). Průměrná NEE byla v létě o 63 % nižší než průměrná rychlost čisté fotosyntézy. Nejmenší rozdíly mezi průměrnými

hodnotami NEE a rychlostí čisté fotosyntézy byly pozorovány v květnu, kdy NEE dosáhla $8,34 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a rychlost čisté fotosyntézy byla $10,73 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Maximální NEE byla pozorována v červenci, činila $11,11 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Na podzim byla průměrná NEE nižší asi o 87 % než průměrná rychlost fotosyntézy. NEE činila $3,1 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $1 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ v září a říjnu. Při porovnání rychlosti fotosyntézy vybrané části porostu a NEE byl pozorován podobný sezónní průběh, nicméně rychlost fotosyntézy byla výrazně vyšší. Výrazný rozdíl v hodnotách fotosyntézy a NEE je daný tím, že v NEE je zahrnuta respirace ekosystému (rostliny, půda), zatímco v měření fotosyntézy na úrovni listu je zahrnuta pouze respirace samotného listu. Dalším vysvětlením je zjednodušení měření fotosyntézy, která nebere v potaz vliv zastínění rostlin při průchodu záření porostem. Nicméně charakter denního průběhu fotosyntézy a NEE byl velmi podobný. Determinační koeficient tohoto vztahu se pohyboval kolem $R^2=0,859 - 0,998$.



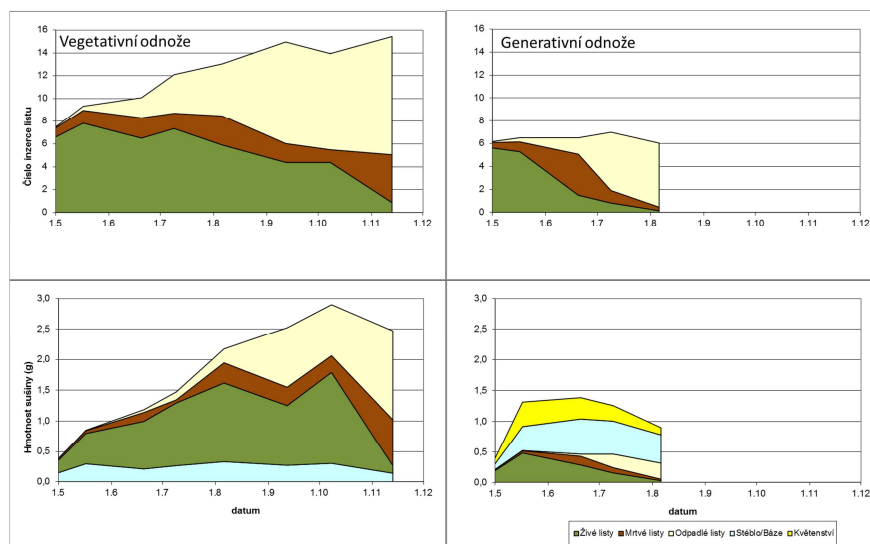
Obrázek 6: Průměrné měsíční hodnoty: (během světelné periody vybraných dní s jednosměrným větrem) čisté fotosyntézy (P_n) a čisté ekosystémové výměny (NEE).

Od roku 2006 se na ekosystémové stanici na Mokřých loukách kontinuálně měří NEE metodou eddy-kovariance. Výsledky tohoto měření uvádí Dušek a kol. 2009, 2012, 2013.

4.D: Produkční charakteristika porostu

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

Vegetativní odnože přetrvávaly po celou růstovou sezónu roku 2013. Vyprodukovaly průměrně 14 listů. Počet živých listů na odnoži se v jednotlivých termínech měření pohyboval mezi 6-8 listy. Na podzim začaly listy rychleji odumírat. V září byly vegetativní odnože tvořeny průměrně 4,4 živými listy a v listopadu průměrně jen 1 živým listem. Mezi dvěma po sobě jdoucími měřeními průměrně odumřely dva listy a dva listy odpadly (obrázek 7). Generativní odnože se na začátku růstové sezóny vyvíjely rychleji, avšak po uzrání semen v červenci rychle odumřely. Vyprodukovali průměrně 7 listů. Všechny listy byly vytvořeny během jarního období. V červnu byly průměrně tvořeny jen 1-2 živými listy a 3,6 odumřelými listy a 1-2 chybějícími listy (obrázek 7).



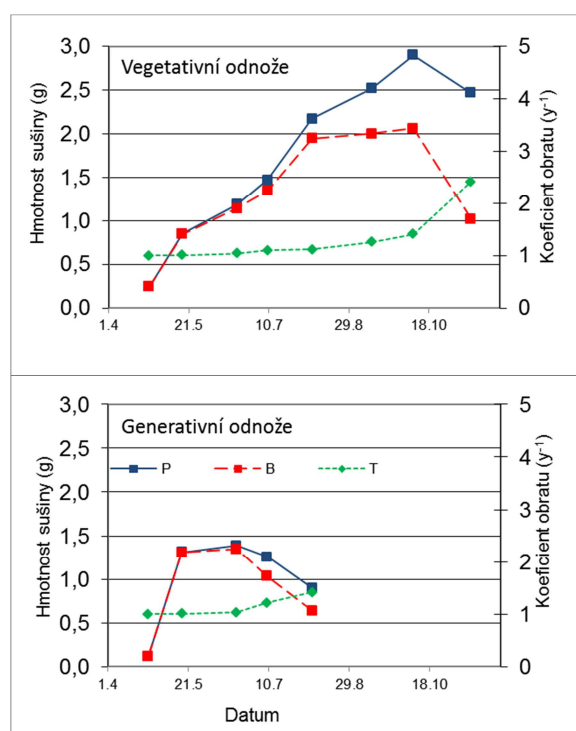
Obrázek 7: Počet a hmotnost sušiny živých, odumřelých a odpadlých listů vegetativních a generativních odnoží *C. acuta* během růstové sezóny 2013.

Koeficient obratu

Rozdíl v dynamice růstu vegetativních a generativních odnoží (obrázek 7,8) souvisí s jejich rolí v krátkém životním cyklu druhu (Bernard, 1975; Soukupová, 1988; Honissová, 2012; 2015). Vegetativní odnože mají převážně fotosyntetickou funkci, tj. vytvářejí a akumulují asimiláty. Ke konci růstové sezóny se část asimilátů i mobilních živin přemísťuje do podzemních částí rostlin a přes zimu se ukládají jako rezervy. Následující rok na jaře tyto re-mobilizované rezervy pravděpodobně podporují rychlý růst generativních odnoží. Generativní odnože tak mohou brzy na jaře začít kvést a na začátku léta produkovat semena. Hmotnost sušiny vegetativních odnoží byla tvořena hlavně listy. Celková hmotnost sušiny všech živých listů na odnoži se zvýšila z 0,12 g na 1,5 g. Hmotnost sušiny báze byla během růstové sezóny poměrně stabilní (0,21 g až 0,33 g), s výjimkou jarního období, kdy se

pohybovala okolo hmotnosti 1 g. Vegetativní odnože dosáhly maximální sezónní nadzemní biomasy (tj. nadzemní hmotnost sušiny bez chybějících listů) na počátku října, činila 2,06 g na odnož. Maximální čistou nadzemní produkci vegetativní odnože dosáhly taktéž začátkem října. Průměrná roční čistá produkce všech listů na odnoži byla 2,6 g a průměrná roční čistá produkce celé odnože včetně báze byla 2,9 g. Koeficient obratu (P/B) listů za celou růstovou sezónu činil 1,48 rok⁻¹ a P/B celých vegetativních odnoží dosáhl hodnoty 1,41 rok⁻¹ (obrázek 8).

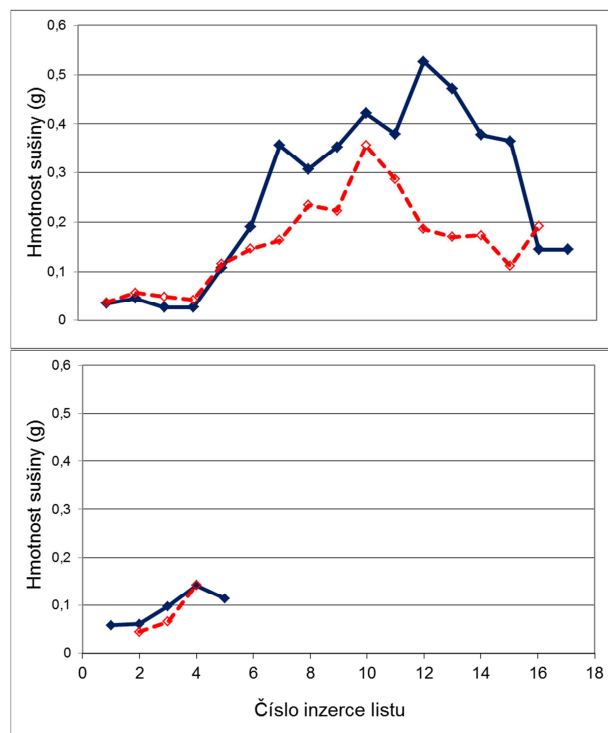
Hmotnost sušiny generativních odnoží byla tvořena především stonkem a květenstvím. Listy všech kategorií představovaly pouze jednu třetinu celkové nadzemní biomasy. Generativní odnože dosáhly maximální sezónní biomasy (bez hmotnosti sušiny chybějících listů) na konci června, činila 1,35 g na odnož. Stejně tak i na konci června bylo dosaženo maximální čisté nadzemní produkce, která činila 1,39 g na odnož (obrázek 8). Koeficient obratu sezónních maxim pro celou generativní odnož byl 1,03 rok⁻¹ a pro listy generativních odnoží 1,08 rok⁻¹. Hejný a kol. (1981) uvádí koeficient obratu 1,15 roku⁻¹ u společenstva *Caricetum gracilis*. Zjistila jsem poněkud vyšší koeficienty obratu pro stejné společenstvo ve stejné geografické oblasti. To může to být způsobeno probíhající eutrofizací stanoviště (Prach, 2008), případně metodickými rozdíly.



Obrázek 8: Sezónní chod nadzemní čisté primární produkce (P), živé biomasy (B) a koeficientu obratu celých rostlin (P/B) vegetativních (levý graf) a generativních odnoží (pravý graf).

Obrázek 9 ukazuje změnu hmotnosti sušiny listů stejné inzerce (pozice čili pořadí vzniku na rostlině) před a po jejich odumření. Je patrné, že list po svém odumření ztrácí hmotnost, dochází k translokaci mobilních organických látek a minerálních živin do přezimujících orgánů rostliny. Změna

hmotnosti sušiny před a po odumření je statisticky průkazná, stejně tak i změna specifické listové plochy (tabulka 5).



Obrázek 9: Hmotnost sušiny listů jednotlivých inzercí před (modrá barva) a po jejich odumření (červená barva) u vegetativních a generativních odnoží

Tabulka 5: Výsledky statistického testu rozdílů v hmotnosti sušiny a specifické hmotnosti listů (SLM) pro listy stejných inzercí před odumřením a po něm, testováno pomocí Wilcoxonova párového testu. Statisticky průkazné rozdíly ($p < 0,05$) jsou označeny tučně.

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

Odhad translokace

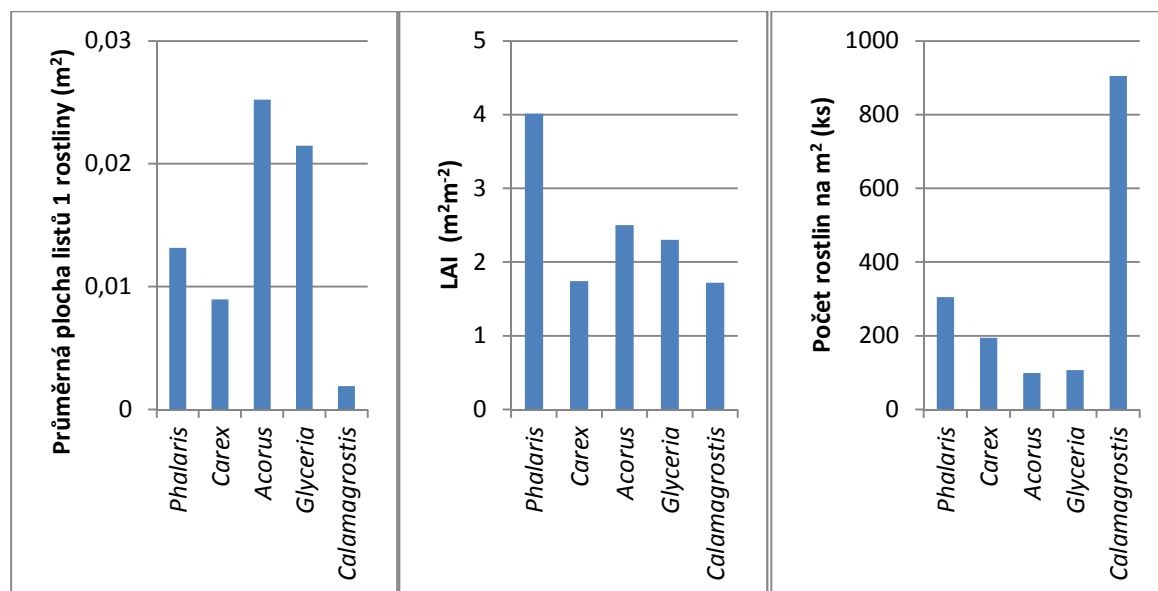
Obrázek 9 ukazuje, že listy vegetativních i generativních odnoží jsou po svém odumření lehčí. Pro zjištění zda tento pokles hmotnosti sušiny listů je způsoben translokací mobilních organických látek a minerálních živin (z listů před jejich odumřením) či rozkladem (až po odumření listů), byla brána v potaz změna specifické hmotnosti listů (SLM) pro listy konkrétních inzercí před a po jejich

odumření. Listy dosáhly nejmenších hodnot SLM (6 až 7 mg cm⁻²), když byly poprvé nalezeny a tedy nebyly plně vyvinuty. SLM plně vyvinutých listů byla v rozmezí 11 a 17 mg cm⁻² (s výjimkou posledního listu). Pokles SLM byl pozorován u listů dané inzerce znovu jejich odumření. Tento rozdíl v SLM byl statisticky významný u listů vegetativních odnoží. U listů generativních odnoží průkazný rozdíl nebyl nalezen zřejmě kvůli malému počtu opakování (tabulka 5). Při porovnání SLM před a po odumření listů byl nalezen průměrný pokles hmotnosti sušiny na jednotku plochy listů o 3,9 mg cm⁻², tj. asi o 20 %.

4.D.2: Produkční charakteristika porostu Mokrých luk

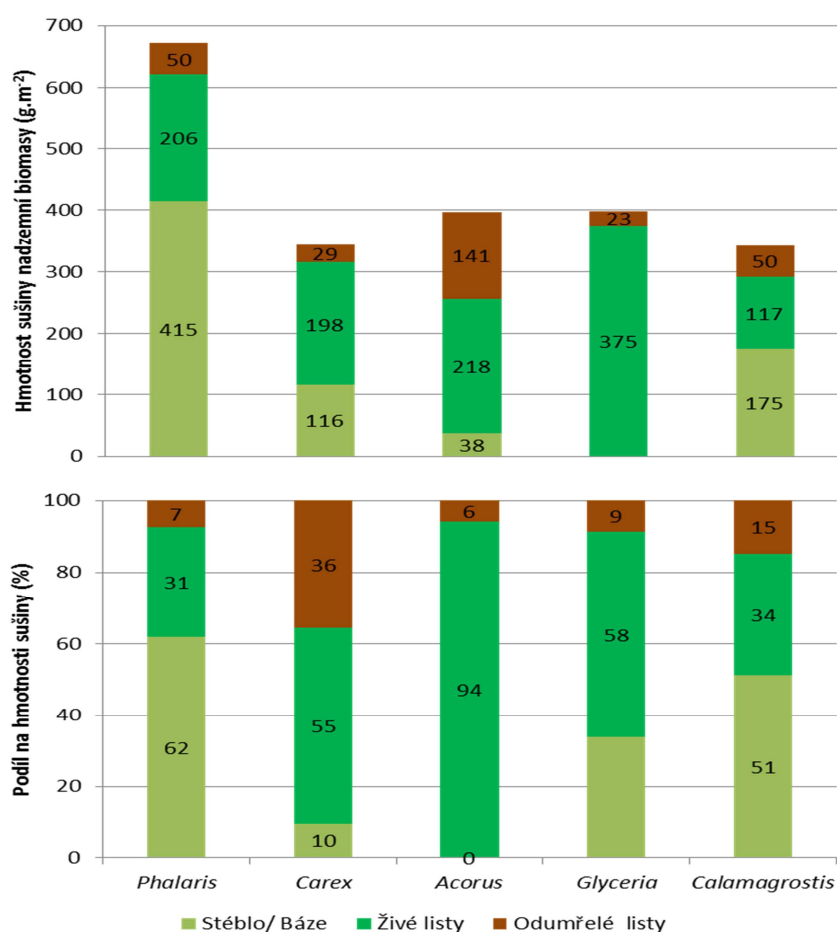
Velký odběr nadzemní biomasy proběhl na konci července roku 2017. Při tomto odběru byl zjištěn největší index listové plochy (LAI) u *P. arundinacea*, ten byl více než dvojnásobný ve srovnání s *C. acuta* a *C. canescens*. LAI u *G. maxima* a *A. calamus* činil 2,3 m² m⁻² a 2,5 m² m⁻² (obrázek 10). Ve srovnání s růstovou sezónou 2013 došlo k významnému poklesu LAI u *G. maxima* a významnému zvýšení u *P. arundinacea* (srov. tabulka 1).

Obrázek 10 ale ukazuje i to, že i když *P. arundinacea* dosáhla nejvyšší hodnoty LAI, neměla ze zkoumaných druhů rostlin největší asimilační aparát tj. průměrnou listovou plochu jedné odnože. Vysoká hodnota indexu LAI byla dána také vysokou hustotou jejich odnoží, která se pohybovala okolo 300 ks m⁻². Největší listový aparát byl nalezen u *A. calamus* a *G. maxima*, zároveň ale u těchto druhů byla zjištěna nejnižší hustota odnoží (okolo 100 ks m⁻²). Opačně tomu bylo u *C. canescens*, u níž byla nalezena nejnižší průměrná plocha listů jedné odnože, ale největší počet odnoží na jednotku plochy (okolo 900 ks m⁻²).



Obrázek 10: Průměrná plocha listů rostliny, LAI zkoumaných druhů rostlin a jejich hustota (počet odnoží na m²) při odběru dne 25. července 2017.

Největší hmotnost nadzemní biomasy byla nalezena u *P. arundinacea*, hmotnost celých rostlin dosáhla téměř 700 g m^{-2} , z čehož 60 % hmotnosti bylo tvořeno stéblem. Významný podíl stébla na celkové hmotnosti sušiny byl pozorován také u *C. canescens* (60 %). Shodně se podíl živých listů na celkové hmotnosti sušiny nadzemní biomasy u těchto druhů pohyboval okolo 30 %. U *C. acuta* a *G. maxima* to bylo okolo 50 %. U *A. calamus* okolo 94 %. Hmotnost živých listů se pohybovala shodně okolo 200 g m^{-2} u *P. arundinacea*, *G. maxima* a *C. acuta*. *A. calamus* dosáhl téměř dvojnásobné hmotnosti živých listů, *C. canescens* naopak poloviční. Nejvíce odumřelých listů bylo nalezeno na *C. acuta* (obrázek 11).



Obrázek 11: Hmotnost jednotlivých částí nadzemní biomasy zkoumaných druhů rostlin a jejich procentický podíl na hmotnosti celkové nadzemní biomasy při odběru dne 25. července 2017.

Studiem porostu metodou produkční ekologie se na Mokrých loukách zabývala celá řada autorů, např. Ondok, Gloser, 1983; Květ, Westlake, 1998; Soukupová, 2002; Květ a kol., 2002; 2008; Honissová 2012; Honissová a kol., 2015, Kuncová, 2009; Hovorka, 2012 aj. Jedny z nejstarších dat o dynamice produkce biomasy v porostu Mokrých luk u Třeboně uvádí Příbání a Ondok (1980). Na počátku vegetace roku 1977 činila hmotnost živé biomasy 60 g m^{-2} , v období červen až srpen to bylo

600 g m⁻² a na konci růstové sezóny (pozdní podzim) klesla na 400 g m⁻². Množství stařiny se pohybovalo v rozmezí 700-1200 g m⁻². Kuncová (2009) uvádí maximální nadzemní biomasu *C. acuta* v roce 2008 550,8 g m⁻². Hovorka (2012) uvádí celkovou nadzemní biomasu pro rok 2010 558,22 g m⁻² a pro rok 2011 638,78 g m⁻²). V této práci byla naměřená červcová hodnota nadzemní biomasy *C. acuta* 217 g m⁻², *P. arundinacea* 206 g m⁻², *G. maxima* 198 g m⁻² a *C. canescens* 116 g m⁻² a *A. calamus* 375 g m⁻²

5. ZÁVĚR

V porostu Mokřých luk u Třeboně je výměna CO₂ a vodní páry mezi ekosystémem a atmosférou měřená od roku 2006 metodou eddy-kovariace Tato metoda přistupuje k ekosystému jako k jednomu „velkému listu“ („big-leaf“ přístup). Tento přístup ovšem nedokáže stanovit, jakou měrou se jednotlivé druhy rostlin podílejí na této výměně. Porost mokřadního ekosystému je tvořen 5-ti dominantními druhy rostlin, které jsou ovlivněny podmínkami prostředí. Změny těchto podmínek se odráží na produkčních vlastnostech, velikostech parametrů světelných křivek a pokryvnosti zkoumaných druhů rostlin. Tato práce, zaměřená na studium ekofyziologie fotosyntézy, přináší výsledky nad významem a funkcí jednotlivých druhů rostlin v poutání CO₂ porostem.

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

Světelná křivka fotosyntézy „velkého listu“ mokřadního ekosystému se lišily v jednotlivých periodách růstové sezóny. Nejvyšší dosažená rychlost fotosyntézy byla nalezena pro celou růstovou

sezónu. Následovaly křivky jarní, letní a podzimní s nižšími hodnotami P_{max} . Většina rozdílů mezi parametry světelných křivek pro jednotlivá období nebyla významná. Nalezen byl pouze statisticky průkazný rozdíl ($p < 0,05$) u I_{comp} v letním a podzimním období. Světelná křivka „velkého listu“ fotosyntézy byla vážena kromě LAI také pokryvností jednotlivých druhů v roce 2013. Mezi lety 2013 a 2017 došlo ke změně v distribuci a procentuálním zastoupení jednotlivých zkoumaných druhů rostlin. Všeobecně se dá tvrdit, že v tomto období byly naměřeny extrémní letní teploty a malé úhrny srážek během růstové sezóny. V důsledku toho vzrostla pokryvnost *C. canescens* (z 19% na 29%). Předpokládám tedy, že světelná křivka „velkého listu“ pro rok 2017 by byla odlišná.

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

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

6. POUŽITÁ LITERATURA

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

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

Busch, J., 2001. Characteristic values of key ecophysiological parameters in the genus *Carex*. *Flora* **196**, 405–430.

Busch, J., Lösch, R., 1999. The gas exchange of *Carex* species from eutrophic wetlands and its dependence on microclimatic and soil wetness conditions. *European Water Resources and Climate Changes Processes* **24**, 117–120.

Caudle, K.L., Maricle, B.R., 2014. Physiological relationship between oil tolerance and flooding tolerance in marsh plants. *Environmental and Experimental Botany* **107**, 7–14.

- Dalmolin, A. C., et al., 2013. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. *Photosynthetica* **51**, 379–386.
- Danais, M., 1986. The Influence of Some Environmental Factors on the Production of *Carex vesicaria* and *Phalaris arundinacea*. *Vegetatio* **67**, 45-56.
- Dewar, R.C., 1995. Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell & Environment* **18**, 365–372.
- Dušek, J., Čížková, H., Czerný, R., Taufarová, K., Šmídová, M., Janouš, D., 2009. Influence of summer flood on the net ecosystem exchange of CO₂ in a temperate sedge grass marsh. *Agriculture and Forestry Meteorology* **149**, 1524–1530.
- Dušek, J., Čížková, H., Stellner, S. et al., 2012. Fluctuating water table affects gross ecosystem production and gross radiation use efficiency in a sedge-grass marsh. *Hydrobiologia* **692**, 57–66
- Dušek, J., Stellner, S., Komárek, A., 2013. Long-term air temperature changes in a Central European sedge-grass marsh. *Ecohydrology* **6**, 182–190
- Dykyjová, D., 1980. Production Ecology of *Acorus calamus*. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **15**, 29-57.
- Ge, Z-M., Zhou, X., Kellomäki, S., Peltola, H., Biasi, C., Shurpali, N., Martikainen, P.J., Wang, K-Y., 2012. Measured and modeled biomass growth in relation to photosynthesis acclimation of a bioenergy crop Reed canary grass under elevated temperature, CO₂ enrichment and different water regimes. *Biomass and Bioenergy* **46**, 251–62.
- Gloser, J., 1978. Net photosynthesis and dark respiration of reed estimated by gas-exchange measurements. In: Dykyjová, D., Květ, J., Ed., Pond Littoral Ecosystems. Structure and Functioning. - Heidelberg, Berlin et New York, Ecological Studies, **28**, 227- 234.
- Hejný, S., Husák, Š., 1978. Higher plant communities. In: Dykyjová, D., Květ, J. Pond littoral ecosystems. Structure and functioning. – Heidelberg, Berlin et New York, **28**, 24–64.
- Hejný, S., Květ, J., Dykytová, D., Marshall, E. J. P., Ondok, J.P., 1981. Survey of biomass and net production of higher plant communities in fishpond. *Folia Geobot Phytotaxonomica* **16**, 73–94.
- Honissová, M., 2012. Obrat nadzemní biomasy dominanty ostřicového slatiniště [Diplomová práce]. Jihočeská univerzita.
- Honissová, M., Hovorka, F., Kuncová, Š., Moulisová, L., Vítková, J., Plšová, M., Cizek, J., & Čížková, H., 2015. Seasonal dynamics of biomass partitioning in a tall sedge, *Carex acuta* L. *Aquatic Botany* **125**, 64-71.
- Hovorka, F., 2012. Dynamika nadzemní biomasy ostřicového slatiniště [Diplomová práce]. Jihočeská univerzita.
- Huang, J., Wang, S., Yan, L., Zhong, Q., 2010. Plant photosynthesis and its influence on removal efficiencies in constructed wetlands. *Ecological Engineering* **36**, 1037-1043.
- Kuncová, Š., 2009. Nadzemní produkce porostu zaplavované louky s dominantní ostřicí štíhlou [Diplomová práce]. Jihočeská univerzita.

Květ, J., Lukavská, J., Tetter, M., 2002. Biomass and net primary production in graminoid vegetation. In: Květ J., Jeník J., Soukupová L. eds.. *Freshwater Wetlands and their Sustainable Future. A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve*. CRC Press, Boca Raton, 293–299.

Květ, J., Pokorný, J., Čížková, H., 2008. Carbon accumulation by macrophytes of aquatic and wetland habitats with standing water. *Proc. Nat. Acad. Sci. India B* **78** Suppl, 91–98.

Květ, J., Westlake, D. F., 1998. Primary production in wetlands. In: Westlake D. F, Květ J., Szczepánski. *The Production Ecology of Wetlands*. Cambridge University Press, Cambridge., 78–168.

Larcher, 1995

Lasslop a kol., 2010 Larcher, W., 1995. *Physiological plant ecology*. Berlin. Springer, 3. ISBN 3–540–58116–2.

Lasslop, G. *et al.*, 2010. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach. critical issues and global evaluation. *Global Change Biology* **16**, 187–208.

Li, M., Yang, D., Li, W., 2007. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. *Photosynthetica* **45**, 222–228.

Li, M., Hou, G., Yang, D., Deng, G., Li, W., 2010. Photosynthetic traits of *Carex cinerascens* in flooded and nonflooded conditions. *Photosynthetica* **48**, 370–376.

LI-COR Biosciences. Using the LI-6400 Version 5. LI-COR Bioscience, Inc., Lincoln, NE, USA 2004.

Lin, S-T., Guan, B. T., Chang, T-Y., 2008. Fitting Photosynthesis Irradiance Response Curves with Nonlinear Mixed-effects Models. *Taiwan J For Sci.* **23**, 55-69.

Lizana, C., *et al.*, 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* **57** 3, 685–697

McCree, K.J., 1972. Action Spectrum, Absorptance and Quantum Yield of Photosynthesis in Crop Plants. *Agricultural Meteorology* **9**, 191-216.

Mejdová, M., Dušek, J., Foltýnová, L., Macálková, L., Čížková, H., 2021. Photosynthetic parameters of a sedge-grass marsh as a big-leaf. effect of plant species composition. *Sci Rep* **11**, 3723. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82382-2>.

Monteith, J. L., 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell & Environment*. **18**, 357–364.

Nobel, P.S., 2009. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Fourth Edition, Elsevier Science, 414 pp.

Ondok, J. P., 1975. Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* TRIN. IV. Stochastic model. *Photosynthetica*. **9** 2, 201-210.

Ondok, J. P., Gloser, J., 1983. Leaf Photosynthesis and Dark Respiration in a Sedge-Grass Marsh 1. Model for Mid-Summer Conditions. *Photosynthetica*. **7**, 77–86.

Pai, A., B.C. McCarthy., 2010. The influence of environmental factors on the germination of *Acorus calamus* seeds. *Seed Science & Technology* **38**. 390-398.

Pezeshki, S. R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. exp. Bot.* **46**, 299-312.

- Prach, K., 2008. Vegetation changes in a wet meadow complex during the past half-century. *Folia Geobotanica* **43**, 119–130.
- Přibáň, K., Ondok, J. P., 1980. The daily and seasonal course of evapotranspiration from a central European sedgegrass-marsh. *Journal of Ecology* **68**, 547-559.
- Pury, D. de & Farquhar, G. D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment* **20**, 537–557.
- Raschke, K., 1976. How Stomata Resolve the Dilemma of Opposing Priorities. Philosophical Transactions of the Royal Society B. *Biological Sciences*. **273**, 551–560.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biol.* **11** (9), 1424-1439.
- Reichstein, M. et al., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* **500**, 287–295.
- Sellers, P. J., Berry, J. A., Collatz, G. J., Field, C. B., Hall, F. G., 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* **42**, 187–216
- Schulze, E.-D., Kelliher, F.M., Koerner, C., Lloyd, J., Leuning, R., 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition. A global ecology scaling exercise in *Annual Review of Ecology and Systematics*. ed. Fautin, D.G. 629–660.
- Smith, N.G., Dukes, J.S., 2013. Plant respiration and photosynthesis in global-scale vegetation models. Incorporating acclimation to temperature and CO₂. *Global Change Biology* **19**. 45-63.
- Smith, M., Houpis, J.L., 2004. Gas exchange responses of the wetland plant *Schoenoplectus hallii* to irradiance and vapor pressure deficit. *Aquatic Botany* **79**, 267–275.
- Soukupová, L., 2002. Life strategy of graminoid populations in the wet meadows. In: Květ, J., Jeník, J., Soukupová, L. eds.. *Freshwater Wetlands and their Sustainable Future. A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve*. CRC Press, Boca Raton, 255-267
- Šesták, Z., 1985. Photosynthesis during leaf development. Academia, Praha, 396 pp.
- Waring, E.F., Maricle, B.R., 2012. Photosynthetic variation and carbon isotope discrimination in invasive wetland grasses in response to flooding. *Environmental and Experimental Botany* **77**, 77–86.
- Zhou, X., Liu, X., Wallace, L.L., Luo, Y., 2007. Photosynthetic and respiratory acclimation to experimental warming for four species in a tallgrass prairie ecosystem. *Journal of Integrative Plant Biology* **49**, 270–81.
- Zhu, M., Li, F. H., Shi, Z. S., 2016. Morphological and photosynthetic response of waxy corn inbred line to waterlogging. *Photosynthetica* **54**, 636-640.