

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Vliv úživnosti prostředí na vztahy mezi druhy v rostlinném společenstvu

Bakalářská práce

Aleš Lisner

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2015

Lisner, A. (2015): Vliv úživnosti prostředí na vztahy mezi druhy v rostlinném společenstvu. [Effect of productivity of the environment on the relationships between species in plant community. Bc. Thesis, in Czech.] – 45 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The effect of productivity on light penetration and diversity of meadow communities has been studied on three spatial scales in an observation study. The fertilization effect on the growth dynamics of individual species has been studied in a manipulative experiment.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 21. 4. 2015

Aleš Lisner

Poděkování

Touto cestou bych chtěl velmi poděkovat svému školiteli Šuspovi za jeho čas, trpělivost a ochotu pomoci s čímkoli, s čím jsem si během sběru dat, statistického vyhodnocení a psaní této bakalářské práce nedokázal poradit.

Děkuji také Áje za pomoc v terénu, za poskytnutí dat týkajících se teploty a srážek na lokalitě Ohrazení a za mnohé užitečné rady.

Děkuji Martině za pomoc v terénu a všeobecnou podporu.

Děkuji Pavlu Fibichovi za pomoc se zpracováním dat.

V neposlední řadě děkuji své rodině za podporu jak finanční, tak psychickou, bez kterých bych mohl studovat jen s velkými obtížemi.

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíle práce.....	8
3 Metody.....	9
3.1 Uspořádání studie	9
3.1.1 Observační studie.....	9
3.1.2 Manipulativní experiment.....	10
3.1.2.1 Manipulativní experiment – popis lokality	10
3.1.2.2 Manipulativní experiment – uspořádání.....	11
3.1.2.3 Měření světla přístrojem SunScan.....	12
3.2 Statistické zpracování.....	13
3.2.1 Observační studie.....	13
3.2.2 Manipulativní experiment.....	14
4 Výsledky.....	15
4.1 Observační studie	15
4.1.1 Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na různých prostorových škálách	15
4.1.2 Vztah druhové bohatosti a světla procházejícího rostlinným pokryvem na různých prostorových škálách	19
4.1.3 Změny druhového a funkčního složení lučního rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí a světla procházejícího rostlinným pokryvem	21
4.2 Manipulativní experiment	23
4.2.1 Růstová dynamika vybraných druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí.....	23
4.2.2 Změny složení a abundance druhů v hnojených a nehnojených plochách	29
4.2.3 Vývoj množství světla procházejícího rostlinným pokryvem během vegetační sezóny	32
5 Diskuze.....	33

5.1 Metody.....	33
5.2 Observační studie	33
5.2.1 Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na různých prostorových škálách	33
5.2.2 Vztah druhové bohatosti a světla procházejícího rostlinným pokryvem na různých prostorových škálách	36
5.2.3 Změny druhového a funkčního složení lučního rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí a světla procházejícího rostlinným pokryvem	36
5.3 Manipulativní experiment	37
5.3.1 Růstová dynamika vybraných druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí	37
5.3.2 Změny složení a abundance druhů v hnojených a nehnojených plochách	38
5.3.3 Vývoj množství světla procházejícího rostlinným pokryvem během vegetační sezóny	38
6 Závěr.....	39
7 Literatura	40
8 Přílohy	44

1 Úvod

Porozumění vztahu mezi druhovou bohatostí a produktivitou prostředí je základním a ekology dlouho studovaným problémem. Navzdory mnoha studiím zůstává toto téma kontroverzní a stále se objevuje velké množství nejasností a nepřesností způsobených například nesprávným založením pokusů, problémy s interpretací dat nebo neschopností tento vztah generalizovat a aplikovat v širším měřítku (Hillebrand & Cardinale, 2010; Whittaker, 2010).

Jaké faktory ovlivňují složení rostlinných společenstev? Jaké jsou vztahy mezi druhovou bohatostí a produktivitou prostředí? Jsou tyto vztahy zobecnitelné, nebo se v různých částech světa liší?

Současná ekologie vysvětluje složení rostlinných společenstev a jeho odpověď na gradienty prostředí pomocí tří hlavních faktorů. Jedná se o vysvětlení založené na evoluční historii studovaného území, vysvětlení pomocí omezené šířitelnosti semen a vysvětlení na základě ekologických interakcí (Zobel & Pärtel, 2008).

Vysvětlení založené na evoluční historii se vztahuje na všechna rostlinná společenstva. Důležitým mechanismem, jak může být společenstvo ovlivněno, je dlouhodobé prostorové oddělení interagujících jedinců (společenstev) a jejich individuální vývoj k preferenci specifických rozsahů charakteristik prostředí (Zobel & Pärtel, 2008). To znamená, že v různých částech světa křivky pro vztah produktivity prostředí a druhové diverzity mohou mít různý tvar. Pro tropy je nejčastěji pozorována pozitivní závislost, zatímco pro temperátní oblasti naopak závislost unimodální (Mittelbach et al., 2001; Pärtel et al., 2007). Závislosti se mohou lišit i pro jiné charakteristiky prostředí. Jako příklad nám mohou posloužit studie snažící se objasnit tyto rozdílné závislosti druhové bohatosti na gradientu pH (Pärtel, 2002; Gilbert & Lechowicz, 2005). V temperátních oblastech měly významný vliv doby ledové, které způsobily značný úbytek druhů. Zároveň díky nízkým srážkám se posunuly preference pro kyselost půd směrem k vyšším hodnotám pH. Naproti tomu podnebí tropů bylo pravděpodobně dlouhodobě stabilnější. Vyšší roční úhrn srážek způsobuje vymývání karbonátů z půdy, a tím zvyšuje její kyselost (Pärtel, 2002). Tyto místní specifity způsobují odlišnosti v preferenci pH množinou druhů vyskytujících se na daném území – tzv. *Species pool hypothesis* česky někdy uváděná jako hypotéza zásobníku druhů (Taylor et al., 1990). Tento efekt dokládají rozdílné křivky závislosti druhové bohatosti na pH. Podobně se mohou lišit i závislosti na jiných vlastnostech prostředí, včetně úživnosti.

Zásobník druhů je definován jako množina druhů schopných se do daného místa dostat, uchytit a přežít (Eriksson, 1993). Tomuto pojetí se říká nefiltrované (unfiltered). Druhým konceptem je filtrovaný zásobník (filtered). Rozdíl je v tom, že nefiltrovaný zásobník může být nadhodnocen přítomností druhů vzácných a druhů schopných existovat jen v určitých podmínkách (druhy se vyskytují jen na několika lokalitách a nemohou se šířit dokonce ani do blízkých lokalit, právě kvůli specifickým požadavkům na podmínky). Jinými slovy jsou tyto druhy přítomny v místním zásobníku, nicméně se vyskytují jen na zlomku lokalit. Bývá také rozlišován zásobník regionální a lokální. Druhové složení lokálního zásobníku je do značné míry ovlivněno regionálním (Cornell & Harrison, 2014).

Zásobník druhů slouží jako zásobárna semen potenciálně schopných v daném místě růst a je formován několika procesy. Prvním z nich je vznik nových druhů (speciace), který je zprostředkován mnoha procesy, např. selekcí nebo genetickým driftem. Dalšími důležitými faktory jsou příliv nových druhů (imigrace) a vymírání druhů (extinkce) (Lepš, 2013; Cornell & Harrison, 2014). Všechny tyto procesy mohou být ovlivněny environmentálními filtry (kompeticí, lokálními podmínkami), evoluční historií nebo geografickou historií úzce související s disperzními bariérami (Cornell & Harrison, 2014). Důležitým omezením pro šíření druhů jsou pohoří, především ta longitudinální, která bránila migraci druhů od severu k jihu, a naopak od jihu k severu, během dob ledových. Geografickou bariérou mohou být také různé lokální anomálie, překážky a gradienty.

Koncept druhového zásobníku je pravděpodobně schopný vysvětlit mnoho otázek týkajících se vztahu produktivity prostředí a druhové bohatosti. Nicméně zdá se, že významný efekt má pouze v málo produktivních nebo heterogenních a často narušovaných společenstvech, tedy v místech, kde je volný prostor pro uchycování nových individuí (Belote et al., 2009; Myers & Harms, 2009). Naopak v kompaktních a nepříliš narušovaných společenstvech budou hrát hlavní roli v utváření rostlinného společenstva mezidruhové kompetiční vztahy. Zároveň vliv druhového zásobníku nebude významný při lokálních studiích, pro jejichž jednotlivé lokality se bude jeho velikost pravděpodobně shodovat (Cornell & Harrison, 2014).

Druhým hlavním faktorem ovlivňujícím složení rostlinných společenstev je omezená šířitelnost rostlin, především jejich semen (*Dispersal limitation hypothesis*) (Zobel & Pärtel, 2008). Rostliny se mohou šířit vegetativně, ale tento způsob je většinou omezen na bezprostřední okolí rostliny. Na větší vzdálenosti jsou efektivní především semena. Malá semena se mohou šířit velmi daleko, ale jejich potenciál vyklíčit a uchytit se je nižší, proto

jsou produkována ve velkých množstvích. Velká semena se naopak daleko od mateřské rostliny nedostanou, ale lépe klíčí (Lepš, 2013). Samozřejmě je mnoho výjimek, např. extrémně těžké semeno kokosové palmy se může po moři dostat velmi daleko. Na velké vzdálenosti mohou dispergovat i zoochorní druhy. Nicméně, i když se semeno dokáže do konkrétního místa dostat, nemusí se uchytit. Semena jsou schopná se uchytit především v heterogenních nebo narušených místech. V homogenních a nenarušených místech se nové druhy kvůli vysoké kompetici s již přítomnými druhy uchycují zřídka, nebo mohou přežít pouze krátký čas (Vítová & Lepš, 2011). To znamená, že ne ve všech habitatech vhodných pro růst daného druhu lze tento druh nalézt. Záleží na tom, zda jsou v dané oblasti přítomny, jaké množství semen produkují a na jak velké vzdálenosti jsou semena schopna se šířit a uchycovat (Vítová & Lepš, 2011).

Koncepty druhového zásobníku a omezené šířitelnosti semen spolu úzce souvisí. Pokud je šířitelnost semen do daného místa omezená, pak složení společenstva bude formováno především druhovým zásobníkem a naopak (Cornell & Harrison, 2014).

Třetím a pro tuto práci nejdůležitějším faktorem je vysvětlení druhové diverzity pomocí ekologických interakcí. Koexistence druhů ve společenstvu je kromě geografických a fyziologických omezení také určována interakcemi mezi jednotlivými druhy, nebo spíše jedinci. Zvýšení úživnosti prostředí může mít na společenstvo dvojitý efekt. Buď může docházet k facilitaci, což znamená, že s odstraněním nedostatku živin (např. pohnojením) bude ve společenstvu schopno koexistovat více jedinců (druhů), čímž zároveň dojde ke zvýšení produktivity prostředí. Druhová bohatost spolu s produktivitou poroste (Pärtel et al., 2007). Nebo může převládnout jev opačný – kompetice – při jejímž působení bude počet druhů klesat pomocí mechanismu kompetičního vyloučení (Grime, 1973). Produktivita prostředí v tomto případě poroste dál.

Obecný *humped-shaped model* předpovídající vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí (unimodální závislost) byl poprvé navržen Grimem (1973). Tento model předpokládá, že od velmi nízkých hodnot produktivity počet druhů narůstá směrem ke středním hodnotám, kde je vrchol křivky a do vyšších hodnot přímka klesá opět k nižším počtům druhů (Obr. 1). Tento vztah je podpořen mnoha studiemi (Tilman & Pacala, 1993; Mittelbach et al., 2001; Rajaniemi, 2003; Pärtel et al., 2007; Fraser et al., 2014). Nicméně byly nalezeny i jiné závislosti – rostoucí, klesající nebo tzv. U – shaped závislost s jedním minimem ve středních hodnotách produktivity (Mittelbach et al., 2001; Mittelbach, 2010; Whittaker,

2010; Adler et al., 2011). Objevují se i názory, že tento vztah je nezávislý na jakýchkoliv ekologických interakcích (Oksanen, 1996).

Existuje více pohledů na to, jaké interakce a vlivy způsobují tvar výše popsaného modelu. Zde je uvedeno sedm možných vysvětlení (Rajaniemi, 2003). Prvním z nich je *Total competition intensity hypothesis* (Grime, 1977), která říká, že při nízké produktivitě prostředí přežívají jen druhy tolerantní k živinovému stresu, a naopak pouze druhy schopné o tyto zdroje úspěšně kompetovat přežívají ve vysoce produktivním prostředí. Počet druhů bude nejvyšší ve středních hladinách produktivity. *Dynamic equilibrium hypothesis* (Huston, 1979) je hypotéza, která předpokládá, že při vysoké produktivitě je populační dynamika rychlejší než při nízké. Populace rychle rostou a kompetičně slabé druhy jsou ze společenstva rychleji vyloučeny. Pokud nejsou disturbance ani příliš časté, ani příliš silné, pak působí proti kompetitivnímu vyloučení. V opačném případě vedou k poklesu druhové bohatosti. Třetí je *Habitat heterogeneity hypothesis* (Tilman & Pacala, 1993). Vysoce a naopak velmi málo produktivní místa mají malou heterogenitu zdrojů. Nízkoprodukční místa jsou limitována především zdroji živin (např. dusík), zatímco vysokoprodukční místa, kde jsou rostliny velké a stíní svému okolí, jsou limitována světlem. Další dvě hypotézy řeší problém z pohledu kompetice o světlo. *Light competition intensity hypothesis* (Newman, 1973) předpokládá, že ve středních hodnotách produktivity dochází k přesmyku z kompetice podzemní (o živiny) na kompetici nadzemní (o světlo). Jinými slovy, s rostoucí produktivitou přestávají být rostliny omezené množstvím živin, více rostou, a proto začínají být omezeny dostupností světla. Druhá hypotéza – *Light competition with random species loss hypothesis* (Goldberg & Miller, 1990) – je té předchozí velmi podobná. Také dochází k přesmyku z kompetice podzemní na kompetici nadzemní. Liší se v předpokladu, že nebudou vyloučeny kompetičně slabé druhy, ale malí jedinci všech druhů. Ke ztrátě druhu pak dochází náhodně nebo kvůli nízké populační hustotě. *The heterogeneity-size asymmetry hypothesis* (Rajaniemi, 2003) je “posledním” vysvětlením. Předpokládá, že kompetice se odehrává především o živiny, přičemž při heterogenním rozmístění (ostrůvky různých poměrů a množství jednotlivých živin) dochází ke zvýšení velikostní asymetrie a tím k poklesu druhů. Při nízké produktivitě vysoká heterogenita živin udržuje vysokou velikostní asymetrii a tím nízkou druhovou bohatost. S rostoucí produktivitou se heterogenita snižuje (velikostní asymetrie také) a umožňuje koexistenci více druhů. Pokud produktivita roste dál, pak začíná být limitujícím faktorem světlo a opět se zvyšuje velikostní asymetrie.

Jako sedmou bychom mohli považovat teorii podle Oksanena (1996), který uvádí, že sledovaný vztah mezi produktivitou a druhovou bohatostí je jen artefaktem používaných

metod, a především velikosti zkoumaných ploch. Je třeba podotknout, že produktivita společenstva by na velikosti studovaných ploch měla být nezávislá. Naproti tomu, počet druhů roste s velikostí sledované plochy, ale tato závislost není lineární, a má v různých společenstvech různé zakřivení. Vztah velikosti plochy a počtu druhů je popsán křivkou (tzv. *Species-area relationship*) zpočátku strmě stoupající s rostoucí studovanou plochou. U větší velikosti plochy se tento růst výrazně zpomaluje (Lepš, 2013). Tato kombinace vede k tomu, že se závislost produktivity a druhové bohatosti liší v závislosti na velikosti studované plochy.

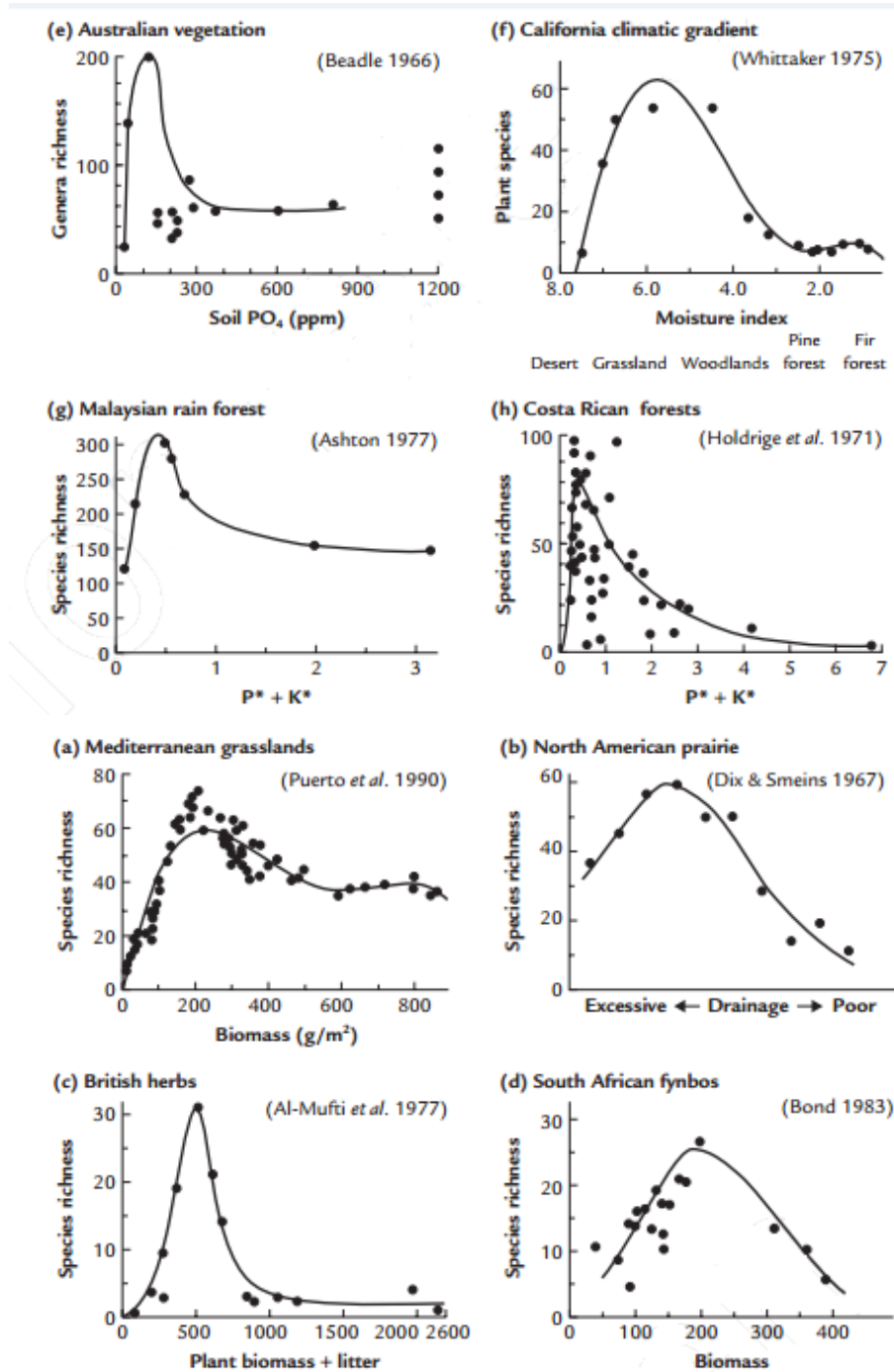
První čtyři z těchto sedmi hypotéz vysvětlují vzestupnou část unimodální křivky velmi podobně. Tedy že jen málo druhů je schopných tolerovat nízké hladiny zdrojů. Jejich hladiny se s rostoucí produktivitou zvyšují a umožňují tak koexistenci více druhů. Na vysvětlení klesající části unimodální křivky se shoduje třetí až pátá hypotéza. Tvrdí, že s rostoucí produktivitou dochází k přesunu z kompetice podzemní na kompetici nadzemní (Rajaniemi, 2003).

Kromě zmíněných hypotéz je velmi důležitým faktorem, který ovlivňuje rostlinná společenstva, již zmíněná velikost zkoumaných ploch. Závislosti počtu druhů na produktivitě prostředí se liší od globální škály přes regionální až po lokální. Na globální škále je nejčastější vztah pozitivní, zatímco na regionální a lokální úrovni převažuje unimodální (Šimová et al., 2013). Některé studie ukazují, že pozitivní vztah na regionální a lokální škále je také poměrně častý (Mittelbach et al., 2001; Adler et al., 2011). Pro tuto práci je důležitá hypotéza o velikosti jedinců (*Self-thinning hypothesis*) popsána Oksanenem (1996). Ta předpokládá, že s rostoucí produktivitou roste velikost individuí, což vede k poklesu jejich četnosti kvůli nedostatku místa ve společenstvu. To má za následek redukci celkového počtu druhů. Za nižších produktivit může počet druhů stoupat, protože stoupá i počet (malých) jedinců ve společenstvu; při extrémně nízkých hodnotách produktivity může dojít k poklesu počtu druhů, zvláště pokud nízká produktivita vede k nízké hustotě jedinců.

I přes dlouhodobé snahy o porozumění vztahu mezi druhovou bohatostí a produktivitou zůstává mnoho otázek nezodpovězených. Mnoho prací přichází s odlišnými výsledky a je velmi těžké nalézt vysvětlení, na kterém by se mohla vědecká komunita shodnout. Je potřeba tento vztah dále studovat a přinášet nové poznatky, které by mohly pomoci s řešením tohoto problému.

Sledováním závislostí a vztahů charakteristik prostředí a vybraných objektů studia, případně jejich vzájemných interakcí, jsme schopni popsat mnoho existujících jevů. Nicméně které mechanismy vedou ke studovaným závislostem nelze ověřit pouze observačními metodami. Je potřeba některou z proměnných vhodně manipulovat (manipulativní experiment), aby bylo možné její vliv odlišit od ostatních proměnných a zjistit tak, co je schopná ovlivňovat, a co nikoli. Pomocí manipulativních experimentů byl například studován vliv diverzity lučních společenstev na produktivitu (Allan et al., 2011). Podobně pomocí přidání světelného zdroje do rostlinného podrostu byl odstraněn vliv světla umožňující studovat jeho působení na kompetici mezi druhy v rostlinném společenstvu (Hautier et al., 2009).

Abychom zjistili, jak jednotlivé rostlinné druhy reagují na zvýšenou úživnost prostředí a jestli je reakce stejná u všech jedinců (druhů), nebo každý druh reaguje jinak a jaké mechanismy za tím stojí, pak je potřeba měřit jejich růstovou dynamiku v průběhu roku v hnojených a nehnojených plochách.



Obr. 1: Příklady pozorovaných vztahů mezi druhovou bohatostí a různými vyjádřeními produktivity prostředí v rostlinných společenstvech. (Tilman & Pacala, 1993).

2 Cíle práce

- Ověřit závislost druhové diverzity na gradientu produktivity lučních společenstev na třech prostorových škálách.
- Zjistit odpověď růstové dynamiky rostlin na zvýšené množství živin v půdě. Spolu se změnami růstové dynamiky charakterizovat změny v druhovém složení společenstva a změny v průchodu světla společenstvem.

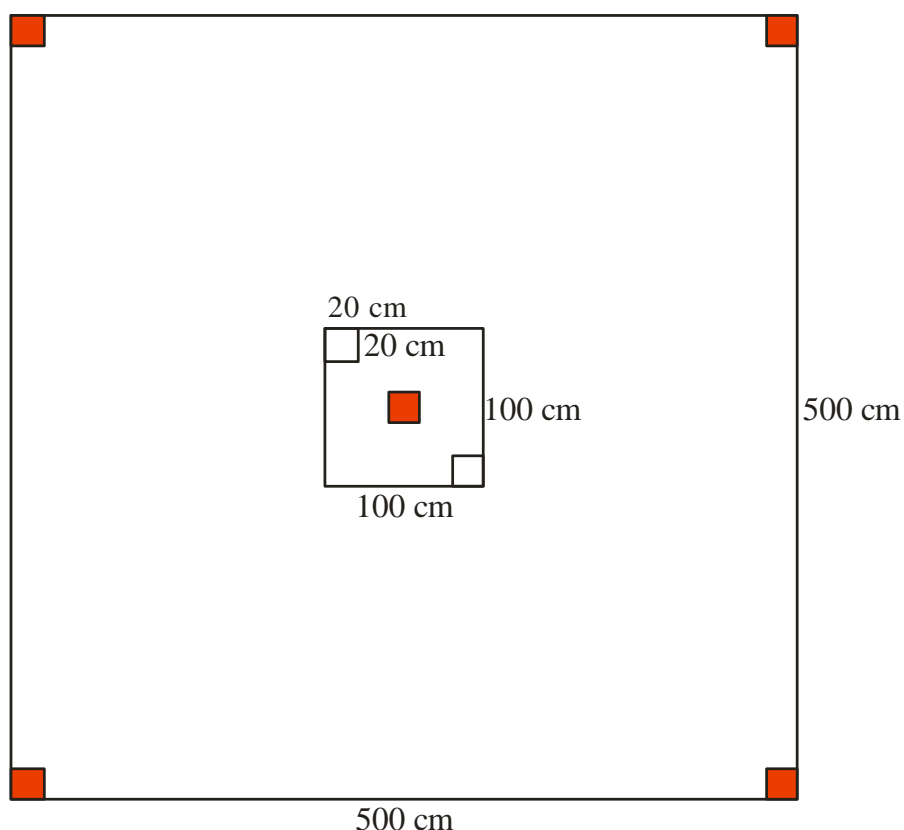
3 Metody

3.1 Uspořádání studie

Celou studii je možné rozdělit do dvou částí. První částí je observační studie luk v okolí Českých Budějovic – jejím cílem bylo na těchto loukách odhadnout produktivitu prostředí a druhovou bohatost na různých prostorových škálách, a odvodit závislost těchto charakteristik. Druhá část (manipulativní experiment) probíhala na střídavě vlhké oligotrofní louce, asi 10 km východně od Českých Budějovic, nazývané Ohrazení, jejímž cílem bylo charakterizovat odpověď růstových charakteristik vybraných druhů na experimentální hnojení.

3.1.1 Observační studie

Sběr dat probíhal ve dvou po sobě následujících letech – 2013, 2014. V roce 2013 od 24. 5. – 26. 5. na 10 a v roce 2014 od 6. 5. – 8. 5. na 30 loukách v okolí Českých Budějovic. Data byla sbírána vždy těsně před kosením luk. Toto období je zřejmě nejlepší, pokud odhadujeme produktivitu prostředí pomocí biomasy v daném okamžiku. Datum sběru dat v roce 2014 se liší o 18 dní právě z důvodu dřívějšího kosení. Při výběru luk byla snaha o pokud možno největší variabilitu druhovou, v množství dostupných živin a dalších charakteristik prostředí (např. vlhkost). Zároveň byly vybírány louky v co nejmenší oblasti, aby se předešlo rozdílnému vlivu klimatických podmínek apod. Měřenými veličinami byl počet druhů na různých prostorových škálách, produktivita charakterizovaná jako biomasa společenstva v okamžiku měření a množství (v %) fotosynteticky aktivního záření (PAR – Photosynthetically active radiation) procházejícího rostlinným pokryvem. Sběr dat probíhal ve čtverci o velikosti 5 m x 5 m, který byl na louku umístěn tak, aby se nacházel v homogenní a nepřilíš narušené části (např. vyjeté koleje od traktoru). Ve středu čtverce byla vytyčena plocha 1 m x 1 m a v ní dva další čtverce o velikosti 0,2 m x 0,2 m. Na těchto třech prostorových škálách byly zaznamenány všechny přítomné druhy cévnatých rostlin (tím byl určen počet druhů). Odběr biomasy probíhal na pěti dalších čtvercích o velikosti 0,2 m x 0,2 m. Po odběru proběhlo roztřídění biomasy na živou a mrtvou. Její sušení probíhalo po dobu 48 hodin při teplotě 110 °C. Uspořádání zkoumaných ploch je znázorněno na obrázku (Obr. 2). Pouze v roce 2014 bylo měřeno množství světla procházejícího rostlinným pokryvem vždy 2 krát pro každou z luk ve čtverci 1 m x 1 m. Detailnější popis této metody je uveden v bodu 3.1.2.3.



Obr. 2: Uspořádání zkoumané plochy. Plně jsou vyznačeny plochy pro odběr biomasy.

3.1.2 Manipulativní experiment

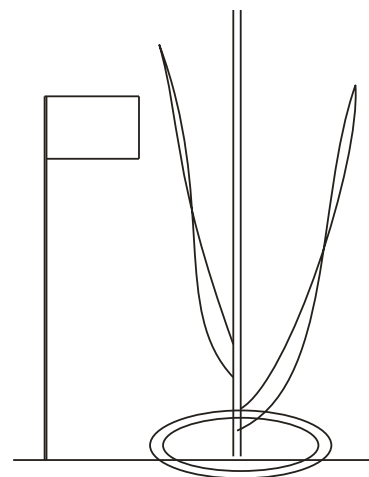
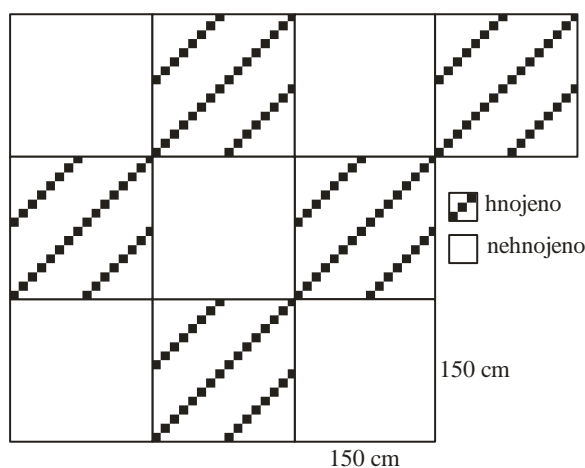
3.1.2.1 Manipulativní experiment – popis lokality

Tato část práce probíhala na vlhké, druhově bohaté louce asi 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic. Louka je mírně svažité, ze tří stran obklopena lesy. Průměrné roční srážky a teploty pro rok 2013 a 2014 jsou uvedeny v příloze (Příloha 1). Data byla získána od Českého hydrometeorologického ústavu. Množství živin v půdě je celkově nízké (dusík 6 – 8 g/kg, fosfor 400 – 500 mg/kg, C/N poměr 16 – 20). Vegetace patří do asociace *Molinietum caeruleae* (svaz *Molinion*) místy přecházející do svazu *Violion caninae* (Kotorová & Lepš, 1999). Dominantními druhy trav jsou především *Festuca rubra*, *Molinia caerulea*, *Holcus lanatus*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Agrostis canina* a *Agrostis capillaris*. Další významnou dominantu tvoří skupina šáchorovitých – *Carex panicea*, *Carex hartmanii*, *Carex pilulifera*, *Carex nigra*, *Carex pallescens*, *Juncus effusus*. Z dvouděložných rostlin jsou nejčastěji zastoupeny *Ranunculus acris*, *Succisa pratensis*, *Betonica officinalis*, *Prunella vulgaris*, *Hieracium umbellatum* a *Cirsium palustre*. Také se zde vyskytují ohrožené druhy jako např. *Dactylorhiza majalis* a *Pedicularis sylvatica*. Nomenklatura všech druhů rostlin uvedených v této práci byla sjednocena podle publikace Kubát et al. (2002).

3.1.2.2 Manipulativní experiment – uspořádání

Pokusná plocha byla vytyčena 18. 4. 2013 a rozdělena do deseti čtverců o délce hrany 1,5 m (Obr. 3). Pět čtverců bylo rovnoměrně pohnojeno granulovaným hnojivem Cererit s mikroprvky (amonný dusík rozpustný ve vodě jako N – 8%, fosfor rozpustný ve vodě jako P_2O_5 – 11 %, fosfor rozpustný v citranu amonném jako P_2O_5 – 13 %, draslík rozpustný ve vodě jako K_2O – 11 %, hořčík rozpustný ve vodě jako MgO – 2 %, síra rozpustná ve vodě jako S – 15 %, bor rozpustný ve vodě jako B – min. 0,03 %, měď rozpustná ve vodě jako Cu – min. 0,004 %, molybden rozpustný ve vodě jako Mo – min. 0,005 %, zinek rozpustný ve vodě jako Zn – min. 0,008 %, chloridy rozpustné ve vodě jako Cl – max. 1 % – podle údajů výrobce) v množství 50 g/m², tedy 112,5 g/čtverec. Pět čtverců bylo ponecháno bez zásahu. V každém čtverci bylo nalezeno a označeno vždy jedno individuum od každého druhu. Bylo vybráno 12 druhů (*Ranunculus acris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Pedicularis sylvatica*, *Carex panicea*, *Holcus lanatus*, *Succisa pratensis*, *Carex pilulifera*, *Juncus effusus*, *Molinia caerulea*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta* a *Carex hartmanii*). Jedinci jednotlivých druhů byli vybráni náhodně. Druhy naopak tak, aby se nacházely ve všech deseti čtvercích a byla tak zaručena vyváženost sbíraných dat. Zároveň nebyli vybráni jedinci nacházející se blízko hranice dvou sousedících čtverců, aby se předešlo možnému lokálnímu průsaku živin z hnojené plochy do nehnojené. Každý jedinec byl opatrně označen vlaječkou a provázkem tak, aby se nijak nepoškodil a mohl bez omezení růst (Obr. 3). U každého jedince byla zhruba ve 14 – ti denním intervalu, počínaje 18. 4. 2013, měřena výška živých listů nad zemským povrchem, případně také výška květu. 21. 6. 2013 bylo zjištěno druhové složení (a tím i počet druhů), jejich pokryvnost, odebrána biomasa a nakonec byly plochy pokoseny. Biomasa byla odebrána vždy po čtyřech vzorcích z každého čtverce z plochy o rozměru 20 x 20 cm, dále roztřízena na živou a mrtvou, následně sušena při 110 °C po 48 hodin a na závěr zvážena. 15. 7. 2013 (Příloha 2) byli znovu označeni stejní jedinci a měření pokračovalo až do 4. 10. 2013.

V roce 2014 probíhala stejná měření jako v roce 2013 s výjimkou délky jeho trvání. Měření probíhalo od 23. 1. 2014 do 16. 10. 2014 opět zhruba ve 14 – ti denních intervalech. Kosení, snímkování a odběry biomasy proběhly 4. 7. 2014. V roce 2014 začalo měření množství světla procházejícího rostlinným pokryvem. Tato metoda je popsána v bodu 3.1.2.3.



Obr. 3: Uspořádání zkoumané plochy a schématické znázornění způsobu označení jednotlivých jedinců.

3.1.2.3 Měření světla přístrojem SunScan

Množství světla procházejícího rostlinným pokryvem bylo měřeno pomocí přístroje SunScan dvakrát v každé ploše manipulativního experimentu (bod 3.1.2.2) zhruba v dvoutýdenním intervalu, a dvakrát na každé snímkové louce (bod 3.1.1). Obě měření byla zprůměrována.

Přístroj se skládá ze tří hlavních částí (Příloha 3). První – „SunScan probe“ – je sonda obsahující 64 na světlo senzitivních senzorů měřících v oblasti PAR. Tato sonda je zaváděna vodorovně do rostlinného pokryvu při povrchu půdy. Druhou částí je „Beam Fraction sensor,“ který složí jako srovnávací sensor pro „SunScan probe“. Je tedy umístěn nad rostlinným pokryvem a měří celkové množství světla dopadajícího v daném momentě na zemský povrch. Třetí částí je přístroj („PDA“) vyhodnocující data získaná předchozími částmi přístroje. Získaná data vyjadřují poměr mezi světlem, které prochází rostlinným pokryvem a celkovým dopadajícím světlem (Webb et al., 2013).

Měření by mělo probíhat za co nejstálějších podmínek a během co nejkratšího časového úseku, aby byla zajištěna homogenita dat. Je také nutné dbát na to, aby přístroj nebyl ničím zastíněn (Webb et al., 2013).

3.2 Statistické zpracování

3.2.1 Observační studie

Vztah druhové bohatosti na různých prostorových škálách a produktivity (případně množství procházejícího světla) byl vyhodnocen pomocí lineární regrese. Data o počtu druhů byla logaritmicky transformována (dekadický logaritmus), aby se zlepšila homogenita variance a bylo dosaženo normálního rozdělení dat. Dalším a podstatnějším důvodem logaritmické transformace je fakt, že umožňuje smysluplné srovnání sklonu přímky závislosti na produktivitě při různých prostorových škálách. Pokud předpokládáme lineární pokles závisle proměnné charakterizující počet druhů s produktivitou, pak je smysluplné srovnávat, o kolik procent druhů se sníží druhová bohatost při vzrůstu produktivity o jednotku, nikoliv o kolik druhů celkově – toto srovnání umožňuje právě logaritmická transformace.

Regresní koeficient z byl zjištěn vytvořením závislosti logaritmu počtu druhů každé louky na logaritmu prostorové škály (tzv. species area relationship curve) (0,04 m², 1 m² a 25 m²). Obecná rovnice pro tento vztah je $S = c * A^z$, kde S je počet druhů, c a z jsou konstanty specifické pro konkrétní závislost a A je velikost studované plochy. Úpravou získáme rovnici této regrese ve tvaru: $\log(S) = \log(c) + z * \log(A)$. Z tohoto vztahu pak získáváme hledaný regresní koeficient z . Koeficient z ukazuje, jak rychle roste počet druhů s plochou, a lze jej tedy považovat za míru heterogenity prostředí. Tyto analýzy byly provedeny pomocí programu Statistica 12 (STATSOFT, 2013). Čárkované čáry v obrázcích regresní závislosti vždy zobrazují 95 % konfidenční pás.

Změny složení druhů a životních forem lučního rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí a světla procházejícího rostlinným pokryvem byly charakterizovány pomocí ordinačních analýz při použití programu Canoco 5 (Braak & Šmilauer, 2012). Byla provedena analýza Canonical Correspondence Analysis (CCA) pro znázornění změn druhového složení (použita byla data o prezenci druhů) podél gradientů charakteristik prostředí a Redundancy Analysis (RDA) pro závislost procentuálního zastoupení rostlinných životních forem na charakteristikách prostředí. Údaje o rostlinných životních formách byly získány z internetové databáze LEDA (Kleyer et al., 2008). Pokud byly u některých druhů uvedeny dvě životní formy, byla jejich kombinace považována za samostatnou skupinu.

3.2.2 Manipulativní experiment

Dynamika růstu pro všechny sledované druhy rostlin ve hnojených a nehnojených plochách byla zpracována pomocí obecných lineárních modelů v programu Statistica 12 (STATSOFT, 2013). Grafy jsou znázorněním trojné interakce mezi časem, druhem a typem hnojení. Faktor plochy byl brán jako faktor s náhodným efektem a je hierarchicky vnořen do faktoru hnojení. Data výšky měřených jedinců jsou logaritmicky transformována. Chybové úsečky vždy znázorňují 95 % konfidenční interval.

Růstové křivky pro vybrané druhy rostlin ve hnojených a nehnojených plochách byly zpracovány obdobně pomocí obecných lineárních modelů. Rozdílem je, že obrázky znázorňují dvojnou interakci mezi časem a typem hnojení. Data výšky jedinců nebyla v tomto případě zlogaritmována, pokud nesrovnáváme druhy, je názornější uvádět přímo výšky jedinců. Chybové úsečky vždy znázorňují 95 % konfidenční interval.

Změny složení a abundance druhů v hnojených a nehnojených plochách byly charakterizovány pomocí ordinačních analýz s použitím programu Canoco 5 (Braak & Šmilauer, 2012). Byly provedeny parciální analýzy (Redundancy Analysis).

Změny fotosynteticky aktivního záření procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu sezóny byly zpracovány stejným způsobem jako růstové křivky pro vybrané druhy rostlin ve hnojených a nehnojených plochách.

Významnost všech efektů v provedených statistických analýzách byla testována na 5 % hladině významnosti.

4 Výsledky

4.1 Observační studie

4.1.1 Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na různých prostorových škálách

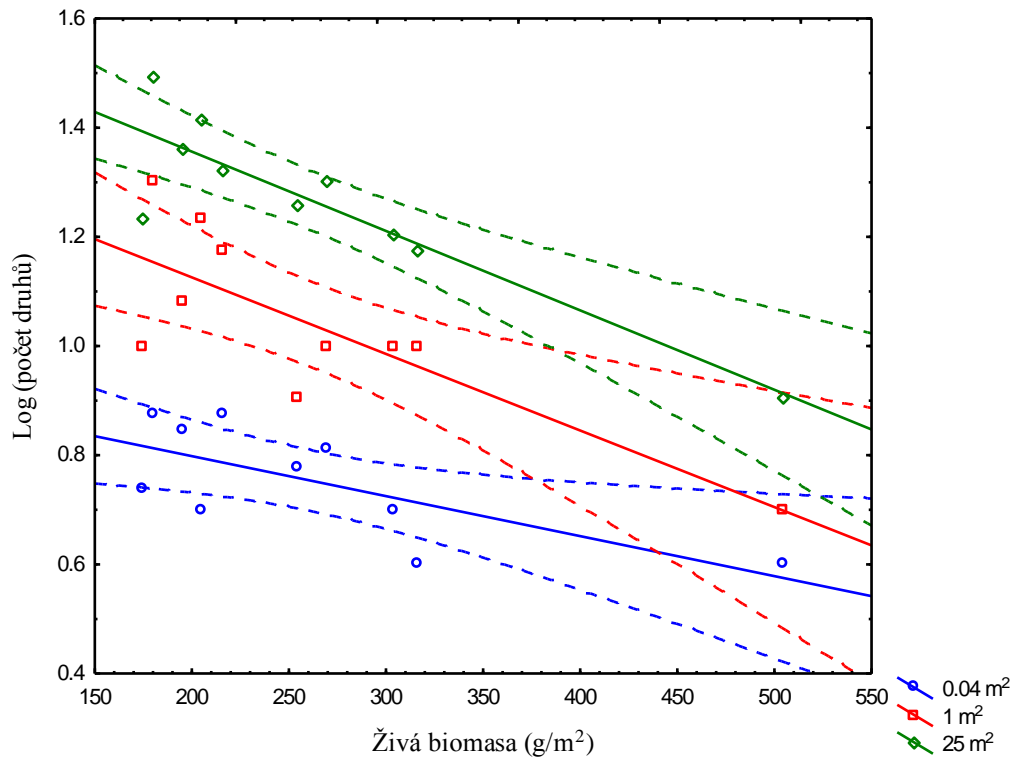
Počet druhů klesá s rostoucí produktivitou prostředí. První obrázek (Obr. 4) znázorňuje tento vztah pro rok 2013, druhý obrázek (Obr. 5) pro rok 2014. Výsledky statistiky jsou uvedeny v tabulce (Tab. 1). Je třeba si povšimnout regresních koeficientů, které jsou důležité pro srovnání efektu prostorové škály na druhovou diverzitu. Vždy na nejmenší prostorové škále je korelační i regresní koeficient nejvyšší (tj. nejméně záporný) a s rostoucí velikostí se snižuje do více záporných hodnot. Se zvětšující se velikostí studované plochy roste rychlost, jakou druhy mizí ze společenstva v závislosti na produktivitě prostředí. Korelační koeficient ukazuje těsnost tohoto vztahu a stejně jako regresní koeficient se jeho velikost s rostoucí plochou snižuje (je více záporný). Pomocí regresní rovnice přímky ($\text{Log}(\text{počet druhů}) = a - b * \text{biomasa}$) byl vypočten procentuální pokles druhové diverzity po zvýšení produktivity prostředí o 100 g (Tab. 1). Opět je pokles na větší prostorové škále strmější než na malé.

Na následujících dvou obrázcích (Obr. 6, Obr. 7) je uveden vztah koeficientu (z) ze závislosti počtu druhů na ploše každé jednotlivé louky a produktivity prostředí. Velikost koeficientu klesá s rostoucí produktivitou. První obrázek (Obr. 6) znázorňuje tento vztah pro rok 2013, druhý obrázek (Obr. 7) pro rok 2014. Jinými slovy – za nižší produktivity prostředí roste počet druhů s plochou rychleji než za produktivity vyšší. U produkčních luk je počet druhů nízký, a zároveň pomalu přibývá s plochou. Tato společenstva jsou tedy homogenně druhově chudá. Charakteristiky statistiky jsou uvedeny v tabulce (Tab. 1).

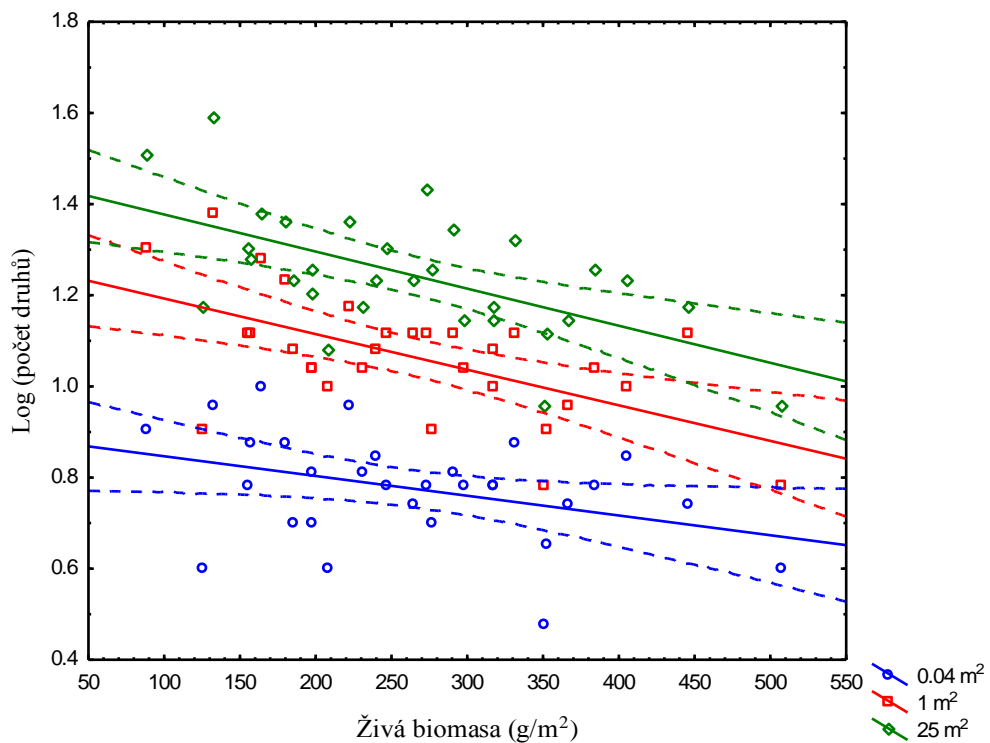
Vztah s mrtvou biomasou byl velmi chaotický – evidentně příliš záleželo na tom, kdy a jak byla louka v předchozím roce naposledy obhospodařena, a proto zde výsledky nejsou prezentovány.

Tab. 1: Statistické výsledky lineární regrese pro vztah logaritmu druhové bohatosti a produktivity prostředí na třech prostorových škálách pro rok 2013 (Obr. 4) a rok 2014 (Obr. 5). Statistické výsledky lineární regrese pro vztah koeficientu z a produktivity prostředí pro rok 2013 (Obr. 6) a rok 2014 (Obr. 7).

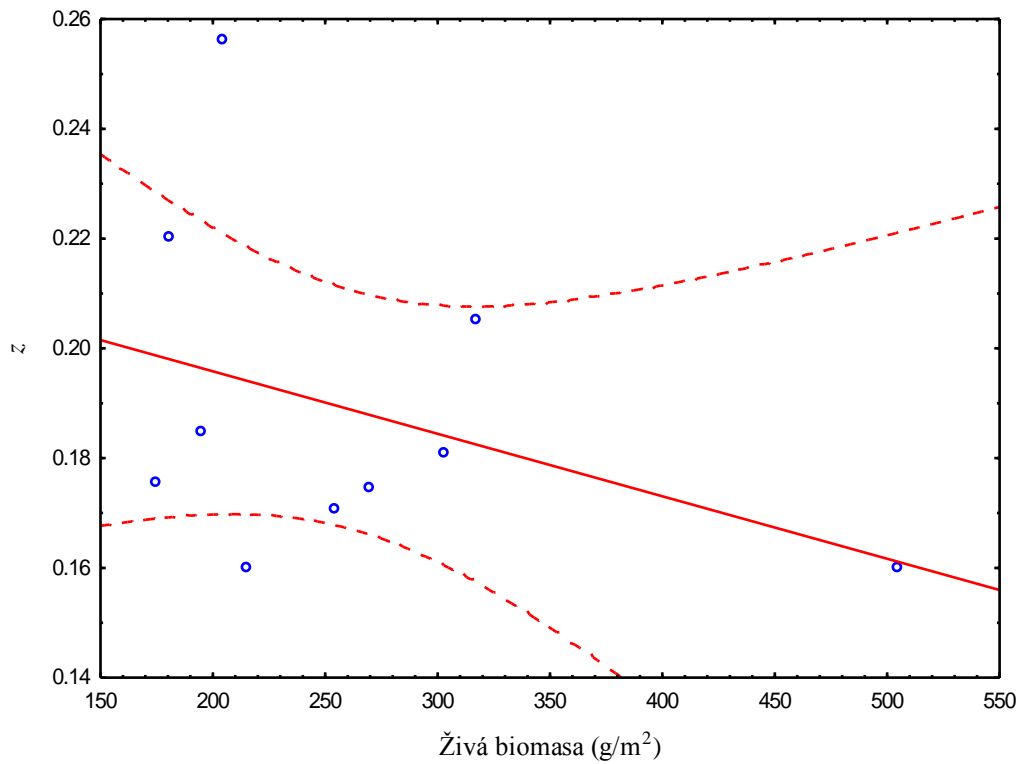
	Rok	Prostorová škála (m ²)	r	Pokles druhové bohatosti na 100 g biomasy (%)	R ²	F	DF	p	Regresní rovnice
Obr. 4	2013	0.04	-0.7091	14,9	0.5028	8.08	8	0.0217	$y=0.9449-0.0007*x$
		1	-0.8072	27,6	0.6516	17.962	8	0.0048	$y=1.4064-0.0014*x$
		25	-0.8968	29,2	0.8043	32,8838	8	0.0019	$y=1.647-0.0015*x$
Obr. 5	2014	0.04	-0.3763	8,8	0.1416	4.6194	28	0.0404	$y=0.8899-0.0004*x$
		1	-0.5809	14,9	0.3375	14.2621	28	0.0008	$y=1.2708-0.0007*x$
		25	-0.5919	16,8	0.3504	15.1027	28	0.0006	$y=1.4585-0.0008*x$
Obr. 6	2013	-	-0.3718	-	0.1382	1.2832	8	0.2901	$y=0.2186-0.0001*x$
Obr. 7	2014	-	-0.4575	-	0.2093	7.4136	28	0.011	$y=0.203-0.0001*x$



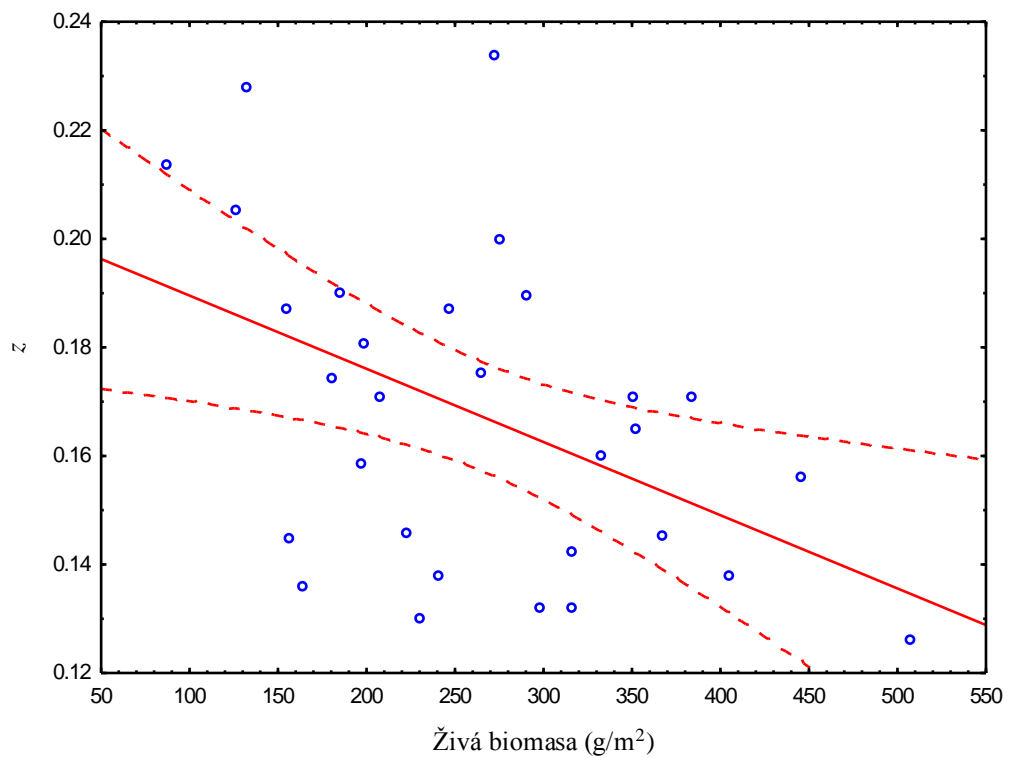
Obr. 4: Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na třech prostorových škálách pro rok 2013.



Obr. 5: Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na třech prostorových škálách pro rok 2014.



Obr. 6: Vztah koeficientu z a produktivity prostředí v roce 2013.



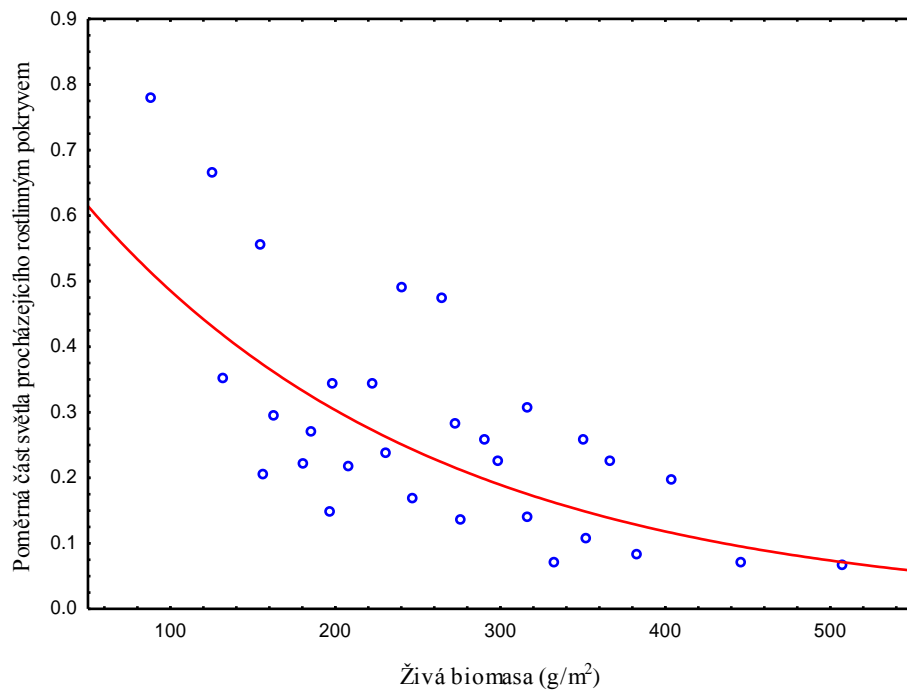
Obr. 7: Vztah koeficientu z a produktivity prostředí v roce 2014.

4.1.2 Vztah druhové bohatosti a světla procházejícího rostlinným pokryvem na různých prostorových škálách

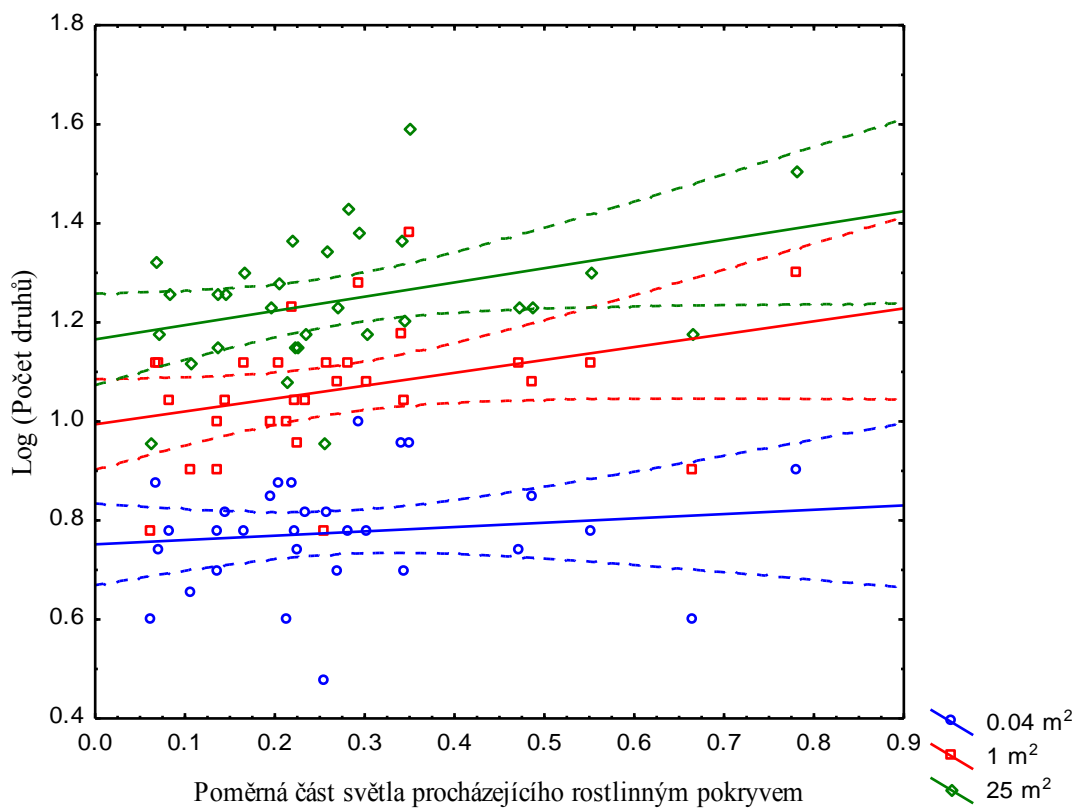
Regresní přímka (Obr. 8) ukazuje, že s rostoucí produktivitou prostředí klesá množství světla procházejícího rostlinným pokryvem. U hodnot okolo 500 g/m² je množství procházejícího světla velmi nízké. Počet druhů na různých prostorových škálách roste se zvyšujícím se procentuálním zastoupením průchozího světla (Obr. 9). Trend je kladný a tedy opačný trendu popsáném v bodě 4.1.1. S rostoucí produktivitou prostředí míra procházejícího světla klesá. Na nejvíce produkčních a nejméně prosvětlených lukách je počet druhů nejnižší. Nicméně tento vztah vychází pro plochu velikosti 0,04 m² neprůkazně. Pro plochy o velikosti 1 m² a 25 m² jsou výsledky marginálně průkazné. Výsledky statistiky pro obrázek (Obr. 9) jsou uvedeny v tabulce (Tab. 2).

Tab. 2: Statistické výsledky lineární regrese pro vztah logaritmu druhové bohatosti a poměrné části světla procházejícího rostlinným pokryvem (Obr. 9).

	Prostorová škála (m ²)	r	R ²	F	DF	p	Regresní rovnice
Obr. 9	0.04	0.1307	0.0171	0.4865	28	0.4913	y=0.7518+0.0874*x
	1	0.3332	0.1110	3.4978	28	0.0719	y=0.994+0.2603*x
	25	0.3600	0.1296	4.1700	28	0.0507	y=1.1656+0.2876*x



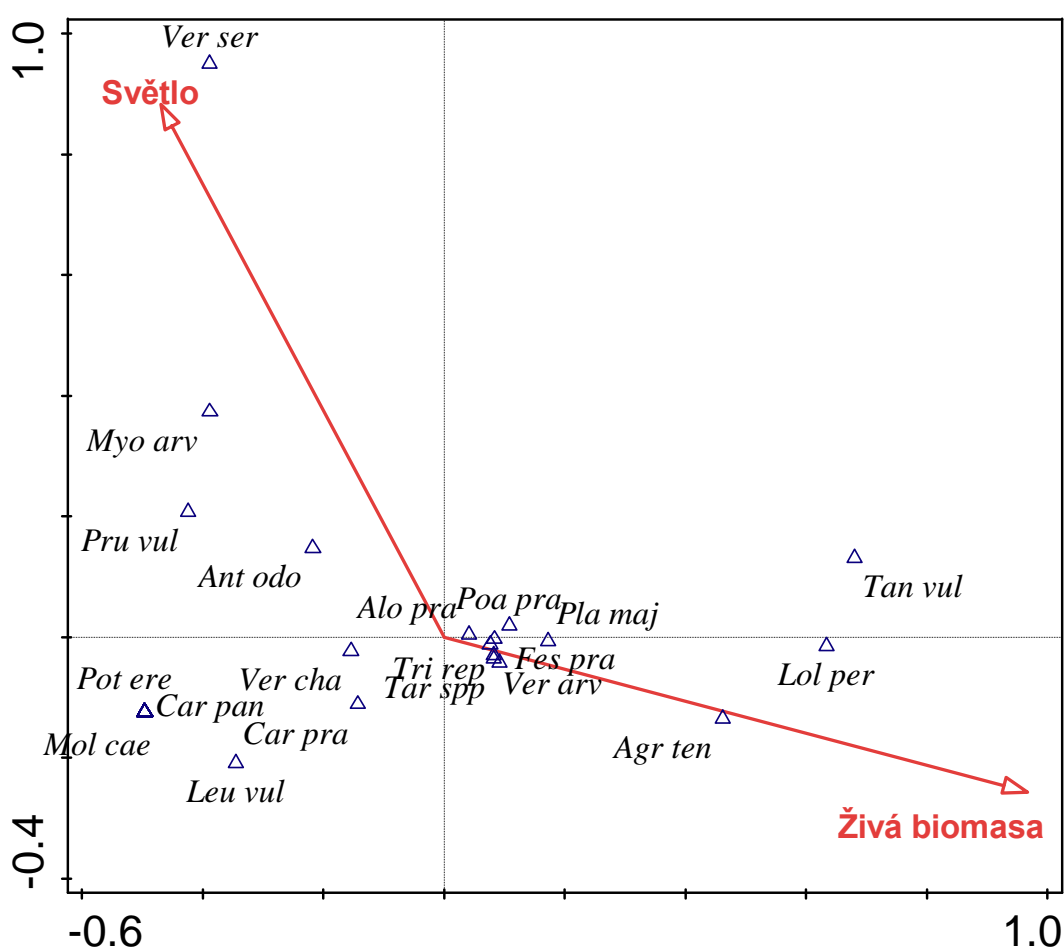
Obr. 8: Vztah množství světla procházejícího rostlinným pokryvem a produktivity prostředí ($y = 0,7776 * \exp^{-0,0047 * x}$, odhadnuto pomocí linearizované regrese).



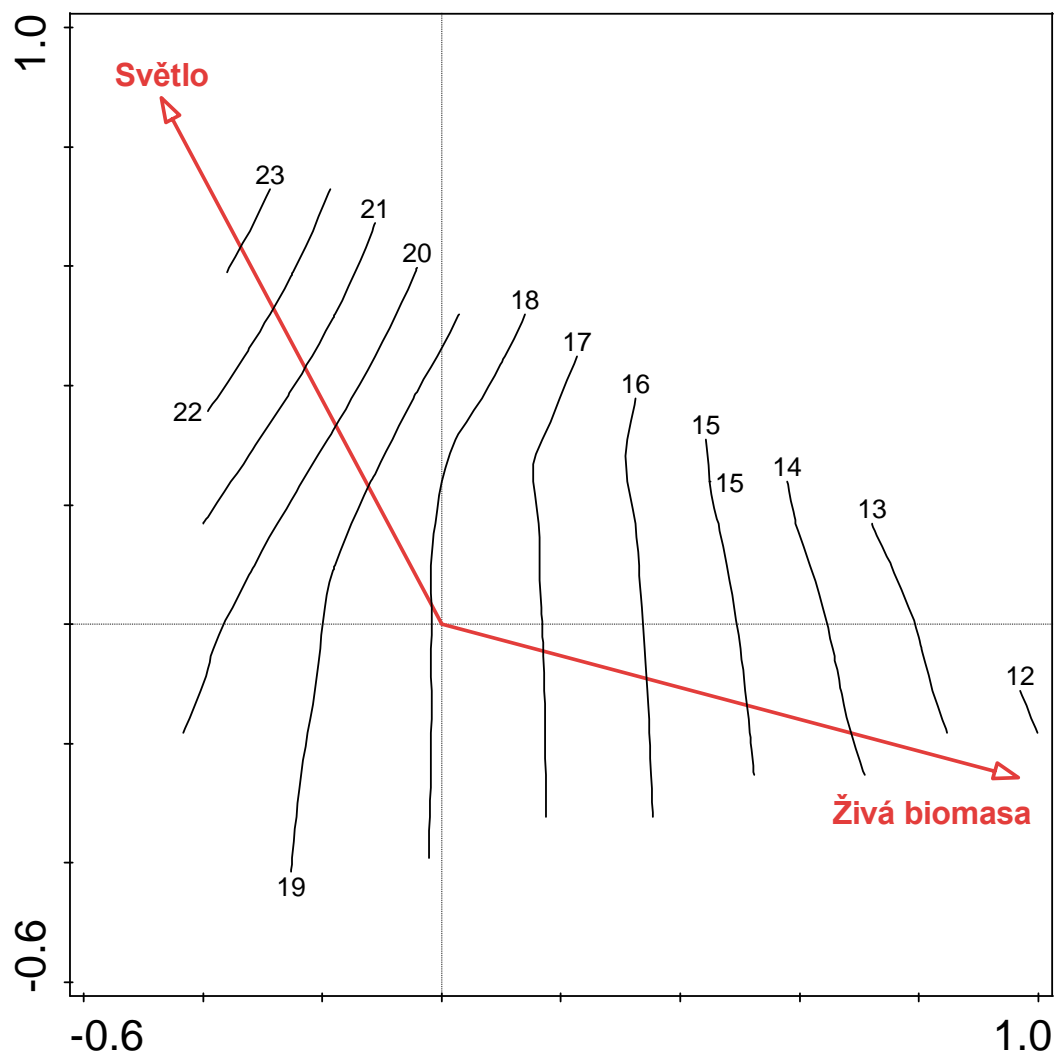
Obr. 9: Vztah druhové bohatosti a světla procházejícího rostlinným pokryvem na třech prostorových škálách.

4.1.3 Změny druhového a funkčního složení lučního rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí a světla procházejícího rostlinným pokryvem

Na obrázku (Obr. 10) je vidět rozložení lučního společenstva vzhledem k měřeným charakteristikám prostředí. Pro louky s největším množstvím světla procházejícího rostlinným pokryvem jsou typickými druhy *Veronica serpyllifolia*, *Prunella vulgaris* nebo *Myosotis arvensis*. Louky s vysokou produktivitou nejlépe charakterizují druhy jako *Lolium perenne*, *Tanacetum vulgare* a *Agrostis tenuis*. Dále (Obr. 11) je vidět rozdělení druhové diverzity na gradientu měřených proměnných. Obrázek opět potvrzuje, že počet druhů klesá se zvyšující se produktivitou a roste s množstvím světla.

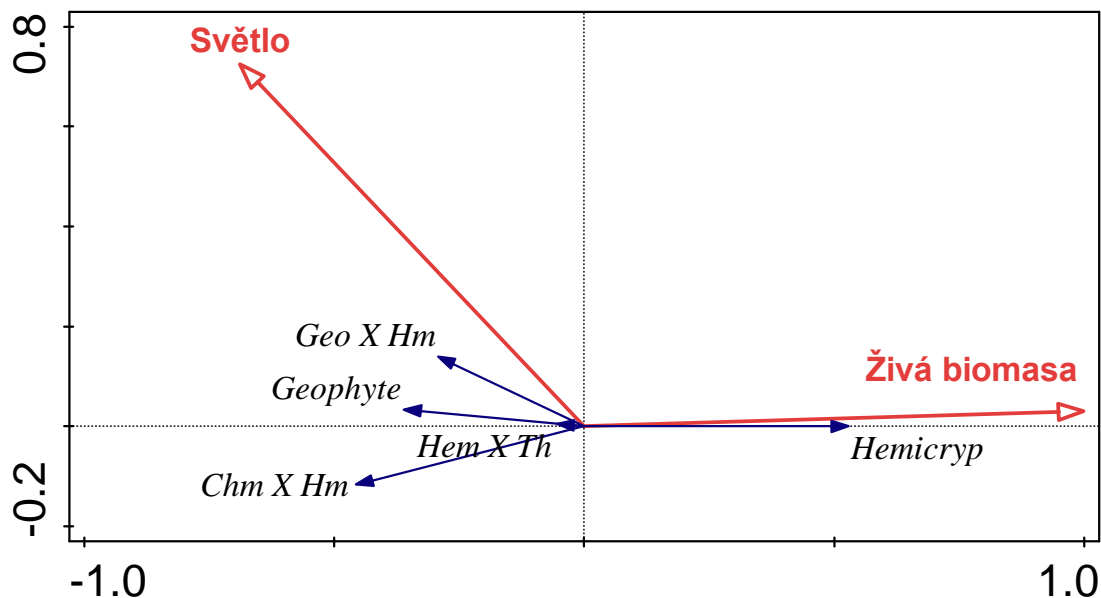


Obr. 10: Canonical Correspondence Analysis (CCA) pro 20 druhů nejlépe fitujících na měřené charakteristiky prostředí ($F = 1,4$; $P = 0,046$).



Obr. 11: Druhov diverzita rostlin ve vztahu k vysvtlujcm promnnm.

Vztah rostlinnch ivotnch forem (geofyt, kryptofyt, chamaefyt, terofyt, hemikryptofyt a nkter jejich kombinace) k mrenm charakteristikm prosted je zobrazen na obrzku (Obr. 12). Pedevm hemikryptofyty vznamn odpovdj na rostouc produktivit prosted. Protoe velk vtšina druh v souboru jsou hemikryptofyty, je nutn brt tuto analzu s rezervou – spe lze říci, že jin formy ne hemikryptofyty se udrž v mn produknch plochch.



Obr. 12: Redundancy Analysis (RDA) pro rostlinné životní formy v závislosti na charakteristikách prostředí ($F = 2,4$; $P = 0,022$). Pomocí X jsou značeny kombinace kategorií.

4.2 Manipulativní experiment

4.2.1 Růstová dynamika vybraných druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí

Obrázky (Obr. 13, Obr. 14) zobrazují růstovou dynamiku 12 studovaných druhů v hnojených a nehnojených plochách pro rok 2013. Jedna sezóna je rozdělena do dvou obrázků kvůli větší přehlednosti. Dělicím místem je datum pokosení ploch. Následující dva obrázky (Obr. 15, Obr. 16) jsou znázorněním téhož vztahu pro rok 2014. Výsledky statistiky jsou uvedeny v následujících tabulkách (Tab. 3, Tab. 4, Tab. 5, Tab. 6) Každý druh reaguje na zvýšené množství živin v půdě jiným způsobem. Například v období před kosením reaguje *Juncus effusus* na hnojení výrazně pozitivně, zatímco odezva ostatních druhů je spíše slabší. V období po kosení se asymetrie růstu rostlin mezi hnojenými a nehnojenými plochami značně prohlubuje. V roce 2014 *Pedicularis sylvatica* z hnojených ploch mizí úplně. V období před kosením je interakce druhu, typu hnojení a data neprůkazná. V období po kosení je v roce 2013 interakce marginálně průkazná a v roce 2014 průkazná.

Tab. 3: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi logaritmem výšky druhu, typem hnojení, plochou, datem a jejich vzájemnými interakcemi pro období před kosením v roce 2013 (Obr. 13). Závorka značí hierarchické uspořádání.

	Effect	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
druh	Fixed	14.2195	11	1.2927	81.4809	0.058964	21.923	0.000000
hnoj.	Fixed	0.3289	1	0.3289	8.2712	0.095332	3.450	0.099129
druh*hnoj.	Fixed	0.7189	11	0.0654	81.5013	0.058849	1.111	0.363933
druh*datum	Fixed	0.5154	55	0.0094	385.0000	0.003537	2.649	0.000000
hnoj.*datum	Fixed	0.0279	5	0.0056	53.9904	0.002389	2.338	0.054058
druh*hnoj.*datum	Fixed	0.2580	55	0.0047	385.0000	0.003537	1.326	0.069237
plocha(hnoj.)	Random	0.8247	8	0.1031	77.7258	0.058732	1.755	0.098981
datum*plocha(hnoj.)	Random	0.0908	40	0.0023	385.0000	0.003537	0.641	0.956676
druh*plocha(hnoj.)	Random	5.0088	81	0.0618	385.0000	0.003537	17.481	0.000000

Tab. 4: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi logaritmem výšky druhu, typem hnojení, plochou, datem a jejich vzájemnými interakcemi pro období před kosením v roce 2013 (Obr. 14). Závorka značí hierarchické uspořádání.

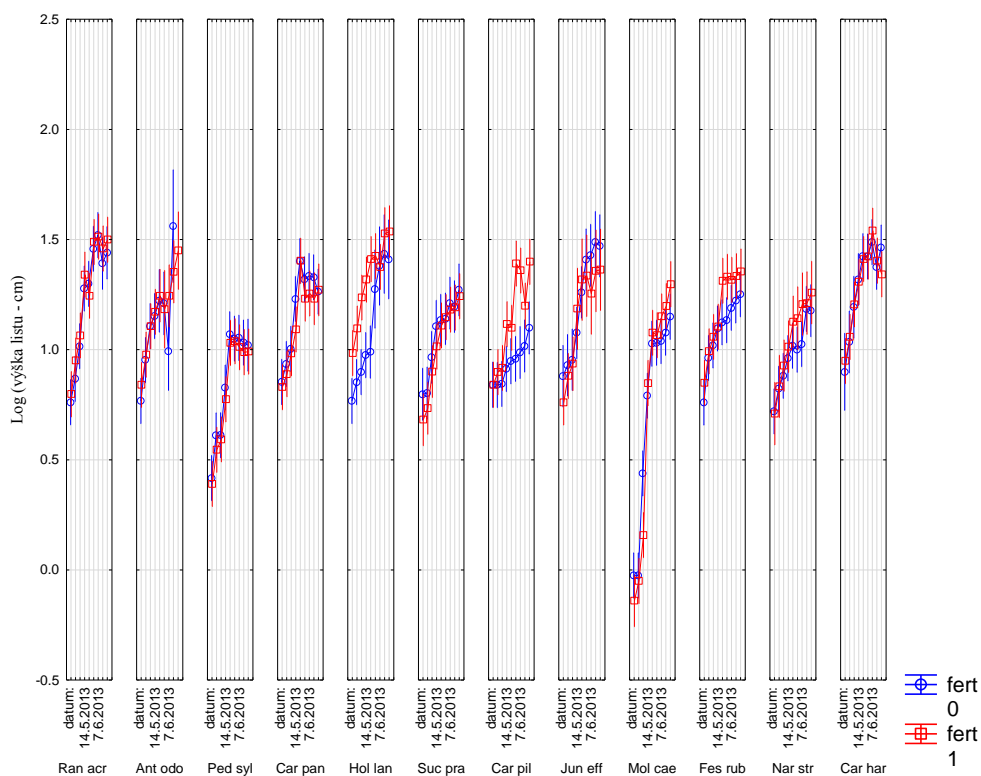
	Effect	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
druh	Fixed	14.2195	11	1.2927	81.4809	0.058964	21.923	0.000000
hnoj.	Fixed	0.3289	1	0.3289	8.2712	0.095332	3.450	0.099129
druh*hnoj.	Fixed	0.7189	11	0.0654	81.5013	0.058849	1.111	0.363933
druh*datum	Fixed	0.5154	55	0.0094	385.0000	0.003537	2.649	0.000000
hnoj.*datum	Fixed	0.0279	5	0.0056	53.9904	0.002389	2.338	0.054058
druh*hnoj.*datum	Fixed	0.2580	55	0.0047	385.0000	0.003537	1.326	0.069237
plocha(hnoj.)	Random	0.8247	8	0.1031	77.7258	0.058732	1.755	0.098981
datum*plocha(hnoj.)	Random	0.0908	40	0.0023	385.0000	0.003537	0.641	0.956676
druh*plocha(hnoj.)	Random	5.0088	81	0.0618	385.0000	0.003537	17.481	0.000000

Tab. 5: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi logaritmem výšky druhu, typem hnojení, plochou, datem a jejich vzájemnými interakcemi pro období před kosením v roce 2014 (Obr. 15). Závorka značí hierarchické uspořádání.

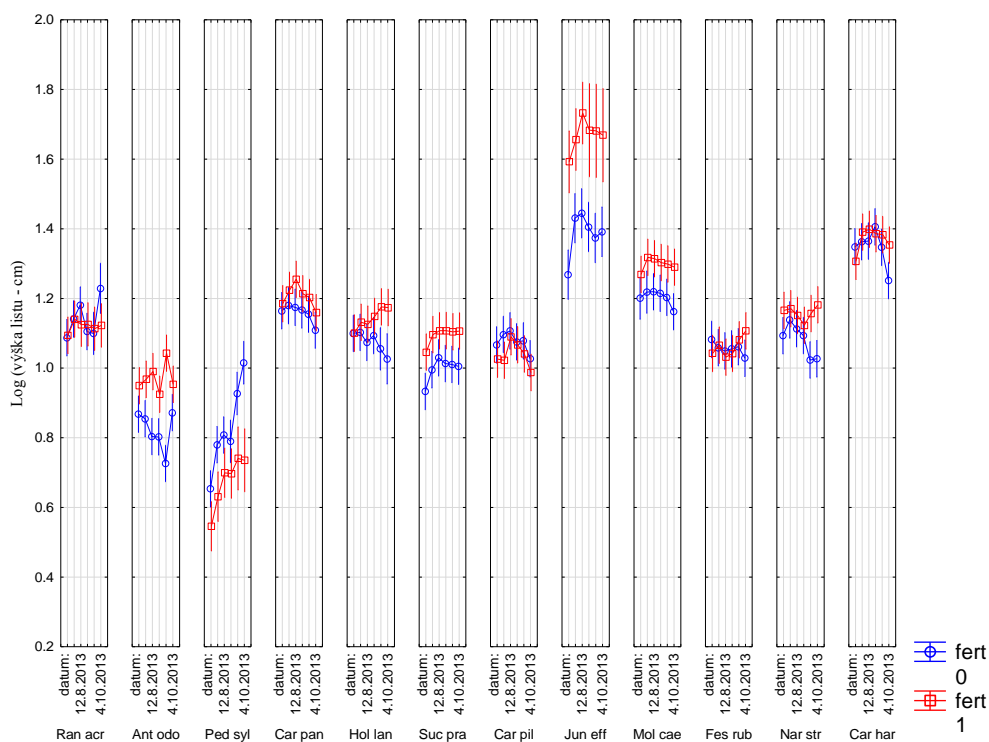
	Effect	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
druh	Fixed	12.0362	11	1.0942	86.6148	0.079033	13.84	0.000000
hnoj.	Fixed	2.1093	1	2.1093	9.0115	0.050945	41.40	0.000120
druh*hnoj.	Fixed	1.3092	11	0.1190	84.8773	0.082812	1.44	0.171531
druh*datum	Fixed	5.2799	99	0.0533	626.0000	0.014447	3.69	0.000000
hnoj.*datum	Fixed	1.2026	10	0.1203	101.7711	0.014590	8.24	0.000000
druh*hnoj.*datum	Fixed	1.3967	93	0.0150	626.0000	0.014447	1.04	0.387351
plocha(hnoj.)	Random	0.4372	8	0.0546	86.5197	0.074828	0.73	0.664428
datum*plocha(hnoj.)	Random	1.1687	80	0.0146	626.0000	0.014447	1.01	0.456434
druh*plocha(hnoj.)	Random	7.2600	83	0.0875	626.0000	0.014447	6.05	0.000000

Tab. 6: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi logaritmem výšky druhu, typem hnojení, plochou, datem a jejich vzájemnými interakcemi pro období před kosením v roce 2014 (Obr. 16). Závorka značí hierarchické uspořádání.

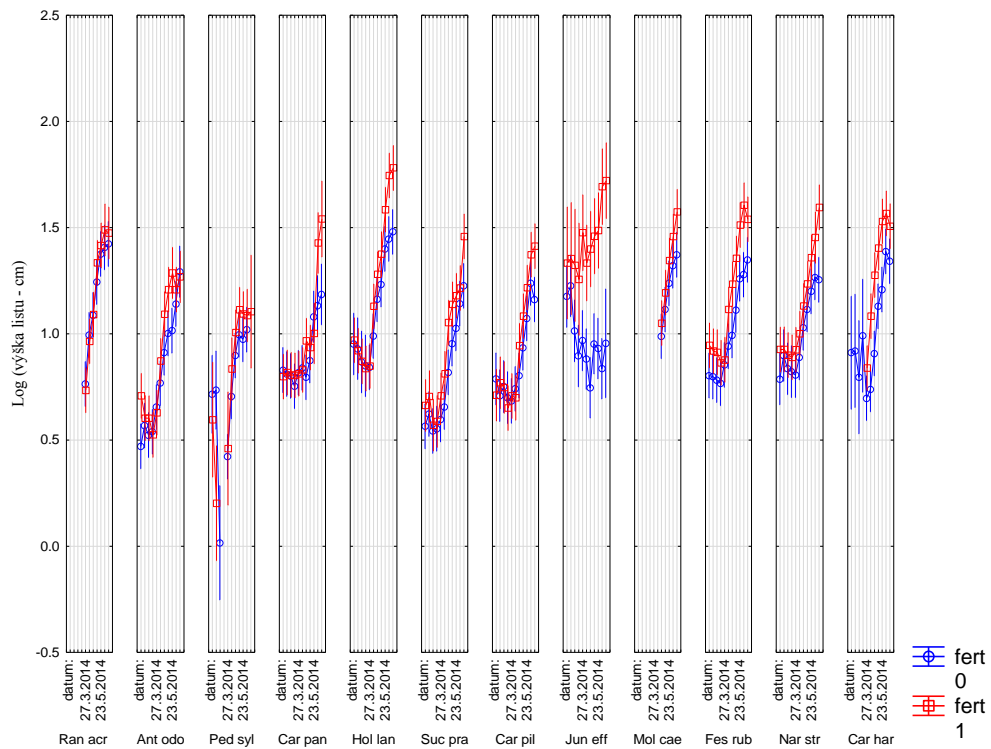
	Effect	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
druh	Fixed	6.6877	11	0.6080	75.3829	0.073926	8.224	0.000000
hnoj.	Fixed	0.6778	1	0.6778	8.5947	0.160918	4.212	0.071809
druh*hnoj.	Fixed	0.5751	10	0.0575	75.3432	0.074092	0.776	0.651106
druh*datum	Fixed	1.1202	44	0.0255	287.0000	0.007760	3.281	0.000000
hnoj.*datum	Fixed	0.0312	4	0.0078	54.8031	0.005113	1.524	0.207985
druh*hnoj.*datum	Fixed	0.5043	40	0.0126	287.0000	0.007760	1.625	0.013356
plocha(hnoj.)	Random	1.3625	8	0.1703	68.4346	0.070940	2.401	0.024037
datum*plocha(hnoj.)	Random	0.1477	32	0.0046	287.0000	0.007760	0.595	0.961248
druh*plocha(hnoj.)	Random	5.6677	75	0.0756	287.0000	0.007760	9.739	0.000000



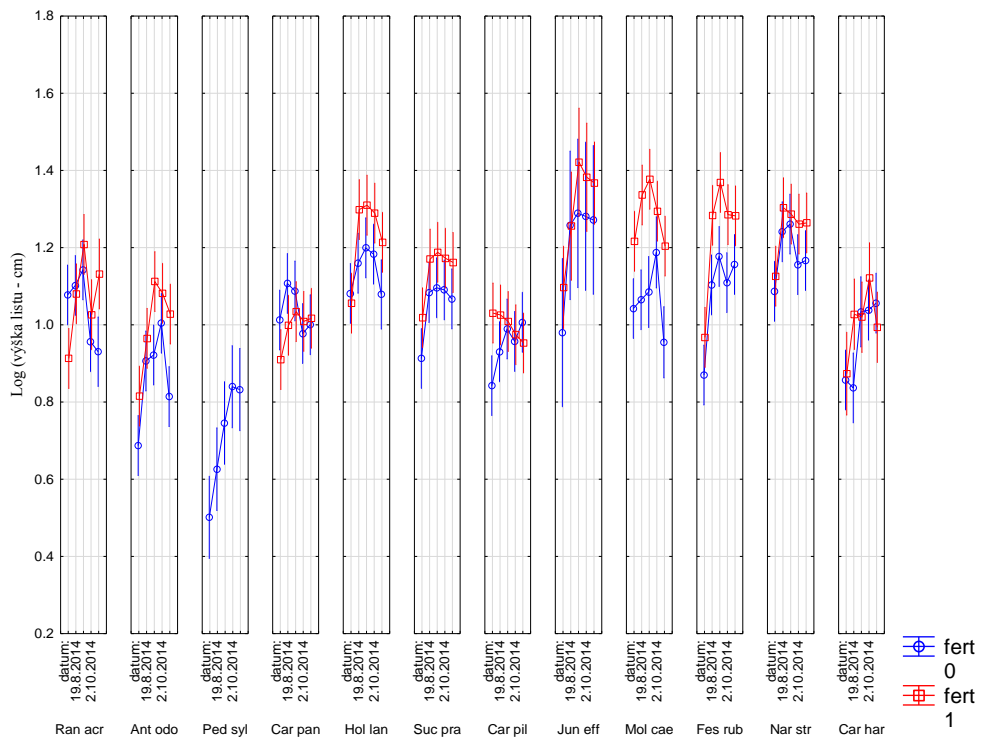
Obr. 13: Růstové křivky jednotlivých druhů rostlin pro hnojené a nehnojené plochy v časovém období 18. 4. – 21. 6. 2013.



Obr. 14: Růstové křivky jednotlivých druhů rostlin pro hnojené a nehnojené plochy v časovém období 15. 7. – 4. 10. 2013.

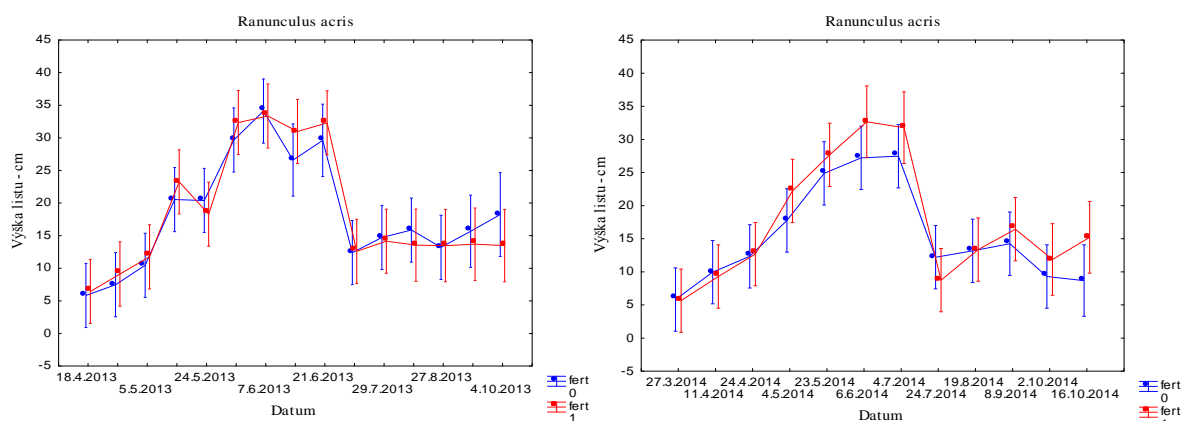


Obr. 15: Růstové křivky jednotlivých druhů rostlin pro hnojené a nehnojené plochy v časovém období 23. 1. – 4. 7. 2014.

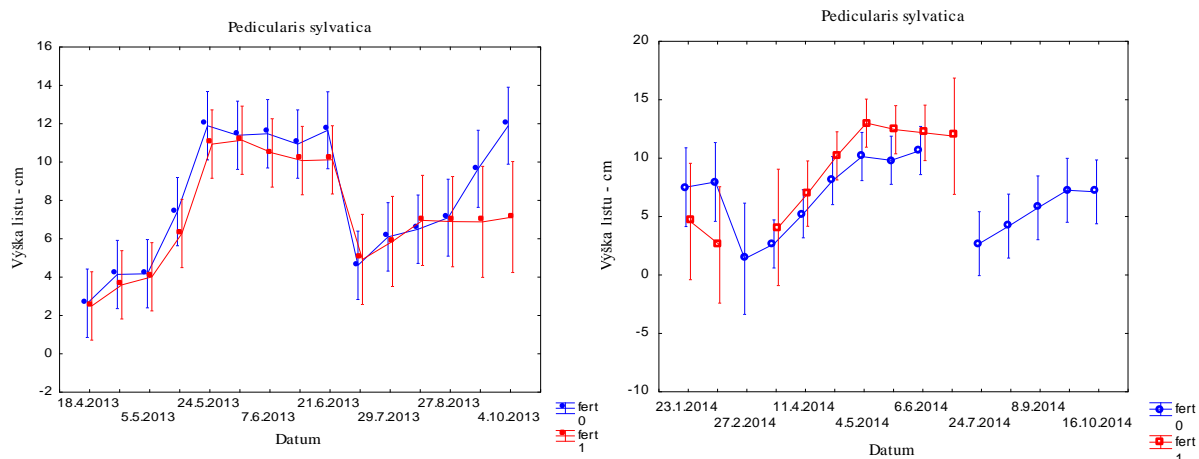


Obr. 16: Růstové křivky jednotlivých druhů rostlin pro hnojené a nehnojené plochy v časovém období 24. 7. – 16. 10. 2014.

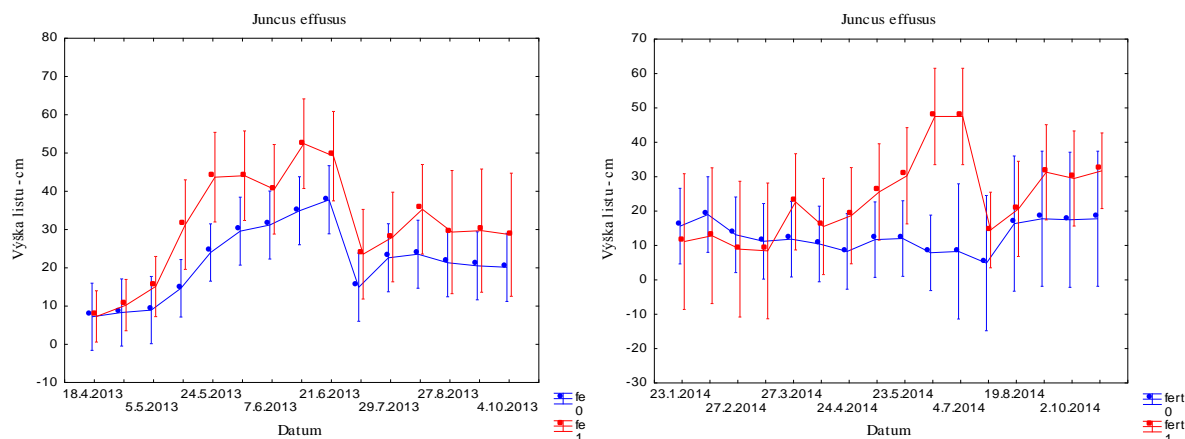
Na následujících obrázcích (Obr. 17, Obr. 18, Obr. 19) lze vidět dynamiku růstu tří druhů rostlin vybraných tak, aby zobrazovaly tři možné varianty odpovědi na hnojení. Dynamika ostatních druhů je těmto příkladům velmi podobná. Zobrazeno je opět srovnání pro dva roky – 2013, 2014, uváděný F-test je pro interakci čas * hnojení. *Ranunculus acris* (Obr. 17) na hnojení nereaguje téměř vůbec. *Pedicularis sylvatica* (Obr. 18) reaguje na hnojení negativně v obou letech a v období po kosení roku 2014 dokonce z hnojených ploch mizí úplně. Naopak *Juncus effusus* (Obr. 19) reaguje v obou letech pozitivně, nicméně postupně mizí z obou typů ploch.



Obr. 17: Růstová křivka pro druh *Ranunculus acris* v hnojených a nehnojených plochách pro roky 2013 ($F(14, 103) = 0,3940$; $p = 0,9739$) a 2014 ($F(11, 83) = 0,6675$; $p = 0,7650$).



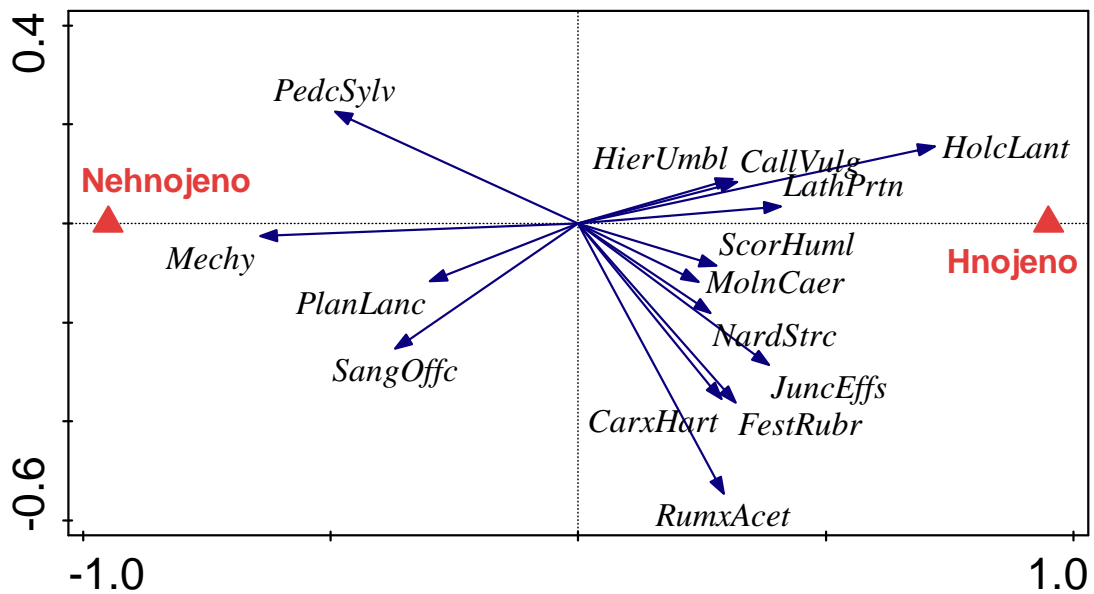
Obr. 18: Růstová křivka pro druh *Pedicularis sylvatica* v hnojených a nehnojených plochách pro roky 2013 ($F(14, 94) = 0,6448$; $p = 0,8208$) a 2014 ($F(7, 45) = 1,2143$; $p = 0,3148$).



Obr. 19: Růstová křivka pro druh *Juncus effusus* v hnojených a nehnojených plochách pro roky 2013 ($F(14, 45) = 0,6825$; $p = 0,7787$) a 2014 ($F(15, 30) = 1,7257$; $p = 0,0991$).

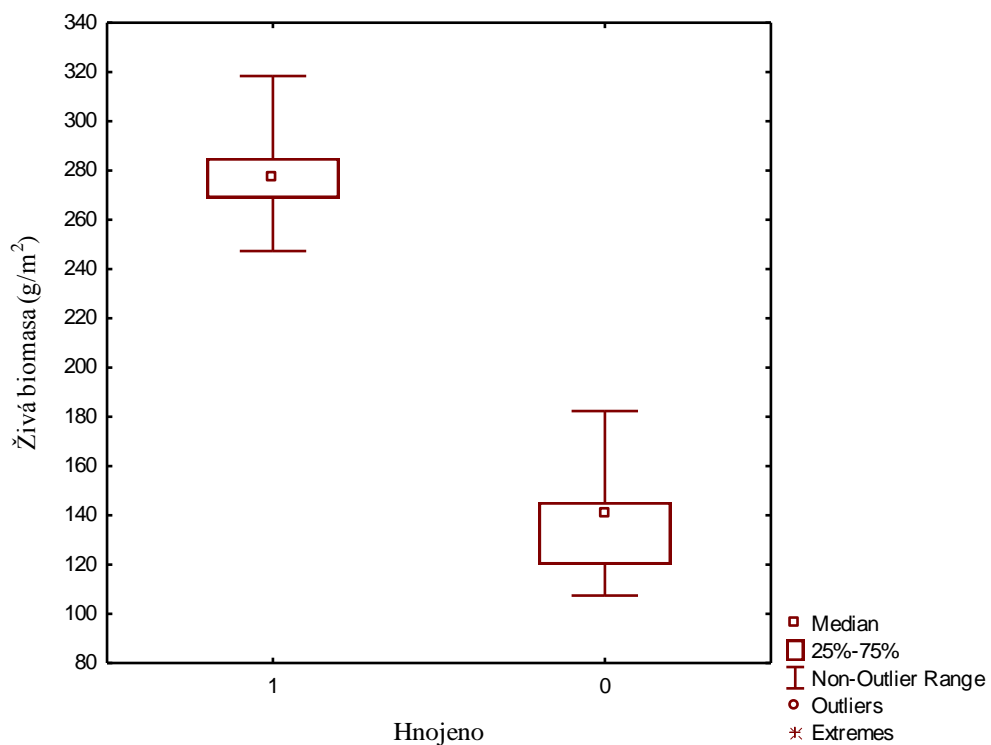
4.2.2 Změny složení a abundance druhů v hnojených a nehnojených plochách

Analýza (parciální RDA) pro interakci druhového složení v jednotlivých plochách a času (2013, 2014, hlavní efekty jsou kovariáty) vychází velmi neprůkazně ($F = 1,0$; $P = 0,472$). Naproti tomu analýza (parciální RDA) vlivu hnojení na druhové složení (rok jako kovariáta) je průkazná (Obr. 20). Při transformaci dat na binární data (tedy na prezenci/absenci) jsou, jak vliv hnojení na druhové složení, tak jeho interakce s časem velmi neprůkazné ($F = 0,9$; $P = 0,836$). To znamená, že se v průběhu experimentu nezměnilo druhové složení ani v hnojených, ani v nehnojených plochách, ale změnila se abundance jednotlivých druhů (mechy jsou zde brány jako jeden samostatný druh). Např. abundance *Pedicularis sylvatica* a mechů v hnojených plochách značně poklesla, zatímco např. abundance *Holcus lanatus* výrazně vzrostla.

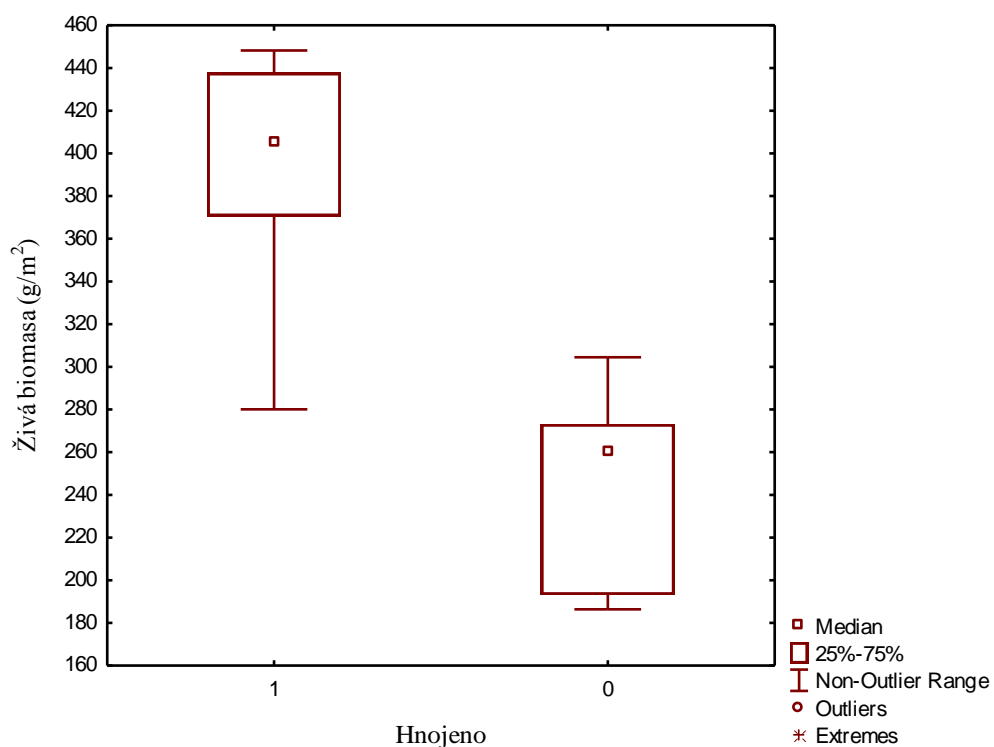


Obr. 20: Redundancy Analysis (RDA) pro 15 druhů nejlépe fitujících na oba typy experimentálního zásahu (hnojení, nehnojení) ($F = 2,8$; $P = 0,006$).

Krabicové grafy na následujících obrázcích (Obr. 21, Obr. 22) zobrazují rozdíl v produktivitě mezi hnojenými a nehnojenými plochami pro roky 2013, 2014. Produktivita hnojených ploch je výrazně vyšší ve srovnání s plochami nehnojenými. Rozdíl mediánů hnojených a nehnojených ploch je v obou letech zhruba stejný.



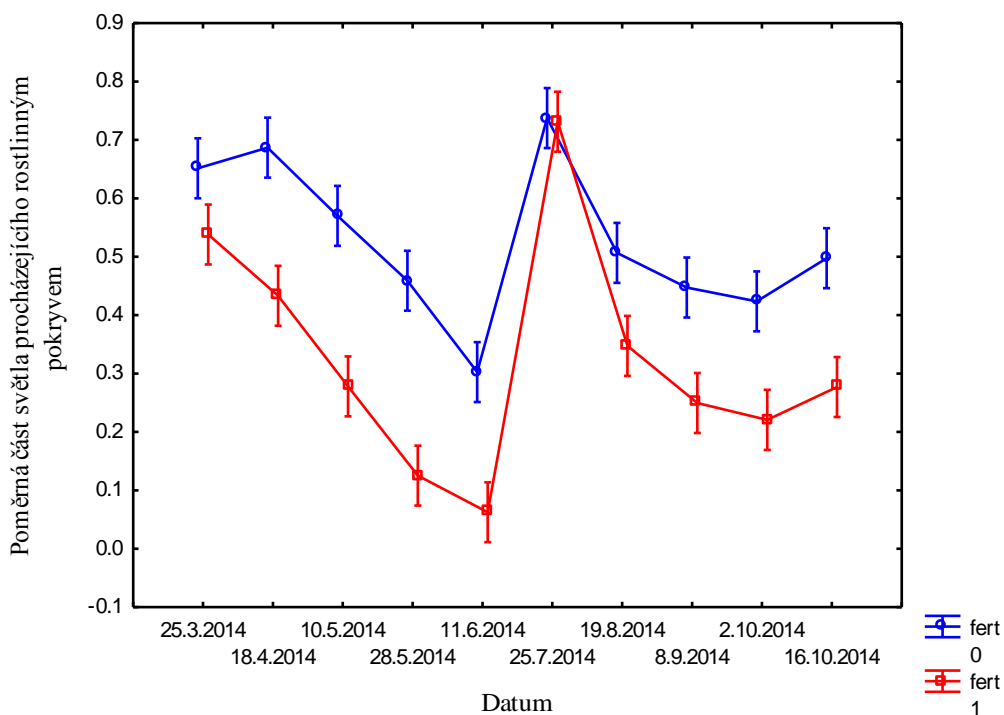
Obr. 21: Míra produktivity ve vztahu k rozdílným typům hospodaření na pokusných plochách pro rok 2013.



Obr. 22: Míra produktivity ve vztahu k rozdílným typům hospodaření na pokusných plochách pro rok 2014.

4.2.3 Vývoj množství světla procházejícího rostlinným pokryvem během vegetační sezóny

Obrázek (Obr. 23) znázorňuje rozdílné množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v závislosti na čase. Rozdíl mezi hnojenými a nehnojenými plochami se pohybuje v průměru mezi 20 % – 30 %. Na vrcholu vegetační sezóny klesá množství procházejícího světla téměř k nule, po pokosení přirozeně stoupne.



Obr. 23: Vztah množství světla procházejícího rostlinným pokryvem na čase ($F(9, 72) = 6,5206, p < 1 * 10^{-4}$).

5 Diskuze

5.1 Metody

V rámci této práce jsem se zabýval vlivem produktivity prostředí na vztahy mezi druhy v rostlinném společenstvu. Produktivitu prostředí je možné definovat jako množství energie proudící ve studovaném systému. Její kvantifikace není snadná, a proto se používají různé veličiny k jejímu odhadu – např. evapotranspirace, dešťové srážky, nebo biomasa na vrcholu vegetační sezóny (Mittlebach et al., 2001). Mnou použitou veličinou byla biomasa, která se jeví jako nejlepší prediktor produktivity prostředí na temperátních loukách (Klaus et al., 2013). Biomasa je smysluplným řešením, protože můžeme předpokládat, že většina biomasy vyrostla od zimy do prvního kosení.

Mírná odchylka při srovnání roku 2013 a 2014 ve zjištěném počtu druhů z jednotlivých luk je pravděpodobně způsobena narůstající znalostí a schopností autora přesně determinovat jednotlivé druhy rostlin v terénu. Tento časový efekt, který ukazuje, že s přibývajícím zkušenostmi pozorovatele roste počet nalezených druhů, popisuje také Lepš (2014). I přes možná přehlédnutí druhů se zdá, že na studované závislosti nemá tento efekt podstatný vliv (procento přehlédnutých druhů by mělo být přibližně stejné). Regresní přímky jsou vůči sobě jen posunuté, ale obecné zákonitosti jsou stejné v obou letech. Stejně tak data o složení druhů v pokusných plochách v manipulativním experimentu mohou být ovlivněna nedostatečnou zkušeností s jejich determinací v prvním roce pokusu. Data týkající se množství světla procházejícího rostlinným pokryvem byla získána pouze v roce 2014. V roce 2013 nebyl přístroj na jeho měření k dispozici.

5.2 Observační studie

5.2.1 Vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí na různých prostorových škálách

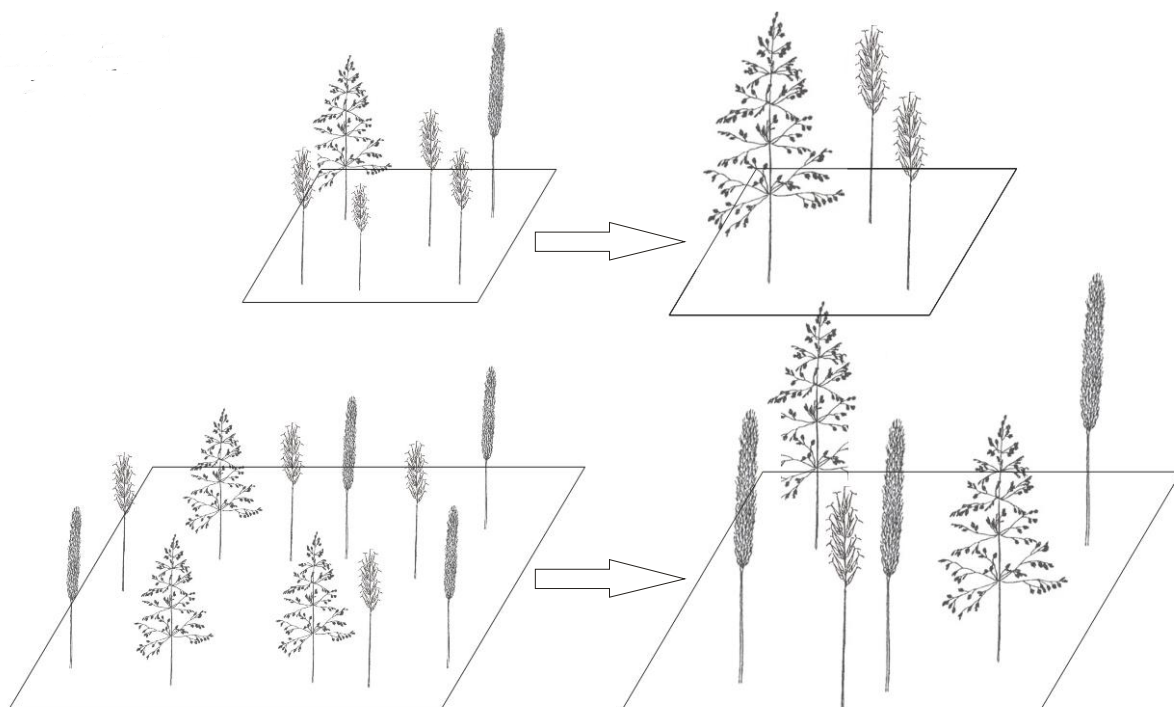
Z obrázků v bodu 4.1.1 vidíme, že počet druhů klesá s rostoucím množstvím biomasy. Tento klesající vztah může být považován za klesající část unimodální křivky, která je typická pro středně až vysoce produktivní kosené louky (Tilman & Pacala, 1993; Mittlebach et al., 2001). Porovnáme-li ale naši závislost s obrázkem závislostí, které užívají biomasu jako prediktor (Obr. 1), vidíme, že v našem případě máme velmi vysoké druhové bohatosti i v případě velmi nízkých hodnot biomasy. Jedná-li se v našem případě o unimodální křivku, potom je vrchol druhové bohatosti při velmi nízkých hodnotách produktivity (charakterizované biomasou). Na menších prostorových škálách je tento pokles pozvolnější, na větších škálách je strmější. Naproti tomu výsledky Šimové et al. (2013) ukazují, že na

malých prostorových škálách počet druhů průkazně klesá, zatímco na větších je závislost neprůkazná. Nemá ani rostoucí, ani klesající charakter. V souladu s výsledky Šimové je tzv. teorie o velikosti jedinců – *Self-thinning hypothesis* (Oksanen, 1996). Ta říká, že s rostoucí produktivitou roste velikost jedinců. S rostoucí velikostí jedinců dochází k jejich úbytku především proto, že pro ně není dostatek místa. Tento efekt vede k náhodnému vyloučení druhů ze společenstva. Počet jedinců, kteří mohou být přítomni na malé prostorové škále je značně omezen. Lze předpokládat, že počet druhů bude s rostoucí produktivitou (a tím i s velikostí jedinců) klesat strměji na malých prostorových škálách. Obrázky zobrazující vztah regresního koeficientu z (vyjádřeného jako $\log(\text{počet druhů}) = \log c + Z * \log(\text{plocha})$) a produktivity prostředí nám dokáží jednoduše vysvětlit mnou zjištěnou opačnou závislost. Pokud v ploše o velkém rozměru dochází k úbytku druhů strměji než v plochách malých, pak dochází k homogenizaci společenstva. Mechanismus ztráty druhů je způsoben zvýšenou kompetiční asymetrií spojenou se zvýšenou kompeticí o světlo ve více produktivním prostředí. Z potencionální množiny druhů, které mohou být kompetitivně vyloučeny, bude na malé prostorové škále vyloučeno druhů méně než na velké. Naopak počet kompetitivně silných druhů bude pravděpodobně stejný jak na velkých, tak na malých prostorových škálách.

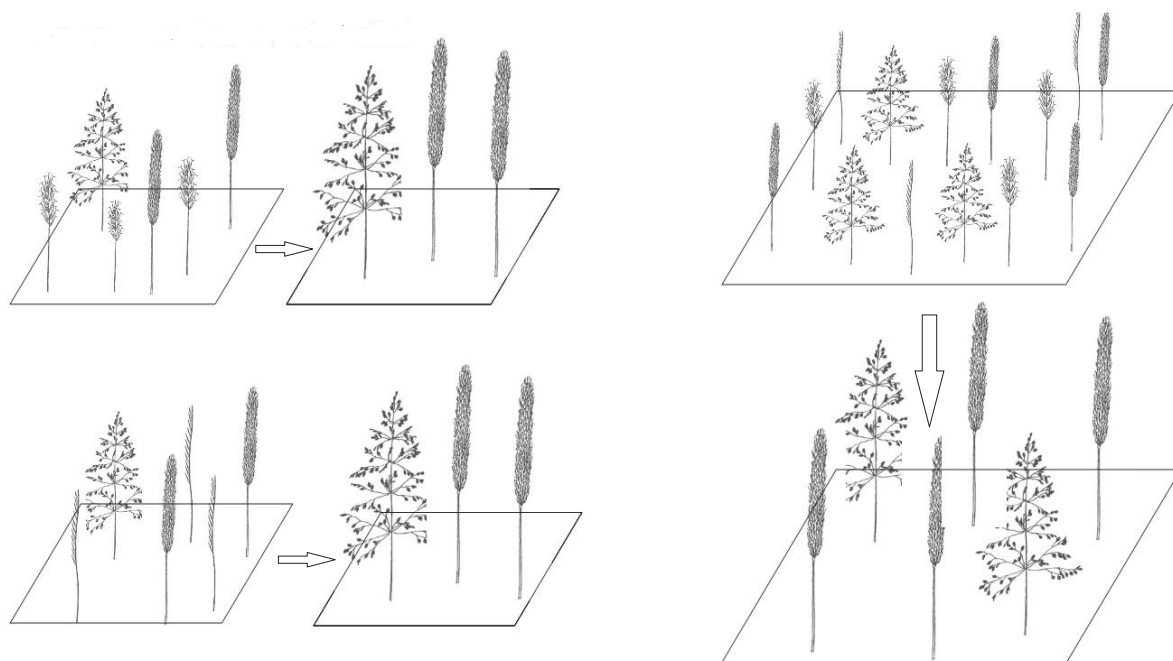
Názorněji tento efekt lze popsat na příkladu. Na obrázku (Obr. 24) je zobrazena situace pro *Self-thinning hypothesis*. Na malé prostorové škále dojde k vyloučení druhů ze společenstva náhodně a čistě ze statistických důvodů. Při zvýšení produktivity dojde k nárůstu velikosti jedinců a tím i k jejich náhodnému vyloučení díky nedostatku místa v ploše. Vzácné druhy pak zmizí s větší pravděpodobností než druhy běžné. Na velké prostorové škále již díky dostatku místa k vyloučení ze společenstva nedojde. Na následujícím obrázku (Obr. 25) je znázorněna situace odpovídající výsledkům této práce. Na malé prostorové škále je šance nalezení všech druhů přítomných ve společenstvu velmi nízká, při zvýšení produktivity dojde k nenáhodnému vyloučení druhů kompetičně slabších a to v každé ploše jiných. K vyloučení druhů tedy nedochází náhodně kvůli rostoucí velikosti jedinců, ale díky lepšímu využívání zdrojů některými druhy. Na dostatečně velké prostorové škále je šance nalezení všech druhů společenstva poměrně vysoká a bude se zde nacházet celá množina kompetičně slabších druhů, které budou při vyšší produktivitě vyloučeny pravděpodobně všechny.

Lze říci, že vztah druhové bohatosti a produktivity prostředí je závislý na velikosti prostorové škály, v níž je studován (Mittlebach et al., 2001; Whittaker, 2010; Šimová et al., 2013). Nicméně mechanismus (nebo společné působení více mechanismů), kterým jsou

v tomto kontextu ovlivněna luční společenstva, zůstává stále nejasný a je potřeba jeho další studium (Harrison et al., 2006; Šimová et al., 2013).



Obr. 24: Schématické znázornění reakce rostlinného společenstva na zvýšení produktivity prostředí v souladu s konceptem *Self-thinning hypothesis*.



Obr. 25: Schématické znázornění reakce rostlinného společenstva na zvýšení produktivity prostředí v souladu s výsledky této práce.

5.2.2 Vztah druhové bohatosti a světla procházejícího rostlinným pokryvem na různých prostorových škálách

Kompetice o světlo je v produktivním prostředí považována za významný faktor ovlivňující interakce v rostlinném společenstvu. Při zvýšení množství živin dochází k přesmyku kompetice o živiny na kompetici o světlo (Tilman & Pacala, 1993; Lepš, 1999; Hautier et al., 2009). Moje výsledky ukazují, že na velmi produktivních lokalitách je procento procházejícího světla minimální (10 % – 20 %), stejně tak i počet druhů. Lze tedy předpokládat, že významným faktorem způsobujícím vyloučení druhů ze společenstva bude právě světlo. Pokus Hautiera et al. (2009) dokonce ukázal, že produktivita prostředí má na druhový pokles nepřímý vliv, zprostředkovaný právě kompeticí o světlo. Po přidání světla do podrostu přestala druhová bohatost klesat a to i za velké eutrofizace.

Pokles počtu druhů v závislosti na procházejícím světle můžeme, s trochou opatrnosti, brát jako podporu pro navrhovanou homogenizační teorii. Pokud se podíváme na regresní koeficienty, zjistíme, že opět na malých prostorových škálách je závislost slabá a roste spolu s rostoucí velikostí plochy.

5.2.3 Změny druhového a funkčního složení lučního rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí a světla procházejícího rostlinným pokryvem

Dalším mechanismem vysvětlujícím pokles druhové bohatosti při zvýšené produktivitě prostředí je snížená míra klíčivosti semen a uchycování nových jedinců. Ve více produktivních plochách je množství klíčících semen podstatně sníženo vysokou mírou kompetice především o světlo (Vítová & Lepš, 2011). Kvůli velmi snížené možnosti obnovy jedinců nebo imigrace nových druhů do společenstva prostřednictvím semen, jsou časem schopny převládnout druhy, které mohou dlouhodobě prosperovat pomocí vegetativního množení a příliš je nepoškozuje kosení či pastva. Tomuto popisu dobře odpovídají druhy hemikryptofytní. To znamená, že ze společenstva budou mizet druhy jako *Veronica serpyllifolia*, *Prunella vulgaris* nebo *Myosotis arvensis*, čemuž přesně odpovídá obrázek (Obr. 15) ukazující závislost složení rostlinného společenstva na gradientu produktivity prostředí. Těmto druhům se bude nejvíce dařit v dobře prosvětlených loukách.

5.3 Manipulativní experiment

5.3.1 Růstová dynamika vybraných druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí

Předpokládali jsme, že odpověď jednotlivých druhů na úživnost prostředí se bude mezi sebou výrazně lišit. Test trojné interakce mezi časem, druhem a typem hnojení tyto předpoklady v období před kosením nepodporuje, interakce je neprůkazná. Růstové křivky jednotlivých druhů sice ukazují určité trendy k preferenci vyšší/nížší úživnosti prostředí, nicméně ani tyto interakce času a typu hnojení nejsou průkazné.

Naopak velmi zajímavým zjištěním je porovnání období před kosením s obdobím po kosení. Naprostá většina prací zabývajících se rostlinnou ekologií se zaměřuje na hodnocení a zkoumání rostlinných společenstev na vrcholu vegetační sezóny (např. Lepš, 1999; Rajaniemi, 2002; Harrison et al., 2006). Tento přístup je rozumný z mnoha důvodů, např. lze nejlépe provést odhad produktivity prostřednictvím nadzemní biomasy (jejíž objem je v tomto období nejvyšší) (Klaus et al., 2013). Nicméně studovaná dynamika růstu rostlin napovídá, že toto období nemusí být pro studium lučních společenstev ideální. Při srovnání období před kosením a období po kosení v obou letech měření vidíme, že větší rozdíly v růstu druhů v hnojených a nehnojených plochách jsou právě v období po kosení, tedy zhruba v období mezi červencem a říjnem. Na toto období je soustředěno jen málo pozornosti. Důkladnější studium vztahů ve společenstvu v tomto období by mohlo přinést nové poznatky týkající se rozložení kompetičních vztahů, růstu jednotlivých druhů, ale také ověření (vyvrácení) platnosti obecně přijímaných závislostí studovaných jen v určitém časovém úseku. Většinou není vůbec známo, co se děje s rostlinnými společenstvy v pozdním létě a na podzim. Tato období mohou být pro koexistenci druhů také velmi podstatná.

I přesto, že zvýšení dostupnosti živin má na některé druhy krátkodobý pozitivní efekt (druhy reagují na hnojení zvýšenou rychlostí růstu), tak z dlouhodobého hlediska může hnojení snižovat celkovou abundanci těchto druhů, která může vést až k jejich vyloučení ze společenstva. Například velikost *Juncus effusus* v hnojených plochách je výrazně vyšší, než v nehnojených, ale jeho abundance zde postupně klesá.

5.3.2 Změny složení a abundance druhů v hnojených a nehnojených plochách

Většina druhů v rostlinném společenstvu je ovlivněna zvýšením úživnosti prostředí. Některé druhy reagují (kvůli změně kompetičních vztahů) na hnojení pozitivně, zatímco jiné reagují negativně. Negativně reagujících druhů je více než pozitivně reagujících. To vede k postupnému mizení druhů ze společenstva (Lepš, 1999). Mé výsledky toto nepotvrzují. Nicméně, i když nedochází k mizení druhů, dochází ke změně jejich abundancí (druhy netolerující vysoké míry úživnosti postupně ze společenstva ubývají). Lze předpokládat, že s rostoucí délkou trvání experimentu začne docházet i k úplným ztrátám těchto druhů.

5.3.3 Vývoj množství světla procházejícího rostlinným pokryvem během vegetační sezóny

Jako velmi důležitý faktor pro klíčení semenáčků rostlin a jejich další vývoj je považováno světlo. Například některé druhy tvořící bohatou banku semen se mohou tímto mechanismem vyhýbat nedostatku světla a začnou klíčit až při změně podmínek (Pivatto et al., 2014). Výrazné rozdíly mezi světlem procházejícím na zemský povrch v hnojených a nehnojených plochách v průběhu roku ukazují právě na negativní ovlivnění klíčení a vývoje semenáčků v plochách hnojených. To podporuje hypotézy předpokládající pokles druhové bohatosti způsobený kompeticí o světlo (Newman, 1973; Tilman & Pacala, 1993).

6 Závěr

Při studiu vztahu druhové bohatosti a produktivity prostředí na různých prostorových škálách byl zjištěn mírnější pokles druhové bohatosti na menší a strmější pokles na větší prostorové škále. Výsledky kontrastují s hypotézou o velikosti jedinců (Oksanen, 1996) a výsledky Šimové et al. (2013). Možným vysvětlením tohoto rozporu je navržená hypotéza o homogenizaci rostlinného společenstva.

Růstová dynamika druhů rostlin v lučním společenstvu napovídá, že interakce a vztahy jednotlivých druhů se mohou výrazněji lišit v období pozdního léta až podzimu. Studium tohoto období by mohlo prohloubit vědomosti o ekologii lučních společenstev a možná i objevit nové zákonitosti.

7 Literatura

Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A,... & Risch, A. C. (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750-1753.

Allan, E., Weisser, W., Weigelt, A., Roscher, C., Fischer, M., & Hillebrand, H. (2011). More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 17034-17039.

Belote, R. T., Sanders, N. J., & Jones, R. H. (2009). Disturbance alters local-regional richness relationships in Appalachian forests. *Ecology*, 90, 2940-2947.

Cornell, H. V., & Harrison, S. P. (2014). What Are Species Pools and When Are They Important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 45-67.

Eriksson, O. (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68, 371–374.

Fraser, L. H., Jentsch, A., & Sternberg, M. (2014). What drives plant species diversity? A global distributed test of the unimodal relationship between herbaceous species richness and plant biomass. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1160-1166.

Gilbert, B., & Lechowicz, M. J. (2005). Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. *Ecology*, 86, 1848-1855.

Goldberg, D. E., & Miller, T. E. (1990). Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community. *Ecology*, 71, 213-225.

Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.

Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 111, 1169-1194.

Harrison, S., Davies, K. F., Safford, H. D., & Viers, J. H. (2006). Beta diversity and the scale-dependence of the productivity-diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *Journal of Ecology*, *94*, 110-117.

Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, *324*, 636-638.

Hillebrand, H., & Cardinale, B. J. (2010). A critique for meta-analyses and the productivity-diversity relationship. *Ecology*, *91*, 2545-2549.

Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*, *113*, 81-101.

Klaus, V. H., Hölzel, N., Boch, S., Mueller, J., Socher, S. A., Prati, D., ... & Kleinebecker, T. (2013). Direct and indirect associations between plant species richness and productivity in grasslands: regional differences preclude simple generalization of productivity-biodiversity relationships. *Preslia*, *85*, 97-112.

Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ... & Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, *96*, 1266-1274.

Kotorová, I., & Lepš, J. (1999). Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, *10*, 175-186.

Kubát, K., Hrouda, L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. & Zázvorka J.(eds.)(2002): *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.

Lepš, J. (1999). Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, *10*, 219-230.

Lepš J. (2013): *Diversity and ecosystem function*. In: van der Maarel E. & Franklin, J. [eds.]: *Vegetation ecology*. Wiley, Oxford. pp. 308-346.

- Lepš, J. (2014). Scale-and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 978-987.
- Mittelbach, G. G. (2010). Understanding species richness-productivity relationships: the importance of meta-analyses. *Ecology*, *91*, 2540-2544.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., ... & Gough, L. (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, *82*, 2381-2396.
- Myers, J. A., & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, *12*, 1250-1260.
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, *244*, 310-311.
- Oksanen, J. (1996). Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, *84*, 293-295.
- Pärtel, M. (2002). Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, *83*, 2361-2366.
- Pärtel, M., Laanisto, L., & Zobel, M. (2007). Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology*, *88*, 1091-1097.
- Pivatto, M. S., Funes, G., Ferreras, A. E., & Gurvich, D. E. (2014). Seed mass, germination and seedling traits for some central Argentinian cacti. *Seed Science Research*, *24*, 71-77.
- Rajaniemi, T. K. (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*, *90*, 316-324.
- Rajaniemi, T. K. (2003). Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, *101*, 449-457.

STATSOFT (2013). Statistica. 12.0A, Software. Tulsa, OK, USA.

Šimová, I., Li, Y. M., & Storch, D. (2013). Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology*, *101*, 161-170.

Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, *58*, 239-250.

Braak, C. J. F. ter, & Šmilauer, P. (2012). *CANOCO reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0)*. Biometris, Wageningen.

Tilman, D., & Pacala, S. 1993. *The maintenance of species richness in plant communities*. In: Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (eds): *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press, pp. 13-25.

Vítová, A., & Lepš, J. (2011). Experimental assessment of dispersal and habitat limitation in an oligotrophic wet meadow. *Plant Ecology*, *212*, 1231-1242.

Webb, N., Nichol, Ch., Wood, J., & Potter, E. (2013). *User Manual Version: 3.0*. Cambridge: Delta-T Devices Limited.

Whittaker, R. J. (2010). Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, *91*, 2522-2533.

Zobel, M., & Pärtel, M. (2008). What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography*, *17*, 679-684.

8 Přílohy

Příloha 1: Data hodnot průměrných teplot v průběhu roku pocházející z meteorologické stanice v Českých Budějovicích jsou přepočtená tak, aby odpovídala nadmořské výšce lokality Ohrazení. Data hodnot průměrného srážkového úhrnu v průběhu roku pocházející z meteorologické stanice v Českých Budějovicích nebyla nijak upravována.

	Průměrná teplota [°C]		Úhrn srážek [mm]	
	2013	2014	2013	2014
leden	-1.4	0.4	92.4	39.2
únor	-1.7	1.4	45.8	8.0
březen	-0.4	5.4	39.8	29.0
duben	7.9	9.1	12.8	34.2
květen	11.6	11.5	115.4	134.0
červen	15.5	16.0	274.9	37.1
červenec	18.3	18.5	44.2	117.4
srpen	17.4	15.3	69.7	80.9
září	12.1	13.5	41.1	83.4
říjen	8.4	10.0	45.7	42.4
listopad	3.8	5.5	24.0	16.2
prosinec	0.6	1.8	9.8	22.2
rok	7.7	9.0	815.6	644.0

Příloha 2: Uspořádání pokusných ploch při manipulativním experimentu na pokusné louce Ohrazení. Čas kosení.



Příloha 3: Vzhled přístroje používaného k měření množství světla procházejícího rostlinným pokryvem.

