

JIHOČESKÁ UNIVERZITA, BIOLOGICKÁ FAKULTA

MAGISTERSKÁ PRÁCE

**Vliv kompetice a živin na růst tří blízce  
příbuzných druhů pryskyřníků  
(*Ranunculus*)**

Vít Latzel

Vedoucí práce: Prof. Jan Š. Lepš



České Budějovice 2004



Vliv kompetice a živin na růst tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků  
(*Ranunculus*)

The influence of competition and nutrients on the growth of three closely  
related *Ranunculus* species

Master Thesis

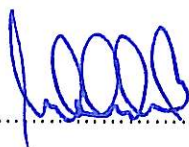
### Annotation

I have compared three closely related *Ranunculus* species co-occurring in an oligotrophic wet meadow. The species differ in their phenology and response to various nutrient levels and competition modes. According to the phytosociological survey the buttercups have various demands on ecological characteristics of the focused locality.

I have compared response of *R. acris* to different competition modes in a greenhouse experiment. Moreover I have compared some of the most common methods for simulating different competition modes (one to each other) and found out that the methods simulating the same competition modes do not yield to the same results.

Tuto práci jsem vypracoval samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích dne 23. dubna 2004



.....

## Obsah

|   |    |
|---|----|
| Úvod.....                                     | 1  |
| Materiál a metody.....                        | 4  |
| Studované druhy.....                          | 4  |
| Studovaná lokalita.....                       | 5  |
| Terénní experiment.....                       | 5  |
| Sběr dat.....                                 | 6  |
| Statistické vyhodnocení.....                  | 7  |
| Fytocenologické snímkování.....               | 7  |
| Statistické vyhodnocení.....                  | 8  |
| Květináčový experiment.....                   | 8  |
| Sběr dat.....                                 | 10 |
| Statistické vyhodnocení.....                  | 10 |
| Nákresy zásahů.....                           | 11 |
| Výsledky.....                                 | 13 |
| Odp. druhů na jedn.komp.úrovně.....           | 13 |
| Přežívání rostlin.....                        | 16 |
| Vztahy druhového složení na char. prostř..... | 16 |
| Květináčový experiment.....                   | 21 |
| Přehled zkratk druhů.....                     | 25 |
| Diskuse.....                                  | 27 |
| Poděkování.....                               | 34 |
| Přehled použité literatury.....               | 35 |



## Vliv kompetice a živin na růst tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků (*Ranunculus*)

### Úvod

Jedním ze stěžejních problémů současné ekologie je vysvětlení velké druhové diverzity rostlinných společenstev (Eriksson 1993). Tímto fenoménem se zabývá mnoho prací (viz Goldberg & Barton 1992) a bylo vysloveno mnoho teorií. Například Hutchinson (1961), Grubb (1977), Tilman (1988), Mahdi et al. (1989) či Palmer (1994) se snaží najít vysvětlení vysoké druhové rozmanitosti rostlinných společenstev navzdory negativním interakcím mezi druhy. Předpokládají, že koexistující druhy se musí vyhýbat negativním efektům mezidruhové kompetice, chtějí-li se vyhnout kompetičnímu vyloučení. Mahdi et al. (1989) poukazují na to, že riziko kompetičního vyloučení lze omezit pomocí odlišných morfologií či životních strategií, nebo časově odlišným výskytem za předpokladu časového a prostorového oddělení zdrojů. Další možností, jak se vyhnout kompetičnímu vyloučení, spatřují v odlišnostech v nárocích a schopnostech druhů využít omezených zdrojů, především vody, živin a světla (Grubb 1977, Tilman 1988). Není pochyb o tom, že důležitým posláním ekologie je popsání těchto mechanismů. Jejich pochopení nám umožní lépe porozumět vztahům (nejen) v rostlinné říši, ale také nám poskytuje účinnou podporu při snahách o zachování druhové bohatosti přírody, která je bezesporu jedním z největších pokladů naší planety.

Mezi druhově velmi bohaté biotopy střední Evropy patří luční společenstva. V 1 m<sup>2</sup> lze najít více jak 60 druhů, na o něco větší ploše nebývá vzácností i množství převyšující 100 druhů (Lepš 1999). Tyto louky mají původ v lidské činnosti a lidskou činností jsou také udržovány. Proto zkoumání mechanismů těchto lokalit má nemalý význam pro jejich udržení a ochranu. Vlivem špatného managementu může dojít k degradaci a poklesu druhové bohatosti. Například vlivem rostoucí úživnosti se sice zvyšuje jejich produktivita, ale jejich druhová rozmanitost zpravidla klesá. Pokles druhové diverzity v živinami bohatších podmínkách dávají Grime (1973, 1979), Huston (1979) do souvislosti s produktivitou prostředí. Vlivem většího růstu v živinami bohatších prostředích dochází k výraznějším interakcím mezi jedinci a tudíž i míra kompetice je vysoká (Grime 1979). Naopak v méně produkčních podmínkách je růst menší a tím je i míra kompetice nižší.

Jiní autoři (Newman 1983 či Tilman 1988) předpokládají, že míra kompetice je silná i v podmínkách s nízkým obsahem půdních zdrojů, tyto podmínky jsou charakteristické silnou kořenovou kompeticí o tyto zdroje, v produkčnějších prostředích převládá kompetice o světlo. Podle této představy je intenzita kompetice velká i v méně produkčních podmínkách, v úživnějších prostředích dochází k posunu od kompetice o půdní zdroje ke kompetici o zdroje světelné (Tilman 1988, Wilson & Tilman 1993). O tom, která teorie lépe popisuje kompetiční vztahy mezi druhy, vedou biologové debaty již mnoho let. Například Wilson (1988) nebo Cahill (1999, 2002) ve svých pracích studovali interakce mezi kořenovou a nadzemní kompeticí na několika druzích rostlin a dochází k závěru, že vlastní efekt kořenové nebo nadzemní kompetice může být rozdílný, záleží jak na podmínkách prostředí tak i jednotlivých druzích (Wilson 1988).

V této práci jsem se zaměřil na porovnání ekologických charakteristik tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků (*Ranunculus acris*, *R. auricomus* a *R. nemorosus*) vyskytujících se na společné lokalitě. Právě porovnání blízce příbuzných druhů ze stejné lokality nám může poskytnout mnoho cenných informací o tom, jak se druhy liší ve svých ekologických charakteristikách a jakým způsobem koexistují (Sarukhán & Harper 1973). Porovnáním blízce příbuzných druhů se zabývají například Flegrová & Krahulec (1999) nebo Huber et al. (1998). V této práci jsem se pokusil pomocí fytoocenologického snímkování porovnat ekologické vlastnosti sledovaných druhů, popsat jejich požadavky na vlastnosti prostředí. Z vlastností prostředí mě zajímala zejména půdní vlhkost, obsah živin v půdě (volně dostupné ionty dusíku a fosforu) a také množství vytvářené nadzemní biomasy okolní vegetací ve sledovaných snímcích. Pomocí manipulativních zásahů jsem po čtyři sezóny sledoval odpovědi pryskyřníků na kompetici okolních rostlin a zvýšení hladiny živin a na vzájemné interakce těchto faktorů.

Odpovědi druhu *R. acris* na odlišné kompetiční úrovně byly také porovnány v květináčovém experimentu. Skleníkové experimenty nám oproti podmínkám terénním poskytují mnoho výhod pro pozorování rostlinných interakcí (Keddy 1989, Gibson et al. 1999). Uměle vytvořené podmínky většinou sestávají z menšího množství rostlinných druhů, tím mohou být rostliny jednodušeji uspořádány do požadovaných modelů. Při popisování rostlinných interakcí v terénních experimentech by měl být brán zřetel na heterogenní aspekty prostředí, které mnohdy do posuzování rostlinných odpovědí zakomponovat nelze. Právě v umělých podmínkách lze tyto aspekty úspěšně minimalizovat (Gibson et al. 1999). Skleníkové experimenty nepochybně trpí mnoha omezeními. Podmínky v nich se liší od přírodních a tudíž i odpovědi rostlin mohou být nepřírodné.

Proto by se porovnání interakcí mezi rostlinami měly sestávat z kombinace terénního i skleníkového experimentu (Diamond 1986).

V květináčovém experimentu jsem sledoval nejen odpovědi *R. acris* na odlišné kompetiční úrovně, ale také jsem se zaměřil na vzájemné posouzení několika přístupů používaných k separaci kořenové a nadzemní kompetice. Podle prací Aarssen & Epp (1990), McPhee & Aarssen (2001) nebo Suding (2001) trpí každá z metod separující kořenovou či nadzemní kompetici určitými problémy. Proto jsem vybral některé z nejčastěji užívaných metod vytvářejících kořenovou či nadzemní kompetici a porovnal odpovědi *R. acris* na tyto simulace. Pro vytváření konkurenčního prostředí byl vybrán *Holcus lanatus*. Tento druh tvoří jednu z dominant na sledované lokalitě a také v umělých podmínkách vykazuje dobrý růst. Pro simulaci zastínění rostlin (listová kompetice) byl přidán zástin pomocí zelené fólie. Stejná fólie byla použita k zástinu v práci autorů Macek & Lepš (2003). Součástí tohoto porovnání byl také manipulativní zásah simulující přítomnost pouze mechanické složky kořenové kompetice za použití drátěnky.

Cíle práce:

- Porovnat ekologické charakteristiky tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků.
- Pomocí fytoocenologického snímkování popsat jejich nároky na prostředí.
- Porovnat odpovědi druhu *R. acris* na kompetici v terénním a květináčovém experimentu.
- Posoudit několik přístupů používaných k vytváření odlišných kompetičních úrovní.

## Materiál a metody

### Studované druhy:

V terénní části experimentu byly sledovány tyto druhy pryskyřníků: *Ranunculus auricomus*, *R. nemorosus* a *R. acris* patřící do čeledi *Ranunculaceae*. Rod *Ranunculus* zahrnuje byliny jednoleté, dvouleté nebo vytrvalé s lodyhou většinou vzpřímenou, zřídka poléhavou nebo plazivou. Pětčetné květy bývají často rozlišeny v opadavý kalich a korunu většinou žlutě či bíle zbarvenou. Na bázi korunních lístků jsou šupinkou krytá nektaria. Gyneceum i andreceum je pomnoženo, plodem je krátce zobánkatá nažka (Křisa 1988, 1997).

#### *Ranunculus auricomus*:

Je vysoce variabilní, většinou apomiktický druh s několika desítkami poddruhů (Křisa 1988, 1997). Morfologicky se jedná o vytrvalou bylinu s přímou lodyhou od poloviny bohatě větvenou. Přízemní listy má 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.

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

#### *Ranunculus nemorosus*:

Je vytrvalá bylina s přímou, po celé délce hustě odstále chlupatou lodyhou, v horní části chudě větvenou. Přízemní listy mají čepel dlaniťe hluboce 3dílnou. 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 (Křisa 1988, 1997). Stejně jako *R. auricomus* obývá lesní světliny a louky společenstev svazů *Carpinion*, *Molinion* a podsvazu *Eu-Fagenion*.

***Ranunculus acris*:**

Vytrvalá bylina i s více než metr vysokou, od poloviny bohatě větvenou lodyhou. Přizemní listy jsou dlouze řapíkaté s čepelí 3-5 dlanitě klanou. Květy jsou jasně žluté, kališní lístky jsou ke koruně přitisklé. Nažka je okrouhle vejcovitá s přímým nebo stočeným zobánkem (Křísa 1988, 1997).

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 bazických, tak silikátových podkladech společenstev svazu *Molinio-Arrhenantheretea* a třídy *Nardo-Callunetea*.

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

**Studovaná lokalita:**

Tyto druhy jsem studoval na vlhké, druhově bohaté oligotrofní louce „Ohrazení“ 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48°57' s.š., 14°36' v.d.) s nadmořskou výškou 510 m n.m. Průměrná roční teplota se zde pohybuje mezi 7 a 8°C, průměrné roční srážky kolem 600 až 650mm. Ze tří stran je ohraničena lesem, jednou stranou sousedí s polem. Louka má mírný sklon směrem k severní straně. Do konce osmdesátých let byla pravidelně kosena jednou až dvakrát do roka. Poté zůstala neobhospodařována až do roku 1994, kdy se na ní začaly provádět experimentální měření a je znovu pravidelně kosena. Lze ji zařadit do svazu *Molinion* (z části do svazu *Violion caninae*) s dominantními druhy *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Potentilla erecta*, *Carex panicea* a další. Celkem se zde vyskytuje více jak 70 druhů vyšších rostlin (Lepš 1999), viz seznam druhů v tabulce 2.

**Terénní experiment:**

Experiment byl založen počátkem jara roku 2000, ukončen byl v létě roku 2003. Na louce bylo náhodně vybráno 90 rostlin (30 od každého druhu), minimální vzájemná vzdálenost byla 1 m. Každá rostlina byla zařazena do jedné ze dvou hladin živin v půdě: polovina rostla v původním oligotrofním prostředí, k

polovině bylo přidáno v první sezóně 10 g, v každé další sezóně 4 g průmyslového hnojiva NPK o obsahu 12% N ( $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ), 19% P ( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) a 19% K ( $\text{K}_2\text{O}$ ).

Dále byly tyto rostliny zařazeny do několika úrovní kompetice pomocí manipulativních zásahů v okolní vegetaci. Vždy pět a pět (hnojeno/nehnojeno) rostlin jednotlivých druhů rostlo v prostředí (1) s plnou kompeticí, v prostředí (2) s odstraněnými prýty okolní vegetace, dále jen kořenová kompetice a v prostředí (3) bez kompetice.

1. Pro sledování rostlin v podmínkách s plnou kompeticí byly rostliny ponechány v původním prostředí bez zásahu do okolní vegetace.
2. Kořenovou kompeticí jsem simuloval pravidelným kosením okolní vegetace kolem sledovaných rostlin v okruhu o průměru 40 cm.
3. Prostředí bez kompetice bylo vytvořeno úplným vypletím okolní vegetace o průměru cca 40 cm. Takto vzniklá ploška byla izolována zasunutým rukávem z geotextilie do zhruba 40 cm hloubky. Tato vodopropustná textilie bránila prorostu okolních kořenů vegetace, ale nebránila prostupu vody ani látek v ní rozpuštěných.

### **Sběr dat:**

Měření růstových vlastností a určení fenologické fáze na lokalitě Ohrazení bylo prováděno pravidelně v sezónách 2000 až 2003. Opakovaně jsem zaznamenával délku nejdelšího listu, délku stonku a v sezónách 2000 a 2001 i fenologickou fázi rostlin (zaznamenával jsem přítomnost poupěte a květu, pokud rostlina kvetla, nezaznamenával jsem výskyt poupěte).

V létě 2003 byl pokus ukončen, v červenci byly rostliny odebrány a určena celková biomasa sledovaných druhů (sušeno při 80°C, 24 hodin).

### **Statistické vyhodnocení:**

Statistické zpracování dat z naměření růstových vlastností jednotlivých druhů v rozdílných zásazích bylo provedeno programovým balíkem Statistika, použita byla metoda ANOVA, model opakovaných pozorování (Repeated measurements). Vyhodnocení výsledků z odebrané biomasy jednotlivých druhů bylo provedeno metodou analýzy variance (ANOVA).

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 normálního rozdělení. Toto je třeba mít na zřeteli při interpretování výsledků.

### **Fytocenologické snímkování:**

V červenci 2003 bylo na lokalitě Ohrazení vyznačeno 49 čtverců o velikosti 1 m<sup>2</sup>. Tyto čtverce byly rozvrženy napříč loukou v pěti řadách tak, aby pokryly co největší oblast sledované lokality. V každém čtverci bylo odhadnuto procentuální zastoupení (pokryvnost) všech druhů vyšších rostlin. Pokud byl ve čtverci jeden ze studovaných druhů pryskyřníků, měřil jsem počet dospělých jedinců, délku listu a stonku každého dospělého jedince a množství semenáčků jednotlivých druhů. Počty semenáčků byly odhadnuty a zařazeny do 4. kategorií: kat. 1 (1-5 semenáčků/m<sup>2</sup>), kat. 2 (5-20 semenáčků/m<sup>2</sup>), kat. 3 (20-50 semenáčků/m<sup>2</sup>) a kategorie 4 (50 a více semenáčků/m<sup>2</sup>). Z každého čtverce byly půdní sondou odebrány 3 vzorky zeminy, které byly následně promíchány. Ze středu každého čtverce byla odebrána nadzemní biomasa porostu o půdorysu 10 x 10 cm. Z odebrané půdy bylo v laboratoři katedry Ekologie na BF JU analýzou určeno množství volného fosforu (P asociovaný s železitými a hlinitými oxidy vyloužený v oxalátovém prostředí; Wolf & Baker 1990), volného dusíku (nitráty, nitrity a amonné ionty podle normy ISO/DIS 14 256-1) a půdní vlhkost.



### Statistické vyhodnocení:

Vztahy mezi výskytem studovaných pryskyřníků a druhové skladby sledované lokality a obsahem živin v půdě, půdní vlhkosti a množství nadzemní biomasy byly vyhodnoceny metodou přímé gradientové analýzy programovým balíkem CANOCO. Použil jsem standardizaci po snímcích, proto jsem si mohl dovolit použít biomasu jako odhad produktivity jako nezávislou proměnnou. Vzhledem k malé heterogenitě sledovaných čtverců byla použita metoda lineární odpovědi RDA. Tato metoda byla také použita pro vyhodnocení vztahů mezi množstvím semenáčků sledovaných druhů a druhovým složením společenstva. RDA analýza byla použita k testování závislosti mezi druhovým složením snímků na lokalitě Ohrazení a délkou listu a stonku porovnávaných druhů. Byla užita tzv. Reversní analýza, kdy byly charakteristiky druhů (délka listu a stonku, množství semenáčků) použity jako vysvětlující proměnné. Statistická významnost jednotlivých porovnání byla testována Monte Carlo permutačním testem s 499. permutacemi pro první dvě kanonické osy. K vizualizaci dat byl použit program CANODRAW.

### Květináčový experiment:

Pokus v jednoduchém růstovém zařízení byl založen 10. listopadu 2003, ukončen byl 31. ledna 2004. Pro pozorování růstových vlastností byl zvolen pouze druh *Ranunculus acris*. Tento druh je ze sledovaných pryskyřníků na lokalitě Ohrazení nejčastější a kompetičně nejodolnější. Další výhodou tohoto druhu je jeho snadné pěstování, zejména jeho až 98%ní klíčivost (*R. auricomus* se opakovaně nedařilo vyklíčit a *R. nemorosus* v sezóně 2003 vytvářel jen velmi málo semen).

Jako zdroj světla byly použity 3 výbojky, každá o výkonu 150 W, doba svícení byla 12 hodin. Teplota byla regulována, přes den byla udržována na 24°C, v noci na 19°C.

Jednotlivé kompetiční úrovně byly simulovány různými manipulačními zásahy:

#### 1. Prostředí s kořenovou kompeticí:

1a. Okolo pryskyřníku bylo vysázeno 10 semenáčků druhu *Holcus lanatus* (jedná se o jednu z dominant na lokalitě Ohrazení, zde byla také semena sesbírána). Nadzemní partie této trávy byly odkláněny od sledované rostliny, čímž byla vyloučena nadzemní kompetice mezi těmito druhy. Dále je tento zásah označován zkratkou Kořen. odklon. (viz obr. 1f).



1b. Stejně jako v předchozím případě bylo kolem sledované rostliny vyseto 10 semenáčků *H. lanatus*, stonek byl ovšem pravidelně stříhán ve výšce zhruba 4 cm. Tento zásah je dále označován zkratkou Kořen. stříh. (viz obr. 1d).

1c. Semenáček *R. acris* byl vsazen do dvakrát přehnuté drátěnky na nádobí vyrobené z PVC. Toto prostředí simulovalo mechanickou složku kořenové kompetice mezi rostlinami. Dále jsou tyto podmínky označovány zkratkou Kořen. drát. (viz obr. 1e).

## 2. Prostředí s nadzemní kompeticí:

2a. Rostliny *R. acris* byly zasazeny do válce z PVC fólie, kolem nichž bylo opět vysázeno 10 jedinců druhu *Holcus lanatus*. Fólie zabraňovala kontaktu kořenového systému mezi druhy, nebránila však kontaktu nadzemních částí rostlin. V tomto prostředí mohly být rostliny negativně ovlivněny zmenšeným prostorem pro jejich kořenový systém. Tento pokus trval necelé tři měsíce a kořenový systém rostlin nebyl ještě tak mohutný, aby se zmenšený prostor pro kořeny významně projevil na růst sledovaných jedinců. Tento zásah je dále označován zkratkou List. (viz obr. 1h).

2b. Kolem sledovaných rostlin bylo každé dva dny zapícháváno 10 čerstvě odstříhlých stonků *H. lanatus*, který byl pěstován za stejných podmínek jako v ostatních zásazích. Dále je v textu tento zásah označován List. pích. (viz obr. 1g).

2c. Nadzemní kompetice byla simulována zastíněním shora sledované rostliny zelenou fólií. V obrázcích a textu je tento zásah uváděn zkratkou List. fol. (viz obr. 1c). Tato fólie redukovala fotonový tok na 44% a poměr red/far na 31% původního záření (Macek & Lepš 2003). Kompletní spektrální charakteristiky této fólie jsou v obrázku 2 v práci Skálová & Krahulec (1992).

## 3. Plně kompetiční prostředí:

3a. Kolem sledované rostliny bylo vysázeno 10 jedinců *H. lanatus*. V obrázcích a textu je dále pod označením Plná. (viz obr. 1a).

3b. Rostliny byly vsazeny do drátěnky a kolem nich byly každé dva dny zapíchávány stonky *H. lanatus*. V obrázcích je pro tento zásah používáno označení Plná pích. (viz obr. 1b).

3c. Sledované rostliny byly vsazeny do drátěnky a zastíněny shora zelenou fólií. Dále jen jako Plná fol. (viz obr. 1c).

#### 4. Prostředí bez kompetice:

Sledované pryskyřníky rostly v květináčích bez dalších manipulací. Pro toto prostředí je dále užívána zkratka Bez. (viz obr. 1k).

Každá úroveň byla provedena ve 4. opakování.

Rostliny *R. acris* i *H. lanatus* byly předpěstovány na Petriho miskách, byly ošetřeny proti plísním slabým roztokem  $\text{KMnO}_4$  a po 10ti dnech vsazeny do květináčů o průměru 20 cm. Pro zajištění stejné hladiny živin ve všech zásazích byl jako růstový substrát zvolen písek. Do každého květináče byla přidána jedna univerzální hnojivová tyčinka od výrobce Nohelgarden o složení 10% N ( $\text{NO}_2^-$  a  $\text{NH}_4^+$ ), 4% P ( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) a 6% K ( $\text{K}_2\text{O}$ ). Každé 4 dny byly rostliny zalévány.

#### **Sběr dat:**

Jednou týdně byla měřena délka listu, šířka listu a počet listů každé rostliny, po ukončení pokusu byla zvážena podzemní a nadzemní sušina všech rostlin (sušeno při 80°C, 24 hodin).

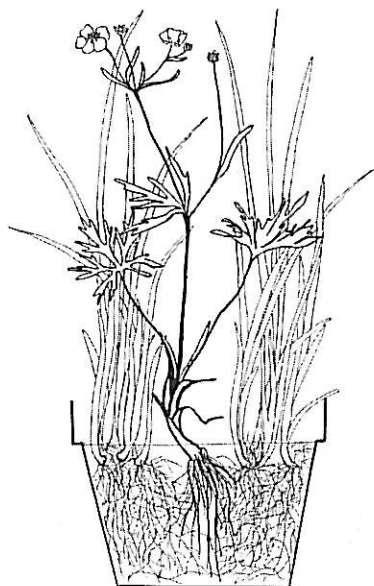
.

#### **Statistické vyhodnocení:**

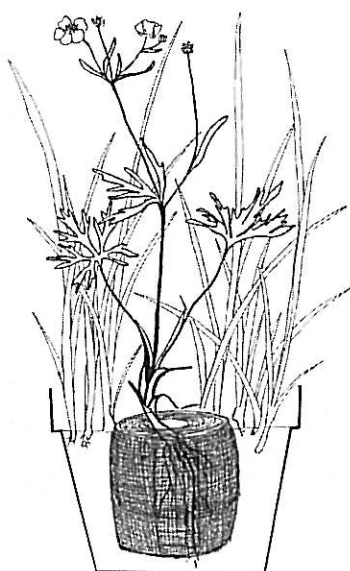
Veškeré statistické vyhodnocení květináčového experimentu bylo provedeno za pomoci analýzy variance v programovém balíku Statistica. Metodou ANOVA Repeated Measurements byly porovnány jednotlivé růstové charakteristiky (délka a šířka listu, počet listů každé rostliny) a poměry délka/šířka listu (tento poměr dobře vystihuje listový tvar). Metoda ANOVA byla také použita na porovnání biomasy. Hmotnosti nadzemní i podzemní biomasy byly transformovány logaritmicou funkcí. Pro porovnání zásahů mezi sebou byla použita metoda plánovaných porovnání, Planned Comparisons, s použitím kontrastů. Nebyla použita Bonferonniho korekce, proto při porovnávání více faktorů mezi sebou dochází k výraznému poklesu síly testu, zvyšuje se pravděpodobnost, že uděláme chybu 2. druhu. Protože se jedná i o porovnání metod, které mají teoreticky simulovat týž proces, je chyba 2. druhu zvlášť nebezpečná. Uvádím však přímo dosažené hladiny významnosti, takže je jasné, která porovnání by byla průkazná i po jejím použití.

Obrázek 1: Nákrasy zásahů simulující odlišné kompetiční úrovně:

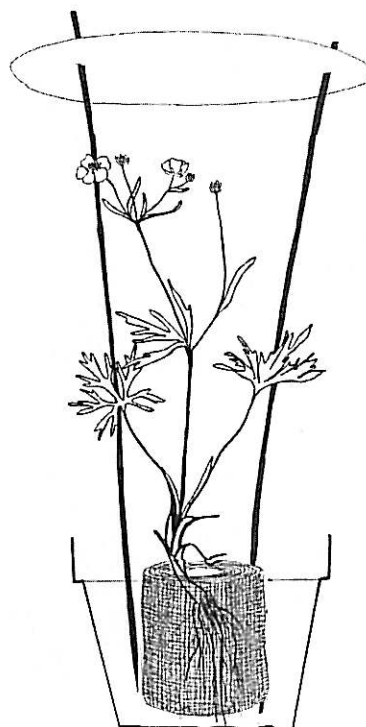
Plná kompetice:



Obr. 1a  
Plná kompetice simulovaná  
10 jedinci *H. lanatus*  
Plná

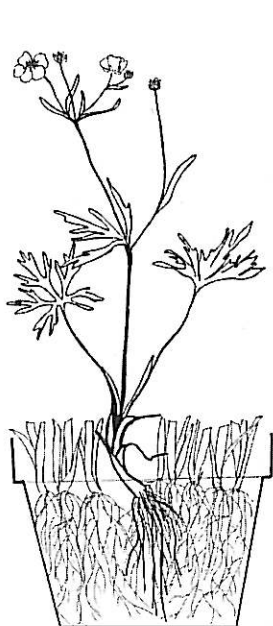


Obr. 1b  
Plná kompetice simulovaná  
zapicháváním stonků *H. lanatus* a drátěnko  
Plná pich.

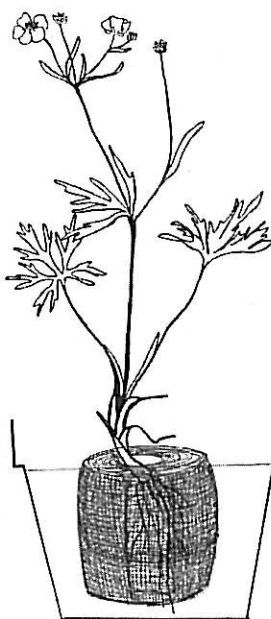


Obr. 1c  
Plná kompetice simulovaná  
zastíněním zelenou fólií a drátěnkou  
Plná fol.

Kořenová kompetice:



Obr. 1d  
Kořenová kompetice simulovaná  
zastřiháváním 10 jedinců *H. lanatus*  
Koř.střih.



Obr. 1e  
Mechanická složka kořenová kompetice  
simulovaná drátěnkou  
Koř.drát.

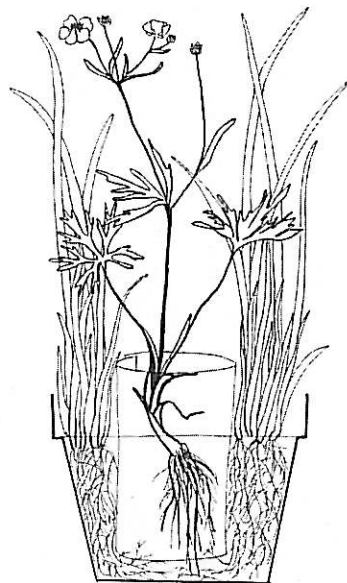


Obr. 1f  
Kořenová kompetice simulovaná  
odkláněním 10. jedinců *H. lanatus*  
Koř.odklon.

Listová kompetice:

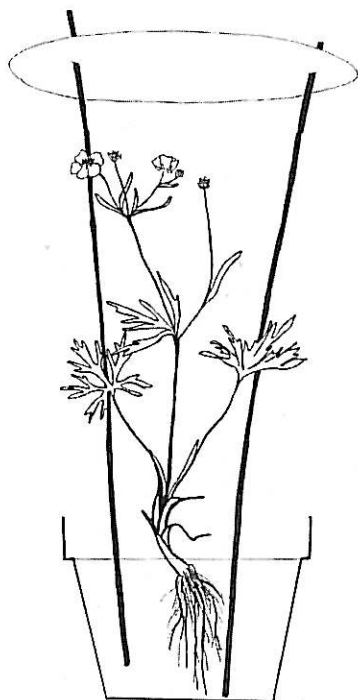


Obr. 1g  
Listová kompetice simulovaná zapicháváním  
10 stonků *H. lanatus*  
List. pích.

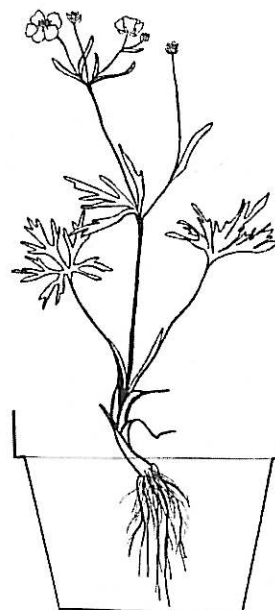


Obr. 1h  
Listová kompetice simulovaná  
izolací kořenů 10. jedinců *H. lanatus*  
List.

Bez kompetice:



Obr. 1i  
Listová kompetice simulovaná  
zastíněním *R. acris* zelenou fólií  
List. fol..



Obr. 1k  
Bez kompetice  
Bez.

Nakreslila: JANNEA

## Výsledky

### Terénní experiment:

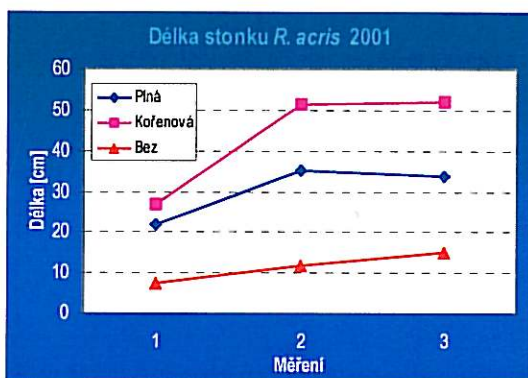
Do výsledků byla zahrnuta některá data ze sezóny 2001, která již byla prezentována v mé bakalářské práci (Latzel 2002).

### Fenologie druhů:

*Ranunculus auricomus* byl časnější, ostatní druhy pryskyřníků měly stejné fenologické fáze. Zvýšená hladina živin urychlovala tvorbu pupat u *R. acris*, naopak *R. nemorosus* vytvářel pupata dříve v původním oligotrofním prostředí, podrobnější výsledky jsou v práci Latzel (2002).

### Odpovědi druhů na rozdílné kompetiční úrovně:

#### *R. acris*:



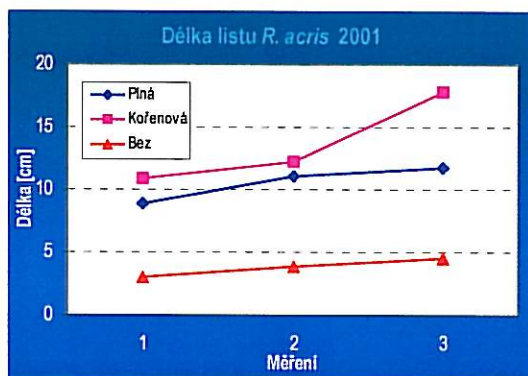
Obr. 2. Délka stonku *R. acris* v sezóně 2001 interakce kompetice\*čas,  $p=0,0003$ ,  $F=6,35$  měření 1: 9.5., 2: 28.5., 3: 15.6.

Tento pryskyřník průkazně reagoval na zvýšení množství živin v půdě rozdílným růstem listu (2001:  $p=0,038$ ,  $F=2,38$ , 2002:  $p=0,0412$ ,  $F=5,665$ ), vytvářel delší listy v úživnějším prostředí. Interakce změněné hladiny živin a kompetice nebyla u tohoto druhu průkazná.

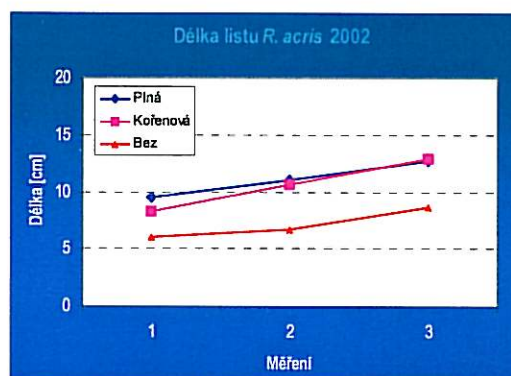
Statisticky průkazná je odpověď tohoto druhu na rozdílné kompetiční úrovně odlišnou délkou listu (interakce kompetice \* čas, 2001:  $p=0,029$ ,  $F=2,958$ , 2002:  $p=0,0327$ ,  $F=3,34$ ), nejkratší list byl zaznamenán

v prostředí bez kompetice, nejdelší v podmínkách kořenové kompetice (viz obr. 3 a 4). Odlišně také reagoval na změněné kompetiční úrovně v průběhu sezóny rozdílným růstem stonku, viz obrázek 2 (interakce kompetice \* čas, 2001:  $p=0,0003$ ,  $F=6,35$ ). Největší přírůstky listů byly zaznamenány v podmínkách kořenové kompetice.





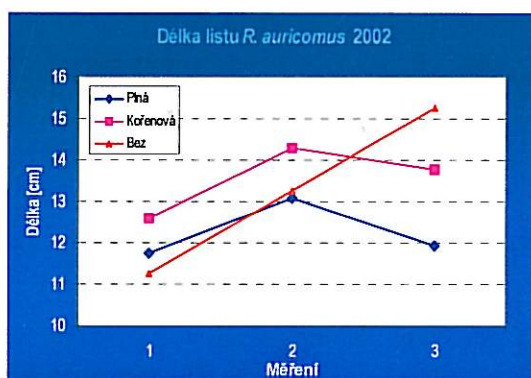
Obr. 3. Délka nejdelšího listu *R. acris* v sezóně 2001 interakce kompetice\*čas,  $p=0,029$ ,  $F=2,958$  měření 1: 9.5., 2:28.5., 3: 15.6.



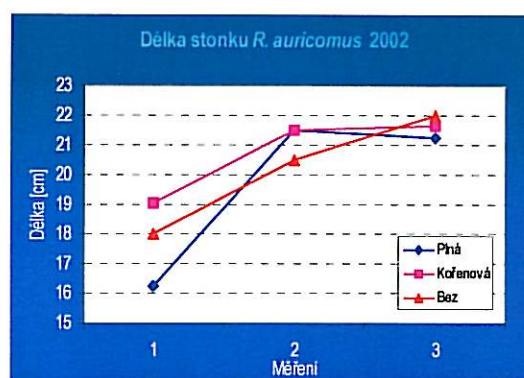
Obr. 4. Délka nejdelšího listu *R. acris* v rozdílných úrovních kompetice, interakce kompetice\*čas,  $p=0,0327$ ,  $F=3,34$ , měření 1: 10.5., 2: 30.5., 3: 17.6.

*R. auricomus*:

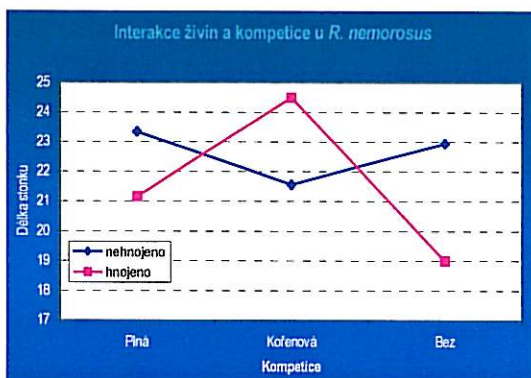
Tento druh také vytvářel delší listy po přidání hnojiva (2001:  $p=0,0001$ ,  $F=17,78$ , 2002:  $p=0,0119$ ,  $F=9,0512003$ ;  $p=0,0281$ ,  $F=9,36$ ), interakce změněné hladiny živin a kompetice nebyla statisticky průkazná. Průkazné rozdíly byly patrné v odlišných kompetičních hladinách v průběhu sezóny (2002: interakce kompetice \* čas, list:  $p=0,008$ ,  $F=6,06$ , stonek:  $p=0,0019$ ,  $F=6,061$ , viz obr. 5 a 6).



Obr. 5. Vliv odlišných úrovní kompetice na délku a nejdelšího listu u *R. auricomus*, interakce kompetice\*čas,  $p=0,008$ ,  $F=6,06$  měření 1: 10.5., 2: 30.5., 3: 17.6.



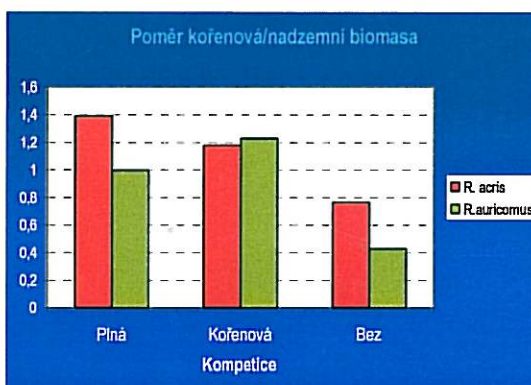
Obr. 6. Vliv odlišných úrovní kompetice na délku stonku u *R. auricomus*, interakce kompetice\*čas,  $p=0,0019$ ,  $F=6,061$ , měření 1: 10.5., 2: 30.5., 3: 17.6.

*R. nemorosus*:

Obr. 7. Délka stonku *R. nemorosus* v odlišných kompetičních úrovních v závislosti na množství živin v půdě v r. 2002,  $p=0,045$ ,  $F=4,072$

Průkazný byl vliv odlišných kompetičních úrovní na délku listu v roce 2001 ( $p=0,0088$ ,  $F=3,83$ ). Nejdelší list vytvářel v podmínkách kořenové kompetice, nejkratší v podmínkách plné kompetice. U tohoto druhu byly také statisticky průkazné rozdíly v délce stonku v odlišných úrovních kompetice v závislosti na úživnosti prostředí (interakce kompetice \* živiny, 2002:  $p=0,045$ ,  $F=4,072$ ). Během sezóny tento druh výrazněji reagoval na odstranění nadzemní kompetice v úživnějších podmínkách (viz obr. 7).

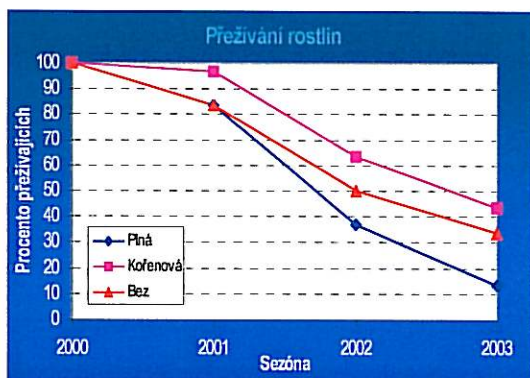
## Porovnání vytvořené biomasy:



Obr. 8. Poměr kořenová/nadzemní biomasa odlišných úrovní kompetice. *R. acris*:  $p=0,0009$ ,  $F=64,11$ , *R. auricomus*:  $p=0,043$ ,  $F=6,30$

Rozdíly ve hmotnostech vytvořené biomasy v jednotlivých kompetičních úrovních nebyly statisticky průkazné. Průkazně se lišil pouze poměr kořenové ku nadzemní biomase u *R. acris* ( $p=0,0009$ ,  $F=64,11$ ) a *R. auricomus* ( $p=0,043$ ,  $F=6,30$ ). Tyto rozdíly jsou znázorněny v obrázku 8. Oba druhy vytvářely větší množství nadzemní biomasy v porovnání s kořenovou biomasou v prostředí bez kompetice,

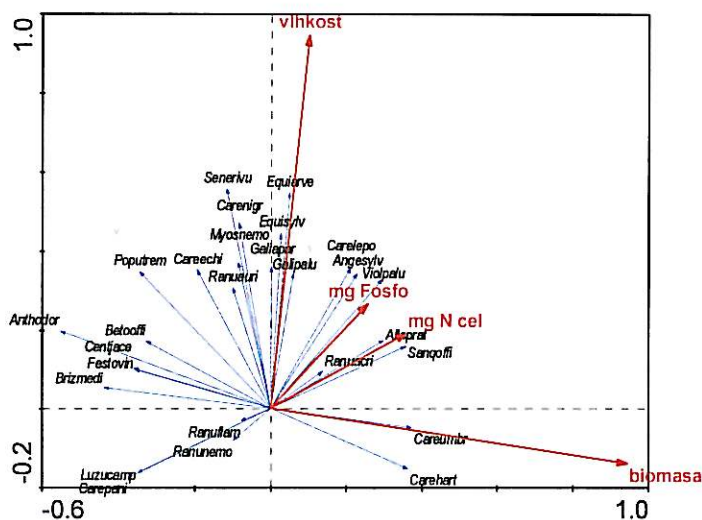
## Přežívání rostlin:



Obr. 9. Procento přežívajících jedinců v jednotlivých kompetičních úrovních,  $p=0,0258$ ,  $\chi^2=7,37$

Rozdíly v úmrtnosti mezi druhy nebyly zaznamenány. Průkazné bylo porovnání úmrtností všech sledovaných rostlin v závislosti na kompetičních úrovních ( $p=0,0258$ ,  $\chi^2=7,37$ ). Obrázek 9 znázorňuje procento přežívajících jedinců za 4 roky. Z obrázku je patrné, že nejvíce rostliny hynuly v prostředí s plnou kompeticí.

## Vztahy druhového složení na charakteristikách prostředí



Obr. 10. RDA ordinační diagram znázorňující vztah mezi charakteristikami prostředí (půdní vlhkost, nadzemní biomasa, obsah N a P v půdě) a druhy rostlin ve snímcích. Vybrány byly nejlépe korelující druhy a sledované pryskyřníky. Použité zkratky: délka listu: acris li., délka stonku: acris st. množství dusíku: mg N cel., množství fosforu: mg fosfo. Seznam zkratk druhů je v tabulce 2, str. 25.

Vztah mezi celkovým složením rostlinného společenstva a charakteristikami prostředí (RDA analýza, půdní vlhkost, nadzemní biomasa a množství živin v půdě: N a P), ukazuje obrázek 10. První dvě ordinační osy vysvětlují 10,9% variability datového souboru. Je patrné, že biomasa je nezávislá na půdní vlhkosti. Množství živin je vzájemně korelováno. V prostředí s menším množstvím biomasy se vyskytují především druhy *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina*, *Briza media* a pod. Naopak snímky s větším množstvím

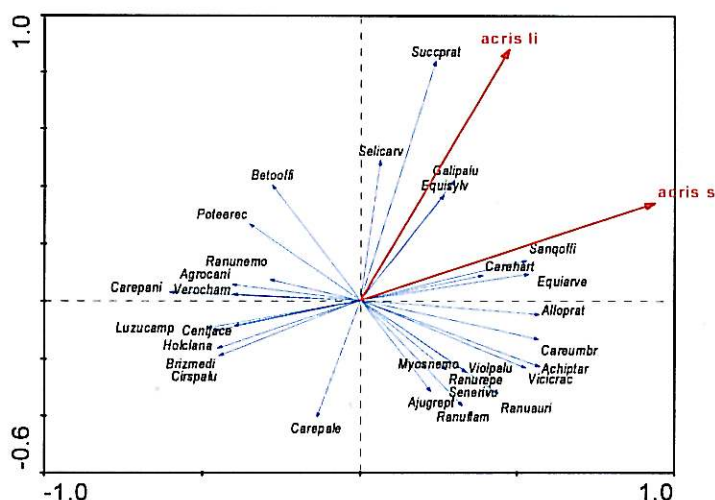


nadzemní biomasy jsou charakterizovány přítomností druhů *Carex umbrosa* a *Carex hartmani*. Ze sledovaných pryskyřníků jeví pozitivní korelaci s množstvím živin v půdě *R. acris*. *R. auricomus* se vyskytuje s druhy jako *Myosotis nemorosa*, *Galium palustre*, *Carex nigra* a pod. Jsou to druhy jejichž výskyt koreluje s půdní vlhkostí. Výskyt druhu *Ranunculus nemorosus* je negativně korelován s obsahem živin v půdě.

Mnohorozměrná analýza RDA byla také použita pro sledování vztahů mezi druhovým složením snímků a délkou listu a stonku a množstvím semenáčků porovnávaných druhů *Ranunculus*.

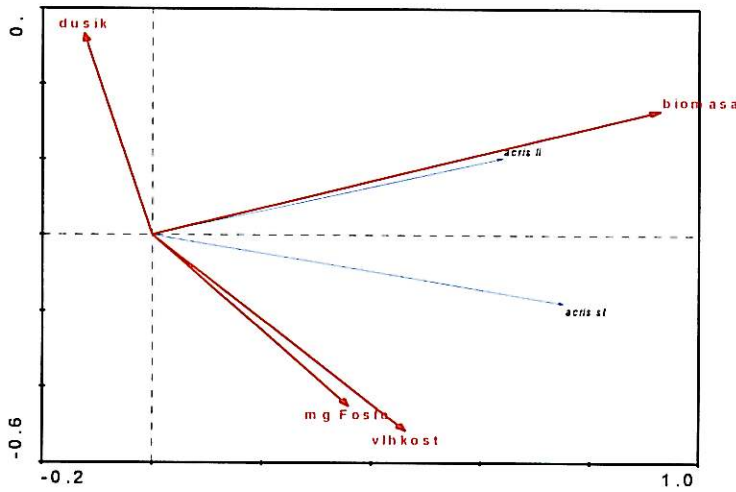
*R. acris*:

Délka listu a stonku druhu *Ranunculus acris* jako vysvětlující proměnná je znázorněna v obrázku 11.



První a druhá ordinační osa vysvětlují 14,1% variability datového souboru. Délka stonku *R. acris* je korelována na hranici průkaznosti se složením společenstva, délka listu je neprůkazná (délka stonku:  $p=0,084$   $F=1,525$ , délka listu:  $p=0,53$   $F=0,910$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací). Je zřejmé, že *R. acris* má delší stonku v místech, kde se vyskytuje společně s druhy vyššího vzrůstu, jako jsou *Sanquisorba officinalis*, *Carex hartmani* nebo *Allopecurus pratensis*.

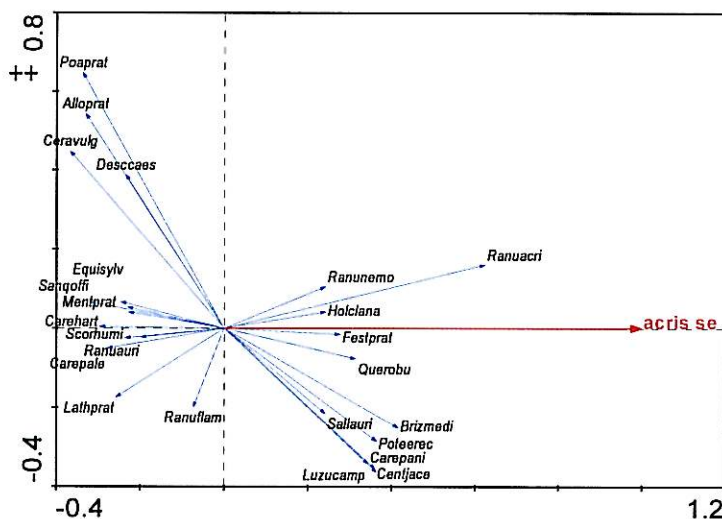
V obrázku 10 je znázorněn vztah mezi charakteristikami prostředí a délkou listu i stonku druhu *R. acris*.



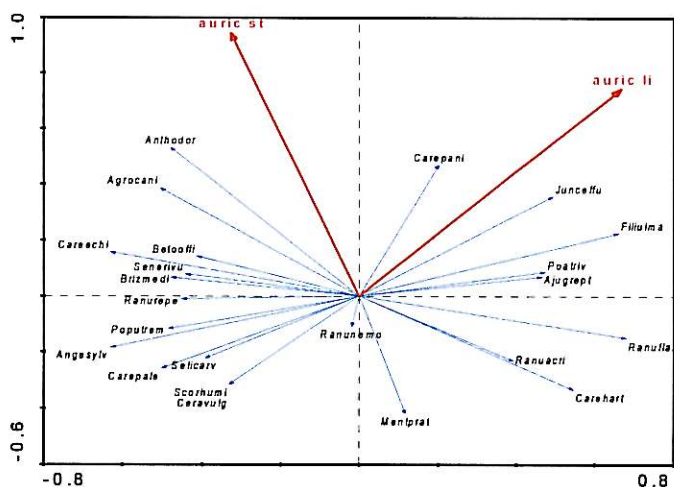
Obr. 12. Ordinační diagram RDA znázorňující vztah mezi charakteristikami prostředí (obsah volného dusíku a fosforu, půdní vlhkost a množství nadzemní biomasy) a délkou listu a stonku *R. acris*. První dvě ordinační osy vysvětlují 52,4% variability datového souboru. Použité zkratky: acris li: délka listu, acris st.: délka stonku, mg N cel: množství dusíku, mg fosfo.: množství fosforu.

První dvě ordinační osy vysvětlují 52,4% variability datového souboru. Délky listu a stonku jsou průkazně korelovány s množstvím nadzemní biomasy okolní vegetace ( $p=0,002$ ,  $F=11,097$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací), ostatní charakteristiky prostředí nejsou statisticky průkazné. Je patrné, že se byl *R. acris* schopen přizpůsobit podmínkám s větší nadzemní kompeticí.

Obrázek 13 ukazuje vztah mezi druhovým složením a množstvím semenáčků *R. acris* ( $p=0,002$   $F=2,408$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací), první ordinační osa vysvětluje 5,4% variability dat. souboru. S množstvím semenáčků pozitivně koreluje výskyt druhu *R. nemorosus*, negativně koreluje výskyt druhu *R. auricomus*, tento druh byl do ordinačního diagramu přidán.



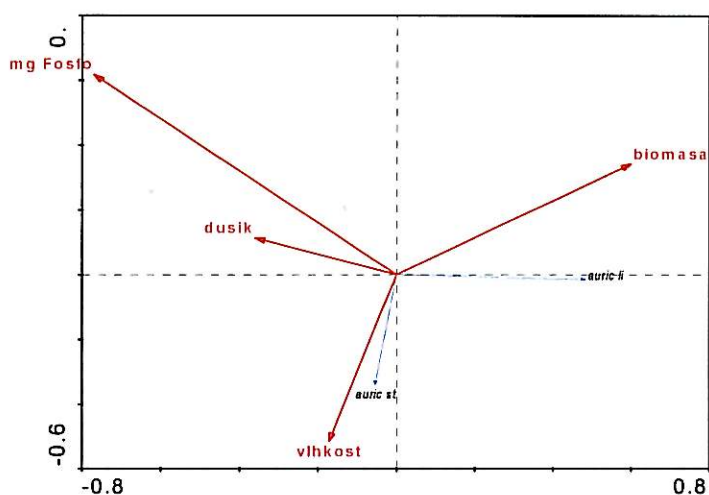
Obr. 13. RDA ordinační diagram znázorňující vztahy mezi množstvím semenáčků druhu *R. acris* a druhovým složením datového souboru. první ordinační osa vysvětluje 5,4% variability dat. souboru. Vybrány byly nejlépe korelující druhy a druhy *R. auricomus* a *R. nemorosus*. Použité zkratky: Acris se: semenáčky *R. acris*, Seznam zkratk druhů je v tabulce 2, str. 25.

*R. auricomus*:

Obr. 14. RDA ordinační diagram znázorňující vztah mezi délkou listu (auric li) a stonku (auric st) druhu *R. auricomus* a druhovým složením snímků. Vybrány byly nejlépe korelující druhy a druh *R. nemorosus*.

Seznam zkratk druhů je v tabulce 2, str. 25.

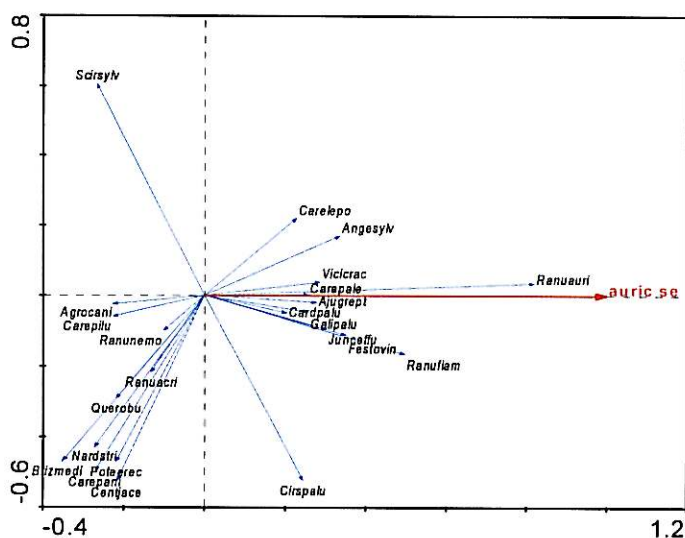
Délka listu a stonku druhu *Ranunculus auricomus* jako vysvětlující proměnná je znázorněna v obrázku 14. První a druhá ordinační osa vysvětlují 19,5% variability dat. souboru. Délka listu ani stonku nekoreluje statisticky průkazně druhové složení snímků (list:  $p=0,302$ ,  $F=1,13$ , stonk:  $p=0,202$ ,  $F=1,268$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací). Výskyt druhu *R. acris* negativně koreluje s délkou stonku druhu *R. auricomus*.



Obr. 15. Ordinační diagram RDA popisující vztah mezi délkami listu a stonku *R. auricomus* a charakteristikami prostředí. Použité zkratky: auric li: délka listu, auric st.: délka stonku, mg N cel.: množství dusíku, mg fosfo.: množství fosforu.

Vztah mezi délkami stonku a listu u druhu *R. auricomus* na charakteristikách prostředí jsou znázorněny v obrázku 15. První dvě kanonické osy vysvětlují 20,4% variability snímků v datovém souboru. Ani jedna charakteristika prostředí nemá statisticky průkazný vztah k délce listu či stonku *R. auricomus*. Nicméně z obrázku je patrné, že tento druh více rostl ve vlhčích partiích louky a byl schopen většího růstu listu i v podmínkách zvýšené míry nadzemní kompetice.



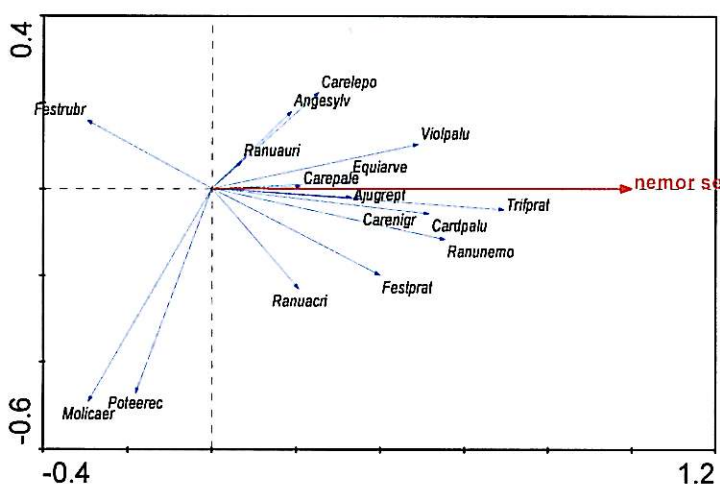


Obr. 16. RDA ordinační diagram znázorňující vztah mezi množstvím semenáčků druhu *R. auricomus* (auric se) a druhovým složením snímků v datovém souboru. Vybrány byly nejlépe korelující druhy a druh *R. nemorosus*. Seznam zkratk druhů je v tabulce 2, str. 25.

Obrázek 16 ukazuje vztah mezi druhovým složením a množstvím semenáčků *R. auricomus*. První ordinační osa vysvětluje 3,9% variability datového souboru ( $p=0,016$ ,  $F=1,945$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací). Výskyt *Ranunculus acris* a *R. nemorosus* negativně koreluje s množstvím semenáčků druhu *R. auricomus*.

### *R. nemorosus*:

Tento pryskyřník je ze sledovaných druhů na lokalitě Ohrazení nejvzácnější, dospělí jedinci se vyskytovali pouze ve 3 snímcích, proto jsem délky listu a stonku do RDA analýzy nezařadil.



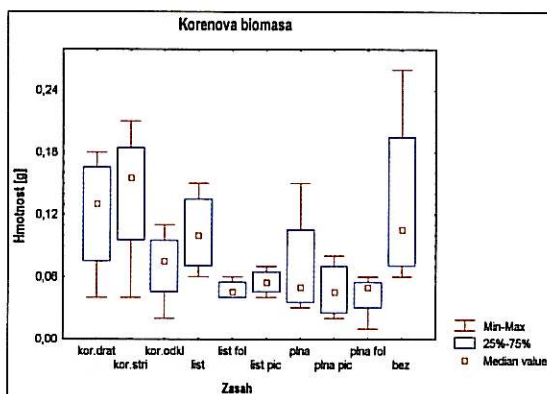
Obr. 17. RDA ordinační diagram znázorňující vztahy mezi množstvím semenáčků druhu *R. nemorosus* a druhovým složením datového souboru. Vybrány byly nejlépe korelující druhy a *R. auricomus*. Seznam zkratk druhů je v tabulce 2, str. 25.

Počty semenáčku jako charakteristika prostředí jsou znázorněny v obrázku 17. První ordinační osa vysvětluje 3,1% variability sledovaného souboru, množství semenáčku nekoreluje průkazně složením druhů ( $p=0,128$ ,  $F=1,495$ , Monte Carlo permutační test, 499 permutací). S počtem semenáčků *R. nemorosus* pozitivně koreluje výskyt *R. acris*.

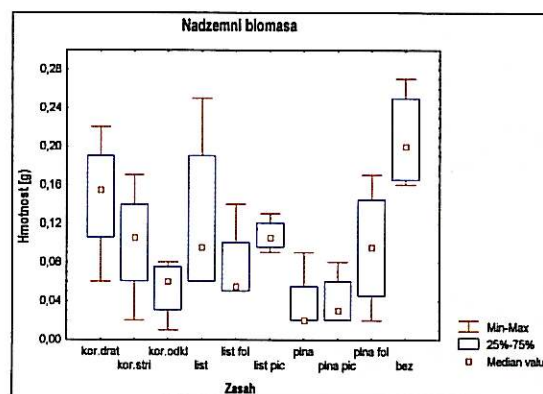
## Květináčový experiment

K porovnání odpovědi druhu *R. acris* na rozdílné kompetiční úrovně byla užita ANOVA, k porovnání simulací použitých k vytvoření jednotlivých kompetičních zásahů mezi sebou byla užita ANOVA, metoda plánovaných porovnání s užitím kontrastů (Planned comparisons).

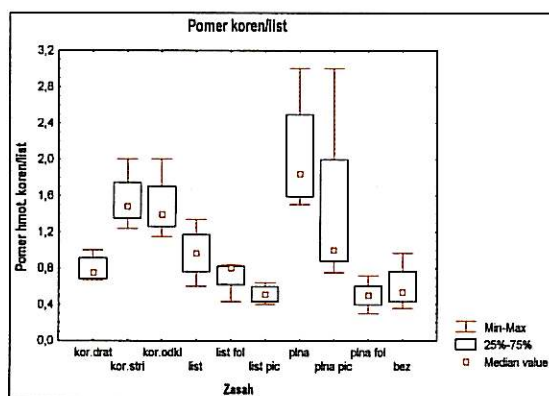
Porovnání hmotností kořenné biomasy mezi jednotlivými simulacemi dává průkazné rozdíly ( $p=0,0386$ ,  $F=2.345$ ), stejně tak rozdíly v hmotnosti nadzemní biomasy v jednotlivých zásazích jsou statisticky průkazné ( $p=0,00231$ ,  $F=3,919$ ). Průkazné je také porovnání hmotnostního poměru kořenná/nadzemní biomasa mezi simulacemi ( $p=0,000172$ ,  $F=5,523$ ).



Obr. 18. Grafické znázornění rozdílů v hmotnostech kořenné biomasy v rozdílných zásazích,  $p=0,0386$ ,  $F=2,345$ .



Obr. 19. Grafické znázornění rozdílů v hmotnostech nadzemní biomasy v rozdílných zásazích,  $p=0,00231$ ,  $F=3,919$ .



Obr. 20. Grafické znázornění podílu kořenné ku nadzemní biomasy v rozdílných zásazích,  $p=0,000172$ ,  $F=5,523$ .

Z obrázků 18 a 19 jsou patrné rozdíly v hmotnosti nadzemní i kořenné biomasy v jednotlivých zásazích. Obrázek 20 ukazuje poměr kořenné biomasy ku nadzemní biomase v rámci jednotlivých zásahů.

Pro porovnání růstových odpovědí *R. acris* na jednotlivé simulace byla použita metoda Plánovaných porovnání. Zásahy byly vzájemně testovány vůči sobě i vůči kontrole (podmínky bez kompetice). Sledovány byly růstové odpovědi pryskyřníku na kořenovou kompetici, nadzemní i celkovou kompetici. Po posouzení podobností jednotlivých simulací byly pro analýzu odpovědi *R. acris* na kořenovou kompetici spojeny zásahy odklánění a stříhání medyňku. Vzhledem k podobnému efektu na růst *R. acris* byly k posouzení odpovědi na nadzemní kompetici spojeny všechny tři zásahy simulující nadzemní kompetici (zapíchnuté stonky medyňku, izolované kořeny medyňku a zastínění *R. acris* fólií). Plnou kompetici dobře simulovaly jen podmínky s *H. lanatus*, a proto byly jako jediné použity k interpretaci vlivu plné kompetice na *R. acris*. Výsledky jednotlivých analýz jsou uvedeny v Tabulce 1.

#### Tabulka 1. Porovnání jednotlivých simulací:

V tabulce jsou výsledné hodnoty porovnání rozdílů v hmotnostech kořenové a nadzemní biomasy *R. acris* vytvořené v jednotlivých simulacích kompetičních úrovní. V tabulce jsou zvýrazněna celková porovnání odpovědi *R. acris* na kořenovou, nadzemní i celkovou kompetici.

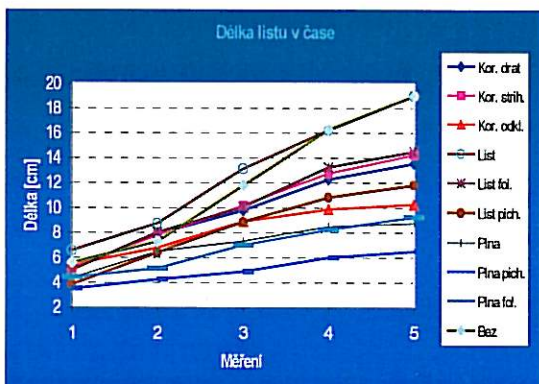
**Seznam zkratk:** kořenová kompetice: **koř. drát.:** mechanická složka kompetice vytvořená pomocí drátěnky. **koř. odklon:** odkláněný medyněk, **koř. stř.:** stříhaný medyněk, **kořenová:** spojené simulace odklánění a stříhání medyňku.; **list:** kořenový

| párová porovnání |            | kořenová biomasa |         | nadzemní biomasa |         | poměr kořen/list |         |
|------------------|------------|------------------|---------|------------------|---------|------------------|---------|
|                  |            | F                | p       | F                | p       | F                | p       |
| koř. drát.       | bez        | 0,1006           | 0,7533  | 2,3624           | 0,1348  | 0,3822           | 0,5411  |
| koř.odklon       | bez        | 3,0834           | 0,0893  | 16,6989          | 0,0003  | 7,6355           | 0,0097  |
| koř.střih.       | bez        | 0,0554           | 0,8155  | 7,8161           | 0,0089  | 8,8551           | 0,0057  |
| kořenová         | bez        | 0,8257           | 0,37077 | 15,7881          | 0,00041 | 10,9787          | 0,00241 |
| list             | bez        | 0,6414           | 0,4295  | 4,6606           | 0,0390  | 1,3286           | 0,2582  |
| list.fol.        | bez        | 5,8629           | 0,0217  | 11,9976          | 0,0016  | 0,1411           | 0,7098  |
| list.pích.       | bez        | 4,8142           | 0,0361  | 6,5547           | 0,0157  | 0,0655           | 0,7997  |
| listová          | bez        | 4,8895           | 0,03478 | 11,1597          | 0,00225 | 0,2698           | 0,60729 |
| plná fol.        | bez        | 6,6499           | 0,0151  | 8,6144           | 0,0063  | 0,0848           | 0,7729  |
| plná pích.       | bez        | 5,8981           | 0,0214  | 19,7236          | 0,0001  | 6,9280           | 0,0133  |
| plná             | bez        | 3,1389           | 0,0866  | 20,4050          | 0,0001  | 20,4326          | 0,0001  |
| koř.drát.        | koř.odklon | 2,0700           | 0,1606  | 6,4995           | 0,0161  | 5,7657           | 0,0227  |
| koř.drát.        | koř.střih. | 0,3054           | 0,5846  | 1,5844           | 0,2178  | 6,3699           | 0,0171  |
| koř.odklon       | koř.střih. | 3,9655           | 0,0556  | 1,6659           | 0,2067  | 0,0022           | 0,9628  |
| list             | list.fol.  | 2,6259           | 0,1156  | 1,7028           | 0,2018  | 0,1645           | 0,6879  |
| list             | list.pích. | 1,9412           | 0,1738  | 0,1611           | 0,6910  | 0,0017           | 0,9677  |
| list.fol.        | list.pích. | 0,0516           | 0,8218  | 0,8164           | 0,3734  | 0,8800           | 0,3557  |
| plná             | plná fol.  | 0,6513           | 0,4260  | 2,5032           | 0,1241  | 23,1500          | 0,0000  |
| plná             | plná pích. | 0,4315           | 0,5163  | 0,0058           | 0,9399  | 3,5651           | 0,0687  |
| plná fol.        | plná pích. | 0,0225           | 0,8817  | 2,2683           | 0,1425  | 8,5457           | 0,0065  |

systém medyňku izolován PVC tubusem od kořenů *R. acris*, **list.fol.:** zastínění *R. acris* fólií, **list.pích.:** píchání stonků medyňku, **listová:** spojené všechny tři simulace listové kompetice. **plná fol.:** jako kořenová kompetice použita drátěnka, jako nadzemní kompetice zastínění pomocí fólie. **plná pích.:** jako kořenová kompetice použita drátěnka, jako nadzemní kompetice byly zapíchnuté stonky medyňku, **plná:** medyněk kolem *R. acris*.



Metoda Opakovaných měření (Repeated measures) byla užita k vyhodnocení délek listů v jednotlivých úrovních kompetice v průběhu experimentu.

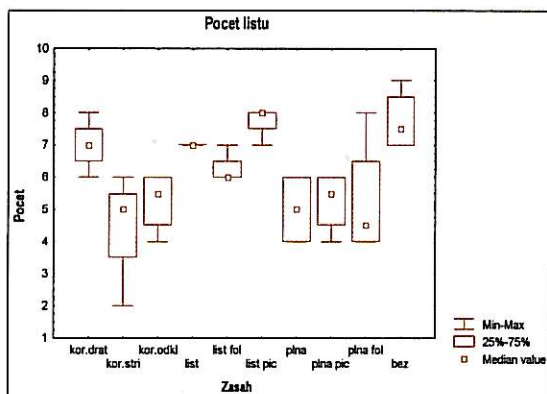


Obr. 21. Délka nejdelšího listu v průběhu experimentu, interakce zásah \* čas,  $p=0,00001$ ,  $F=2,863$

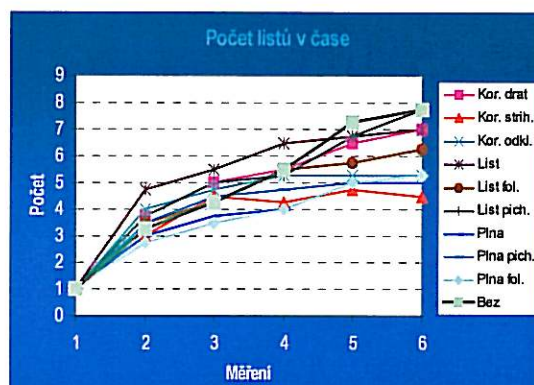
Na délku listu měly statisticky průkazný vliv odlišné kompetiční úrovně v průběhu experimentu (interakce zásah \* čas  $F=2,863$ ,  $p=0,00001$ ). Interakce zásah \* čas je graficky znázorněna v obrázku 21.

Z grafu je patrné, že nejvíce rostla délka listu *R. acris* v prostředí bez kompetice (Bez.) a v prostředí simulující listovou kompetici (List.).

Statisticky průkazné je porovnání počtu listů v jednotlivých zásazích. Zde se statisticky výrazně liší jak počty listů v zásazích ( $F=4,892$ ,  $p=0,00045$ ) tak i změny v množství listů v průběhu experimentu (interakce zásah \* čas  $F=2,4147$ ,  $p=0,000038$ ). Výsledné počty listů v jednotlivých zásazích jsou znázorněny v obrázku 8, změny v průběhu experimentu v jednotlivých zásazích jsou v obrázku 9.



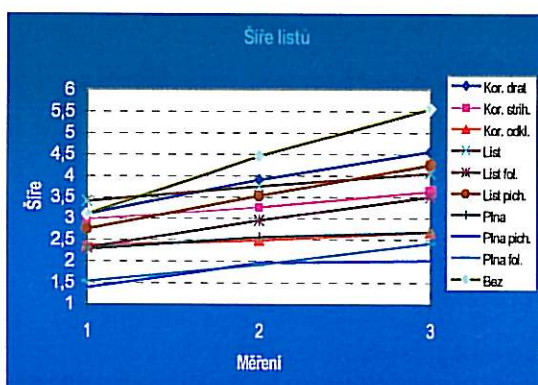
Obr. 22. Rozdíly v konečném počtu listů mezi jednotlivými zásahy,  $p=0,00045$ ,  $F=4,892$



Obr. 23. Rozdíly v počtu listů mezi jednotlivými zásahy v průběhu experimentu,  $p=0,000038$ ,  $F=2,4147$

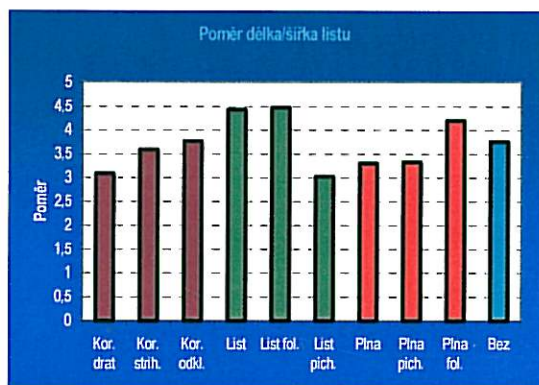
Obrázek 22 ukazuje, že se nejvíce listů vytvářelo v prostředí bez kompetice a v podmínkách listové kompetice simulované zapícháváním stonků *Holcus lanatus*.

Z obrázku 23 je patrný nárůst počtu listů v průběhu experimentu v prostředí bez kompetice. Naopak nejmenší výsledný počet listů byl v prostředí kořenové kompetice simulované stříháním stonků *H. lanatus*.



Obr. 24. šíře listů v jednotlivých zásazích v průběhu experimentu,  $p=0,000872$ ,  $F=2,952$

Statisticky průkazná je také odlišná šíře listů v jednotlivých zásazích (interakce zásah \* čas  $F=2,952$ ,  $p=0,000872$ ), hodnoty pro jednotlivé zásahy jsou znázorněny v obrázku 24. Z grafu je patrné, že *R. acris* vytvářel nejširší listy bez přítomnosti okolních kompetitorů, naopak nejužší listy vytvářel v prostředí s plnou kompeticí tvořenou zásahy zapícháváním stonků *H. lanatus* (plná pich.) a zastíněním fólií (plná fol.) v přítomnosti drátěnky.



Obr. 25. Poměr délka ku šířce listů v jednotlivých zásazích na konci experimentu,  $p=0,00032$ ,  $F=5,119$

Pro věrnější popsání růstových vlastností sledovaného druhu jsem přidal porovnání poměru délka/šířka listu. Tento poměr lépe prostorově popisuje tvar listu. V průběhu experimentu se poměry statisticky významně nelišily (interakce zásah \* čas), listy rostly zhruba stejně rovnoměrně ve všech zásazích, porovnání poměru délka/šířka mezi jednotlivými zásahy je statisticky průkazný rozdíl ( $F=5,119$ ,  $F=0,00032$ , viz obr 25).



## Tabulka 2: Přehled zkratk druhů

|   |  |
|---|--|
| <i>Anthodor: Anthoxantum odoratum</i>   | <i>Violpalu: Viola palustris</i>         |
| <i>Holclana.: Holcus lanatus</i>        | <i>Angesylyv: Angelica sylvestris</i>    |
| <i>Festrubr: Festuca rubra</i>          | <i>Senerivul: Senecio rivularis</i>      |
| <i>Festprat: Festuca pratense</i>       | <i>Lysivulg: Lysimachia vulgaris</i>     |
| <i>Festovin: Festuca ovina</i>          | <i>Poteerec: Potentilla erecta</i>       |
| <i>Agrocani: Agrostis canina</i>        | <i>Betooffi: Betonica officinalis</i>    |
| <i>Brizmedi: Briza media</i>            | <i>Ceravulg: Cerastium vulgare</i>       |
| <i>Alloprat: Alopecurus pratensis</i>   | <i>Selicarv: Selinum carvifolia</i>      |
| <i>Molicaer: Molinia caerulea</i>       | <i>Scorhumi: Scorzonera humilis</i>      |
| <i>Poaprat: Poa pratensis</i>           | <i>Lathprat: Lathyrus pratensis</i>      |
| <i>Poatriv: Poa trivialis</i>           | <i>Lotucorn: Lotus corniculatus</i>      |
| <i>Desccaes: Deschampsia caespitosa</i> | <i>Myosnemo: Myosotis nemorosa</i>       |
| <i>Carenigr: Carex nigra</i>            | <i>Galipalu: Galium palustre</i>         |
| <i>Careumbr: Carex umbrosa</i>          | <i>Galibore: Galium boreale</i>          |
| <i>Careechi: Carex echinata</i>         | <i>Achiptar: Achillea ptarmica</i>       |
| <i>Carepale: Carex palescens</i>        | <i>Sanqoffi: Sanquisorba officinalis</i> |
| <i>Carelepo: Carex leporina</i>         | <i>Rumeacet: Rumex acetosa</i>           |
| <i>Carepani: Carex panicea</i>          | <i>Cirspalu: Cirsium palustre</i>        |
| <i>Carehart: Carex hartmani</i>         | <i>Centjace: Centaurea jacea</i>         |
| <i>Carepilu: Carex pilulifera</i>       | <i>Succprat: Succisa pratensis</i>       |
| <i>Careflav: Carex flava</i>            | <i>Ranuacri: Ranunculus acris</i>        |
| <i>Junceffu: Juncus effusus</i>         | <i>Ranuauri: Ranunculus auricomus</i>    |
| <i>Junccong: Juncus conglomeratus</i>   | <i>Ranunemo: Ranunculus nemorosus</i>    |
| <i>Luzucamp: Luzula campestre</i>       | <i>Ranuflam: Ranunculus flamula</i>      |
| <i>Scirsylv: Scirpus sylvaticus</i>     | <i>Ranurepe: Ranunculus repens</i>       |
| <i>Equiarve: Equisetum arvense</i>      | <i>Stelgram: Stellaria graminea</i>      |
| <i>Equisylv: Equisetum sylvaticum</i>   | <i>Poputrem: Populus tremula</i>         |

*Saliauri: Salix aurita*

*Lythsali: Lythrum salicaria*

*Prunvulg: Prunella vulgaris*

*Nardstri: Nardus stricta*

*Lychfcuc: Lychnis flos-cuculi*

*Vicicrac: Vicia cracca*

*Verochame: Veronica chamaedrys*

*Siegdecu: Sieglingia decumbens*

*Querobu: Quercus robur*

*Ajugrept: Ajuga reptans*

*Trifprat: Trifolium pratense*

*Cardpalu: Cardamine palustre*

*Pinusylv: Pinus sylvestris*

*Mentprat: Mentha pratensis*

*Genisp.: Genista sp.*

*Filiulma: Filipendula ulmaria*

*Betupend: Betula pendula*

*Planlanc: Plantago lanceolata*

*Dactmaja: Dactylorhiza majalis*

## Diskuse

### I. Terénní experiment

#### I a. Vliv živin, interakce živin a kompetice:

Někteří autoři tvrdí (Grime 1973, 1979, Huston 1979, Keddy 1989, Keddy et al. 2000), že míra kompetice mezi rostlinami je v živinami chudých podmínkách velmi malá. Pokud se dostupnost živin zvýší, růst rostlin je vyšší a tím se zvýší i celková míra kompetice mezi rostlinami. V mém pokusu tuto myšlenku podporuje reakce druhu *R. nemorosus*, který v podmínkách s nižší hladinou živin nereagoval na změny v kompetičních tlacích významně, v úživnějších podmínkách byla jeho odpověď výraznější (viz obr. 7). Odpovědi pryskyřníků *R. acris* a *R. auricomus* se na jednotlivé hladiny kompetice nelišily v závislosti na úživnosti prostředí (interakce kompetice x živiny). Tato reakce tedy spíše koresponduje s alternativní hypotézou, že kompetice mezi rostlinami je silná i v podmínkách nízkého obsahu živin, protože díky existujícímu trade-off mezi schopnostmi rostlin kompetovat o živiny a o světlo dochází v úživnějších podmínkách k posunu od kořenové kompetice ke kompetici o světlo (Tilman 1988, Wilson a Tilman 1991, 1993, 1995). Je patrné, že sledované druhy se liší v ekologických charakteristikách. *Ranunculus nemorosus* nereagoval na přidání NPK hnojiva zvýšeným růstem a proto mohl být více ovlivněn okolními kompetitory. Zbylé druhy pryskyřníků po přihnojení růst zvýšily a mohly tak kompenzovat nárůst okolních rostlin. Rebele (2000) ve svém pětiletém experimentu sledoval vliv tří hladin živin na růst několika druhů rostlin (*Calamagrostis epigejos*, *Solidago canadensis* a *Tanacetum vulgare*) a na míru jejich vzájemného kompetičního ovlivnění. Svou práci uzavírá tvrzením, že se kompetiční ovlivnění mezi druhy liší i když všechny sledované druhy pozitivně reagovaly na zvýšenou hladinu živin zvýšeným růstem.

Jak okolní vegetace ovlivňuje růst sledovaných rostlin můžeme také dobře popsat pomocí porovnávání hmotností vytvořené biomasy sledovaných druhů. Poměr kořenové a nadzemní biomasy vypovídá, do které své části rostlina investovala relativně více energie. Ukazuje na plasticitu druhů v měnících se podmínkách prostředí. U druhů *R. acris* a *R. auricomus* je patrný posun k vytváření většího množství kořenové biomasy vůči biomase nadzemní v podmínkách s prezencí některé ze sledovaných úrovní kompetice na dané druhy. Podobné výsledky, ovšem na hydrofyttech,

publikovali Cronin a Lodge (2003). Zde je nutné upozornit na fakt, že během čtyřletého období došlo k odumření většího počtu sledovaných rostlin a interpretované výsledky mohou být zkreslené.

Také rozdílné délky listů v jednotlivých úrovních kompetičních sil okolní vegetace poukazují na odlišné reakce studovaných druhů. Podobné odpovědi byly zaznamenány u druhů *R. acris* a *R. nemorosus*. Naopak *R. auricomus* reagoval odlišně. Ze sledovaných pryskyřníků jsou *R. acris* a *R. nemorosus* nejmohutnější a proto vliv okolní vegetace může být na jejich růst méně výrazný, naopak *R. auricomus* je nejmenší a nadzemní kompetice se u něj pravděpodobně projevuje větší měrou. Podobné výsledky prezentovala Rajaniemi (2002). Její studie vlivu hnojení na diverzitu lučního společenstva ukazuje, že pro většinu mohutnějších druhů nebyla hlavním limitujícím faktorem nadzemní kompetice (i po zvýšení přísunu půdních živin), ale kombinace kořenové a nadzemní kompetice. Pro menší druhy rostlin (hranice kolem 20cm) byl vliv nadzemní kompetice okolních rostlin mnohem výraznější.

Za povšimnutí stojí nepředpokládaná reakce druhu *R. acris*, v menší míře i druhu *R. nemorosus*, na odstranění veškeré kompetice. Tyto druhy, na rozdíl od *R. auricomus*, snížily růst po odstranění okolních kompetitorů. Tento efekt připisují negativnímu vlivu prostředí bez zapojené vegetace (viz níže). Proč přesto *R. auricomus* v těchto podmínkách svůj růst zvýšil? Jako pravděpodobné vysvětlení této reakce považují odlišné nároky sledovaných druhů na podmínky prostředí. Jak ukazují vztahy mezi charakteristikami prostředí a výskytem studovaných pryskyřníků, *R. auricomus* vyhledával vlhčí partie lokality. Právě odlišná vlhkost půdy může vysvětlovat rozdíly v reakcích těchto druhů na podmínky s absencí okolních rostlin. V těchto partiích pravděpodobně nedocházelo k takovému vysychání jako v místech sušších a tím mohl být i efekt vysychání půdy v těchto místech na sledované rostliny méně významný. Ovšem luční společenstva střední Evropy trpí nedostatkem vody většinou až v letních měsících. Proto může být původ odlišné reakce sledovaných druhů v jejich rozdílných fenologiích. <sup>ch)</sup> *R. auricomus* je nejčasnější, tudíž je jeho největší růst oproti ostatním studovaným druhům posunut na dřívější období, tedy na období, kdy sledovaná lokalita ještě netrpí nedostatkem vody.

K problematice negativních vlivů manipulací v prostředí na rostliny se vyjadřují např. Aarssen & Epp (1990), McPhee & Aarssen (2001), Suding (2001). Upozorňují, že při prezentování výsledků z manipulativních zásahů je nutné zdůraznit i tu možnost, že odpovědi rostlin mohou mít původ

v změněných charakteristikách prostředí. Poukazují na možné změny pH, vlhkosti i teploty půdy, upozorňují, že se často mění skladba v půdní mikro a makrofauně a pod.

### I b. Vliv živin a kompetice na přežívání

Přežívání nepatří k příliš často sledovaným vlastnostem, které jsou studovány v pracích zabývajících se koexistencí rostlinných druhů (Cahill 1999). Přitom únik před kompetičním vyloučením zvýšenou úspěšností přežívání patří mezi základní kompetiční odolnosti rostlin. Aarssen (1985), Goldberg a Fleetwood (1997) poukazují na zvýšenou úmrtnost některých druhů v podmínkách se zvýšenou intenzitou kompetice. Vlivem živin na úmrtnost rostlin se zabývali např. Goldberg a Miller (1990) či Gotelli a Ellison (2002). Vliv většího množství živin na vyšší celkovou produkci společenstva a vyšší úmrtnost některých druhů byl v jejich pracích evidentní. V mé studii se tento jev u sledovaných druhů neprokázal, ale v zásazích s vysokou kompeticí byla úmrtnost u všech sledovaných druhů výrazně vyšší. Po odstranění nadzemní kompetice se úmrtnost snížila. Vyšší úmrtnost v podmínkách s absencí jakékoliv kompetice může být zapříčiněna manipulacemi vytvářejících prostředí bez kompetice (Aarssen & Epp 1990, McPhee & Aarssen 2001). Stejně jako u druhu *R. acris*, který v podmínkách bez přítomnosti okolní vegetace vytvářel nejkratší listy, byla i úmrtnost v těchto podmínkách oproti očekávání vyšší. Interakce v zapojeném porostu nemusí být pro rostliny vždy jen negativní silou (Ganade & Brown 2002). Díky těsným vazbám mezi rostlinami se může vytvářet stabilnější prostředí, nedochází k tak výrazným rozdílům v teplotě i vlhkosti půdy, vlhkost půdy může být díky zmírněnému výparu i větší (zejména opadová vrstva rostlin může potlačovat vysoušení půdního substrátu, Suding & Goldberg 1999). Právě rozdíl v úmrtnosti sledovaných rostlin mezi prostředím bez kompetice a podmínkách simulujících přítomnost pouze kořenové kompetice může popisovat pozitivní vliv okolního porostu na sledované druhy. Zdá se, že na úspěšnost v přežívání sledovaných druhů měla důležitější roli nadzemní kompetice mezi rostlinami bez ohledu na množství živin obsažených v půdě, naopak kořenová kompetice přežívání sledovaných druhů významně neovlivňovala. Tyto závěry jsou ve shodě s Grime (1973) který tvrdí, že přežívání druhů více ovlivňuje nadzemní kompetice, u výběžkatých druhů se její vliv snižuje.

### I c. Vztahy v prostředí

Má fytoecnologická pozorování ukazují, že se *R. acris* více vyskytoval v podmínkách s vyšším obsahem živin v půdě a v podmínkách s nadprůměrnou nadzemní biomasou. Tento trend podporují i jeho rostoucí délky stonku a listu v těchto podmínkách. Delší stonk vytvářel při společném výskytu s druhu *Carex hartmani*, *C. umbrosa*, které vytvářely prostředí s větší nadzemní biomasou. *Ranunculus auricomus* upřednostňoval vlhčí partie, kde <sup>Couby</sup> vytvářel delší listy i stonky oproti sušším oblastem sledované lokality. Délka listu tohoto pryskyřníku <sup>se zkracovala</sup> byla zkracována při společném výskytu s druhu vytvářejících větší množství nadzemní biomasy (např. *Carex hartmani*), naopak delší listy byly zaznamenány v přítomnosti druhů s menší nadzemní sušinou (např. *Anhoxantum odoratum*, *Briza media* apod.). Za povšimnutí stojí, že výskyt pryskyřníku *R. acris* byl negativně korelován s rostoucí délkou listu *R. auricomus*, tedy v podmínkách kde prospíval více *R. auricomus* byl *R. acris* méně častý. To odpovídá myšlence, že koexistence blízce příbuzných druhů je umožněna jejich odlišnými ekologickými charakteristikami.

Jak jsem zjistil, studované blízce příbuzné druhy pryskyřníků se v nárocích na prostředí lišily.

Naopak podobné vlastnosti sledovaných druhů byly patrné v preferencích semenáčků k podmínkám s nižší mírou nadzemní kompetice. Podobné výsledky publikovali Lepš (1999), Špačková & Lepš (2004) ve svých pracích ze stejné lokality popisují pozitivní vliv snížení síly kompetičních tlaků v prostředí na zvýšení počtu semenáčků.

## II. Květináčový experiment

### II a. Shrnutí odpovědí

Porovnání rozdílů hmotností vytvořené biomasy v jednotlivých simulacích kompetičních tlaků bylo u *R. acris* průkazné. Podobně jako v terénním experimentu bez přítomnosti kompetice vytvářel *R. acris* více nadzemní hmoty v porovnání s hmotou kořenovou. Odlišná reakce byla zaznamenána při porovnání délek listů. V terénní části *R. acris* vytvářel v prostředí bez kompetice listy nejkratší,

v květináčovém experimentu zde naopak tvořil listy nejdelší. Je obtížné stanovit, které faktory tyto odlišnosti způsobují, ale např. stabilnější podmínky v jednoduchém růstovém zařízení jistě mají vliv na rozdíly v růstu *R. acris* oproti terénním podmínkám.

## II b. Porovnání jednotlivých simulací:

Důležitým cílem této části experimentu bylo porovnat vliv odlišných metod vytvářejících totožnou úroveň kompetičních sil na rostlinu.

### Kořenová kompetice

Srovnáním podmínek simulujících přítomnost pouze kořenové kompetice jsou patrné rozdíly v růstu druhu *R. acris*. Přítomnost drátěnky jako mechanické složky kompetice v kořenovém systému neměla vliv na růst sledovaného druhu. Kompetice o živiny byla významnější než kompetice o prostor v půdě jejíž efekt byl zanedbatelný. Pro přesnější simulaci kořenového systému okolních kompetitorů by bylo vhodné vytvořit realističtější model (například silikonový odlitek kořenů). Naopak vliv kořenového systému medynky na růst *R. acris* byl jasný. McPhee & Aarssen (2001), Remison & Snaydon (1980) poznamenávají, že pro simulaci odstranění nadzemní kompetice se používají především metody obstrhávání okolní vegetace a odklánění okolní vegetace. Domnívají se totiž, že při zastřihávání okolní vegetace může docházet k zmožnění kořenového systému zastřihávaných rostlin a tudíž i k většímu ovlivnění studované rostliny. Odklánění okolního porostu však může ovlivňovat nejen růst odkloněných rostlin, ale i tepelné a vlhkostní parametry v půdě. Tyto zásahy mohou mít na sledované rostliny rozdílný vliv a tudíž interpretace odpovědí rostlin může být zkreslená (McPhee & Aarssen 2001). V této práci se lišily hmotnosti kořenové biomasy sledovaného druhu v těchto zásazích. Je tedy pravděpodobné, že rozdíl v reakcích byl v mém experimentu zapříčiněn zastřiháváním mladých jedinců *H. lanatus*, které mohlo jejich růst potlačit a tudíž i snížit vliv na sledované rostliny. Pro přesné zhodnocení by bylo nutné porovnat nejen biomasu sledované rostliny, ale i sušinu okolních kompetitorů, především sušinu podzemní.



## Listová kompetice

Izolace kořenů sledovaných pryskyřníků PVC tubusem nebo zastínění rostlin zelenou folií či zapícháváním stonků *H. lanatus* okolo pryskyřníků mělo na sledovaný *R. acris* podobný efekt. U zapíchávání stonků medyňku byl pouze větší rozdíl v délce listů, což mohlo být způsobeno uvadáním stonků *H. lanatus* a následným výraznějším zakrytím rostlin. U všech ostatních měřených kritérií nebyl v této metodě patrný rozdíl vůči ostatním simulacím listové kompetice. Autoři Casper & Jackson (1997) tvrdí, že použití tubusu k izolaci kořenů negativně ovlivňuje růst rostlin „...mění půdní prostředí a může výrazně měnit přístup zdrojů o které rostliny kompetují.“ V tomto experimentu se tento negativní efekt neprokázal. Zde je nutné zdůraznit, že tyto závěry jsou nepřesné díky nedokonalému rozvržení experimentu. Nedopatřením byla při zakládání květináčového experimentu opomenuta adekvátní kontrola k tomuto zásahu, kdy by *R. acris* rostl v PVC tubusu bez medyňku.

## Plná kompetice

Průkazné rozdíly v hmotnostech biomasy byly patrné i v simulacích plné kompetice. Je pravděpodobné, že jsou zapříčiněny metodikou vytvářející kořenovou kompetici. Jak již bylo uvedeno, v této práci se vliv mechanické složky kořenové kompetice na růst rostlin výrazně neprojevil, tudíž zásahy, kdy byla jako kořenová složka kompetice použita drátěnka a jako listová složka folie nebo stonky *H. lanatus*, plnou kompetici pravděpodobně dostatečně nesimulují. Experimentální uspořádání s medyňkem bez jakýchkoliv dalších zásahů (viz tabulka 1) mohou být proto jako jediné v této práci považovány za adekvátně simulující plnou kompetici.

## Závěr

Tato práce poukazuje na odlišné ekologické charakteristiky tří blízce příbuzných druhů pryskyřníků. Druhy se lišily jak v schopnostech využívání živin v půdě, tak v rozdílné kompetiční odolnosti. V úživnějších podmínkách byl okolními kompetitory nejvíce ovlivňován *R. nemorosus*, *R. acris* i *R. auricomus* reagovaly na kompetici podobně i v podmínkách se zvýšeným množstvím živin.



Také fytoecologická pozorování potvrzují vyšší kompetiční odolnost *R. acris* na nadzemní kompetici. V podmínkách zvýšené nadzemní kompetice dokázal tento pryskyřník zvýšit svůj růst a tudíž i omezit vliv okolních rostlin. To ukazuje na větší plasticitu tohoto druhu, což se projevuje i v jeho (ze sledovaných druhů pryskyřníků) největším rozšíření. Tento druh roste jak na živinami chudších, tak i na živiny velmi bohatých lokalitách. Naopak *Ranunculus auricomus* vyhledával podmínky s nižší mírou nadzemní kompetice, dále preferoval vlhčí partie sledované lokality s nižším obsahem živin. Tento druh je častý na lokalitách s nízkým obsahem živin v půdě, s rostoucí úživností z těchto prostředí mizí. Pro malý výskyt *R. nemorosus* nemohl být tento pryskyřník porovnán. Sledované druhy se v iniciálních stádiích svého růstu nelišily v preferencích k druhovému složení sledované lokality. U semenáčků všech sledovaných druhů byl patrný větší výskyt v podmínkách snížené nadzemní kompetice.

Květináčový experiment poukázal na odlišnosti v metodách simulujících stejnou úroveň kompetice. Patrný byl zejména rozdíl v růstu v simulacích kořenové kompetice pomocí zastřihávání a odklánění okolních kompetitorů. Naopak v simulacích nadzemní kompetice nebyly zaznamenány rozdílné reakce.

Dále se neprokázal vliv mechanické složky kořenové kompetice na růst sledovaného pryskyřníku.

## **Shrnutí:**

Terénní experiment:

- Zvýšení hladiny živin ovlivnilo růst druhů *R. acris* a *R. auricomus*.
- *Ranunculus nemorosus* byl více ovlivňován okolními kompetitory v úživnějším prostředí.
- *R. acris* a *R. auricomus* reagovaly podobně na kompetici okolí i po zvýšení úživnosti prostředí.
- Přežívání druhů bylo ovlivněno úrovní kompetice, nebylo ovlivněno množstvím živin.
- Růst druhu *R. acris* byl větší v podmínkách s větším množstvím nadzemní biomasy.

- Růst *R. auricomus* byl menší v podmínkách s větším množstvím nadzemní biomasy.
- V podmínkách s menším množstvím nadzemní biomasy byl zaznamenán vyšší počet semenáčů sledovaných druhů.

#### Květináčový experiment:

- Byly zaznamenány podobné odpovědi ve vytváření biomasy v klimaboxu a v terénu u *R. acris*.
- Odlišná odpověď byla zaznamenána v délce listu *R. acris* na podmínky s absencí kompetice oproti terénnímu experimentu.
- Neprojevil se vliv mechanické složky kořenové kompetice na růst *R. acris*.
- Byla zaznamenána rozdílná odpověď *R. acris* na odlišné simulace kořenové kompetice (zastříhávání a odklánění stonků *H. lanatus*).
- Listovou kompeticí simulovaly všechny zásahy podobně.

#### Poděkování

Za výborné vedení, podněty a pohodový přístup děkuji Šuspovi. Rovněž mu přeji mnoho sil a úspěchů nejen v jeho vědeckém životě ☺. Děkuji také doc. Ing. H. Šantrůčkové Csc. a Ing. T. Pickovi za pomoc při chemických analýzách půdních vzorků. Mnohokrát děkuji Janince za její lásku, shovívavost a pěkné obrázky. V poslední řadě děkuji Staníkovi a Tlapě za všechny cenné rady. Velký dík patří také mému tatínkovi, který mi byl vždy připraven pomoci a často musel snášet mé výbuchy absolutní bezmoci.

## Přehled použité literatury

- ✓ **Aarssen L.W.** (1985): Interpretation of the evolutionary consequences of competition in plants: an experimental approach. *Oikos* 45: 99-109.
- ✓ **Aarssen L.W & Epp G.A.** (1990): Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. Ecol. Sci.* 1: 13-30.
- ✓ **Cahill J.F.** (1999): Fertilization effects on interaction between above- and belowground competition in an old field. *Ecology* 80: 466-480.
- ✓ **Cahill J.F.** (2002): Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos* 99: 101-112.
- ✓ **Casper B.B. & Jackson R.B.** (1997): Plant competition underground. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 545-570.
- ✓ **Cronin G. & Lodge D.M.** (2003): Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia* 137: 32-41.
- ✓ **Diamond J.M.** (1986): Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. *Com. Ecol.* 3-22, Harper & Row, New York, USA.
- ✓ **Eriksson O.** (1993): The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- ✓ **Flegrová M. & Krahulec F.** (1999): *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum*: Life history parameters at two different altitudes. *Fol. Geobot.* 34: 19-31.
- ✓ **Ganade G. & Brown V.K.** (2002): Succession in old pastures of central Amazonia: Role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83: 743-754.
- ✓ **Gibson J.G., Connolly J., Hartnett D.C. & Weidenhamer J.D.** (1999) Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *J. Ecol.* 87: 1-16.
- ✓ **Goldberg D.E. & Barton A.M.** (1992): Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities - a review of field experiments with plants. *Am. Nat.* 139: 771-801.
- ✓ **Goldberg D.E & Fleetwood L.** (1997): Competitive effect and response in four annual plants. *J. Ecol.* 75: 1131-1141.
- ✓ **Goldberg D.E. & Miller T.E.** (1990): Effect of different resource additions on species-diversity in an annual plant community. *Ecology* 71: 213-225.

- ✓ **Gotelli N.J. & Ellison A.M.** (2002): Nitrogen deposition and extinction risk in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Ecology* 83: 2758-2765.
- ✓ **Grime J.P.** (1973): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- ✓ **Grime J.P.** (1979): Plant strategies and vegetation processes. *Wiley, Chichester*.
- ✓ **Grubb P.J.** (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- ✓ **Huber H., Fijan A. & During H.J.** (1998): A comparative study of spacer plasticity in erect and stoloniferous herbs. *Oikos* 81: 576-586.
- ✓ **Huston M.** (1979): A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- ✓ **Hutchinson G.E.** (1961): The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137-145.
- ✓ **Keddy P.A.** (1989): Competition. *Chapman & Hall, New York, USA*.
- ✓ **Keddy P.A., Gaudet C. & Fraser L.H.** (2000): Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. *J. Ecol.* 88: 413-423.
- ✓ **Křísa B.** (1988) *Ranunculus* In: Hejný S. & Slavík B. [eds]: Květena České Socialistické republiky 1. *Academia, Praha*. pp. 425-446. }
- ✓ **Křísa B.** (1997) *Ranunculus*. In: Hejný S. & Slavík B. [eds]: Květena České republiky 1. *Academia, Praha*. pp. 425-446. }
- ✓ **Latzel V.** (2002): Odpověď tří druhů pryskyřníků (*Ranunculus*) na působení kompetice a zvýšení hladiny živin. Bakalářská práce JU Č. Budějovice [deponováno v Knihovně AVČR a BF JU, Č. Budějovice].
- ✓ **Lepš J.** (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow copy. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230.
- ✓ **Macek P. & Lepš J.** (2003): The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L. *Plant. Ecol.* 168: 31-43.
- ✓ **Mahdi A., Law R. & Willis A.J.** (1989): Large niche overlaps among coexisting plant species in limestone grassland community. *J. Ecol.* 77: 386-400.
- ✓ **McPhee Ch.S. & Aarssen L.W.** (2001): The separation of above- and belowground competition in plants. A review and critique of methodology. *Plant. Ecol.* 152: 119-136.
- ✓ **Newman E.I.** (1993): Applied ecology. *Blackwell, London*.

- Palmer M.W. (1994): Variation in species richness towards a unification of hypotheses. *Fol. Geobot. & Phytotax.* 29: 511-530.
- Rajaniemi T.K. (2002): Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *J. Ecol.* 90: 316-324.
- Rebele F. (2000): Competition and coexistence of rhizomatous perennial plants along a nutrient gradient. *Plant Ecol.* 147: 77-94.
- Remison S.U. & Snaydon R.W. (1980): Effect of defoliation and fertilizers on root competition between *Dactylis glomerata* and *Lolium perene*. *Grass For. Sci.* 35: 81-93.
- Sarukhán J. & Harper J.L. (1973): Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61: 675-716.
- Skálová H. & Krahulec F. (1992): The response of three *Festuca rubra* clones to changes in light quality and plant density. *Funct. Ecol.* 6: 282-290.
- Suding K.N. (2001): The effects of gap creation on competitive interactions: separating changes in overall intensity from relative rankings. *Oikos* 94: 219-227.
- Suding K.N. & Goldberg D.E. (1999): Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *J. Ecol.* 87: 436-449.
- Špačková I. & Lepš J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Fol. Geobot.* 29: 41-55.
- Tilman D. (1988): Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Titus J.H. & Lepš J. (2000): The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse wet meadow. *Amer. J. Bot.* 87: 392-401.
- Wilson J.B. (1988): The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* 51: 19-24.
- Wilson S.D. & Tilman D. (1991): Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72: 1050-1065.
- Wilson S.D. & Tilman (1993): Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- Wilson S.D. & Tilman D. (1995): Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology* 76: 1169-1180.

**Wolf A.M & Baker D.E.** (1990): Colorimetric method for phosphorus measurement in ammonium oxalate soil extracts. *Commun. in Soil. Sci. Plant Anal.* 21: 2257-2263.



## Obrazová příloha



Studovaná lokalita Ohrazení



Květináčový experiment

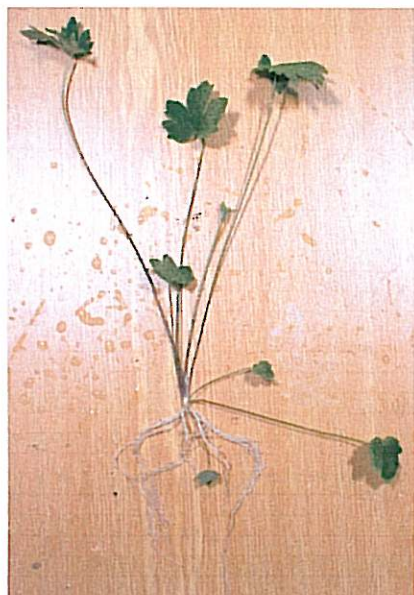


Květináčový experiment



# Obrazová příloha, květináčový experiment

*Ranunculus acris* z jednotlivých simulací



Bez kompetice



Plná kompetice pomocí píchání stonků *H. lanatus* a drátěnky



Plná kompetice pomocí fólie a drátěnky



Plná kompetice



Listová kompetice pomocí píchání stonků *H. lanatus*.



# Obrazová příloha, květináčový experiment

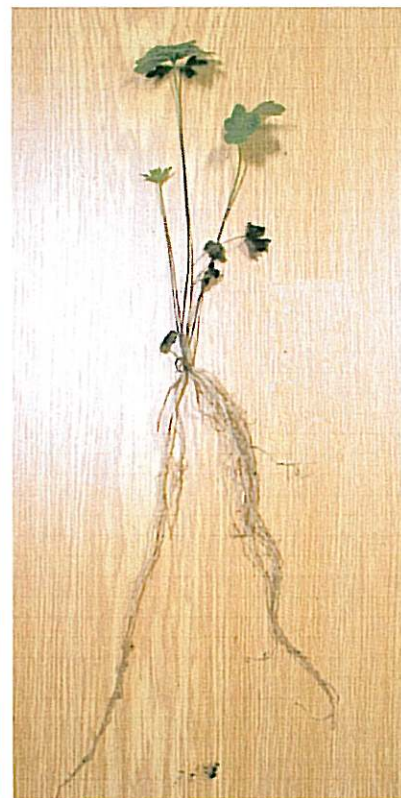
## *Ranunculus acris* z jednotlivých simulací



Mechanická složka kořenové kompetice pomocí drátěnky.



Mechanická složka kořenové kompetice pomocí drátěnky.



Kořenová kompetice odkláněním *H. lanatus*.



Kořenová kompetice stříháním *H. lanatus*.



Listová kompetice izolací kořenů *H. lanatus*.



Listová kompetice zastíněním zelenou fólií.

