

Biologická fakulta Jihočeské univerzity

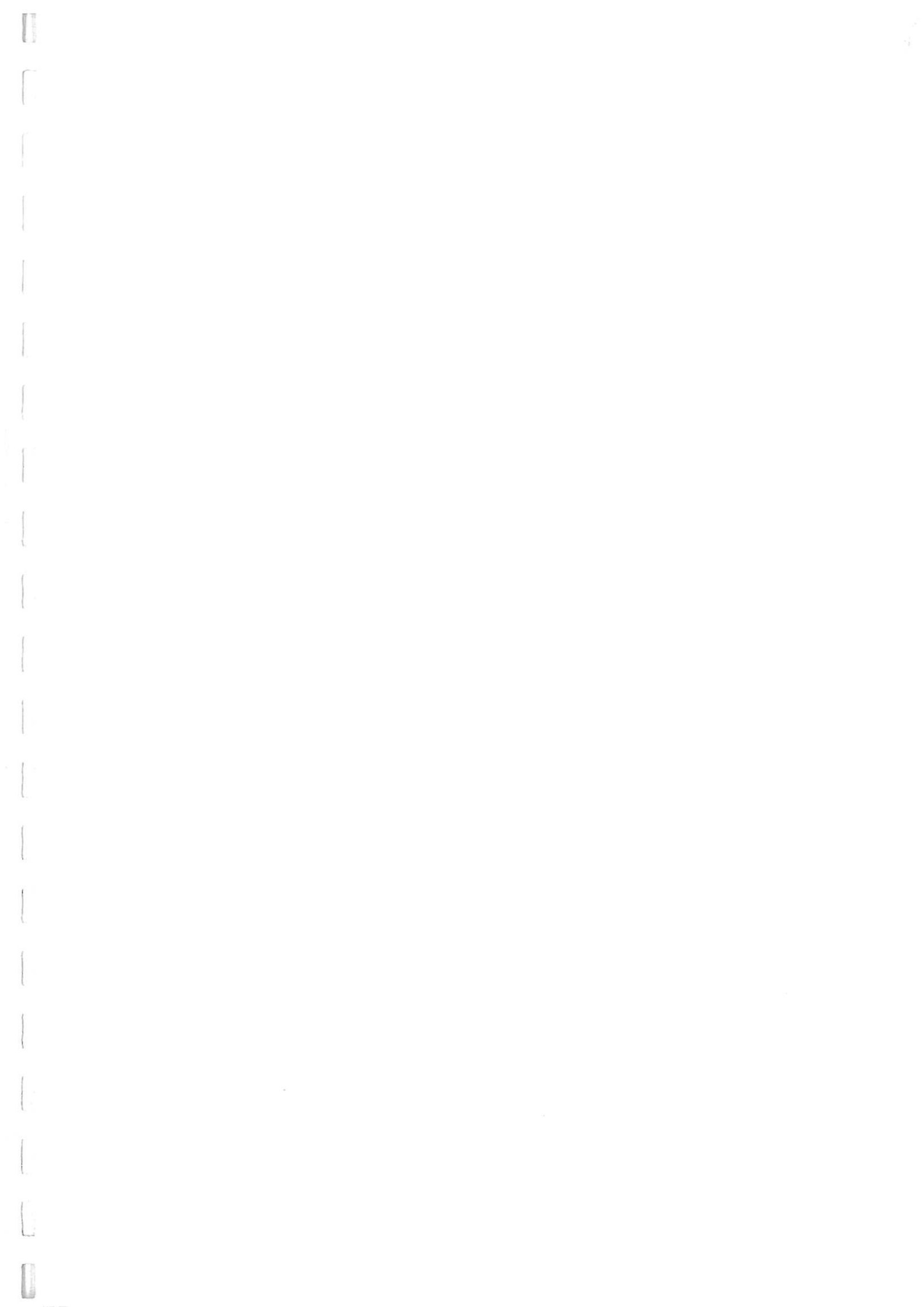
Bakalářská práce

**Odpověď tří druhů pryskyřníků (*Ranunculus*)
na působení kompetice a zvýšení hladiny živin**

Vít LATZEL

Vedoucí práce: Prof. Jan LEPSŠ

České Budějovice 2002



Bakalářská diplomová práce

Latzel V. (2002): Odpověď tří druhů pryskyřníků (*Ranunculus*) na působení kompetice a zvýšení hladiny živin

[Response of three *Ranunculus* species to competition and to increase of nutrient level]

31 pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I have compared ecological behaviour of three *Ranunculus* species: *Ranunculus acris*, *R. auricomus* and *R. nemorosus*, coexisting in an oligotrophic wet meadow. The species differ in their phenology. In a manipulative field experiment, the species reacted differently to the effect of neighbour's competition and nutrient levels.

Grant:

GAČR 206/99/0889, FRVŠ 782/2001, FRVŠ 1284/2002

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích 23.května 2002



Vít LATZEL

Odpořěď tří druhů pryskyřníků (*Ranunculus*) na působení kompetice a zvýšení hladiny živin

Úvod

Jedním z hlavních zájmů současné ekologie je vysvětlení a popsání mechanismů umožňujících zachování druhové diversity ve společenstvech (Mahdi et al. 1989, Eriksson 1993).

Tímto problémem se zabýval již Hutchinson (1959, 1961), který hledal vysvětlení druhové diversity sledováním mechanismů umožňujících koexistenci druhů. Ve své práci se snažil najít odpověď na otázku: "Proč se vyskytuje takové množství koexistujících druhů?"

Na tuto otázku odpovídá teorií, že koexistující druhy se musí vyhýbat negativním efektům mezidruhové kompetice, chtějí-li se vyhnout kompetičnímu vyloučení. Tuto teorii dále rozvíjelo mnoho prací (např. Grubb 1977, Tilman 1982, Mahdi et al. 1989, Tilman 1994, Zobel 1997). Tyto studie ukazují, že koexistence druhů je spojena s rozdělením zdrojů mezi kompetitory či s rozdělením realizovaných nik.

Diferenciace nik může být uskutečněna například časově odlišným výskytem za předpokladu časového a prostorového oddělení zdrojů. Další možností je vzájemná odlišnost druhů, jejich rozdílné kompetiční schopnosti v závislosti na podmínkách prostředí (Begon et al. 1990).

Kompetiční schopnost druhu můžeme charakterisovat jako schopnost druhu obstát v soutěži o limitující faktor stanoviště, který je zdrojem výživy, tedy o minerální látky v půdě, půdní vlhkost a zdroje světla (Slavíková 1986). Je patrné, že u rostlin nedochází ke konkurenci jen v nadzemních částech, ale také v kořenovém systému. Tuto situaci studovali ve své práci Groves a Williams (1975), kteří prokázali vliv kořenové kompetice na sledované druhy,

zároveň také prokázali interakci mezi kořenovou a prýtovou kompeticí (výsledný efekt kompetice byl násobkem kořenové a prýtové konkurence). Vlastní efekt kořenové nebo nadzemní kompetice může být rozdílný, záleží na podmínkách prostředí a jednotlivých druzích (Wilson 1988). Kořenová kompetice je intenzivnější v prostředí s nižším obsahem živin, naopak v prostředích s bohatstvím živin převažuje kompetice nadzemní (Wilson & Tilman 1993). Odlišit prýtovou a kořenovou kompetici není jednoduché, každá z metod trpí určitými problémy (Aarssen & Epp 1990).

Pro porovnávání odlišnosti druhů a jejich kompetičních schopností by měly být sledované druhy (1) blízce příbuzné, (2) běžné, (3) vyskytující se ve stejném a stabilním prostředí (Sarukhán, ^{et Warner} 1973).

V této práci jsem se zaměřil na porovnání ^{fenologie} ekologických charakteristik tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků (*Ranunculus acris*, *R. auricomus* a *R. nemorosus*) vyskytujících se na společné lokalitě. Cílem práce bylo porovnat reakce jednotlivých druhů na kompetici okolních rostlin a na zvýšení hladiny živin a vzájemné interakce těchto faktorů.

Tato studie navazuje na bakalářskou práci Z. Musilové (1997), ve které sledovala růstové reakce stejných druhů rostlin na hnojení a na odstranění prýtové kompetice.

V tomto experimentu bylo sledování rozšířeno o sledování fenologií druhů a další úrovně kompetičních tlaků.

Materiál a metody

Studované druhy

Do rodu *Ranunculus* (čeleď *Ranunculaceae*) jsou řazeny byliny jednoleté, dvouleté nebo vytrvalé s lodyhou většinou vzpřímenou, zřídka poléhavou nebo plazivou. Pětčetné květy jsou rozlišeny v kalich (často opadavý) a korunu (žlutě či bíle zbarvená). Na bázi korunních lístků jsou nektaria krytá šupinou. Gynoceum i androceum je pomnoženo, plodem je krátce zobánkatá nažka (Křísa 1988). U většiny druhů byl prokázán glykosidický lakton ranunculin, který se enzymatickým působením mění v jedovatý protoanemonin, naopak při zasychání se ranunculin přetváří v nejedovatý dimer anemonin. Díky této hořčině nejsou pryskyřníky spásány zvěří, zároveň však neznehodnocují seno pro krmné účely (Griess et al. 1997, Novák 1958). Ve své práci jsem studoval tyto tři druhy: *Ranunculus auricomus*, *R. nemorosus* a *R. acris*.

Ranunculus auricomus (obr. 1)

Je vysoce variabilní, většinou apomiktický, druh s několika desítkami subspeciemi. Morfologicky se jedná o vytrvalou bylinu s přímou lodyhou od poloviny bohatě větvenou. Přízemní listy jsou dlouze řapíkaté, značně se lišící velikostí a tvarem čepelí od ostatních listů. Květy jsou zlatožluté, někdy s částečně nebo úplně zakrnělými korunními lístky. Nažky jsou široce vejcovité, roztroušeně až hustě chlupaté s hákovitě stočeným zobánkem.



Obr. 1. *Ranunculus auricomus* na sledované lokalitě

Vyskytuje se po celé Evropě vyjma nejsevernějších oblastí. Vyhledává světlé háje, louky, pastviny a bažinaté olšiny jak na bazických, tak silikátových podkladech převážně společenstvech svazů *Carpinion*, *Alopecurion pratensis* a podsvazu *Eu-Fagenion* (Křísa 1988).

Ranunculus nemorosus (obr. 2)

Je vytrvalá bylina s přímou, po celé délce hustě odstále chlupatou lodyhou, v horní části chudě větvenou. Přízemní listy mají čepel dlanitě hluboce třídičnou. Květy jsou světle žluté s chlupatým květním lůžkem, Korunní lístky jsou široce vejčité. Plod nažka je vejcovitý, lysý s kruhově zakřiveným zobánkem.

Roste v jižní, střední a jihovýchodní Evropě. Stejně jako *R. auricomus* obývá lesní světliny a louky společenstev svazů *Carpinion*, *Molinion* a podsvazu *Eu-Fagenion* (Křísa 1988).



Obr. 2. *Ranunculus nemorosus* na sledované lokalitě

Ranunculus acris (obr. 3)

Je vytrvalá bylina s metr i více dlouhou, od poloviny bohatě větvenou lodyhou. Přízemní listy jsou dlouze řapíkaté s čepelí 3-5 dlanitě klanou. Květy jsou jasně žluté, kališní lístky ke koruně přitisklé. Nažka je okrouhle vejcovitá s přímým nebo stočeným zobánkem.



Obr. 3. *Ranunculus acris* na sledované lokalitě

Ze všech tří zkoumaných druhů pokrývá největší areál. Roste v celé Evropě, na severu až k 70° severní šířky, chybí v nejjihnějších částech Evropy. Osidluje vlhčí louky a pastviny jak na basických, tak silikátových podkladech společenstev podsvazu *Molinio-Arrhenantheretea* a třídy *Nardo-Callunetea* (Křísa 1988).

U všech tří druhů byla na této lokalitě prokázána arbuskulární mykorhiza, zároveň nebyl prokázán vliv mykorhizy na růst sledovaných druhů rostlin (Titus & Lepš 2000).

Popis lokality

Tyto tři druhy byly studované na lokalitě Ohrazení. Jedná se o vlhkou, druhově bohatou oligotrofní louku 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48°57' s.š., 14°36' v.d.) v nadmořské výšce 510 m n.m. Průměrná roční teplota této oblasti je 7,8°C, průměrné roční srážky 620 mm vodního sloupce. Ze tří stran je ohraničena lesem, jednou stranou sousedí s polem. Louka má mírný sklon směrem k severní straně. Do konce osmdesátých let byla tato louka pravidelně kosena jednou až dvakrát do roka. Poté zůstala neobhospodařována až do roku 1994, kdy se na ní začala provádět experimentální měření a je znovu pravidelně kosena. Vegetaci patří do svazu *Molinion* (z části do svazu *Violion caninae*) s dominantními druhy *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Potentilla erecta*, *Carex panicea* a dalších 70 druhů (Lepš 1999).

Rozvržení experimentu

Experiment byl založen na ^{jaře přesně!} jaře roku 2000. Na louce bylo náhodně vybráno 90 rostlin (30 od každého druhu). Každá rostlina byla zařazena do jedné ze dvou hladin živin v půdě: polovina rostla v původním oligotrofním prostředí, k polovině rostlin bylo přidáno v první

sezóně 10 g a v druhé sezóně 4 g průmyslového hnojiva NPK o složení 12% N (nitrát a amonium), 19% P (P_2O_2) a 19% K (K_2O).

Dále byly tyto rostliny zařazeny do několika úrovní kompetice.

Různé úrovně kompetice byly vytvořeny pomocí manipulativních zásahů do okolní vegetace. Vždy pět a pět (hnojeno/nehnojeno) rostlin jednotlivých druhů rostlo (1) v prostředí s plnou kompeticí, (2) v prostředí s kořenovou kompeticí a (3) v prostředí bez kompetice.

1. Pro sledování rostlin v prostředí s **plnou kompeticí** byly rostliny ponechány v původním prostředí bez zásahu do okolní vegetace. Tyto rostliny sloužily jako kontrolní vzorek.
2. **Odstranění prýtové kompetice** bylo simulováno pravidelným kosením okolní vegetace kolem sledovaných rostlin v kruhu o průměru cca 40 cm. Tento zásah dále označuji **kořenová kompetice**.
3. **Prostředí bez kompetice** bylo vytvořeno úplným vypletím okolní vegetace o průměru cca 40 cm. Takto vzniklý gap byl izolován zasunutím rukávu do zhruba 40 cm hloubky ze speciální voděpropustné geotextilie, která bránila prorostu kořenů okolní vegetace, ale nebránila (ani nezadržovala) prostupu vody ani živin v půdě.

Sběr a statistické zpracování dat

Měření jsem prováděl pravidelně v sezónách 2000 a 2001. První sezóna sloužila jako **pilotní projekt**. Opakovaně jsem zaznamenával délku nejdelšího listu, délku stonku a fenologickou fázi rostlin (přítomnost poupěte a květu, pokud rostlina kvetla, nebyl už sledován výskyt poupat).

Statistické zpracování dat bylo provedeno programem STATISTICA. Pro vyhodnocení jednotlivých měření (podíl rostlin s poupěte, podíl rostlin v květu, délka listu, délka stonku) byla použita ANOVA, model opakovaných pozorování (Repeated Measurements).

Přítomnost jednotlivých fenologických fází na rostlině byla zaznamenána jako binární proměnná. Průměr čísel v této kategorii udává vlastně procento individuí, na kterých je daná fenologická kategorie přítomna. Tato proměnná bude mít rozdělení, které sice nebude normální, ale bude napodobovat rozdělení binomické, a bude možno je normálním rozdělením velmi zhruba aproximovat. Použití ANOVy na tato data dá rozumný rozklad sumy čtverců, a také umožní užití modelu pro opakovaná pozorování. Protože ANOVA pracuje s průměry, půjde o určitou, byť nepřesnou aproximaci normálním rozdělením. Výsledné testy je tedy třeba interpretovat velmi opatrně. Nicméně užití modelu ANOVA pro opakovaná pozorování umožní užitečné interpretace z hlediska fenologie. Především nás bude zajímat interakce faktorů s časem (která testuje, jestli se uvedené skupiny liší ve fenologii dané fenologické kategorie), i testy dalších interakcí. Průkaznou interakci mezi časem a druhem můžeme interpretovat jako rozdíl ve fenologii druhů, interakci mezi časem a zásahem jako průkazný vliv zásahu na fenologii, a trojitou interakci druh*zásah*čas jako skutečnost, že fenologie různých druhů je ovlivněna zásahem různě. U analýzy fenologických dat jsou velmi obtížně interpretovatelné hlavní efekty, proto jsem hlavní pozornost věnoval interakcím efektů s časem.

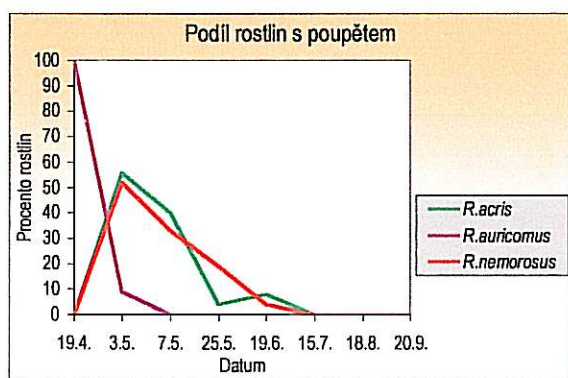
Výsledky

Sezóna 2000

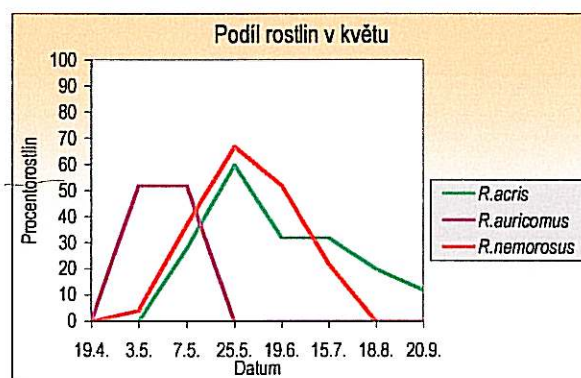
Fenologie:

Porovnání mezi druhy

Porovnáním všech tří druhů byly v případě doby vytváření poupěte zjištěny statisticky průkazné rozdíly mezi druhy (interakce druh*čas, $F=28,7$, $p<0,001$), stejně tak i z hlediska časového průběhu kvetení (interakce druh*čas, $F=11,27$, $p<0,001$).



Obr. 4. Podíl rostlin s poupětem (druh*čas, $F=28,7$, $p<0,001$)



Obr. 5. Podíl rostlin v květu (druh*čas, $F=11,27$, $p<0,001$)

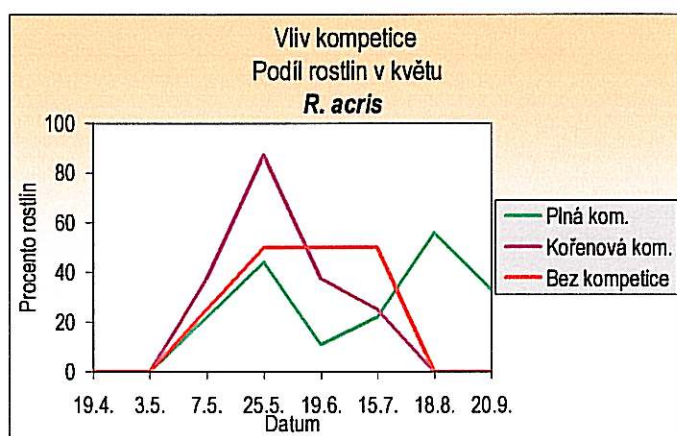
Z obrázků 4 a 5 je zřejmé, že *Ranunculus auricomus*, dříve než ostatní dva druhy, nasazoval na poupě i květ.

Neprokázal se vliv hnojení na fenologii těchto tří druhů v této sezóně.

Přehled druhů

***Ranunculus acris*:**

Vliv rozdílných úrovní kompetice nebyl v případě doby vytváření poupěte u tohoto druhu průkazný. Naopak na dobu kvetení byl vliv kompetice průkazný (interakce kompetice*čas, $F=2,54$, $p<0,005$).

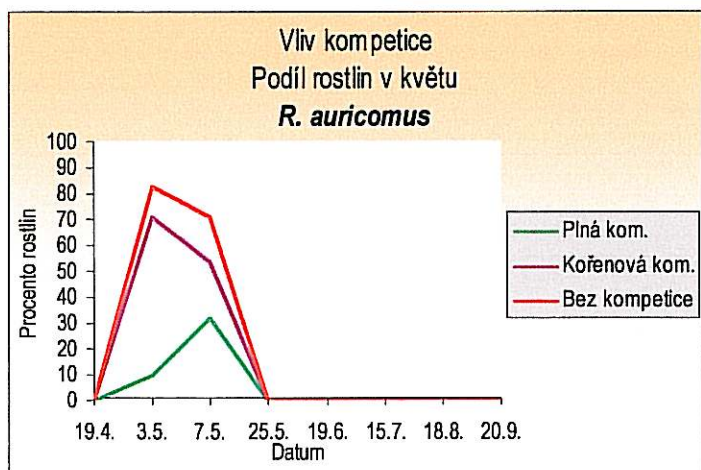


Obr. 6. Podíl rostlin v květu, vliv kompetice (kompetice*čas, $F=11,27$, $p<0,001$)

R. acris kvetl nejdříve v prostředí s kořenovou kompeticí, zároveň zde také kvetlo větší procento populace rostlin než v ostatních kompetičních úrovních. V prostředí s plnou kompeticí měl tento druh, na rozdíl od ostatních úrovní, dvě maxima kvetení.

***Ranunculus auricomus*:**

Také u tohoto druhu nebyl průkazný vliv kompetice v případě doby vytváření poupěte. V případě časového průběhu kvetení byl vliv kompetice průkazný (interakce kompetice*čas, $F=3,70$, $p<0,001$).

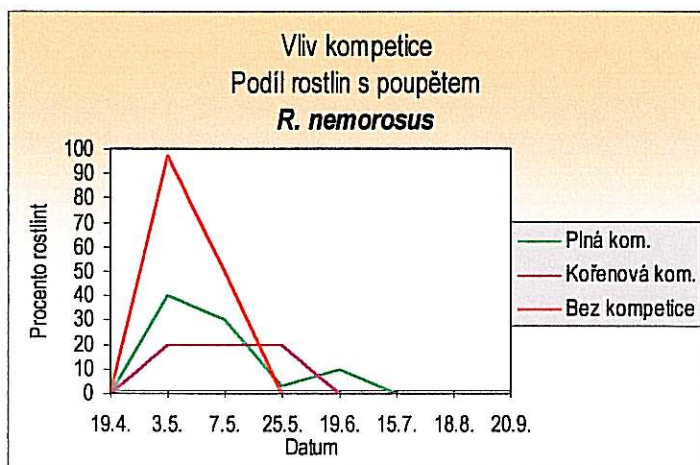


Obr. 7. Podíl rostlin v květu, vliv kompetice (kompetice*čas, $F=3,70$, $p<0,001$)

Nejvíce jedinců kvetlo v prostředí bez kompetice. V prostředí plné kompetice naopak kvetlo jedinců nejméně a o něco později než v ostatních úrovních kompetice.

***Ranunculus nemorosus*:**

Různé úrovně kompetice měly vliv v případě doby vytváření poupěte (interakce kompetice*čas, $F=3,30$, $p<0,001$), v případě doby vytváření květu byl vliv neprůkazný.



Obr. 8. Podíl rostlin s poupětem, vliv kompetice (kompetice*čas, $F=3,30$, $p<0,001$)

Největší procento populace vytvářelo poupata v prostředí bez kompetice, zároveň je tvořilo nejdříve. V prostředí plné kompetice tvořil *R. nemorosus* poupata nejdéle.

Růstové charakteristiky:

Porovnání mezi druhy

Délka nejdelšího listu:

Nebyly prokázány rozdíly v délce listů mezi druhy. Průkazná byla interakce druhu, kompetice a času ($F=2,20$, $p<0,05$); druhy reagovaly odlišně na rozdílné hladiny kompetice. Dále druhy odlišně reagovaly na hnojení; interakce druh, hnojení a čas ($F=3,40$, $p<0,005$), tzn. že druhy reagovaly odlišným růstem po přidání hnojiva v průběhu sezóny 2000. Vysoce průkazné jsou také rozdílné růstové reakce při interakci druh, hnojení, kompetice a čas ($F=2,84$, $p<0,005$), tzn. že druhy reagovaly odlišným růstem v rozdílných kompetičních úrovních bez hnojiva a s hnojivem po dobu experimentu. Charakteristické reakce jednotlivých druhů jsou popsány v přehledu druhů (viz níže).

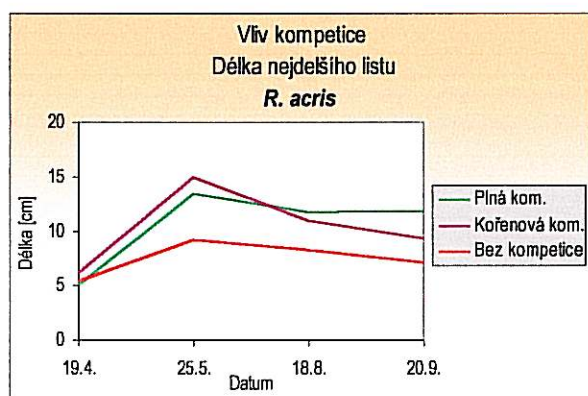
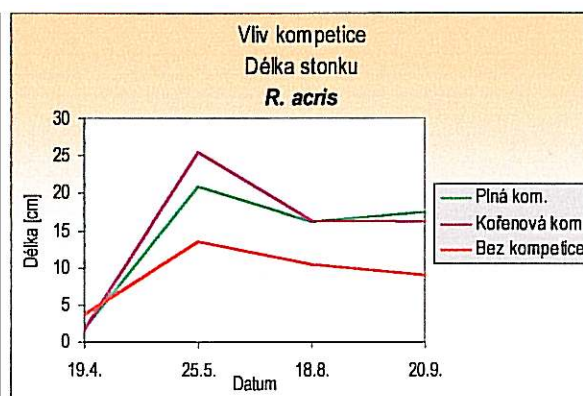
Délka stonku:

U délky stonku byly zjištěny průkazné rozdíly mezi druhy, (interakce druh*čas, $p<0,001$, $F=17,03$), každý druh měl odlišný růst během sezóny 2000. Stejně jako u délky listu nebyla průkazná interakce druhu a hnojení. Naopak byla průkazná interakce druhu, kompetice a času ($p<0,05$, $F=2,18$), tzn. že druhy reagovaly odlišně na kompetici v průběhu času.

Přehled druhů

***Ranunculus acris*:**

U tohoto druhu nebyl prokázán vliv hnojení na délku listu ani na délku stonku. Průkazný byl vliv různých úrovní kompetice na délku listu (kompetice, $F=7,80$, $p<0,005$, interakce kompetice*čas, $F=2,95$, $p<0,05$) i na délku stonku (kompetice, $F=7,64$, $p<0,005$, interakce kompetice*čas, $F=2,51$, $p<0,05$).

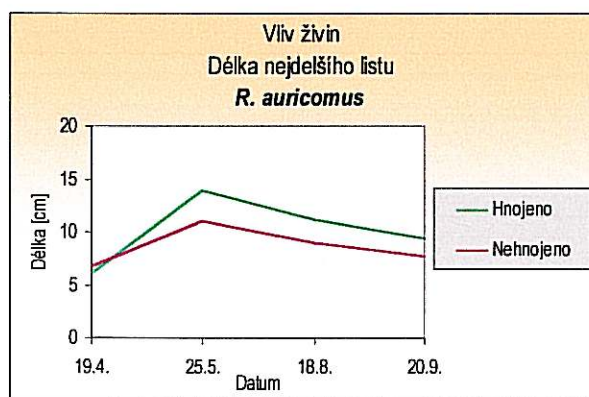
Obr. 9. Vliv kompetice na délku listu (komp.*čas, $F=2,95$, $p<0,05$)Obr. 10. Vliv kompetice na délku stonku (komp.*čas, $F=2,51$, $p<0,05$)

U obrázků č. 9 a 10 je zřejmé, že v prostředí bez kompetice vytvářel *R. acris* nejkratší list i stonek.

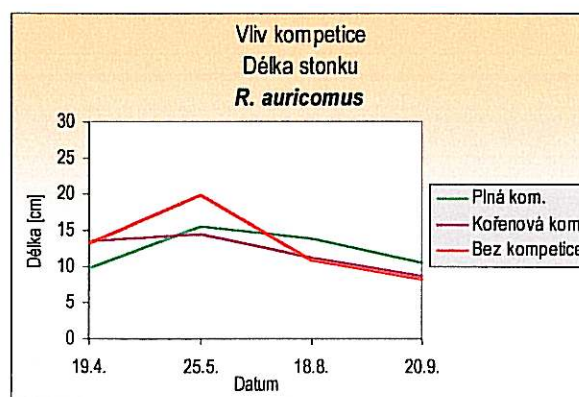
***Ranunculus auricomus*:**

R. auricomus reagoval na zvýšení hladiny živin v půdě změnou délky listu (hnojení, $F=5,38$, $p<0,05$, interakce hnojení*čas, $F=3,20$, $p<0,05$), vytvářel delší listy v úživnějším prostředí (Obr. 11). U délky stonku nebyl vliv hnojení statisticky průkazný.

Rozdílné kompetiční úrovně neměly vliv na délku listu. Naproti tomu délka stonku se lišila v různých úrovních kompetice (interakce kompetice*čas, $F=4,65$, $p<0,001$, viz obr. 12).



Obr. 11. Vliv živin na délku listu (hnojení*čas, $p<0,05$, $F=3,20$)

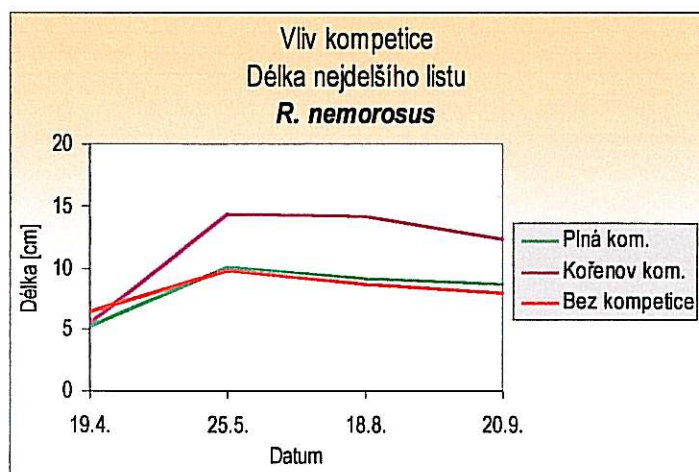


Obr. 12. Vliv kompetice na délku stonku (komp.*čas, $p<0,001$, $F=4,65$)

Ranunculus nemorosus:

Tento druh reagoval na zvýšení hladiny živin v půdě změnou růstu listu (interakce hnojení*čas, $F=3,87$, $p<0,05$), vytvářel delší listy v živinami bohatším prostředí. U délky stonku se vliv hnojení neprokázal.

Rozdílné kompetice měly statisticky průkazný vliv na růst listu (kompetice $F=9,82$, $p<0,001$ interakce kompetice*čas $F=6,17$, $p<0,001$), u délky stonku nebyl vliv rozdílné kompetice průkazný.



Obr. 13. Vliv kompetičních úrovní na délku listu (komp.*čas, $p < 0,001$, $F = 5,05$)

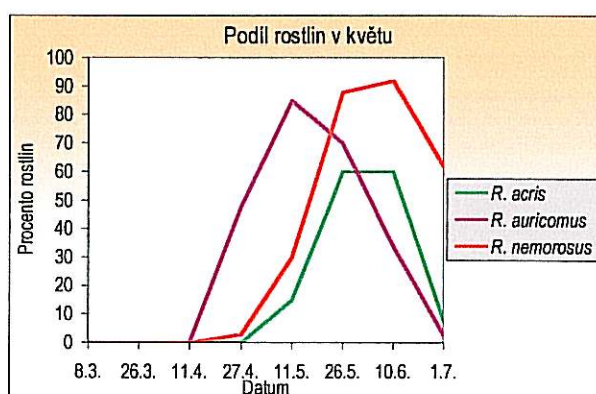
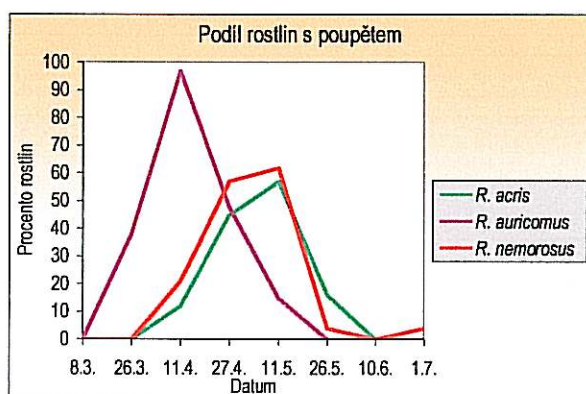
Obrázek 13 ukazuje, že *R. nemorosus* tvořil mnohem delší listy v prostředí s kořenovou kompeticí než v ostatních úrovních.

Sezóna 2001

Fenologie:

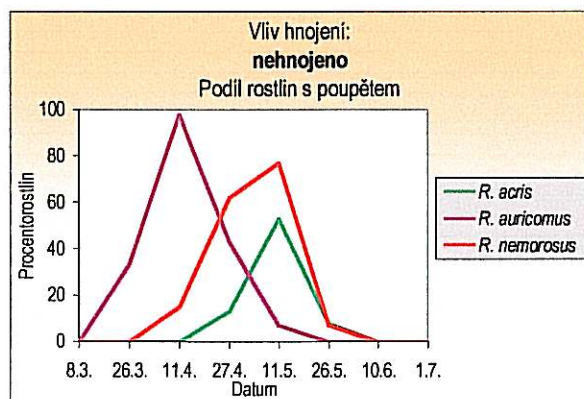
Porovnání mezi druhy

Porovnáním druhů byly, v případě doby vytváření poutat, zjištěny průkazné rozdíly mezi jednotlivými druhy (interakce druh*čas, $F=17,94$, $p<0,001$). Také v případě časového průběhu kvetení byly zjištěny rozdíly mezi druhy (interakce druh*čas, $F=18,24$, $p<0,001$).

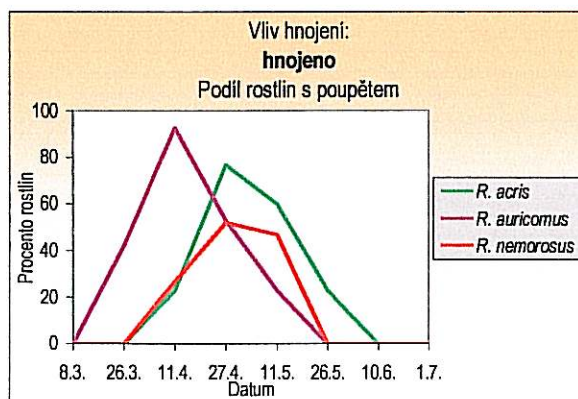
Obr. 14. Procento rostlin s poupětem (druh*čas, $F=17,94$, $p<0,001$)Obr. 15. Procento rostlin v květu (druh*čas, $F=18,24$, $p<0,001$)

Z obrázků č. 14 a 15 je patrné, že *R. auricomus* byl v průběhu experimentu časnější než ostatní dva druhy.

Průkazný byl vliv hnojení na dobu vytváření pupat, ale u každého druhu byl vliv jiný (interakce druh*hnojení*čas, $F=2,51$, $p<0,005$).



Obr. 16. Vliv hnojení na dobu tvoření pupěte, nehnojeno



Obr. 17. Vliv hnojení na dobu tvoření pupěte, hnojeno

Z obou grafů je patrné, že hnojení urychlovalo dobu tvorby pupat u *R. acris*, zároveň v úživnějším prostředí větší procento individuí vytvářelo pupata. Naopak největší procento populace druhu *R. nemorosus* vytvářelo pupata v prostředí bez přídavku hnojiva.

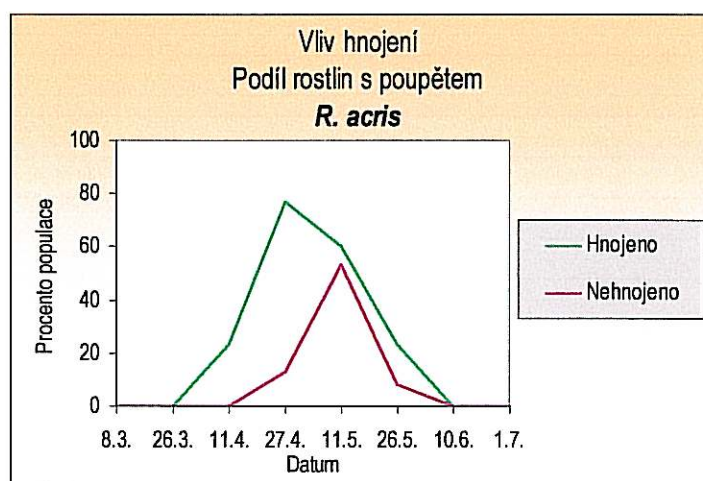
Vliv hnojení na dobu tvoření květu nebyl průkazný.

Dále byl prokázán vliv různých úrovní kompetice na fenologii druhů, pro dobu tvoření pupat (interakce druh*kompetice*čas, $F=4,82$, $p<0,001$) i pro dobu tvoření květu (interakce druh*kompetice*čas, $F=3,16$, $p<0,001$). Největší procento jedinců kvetlo v prostředí kořenové kompetice, nejméně v prostředí plné kompetice. Reakce jednotlivých druhů jsou popsány níže.

Přehled druhů

***Ranunculus acris*:**

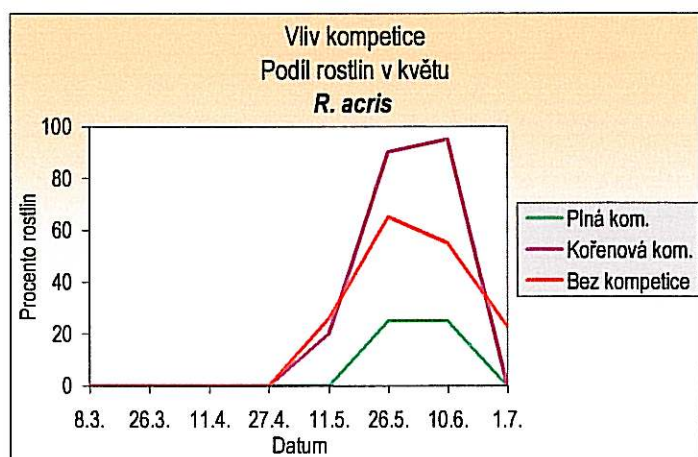
U tohoto druhu byl prokázán vliv hnojení na vytváření poupěte (interakce hnojení*čas, $F=3,82$, $p<0,001$), po přidání hnojiva poupata vytvářelo větší procento jedinců, zároveň je vytvářelo dříve.



Obr. 18. Vliv hnojení, podíl rostlin s poupětem (hnojení*čas, $F=3,82$, $p<0,001$)

Nebyl prokázán vliv hnojení na dobu tvoření květu.

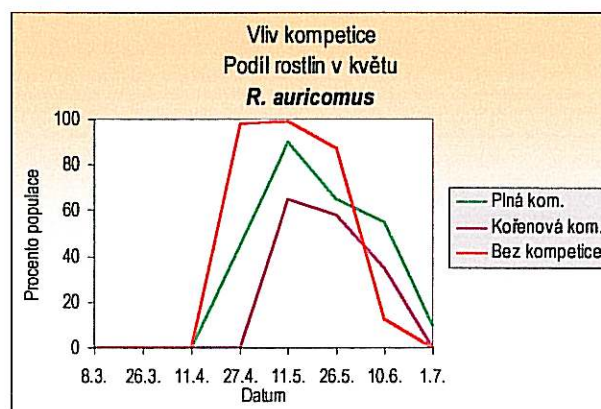
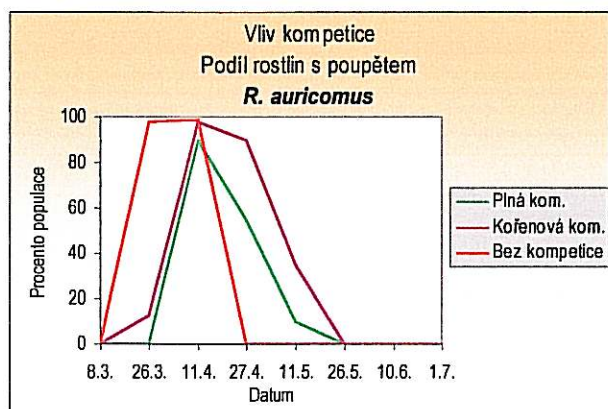
Vliv odlišných úrovní kompetice byl průkazný pro dobu tvoření květu (interakce kompetice*čas $F=4,31$, $p<0,001$), naopak nebyl průkazný pro dobu potřebné^{oči} k vytvoření poupěte.

Obr. 19. Vliv kompetice, podíl rostlin s poupětem (kom.*čas, $F=4,31$, $p<0,001$)

Jedinci druhu *R. acris* kvetly nejpozději (a nejmenší procento) v prostředí plné kompetice. Největší procento populace kvetlo v prostředí kořenové kompetice.

Ranunculus auricomus:

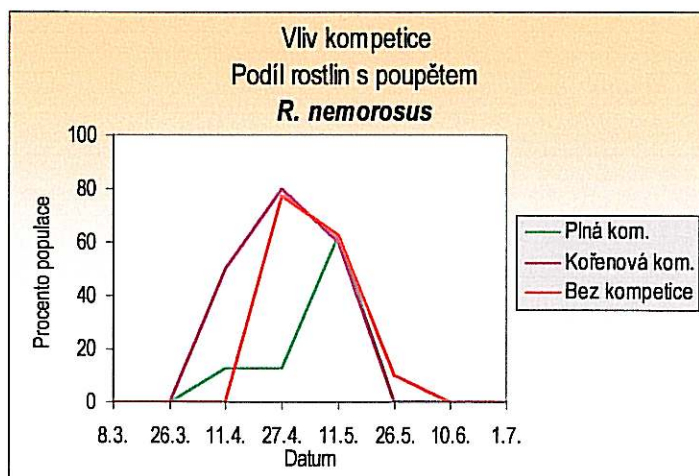
U tohoto druhu nebyl prokázán vliv hnojení na změnu fenologie, průkazný byl vliv rozdílných úrovní kompetice na tvorbu poupěte (interakce kompetice*čas, $F=13,17$, $p<0,001$) i květu (interakce kompetice*čas, $F=3,39$, $p<0,001$).

Obr. 20. Vliv kompetice na tvorbu poupěte (komp*čas, $p<0,001$, $F=13,17$) Obr. 21. Vliv kompetice na kvetení (komp*čas, $p<0,001$, $F=3,39$)

Obrázky 20 a 21 ukazují, že *R. auricomus* tvořil poupata nejdříve v prostředí bez kompetice, stejně tak zde i nejdříve kvetl.

***Ranunculus nemorosus*:**

Nebyl prokázán vliv hnojení na fenologii, průkazný byl vliv rozdílných úrovní kompetice na dobu tvorby poupěte (interakce kompetice*čas, $F=3,02$, $p<0,001$), na tvorbu květu byl vliv kompetice neprůkazný. *R. nemorosus* vytvářel poupata o něco dříve v prostředí kořenové kompetice, naopak nejpozději v prostředí plné kompetice (obr. 22).



Obr. 22. Vliv kompetice na tvorbu poupěte (komp*čas, $F=3,02$, $p<0,001$)

Růstové charakteristiky:

Porovnání mezi druhy

Délka listu:

Nebyly prokázány rozdíly v délce listu mezi druhy, průkazná byla interakce druh a čas ($F=5,19$, $p<0,001$), což se dalo očekávat. *R. auricomus* je fenologicky nejčasnější, v pokročilém létě, na rozdíl od zbývajících druhů, má tendenci k tvorbě kratších listů. Vysoce průkazný byl vliv hnojení na délku listu (interakce druh*hnojení*čas, $F=7,91$, $p<0,001$), druhy vytvářely delší listy po přidání hnojiva, ovšem každý druh reagoval odlišně.

Vysoce průkazná byla interakce druh, kompetice a čas ($F=3,36$, $p<0,001$), tzn. že druhy se lišily růstem v závislosti na kompetičních tlacích v průběhu sezóny. Odlišná je reakce druhu *R. acris*, který vytvářel výrazně kratší listy v prostředí bez kompetice.

Délka stonku:

U této kategorie byly průkazné rozdíly v délce stonku v čase ($F=16,18$, $p<0,001$), *R. auricomus* rostl dříve a stejně jako u délky listu, *R. auricomus* již nerostl v létě, kdežto ostatní druhy stále rostly.

Stejně jako u listu, průkazný byl i vliv rozdílných úrovní kompetice na délku stonku ($F=4,43$, $p<0,001$), nejkratší stonky byly v prostředí bez kompetice, nejdelší v kořenové kompetici. Průkazná byla interakce druh, hnojení a čas ($F=1,82$, $p<0,05$), tzn. že druhy reagovaly rozdílně na hnojení v průběhu sezóny: *R. acris* reagoval výrazněji na hnojení, měl daleko větší přírůstek stonku po přihnojení než zbývající druhy.

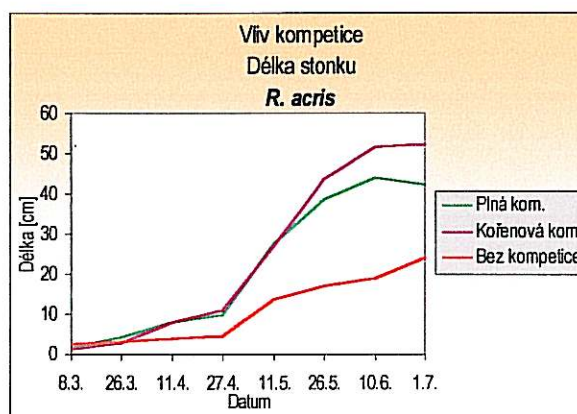
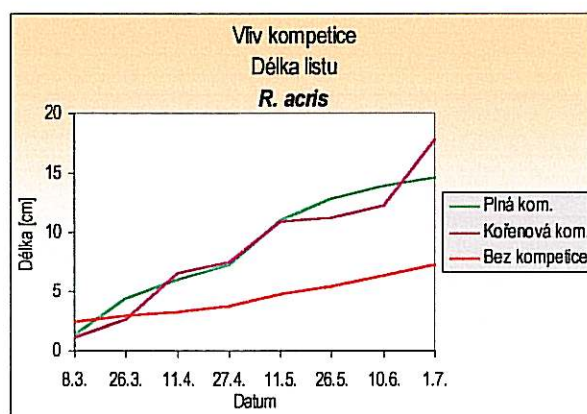
Také interakce druh, kompetice a čas byla vysoce průkazná ($F=4,94$, $p<0,001$), tzn. že druhy reagovaly různě na kompetiční úrovni během sezóny.

Přehled druhů

***Ranunculus acris*:**

Přidání hnojiva mělo vliv na vyšší růst listů u *R. acris* (interakce hnojeno*čas, $F=2,38$, $p<0,05$), stejně tak mělo vliv i na délku stonku (interakce hnojeno*čas, $F=4,12$, $p<0,001$).

V obou případech po přidání hnojiva byl patrný větší růst. U tohoto druhu byl také průkazný vliv rozdílných kompetičních úrovní na délku listu (interakce kompetice*čas, $F=4,33$, $p<0,001$) i stonku (interakce kompetice*čas, $F=6,96$, $p<0,001$).



Obr. 23. Vliv kompetice na délku listu (komp.*čas, $F=4,33$, $p<0,001$) Obr. 24. Vliv kompetice na délku stonku (komp.*čas, $F=6,96$, $p<0,001$)

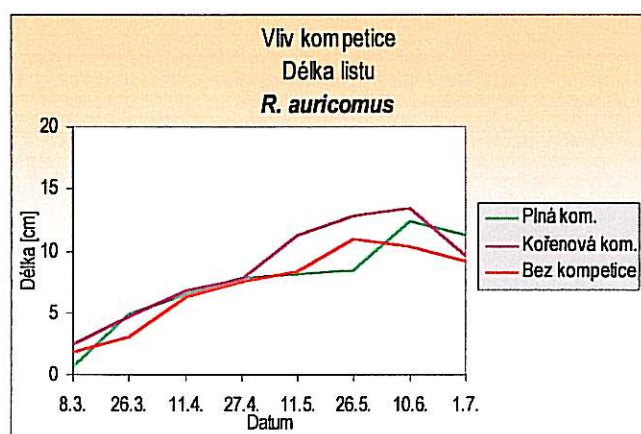
Z obrázků 23 a 24 je patrné, že *R. acris* vytvářel nejkratší listy i stonky v prostředí bez kompetice. Nejdelší listy i stonky vytvářel v prostředí kořenové kompetice.

Ranunculus auricomus:

Také u tohoto druhu byl průkazný efekt hnojení na délku listu (hnojení, $F=17,78$, $p<0,0001$, interakce hnojení*čas, $F=5,91$, $p<0,001$), naopak nebyl průkazný na délku stonku.

R. auricomus vytvářel delší listy po přidání hnojiva.

Vliv rozdílných kompetičních úrovní byl průkazný u délky listu (obr. 25, interakce kompetice*čas, $F=2,16$, $p<0,05$), nebyl průkazný u délky stonku. *R. auricomus* vytvářel delší listy v prostředí kořenové kompetice než v ostatních úrovních kompetice.



Obr. 25. Vliv kompetice na délku listu (komp.*čas, $F=2,16$, $p<0,05$)

Ranunculus nemorosus:

U tohoto druhu byl průkazný vliv hnojení na délku listu (interakce hnojení*čas, $F=3,05$, $p<0,005$,) i na délku stonku (interakce hnojení*čas, $F=2,54$, $p<0,05$). *R. nemorosus* vytvářel delší listy i stonky v úživnějším prostředí. U *R. nemorosus* nebyl prokázán vliv rozdílných kompetičních úrovní ani u délky nejdelšího listu ani u délky stonku.

Shrnutí reakcí sledovaných druhů v sezónách 2000 a 2001

Porovnáme-li reakce sledovaných druhů v obou sezónách (viz tabulka 1), můžeme sledovat celkem konzistentní reakci fenologií vytváření poupát i květů na odlišné úrovně kompetice. Naproti tomu zvýšené množství živin v půdě nemělo výrazný vliv na dobu vytváření poupát či květů. Zvýšeným růstem listů po přidání živin zkoumané druhy reagovaly v obou sezónách. V obou sezónách také druhy reagovaly na odlišné úrovně kompetice.

Tabulka 1: Porovnání interakcí jednotlivých druhů v sezónách 2000 a 2001.

(NS: $p > 0,05$; * : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$)

		<i>Ranunculus acris</i>		<i>Ranunculus auricomus</i>		<i>Ranunculus nemorosus</i>	
Kritérium	Interakce	2000	2001	2000	2001	2000	2001
Poupě	hnojení*čas	NS	***	NS	NS	NS	NS
	kompetice*čas	NS	*	NS	***	***	***
	hnojení*komp.*čas	NS	NS	NS	NS	NS	*
Květ	hnojení*čas	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	kompetice*čas	**	***	***	***	NS	NS
	hnojení*komp.*čas	NS	NS	NS	NS	NS	***
List	hnojení*čas	NS	*	*	***	*	**
	kompetice*čas	*	***	NS	*	***	NS
	hnojení*komp.*čas	**	NS	NS	NS	**	NS
Stonek	hnojení*čas	NS	***	NS	NS	NS	*
	kompetice*čas	*	***	***	NS	NS	NS
	hnojení*komp.*čas	*	NS	*	NS	*	NS

Diskuse

V této práci byla sledována fenologie druhů, jejich reakce na rozdílné hladiny živin a kompetice. Porovnáme-li doby kvetení jednotlivých druhů, byl v tomto experimentu nejčasnější *R. auricomus*, u kterého vrcholila doba kvetení v půli května, *R. acris* i *R. nemorosus* nejvíce kvetly zhruba ve stejné době v půli června.

Vliv hnojení

Vlivem hnojení resp. vlivem zvýšené hladiny některých živin na fenologii druhů se zabývalo několik studií. Conover a Poole (1988, ^{Conover & Howley} 1995) se zabývali efektem N a K na množství květů vytvářenými několika hybridy rodu *Anthurium*. V této studii rostliny po přidání živin snížily tvorbu květů až o třetinu. Thies et al. (1995) měřili dobu tvoření květu u *Phaesolus vulgaris*. Po přidání N vytvářely rostliny květy v porovnání s kontrolou déle. V této studii byl vliv hnojení na vytváření pupat či květů pozorován u *R. acris*, který vytvářel pupata dříve a zároveň kvetlo větší procento jedinců v hnojeném prostředí. Jeho reakce na hnojení se zdá být v souladu s tím, že tento pryskyřník obvykle zasahuje i do prostředí s vyšším obsahem živin v půdě (Sarukhán & Harper 1973). U zbývajících druhů nebyl vliv na vytváření květů průkazný, ovšem z obrázků 14 a 15 můžeme usuzovat, že se procento individuí druhu *R. nemorosus* s poupětem po přihnojení naopak snižovalo. Tento druh v porovnání s *R. acris* vyhledává prostředí s nižší úživností.

Vliv kompetice

Při simulování podmínek růstu bez kompetice může docházet k ovlivnění prostředí zásahem natolik, že se projeví negativně na růst rostlin (Suding 2001). Výsledky prací zabývajících se vlivem kořenové konkurence na rostliny se liší ve svých výsledcích. Špačková (1998) sledovala vliv kompetice na růst druhu *Succisa pratensis*. Ve své práci prokázala pozitivní

efekt odstranění veškeré kompetice na tento druh. Martiho studie (1994) prokázala pozitivní efekt prostředí bez kompetice na některé sledované druhy. Naopak v mém experimentu sledované druhy nereagovaly pozitivně na odstranění veškeré vegetace. Rozdílné mohutnosti druhů mohou vysvětlovat odlišné reakce na prostředí bez okolní vegetace. Mohutnější druhy, ke kterým můžeme řadit i druh *Succisa pratensis*, nejsou ovlivňovány vysycháním svrchních vrstev půdy v takové míře jako drobnější druhy rostlin.

V této studii z hlediska reprodukční úspěšnosti mělo největší efekt odstranění prýtové kompetice na druhy *R. acris* a *R. nemorosus*, na odstranění veškeré kompetice tyto druhy reagovaly méně výrazně. Z vyhodnocených dat je patrné, že v prostředí s plnou kompeticí (květy vytvářelo nejmenší procento jedinců druhů *R. acris* a *R. nemorosus*, zároveň je tyto druhy vytvářely nejpozději.

R. auricomus reagoval odlišně. U tohoto druhu byl naopak sledován významnější efekt odstranění veškeré kompetice v porovnání s konkurencí prýtovou. Pozitivní reakce na odstranění veškeré vegetace může souviset s tím, že tento pryskyřník je ze sledovaných druhů fenologicky nejčasnější a proto se nestačil projevit negativní efekt vysychání půdy v prostředí bez kompetice.

Tyto výsledky se shodují i se závěry prací zabývajících se vlivem kompetice okolních rostlin na vytváření květů a plodů (např. Buchanan et al., 1980, Watkinson 1981). Jejich výsledky ukázaly, že se stoupající hustotou okolních kompetitorů se snižovalo množství květů i semen sledovaných druhů.

Růstové charakteristiky

Vliv hnojení

Tilman (1987, 1990) zjišťuje, že v prostředí s omezenými zdroji jsou kompetičně úspěšnější ty druhy, které mají větší schopnost využít právě omezených zdrojů.

Pokud předpokládáme, že v půdě jsou živiny jako je dusík, fosfor a draslík ve formě iontů pro rostliny v omezeném množství, můžeme sledovat, jak rostliny reagovaly po přidání těchto látek. Přitom úspěšnost s jakou jsou jednotlivé druhy schopny tyto látky využít, může být brána jako jedna z jejich kompetičních schopností. V této studii reagovaly všechny tři sledované druhy na zvýšení hladiny živin v půdě (přidáno N, P a K) zvýšeným růstem listů i stonku, vyjma *R. auricomus*, u kterého nebyl průkazný vliv hnojení na délku stonku. Z výsledků lze usuzovat, že *R. acris* a *R. nemorosus* byly podobně úspěšné v získávání a využívání živin z půdy, *R. auricomus* na hnojení reagoval méně výrazně.

Kompetice, vliv hnojení

Tato studie neprokázala jednoznačný vliv hnojení na rozdílné úrovně kompetice. Pokusy Wilsona a Tilmana (1993) na třech druzích trav ukázaly, že v jejich případě byl v původních podmínkách růst limitován kořenovou kompeticí, v hnojené části experimentu se prokázal vliv kořenové i nadzemní kompetice, tedy po zvýšení množství živin v půdě významně vzrostl vliv nadzemní kompetice. V tomto experimentu byl posun kompetice po přihnojení pozorován u *R. acris*, *R. auricomus* a *R. nemorosus* a v sezóně 2000, kdy bylo použito větší množství hnojiva (10g oproti 4g v roce 2001), v roce 2001 nebyl posun kompetice pozorován, druhy reagovaly ve všech zásazích podobně. Tyto reakce mohou souviset s množstvím použitého hnojiva, kdy vliv prýtové kompetice byl patrný až při vyšším množství živin v půdě, tedy posun k prýtové kompetici nebyl významný do určitého množství živin v půdě.

Vliv rozdílných úrovní kompetice na růst rostlin

V této práci byl prokázán vliv změněných kompetičních úrovní na růst sledovaných rostlin. Na snížení konkurence okolní vegetace nejvýrazněji reagoval *R. acris*, který v obou sezónách vytvářel nejkratší listy i stonek v prostředí s úplnou absencí okolní vegetace, nejdelší listy naopak vytvářel v prostředí s kompeticí kořenovou (obr. 7, 8, 20 a 21).

R. auricomus vytvářel nejdelší listy v prostředí s kořenovou kompeticí a v prostředí s úplnou kompeticí i v prostředí bez kompetice měl listy zhruba stejně dlouhé (obr. 22). *R. nemorosus* vytvářel nejdelší listy v prostředí kořenové kompetice v roce 2000, v roce 2001 nebyly rozdíly v délce listů ani stonku průkazné. Je patrné, že na odstranění prýtové kompetice pozitivně reagovaly všechny sledované druhy zvýšeným růstem listů nebo stonků. Naopak na odstranění veškeré kompetice druhy buď nereagovaly [*R. nemorosus* a *R. auricomus* (sezóna 2001)], nebo reagovaly menším růstem (*R. acris*). Odpověď rostlin na odstranění veškeré kompetice můžeme nejspíše vysvětlit negativním vlivem zásahu. Při vytváření prostředí bez kompetitorů dochází k odstranění nejen kořenového systému okolních kompetitorů, ale také ke změně jiných biotických a abiotických faktorů. V takto vzniklém prostředí se může změnit vodní režim, teplota, pH půdy, ale také mohou chybět někteří herbivoři či mutualisti. Tyto změny mohou mít velký vliv na růst rostlin v tomto prostředí (Aarssen & Epp 1990, McPhee & Aarssen 2000, Suding 2001).

Shrnutí

Je patrné, že pro sledované druhy byl vliv hnojení a okolních rostlin významný. V této studii se jevil jako konkurenčně nejslabší druh *R. auricomus* (nejvíce reagoval na odlišné kompetice a proto ho můžeme považovat za kompetičně nejvíce ovlivňovaného), který ovšem během evoluce posunul své vegetační období na brzké jaro a díky tomu se z části vyhnul vlivům okolní vegetace. *R. acris* a *R. nemorosus* se zdají být stejně silní kompetitoři. Vezmeme-li v úvahu kvetoucí procento populací jednotlivých druhů, zdá se být *R. nemorosus* úspěšnější v původním oligotrofním prostředí louky, kdy květy vytváří větší procento jedinců oproti druhu *R. acris*, u kterého naopak kvetlo větší procento jedinců v prostředí s vyšším obsahem živin v půdě.

Rozdílné reakce jednotlivých druhů na hnojení nebo na odlišné úrovně kompetice či na vzájemné interakce těchto dvou faktorů podporují myšlenku diferenciacie nik, kdy heterogenita prostředí je jedním z faktorů umožňujících koexistenci druhů (Hutchinson

1959, 1961). Z výše popsaných reakcí můžeme usuzovat, že druhy jsou schopny využívat heterogenity prostředí, mohou úspěšně obsazovat místa s vyšším obsahem živin v půdě či místa s nižšími kompetičními tlaky, zároveň je každý ze sledovaných druhů charakterizován odlišnými nároky na jednotlivé výše popsané faktory.

Jelikož byl pokus započat v dubnu roku 2000, mohou být některé rozdílné reakce rostlin na zásahy vysvětleny tím, že v první sezóně nestačily druhy reagovat na některé zásahy, zejména *R. auricomus*, který byl v dubnu již ve pokročilé vegetační aktivitě.

Závěr

- V této práci byl prokázán rozdíl ve fenologii sledovaných druhů.
- Zvýšené množství živin v půdě zvýšilo procento kvetoucích jedinců druhu *R. acris*.
- U druhů *R. acris* a *R. nemorosus* odstranění kompetice urychlilo dobu kvetení.
- V sezóně 2000 byl vliv kompetice průkazně ovlivněn hladinou živin.
- Konkurenčně nejslabší ze sledovaných druhů se jevil *R. auricomus*, *R. nemorosus* byl kompetičně nejodolnější v podmínkách nehnojené louky, po přihnojení se jevil jako kompetičně nejodolnější *R. acris*.

Poděkování

Mé největší dík patří J.Š. Lepšovi, bez kterého by tato práce nemohla vzniknout. Děkuji mu za jeho vstřícnost, důvěru i ochotu a hlavně za jeho pomoc při zakládání a řešení tohoto experimentu. Za velmi cenné rady a podněty, které mi byly inspirací nejen pro tuto práci, děkuji Janě Martínkové a Stanislavu Mihulkovi. Za finanční podporu této práce vděčím těmto grantům: GAČR 206/99/0889, FRVŠ 782/2001 a 1284/2002.

- ✓ **Aarssen L. W. & Epp G. A.** (1990): Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. Veg. Sci.* 1: 13-30.
- ✓ **Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R.** (1990): Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell, Oxford.
- ✓ **Buchanan G. A., Crowley R. H., Street J. E. & McGuire J. A.** (1980): Competition of sicklepod (*Cassia obtusifolia*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) with cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Sci.* 28: 258-262.
- ✓ **Conover C.A. & Poole R.T.** (1988): Flowering crops for foliage growers. *CFREC-Apopka Research Report* RH-88-9.
http://www.ifas.ufl.edu/~apkweb/cfrec/rh_96_8.htm
- ✓ **Conover C.A. & Henny R.J.** (1995): Effects of nitrogen and potassium fertilization ratios on growth and flowering of three *Anthurium* hybrids. *CFREC Apopka Research Report* RH-95-2. http://www.ifas.ufl.edu/~apkweb/cfrec/rh_96_8.htm
- ✓ **Eriksson O.** (1993): The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- ✓ **Griess D. & Rech J.** (1997): Diagnosis of acute poisoning by Ranunculi in horses. *Revue de Medicine Veterinaire*,
<http://www.medvet.umontreal.ca/biblio/revue.html>
- ✓ **Groves R.H. & Williams J.D.** (1975): Growth of skeleton weed (*Chondrilla juncea* L.) as affected by growth of subterranean clover (*Trifolium subteraneum* L.) and infection by *Puccinia chondrilla* Bubak et syd. *Austral. J. Agric. Res.* 26: 975-983.
- ✓ **Grubb P.J.** (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- ✓ **Hutchinson G.E.** (1959): Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145-159.
- ✓ **Hutchinson G.E.** (1961): The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137-145.
- ✓ **Křisa B.** (1988) *Ranunculus*. In: Hejný S. & Slavík B. [eds]: Květena České socialistické republiky 1. *Academia, Praha*. pp. 425-446.

- ✓ **Lepš J.** (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230.
- ✓ **Mahdi A., Law R. & Willis, A.J.** (1989): Large niche overlaps among coexisting plant species in limestone grassland community. *J.Ecol.* 77:386-400.
- ✓ **Marti R.** (1994): Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistence von stellen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen - Halbtrockenrasen. Stiftung Rübel, Zurich.
- ✓ **McPhee Ch. S. & Aarssen L. W.** (2001): The separation of above- and below-ground competition in plants. A review and critique of methodology. *Plant Ecol.* 152: 119-136.
- ✓ **Musilová Z.** (1997): Vliv konkurence a hnojení na druhy *Ranunculus auricomus*, *R. acris* a *R. nemorosus*. Bakalářská práce J.U. Č. Budějovice [deponováno v Knihovně AVČR a BF JU, Č. Budějovice].
- ✓ **Novák A.** (1958): Farmaceutická botanika. SZN, Praha.
- ✓ **Sarukhán J. & Harper J.L.** (1973): Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J.Ecol.* 61: 675-716.
- ✓ **Slavíková J.** (1986): Ekologie rostlin. SPN, Praha.
- ✓ **Suding K.N.** (2001): The effects of gap creation on competitive interactions: separating changes in overall intensity from relative rankings. *Oikos* 94:219-227.
- ✓ **Špačková I.** (1998): Community and individual level consequences of competition in an oligotrophic wet meadow: two manipulative experiments. Magisterská práce J.U. Č. Budějovice [deponováno v Knihovně AVČR a BF JU, Č. Budějovice]
- ✓ **Thies J.E., Singleton P.W. & Bohlool, B.B.** (1995): Phenology, growth and yield of field-grown soybean and bush bean as a function of varying modes of N nutrition. *Soil Biol. Biochem.* 27:575-583.
- ✓ **Tilman D.** (1982): Resource competition and community structure. *Princeton Univ. Press, Princeton.*
- ✓ **Tilman D.** (1987): Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol. Monogr.* 57:189-214.

asi chybí v textu!

- ✓ **Tilman D.** (1990): Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.
- ✓ **Tilman D.** (1994): Competition and biodiversity in grassland. *Ecology* 75:2-16.
- ✓ **Titus J.H. & Lepš J.** (2000): The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *Amer. J. Bot.* 87:392-401.
- ✓ **Watkinson A. R.** (1981): Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago*. *J. Appl. Ecol.* 18: 967-976
- ✓ **Wilson J.B.** (1988): Shoot competition and root competition. *J. Appl. Ecol.* 25: 279-296.
- ✓ **Wilson S.D. & Tilman D.** (1993): Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- ✓ **Zobel M.** (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* 12: 266-269.

