

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Biologická fakulta**



**Magisterská práce**

**VLIV DRUHOVÉ BOHATOSTI, PROSTOROVÉHO  
USPOŘÁDÁNÍ A DISTURBANCE NA PRODUKTIVITU A  
DIVERZITU EXPERIMENTÁLNÍCH SPOLEČENSTEV  
LUČNÍCH DRUHŮ**

**Tereza Lamošová**

**2007**

**Školitel: Mgr. Jiří Doležal PhD.**

**Lamošová, T.** 2006. Vliv druhové bohatosti, prostorového upřádání a disturbance na produktivitu a diverzitu experimentálních společenstev lučních druhů. [Effect of species richness, spatial pattern and disturbance on productivity-diversity relationships in experimental mixtures of meadow plant species] – 52 p. Fakulty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I studied the effect of species richness, functional group richness, spatial pattern, disturbances and soil fertility on productivity-diversity relationships in two independent greenhouse experiments. In the first experiment, I manipulated the intensity of intra- and interspecific competition by growing meadow plants in aggregated and random distribution in experimental monocultures and mixtures with different species richness and functional group richness to assess whether spatial aggregation reduces interspecific competition, thereby promoting species coexistence and diversity in plant communities. In the second experiment, I manipulated the intensity and frequency of disturbances (aboveground biomass removal at two different heights and at various times during the experiment) in 8-species mixtures grown at the four soil fertility levels to assess whether diversity peaks at intermediate disturbance and fertility levels.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala sama, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 8. 1. 2007



Tereza Lamošová

### **Poděkování**

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svému školitelovi Jiřímu Doležalovi a Šuspovi za cenné rady a připomínky, za všestrannou pomoc a také trpělivost nejen při tvorbě této diplomové práce, ale i v průběhu celého studia. Můj dík patří také Janu Michálkovi za pomoc s úpravou grafů, Tomáši Havlíkovi za opravy textu a všem ostatním, kteří mě jakýmkoli způsobem podporovali. Velký dík patří také mým rodičům, kteří mi umožnili studovat na této fakultě.

Děkuji!

# OBSAH

<b>1.</b>	<b>ÚVOD.....</b>	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>METODIKA.....</b>	<b>6</b>
2.1.	SLEDOVANÉ DRUHY.....	6
2.2.	Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové a funkční bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence.....	9
2.2.1.	Analýza dat.....	10
2.2.2.	Statistické zpracování dat.....	12
2.3.	Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na různé intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a různé úživnosti substrátu.....	13
2.3.1.	Testování diverzity.....	14
2.3.2.	Statistické zpracování dat.....	14
<b>3.</b>	<b>VÝSLEDKY .....</b>	<b>15</b>
3.1.	Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové a funkční bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence.....	15
3.1.1.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci nadzemní biomasy.....	15
3.1.2.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci podzemní biomasy.....	20
3.1.3.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na biodiverzitní vlivy aoveryielding.....	22
3.2.	Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a úživnosti substrátu .....	26
3.2.1.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní produktivitu a celkovou produktivitu jednotlivých druhů.....	26
3.2.2.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní biomasu a produktivitu jednotlivých druhů ve čtvrtém odběru.....	34
3.2.3.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na produktivitu podzemní biomasy, celkovou produktivitu a root/shoot ratio.....	38
3.2.4.	Vliv živin, frekvence a intenzity zástřihu na diverzitu ve čtvrtém odběru a diverzitu ...	40
<b>4.</b>	<b>DISKUSE.....</b>	<b>42</b>

<b>4.1.</b>	<b>Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence.....</b>	<b>42</b>
4.1.1.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci nadzemní biomasy .....	42
4.1.2.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produktivitu podzemní biomasy.....	43
4.1.3.	Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na overyielding a biodiverzitní vlivy.....	43
<b>4.2.</b>	<b>Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a úživnosti substrátu .....</b>	<b>45</b>
4.2.1.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní produktivitu jednotlivých druhů.....	45
4.2.2.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní biomasu a produktivitu jednotlivých druhů ve čtvrtém odběru.....	46
4.2.3.	Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na produktivitu podzemní biomasy, celkovou produktivitu a poměr podzemní biomasy vůči nadzemní biomase.....	46
4.2.4.	Vliv hladiny živin, intenzity a frekvence zástřihu na diverzitu a diverzitu čtvrtého odběru .....	47
<b>5.</b>	<b>ZÁVĚRY .....</b>	<b>48</b>
<b>6.</b>	<b>LITERATURA.....</b>	<b>50</b>

## 1. ÚVOD

V současné době je jedním z velmi diskutovaných ekologických témat vztah diverzity a fungování ekosystémů (Naeem 1994, Grime 2001, Špačková & Lepš 2001, Lanta & Lepš 2005). Snahou je dokázat, že produktivita, ale i zachycování živin společenstvem nebo jeho stabilita rostou s diverzitou společenstva (např. Hector *et al.* 1999). Pokud by se podařilo experimentálně prokázat, že diverzita přináší lepší fungování ekosystémů, byl by to výborný argument pro ochranu biodiverzity. Závěry o pozitivním vztahu diverzity a fungování společenstva většinou pocházejí z experimentů, ve kterých se pěstují různě druhově bohaté směsi a studuje se závislost produktivity (nebo jiných charakteristik společenstva) na druhovém bohatství. Toto téma je stále velmi kontroverzní. V případě různých uměle vytvořených směsí není například jednoduché (pokud je to vůbec možné) oddělit vliv celkové druhové bohatosti od vlivu přítomnosti některých druhů.

V poslední době se objevují studie, které ukazují, že důležité procesy v ekosystému jsou spojené spíše s tzv. funkční skladbou než s celkovou druhovou bohatostí (Hooper & Vitousek 1997, Díaz & Cabido 2001, Lepš *et al.* 2001, Lanta & Lepš 2005). Druhy jsou spojovány do funkčních skupin např. podle životních strategií (Grime 2001) nebo podle růstových forem (rozetové, polorozetové rostliny apod.), obecně se jedná o druhy, které sdílejí podobný soubor funkčních charakteristik a mají podobnou funkci v rostlinném společenstvu (Westoby & Leishman 1997, Weiher *et al.* 1999, Lavorel & Garnier 2002). Vlivem funkční diverzity na fungování rostlinných společenstev se v současnosti zabývala řada prací (např. Díaz & Cabido 2001, Lanta & Lepš 2005). Zůstává však problémem, jak funkční diverzitu kvantifikovat (Lepš *et al.* 2006). Lepš *et al.* (2006) se pokoušeli o kvantifikaci funkční diverzity pomocí Raova indexu (zobecnění Simpsonova indexu). Nejjednodušším a stále nejčastějším způsobem, jak do biodiverzitních pokusů zahrnout funkční diverzitu, je použití počtu či charakteristik funkčních skupin (např. v práci Lanta & Lepš 2005). Předpokládá se, že lepší fungování ekosystému s rostoucí diverzitou souvisí s řadou dílčích mechanismů, které se označují společným termínem komplementarita (Naeem 1994, Garnier *et al.* 1997, Hector 1998). Jde například o lepší využití omezeně dostupných zdrojů ve vícedruhových společenstvech či větší diferenciaci nik. Některé druhy mohou aktivně zlepšovat prostředí pro jiné druhy např. schopností fixovat dusík apod. V této souvislosti se v anglické literatuře uvádí termín *facilitace* (usnadňování), kterou se

myslí schopnost druhů měnit prostředí a tím napomáhat koexistenci (Vandermeer 1989). Studium „komplementarity a facilitace“ se zabývalo již práce v šedesátých a sedmdesátých letech minulého století hlavně v zemědělském výzkumu (de Wit 1960, Trenbath 1974, Vandermeer 1989). Bylo dokázáno, že vlivem komplementarity dosahují druhově bohatší společenstva větší produktivity, než jaké by byly schopny dosahovat odpovídající monokultury.

V poslední době přibývá studií, které ukazují, že druhově bohatší společenstva mají větší produktivitu díky vyšší pravděpodobnosti zahrnutí kompetičně silného produktivního druhu. Tato situace se označuje termínem selektivita nebo také selekční efekt, který je založen na předpokladu zvyšující se pravděpodobnosti výskytu konkurenčně silných druhů s přibýváním druhů ve společenstvu. Tyto druhy jsou ve směsích schopny produkovat více biomasy na jedince než v monokulturách (v důsledku nižší intenzity vnitrodruhové kompetice dané nižší populační hustotou) a zároveň potlačují konkurenčně slabší a méně produktivní druhy (Špačková & Lepš 2001, Fridley 2002). Ačkoli na toto téma bylo zpracováno již mnoho studií, stále zůstává otázkou, který z výše uvedených mechanismů má na fungování společenstva větší vliv. Loreau & Hector (2001) použili matematický vzorec, kterým se pokusili odlišit selektivitu od komplementarity. Zmíněný vzorec je schopný odhalit vliv selektivity v případě, že se ve společenstvu vyskytne druh, který je schopný vysoké produkce v monokultuře a je zároveň nejúspěšnějším druhem ve společenstvu, nicméně si není schopný poradit s případem, ve kterém nedochází k této lineární závislosti. Dalším nedostatkem tohoto přístupu je skutečnost, že ostatní mechanismy, které nejsou indexem odhaleny jako mechanismy selektivity, jsou automaticky považovány za komplementaritu (Lepš 2005). Pro zkoumání produktivity společenstev se také používají další alternativní indexy, např. index nadprodukce (overyielding index OI; např. Garnier *et al.* 1997), či index rozdílu očekávaných a pozorovaných výnosů ( $D_i$ ) (Wardle *et al.* 1997) a tzv. relative land output (RLO) (Joliffe 1997).

Produktivita druhů ve společenstvech je značně ovlivňována hladinou dostupných živin. Výsledky některých prací (např. Lanta & Lepš 2005) ukazují, že pěstování druhů v monokulturách může u některých druhů vést k poklesu produktivity s rostoucí hladinou živin. Tento pokles však byl zmírněn, pokud tyto druhy byly pěstovány ve směsích. Ve výsledném efektu docházelo k růstu produktivity druhově bohatých experimentálních společenstev s rostoucí hladinou živin. Pro tento jev existuje několik vysvětlení. Jedno z možných vysvětlení je vliv vysoké výsevní denzity, která

způsobuje samozředění jedinců vlivem vnitrodruhové kompetice. Druhé alternativní vysvětlení se zakládá na předpokladu „toxicity“ vysokých hladin živin pro některé druhy. Aby se tyto druhy mohly uplatnit, potřebují přítomnost jiného druhu, který dokáže hladinu živin efektivně snížit.

Další faktor, který ovlivňuje složení, stabilitu či produktivitu rostlinného společenstva, je poměr vnitrodruhové a mezidruhové kompetice. Obecně se ví, že konkurenčně silné druhy snáší vnitrodruhovou kompetici hůře než mezidruhovou a naopak druhy kompetičně slabé bývají zpravidla limitované kompeticí mezidruhovou (Stoll & Prati 2001). Poměr vnitrodruhové a mezidruhové kompetice lze ovlivnit manipulováním prostorového uspořádání rostlin. V náhodném uspořádání dochází k redukci vnitrodruhové kompetice a naopak, pokud vzrůstá shlukovitost, stává se intenzivnější vnitrodruhová kompetice (Norris *et al.* 2001). Očekává se tedy, že v tomto uspořádání se bude dařit druhům kompetičně silným. Kompetičně slabé druhy, které jsou citlivější na mezidruhovou konkurenci, budou naopak úspěšnější ve shlukovitém uspořádání, kde jsou rostliny rostoucí uvnitř shluku méně vystavené mezidruhové kompetici, např. zastíněním vyššími druhy (Stoll & Prati 2001, Norris *et al.* 2001). V současných pracech, které se vlivem prostorového uspořádání na dynamiku ekosystému zabývají (Norris *et al.* 2001, Weiner *et al.* 2001, Stoll & Prati 2001), autoři různým způsobem manipulovali prostorové uspořádání, ve kterém kombinovali jeho typy (náhodné, pravidelné a shlukovité). Například Stoll & Prati (2001) testovali vliv shlukovitého uspořádání na mezidruhovou kompetici. Ve své studii použili čtyři jednoleté druhy (*Caspella bursa-pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Poa annua* a *Stellaria media*). Tyto druhy vysévali jako monokultury a směsi (tří a čtyřdruhové) v náhodném a shlukovitém uspořádání při dvou hladinách výsevní denzity (nízká a vysoká). Výsledky jejich práce ukázaly, že shlukovité uspořádání zvyšuje míru vnitrodruhové kompetice. Konkurenčně silné druhy prosperovaly v náhodném uspořádání, zatímco slabí kompetitoři lépe prosperovali ve shlucích.

Intenzitu mezidruhové kompetice v rostlinných společenstvech a následně koexistenci druhů, a tím i diverzitu, ovlivňuje také míra a typ disturbancí, např. pravidelné kosení vegetace, které snižuje dominanci velkých druhů (sečí se jim odebere více biomasy než druhům malým). Z prací, které se vlivem disturbancí zabývají, vyplývá, že nejvyšší diverzity dosahuje vegetace při střední intenzitě a frekvenci disturbance (Huston 1994). Střední hladina disturbance může udržovat diverzitu tak, že potlačuje kompetičně silné druhy a tím zabraňuje vyloučení kompetičně slabších druhů



(Huston 1994). Hypotéza střední hladiny disturbancí je založena na poměru intenzity disturbance a kompetice, která předpokládá, že příliš nízké hladiny disturbancí budou kombinovány s vysokou kompeticí a očekávaná diverzita bude nízká. Naopak v zásazích, kde disturbance budou příliš silné a časté, bude diverzita redukována nedostatečnou regenerací pokusného společenstva. Na základě tohoto předpokladu by měla diverzita být nejvyšší při střední hladině disturbancí (Huston 1994).

Všechny tyto mechanismy a jejich vliv na fungování rostlinných společenstev byly testovány v řadě recentních studií. Nicméně existuje velmi málo prací (např. Stoll & Prati 2001), které by se zabývaly těmito mechanismy současně.

Ve své magisterské práci jsem se zaměřila na studium výše zmíněných mechanismů, které jsem testovala ve dvou nezávislých experimentech. V každém experimentu jsem zvolila jiné kombinace faktorů. V prvním experimentu jsem testovala vliv různé intenzity vnitrodruhové a mezidruhové kompetice – pěstováním rostlin v náhodném a shlukovitém uspořádání - v kombinaci s různě druhově/funkčně bohatými směsmi (monokultury až osmidruhové směsi) na produktivitu lučních rostlin. Vycházela jsem z předpokladu, že ve shlucích bude docházet k intenzivnější vnitrodruhové kompetici, která bude podporovat slabší druhy a naopak při náhodném rozmístění bude intenzivnější mezidruhová konkurence, která bude zvýhodňovat konkurenčně silné druhy. Ve druhém experimentu jsem se zabývala působením intenzity a frekvence disturbance (stříhání) v kombinaci s úživností substrátu na produktivitu a diverzitu osmidruhových směsí lučních rostlin. Zde jsem vycházela z předpokladu, že příliš nízké hladiny disturbancí budou kombinovány s vysokou kompeticí a očekávaná diverzita bude nízká. Naopak v zásazích, kde disturbance budou příliš silné a časté, bude diverzita redukována nedostatečnou regenerací pokusného společenstva. Očekávaná diverzita je tedy nejvyšší při středních disturbancích (Huston 1994).

Cíle práce:

1. Zjistit, zda větší počet druhů nebo počet funkčních skupin rostlin zvyšuje využití zdrojů a tedy celkovou produktivitu rostlinného společenstva.
2. Zjistit, zda má na produktivitu a koexistenci vliv prostorové uspořádání (náhodné, shlukovité) a tedy různá intenzita vnitro a mezidruhové konkurence.
3. Zjistit roli „selektivity, komplementarity aoveryieldingu“ v experimentálních rostlinných společenstvech.
4. Zjistit vliv různé intenzity a frekvence zastřihávání na produktivitu a diverzitu experimentálního společenstva při různých hladinách živin.

## 2. METODIKA

### 2.1. SLEDOVANÉ DRUHY

Ve dvou nezávislých experimentech byly použity tyto druhy: *Holcus lanatus*, *Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Anthoxanthum odoratum*, *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium*, *Sanguisorba officinalis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Fragaria vesca*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Leontodon hispidus*. Všechny jmenované druhy jsou běžnými zástupci temperátních mezických luk náležejících do fytoecologické třídy *Molinio-Arrhenatheretea*.

*Holcus lanatus* (*Poaceae*) je vytrvalá rostlina s četnými 20 – 100 cm dlouhými přímými či kolénkatě vystoupavými stébly. Životní formou se jedná o hemikryptofytní rostlinu. *Holcus lanatus* kvete od června do července a v červenci až srpnu semení. Kromě generativního šíření je tento druh schopen i vegetativního rozmnožování pomocí podzemních výběžků stonkového původu (Grime *et al.* 1987). *Holcus lanatus* je běžný v různých typech rostlinných společenstev, nejčastěji ho nacházíme na vlhkých loukách a pastvinách, narušovaných půdách, opuštěných polích a v lesních lemech (Dostál 1989).

*Anthoxanthum odoratum* (*Poaceae*) je trsnatá vytrvalá rostlina s přímými 20 – 50 cm dlouhými stébly. Rostlina kvete od dubna do června a semenní během června až září. Vedle generativního množení na začátku léta využívá i vegetativního šíření, které vrcholí v průběhu podzimu. *Anthoxanthum odoratum* se vyskytuje na neutrálních až mírně kyselých substrátech. Roste roztroušeně v otevřených porostech vlhčích a v létě vysychavých luk, pastvin a mezí (Grime *et al.* 1987). Kromě společenstev tříd *Molinio-Arrhenatheretea* se běžně vyskytuje ve společenstvech třídy *Nardo-Callunetea* a v řádu *Quercetalia roboris-petrae* (Dostál 1989).

*Festuca rubra* (*Poaceae*) je vytrvalá volně trsnatá tráva s dlouze plazivými oddenky. Květenství tvoří řídká, vzpřímená lata (Dostál 1989). *Festuca rubra* kvete od května do července a plodí od července do srpna (Grime *et al.* 1987). Tato tráva je běžný luční druh pastvin, mezí, suchých světlých lesů, písčín a náspů. Preferuje pravidelně kosené méně produktivní louky s nízkou intenzitou kompetice (Grime *et al.* 1987).

*Trisetum flavescens* (*Poaceae*) je vytrvalá, volně trsnatá, oddenkatá tráva vysoká 30 – 140 cm. Oddenky odumírají během podzimu a jsou nahrazeny přezimujícími

odnožemi. Kvete v květnu až v červnu a semení v červenci až v září. Tato tráva je hojnější na sušších loukách, pastvinách, najdeme ji na okrajích cest a také na skeletovitých půdách. Naopak vzácná je na vlhkých loukách (Grime *et al.* 1987, Dostál 1989).

*Leontodon hispidus* (Asteraceae) je vytrvalá, hemikryptofytní rostlina s krátkými větvenými oddenky a přímou vystoupavou lodyhou. Rostlina je vysoká 5 - 50(- 70) cm, má jednotlivé či trsnaté nevětvené lodyhy. *Leontodon hispidus* kvete od června do srpna a plodí od července do října. Výskyt je soustředěn na pastviny, louky, meze a násypy a kromě třídy *Molinio-Arrhenatheretea* je běžným zástupcem třídy *Festuco-Brometea*.

*Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) je vytrvalá, hemikryptofytní rostlina s přízemními růžicemi a krátkými rhizomy. Má krátké větvené oddenky s několika růžicemi. Stvol dosahuje výšky 10 - 50 cm. Kvete od dubna do září a plodí převážně v červnu až v červenci. Roste na trávnicích, loukách, pastvinách, mezích a úhorech. Kromě třídy *Molinio-Arrhenatheretea* je běžným zástupcem třídy *Festuco-Brometea* (Grime *et al.* 1987, Dostál 1989).

*Sanguisorba officinalis* (Rosaceae) je vytrvalá rostlina se zpeřenými listy a přímou, větvenou, 20 – 100 cm vysokou lodyhou. Kvete od června do srpna. Obývá vlhké až mokré louky (Grime *et al.* 1987, Dostál 1989).

*Ranunculus acris* (Ranunculaceae) je vytrvalá oddenkatá rostlina s přímou, větvenou a mnohokvětou lodyhou. Dorůstá výšky 30 – 70 cm (Dostál 1989). Kvete převážně v květnu až v červenci a plodí od července (Grime *et al.* 1987). Obývá louky, pastviny, lesní světliny a rumišťe. Kromě třídy *Molinio-Arrhenatheretea* fytoocenologicky náleží také ke společenstvům tříd *Festuco-Brometea* a *Alnetea glutinosae* (Dostál 1989).

*Achillea millefolium* (Rosaceae) je vytrvalá oddenkatá rostlina s vystoupavými až přímými lodyhami, 10 – 50 cm vysokými. Kvete od června do září a plodí od července (Grime *et al.*, 1987). Nejčastěji se vyskytuje na loukách, pastvinách, mezích, lesních lemech, ale i na ruderalních stanovištích. Kromě třídy *Molinio-Arrhenatheretea* náleží ke společenstvům tříd *Artemisietea* a *Festuco-Brometea* (Dostál 1989).

*Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae) je vytrvalá rostlina tvořící přízemní růžice. Lodyha je vystoupavá se vstřícnými listy a je 20 – 90 cm vysoká. Kvete od května do června. Rostlina je běžná na vlhkých až zrašelinělých loukách (Dostál 1989).

*Prunella vulgaris* (Lamiaceae) je vytrvalá rostlina s přízemní růžicí a vystoupavou 5 - 30(- 50) cm vysokou chudě větvenou lodyhou. Kvete během června

až srpna a plodí od září do října (Grime *et al.* 1987). Obývá louky, pastviny, meze a světlé lesy. Fytocenologicky patří kromě třídy *Molinio-Arrhenatheretea* do společenstev třídy *Epilobietea angustifolii* (Dostál 1989).

*Fragaria vesca* (*Rosaceae*) je vytrvalá rostlina tvořící oddenky s dlouhými nadzemními výběžky, které na konci kořenují. Stvol je 5 - 20(- 30) cm vysoký. Rostlina kvete od dubna do června a plodí během června a července. Po odkvětu se tvoří nové výhonky (Grime *et al.* 1987). Tato rostlina nejčastěji obývá světlé lesy, lesní lemy a křovinaté stráně. Fytocenologicky rostlina náleží do společenstev tříd *Epilobietea angustifolii*, *Rhamno-Prunetea* a *Quercu-Fagetea* (Dostál 1989).

## 2.2. Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové a funkční bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence

Pro testování závislosti produktivity experimentálního rostlinného společenstva na druhové bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence byl ve skleníku Katedry botaniky JČU založen pokus v květnu roku 2003. Pro tento pokus bylo vybráno osm vytrvalých druhů čtyř růstových forem („funkčních skupin“). Dvě trávy: *Holcus lanatus* a *Festuca rubra*; dva druhy s plazivými stonky: *Prunella vulgaris*, *Fragaria vesca*; dva druhy s přímým, olistěným stonkem a přízemní růžicí nekompaktních řapíkatých listů: *Achillea millefolium*, *Sanguisorba officinalis*, a dva hemikryptofytní druhy s přízemní růžicí celokrajných listů, která slouží ke kompetičním účelům v bezprostředním okolí: *Lychnis flos-cuculi*, *Plantago lanceolata*. Druhy byly pěstovány v plastových nádobách (bednách) o velikosti 60 x 30 x 25 cm. Jako substrát jsem použila směs zahradního substrátu a písku v poměru 1:1. Různá intenzita vnitro- a mezidruhové konkurence byla dosažena pěstováním rostlin ve dvou typech prostorového uspořádání. Každá bedna byla rozdělena na dvě části s plochou o velikosti 20 x 20 cm. V jedné ploše byly druhy vysévány shlukovitě do 20 políček o velikosti 5 x 5 cm (intenzivnější vnitro- než mezidruhová kompetice). Ve druhé ploše byly tyto druhy vysévány náhodně (intenzivnější mezi- než vnitrodruhová kompetice). V obou případech byl vyset shodný počet 800 semen. Počty druhů, druhové složení a počet i typy funkčních skupin byly v rámci jedné bedny shodné. Kombinace druhů a funkčních skupin rostlin v rámci celého pokusu byla následující: 8 monokultur, každá ve dvou opakováních (tj. 16 beden), 4 dvoudruhové směsi s jednou funkční skupinou ve dvou opakováních, 4 dvoudruhové směsi se dvěma funkčními skupinami ve dvou opakováních, 6 čtyřdruhových směsí se dvěma funkčními skupinami ve dvou opakováních, 4 čtyřdruhové směsi se čtyřmi funkčními skupinami a 16 opakování osmidruhové směsi (se čtyřmi funkčními skupinami). Pokus byl ukončen v srpnu 2003 rozebráním biomasy do druhu. Z každé plochy byl odebrán jeden půdní vzorek pomocí sondy o průměru 5 cm a délce 30 cm pro získání vzorku podzemní biomasy. Sklizená nadzemní i podzemní biomasa byla vysušena při 80 °C po 24 hodin. Vysušená biomasa byla následně zvážena na analytických vahách s přesností na čtyři desetinná místa.

### 2.2.1. Analýza dat

Se získanými daty byly prováděny následující výpočty:

**Testování závislosti produktivity směsí a monokultur na počtu druhů/počtu funkčních skupin a prostorovém uspořádání sledovaných populací.**

**Testování závislosti tzv. biodiverzitních efektů (nadprodukce – overyielding, komplementarita a selektivita) na počtu druhů/počtu funkčních skupin a prostorovém uspořádání sledovaných populací.**

#### Testování produktivity směsí a monokultur

Pro testování produktivity směsí a monokultur byl použit tzv. overyielding index  $OI$  (Garnier *et al.* 1997), který porovnává výnos směsi s výnosem druhu v nejproduktivnější monokultuře.

$$OI = \frac{Y_{ij} + Y_{ji}}{MAX(M_x)}$$

$Y_{ij}$  je výnos druhu  $i$  ve směsi,  $Y_{ji}$  je výnos druhu  $j$  ve směsi a  $MAX(M_x)$  je výnos nejproduktivnější monokultury. Pro statistickou analýzu byla použita logaritmická transformace hodnot  $OI$  ( $\log OI$ ).

#### Testování biodiverzitních efektů – komplementarity a selektivity

Pro rozlišení vlivu komplementarity ( $CE$ ) a selektivity ( $SE$ ) byl použit index podle práce Loreau & Hector (2001), kde odchylka z celkového očekávaného výnosu ( $\Delta Y$ ) je rovna rozdílu pozorovaného výnosu ( $Y_O$ ) od očekávaného výnosu ( $Y_E$ ) a je rovna součtu vlivu komplementarity ( $CE$ ) a selekčního vlivu ( $SE$ ).

$$\Delta Y = N \overline{\Delta RYM} + N \text{cov}(\Delta RY, M)$$

$\Delta Y$  – odchylka z celkového očekávaného výnosu směsi

$N$  – použitý počet druhů (zde 8)

$\Delta RY = RY_O - RY_E$  – odchylka z celkového relativního očekávaného výnosu druhů v monokultuře.

$RY_O$  – pozorovaný relativní výnos ve směsi.

$RY_E$  – očekávaný relativní výnos ve směsi.

$M$  – průměrný výnos druhu v monokultuře.

$N \overline{\Delta RYM} = CE$  – popisuje komplementaritu, pruh nad výrazem značí průměrnou hodnotu

$N \text{ cov}(\Delta RY, M) = SE$  – popisuje selekční efekt,  $\text{cov}(\Delta RY, M)$  je kovariance výnosu v monokultuře a  $\Delta RY$



### 2.2.2. Statistické zpracování dat

Závislost nadzemní a podzemní rostlinné biomasy, log *OI*, komplementarity a selektivity na počtu druhů, počtu funkčních skupin rostlin ve směsích a prostorového uspořádání byla testována analýzou variance pro opakovaná měření v programu STATISTICA 7 (Anon. 1999), kde počet druhů/funkčních skupin byl použit jako kategoriální proměnná a typ prostorového uspořádání jako „repeated measure“ faktor.

Metodika statistického zpracování dat z biodiverzitních experimentů není ustálená a existuje více způsobů hodnocení. Například Lanta a Lepš (2005) hodnotili obdobný experiment pomocí GLM, ve kterých počet druhů/funkčních skupin byl spojitou proměnnou. Výhodou tohoto postupu je možnost testování obou prediktorů současně a stanovení jejich marginálních a parciálních vlivů. Nicméně počty druhů a počty funkčních skupin jsou nutně korelovanými prediktory: počet funkčních skupin nemůže překročit počet druhů. Vzhledem k úzké korelaci zde může být velký sdílený efekt a parciální vlivy obou faktorů pak mohou vyjít neprůkazně, zatímco marginální vlivy průkazně. Dalším předpokladem použití obou faktorů jako spojitých proměnných je lineární závislost testovaných charakteristik rostlinného společenstva na zvolených prediktorech. V případě mé práce, vzhledem k přítomnosti jak lineární tak i nelineární závislosti sledovaných charakteristik (Obrázek 1) na vysvětlujících proměnných, byla použita analýza variance s počty druhů nebo počty funkčních skupin jako kategoriálními prediktory a zároveň GLM, kde počet druhů/funkčních skupin byl spojitou proměnnou. Pro statistickou analýzu byla použita logaritmická transformace hodnot biomas, v grafech jsou však použity původní hodnoty. V analýze závislosti produktivity jednotlivých druhů na druhové bohatosti směsí, počtu funkčních skupin a prostorovém uspořádání, byly hodnoty biomas standardizované na podíly druhů ve směsích při výsevu (hodnoty ve dvoudruhových směsích byly násobeny dvakrát, ve čtyřdruhových směsích čtyřikrát atd., Obrázek 2). Tato hodnota vypovídá o kompetiční úspěšnosti daného druhu ve směsi ve srovnání s monokulturou a v textu ji nazývám poměrná produktivita.

### **2.3. Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na různé intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a různé úživnosti substrátu**

Pokus byl založen ve skleníku Katedry botaniky JČU v květnu roku 2006. Pro tento experiment bylo vybráno osm vytrvalých druhů, z toho čtyři trávy *Holcus lanatus*, *Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Anthoxanthum odoratum* a čtyři hemikryptofytní dvouděložné rostliny *Plantago lanceolata*, *Leontodon hispidus*, *Ranunculus acris* a *Sanguisorba officinalis*. Rostliny byly vysety do 160 květináčů (o rozměrech 16 x 16 x 16 cm), do každého květináče vždy čtyři semena od každého druhu. Rostliny byly pěstovány ve všech kombinacích tří sledovaných faktorů: úživnosti substrátu, frekvence (0, 1, 2, 3) a intenzity (3 a 6 cm) kosení (zástříhu). Jako substrát byla použita směs písku a zahradního substrátu ve čtyřech poměrech (80/20, 60/40, 40/60, 20/80). Po vysetí byly rostliny ponechány růstu po dobu dvou měsíců a poté byly ve čtrnáctidenních intervalech zastřihávány na 3 nebo 6 cm. Kromě výšky zástříhu (tj. intenzity disturbance) byla dalším sledovaným faktorem častost zástříhu (tj. frekvence disturbance); květináče byly rozděleny do čtyř skupin. Rostliny v první skupině byly stříhány jen jednou, ve druhé skupině dvakrát a ve třetí skupině třikrát. Čtvrtá skupina byla ponechána jako kontrola bez zástříhu. Při každém zástříhu byla nadzemní biomasa tříděna do druhu. Pokus byl ukončen 22. - 24. září 2006. Sklizená byla jak nadzemní tak podzemní biomasa. Nadzemní biomasa byla opět tříděna do druhu. Vše bylo sušeno při 80 °C po dobu 24 hodin, poté zváženo na analytických vahách s přesností na čtyři desetinná místa.

### 2.3.1. Testování diverzity

Pro testování diverzity bylo použito Shannonova indexu (Lepš 2005):

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$H$  – diverzita

$S$  – počet druhů

$p_i$  – proporce druhu  $i$ .  $p_i = N_i/N$

$N_i$  – množství naprodukované biomasy biomasy druhu  $i$

$N = \sum N_i$

Ve výpočtu Shannonova indexu lze použít  $\log_{10}$ ,  $\log_2$  i přirozený logaritmus. Ve svých výpočtech používám přirozeného logaritmu.

### 2.3.2. Statistické zpracování dat

Vliv sledovaných faktorů na produktivitu a diverzitu experimentálního společenstva byl testován pomocí analýzy variance (Faktorial ANOVA) v programu STATISTICA 7 (Anon. 1999), a dále redundanční analýzou RDA v programu CANOCO (Ter Braak & Šmilauer 2002). V analýze variance byly užity dva faktory: hladina živin a typ disturbance (se sedmi hladinami, jako kombinace intenzity a frekvence plus kontrola). Jako vysvětlující proměnné byly použity hladina živin, intenzita a frekvence zástřihu a jako závislá proměnná nadzemní biomasa jednotlivých druhů při čtvrtém odběru a celková nadzemní biomasa, dále diverzita ve čtvrtém odběru a celková diverzita, podzemní biomasa a také součet nadzemní a podzemní biomasy. Kvantitativní proměnné umožní lepší vizualizaci v ordinačních diagramech – proto byly použity jak v kvantitativní formě (pro intenzity disturbance: 0 – žádná, 1 – nízká, střihání na 6 cm, 2 – vysoká, střihání na 3 cm), tak i jako kategoriální proměnné. V RDA byly provedeny jak nestandardizované tak standardizované analýzy. V druhém případě jsem testovala nulovou hypotézu, že relativní zastoupení druhů ve směsi se neliší mezi experimentálními zásahy. Monte Carlo permutační test (499 permutací) byl použit pro stanovení statistické průkaznosti testovaných závislostí v ordinačních analýzách.

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1. Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové a funkční bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence

##### 3.1.1. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci nadzemní biomasy

Celková nadzemní biomasa roste s počtem druhů i s počtem funkčních skupin ve směsi (Obrázek 1). Počet druhů ve směsi se ukázal jako lepší prediktor než počet funkčních skupin (Tabulka 1). Statisticky průkazně také vychází rozdíly v celkové nadzemní biomase mezi plochami, ve kterých studované druhy byly iniciálně vyseté náhodně a shlukovitě. Vyšších hodnot dosahuje celková nadzemní biomasa při náhodném uspořádání rostlin, ovšem rozdíly oproti shlukovitému uspořádání rostlin jsou malé. V průměru byla společenstva náhodně uspořádaná o 3 % produktivnější než společenstva uspořádaná shlukovitě. Navíc Obrázek 1 ukazuje, že nejúspěšnější dvou- a čtyřdruhové směsi byly při shlukovitém uspořádání podstatně produktivnější než při uspořádání náhodném. Statisticky průkazně také vychází interakce počtu druhů/počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání. Tento pokles produktivity v osmidruhových směsích, oproti dvou- a čtyřdruhovým směsím, může být způsoben nižší denzitou kompetičně silných druhů a zároveň zvýšenou vnitrodruhovou kompeticí uvnitř shlukovitého uspořádání.

Analýza nadzemní biomasy jednotlivých druhů ukázala, že s počtem druhů či počtem funkčních skupin klesá statisticky průkazně produktivita u druhů *Festuca rubra*, *Fragaria vesca*, *Lychnis flos-cuculi*, *Prunella vulgaris* a *Sanguisorba officinalis* (Obrázek 2 a Tabulka 2). Naopak produktivita druhů *Achillea millefolium*, *Holcus lanatus* a *Plantago lanceolata* se zvyšuje s počtem druhů i s počtem funkčních skupin. Zajímavé je srovnání produktivity směsí a monokultur u těchto kompetičně silných druhů. Druhy *Achillea millefolium*, *Holcus lanatus* a *Plantago lanceolata* se v monokulturách realizovaly podstatně méně než ve směsích, kde dosahovaly třikrát až čtyřikrát více biomasy než bylo očekáváno z iniciální denzity výsevu (Obrázek 2). U druhu *Holcus lanatus* vyšla průkazně interakce počtu druhů a prostorového uspořádání; při náhodném uspořádání je nadzemní bioamsa vyšší v osmi než čtyřdruhových směsích, zatímco ve shlukovitém uspořádání je tomu naopak. Ačkoli rozdíly

v produktivitě mezi shlukovitým a náhodným uspořádáním nevyšly průkazně ani u jednoho druhu, z Obrázku 2 je patrné, že některé druhy, především ty, které lze považovat ve srovnání s ostatními za konkurenčně méně zdatné, produkovaly více nadzemní biomasy ve shlukovitém než v náhodném uspořádání; např. *Festuca rubra* ve dvoudruhových směsích dvou funkčních skupin, a dále ve čtyřdruhových směsích čtyř funkčními skupin, *Lychnis flos-cuculi* ve dvoudruhových směsích dvou funkčních skupin a čtyřdruhových směsích dvou funkčních skupin a osmidruhových směsích, a totéž *Fragaria vesca*.

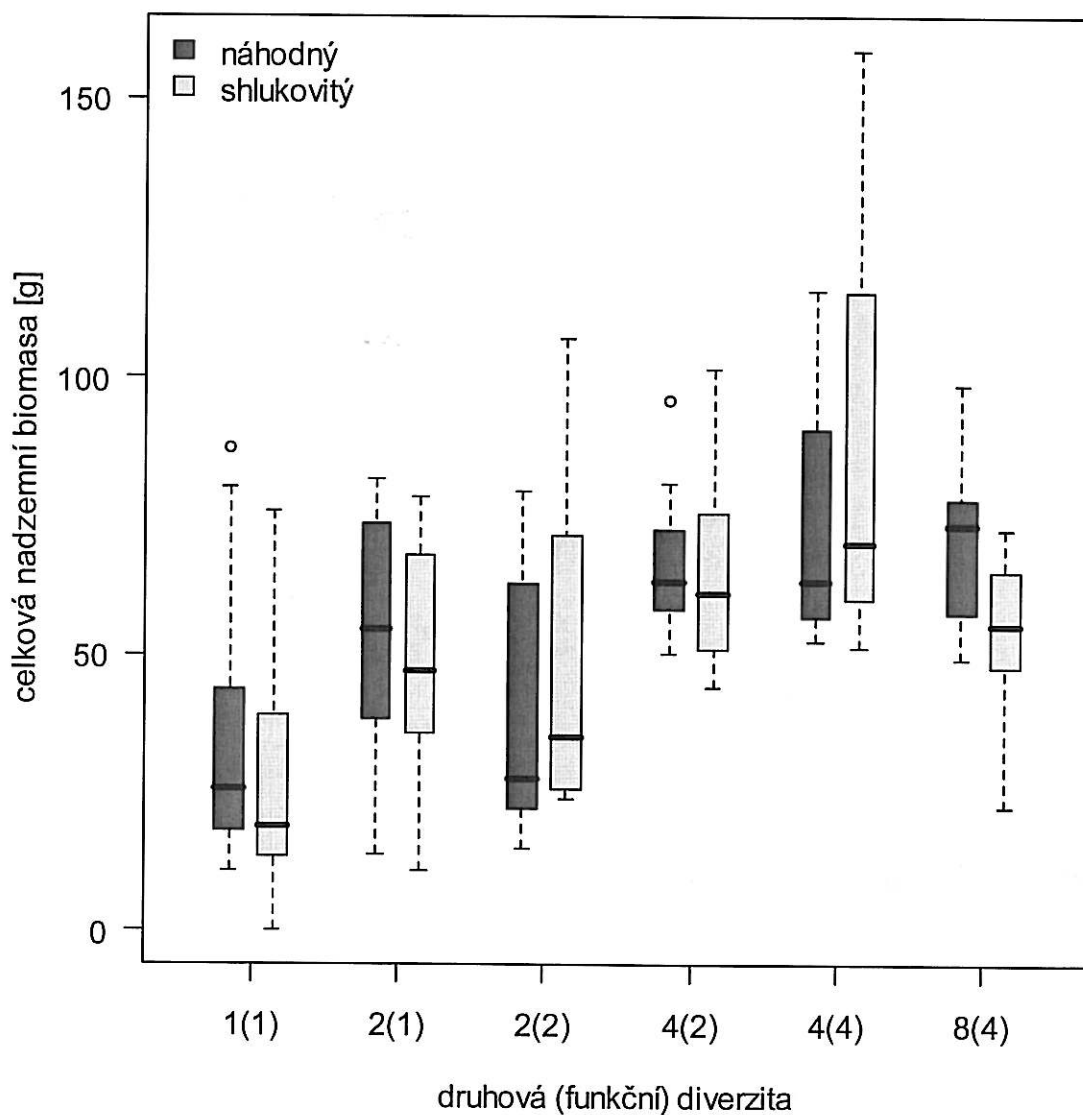
Tabulka 1: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na celkovou nadzemní produktivitu. G = počet funkčních skupin, N = počet druhů, P = prostorové uspořádání, F = testovací kritérium, p = hladina významnosti. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně.

ANOVA				GLM		
	df	F	p	df	F	p
N	3	<b>13.684</b>	<b>0.000</b>	1	<b>17.870</b>	<b>0.000</b>
P	1	<b>7.390</b>	<b>0.009</b>	1	2.050	0.157
P*N	3	<b>4.244</b>	<b>0.009</b>	1	0.001	0.973
G	2	<b>11.280</b>	<b>0.000</b>	1	<b>17.122</b>	<b>0.000</b>
P	1	<b>6.002</b>	<b>0.017</b>	1	3.061	0.085
P*G	2	<b>4.185</b>	<b>0.020</b>	1	0.363	0.549

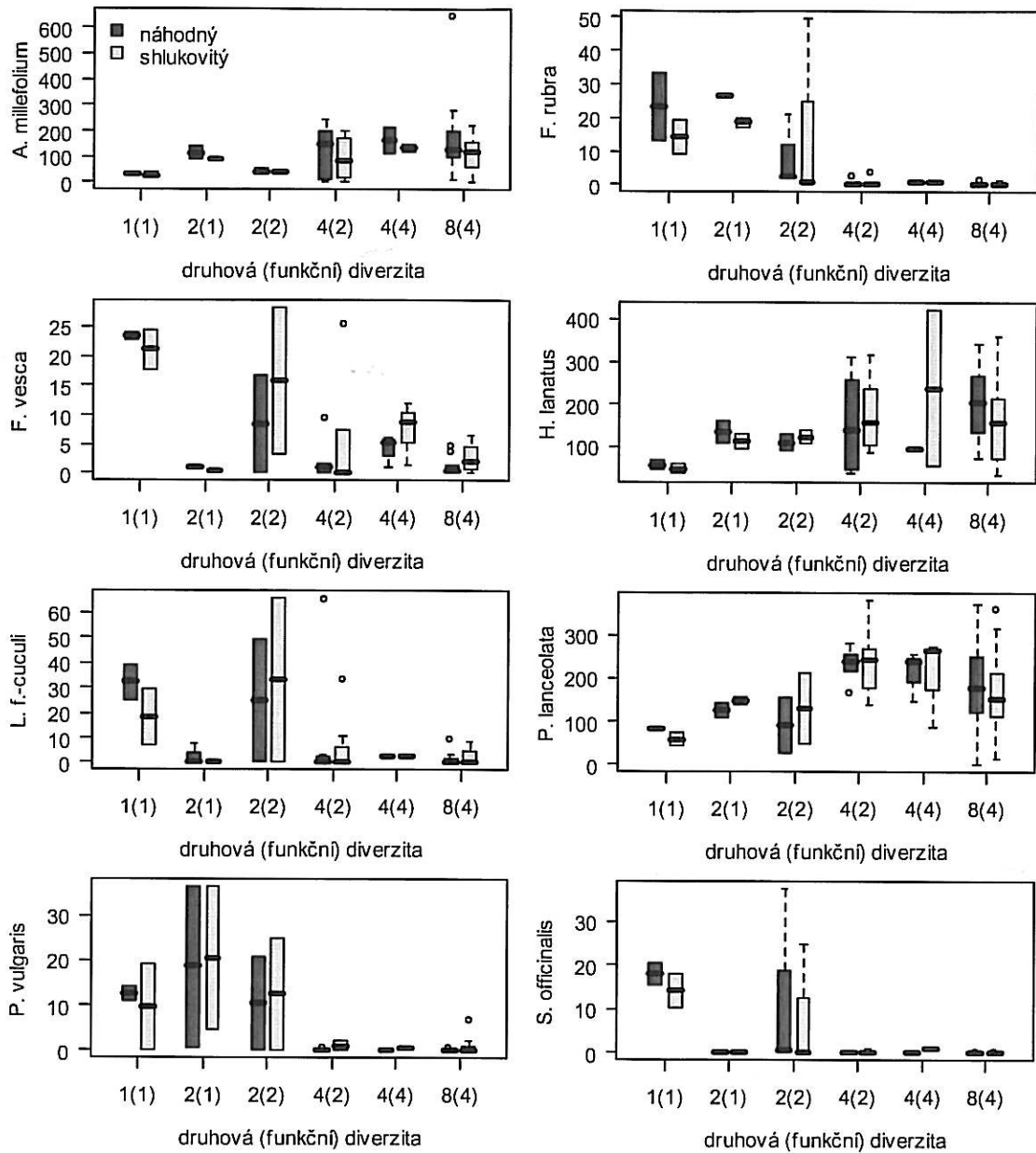
Tabulka 2: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produktivitu jednotlivých druhů. G = počet funkčních skupin, N = počet druhů, P = prostorové uspořádání, F = testovací kritérium, p = hladina významnosti. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně.

ANOVA	df	<i>A. millefolium</i>		<i>F. rubra</i>		<i>F. vesca</i>		<i>H. lanatus</i>		<i>L. flos-cuculi</i>		<i>P. lancolata</i>		<i>P. vulgaris</i>		<i>S. officinalis</i>	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
N	3	0.890	0.459	<b>18.650</b>	<b>0.000</b>	<b>5.308</b>	<b>0.005</b>	2.601	0.074	<b>3.391</b>	<b>0.034</b>	2.121	0.121	<b>6.784</b>	<b>0.003</b>	1.735	10.080
P	1	0.726	0.402	0.840	0.370	1.927	0.177	0.134	0.717	0.825	0.372	0.000	0.993	0.040	0.843	0.005	0.750
P*N	3	0.196	0.898	1.820	0.172	0.574	0.637	<b>3.056</b>	<b>0.046</b>	0.302	0.823	0.177	0.911	2.113	0.134	0.013	1.810
G	2	1.904	0.168	<b>28.000</b>	<b>0.000</b>	1.483	0.245	2.193	0.131	1.086	0.352	0.908	0.415	<b>8.341</b>	<b>0.003</b>	<b>5.274</b>	<b>0.014</b>
P	1	1.047	0.315	0.470	0.497	2.055	0.163	0.215	0.646	0.798	0.380	0.011	0.919	0.803	0.382	0.707	0.410
P*G	2	0.249	0.781	1.880	0.174	1.468	0.248	2.450	0.105	0.981	0.389	0.050	0.952	0.760	0.481	1.008	0.383

GLM	df	<i>A. millefolium</i>		<i>F. rubra</i>		<i>F. vesca</i>		<i>H. lanatus</i>		<i>L. flos-cuculi</i>		<i>P. lancolata</i>		<i>P. vulgaris</i>		<i>S. officinalis</i>	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
N	1	<b>4.529</b>	<b>0.042</b>	<b>14.627</b>	<b>0.001</b>	<b>14.627</b>	<b>0.001</b>	3.214	0.084	<b>4.605</b>	<b>0.041</b>	<b>7.215</b>	<b>0.014</b>	<b>11.170</b>	<b>0.003</b>	<b>11.851</b>	<b>0.002</b>
P	1	0.000	0.983	0.320	0.576	0.320	0.576	0.949	0.338	0.624	0.436	0.006	0.938	0.024	0.879	0.391	0.538
P*N	1	0.708	0.407	0.339	0.566	0.339	0.566	2.154	0.153	0.439	0.513	0.214	0.649	0.885	0.358	0.396	0.536
G	1	<b>4.465</b>	<b>0.044</b>	<b>14.690</b>	<b>0.001</b>	<b>14.690</b>	<b>0.001</b>	<b>4.150</b>	<b>0.051</b>	2.251	0.145	<b>7.232</b>	<b>0.014</b>	<b>10.992</b>	<b>0.003</b>	<b>8.337</b>	<b>0.009</b>
P	1	0.000	0.999	1.087	0.307	1.087	0.307	1.858	0.184	0.780	0.385	0.000	0.990	0.025	0.875	1.949	0.177
P*G	1	0.516	0.478	1.174	0.289	1.174	0.289	<b>4.114</b>	<b>0.052</b>	0.594	0.448	0.196	0.663	0.650	0.430	2.077	0.164



Obrázek 1: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na celkovou produktivitu v monokulturách až osmidruhových směsích. Tmavé boxy jsou pro náhodné uspořádání, světlé boxy pro shlukovité uspořádání. Popisky na ose x: čísla před závorkami znamenají počet druhů a čísla v závorkách znamenají počet funkčních skupin.



Obrázek 2: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na poměrnou produktivitu jednotlivých druhů v monokulturách až osmi druhových směsích. Tmavé boxy jsou pro náhodné uspořádání, světlé boxy pro shlukovité uspořádání. Popisky na ose x: čísla před závorkami znamenají počet druhů a čísla v závorkách znamenají počet funkčních skupin. Všimněte si různých stupnic na ose Y.

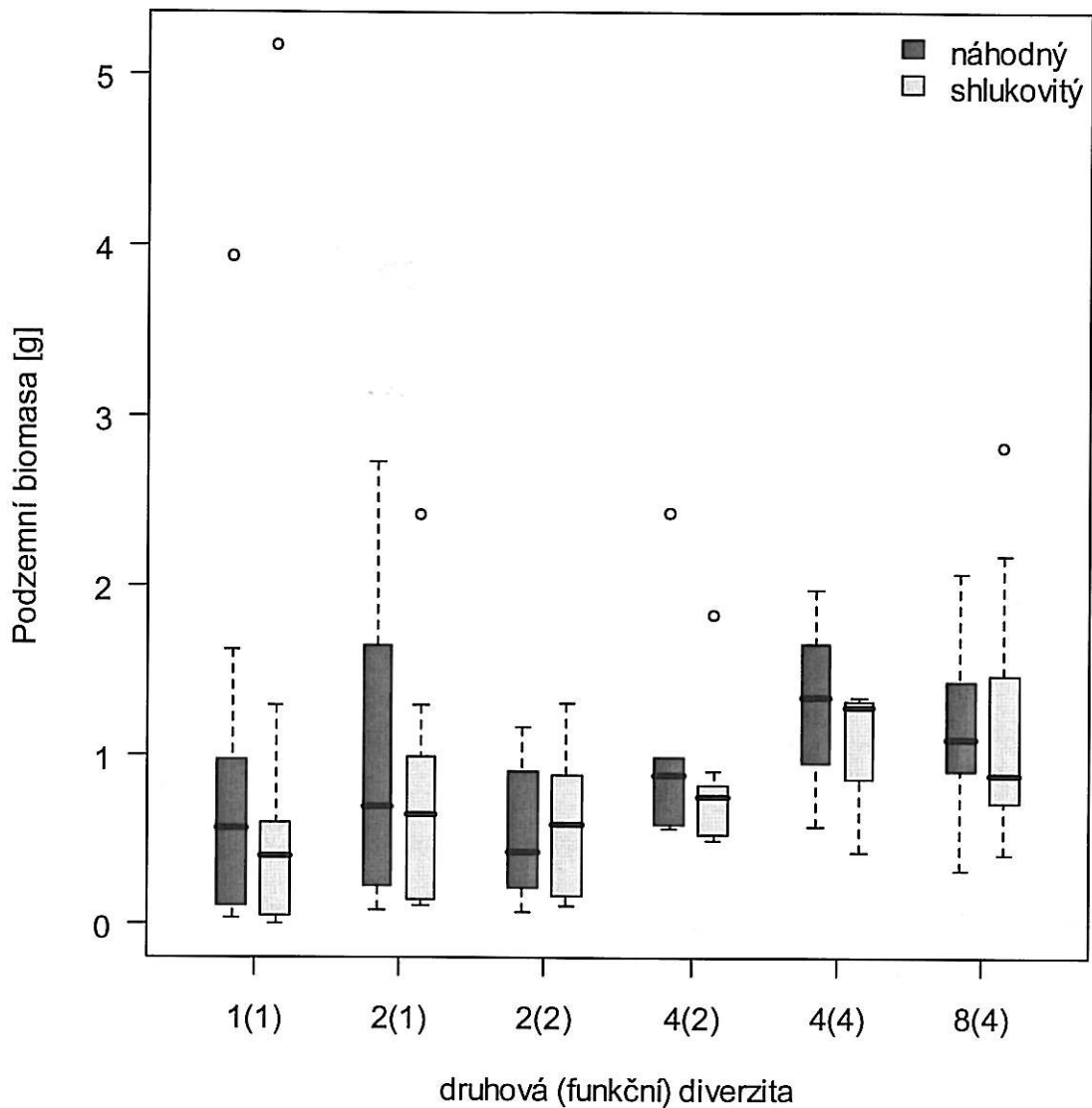


### 3.1.2. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci podzemní biomasy

Na produktivitu podzemní biomasy má statisticky průkazný vliv jak počet druhů, tak počet funkčních skupin ve směsi, ne však prostorové uspořádání rostlin (Tabulka 3). Produkce podzemní biomasy se zvyšuje s druhovou bohatostí i zastoupením funkčních skupin ve směsi. Při srovnání směsí s různým počtem funkčních skupin produkovaly nejvíce podzemní biomasy především čtyřdruhové směsi čtyř funkčních skupin, a pak osmidruhové směsi čtyř funkčních skupin. Monokultury a dvoudruhové směsi produkovaly v průměru méně než čtyř- a osmidruhové směsi. Mezi náhodným a shlukovitým uspořádáním se hodnoty naprodukované podzemní biomasy průkazně nelišily (Obrázek 3). Obdobně jako u celkové nadzemní biomasy má větší vysvětlující sílu druhová bohatost směsi než zastoupení funkčních skupin ve směsi.

Tabulka 3: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci podzemní biomasy v monokulturách až osmidruhových směsích. G = počet funkčních skupin, N = počet druhů, P = prostorové uspořádání, F = testovací kritérium, p = hladina významnosti. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně.

ANOVA				GLM		
	df	F	p	df	F	p
N	3	<b>2.828</b>	<b>0.047</b>	1	<b>8.543</b>	<b>0.005</b>
P	1	1.591	0.213	1	1.522	0.223
P*N	3	0.147	0.931	1	0.368	0.546
G	2	<b>4.085</b>	<b>0.022</b>	1	<b>7.957</b>	<b>0.007</b>
P	1	1.153	0.288	1	1.249	0.269
P*G	2	0.718	0.492	1	0.321	0.574



Obrázek 3: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produktivitu podzemní biomasy v monokulturách až osmidruhových směsích. Tmavé boxy jsou pro náhodné uspořádání, světlé boxy pro shlukovité uspořádání. Popisky na ose x: čísla před závorkami znamenají počet druhů a čísla v závorkách znamenají počet funkčních skupin.

### 3.1.3. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na biodiverzitní vlivy a overyielding

Prostorové uspořádání rostlin mělo průkazný vliv na hodnoty **log OI** (overyielding, nadprodukce) pro nadzemní biomasu. Průkazně větších hodnot bylo dosaženo při shlukovitém uspořádání rostlin (Tabulka 4). Průměrné hodnoty log OI byly větší než nula (při shlukovitém uspořádání rostlin  $\log OI = 0.108$ , při náhodném uspořádání rostlin  $\log OI = 0.017$ ), což značí, že produkce nadzemní biomasy směsí byly vyšší než produkce nejvýnosnějších monokultur (u shlukovitě uspořádaných rostlin v průměru 1.39 krát vyšší, u směsi náhodně uspořádaných rostlin 1.16 krát vyšší, Obrázek 4). S počtem druhů a funkčních skupin se hodnoty log OI statisticky průkazně nemění (Tabulka 4).

Prostorové uspořádání rostlin mělo průkazný vliv na hodnoty **komplementarity** pro nadzemní biomasu. Podle očekávání dosahovala komplementarita větších hodnot ve shlukovitém uspořádání, tedy při vyšší intenzitě vnitrodruhové kompetice. Průkazně také vychází interakce prostorového uspořádání a druhové bohatosti směsi (Tabulka 4). Zatímco při shlukovitém uspořádání se komplementarita s rostoucím počtem druhů nemění, v náhodném uspořádání dosahují osmidruhové směsi podstatně vyšších hodnot komplementarity než dvou- a čtyřdruhové směsi (Obrázek 4). Předpokládaným mechanismem je menší mezidruhová kompetice daná nižší iniciální denzitou výsevu kompetičně silných druhů a zároveň lepším přežíváním, a tedy vyšší nadzemní biomasou kompetičně slabších druhů v osmidruhové směsi.

Hodnoty **selektivity** pro nadzemní biomasu byly ve všech případech pozitivní a rostly s počtem druhů a s počtem funkčních skupin, shodně v náhodném i shlukovitém uspořádání (Obrázek 4). Ačkoli nebyly zjištěny statisticky průkazné rozdíly v hodnotách selektivity mezi náhodným a shlukovitým uspořádáním rostlin (Tabulka 4), tendence k vyšším hodnotám byla zaznamenána ve třech případech v náhodném uspořádání (dvoudruhové směsi s jednou funkční skupinou, čtyřdruhové směsi se dvěma funkčními skupinami a osmidruhových směsích se čtyřmi funkčními skupinami) a ve dvou případech ve shlukovitém uspořádání (dvoudruhové směsi se dvěma funkčními skupinami a čtyřdruhové směsi se čtyřmi funkčními skupinami) (Obrázek 4).

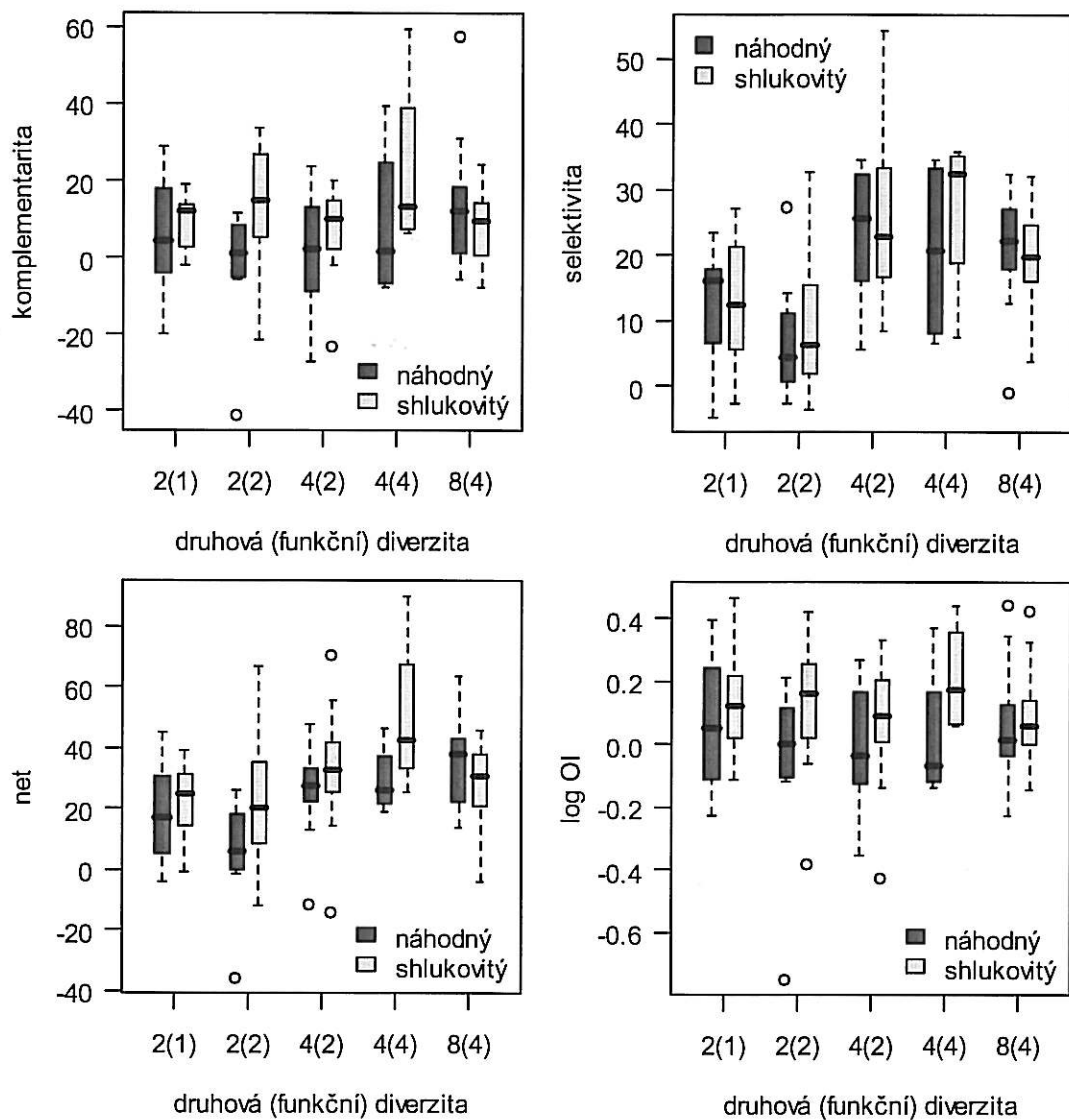
Takzvaný **čistý biodiverzitní efekt** („net effect“), který je kombinací hodnot selektivity a komplementarity, dosahoval ve všech případech pozitivních hodnot

a průkazně rostl s počtem druhů i funkčních skupin. Průkazně větších hodnot bylo opět dosaženo ve shlukovitém uspořádání (Tabulka 4, Obrázek 4). Průkazně také vychází interakce prostorového uspořádání s počtem druhů (Tabulka 4). Zatímco ve směsích s náhodně uspořádanými rostlinami se hodnoty čistého biodiverzitního efektu zvyšují s počtem druhů ve směsi, u shlukovitě uspořádaných rostlin dochází k poklesu hodnot v osmidruhových směsích, takže osmidruhové směsi shlukovitě uspořádaných rostlin mají v průměru nižší hodnoty než osmidruhové směsi náhodně uspořádaných rostlin.

Tabulka 4: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na komplementaritu, selektivitu, net (čistý) biodiverzitní efekt aoveryielding (OI). G = počet funkčních skupin, N = počet druhů, P = prostorové uspořádání, F = testovací kritérium, p = hladina významnosti. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně.

	ANOVA			komplementarita			selektivita			NET			log OI		
	df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
N	2	0.428	0.654	9.963	0	5.239	0.009	0.01	0.987						
P	1	3.593	0.064	0.809	0.373	3.526	0.067	12.99	0.001						
P*N	2	3.956	0.026	1.063	0.354	3.842	0.029	0.98	0.384						
G	2	1.496	0.235	1.92	0.158	2.948	0.063	0.552	0.579						
P	1	2.63	0.112	0.5	0.483	2.463	0.124	9.563	0.003						
P*G	2	2.016	0.145	0.218	0.805	1.706	0.193	0.446	0.643						

	GLM			komplementarita			selektivita			NET			log OI		
	df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
N	1	0.856	0.36	4.845	0.033	5.145	0.028	0.008	0.93						
P	1	11.283	0.002	1.954	0.169	10.496	0.002	8.697	0.005						
P*N	1	7.77	0.008	1.218	0.275	7.107	0.011	1.952	0.169						
G	1	1.99	0.165	3.315	0.075	5.925	0.019	0.036	0.85						
P	1	4.315	0.043	0.431	0.515	3.651	0.062	3.341	0.074						
P*G	1	2.166	0.148	0.105	0.747	1.689	0.2	0.175	0.677						



Obrázek 4: Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na biodiverzitní vlivy (komplementarita, selektivita a net biodiverzitní efekt) a log OI (overyielding). Tmavé boxy jsou pro náhodné uspořádání, světlé boxy pro shlukovité uspořádání. Popisky na ose x: čísla před závorkami znamenají počet druhů a čísla v závorkách znamenají počet funkčních skupin.

### 3.2. Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a úživnosti substrátu

#### 3.2.1. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní produktivitu a celkovou produktivitu jednotlivých druhů

Analýza celkové nadzemní biomasy (součty biomas odštířených prýtů plus zbylé rostliny z posledního odběru) ukázala, že hladina živin i intenzita a frekvence disturbance mají statisticky průkazný vliv na produktivitu rostlinného společenstva. Nadzemní biomasa podle očekávání roste s hladinou živin a klesá s intenzitou a frekvencí zástřihu (Obrázek 7). Vysvětlující síla (suma čtverců) typu disturbance je téměř dvakrát vyšší než vysvětlující síla živin (Tabulka 8), má ale dvakrát vyšší počet stupňů volnosti. Zatímco s úživností substrátu dochází k postupnému přibývání nadzemní biomasy, změny související s intenzitou a frekvencí zástřihu nejsou takto lineární. Podstatně vyšších hodnot nadzemní biomasy dosahují podle očekávání kontrolní nestříhané plochy (z nich pak ty rostoucí na nejúživnějším substrátu), než plochy stříhané, mezi kterými nejsou výrazné rozdíly v produktivitě, až na výjimku směsi s nejnižší intenzitou a frekvencí disturbance (jednou stříhaná vegetace na 6 cm), jejíž hodnoty se pohybují mezi hodnotami kontrolních ploch a ploch opakovaně zastřihávaných. Z analýzy celkové nadzemní biomasy vychází neprůkazně interakce hladiny živin a intenzity a frekvence disturbance, přičemž  $p = 0.052$ . Tato hodnota poukazuje na skutečnost, že ne všechny směsi o různé intenzitě a frekvenci disturbance reagují shodně na zvyšující se hladinu živin v půdě. Zatímco produkce nadzemní biomasy kontrolních ploch bez zástřihu a ploch s nižší intenzitou a frekvencí zástřihu (jednou stříhaná vegetace na 6 cm) se zvyšuje spojitě s rostoucí hladinou živin, nadzemní biomasa ploch s vyšší intenzitou a frekvencí zástřihu se od druhé hladiny živin (viz<sub>x</sub> Metodika) nemění (jednou stříhaná vegetace na 3 cm, dvakrát stříhaná vegetace na 6 cm) nebo má tendenci se snižovat (tříkrát stříhaná vegetace na 3 a 6 cm).

Z Tabulky 6 je zjevné, jak se chovaly druhy ve vybraných zásazích. Z obou jejich částí je patrné, že experimentální společenstva obsahovala druhy, které byly schopny alespoň v určitých podmínkách produkovat výrazně více biomasy než ostatní druhy. Jedná se o druhy *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Leontodon hispidus* a *Plantago lanceolata*. Pokud se zaměříme na absolutní hodnoty naprodukované biomasy u těchto

druhů, můžeme zjistit, že biomasa druhu *Holcus lanatus* v plochách bez zásahu a při středních hladinách disturbancí pozitivně reaguje na živiny, ale při nejvyšších hladinách disturbancí přídavek živin nedokáže využít a jeho biomasa klesá. Dále je patrné, že tento druh špatně snáší intenzitu a frekvenci disturbancí (Tabulka 6 spodní část, Obrázek 7). Obdobně je tomu pro druh *Festuca rubra*. Druh *Leontodon hispidus* dosahoval větších hodnot naprodukované biomasy na vyšších hladinách živin. Při nízkých hladinách živin produkoval nejvíce biomasy na středních hladinách disturbancí (Tabulka 6 spodní část, Obrázek 7). Druh *Plantago lanceolata* produkoval také více biomasy při vyšších hladinách živin, ale nejlépe se mu daří v květináčích bez zásahu a pak při vyšších hladinách disturbancí (Tabulka 6 spodní část, Obrázek 7).

Tabulka 6: Podíl jednotlivých druhů v procentech (horní část tabulky) a v gramech (spodní část tabulky) pro vybrané zásahy.

Podíl jednotlivých druhů v procentech						
hladina živin	80/20 (písek/hlína)			20/80 (písek/hlína)		
disturbance	kontrola	2*6 cm	3*3cm	kontrola	2*6 cm	3*3cm
<i>A. odoratum</i>	4	9	4	4	3	0
<i>F. rubra</i>	8	9	14	11	9	11
<i>H. lanatus</i>	27	17	5	18	26	0
<i>L. hispidus</i>	9	19	23	16	23	18
<i>P. lanceolata</i>	46	14	46	46	28	53
<i>R. acris</i>	0	0	0	0	0	0
<i>S. officinalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>T. flavescens</i>	6	31	9	5	10	18
Biomasa v gramech na ploše 16 x 16 cm						
hladina živin	80/20 (písek/hlína)			20/80 (písek/hlína)		
disturbance	kontrola	2*6 cm	3*3cm	kontrola	2*6 cm	3*3cm
<i>A. odoratum</i>	0.057	0.102	0.023	0.215	0.064	0.000
<i>F. rubra</i>	0.114	0.103	0.091	0.525	0.190	0.166
<i>H. lanatus</i>	0.366	0.205	0.032	0.907	0.531	0.000
<i>L. hispidus</i>	0.124	0.227	0.154	0.784	0.476	0.276
<i>P. lanceolata</i>	0.630	0.167	0.304	2.292	0.570	0.791
<i>R. acris</i>	0.000	0.001	0.001	0.000	0.000	0.000
<i>S. officinalis</i>	0.000	0.000	0.001	0.002	0.009	0.000
<i>T. flavescens</i>	0.076	0.368	0.061	0.227	0.199	0.263

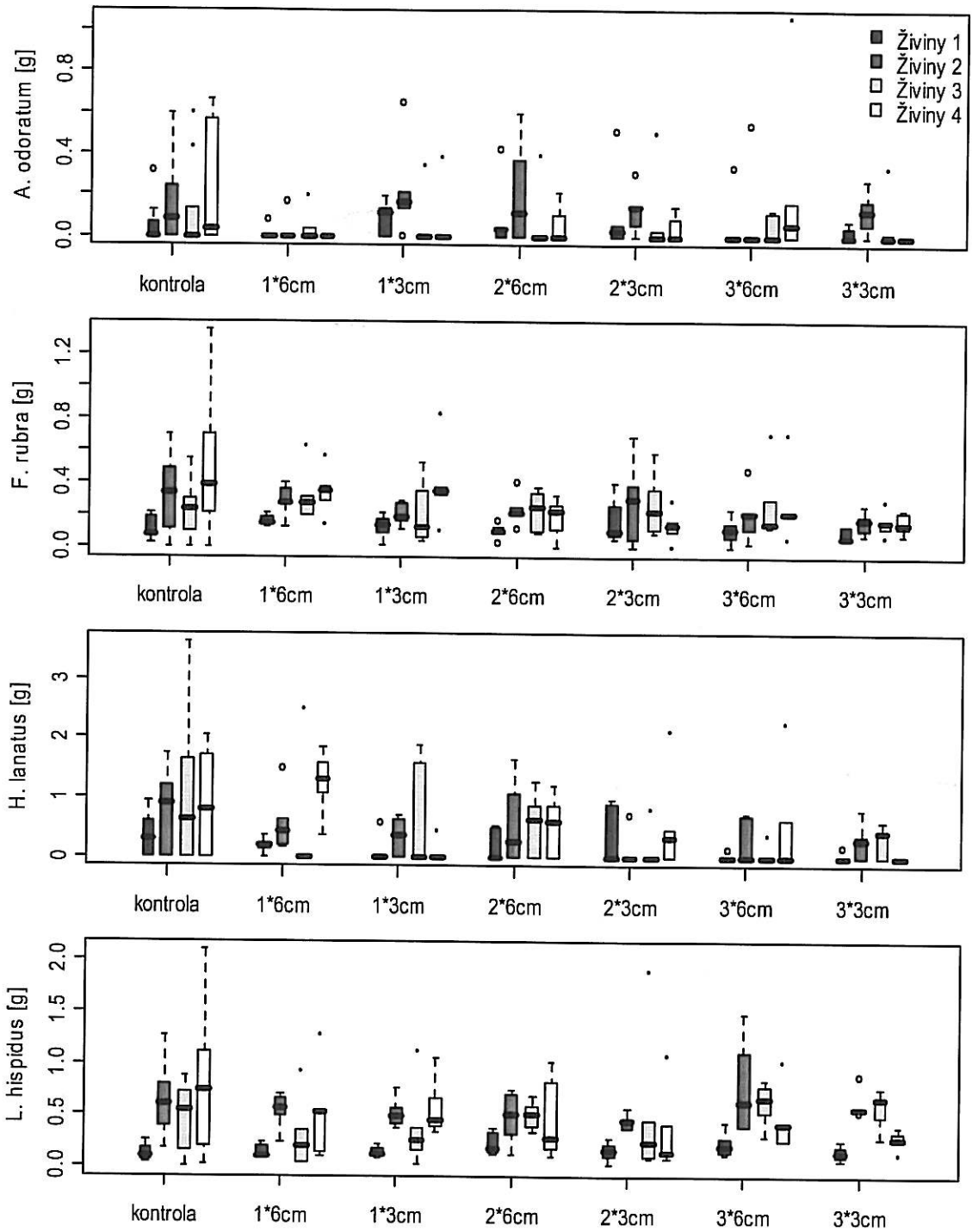
Analýza nadzemní biomasy jednotlivých druhů ukázala, že *Festuca rubra*, *Leontodon hispidus* a *Plantago lanceolata* produkují průkazně více biomasy při vyšší hladině živin, opakovaně při různé míře disturbance. U druhů *Holcus lanatus* a *Plantago lanceolata* se průkazně snižuje množství biomasy se zvyšující se intenzitou a frekvencí střihání, zatímco druhy *Anthoxanthum odoratum*, *Sanguisorba officinalis* a *Ranunculus acris* nreagují na změny hladiny živin a intenzitu zástřihu průkazně. Vztahy mezi složením směsí a třemi sledovanými proměnnými byly dále testovány



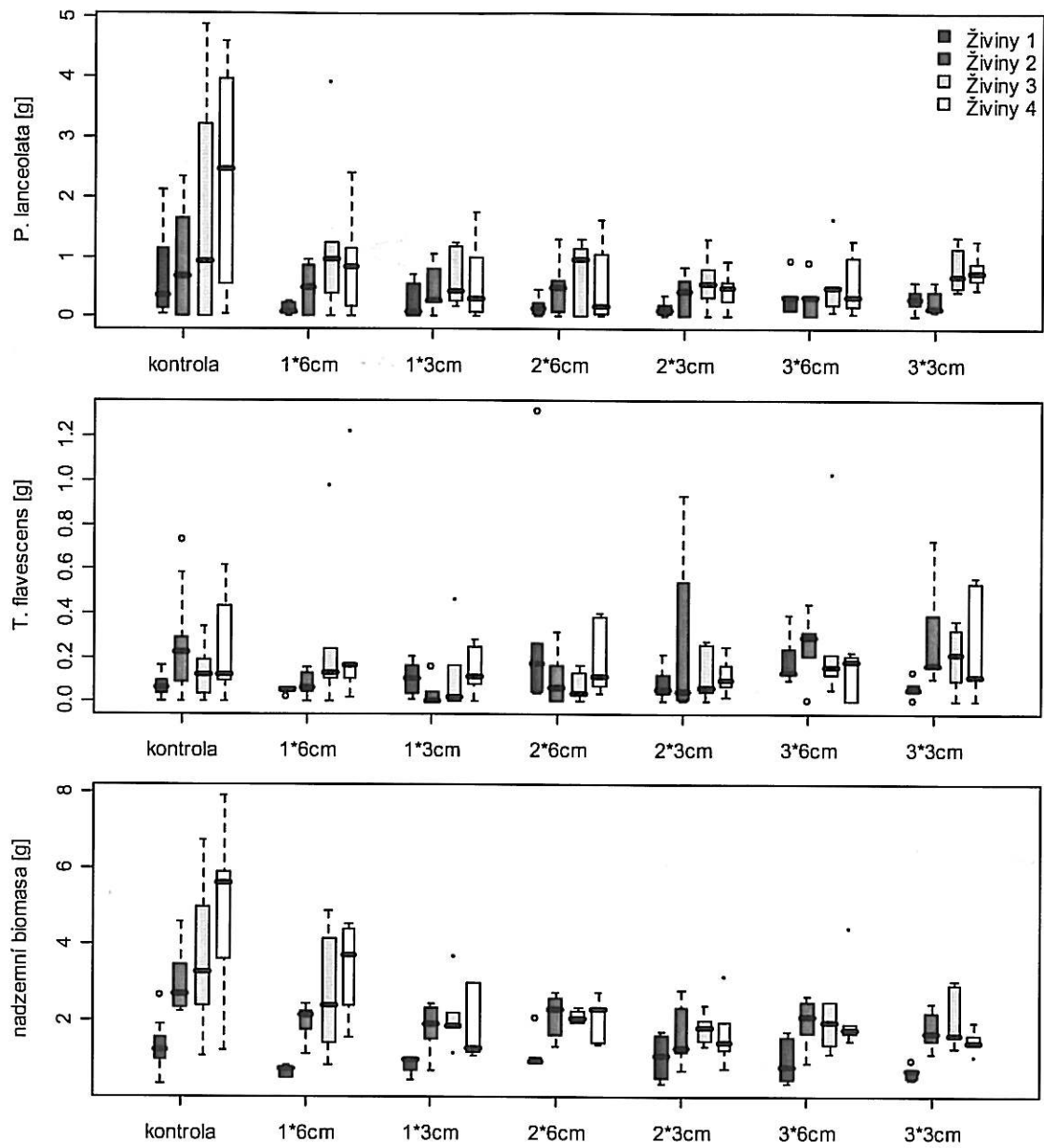
pomocí nestandardizované a standardizované RDA analýzy, které vyšly v obou případech průkazně ( $P < 0.05$ ) a vysvětlily 18.9 % a 9.5 % z celkové variability a z toho první osou bylo vysvětleno 18.3 % a 7.8 %. V parciálních nestandardizovaných a standardizovaných RDA analýzách vysvětlila hladina živin 7.9 % a 4.9 % z celkové variability, frekvence stříhání 1.8 % a 1.3 %, a intenzita stříhání 2.3 % a 1.2 %. ( $P < 0.05$ ). Z Obrázků 8, 9, 10 a Tabulky 6 (horní část) je patrné, že v osmidruhových směsích se podíl druhů *Leontodon hispidus* a *Trisetum flavescens* zvyšuje s intenzitou a frekvencí zástřihu, a naopak klesá podíl druhu *Holcus lanatus*. Při nižších hladinách živin a vyšší intenzitě disturbance jsou tedy *Leontodon hispidus* a *Trisetum flavescens* schopné nahradit odstraněnou biomasu lépe než ostatní druhy a jejich podíl na celkové biomase tak vzrůstá (Obrázek 8, Tabulka 6). Naopak při nízké intenzitě disturbance a vyšších hladinách živin se uplatňuje více *Holcus lanatus*.

Tabulka 7: Vliv hladiny živin a typu disturbance na produktivitu jednotlivých druhů a celkovou produktivitu nadzemní biomasy. F = testovací kritérium, p = hladina významnosti, Ž = hladina živin, D = typ disturbance. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně. Hodnoty označeny kurzívou jsou násobeny tisícem.

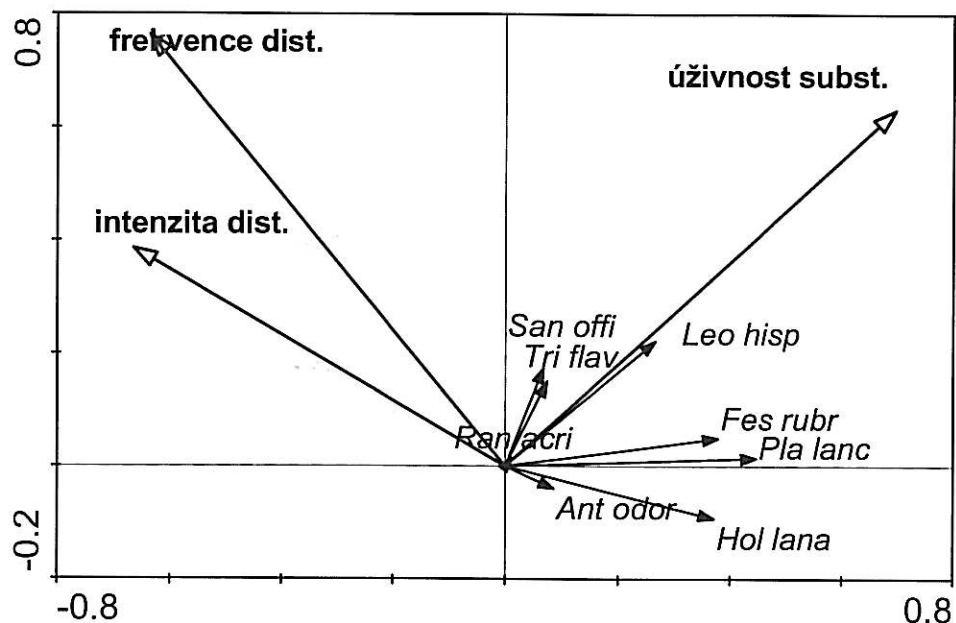
		<i>F. rubra</i>			<i>H. lanatus</i>			<i>L. hispidus</i>					
df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	
Ž	3	0.146	0.049	1.389	0.249	<b>0.571</b>	<b>0.190</b>	<b>5.298</b>	<b>0.002</b>	2.883	0.961	2.463	0.065
D	6	0.249	0.041	1.184	0.319	0.412	0.069	1.913	0.083	<b>7.861</b>	<b>1.310</b>	<b>3.358</b>	<b>0.004</b>
Ž*D	18	0.356	0.020	0.565	0.919	0.646	0.036	0.999	0.466	5.479	0.304	0.780	0.720
		<i>T. flavescens</i>			<i>S. officinalis</i>			<i>R. acris</i>					
df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	
Ž	3	<b>10.559</b>	<b>3.520</b>	<b>4.664</b>	<b>0.004</b>	0.105	0.035	0.684	0.563	0.136	0.045	2.172	0.094
D	6	<b>23.668</b>	<b>3.945</b>	<b>5.227</b>	<b>0.000</b>	0.175	0.029	0.572	0.752	0.123	0.020	0.982	0.440
Ž*D	18	8.990	0.499	0.662	0.843	1.094	0.061	1.192	0.277	0.300	0.017	0.799	0.699
		nadzemní biomasa											
df	SS	MS	F	p									
Ž	3	<b>56.086</b>	<b>18.695</b>	<b>17.772</b>	<b>0.000</b>								
D	6	<b>72.506</b>	<b>12.084</b>	<b>11.487</b>	<b>0.000</b>								
Ž*D	18	31.692	1.761	1.674	0.052								



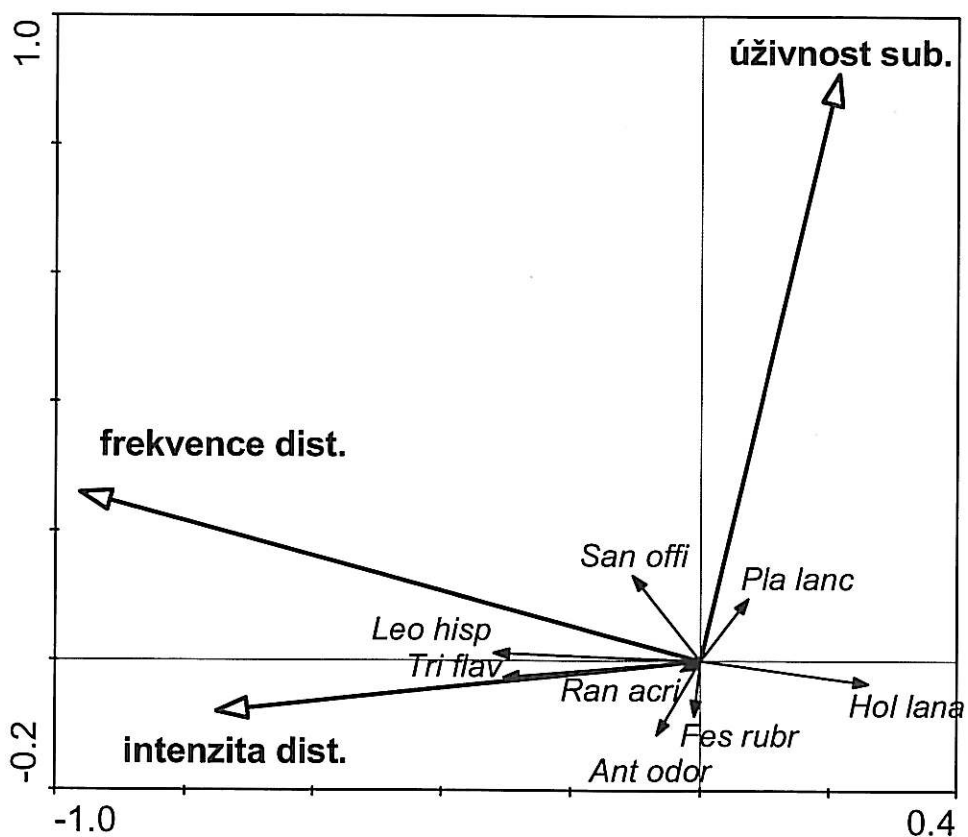
Obrázek 6: Vliv hladiny živin, intenzity a frekvence stříhání na produktivitu nadzemní biomasy a nadzemní biomasy jednotlivých druhů. Živiny 1 = 80/20, živiny 2 = 60/40, živiny 3 = 40/60 a živiny 4 = 20/80 (písek/ hlína).



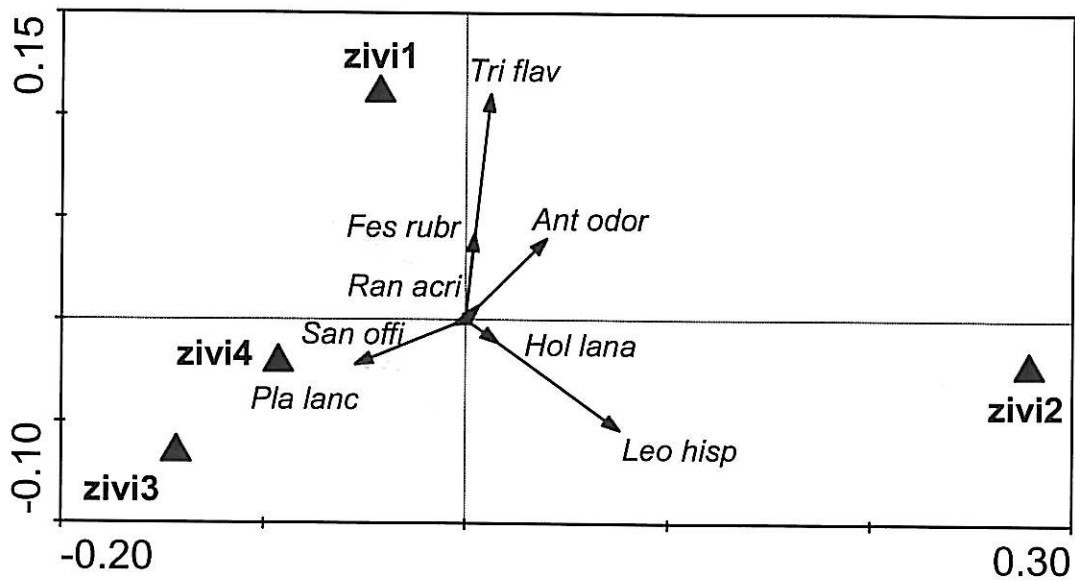
Obrázek 6: Pokračování ze str. 30.



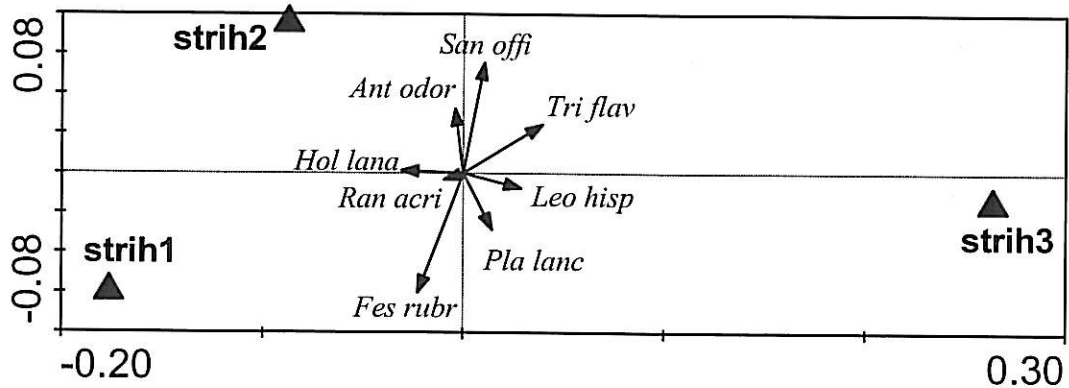
Obrázek 7: Odpověď produktivity druhů na hladinu živin, intenzitu a frekvenci disturbancí. Výstup z nestandardizované RDA analýzy.



Obrázek 8: Odpověď produktivity druhů na hladinu živin, intenzitu a frekvenci disturbancí. Výstup ze standardizované RDA analýzy.



Obrázek 9: Reakce jednotlivých druhů na různé hladiny živin. Výstup z parciální standardizované RDA analýzy.



Obrázek 10: Reakce jednotlivých druhů na různé intenzity zástřihu. Výstup z parciální standardizované RDA analýzy.

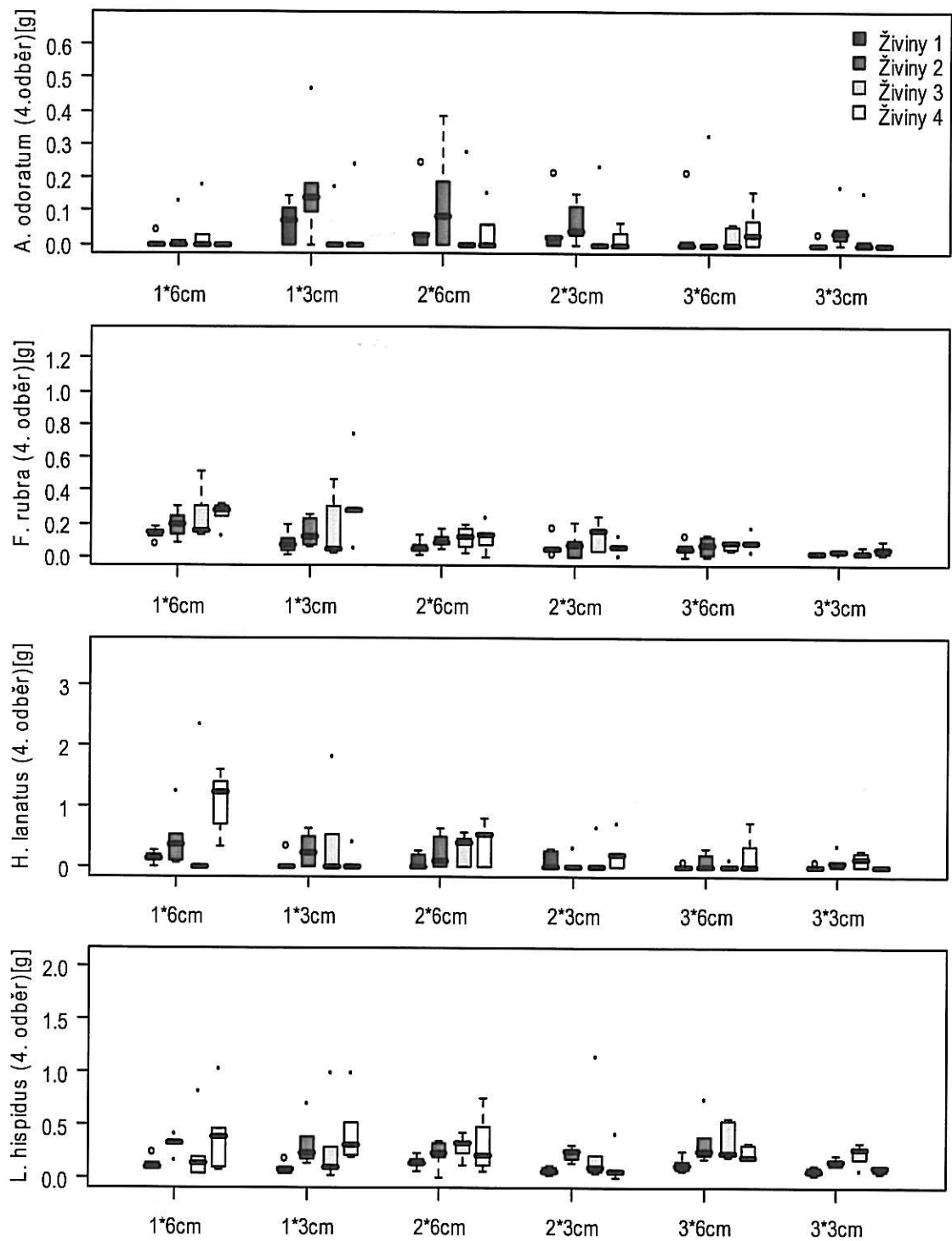
### 3.2.2. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní biomasu a produktivitu jednotlivých druhů ve čtvrtém odběru

Analýza celkové nadzemní biomasy ze čtvrtého odběru ukázala, že hladina živin i intenzita a frekvence disturbance mají statisticky průkazný vliv na produktivitu a tedy **regeneraci** rostlinného společenstva (viz Tabulka 8). Ta podle očekávání roste s hladinou živin a klesá s intenzitou a frekvencí disturbance (zástřihu) (Obrázek 11). Vysvětlující síla (suma čtverců) disturbance je téměř pětikrát vyšší než vysvětlující síla úživnosti substrátu (Tabulka 8). Z analýzy celkové nadzemní biomasy ze čtvrtého odběru vychází průkazně interakce hladiny živin a intenzity a frekvence disturbance. Podstatně vyšších hodnot nadzemní biomasy dosahují podle očekávání plochy s nejnižší intenzitou a frekvencí disturbance (jednou stříhané plochy na 6 cm, z nich pak ty rostoucí na nejúživnějším substrátu) než plochy opakovaně stříhané, u nichž nejsou výrazné rozdíly v produktivitě. Plochy s nízkou intenzitou a frekvencí zástřihu (jednou stříhaná vegetace na 6 cm, jednou stříhaná vegetace na 3 cm, dvakrát stříhaná vegetace na 6 cm) reagují na vyšší hladinu živin vyšší produkcí nadzemní biomasy, zatímco nadzemní biomasa opakovaně zastřihávaných směsí (dvakrát stříhaná vegetace na 3 cm, třikrát stříhaná vegetace na 3 cm, třikrát stříhaná vegetace na 6 cm) se výrazně s hladinou živin nemění. Nízké hodnoty nadzemní biomasy u opakovaně zastřihávaných směsí jsou dané nízkou schopností sledovaných druhů regenerovat po opakovaném odstranění částí nadzemních prýtů (Tabulka 8, Obrázek 11).

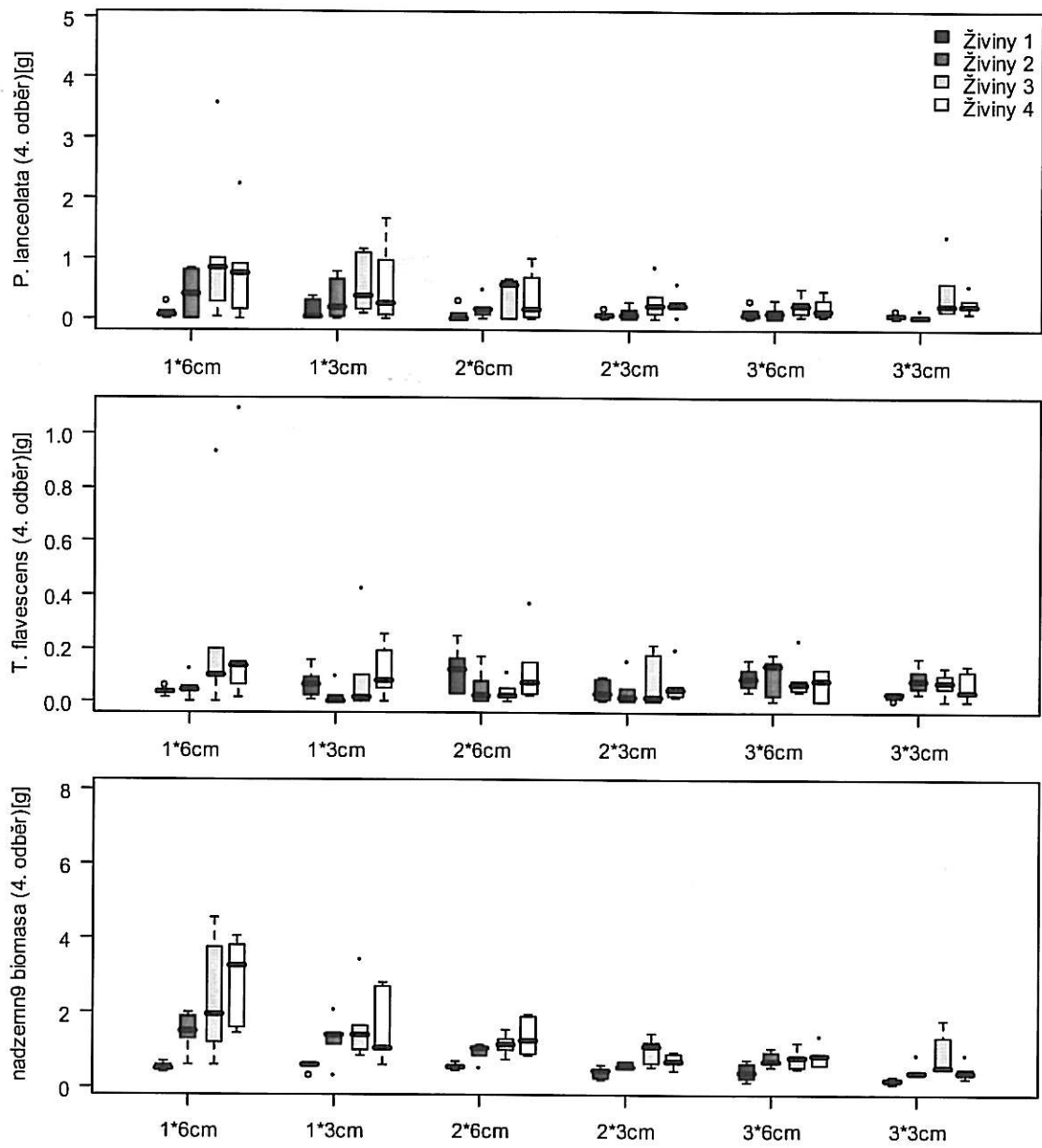
Tabulka 8: Vliv hladiny živin a typu disturbance na produktivitu jednotlivých druhů a celkovou produktivitu nadzemní biomasy ve čtvrtém odběru, počítáno bez kontrolních ploch (ploch bez zásahů). F = testovací kritérium, p = hladina významnosti, Ž = hladina živin, D = typ disturbance. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně, hodnoty označeny kurzívou jsou násobeny tisícem.

		F. rubra				H. lanatus				L. hispidus			
df		SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Ž	3	0.062	<b>0.021</b>	<b>2.697</b>	<b>0.05</b>	<b>0.105</b>	<b>0.035</b>	<b>4.038</b>	<b>0.009</b>	1.004	0.335	2.623	0.055
D	5	0.063	0.013	1.622	0.161	<b>0.469</b>	<b>0.094</b>	<b>10.842</b>	<b>0.000</b>	<b>3.005</b>	<b>0.601</b>	<b>4.709</b>	<b>0.001</b>
Ž*D	15	0.049	0.003	0.427	0.967	0.133	0.009	1.025	0.437	2.22	0.148	1.16	0.317
		<i>P. lanceolata</i>				<i>T. flavescens</i>				<i>S. officinalis</i>			
df		SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Ž	3	<b>3.376</b>	<b>1.125</b>	<b>5.603</b>	<b>0.001</b>	0.09	0.03	1.495	0.221	0.087	0.029	1.463	0.229
D	5	<b>3.145</b>	<b>0.629</b>	<b>3.132</b>	<b>0.012</b>	0.142	0.028	1.405	0.229	0.073	0.015	0.731	0.602
Ž*D	15	1.567	0.104	0.52	0.924	0.262	0.017	0.867	0.603	0.221	0.015	0.742	0.736
		nadzemní biomasa				<i>R. acris</i>							
df		SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Ž	3	<b>15.59</b>	<b>5.197</b>	<b>14.38</b>	<b>0</b>								
D	5	<b>22.793</b>	<b>4.559</b>	<b>12.615</b>	<b>0</b>								
Ž*D	15	8.865	0.591	1.635	0.078								





Obrázek 11: Vliv hladiny živin, intenzity a frekvence stříhání na produktivitu nadzemní biomasy a nadzemní biomasy jednotlivých druhů ve čtvrtém odběru. Živiny 1 = 80/20, živiny 2 = 60/40, živiny 3 = 40/60 a živiny 4 = 20/80 (písek/ hlína).



Obrázek 11: Pokračování ze str. 36.

### 3.2.3. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na produktivitu podzemní biomasy, celkovou produktivitu a root/shoot ratio

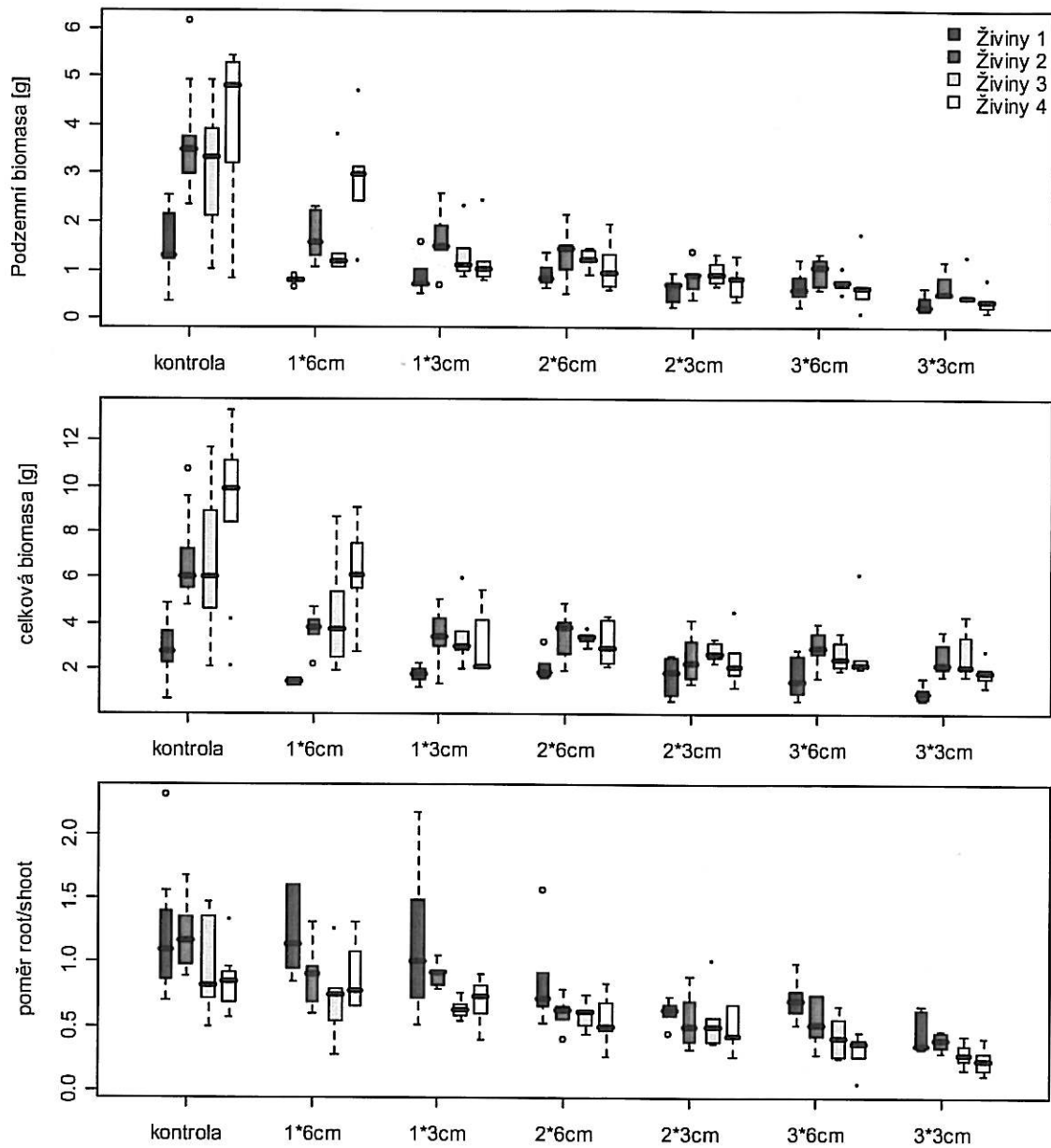
Při nižších a středních hladinách disturbancí množství podzemní biomasy roste se zvyšující se hladinou živin, ale při vyšších intenzitách a frekvencích disturbancí dosahuje produkce podzemní biomasy nejvyšších hodnot na středních hladinách živin (Obrázek 12). Oba faktory i jejich interakce vyšly statisticky průkazně (Tabulka 9). Oba sledované faktory i jejich interakce <sup>inaj</sup> má vliv na produktivitu podzemní biomasy.

Reakce produktivity celkové biomasy (podzemní + nadzemní biomasa) měla obdobný charakter jako tomu bylo <sup>u</sup> podzemní biomasy (Obrázek 12). I zde ukázala statistika průkazný vliv obou sledovaných faktorů i jejich interakce (Tabulka 9).

Root/shoot ratio klesá se zvyšující se hladinou živin i s typem disturbancí (Obrázek 12). Hladina živin i typ disturbance mají statisticky průkazný vliv na root/shoot ratio, nikoli však jejich interakce (Tabulka 9).

Tabulka 9: Vlivu hladiny živin a typu disturbance množství celkové biomasy, biomasy kořenů a root/shoot ratio, při testování. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně. F = testovací kritérium, p = hladina významnosti, Ž = hladina živin, D = typ disturbance.

	celková biomasa					podzemní biomasa			
	df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Ž	3	<b>123.677</b>	<b>41.226</b>	<b>14.649</b>	<b>0.000</b>	<b>14.497</b>	<b>4.832</b>	<b>8.073</b>	<b>0.000</b>
D	6	<b>420.773</b>	<b>70.129</b>	<b>24.919</b>	<b>0.000</b>	<b>146.209</b>	<b>24.368</b>	<b>40.712</b>	<b>0.000</b>
Ž*D	18	<b>109.553</b>	<b>6.086</b>	<b>2.163</b>	<b>0.007</b>	<b>27.640</b>	<b>1.536</b>	<b>2.565</b>	<b>0.001</b>
root/shoot									
	df	SS	MS	F	p				
Ž	3	<b>2.545</b>	<b>0.848</b>	<b>10.872</b>	<b>0.000</b>				
D	6	<b>10.174</b>	<b>1.696</b>	<b>21.730</b>	<b>0.000</b>				
Ž*D	18	0.895	0.050	0.637	0.864				



Obrázek 12: Vliv hladiny živin a intenzity a frekvence disturbance na produktivitu podzemní biomasy, celkové biomasy (nadzemní + podzemní biomasa) a na root/shoot ratio. Živiny 1 = 80/20, živiny 2 = 60/40, živiny 3 = 40/60 a živiny 4 = 20/80 (písek/ hlína).

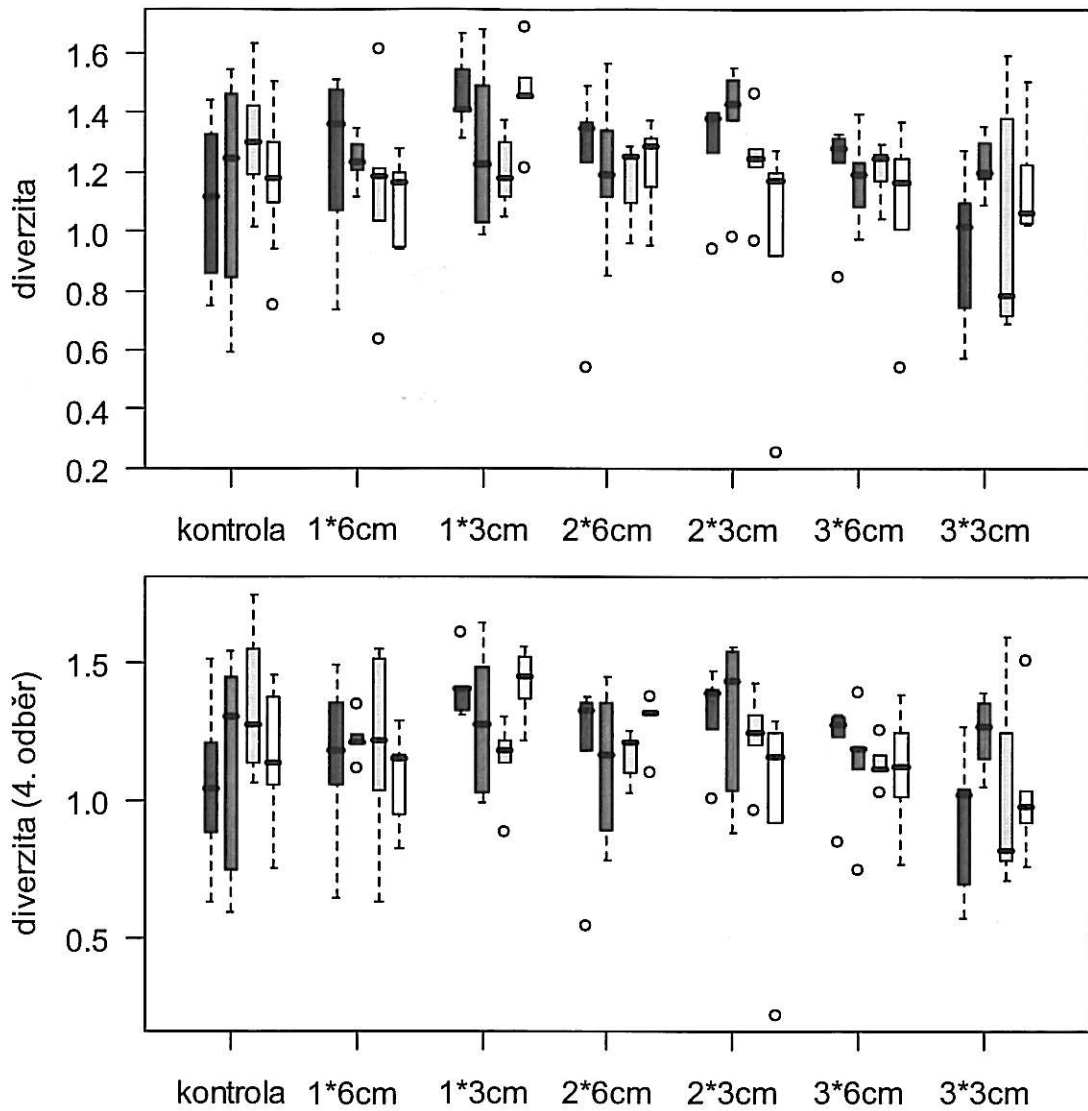
### 3.2.4. Vliv živin, frekvence a intenzity zástřihu na diverzitu ve čtvrtém odběru a diverzitu

Pro diverzitu statistika také odhalila průkazný vliv pouze faktoru typ disturbance (Tabulka 10). Z grafického znázornění je patrné, že celková diverzita mírně klesá se zvyšující se intenzitou a frekvencí zástřihu (Obrázek 13).

Na diverzitu ve čtvrtém odběru má statisticky průkazný vliv pouze faktor typ disturbance (Tabulka 10). Z grafického znázornění je patrné, že diverzita ve čtvrtém odběru klesá se zvyšující se intenzitou a frekvencí zástřihu (Obrázek 13).

Tabulka 10: Vliv hladiny živin a typu disturbance na diverzitu a diverzitu ve čtvrtém odběru. F = testovací kritérium, p = hladina významnosti, Ž = hladina živin, D = typ disturbance. Průkazné hodnoty jsou označeny tučně.

	diverzita 4 odběr					celková diverzita			
	df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Ž	3	0.276	0.092	2.212	0.090	0.688	0.223	0.525	0.666
D	6	<b>3.119</b>	<b>0.520</b>	<b>12.491</b>	<b>0.000</b>	<b>21.043</b>	<b>3.507</b>	<b>8.031</b>	<b>0.000</b>
Ž*D	18	0.917	0.051	1.223	0.252	11.975	0.665	1.523	0.091



Obrázek 13: Vliv hladiny živin a intenzity a frekvence disturbancí na diverzitu a diverzitu ve čtvrtém odběru. Živiny 1 = 80/20, živiny 2 = 60/40, živiny 3 = 40/60 a živiny 4 = 20/80 (písek/ hlína).

## 4. DISKUSE

### 4.1. Experiment studující závislost produktivity rostlinného společenstva na druhové bohatosti směsí a různé intenzitě vnitro- a mezidruhové konkurence

#### 4.1.1. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produkci nadzemní biomasy

Z výsledků předchozích prací vyplývá, že produktivita nadzemní biomasy rostlinného společenstva roste se stoupající druhovou či funkční diverzitou (Naeem *et al.* 1994, Garnier 1997, Loreau 1998). Také v případě mých výsledků produkce nadzemní biomasy zaznamenala růst s druhovým či funkčním bohatstvím. Nicméně při detailnějším rozboru jsem zaznamenala několik odlišností. Narozdíl od prací Lanta & Lepš (2005) a Díaz & Cabido (2001), kde je diverzita funkčních skupin lepším prediktorem než počet druhů, tomu bylo v mé práci opačně. Z výsledků je dále patrné, že ve většině případů experimentální společenstva dosahují větších hodnot naprodukované biomasy v náhodném uspořádání (Obrázek 1). Za tento výsledek jsou zodpovědné druhy, které jsou konkurenčně silné a vysoce produktivní. V mém pokusu šlo o druhy *Holcus lanatus*, *Achillea millefolium* a *Plantago lanceolata*. U těchto druhů se předpokládá, že budou produktivnější v náhodném uspořádání při nižší intenzitě vnitrodruhové kompetice. V osmidruhových směsích dominuje *Achillea millefolium* (průměrný podíl na celkové nadzemní biomase při shlukovitém uspořádání je 25.7 %, při náhodném 30.4 %), *Holcus lanatus* (při shlukovitém uspořádání 34.4 %, při náhodném 36.1 %) a *Plantago lanceolata* (při shlukovitém uspořádání 38.5 %, při náhodném 33 %). Podíl zbylých pěti druhů na celkové biomase osmidruhových směsí byl v průměru 1.43 % při shlukovitém a 0.52 % při náhodném uspořádání rostlin. V náhodném uspořádání roste nadzemní biomasa s počtem druhů i funkčních skupin, zatímco ve shlukovitém uspořádání dochází u osmidruhových směsí k jejímu poklesu, který by mohl být způsoben kombinací nižší výsevni denzity kompetičně silných druhů (oproti směsím s méně druhy) a silné vnitrodruhové kompetice v jejich shlucích.

Podle předpokladu množství biomasy druhů, které jsou kompetičně slabší (*Festuca rubra*, *Fragaria vesca*, *Lychnis flos-cuculi*, *Prunella vulgaris* a *Sanguisorba officinalis*), klesá s přibývajícím množstvím druhů a funkčních skupin (Obrázek 2). Navíc některé z těchto druhů mají tendenci dosahovat vyšších hodnot nadzemní biomasy ve shlukovitém

uspořádání, než v náhodném uspořádání (*Festuca rubra* ve dvoudruhových směsích dvou funkčních skupin a dále ve čtyřdruhových směsích čtyř funkčními skupin, *Lychnis flos-cuculi* ve dvoudruhových směsích dvou funkčních skupin a čtyřdruhových směsích dvou funkčních skupin a osmidruhových směsích, a totéž *Fragaria vesca*), což souhlasí s výsledky prací Stoll & Prati (2001) a Norris *et al.* (2001). To, že tomu tak není ve všech případech, neznamena, že by výše zmíněný předpoklad byl chybný, je však nutné brát ohled na kombinaci druhů, které byly ve dvou až čtyřdruhových směsích použity. Nasvědčují tomu i dosažené produkce biomasy v osmidruhových směsích, kde tyto méně produktivní druhy měly tendenci produkovat více biomasy ve shlukovitém uspořádání (Obrázek 2).

#### **4.1.2. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na produktivitu podzemní biomasy**

Z výsledků je patrné, že množství podzemní biomasy roste jak s počtem druhů, tak s počtem funkčních skupin. Oba zmíněné faktory mají na produktivitu podzemní biomasy statisticky průkazný vliv. Nárůst podzemní biomasy s počtem druhů a s počtem funkčních skupin není nijak zvlášť překvapivý a souvisí s lepším využitím prostoru různými funkčními skupinami (Díaz & Cabido 2001, Lanta & Lepš 2005). Z Obrázku 3 je patrné že plochy s nižším počtem funkčních skupin se ve své produktivitě téměř neliší, zatímco významnější nárůst produkce podzemní biomasy začíná až u čtyřdruhových směsí se čtyřmi funkčními skupinami.

Neprůkaznost vlivu prostorového uspořádání na produktivitu podzemní biomasy je opačný výsledek, než kterého bylo dosaženo pro produktivitu nadzemní biomasy, nicméně i v produktivitě nadzemní biomasy byly rozdíly mezi produktivitou náhodného a shlukovitého uspořádání pouhá 3 % (ve prospěch náhodného uspořádání).

#### **4.1.3. Vliv počtu druhů, počtu funkčních skupin a prostorového uspořádání na overyielding a biodiverzitní vlivy**

Výsledky pro testování rozdílů produktivity monokultur a směsí ukázaly, že produktivita směsí je v obou typech uspořádání větší než produktivita nejvýnosnějších monokultur, což odpovídá výsledkům jiných prací (např. Naeem *et al.* 1994, Garnier *et al.* 1997). Nicméně práce Naeem *et al.* (1994) je diskutabilní kvůli nesprávnému experimentálnímu uspořádání (Huston 1997), v práci Garnier *et al.* (1997) byly směsi průkazně produktivnější pouze v případě použití aditivního modelu, při použití substitučního modelu už nikoliv. Dále Trenbath *et al.* (1974) ve své práci zjistil, že velikost



produktivity směsí leží mezi velikostí produktivity monokultur a navíc některé směsi měly výnos menší než nejvíce produktivní monokultury a cca 24 % monokultur produkovalo více než nejproduktivnější směs. Z řady prací je také doloženo, že produktivita směsí se zvyšuje s přítomností některých specifických skupin rostlin např. s rostlinami z čeledi *Fabaceae* (Wilson 1988). Pozitivní vliv druhové bohatosti na primární produkci je v mém případě výsledkem nadprodukce kompetičně silných druhů, tedy selekčního vlivu. Hodnoty selektivity pro nadzemní biomasu rostly s počtem druhů a počtem funkčních skupin shodně v náhodném i shlukovitém uspořádání. Tento výsledek odpovídá výsledkům mnoha předchozích biodiverzitních experimentů (Špačková & Lepš 2001, Fridley 2002), že s rostoucím počtem druhů vzrůstá pravděpodobnost výskytu konkurenčně silných (hodně produkčních) druhů, které potlačují druhy konkurenčně slabší.

Hodnoty komplementarity dosahovaly podle očekávání větších hodnot ve shlukovitém uspořádání (Tabulka 4, Obrázek 4). Za tento výsledek je pravděpodobně zodpovědné snížení intenzity mezidruhové kompetice. Množství produkované biomasy konkurenčně silných druhů bylo zřejmě redukováno větší vnitrodruhovou kompeticí těchto druhů ve shlucích. Navíc konkurenčně slabší druhy byly před silnou mezidruhovou kompeticí ze strany silných kompetitorů „chráněny“ ve shlucích, díky čemuž lépe přežívaly a produkovaly více biomasy. Průkazně rostoucí hodnoty komplementarity s počtem druhů a funkčních skupin v náhodném uspořádání (Tabulka 4, Obrázek 4) mají zřejmě příčinu ve snižování výsevni denzity silných konkurentů, která umožnila jejich lepší produkci ve společenstvech s větší diverzitou.

## 4.2. Experiment studující závislost diverzity a produktivity rostlinného společenstva na intenzitě a frekvenci disturbance (kosení) a úživnosti substrátu

### 4.2.1. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní produktivitu jednotlivých druhů

Jak je z výsledků patrné, oba sledované faktory (hladina živin a typ disturbance) mají průkazný vliv na produkci nadzemní biomasy (Tabulka 8). Ačkoli nadzemní biomasa v kontrolních nestříhaných plochách a v plochách s nízkou intenzitou a frekvencí disturbance (jedenkrát na 6 cm) pozitivně reaguje na rostoucí hladinu živin (lineární vztah), v plochách s vyšší intenzitou a frekvencí disturbance přestává produktivita nadzemní biomasy reagovat na rostoucí hladinu živin (vliv interakce obou faktorů je na hranici průkaznosti  $p = 0,052$ ). Vztah mezi produktivitou nadzemní biomasy a intenzitou/frekvencí disturbance se stává nelineárním, v některých případech dokonce klesá (Obrázek 6). Tyto výsledky jsou v rozporu s očekáváním podle hypotézy středních disturbance (Huston 1994) a jsou pravděpodobně důsledkem kombinace příliš silných disturbance (intenzity i frekvence) a pomalého růstu populace, což mělo za následek, že populace nestihla dostatečně zregenerovat do dalšího zástřihu.

Co se týče produktivity jednotlivých druhů, z Tabulky 6 je patrné, že experimentální společenstvo obsahovalo čtyři druhy (*Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Leontodon hispidus* a *Plantago lanceolata*), jejichž podíl na celkové primární produkci byl největší. Zbylé čtyři druhy produkovaly výrazně méně, což bylo způsobeno špatnou klíčivostí jejich semen. Produktivita druhu *Plantago lanceolata* rostla s úživností substrátu (Obrázek 8), zatímco druh *Festuca rubra* spíše prosperoval na nižších hladinách živin. Druhy *Leontodon hispidus* a *Trisetum flavescens* nejlépe regenerovaly po zástřizích. Chování výše zmíněných druhů odpovídá jejich ekologickým nárokům, kdy *Plantago lanceolata* je druh vlhkých luk, které jsou obohacovány živinami z jarních záplav, naopak *Festuca rubra* je známá spíše ze živinami chudých luk (Grime *et al.* 1987, Dostál 1989). Druhy *Leontodon hispidus* a *Trisetum flavescens* jsou druhy dvousečných luk či pastvin (Grime *et al.* 1987, Dostál 1989).

#### **4.2.2. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na celkovou nadzemní biomasu a produktivitu jednotlivých druhů ve čtvrtém odběru**

Výsledky odhalily průkazný vliv živin i typu disturbance na produktivitu, čili regeneraci (Tabulka 8). Podle očekávání produktivita nadzemní biomasy rostla s hladinou živin, a to hlavně při nízkých až středních hladinách disturbance (zástřih jedenkrát na 3 a 6 cm a dvakrát na 6 cm). Výrazný pokles produkce nadzemní biomasy byl zaznamenán již v plochách, kde byly rostliny stříhány jedenkrát na 3 cm, ale zde byly stále ještě schopny reagovat na měnící se hladinu živin. Při vyšších hladinách zástřihu už produkce biomasy na zvyšování živin nereaguje a při nejvyšších hladinách disturbance dokonce produkce klesá na nejvyšší hladině živin (Obrázek 11). Tyto výsledky korespondují s výsledky pro celkovou produktivitu nadzemní biomasy a naznačují, že jak intenzita, tak frekvence disturbance byla příliš silná a rostliny z opakovaně stříhaných ploch měly nízkou schopnost regenerovat.

#### **4.2.3. Vliv živin, intenzity a frekvence zástřihu na produktivitu podzemní biomasy, celkovou produktivitu a poměr podzemní biomasy vůči nadzemní biomase**

Jak vyplývá z výsledků, množství podzemní biomasy roste s hladinou živin v plochách bez zásahu a v plochách s nízkou intenzitou a frekvencí disturbance, ale už v plochách, ve kterých byly prýty stříhány jedenkrát na 3 cm není podzemní biomasa schopna reagovat na přídavek živin (průkazný vliv obou faktorů i jejich interakce; Tabulka 9, Obrázek 12). Tyto výsledky odrážejí příliš silné disturbance, po kterých rostliny nemají kvůli malé ploše asimilačního aparátu dostatek zdrojů pro obnovu nadzemních prýtů. Tyto závěry podporuje i analýza poměru podzemní biomasy k nadzemní (root/shoot ratio), který klesá jak s živinami, tak s rostoucí intenzitou a frekvencí disturbance (Obrázek 12), což opět ukazuje, že při vysokých intenzitách disturbance budou rostliny investovat přednostně do tvorby asimilačních orgánů.

#### **4.2.4. Vliv hladiny živin, intenzity a frekvence zástřihu na diverzitu a diverzitu čtvrtého odběru**

Žádný ze studovaných faktorů ani jejich interakce nemá statisticky průkazný vliv na diverzitu (Tabulka 10) ani v celkových výsledcích, ani ve čtvrtém odběru. V obou případech mají závislosti podobný charakter (Obrázek 13), který nekoresponduje s hypotézou středních disturbancí (Huston 1994), při kterých by mělo být dosaženo nejvyšší diverzity (v mém případě při zástřihu dvakrát na 3 a 6 cm). Mé výsledky tomu neodpovídají. Až na výjimku ploch stříhaných jednou na 3 cm, kde diverzita dosáhla maxima (neprůkazné výsledky; Obrázek 13), byly hodnoty diverzity ve všech případech srovnatelné. Tento výsledek je pravděpodobně způsoben tím, že disturbance (i ty s nejnižší intenzitou a frekvencí) byly příliš silné a rostliny neměly dostatek času pro obnovu poškozených prýtů, zatímco v kontrolní (nestříhané) variantě se efekt kompetice vedoucí k vyloučení nebo silnému potlačení druhů nestačil dostatečně projevit kvůli krátkému času.

## 5. ZÁVĚRY

Produkce celkové nadzemní biomasy roste s počtem druhů i s počtem funkčních skupin. Počet druhů v této práci vychází jako lepší prediktor než počet funkčních skupin. Produktivita jednotlivých druhů sledovala dva trendy. Kompetičně slabé druhy (*Festuca rubra*, *Fragaria vesca*, *Lychnis flos-cuculi*, *Prunella vulgaris* a *Sanguisorba officinalis*) zaznamenaly pokles produkce nadzemní biomasy na jedno vyšeté individuum jak s rostoucím počtem druhů, tak s počtem funkčních skupin. Standardizovaná produktivita kompetičně silných druhů (*Achillea millefolium*, *Holcus lanatus* a *Plantago lanceolata*) s počtem druhů a funkčních skupin rostla.

Při testování produktivity jednotlivých druhů statistika sice neodhalila průkazný vliv prostorového uspořádání, neprůkazné trendy ale naznačují, že konkurenčně silné druhy dosahují vyšších hodnot biomasy v náhodném uspořádání, zatímco konkurenčně slabé druhy mají tendenci prosperovat lépe ve shlukovitém uspořádání. Tento trend je nápadnější u druhově a funkčně bohatších experimentálních společenstev. Moje výsledky alespoň částečně podporují předpoklad, že při shlukovitém uspořádání rostlin se zvyšuje intenzita vnitrodruhové kompetice, což může bránit převládnutí konkurenčně silných druhů a následně pak podpořit diverzitu rostlinného společenstva. Vzhledem k tomu, že v přirozených společenstvech je rozmístění většiny druhů shlukovité, může se jednat o významný mechanismus udržení druhové diverzity v přirozených společenstvech.

Ve výsledcích bylo prokázáno, že produkce nadzemní biomasy ve směsích je vyšší než produkce nadzemní biomasy v monokulturách. Index nadprodukce *OI* dosahoval vyšších hodnot ve shlukovitém uspořádání, což naznačuje, že ve shlucích lépe přeživaly konkurenčně slabé druhy, které v náhodném uspořádání více trpěly mezidruhovou komepticí. Komplementarita dosáhla také vyšších hodnot ve shlukovitém uspořádání, což je pravděpodobně způsobeno redukcí mezidruhové kompetice ve směsích shlukovitě uspořádaných rostlin, ve kterých slabí konkurenti lépe přežívali. Selektivita dosahovala pozitivních vysokých hodnot ve všech pokusných plochách. Tento fakt podporuje předpoklad růstu pravděpodobnosti výskytu silných konkurentů s rostoucím druhovým bohatstvím. Ten je podpořen i faktem, že největší podíl na celkové produkci mají pouze tři druhy z osmi (*Achillea millefolium*, *Holcus lanatus* a *Plantago lanceolata*), které tvořily až 99,5 % celkové primární produkce.

Výsledky testování vlivu intenzity a frekvence disturbancí na diverzitu směsí se lišily od hypotézy maximální diverzity při středních hladinách disturbance. Z výsledků je

patrné, že pokud jsou disturbance příliš silné a časté, dochází k redukci diverzity i produktivity vlivem malé schopnosti pokusných populací regenerovat. Také se ukázalo, že nejvyšší schopnost regenerovat po opakovaných zástřizích prýtlů mají druhy *Leontodon hispidus* a *Trisetum flavescens*, což odpovídá jejich ekologii. Oba tyto druhy jsou vystavené pravidelnému odstraňování nadzemní biomasy ať už v podobě kosení či pastvy a jsou tedy běžnou součástí dvojsečných luk či pastvin.

## 6. LITERATURA

- ✓ Anonymus. (1999). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StaSoft, Inc., Tulsa.
- ✓ de Wit, C. T. (1960). On competition. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen*, **66**, 1-82.
- ✓ Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- ✓ Dostál, J. (1989). Květena ČSSR, vol. 1. Academia, Praha.
- ✓ Dostál, J. (1989). Květena ČSSR, vol. 2. Academia, Praha.
- ✓ Fridley, J. D. (2002). Resource availability dominates and alter the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia*, **132**, 271-277.
- ✓ Garnier, E., Navas, M. L., Austin, M. P., Lilley, J. M. & Gifford, R. M. (1997). A problem for biodiversity – productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that monocultures? *Acta Oecologia*, **18**, 657-670.
- ✓ Grime, J. P. (2001). Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. John Wiley & Sons, Chichester.
- ✓ Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. (1987). Comparative plant ecology: functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- ✓ Hector, A. (1998). The effect of diversity on productivity: detecting role of species complementarity. *Oikos*, **82**, 597-599.
- ✓ Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Hogberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Siamantziouras, A. S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S. & Lawton, J. H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**, 1123-1127.
- ✓ Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. (1997). The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1302-1305.

- ✓ Huston, M. A. (1994). *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ✓ Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449-460.
- ✓ Jolliffe, P. A. (1997). Are mixed populations of plant species more productive than pure stands? *Oikos*, **80**, 595-602.
- ✓ Lanta, V. & Lepš, J. (2005). Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity-diversity studies: a glasshouse pot experiment. *Acta Oecologia*, **22**, 1-12.
- ✓ Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- ✓ Lepš, J. (2005). Diversity and ecosystem function. In: van der Maarel, E. [ed.]: *Vegetation ecology*. Blackwell, pp 199-237.
- ✓ Lepš, J., Brown, V. K., Diaz Len, T.A., Gormsen, D., Hedlund, K., Kailová, J., Korthals, G. W., Mortimer, S. R., Rodrigues-Barrueco, C., Roy, J., Santa Regina, I., van Dijk, C. & van der Putten, W. H. (2001). Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos*, **92**, 123-134.
- ✓ Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, **78**, 481-501.
- ✓ Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72-76.
- ✓ Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 5632-5636.
- ✓ Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., Crawley, M. J. & Thompson, L. J. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**, 734-737.
- ✓ Norris, R. F., Elmore, C. L., Rejmanek, M. & Akey, W.C. (2001). Spatial arrangement, density and competition between barnyardgrass and tomato: I. Crop growth and yield. *Weed Science*, **49**, 61-68.
- ✓ Stoll, P. & Prati, D. (2001). Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319-327.



- Špačková, I. & Lepš, J. (2001). Procedure for separating the selection effect from other effect in diversity-productivity relationship. *Ecology Letters*, **4**, 585-594.
- Ter Braak, C. J. F. & Šmilauer, P. (2002). CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Trenbath, B. R. (1974). Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy*, **26**, 177-210.
- Vandermeer, J. H. (1989). The ecology intercropping. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I. & Nicholson, K. S. (1997). Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**, 247-258.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Weiner, J., Stoll, P., Muller-Landau, H. & Jasentuliyana, A. (2001). The effect of density, spatial pattern and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *The American Naturalist*, **158**, 438-450.
- Westoby, M. & Leishman, M. (1997). Categorizing plant species into functional types. In: Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I., [eds.]: Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 66-90.
- Wilson, J. B. (1988). Shoot competition and root competition. *Journal of applied ecology*, **25**, 279-296.