

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Katedra Experimentální biologie rostlin



Bc. Petr Martin Mamula

Vztah biochemických a fyziologických parametrů listu vybraných druhů trav k jejich
kompetiční roli v reliktní Krkonošské tundře.

Relationship between leaf biochemistry, physiology and species competitiveness in
selected grasses of relict tundra in the Krkonoše Mountains

Diplomová práce

Školitelka: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Konzultantka: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Praha, 2022

Charles University
Faculty of Science
Department of Experimental Plant Biology



Bc. Petr Martin Mamula

Relationship between leaf biochemistry, physiology and species competitiveness in
selected grasses of relict tundra in the Krkonoše Mountains
Vztah biochemických a fyziologických parametrů listu vybraných druhů trav k jejich
kompetiční roli v reliktní Krkonošské tundře.

Diploma thesis

Supervisor: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.
Consultant: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Prague, 2022

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10.8.2022

Podpis

Poděkování:

Tímto bych rád poděkoval za pomoc školitelce práce paní Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D., za pevné nervy se školením spojené, poskytnutí studijních materiálů a udílení užitečných rad. Dále bych pak rád poděkoval paní prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za konzultování práce a poskytnutí studijního materiálu. V neposlední řadě pak patří poděkování rodině a přátelům, kteří mě v práci na diplomové práci podporovali.

Práce byla vypracována v rámci řešení projektu Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy Inter-Excellence, Inter-Action LTAUSA18154 (2019-2022), kde je hlavní řešitelkou paní prof. Jana Albrechtová ve spolupráci s Ústavem výzkumu globální změny AV ČR, kde je hlavním spoluřešitelem pan Dr. Petr Lukeš. Projekt je založený na bilaterální spolupráci s USA, konkrétně s paní Dr. Petra Campbell z University of Maryland Baltimore County a NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland, USA.

Abstrakt:

Krkonošská arko-alpinská tundra je oblast, která je součástí Krkonošského národního parku, s unikátním ekosystémem a biodiverzitou. Tato oblast byla v historii velmi zásadně ovlivněná zásahem člověka, který zde hospodařil a zapříčinil se tak o vznik dnes vzácného ekosystému smilkových (*Nardus stricta* L.) luk. Na těchto smilkových loukách roste díky nízkému vzrůstu a řídkému olistění smilky mnoho dalších rostlinných druhů, které jsou mnohdy endemity a chráněny. Smilka (*N. stricta*) je ovšem v posledních letech přerůstána jinými trávami, jako je například třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa* J. F. Gmelin), která svým vyšším vzrůstem a těsným zápojem zakrývajícím povrch neumožňuje růst vzácným druhům jako smilka. Cílem této práce proto bylo u smilky (*N. stricta*) a dalších tří vybraných druhů trav – metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.), bezkolenec modrý (*Molinia caerulea* (L.) Moench) a třtina chloupkatá (*C. villosa*), identifikovat na základě biochemických, strukturálních a fyziologických parametrů listový parametr nebo kombinaci parametrů, které by mohly dávat konkurenčním travinám smilky kompetiční výhodu.

Terénní výzkum a odběr vzorků listoví, pro následné laboratorní zpracování, probíhal v okolí Luční boudy v Krkonošské arko-alpinské tundře v červnu, červenci a srpnu 2020 a v srpnu 2021. Vybrané studované parametry listoví byly biochemické (obsah chlorofylu, antokyanů, fenolických látek a vody), strukturální (specifická listová plocha a index listové plochy) a fyziologické (rychlá kinetika fluorescence chlorofylu). Jednotlivé druhy trav byly vybrány na základě jejich rozšíření v krajině a jejich různé úspěšnosti se v krajině dále rozšiřovat.

Parametr, který by mohl jednomu z vybraných druhů trav poskytovat kompetiční výhodu, je pravděpodobně obsah fenolických látek v listoví. Výrazně vyšší obsah fenolických látek, oproti ostatním vybraným druhům travin, se v červenci a srpnu 2020 projevil u třtiny (*C. villosa*). Díky vysokému obsahu fenolických látek je třtina (*C. villosa*) chráněná před UV zářením, zároveň je hořká, čímž je do značné míry chráněná i před případnými herbivory, díky čemuž získává kompetiční výhodu.

Klíčová slova: Smilka tuhá (*Nardus stricta* L.); Třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa* J. F. Gmelin); Bezkolenec modrý (*Molinia caerulea* L.); Metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.); Krkonoše; Arko-alpinská tundra; Chlorofyl; Antokyan; Fenolické látky; Fluorescence chlorofylu; Specifická listová plocha; Index listové plochy

Abstract:

The Krkonoše (Giant Mountains) Arcto-Alpine Tundra is an area that is part of the Krkonoše National Park with a unique ecosystem and biodiversity. In history, this area was very fundamentally influenced by the intervention of man, who farmed here and thus caused the creation of today's rare matgrass (*Nardus stricta* L.) meadow ecosystem. Thanks to the low growth and sparse foliage of the matgrass, many other plant species grow in these matgrass meadows, which are often endemic and protected by the law. In recent years, however, the matgrass has been overgrown by other grasses, such as the hairy reed grass (*Calamagrostis villosa* J.F. Gmelin), which, due to its taller growth and dense canopy covering the surface, does not allow the growth of rare species such as matgrass. Therefore, the aim of this work was for matgrass (*N. stricta*) and three other selected species of grasses – tufted hair grass (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.), moor grass (*Molinia caerulea* (L.) Moench) and hairy reed grass (*C. villosa*), to identify, based on biochemical, structural and physiological foliar parameters, a parameter or a combination of parameters that could give competing fennel grasses a competitive advantage.

Field research and collection of foliage samples, for subsequent laboratory processing, took place in the nearby of Luční bouda in the Giant mountains arcto-alpine tundra in June, July, and August 2020, and in August 2021. The selected studied parameters of the foliage were biochemical (content of chlorophyll, anthocyanins, phenolic compound, and water), structural (specific leaf area and leaf area index), and physiological (fast kinetics of chlorophyll fluorescence). Individual types of grasses were selected based on their spread over the landscape and their varying success in spreading further in the landscape.

A parameter that could provide a competitive advantage to one of the selected grass species is probably the content of phenolic compound in the foliage. In July and August 2020, hairy reed grass (*C. villosa*) showed a significantly higher content of phenolic compound compared to the other selected types of grasses. Thanks to the high content of phenolic compound, is hairy reed grass (*C. villosa*) better protected from UV radiation, and it makes hairy reed grass more bitter, which means that it is largely protected from potential herbivores, which gives it a competitive advantage.

Key words: Matgrass (*Nardus stricta* L.); Hairy reed grass (*Calamagrostis villosa* J. F. Gmelin); Moor grass (*Molinia caerulea* L.); Tufted hair grass (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.); Giant Mountains; arcto-alpine tundra; biodiversity; Chlorophyll; Anthocyanins; phenolic compound; Chlorophyll fluorescence; Specific leaf area; Leaf area index

Použité zkratky

AV ČR – akademie věd České republiky

ČHMÚ – český hydrometeorologický ústav

HPLC – high-performance liquid chromatography – vysokoúčinná kapalinová chromatografie

HSP – hyperspektrální

Chl/Car – poměr celkového obsahu chlorofylů ku celkovým karotenoidům

KRNAP – Krkonošský národní park

LAI – Leaf Area Index – index listové plochy

MŠMT – ministerstvo školství, mládeže a tělovýchovy

NP – Národní park

OEC – oxygen evolving complex – komplex vyvíjející kyslík

PAR – Photosynthetic active radiation – fotosynteticky aktivní záření

PřF UK – Přírodovědecká fakulta Univerzita Karlova

PSI, PSII – photosystem I and II – fotosystém I a II

ROS – Reactive oxygen species – Reaktivní formy kyslíku

SLA – Specific Leaf Area – specifická listová plocha

UV záření – ultraviolet radiation – ultrafialové záření

ÚVGZ – ústav výzkumu globální změny

Obsah

1. Úvod.....	2
1.1. Cíle práce.....	4
2. Literární úvod.....	4
2.1. Krkonošská tundra – vegetace.....	5
2.1.1. Smilka tuhá (<i>Nardus stricta</i> L.).....	5
2.1.2. Metlice trsnatá (<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.).....	6
2.1.3. Bezkolenc modrý (<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench).....	7
2.1.4. Třtina chloupkatá (<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmel.)	7
3. Kompetiční role vybraných funkčních znaků listoví.....	8
3.1. Biochemické funkční znaky listoví	9
3.1.1. Obsah chlorofylu A a B a karotenoidů	9
3.1.2. Obsah fenolických látek	13
3.1.3. Obsah antokyanů	15
3.2. Biofyzikální funkční znaky listoví	17
3.2.1. Obsah vody.....	17
3.3. Strukturální funkční znaky listoví	18
3.3.1. Specifická listová plocha (SLA) a Index listové plochy (LAI)	18
3.4. Fyziologické funkční znaky listoví.....	19
3.4.1. Efektivita PSII – rychlá kinetika fluorescence chlorofylu.....	19
4. Metodika.....	23
4.1. Terénní výzkum.....	23
4.2. Lokalita terénních odběrů.....	23
4.3. Odebírání vzorků a terénní měření <i>in situ</i>	26
4.4. Měření plochy listu.....	27
4.4.1. První metoda: použití manuálních měřicí nástrojů.....	27
4.4.2. Druhá metoda: fotografování s měřítkem a následná analýza obrazu.....	27
4.4.3. Třetí a čtvrtá metoda: využití mobilní aplikace LeafByte a čtvercového měřítka..	28
4.5. Stanovení obsahu antokyanů	29
4.6. Stanovení obsahu pigmentů.....	29
4.7. Stanovení obsahu fenolických látek	30
4.8. Stanovení kinetiky fluorescence PSII.....	31
4.8.1. FluorPen FP 100/S.....	32
4.8.2. FluorPen FP 110/D	32
4.9. Statistická analýza	32

5.	Výsledky	33
5.1.	Obsah chlorofylu.....	33
5.2.	Obsah karotenoidů	35
5.3.	Poměr obsahu chlorofylu ku karotenoidům	37
5.4.	Obsah antokyanů.....	39
5.5.	Obsah fenolických látek.....	41
5.6.	Strukturální funkční znaky listoví (LAI) a (SLA).....	43
5.6.1.	LAI.....	43
5.6.2.	SLA	46
5.7.	Obsah vody v listoví	49
5.8.	Biochemické, biofyzikální a strukturální parametry listoví – shrnutí	52
5.9.	Obsah antokyanů a OJIP test u třtiny v závislosti na typu zápoje.....	53
5.10.	Rychlá kinetika fluorescence chlorofylu – OJIP test	55
5.10.1.	Vybrané parametry Fv/Fm a ΔV_{ip}	56
5.10.2.	Vybrané parametry ABS/RC a RC/CS ₀	59
5.10.3.	OJIP křivky – vyhodnocení.....	61
5.10.4.	OJIP křivky spojitého a roztroušeného zápoje – vyhodnocení	62
6.	Diskuse.....	65
6.1.	Diskuse značení ploch a metodického zpracování vzorků.....	66
6.1.1.	Problematika opětovné lokalizace a značení ploch v travním porostu	66
6.1.2.	Optimalizace měření plochy listové.....	66
6.1.3.	Optimalizace měření rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu	68
6.2.	Diskuse výsledků analýz a interpretace mezidruhových dat.....	68
6.2.1.	Obsah chlorofylu.....	68
6.2.2.	Obsah karotenoidů	69
6.2.3.	Obsah antokyanů.....	70
6.2.4.	Obsah fenolických látek.....	71
6.2.5.	Obsah vody	72
6.2.6.	Strukturální funkční znaky listoví: LAI a SLA.....	72
6.2.7.	Rychlá kinetika fluorescence chlorofylu.....	73
6.3.	Možný vliv studovaných znaků listoví na kompetiční roli trav za různých podmínek..	74
6.3.1.	Fenologie studovaných druhů trav a vliv klimatické změny.....	74
6.3.2.	Vzdušné znečištění a eutrofizace jako možná příčina kompetiční výhody.....	75
6.3.3.	Obsah fenolických látek jako možný klíčový faktor v adaptaci na prostředí Krkonoské tundry	76

6.4. Dálkový průzkum jako nezbytný nástroj pro sledování proměn stavu a složení vegetace	78
7. Závěr.....	78
Seznam zdrojů a použité literatury	81
Internetové zdroje.....	92

1. Úvod

Krkonošská arkto-alpínská tundra je unikátní forma ekosystému, která je součástí Krkonošského národního parku (KRNAP). Krkonošská tundra se nachází na České a Polské straně hor, kdy 32 km², z její celkové rozlohy 47 km², se nachází na České straně hor. Ekosystémy Krkonoš jsou obecně charakteristické díky svým extrémním klimatickým podmínkám v porovnání s jinými pohořími, jako jsou Tatry či Šumava. Důvodem této odlišnosti od ostatních pohoří je jejich samotné geografické postavení, kdy zde dochází ke střetu hor se studeným a vlhkým západním větrem proudícím od Atlantiku, díky tomu má klima oceánský charakter (Jeník 2008; Tolasz et al. 2007). Obdobnou funkci Krkonoš jako přirozené geografické bariéry lze pozorovat během čtvrtohorních dob ledových, kdy docházelo k několikanásobnému rozšíření a ústupu pevninského ledovce ze Skandinávie. Rozšiřování ledovce dál do vnitrozemí bylo zastaveno právě Krkonošemi, kde můžeme vidět důkazy o přítomnosti ledovce jako jsou například kamenné morény (Engel et al. 2014). Díky vlivu zalednění získaly Krkonoše charakter tundry, který si v malých oblastech vrcholových partií zachovaly dodnes. Tyto reliktní oblasti tundry si zachovaly mimo jiné i své extrémní podmínky prostředí. Nachází se nad alpínskou hranicí lesa, v nadmořské výšce od 1200 m, kde se mohou vyskytovat silné poryvy větru, průměrná roční teplota zde činí přibližně 0,3 °C, roční úhrn srážek tvořený především sněhem je v průměru 1300 mm (Carlsson, Karlsson, a Svensson 1999; Walker 2000). Extrémní podmínky se ovšem nemusí týkat pouze lokálního podnebí, ale například i nadměrné expozice organismů UV záření. Intenzita záření je v 1000 m. n. m. silnější o 20 % v průměru oproti nižším polohám a tato intenzita s dalšími výškovými metry dál roste (Schmucki 2002).

Podmínky, které panují v Krkonošské tundře, daly možnost vzniku unikátních ekosystémů klečových porostů, rašelinišť, smilkových trávníků a niv ledovcových karů (Flousek a Štursa 2007). Tyto ekosystémy jsou provázány množstvím interakcí mezi druhy, které tvoří velmi jedinečnou bohatou biodiverzitu Krkonoš s řadou endemických druhů.

Právě ona specifická biodiverzita a vztahy druhů mezi sebou v Krkonošské tundře jsou bohužel ohroženy, a to zejména antropogenní činností. Vliv člověka zde začal být významný přibližně počátkem 20. stol., kdy začala být lokalita zatížená budním hospodářstvím. Tento druh zemědělského hospodaření kolem hospodářských stavení – bud – založený především na využívání lokálních zdrojů, vedl k disturbancím prostředí, například ve formě kácení klečových porostů (*Pinus mugo* Turra) pro zisk dřeva, seče trávy na seno, nebo pastvy dobytka (Lokvenc 2001). Důsledky těchto zásahů člověka do

ekosystému se následně projeví nejenom na změně zastoupení jednotlivých druhů rostlin i živočichů, ale i například na schopnosti krajiny zadržovat vodu, nebo odolávat erozi (Štursa 2002). V dnešní době je od tohoto stylu hospodaření upuštěno a orientace hospodářské činnosti horských bud se přenesla k turismu. Důsledky turismu se v krajině KRNAPu projevují negativně zejména depozicí odpadků kolem vyznačených cest a poškozováním přírody pohybem návštěvníků mimo ně (Štursa 2002). Další zásadní změnou podmínek prostředí vzniklou antropogenním působením, která negativně ovlivňuje nejenom ekosystém Krkonošské tundry, je probíhající globální změna klimatu. Tato změna klimatu důsledkem činnosti člověka se projevuje především zvyšováním průměrné roční teploty, která má za důsledek posouvání vegetačních výškových stupňů, dochází k častějšímu výskytu vln veder spojených se suchem, ale i extrémnějšími projevy počasí (Pörtner et al. 2022). Tyto vlivy tedy též negativně přispívají ke změně ekosystému, krajiny a biodiverzity Krkonošské tundry.

V důsledku těchto negativních vlivů projevů klimatické změny na rostliny v různých ekosystémech, je potřeba monitorovat fyziologický stav přirozených rostlinných společenstev pro bližší porozumění jejich vzájemných vazeb a podnikat kroky k ochraně rostlin a rostlinných společenstev. Institucí zajišťující tyto služby je KRNAP, který byl vyhlášený v květnu 1963. Správa parku se od té doby stará nejen o udržování pořádku a ochrany parku, ale i se aktivně zapojuje do výzkumné spolupráce s univerzitami a odbornými pracovišti v ekosystémech NP. Na základě této výzkumné spolupráce vzniklo mnoho poznatků o tomto charakteristickém prostředí reliktní arkto-alpínské tundry, ekosystému a biodiverzity s ní spojené.

Projekt, ze kterého vychází má diplomová práce, je projekt Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy (MŠMT) Inter-Action LTAUSA18154, který je zaměřen na formulaci univerzálního chlorofylového produktu – algoritmu, který z dat dálkového průzkumu umožní kvantifikovat obsah chlorofylu ve vegetaci napříč různými ekosystémy, společenstvy, i heterogenními, jako je vegetace v tundře nebo lužním lese. Moje diplomová práce se zabývala vybranými biochemickými a fyziologickými parametry listu vybraných čtyř druhů trav k jejich kompetiční roli v reliktní Krkonošské tundře. Práce navazovala na další výzkum v rámci řešitelského kolektivu grantu. Některé kolektivní výsledky pak byly použity pro interpretaci výsledků získaných při řešení této diplomové práce.

1.1. Cíle práce

Cíle mé diplomové práce jsou dva:

- 1) Prvním cílem je porovnání sezónního průběhu vybraných znaků listoví u čtyř dominantních druhů trav s různou kompetiční rolí v travním společenstvu Krkonošské reliktní tundry. Vybrané znaky listoví jsou obsah chlorofylu, antokyanů, fenolických látek a vody, dále strukturní parametry index listové plochy a specifická listová plocha. Výsledkem vyhodnocení měření by mělo být zodpovězení otázky, zda některý z vybraných parametrů, případně jejich kombinace, dává kompetiční výhodu jednomu z vybraných druhů trav nad ostatními druhy trav v rámci travního společenství Krkonošské tundry.
- 2) Druhým cílem práce je ověřit hypotézu, zda vyšší efektivita fotosyntetického aparátu roztroušených jedinců v zápoji oproti jedincům spojitého zápoje, případně vyšší akumulace antokyanů, přispívá k pronikání třtiny chloupkaté (*Calamagrostis villosa* J. F. Gmelin) do travnatého zápoje smilky tuhé (*Nardus stricta* L.) (Kompala-Bąba a Goltsev 2016). K ověření hypotézy zde byla měřena efektivita fotosystému II pomocí fluoropenu a spektrofotometrické měření celkového obsahu antokyanů u pronikajících jednotek třtiny chloupkaté do smilkového zápoje.

2. Literární úvod

Velký význam Krkonošské tundry spočívá v její bohaté biodiverzitě, kdy se zde nachází přibližně 800 původních druhů a poddruhů horské flóry. Krkonošská arkticko-alpínská tundra je typická svojí druhově pestrá mozaikou, které dominují klečové porosty (*P. mugo*) a trávníkové zápoje smilky tuhé (*N. stricta*). Nachází se zde velká řada endemických druhů jako je například všivec Krkonošský (*Pedicularis sudetica* W.) nebo lomikámen sněžný (*Saxifraga nivalis* L.). Je zde i mnoho ohrožených druhů rostlin jako jsou například koniklec alpský (*Pulsatilla alpina* subsp. *austriaca*), kuklík horský (*Geum montanum*) nebo vemeníček zelený (*Coeloglossum viride*) (Flousek a Štursa 2007; Krahulec 2006). Druhy tvořící bohatou biodiverzitu se na území dnešní Krkonošské tundry dostávaly především v souvislosti s ústupem ledovce a s tím spojenou změnou klimatu. Některé druhy se na vrcholy dostaly pomocí anemo - orografického systému – „větrohoropisné soustavy“ (Jeník 2008). Tento systém vychází z myšlenky přenosu semen rostlin silným větrem z nížin přes vrcholy hor z návětrí do závětrí, což je příčinou vysoké biodiverzity rostlinných společenstev. Biodiverzita Krkonošské tundry je tak tvořena nejen

rozmanitým množstvím rostlinných druhů, ale i různými způsoby kolonizace a vytváření stanovišť.

Ve své diplomové práci se zabývám vzájemnou interakcí čtyř druhů dominantních trav s různými kompetičními schopnostmi – smilka tuhá (*N. stricta*), třtina chloupkatá (*C. villosa*), bezkolenec modrý (*M. caerulea*) a metlice trsnatá (*D. cespitosa*). V oblasti Krkonošské tundry dochází v posledních desetiletí k přerůstání smilkových trávníků zápoji třtiny a bezkolence. Smilka je v ekologii krajiny velmi důležitá pro zachování biodiverzity díky svému nízkému vzrůstu a úzkému profilu listů (Chadwick 1960), což umožňuje růst i jiných rostlinných druhů skrz její trsnatý zápoj. Přerůstání smilky druhy s vyšším vzrůstem a kompaktnějším zápojem způsobuje zastínění podrostu a tak znemožnění růstu a vývoje mnoha endemických a ohrožených druhů (Flousek a Štursa 2007; Krahulec 2006). Velký vliv na kompetici mezi druhy trav v tundře zde má i výška a trvání sněhové pokrývky. U vybraných travin v důsledku toho můžeme pozorovat časový posun v počátku jejich vegetačního období, a to směrem od rostlin chionofilních (sněhomilných) k méně chionofilním. U chionofilních druhů, smilky a metlice, dochází tak k dřívějšímu nástupu vegetačního období oproti méně chionofilnímu třtině a bezkolenci, kterým vegetační období začíná později. (Hejzman et al. 2006; Štursa et al. 2012; Štursa a Wild 2014).

2.1. Krkonošská tundra – vegetace

V následujících podkapitolách se budu věnovat základním charakteristikám a vlastnostem sledovaných čtyř druhů trav Krkonošské tundry.

2.1.1. Smilka tuhá (*Nardus stricta* L.)

Smilka tuhá je z čeledi *Poaceae*, rodu *Nardus*, celým druhovým názvem *Nardus stricta* L.. Smilka je hemikryptofyt dosahující vzrůstu přibližně 10-60 cm rostoucí na silikátovém podloží. Nadzemní část je tvořena tenkým stéblem a rýhovanými štětinovitými listy, které mají svinutou čepel (Obrázek 1). Vegetační období smilky je od února do konce září (Chadwick 1960). Začátek vegetačního období je ovšem v Krkonošské tundře posunutý směrem k pozdějším měsícům, vzhledem k déle trvajícím sněhové pokrývce až do května. Výskyt smilky je především v Evropě, kde ji můžeme naléznout jak ve vysokohorském prostředí, tak i v okolních nížinách a podhůřích. V Krkonošské tundře smilka stále tvoří dominantní travinu místních luk, nicméně je postupně přerůstána jinými travinnými druhy jako je metlice trsnatá a třtina chloupkatá (Štursa a Wild 2014). Jedním z důvodů přerůstání smilky jinými druhy, může být například charakter její podzemní kořenové soustavy. Kořeny smilky mají sice velkou schopnost se protahovat, nejsou však

moc pevné a pružné. Díky tomu pak smilka obtížně odolává konkurenci jiných druhů na svazích a stanovištích s vysokou mírou disturbance například vodní erozí či soliflukcí, tj. půdotokem, pohybem půdního a zvětralinového materiálu po svahu dolů (Slavoňovský 1958). V Krkonošské tundře se vlivem okolních podmínek smilka projevuje jako S-stratég,



Obrázek 1 - Obrázek nalevo – trs metlice trsnaté. Obrázek vpravo – příčný řez listem metlice trsnaté z ručního mikrotomu, ošetřeno Neuovým činidlem pro detekci fenolických látek (žlutá barva), fluorescenční mikroskopie, excitace modrým světlem (Foto: Lena Hunt).

tedy pomalu rostoucí rostlina s dlouhým životním cyklem a schopností odolávat stresovým tlakům. Důsledkem toho se zde nacházejí travníkové zápoje smilky staré 40 až 50 let (Persikova 1959; Štursa a Wild 2014; Štursová 1985).

2.1.2. Metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.)

Metlice trsnatá patří do čeledi *Poaceae*, rodu *Deschampsia*, celým druhovým názvem *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.. Metlice je hemikryptofytní rostlina dorůstající velikosti 20–200 cm, se vzpřímenými a hladkými stébly, její listy jsou široké s na dotek



Obrázek 2 - Obrázek nalevo – trs smilky tuhé. Obrázek vpravo – příčný řez listem smilky tuhé z ručního mikrotomu, ošetřeno Neuovým činidlem pro detekci fenolických látek (žlutá barva), fluorescenční mikroskopie, excitace modrým světlem (Foto: Lena Hunt).

drsným žebrováním na adaxiální straně listu (Obrázek 2). Metlice preferuje vlhká, mírně až středně kyselá stanoviště. Vegetační období metlice je od přelomu března a dubna po konec září. Počátek vegetačního období je kvůli sněhové pokrývce v Krkonošské tundře zpravidla posunut. Metlice je široce rozšířená a má velkou schopnost se adaptovat na podmínky prostředí. Proto je možné metlici naléznout v močálech, horských oblastech, lesích nebo jako součást luk, či prérií a stepí (Davy 1980). V horských oblastech Krkonošské tundry ji pak její adaptační schopnosti dávají kompetiční výhodu nad smilkou tuhou v oblastech s vysokou sněhovou pokrývkou (Štursa a Wild 2014).

2.1.3. Bezkolenec modrý (*Molinia caerulea* (L.) Moench)

Bezkoleneček modrý patří do čeledi *Poaceae*, rodu *Molinia*, celým druhovým názvem *Molinia caerulea* (L.) Moench. Bezkoleneček je hemikryptofyt dosahující velikosti 30-150 cm, jeho stébla jsou vzpřímená a hladká, listy jsou ploché a široké (Obrázek 3). Stanoviště, kde bezkoleneček roste, jsou místa kde se vyskytují písčité nebo rašelinné půdy. Vegetační období bezkolence je od přelomu dubna a května do konce září. Začátek vegetačního období je ovšem posunut díky dlouho trvající sněhové pokrývce v Krkonošské tundře. Bezkoleneček je možné naléznout především v Evropě, na rašeliništích, slatiništích nebo jako součást horských luk (Taylor, Rowland, a Jones 2001; Trist a Sell 1988).



Obrázek 3 - Obrázek nalevo – trs bezkolence modrého. Obrázek vpravo – příčný řez listem bezkolence modrého z ručního mikrotomu, ošetřeno Neuovým činidlem pro detekci fenolických látek (žlutá barva), fluorescenční mikroskopie, excitace modrým světlem (Foto: Lena Hunt).

2.1.4. Třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmel.)

Třtina chloupkatá patří do čeledi *Poaceae*, rodu *Calamagrostis*, celým druhovým názvem *Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmel.. Třtina je hemikryptofyt, který dorůstá velikých rozměrů 50-150 cm, její stébla jsou vzpřímená s 4-5 kolénky a širokými listy

(Obrázek 4). Třtina roste na hlinitých a ž jílovitých půdách bohatých na humus. Vegetační období třtiny se pohybuje od přelomu dubna a května po konec září. I u třtiny je však



Obrázek 4 - Obrázek nalevo – trs Třtiny chloupkatá. Obrázek vpravo – příčný řez listem třtiny chloupkaté z ručního mikrotomu, ošetřeno Neuovým činidlem pro detekci fenolických látek (žlutá barva), fluorescenční mikroskopie, excitace modrým světlem (Foto: Lena Hunt).

začátek vegetačního období posunut vlivem dlouho trvající sněhové pokrývky. Třtina je horský středoevropský druh, který lze nalézt v nadmořských výškách 100 - 2500 m. n. m. (Pysek 1990).

3. Kompetiční role vybraných funkčních znaků listoví

Izolované rostliny rostoucí v neextrémních, člověkem kontrolovaných podmínkách, například v botanických zahradách, se obecně projevují jako rostliny, které nepodléhají stresu z nedostatku zdrojů, jako jsou například minerální látky nebo voda (Warming a Vahl 1925). Ve volné přírodě ovšem takto izolované rostliny, vyjma extrémních prostředí, nalezneme jenom velmi těžko. Rostliny jsou v přírodě vystavovány různým abiotickým stresovým faktorům, jako je například sucho, nebo vysoká ozářenost, ale především také kompetici s ostatními druhy o zdroje nutné k přežití a rozmnožení se. Úspěšnost rostliny v kompetičním souboji o dostupné zdroje prostředí, jako je například voda, minerální látky nebo světlo, je pro rostlinu zásadní pro její růst a vývoj (Ford a Sorrensen 2018; Maina, Brown, a Gersani 2002). Dnes všeobecně známý vztah limitace rostliny nedostatkem živin v půdě definoval již v roce 1840 Justus von Liebig tak, že je růst rostliny omezený množstvím živiny, která je v prostředí nejméně dostupná.

Pro rostlinu je tedy důležité se na své okolní podmínky co nejlépe adaptovat a získat tak kompetiční výhodu nad ostatními druhy na stanovišti. Níže vybrané funkční znaky listoví, které jsem stanovoval u vybraných druhů trav Krkonošské tundry v méj diplomové práci, mají vliv na vztah rostliny k prostředí a mají tak potenciál rostlině poskytnout kompetiční výhodu nad ostatními rostlinami (Raza et al. 2020). Zároveň jsou tyto vybrané funkční znaky listoví využívány pro vyhodnocování fyziologického stavu vybraných druhů

trav, ale i jako nespecifické indikátory stresu působící na rostliny (Albrechtová, Kupková, a Campbell 2017).

Moje práce je vypracována na základě projektu, který byl zaměřený na dálkový průzkum vegetace a optické vlastnosti listoví vybraných druhů trav. Proto byla pozornost soustředěna na nadzemní část rostlin a případně funkční znaky listoví, které jsou detekovatelné metodami dálkového průzkumu, tedy spektrálními daty. Proto v této práci není studován vliv kořenového systému travin, jejich mykorrhizních vztahů, ovlivňující dostupnost živin v prostředí pro rostlinu, ani půdní faktory. Vliv těchto faktorů na schopnost kompetice s ostatními druhy není zanedbatelný a rozhodně má potenciál stát se předmětem budoucího výzkumu. V následujících podkapitolách se zaměřuji na studované funkční znaky listoví a co je o nich známo u travin, pokud možno, tak u rodů studovaných travin.

3.1. Biochemické funkční znaky listoví

V této kapitole se budu zajímat o vybrané biochemické znaky listoví, které mají vliv především na efektivitu fotosyntetického aparátu rostliny. Jedná se o chlorofyl A a B, jakožto o hlavní fotosynteticky aktivní pigmenty vyšších rostlin, dále pak o karotenoidy, antokyany a fenolické látky, které mají u rostliny funkci především ochrannou.

3.1.1. Obsah chlorofylu A a B a karotenoidů

Vybrané světlosběrné pigmenty se nacházejí, u vyšších rostlin, na membráně tylakoidu fotosystémů I a II. Tyto fotosystémy se skládají z reakčních center a anténních komplexů, které slouží k zachytávání fotonů, jejichž energii ve formě excitovaného stavu přenášejí do reakčních center (Pan et al. 2011). Jednotlivá reakční centra se můžou mezi rostlinami lišit a to například poměrem různých karotenoidů, jako je například lutein nebo violaxantin (Gibasiewicz et al. 2005). Ve fotosystému I a II jsou nejvýznamněji zastoupeny pigmenty chlorofylu A a B, z karotenoidů je pak velmi významná přítomnost β -karotenu, který světlo při nadměrném ozáření absorbuje a následně disipuje jeho energii jako teplo (Holt, Kennis, a Fleming 2004). V chloroplastu najdeme různé fotosyntetické pigmenty, hlavními jsou chlorofyly, doplňkovými pak karotenoidy (Demmig-Adams, Gilmore, a Iii 1996).

3.1.1.1. Chlorofyl A a B

Chlorofyly A a B jsou dominantní světlosběrné pigmenty u rostlin, účastníci se fotosyntézy u všech zelených rostlin. Jejich absorpční oblasti v rámci viditelného světla se nachází v oblasti modrého a červeného spektra, v oblasti zeleného spektra chlorofyly neabsorbují, proto se nám jeví jako zelené (Misra, Misra, a Singh 2012). Syntéza chlorofylu

probíhá v plastidech, na jejichž tylakoidních membránách se i nacházejí. Chlorofyly patří mezi cyklické tetrapyroly s centrálním atomem dvojmocného hořčíku (Willows 2006).

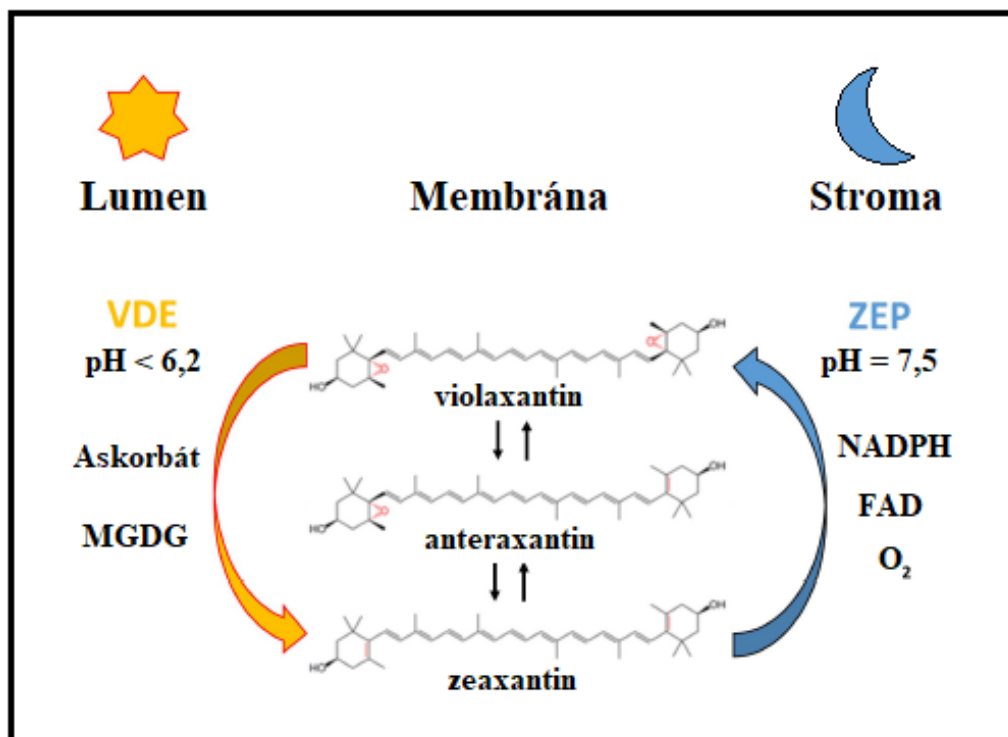
Světlosběrné pigmenty slouží tedy k získávání energie a jsou tak pro rostlinu životně důležité. V rámci své práce jsem u vybraných druhů trav stanovoval obsah chlorofylu A a B a stanovoval rychlou kinetiku fluorescence chlorofylu fotosystému II (PSII) (Bussotti et al. 2020; Lichtenthaler 1987; Strasser a Stirbet 2001). Na základě výsledných hodnot měření funkčních znaků listové jako je obsah chlorofylu, které slouží jako nepřímé indikátory stresu, je pak možné vyhodnocovat fyziologický stav rostlin (Albrechtová, Kupková, a Campbell 2017). Ozáření, teplota a přítomnost vody v krajině, jsou tři abiotické, potenciálně stresově působící, faktory spolu obvykle úzce související. Jejich vliv na vegetaci v Krkonošské tundře je možné předpokládat zvláště v jejich extrémních projevech, jako může být například nadměrné ozáření UV zářením nebo kolísající extrémní teploty často doprovázené suchem. Příklady odpovědi fotosyntetického aparátu na tyto abiotické faktory můžeme najít například u třtiny pobřežní (*Calamagrostis pseudophragmites* Haller fil.), u které dochází při opakovaném vystavování suchu ke snížení míry přenosu excitované energie v rámci PSII. Přebytečná energie je pak pomocí narůstající aktivity xantofylového cyklu disipována ve formě tepla. Díky tomu dochází dlouhodobě k ochraně fotosystému (Adak 2018; Force, Critchley, a Van Rensen 2003; Luo et al. 2020). Další příklad změn v primární fázi fotosyntézy v reakci na abiotický stres byl popsán u třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos* L.). Tato travina byla předmětem výzkumu v oblasti bývalých uhelných dolů. I zde se projevil jako hlavní stresový faktor působící na rostlinu nedostatek vody, v porovnání například s deficiencí dusíku či fosforu. Působení nedostatku vody mělo negativní vliv na PSII, jehož efektivita se snižovala (Kompala-Bąba et al. 2019, 2021).

Významným stresovým faktorem v Krkonošské tundře je vysoká ozáření ultrafialovým zářením z důvodu vysoké nadmořské výšky (Schmucki 2002). Vlivem ultrafialového záření, především pak UV-B zářením, dochází poškození PSI a PSII (Liu et al. 2013; Pang a Hays 1991). Příkladem traviny trvale vystavované podmínkám vysoké ozáření je antarktický druh metlice (*Deschampsia antarctica* Desv), která roste na antarktické oblasti, například na ostrově krále Jiřího, a je tak vystavena působení vysokého ozáření UV-B zářením (Köhler et al. 2017). Antarktická metlice tak musí na svoji ochranu produkovat velké množství nízkomolekulárních antioxidantů a antioxidačních enzymů na ochranu fotosyntetického aparátu (Köhler et al. 2017). Míra ozáření může mít i vliv například na schopnost interspecifické (mezidruhové) kompetice. Příkladem může být

kompetice mezi bezkolencem modrým (*M. caerulea*) a semenáčkou dubu zimního (*Quercus patraea* (Matt.) Liebl.), kdy má zvýšená míra ozáření fotosynteticky aktivním světlem (PAR) souvislost s příjmem dusíku (Kempała-Bąba a Goltsev 2016; Vernay et al. 2016). Autoři zaznamenali, že při zvýšené míře ozáření dochází u metlice ke zvýšení příjmu dusíku a navýšení kapacity fotosyntézy. Oproti tomu u semenáčků dubu dochází ke snížení kapacity fotosyntézy. Díky zvýšené kapacitě fotosyntetického aparátu, má pak metlice větší kompetiční sílu oproti mladým semenáčkům dubu (Kempała-Bąba a Goltsev 2016; Vernay et al. 2016).

3.1.1.2. Karotenoidy

Mimo chlorofyly patří mezi rostlinné fotosyntetické pigmenty i karotenoidy, mezi které patří nejčastěji se vyskytující β -karoten a xantofyly jako může být například lutein. Tyto látky absorbují v oblasti fialového a modrého spektra viditelného světla, naopak propouštějí světlo v oblastech žlutého – červeného světla, díky čemuž získávají i patřičnou barvu. Svoji stavbou se karotenoidy velmi liší od chlorofylu, neboť karotenoidy patří do skupiny tetraterpenů s velkým množstvím konjugovaných dvojných vazeb (Hirschberg 2001; Rodríguez-Concepción 2010). Ochranná funkce karotenoidů je důležitá pro ochranu fotosyntetického aparátu rostliny. Ten může být poškozený nadměrným ozářením, kdy



Obrázek 5 - Průběh xantofylového cyklu. Na levé straně, v průběhu dne, dochází k deepoxidaci na lumenu tylakoidu pomocí violaxantin deepoxidázy (VDE) při sníženém pH < 6,2 za účasti askorbátu a monogalaktosyl diacyl glycerolu (MGDG). Během noci, pravá strana obrázku, dochází za účasti NADPH, FAD a kyslíku ve stromatech tylakoidů k epoxidaci zeaxantinu pomocí zeaxantin epoxidázy (ZEP) při pH = 7,5. Převzato od: (Goss a Latowski 2020), upraveno dle: (Fernández-Marín et al. 2021).

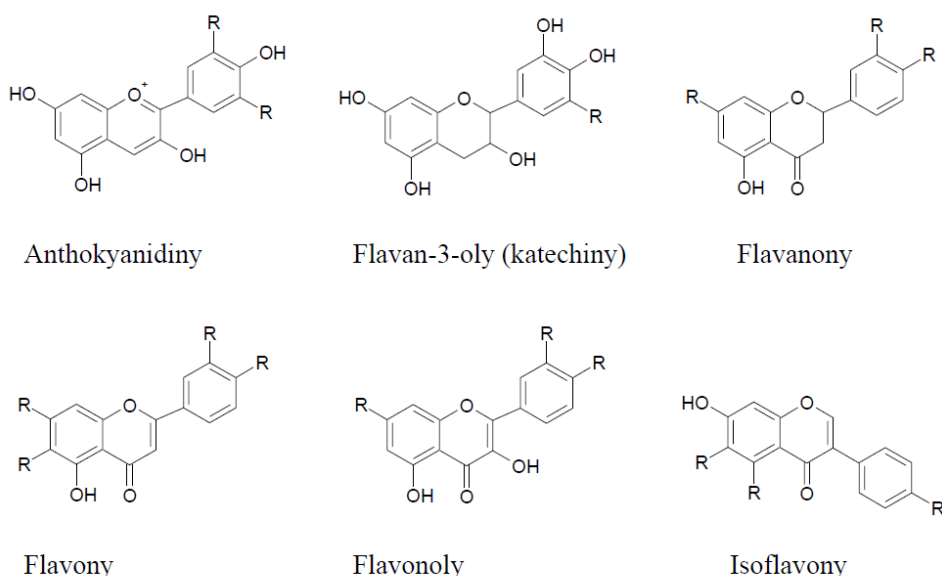
dochází k přesycení elektrontransportního řetězce a tvorbě reaktivních forem kyslíku (ROS). Dopady nadměrného ozáření redukuje xantofylový cyklus, v rámci kterého dochází k uvolňování nadbytečné energie ve formě tepla procesem nefotochemického zhášení. V tomto cyklu dochází v průběhu dne (Obrázek 5) k deepoxidaci violaxantinu, který je tvořen během noci, na anteraxantin až následně pak na zeaxantin (Goss a Latowski 2020; Pfundel et al. 1994). Deepoxidační aktivita xantofylového cyklu se může v projevit i během noční fáze, pokud je rostlina vystavená stresovému faktoru (Fernández-Marín et al. 2021). Vysoká akumulace zeaxantinu, jakožto produktu xantofylového cyklu, se projevila například u dřípátky alpské (*Soldanella alpina* L.) nebo u pryskyřníku ledovcového (*Ranunculus glacialis* L.) při působení zvýšené teploty (Streb, Aubert, a Bligny 2003).

Zeaxantin je schopný uvolňovat přebytečnou energii z nadměrného ozáření jako energii tepelnou, a chránit tak PSII před poškozením (Latowski, Kuczyńska, a Strzałka 2011). Xantofylový cyklus je tak velmi důležitý v oblastech jako je například Krkonošská tundra nebo oblasti kolem polárního kruhu. V těchto oblastech je velice silným stresovým faktorem vysoká ozářenost, ať už díky vysoké nadmořské výšce nebo dlouho trvající fotoperiodou (Schmucki 2002). U rostlinných druhů, které se vyskytují v arktických oblastech a mají tak dlouhou fotoperiodu, se ukazují karotenoidy xantofylového cyklu, spolu s chlorofyly, jako vhodné indikátory fyziologického stavu rostlin (Fernández-Marín et al. 2019; Streb, Aubert, a Bligny 2003). Zde má pak dlouhodobé vystavení intenzivnímu ozáření vliv na deepoxidaci xantofylového cyklu, což ovlivňuje efektivitu PSII (Fernández-Marín et al. 2019; Pfundel 1998). Dalším takovýmto indikátorem fyziologického stavu je poměr chlorofylů ku celkovým karotenoidům (Chl/Car). Poměr Chl/Car se ovšem může měnit, a to například s nadmořskou výškou, nebo zeměpisnou šířkou. To bylo pozorované například u uralské stepní vegetace, kde docházelo k výraznému snižování poměru Chl/Car podél gradientu severní šířky (Ivanov et al. 2013). Je zde patrná pozitivní korelace mezi vyšší nadmořskou výškou, vyšší severní šířkou a vyšším obsahem karotenoidů. Důvodem je pravděpodobně úroveň rozptylu světla, kdy v oblastech blíže k pólům a výše položeným je více zastoupené modré spektrum fotosynteticky aktivní radiace (PAR). V chloroplastu se tak zvyšuje obsah karotenoidů, které v tomto spektru světlo absorbují (R. H. Grant 1997; Ivanov et al. 2013; Popova, Maslova, a Popova 1989) a tím pádem dochází k poklesu poměru Chl/Car.

3.1.2. Obsah fenolických látek

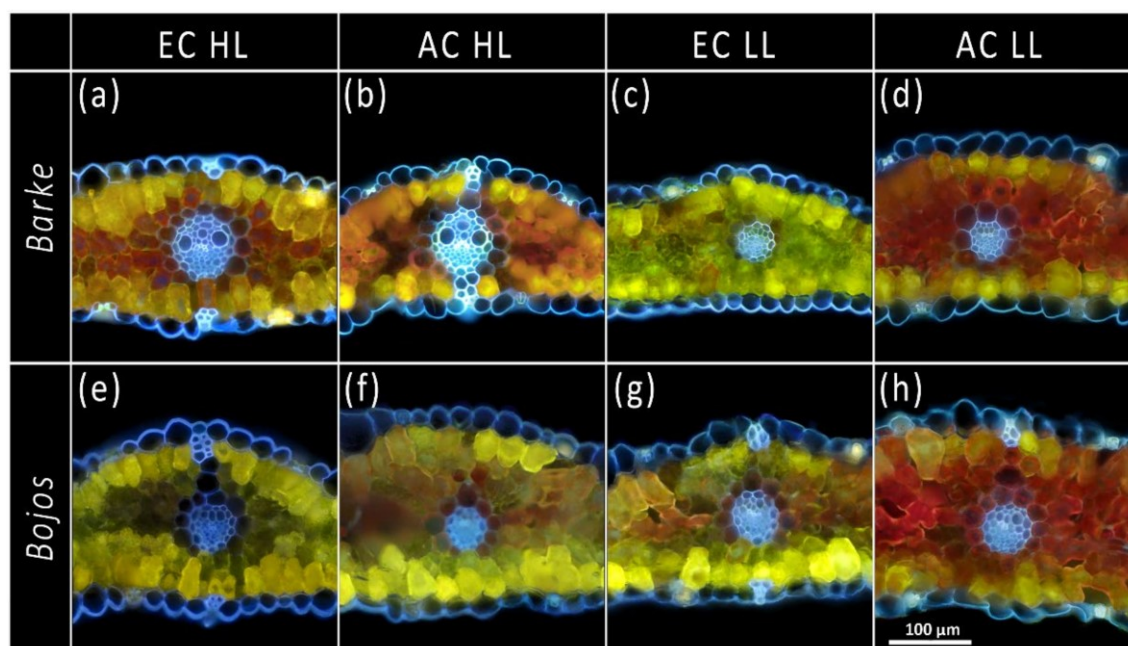
Fenolické látky jsou nejpočetnější sekundární metabolity rostlinné říše, které lze rozdělit do osmi skupin – fenolové kyseliny, taniny, deriváty kumarinu, flavonoidy, isoflavonoidy, prenylované flavonoidy, deriváty stilbenu a ostatní fenolové látky (Dai a Mumper 2010). (citace). Celkem je těchto látek známo přibližně přes osm tisíc. V rámci vlastní práce jsem analyzoval pouze celkový obsah rozpustných fenolických látek v listech trav, bez následné identifikace jednotlivých fenolických látek. Celkový obsah rozpustných fenolických látek je totiž možné detekovat spektrofotometrickou metodou, která je mnohem finančně i přístrojově dostupnější ve srovnání s metodou zjišťování obsahu a zastoupení jednotlivých fenolických látek pomocí HPLC („high-performance liquid chromatography“).

Tyto látky jsou tvořeny aromatickým jádrem s jednou či více hydroxylovými skupinami. Jejich význam pro rostlinu je v zásadě dvojího charakteru. První význam fenolických látek je ochranný, neboť jsou významnou skupinou zhášeců volných radikálů, které se tvoří při různých stresech, např. v důsledku UV záření. Mohou také pomoci ochraně rostlin před parazity, patogeny nebo herbivory. Druhý jejich význam je spíše pro interakci rostliny s okolním prostředím a jeho biotickými složkami. Fenolické látky se totiž projevují vůní, chutí nebo barevně, což může přilákat například opylovače nebo roznašeče semen. Největší skupinu fenolických látek tvoří flavonoidy a jejich deriváty. Jsou tvořeny dvěma aromatickými jádry propojenými třemi uhlíky. Jejich strukturní a funkční vlastnosti



Obrázek 6 - Příklady derivátů flavonoidů se substituenty, díky kterým mají své charakteristické vlastnosti a funkce. Převzato z <https://web.vscht.cz/~koplikr/Rostlinn%C3%A9%20fenoly%20a%20flavonoidy.pdf>.

jim pak určuje konkrétní substituent, (Obrázek 6) (Martens, Preuß, a Matern 2010). Flavonoidy mají velkou řadu funkcí u rostliny, účastní se například ochrany před patogeny, herbivory nebo mohou zastávat funkci antioxidantů tedy zhášeců volných radikálů.



Obrázek 7 - Příčné řezy listů (*H. vulgare*), ukazující vysoký obsah flavonoidů v buňkách mezofylu, především pak v blízkosti vrstvy buněk epidermálních. Vzorky byly ošetřeny Naturstoffovým činidlem A, fotografie byly pořízeny při 100x zvětšení pod UV světlem. Žlutá barva indikuje přítomnost flavonoidů v buňkách mezofylu. Řezy listů byly provedeny na dvou kultivarech ječmene – Barke a Bajos. Tyto kultivary byly po dobu čtyř týdnů kultivovány v prostředí se zvýšenou koncentrací CO_2 - (EC), neupravenou koncentrací CO_2 - (AC), zvýšenou ozářeností UV zářením A (HL) a neupravenou intenzitou ozářeností UV A zářením - (LL). Převzato od (Hunt et al. 2021).

Flavonoidy jsou například i součástí signálních exudátů kořenů rostliny a přispívají tak k navazování symbiotických interakcí kořene rostlin s dusík fixujícími bakteriemi v rhizosféře (Dakora, Joseph, a Phillips 1993; Recourt et al. 1992). Velmi významně se flavonoidy podílejí na ochraně před UV zářením (Grace 2005). Flavonoidy mají svá absorpční maxima mezi 250-270 nm a mezi 335-360 nm, díky čemuž jsou schopné absorbovat části UV záření. Rostliny se tak jejich syntézou a akumulací v epidermálních buňkách, chrání před dopady nadměrného ozáření UV například ve vysokohorských oblastech (B. Liang et al. 2006; Winkel-Shirley 2002). Výskyt flavonoidů, nemusí být vždy v epidermálních buňkách rostliny, jako je tomu například u jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba* L.) (Li et al. 2018). Namísto epidermálních buněk může docházet k akumulaci flavonoidů v buňkách mezofylu (Obrázek 7), jak je možné pozorovat například u dvou kultivarů ječmene obecného (*Hordeum vulgare* L.) Barke a Bajos (Hunt et al. 2021).

Další traviny, u kterých se UV protektivní flavonoidy vyskytují ve zvýšené míře, jsou například dva druhy metlice (*D. antartica*), (*D. borealis*) a třtina křovištní (*C. epigeios*). U těchto trav došlo ke zvýšení obsahu flavonoidů orientinu a luteolinu při dlouhodobém

vystavení zvýšené ozáření UV-B zářením (Staaïj et al. 2002). Další druhy flavonoidů, které lze najít u třtiny křovištní jsou apigenin, cinarosid nebo rutin (Hiraoka et al. 1987; Kislichenko, Burlaka, a Karpyuk 2013). U metlice antarktické je možné dále identifikovat UV protektivní flavonoid isoswertisin jehož absorpční spektrum se nachází v rozmezí 350-353 nm (Lütz, Blassnigg, a Remias 2008; Webby a Markham 1994).

Ultrafialové záření UV-B celkově stimuluje metabolismus fenyylpropanoidů kdy dochází k syntéze flavonoidů, taninů a ligninu (Beggs a Wellmann 1994). Taniny neboli třísloviny jsou hořké, díky čemuž jsou nechutné například pro herbivory, zároveň mohou fungovat jako ochrana před hmyzem (Kubalt 2016; Mueller-Harvey 2001). Horší stravitelnost pro herbivory může představovat i lignin v listech trav, jehož obsah se v listech u třtiny křovištní pod dlouhodobým vystavením UV-B záření také zvyšuje. Degradace ligninu je energeticky velice náročná a většina druhů toho není schopná, čímž se pro ně stává nestavitelný (Ralph, Lapierre, a Boerjan 2019; Rozema et al. 1997). Zvýšená syntéza taninů a ligninu díky působení UV-B záření může vést k narušení trofických vztahů v ekosystémů mezi rostlinou, herbivory nebo i narušení dekompozičních procesů (Paul et al. 1997; Zepp, Callaghan, a Erickson 1995). Narušení vztahů v ekosystému v důsledku dlouhodobého ozáření UV-B zářením můžeme pozorovat například u arbuskulární mykorhizy s třtinou křovištní a ostřicí písečnou (*Carex arenaria* L.). Zde byl pozorován výrazný úbytek arbuskulí v buňkách kořenů trav, a tedy snížení schopnosti výměny živin mezi rostlinou, houbou a prostředím. Pravděpodobnou příčinou je zvýšená tvorba právě ligninu a taninů v důsledku ozáření UV-B zářením a změna složení kořenových exudátů (Rozema et al. 1997; Staaïj et al. 2001).

Mimo jiné fenolické látky, jsou u rostliny syntetizovány fytoalexiny, které mají obranou funkci před patogeny. U modelového organismu huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana* L.), je syntéza fytoalexinů regulovaná prostřednictvím přítomnosti patogenních elicitorů. V případě jejich přítomnosti dochází k zastavení syntézy flavonoidů a ke spuštění syntézy fytoalexinů (Schenke, Böttcher, a Scheel 2011). Elicitory, látky produkované patogenem, indikují syntézu nízkomolekulárních látek, včetně zmiňovaných fytoalexinů. Fytoalexiny jsou pro patogeny toxické, dokáží je usmrtit, nebo zpomalit či zastavit jejich další rozrůstání v rostlinném těle (Dixon 1986; Ebel 1986).

3.1.3. Obsah antokyanů

Antokyaniny jsou velmi početnou skupinou sekundárních metabolitů patřící mezi flavonoidy. Jsou to ve vodě rozpustná rostlinná barviva, jejichž barva závisí na hodnotě

pH. Při kyselém pH mají antokyany barvu červenou, v zásaditém prostředí mají pak barvu modrou. Krom barevnosti jsou antokyany pro rostlinu velmi významné jako antioxidanty (Holton a Cornish 1995; Tanaka, Sasaki, a Ohmiya 2008). Antioxidační funkce antokyanů, spolu s flavonoidy, je pro rostlinu velice důležitá, kvůli ochraně fotosyntetického aparátu před radioaktivními formami kyslíku (ROS), které mohou vznikat například při nadměrném světelném ozáření (Agati et al. 2012).

U jedné traviny z vybraných druhů v rámci mé diplomové práce – třtiny chloupkaté, je patrná přítomnost antokyanů díky fialovému zbarvení jejího listoví. Na základě toho lze předpokládat dlouhodobé působení stresového faktoru vysoké ozářenosti UV-B zářením na rostliny a jejich adaptace na něj (Agati et al. 2012; Gould 2004; Grifoni et al. 2016). Lena Hunt, Ph.D. studentka a členka týmu laboratoře prof. J. Albrechtové, se zabývala anatomickou strukturou listu všech 4 druhů travin odebraných na stejných stanovištích. Na Obrázku 8 je možné vidět příčné řezy listem zhotovené na ručním mikrotomu, kde je vidět (Obrázek 8 D a E) přítomnost červených antokyanů ve vrstvě mezofylových buněk sousedících se spodní pokožkou listu právě u třtiny (*C. villosa*).

Krom velmi značného poškození a snížení efektivity fotosyntetického aparátu se u třtiny chloupkaté a třtiny rákosovité (*Calamagrostis arundinacea* L.Roth.) negativně projevil vliv UV-B záření na snížení vodivosti průduchů, a tedy omezení výměny plynů (Urban et al. 2006). Ve vysokohorském prostředí je riziko ozářenosti UV zářením



Obrázek 8 - Příčné řezy listů trav: (A) - *Nardus stricta*, (B) - *Deschampsia cespitosa*, (C) - *Molinia caerulea* (polovina listu), (D) - *Calamagrostis villosa* (polovina listu), (E) - detail s červeně zbarvenou vrstvou mezofylových buněk sousedících s abaxiální stranou pokožky listu. Příčné řezy byly zhotovené na ručním mikrotomu, šířka řezů 70-80 μm, zvětšení 20x, světlé pole. Úsečky odpovídají měřítku 0,5 mm Převzato od Leny Hunt, která je autorem mikrofotografií, nepublikováno, manuskript v přípravě.

v podstatě nevyhnutelné (Schmucki 2002). Proto zde byl předpoklad vysokého obsahu antokyanů u vysokohorského druhu třtiny (*Calamagrostis effusa* (Kunth) Steaud),

chránících před UV-A a UV-B zářením. Výsledky studie ovšem ukázaly, že ochrana antokyanů u třtiny před UV-A zářením je spíše průměrná a ochrana před UV-B zářením podprůměrná oproti jiným srovnávaným druhům v rámci horského ekosystému v Kolumbii (Mejía-Giraldo et al. 2016). Oproti tomu u antarktického druhu metlice (*D. antartica*) se ukázala zvýšená transkripce genů pro syntézu chalkonů pod dlouhodobým vystavení ozáření UV zářením. Chalkony jsou klíčové pro syntézu flavonoidů a jejich derivátů, jako jsou například právě antokyany (Cuadra et al. 2020; Dao, Linthorst, a Verpoorte 2011).

3.2. Biofyzikální funkční znaky listoví

Biofyzikální funkční znaky listoví nám ukazují, jakým způsobem je ovlivňován růst a vývoj rostliny interakcemi s okolními fyzikálními, chemickými a biologickými znaky prostředí. Na základě těchto interakcí a reakcí na ně, lze následně hodnotit fyziologický stav rostliny skrze funkční znaky listoví. V rámci mé diplomové práce jsem se zaměřil na obsah vody v listoví u vybraných druhů trav, která odpovídá dostupnosti vody v prostředí v době odběru vzorků.

3.2.1. Obsah vody

Voda je obecně uznávána jako esenciální sloučenina pro existenci života, jaký dosud známe. V rostlinném těle se voda účastní všech fyziologických procesů, k nejdůležitějším patří transport minerálních a dalších organických látek rozpustných ve vodě, fotosyntéza nebo transpirace, kdy dochází k ochlazování povrchu rostlin a jejich okolí. Proto je nedostupnost vody v prostředí pro rostlinu zcela kritická a negativně se projevuje na jejím fyziologickém stavu.

Jednou z reakcí na deficit vody je snížení vodivosti průduchů až jejich uzavření a zamezení tak úniku vody z rostliny. Snížení vodivosti, nebo i uzavření průduchů se negativně projeví na snížení míry dostupnosti CO₂ pro proces fotosyntézy (Albert et al. 2011). Při dlouhodobém působení sucha dochází ke snížení aktivity fotosyntetického aparátu a akumulace volných elektronů. Tento přebytek elektronů pak vede k nerovnováze redoxní rovnováhy v rostlině, což vede k zvýšenému výskytu ROS, které poškozují rostlinné buňky (Gill a Tuteja 2010).

Negativní vliv sucha byl pozorován například u třtiny křovištní (*C. epigejos*). V rámci studie byla srovnávána produkce biomasy mezi suchým rokem a rokem, kdy byl dostatek vody. V suchém roce, oproti tomu vlhkému, došlo u třtiny k výraznému poklesu produkce biomasy, zároveň byla pak velká část tvořena nekromasou (Fiala, Tůma, a Holub 2011). Výrazný úbytek biomasy během suchých let se projevil i u smilky tuhé (*N. stricta*). Smilka

patří k pomalu rostoucím druhům, proto se pro ni stává sucho a jeho vliv velmi nebezpečným, co se týče schopnosti kompetice s okolními druhy (Johnson et al. 2011; Oddi et al. 2020). Antarktický druh metlice (*D. antarctica*) se musí vzhledem k nedostupnosti kapalné vody krom chladu vypořádat i se suchem. Jak se ukázalo, tak jedním z možných mechanismů snižování dopadů nedostatku vody, je akumulace rafinózy a sacharidů rafinózové řady (Cui et al. 2020).

Negativní vliv sucha na rostliny je významný a vzhledem k probíhající změně klimatu bude tento tlak pouze silnější. Sucho má vliv nejen na rostlinu samotnou, ale i na celé společenství, kdy může výrazně ovlivnit i schopnost kompetice s ostatními druhy.

3.3. Strukturální funkční znaky listoví

Vybrané strukturální funkční znaky listoví – index listové plochy („leaf area index“ - LAI) a specifická listová plocha („specific leaf area“ - SLA), jsou znaky, na základě kterých je možné hodnotit fyziologické parametry rostliny jako je například produkce biomasy.

3.3.1. Specifická listová plocha (SLA) a Index listové plochy (LAI)

Hodnota specifické listové plochy se vypočítává jako listová plocha na jednotku suché hmotnosti. Hodnota SLA odráží, do jaké míry jsou pro rostlinu dostupné zdroje, jejichž přísun souvisí s její primární produkcí. Proto lze pozorovat u rostlin s vysokou hodnotou SLA i vysokou produktivitu, opačně pak u rostlin s nízkou hodnotou SLA nízkou produktivitu (Grime et al. 1997; Wilson, Thompson, a Hodgson 1999). Souvislost zde můžeme vidět i v rámci stanovišť, kde například rostliny s nízkou hodnotou SLA prosperují lépe v prostředí chudém na živiny oproti rostlinám s vysokou hodnotou SLA (Coley, Bryant, a Chapin III 1985; Grime et al. 1996).

Index listové plochy (LAI) udává míru olistění v zápoji, kterou lze vyjádřit jako velikost listové plochy na jednotku zemské plochy, tedy hustotu vegetačního pokryvu zemského povrchu. Index lze aplikovat v různě velkém měřítku od jednotlivých rostlin, přes ekosystémy až třeba po území o rozloze kontinentů. Díky tomuto širokému měřítku se LAI využívá v mnoha fyziologických, klimatologických nebo biogeochemických studiích a modelech (Asner et al. 1998). U biomů můžeme pozorovat rozdílné hodnoty LAI, kdy například pouště či tundra mají LAI hodnoty velmi nízké (0,9-1,3), oproti tomu v běžném zdravém temperátním lese mohou být hodnoty LAI až šestkrát vyšší (5,1-6,7) (Asner, Scurlock, a Hicke 2003).

Příklady změn SLA a LAI v rámci stanovišť byly pozorovány například na třtině chloupkaté (*C. villosa*), která byla studovaná na třech primární produkci odlišných stanovištích a to v zápoji lesa, na pasece a na holině (Pyšek 1991). Rozdílné hodnoty LAI byly pozorovány mezi lesem a zbylými stanovišti, kdy v lese byly hodnoty nižší. U SLA byly pak hodnoty nižší, téměř poloviční, u rostlin rostoucích na holině oproti ostatním dvěma stanovištím (Pyšek 1991). Hodnota SLA se ukázala užitečná například při vyhodnocování různých modelů managementu pastvin v alpské oblasti (Rossi et al. 2020). Zde se nachází luční druhy alpské vegetace jako je například smilka tuhá (*N. stricta*), chlupáček zední (*Hieracium pilosella* L.), ostrice vřdyzelená (*Carex sepmevirinis* Vill.) nebo třeslice prostřední (*Briza media* L.). Pomocí SLA, jako jednoho z ukazatelů, při využití dálkového průzkumu vegetace, lze říct, jaký způsob managementu je vhodné zvolit pro zachování rozmanité biodiverzity (Cadotte, Carscadden a Mirotnick 2011; Rossi et al. 2020).

3.4. Fyziologické funkční znaky listoví

Fyziologické funkční znaky listoví, které jsou nejčastěji u rostlin zkoumány, se týkají procesů a mechanismů, kterými rostlina interaguje s okolním prostředím. Tyto nejčastěji zkoumané procesy jsou fotosyntéza a její efektivita, minerální výživa, stresové reakce nebo vodní režim rostliny. V rámci mé diplomové práce jsem se zabýval u vybraných druhů trav efektivitou primární fáze fotosyntézy, a jejího potenciálního vlivu na vzájemnou konkurenceschopnost (Kempała-Bąba a Goltsev 2016).

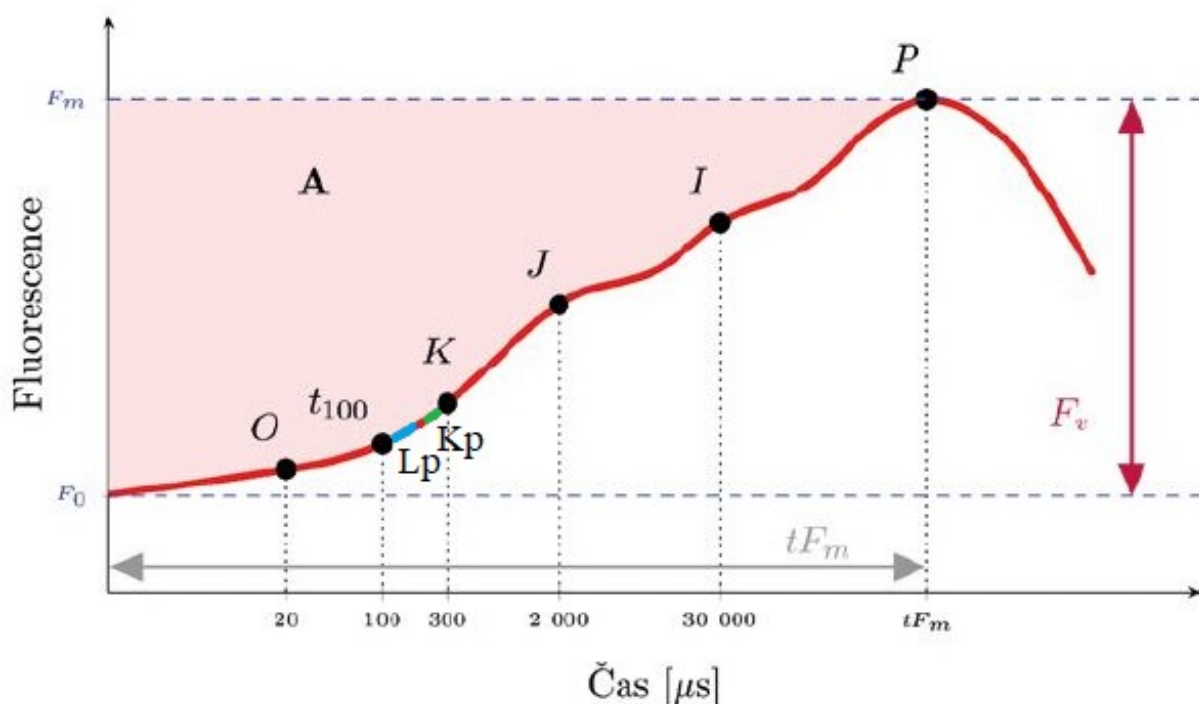
3.4.1. Efektivita PSII – rychlá kinetika fluorescence chlorofylu

Při dopadu světelného záření na fotosyntetický aparát rostliny, dochází k jeho zachycení pigmenty. Energie dopadajícího záření je následně využita fotochemickými procesy nebo je vydaná zpět do prostředí nefotochemickými procesy jako je konverze na teplo nebo emise záření o delších vlnových délkách a nižší energii. Pomocí karotenoidů tak dochází k disipaci energie ve formě tepelného, infračerveného záření v rámci xantofylového cyklu, jak již bylo dříve popsáno v kapitole 3.1.1.2. Molekuly chlorofylu jsou schopné část přebytečné energie vyzářit pomocí fluorescence ve formě červeného záření o delších vlnových délkách (Crofts, Wraight, a Fleischmann 1971; Jacques 1998).

Fotosystém II (PSII) je pigment-proteinový komplex, který je součástí fotochemických procesů, nacházející se v membráně tylakoidů. V membráně má PSII funkci jako oxidoreduktáza, která oxiduje vodu za vzniku kyslíku a uvolnění protonů vodíku, které následně tvoří protonový gradient podstatný pro tvorbu ATP. Redukční funkce PSII

spočívá v redukci plastochinonu na plastochinol, čímž dochází k uvolnění elektronu využitého ve zbytku fotosyntetického řetězce (McEvoy a Brudvig 2006).

Efektivitu PSII lze měřit použitím různých fluorimetrů včetně kapesního Fluoropenu firmy PSI (Photon Systems Instruments; <https://psi.cz/>) použitého v této práci (Kapitola 4.8.). Na temnotně adaptovaných listech se po ozáření saturačním pulzem světla měří rychlá kinetika fluorescence chlorofylu, která je zobrazená formou takzvané OJIP křivky (Obrázek 9). Na tomto obrázku 9 je možné vidět charakteristickou změnu fluorescence chlorofylu, jehož reakční centra PSII byla vystavena intenzivnímu a krátkodobému pulsu záření. Během tohoto pulsu dojde k nárazovému zvýšení fluorescenční aktivity chlorofylu. Po určitém čase tato fluorescenční aktivita vrcholí, když dochází k nasycení reakčních center PSII (Linda et al. 2019). Z naměřených hodnot OJIP křivky lze stanovit široké spektrum parametrů, které vypovídají o různých krocích primární fáze fotosyntézy



Obrázek 9 - Vysvětlivky ke značkám na obrázku převzato a upraveno dle (Linda et al. 2019):

- **F0** – fluorescence chlorofylu při nízkém osvětlení, tzn. při úrovni osvětlení, která ještě neiniculuje proces fotosyntézy
- **Fm** – maximální fluorescence chlorofylu, tj. při plném nasycení Fotosystému
- **Fv** – variabilní fluorescence, vypočítaná jako $F_m - F_0$
- **tFm** – čas potřebný k dosažení F_m
- **O** – úroveň fluorescence v čase 20 μs
- **t100** – úroveň fluorescence v čase 100 μs
- **K** – úroveň fluorescence v čase 300 μs
- **J** – úroveň fluorescence v čase 2 000 μs
- **I** – úroveň fluorescence v čase 30 000 μs
- **P** – maximální úroveň fluorescence, $P = F_m$
- **A** – plocha nad fluorescenční křivkou
- **Lp** – L pásmo nacházející v čase 100 – 200 μs (modrá barva)
- **Kp** – K pásmo nacházející se v čase 250 – 300 μs (zelená barva)

(Strasser, Srivastava, a Tsimilli-Michael 2000). Často používanými parametry ve stresové fyziologii a ekofyziologii jsou například maximální kvantový výtěžek PSII (F_v/F_m) a relativní nárůst fluorescence mezi I a P fázemi OJIP křivky (ΔV_{ip}), vypovídající o efektivitě fotosyntetického aparátu (Bussotti et al. 2020; Strasser a Stirbet 2001). Je také možné stanovit parametry odpovídající dílčím částem celé křivky, jako je například K pásmo, parametr, který je ovlivňován stresovými faktory spojenými s nadměrným ozářením (Grifoni et al. 2016; Srivastava et al. 1997).

Nárůst fluorescence v L pásmu, nacházející se v čase měření 100 – 200 μs , nám může například poskytnout informaci o velikosti světlosběrných antén nebo konektivitě reakčních center PSII (Oukarroum et al. 2007; Merope Tsimilli-Michael a Strasser 2013). Nárůst hodnot fluorescence v L pásmu, vypovídá o narušení konektivity antén, které bylo pozorováno například u třtiny křovištní (*C. epigejos*) vystavené nadměrnému slunečnímu ozáření a vysoké teplotě (Kompała-Bąba et al. 2021). Inhibiční vliv teplotního stresu rostlinou se projeví v oblasti O-J v rámci K pásma, které se nachází v čase měření 250 – 300 μs (Lazár 2006; Oukarroum et al. 2007). Zvýšená teplota totiž způsobuje, mimo jiné, inhibici komplexu vyvíjejícího kyslík (OEC – Oxygen evolving complex) (Kalaji et al. 2016; Lazár a Pospíšil 1999).

Pozitivní reakce v K pásmu byla u třtiny křovištní také pozorována (Kompała-Bąba et al. 2021). Zvýšená teplota se ovšem nemusí negativně projevit na efektivitě PSII zákonitě vždy. U antarktického druhu metlice (*D. antarctica*), která má své teplotní optimum mezi 13-19 °C, nedošlo k poškození nebo snížení efektivitě PSII při vystavení teplotám až 35 °C. Důvodem odolnosti k teplotním výkyvům u tohoto druhu metlice se ukázala vysoká aktivita antioxidantních enzymů, které chrání PSII před oxidativním stresem (Cortés-Antiquera et al. 2021; Tognetti, Muhlenbock, a Van Breusegem 2012; Q.-L. Wang et al. 2018). Adaptace na výkyvy teploty se ukázala i u smilky tuhé (*N. stricta*) a metličky křivolaké (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.), které také patří mezi horské druhy. Fotosyntetická aktivita u těchto dvou druhů zůstávala neměnná během simulování snížené teploty. Těmito podmínkám jsou rostliny běžně vystavovány z počátku vegetačního období, kdy nemusí být například zcela rozmrzlá půda (Göbel et al. 2019).

Dalšími měřitelnými faktory, které mohou být ovlivněny působením stresu, související s efektivitou PSII jsou hustota reakčních center (RC/CS_0) a velikost anténního komplexu kolem reakčního centra PSII (ABS/RC) (Pan et al. 2011; Strasser a Stirbet 2001; Tsimilli-Michael a Strasser 2013). Faktor ABS/RC je vypočítáván jako poměr celkového množství

zachycených fotonů reakčními centry molekul chlorofylu ku celkovému počtu aktivních reakčních center, díky tomu je možné získat informaci o efektivní velikosti anténního komplexu PSII (Gomes, da Luz, dos Santos, Batitucci, et al. 2012; Mehta, Allakhverdiev, a Jajoo 2010). Vyšší hodnoty ABS/RC pak značí větší velikost anténního komplexu, který může být způsoben například pozitivním efektem mykorhizy (Tsimilli-Michael et al. 2000). Opačná změna poměru ABS/RC, tedy při snížení hodnoty ABS/RC, může být vyvolaná například stresem z nedostatku vody (Gomes et al. 2012). Hustota reakčních center může být negativně ovlivněna například vysokou teplotou během letních měsíců, kdy s rostoucí teplotou se snižuje pravděpodobnost zachycení fotonů reakčním centrem PSII (ΦP_0) a tak se tedy snižuje i RC/CS₀ (Bussotti 2004; Chen a Cheng 2009).

4. Metodika

4.1. Terénní výzkum

Součástí projektu MŠMT – Inter-Action LTAUSA18154, byl nezbytný terénní výzkum, v rámci, kterého probíhaly odběry vzorků a měření vybraných parametrů *in situ*, který měl na starosti tým paní prof. Albrechtové, jehož jsem součástí. V rámci úkolů týmu paní prof. Albrechtové jsem se účastnil terénních výzkumů a odebírání vzorků listové trav, které jsem měl na starosti následně laboratorně zpracovat a zanalyzovat. Porovnání sezonní dynamiky vybraných znaků listové čtyř studovaných druhů trav bylo součástí výzkumu projektu MŠMT – Inter-Action LTAUSA18154; porovnání vybraných znaků listové třtiny v závislosti na druhu zápoje byla specifická úloha mé diplomové práce. Druhý tým, se kterým jsme úzce spolupracovali, byl tým paní docentky Lucie Kupkové z katedry aplikované geoinformatiky a kartografie, který měl na starosti dálkový průzkum lokality, v rámci kterého byly pořizovány hyperspektrální (HSP) snímky oblasti terénního výzkumu.

4.2. Lokalita terénních odběrů

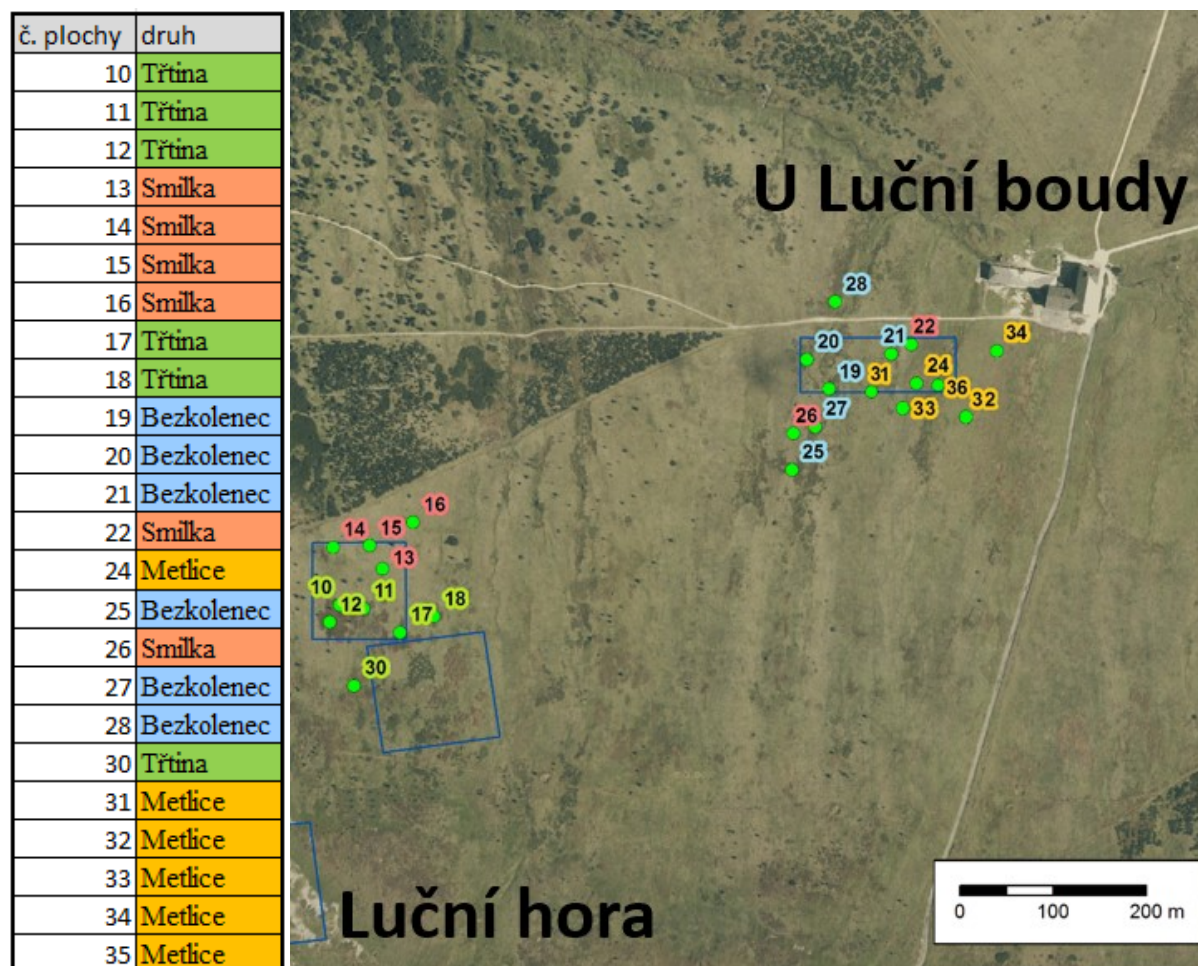
Pro odběr vzorků listové studovaných travin pro laboratorní zpracování a měření *in situ* byla vybraná lokalita u Luční boudy v Krkonošské alpínské reliktní tundře. V jejím okolí se nachází pro tundru typické dominantní travní společenství a dochází zde i k expanzi některých travních druhů, jako je třtina chloupkatá nebo bezkolenec modrý, na úkor doposavad převažujícího zápoje smilky tuhé. Nachází se zde i oblasti s dominantním zápojem metlice trsnaté, která je také typickou travinou vyskytující se v Krkonošské tundře. Lokalita u Luční boudy byla tedy vhodná pro ověřování stanovených hypotéz díky výskytu zkoumaných druhů, blízkosti jednotlivých oblastí, a i svojí přístupností díky existenci dopravní infrastruktury – pro potřeby terénních odběrů jsme měli zajištěnou povolenku na vjezd k Luční boudě od Správy KRNAP. Travinné zápoje, na níž se vyskytovaly jednotlivé plochy pro odběr vzorků a terénního měření *in situ*, se nachází mezi Luční boudou a Luční horou, jejíž vrchol se nachází v 1555 m. n. m..

Luční bouda se nachází v nadmořské výšce 1410 m. n. m. v Krkonošské tundře na souřadnicích GPS 50°44'3,87'' s. š. a 15°41'48,92'' v. d.. Díky přítomnosti meteorologické stanice na Luční boudě jsou k dispozici data o lokálním podnebí, která poukazují na extrémní podmínky prostředí a stresové faktory, se kterými se musí místní vegetace vypořádat. Z dat ČHMÚ můžeme zjistit roční průměrné hodnoty meteorologických parametrů, jako je průměrná teplota, či průměrný úhrn srážek v roce

2020 (Tabulka 1), v porovnání například s Pecí pod Sněžkou, kde se nachází nejbližší meteorologická stanice pod alpskou hranicí lesa ve výšce 816 m. n. m. na území České republiky. Pro porovnání jsou v tabulce uvedena i data z Pražského Klementina, nejstarší meteorologické stanice v České republice nacházející se v nadmořské výšce 191 m. n. m..

Faktor (roč. prům.)	Luční bouda	Pec pod Sněžkou	Praha, Klementinum
Teplota	2,6 °C	4,6 °C	9,7 °C
Úhrn srážek	91 mm	110 mm	39 mm
Sněhová pokrývka	154 dní	132 dní	27 dní
Sluneční svit březen–říjen	147 hod/měs	150 hod/měs	138 hod/měs

Tabulka 1 - Srovnání průměrných hodnot lokálního podnebí Luční boudy, Pecí pod Sněžkou a Pražským Klementinem v roce 2020 (Portál ČHMÚ: Historická data: Počasí: Měsíční data: Měsíční přehledy pozorování (chmi.cz)).

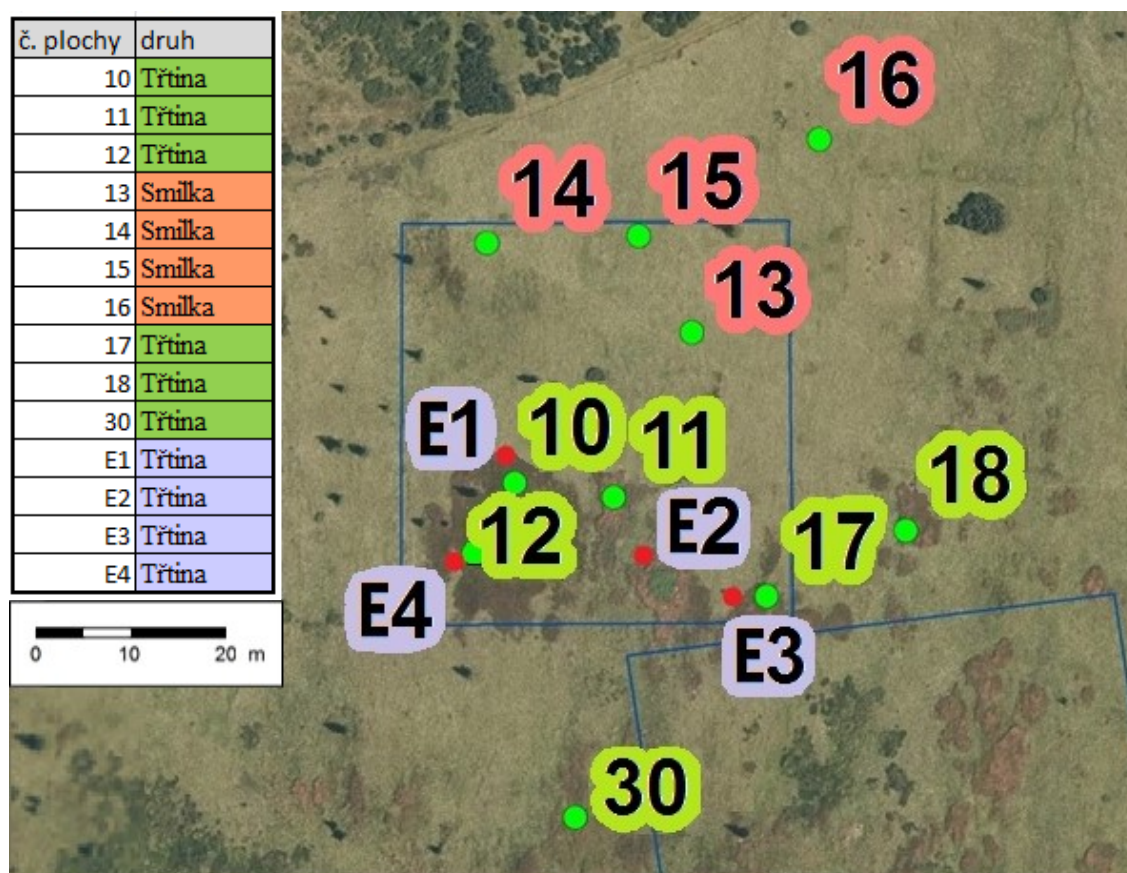


Obrázek 10 - Vyznačení ploch červenými značkami s expanzivními jednotkami třtiny chloupkaté do zápoje smilky tuhé.

Ve vybrané lokalitě bylo vytyčeno 24 ploch, na kterých docházelo k měření a odebírání vzorků. Na každé z těchto ploch se nacházel spojitý zápoj jednoho z výše uvedených druhů

trav, celkem pak bylo vždy vybráno 6 ploch pro jeden druh, (Obrázek 10). Plochy byly v lokalitě rozprostřeny nerovnoměrně, bez žádného vzorce, bylo je tedy třeba lokalizovat pomocí GPS souřadnic. Přibližně polovina ploch se nacházela v blízkosti Luční boudy, druhá polovina se nacházela blíže k Luční hoře.

Mezi plochami zápoje třtiny u Luční hory, byly vytyčeny další 4 plochy (Obrázek 11), které sloužily k měření a odebírání vzorků expanzních jednotek třtiny do zápoje smilky. Tyto plochy byly vybrány tak, aby zde bylo možné ověřit hypotézu invazních jednotek (Kompala-Bába a Goltsev 2016). Na těchto plochách se nacházel dominantní zápoj smilky tuhé sousedící se zápojem třtiny chloupkaté, viz. (Obrázek 12). Z těchto sousedních ploch třtiny pravděpodobně dochází k expanzi jednotek třtiny do smilkového zápoje, který je tak postupně přerůstán. Na těchto plochách byla měřena kinetika fluorescence PSII a odebírány vzorky listů na stanovení obsahu antokyanů u pěti vzorků expanzních jednotek třtiny.



Obrázek 11 - Vyznačení ploch červenými značkami s expanzivními jednotkami třtiny chloupkaté do zápoje smilky tuhé.



Obrázek 12 - Roztroušení jedinci třtiny v dominantním zápoji smilky na fotce označení pruhem alobalu, který slouží k navození zatemnění před OJIP měřením rychlé fluorescence.

4.3. Odebírání vzorků a terénní měření *in situ*

Každá z vybraných ploch (Obrázek 10), byla zaměřena pomocí GPS geodetickým GNSS přístrojem Trimble R10 a označena orientačním kolíkem. Díky tomu bylo možné provádět opakované měření a odebírání vzorků během vegetačního období v řádu několika let stále ze stejných stanovišť. Na každé ploše byly nejprve vybrány listy pro měření OJIP testu pomocí fluorpenu, a byla u nich provedena temnostní aklimace (Kapitola 4.8., Obrázek 12). Poté byly na ploše odebírány vzorky listů trav pro stanovení biochemických znaků. Pro stanovení obsahu antokyanů byly odebírány dva vzorky na plochu, stejné množství vzorků se odebíralo i pro stanovení obsahu fenolických látek v listoví. Dále byly odebrány vzorky pro stanovení obsahu pigmentů (kapitola 4.4.). V roce 2020 bylo odebíráno devět vzorků na plochu, v roce 2021 bylo na plochu odebíráno vzorků pět. Další čtyři vzorky na plochu byly odebrány pro gravimetrické stanovení obsahu vody.

Na jednotlivých plochách docházelo také k odebírání vzorků pro stanovení strukturálních znaků. Z plochy o velikosti 10x10 cm byla odebrána veškerá biomasa, která byla následně zpracována v laboratoři. Odebraná biomasa byla roztržena na čerstvou

biomasy a nekromasy. U čerstvé biomasy byla změřena plocha pomocí naskenování a programu ImageJ, následně pak byla po vysušení v sušárně (minimálně na 24 h při 60 °C) zvážena. Na základě naměřených hodnot byly stanoveny dva strukturální znaky vzorků – index listové plochy LAI (leaf area index - plocha listů vztažená na jednotkovou plochu půdy) a specifická listová plocha SLA (specific leaf area – plocha listu vztažená na jednotkovou hmotnost sušiny listu) (Chen a Black 1992; Wilson, Thompson, a Hodgson 1999).

4.4. Měření plochy listu

Odebírání listů trav probíhalo v terénu během terénních měření dalších parametrů porostu (výška porostu, zaměřování souřadnic). Bylo tedy třeba používat adekvátní metodiku a techniku k měření ploch listů odebíraných vzorků trav tak, aby se zabránilo zkreslení měření ploch. Toto zkreslení bylo způsobováno měřením s časovým odstupem od odebrání vzorku. Během opakovaných výjezdů bylo použito celkem čtyř postupů, jak docílit, pokud možno co nejpřesnějšího a uživatelsky jednoduchého změření plochy vzorků listů trav.

4.4.1. První metoda: použití manuálních měřících nástrojů

První metodou měření ploch bylo měření pomocí manuálních měřících nástrojů. K měření plochy vzorku bylo používáno posuvné měřítko, pomocí kterého se měřila délka a šířka listu, pro vypočtení jeho plochy. V případě například kapkovitého tvaru listu, byla šířka listu měřena ve třech úsecích listu a to v apikální, středové a bazální části. Výsledná naměřená hodnota šířky listu byla následně zprůměrována, vynásobena délkou listu a tak byla odhadnuta plocha listu.

4.4.2. Druhá metoda: fotografování s měřítkem a následná analýza obrazu

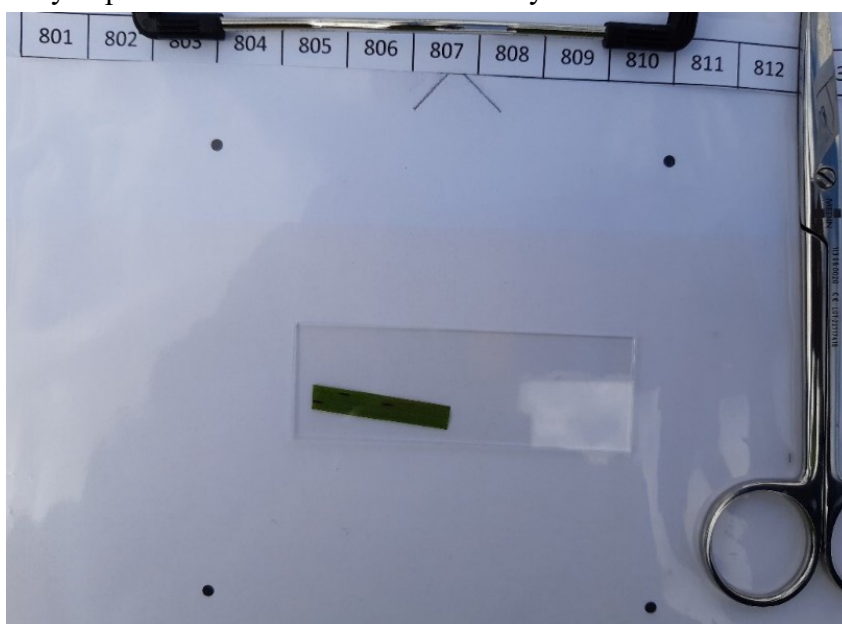
Při druhé metodě měření plochy listu byla použita podložka, magnety, krycí sklíčka, žiletky, měřítko, čísla vzorků a fotoaparát (Obrázek 13). Měření plochy probíhalo následovně. Odebraný kus listu trávy byl vložen mezi podložní sklíčka v kolmé pozici ku okraji. Pomocí magnetů bylo zabráněno pohybu sklíček. Žiletkou pak byly vzorky zarovnány s hranou podložního sklíčka. Takto připravené vzorky byly následně vyfoceny v kolmé pozici vůči podložce. Výsledkem byla fotografie několika vzorků najednou, přičemž každý vzorek měl přiřazeno identifikační číslo. Následně pak byla plocha listu spočítána za pomoci programu ImageJ.



Obrázek 13 - Pomůcka pro měření povrchu vzorku listu trav metodou fotografování s měřítkem a následná analýza obrazu

4.4.3. Třetí a čtvrtá metoda: využití mobilní aplikace LeafByte a čtvercového měřítka

Třetí metoda v řadě, která byla vyzkoušena během terénních měření, bylo měření pomocí aplikace LeafByte. Tato aplikace byla schopná změřit plochu listu na základě jeho položení na podložku s vyznačenými čtyřmi body do útvaru čtverce o délce strany 10 cm (Getman-Pickering et al. 2020). Jednotlivým snímkům pořízených skrz aplikaci bylo vždy manuálně přiřazeno identifikační číslo vzorku a po ukončení měření bylo možné tabulku s naměřenými daty exportovat ve formátu Excel tabulky.



Obrázek 14 - Snímek vzorku listu při použití čtvrté metody s využitím čtvercového měřítka 10x10 cm

Čtvrtá a poslední varianta metody měření plochy listu byla založena na třetí metodě, avšak již nebyla použita žádná mobilní aplikace pro měření plochy listu. Pro provedení metody bylo zapotřebí psací podložky s klipem, papír s vyznačenými čtyřmi body do tvaru čtverce o délce hrany 10 cm, fólie, podložní sklíčko, pásek s identifikačními čísly vzorků a fotoaparát. Výsledné fotografie (Obrázek 14) byl následně zpracován v programu ImageJ, pomocí kterého se změřila plocha jednotlivých vzorků.

4.5. Stanovení obsahu antokyanů

U odebíraných vzorků listů, odebraných během terénního měření byla za účelem stanovení obsahu antokyanů měřena plocha listu (Kapitola 4.4.). Extrahování antokyanů bylo prováděno pomocí okyseleného metanolu (Mancinelli a Walsh 1979). Vzorky listové přivezené z terénního měření byly nůžkami nastříhány do mikrozkušavek, pokud možno na co nejmenší segmenty (cca šířky 1-2 mm) pro úplné vyextrahování antokyanů. Následně byl ke každému vzorku přidán 1 ml extrakčního roztoku. Extrakční roztok byl připraven dle protokolu (Mancinelli a Walsh 1979) (Tabulka 2).

Roztok	Složení roztoku (10 ml)	pH
Extrakční roztok	9,8 ml MetOH + 0,2 ml H ₂ SO ₄	1

Tabulka 2 – Složení 10 ml roztoku pro extrakci antokyanů.

Vzorky byly následně umístěny na termoblok vyhřátý na 60 °C po dobu 5 minut. Poté byly vzorky zakryté před světlem a umístěny do lednice na 2 dny při teplotě 4 °C. Měření obsahu antokyanů bylo provedeno na spektrofotometru (Evolution 201, Thermo Scientific) při vlnových délkách 530 a 657 nm. Výsledné hodnoty jsou vyjádřeny jako absorbance při vlnové délce 530 nm vztažené na plochu listu.

4.6. Stanovení obsahu pigmentů

V průběhu terénního měření byly odebírány vzorky listů trav pro stanovení obsahu karotenoidů a fotosyntetických pigmentů chlorofylu A a B. U odebraných listů byla změřena plocha listu viz. Kapitola 4.4.. Vzorky listů trav byly nastříhány nůžkami pro lepší vyextrahování pigmentů. K nastříhaným vzorkům bylo následně přidáno 5 ml extrakčního roztoku dimethylamidu kyseliny mravenčí (Porra, Thompson, a Kriedemann 1989; Wellburn 1994). Vzorky byly následně zakryty před světlem a dány do ledničky na extrakci pigmentů po dobu jednoho týdne při teplotě 4 °C. Po uplynutí jednoho týdne bylo třeba vizuálně zkontrolovat, zda došlo k úplné extrakci pigmentů ze vzorků, tedy zda vzorky jehlic se jevíly bílé až průhledné v zeleně zbarveném extraktu. Pakliže došlo k úplné

extrakci pigmentů, byla u vzorků měřena absorbance na spektrofotometru (Evolution 201, Thermo Scientific) o vlnových délkách 480, 647, 664 a 750 nm. Absorbance při vlnové délce 750 nm zde sloužila jako kontrola udávající čistotu extraktu, kdy při hodnotách vyšších než $A_{750} = 0,006$ bylo nutné extrakt odstředit na centrifuze. Zbylé tři naměřené absorbance byly zkorigovány o naměřenou hodnotu při 750 nm. Výsledné koncentrace pigmentů byly vypočítány pomocí rovnic viz. Tabulka 3 (Lichtenthaler 1987).

Pigment	Rovnice	Jednotka
Chlorofyl A	$Ch_a = 11,65 * A_{664} - 2,69 * A_{647}$	µg/ml
Chlorofyl B	$Ch_b = 20,81 * A_{647} - 4,53 * A_{664}$	µg/ml
Karotenoidy	$C = (1000 * A_{480} - 0,89 Ch_a - 52,02 * Ch_b) / 245$	µg/ml

Tabulka 3 - Výpočet koncentrací pigmentů (Lichtenthaler 1987).

Výsledné koncentrace pigmentů pak byly vztaženy na jednotku plochy listu a vyjádřeny v jednotkách mg/m².

4.7. Stanovení obsahu fenolických látek

Během terénních měření byly odebírány vzorky listů trav do předvážených mikrozku mávek na stanovení obsahu fenolických látek. Listy trav byly následně sušeny při teplotě 65 °C po dobu sedmi dní. Po vysušení vzorků došlo k jejich homogenizaci pomocí kulového mlýnku (MM301, Retsch) a navážení sušiny. Hmotnosti vysušených vzorků se pohybovaly v rozmezí od 0,02 g do 0,12 g s mediánem 0,04 g.

Stanovení obsahu fenolických látek bylo provedeno s využitím činidla Folin-Ciocaltean (Singleton a Rossi 1965). Fenolické látky byly extrahovány pomocí 80 % metanolu během tří cyklů. Během jedné extrakce bylo možné extrahovat zároveň dohromady tři sady po osmi vzorcích z časových a kapacitních důvodu centrifugy.

Během prvního cyklu bylo k vzorkům přidáno po 4 ml 80 % metanolu. Vzorky pak byly následně umístěny do vodní lázně o teplotě 55 °C po dobu 30 minut. Poté byly vzorky přemístěny do odstředivky na dobu 5 minut při otáčkách 5000 rpm. Odstředěné vzorky byly následně dekantovány a celý cyklus byl následně dvakrát opakován. Druhý a třetí cyklus se lišil pouze menším množstvím metanolu, kdy bylo použito k extrakci pouze 3 ml. Celkový objem supernatantu po třech cyklech byl 10 ml.

Stanovení obsahu bylo prováděno spektrofotometricky, a to nejdříve po třech dnech od zahájení extrakce. Před měřením byly supernatanty pro jistotu odstředěny po dobu 5 minut při otáčkách 5000 rpm, aby se zabránilo znečištění. K přípravě vzorků před stanovením obsahu fenolických látek bylo kromě Folin-Ciocalteanu potřeba ještě dalších

tří roztoků (Tabulka 4). Roztoky mají různou dobu životnosti, a proto není vždy třeba připravovat všechny *de novo* s každým měřením. Během jednoho cyklu měření bylo možné měřit najednou celkem tři sady po osmi vzorcích z časové náročnosti na přesnost přípravy. Do jednotlivých zkumavek bylo odměřeno 0,5 ml vzorku a doředěno na objem 10 ml roztokem C. Roztok se vzorkem následně za občasného míchání 10 minut stál. Po uplynutí deseti minut bylo ke vzorku přidáno 0,2 ml činidla Folin-Ciocalteanu, který obarvuje fenolické látky od modra. Činidlo takto působilo za občasného míchání celkem 30 minut. U vzorků byla následně měřena na spektrofotometru (Evolution 201, Thermo Scientific) absorbance při vlnové délce 750 nm, přičemž některé vzorky bylo nutné ředit v poměru 1:1 nebo 1:2 s roztokem C.

Roztok	Složení roztoku	Trvanlivost
A	2 % (20 g/l) Na ₂ CO ₃ v 0,1 M NaOH (4 g/l)	1 měsíc
B	0,5 % CuSO ₄ x 5H ₂ O v 1 % vinanu sodnodraselném	1-2 roky
C	1 ml roztoku B v 50 ml roztoku A	1 den

Tabulka 4 - Příprava roztoků pro stanovení obsahu fenolických látek (Singleton a Rossi 1965).

Naměřené hodnoty absorbance pak byly přepočteny pomocí rovnice kalibrační křivky kyseliny gallové. Výsledné hodnoty jsou vyjádřeny jako poměr obsahu fenolických látek v sušině mg/g.

4.8. Stanovení kinetiky fluorescence PSII

Stanovení rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu A bylo prováděno během dlouhodobého průběžného měření dvěma přístroji typu fluorpen. V roce 2020 a dříve byly vzorky měřeny přístrojem typu fluorpen (FluorPen FP 100/S, Photon Systems Instruments – PSI Drásov), od roku 2021 jsou vzorky měřeny novějším modelem typu fluorpen (FluorPen FP 110/D, PSI Drásov). Parametry měření byly u obou přístrojů nastaveny totožně. Na každé ploše byla měřena kinetika fluorescence PSII na pěti vzorcích trav. U každého vzorku byla provedena temnostní aklimace po dobu 30 minut. Po uplynutí aklimační doby byl na vzorek pomocí fluorpenu vyslán saturační puls modrého světla o vlnové délce 455 nm s intenzitou 3000 $\mu\text{mol m}^2/\text{s}$. Měřené hodnoty byly snímány v intervalu od 10 μs do 2 s. Během snímaného intervalu probíhalo měření každých 10 μs do momentu 600 μs , následně každých 100 μs do momentu 14 ms, následně každou 1 ms do momentu 90 ms a nakonec každých 10 ms do momentu konce měření, tedy 2 s. Z naměřených hodnot byly odvozeny čtyři parametry, se kterými bylo pracováno v rámci diplomové práce. Vybrané fluorescenční parametry související s efektivitou

fotosyntetického aparátu rostlin jsou Fv/Fm, ΔV_{ip} , RC/CS₀ a ABS/RC, (Bussotti et al. 2020; Strasser a Stirbet 2001). Změny v K a L pásmu OJIP křivky reagující na stres způsobený teplotním stresem a suchem nebyly z časových důvodů analyzovány (Grifoni et al. 2016; Oukarroum et al. 2007; Srivastava et al. 1997).

4.8.1. FluorPen FP 100/S

Měření pomocí přístroje FluorPen FP 100/S probíhala do roku 2020 včetně, hardware fluorpeny se skládal ze samotného přístroje a klipsny pro uchycení listu, která je pevně součástí přístroje. Při příchodu na plochu byla temnostní aklimace listu provedena pomocí proužku alobalu přibližně o rozměrech 5x8 cm, kterým byl list zabalen. Aby se zabránilo osvětlení zatemnělé části listu, bylo potřeba provádět celé měření pod černou sametovou dekou nepropouštějící světlo. Celý proces, během kterého bylo potřeba dostat zatemnělou část listu mezi klipsnu a senzor fluorpeny, probíhal bez vizuálního kontaktu.

4.8.2. FluorPen FP 110/D

Fluorpen modelu FP110/D byl využit prvně při měření během roku 2021. Měření pomocí tohoto fluorpeny probíhalo metodicky stejným způsobem, jako se starším modelem v roky předešlé. Podstatným rozdílem u fluorpeny tohoto typu byly externí klipsny, pomocí kterých se prováděla temnostní aklimace. Fluorpen bylo možné do těchto klipsen zacvaknout, a po odstranění clony klipsny bylo možné provést měření fluorescence bez narušení osvětlením.

4.9. Statistická analýza

Veškerá data, získaná v rámci roku 2020 a 2021, byla postupně převedena do souhrnné tabulky vytvořené v programu Microsoft Excel. Data byla v souhrnné tabulce dále zpracovávána a upravována pro možnost jejich následného statistického zpracování. Analýza dat byla provedena v statistickém programu NCSS 9 Statistical Software. Pomocí hierarchické analýzy rozptylu s opakovaným měřením (repeated measures ANOVA) byl vyhodnocen efekt druhu, termínu měření (obojí fixní faktory) a jejich vzájemné interakce na všechny zjišťované znaky listů vybraných druhů trav v roce 2020. Jde o typ analýzy rozptylu, kdy jeden z faktorů je podřízený faktoru jinému. V tomto případě bylo hodnoceno vždy 6 ploch od jednoho druhu, tedy příslušnost k vzorkované ploše 2x2 m homogenního porostu každého druhu sloužil jako podřízený faktor pro druh. V jednotlivých termínech odběru pak byly čtyři studované druhy porovnávány mezi sebou pomocí vícenásobných srovnávacích testů. V případě normálního rozdělení dat byl použit Tukey-Kramerův test a v případě nenormálního rozdělení test Kruskal-Wallisův. Vícenásobné srovnávací testy

byly využity i pro porovnání vlivu části vegetačního období na vybrané znaky listové trav. Ve všech případech byla průkaznost vlivu sledovaných faktorů vyhodnocena na hladině pravděpodobnosti $\alpha = 0,05$, tedy při $p < 0,05$ byla zamítnuta nulová hypotéza o rovnosti daného parametru mezi druhy či termíny v sezoně.

Pro hodnocení dat získaných v srpnu 2021 byla použita analýza rozptylu jednoduchého třídění s fixním faktorem druhu a následně stejné vícenásobné srovnávací testy jako u dat z roku 2020. V případě hodnocení fluorescenčních parametrů souvislého a roztroušeného zápoje, byla z důvodu nekompatibility dat z různých modelů fluoropenu, použita analýza rozptylu jednoduchého třídění s fixním faktorem druhu zápoje pro rok 2020 a 2021 zvlášť.

5. Výsledky

5.1. Obsah chlorofylu

Vícefaktorovou analýzou rozptylu opakovaných měření byla hodnocena změna v obsahu chlorofylu u jednotlivých druhů trav v průběhu vegetačního období. Na základě hierarchické analýzy rozptylu se ukázal jako statisticky významný faktor druh trávy a interakce druhu a data odběru na obsah chlorofylu s hodnotou $p < 0,05$ (Tabulka 5).

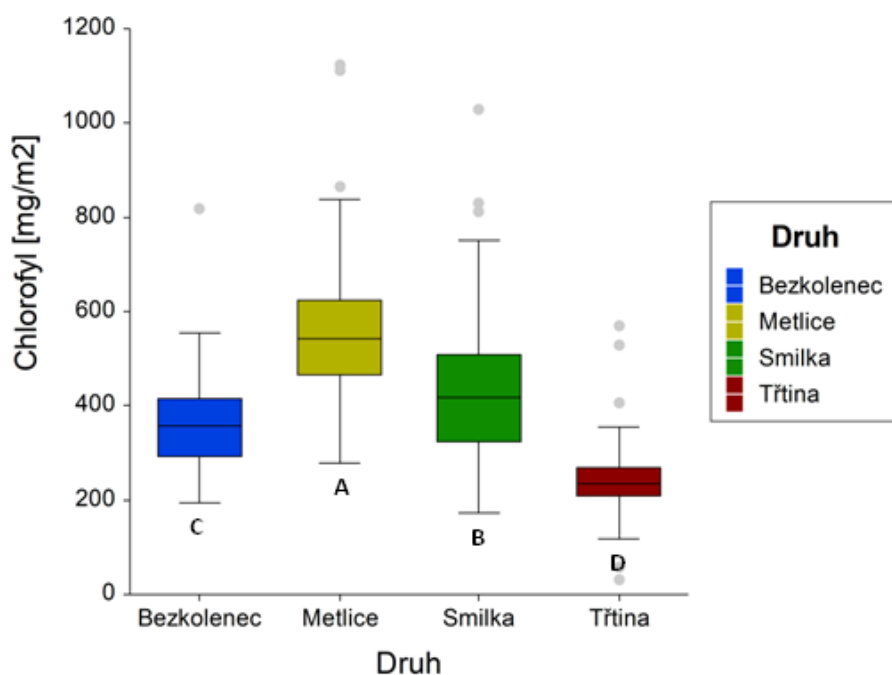
Na grafu 1 je vidět u vybraných druhů trav rozdíl v průměrném celkovém obsahu chlorofylu souhrnně za všechny tři termíny odběru v průběhu vegetační sezóny 2020. Provedením Kruskal-Wallisova testu se ukázal rozdíl v celkovém obsahu chlorofylu mezi všemi druhy průkazný. Celkově nejvyšší obsah chlorofylu byl u metlice, nižší pak u bezkolence a smilky. Nejnižší celkový obsah chlorofylu byl u třtiny.

Na grafu 2 je velmi dobře patrné, že u bezkolence a smilky dochází k dynamické změně v celkovém obsahu chlorofylu během vegetačního období. Aby bylo možné sledovat případný trend změny v obsahu chlorofylu u jednotlivých druhů trav, byl pro každý druh zvlášť proveden Kruskal-Wallisův test. Na základě provedení těchto testů se sezónní změna v obsahu chlorofylu projevila u tří z vybraných trav a to u bezkolence, smilky a metlice (Graf 2). U bezkolence byl nejnižší obsah chlorofylu v červnu oproti následným termínům v sezoně, což může být dáno jeho pozdějším nástupem vegetace. Smilka vykazovala pokles obsahu chlorofylu v srpnu, což může svědčit o nastupující senescenci listové. U metlice je vysoký obsah chlorofylu již v červnu, což značí oproti bezkolenci brzký nástup vegetačního období. V srpnu došlo u metlice, stejně jako u bezkolence, k zvýšení obsahu chlorofylu, což v porovnání se smilkou značí delší vegetační období metlice. Oproti tomu u třtiny nedošlo během sledovaných termínů ke statisticky výrazné změně v obsahu chlorofylu.

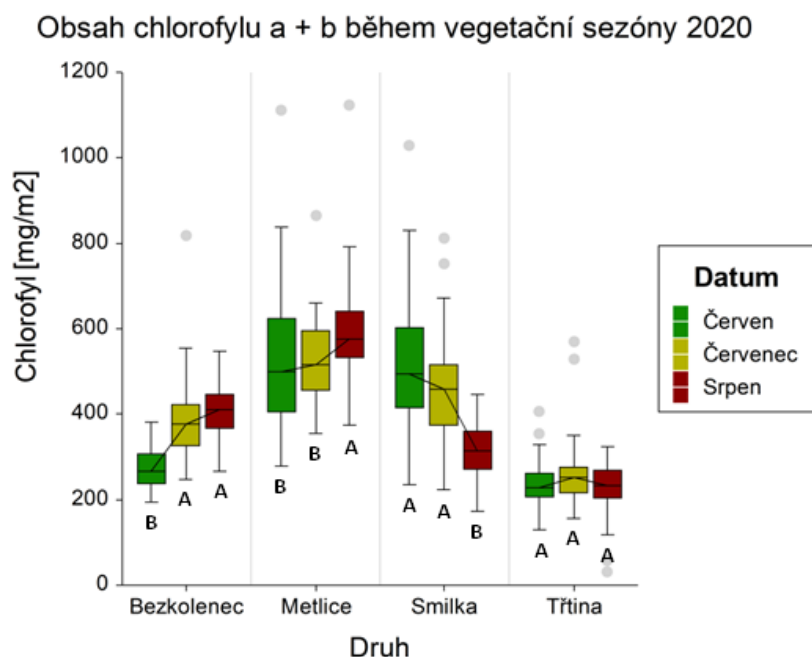
Tabulka 5	Chlorofyl
Faktor	p – hodnota
Datum	0,563290
Druh	0,000000
Datum x Druh	0,000006

Tabulka 5 - Výsledky hierarchické analýzy rozptylu pro obsah chlorofylu. Efekty faktorů Druh a část vegetační sezony (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) na obsah chlorofylu a+b. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 54$ pro každý druh a termín.

Celkový obsah chlorofylu a + b vybraných druhů v roce 2020



Graf 1 - Průměrný obsah chlorofylu a + b pro jednotlivé druhy studovaných trav, průměrná hodnota za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 162$ pro každý druh. Horizontální přímka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehle hodnoty pozorování.



Graf 2 - Sezonní průběh obsahu chlorofylu a + b pro jednotlivé druhy studovaných trav v roce 2020. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$; Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedé body znázorňují odlehlá pozorování, $n = 54$ pro každý druh a termín

5.2. Obsah karotenoidů

Obdobně jako při hodnocení obsahu chlorofylu u vybraných druhů trav, byla pro hodnocení obsahu karotenoidů také použita více faktorová analýza rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetačního období, kdy byla hodnocena změna v obsahu karotenoidů u jednotlivých druhů trav. Hierarchická analýza rozptylu ukázala jako statisticky významný faktor druh trávy a interakce druhu a data odběru na obsah karotenoidů s hodnotou $p < 0,05$ (Tabulka 6).

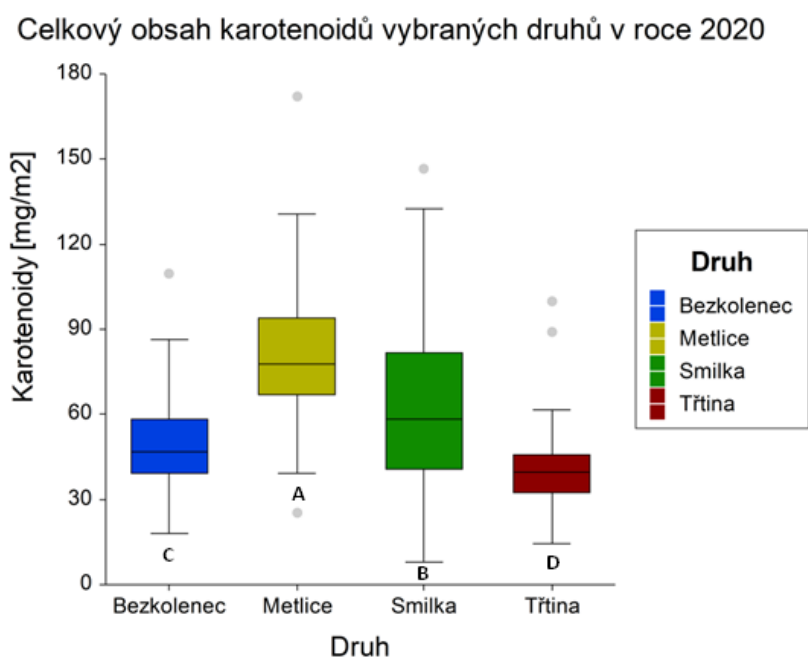
Porovnáním celkového obsahu karotenoidů souhrnně v rámci sledované vegetační sezóny (Graf 3), je viditelný rozdíl mezi jednotlivými druhy. Kruskal-Wallisův test následně tento rozdíl v obsahu karotenoidů mezi všemi druhy navzájem potvrzuje. Nejvyšší obsah karotenoidů byl u metlice, nižší hodnoty byly naměřeny u bezkolence a smilky. Třtina měla obsah karotenoidů nejnižší.

Při pohledu na graf 4 je opět patrná dynamická změna v obsahu karotenoidů u bezkolence a metlice během vegetačního období. Pro sledování možného trendu ve změně obsahu karotenoidů u jednotlivých druhů trav zvlášť proveden na základě normality dat Kruskal-Wallisův nebo Tukey-Kramerův test. Stoupající trend obsahu karotenoidů během vegetačního období se projevil u bezkolence, což by mohlo vypovídat o negativním

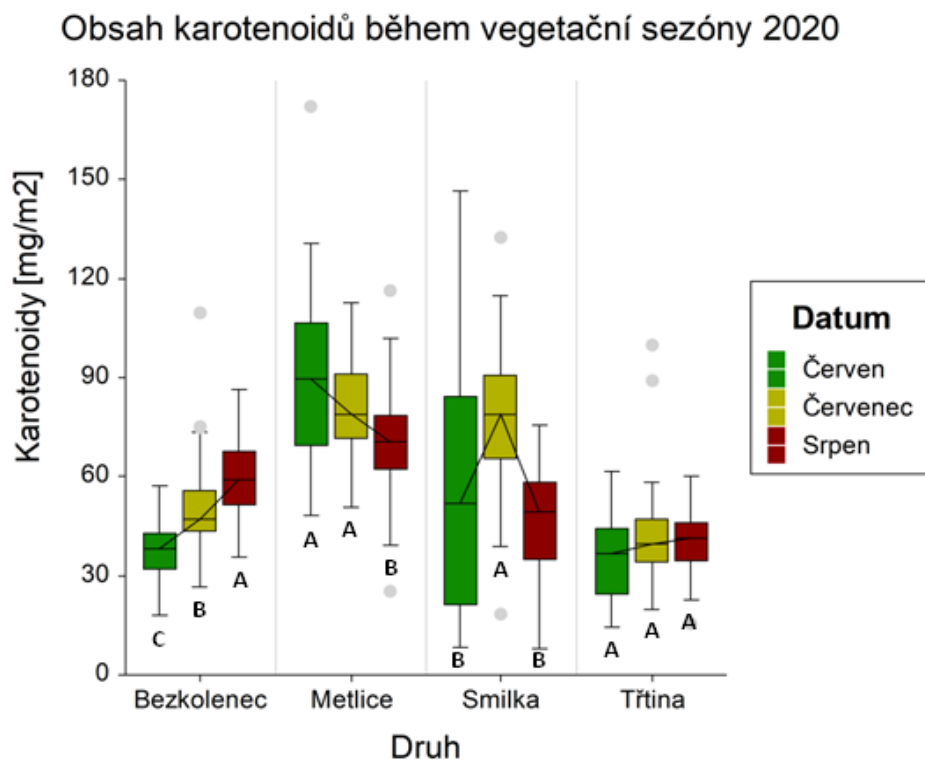
vlivu vysokého ozáření. Oproti tomu u metlice je trend opačný, kdy dochází k poklesu obsahu karotenoidů v listech od června do srpna. U smilky se ukazuje v červenci a srpnu obdobný klesající trend v obsahu karotenoidů jako u metlice. Třtina má oproti ostatním druhům vybraných trav menší obsah karotenoidů během celého vegetačního období.

Tabulka 6	Karotenoidy
Faktor	p – hodnota
Datum	0,082361
Druh	0,000000
Datum x Druh	0,003791

Tabulka 6 - Výsledky hierarchické analýzy rozptylu pro obsah karotenoidů. Efekty faktorů vegetační sezony (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) na obsah karotenoidů. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 54$ pro každý druh a termín.



Graf 3 - Průměrný obsah karotenoidů pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 162$ pro každý druh. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.



Graf 4 Sezonní průběh obsahu karotenoidů pro jednotlivé druhy studovaných trav. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$; Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedé body znázorňují odlehlá pozorování, $n = 54$ pro každý druh a termín.

5.3. Poměr obsahu chlorofylu ku karotenoidům

Provedením vícefaktorové analýzy rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetačního období k hodnocení změny v poměru obsahu chlorofylu ku karotenoidům u jednotlivých druhů trav, se jako nejvíce statisticky významný faktor projevila interakce druhu a data odběru s hodnotou $p < 0,05$ (Tabulka 7)

Dynamika ve změně poměru obsahu chlorofylu ku obsahu karotenoidů na grafu 5 byla sledována na pomoci Kruskalova-Wallisova či Tukey-Kramerova testu vybraného na základě normality dat. Tato dynamika se projevila zejména u metlice a u smilky.

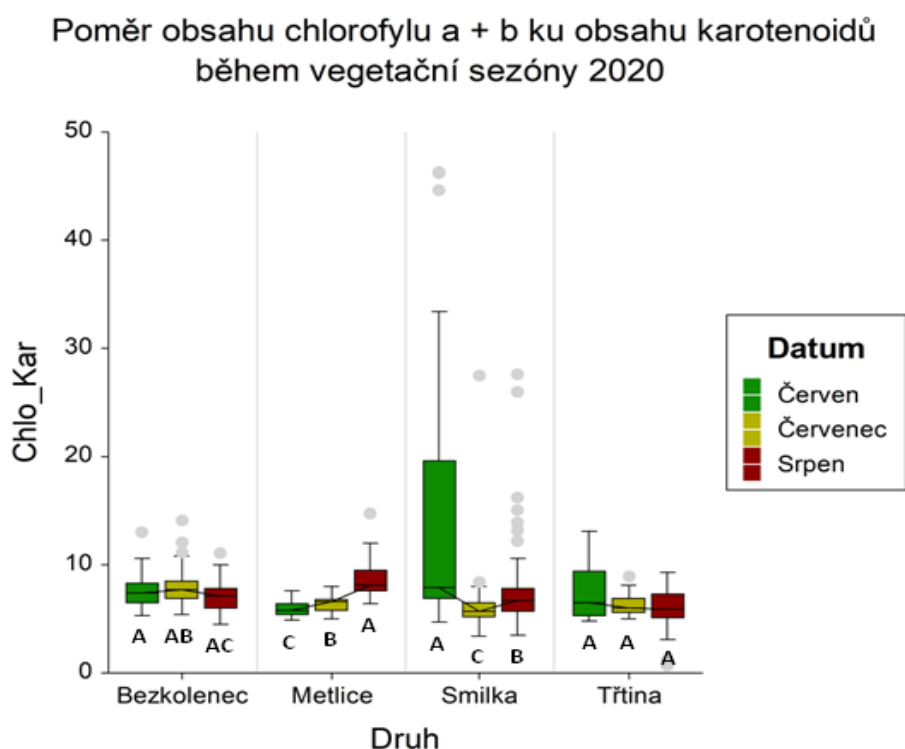
Na grafu 5 můžeme vidět dynamickou změnu v poměru obsahu chlorofylu ku obsahu karotenoidů u metlice, kdy tento poměr během vegetační sezóny roste. U smilky je možné pozorovat obdobný trend, avšak až během druhého a třetího odběru v červenci a srpnu. Změna v poměru obsahu chlorofylu ku obsahu karotenoidů se projevila i u bezkolence. V červenci dochází u bezkolence k vyššímu nárůstu obsahu chlorofylu než nárůstu obsahu karotenoidů, opačně se pak průběh jeví ve třetím sledovaném termínu, tedy v srpnu. U

třtiny se dynamická změna v poměru chloroplastů ku karotenoidům jako průkazná neprojevila.

To vše odpovídá výše zmíněným grafům 2 a 4. U třtiny se ani u jednoho z parametrů sezónní dynamika průkazně neprojevila, tudíž se neprojevila ani na jejich poměru. Oproti tomu u metlice dochází během vegetační sezóny k snižování obsahu karotenoidů a zvyšování obsahu chlorofylu, což vede i k dynamické změně jejich poměru během sezóny. Dynamický nárůst obsahu chlorofylu a karotenoidů během vegetační sezóny se u bezkolence ukázal jako průkazný, avšak z poměrů těchto obsahů je vidět rozdílná míra jejich nárůstu.

Tabulka 7	Poměr Chl/Kar
Faktor	p – hodnota
Datum	0,065257
Druh	0,038337
Datum x Druh	0,004589

Tabulka 7 - Výsledky hierarchické analýzy rozptylu pro poměr obsahu chlorofylu ku obsahu karotenoidů. Efekty faktorů vegetační sezony (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) pro poměr obsahu chlorofylu ku obsahu karotenoidů. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 54$ pro každý druh a termín.



Graf 5 - Sezonní průběh změny poměru obsahu chlorofylu ku karotenoidům pro jednotlivé druhy studovaných trav v sezóně 2020. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedé body znázorňují odlehlá pozorování, $n = 54$ pro každý druh a termín.

5.4. Obsah antokyanů

Obsah antokyanů byl kvantifikován jako absorbance metanolového extraktu v 530 nm na jednotkovou plochu listu. Vzhledem k tomu, že antokyaniny v listech jednotlivých druhů studovaných trav jsou různé a nebyly přesně identifikovány a kvantifikovány, v dalším textu bude termín „obsah antokyanů“ odpovídat právě absorbanci metanolového extraktu v 530 nm vztažené na plochu listu. Jako statisticky významné faktory po provedení vícefaktorové analýzy rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetačního období 2020 k hodnocení změny obsahu antokyanů vybraných druhů trav se projevil faktor druhu trávy a interakce druhu a data odběru s hodnotou $p < 0,05$ (Tabulka 8).

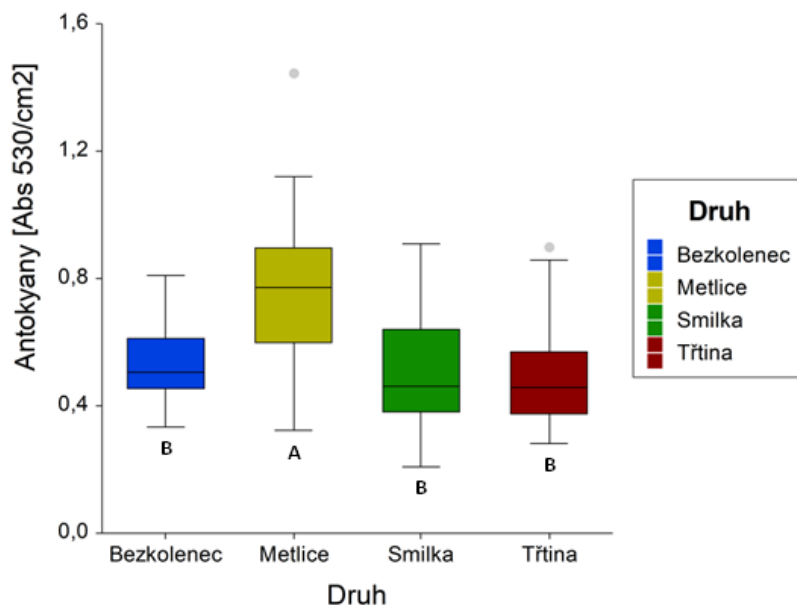
Graf 6 znázorňuje srovnání v obsahu antokyanů u vybraných druhů trav souhrnně za tři termíny v průběhu vegetační sezóny. Kruskal-Wallisův test prokázal rozdíl v celkovém obsahu antokyanů mezi metlicí a ostatními třemi vybranými druhy trav. Bezkolence, smilka a třtina mají celkový obsah antokyanů obdobný, oproti tomu metlice má obsah antokyanů vyšší.

Dynamiku ve změně obsahu antokyanů u některých druhů můžeme pozorovat na grafu 7. U každého druhu byl na základě normality dat proveden Kruskal-Wallisův nebo Tukey-Kramerův test, pro možnost sledování výskytu případného trendu. Sezonní trend se projevil pouze u metlice a smilky, kdy během vegetačního období hodnoty obsahu antokyanů klesají. Průkazné změny obsahu antokyanů během vegetační sezóny se u třtiny a bezkolence neprojevily, i když je u nich možné pozorovat mírný trend nárůstu těchto pigmentů v srpnu. Tento nárůst obsahu antokyanů, i když neprůkazný, u bezkolence a třtiny, by mohl značit ochranu proti stresu z nadměrného ozáření. Pokles obsahu antokyanů u smilky během sezóny může znamenat dřívější počátek a konec vegetační sezóny.

Tabulka 8	Antokyaniny
Faktor	p – hodnota
Datum	0,207530
Druh	0,000001
Datum x Druh	0,021694

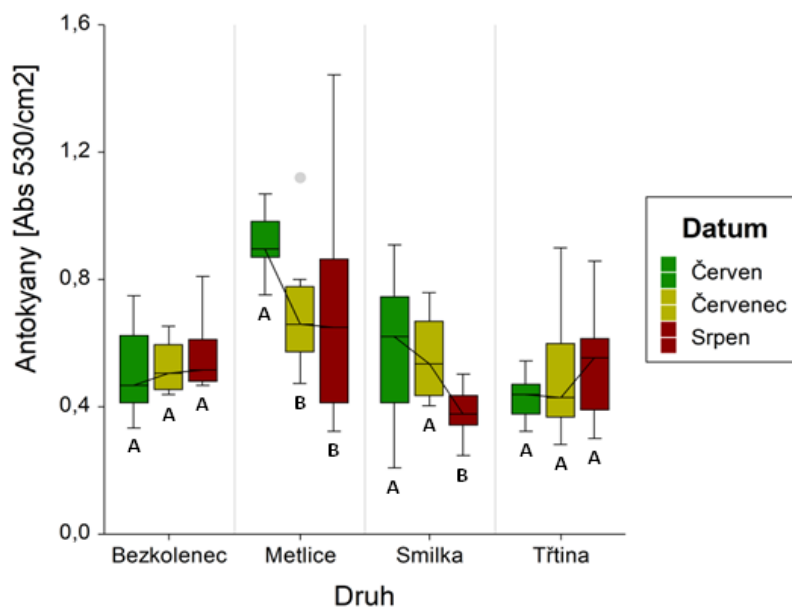
Tabulka 8 - Výsledky hierarchické analýzy rozptylu pro absorbanci při 530 nm vztaženou na plochu listu. Efekty faktorů vegetační sezóny (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) pro absorbance při 530 nm vztaženou na plochu listu. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 12$ pro každý druh a termín.

Celkový obsah antokyanů vybraných druhů v roce 2020



Graf 7 - Průměrný obsah antokyanů vyjádřený jako absorbance metanolového extraktu při 530 nm vztažená na plochu listu pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 36$ pro každý druh. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.

Obsah antokyanů během vegetační sezóny 2020



Graf 6 - Sezonní průběh obsahu antokyanů vyjádřeného jako absorbance metanolového extraktu při 530 nm vztažená na plochu listu pro jednotlivé druhy studovaných trav. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedé body znázorňují odlehlá pozorování, $n = 12$ pro každý druh a termín.

5.5. Obsah fenolických látek

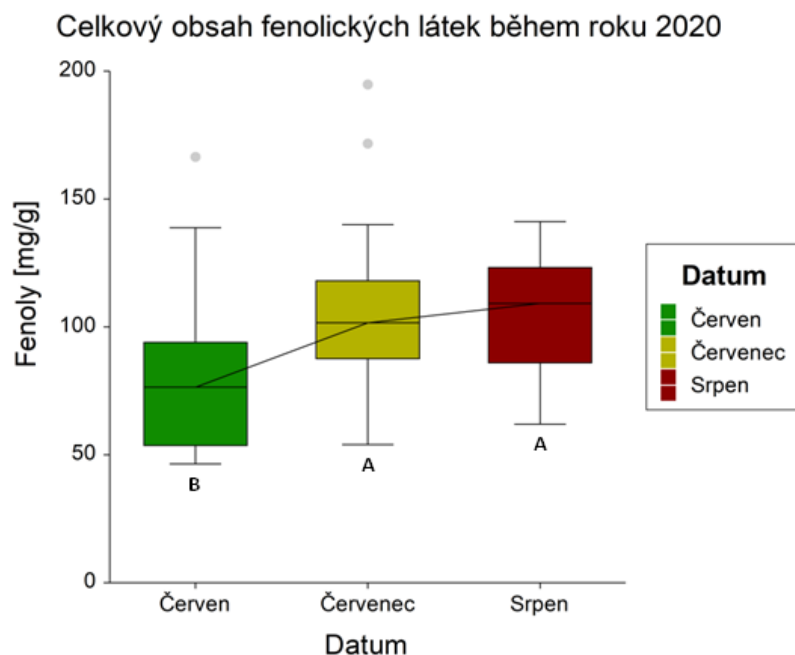
Pomocí analýzy rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetačního období k hodnocení změny v obsahu fenolických látek se projevil jako statisticky významný faktor datum odběru vzorků $p < 0,05$ (Tabulka 9). Rozdíly mezi studovanými druhy v obsahu fenolických látek nebyly průkazné.

Na grafu 8 je možné vidět porovnání obsahů fenolických látek ve třech různých termínech odběru vzorků, provedených v průběhu vegetační sezóny. Za použití Tukey-Kramerova testu se prokázal nižší obsah fenolických látek v červnu oproti červenci a srpnu. Přesto, že se faktor interakce druhu a data odběru vzorku se neprojevil jako statisticky významný, dochází během vegetační sezóny celkově k zvyšování obsahu fenolických látek v termínech odběrů vzorků. Důvodem tohoto nárůstu může být kumulativní stres působící na vybrané druhy trav během vegetačního období.

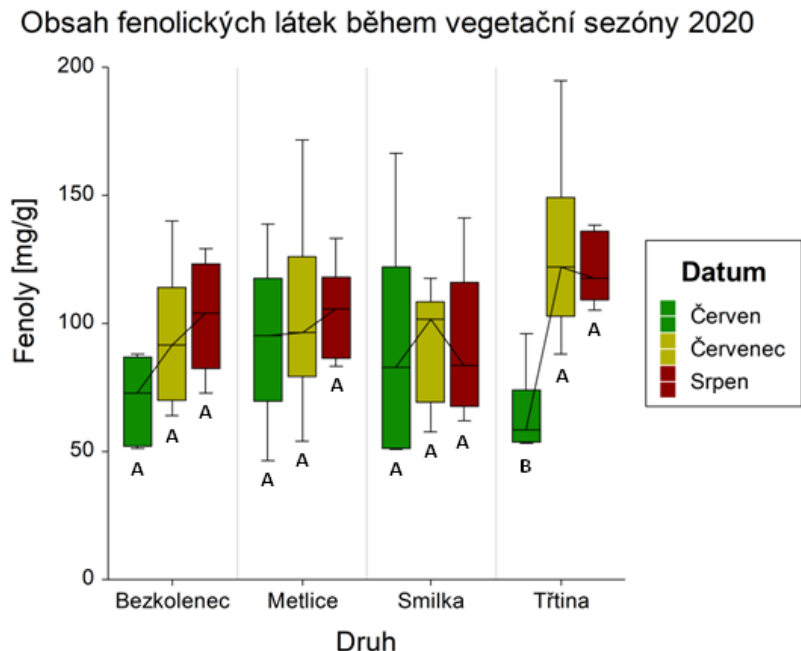
Při pohledu na změnu v obsahu fenolických látek u vybraných druhů trav během vegetační sezóny (Graf 9), je možné průkaznou dynamickou změnu vidět pouze u třtiny na základě Kruskal-Wallisova testu normality dat. U ostatních druhů, u kterých byl na základě normality dat udělán Tukey-Kramerův test, se trend v dynamické změně obsahu fenolických látek neprojevil jako průkazný. I když se u metlice a bezkolence neprojevila dynamická změna v obsahu fenolických látek během vegetační sezóny jako průkazná, je možné během ní pozorovat postupný nárůst v jejich obsahu.

Tabulka 9	Fenolické látky
Faktor	p – hodnota
Datum	0,001162
Druh	0,481143
Datum x Druh	0,055724

Tabulka 9 - Výsledky hierarchické analýzy obsahu fenolických látek. Efekty faktorů vegetační sezóny (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) pro obsah fenolických látek. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 6$ pro každý druh a termín.



Graf 8 - Průměrný obsah fenolických látek pro jednotlivá data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$, $n = 24$ pro každý termín odběru vzorků. Horizontální přímka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehle hodnoty pozorování.



Graf 9 - Sezonní průběh obsahu fenolických látek pro jednotlivé druhy studovaných trav během sezóny roku 2020. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$; $n = 6$ pro každý druh a termín. Horizontální přímka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.

5.6. Strukturální funkční znaky listoví (LAI) a (SLA)

Pro statistické vyhodnocení strukturálních znaků – indexu listové plochy (LAI) a specifické listové plochy (SLA) jednotlivých druhů trav, byla použita analýza rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetační sezóny. Při vyhodnocování LAI se jako statisticky významné faktory projevil faktor data odběru vzorků, faktor druhu traviny a vzájemná interakce těchto faktorů $p < 0,05$ (Tabulka 10). Tyto tři faktory se ukázaly statisticky významné při vyhodnocení druhého strukturálního znaku SLA $p < 0,05$ (Tabulka 10).

Tabulka 10	LAI	SLA
Faktor	p – hodnota	p – hodnota
Datum	0,001162	0,002272
Druh	0,000000	0,000000
Datum x Druh	0,000038	0,000000

Tabulka 10 - Výsledky hierarchických analýz rozptylu pro strukturální znaky LAI a SLA. Efekty faktorů Druh a část vegetační sezóny (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) na LAI a SLA. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 6$ pro každý druh a termín.

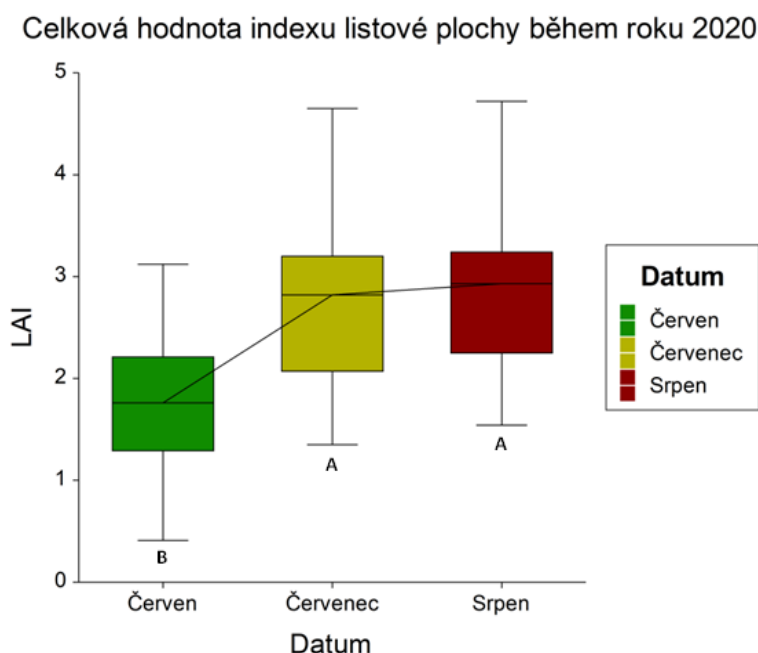
5.6.1. LAI

Graf 10 ukazuje, jak se liší hodnota LAI celkově v rámci třech provedených odběrů během vegetační sezóny. Pomocí Tukey-Kramerova testu se prokázal v červnu menší celkový LAI oproti zbylým dvěma termínům odběrů. Tato nižší míra olistění v červnu oproti červenci a srpnu může být způsobena pozdějším nástupem vegetační období u vybraných druhů trav.

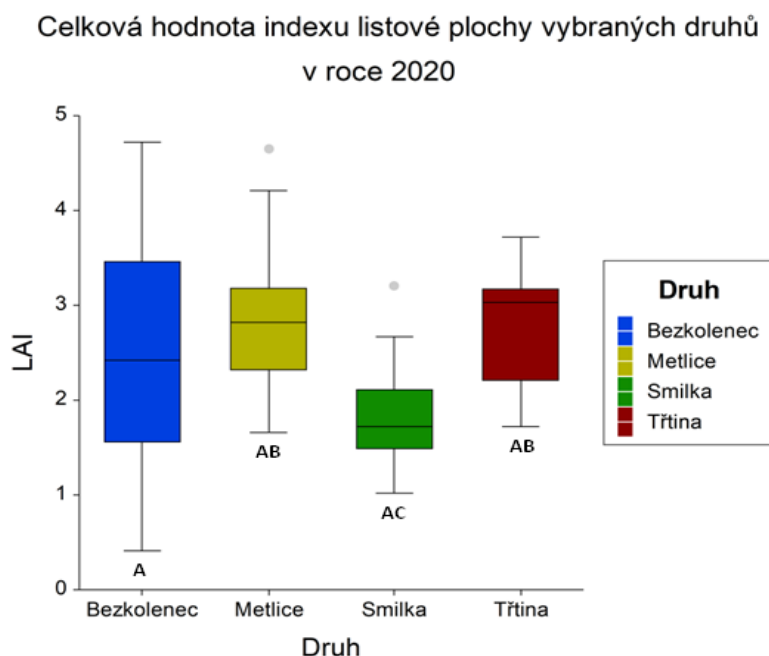
Při pohledu na graf 11 můžeme na základě Tukey-Kramerova testu vidět, že se celkový LAI mezi druhy liší. U bezkolence je v průměrné hodnotě LAI za celou sezonu výrazný rozptyl, který může být způsoben dynamickou změnou LAI ve sledované části vegetačního období. Index listové plochy je pak dále vyšší u metlice a třtiny oproti smilce. V tomto případě by důvodem tohoto rozdílu mohl být rozdíl v anatomii listu v kombinaci se stanovištěm a životní strategií těchto travin.

Na grafu 12 lze pozorovat dynamiku ve změně indexu listové plochy pro jednotlivé druhy během vegetační sezóny. Na základě normality dat byl u každého druhu proveden Kruskal-Wallisův test, aby bylo možné sledovat sezonní dynamiku LAI u každého druhu zvlášť. V rámci vegetační sezóny se ukázaly trendy dva. U bezkolence a třtiny docházelo k nárůstu hodnoty LAI během celé sledované vegetační sezóny. U metlice a smilky se ukázal trend v nárůstu hodnot LAI mezi červnem a červencem. U obou druhů pak následně

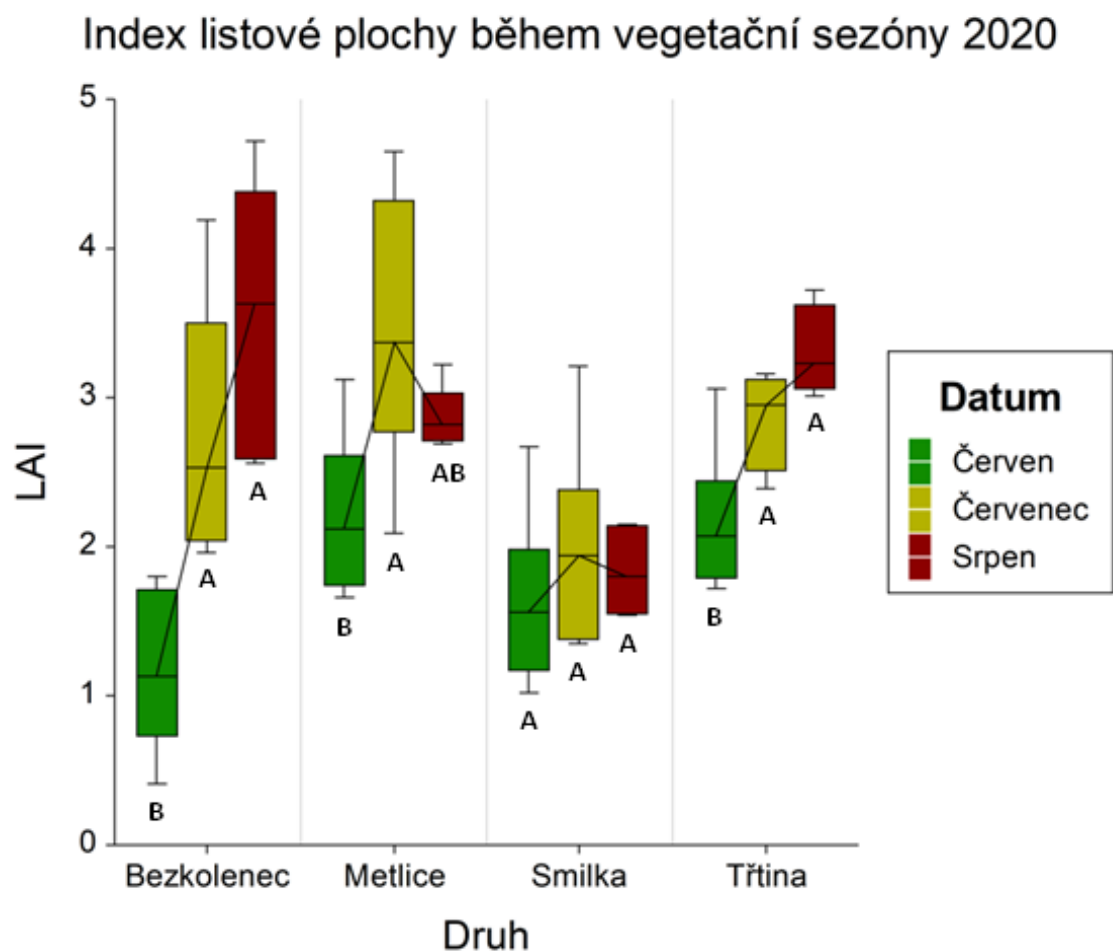
dochází k zvrácení tohoto trendu a k poklesu LAI u těchto druhů. Důvodem může pravděpodobně být dřívější nástup vegetačního a senescenčního období u metlice a smilky oproti bezkolenci a třtině.



Graf 10 - Hodnota LAI pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerového (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro každý termín odběru vzorků. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.



Graf 11 - Průměrná hodnota LAI pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerového (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro každý druh. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.



Graf 12 - Sezonní průběh změny hodnoty LAI pro jednotlivé druhy studovaných trav během roku 2020. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$; $n = 6$ pro každý druh a termín. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.

5.6.2. SLA

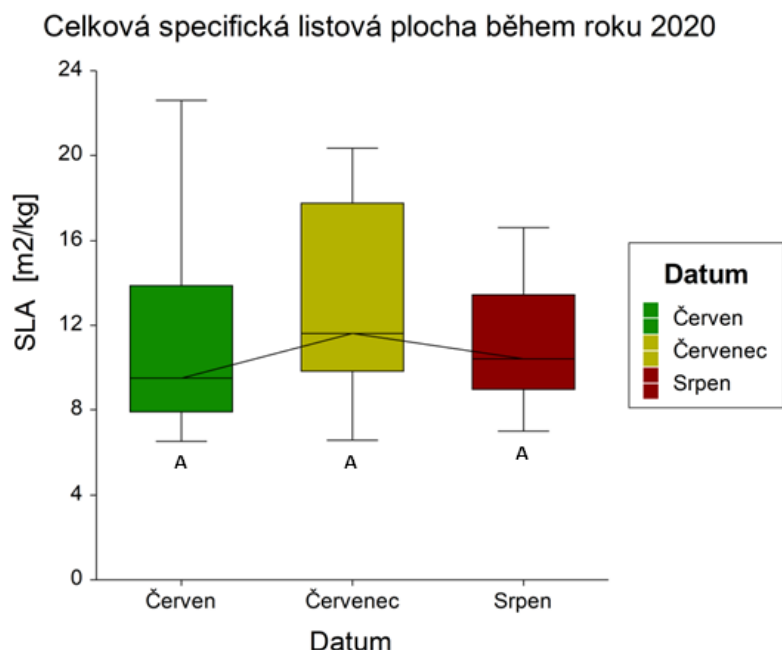
Na grafu 13 je možné pozorovat naměřené hodnoty specifické listové plochy, jejichž měření bylo provedeno třikrát během vegetační sezóny 2020. Přesto, že se faktor druhu traviny projevil jako statisticky významný faktor, Kruskal-Wallisův test neprokázal rozdíl mezi termíny odběru, pokud byly hodnoceny všechny druhy dohromady.

Graf 14 ukazuje, na základě Tukey-Kramerového testu, jak se průkazně liší celkové hodnoty SLA mezi vybranými druhy trav. Je možné tak vidět nízké hodnoty SLA během vegetační sezóny u metlice a smilky, kdy důvodem by mohla být adaptace na stres vyvolaný vysokým ozářením a nedostatkem vody či živin. U bezkolence a třtiny jsou hodnoty SLA výrazně vyšší oproti metlici a smilce během vegetační sezóny 2020. Důvodem k těmto vyšším hodnotám SLA může být odlišná životní strategie.

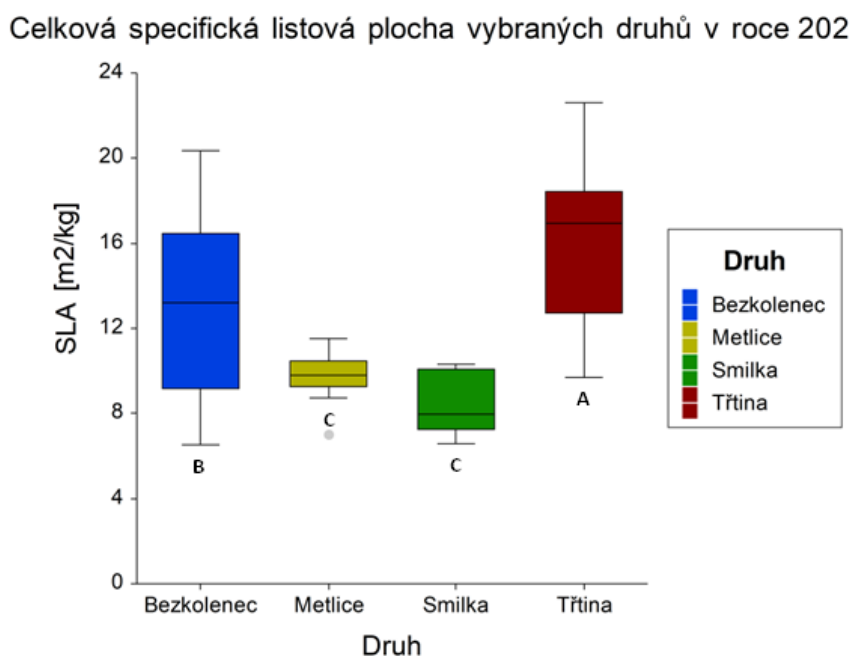
Dynamiku ve změně SLA během vegetační sezóny 2020 u jednotlivých vybraných druhů trav je možné pozorovat na grafu 15. Aby bylo možné sledovat případný trend, byl na základě normality dat proveden Tukey-Kramerův nebo Kruskalův-Wallisův test. Můžeme tak vidět dynamickou změnu SLA u bezkolence, kdy dochází k výraznému nárůstu SLA mezi červnem a červencem, způsobený pravděpodobně pozdějším nástupem vegetačního období. Třtina vykazuje vysoké hodnoty SLA již v červnu a k jejich poklesu dochází až v srpnu, kdy pravděpodobně přichází období senescence. U metlice a smilky se neprokázal trend v dynamice změny SLA během vegetační sezóny. Nicméně lze předpokládat při pohledu na obecně vyšší hodnoty SLA u bezkolence a třtiny oproti metlici a smilce rozdílné životní strategie a adaptace na stres prostředí Krkonošské tundry.

Hodnota LAI, udávající míru olistění v zápoji, nám opět ukazuje podobnou dynamiku u metlice se smilkou a třtiny s bezkolencem během vegetační sezóny. U metlice a smilky dochází k nárůstu LAI mezi červnem a červencem, výraznějšího u metlice, a následně méně výraznému poklesu LAI mezi červencem a srpnem. Oproti tomu u třtiny a bezkolence je patrný stálý růst LAI v průběhu sezóny, mnohem výraznější pak u bezkolence. Nejnížší naměřená hodnoty LAI v červnu byly u bezkolence, u kterého se v následujících měsících ukázal výrazný nárůst LAI, to by opět svědčilo o jeho pozdějšímu nástupu vegetační sezóny v porovnání s ostatními travinami, čemuž by odpovídali i naměřené hodnoty SLA, vypovídající o výkonu primární produkce, kdy u bezkolence dochází mezi červencem a srpnem ke dvojnásobnému nárůstu SLA. U třtiny můžeme celkově vidět nejvyšší hodnoty SLA, které v průběhu vegetační sezóny postupně klesají s přicházející fází senescence.

Zajímavé je, že u smilky hodnoty SLA v průběhu sezóny rostou, a to i mezi červencem a srpnem, kdy by měla přecházet do senescence.

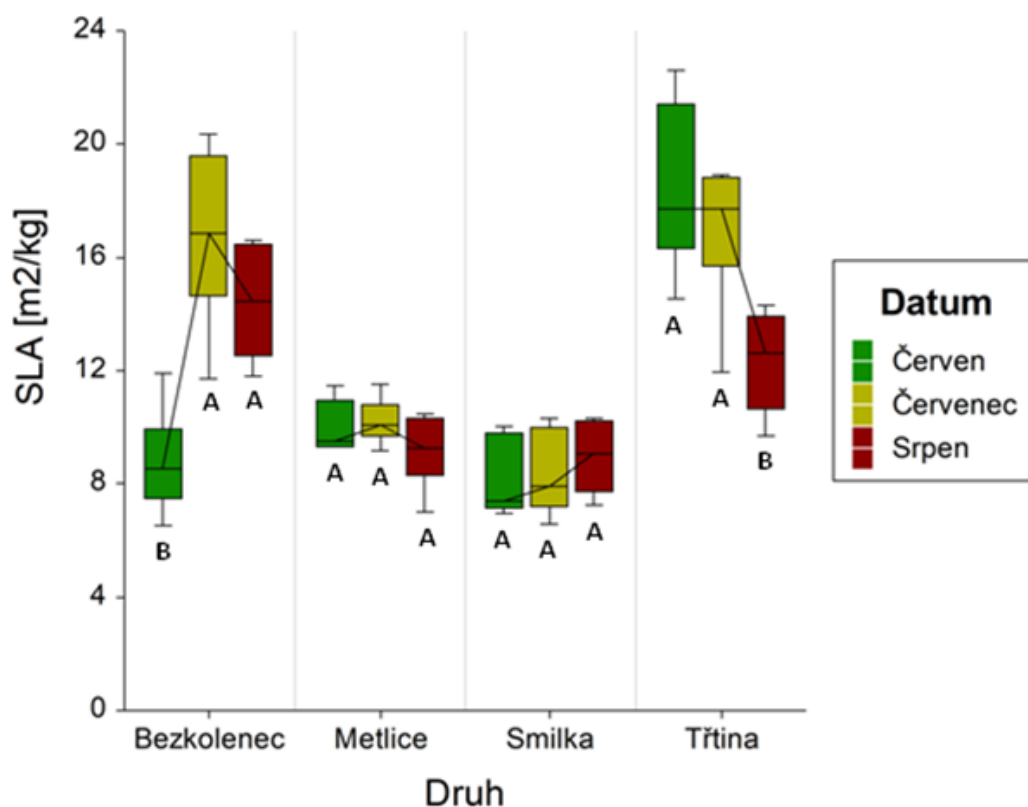


Graf 13 - Hodnota SLA pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny roku 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Nerozdílná písmena u sloupců značí neprůkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro každý termín odběru vzorků. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.



Graf 14 - Průměrná hodnota SLA pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro každý druh. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.

Specifická listová plocha během vegetační sezóny 2020



Graf 15 - Sezonní průběh změny hodnoty SLA pro jednotlivé druhy studovaných trav v roce 2020. Vliv sezony byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedé body znázorňují odlehlá pozorování, $n = 6$ pro každý druh a termín.

5.7. Obsah vody v listoví

Obsah vody v listoví u vybraných druhů trav byl statisticky vyhodnocen pomocí analýzy rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetační sezóny. Výsledkem analýzy jsou faktory, které se projeví jako statisticky významné, co se obsahu vody týče $p < 0,05$. Těmito faktory je datum odběru vzorků, druh vybrané traviny a vzájemná interakce těchto dvou faktorů (Tabulka 11).

Na grafu 16 je možné vidět, jak dochází během vegetační sezóny k celkovému snižování obsahu vody v listoví. Po provedení Kruskal-Wallisova testu, se tento pokles ukazuje jako průkazný, kdy nejvyšší obsah vody u vybraných druhů travin je v červnu a během vegetační sezóny klesá. Vliv na vysoký obsah vody v listoví v červnu oproti ostatním měsícům může být způsoben pravděpodobně roztátou sněhovou pokrývkou, díky čemuž se v prostředí nachází velké množství vody.

Graf 17 ukazuje rozdíl v obsahu vody v listoví u jednotlivých druhů a průkaznost rozdílů mezi nimi na základě Tukey-Kramerova testu. Na základě testu je možné vidět nižší celkový obsah vody u smilky oproti bezkolenci, metlici a třtině, u kterých je celkový obsah vody v roce 2020 obdobný. Pozorovatelný výrazný rozptyl u travin může být výsledkem dynamické změny během vegetační sezóny.

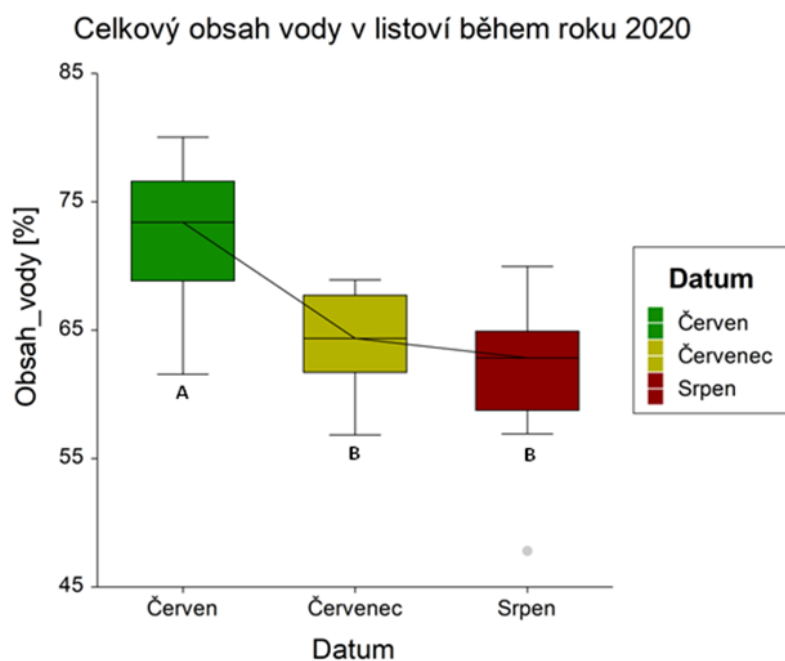
Změna v obsahu vody v listoví u jednotlivých druhů během vegetační sezóny je vidět na grafu 18. Pro zjištění případného vyskytujícího se trendu byl použit na základě normality dat Tukey-Kramerův nebo Kruskal-Wallisův test. Z výsledků provedeného testu vyplývá, že dynamika ve změně obsahu vody v listoví během vegetační sezóny je průkazná u všech čtyř travin. Je možné pozorovat pokles obsahu vody v průběhu vegetační sezóny, zejména pak mezi červnem a zbylými dvěma měsíci. U bezkolence a třtiny je tato změna mezi měsíci mnohem výraznější oproti smilce a metlici, což by mohlo mít spojitost s odlišnou fenologií těchto druhů.

Všechny čtyři druhy vybraných druhů trav vykazují stejný klesající trend v obsahu vody v listoví v průběhu vegetační sezóny. Nejvyšší obsah vody mají traviny v červnu, což je pravděpodobně ovlivněno zvýšenou dostupností vody díky relativně čerstvě roztáté sněhové pokrývce. Pokles obsahu vody u metlice a smilky mezi červnem a červencem je sice statisticky významný, avšak jedná se o pokles přibližně pouze 6 % oproti třtině a bezkolenci, u kterých je pokles v obsahu vody ve stejném období přibližně 11 %. Pokles obsahu vody mezi červencem a srpnem není u metlice a smilky nikterak výrazný, přesto u třtiny a bezkolence dochází k dalšímu poklesu obsahu vody v řádu jednotek procent. Na

základě této změny v obsahu vody. je možné, že u metlice a smilky jsou vyvinuté efektivnější mechanismy nakládání s vodou, oproti třtině a bezkolenci, které mohou být spojeny s odlišnou fenologií těchto druhů.

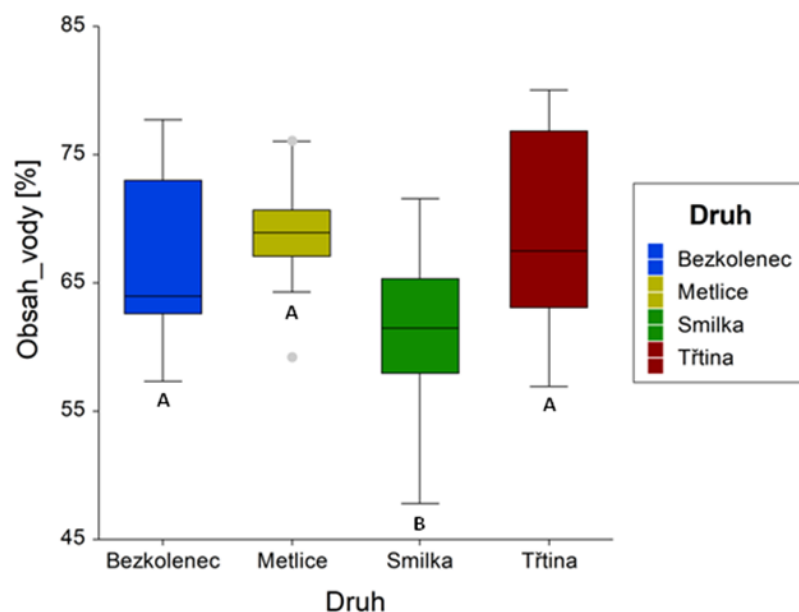
Tabulka 11	Obsah vody
Faktor	p – hodnota
Datum	0,000000
Druh	0,000001
Datum x Druh	0,009795

Tabulka 11 - Výsledky hierarchických analýz rozptylu obsahu vody u vybraných druhů trav. Efekty faktorů Druh a část vegetační sezony (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) na obsah vody. Vliv faktoru je signifikantní (tučně), když $p < 0,05$. $n = 6$ pro každý druh a termín.



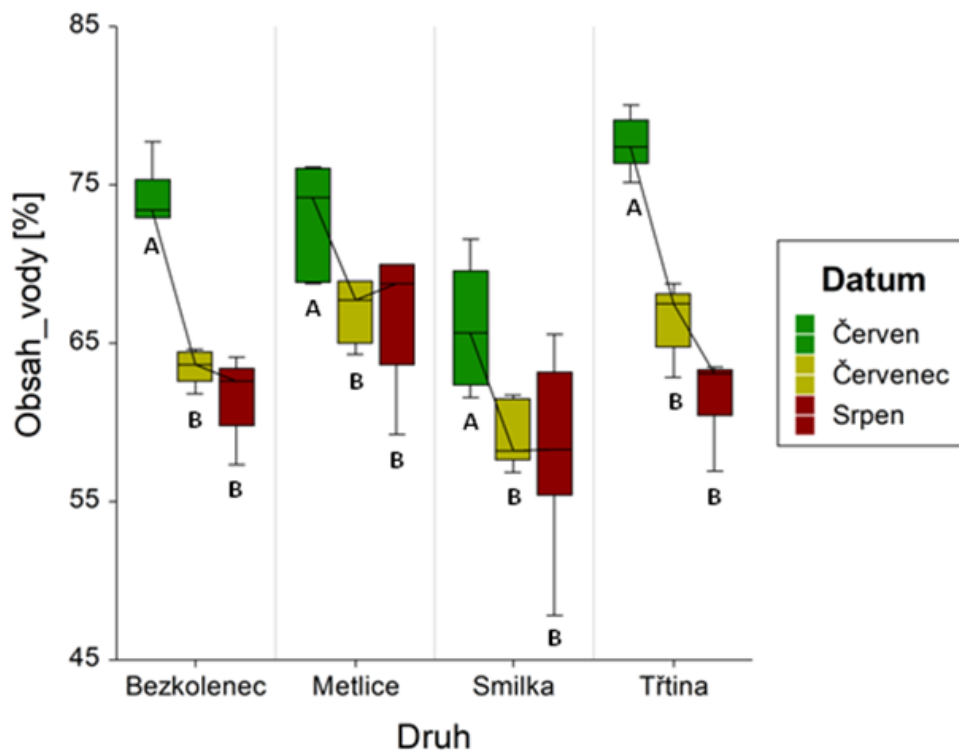
Graf 16 - Obsah vody v listoví pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny roku 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Kruskalův-Wallisůvova (nenormální rozdělení) testu. Nerozdílná písmena u sloupců značí neprůkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro každý termín odběru vzorků. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehle hodnoty pozorování.

Celkový obsah vody v listoví vybraných druhů v roce 2020



Graf 17 - Průměrný obsah vody listoví pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro každý druh. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.

Obsah vody v listoví během vegetační sezóny 2020



Graf 18 - Sezonní průběh změny obsahu vody pro jednotlivé druhy studovaných trav během sezóny roku 2020. Vliv sezóny byl hodnocen pro každý druh zvlášť pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) nebo Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců v rámci jednoho druhu značí průkazný rozdíl na hladině $\alpha = 0,05$; $n = 6$ pro každý druh a termín. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem.

5.8. Biochemické, biofyzikální a strukturální parametry listové – shrnutí

Na základě výsledků provedených analýz vybraných parametrů listové byla sestavena sumarizační tabulka 12. Při pohledu na souhrnnou tabulku je možné pozorovat dynamiku změny vybraného parametru listové v rámci průběhu sezóny, zároveň je možné vidět případné rozdíly v daném parametru mezi druhy v různých částech sezóny, a to v červnu, červenci a srpnu.

	Měsíc	Červen			Červenec			Srpen		
Parametr [jednotky]	Druh	Průměr	Směr. odch.	MC-test	Průměr	Směr. odch.	MC-test	Průměr	Směr. odch.	MC-test
Chlorofyl [mg/m2]	Metlice	530,9998	84,6201	A	520,6176	46,6860	A	594,4651	38,1247	A
	Smilka	512,2576	115,6418	A	455,5299	80,0125	AB	316,4242	38,1597	B
	Třtina	234,3112	31,8534	B	255,9468	42,2011	C	230,6823	34,2014	C
	Bezkolenec	275,2731	18,7043	B	388,9732	40,9670	B	411,4395	23,7627	D
	Karotenoidy [mg/m2]	Metlice	90,6863	25,2622	A	81,2537	13,8308	A	71,2214	16,0325
	Smilka	55,7282	34,0059	BC	78,1207	21,0700	A	46,3627	15,8411	B
	Třtina	35,3214	12,4080	BD	41,9055	13,9285	B	40,1458	9,1365	C
	Bezkolenec	37,6421	8,8222	B	50,2399	13,7155	B	59,6246	11,3435	B
	Chlo/Kar	Metlice	5,8881	0,6455	C	6,4310	0,7216	BD	8,5812	1,5839
	Smilka	14,2197	10,8660	A	6,1891	3,0947	BC	8,0067	4,5567	B
	Třtina	7,2990	2,4022	B	6,2660	0,8973	B	5,9796	1,7241	BC
	Bezkolenec	7,5395	1,4591	AB	7,9897	1,7216	A	7,0694	1,3189	BD
	Anchokyany [Abs 530/cm2]	Metlice	0,9158	0,0764	A	0,6876	0,1604	A	0,6864	0,2418
	Smilka	0,5871	0,1869	BC	0,5507	0,1008	AB	0,3861	0,0558	B
	Třtina	0,4314	0,0598	BD	0,4801	0,1303	B	0,5354	0,1283	AB
	Bezkolenec	0,5082	0,1021	B	0,5223	0,0762	AB	0,5552	0,0959	A
	Fenolické látky [mg/g]	Metlice	93,9207	18,4823	A	102,7895	38,7876	A	104,7339	18,4823
	Smilka	90,2300	43,0765	A	92,8079	22,7289	A	91,2742	29,9231	A
	Třtina	64,3835	16,3573	A	128,0374	36,3812	A	120,8704	13,8218	A
	Bezkolenec	70,5327	16,0805	A	94,1157	27,1415	A	102,7534	22,5514	A
	Obsah vody [%]	Metlice	73,0199	0,0349	A	67,1355	0,0194	A	66,9618	0,0424
	Smilka	65,9981	0,0376	B	59,0523	0,0201	C	58,3696	0,0599	B
	Třtina	77,6039	0,0169	A	66,6472	0,0218	A	61,8946	0,0252	AB
	Bezkolenec	74,1531	0,0184	A	63,4898	0,0105	B	61,7357	0,0246	AB
	LAI	Metlice	2,2037	0,5578	A	3,4513	0,9129	A	2,8720	0,2024
	Smilka	1,6316	0,5762	AB	1,9880	0,6746	B	1,8298	0,2762	B
	Třtina	2,1590	0,4808	A	2,8507	0,3145	AB	3,3087	0,2853	A
	Bezkolenec	1,1644	0,5224	B	2,7583	0,8575	AB	3,5670	0,9035	A
	SLA [m2/kg]	Metlice	9,9872	0,9061	B	10,1999	0,7946	AB	9,1650	1,2949
	Smilka	8,1230	1,3771	B	8,3375	1,4678	B	8,9636	1,3855	B
	Třtina	18,4133	2,9394	A	17,0049	2,6170	A	12,3433	1,7389	A
	Bezko	8,7752	1,8032	B	16,7760	3,1075	A	14,4192	1,9780	A
	Barevná škála	10	9	8	7	6	5	4	3	2

Tabulka 12 - Souhrnné statistické vyhodnocení všech sledovaných parametrů listové u čtyř studovaných druhů v průběhu vegetační sezóny 2020. Tabulku lze číst dvěma směry, a to vždy pro každý parametr zvlášť, nezávisle na parametrech ostatních. Barevná škála odpovídá vždy jednomu konkrétnímu parametru, kdy zelená barva značí hodnotu nejvyšší, červená pak hodnotu nejnižší (viz kolonka Barevná škála). U každého parametru je možné pro každý druh sledovat dynamiku změny hodnot parametru v průběhu vegetační sezóny horizontálně. Vertikálně je pak možné vidět rozdíl mezi jednotlivými druhy v rámci jednoho měsíce v daném parametru, kdy rozdílná písmena na základě testu vícenásobného porovnání (MC-test) značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$.

5.9. Obsah antokyanů a OJIP test u třtiny v závislosti na typu zápoje

Provedením vícefaktorové analýzy rozptylu opakovaných měření v srpnu 2020 a 2021 se projeví dva faktory při hodnocení rozdílu v obsahu antokyanů v listech jedinců třtiny v souvislém a roztroušeném (domněle expandující jednotky) zápoji porostu. U rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu byla provedena analýza rozptylu jednoduchého třídění (one-way ANOVA) pro každý termín zvlášť, z důvodu nekompatibility odlišných modelů fluoropenu, kdy se žádný z vybraných parametrů neprokázal jako statisticky významný.

V případě obsahu antokyanů jsou tyto dva faktory rok odběru vzorků a interakce typu zápoje porostu a roku odběru vzorků $p < 0,05$ (Tabulka 13). Roztroušení jedinci v smilkovém zápoji nejsou navzájem zastíněni, a tudíž je možné u nich předpokládat vyšší obsah ochranných pigmentů potřebných k ochraně před stresem z nadměrného ozáření, oproti jedincům souvislého zápoje třtiny. Tento faktor by tak mohl mít vliv na jejich konkurenceschopnost vůči smilkovým porostům.

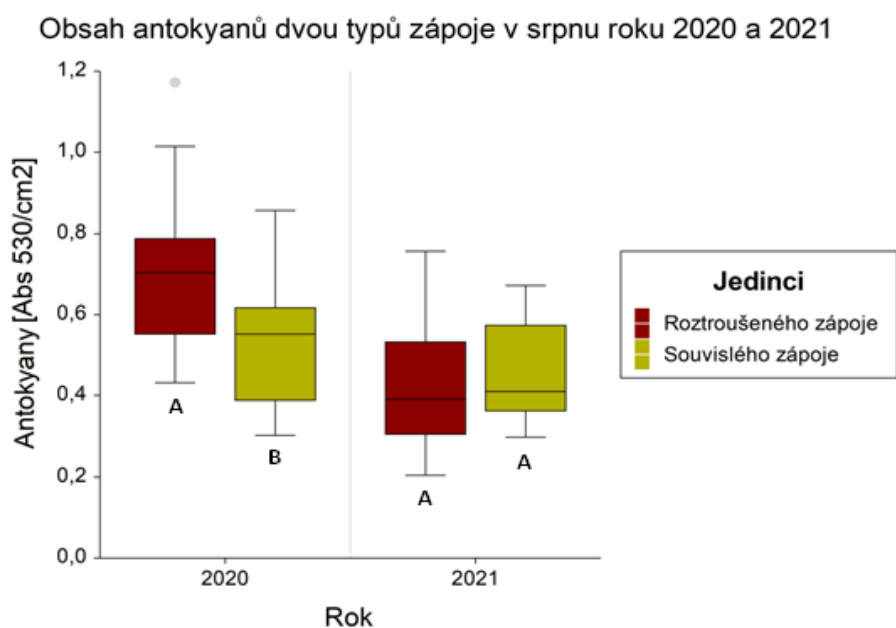
Byl zjištěn průkazný rozdíl v obsahu antokyanů mezi roky odběru vzorků, kdy v srpnu 2021 je obsah antokyanů nižší než v srpnu 2020 (bez ohledu na typ zápoje porostu). Důvodem pro tento rozdíl mohly být odlišné meteorologické podmínky během vegetačního období mezi roky 2020 a 2021. Interakce původu jedince v rámci roku odběru vzorku je vidět na grafu 19. Na základě Tukey-Kramerova testu byl obsah antokyanů v srpnu 2020 průkazně vyšší v listech odebraných z roztroušeného zápoje oproti listům ze zápoje souvislého. V srpnu 2021 nebyl zjištěn průkazný rozdíl mezi listy odebranými z různého typu zápoje třtiny. Důvodem může být silnější působení stresových faktorů během vegetační sezóny v roce 2020, kdy by mohly být mladé expanzivní jednotky tímto stresem zasaženy výrazněji než již několikaleté trvalé zápoje.

Patrná souvislost se změnou obsahu antokyanů, může být vidět na grafu 20, který ukazuje rozdílné trendy v hodnotách fluorescenčního parametru ΔV_{ip} mezi jedinci roztroušeného a souvislého zápoje v srpnu 2020 a 2021, přesto že rozdíl mezi typem zápoje není statisticky průkazný. Při pohledu na graf 19 a 20 zároveň je patrné, že při průkazně vyšším obsahu antokyanů u roztroušených jedinců zápoje v srpnu 2020, je jejich hodnota ΔV_{ip} srovnatelná s jedinci souvislého zápoje. Při poklesu obsahu antokyanů u roztroušených jedinců zápoje v srpnu 2021 na stejnou úroveň, jaká je u jedinců souvislého zápoje, dojde k nárůstu ΔV_{ip} u roztroušených jedinců, vyvolanou silnější mírou stresu z vysokého ozáření. To podporuje k hypotézu, že roztroušení jedinci nejsou efektivně kryty zápojem před rizikem vysokého ozáření a potřebují více ochranných pigmentů pro

ochranu PSII. Z toho lze usuzovat, že vyšší hladina antokyanů je spíše nutností pro vlastní ochranu jedince než kompetiční výhodou.

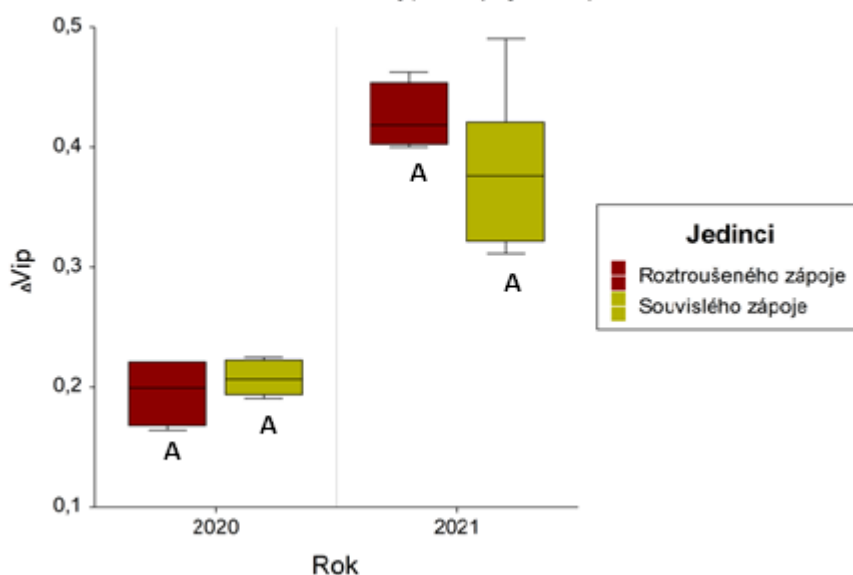
Tabulka 13	Antokyan	Fv/Fm	ΔV_{ip}
Faktor	p – hodnota	p – hodnota	p – hodnota
Typ zápoje	0,198182	0,591489	0,417281
Rok	0,000016	X	X
Typ zápoje x Rok	0,001283	X	X

Tabulka 13 - Výsledky hierarchické analýzy rozptylu pro obsah antokyanů a výsledky jednosměrné analýzy rozptylu pro parametry rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu Fv/Fm a ΔV_{ip} . Efekty faktorů roku odběrů vzorků (Rok), původů jedince (typ zápoje) a jejich interakce (Původ x Rok) pro obsah antokyanů. V případě parametrů efektivity PSII pouze efekt typu zápoje. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. Pro obsah antokyanů $n = 12$ pro jedince trvalého zápoje, $n = 24$ pro jedince souvislého zápoje v srpnu 2020; $n = 12$ pro jedince trvalého zápoje, $n = 20$ pro jedince souvislého zápoje v srpnu 2021. V případě parametrů efektivity PSII je $n = 4$ pro jedince roztroušeného zápoje v, $n = 6$ pro jedince souvislého zápoje v srpnu 2020; $n = 4$ pro jedince roztroušeného zápoje v, $n = 6$ pro jedince souvislého zápoje v srpnu 2021. X – nezhodnoceno z důvodu nekompatibility použitých přístrojů.



Graf 19 - Celkový obsah antokyanů v závislosti na typu zápoje porostu v srpnu roku 2020 a 2021. Vliv interakce data odběru a původu jedince byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova testu (normální rozdělení). Rozdílná písmena u sloupců značí průkaznost rozdílu mezi původem jedinců v rámci roku odběru na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 12$ pro jedince souvislého zápoje, $n = 24$ pro jedince roztroušeného zápoje ve smilce v srpnu 2020; $n = 12$ pro jedince souvislého zápoje, $n = 20$ pro jedince roztroušeného zápoje v srpnu 2021. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.

Nárůst fluorescence PS II dvou typů zápoje v srpnu roku 2020 a 2021



Graf 20 - Celkový – ΔV_{ip} v závislosti na typu zápoje porostu v srpnu roku 2020 a 2021. Vliv interakce data odběru a původu jedince byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) a Kruskal-Wallisova testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkaznost rozdílu mezi původem jedinců v rámci roku odběru na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 6$ pro jedince souvislého zápoje, $n = 4$ pro jedince roztroušeného zápoje ve smilce v srpnu 2020; $n = 6$ pro jedince souvislého zápoje, $n = 4$ pro jedince roztroušeného zápoje v srpnu 2021. Horizontální přímka v boxech značí medián, střední krabicevá část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.

5.10. Rychlá kinetika fluorescence chlorofylu – OJIP test

Pro statistické vyhodnocení rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu jednotlivých druhů, byla použita analýza rozptylu opakovaných měření v průběhu vegetační sezóny. Parametry, které byly vyprány pro statistické vyhodnocení jsou – maximální kvantový výtěžek PSII (F_v/F_m), nárůst fluorescence PSII v oblasti IP v rámci OJIP křivky (ΔV_{ip}), celková velikost anténního komplexu reakčních center PSII (ABS/RC) a hustota reakčních center PSII (RC/CS₀). Jako statisticky významné faktory se u F_v/F_m , ΔV_{ip} a ABS/RC projevil faktor data měření vzorků a faktor druhu traviny $p < 0,05$ (Tabulka 14). U parametru RC/CS₀ se jako statisticky významný faktor projevil pouze faktor druhu traviny $p \leq 0,05$ (Tabulka 14)

Tabulka 14	F_v/F_m	ΔV_{ip}	ABS/RC	RC/CS ₀
Faktor	p – hodnota	p – hodnota	p – hodnota	p – hodnota
Datum	0,000097	0,200470	0,000075	0,197078
Druh	0,003593	0,000216	0,002650	0,009005
Datum x Druh	0,597265	0,432528	0,689341	0,090333

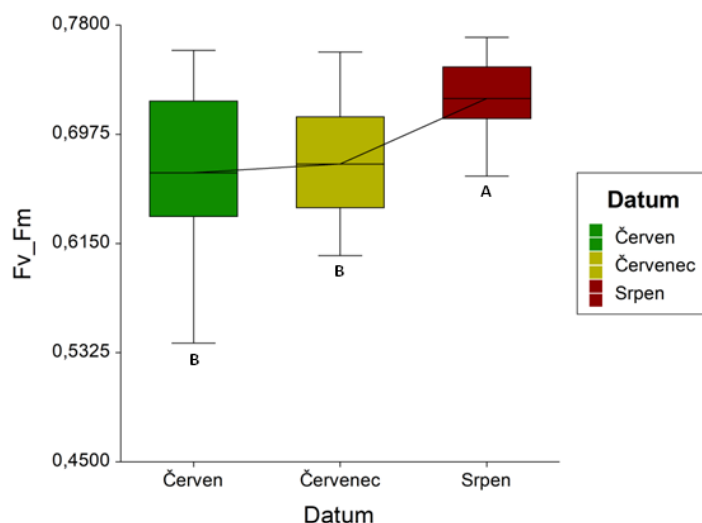
Tabulka 14 - Výsledky hierarchických analýz rozptylu pro parametry rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu F_v/F_m , ΔV_{ip} , ABS/RC a RC/CS₀. Efekty faktorů Druh a část vegetační sezony (Datum), druhu a jejich interakce (Datum x Druh) na F_v/F_m , ΔV_{ip} , ABS/RC a RC/CS₀. Vliv faktoru je signifikantní (tučně) když $p < 0,05$. $n = 18$ pro bezkolenec, smilku a třtinu na každý termín. $n = 17$ pro metlici na každý termín.

5.10.1. Vybrané parametry F_v/F_m a ΔV_{ip}

Na grafu 21 a 22 je možné pozorovat průběh ve změně hodnot faktorů F_v/F_m a ΔV_{ip} , které byly měřeny třikrát během vegetační sezóny 2020. U jednotlivých grafů byl proveden Kruskal-Wallisův test, na jehož základě se buď prokázal nebo neprokázal rozdíl mezi termíny odběru. V případě parametru F_v/F_m (Graf 21) je možné vidět nárůst v maximálním kvantovém výtěžku PSII a to pak především ke konci vegetační sezóny kdy je průkazný rozdíl v naměřených hodnotách mezi červencem a srpnem. Oproti tomu u ΔV_{ip} (Graf 22) test neprokázal rozdíl u naměřených hodnot mezi jednotlivými termíny odběru. Výrazný rozptyl dat, především pak v červnu, u obou faktorů by mohl být důsledkem rozdílné fenologie travin a rozdílnou rychlostí při navozování vegetační fáze.

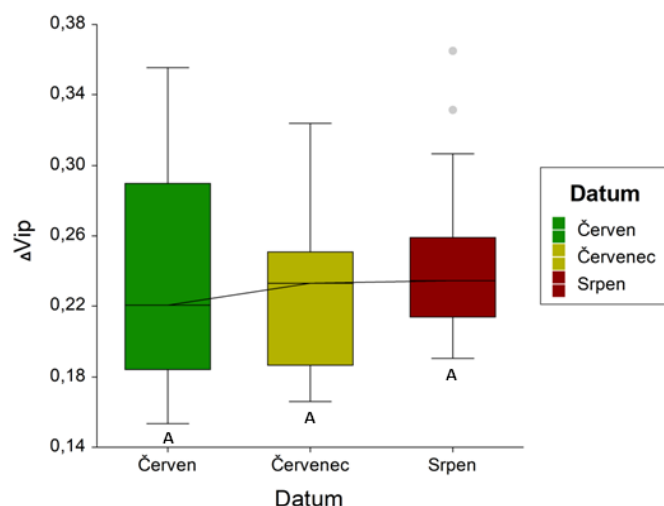
Graf 23 a 24 je pak možné pozorovat hodnoty vybraných faktorů F_v/F_m a ΔV_{ip} u jednotlivých trav. U obou grafů byl na základě normality dat proveden Tukey-Kramerův test, který u obou faktorů prokázal odlišnosti mezi hodnotami u jednotlivých druhů. V případě parametru F_v/F_m je vidět (Graf 23), že nejvyšší výtěžek PSII je u smilky. Nižší F_v/F_m , oproti smilce, má pak průkazně třtina s bezkolencem, nejnižší hodnoty F_v/F_m byly naměřeny u metlice. Důvodem by zde mohl být vliv vysokohorského prostředí, na které je smilka adaptovaná, a nemá tak takový problém s jeho stresovými aspekty. Tomu by napovídal i druhý parametr ΔV_{ip} (Graf 24), kdy můžeme vidět nízkou hodnotu fluorescence PSII právě u smilky společně se třtinou. Vyšší hladina fluorescence u bezkolence a metlice by mohla poukazovat na vyšší stresovou zátěž pro fotosyntetický aparát v daném prostředí pro tyto traviny.

Celkový maximální kvantový výtěžek PS II
během roku 2020

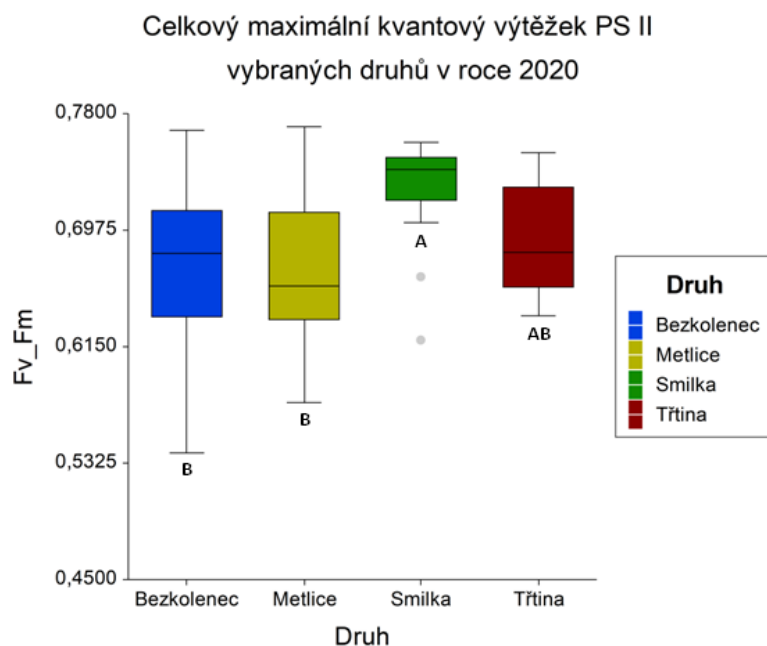


Graf 21 - F_v/F_m pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny roku 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro bezkolenec, smilku a třtinu na každý termín. $n = 23$ pro metlici na každý termín. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem.

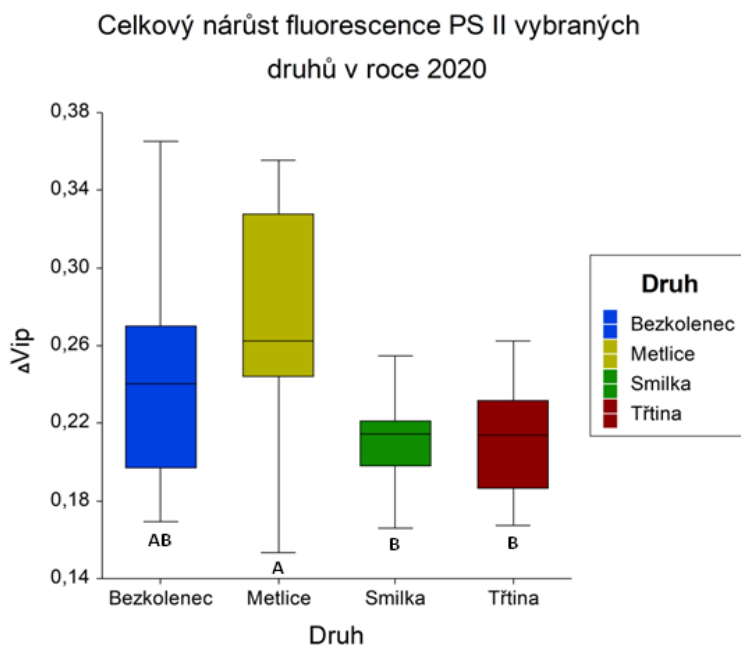
Celkový nárůst fluorescence PS II
během roku 2020



Graf 22 - ΔF_{ip} pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny roku 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro bezkolenec, smilku a třtinu na každý termín. $n = 23$ pro metlici na každý termín. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehle hodnoty pozorování.



Graf 23 - F_v/F_m pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro bezkoleneček, smilku a třtinu pro každý druh. $n = 17$ pro metlici. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicevá část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.

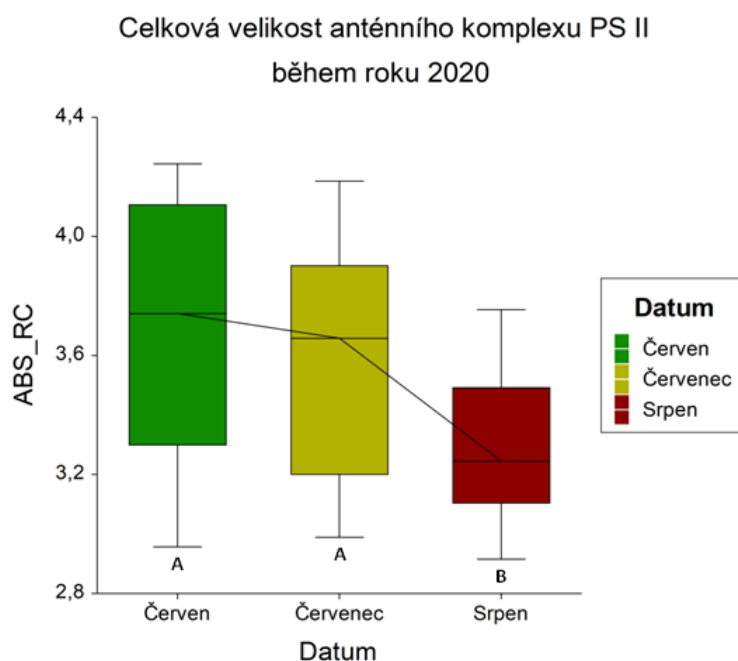


Graf 24 - ΔV_{ip} pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro bezkoleneček, smilku a třtinu pro každý druh. $n = 17$ pro metlici. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicevá část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem.

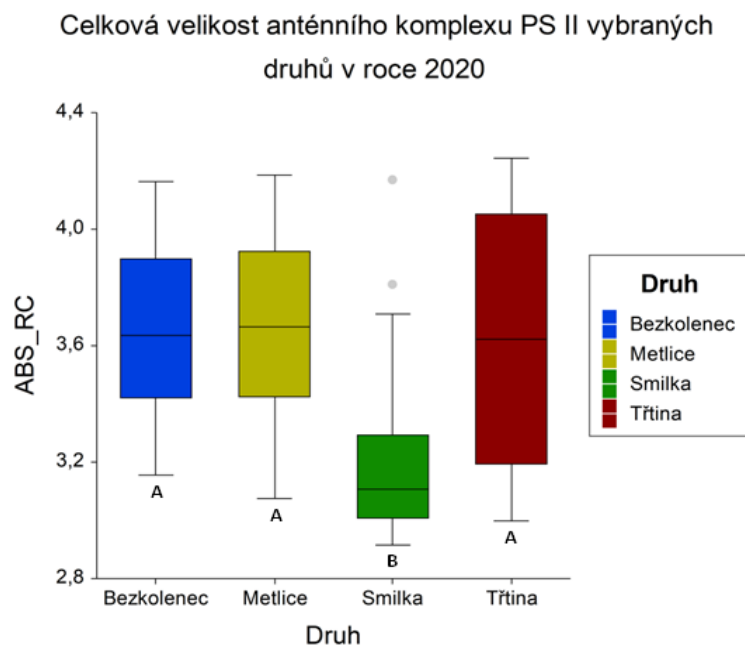
5.10.2. Vybrané parametry ABS/RC a RC/CS₀

V případě parametrů ABS/RC a RC/CS₀ se jako průkazný faktor data měření pouze u ABS/RC (Graf 25), kde byl proveden Kruskal-Wallisův test pro prokázání rozdílu mezi jednotlivými termíny měření. Na grafu 25 je pozorovatelný klesající trend ve velikosti anténního komplexu PSII, především je pak statisticky průkazný rozdíl mezi červencem a srpnem. Zmenšování anténního komplexu je pravděpodobně způsobeno útlumem primární fáze fotosyntézy ke konci vegetačního období.

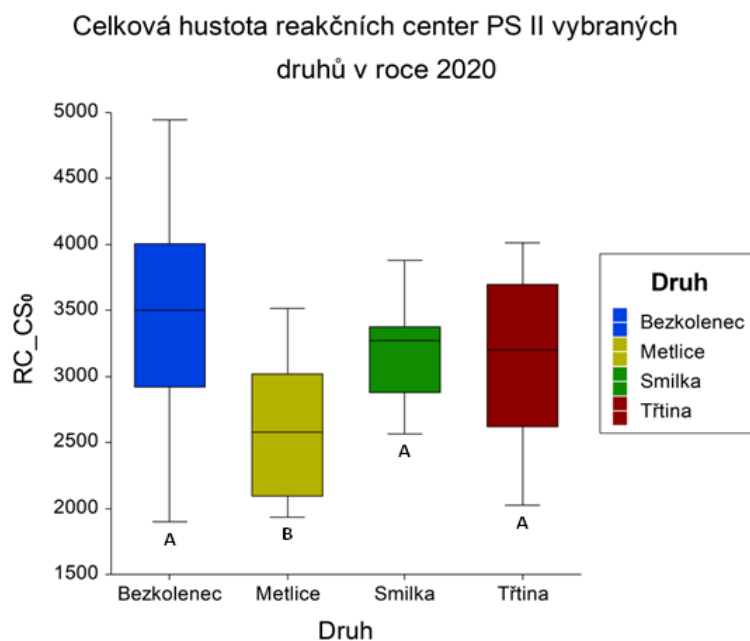
Faktor druhu vyšel průkazně pro oba vybrané parametry, u kterých byl proveden na základě normality dat Kruskal-Wallisův nebo Tukey-Kramerův test pro prokázání odlišnosti dat mezi naměřenými hodnotami. U parametru ABS/RC (Graf 26) můžeme vidět průkazně nižší naměřené hodnoty u smilky oproti ostatním travinám. Tyto nižší hodnoty u smilky, znamenající menší velikost anténních komplexů, přesto parametr ukazuje Fv/Fm (Graf 23), že smilka má největší maximální výtěžek PSII oproti ostatním travinám. Vysoké hodnoty Fv/Fm i přes menší velikost anténních komplexů nejspíš souvisí s druhým parametrem RC/CS₀ (Graf 27), kdy byla u smilky, třtiny a bezkolenci zjištěna průkazně vyšší hustota reakčních center oproti metlici.



Graf 25 - ABS/RC pro jednotlivé data odběrů vzorků souhrnně za všechny vzorky všech druhů trav v rámci jednoho termínu odběru během sezóny roku 2020. Vliv data odběru vzorků byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi termíny odběru vzorků na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 24$ pro bezkolenec, smilku a třtinu na každý termín. $n = 23$ pro metlici na každý termín. Horizontální přímka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvartilem, zespodu 1. kvartilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.



Graf 26 - ABS/RC pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Tukey-Kramerova (normální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro bezkoleneček, smilku a třtinu pro každý druh. $n = 17$ pro metlice. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem. Šedivé tečky značí odlehlé hodnoty pozorování.



Graf 27 - RC/CS₀ pro jednotlivé druhy studovaných trav souhrnně za všechny termíny v sezoně 2020. Vliv druhu byl hodnocen pomocí Kruskal-Wallisova (nenormální rozdělení) testu. Rozdílná písmena u sloupců značí průkazný rozdíl mezi druhy na hladině $\alpha = 0,05$. $n = 18$ pro bezkoleneček, smilku a třtinu pro každý druh. $n = 17$ pro metlice. Horizontální příčka v boxech značí medián, střední krabicová část je shora ohraničena 3. kvantilem, zespodu 1. kvantilem. Vertikální úsečky vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem.

5.10.3. OJIP křivky – vyhodnocení

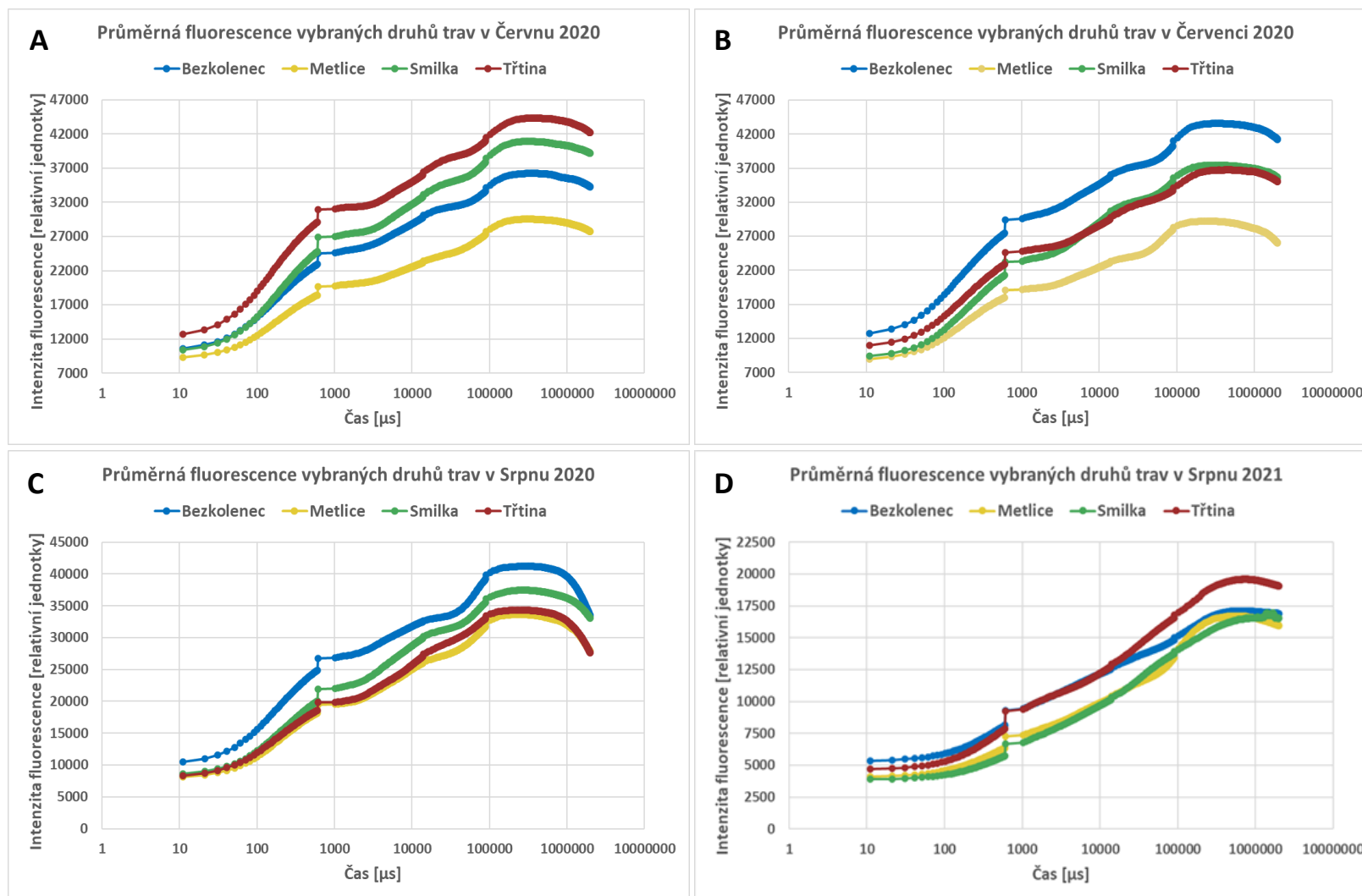
Na grafech 28 je možné pozorovat průběh rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu, na základě, které lze hodnotit efektivitu PSII vybraných druhů trav v průběhu vegetační sezóny. Na základě těchto grafů můžeme vidět, že dochází v průběhu sezóny ke střídání relativních pozic křivek jednotlivých druhů v grafech, na základě čehož lze předpokládat jejich odlišnou fenologii a efektivitu primární fáze fotosyntézy. Na začátku vegetační sezóny v červnu (Graf 28 A) nejvyšší efektivitu PSII se ukazuje u třtiny a u smilky, poté je bezkolence a nejnižší efektivitu PSII vykazuje metlice. V červenci (Graf 28 B) je možné vidět změnu v postavení jednotlivých druhů, kdy nejvyšší efektivitu PSII je vidět u bezkolence, další dvě křivky třtiny a smilky jsou velmi podobné a jako poslední s nejnižší efektivitou PSII se stále nachází metlice. V srpnu 2020 (Graf 28 C) dochází ke zmenšení rozdílů mezi jednotlivými křivkami, přesto byly u bezkolence opět naměřeny z vybraných druhů hodnoty nejvyšší, nižší hodnoty jsou pak u smilky. Křivky metlice a třtiny jsou si velmi podobné, jako tomu bylo v předchozí situaci u třtiny se smilkou. V srpnu 2021 (Graf 28 D) můžeme vidět, že nejvyšší efektivitu PSII nebyla u bezkolence ale u třtiny, zároveň pak podobnou křivku není u třtiny a metlice, nýbrž u smilky a metlice.

Z naměřených dat lze předpokládat určitý fenologický vzor chování vybraných druhů trav. Mění se pozice křivek ukazuje na dynamickou změnu v průběhu vegetačního sezóny v závislosti na konkrétním období, kdy je například vidět na přiblížení křivek k sobě (Graf 28 C) pravděpodobný nástup období senescence. U bezkolence je možné pozorovat pozdější začátek vegetačního období, kdy je možné vidět (Graf 28 A) jeho nízká aktivita PSII oproti zbylé části sezóny (Graf 28 B a C). V srpnu 2021 (Graf 28 D) je jeho křivka zpočátku podobná s křivkou třtiny, pak se ale přiblíží a splyne s křivkami metlice a smilky, což by mohlo být způsobeno silnějším stresovým tlakem v závislosti na odlišnosti meteorologických podmínek v roce 2020 a 2021. Zajímavým zjištěním je podobná efektivita PSII u smilky a třtiny, kdy je v červenci (Graf 28 B) velmi podobná, a v srpnu (Graf 28 C) je u smilky efektivita PSII dokonce vyšší než u třtiny, což rozporuje předpoklad, kdy by situace měla být spíše opačná. Překvapivým zjištěním je i celkově nejnižší naměřená efektivita PSII u metlice, a to prakticky v průběhu celé vegetační sezóny. Tyto dvě zjištění mají rozhodně potenciál pro další a dlouhodobější výzkum, aby bylo možné zaznamenat a správně interpretovat provedená měření, v souvislosti s předpokládaným vlivem meteorologických podmínek v daný rok.

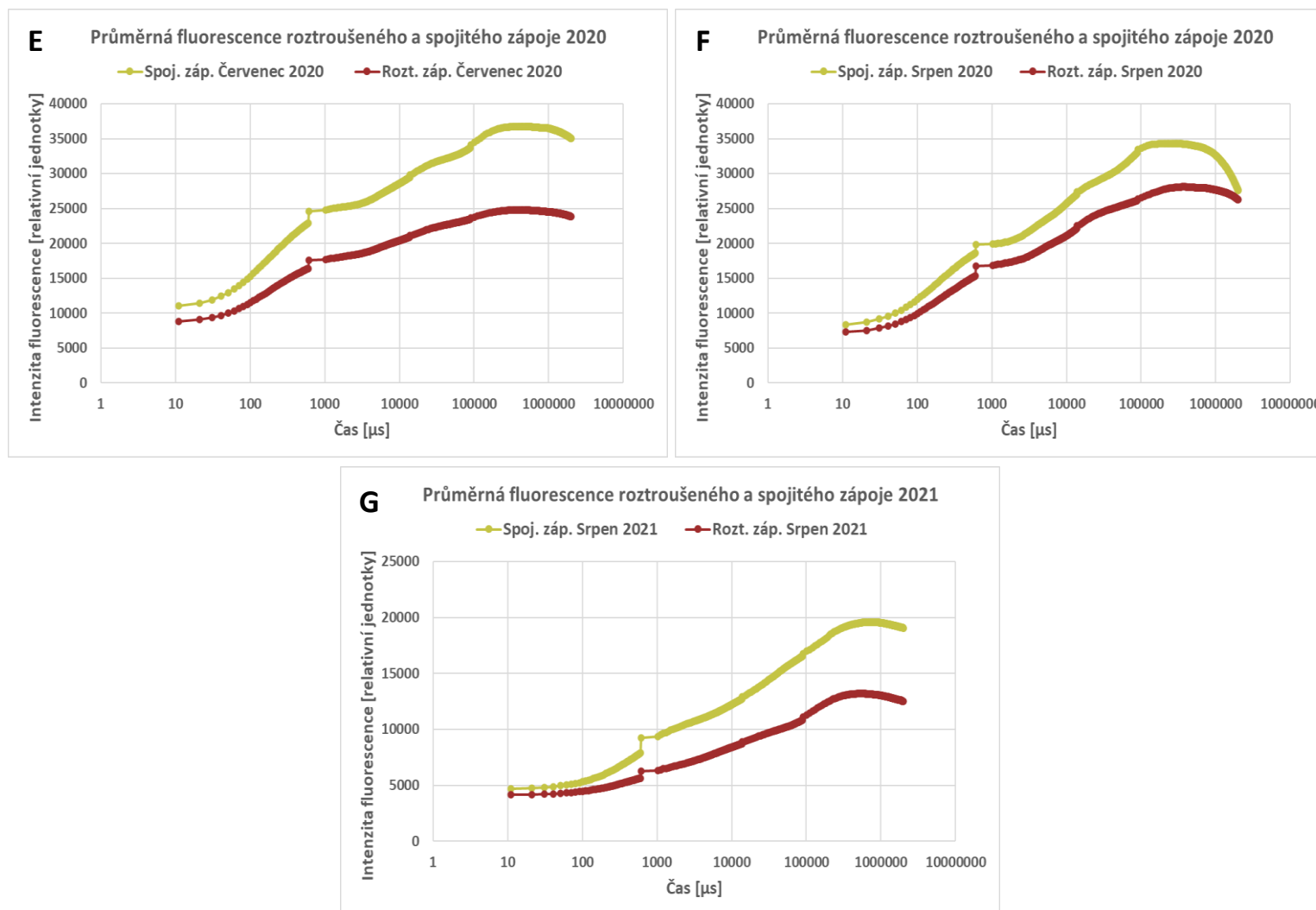
5.10.4. OJIP křivky spojitého a roztroušeného zápoje – vyhodnocení

Efektivitu PSII, hodnocenou na základě rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu, a její rozdíl u jedinců spojitého a roztroušeného zápoje lze pozorovat na grafech 29. Jednotlivá měření byla provedena v průběhu části vegetační sezóny v roce 2020 (Graf 29E a F) a na konci vegetační sezóny 2021 (Graf 29 G). V červnu a srpnu 2020 je efektivita PSII jedinců roztroušeného zápoje nižší než u jedinců spojitého zápoje, stejně tomu pak je i v srpnu 2021.

Celkově nižší efektivita PSII u jedinců roztroušeného zápoje je u provedených měření pravděpodobně způsobená vyšší mírou vystavení jedinců nadměrnému ozáření. Ve spojitém zápoji se jedinci navzájem zastiňují což má v prostředí, ve kterém je nadměrné ozáření jedním z hlavních abiotických stresorů, evidentně benefitní efekt. Oproti tomu u jedinců roztroušeného zápoje v zápoji smilky, která má nízký vzrůst a nízkou hustotu olistění, se tento navzájem se zastiňující efekt vyskytuje pouze minimálně. Důsledkem toho jsou roztroušení jedinci vystaveni nadměrnému ozáření, které má důsledek snížení efektivitu PSII.



Graf 28 - Grafy znázorňují průběh kinetiky rychlé fluorescence chlorofylu v červnu (A), červenci (B), srpnu (C) 2020 a v srpnu (D) 2021. Křivky na grafech A, B a C jsou výsledkem měření pomocí fluoropenu FP 100/S, křivky na grafu D jsou výsledkem měření pomocí fluoropenu 110/D.



Graf 29 - Grafy znázorňují průběh kinetiky rychlé fluorescence chlorofylu v červenci (E) a srpnu (F) 2020 a srpnu (G) 2021. Křivky na grafech E a F jsou výsledkem měření pomocí fluoropenu FP 100/S, křivky na grafu G jsou výsledkem měření pomocí fluoropenu 110/D. Spoj. záp. – spojitý zápoj; Rozt. záp. – roztroušený zápoj.

6. Diskuse

Moje diplomová práce byla řešena v rámci komplexního projektu Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy – schématu INTER-EXCELLENCE, bilaterálního projektu s americkými partnery Inter-Action LTAUSA18154. V rámci tohoto projektu docházelo k multioborové spolupráci a kooperaci mezi jednotlivými vědeckými týmy s různým zaměřením na problematiku ekosystémových funkcí alpinské tundry Krkonošského národního parku. V mém případě jsem spolupracoval především s členy týmu paní prof. Albrechtové, jehož jsem součástí, a s týmem paní docentky Lucie Kupkové z katedry aplikované geoinformatiky a kartografie PřF UK. Jedním z výsledků projektu Inter-Action LTAUSA18154, by měl být algoritmus, který za pomoci dat získaných dálkovým průzkumem umožní kvantifikaci obsahu chlorofylu ve vegetaci napříč různými ekosystémy i heterogenními společenstvy, jako může být například Krkonošská reliktní tundra.

Aby takový algoritmus mohl vzniknout, bylo potřeba získání dat z dálkového průzkumu, které zajišťoval tým Dr. Petra Lukeše z ÚVGZ AV ČR a paní docentky Kupkové za pomoci hyperspektrálních (HSP) snímků. Tyto snímky byly pořizovány jednak za pomoci senzorů umístěných na letadle vlastněném ÚVGZ AV ČR, které následně přeletem nad lokalitou tyto HSP snímky pořídilo. Vzhledem k nutnosti bezmračného počasí pro pořízení leteckých snímků, které bylo vzhledem ke komplikovanému horskému podnebí otázkou spíše náhody (Jeník 2008), byly pořizovány snímky i týmem doc. Kupkové za využití hyperspektrální kamery s prostorovým rozlišením několika centimetrů nesené na dronu. Regresní vztahy mezi hyperspektrální odrazivostí a mnou naměřenými obsahy chlorofylu byly součástí diplomové práce Mgr. Gabriely Pinlové obhájené v tomto roce na Katedře aplikované geoinformatiky a kartografie (Pinlová 2022).

Interpretace snímků dálkového průzkumu byla provedena na základě získaných údajů z pozemního průzkumu – tedy biochemických a strukturních parametrů prezentovaných v mé diplomové práci. Pro získání těchto dat probíhalo v době pořizování HSP snímků měření vybraných fyziologických parametrů *in situ*, zároveň i odebrání vzorků listů pro následné laboratorní zpracování týmem paní prof. Albrechtové. Vzorky byly mimo jiné zpracovány i na analýzu obsahu konkrétních fenolických látek a antokyanů (pomocí histochemické lokalizace Lenou Hunt z týmu prof. Albrechtové a pomocí HPLC v týmu na ÚVGZ dr. Karlem Klemem; výsledky nejsou uvedeny v této práci). Krom účasti na

terénním výzkumu jsem prováděl následné laboratorní biochemické analýzy a zpracovával fluorescenční data, která jsou použita v této diplomové práci.

V rámci kapitoly 6.1. jsou popsány metodické úpravy odběrů vzorků a měření *in situ* v rámci terénních odběrů. Následně jsou diskutovány výsledky provedených analýz v závislosti na změně v sezónní dynamice a rozdílností mezi vybranými druhy trav v kapitole 6.2. V kapitole 6.3. je diskutován možný vliv studovaných znaků listoví na kompetiční roli trav za různých podmínek. Závěrečná kapitola diskuse 6.4. je věnována rozboru využití dálkového průzkumu jako nezbytný nástroj pro sledování proměn stavu a složení vegetace.

6.1. Diskuse značení ploch a metodického zpracování vzorků

Terénní odběr vzorků a měření *in situ* probíhalo podle popsané metodiky (Kapitola 4). Některé procesy a postupy bylo ovšem potřeba optimalizovat pro snazší průběh opakujících se terénních odběrů v průběhu vegetační sezóny.

6.1.1. Problematika opětovné lokalizace a značení ploch v travním porostu

První, spíše minoritní, optimalizace se týkala přesné identifikace jednotlivých ploch s trvalým zápojem vybraných druhů trav. Problém zde byl způsoben rostoucí výškou porostu, především pak u metlice a bezkolence, v průběhu vegetační sezóny, kdy metlice může dosahovat až 2 m (Davy 1980). V důsledku této změny ve výšce porostu travin bylo velmi obtížné, i s využitím GPS lokalizace v mobilním telefonu, nalézt kolík označující střed 2x2 m plochy, ze které byly vzorky odebírány, aniž by došlo k výraznému sešlapu plochy. Kolík byl totiž ukotven v zemi tak, že jeho nadzemní část tvořila jen několik centimetrů, které ve vysokém zápoji nebylo snadné nalézt. Případný výrazný sešlap plochy byl pak problematický pro HSP snímkování lokality (Červená et al. 2022). Jako řešení a velmi výhodný postup se osvědčilo vyhledání jednotlivých ploch s předstihem, například při pozdějším odpoledním příjezdu na lokalitu, a označení středů ploch například bambusovou tyčí nastříkanou reflexní barvou. Díky tomu měla vegetace, ideálně přes noc, čas na regeneraci a výrazný sešlap plochy již nebyl problematický.

6.1.2. Optimalizace měření plochy listové

Další optimalizace byla průběžně řešena u měření plochy listu (Kapitola 4.4.) (Pierce, Running, a Walker 1994). U první metody měření plochy listu byly použity manuální měřicí nástroje a z mnoha důvodů se metoda ukázala jako nevhodná, a to hlavně kvůli neideálnímu způsobu měření ploch a časové náročnosti. Z důvodu venkovních podmínek bylo možné měřit plochy listů až po odchodu z terénu v laboratorních podmínkách. I přes

uchování vzorků trav v uzavřených a chlazených plastových sáčkách během transportu, docházelo po vyjmutí k vysychání a kroucení odebraných listů (Hardy, Anderson, a Gardner 1995), které pak bylo velmi obtížné měřit. Dále byl problémem tvar listů, kvůli kterému bylo potřeba provést několik měření téhož listu, v různých úsecích listu. Celkově tak byla metoda časově a uživatelsky velmi náročná.

Druhá použitá metoda měření plochy listu byla již sofistikovanější a bylo ji možné používat přímo v terénu, čímž se zabránilo deformaci listu (Garnier et al. 2001). Byla zde využita kombinace mechanických pomůcek, měřítka, fotografie a následné analýzy v programu ImageJ. Tato metoda splnila svůj předpoklad, došlo k zabránění kroucení listů z důvodu vysychání, jelikož se fotografie pořizovaly bezprostředně po odebrání vzorků. Na druhou stranu zde vznikly nové komplikace v druhé fázi měření, a to při analýze fotografií pomocí programu ImageJ (Baecker 2012). Naráz bylo foceno několik vzorků naráz, důsledkem toho bylo na snímcích mnoho stínů a odlesků, kvůli kterým bylo potřeba snímky upravovat. V důsledku následných úprav snímku velmi vzrostla časová náročnost na zpracování a změření ploch vzorků a metoda se tedy stala také nevhodnou.

Třetí metoda pro měření plochy již využívala aplikaci LesfByte do mobilního telefonu (Getman-Pickering et al. 2020). Tato metoda byla použitelná v terénu, byla velmi uživatelsky přijatelná a jednoduchá na obsluhu (Rodriguez-Barrera et al. 2022). Bohužel byla tato aplikace, a jí podobné, dostupná pouze pro elektroniku iOS, tedy elektroniku od firmy Apple. Na základě třetí metody tedy vznikla finální optimalizovaná čtvrtá metoda měření plochy listu, s minimem pomůcek a nebyla zapotřebí žádná specifická aplikace na její provedení. Opět byla použita kombinace fotografie a následné analýzy v programu Image J (Baecker 2012), avšak vzhledem k pořizování fotografie pouze jednoho vzorku naráz, měly snímky velmi dobrou kvalitu a nebylo je nutné následně komplikovaně a zdlouhavě upravovat. Vzorek před vyfocením nebylo zapotřebí nikterak zarovnávat, či speciálně fixovat. Podložní skříčko se ukázalo jako dostačující pro zatížení a zabránění kroucení vzorku listu. Identifikační číslo nebylo potřeba nikam zaznamenávat, vždy stačilo pouze posunout předpřipravenou pásku tak, aby odpovídala číslu vzorku na výsledné fotografii. Plocha listu byla nakonec změřena pomocí programu ImageJ (Baecker 2012), kde jako měřítko sloužilo čtvercové uspořádání značek ve vzdálenosti 10 cm od sebe. Celá metoda byla tedy časově a uživatelsky velmi nenáročná.

6.1.3. Optimalizace měření rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu

Poslední změna, která byla provedena v průběhu měření, mezi vegetační sezónou 2020 a 2021, byla výměna staršího modelu fluoropenu firmy PSI typu FP 100/S, za novější model FP 110/D (Kapitola 4.8.). Při používání staršího modelu se navozovala temnostní aklimace obalením listu kouskem alobalu (Shanker, Coe, a Sirault 2019). Po uplynutí aklimační doby se pak následné měření provádělo pod černou sametovou dekou, bez možnosti vizuálního kontaktu s listem, kvůli případnému nechtěnému osvětlení listu. Absence vizuálního kontaktu se vzorkem a přístrojem měla za příčinu občasné opakování celého měření, včetně opakování zatemnění vzorku způsobené chybným měřením například mimo oblast listu. V případě novějšího modelu fluoropenu se používaly pro navozování temnostní aklimace klipsny se clonou, do kterých bylo možné fluorpen nasadit a provést měření bez rizika ozáření (Liang et al. 2021). Díky těmto externím klipsnám bylo měření mnohem uživatelsky přívětivější a citelně se snížila míra provedených chybných měření. Novější model fluoropenu se zároveň projevil i na odlišné vizualizaci OJIP křivek, které je tak potřeba srovnávat zvlášť od OJIP křivek modelu staršího.

6.2. Diskuse výsledků analýz a interpretace mezidruhových dat

Jednou z otázek mé diplomové práce bylo zjistit, zda má sezónní dynamika a s ní spojená změna parametrů listoví, vliv na kompetiční role vybraných druhů trav. Tyto vybrané parametry jsou obsah chlorofylu, antokyanů, fenolických látek a vody. Ostatní strukturální a fyziologické znaky listoví (LAI, SLA, vybrané fluorescenční parametry) sloužily jako podpůrné pro závěry získané na základě hodnocení biochemických parametrů. Na základě statistických analýz viz (Kapitola 5), vznikla pro snazší orientaci tabulka 12, na jejímž základě budou v následující části diskutovány výsledky analýz z pohledu sezónní dynamiky a rozdílů mezi jednotlivými druhy trav.

6.2.1. Obsah chlorofylu

Na základě obsahu chlorofylu lze u jednotlivých druhů trav pozorovat rozdílnou fenologii v průběhu vegetačního období. U metlice (*D. cespitosa*) se ukázaly naměřené hodnoty obsahu chlorofylu jako nejvyšší mezi ostatními srovnávanými druhy, což by odpovídalo vysoké míře adaptace na vysokohorské prostředí Krkonoš (Tieszen a Helgager 1968). Vysoký obsah chlorofylu u metlice je tedy způsoben vysokou mírou ozáření, která ovšem nemá u metlice silné negativní účinky (Tieszen a Bonde 1967; Tieszen a Helgager 1968). Nárůst obsahu chlorofylu u metlice v srpnu naznačuje, že její vegetační fáze je výrazně delší, než se dle literárních údajů očekávalo (Davy 1980). Dlouhé vegetační

období metlice může být způsobeno akumulací řady antioxidačních látek chránících před negativním vlivem nízké teploty, jak bylo zaznamenáno pro její příbuzný antarktický druh (*D. antarctica*) (Clemente-Moreno et al. 2020).

Vysoký obsah chlorofylu byl naměřen i u smilky (*N. stricta*), což by mohlo odpovídat obdobně silné adaptaci na vysokou míru ozáření jako u metlice (Tieszen a Helgager 1968). Vysoký obsah chlorofylu u smilky oproti dalším druhům bylin se podařilo na základě hyperspektrálních měření zaznamenat například i v Tatrách (Sobczak et al. 2005). Vzhledem ke klesající dynamice obsahu chlorofylu u smilky v průběhu vegetační sezóny u ní lze předpokládat, v porovnání s ostatními druhy v Krkonošské tundře, nástup senescence již v srpnu (Grant et al. 1996).

Nízký obsah chlorofylu u bezkolence (*M. caerulea*) na počátku vegetační sezóny vypovídá o posunuté fenologii oproti bezkolenci v nižších nadmořských výškách, u kterého je počátek vegetační sezóny obvykle v půlce dubna (Taylor, Rowland, a Jones 2001; Thornton a Bausenwein 2000). Tomu odpovídá i pozorování z roku 2020, kdy jsme byli nuceni posunout první terénní odběr vzorků plánovaný na počátek června, protože by nebylo u bezkolence možné vzorky odebírat.

U třtiny (*C. villosa*) byl celkový obsah chlorofylu nejnižší (Graf 1) v porovnání s ostatními travinami, který mohl být způsobený stresem z vysokého ozáření (Liu et al. 2013). Pokles obsahu chlorofylu by mohl znamenat stresové zatížení, které bylo pozorováno u příbuzného druhu třtiny křovištní (*C. epigejos*), u které se tento pokles projevil pod působením stresu z nedostatku vody (Kompała-Bąba et al. 2021). Mnohem pravděpodobnější vysvětlení ale je, že takto nízké hodnoty jsou v porovnání s ostatními druhy pro třtinu (*C. villosa*) běžné, což naznačují i podobné výsledky získané polských Beskydech (Jakomulska, Zagajewski, a Sobczak 2003).

6.2.2. Obsah karotenoidů

Odlišnou dynamiku v rámci fenologie mezi sledovanými travními druhy, která byla pozorovaná na základě rozdílného obsahu chlorofylu během sezóny, lze pozorovat i na základě obsahu karotenoidů a na vzájemném poměru obou skupin fotosyntetických pigmentů. Metlice reaguje na stres vyvolaný nadměrným ozářením zvýšenou syntézou karotenoidů, které tak chrání PSII před poškozením (Taran et al. 2013; Tieszen a Bonde 1967). V porovnání s ostatními druhy měla metlice vždy nejvyšší obsah karotenoidů, což tedy svědčí o přítomnosti stresu nadměrným ozářením (Goss a Latowski 2020; Rodríguez-Concepción 2010). Vysoký obsah karotenoidů byl pozorovaný i u příbuzného druhu

metlice (*D. antarctica*), při vystavení nadměrnému ozáření (Taran et al. 2009, 2013). Klesající trend obsahu karotenoidů je pravděpodobně reakcí na měnící se intenzitu slunečního záření v průběhu roku. Vlivu měnící se intenzity slunečního záření v průběhu roku (Wang et al. 2008) by odpovídal rostoucí poměr fotosyntetických pigmentů Chl/Car u metlice. Kdy je u metlice vyšší obsah chlorofylu ke konci sledované části sezóny potřebný pro zachycení menšího množství energie (Pan et al. 2011), oproti tomu vzhledem k menší intenzitě záření dochází ke snižování obsahu karotenoidů.

Obdobnou sezónní změnu v obsahu karotenoidů u smilky, jako u metlice, je možné vysvětlit obdobnou mírou adaptace na vliv nadměrného ozáření, která je u horského druhu jako je smilka (*N. stricta*) zapotřebí (Kissling et al. 2004; Tollefsrud et al. 2008). Pokles obsahu karotenoidů u smilky ke konci sledované sezóny, stejně jako pokles obsahu chlorofylu, je způsoben fenologií smilky, kdy v září přechází do fáze senescence (Chadwick 1960). Stejně jako u obsahu chlorofylu, i u obsahu karotenoidů dochází u smilky k výraznému poklesu mezi červencem a srpnem značící fázi senescence. Poměr Chl/Car reaguje u smilky obdobně jako u metlice na intenzity záření (Wang et al. 2008).

Nízký obsah karotenoidů na začátku sezóny je u bezkolence důsledek, stejně jako u chlorofylu, pozdějšího nástupu vegetačního období oproti bezkolenci v nižší polohách (Taylor, Rowland, a Jones 2001). Nižší obsah karotenoidů v průběhu sezóny může být důsledkem zabudovávání křemíku do strukturálních pletiv, které pak ovlivňují optické vlastnosti dopadajícího světla, a mohou tak poskytovat dodatečnou ochranu před vysokým ozářením (Klančnik, Vogel-Mikuš, a Gaberščík 2014). Relativně nízký obsah karotenoidů u třtiny je pravděpodobně důsledkem odlišné reakce na nadměrné ozáření, než je zvýšená syntéza karotenoidů (Urban et al. 2006). Jako reakce na stres z vysokého ozáření se jeví zvýšený obsah fenolických látek v rostlinných buňkách (Grace 2005; Winkel-Shirley 2002).

6.2.3. Obsah antokyanů

Jednoduchou spektrofotometrickou metodou stanovení obsahu antokyanů (Mancinelli a Walsh 1979) použitou v této diplomové práci není možné identifikovat jednotlivé druhy antokyanů tak jako např. s využitím vysokoúčinné kapalinové chromatografie, tzv. HPLC (Fossen et al. 2002). Nelze tedy vyhodnotit, zda antokyanu detekované u jednotlivých trav v mé práci odpovídají metabolitům z citované literatury níže. Překvapivě, pro třtinu chloupkatou, navzdory očividnému fialovému zbarvení listoví, se nepodařilo v literatuře najít údaje o obsahu specifických antokyanů.

Nejvyšší obsah antokyanů z vybraných druhů trav byl naměřen u metlice, což vzhledem k ochranné funkci antokyanů před vysokým ozářením je nejspíš jedna z mnoha adaptací metlice na vysokohorské prostředí (Tieszen a Helgager 1968). Díky vysokému obsahu karotenoidů a antokyanů je tak metlice velmi dobře chráněná před negativními dopady vysoké ozářenosti UV zářením (Day, Vogelmann, a DeLucia 1992; Taran et al. 2013).

U smilky byl identifikován antokyan delfinidin, ochranný pigment chránící PSII před poškozením vlivem nadměrného UV záření (Clifford a Harborne 1967). Delfinidin patří mezi antokyanany s velmi dobrou ochranou účinností proti UV-A i UV-B záření (Campanella, Smalley, a Dempsey 2014), čímž poskytuje smilce velmi dobrou ochranu před tímto zářením a jeho negativními dopady (Liu et al. 2013).

U třtiny a bezkolence nebyly pozorovány patrné výrazné změny v obsahu antokyanů během sezóny, přičemž u bezkolence byly z antokyanů identifikovány 3-glukosid a 3-rutinosid (Fossen et al. 2002). Přesto můžeme, v rámci sledovaného období, pozorovat trend kontinuálního nárůstu obsahu antokyanů u třtiny, oproti obsahu karotenoidů. To by mohlo naznačovat, že u třtiny dochází v reakci na zvýšenou míru ozářenosti v listech spíše k akumulaci antokyanů než k syntéze zvýšeného množství karotenoidů. Tomu by nasvědčovalo i zbarvení apikální, nejvíce osvětlené, části listů třtiny do fialova (Varga et al. 2013), které jsme koncem sezóny pozorovali i my.

6.2.4. Obsah fenolických látek

Vliv nadměrného ozářením, především pak negativní dopady UV záření, je možné pozorovat i u zvýšeného obsahu fenolických látek, kdy pod působením tohoto stresu obsah fenolických látek obvykle narůstá (Behboodi-Sadabad et al. 2017; Gurol a Vatistas 1987). U antarktického druhu metlice (*D. cespitosa*) byly identifikovány fenolické látky orientin a luteolin, chránící metlici před UV-B zářením (Staaaj et al. 2002). Nárůst obsahu fenolických látek při zvýšené expozici UV-B záření byl pozorován u třtiny křovištní (*C. epigejos*) (Staaaj et al. 2002). Změna v obsahu fenolických látek v důsledku působení UV-B záření má u třtiny křovištní (*C. epigejos*) negativní vliv na navozování mykorhizy (Staaaj et al. 2001), zřejmě v důsledku alokace uhlíku do sekundárních metabolitů namísto do mykorizních struktur a jejich výživy. Arbuskulární mykorhiza je ale pro třtinu křovištní (*C. epigejos*) velmi zásadním zdrojem fosforu (Rydlová et al. 2016). Na druhou stranu výrazná syntéza fenolických látek způsobená vysokou ozářeností (Chen et al. 2013) zároveň přináší pro třtinu benefit lepší ochrany před herbivory na základě hořkosti získané

vysokým obsahem právě fenolických látek (Kubalt 2016; Mueller-Harvey 2001). Zvýšená míra dostupnosti živin může vést například u smilky (*N. stricta*) k zvýšené syntéze taninů (Tarcău et al. 2013), což vede opět k jejímu zhořknutí, na základě kterého o ni nemají herbivoři zájem (Alonso, Hartley, a Thurlow 2001).

Podobně jako u antokyanů byla pro stanovení fenolických látek použita jednodušší kolorimetrická metoda (Singleton a Rossi 1965), která neumožňuje identifikaci jednotlivých fenolických látek. Podrobná analýza fenolických látek pomocí vysokoúčinné kapalinové chromatografie byla na vzorcích odebraných v srpnu 2021 provedena v Ústavu pro výzkum globální změny AV ČR. Ačkoliv mnou analyzované celkové obsahy fenolických látek se mezi sledovanými druhy nelišily, podrobná analýza naznačuje, že relativní zastoupení konkrétních fenolických látek se mezi druhy výrazně liší. Interpretace konkrétního zastoupení jednotlivých fenolických látek je nad rámec této diplomové práce.

6.2.5. Obsah vody

Smilka (*N. stricta*) patří k pomalu rostoucím druhům, proto se pro ni stává sucho a jeho vliv velmi nebezpečným, co se týče schopnosti kompetice s okolními travními druhy (Johnson et al. 2011; Oddi et al. 2020). Pomalý růst smilky (*N. stricta*) se odráží i na její schopnosti zotavit se z déle působícího stresu ze sucha, kdy je tak její konkurenceschopnost oslabená a může být vytlačena před tím méně dominantními druhy (Stanik, Peppler-Lisbach, a Rosenthal 2021). Stres vyvolaný suchem přímo souvisí s probíhající změnou klimatu, kdy se zvyšuje průměrná teplota a mění se charakter a četnost srážek (Pörtner et al. 2022). Vliv klimatické změny, a s ní spojené změny teploty a dostupností vody, je možný pozorovat na měnícím se složení vegetace v Krkonošské tundře (Potůčková et al. 2021). Třtina křovištní (*C. epigejos*) se oproti smilce jeví jako méně náchylný druh na stres způsobený suchem (Kompała-Bąba et al. 2021). Vyšší míra odolnosti proti suchu se u třtiny křovištní (*C. epigejos*) ukazuje v prostředí s vyšší dostupností dusíku v půdě (Fiala, Tůma, a Holub 2011), což by mohl být jeden z důvodů přerůstání zápoje smilky (*N. stricta*) třtinou (*C. villosa*) pozorovaný v posledních dekáдах v důsledku obohacení půdy o dusík ve formě dostupné pro rostliny díky atmosférického spadu (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998).

6.2.6. Strukturální funkční znaky listoví: LAI a SLA

Za pomocí indexu listové plochy (LAI) je možné monitorovat odlišnou fenologii vybraných druhů trav, kdy například u smilky je možné pozorovat dřívější nástup senescence oproti druhům ostatním (Cook et al. 1998). Zároveň je tímto parametrem možné

sledovat fyziologický stav druhů, které si navzájem konkurují, jako je například smilka (*N. stricta*) a třtina (*C. villosa*), dále je možné sledovat a porovnávat mezi obdobími jejich přírůstek biomasy (Sobczak et al. 2005).

V případě významné disturbance prostředí byla u třtiny křovištní (*C. epigejos*), jakožto pionýrského druhu, zaznamenaná zvýšená hodnota specifické listové plochy (SLA), díky čemuž se v takovémto prostředí lépe prosadila (Gloser a Glaser 1996). Při porovnání hodnot LAI a SLA u třtiny (*C. villosa*) v zápoji lesa a na louce byl zaznamenán signifikantní rozdíl v těchto hodnotách, kdy na louce byly naměřené hodnoty vyšší, v důsledku vyšší míry dostupnosti světla (Pyšek 1991). Na základě srovnatelnosti hodnot LAI a SLA napříč ekosystémy je možné předpokládat, že je smilka (*N. stricta*) obdobně jako v sledované lokalitě Krkonošské tundry, přerůstána a třtinou (*C. villosa*) i v lokalitě Vysokých Tater (Sobczak et al. 2005), což potvrzují i další pozorování (Korzeniak 2016).

6.2.7. Rychlá kinetika fluorescence chlorofylu

Na základě dat získaných měření pomocí fluorometru, byly využity různé parametry rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu a porovnány OJIP křivky mezi vybranými druhy trav po porovnání jejich efektivity PSII podobně jako ve studii (Baba et al. 2016). Negativní vliv na efektivitu PSII, v důsledku stresu z nedostatku vody, byl monitorován pomocí fluorescenčních parametrů u jiného druhu třtiny (*Calamagrostis angustifolia*), kdy u jedinců z důvodu uzavírání průduchů docházelo ke snížení efektivity PSII a snížení výměny plynů (Wu et al. 2022). Obdobná reakce na suchu, kdy došlo ke snížení efektivity PSII, byla pozorována pomocí měření fluorescenčních parametrů i u metličky křivolaké (*Deschampsia flexuosa* (L.)) (Albert et al. 2011). V obou pracích (Albert et al. 2011; Wu et al. 2022) byly měřeny fluorescenční parametry při vystavení rostlin nejenom suchu, ale i zvýšené koncentraci CO₂, díky které byl pokles efektivity PSII nižší. Na základě rychlé kinetiky fluorescence chlorofylu bylo tedy možné monitorovat působení stresu na jednotlivé druhy trav v této studii, podobně jako tomu bylo u třtiny křovištní (*C. epigejos*) (Kompała-Bąba et al. 2021). Vysoká efektivita PSII, na základě hodnot Fv/Fm, u smilky tak vypovídá a její míře adaptace na vysokohorské prostředí, kdy jak se zdá, smilka není výrazně ovlivněna abiotickým stresem (Cook et al. 1998; Kompała-Bąba et al. 2021). Na základě ΔVIP je možné usuzovat, že u metlice (*D. cespitosa*) dochází, především pak oproti smilce (*N. stricta*) a třtině (*C. villosa*), k mnohem efektivnějšímu přenosu elektronů z PSII na PSI v rámci primární fáze fotosyntézy (Schansker, Tóth, a Strasser 2005).

6.3. Možný vliv studovaných znaků listoví na kompetiční roli trav za různých podmínek

V této kapitole bude probrán jeden z hlavních cílů mé diplomové práce, a to zda má sezónní dynamika a s ní spojená změna parametrů listoví, vliv na kompetiční role vybraných druhů trav.

6.3.1. Fenologie studovaných druhů trav a vliv klimatické změny

Faktorem, který pravděpodobně hraje svoji roli v měnícím se druhovém složení nejen v Krkonošské tundře, je probíhající změna klimatu (Hejcman et al. 2009; Maxwell et al. 2003). V důsledku této klimatické změny dochází ke zvyšování průměrné roční teploty, jsou častější extrémní projevy počasí, mění se délka vegetačního období a v důsledku tohoto se posouvají hranice vegetačních výškových stupňů (Pörtner et al. 2022). Tyto měnící se klimatické podmínky velmi často napomáhají invazním druhům, se širší tolerancí prostředí, vytlačovat původní druhy, které tuto toleranci k měnícím se podmínkám mají mnohem menší (Zedler a Kercher 2004). Oproti tomu autorky ve studii (Remrova a Císlerová 2010), která se zabývala předpovědí vývoje hydrologických procesů jejich simulováním v okolí hory Jizera na základě historických dat, došly k závěru, že by vliv sucha v důsledku klimatické změny neměl mít na lokální vegetaci vliv. Ve studii bylo ovšem nahlíženo pouze na vegetační období a nikoli na období zimy a vliv výšky sněhové pokrývky, která je v horských ekosystémech podstatným zdrojem vody (Hejcman et al. 2006). V práci (Skálová et al. 2022), která se zabývala dynamikou změny rostlinného společenství v Krkonoších, autoři došli k závěru, že krátkodobé změny ve složení rostlinných společenstev jsou ovlivněny různými specifickými vlastnostmi jednotlivých druhů. Na základě analýzy historických dat (Skálová et al. 2022), je vidět, že změny ve společenstvu z dlouhodobého hlediska jsou způsobené změnou prostředí, kdy se jako parametr se silným vlivem na skladbu rostlinného společenstva ukázalo složení půdy ovlivněné kyselým spadem (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998; Budská, Franče, a Světlík 2000). Naopak jako parametr se slabým vlivem na složení společenstva se ukázala půdní vlhkost. Je tedy otázkou s jakou přesností se studii (Remrova a Císlerová 2010) podařilo predikovat vývoj a vliv klimatické změny na budoucí hydrologické procesy horských oblastí severních Čech.

Zatím se dopady klimatické změny klimatu ve vysokohorských oblastech s luční vegetací projevují pouze ve změně fenologie, kdy vegetační fáze nastává dřív a dochází při ní k vyšší produkci biomasy, oproti tomu nastává dříve fáze senescenční s nižší produkcí

biomasy (H. Wang et al. 2020). Na základě vyhodnocení sezonní dynamiky vybraných znaků listoví v období od poloviny černa do poloviny srpna lze usuzovat na rozdílnou fenologii sledovaných druhů trav. Parametry, které o rozdílech ve fenologii nejlépe vypovídaly byly LAI, SLA, obsah chlorofylu a obsah vody. Pozdní nástup vegetačního období u bezkolence, lze odvodit z nejnižších v červnu naměřených hodnot LAI, společně s nízkou hodnotou SLA a nízkým obsahem chlorofylu (Taylor, Rowland, a Jones 2001). Počátek vegetační fáze u metlice, smilky a třtiny, se nachází mimo sledovanou část sezóny, která bude pravděpodobně odpovídat chionofilite (sněhomilnosti) jednotlivých druhů (Hejčman et al. 2006), kdy jako první by měla začít růst smilka a metlice, později pak třtina a jako poslední bezkolenec. Nastupující fáze senescence zdá u vybraných druhů, krom smilky, později, než bylo sledovaná část sezóny. Nástup senescence u smilky, lze odvodit na základě srpnového nízkého obsahu chlorofylu (Chadwick 1960). Smilka tak má na jaře oproti bezkolenci a třtině výhodu dřívějšího nástupu, vegetačního období, avšak dřívější nástup senescence u smilky může uvolňovat prostor, v rámci kompetice o živiny, konkurenčním travinám (Kutáková et al. 2020).

6.3.2. Vzdušné znečištění a eutrofizace jako možná příčina kompetiční výhody

Různé práce a různí autoři zabývající se problematikou změny travního společenstva v Krkonoších (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998; Hejčman et al. 2005; Štursová 1985) považují za hlavní důvod této změny znečištění vzniklé v druhé polovině minulého století, kdy se na území Saska, Česka a Polska nacházel takzvaný Černý trojúhelník, vzniklý v důsledku silné industrializace a spalování nekvalitního hnědého uhlí, s velmi vysokým atmosférickým znečištěním a spadem (Moldan a Schnoor 1992). V důsledků tohoto atmosférického znečištění oxidy dusíku a síry, docházelo formou kyselého spadu a kyselých dešťů k obohacení půdy formami dusíku dostupnými pro rostliny a ke snižování pH půdy (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998; Budská, Franče, a Světlík 2000). Více úživná a kyselá půda nevyhovuje druhům jako je smilka a je tak jednoduše přerůstána druhy, kterým tyto podmínky vyhovují (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998; Hejčman et al. 2005; Štursová 1985).

6.3.3. Obsah fenolických látek jako možný klíčový faktor v adaptaci na prostředí Krkonošské tundry

Různý obsah fenolických látek, sekundárních metabolitů s nespecifickou protektivní funkcí, u vybraných druhů trav se ukázal jako parametr, který se může podílet na kompetiční roli trav za různých podmínek. Fenolické látky jsou syntetizovány při působení stresu, jako je například sucho nebo vysoká ozáření (Grace 2005; Winkel-Shirley 2002). Díky vysokému obsahu fenolických látek, v reakci na stres z vysokého ozáření, odolává třtina stresové zátěži prostředí. Obdobná reakce na stres se ukázala u třtiny křovištní (*C. epigejos*), u které byla sledována stresová odpověď na toxicitu těžkých kovů (Gajić et al. 2013). Obdobná reakce na působení stresu zvýšenou syntézou fenolických látek se ukázala i v případě působení nadměrného záření (Staaaj et al. 2002), kdy u třtiny křovištní dochází v listech k zvýšení obsahu fenolických látek především pak taninu a ligninu (Rozema et al. 1997). Vysoký obsah těchto fenolických látek v listech třtiny, obzvláště pak vysoký obsah taninů má za příčinu hořkou, a tedy nepřilíživou chuť listů pro herbivory (Kubalt 2016; Mueller-Harvey 2001). Lignin je nestravitelný pro mnoho organismů, a proto jeho vysoký obsah v listech dělá z třtiny méně vhodnou travinu pro pastvu (Ralph, Lapierre, a Boerjan 2019; Rozema et al. 1997).

Pastviny sloužící pro chov dobytka vznikaly v oblasti Krkonoš přibližně ve 14. stol. v důsledku odlesňování borovice kleče (*P. mugo*) v rámci budního hospodářství, kdy bylo odlesněno přibližně 1000 ha lesa nad alpinskou hranicí lesa (Lokvenc 2001). Na nově odlesněnou plochu se smilka z malých roztroušených luk rozšířila, coby travina velmi dobře adaptovaná na náročné vysokohorské prostředí, a stala se společně s metlicí dominantní travinou (Chadwick 1960; Davy 1980; Lokvenc 2001). Metlice se smilkou si navzájem příliš nekonkurují, neboť mají odlišné nároky na množství dostupných živin v půdě, kdy smilka oproti metlici dominuje na plochách chudých na živiny (Semelová et al. 2008). Nově se rozšiřující louky sloužily k chovu dobytka a seče sena během vegetační sezóny, do momentu odsunu sudetských Němců z pohraničí po druhé světové válce (Lokvenc 2001). Po odchodu německého obyvatelstva se z pohraničí Krkonoš stala neudržovaná oblast (Hejzman et al. 2006). V důsledku utlumení zemědělské činnosti se v oblastech smilkových luk začaly rozšiřovat jiné druhy travin jako je právě bezkolenec modrý (*M. caerulea*) a třtina chloupkatá (*C. villosa*) (Hejzman et al. 2009). Člověk samotný ovlivňoval druhové složení luk sekáním trávy na seno, kdy preferoval vzrostlejší a vyšší traviny (Hejzman et al. 2006), avšak otázka vlivu absence dobytka a pasení na druhové složení luk je složitá.

V práci (Hejzman et al. 2008) testovali vliv herbivorů, v tomto případě ovcí, na druhové složení luk. Celý pokus probíhal tři roky a sledovalo se, zda se mění preference ovcí ve výběru potravy. V prvním roce experimentu se projevil efekt naivní populace, kdy ovce neznalé vysokohorské flóry spásaly porost zdánlivě víceméně náhodně. Zajímavé ovšem je, že v příštích letech se již projevila preference k některým vybraným druhům v práci na základě zkušenosti z předešlého roku. V rámci práce byly zahrnuté dva stejné druhy travin, jako v mé diplomové práci, a to třtina chloupkatá (*C. villosa*) a metlice trsnatá (*D. cespitosa*). Třtina byla na jaře (červen) prvního sledovaného roku velmi silně preferována, následně však její preference v létě (červenec) klesla a na podzim (srpen) opět vzrostla, avšak již zhruba na polovinu oproti jara. Na jaře druhého roku byla třtina spíše ignorována, načež v dalších částech roku se vrátila na průměrné hodnoty. Ve třetím a posledním roce studie již nebyly rozdíly mezi jednotlivými částmi roku tak markantní, přesto zůstala třtina lehce víc preferována v období jara. U metlice byla změna spíše opačná, kdy na jaře prvního roku byla velmi preferovanou, avšak ve zbytku roku již ne. V dalších letech již patřila mezi trávy velmi preferované.

Na základě práce (Hejzman et al. 2008), lze tedy usuzovat, že preference ovcí k určitým druhům rostlin nebude zcela náhodná a může být založena na kvalitativních vlastnostech listoví jednotlivých rostlinných druhů (Garcia et al. 2003; Heady 1964; Mayland a Shewmaker 1999). V případě třtiny chloupkaté (*C. villosa*) lze pokles preference spásáčů vysvětlit právě vysokými obsahy fenolických látek, především pak ligninu a taninu, při působení stresových faktorů, jak se ukázalo u příbuzného druhu třtiny křovištní (*C. epigejos*) (Gajić et al. 2013; Rozema et al. 1997; Staij et al. 2002). Vysoký nárůst obsahu fenolických látek v listoví byl pozorovaný i v případě mé diplomové práce, kdy byl zároveň pozorován i efekt posunutých fenologických fází u vybraných druhů trav. Pokud se tedy znovu podíváme na souhrnnou tabulku 12, můžeme vidět, že v červnu má třtina z vybraných druhů nejnižší obsah fenolických látek, následně pak v červenci a srpnu je u třtiny obsah fenolických látek nejvyšší. Tímto meziměsíčním nárůstem obsahu fenolických látek by bylo možné vysvětlit reakci ovcí v prvním roce studie (Hejzman et al. 2008), kdy byla populace ovcí naivní a tedy nezaujatá ve výběru potravy a v červnu, při prvním setkání se s vysokohorským prostředím, se třtina ukázala jako velmi chutná díky nízkému obsahu fenolických látek. V červenci, kdy pravděpodobně došlo k výraznému nárůstu fenolických látek u třtiny, vidíme stejně výrazný propad v preferenci spásání ovce, které tak pravděpodobně reagovaly na zhořknutí třtiny (Kubalt 2016) a její horší stravitelnost (Staij et al. 2002).

6.4. Dálkový průzkum jako nezbytný nástroj pro sledování proměn stavu a složení vegetace

Díličí výsledky této práce jako je například obsah chlorofylu u vybraných druhů trav byly použity pro interpretaci dat terénních spekter a dálkové průzkumu (Červená et al. 2022). Většinu parametrů sledovaných v této práci je možné na základě optického signálu sledovat za využití právě dálkového průzkumu (Suchá et al. 2016). Pro přesnou interpretaci dat z dálkového průzkumu, je potřebná kalibrace na základě terénních odběrů vzorků, a jejich laboratorní analýzy, jak zdůrazňuje ve své dizertační práci (Červená 2018). Na základě dat z dálkového průzkumu, jakožto nedestruktivní metody měření z většího území lze sledovat například fenologii vybraných druhů (Chi et al. 2022).

Dálkový průzkum je relativně mladý obor (Zhuang et al. 2013), jehož význam je ale zásadní pro možnost monitorování fyziologického stavu vegetace (Albrechtová, Kupková, a Campbell 2017; Richards a Richards 1999). Jedná se o přístupy, díky kterým dokážeme rychle, velkoplošně a efektivně hodnotit fyziologický stav vegetace, což je v době probíhající klimatické změny více než zásadní (Pörtner et al. 2022).

Vzácné ekosystémy, jsou velice náchylné na změny způsobené antropogenní činností (Müllerová 2000), což je již v dnešní době velmi dobře pozorovatelné na změnách ve složení vegetace právě zde reliktní Krkonošské tundře (Potůčková et al. 2021). Pro sledování a monitorování probíhajících změn ve druhovém složení a stavu vegetace Krkonošské tundry mohou být použity například data ze satelitů (Kupková et al. 2017), která ovšem mohou být limitovaná vysokou oblačností, stejně jako letecké snímky (Prudente et al. 2020). Oproti tomu HSP snímkování pomocí dronů se jeví jako velmi účinná metoda pro dálkový průzkum, která umožňuje provést v krátkém časovém horizontu HSP snímkování krajiny (Tang a Shao 2015). Díky tomu by bylo možné v podstatě nepřetržitě nebo alespoň často, jak počasí dovolí, monitorovat fyziologický stav vegetace Krkonošské tundry.

7. Závěr

Přínosem této diplomové práce bylo vyhodnocení sezónní dynamiky biochemických a fluorescenčních dat listové čtyř druhů trav, využitelných pro interpretaci dat z dálkového průzkumu, díky kterému je možné lépe porozumět kompetičním rolím vybraných druhů trav. Porozumění vztahům mezi jednotlivými druhy v Krkonošské tundře je zásadní pro ochranu a zachování lokální vzácné biodiverzity (Flousek a Štursa 2007; Krahulec 2006)

První otázka položená v této práci byla, zda některý z vybraných parametrů, případně jejich kombinace, dává kompetiční výhodu jednomu z vybraných druhů trav nad ostatními druhy trav v rámci travního společenství Krkonošské arkto-alpínské tundry. Tento parametr, který by ze sledovaných parametrů dával jednomu z vybraných druhů kompetiční výhodu, je pravděpodobně obsah fenolických látek. Vysoký obsah fenolických látek u třtiny chloupkaté (*C. villosa*) v červenci a srpnu jí zřejmě poskytuje jak ochranu před herbivory (Kubalt 2016), tak i před UV-zářením (Grace 2005). Obsah fenolických látek a sezónní dynamika u metlice trsnaté (*D. cespitosa*) s bezkolence modrého (*M. caerulea*) nevypovídá o jejich kompetiční výhodě vůči smilce tuhé (*N. stricta*). nejsou závěry z nich jednoznačné. Ostatní měřené parametry vypovídaly spíše o rozdílném časování fenologie jednotlivých druhů, která může v podmínkách klimatické změny dále modulovat kompetiční vztahy mezi studovanými druhy. Rozdílné časování fenologie může být také důležité pro zodpovězení druhé otázky, která byla položena pro tuto práci.

Cílem druhé otázky bylo ověřit hypotézu, zda vyšší efektivita fotosyntetického aparátu, případně vyšší akumulace antokyanů, přispívá k pozorovanému kompetičnímu pronikání třtiny chloupkaté (*C. villosa*) do zápoje smilky tuhé (*N. stricta*) (Kompała-Bąba a Goltsev 2016). Tuto hypotézu však získané výsledky spíše nepodporují. Efektivita PSII třtiny v roztroušeném zápoji ve smilkových porostech byla nižší, pravděpodobně silně negativně ovlivněna vysokým ozářením, obsah antokyanů také spíše odrážel míru ozáření. Nicméně je zde potenciál detailnějšího výzkumu, při kterém by bylo odebíráno větší množství vzorků a sledováno více parametrů jako je například právě obsah fenolických látek a jejich složení. Takovýto výzkum probíhal současně s mým v rámci řešitelského kolektivu grantu, ale výsledky nebyly známy před sepsáním této práce.

Důvodem pronikání jedinců třtiny do smilkového zápoje může být pravděpodobně kombinace faktorů jako je změna hospodaření v krajině po odchodu sudetských Němců (Hejcman et al. 2006; Lokvenc 2001) a částečná eutrofizace způsobená depozicí dusíku (Bobbink, Hornung, a Roelofs 1998). Tato změna hospodaření měla za příčinu, že již nedocházelo v krajině k pastvě ani senoseči (Hejcman et al. 2006), které pravděpodobně bránily expanzi třtiny. Na počátku své vegetační fáze (přelom květen/červen) má třtina nízký obsah fenolických látek a bývala tak ideální potravou pro dobytek. V další části sezóny, tedy v červenci a srpnu, už třtina není z důvodu vysokého obsahu fenolických látek preferována, ale je pro změnu člověkem sečena na seno (Hejcman et al. 2006, 2009). Díky tomu byla v podstatě po celou vegetační sezónu třtina a její expanze do okolí redukována. Oproti tomu smilka díky svému nízkému vzrůstu a řídkému olistění (Chadwick 1960),

nejspíš nepatřila k nejpreferovanějším travinám pro pastvu, ani pro senoseč (Thomas a Fairbairn 1957).

Tato morfologie architektury nadzemní části smilky ovšem umožňuje díky prořídlelému zápoji její koexistenci s mnoha jinými endemickými a vzácnými druhy tvořící tak vzácnou biodiverzitu reliktní Krkonošské arkto-alpinské tundry, kterou by bylo škoda ztratit.

Seznam zdrojů a použité literatury

- Adak, M. K. 2018. "Analysis of Chlorophyll Fluorescence: A Reliable Technique in Determination of Stress on Plants." *Eco-friendly Agro-biological Techniques for Enhancing Crop Productivity*: 63–88.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-6934-5_4
- Agati, Giovanni, Elisa Azzarello, Susanna Pollastri, and Massimiliano Tattini. 2012. "Flavonoids as Antioxidants in Plants: Location and Functional Significance." *Plant Science* 196: 67–76.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.07.014>.
- Albert, Kristian Rost et al. 2011. "Interactive Effects of Drought, Elevated CO₂ and Warming on Photosynthetic Capacity and Photosystem Performance in Temperate Heath Plants." *Journal of plant physiology* 168(13): 1550–61. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.02.011>
- Albrechtová, Jana, Lucie Kupková, and Petya K E Campbell. 2017. *Metody Hodnocení Fyziologického Stavů Smrkových Porostů: Případové Studie Sledování Vývoje Stavů Smrkových Porostů v Krušných Horách v letech 1998-2013*. Česká geografická společnost.
- Alonso, I., S. E. Hartley, and M. Thurlow. 2001. "Competition between Heather and Grasses on Scottish Moorlands: Interacting Effects of Nutrient Enrichment and Grazing Regime." *Journal of Vegetation Science* 12(2): 249–60.
<https://doi.org/10.2307/3236609>
- Asner, Gregory P., B. H. Braswell, David S Schimel, and Carol A Wessman. 1998. "Ecological Research Needs from Multiangle Remote Sensing Data." *Remote Sensing of Environment* 63(2): 155–65.
[https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(97\)00139-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(97)00139-9)
- Asner, Gregory P., Jonathan M. O. Scurlock, and Jeffrey a Hicke. 2003. "Global Synthesis of Leaf Area Index Observations :". *Global Ecology & Biogeography* 12(2003): 191–205. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00026.x>
- Baba, Wojciech, Hazem M. Kalaji, Agnieszka Kompała-Baba, and Vasilij Goltsev. 2016. "Acclimatization of Photosynthetic Apparatus of Tor Grass (*Brachypodium Pinnatum*) during Expansion." *PLoS ONE* 11(6).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156201>
- Baecker, Volker. 2012. "ImageJ Macro Tool Sets for Biological Image Analysis." In *Proceedings of the ImageJ User and Developer Conference, Luxembourg*, , 26.
- Beggs, Christopher J., and Eckard Wellmann. 1994. "Photocontrol of Flavonoid Biosynthesis." In *Photomorphogenesis in Plants*, Springer, 733–51. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1884-2_26
- Behboodi-Sadabad, Farid et al. 2017. "UV-Triggered Polymerization, Deposition, and Patterning of Plant Phenolic Compounds." *Advanced Functional Materials* 27(22): 1700127. <https://doi.org/10.1002/adfm.201700127>
- Bobbink, Roland, Michael Hornung, and Jan G. M. Roelofs. 1998. "The Effects of Air-borne Nitrogen Pollutants on Species Diversity in Natural and Semi-natural European Vegetation." *Journal of ecology* 86(5): 717–38.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.8650717.x>
- Budská, E., P. Franče, and I Světlík. 2000. "Monitoring of Atmospheric Deposition in the Area of the Krkonoše Mountains." *Opera Corcon* 37: 47–54.
- Bussotti. 2004. "Assessment of Stress Conditions in *Quercus Ilex* L. Leaves by OJIP Chlorophyll a Fluorescence Analysis." *Plant Biosystems* 138(2): 101–9. <https://doi.org/10.1080/11263500412331283708>
- Bussotti, Filippo, Giacomo Gerosa, Anthony Digrado, and Martina Pollastrini. 2020. "Selection of Chlorophyll Fluorescence Parameters as Indicators of Photosynthetic Efficiency in Large Scale Plant Ecological Studies." *Ecological Indicators* 108(August 2019): 105686. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105686>.
- Cadotte, Marc W., Kelly Carscadden, and Nicholas Mirotchnick. 2011. "Beyond Species: Functional Diversity and the Maintenance of Ecological Processes and Services." *Journal of Applied Ecology* 48(5): 1079–87.

- <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Campanella, James J., John V Smalley, and Maureen E. Dempsey. 2014. "A Phylogenetic Examination of the Primary Anthocyanin Production Pathway of the Plantae." *Botanical Studies* 55(1): 1–10. <https://doi.org/10.1186/1999-3110-55-10>
- Carlsson, Bengt A., P. Staffan Karlsson, and Brita M Svensson. 1999. "Alpine and Subalpine Vegetation." *Acta Phytogeographica Suecica* 84: 75–90.
- Červená, Lucie et al. 2022. "Determination of Chlorophyll Content in Selected Grass Communities of KRKONOŠE Mts. Tundra Based on Laboratory Spectroscopy and Aerial Hyperspectral Data." *UMBC Faculty Collection*. <https://doi.org/10.5194/isprs-archives-XLIII-B3-2022-381-2022>
- Červená, Lucie. 2018. "Laboratory/Field Spectroscopy and Remote Sensing Image Data for Vegetation Studies." *Dizertační práce Univerzita Karlova*
- Chadwick, M. J. 1960. "Nardus Stricta L." *Journal of Ecology* 48(1): 255–67. <https://doi.org/10.2307/2257324>
- Chen, and Cheng. 2009. "Photosystem 2 Is More Tolerant to High Temperature in Apple (Malus Domestica Borkh.) Leaves than in Fruit Peel." *Photosynthetica* 47(1): 112–20. <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0017-4>
- Chen, J. M., and T. A. Black. 1992. "Defining Leaf Area Index for Non-flat Leaves." *Plant, Cell & Environment* 15(4): 421–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00992.x>
- Chen, Litong et al. 2013. "UV Radiation Is the Primary Factor Driving the Variation in Leaf Phenolics across Chinese Grasslands." *Ecology and evolution* 3(14): 4696–4710. <https://doi.org/10.1002/ece3.862>
- Chi, Dengkai et al. 2022. "Foliar Optical Traits Capture Physiological and Phenological Leaf Plasticity in Tilia× Eucchlora in the Urban Environment." *Science of The Total Environment* 805: 150219. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150219>
- Clemente-Moreno, María José et al. 2020. "Low-temperature Tolerance of the Antarctic Species Deschampsia Antarctica: A Complex Metabolic Response Associated with Nutrient Remobilization." *Plant, Cell & Environment* 43(6): 1376–93. <https://doi.org/10.1111/pce.13737>
- Clifford, H. T., and J. B. Harborne. 1967. "Anthocyanin Composition of and Distribution in the Poaceae (Gramineae)." In *Proceedings of the Linnean Society of London*, Wiley Online Library, 125–27. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1967.tb00968.x>
- Coley, Phyllis D., John P. Bryant, and F. Stuart Chapin III. 1985. "Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense." *Science* 230(4728): 895–99. doi: 10.1126/science.230.4728.895
- Cook, A. C., Tissue, D. T., Roberts, S. W., & Oechel, W. C. (1998). Effects of long-term elevated [CO₂] from natural CO₂ springs on Nardus stricta: photosynthesis, biochemistry, growth and phenology. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 417-425. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00285.x>
- Cortés-Antiquera, Rodrigo et al. 2021. "Heat Shock Tolerance in Deschampsia Antarctica Desv. Cultivated in Vitro Is Mediated by Enzymatic and Non-Enzymatic Antioxidants." *Frontiers in Plant Science* 12(February): 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.635491>
- Crofts, A. R., C. A. Wraight, and D E Fleischmann. 1971. "Energy Conservation in the Photochemical Reactions of Photosynthesis and Its Relation to Delayed Fluorescence." *FEBS letters* 15(2): 89–100. doi: 10.1016/0014-5793(71)80031-5
- Cuadra, Pedro et al. 2020. "Differential Expression after UV-B Radiation and Characterization of Chalcone Synthase from the Patagonian Hairgrass Deschampsia Antarctica." *Phytochemistry* 169(February 2019): 112179. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2019.112179>
- Cui, Li Hua et al. 2020. "Poaceae Type II Galactinol Synthase 2 from Antarctic Flowering Plant Deschampsia Antarctica and Rice Improves Cold and Drought Tolerance by Accumulation of Raffinose Family Oligosaccharides in Transgenic Rice Plants." *Plant and Cell Physiology* 61(1): 88–104.

- Dai, Jin, and Russell J. Mumper. 2010. "Plant Phenolics: Extraction, Analysis and Their Antioxidant and Anticancer Properties." *Molecules* 15(10): 7313–52. <https://doi.org/10.3390/molecules15107313>
- Dakora, Felix D., Cecillia M. Joseph, and Donald A. Phillips. 1993. "Alfalfa (*Medicago Sativa* L.) Root Exudates Contain Isoflavonoids in the Presence of *Rhizobium Meliloti*." *Plant Physiology* 101(3): 819–24. <https://doi.org/10.1104/pp.101.3.819>
- Dao, T. T. H., H. J. M. Linthorst, and R. Verpoorte. 2011. "Chalcone Synthase and Its Functions in Plant Resistance." *Phytochemistry Reviews* 10(3): 397–412. <https://doi.org/10.1007/s11101-011-9211-7>
- Davy, Anthony J. 1980. "*Deschampsia Caespitosa* (L.) Beauv." *Journal of ecology* 68(3): 1075–96. <https://doi.org/10.2307/2259475>
- Day, T. A., T. C. Vogelmann, and E. H. DeLucia. 1992. "Are Some Plant Life Forms More Effective than Others in Screening out Ultraviolet-B Radiation?" *Oecologia* 92(4): 513–19. <https://doi.org/10.1007/BF00317843>
- Demmig-Adams, Barbara, Adam M. Gilmore, and William W. Adams Iii. 1996. "In Vivo Functions of Carotenoids in Higher Plants." *The FASEB journal* 10(4): 403–12. <https://doi.org/10.1096/fasebj.10.4.8647339>
- Dixon, Richard A. 1986. "The Phytoalexin Response: Elicitation, Signalling and Control of Host Gene Expression." *Biological Reviews* 61(3): 239–91. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00719.x>
- Ebel, Jargen. 1986. "Phytoalexin Synthesis: The Biochemical Analysis of the Induction Process." *Annual review of phytopathology* 24(1): 235–64. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.24.090186.001315>
- Engel, Zbyněk, Régis Braucher, Andrzej Traczyk, and Léanni Laetitia. 2014. "10Be Exposure Age Chronology of the Last Glaciation in the Krkonoše Mountains, Central Europe." *Geomorphology* 206: 107–21. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.10.003>
- Fernández-Marín, B. et al. 2019. "Plant Pigment Cycles in the High-Arctic Spitsbergen." *Polar Biology* 42(4): 675–84. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02463-x>
- Fernández-Marín, Beatriz, Thomas Roach, Amy Verhoeven, and José Ignacio García-Plazaola. 2021. "Shedding Light on the Dark Side of Xanthophyll Cycles." *New Phytologist* 230(4): 1336–44. <https://doi.org/10.1111/nph.17191>
- Fiala, Karel, Ivan Tůma, and Petr Holub. 2011. "Effect of Nitrogen Addition and Drought on Above-Ground Biomass of Expanding Tall Grasses *Calamagrostis Epigejos* and *Arrhenatherum Elatius*." *Biologia* 66(2): 275–81. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0001-x>
- Flousek, J., and J. Štursa. 2007. "Klečové Porosty a Subalpínské Trávníky." *Flousek J., Hartmanová O., Štursa J. & Potočká J.(eds), Krkonoše. Příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř–Baset Praha*: 329–36.
- Force, Lesleigh, Christa Critchley, and Jack J.S. Van Rensen. 2003. "New Fluorescence Parameters for Monitoring Photosynthesis in Plants 1. The Effect of Illumination on the Fluorescence Parameters of the JIP-Test." *Photosynthesis Research* 78(1): 17–33. <https://doi.org/10.1023/A:1026012116709>
- Ford, E. David, and Kristin A. Sorrensen. 2018. "Theory and Models of Inter-Plant Competition as a Spatial Process." In *Individual-Based Models and Approaches in Ecology*, Chapman and Hall/CRC, 363–407.
- Fossen, Torgils, Rune Slimestad, Dag Olav Øvstedal, and Øyvind M. Andersen. 2002. "Anthocyanins of Grasses." *Biochemical Systematics and Ecology* 30(9): 855–64. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(02\)00028-5](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(02)00028-5)
- Gajić, Gordana et al. 2013. "Ecophysiological and Biochemical Traits of Three Herbaceous Plants Growing on the Disposed Coal Combustion Fly Ash of Different Weathering Stage." *Archives of Biological Sciences* 65(4): 1651–67. <https://doi.org/10.2298/ABS1304651G>
- Garcia, Florence, Pascal Carrère, Jean-François Soussana, and René Baumont. 2003. "How Do Severity and Frequency of Grazing Affect Sward Characteristics and the Choices of Sheep during the Grazing Season?" *Grass and Forage Science* 58(2): 138–50. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2494.2003.00363.x>
- Garnier, E., B. Shipley, C Roumet, and G. Laurent. 2001. "A Standardized Protocol for the Determination of Specific

- Leaf Area and Leaf Dry Matter Content.” *Functional ecology*: 688–95. <https://www.jstor.org/stable/826696>
- Getman-Pickering, Zoe L. et al. 2020. “LeafByte: A Mobile Application That Measures Leaf Area and Herbivory Quickly and Accurately.” *Methods in Ecology and Evolution* 11(2): 215–21. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13340>
- Gibasiewicz, K. et al. 2005. “Excitation Energy Transfer Pathways in Lhca4.” *Biophysical journal* 88(3): 1959–69. <https://doi.org/10.1529/biophysj.104.049916>
- Gill, Sarvajeet Singh, and Narendra Tuteja. 2010. “Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants.” *Plant physiology and biochemistry* 48(12): 909–30. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Gloser, Vít, and Jan Gloser. 1996. “Acclimation Capability of Calamagrostis Epigejos and C. Arundinacea to Changes in Radiation Environment.” *Photosynthetica* 32(2): 203–12.
- Göbel, Leonie et al. 2019. “The Role of Low Soil Temperature for Photosynthesis and Stomatal Conductance of Three Graminoids from Different Elevations.” *Frontiers in Plant Science* 10(March). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00330>
- Gomes, Marcos Thiago Gaudio, Anny Caroline da Luz, Magda Rossi dos Santos, Maria do Carmo Pimentel Batitucci, et al. 2012. “Drought Tolerance of Passion Fruit Plants Assessed by the OJIP Chlorophyll a Fluorescence Transient.” *Scientia Horticulturae* 142: 49–56. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.04.026>
- Goss, Reimund, and Dariusz Latowski. 2020. “Lipid Dependence of Xanthophyll Cycling in Higher Plants and Algae.” *Frontiers in Plant Science* 11(April): 1–22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00455>
- Gould, Kevin S. 2004. “Nature’s Swiss Army Knife: The Diverse Protective Roles of Anthocyanins in Leaves.” *Journal of Biomedicine and Biotechnology* 2004(5): 314. <https://doi.org/10.1155/S1110724304406147>
- Grace, Stephen C. 2005. “Phenolics as Antioxidants.” *Antioxidants and reactive oxygen species in plants* 141: 168.
- Grant, Richard H. 1997. “Partitioning of Biologically Active Radiation in Plant Canopies.” *International Journal of Biometeorology* 40(1): 26–40. <https://doi.org/10.1007/BF02439408>
- Grant, Sheila A. et al. 1996. “Seasonal Pattern of Leaf Growth and Senescence of Nardus Stricta and Responses of Tussocks to Differing Severity, Timing and Frequency of Defoliation.” *The Journal of Applied Ecology* 33(5): 1145. <https://doi.org/10.2307/2404694>
- Grifoni, Daniele et al. 2016. “Different Responses of Arbutus Unedo and Vitis Vinifera Leaves to UV Filtration and Subsequent Exposure to Solar Radiation.” *Environmental and Experimental Botany* 128: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.03.012>
- Grime et al. 1997. “Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants.” *Oikos*: 259–81. <https://doi.org/10.2307/3546011>
- Grime, J.(Hans) H. C. Cornelissen, Ken Thompson, and John G. Hodgson. 1996. “Evidence of a Causal Connection between Anti-Herbivore Defence and the Decomposition Rate of Leaves.” *Oikos*: 489–94. <https://doi.org/10.2307/3545938>
- Gurol, Mirat D., and Robert Vatisas. 1987. “Oxidation of Phenolic Compounds by Ozone and Ozone+ UV Radiation: A Comparative Study.” *Water Research* 21(8): 895–900. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(87\)80006-4](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(87)80006-4)
- Hardy, Joyce Phillips, Val Jo Anderson, and John S. Gardner. 1995. “Stomatal Characteristics, Conductance Ratios, and Drought-induced Leaf Modifications of Semiarid Grassland Species.” *American Journal of Botany* 82(1): 1–7. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15641.x>
- Heady, Harold F. 1964. “Palatability of Herbage and Animal Preference.” doi: 10.2307/3895315
- Hejzman, Michal et al. 2006. “Snow Depth and Vegetation Pattern in a Late-Melting Snowbed Analyzed by GPS and GIS in the Giant Mountains, Czech Republic.” *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38(1): 90–98. doi: 10.1657/1523-0430(2006)038[0090:SDAVPI]2.0.CO;2

- Hejčman, Michal et al. 2005. "Regeneration of *Nardus Stricta* Subalpine Grasslands in the Giant Mountains [Krkonose]." *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 74(3). doi:10.5586/asbp.2005.032
- Hejčman, Michal et al. 2006. "Farmer Decision Making and Its Effect on Subalpine Grassland Succession in the Giant Mts., Czech Republic." *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 75(2): 165–74.
https://doi.org/10.5586/asbp.2006.020
- Hejčman, Michal et al. 2008. "Sward Structure and Diet Selection after Sheep Introduction on Abandoned Grassland in the Giant Mts, Czech Republic." *Biologia* 63(4): 506–14. https://doi.org/10.2478/s11756-008-0076-1
- Hejčman, Michal et al. 2009. "Expansion of *Calamagrostis Villosa* in Sub-Alpine *Nardus Stricta* Grassland: Cessation of Cutting Management or High Nitrogen Deposition?" *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129(1–3): 91–96. https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.07.007
- Hiraoka, Atsushi et al. 1987. "Isotachopheresis of Flavonoids." *Chemical and pharmaceutical bulletin* 35(10): 4317–20. https://doi.org/10.1248/cpb.35.4317
- Hirschberg, Joseph. 2001. "Carotenoid Biosynthesis in Flowering Plants." *Current Opinion in Plant Biology* 4(3): 210–18. https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00163-1
- Holt, Nancy E., John T. M. Kennis, and Graham R. Fleming. 2004. "Femtosecond Fluorescence Upconversion Studies of Light Harvesting by β -Carotene in Oxygenic Photosynthetic Core Proteins." *The Journal of Physical Chemistry B* 108(49): 19029–35. https://doi.org/10.1021/jp046893p
- Holton, Timothy A., and Edwina C. Cornish. 1995. "Genetics and Biochemistry of Anthocyanin Biosynthesis." *Plant Cell* 7(7): 1071–83. doi: 10.1105/tpc.7.7.1071
- Hunt, Lena et al. 2021. "Light and Co2 Modulate the Accumulation and Localization of Phenolic Compounds in Barley Leaves." *Antioxidants* 10(3): 1–22. https://doi.org/10.3390/antiox10030385
- Ivanov, L. A., L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, and P. K. Yudina. 2013. "Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants along a Latitudinal Gradient in South Ural." *Russian Journal of Plant Physiology* 60(6): 812–20. https://doi.org/10.1134/S1021443713050075
- Jacques, Steven L. 1998. "Light Distributions from Point, Line and Plane Sources for Photochemical Reactions and Fluorescence in Turbid Biological Tissues." *Photochemistry and photobiology* 67(1): 23–32.
https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1998.tb05161.x
- Jakomulska, A. N. N. A., B. Zagajewski, and M. Sobczak. 2003. "Field Remote Sensing Techniques for Mountains Vegetation Investigation." In *Proceedings of the 3rd EARSeL Workshop on Imaging Spectroscopy, Herrsching, Germany*, , 580596.
- Jeník, Jan. 2008. "Anemo-Orografické Systémy v Evropských Pohoří." *Geografické rozhledy* 18(2): 4–7.
- Johnson, David, Jérémie Vachon, Andrea J. Britton, and Rachel C. Helliwell. 2011. "Drought Alters Carbon Fluxes in Alpine Snowbed Ecosystems through Contrasting Impacts on Graminoids and Forbs." *New Phytologist* 190(3): 740–49. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03613.x
- Kalaji, Hazem M et al. 2016. "Chlorophyll a Fluorescence as a Tool to Monitor Physiological Status of Plants under Abiotic Stress Conditions." *Acta physiologiae plantarum* 38(4): 1–11. https://doi.org/10.1007/s11738-016-2113-y
- Kislichenko, V. S., I. S. Burlaka, and U. V. Karpyuk. 2013. "Flavonoids from the Aerial Part of *Calamagrostis Epigeios*." *Chemistry of Natural Compounds* 49(1): 133–34. https://doi.org/10.1007/s10600-013-0532-1
- Kissling, W. D. et al. 2004. "Ecology and Distribution of *Nardus Stricta* L.(Poaceae) an Alien Invader into New Zealand."
- Klančnik, Katja, Katarina Vogel-Mikuš, and Alenka Gaberščik. 2014. "Silicified Structures Affect Leaf Optical Properties in Grasses and Sedge." *Journal of photochemistry and photobiology B: Biology* 130: 1–10.
https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2013.10.011
- Köhler, Hans et al. 2017. "Antioxidant Responses Induced by UVB Radiation in *Deschampsia Antarctica* Desv."

- Frontiers in Plant Science* 8(May): 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00921>
- Kompała-Bąba, Agnieszka et al. 2019. “Vegetation Diversity on Coal Mine Spoil Heaps – How Important Is the Texture of the Soil Substrate?” *Biologia* 74(4): 419–36. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00218-x>.
- Kompała-Bąba, A., E. Sierka, Bierzka, W., Bąba, W., Błońska, A., & Woźniak, G. (2021). Eco-physiological responses of *Calamagrostis epigejos* L (Roth) and *Solidago gigantea* Aiton to complex environmental stresses in coal-mine spoil heaps. *Land Degradation & Development*, 32(18), 5427–5442. <https://doi.org/10.1002/ldr.4119>
- Kompała-Bąba, Agnieszka, and Vasilij Goltsev. 2016. “Acclimatization of Photosynthetic Apparatus of Tor Grass (*Brachypodium Pinnatum*) during Expansion Acclimatization of Photosynthetic Apparatus of Tor Grass (*Brachypodium Pinnatum*) during Expansion.” (June). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156201>
- Korzeniak, Joanna. 2016. “Mountain *Nardus Stricta* Grasslands as a Relic of Past Farming—the Effects of Grazing Abandonment in Relation to Elevation and Spatial Scale.” *Folia Geobotanica* 51(2): 93–113. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9246-z>
- Krahulec, František. 2006. “Species of Vascular Plants Endemic to the Krkonoše Mts (Western Sudetes).” *Preslia* 78(4): 503–16.
- Kubalt, Kamila. 2016. “The Role of Phenolic Compounds in Plant Resistance.”
- Kupková, Lucie et al. 2017. “Classification of Tundra Vegetation in the Krkonoše Mts. National Park Using APEX, AISA Dual and Sentinel-2A Data.” *European Journal of Remote Sensing* 50(1): 29–46. <https://doi.org/10.1080/22797254.2017.1274573>
- Kučáková, Eliška, Lenka Mészárošová, Petr Baldrian, and Zuzana Münzbergová. 2020. “Evaluating the Role of Biotic and Chemical Components of Plant-Soil Feedback of Primary Successional Plants.” *Biology and Fertility of Soils* 56(3): 345–58. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01425-z>
- Latowski, Dariusz, Paulina Kuczyńska, and Kazimierz Strzałka. 2011. “Xanthophyll Cycle—a Mechanism Protecting Plants against Oxidative Stress.” *Redox Report* 16(2): 78–90. <https://doi.org/10.1179/174329211X13020951739938>
- Lazár, Dušan. 2006. “The Polyphasic Chlorophyll a Fluorescence Rise Measured under High Intensity of Exciting Light.” *Functional Plant Biology* 33(1): 9–30. <https://doi.org/10.1071/FP05095>
- Lazár, and P. Pospíšil. 1999. “Mathematical Simulation of Chlorophyll a Fluorescence Rise Measured with 3-(3',4'-Dichlorophenyl)-1,1-Dimethylurea-Treated Barley Leaves at Room and High Temperatures.” *European Biophysics Journal* 28(6): 468–77. <https://doi.org/10.1007/s002490050229>
- Li, Bin et al. 2018. “Interrogation of Spatial Metabolome of Ginkgo Biloba with High-Resolution Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization and Laser Desorption/Ionization Mass Spectrometry Imaging.” *Plant Cell and Environment* 41(11): 2693–2703. <https://doi.org/10.1111/pce.13395>
- Liang, Bin et al. 2006. “Effect of Lanthanum on Plants under Supplementary Ultraviolet-B Radiation: Effect of Lanthanum on Flavonoid Contents in Soybean Seedlings Exposed to Supplementary Ultraviolet-B Radiation.” *Journal of Rare Earths* 24(5): 613–16. [https://doi.org/10.1016/S1002-0721\(06\)60174-9](https://doi.org/10.1016/S1002-0721(06)60174-9)
- Liang, Ying et al. 2021. “Red/Blue Light Ratios Induce Morphology and Physiology Alterations Differently in Cucumber and Tomato.” *Scientia Horticulturae* 281: 109995. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109995>
- Lichtenthaler, Hartmut K. 1987. “Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes.” In *Plant Cell Membranes, Methods in Enzymology*, Academic Press, 350–82. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0076687987480361>. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- Linda, Rostislav, Dagmar Zádrapová, Kateřina Křížová, and Ivan Kuneš. 2019. *Měření Obsahu a Fluorescence Chlorofylu v Listech Sadebního Materiálu Vybraných Dřevin Pomocí Přenosných Přístrojů*. https://www.vulhm.cz/files/uploads/2019/09/LP_2_2019.pdf

- Liu, Xiao, Ming Yue, Qianrua Ji, and Junfang He. 2013. "Effects of Ultraviolet-B Radiation on Primary Photophysical Process in Photosystem II: A Fluorescence Spectrum Analysis." *Advanced Topics in Science and Technology in China*: 642–49. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32034-7_140
- Lokvenc, Theodor. 2001. "Historie Kosodřeviny v Krkonoších (Pinus Mugo TURRA Ssp. Pumilio FRANCO)." *Opera Corcontica* 38: 21–42.
- Luo, Yayong et al. 2020. "Photosynthesis and Growth of Pennisetum Centrasaticum (C4) Is Superior to Calamagrostis Pseudophragmites (C3) during Drought and Recovery." *Plants* 9(8): 991. <https://doi.org/10.3390/plants9080991>
- Lütz, Cornelius, Maria Blassnigg, and Daniel Remias. 2008. "Different Flavonoid Patterns in Deschampsia Antarctica and Colobanthus Quitensis from the Marine Antarctic." *Reports on Polar and Marine Research. The Antarctic Ecosystem of Potter Cove King George Island*: 192–98.
- Maina, Godfrey G., Joel S. Brown, and Mordechai Gersani. 2002. "Intra-Plant versus Inter-Plant Root Competition in Beans: Avoidance, Resource Matching or Tragedy of the Commons." *Plant Ecology* 160(2): 235–47. <https://doi.org/10.1023/A:1015822003011>
- Mancinelli, Alberto L., and Lyle Walsh. 1979. "Photocontrol of Anthocyanin Synthesis." *Plant Physiology* 63(5): 841–46. <https://doi.org/10.1104/pp.63.5.841>
- Martens, Stefan, Anja Preuß, and Ulrich Matern. 2010. "Multifunctional Flavonoid Dioxygenases: Flavonol and Anthocyanin Biosynthesis in Arabidopsis Thaliana L." *Phytochemistry* 71(10): 1040–49. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.04.016> <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031942210001408>
- Maxwell, B. et al. 2003. "Et MURPHY, A., On-Line Invasive Plant Textbook."
- Mayland, Henry F., and Glenn E. Shewmaker. 1999. "Plant Attributes That Affect Livestock Selection and Intake."
- McEvoy, James P., and Gary W. Brudvig. 2006. "Water-Splitting Chemistry of Photosystem II." *Chemical Reviews* 106(11): 4455–83. <https://doi.org/10.1021/cr0204294>
- Mehta, Pooja, Suleyman I Allakhverdiev, and Anjana Jajoo. 2010. "Characterization of Photosystem II Heterogeneity in Response to High Salt Stress in Wheat Leaves (Triticum Aestivum)." *Photosynthesis Research* 105(3): 249–55. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9588-y>
- Mejía-Giraldo, Juan C. et al. 2016. "Novel in Vitro Antioxidant and Photoprotection Capacity of Plants from High Altitude Ecosystems of Colombia." *Photochemistry and Photobiology* 92(1): 150–57. <https://doi.org/10.1111/php.12543>
- Misra, Amarendra Narayan, Meena Misra, and Ranjeet Singh. 2012. "Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology." *Biophysics* 7: 171–92. doi: 10.5772/35111
- Moldan, Bedrich, and Jerald L. Schnoor. 1992. "Czechoslovakia: Examining a Critically Ill Environment." *Environmental science & technology* 26(1): 14–21. <https://doi.org/10.1021/es00025a001>
- Mueller-Harvey, Irene. 2001. "Analysis of Hydrolysable Tannins." *Animal Feed Science and Technology* 91(1): 3–20. [https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00227-9](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00227-9)
- Müllerová, J. 2000. *Anthropogenous Vegetation Changes in Alpine Tundra, a Remote Sensing Study from the Krkonoše Mountains, Czech Republic. Preliminary Results*. na.
- Oddi, Ludovica et al. 2020. "Heat Waves and Droughts Strongly Impact Productivity and Ecosystem Functioning in an Abandoned Subalpine Grassland." In *EGU General Assembly Conference Abstracts*, , 19266. 10.5194/egusphere-egu2020-19266
- Oukarroum, Abdallah, Saïd El Madidi, Gert Schansker, and Reto J. Strasser. 2007. "Probing the Responses of Barley Cultivars (Hordeum Vulgare L.) by Chlorophyll a Fluorescence OLKJIP under Drought Stress and Re-Watering." *Environmental and Experimental Botany* 60(3): 438–46.

<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.01.002>

- Pan, Xiaowei et al. 2011. "Structural Insights into Energy Regulation of Light-Harvesting Complex CP29 from Spinach." *Nature structural & molecular biology* 18(3): 309–15. <https://doi.org/10.1038/nsmb.2008>
- Pang, Qishen, and John B. Hays. 1991. "UV-B-Inducible and Temperature-Sensitive Photoreactivation of Cyclobutane Pyrimidine Dimers in Arabidopsis Thaliana." *Plant Physiology* 95(2): 536–43. <https://doi.org/10.1104/pp.95.2.536>
- Paul, Nigel D. et al. 1997. "The Role of Interactions between Trophic Levels in Determining the Effects of UV-B on Terrestrial Ecosystems." In *UV-B and Biosphere*, Springer, 296–308. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5718-6_26
- Persikova, Z. I. 1959. "The Formation of Turf Beds and the Life-Cycle of Nardus Stricta." *Bull. Moscow Soc. Natur* 64: 61–68.
- Pfündel, Erhard. 1998. "Estimating the Contribution of Photosystem I to Total Leaf Chlorophyll Fluorescence." *Photosynthesis research* 56(2): 185–95. <https://doi.org/10.1023/A:1006032804606>
- Pfundel, Erhard E. et al. 1994. "Intrathylakoid PH in Isolated Pea Chloroplasts as Probed by Violaxanthin Deepoxidation." *Plant physiology* 106(4): 1647–58. <https://doi.org/10.1104/pp.106.4.1647>
- Pierce, Lars L., Steven W. Running, and Joe Walker. 1994. "Regional-scale Relationships of Leaf Area Index to Specific Leaf Area and Leaf Nitrogen Content." *Ecological Applications* 4(2): 313–21. <https://doi.org/10.2307/1941936>
- Pinlová, Gabriela. 2022. "Určování Obsahu Chlorofylu ve Vybraných Travních Společenstvech Krkonošské Tundry Na Základě Terénní Spektroskopie a Leteckých Hyperspektrálních Dat." *Diplomová práce Univerzita Karlova*
- Popova, I. A., T. G. Maslova, and O. F. Popova. 1989. "Features of the Pigment Apparatus of Plants of Different Botanical and Geographical Zones." *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniia fotosinteza i dykhanii rastenii*: 115–29.
- Porra, R. J., W. A. Thompson, and P. E. Kriedemann. 1989. "Determination of Accurate Extinction Coefficients and Simultaneous Equations for Assaying Chlorophylls a and b Extracted with Four Different Solvents: Verification of the Concentration of Chlorophyll Standards by Atomic Absorption Spectroscopy." *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 975(3): 384–94. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80347-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80347-0)
- Pörtner, Hans O. et al. 2022. "Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability."
- Potůčková, Markéta et al. 2021. "Towards Resolving Conservation Issues through Historical Aerial Imagery: Vegetation Cover Changes in the Central European Tundra." *Biodiversity and Conservation* 30(12): 3433–55. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02255-y>
- Prudente, Victor Hugo Rohden et al. 2020. "Limitations of Cloud Cover for Optical Remote Sensing of Agricultural Areas across South America." *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 20: 100414. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2020.100414>
- Pyšek, P. 1991. "Biomass Production and Size Structure of Calamagrostis Villosa Populations in Different Habitats." *Preslia* 63: 9–20.
- Pyšek, Petr. 1990. "The Influence of Calamagrostis Villosa on the Species Diversity of Deforested Sites in the Krusné Hory Mts." *Preslia* 62: 323–35.
- Ralph, John, Catherine Lapierre, and Wout Boerjan. 2019. "Lignin Structure and Its Engineering." *Current opinion in biotechnology* 56: 240–49. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.02.019>
- Raza, Ali et al. 2020. "Plant Adaptation and Tolerance to Environmental Stresses: Mechanisms and Perspectives." In *Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives I*, Springer, 117–45. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2156-0_5
- Recourt, Kees et al. 1992. "Activation of Flavonoid Biosynthesis in Roots of Vicia Sativa Subsp. Nigra Plants by Inoculation with Rhizobium Leguminosarum Biovar Viciae." *Plant molecular biology* 19(3): 411–20.

- <https://doi.org/10.1007/BF00023389>
- Remrova, Michaela, and Milena Číslarová. 2010. "Analysis of Climate Change Effects on Evapotranspiration in the Watershed Uhlířská in the Jizera Mountains." *Soil and Water Research* 5(1): 28–38.
<https://doi.org/10.17221/5/2009-SWR>
- Richards, John A., and J. A. Richards. 1999. 3 *Remote Sensing Digital Image Analysis*. Springer.
- Rodríguez-Concepción, Manuel. 2010. "Supply of Precursors for Carotenoid Biosynthesis in Plants." *Archives of Biochemistry and Biophysics* 504(1): 118–22. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2010.06.016>
- Rodriguez-Barrera, Maria Gabriela, Ingolf Kühn, Eduardo Estrada-Castillón, and Anna F Cord. 2022. "Grassland Type and Seasonal Effects Have a Bigger Influence on Plant Functional and Taxonomical Diversity than Prairie Dog Disturbances in Semiarid Grasslands." *Ecology and Evolution* 12(7): e9040. <https://doi.org/10.1002/ece3.9040>
- Rossi, Christian et al. 2020. "From Local to Regional: Functional Diversity in Differently Managed Alpine Grasslands." *Remote Sensing of Environment* 236(August 2019). <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111415>
- Rozema, J. et al. 1997. "Stratospheric Ozone Reduction and Ecosystem Processes: Enhanced UV-B Radiation Affects Chemical Quality and Decomposition of Leaves of the Dune Grassland Species *Calamagrostis Epigeios*." *Plant Ecology* 128(1–2): 285–94. <https://doi.org/10.1023/A:1009723210062>
- Rydlová, Jana et al. 2016. "Nutrient Limitation Drives Response of *Calamagrostis Epigeios* to Arbuscular Mycorrhiza in Primary Succession." *Mycorrhiza* 26(7): 757–67. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0712-5>
- Schansker, Gert, Szilvia Z. Tóth, and Reto J. Strasser. 2005. "Methylviologen and Dibromothymoquinone Treatments of Pea Leaves Reveal the Role of Photosystem I in the Chl a Fluorescence Rise OJIP." *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics* 1706(3): 250–61. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2004.11.006>
- Schenke, Dirk, Christoph Böttcher, and Dierk Scheel. 2011. "Crosstalk between Abiotic Ultraviolet-B Stress and Biotic (Flg22) Stress Signalling in Arabidopsis Prevents Flavonol Accumulation in Favor of Pathogen Defence Compound Production." *Plant, Cell and Environment* 34(11): 1849–64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02381.x>
- Schmucki, Daniel A. 2002. "Ultraviolet Radiation in the Alps: The Altitude Effect." *Optical Engineering* 41(12): 3090. <https://doi.org/10.1117/1.1516820>
- Semelová, Věra et al. 2008. "The Grass Garden in the Giant Mts. (Czech Republic): Residual Effect of Long-Term Fertilization after 62 Years." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123(4): 337–42. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.005>
- Shanker, Arun K., Robert Coe, and Xavier Sirault. 2019. "Integrated High-Resolution Phenotyping, Chlorophyll Fluorescence Induction Kinetics and Photosystem II Dynamics under Water Stress and Heat in Wheat (*Triticum Aestivum*)." *bioRxiv*: 510701. <https://doi.org/10.1101/510701>
- Singleton, Vernon L., and Joseph A. Rossi. 1965. "Colorimetry of Total Phenolics with Phosphomolybdic-Phosphotungstic Acid Reagents." *American Journal of Enology and Viticulture* 16: 144–58.
- Skálová, Hana et al. 2022. "Dynamics of a Mountain Grassland: Environment Predicts Long-term Trends, While Species' Traits Predict Short-term Fluctuations." *Journal of Vegetation Science* 33(3): 1–13. <https://doi.org/10.1111/jvs.13138>
- Slavoňovský, František. 1958. *Mechanické Vlastnosti Kořenů Některých Pobřežních Rostlin Vranovské Přehrady*. Vydává Přírodovědecká fakulta Masarykovy University.
- Sobczak, Marcin et al. 2005. "Assessment of the Potential of Hyperspectral Data and Techniques for Mountain Vegetation Analysis." *Imaging Spectroscopy. New Quality in Environmental Studies; Zagajewski, B., Sobczak, M., Eds*: 761–80.
- Srivastava, Alaka, Berouba Guissé, Hubert Greppin, and Reto J. Strasser. 1997. "Regulation of Antenna Structure and Electron Transport in Photosystem II of *Pisum Sativum* under Elevated Temperature Probed by the Fast Polyphasic Chlorophyll a Fluorescence Transient: OKJIP." *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*

- 1320(1): 95–106. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(97\)00017-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(97)00017-0)
- Van De Staaij, J. et al. 2002. “Flavonoid Concentrations in Three Grass Species and a Sedge Grown in the Field and under Controlled Environment Conditions in Response to Enhanced UV-B Radiation.” *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 66(1): 21–29. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(01\)00271-8](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(01)00271-8)
- Van De Staaij, J., J. Rozema, A. van Beem, and R. Aerts. 2001. “Increased Solar UV-B Radiation May Reduce Infection by Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) in Dune Grassland Plants: Evidence from Five Years of Field Exposure.” *Plant Ecology* 154(1): 169–77. <https://doi.org/10.1023/A:1012975605995>.
- Stanik, Nils, Cord Peppeler-Lisbach, and Gert Rosenthal. 2021. “Extreme Droughts in Oligotrophic Mountain Grasslands Cause Substantial Species Abundance Changes and Amplify Community Filtering.” *Applied Vegetation Science* 24(4): e12617. <https://doi.org/10.1111/avsc.12617>
- Strasser, Reto J., and Alexandrina D. Stirbet. 2001. “Estimation of the Energetic Connectivity of PS II Centres in Plants Using the Fluorescence Rise O–J–I–P: Fitting of Experimental Data to Three Different PS II Models.” *Mathematics and Computers in Simulation* 56(4): 451–62. [https://doi.org/10.1016/S0378-4754\(01\)00314-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4754(01)00314-7)
- Strasser, Srivastava, and Tsimilli-Michael. 2000. “The Fluorescence Transient as a Tool to Characterize and Screen Photosynthetic Samples.” *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*: 445–83.
- Streb, P., S. Aubert, and Richard Bligny. 2003. “High Temperature Effects on Light Sensitivity in the Two High Mountain Plant Species *Soldanella Alpina* (L.) and *Ranunculus Glacialis* (L.).” *Plant Biology* 5(04): 432–40. doi: 10.1055/s-2003-42713
- Štursa, Jan. 2002. “Impacts of Tourism Load on the Mountain Environment (A Case Study of the Krkonoše Mountains National Park - the Czech Republic).” *Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas*: 364–70.
- Štursa, Jan. 2012. “Horské Růžencové Toky v Arkto-Alpínské Tundře Krkonoš, Vysoké Sudety.” *Opera Corcontica* 49.
- Štursa, Jan, and Jan Wild. 2014. “Kleč a Smilka--Klíčové Hráči Vývoje Alpínského Bezleší Krkonoš (Vysoké Sudety, Česká Republika).” *Opera Corcontica* 51.
- Štursová, Helena. 1985. “Antropické Vlivy Na Strukturu a Vývoj Smilkových Luk v Krkonoších= Anthropic Effects on the Structure and Development of the Mat-Grass Meadows in the Krkonoše.”
- Suchá, Renáta, Lucie Jakešová, Lucie Kupková, and Lucie Červená. 2016. “Classification of Vegetation above the Tree Line in the Krkonoše Mts. National Park Using Remote Sensing Multispectral Data.” *Acta Univ. Carol. Geogr* 51: 113–29.
- Tanaka, Yoshikazu, Nobuhiro Sasaki, and Akemi Ohmiya. 2008. “Biosynthesis of Plant Pigments: Anthocyanins, Betalains and Carotenoids.” *The Plant Journal* 54(4): 733–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03447.x>
- Tang, Lina, and Guofan Shao. 2015. “Drone Remote Sensing for Forestry Research and Practices.” *Journal of Forestry Research* 26(4): 791–97. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0088-y>
- Taran, N. Yu et al. 2013. “Response of Photosynthetic Apparatus of Two *Deschampsia* Species with Different Distribution Areas on Abiotic Stress.” *Ukrainian Antarctic journal* (12): 282–93. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.12.2013.270>
- Taran, N. Yu, A. A. Okanenko, L. M. Batsmanova, and N. B. Svetlova. 2009. “Response Reaction of *Deschampsia Antarctica* Desv. Plants to UV-B Irradiation and Oxidative Stress.” *Український антарктичний журнал*.
- Tarcău, D., V. Vintu, C. Samuil, and S. Man-Cucu. 2013. “Polyphenolic Composition of a Permanent Pasture under Influence of Organic Fertilization.” *University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine of Iasi* 59: 98–102.
- Taylor, K., A. P. Rowland, and H. E. Jones. 2001. “*Molinia Caerulea* (L.) Moench.” *Journal of Ecology* 89(1): 126–44. <https://www.jstor.org/stable/3072125>
- Thomas, Brynmor, and C. B. Fairbairn. 1957. “A Note on the Digestibility of *Nardus Stricta*.” *The Journal of*

- Agricultural Science* 48(4): 413–14. <https://doi.org/10.1017/S0021859600032925>
- Thornton, B., and U. Bausenwein. 2000. “Seasonal Protease Activity in Storage Tissue of the Deciduous Grass *Molinia Caerulea*.” *The New Phytologist* 146(1): 75–81. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00619.x>
- Tieszen, Larry L., and Erik K. Bonde. 1967. *The Influence of Light Intensity on Growth and Chlorophyll in Arctic, Subarctic, and Alpine Populations of Deschampsia Caespitosa and Trisetum Spicatum*. University of Colorado Press.
- Tieszen, Larry L., and J. A. Helgager. 1968. “Genetic and Physiological Adaptation in the Hill Reaction of *Deschampsia Caespitosa*.” *Nature* 219(5158): 1066–67. <https://doi.org/10.1038/2191066a0>
- Tognetti, Vanesa B., Per Muhlenbock, and Frank Van Breusegem. 2012. “Stress Homeostasis – the Redox and Auxin Perspective.” *Plant, Cell & Environment* 35(2): 321–33. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02324.x>.
- Tolasz, R. et al. 2007. “Atlas Podnebí Česka: Climate Atlas of Czechia.” *Czech Hydrometeorological Institute: Prague, Czech Republic*.
- Tollefsrud, M. M. et al. 2008. “Genetic Consequences of Glacial Survival and Postglacial Colonization in Norway Spruce: Combined Analysis of Mitochondrial DNA and Fossil Pollen.” *Molecular Ecology* 17(18): 4134–50. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03893.x>
- Trist, P. J. O., and P. D. Sell. 1988. “Two Subspecies of *Molinia Caerulea* (L.) Moench in the British Isles.” *Watsonia* 17: 153–57.
- Tsimilli-Michael, M. et al. 2000. “Synergistic and Antagonistic Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Azospirillum and Rhizobium Nitrogen-Fixers on the Photosynthetic Activity of Alfalfa, Probed by the Polyphasic Chlorophyll a Fluorescence Transient O-J-I-P.” *Applied Soil Ecology* 15(2): 169–82. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00093-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00093-7)
- Tsimilli-Michael, Merope, and Reto J. Strasser. 2013. “The Energy Flux Theory 35 Years Later: Formulations and Applications.” *Photosynthesis Research* 117(1–3): 289–320. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9895-1>
- Urban, O., I. Tůma, P. Holub, and M. V. Marek. 2006. “Photosynthesis and Growth Response of *Calamagrostis Arundinacea* and *C. Villosa* to Enhanced UV-B Radiation.” *Photosynthetica* 44(2): 215–20. <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0009-6>
- Varga, M., J. Bánhidý, L. Cseuz, and J. Matuz. 2013. “The Anthocyanin Content of Blue and Purple Coloured Wheat Cultivars and Their Hybrid Generations.” *Cereal Research Communications* 41(2): 284–92. <https://doi.org/10.1556/crc.41.2013.2.10>
- Vernay, Antoine et al. 2016. “Photosynthesis Capacity of *Quercus Petraea* (Matt.) Saplings Is Affected by *Molinia Caerulea* (L.) under High Irradiance.” *Forest Ecology and Management* 376: 107–17. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>
- Walker, D. A. 2000. “Hierarchical Subdivision of Arctic Tundra Based on Vegetation Response to Climate, Parent Material and Topography.” *Global Change Biology* 6(SUPPLEMENT 1): 19–34. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.06010.x>
- Wang, Hao et al. 2020. “Alpine Grassland Plants Grow Earlier and Faster but Biomass Remains Unchanged over 35 Years of Climate Change.” *Ecology Letters* 23(4): 701–10. <https://doi.org/10.1111/ele.13474>
- Wang, Qing-Long, Juan-Hua Chen, Ning-Yu He, and Fang-Qing Guo. 2018. “Metabolic Reprogramming in Chloroplasts under Heat Stress in Plants.” *International Journal of Molecular Sciences* 19(3). <https://doi.org/10.3390/ijms19030849>
- Wang, Quan, Atsuhiko Ho, John Tenhunen, and Yoshitaka Kakubari. 2008. “Annual and Seasonal Variations in Photosynthetic Capacity of *Fagus Crenata* along an Elevation Gradient in the Naeba Mountains, Japan.” *Tree Physiology* 28(2): 277–85. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.2.277>
- Warming, E., M. Vahl (1925). *Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities*. Oxford

University Press.

- Webby, Rosemary f., and Kenneth R Markham. 1994. "Isoswertiajaponin 2"-O-β-Arabinopyranoside and Other Flavone-C-Glycosides from the Antarctic Grass *Deschampsia Antarctica*." *Phytochemistry* 36(5): 1323–26. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)89660-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)89660-0).
- Wellburn, Alan R. 1994. "The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as Well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution." *Journal of Plant Physiology* 144(3): 307–13. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Willows, Robert D. 2006. "Chlorophyll Synthesis." *The Structure and Function of Plastids*: 295–313. doi: 10.1007/978-1-4020-4061-0_15
- Wilson, Peter J., Ken Thompson, and John G. Hodgson. 1999. "Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies." *New Phytologist* 143(1): 155–62. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Winkel-Shirley, Brenda. 2002. "Biosynthesis of Flavonoids and Effects of Stress." *Current Opinion in Plant Biology* 5(3): 218–23. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00256-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00256-X).
- Wu, Yining et al. 2022. "Water Use Efficiency and Photosynthesis of *Calamagrostis Angustifolia* Leaves under Drought Stress through CO₂ Concentration Increase." *Journal of Plant Interactions* 17(1): 60–74. <https://doi.org/10.1080/17429145.2021.2011444>
- Zedler, Joy B., and Suzanne Kercher. 2004. "Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes." *critical Reviews in Plant sciences* 23(5): 431–52. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>
- Zepp, Richard G., Terry V. Callaghan, and David J. Erickson. 1995. "Effects of Increased Solar Ultraviolet Radiation on Biogeochemical Cycles." *Ambio* 24(3): 181–87.
- Zhuang, Yanhua et al. 2013. "Global Remote Sensing Research Trends during 1991–2010: A Bibliometric Analysis." *Scientometrics* 96(1): 203–19. <https://doi.org/10.1007/s11192-012-0918-z>

Internetové zdroje

<https://web.vscht.cz/~koplikr/Rostlinn%C3%A9%20fenoly%20a%20flavonoidy.pdf>

<https://psi.cz/>

[Portál ČHMÚ : Historická data : Počasí : Měsíční data : Měsíční data dle z. 123/1998 Sb. \(chmi.cz\)](#)