

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Vybrané aspekty vlivu bezobratlých herbivorů na složení
travninného společenstva**

Diplomová práce

Bc. Karolína Hrubá

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš CSc.

České Budějovice 2018

Hrubá K. (2018): Vybrané aspekty vlivu bezobratlých herbivorů na složení travinného společenstva [Selected aspects of the impact of invertebrate herbivores on grassland communities. Mgr. Thesis, in Czech] – 62 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The first part of my thesis is focused on observation of the leaf damage by invertebrate herbivores during season. I examined how the selected traits affect the palatability of plant species. In the next project, I investigated the effect of herbivory and gaps on seedling establishment. And finally, in the last part, I studied the effect of herbivory of terrestrial gastropods on competitive relationships among selected species.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové 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 12. 4. 2018

.....
Karolína Hrubá

Poděkování

V první řadě bych chtěla moc poděkovat Šuspovi za velkou ochotu pomáhat se vznikem magisterky ve všech směrech, za spoustu užitečných rad a hlavně za klíčovou úlohu při řešení statistických metod, bez které by tato práce jen těžko vznikala.

Dále děkuji svým pracovitým kolegům z Vily a blízkého okolí, zejména Alešovi za praktickou výpomoc při udržování pokusu a velké nasazení v analýze dat týkajících se fylogenetické korekce, Hance za pomoc při skenování rostlin a obětavost se sběrem plžů, Pěťovi za lepení přepážek do akvárek a Áje, která pomohla s organizací skleníkového pokusu. A také děkuji Honzovi za přenos akvárek a vyndávání plžů na konci pokusu.

Nakonec bych moc ráda poděkovala mému zlatému Františkovi za pomoc na skleníkovém pokusu a na Ohrazení, ale hlavně za velkou trpělivost při všech zátěžových situacích týkajících se diplomky. Tímto velmi děkuji také mé drahé rodině za velkou, nejen, finanční podporu a pomoc při celém studiu VŠ.



... a také všem rostlinkám a plžům, z nichž někteří bohužel zaplatili životem.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Vliv herbivorie na rostlinná společenstva	1
1.2	Obrana rostlin proti herbivorii a funkční znaky	2
1.3	Uchycování semenáčů a vliv herbivorie	5
1.4	Herbivorie terestrických plžů	7
1.5	Charakteristika <i>Arion Lusitanicus</i> a <i>Helix aspersa maxima</i>	9
1.5.1	<i>Arion Lusitanicus</i> (Mabille, 1868)	9
1.5.2	<i>Helix aspersa maxima</i> (Müller, 1774).....	11
1.6	Cíle práce	12
2	Materiály a metody	13
2.1	Studijní plocha	13
2.2	Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny.....	13
2.2.1	Sběr dat.....	14
2.2.2	Analýza dat.....	14
2.3	Vliv herbivorie a gapů na uchycení semenáčů.....	15
2.3.1	Sběr dat.....	17
2.3.2	Analýza dat.....	17
2.4	Vliv herbivorie na výsledky kompetice.....	18
2.4.1	Sběr dat.....	19
2.4.2	Analýza dat.....	19
3	Výsledky	20
3.1	Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny.....	20
3.1.1	Rozdíly herbivorie mezi druhy a v čase	20
3.1.2	Vliv funkčních charakteristik na herbivorii v závislosti na fylogenezi	22
3.2	Výsledky vlivu herbivorie a gapů na uchycování semenáčů.....	25
3.2.1	Výsledky početnosti semenáčů	25
3.2.2	Výsledky výšky vysazených rostlin	31
3.3	Výsledky vlivu herbivorie na výsledky kompetice	34
3.3.1	Výsledky vlivu herbivorie na druhy v monokulturách.....	34
3.3.2	Výsledky vlivu herbivorie na druhy ve směsích	36
4	Diskuse.....	37

4.1	Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny.....	37
4.1.1	Rozdíly herbivorie mezi druhy a v čase	37
4.1.2	Vliv funkčních charakteristik na herbivorii v závislosti na fylogenezi.....	39
4.2	Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů	41
4.2.1	Početnost semenáčů.....	41
4.2.2	Výška vysazených rostlin.....	43
4.3	Vliv herbivorie na výsledky kompetice.....	44
4.3.1	Vliv herbivorie na druhy v monokulturách	44
4.3.2	Vliv herbivorie na druhy ve směsích.....	46
5	Závěr.....	48
5.1	Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny.....	48
5.2	Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů	48
5.3	Vliv herbivorie na výsledky kompetice.....	48
6	Literatura.....	49
7	Přílohy	58
7.1	Přílohy ke kap. Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny .	58
7.2	Přílohy ke kap. Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů.....	60
7.3	Přílohy ke kap. Vliv herbivorie na výsledky kompetice	61

1 Úvod

Tato diplomová práce nabízí tři různé úhly pohledu vlivu herbivorie bezobratlých živočichů na druhy lučních společenstev. Skládá se ze tří částí, z nichž každá je uvedená částí teoretickou. Jedná se o sledování ztráty listové plochy vlivem herbivorie u různých druhů rostlin v průběhu sezóny (observační studie), dále o vyhodnocení vlivu herbivorie a gapů (umělých mezer v porostu) na uchycení semenáčů (manipulativní experiment) a nakonec o zjištění jaký vliv má herbivorie na kompetiční interakce mezi rostlinami (skleníkový experiment).

1.1 Vliv herbivorie na rostlinná společenstva

Interakce mezi rostlinami a živočichy patří mezi nejdůležitější interakce v přírodním prostředí. Tyto interakce totiž významně ovlivňují cykly živin a tok energie v ekosystémech a rovněž strukturu a dynamiku společenstev (Poelman a Kessler 2016). Hlavní riziko, které ohrožuje rostliny, představuje zejména kompetice okolních rostlin, které si s nimi konkurují o podobné zdroje, a také herbivoři a patogeny (Dirzo a Harper 1980).

Herbivorie, která je běžná u všech rostlinných druhů, patří mezi nejdůležitější biotické interakce (Strauss a Agrawal 1999). Například terestrické rostliny, které rostou v podrostu tropického deštného lesa na Kostarice, vykazovaly v průměru kolem 17 % herbivorní ztráty rostlinné biomasy (Marquis 1984), ale zjevně existují velké rozdíly mezi jednotlivými systémy. Vliv herbivorie závisí na druhu rostliny, na množství rostlinného materiálu a na fyziologickém stavu rostliny (Dirzo a Harper 1980).

Rostlina může být napadána jak obratlovcem, tak také bezobratlým živočichem a selektivita herbivora, stejně tak jako obrana rostliny vůči herbivorii se bude lišit jak v případě obratlovců, tak v případě bezobratlých (Hulme 1994). Protože jsem se ve své práci zabývala herbivorií bezobratlých, je následující text zaměřen především na ně.

1.2 Obrana rostlin proti herbivorii a funkční znaky

Rostliny se brání herbivorii mnoha různými způsoby. Strategie, jak se vyhnout herbivorii se tedy mohou dělit na tři typy, na rostliny, které se snaží utéct v čase a prostoru, tím, že se některé druhy zaměřují více na růst, než na anti-herbivorní obranu (Hanley et al. 1998), na rostliny s nízkou výživovou hodnotou s ještě požitelnými listy chráněné chemicky či mechanicky a na rostliny jejichž listy jsou tuhé a nepoživatelné (Gong and Zhang 2014, Agrawal a Fishbein 2006).

Rostlinná obrana úzce souvisí s dlouho trvající koevolucí rostlino-herbivorní interakce, a proto je znalost evoluce i ekologie stěžejní k pochopení původu a funkce systému herbivor - rostlina (Gong and Zhang 2014, Agrawal a Fishbein 2006). Každá rostlina si totiž „musí zvolit“ určitou strategii, která je za určitých podmínek výhodná a za jiných zase nevýhodná tzv. „trade-off“ (př. rychlý růst vs. nízká anti-herbivorní obrana) (Kempel 2015). Ukázkou „trade-off“ mohou být sukcesní a ruderalní druhy (Grime 1979), které příliš neinvestují do anti-herbivorní obrany a jsou herbivory preferovány před chráněnými druhy klimaxovými, ale zase umí herbivorii uniknout v čase a prostoru (Cates a Orians, 1975). Avšak možná ještě důležitějším aspektem který se týká obrany rostlin proti herbivorům je jejich tolerance a odolnost proti herbivirii (Buschmann et al. 2006).

Jak už bylo výše zmíněno, míra herbivorie rostlin je závislá na mnoha faktorech (Barlow et al. 2013, Grime 1979). Mezi důležité determinanty intenzity herbivorie patří mimo jiné i poměr živin v rostlinách (Moshgani et al. 2017). Tento poměr určuje míru atraktivity rostlin pro herbivory (Barlow et al. 2013). Jedná se především o poměr dusíku (N), případně fosforu (P) a uhlíku (C) v rostlinném pletivu. C indikuje přítomnost celulózy v rostlině, přičemž tato látka je pro herbivory těžce stravitelná. Naopak vysoký obsah N u rychle rostoucích rostlin je zase často spojován s nižšími investicemi do stavby buněčné stěny a jiných chemických složek, které udávají tuhost a odolnost listů (Grime 1979). Rostliny jsou v tomto případě relativně špatně chráněné proti herbivorům (Grime 1979). Dusík je tedy prvkem, který je pro herbivory limitující, a proto je jimi výrazně preferován (Karban a Agrawal 2002).

Herbivoři si vybírají rostliny kromě výživové hodnoty také podle toho, jakou má rostlina strukturní a chemickou obranu. Mezi jednu z nejdůležitějších charakteristik ovlivňující

atraktivitu pro herbivory patří biochemické složení rostliny (Cates and Orians 1975), jako je například přítomnost sekundárních metabolitů. Rostliny se mohou bránit pomocí silikátů, glukosynolátů a hydroxamové kyseliny, jejichž koncentrace v rostlině se liší druh od druhu (Barlow et al. 2013, Korell et al. 2016 a, Moshgani et al. 2014, Hanley et al. 1995 a). Atraktivita rostlin pro herbivory závisí také na mechanické obraně rostliny, jako jsou trichomy, morfologická stavba rostliny, tuhost listů (Barlow et al. 2013) a dostupnost rostliny ve vegetaci (Pálková a Lepš 2008).

Rostlinné společenstvo se herbivorii může bránit také tím, že bude pomocí chemické komunikace o napadení informovat jiné rostliny (Poelman a Kessler 2016); vylučováním určitých chemických signálů si může rostlina „přivolat“ predátory a parazitoidy herbivorů. Také může při napadení zvýšit množství sekundárních metabolitů, a tím pádem zefektivnit svoji odolnost proti herbivorii. Odpověď rostliny na herbivorii může být vysoce specifická; podle toho, jakým herbivorem je rostlina napadána, může uvolňovat různé chemické látky, na které mohou herbivoři reagovat různým způsobem (Poelman a Kessler 2016).

V poslední době se také zdůrazňuje význam funkčních znaků tzv. traits. (Allan a Crawley 2011, Moshgani et al. 2017, Loranger et al. 2013), kterými se může například obrana rostliny přesněji charakterizovat. Tyto funkční znaky, které popisují druhové adaptace na podmínky prostředí a zároveň odhalují ekologické odlišnosti mezi druhy, zažívají v dnešní době velký rozvoj (Götzenberger et al. 2012). Funkční znaky mají významný vliv na velikost herbivorie, která patří, jak už bylo naznačeno výše, mezi hlavní hrozby ovlivňující fyziologii rostlin, jejich fitness, složení ve společenstvu, sukcesi a evoluci. Také citlivost konkrétní rostliny na konkrétního herbivora je určena jejími funkčními znaky, a proto se míra herbivorie liší mezi rostlino-herbivorními interakcemi (Tanentzap et al. 2011). Rostliny si navíc pomocí těchto znaků mohou regulovat vlastní herbivorii (Loranger et al. 2012).

Funkční znaky mohou být fyzického charakteru (trny, trichomy, tuhost listů), chemického charakteru (sekundární metabolity) a biotického charakteru (upozornění přirozených nepřátel herbivorů) (Tanentzap et al. 2011, Webb et al. 2002). Funkční vlastnosti se také dále rozdělují na fyziologické (koncentrace N a druhotných sloučenin – nutriční kvalita rostliny), morfologické (výška a schopnost růstu – jak snadno jsou vyhledány herbivory) a fenologické (perioda růstu – dostupnost rostlin v čase) (Webb et al. 2002).

Příkladem funkčních znaků, které jsou herbivory preferovány, mohou být listy, které mají vyšší hodnotu SLA (plocha listu dělená jeho hmotností). Tyto listy budou pravděpodobně na dobře osluněných místech a tím pádem bude u nich probíhat rychleji fotosyntéza, zároveň budou nejspíše „sázet“ na rychlý růst a budou už méně investovat do anti-herbivorní obrany (Moshgani et al. 2017). Nicméně další znaky mohou být také důležité například C:N poměr, tloušťka listů, tuhost listů a jejich anti-herbivorní obrana (Korell et al. 2017, Loranger et al. 2012).

S analýzou důležitosti funkčních znaků pro ovlivnění herbivorie je úzce spjatá fylogenetická korekce (ve zkratce FC) ve statistických analýzách. Fylogenetická korekce není korekce ve smyslu odstranění chyb, spíše se jedná o preferenci jedné interpretace, která má přednost před druhou. Hlavním důvodem pro užití fylogenetické korekce je, že příbuzné druhy jsou uvnitř fylogenetických linií a tím pádem na sobě nejsou zcela nezávislé, jak předpokládají klasické statistické analýzy (de Bello et al. 2015), tj. příbuzné druhy mohou mít podobné funkční znaky (Westoby et al. 1995) a zároveň si mohou být podobné v intenzitě herbivorie (de Bello et al. 2015). Fylogenetická korekce tak může pomoci rozhodnout, jestli se určité znaky vyvinuly jako adaptace na různé přírodní podmínky (velké tělo v chladných podmínkách či malé listy jako adaptace na sucho), nebo jestli jsou fylogenetickým dědictvím po předcích, jejichž adaptivní význam není jednoznačný (de Bello et al. 2015).

Z výše uvedeného textu vyplývá i observační studie, která zahrnuje zjištění ztráty listové plochy způsobené herbivorií u vybraného souboru lučních rostlin. Za účelem zjištění potravní preference bezobratlých, a z toho především hmyzu, jsem pro svoji studii vybrala jak širokolisté byliny, tak trávy a ostřice. Dále jsem v této práci využila k vyhodnocení a interpretaci výsledků funkční znaky, které mohou, jak tomu i odpovídají odstavce výše, do značné míry ovlivnit palatabilitu různých druhů rostlin. Za účelem odfiltrování příbuzenského faktoru u vybraných druhů jsem k vyhodnocení využila rovněž fylogenetickou korekci.

Z databáze lokality Ohrazení mě zajímaly následující funkční znaky, u kterých jsem se domnívala, že mohou dobře předpovídat míru atraktivity pro herbivory. Byly to SLA - plocha čerstvého listu / hmotností jeho suché váhy ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$). Nižší hodnoty tohoto znaku jsou spojovány s větší investicí druhu do obrany a dlouhou životností listů, a tím

pádem i menší atraktivitou pro herbivory. Dále LDMC – suchá váha listu / váhou čerstvého listu (mg g^{-1}), přičemž vysoká hodnota předpovídá dlouhou životnost listu a pomalý růst rostliny, a také menší atraktivitu pro herbivory (šťavnaté listy mají malé LDMC). Následně C, N a C:N poměr viz výše a výška rostliny (m), která zahrnuje celou rostlinu od země až po nejvyšší místa fotosyntetické tkáně a je důležitou vlastností rostliny, protože určuje kompetiční výhodu před ostatními druhy (Cornelissen et al. 2003).

1.3 Uchycování semenáčů a vliv herbivorie

Regenerace rostlinné populace ze semen je důležitou, ale velmi citlivou fází vývoje rostliny (Grubb 1977). Úspěšnou regeneraci ovlivňuje také herbivorie, protože vzhledem k malé velikosti semenáčů pro ně může být i herbivorie bezobratlých fatální. Navíc jsou pro některé herbivory v tomto stádiu semenáče snadno dostupné, například pro slimáky.

Anglicky psané studie užívají často termín slug herbivory, čemuž by odpovídal český termín slimáci (ve smyslu nazí terestriční plži, nikoliv ve smyslu českého rodového jména pro rod *Limax*). Termín slimáci se tedy v této práci vztahuje k terestrickým plžům, nikoliv k rodu *Limax*. K pojmu terestriční plži se kromě slimáků vztahují i hlemýždi ve skleníkovém experimentu.

Slimáci, obecně vnímáni jako generalisté, si ale potravu často vybírají (Del-Val a Crawley 2005, Frank 2003, Grubb 1977, Hanley et al. 1995 a, Kozłowski a Jaskulska 2014, Rodriguez a Brown 1997, Scheidel a Bruelheide 2001) a mohou mít tak velký vliv na uchycení semenáčů ve společenstvu (Barlow et al. 2013, Hitchmough 2003, Moshgani et al 2014), tím, že preferují nejvíce atraktivní a chutný druh rostliny (Shiels et al. 2014). Palatabilita (atraktivita rostlin pro herbivory) se může výrazně lišit i mezi jednotlivými tkáněmi rostliny, a i u stejných orgánů bude záviset na jejich stáří. Mladé listy, coby meristematická tkáň (u semenáčů navíc u povrchu země), jsou obvykle nejchutnější a tím pádem i více náchylné na herbivorii bezobratlých než obratlovců (Ehrlén 2003 v Bialic-Murphy a Gaoue 2018). Mladé semenáče jsou nejvíce citlivé na herbivorii (Buschmann et al. 2005, Hanley et al. 1995 b, Moshgani et al. 2014, Scheidel a Bruelheide 2004) také proto, že potřebují rychle růst (a tudíž nemohou investovat příliš do obrany) a zároveň vzhledem k jejich malé velikosti může mít i ztráta jednoho listu fatální důsledky. Herbivorie semenáčů, a to, jak semenáče reagují na kompetici nebo jiné faktory ovlivňující

jejich mortalitu, se bude lišit, protože se populace herbivorů na rostlině mění v čase a prostoru (Hanley et al. 1998).

Nejmladší semenáče jsou, ve srovnání s ostatní vegetací, také více náchylné na biotické i abiotické faktory (Špačková a Lepš 2004). Mezi biotické faktory ovlivňující jejich mortalitu můžeme řadit především kompetici (hlavně dospělých rostlin) a již výše zmíněnou herbivorii. Mezi abiotické faktory pak patří např. sucho a stín (Hulme 1994). Starší rostliny jsou často schopny přežít působení faktorů, které jsou pro mladé semenáče letální (Grubb 1977). Vysoká úmrtnost rostlin ve stádiu semenáče ovlivňuje populační dynamiku celého rostlinného společenstva, a ta je do značné míry ovlivněna právě herbivorií (Moshgani et al. 2014) a disturbancí které se výraznou měrou podílí na uchycení semenáčů ve společenstvu (Korell et al. 2017). Tyto dva důležité aspekty mohou ovlivnit množství, složení, diversitu a produktivitu společenstva (Korell et al. 2017)

Jak už bylo výše naznačeno, tak disturbance a heterogenita prostředí výraznou měrou přispívají k uchycení semenáčů ve společenstvu. Semenáče, které rostou v heterogenním prostředí, jsou zároveň i méně náchylné na případné kompetiční vyloučení (Palmer 1994). Mezi běžné disturbance se řadí gapy (mezery v porostu). Je obecně známé, že tyto mezery v porostu zajišťují semenáčům lepší růst bez kompetice (Kotorová a Lepš 1999), je zde i více světla a pravděpodobně i více živin v půdě. Gapy se mezi sebou liší v závislosti na čase, od něhož se také odvíjí jejich vlastnosti (Grubb 1977). Nicméně nejenom gapy mohou být pro uchycení semenáčů přínosné, vegetace ve smyslu facilitace může hrát také významnou roli, protože se zde udrží více vody, která je zvláště v období sucha z gapů rychleji vypaří (Kelemen et al. 2015). Dále může vegetace působit jako bariéra a znemožnit tak herbivorům přístup ke konkrétní rostlině.

Dalším důležitým aspektem ovlivňujícím uchycení semenáčů ve společenstvu je tolerance a odolnost k herbivorii. Ta nezávisí pouze na růstové fázi semenáče (Hanley et al. 1995 b, Buschmann et al. 2006), ale také na druhu a typu obrany semenáče. Semenáče nemohou plně využít proti herbivorii mechanickou a chemickou obranu, která je právě v této nejvíce zranitelné životní fázi rostliny nejdůležitější, protože jejich listy potřebují rychle růst a fotosyntetizovat. Mechanická a chemická obrana se totiž v rostlinných tkáních vyvíjí postupně (Hanley et al. 1995 b, Hanley et al. 2007).

Na téma herbivorie terestrických plžů se zaměřilo již mnoho vědeckých studií, ze kterých vyplývá, že tento druh herbivorie má velký dopad na produktivitu, diverzitu, ale také na hranici rozšíření druhů. Ze všech těchto studií je dále zřejmé, že plži mají významný vliv na přežívání semenáčů. Jak moc jsou posuny ve složení celkového rostlinného společenstva a změny v rostlinném chování závislé na vyloučení bezobratlých herbivorů však není ještě dnes dostatečně probádáno (Chesson 2000).

Role herbivorů již byla nesčetněkrát demonstrována zejména v travinných společenstvech za použití tzv. exclusion experiments (vylučovací pokusy) (Allan a Crawley 2011, Bruelheide a Scheidel 1999, Frank 2003, Hulme 1994, Kempel 2015, Scheidel a Bruelheide 2005, Scheidel et al. 2003), jejichž princip byl využit i v této práci. Proto je další část mé práce zaměřena na manipulativní experiment, jehož cílem je ověřit vliv herbivorie a gapů (mezer v porostu) na uchycování semenáčů a sazenic vybraných druhů lučních společenstev. V travním porostu jsou semenáče často příliš malé na to, aby je našli herbivoři obratlovci (i když je někteří hlodavci také konzumují), a proto se zde věnují hlavně herbivorii bezobratlých. Nicméně praktické sledování vlivu herbivorie na semenáče má i svá úskalí. Mortalita totiž může, ale nemusí být způsobena herbivorií. Často to ze stavu semenáče a jeho listů není možné poznat. Velké množství semenáčů, které jednoduše zmizí mezi sčítáními, vymizí v důsledku herbivorie, nicméně při jejich sčítání lze konstatovat pouze jejich absenci. Navíc některé semenáče mohou mezi sčítáními vyklíčit a následně být zkonsumovány herbivorem a tyto individua pak nezaregistrujeme vůbec.

1.4 Herbivorie terestrických plžů

Herbivoři hrají významnou roli jak v samotném přežití rostlin (Hulme 1996) viz kapitola Uchycování semenáčů a vliv herbivorie, tak ve tvarování a fungování ekosystému, stejně jako v rozmístění a množství požíraných rostlin. Rostliny jsou ohroženy různými typy herbivorie, důležitá může být i herbivorie invazních druhů (Korell et al. 2017). Mezi velmi rozšířené herbivory, kteří redukuje množství druhů, patří také nepůvodní plži (např. *Arion lusitanicus*), přičemž bylo zjištěno, že právě bezobratlí herbivoři mají stejně jako obratlovci velký vliv na strukturu společenstva (Allan a Crawley 2011).

Navzdory tomu, že herbivorie nepůvodních plžů ovlivňuje mnoho rostlinných společenstev, nebyla dosud dostatečně prozkoumána (Kozłowski a Kozłowska 2004). A

proto se část této práce zabývá vlivem herbivorie zejména invazních terestrických plžů na semenáče.

Už bylo řečeno, že herbivorie významným způsobem ovlivňuje složení celkového rostlinného společenstva (Poelman a Kessler 2016), jeho diversitu (Korell et al. 2017, Korell et al. 2016 b, Adler et al. 2001, Hulme 1996), produktivitu (Korell et al 2016 b) a výsledky kompetice. Důležité je však, že hraje zároveň významnou roli také v regenerační fázi rostlin (Hulme 1996) a že mění kompetiční interakce mezi druhy (Kempel 2015, Del-Val a Crawley 2005). Herbivorní tlak může vést k eliminaci některých druhů. Na rostlinné společenstvo mají vliv specializovaní herbivoři, ale i herbivoři - generalisté, kteří snižují početnost dominantních nebo subdominantních (Allan and Crawley 2011) druhů ve společenstvu (Buschmann et al. 2005, Kempel 2015, Del-Val a Crawley 2005), což může vést ke zvýšení diversity ve společenstvu (Korell et al. 2016 b).

Když jsou herbivoři vyloučeni z části experimentálních ploch, tak se na druhou stranu na těchto plochách snižuje pokryvnost dobře chráněných druhů, protože v případě pomalého růstu trpí mezidruhovou kompeticí. Rychle rostoucí druhy, které by byly za normálních podmínek herbivory preferovány, je tak snadno přerostou (Kempel 2015). Herbivoři tedy podporují koexistenci druhů preferencí rychle rostoucích a zároveň málo chráněných druhů rostlin, druhy více chráněné, pro herbivory nepoživatelné, a zároveň i pomalu rostoucí se proto dokáží udržet ve společenstvu (Allan and Crawley 2011).

Slimáci a hlemýždi, kteří patří mezi důležité herbivory mírného pásu (Hulme 1996), mohou představovat velkou hrozbu jak pro divoce rostoucí společenstva (Shiels et al. 2014), tak pro zemědělské prostředí (Kozłowski 2012). Mnoho studií poukazuje na to, že tyto herbivoři preferují kultivované plodiny před divoce rostoucími rostlinami (Briner a Frank 1998, Moshgani et al. 2017). Proti těmto herbivorům bylo vyvinuto nespočet hubících prostředků, avšak málokterý je stoprocentně účinný. Také jsou proti plžům využívány přírodní metody ve smyslu zasazení plevelu, či pro ně atraktivních bylin poblíž plantáží s plodinami, které by jinak trpěly velkou mírou herbivorie (Kozłowski a Kozłowska 2004).

Nicméně důsledky herbivorie jsou více probádané u obratlovců jako například u vlivu ovčího spásání na diversitu rostlinných druhů (de Bello et al. 2006), ovšem o důsledcích

bezobratlé herbivorie se toho ví jen málo. Předpokládám tedy, že to co je známé u velkých herbivorů může platit i v mém pokusu s terestrickými plži v akváriích.

Poslední částí mé diplomové práce je proto pěstovací experiment, který se zaměřuje na herbivorii bezobratlých, konkrétně hlemýžďů poddruhu *Helix aspersa maxima* a jejich herbivorního tlaku, který může působit jako selekce na růst semenáčů. Tento experiment vznikl za účelem simulace určení vlivu herbivorie na složení společenstva. Cílem tohoto experimentu bylo rovněž zjistit, jak herbivorní tlak může ovlivnit regenerační fázi semenáčů, a také vyzkoumat, jestli se změní zastoupení druhů ve smíšených plochách experimentu, kam byly vysety různé druhy lučních rostlin. Změnu zastoupení ve společenstvu kvůli herbivornímu tlaku prokázal Hanley et al. (2009), který zjistil, že v případě nepřítomnosti herbivorů převládl určitý druh, zatímco s postupným přidáváním plžů do experimentálních ploch se poměr druhů vyvážil, až převládl zcela jiný druh. Ve zkratce lze tedy říci, že schopnost odolávat herbivorii může být nejdůležitější schopností rostliny, která chce přežít do dospělého stádia (Hanley et al. 2009). Menší citlivost k herbivorii než ostatní druhy ve společenstvu může být tedy pro rostlinu velmi významná právě v kompetici se sousedními rostlinami.

1.5 Charakteristika *Arion Lusitanicus* a *Helix aspersa maxima*

1.5.1 *Arion Lusitanicus* (Mabille, 1868)

Charakteristika tohoto plže byla podána už v mé bakalářské práci (Hrubá 2016). V roce 1990 začínal být invazní slimák *Arion lusitanicus* viz Obr. 1, pocházející s Pyrenejského poloostrova (Kozłowski 2012), západní části Anglie a Francie (Dvořák a Horsák 2003), který je nejhojnějším terestrickým plžem i na mé pokusné lokalitě, běžný po celé Evropě (Briner a Frank 1998, Moshgani et al. 2014). Nicméně Pfenninger et al (2014) tvrdí na základě svých molekulárních výzkumů, že je tento druh původní ve střední Evropě, což je v porovnání se zkušeností terénních biologů poněkud překvapivé. V České republice byl poprvé zaznamenán v roce 1991 a k hlavnímu rozšíření došlo mezi lety 1996 a 2000 (Honek a Martinkova 2007). V posledních 20 letech začali patřit tyto invazní slimáci, kteří se rozšířili do zemědělské krajiny (Honek a Martinkova 2007), mezi nejvýznamnější škůdce střední a severozápadní Evropy (Kozłowski 2012). Tito slimáci mohou mít ve

smíšených stanovištích výrazný vliv na rostlinná společenstva a mohou kompletně zničit populace některých druhů rostlin (Honek a Martinkova 2007).

V dospělosti se tento plž dorůstá maximálně 12 cm. Tělo je zbarvené do oranžova s různými odstíny této barvy. Mláďata jsou charakteristická svými dvěma žlutými pruhy na dorsální části těla (Horsák et al. 2010).

Tento druh plže se nachází především v husté vegetaci, dále mezi drny rostlin, v živých plotech (Honek a Martinkova 2007) a na zahradních a kulturních plochách, kde zejména v posledních letech páchá rozsáhlé škody (Dvořák a Horsák 2003, Briner a Frank 1998). Osidluje zastíněná místa nejlépe se vzrostlou vegetací, která poskytuje ochranu pro jeho vajíčka a zabraňuje vyschnutí (Dvořák a Horsák 2003). *Arion lusitanicus* patří mezi mírně vlhkomilné druhy, které se vyskytují za vlhkého počasí v období od pozdního rána do brzkého večera (Honek a Martinkova 2007).

Živí se mrtvými a živými částmi rostlin, živočišnou potravou, nicméně hlavní část výživy tvoří mladé a šťavnaté části rostlin (Kozłowski a Jaskulska 2014). *Arion lusitanicus* preferuje nížiny a pahorkatiny, nicméně jeho výskyt je dokumentován i ve výškách okolo 750 m. n. m., výjimečně i výše (Dvořák a Horsák 2003).

Arion lusitanicus má ve středoevropských podmínkách jednu generaci za rok. K páření dochází na konci června a jeden plž je schopen naklást v průměru 4-7 snůšek o cca 225 vajíčkách (Dvořák a Horsák 2003, Briner a Frank 1998). Malí plži se vyskytují od pozdního dubna. Dospívají v období od července do srpna a umírají v září téhož roku (Honek a Martinkova 2007). Největší nárůst v početnosti tohoto druhu je v období od května do června (Dvořák a Horsák 2003).



Obr. 1. *Arion lusitanicus* (foto: Gintautas Steiblys) (převzato z <http://www.macrogamta.lt>)

1.5.2 *Helix aspersa maxima* (Müller, 1774)

Poddruh *Helix aspersa maxima* náleží druhu *Helix aspersa* viz Obr. 2. A jelikož je to hlemýžď vyšlechtěný pouze ke kulinářským účelům a v přírodě se volně nevyskytuje, tak se dále budu zabírat pouze druhem *Helix aspersa*. *Helix aspersa* je středomořský plž, jehož původní výskyt je v severní Africe (Juříčková a Kapounek 2009), také podél západního pobřeží Evropy, konkrétně od Portugalska po jižní Švédsko a Velkou Británii. V české republice, kam byl zavlečen pravděpodobně v roce 2008, se vyskytuje v okolí Holešovic (Praha) (Juříčková a Kapounek 2009) na pobřeží Vltavy (Horsák et al. 2010). *Helix aspersa*, který se zejména v poslední době stal velmi oblíbeným v gastronomii, se v Čechách rozšířil pravděpodobně při úniku ze šnečích farem (Juříčková a Kapounek 2009). Během posledních deseti let se tento hlemýžď rozšířil po celém světě. S tímto nepůvodním plžem se často vyskytuje i již výše zmíněný *Arion lusitanicus* (Juříčková a Kapounek 2009).

Ulita je tmavohnědá s různě velkými žlutavými skvrnami či pruhy (Horsák et al. 2010, Juříčková a Kapounek 2009). Výška ulity s bílým obústím činí 35 mm, šířka je 39 mm (Horsák et al. 2010).

Obývá nejčastěji křovinatá prostranství a zemědělské oblasti. Také se často vyskytuje v zahradách, kde může páchat i poměrně velké škody, jako se tomu stalo ve Velké Británii. Živí se, stejně jako *Arion lusitanicus* bylinou stravou. Je schopný tolerovat mrazivé počasí tím, že zalézá do úzkých štěrbin, kde také hibernuje (www.animalbase.uni-goettingen.de). Ke kopulaci dochází v období od května do září. Po 5 – 8 dnech kladou hlemýžďi vajíčka. Vajíčka (cca 4 mm velká) jsou kulovitá a nacházejí se ve viskózních shlucích. Juvenilní jedinci se líhnou po 15 – 30 dnech a po 2 letech dosahují plné dospělosti. Hlemýžď druhu *Helix aspersa* se dožívá kolem 4 let (www.animalbase.uni-goettingen.de).



Obr. 2. *Helix aspersa* (převzato z <https://commons.wikimedia.org>)

1.6 Cíle práce

Z výše uvedeného textu vypovídají i cíle práce, které jsou následující:

1. Liší se druhy v míře herbivorie a mění se tato herbivorie v průběhu sezóny? Jaké funkční znaky (traits) ovlivňují palatabilitu (chutnost) rostlinných druhů pro bezobratlé herbivory? Jak se změní výsledek, vezmeme-li v úvahu fylogenetickou závislost druhů?
2. Jak herbivorie terestrických plžů ovlivňuje uchycování semenáčů běžných lučních druhů? Jaký vliv má gap a odstranění herbivorů (efekt ohrazení) na růst a početnost semenáčů?
3. Ovlivňuje herbivorie terestrických plžů kompetiční vztahy mezi rostlinami?

2 Materiály a metody

Práce se skládá z observační studie, jejímž cílem bylo provést odhad ztráty listové plochy způsobené herbivorií u vybraného souboru rostlin. Dále ze tříletého manipulativního experimentu, jehož cílem bylo ověřit vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů a sazenic vybraných druhů. Poslední část je zaměřena na herbivorii bezobratlých, konkrétně hlemýžďů ve skleníkovém experimentu a jejich herbivorního tlaku, který může působit jako selekce na růst semenáčů. Materiály a metody do určité míry odpovídají metodice v mé bakalářské práci (Hrubá 2016).

2.1 Studijní plocha

Dva experimenty, observační i manipulativní, jsem prováděla (sbírala vzorky) na střídavě podmáčené bezkolencové louce, která se nachází asi 2 km severovýchodním směrem od vsi Ohrazení (GPS souřadnice: 48°57'N, 14°36'E) a asi 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic. Nadmořská výška této oblasti je 510 m nad mořem a průměrná teplota se pohybuje okolo 7-8 °C. Průměrné roční srážky se pohybují okolo 620 mm (Lepš 1999).

Studijní plocha je obhospodařována dle tradičního managementu, a to kosením jednou či dvakrát do roka. Tento způsob obhospodařování skončil koncem osmdesátých let a až od roku 1994 se louka začala opět kosit. Jedná se o oligotrofní druhově bohatou louku fytoecologicky patřící do svazu *Molinion* s některými prvky svazu *Violion caninae*. Dominantním druhem této louky je *Molinia caerulea* (nomenklatura podle Kubát et al. 2002). Mezi další dominantní druhy patří *Nardus stricta* s 12% pokryvností, *Festua rubra* s 6%, *Potentilla erecta* s 6% a *Carex panicea* se 4%. Na lokalitě se dále nachází kolem stovky dalších druhů cévnatých rostlin a mechů (Lepš 1999). Z měkčů je na lokalitě běžný především slimák druhu *Arion lusitanicus*. Charakteristika viz úvod.

2.2 Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny

Během sezóny roku 2017 jsem na lokalitě Ohrazení sesbírala 20 běžných druhů širokolistých bylin, ostřic a trav, které jsem následně skenovala za účelem zjištění míry herbivorie. Od každého druhu jsem sebrala 10 individuí. Z každého individua jsem ostříhala listy, které jsem následně oskenovala.

2.2.1 Sběr dat

Na skenování jsem vybrala tyto druhy rostlin, které byly dostatečně hojné a měly v době sběru dobře rozvinuté listy: *Ajuga reptans*, *Alchemilla* sp. (v textu někdy užívám název *Alchemilla vulgaris* ve smyslu *Alchemilla vulgaris* s. l., k tomuto názvu se také vztahují mnou užitá údaje o fylogenezi), *Alopecurus pratensis*, *Angelica sylvestris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betonica officinalis*, *Carex hartmanii*, *Carex pallescens*, *Cirsium palustre*, *Deschampsia cespitosa*, *Holcus lanatus*, *Luzula multiflora*, *Lychnis flos-cuculi*, *Molinia caerulea*, *Myosotis nemorosa*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Selinum carvifolia*, *Tephrosieris crispa* (nomenklatura podle práce Kubát 2002) Jedná se vesměs o běžné druhy na lokalitě. Sběr probíhal v květnu, v červnu, v červenci a v září vždy v půlce měsíce. Na lokalitě Ohrazení jsem každý z uvedených měsíců náhodně nasbírala 10 individuí z každého z 20 druhů rostlin. Z každého individua jsem oskenovala všechny jeho listy

Určení stupně herbivorie

Naskenované listy výše zmíněných rostlinných druhů jsem následně dokreslovala (pouze v případě herbivorie) v grafickém editoru Photoshop, poté jsem odfiltrovala zelenou barvu, abych docílila co největšího kontrastu (listy černé, okolí bílé). Finální kroky byly provedeny v programu Image J, kde jsem listy označila a spočetla jejich povrch s případnou herbivorií i bez ní. V Microsoft Office - Excel jsem odečetla dvojice listů s herbivorií/bez herbivorie, abych zjistila reálnou míru herbivorie, která byla konečně vyjádřena jako podíl plochy nepoškozeného listu.

2.2.2 Analýza dat

Vyhodnocení dat proběhlo ve dvou krocích. První analýza dat proběhla v programu STATISTICA za využití faktoriální ANOVY, kde mě zajímal vliv druhu, měsíce a jejich vzájemná interakce na herbivorii. Zajímalo mě, zda se intenzita herbivorie, měřená jako ztráta listové plochy, liší mezi druhy, je různá během sezony, a zda jsou sezonní změny různé u různých druhů. Druh byl pro tento účel považován za faktor s pevným efektem, protože mě zajímal vliv herbivorie konkrétních vybraných druhů.

Poté jsem použila data o funkčních vlastnostech druhů, a ptala jsem se, zda je herbivorie závislá na funkčních znacích druhů. Protože je v tomto případě potřeba vzít v úvahu i

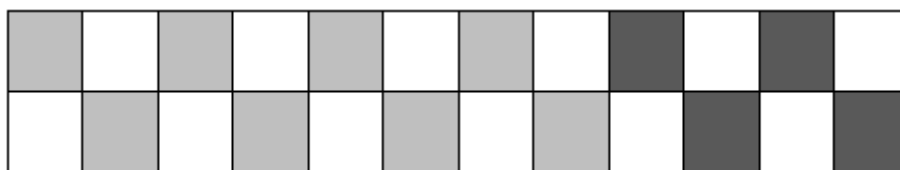
fylogenetické příbuznosti sledovaných druhů, byl využit program R. Na nadefinování modelu jsme použili balíčky ape (analýzy fylogeneze a evoluce) a nlme (lineární a nelineární modely smíšených efektů). Jednotlivé funkční znaky jsme získali z databáze z lokality Ohrazení (na základě měření v červnu 2013). Zajímaly nás tyto: LDMC, N, C, C:N, výška a SLA. Fylogenetické vzdálenosti sledovaných druhů byly získány z databáze Daphne pro evropskou flóru (Durka a Michalsky 2012).

Vliv vybraných funkčních znaků na míru herbivorie v určitém měsíci jsme analyzovali pomocí GLS (metoda nejmenších čtverců v zobecněném lineárním regresním modelu). Analyzován byl každý měsíc zvlášť, a to s fylogenetickou korekcí a bez fylogenetické korekce, přičemž herbivorie určitého měsíce byla závislá na vybraných funkčních znacích. Vždy byly vybrány funkční znaky, které byly průkaznými prediktory, v případě, že nebyl průkazný žádný z funkčních znaků, udávám ten, který měl největší predikční sílu.

Následovala další analýza, kdy byla identita druhu rostlin určena jako faktor s náhodným efektem. V tomto případě jsou druhy považovány za náhodný výběr z potenciálního nekonečného množství druhů, a tudíž se tím snížila i síla testu. Musel být místo GLS použit LME (lineární model smíšených efektů). Za provedení výpočtů s fylogenetickou korekcí děkuji Aleši Lisnerovi.

2.3 Vliv herbivorie a gapů na uchycení semenáčů

Cílem experimentu bylo porovnat uchycování semenáčů a sazenic v gapech a v nenarušené vegetaci (kontrola), a to za přítomnosti či nepřítomnosti plžů (zde hlavně *Arion lusitanicus* viz výše). Faktory přítomnost / nepřítomnost slimáků a vegetace / gap byly kombinovány faktoriálním způsobem. Pro experiment jsem použila všechny druhy užití v předběžném testu klíčivosti (viz metodika bakalářské práce - Hrubá 2016, tj. druhy, kde jsem si předem ověřila, že by měly klíčit) a tj.: *Angelica sylvestris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betonica officinalis*, *Holcus lanatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris* a *Succisa pratensis*.



Obr. 3. Schéma jednoho bloku.

Pokus byl založen 4. dubna 2015. Experimentální plocha ve tvaru obdélníku byla dlouhá 33 m a široká 3 m. Tato plocha obsahovala 14 menších obdélníkových bloků rovněž ve tvaru obdélníku s rozměry 0,5 x 3 m viz Obr. 3., mezi nimiž byla ponechána 2 m mezera, 7 bloků bylo ohrazeno pletivem (kvůli zabránění přístupu herbivorů) a dalších 7 bloků bylo bez pletiva (volně přístupné pro herbivory). Tyto bloky se pravidelně střídaly. Na ohrazení bloků jsem použila kovové pletivo s oky o průměru 3 mm. Pletivo jsem z 5 cm zabudovala do země, 15 cm pletiva bylo nad zemí a z toho konečné 2 cm pletiva jsem ohnula do tvaru číslice 1 směrem ven z plochy (zabránění přístupu pro slimáky). Do ohrazených ploch jsem pravidelně přidávala Vanish, v druhé polovině pokusu Limanish (Vanish byl stažen z trhu kvůli toxickému složení) – pesticid proti slimákům.

Každý ze 14 bloků jsem rozdělila na 24 čtvercových částí. Tyto části se skládaly z 12 gapů a 12 kontrol (vegetace ponechaná bez zásahu). Gapy vznikly tím, že jsem vybraný čtverec vegetace podryla a převrátila. Kontroly a gapy se pravidelně střídaly - tvar šachovnice. Gapy se nacházely naproti kontrolám. Do 16 mezer a kontrol jsem vysela semena a do zbylých osmi gapů a kontrol jsem později sázela již vzrostlé předpěstované sazenice. Vysetá semena zahrnovala druhy: *Angelica sylvestris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betonica officinalis*, *Holcus lanatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris* a *Succisa pratensis*.

Do každého gapu a kontroly jsem vysela 200 semen těchto druhů rostlin, které jsou na lokalitě běžné a navíc jsou také poměrně snadno identifikovatelné. Do menší části plochy (část obsahující vzrostlé semenáče) jsem do každé kontroly a do každého gapu zasadila 3 sazenice od každého ze 4 druhů (*Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lychnis flos-cuculi* a *Plantago lanceolata*), tyto druhy byly přednostně vybrány na základě dobré klíčivosti viz bakalářská práce (Hrubá 2016). Sazenice byly do bloku sázeny obdobným způsobem jako při vysévání semen, tj. zrcadlově.

Větší část každé plochy tedy zahrnovala vysetá semena a menší část zahrnovala vzrostlé sazenice. Jedná se tedy o tzv. split-plot design, kde odstranění slimáků je tzv. main-plot factor a gap je split plot factor (bloky jsou v této terminologii main-plots). Druhy byly v každé ploše, a to jak u vysévání semen, tak při sázení sazenic, randomizované. Na výšku semenáčů i sazenic mělo vliv také kosení. Dvakrát do roka jsem plochy (a tím i sazenice a semenáče) ostříhala do velikosti zbytku okosené louky cca 10 cm, abych tak simulovala tradiční management louky.

Kvůli pokroucenému a částečně zrezivělému pletivu jsem 7. dubna 2017 musela určené plochy doplnit o nové pásy pletiva, abych plžům znemožnila přístup do ohrazených ploch.

2.3.1 Sběr dat

V prvním roce sčítání semenáčů a měření výšky sazenic mě zajímala celková dynamika společenstva (růst, vymírání), proto tolik měření. V roce 2015 jsem data, týkající se počtu semenáčů, sbírala 5 x za sezónu v půlce měsíce (květen, červen, červenec, srpen, září). V roce 2016 a 2017 jsem zjišťovala počet 2 x za sezónu v půlce měsíce (červenec, září). U měření výšky sazenic jsem v roce 2015 sbírala data 4 x za sezónu v půlce měsíce (červen, červenec, srpen, září). V roce 2016 a 2017 jsem měřila výšky, stejně jako počet semenáčů, 2 x za sezónu v půlce měsíce (červenec, září).

2.3.2 Analýza dat

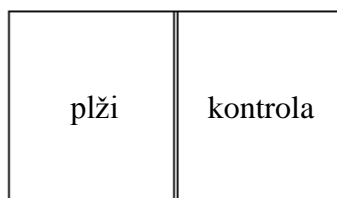
Data ze sčítání semenáčů a měření výšky sazenic byla vyhodnocena pomocí obecného lineárního modelu se smíšenými efekty, což odpovídalo uspořádání experimentu, tj. split-plot design pro opakovaná pozorování. Faktory ohrazení/bez ohrazení, vegetace/gap a čas byly považovány za faktory s pevným efektem, faktory blok (vnořen do faktoru ohrazení/bez ohrazení) a druh jsou faktory s náhodným efektem. Identita každé plochy je jednoznačně určena kombinací bloku, druhu a dvou zásahů (tj. ohrazení/bez ohrazení, vegetace/gap) a proto nemusí být v modelu explicitně zahrnuta. Odpověď byl počet semenáčů v ploše, byla použita logaritmičká transformace (přesněji $\log(x+1)$) a tím se multiplikativní efekty stávaly aditivními (kvůli přičtení jedničky pouze přibližně), takže bylo možné např. porovnávat dynamiku jednotlivých druhů, i když vykazovaly velmi různou klíčivost. Obdobný model jsem aplikovala na výšky přežívajících sazenic. Modely pro analýzu dat byly formulovány mým školitelem.

2.4 Vliv herbivorie na výsledky kompetice

Poslední část je zaměřena na herbivorii hlemýžďů a vliv jejich herbivorního tlaku na výsledek kompetice rostlin.

Pokus byl založen 4. dubna 2017. Na tento pokus jsem použila 40 akvárií (57 x 37,5 x 37,5 – výška akvária) a zároveň 40 skleněných přepážek. Akvária jsem umístila do skleníku. Uprostřed každého akvária jsem připevnila (pomocí silikonové pistole) přepážku. Jedna polovina akvária sloužila jako kontrola a druhá byla doplněna o hlemýžď, viz Obr. 4. Po cca 24 hodinách jsem akvária pomocí odměrky naplnila směsí rašeliny a písku v poměru 3:1 do výšky cca 7 cm. Tento substrát byl důkladně promíchán v míchačce, aby směs byla co nejvíce homogenizovaná a nakypřená.

Do akvárií jsem poté zasela semena čtyř běžných lučních druhů rostlin (*Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*). Do 32 akvárií jsem zasela monokultury (každý druh do osmi akvárií), do zbylých osmi akvárií pak směs všech druhů v rovnoměrném poměru. Na polovinu akvária vyšlo 800 semen, u monokultur 800 semen daného druhu, u směsí po 200 semen od každého druhu). Nakonec jsem na každé akvárium připevnila, pomocí textilní lepicí pásky, skelnou tkaninu o rozměrech (50 x 70 cm) s oky velkými 4 x 4 mm (detail viz Příloha 8). Každé akvárium jsem následně přikryla skelnou tkaninou připevněnou technickou lepicí páskou (přípevnění proběhlo až po přidání plžů do akvárií). Každá polovina akvária byla přikryta zvlášť, aby hlemýžďi nemohli přelézat z jedné části do druhé. Akvária jsem zalévala každé 3 – 4 dny dle potřeby. Přibližně po týdnu začala semena klíčit.



Obr. 4. Schéma pokusného akvária.

2.4.1 Sběr dat

Po čtyřech týdnech po vyklíčení jsem do označené poloviny akvárií již se vzrostlými semenáči o výšce cca 8 cm přidala místo původně plánovaných slimáků (*Arion lusitanicus*) hlemýždě (*Helix aspersa maxima*) objednané ze Šnečí farmy Vlkoš (všechny stejného stáří pět měsíců s délkou nohy cca 7 cm). Do všech vybraných polovin akvárií jsem dala 5 individuí. Tato změna se uskutečnila na základě velkého sucha, kdy nebyli plži téměř k nalezení, a také na základě otestování skelné tkaniny, kdy se slimáci protáhli oky tkaniny. Hlemýždě jsem v akváriích ponechala týden, poté jsem je přesunula na 3 týdny do náhradního boxu, aby semenáče měly prostor pro regeneraci. Tento postup jsem ještě jednou zopakovala. Po opět tří týdenní regenerační fázi jsem ostříhala biomasu (od 1 cm nad zemí) ve všech akváriích. Monokultury z obou částí akvárií jsem sušila v sušičce při 80 ° po dobu 48 hodin. Směsi jsem nejdříve roztřídila na druhy a až poté jsem je sušila v sušičce stejným způsobem jako monokultury. Nakonec jsem vzorky směsí různých druhů stejně jako monokultury zvažila na předvážkách (přesnost vážení 0,01g).

2.4.2 Analýza dat

Nejprve jsem data, zahrnující herbivorii druhů v monokulturách, upravila pomocí logaritmické transformace, pak jsem je analyzovala v programu STATISTICA za využití ANOVY, kdy mě zajímal rozdíl mezi částí volně ponechanou herbivorii a kontrolní částí bez herbivorie. Uspořádání experimentu odpovídalo tzv. split plot designu, kdy byla zohledněna identita akvária. Dále mě zajímal rozdíl v herbivorii mezi druhy ve směsích, a také jaký bude jejich poměr po zásahu herbivorie. K analýze celkové biomasy ve směsích jsem využila opět hierarchickou ANOVU, kdy závislou proměnou byla biomasa a kategoriální proměnou představoval typ zásahu (část s plži / kontrolní část) a identita akvária byla označena jako náhodný faktor.

Efekt herbivorie na změnu poměru druhů ve směsi byl testován v programu CANOCO 5. Nejdříve byla data testována s pomocí analýzy omezených ordinací (užita byla RDA – redundantní analýza), kdy studované 4 druhy byly odpovědí, vysvětlující proměnná byla část s herbivorií a kontrolní část a identita akvária byla využita jako kovariáta. Data byla buď nestandardizovaná, nebo standardizovaná po vzorcích. V prvním případě jsem testovala, zda se liší absolutní biomasa jednotlivých druhů a v druhém případě, zda se liší relativní zastoupení druhů. Za pomoc s analýzou mnohorozměrných dat děkuji školiteli.

3 Výsledky

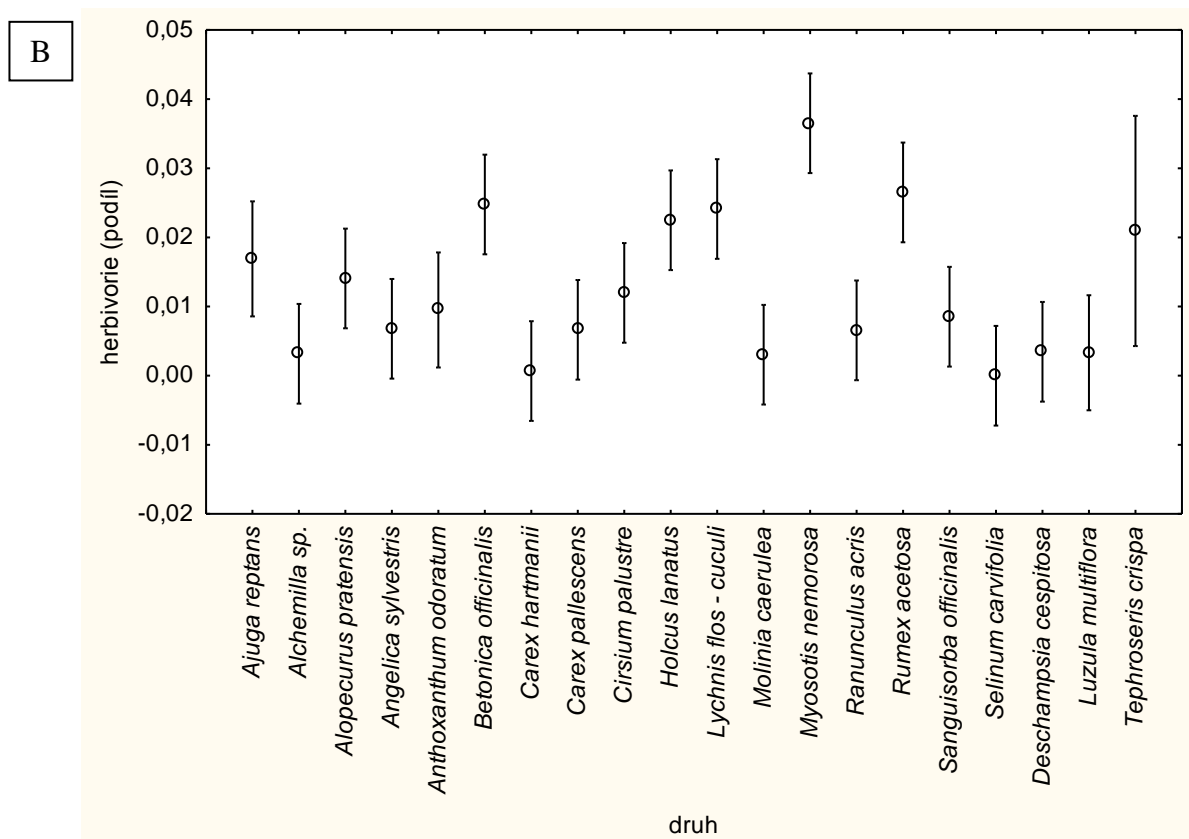
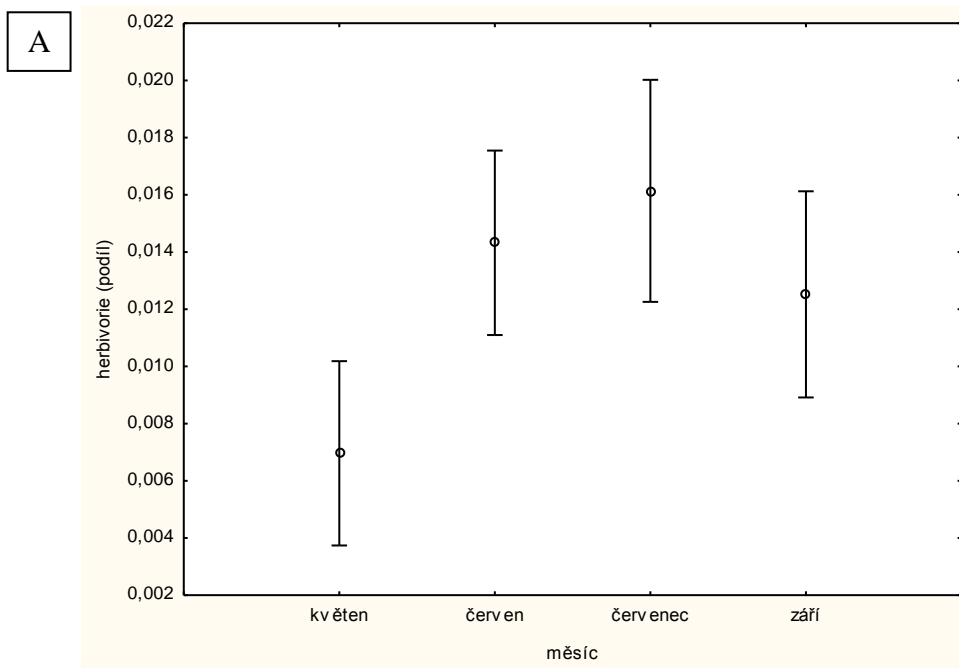
3.1 Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny

3.1.1 Rozdíly herbivorie mezi druhy a v čase

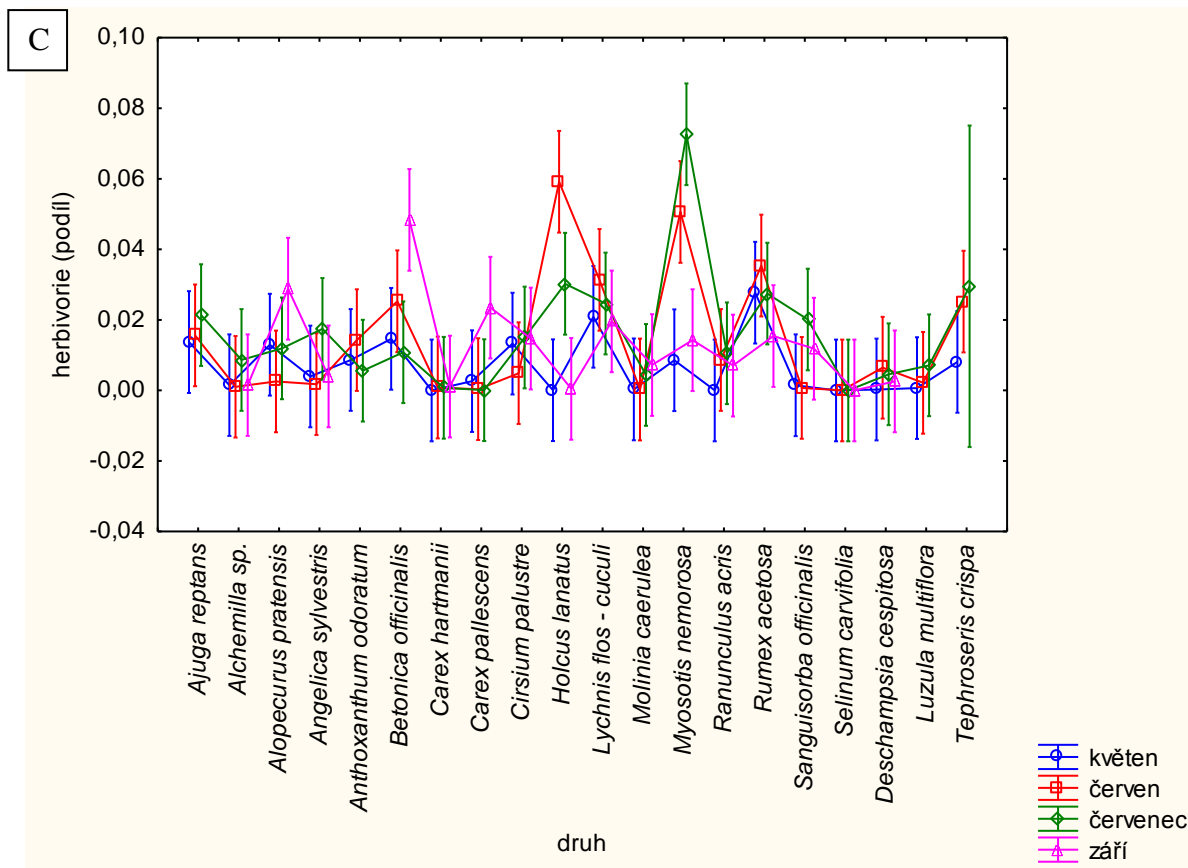
Druhy se mezi sebou v procentu herbivorie průkazně liší, viz Tab. 1 (faktoriální ANOVA, $P < 10^{-3}$). Míra ztráty plochy listů způsobená herbivorií je závislá na konkrétním měsíci ($P = 0,001$), kdy největší míra herbivorie byla zaznamenána v červenci (Obr. 5 - A). Dále je vysoce průkazná interakce druh * měsíc ($P < 10^{-3}$), což znamená, že v různé části sezóny byla preference pro jednotlivé druhy různá. Obecně herbivoři preferují šťavnaté širokolisté byliny před úzkolistými travinami, ostřicemi a složitě členěnými listy typu *Apiaceae* a *Ranunculaceae* (Obr. 5 - B).

Tab. 1: Výsledky ANOVY ukazují vliv herbivorie druhů v čase.

Effect	Univariate Tests of Significance for herbivorie (podíl) Sigma-restricted parameterization Type I decomposition				
	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Intercept	0,113246	1	0,113246	210,0288	0,000000
druh	0,077133	19	0,004060	7,5291	0,000000
měsíc	0,008824	3	0,002941	5,4548	0,001041
druh*měsíc	0,070672	53	0,001333	2,4730	0,000000
Error	0,363955	675	0,000539		



Obr. 5. A – Sezónní herbivorie – největší míra herbivorie přes všechny druhy byla v červenci. B – Průměrná míra herbivorie přes všechna data druhů. Největší herbivorie – *Myosotis nemorosa*, nejmenší herbivorie - *Selinum carvifolia*. Obrázek A, B – výsledky v Tab. 1. Chybové úsečky jsou 95% konfidenční intervaly.



Obr. 6. C – Průměrná míra herbivorie přes všechna data druhů a sezónní měsíce. Sezónní herbivorie se lišila druh od druhu. Výsledky viz Tab. 1. Pozn. čáry spojující průměry neznamenají interpolaci, ale slouží jako vizuální zvýraznění interakce.

3.1.2 Vliv funkčních charakteristik na herbivorii v závislosti na fylogenezi

Testovala jsem vybrané funkční znaky (viz Velikost herbivorní ztráty listů v průběhu sezóny - analýza dat) z lokality Ohrazení, které mohly mít vliv na herbivorii vybranných rostlinných druhů (viz Velikost herbivorní ztráty listů v průběhu sezóny – sběr dat).

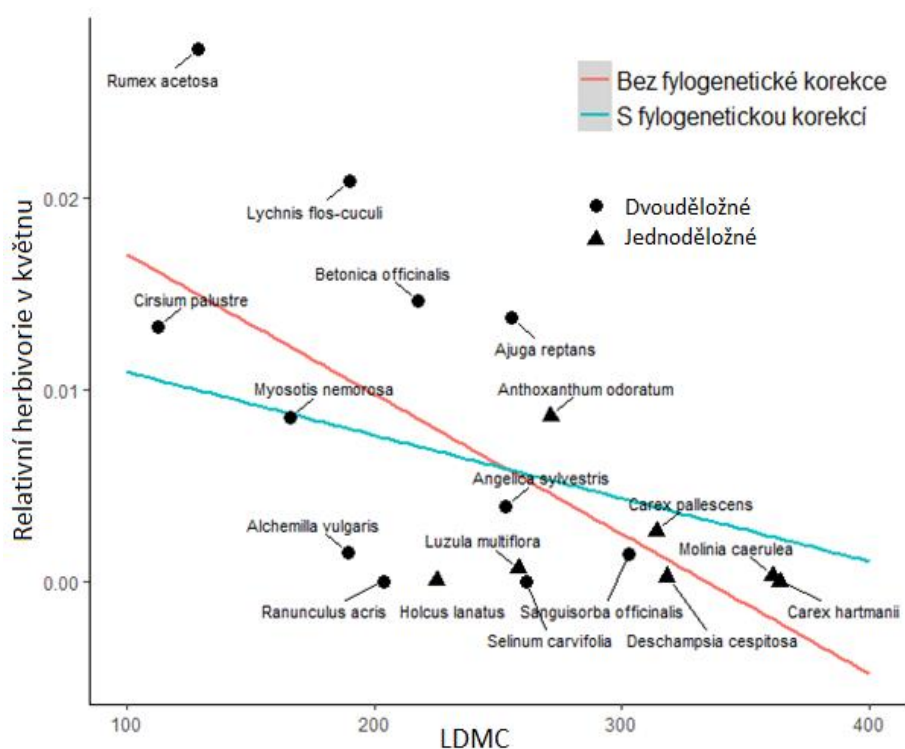
Podrobný popis výsledků viz Tab. 2. Pouze dvě funkční charakteristiky měly vliv na míru výsledné herbivorie u vybranných rostlinných druhů a to LDMC a SLA. LDMC se ukázal jako nejlepší znak, průkazný napříč časovými obdobími s výjimkou září (ale i v září byl nejlepší), zatímco SLA mělo průkazný vliv na herbivorii pouze v červnu a červenci. Zajímavý výsledek byl zaznamenán u LDMC a SLA znaků v souvislosti s fylogenetickým aspektem. U těchto znaků, konkrétně u LDMC v květnu (bez FC - $P = 0,0051$, s FC - $P = 0,1543$) a u SLA v červnu (bez FC - $P = 0,0426$, s FC - $P = 0,2110$) se ukázalo, že jak hodnoty znaku, tak míra herbivorie jsou fylogeneticky závislé - díky tomu je závislost na

tomto znaku průkazná pouze bez fylogenetické korekce. Vliv LDMC na míru herbivorie v květnu demonstruje Obr. 7. Tento obrázek dobře ilustruje, že jednoděložné (trávy) mají v porovnání s dvouděložnými vysoké LDMC a jsou málo poškozené herbivorií – proto korekce způsobí, že výsledek není průkazný. V další analýze dohromady pro všechna období (Tab. 3.), kdy byla identita druhu rostlin považována za náhodný faktor, se ukázaly jako průkazné pouze znaky LDMC ($P = 0,0049$) a SLA ($P = 0,0417$). V tomto případě nejsou průkazné rozdíly mezi jednotlivými obdobími.

Tab. 2. Výsledné signifikantní hodnoty (alespoň v jednom z fylogenetických aspektů) funkčních charakteristik za určitý měsíc bez fylogenetické korekce a s fylogenetickou korekcí.

Měsíc	Traits	den DF	num DF	Bez fylogenetické korekce		S fylogenetickou korekcí	
<i>květen</i>	LDMC	16	1	F = 10,52561	P = 0,0051	F = 2,236444	P = 0,1543
<i>červen</i>	LDMC	15	1	F = 6,498822	P = 0,0222	F = 9,822012	P = 0,0068
	SLA	15	1	F = 4,909326	P = 0,0426	F = 1,707313	P = 0,2110
<i>červenec</i>	LDMC	15	1	F = 10,09398	P = 0,0063	F = 4,635074	P = 0,0480
	SLA	15	1	F = 10,97128	P = 0,0047	F = 5,609669	P = 0,0317
<i>září</i>	LDMC	13	1	F = 0,814073	P = 0,3833	F = 0,3052324	P = 0,5900

Pozn. V tabulce lze vyčíst hodnotu testované statistiky F a P hodnotu u všech funkčních znaků určitého měsíce, den DF – stupně volnosti efektu a num DF – residuální stupně volnosti.



Obr. 7. Závislost relativní herbivorie jednoděložných a dvouděložných druhů měsíce května na LDMC s fylogenetickou a bez fylogenetické korekce viz Tab. 2.

Tab. 3. Vliv všech testovaných funkčních znaků na herbivorii, průkaznost F a P statistiky s náhodným efektem druhu.

Traits	num DF	den DF	F	P
LDMC	1	13	11,43201	0,0049
SLA	1	13	5,10271	0,0417
výška	1	13	0,41947	0,5285
C:N	1	13	0,00094	0,9761
čas	3	48	2,13771	0,1077

Pozn. V tabulce lze vyčíst hodnotu testované statistiky F a P hodnotu u všech funkčních znaků, num DF – stupně volnosti efektu a den DF – residuální stupně volnosti.

3.2 Výsledky vlivu herbivorie a gapů na uchycování semenáčů

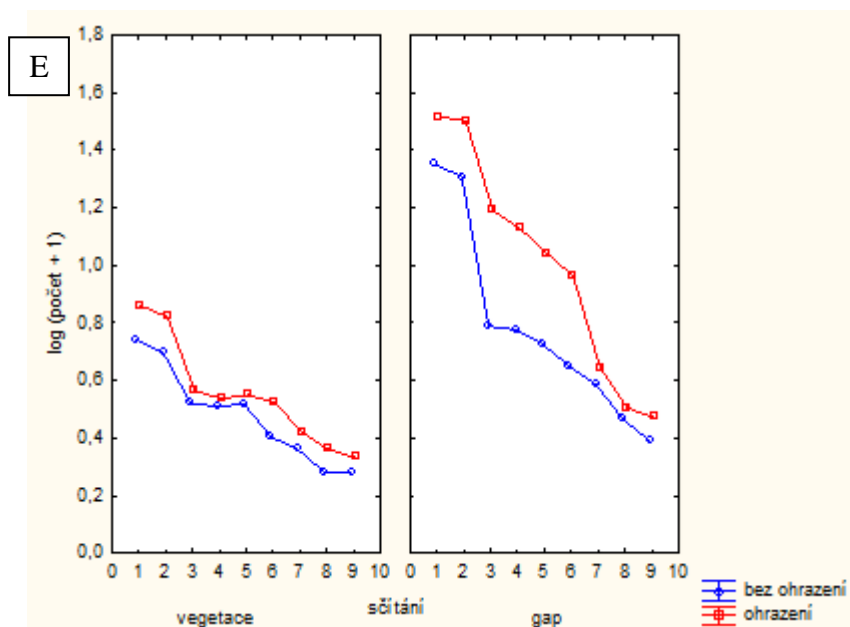
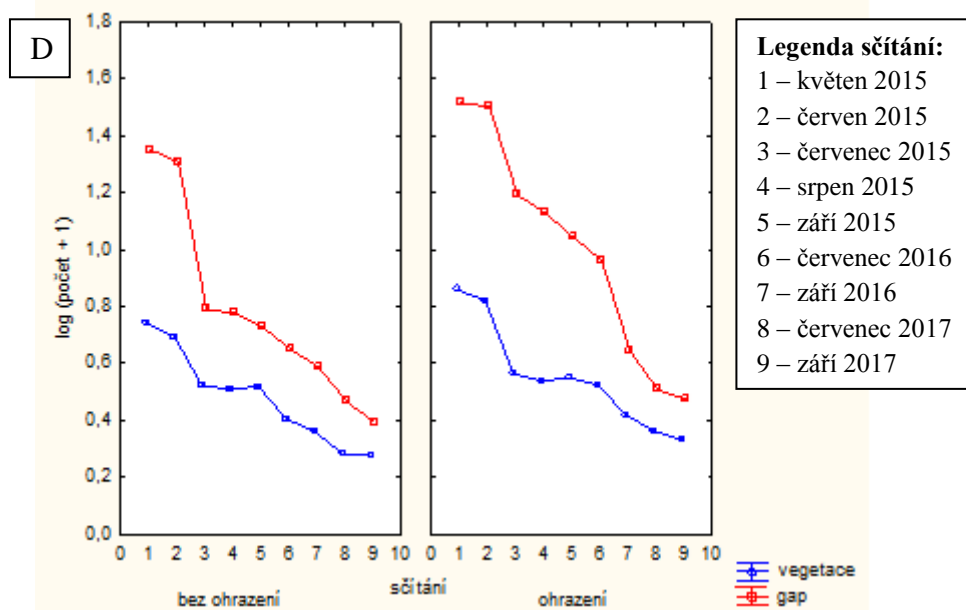
3.2.1 Výsledky početnosti semenáčů

Analýza celého modelu počtu semenáčů (Tab. 4.) ukázala, že vliv odstranění herbivora (ohrazení) má v průměru přes všechny druhy pozitivní vliv na početnost semenáčů ($P < 10^{-3}$), dále gap má také pozitivní vliv na početnost semenáčů ($P < 10^{-3}$), efekt času (sčítání) je rovněž signifikantní a znamená, že počet semenáčů s časem klesá, protože semenáče vymírají. Početnost semenáčů v ohrazených plochách a v otevřených plochách je mezidruhově variabilní. Důležitá je průkazná interakce gap * ohrazení ($< 10^{-3}$), která ukazuje, že pozitivní efekt gapu je více viditelný v ohrazených plochách viz Obr. 8 - D. Velmi výrazné jsou jak efekty druhu, tak i jeho interakce s ohrazením a gapem, která znamená, že každý druh je jinak ovlivněn kompeticí a každý druh je jinak ovlivněn přítomností plžů. Efekt gapu je s časem proměnlivý (průkazná interakce gap * sčítání), efekt přítomnosti herbivora (ohrazení) se s časem nemění.

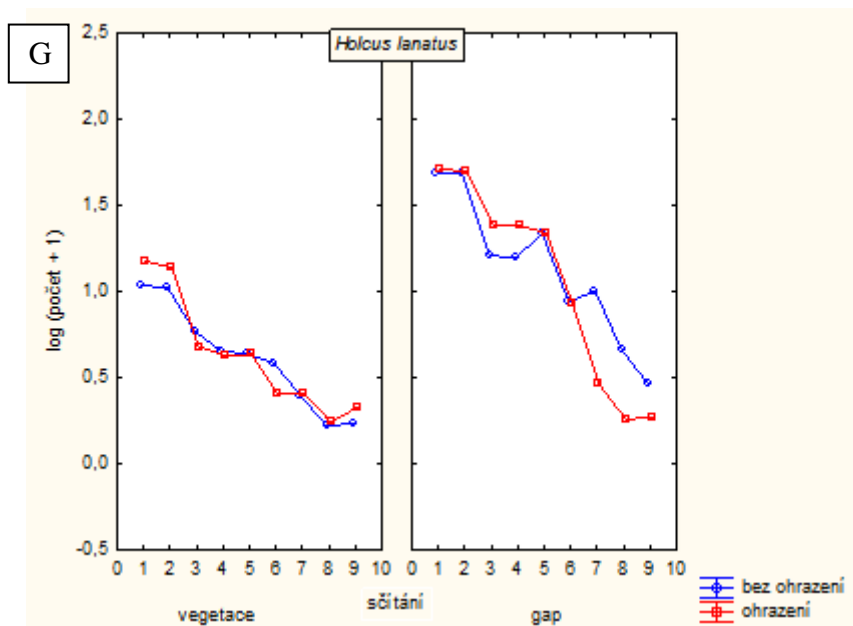
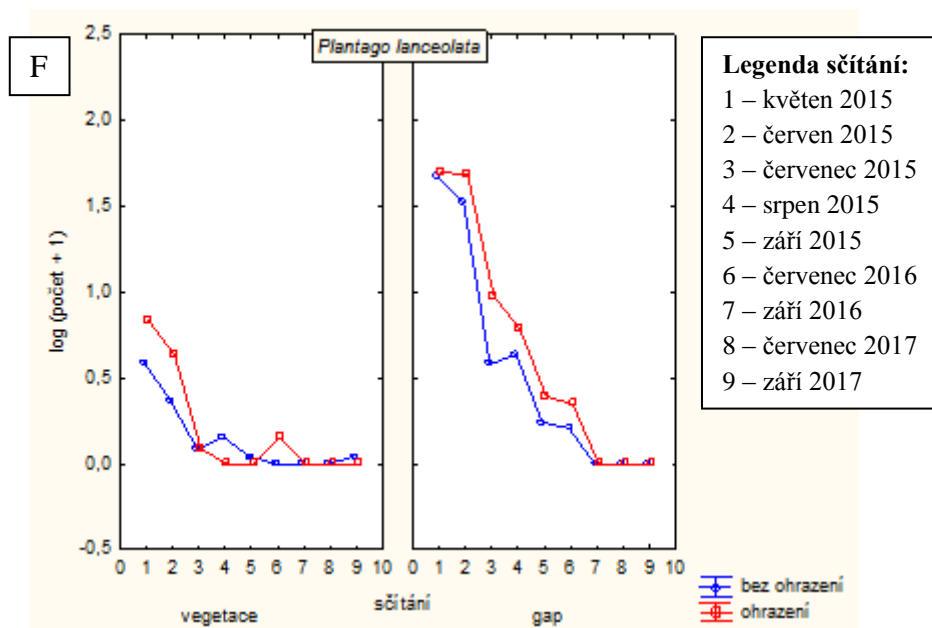
Co se týče výsledků pro jednotlivé druhy (Obr. 9. – 12.) - *Plantago lanceolata* a *Holcus lanatus* vykazují větší početnosti v gapech, vliv přítomnosti herbivora není na druhou stranu nijak výrazný. U *Lychnis flos-cuculi* a *Succisa pratensis* - druhů s přizemní růžicí a dále u *Betonica officinalis*, je patrné, že vliv vyloučení herbivora má výrazný efekt a to zejména v gapu. U *Angelica sylvestris* není, kvůli velmi nízké klíčivosti, viditelný žádný z trendů. A nakonec grafy početnosti *Prunella vulgaris* a *Anthoxanthum odoratum* vykazují největší početnosti v gapech, kde má pozitivní vliv i vyloučení herbivorů.

Tab. 4. Výsledky vlivu mnoha faktorů na početnost semenáčů.

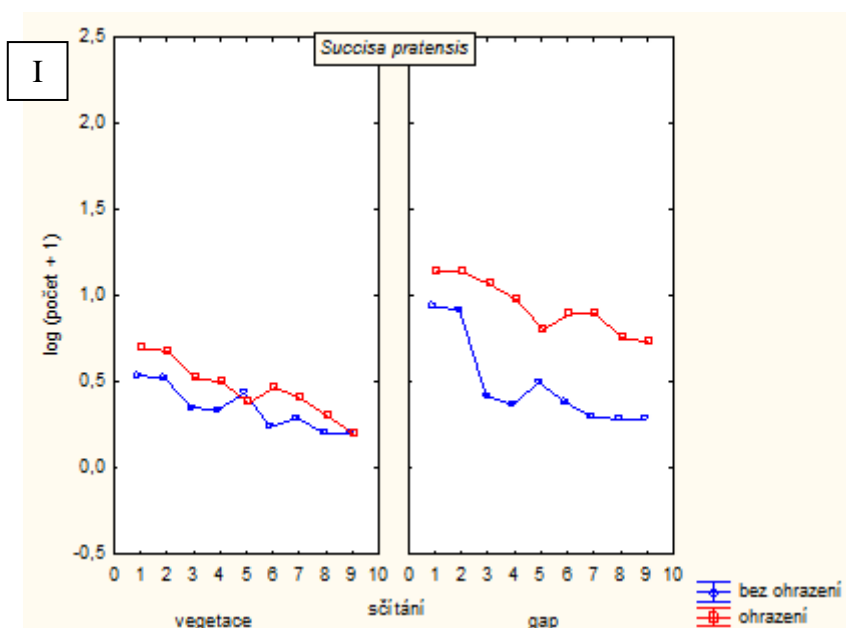
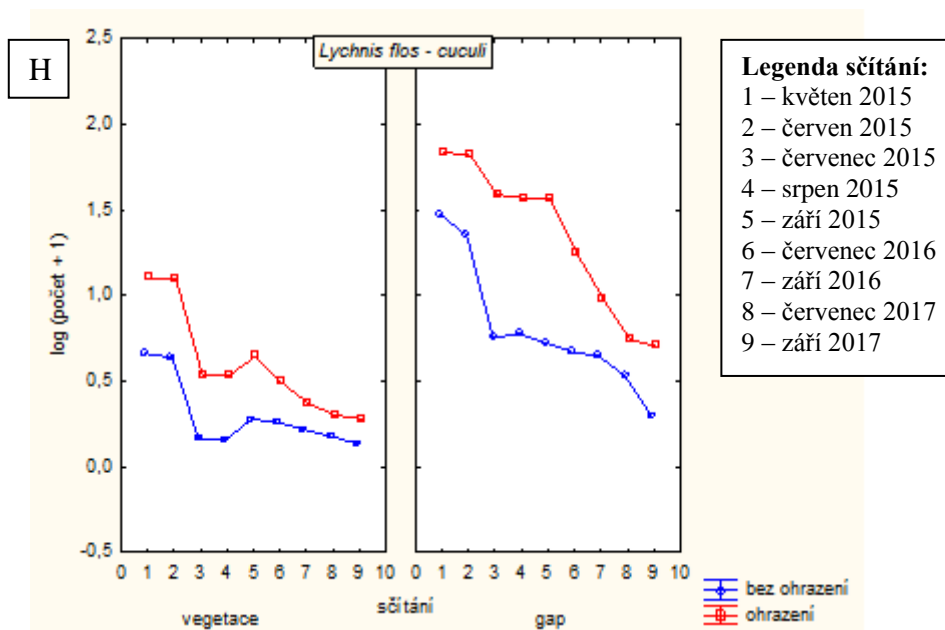
Effect	Univariate Tests of Significance for log Počet (Spreadsheet Ohrazení) Over-parameterized model Type III decomposition							
	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	995,8356	1	995,8356	12,000	0,472785	2106,320	0,000000
blok(ohrazení)	Random	5,6734	12	0,4728	1716,000	0,137197	3,446	0,000049
ohrazení	Fixed	10,3989	1	10,3989	12,000	0,472785	21,995	0,000523
druh	Fixed	251,7599	7	35,9657	1716,000	0,137197	262,146	0,000000
gap	Fixed	70,5383	1	70,5383	1716,000	0,137197	514,139	0,000000
sčítání	Fixed	126,8365	8	15,8546	1716,000	0,137197	115,561	0,000000
ohrazení*druh	Fixed	9,6995	7	1,3856	1716,000	0,137197	10,100	0,000000
ohrazení*gap	Fixed	2,4705	1	2,4705	1716,000	0,137197	18,007	0,000023
druh*gap	Fixed	15,9429	7	2,2776	1716,000	0,137197	16,601	0,000000
ohrazení*sčítání	Fixed	1,9599	8	0,2450	1716,000	0,137197	1,786	0,075449
druh*sčítání	Fixed	36,6100	56	0,6537	1716,000	0,137197	4,765	0,000000
gap*sčítání	Fixed	15,6433	8	1,9554	1716,000	0,137197	14,253	0,000000
ohrazení*druh*sčítání	Fixed	3,7474	56	0,0669	1716,000	0,137197	0,488	0,999509
ohrazení*gap*sčítání	Fixed	2,5792	8	0,3224	1716,000	0,137197	2,350	0,016376
ohrazení*druh*gap*sčítání	Fixed	5,7023	63	0,0905	1716,000	0,137197	0,660	0,981901
druh*gap*sčítání	Fixed	11,2006	56	0,2000	1716,000	0,137197	1,458	0,016090
blok(ohrazení*druh*gap*sčítání)	Random	235,4301	1716	0,1372	0,000	0,000000		
Error			0					



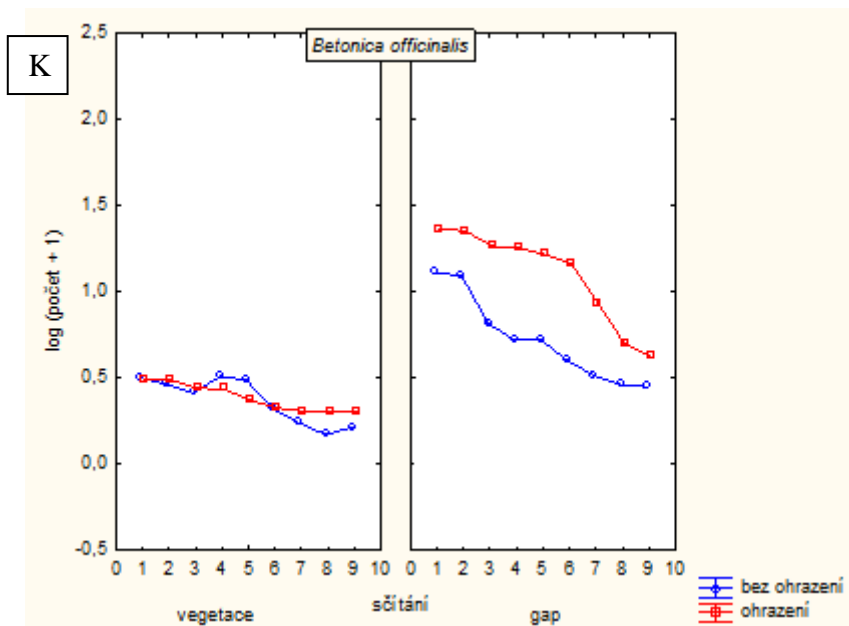
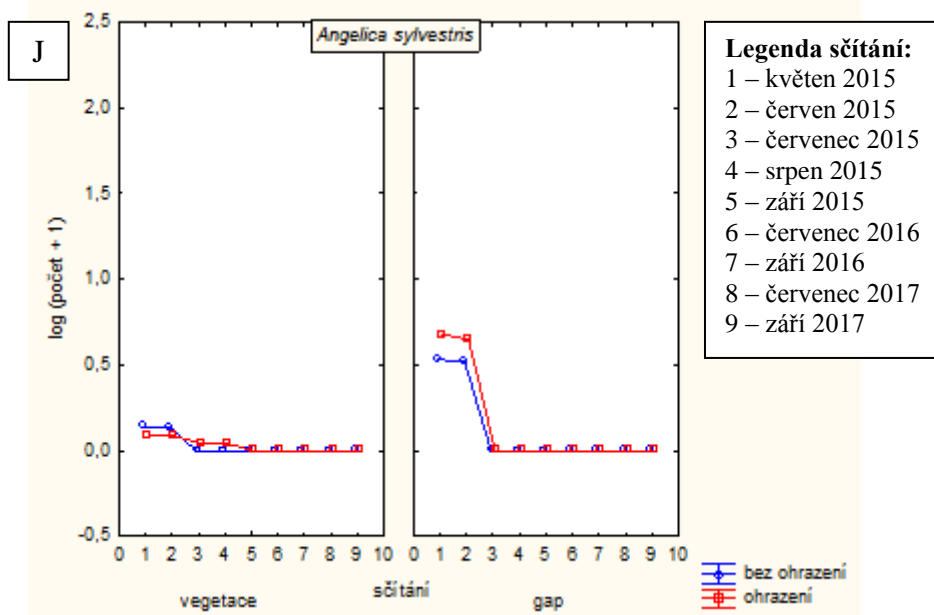
Obr. 8. D – Vliv ohrazení přes všechny druhy, ohrazení má průkazný vliv na početnost semenáčů, semenáčů je více v gapech. E – vliv gapu přes všechny druhy, efekt gapu je rovněž průkazný, gap pomáhá zejména v kombinaci s ohrazením. Tyto dva obrázky znázorňují v podstatě to samé, akorát každý z nich vyzdvihuje jiný aspekt. Výsledky viz Tab. 4.



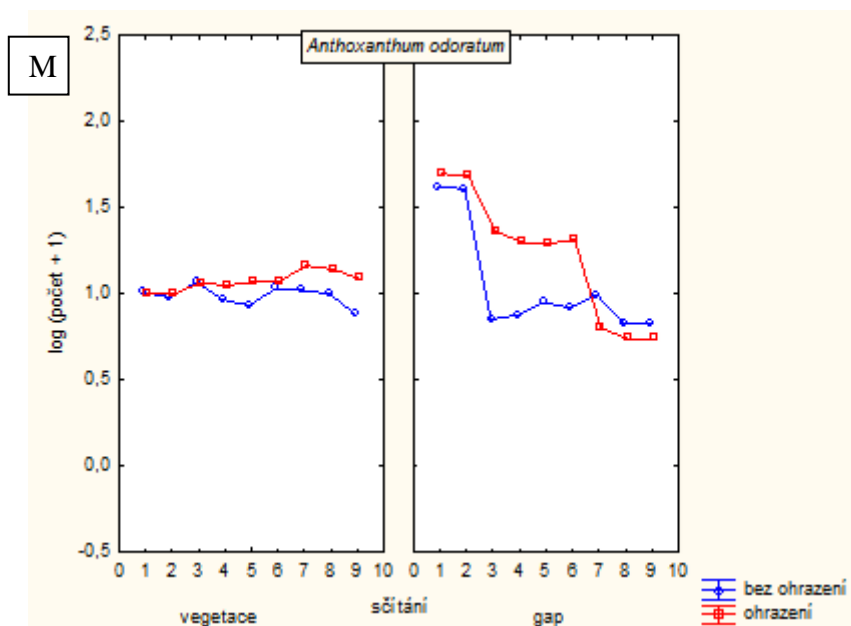
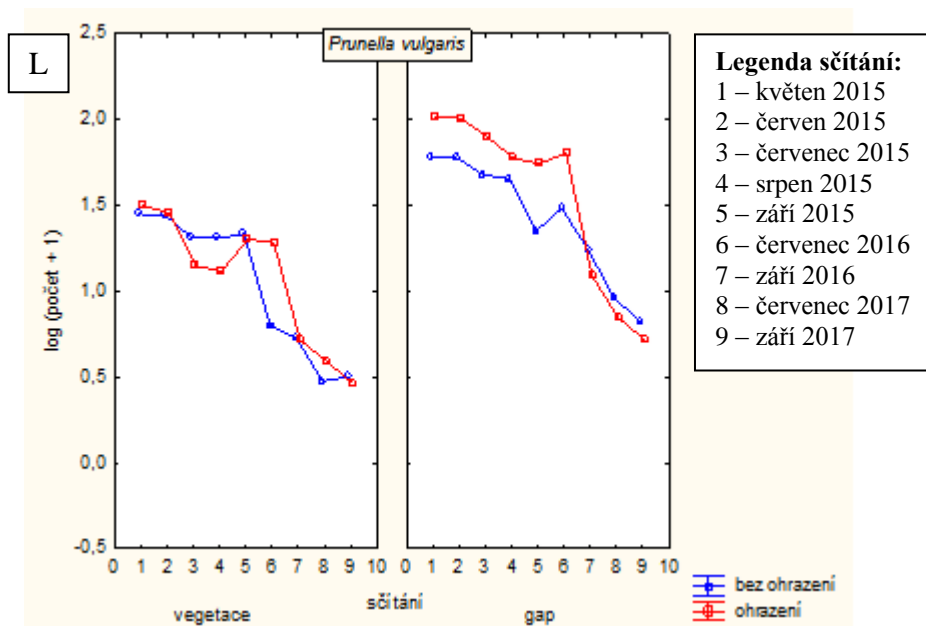
Obr. 9. Vliv ohrazení a gapu na početnost *Plantago lanceolata* a *Holcus lanatus*. F – s gapem větší početnost, ohrazení nebylo až tak důležité. G – s gapem větší početnost, střídavý vliv ohrazení.



Obr. 10. Vliv ohrazení a gapu na početnost *Lychnis flos - cuculi* a *Succisa pratensis*. H – důležitější vliv ohrazení v gapu než ve vegetaci. Větší efekt herbivorie v gapu bez ohrazení. I – znovu více pozitivní efekt ohrazení v kombinaci s gapem.



Obr. 11. Vliv ohrazení a gapu na početnost *Angelica sylvestris* a *Betonica officinalis*. J – kvůli téměř nulové klíčivosti neprokázán vliv gapu ani ohrazení. K – důležitý vliv ohrazení pouze v kombinaci s gapem.



Obr. 12. Vliv ohrazení a gapu na početnost *Prunella vulgaris* a *Anthoxanthum odoratum*. L – větší početnost v gapu, kde má ohrazení vyšší vliv. M – větší početnost v gapu, větší efekt herbivorie v gapu bez ohrazení.

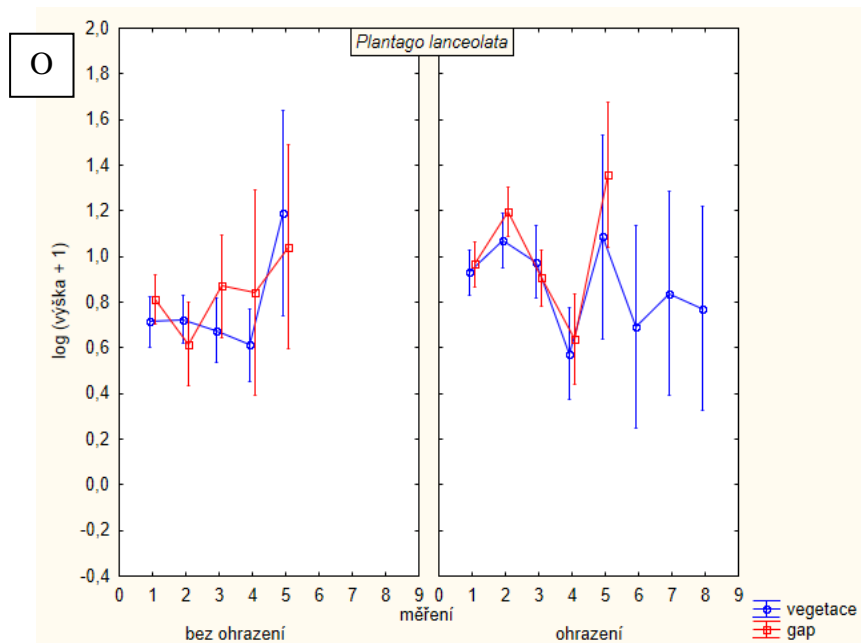
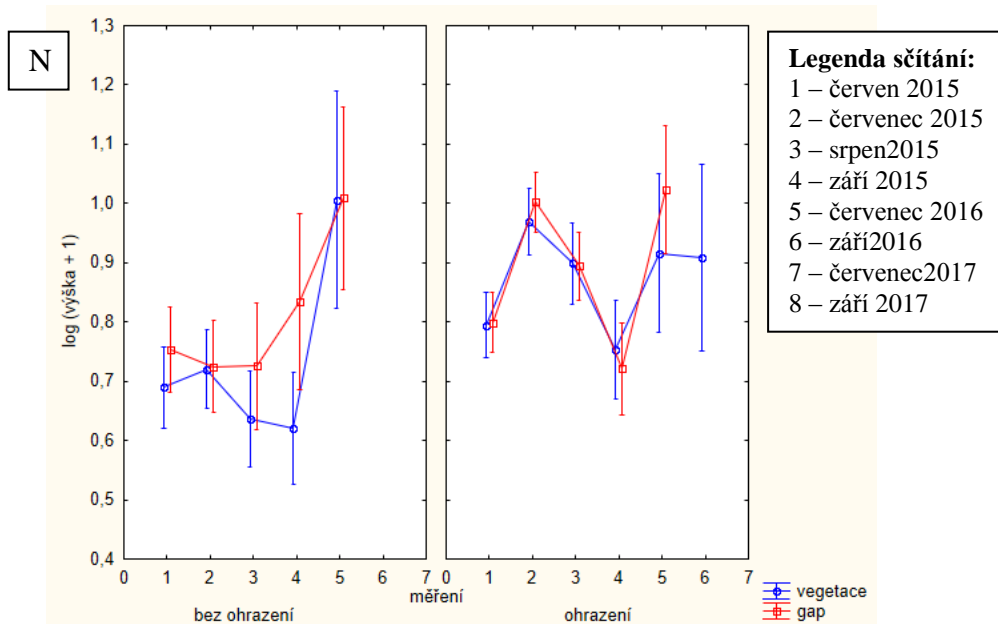
3.2.2 Výsledky výšky vysazených rostlin

Analýza celého modelu výšky sazenic, kam byly zahrnuty pouze živé sazenice, (Tab. 5.) ukázala, že odstranění herbivorie nemá signifikantní vliv na výšku sazenic. Efekt odstranění herbivorie se mění v čase ($P < 10^{-3}$). Gap má naproti tomu pozitivní vliv na výšku sazenic ($P < 10^{-3}$). Každý druh reaguje na přítomnost gapu jinak ($P < 10^{-3}$). Velikost sazenic se liší mezi měřeními, protože docházelo k postupnému vymírání. Výška sazenic se mění na základě toho, zdali jsou v ohrazených nebo neohrazených plochách. U většiny druhů je znatelný pokles ve výšce způsoben kosením ploch v předešlém měsíci viz zejména Obr. 13-N. Výška sazenic v ohrazených plochách a v otevřených plochách se liší druh od druhu ($P < 10^{-3}$). Dále vyšla ještě průkazná interakce gap * odstranění herbivorie (ohrazení) ($P = 0,03$), což znamená, že odstranění herbivorie a přítomnost gapu má pozitivní efekt na výšku sazenic, nicméně tento efekt není nijak výrazný.

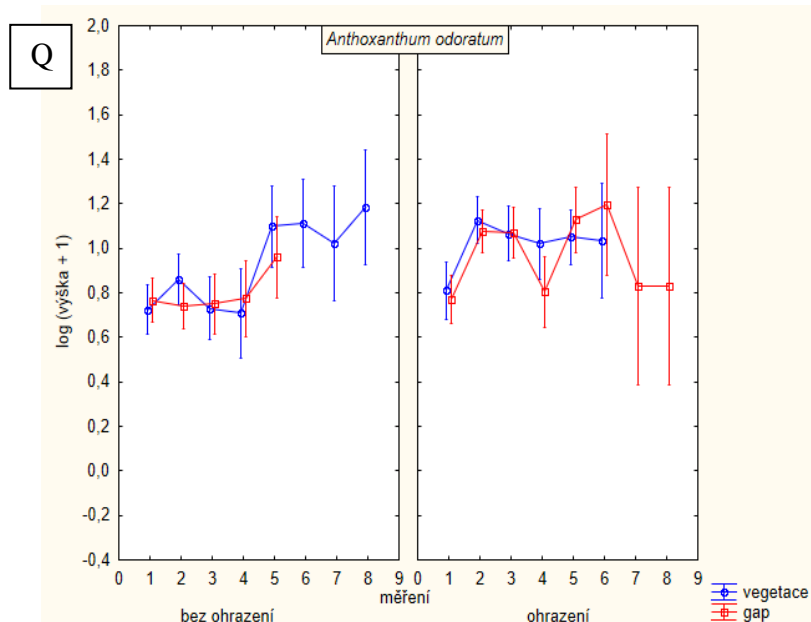
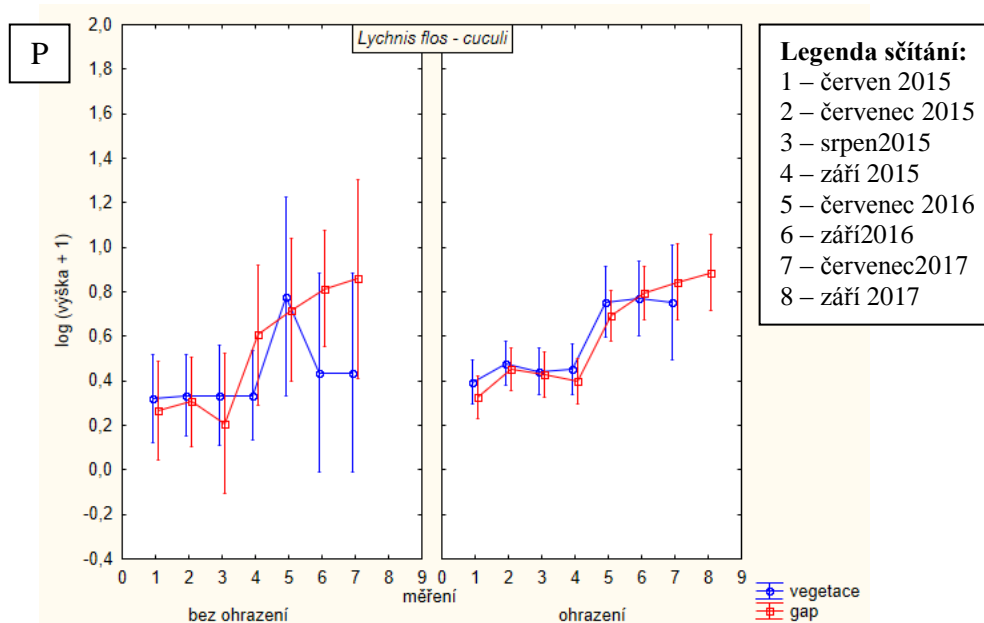
Co se týče výsledků pro jednotlivé druhy viz Obr. 13-O až 15, tak druh *Plantago lanceolata* se vyskytuje déle v ohrazených plochách a ve vegetaci. *Lychnis flos – cuculi* dosahuje většího vzrůstu zpravidla v ohrazených plochách, vliv gapu je střídavý. *Anthoxanthum odoratum* je většinou vyšší ve vegetaci, vyloučení herbivorů nemá vliv na výšku sazenic a druh *Holcus lanatus* dorůstá většího vzrůstu v neohrazených gapech.

Tab. 5. Výsledky vlivu mnoha faktorů na výšku sazenic.

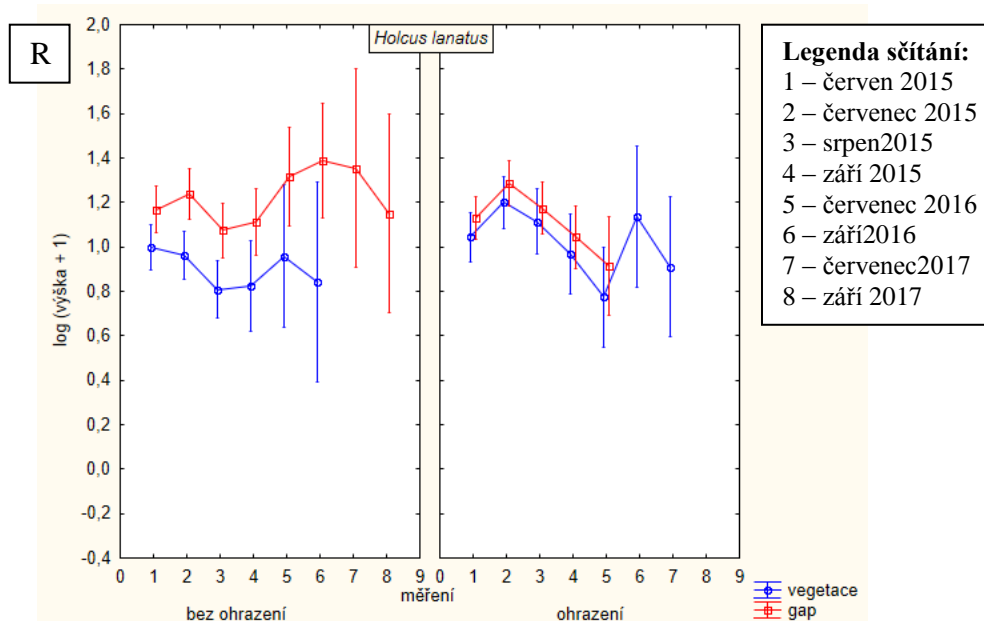
Effect	Univariate Tests of Significance for výška (Spreadsheet výšky) Over-parameterized model Type I decomposition; Std. Error of Estimate: 0,2261							
	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	678,6353	1	678,6353	11,7615	0,344883	1967,725	0,000000
ohrazení	Fixed	0,0636	1	0,0636	12,1379	0,316482	0,201	0,661931
blok(ohrazení)	Random	3,9141	12	0,3262	838,0000	0,051143	6,378	0,000000
druh	Fixed	49,2497	3	16,4166	838,0000	0,051143	320,992	0,000000
gap	Fixed	0,6713	1	0,6713	838,0000	0,051143	13,126	0,000309
měření	Fixed	8,0330	7	1,1476	838,0000	0,051143	22,438	0,000000
ohrazení*druh	Fixed	0,9060	3	0,3020	838,0000	0,051143	5,905	0,000547
orazeni*gap	Fixed	0,2323	1	0,2323	838,0000	0,051143	4,542	0,033355
druh*gap	Fixed	1,5032	3	0,5011	838,0000	0,051143	9,797	0,000002
orazeni*měření	Fixed	1,4178	7	0,2025	838,0000	0,051143	3,960	0,000288
druh*měření	Fixed	5,4150	21	0,2579	838,0000	0,051143	5,042	0,000000
gap*měření	Fixed	0,1837	6	0,0306	838,0000	0,051143	0,599	0,731696
orazeni*druh*gap	Fixed	0,2443	3	0,0814	838,0000	0,051143	1,592	0,189701
orazeni*druh*měření	Fixed	1,1017	16	0,0689	838,0000	0,051143	1,346	0,161994
orazeni*gap*měření	Fixed	0,3815	6	0,0636	838,0000	0,051143	1,243	0,281653
druh*gap*měření	Fixed	0,2832	14	0,0202	838,0000	0,051143	0,396	0,976421
orazeni*druh*gap*měření	Fixed	0,4395	12	0,0366	838,0000	0,051143	0,716	0,736594
Error		42,8581	838	0,0511				



Obr. 13. N – Vliv ohrazení a gapu přes všechny druhy, ohrazení nemá výrazný vliv na výšku sazenic, gap pomáhá zejména v kombinaci bez ohrazení, shrnutí výsledků viz Tab. 5. O - vliv ohrazení a gapu na početnost *Plantago lanceolata*. Gap má více pozitivní vliv v neohrazených plochách.



Ob. 14. Vliv ohrazení a gapu na početnost *Lychnis flos - cuculi* a *Anthoxanthum odoratum*. P – sazenice dosahovaly větší výšky nejprve ve vegetaci a poté v gapu, pozitivní vliv ohrazení prokázán nebyl. Q – větší výšky sazenic ve vegetaci.



Obr. 15. R - vliv ohrazení a gapu na početnost *Holcus lanatus*, větší výška sazenic v gapu v kombinaci s neohrazenými plochami.

3.3 Výsledky vlivu herbivorie na výsledky kompetice

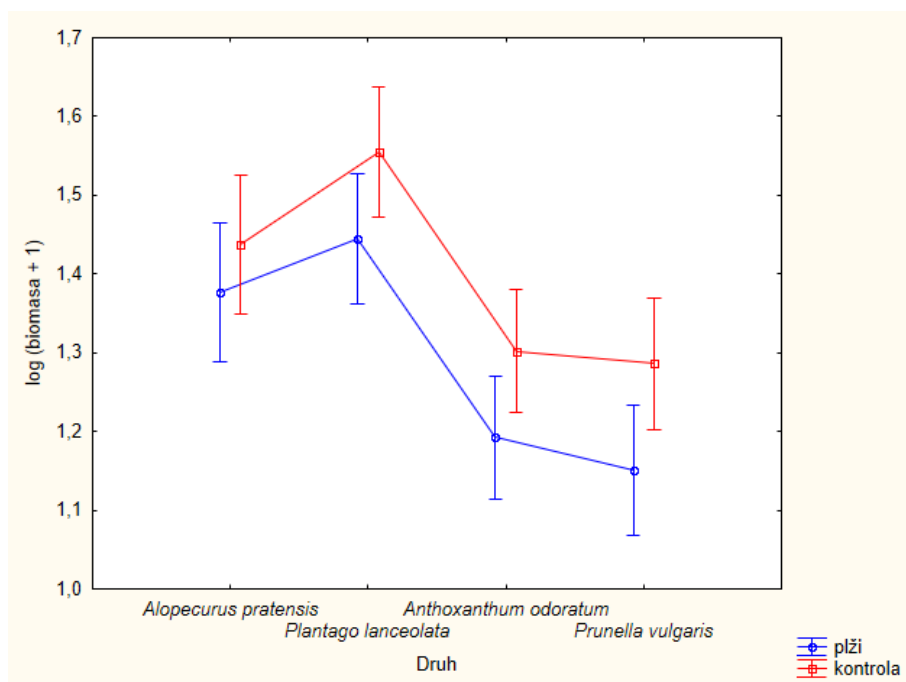
3.3.1 Výsledky vlivu herbivorie na druhy v monokulturách

Z tabulky Tab. 6. je zřejmé, že v monokulturách se více biomasy nachází v kontrolní části akvárií, než v části, kde se vyskytovali plži ($P = 0,001$). Dále vyšla průkazná identita druhu ($P < 10^{-3}$), což jen potvrdilo, že druhy se mezi sebou liší. Ovšem interakce plž/kontrola * druh průkazná nebyla, což znamená, že druhy se mezi sebou nelišily v poměru zkonzumované biomasy.

Co se týče jen orientačního zjištění herbivorie jednotlivých druhů viz Obr. 16., tak ta byla nejvýraznější u *Prunella vulgaris*, následovaná druhem *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* a nejméně konzumovaným druhem bylo *Plantago lanceolata*, rozdíly ovšem nejsou průkazné.

Tab. 6. Výsledky ANOVY demonstrují vliv herbivorie na druhy v monokulturách.

Univariate Tests of Significance for lovaha (Spreadsheet12)								
Over-parameterized model								
Type III decomposition; Std. Error of Estimate: 0,1143								
Effect	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den. Syn. Error df	Den. Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	114,5812	1	114,5812	28,00000	0,023760	4822,463	0,000000
plži/kontrola	Fixed	0,1725	1	0,1725	28,00000	0,013075	13,196	0,001115
druh	Fixed	0,8630	3	0,2877	28,00000	0,023760	12,107	0,000029
plži/kontrola*druh	Fixed	0,0106	3	0,0035	28,00000	0,013075	0,271	0,845637
číslo akvária (druh)	Random	0,6653	28	0,0238	28,00000	0,013075	1,817	0,059986
Error		0,3661	28	0,0131				



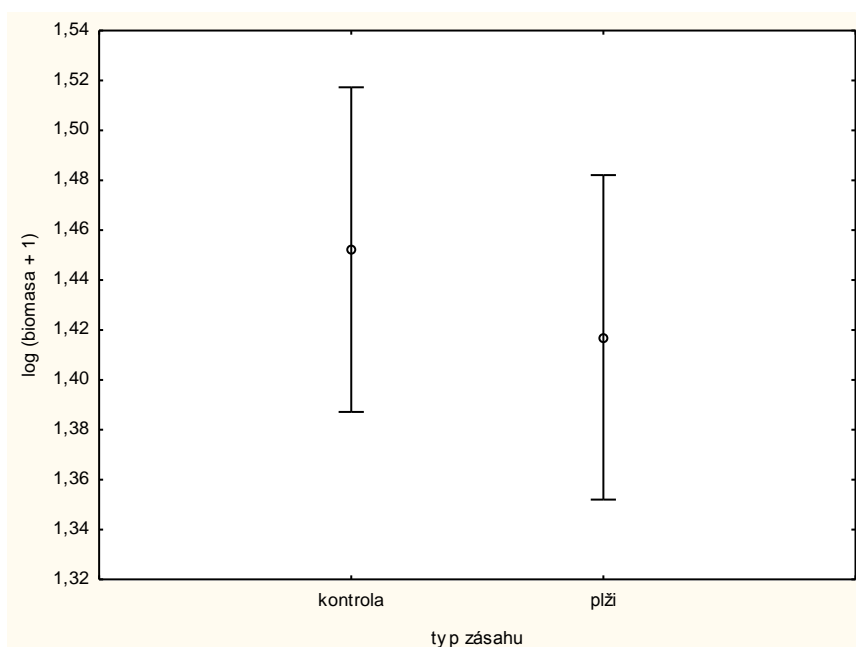
Obr. 16. Biomasa druhů monokultur napadených plži a bez plžů. Obecně bylo zvaženo více biomasy v kontrolních plochách. Nejvíce napadeným druhem byla *Prunella vulgaris*. Nejméně pak *Plantago lanceolata*. Výsledky viz Tab. 6. Pozn. čáry spojující průměry neznamenaají interpolaci, ale slouží jako vizuální zvýraznění interakce.

3.3.2 Výsledky vlivu herbivorie na druhy ve směsích

Výsledky herbivorie ve směsích viz Tab. 7. neprokázaly průkazný rozdíl v biomase druhů v kontrolních plochách a v plochách ovlivněných herbivorií plžů viz Obr. 17. Ani analýzy v programu Canoco 5 neodhalily žádné rozdíly ve složení. Směsi vystavené herbivorům, i směsi sloužící jako kontroly se tedy nelišily ani celkovou biomasou, ani absolutním, ani relativním druhovým zastoupením. Proto nemělo smysl testovat, jestli herbivorie daného druhu odpovídá chování tohoto druhu ve směsích.

Tab. 7. Výsledky ANOVY demonstrují vliv herbivorie na druhy ve směsích.

Effect	Univariate Tests of Significance for lototal (SklenikSmesi) Over-parameterized model Type III decomposition							
	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	32,28247	1	32,28247	7,947921	0,007881	4096,011	0,000000
akvárium	Random	0,06301	8	0,00788	6,000000	0,006662	1,182	0,431111
typ zásahu	Fixed	0,00914	1	0,00914	6,000000	0,006662	1,372	0,285917
akvárium*typ zásahu	Random	0,03997	6	0,00666	0,000000	0,000000		
Error			0					



Obr. 17. Celková biomasa všech druhů napadených plži a bez plžů. Přes všechny druhy byla větší biomasa v kontrolních plochách akvárií, i když výsledek nebyl průkazný. Výsledky viz Tab. 7.

4 Diskuse

4.1 Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny

Při hodnocení úbytku plochy jsem si vědoma toho, že to co hodnotím, je míra poškození listů ve sledovaném okamžiku, která je jen určitou aproximací skutečné míry herbivorie, protože každý druh rostliny může mít různě rychlý obrat listů. Například v tropických oblastech se vyskytují druhy, co mají listy jen krátce a druhy, u kterých dochází k výměně listů až jednou za tři roky, což mi může dát zkreslená data herbivorie pro různé druhy. V lučném porostu tyto rozdíly nejsou tak velké, a proto se domnívám, že tato aproximace je vcelku dobrá.

4.1.1 Rozdíly herbivorie mezi druhy a v čase

To, že se druhy mezi sebou v procentu herbivorie průkazně liší, není překvapivé, protože každý druh využívá proti herbivorům jiný způsob anti-herbivorní obrany či jiné životní strategie. Některé druhy využívají mechanické obrany v podobě trichomů (*Betonica officinalis*), což potvrzují i Scheidel a Bruelheide (1999), kteří zjistili, že lysé druhy rostlin jsou herbivory preferovány před druhy s trichomy. Také Westerbergh a Nyberg (1995) vyzkoumali, že plži si vesměs potravu vybírají, a když mají možnost volby, tak si vyberou lysou formu téhož druhu. Rovněž Barlow et al. (2013), kteří se zabývali přijatelností 23 druhů rostlin pro slimáka druhu *Deroceras reticulatum*, zjistili, že plž určité rostlinné druhy preferuje před jinými. Podobně u hmyzích herbivorů, kteří měli v mé studii pravděpodobně větší vliv na herbivorii rostlin, Handley et al. (2005) prokázali, že čím více trichomů se nachází na *Arabidopsis thaliana*, tím více je rostlina odolná proti herbivorii. Nicméně Andres a Connor (2003) zjistili, že trichomy nejen zabraňují poškození listů herbivory, ale mohou také některé herbivory (housesky) chránit před napadením predátory.

Další možností, jak se bránit napadení herbivory je chemická obrana - glukosynoláty v případě ostřic, které jsou pro herbivory těžce stravitelné (Barlow et al. 2013, Korell et al. 2016 a, Moshgani et al. 2014, Hanley et al. 1995). Dále Johnson et al. (2009), prokázali, že je důležitá i přítomnost taninů (např. *Sanguisorba officinalis*), která výrazně snižuje herbivorii housenek.

Obecně herbivoři v průměru preferovali šťavnaté širokolisté byliny před úzkolistými travinami, ostřicemi a druhy se složitě členěnými listy typu *Apiaceae* a *Ranunculaceae*. Stejný výsledek vyšel i v mé bakalářské práci (Hrubá 2016). To že jsou byliny více chutné, než trávy dokládá také Loranger et al. (2014). Tato preference se odvíjí od obsahu N a P v těle rostliny. Tyto prvky jsou limitujícím faktorem v tělech herbivorů, a proto jsou jimi také preferovány před ostatními prvky, navíc druhy, které obsahují více N a P, jsou spojovány s nižšími náklady do tvorby buněčné stěny a jiných chemických látek, které ovlivňují odolnost a tuhost listů. S tím souvisí jejich šťavnatost, která je činí lákavými pro herbivory. Důležitost N a dostatečného obsahu vody (šťavnatost) v mladých listech vyzdvihuje i Basset (1991). Na druhou stranu Ibanez et al. (2013) zjistili, že herbivoři, konkrétně sarančata, preferují trávy, před bylinami, což by mohlo být způsobeno specializací na tuto skupinu rostlin. Dalším aspektem ovlivňujícím míru herbivorie je C:N poměr. Převaha prvku C v rostlinných tělech totiž indukuje vysokou hladinu celulózy a ta je pro herbivory těžce stravitelná na rozdíl od výše zmíněného N, což je v protikladu ke studii Pálková a Lepš (2008), kterým nevyšel žádný vztah mezi obsahem N a palatabilitou.

Preference herbivorů se kromě nutriční složky odvíjí také od tuhosti listů. Čím tužší jsou totiž listy, tím mají vyšší hladinu LDMC. Například Björkman a Anderson (1990) dokládají, že housenky, které si mohly vybrat mezi měkkými a tuhými listy, zvolily listy měkčí bez ohledu na přítomnost a typ trichomů. Také členitost listů může hrát určitou roli v herbivorní preferenci hmyzu. Rivero-Lynch et al. (1996) zjistili, že dělené listy *Capsela bursa pastoris* byly nosatcem méně konzumovány, než listy celokrajné. To je jasně patrné i z mé studie, kde jemně dělené listy *Selinum carvifolia* a *Ranunculus acris* nebyly herbivory téměř konzumovány.

Míra ztráty plochy listů způsobená herbivorií je závislá na konkrétním měsíci. To, že se herbivorie liší během sezóny, dokládá Loranger et al. (2014), kteří zjistili, že záleží na způsobu herbivorie a na určitém složení herbivorů, kteří se ve společenstvu vyskytují vždy jen po určitý čas. Největší míru herbivorie přes všechny druhy jsem zaznamenala v měsíci červenci. Domnívám se, že v květnu nebylo ještě mnoho bezobratlých druhů herbivorů ve fázi dospělosti. I když je většina poškození listů zřejmě způsobena hmyzem, tak např. *Arion lusitanicus* dospívá v období od července do srpna (Honek a Martinkova 2007). V září, kdy byla herbivorie znatelně nižší ve srovnání s červencem plži rodu *Arion* začali

vymírat, což opět udávají také Honek a Martinkova (2007). Rovněž si myslím, že malá míra herbivorie v září může být způsobena tím, že listy už jsou starší a tím pádem neobsahují tolik dusíku, který je přítomen v meristémech mladých listů, které jsou ve fázi růstu. To, že mladé listy jsou herbivory více preferovány, dokládají i Reichle et al. (1973) a Tahadlova (2017). Na druhou stranu v září mohly být listy sledovaných druhů exponovány nejdéle, čímž by mohlo teoreticky dojít k úbytku celých listů v důsledku herbivorie. Dále také v tomto měsíci některé druhy (*Ajuga reptans*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betonica officinalis*, *Luzula multiflora*, *Tephrosia crista*) zcela uschly, takže nebyly skenovány vůbec.

Dále vyšla průkazná interakce druhu a měsíce, což jen potvrzuje, že poměr míry poškození u jednotlivých druhů se mění v čase. Jako vysvětlení může sloužit, různá míra C, N, P a jiných prvků v rostlinných tkáních, také různé typy mechanické a chemické obrany a výskyt určitých herbivorů po určitý čas (všechny tyto aspekty viz výše).

Herbivoři nejvíce preferovali *Myosotis nemorosa*, *Betonica officinalis* a *Rumex acetosa*. Z nichž první dva druhy disponují trichomy. Podle Tian et al. (2012) však herbivorie rostliny s trichomy záleží na jejich četnosti a chemickém složení. A míra této herbivorie se u hmyzu liší druh od druhu. Naopak nejméně či dokonce vůbec nekonzumované druhy byly *Selinum carvifolia*, *Deschampsia cespitosa* a *Carex hartmanii*. U druhu *Selinum carvifolia* pravděpodobně bezobratlé herbivory odradila velmi jemná členitost listů. *Deschampsia cespitosa* zase disponuje velkým množstvím křemičitých tělísek, což ji dělá pro herbivory těžce stravitelnou a *Carex hartmanii* obsahuje glukosynoláty viz výše, které jsou pro herbivory špatně požitelné. Stejný trend dokládá i Turner (1994), který tvrdí, že tuhé listy s malým obsahem vody, tzv. sklerofyly, jsou pro herbivory špatně stravitelné.

4.1.2 Vliv funkčních charakteristik na herbivorii v závislosti na fylogenezi

Pouze dvě funkční charakteristiky měly vliv na míru výsledné herbivorie u vybranných rostlinných druhů a to LDMC a SLA. V případě LDMC se opět ukazuje, že šťávnatost rostliny, tedy míra vody v rostlinných tkáních, je jedna z nejdůležitějších charakteristik určující herbivorní ztrátu. Toto potvrzují i Scriber a Feeny (1979) a Coley (2006), kteří přišli na to, že množství vody v rostlinných tkáních je pozitivně korelováno s růstem housenek. Na druhou stranu ve studii Tahadlova (2017) vyšlo, že SLA ani LDMC příliš

neovlivňují atraktivitu rostlin pro herbivory. Co se týče SLA, tak to má také výrazný vliv na atraktivitu rostlin pro herbivory. Je obecně známé, že rychle rostoucí rostliny s tenkými listy jako např. *Rumex acetosa* jsou herbivory preferovány před tuhými listy např. *Deschampsia cespitosa*. Nicméně Whitfeld et al. (2012) prováděli pokus v tropech a vyšlo jim, že SLA nemá vliv na míru herbivorie. Zřejmě tedy záleží na prostředí, ve kterém se dané znaky zkoumají.

LDMC se ukázal jako průkazný znak napříč téměř všemi časovými obdobími, zatímco SLA mělo vliv na herbivorii pouze v červnu a červenci. Domnívám se, že to může být způsobené sezonalitou, kdy rostliny spíše ruderalního charakteru, a tím pádem s většími hodnotami SLA, jsou v optimu kratší dobu, protože jsou herbivory preferovány a tím pádem jsou jimi napadené a zkonsumované nejdříve.

Předpokládala jsem také průkazný vliv C, N, C:N a výšky na míru herbivorie sledovaných druhů. Vliv C a N diskutuji výše. Vliv výšky na míru herbivorie potvrdili i Diaz et al. (2007), kteří zjistily, že menší rostliny jsou herbivory obecně více preferovány než rostliny většího vzrůstu. Podobný trend vykazuje i výsledek studie Deraison et al. (2015), kterým vyšlo, že vysoká společenstva rostlin byla herbivory – sarančaty zasažena méně, než společenstva nižší.

Zajímavý výsledek byl zaznamenán u LDMC a SLA znaků v souvislosti s fylogenetickým aspektem. U těchto znaků, konkrétně u LDMC v květnu a u SLA v červnu se ukázalo, že jsou fylogeneticky závislé a mají tedy do určité míry společnou evoluční historii. Můžeme předpokládat, že se tyto funkční znaky nevyvinuly jako adaptace na biotické či abiotické podmínky, ale spíše se zachovaly po fylogenetické linii předků, i když tato interpretace nemusí být zcela bez problémů (de Bello et al. 2015). Z Obr. 7 je patrné, že LDMC je průkaznější bez fylogenetické korekce, obrázek také demonstruje, že druhy, které jsou si navzájem příbuzné, jsou si rovněž podobné v LDMC, stejně jako v míře herbivorního poškození – dvoděložné jsou na jedné straně více poškozené herbivorií a mají menší LDMC a jednoděložné na straně druhé, které jsou konzumované znatelně méně, mají větší LDMC.

V další analýze, kdy byla identita druhu rostlin určena jako náhodný faktor, se ukázaly jako průkazné opět znaky LDMC a SLA. Vliv C:N, výšky a času prokázán nebyl. Z toho

vyplývá, že když je druh určen jako faktor s náhodným efektem, tedy jako výběr z nekonečného množství druhů, tak slabší test nedokáže prokázat vliv sezonality na herbivorii druhů.

4.2 Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů

4.2.1 Početnost semenáčů

Opět se prokázalo, stejně jako v mé bakalářské práci (Hrubá 2016), že mělo odstranění herbivorie v průměru přes všechny druhy pozitivní vliv na početnost semenáčů, což ovšem není překvapivé (Obr. 8.). Takový výsledek vyšel i Allan a Crawley (2011), kteří zjistili, že odstranění plžů vede k většímu množství bylin ve studované ploše. Podobný výsledek vyšel i Frankovi (2003), který rovněž došel k tomu, že květnaté pásy bez slimáků vykazovaly mnohem více nepoškozených rostlinných druhů, než pásy volně přístupné herbivorům. Také Scheidel a Bruelheide (2001) shledali, že herbivorie klesá v ohrazených plochách. Totéž potvrdili i ti samí autoři - Bruelheide a Scheidel (1999) u semenáčů *Arnica montana*, kterých bylo větší množství v plochách bez herbivorie. Také Moshgani et al. (2014) zjistil, že při odstranění plžů docházelo až k 26,5x zvýšení v přežívání semenáčů.

Nicméně ohrazení nemělo stoprocentní vliv na vyloučení herbivorů. To se stalo i Scheidel a Bruelheide (2005), kteří dokonce zaznamenali, že v jeden čas byla větší hustota semenáčů v nechráněných plochách. V několika případech jsem plže nalezla v ohrazené ploše a to i přes to, že jsem plochy pravidelně zasypávala Vanishem či Limanishem – přípravkem proti slimákům. Buď tedy nebyl přípravek příliš účinný, nebo byl podáván v nedostatečném množství. Beru také v úvahu, že se někteří plži mohli v ohrazených plochách vylihnout z vajíček. Další alternativní možností způsobující výskyt pár individuí v ohrazených plochách může být i zhoršený stav ohrazení, které bylo rezavé a místy pokroucené. Na jaře 2017 bylo proto ohrazení vyměněno za nové. Na druhou stranu výskyt herbivorů může mít i pozitivní vliv na početnost některých druhů rostlin, což dokládá i Kempel (2015), který zjistil, že herbivorie plžů a housenek napomáhá udržení vzácnějších druhů ve společenstvu travnatých plání, kdy jsou nejvíce dominantní druhy přednostně konzumovány a tak zcela nepřerostou druhy vzácnější a kompetičně slabší. To je ale

v mém případě velmi nepravděpodobné, a to zvláště v gapech, kde byla kompetice odstraněna.

Efekt času je rovněž signifikantní a znamená, že počet semenáčů s časem klesá, protože semenáče vymírají. Stejný výsledek zaznamenali opět Bruelheide a Scheidel (1999), kteří vysledovali, že početnost semenáčů s časem a s výskytem plžů klesá.

Gap má také pozitivní vliv na růst semenáčů. Tento typ disturbance je nejvíce důležitý zejména při klíčící fázi semenáče. Předpokládám, že je to tím, že rostliny ve fázi klíčení jsou nejvíce citlivé ke kompetici. Rostliny při klíčení potřebují více prostoru k růstu, který jim gap poskytne, dále gap zamezuje silné mezidruhové kompetici, což dokládá i Kotorová a Lepš (1999). Grime (1979) zase označuje přítomnost gapu jako výhodu v podobě většího množství světla, pomocí kterého se semenáče stávají silnějšími a odolnějšími.

Početnost semenáčů v ohrazených plochách a v otevřených plochách je mezidruhově variabilní, což je předpokladatelné, protože každý druh má jiné nároky na biotické a abiotické prostředí a je jinak náchylný ke kompetici a herbivorii (Hulme 1994), také má různé strategie, jak se herbivorii vyhnout (Kempel 2015). Jak shrnuje Grime (1979), semenáče se mezi sebou liší v růstu a jsou různě náchylné k úhynu.

Důležitá je průkazná interakce gapu a ohrazení, která ukazuje, že efekt herbivorie plžů je větší v gapech než v intaktní vegetaci (Obr. 8), to by mohlo být způsobené větší dostupností semenáčů pro plže, kteří je tak snáze objeví a zároveň se k nim i lépe dostanou – pohyb jim neztěžuje intaktní vegetace. Na přítomnost vegetace se můžeme tedy dívat dvěma pohledy, tj. že v prvním případě může vegetace způsobovat velký kompetiční tlak na semenáče a v druhém může být zase nápomocná v podobě facilitace (vegetace zadržuje více vody a semenáče jsou pro plže hůře detekovatelní); pozitivní efekt pomocí zabránění vysychání udává Kelemen et al. (2015).

Velmi výrazné jsou jak efekty druhu, tak i jeho interakce s vyloučením herbivorů a gapem, která znamená, že každý druh je jinak ovlivněn kompeticí a každý druh je jinak ovlivněn přítomností plžů. Druhy se od sebe v míře herbivorie liší a s časem se herbivorie zvyšuje, což dokládá mimo jiné i Barlow et al. (2013).

Na rozdíl od efektu ohrazení, který se s časem nemění, je efekt gapu časově variabilní. Je to pravděpodobně způsobené tím, že ve stádiu klíčení a nejmenších semenáčů poskytoval gap vhodné podmínky k jejich uchycení. Nicméně postupem času mohly gapy zarůstat i jinými na lokalitě hojnými druhy, zejména trávami, které mohly semenáče časem kompetičně vyloučit. Další možností je i proměnlivost gapu za různá časová období, což dokládá i Grubb (1977), který tvrdí, že gapy mohou být výhodné, když je dostatek srážek, na druhou stranu při suchém období tam semenáče snáze vyschnou. Podobný efekt shledali i Scheidel a Bruelheide (2005), kteří zjistili, že semenáče druhu *Arnica montana* a *Centaurea pseudophrigia* nabývaly v gapech s pesticidy proti slimákům jeden čas větší početnosti, než v neohrazených plochách. Avšak v jiné sezóně byl výsledek zcela opačný, s čímž mohl souviset i efekt facilitace viz výše Kelemen et al. (2015).

4.2.2 Výška vysazených rostlin

Ohrazení nemá signifikantní vliv na výšku sazenic. Z čehož vyplývá, že rostliny trpí herbivorií zejména při klíčení a v brzkém stádiu semenáče a jelikož jsem do ploch vysadila již cca tři týdny vzrostlé sazenice, tak nemělo ohrazení klíčový vliv na jejich přežití, protože jak dokazuje i Hulme (1994) a Scheidel a Bruelheide (2004), plži konzumují semenáče jen do určité výšky. Nicméně v mé bakalářské práci (Hrubá 2016), z které jsem nasbírala data pouze za jednu sezónu, byl vliv ohrazení průkazný. Domnívám se, že to může být postupným vymíráním sazenic během celkového tří-sezónního experimentu, kdy mohly být udušeny okolní vegetací, čemuž by se mohlo do značné míry zabránit častějším kosením ploch, navíc mohly být pro růst sazenic nevhodné abiotické podmínky.

Efekt ohrazení se mění v čase. To může být způsobené tím, že zprvu bylo ohrazení užitečné z hlediska snížení míry herbivorie, nicméně postupem času byly sazenice přerůstány jinými druhy, což zapříčinilo jejich postupné vymírání a případná herbivorie tedy nebyla největší hrozbou.

Gap má na rozdíl od ohrazení pozitivní vliv na výšku sazenic. Tento výsledek je zajímavý, protože v mé bakalářské práci (Hrubá 2016) vyšel efekt gapu neprůkazně. Zřejmě se tedy během času ukázala přítomnost gapu jako důležitý faktor pro přežívání sazenic. Každý druh reaguje na přítomnost gapu jinak. Souvisí to pravděpodobně, stejně jako u početnosti

semenáčů s tím, jak se určité druhy dokáží vypořádat s biotickými a abiotickými podmínkami, jak rychle rostou (Grime 1979) a jaké mají životní strategie (Kempel 2015).

Velikost sazenic se liší mezi měřeními, protože jsem sazenice zastříhovala vždy v čase kosení louky tj. 1 - 2 x za sezónu (dle managementu kosení louky) (tento trend dobře demonstruje Obr. 13 - N), u velkého množství sazenic došlo k úhynu z důvodu kompetice, viz výše. Výška sazenic se mění na základě toho, zdali jsou v ohrazených nebo neohrazených plochách, protože vyloučení herbivorie má do určité míry vliv na lepší růst sazenic.

Výška sazenic v ohrazených plochách a v otevřených plochách se liší druh od druhu. To, stejně jako u početnosti, souvisí s identitou rostlinného druhu (Grime 1979, Kempel 2015, Hulme 1994).

Důležitý význam má interakce gapu a vyloučení herbivorů, která ukazuje, že sazenice dosahují větších výšek v ohrazených plochách a za přítomnosti gapu, nicméně tento efekt není nijak výrazný. Vliv ohrazení, neboli vyloučení herbivorů, je v tomto případě zanedbatelný. Je tedy vidět, že když jsou semenáče obecně větší (jako v případě již předpěstovaných sazenic), tak je plži téměř nekonzumují (Deraison et al. 2015, Diaz et al. 2007) a gap má v celkovém měřítku přece jen lepší vliv na růst sazenic než intaktní vegetace a to již z výše zmíněných důvodů.

4.3 Vliv herbivorie na výsledky kompetice

4.3.1 Vliv herbivorie na druhy v monokulturách

Více biomasy se nachází v kontrolní části akvárií, než v části, kde se vyskytovali plži. Což není překvapivé, protože to ukazuje na herbivorní ztrátu způsobenou hlemýždi. Dále vyšla průkazná identita druhu, což jen potvrdilo, že druhy se mezi sebou liší v produktivitě, a to je opět triviální výsledek. Naproti tomu jsem nezjistila rozdíly v míře herbivorie mezi druhy rostlin. Toto je v protikladu k výsledkům Kozłowski a Kozłowska (2004), kteří se zabývali atraktivitou běžných druhů plevelů u tří druhů slimáků a zjistili, že si plži potravu vybírají. Dále Iglesias a Castillejo (1999) potvrdili, že plži druhu *Helix aspersa* si rostlinné

druhy vybírají. V pokusu preferovali širokolistou bylinu *Urtica dioica* před různými druhy trav.

Interakce - plž/kontrola a druh průkazná nebyla, což znamená, že druhy se mezi sebou nelišily v poměru zkonsumované biomasy. Avšak podobný výsledek, tedy to, že selektivní herbivorie plžů nemá vliv na diversitu rostlinných druhů zaznamenal i Hanley (2004). U tohoto aspektu jsem čekala průkazný výsledek, tedy to, že druhy budou různě zasažené herbivorií. Výsledek této interakce byl s největší pravděpodobností ovlivněn tím, že hlemýždi byli do experimentu nasazeni až v době, kdy byly semenáče příliš velké a jak dokládá i Scheidel a Bruelheide (2004), kteří zjistili, že míra herbivorie koreluje s věkem semenáčů - čím větší jsou semenáče, tím méně jsou náchylné k herbivorii. To samé vyšlo i ve studii Hulme (1994), který rovněž zjistil, že čím větší jsou semenáče, tím méně jsou konzumovány plži, ale zato více hlodavci. Také Hanley (2004) potvrdil, že plži mají vliv na rostliny zejména ve stádiu semenáče.

Pozdní nasazení plžů do akvárií bylo způsobeno tím, že v době, kdy měly semenáče ideální velikost, bylo také velké sucho, a tudíž nebyli původně zvolení invazní slimáci druhu *Arion lusitanicus* téměř k nalezení, a to jak v divoké přírodě, tak v zahrádkářských koloniích. Navíc kontrolní přidání pouze několika plžů do akvárií ukázalo, že jsou plži velmi flexibilní, protože několik málo individuí se doslova protlačilo, přes skelnou tkaninu a vlezlo do sousední kontrolní plochy, která měla být ponechána bez zásahu herbivorie (Příloha 8). Z důvodu nedostatku slimáků, a také kvůli úniku do kontrolních ploch museli být objednáni jako náhrada hlemýždi *Helix aspersa maxima*, u kterých dlouho trvala doba dodání.

Jak už se zmiňuji výše, herbivorie byla celkově nízká především kvůli nepříznivému počasí. V době pokusu byly nadprůměrně vysoké letní teploty, ačkoli se jednalo o pokus od začátku dubna do poloviny června, a i přes častou zálivku se hlemýždi v akváriích přehřívali a na následky tohoto se pár individuí zavičkovalo a přibližně jedna třetina dokonce uhynula. Vliv zvyšující se teploty na míru herbivorie dokládají ve své studii také Kozłowski et al. (2011), kteří naopak zjistili, že při zvyšující se teplotě jsou plži více aktivní v herbivorii řepky, ovšem tito autoři zkoumali vliv teploty nanejvýš v 16 °C, kdežto v mém skleníku bylo v době pokusu nejméně 25 °C.

Orientační rozdíl v herbivorii druhů, i přesto, že vyšel neprůkazně, byl nejvýraznější u *Prunella vulgaris*, která byla nejvíce zasažená herbivorií, následovaný druhem *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* a překvapivě nejméně konzumovaným druhem bylo *Plantago lanceolata*. Tento výsledek mohl být pravděpodobně také způsoben tím, že byly semenáče přerostlé, zejména *Plantago lanceolata*. *Prunella vulgaris* dosahovala naopak menšího vzrůstu, a proto byla pro herbivory, kromě toho, že se jedná o šťavnatý druh, nejvíce přístupná a tím pádem i preferovaná. Překvapením, co se týče herbivorie, byly trávy *Anthoxanthum odoratum* a *Alopecurus pratensis*. Nicméně ke stejnému výsledku, tedy k tomu, že je druh *Anthoxanthum odoratum* nadprůměrně zasažen herbivorií, se dostali také Pálková a Lepš (2008). Toto porovnání je ovšem třeba brát velmi opatrně, protože rozdíly nebyly průkazné a P pro interakci bylo velmi vysoké ($P = 0,84$). Nicméně podobně překvapivý výsledek shledal ve svém experimentu i Hulme (1994). Na druhou stranu Hanley (2004) potvrzuje obecný trend a tedy to, že plži preferují rostliny s širokými listy namísto úzkolistých trav.

4.3.2 Vliv herbivorie na druhy ve směsích

Výsledky herbivorie ve směsích neprokázaly průkazný rozdíl v biomase druhů v kontrolních plochách a v plochách ovlivněných herbivorií plžů. Domnívám se, že je to způsobené tím, že každá směsná plocha obsahovala pouze jednu čtvrtinu od každého druhu. Z této malé části všechny druhy ani nevyklíčily, tím pádem byly větší rozdíly v poměrech jednotlivých druhů, ještě před umístěním plže do plochy, což snížilo sílu testu. Další možností je, že plži měli přes větší semenáče (*Plantago lanceolata*) zhoršený přístup k ostatním druhům, jinak velmi žádaných (*Prunella vulgaris*).

Všechny druhy v monokulturách byly konzumovány ve stejném poměru, a ve směsi se konzumaci nepodařilo prokázat vůbec, a proto nemělo smysl testovat, jestli herbivorie daného druhu odpovídá chování tohoto druhu ve směsích, k čemuž se v podstatě vztahuje odstavec výše. Na druhou stranu Scheidel a Bruelheide (2001), kteří se zabývali vlivem herbivorie dvou druhů plžů *Arion lusitanicus* a *Deroceras agreste* a jedním druhem hlemýžďe *Arianta arbustorum* na šest druhů rostlin sázených po dvojicích v ploše (rovněž dělali i palatabilní experiment ve skleníku) potvrdili potravní preferenci u plžů. Malý podíl herbivorie mohl být také způsoben tím, že plži v nadměrně vysokých teplotách téměř nekonzumovali biomasu, viz výše, navíc ve směsích mohla být vegetace v průměru o něco

řidší, než v monokulturách a tím pádem byla teplota ještě vyšší. Vliv teploty na aktivitu plžů dokládá i Cameron (1970), který zjistil, že denní aktivita plžů se snižuje ve zvyšujících se teplotách.

Tento pokus, tedy vliv herbivorie na výsledky kompetice, slouží v tomto případě zejména jako metodologická ukázka toho, čemu by bylo dobré se u podobných experimentů vyvarovat. V první řadě by bylo vhodné zamezit přerůstání semenáčů včasným sběrem plžů (nebude-li velké sucho, či jiné nepříznivé podmínky) nebo včas plže objednat. Dále by bylo možná lepší použít místo akvárií uzavíratelné plastové boxy, ze kterých by vynalézaví plži nemohli žádným způsobem uniknout, na druhou stranu by bylo asi problematické zajistit pro semenáče dostatek světla. I když tento problém by se mohl vyřešit pomocí umělého osvětlení. Když akvária, tak s plastovými víky s dostatečně četnými otvory velmi malých velikostí, kterými by plži neprolezli. Ještě jednodušší variantou by bylo rovnou objednat hlemýžďe, kteří jsou stejně jako slimáci generalisté, ale když mají možnost, tak si potravu aktivně vybírají, ale hlavně disponují ulitou, která jim znemožní případný únik. A v poslední řadě by bylo také rozumné provádět experiment v době, kdy budou ideální podmínky pro chov plžů; s tím je samozřejmě spojené i sledování přesné předpovědi počasí.

5 Závěr

V mé diplomové práci jsem došla k těmto závěrům:

5.1 Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny

Sledované druhy se mezi sebou liší v procentu herbivorie. Také se ukázalo, že množství zkonzumované plochy je závislé na konkrétním měsíci, kdy největší míra herbivorie byla zaznamenána v červenci. Obecně herbivoři preferovali šťavnaté byliny před úzkolistými trávami, ostřicemi a složitě členěnými listy typu *Apiaceae* a *Ranunculaceae*. U vlivu funkčních charakteristik na herbivorii v závislosti na fylogenezi měly pouze dvě funkční charakteristiky vliv na míru výsledné herbivorie u vybranných rostlinných druhů a to LDMC a SLA. V tomto případě se opět ukazuje, že šťavnatost rostliny, tedy míra vody v rostlinných tkáních, je jedna z nejdůležitějších charakteristik určující herbivorní ztrátu. Užití fylogenetické korekce vedlo v některých případech ke ztrátě průkaznosti, protože znaky a intenzita herbivorie byly fylogeneticky závislé.

5.2 Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů

Vliv odstranění herbivora má v průměru přes všechny druhy pozitivní vliv na početnost semenáčů, to samé se potvrdilo i u gapu. Efekt herbivorie plžů je větší v gapech než v intaktní vegetaci. Nicméně u růstu sazenic není vliv přítomnosti herbivora zdaleka tak důležitý jako u semenáčů, ovšem gap má i v tomto případě pozitivní vliv na růst sazenic.

5.3 Vliv herbivorie na výsledky kompetice

Dle očekávání vyšlo, že více biomasy se nachází v případě monokultur v kontrolní části akvárií, než v části, kde se vyskytovali plži. Ovšem druhy se mezi sebou nelišily v poměru zkonzumované biomasy. Ve směsích nebyl prokázán žádný rozdíl způsobený herbivorií. V případném opakování pokusu by bylo nutné nasadit plže v podstatně mladším stadiu semenáče, a to krátce po jeho vyklíčení.

6 Literatura

- Adler, P., Raff, D., & Lauenroth, W. (2001): The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. - *Oecologia*, 128: 465-479.
- Agrawal, A. A., & Fishbein, M. (2006): Plant defense syndromes. - *Ecology*, 87: 132-149.
- Allan, E., & Crawley, M. J. (2011): Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. - *Ecology Letters*, 14: 1246-1253.
- Andres, M. R., & Connor, E. F. (2003): The community-wide and guild-specific effects of pubescence on the folivorous insects of manzanitas *Arctostaphylos* spp. - *Ecological Entomology*, 28: 383-396.
- Barlow, S. E., Close, A. J., & Port, G. R. (2013): The acceptability of meadow plants to the slug *Deroceras reticulatum* and implications for grassland restoration. – *Annals of Botany*, 112: 721-730.
- Basset, Y. (1991): Influence of leaf traits on the spatial distribution of insect herbivores associated with an overstorey rainforest tree. - *Oecologia*, 87: 388-393.
- Bialic-Murphy, L., & Gaoue, O. G. (2018): Low interannual precipitation has a greater negative effect than seedling herbivory on the population dynamics of a short-lived shrub, *Schiedea obovata*. - *Ecology and Evolution*, 8: 176-184.
- Björkman, C., & Anderson, D. B. (1990): Trade-off among antiherbivore defences in a South American blackberry (*Rubus bogotensis*). - *Oecologia*, 85: 247-249.
- Briner, T., & Frank, T. (1998): The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. - *Annals of Applied Biology*, 133: 123-133.
- Bruelheide, H., & Scheidel, U. (1999): Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. - *Journal of Ecology*, 87: 839-848.
- Buschmann, H., Edwards, P. J., & Dietz, H. (2006): Responses of native and invasive Brassicaceae species to slug herbivory. - *Acta Oecologica*, 30: 126-135.

- Buschmann, H., Keller, M., Porret, N., Dietz, H., & Edwards, P. J. (2005): The effect of slug grazing on vegetation development and plant species diversity in an experimental grassland. - *Functional Ecology*, 19: 291-298.
- Cameron, R. A. D. (1970): The effect of temperature on the activity of three species of helioid snail (Mollusca: Gastropoda). - *Journal of Zoology*, 162: 303-315.
- Cates, R. G., & Orians, G. H. (1975): Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. - *Ecology*, 56: 410-418.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003): A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. - *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- D Coley, P., L Bateman, M., & A Kursar, T. (2006): The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. - *Oikos*, 115: 219-228.
- de Bello, F., Berg, M. P., Dias, A. T., Diniz-Filho, J. A. F., Götzenberger, L., Hortal, J., ... & Lepš, J. (2015): On the need for phylogenetic 'corrections' in functional trait-based approaches. - *Folia Geobotanica*, 50: 349-357.
- Del-Val, E. K., & Crawley, M. J. (2005): What limits herb biomass in grasslands: competition or herbivory? - *Oecologia*, 142: 202-211.
- Deraison, H., Badenhausser, I., Loeuille, N., Scherber, C., & Gross, N. (2015): Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. - *Ecology Letters*, 18: 1346-1355.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. U. E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., ... & Landsberg, J. (2007): Plant trait responses to grazing—a global synthesis. - *Global Change Biology*, 13: 313-341.
- Dirzo, R., & Harper, J. L. (1980): Experimental studies on slug-plant interactions: II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. - *Journal of Ecology*, 68: 999-1011.

- Durka, W., & Michalski, S. G. (2012): Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. - *Ecology*, 93: 2297-2297.
- Dvořák, L., & Horsák, M. (2003): Současné poznatky o plzáku *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata) v České republice. - *Časopis Slezského zemského muzea*, 52: 67-71.
- Frank, T. (2003): Influence of slug herbivory on the vegetation development in an experimental wildflower strip. - *Basic and Applied Ecology*, 4:139-147.
- Gong, B., & Zhang, G. (2014): Interactions between plants a herbivores: A review of plant defense. - *Acta Ecologica Sinica*, 34: 325-336
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Pellissier, L. (2012): Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns a prospects. - *Biological Reviews*, 87: 111-127.
- Grime, J. P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Grubb, P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- Handley, R., Ekbom, B., & Ågren, J. (2005): Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. - *Ecological Entomology*, 30: 284-292.
- Hanley, M. E. (1998): Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. - *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 191-205.
- Hanley, M. E. (2004): Seedling herbivory and the influence of plant species richness in seedling neighbourhoods. - *Plant Ecology*, 170: 35-41.
- Hanley, M. E., & Sykes, R. J. (2009): Impacts of seedling herbivory on plant competition and implications for species coexistence. - *Annals of Botany*, 103: 1347-1353.
- Hanley, M. E., Fenner, M., & Edwards, P. J. (1995): An experimental field study of the effects of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grassland. - *Journal of Ecology*, 83: 621-627. a

- Hanley, M. E., Fenner, M., & Edwards, P. J. (1995): The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. - *Functional Ecology*, 9: 754-759. b
- Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M., & Rafferty, C. M. (2007): Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. - *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 8: 157-178.
- Hitchmough, J. D. (2003): Effects of sward height, gap size, and slug grazing on emergence and establishment of *Trollius europaeus* (Globeflower). - *Restoration Ecology*, 11: 20-28.
- Honek, A., & Martinkova, Z. (2007): A field method for quantifying the grazing activity of slugs, with particular reference to *Arion lusitanicus* (Mollusca). - *Malacologia*, 49: 273-281.
- Horsák, M., Juříčková, L., Beran, L., Čejka, T., & Dvořák, L. (2010): Komentovaný seznam měkkýšů zjištěných ve volné přírodě České a Slovenské republiky. *Malacologica Bohemoslovaca*, 1: 1-37.
- Hrubá K. (2016): Herbivorie terestrických plžů jako faktor ovlivňující složení lučního společenstva – vliv na semenáče. [Herbivory of terrestrial gastropods as a factor influencing composition of a meadow community - effect on seedlings. Bc. Thesis, in Czech] – 42 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Hulme P. E. (1994): Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. - *Journal of Ecology*, 82: 873-880.
- Hulme, P. E. (1996): Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. - *Journal of Ecology*, 84: 609-615.
- Chesson, P. (2000): Mechanisms of maintenance of species diversity. - *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.

- Ibanez, S., Manneville, O., Miquel, C., Taberlet, P., Valentini, A., Aubert, S., ... & Moretti, M. (2013): Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers. - *Oecologia*, 173: 1459-1470.
- Iglesias, J., & Castillejo, J. J. M. S. (1999): Field observations on feeding of the land snail *Helix aspersa* Müller. - *Journal of Molluscan Studies*, 65: 411-423.
- Johnson, M. T., Smith, S. D., & Rausher, M. D. (2009): Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores. - *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 18079-18084.
- Juříčková, L., & Kapounek, F. (2009): *Helix* (Cornu) *aspersa* (OF Müller, 1774)(Gastropoda: Helicidae) in the Czech Republic. - *Malacologica Bohemoslovaca*, 8: 53-55.
- Karban, R., & Agrawal, A. A. (2002): Herbivore offense. - *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 641-664.
- Kelemen, A., Lazzaro, L., Besnyői, V., Albert, Á. J., Konečná, M., Dobay, G., & Le Bagousse-Pinguet, Y. (2015): Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. - *Preslia*, 87: 347–361.
- Korell, L., Lang, B. R., Hensen, I., Auge, H., & Bruelheide, H. (2017): Interactions count: plant origin, herbivory a disturbance jointly explain seedling recruitment a community structure. - *Scientific Reports*, 7: 8288-8301.
- Korell, L., Schmidt, R., Bruelheide, H., Hensen, I., & Auge, H. (2016): Mechanisms driving diversity - productivity relationships differ between exotic a native communities are affected by gastropod herbivory. - *Oecologia*, 180: 1025-1036. b
- Korell, L., Stein, C., Hensen, I., Bruelheide, H., Suding, K. N., & Auge, H. (2016): Stronger effect of gastropods than rodents on seedling establishment, irrespective of exotic or native plant species origin. - *Oikos*, 125: 1467-1477. a
- Kotorová, I., & Lepš, J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. - *Journal of Vegetation Science*, 10: 175-186.

- Kozłowski, J. (2012): The significance of alien a invasive slug species for plant communities in agrocenoses. - *Journal of Plant Protection Research*, 52: 67-76.
- Kozłowski, J., & Jaskulska, M. (2014): The effect of grazing by the slug *Arion vulgaris*, *Arion rufus* a *Deroceras reticulatum* (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) on leguminous plants a other small-area crops. - *Journal of Plant Protection Research*, 54: 258-266.
- Kozłowski, J., & Kozłowska, M. (2004): Food preferences of *Deroceras reticulatum*, *Arion lusitanicus* a *Arion rufus* for various medicinal herbs a oilseed rape. - *Journal of Plant Protection Research*, 44: 239-249.
- Kozłowski, J., Jaskulska, M., Kaluski, T., & Kozłowska, M. (2011): The effect of temperature and humidity on the grazing activity of *Deroceras reticulatum* (OF Müller, 1774) and the damage to rape plants. - *Folia Malacologica*, 19: 271-267.
- Kubát, K. (2002): Klíč k určování rostlin České republiky. Academia, Praha.
- Loranger, H., Weisser, W. W., Ebeling, A., Eggers, T., De Luca, E., Loranger, J., ... & Meyer, S. T. (2014): Invertebrate herbivory increases along an experimental gradient of grassland plant diversity. - *Oecologia*, 174: 183-193.
- Loranger, J., Meyer, S. T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C., & Weisser, W. W. (2012): Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. - *Ecology*, 93: 2674-2682.
- Loranger, J., Meyer, S. T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C., ... & Weisser, W. W. (2013): Predicting invertebrate herbivory from plant traits: polycultures show strong nonadditive effects. - *Ecology*, 94: 1499-1509.
- Marquis, R. J. (1984): Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. - *Science*, 226:537-539.
- Moshgani, M., Kolvoort, E., & de Jong, T. J. (2014): Pronounced effects of slug herbivory on seedling recruitment of Brassica cultivars a accessions, especially those with low levels of aliphatic glucosinolates. - *Basic and Applied Ecology*, 15: 607-615.

- Moshgani, M., van Mil, H. G. J., & de Jong, T. J. (2017): Plant characters related to slug feeding: a re-analysis of feeding studies using trait data from botanical databases a literature. - *Annals of Applied Biology*, 170: 116-126.
- Pálková, K. & Lepš, J. (2008): Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. - *Community Ecology*, 9: 17-27.
- Palmer, M. W. (1994): Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. - *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29: 511-530.
- Pfenninger, M., Weigand, A., Bálint, M., & Klussmann-Kolb, A. (2014): Misperceived invasion: the Lusitanian slug (*Arion lusitanicus* auct. non-Mabille or *Arion vulgaris* Moquin-Tandon 1855) is native to Central Europe. - *Evolutionary Applications*, 7: 702-713.
- Poelman, E. H., & Kessler, A. (2016): Keystone herbivores a the evolution of plant defenses. - *Trends in Plant Science*, 21: 477-485.
- Reichle, D. E., Goldstein, R. A., Van Hook, R. I., & Dodson, G. J. (1973): Analysis of insect consumption in a forest canopy. - *Ecology*, 54: 1076-1084.
- Rivero-Lynch, A. P., Brown, V. K., & Lawton, J. H. (1996): The impact of leaf shape on the feeding preference of insect herbivores: experimental and field studies with *Capsella* and *Phyllotreta*. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 351: 1671-1677.
- Rodríguez, M. A., & Brown, V. K. (1997): Plant competition and slug herbivory: effects on the yield and biomass allocation pattern of *Poa annua* L. - *Acta Oecologia*, 19: 37-46.
- Scriber, J. M., & Feeny, P. (1979): Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. - *Ecology*, 60: 829-850.
- Shiels, A. B., Ennis, M. K., & Shiels, L. (2014): Trait-based plant mortality a preference for native versus non-native seedlings by invasive slug a snail herbivores in Hawaii. - *Biological Invasions*, 16: 1929-1940.

- Scheidel U., Bruelheide H. (1999): Selective slug grazing on montane meadow plants. - *Journal of Ecology*, 87: 828-838.
- Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2001): Altitudinal differences in herbivory on montane Compositae species. - *Oecologia*, 129: 75-86.
- Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2004): Age-specific and season-specific mollusk damage to seedlings of grassland Asteraceae. - *Journal of the Torrey Botanical Society*, 131: 140-149.
- Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2005): Effects of slug herbivory on the seedling establishment of two montane Asteraceae species. - *Flora*, 200: 309-320.
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999): The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. - *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 179-185.
- Špačková, I., & Lepš, J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. - *Folia Geobotanica*, 39: 41-55.
- Tahadlová M. (2017): Interakce herbivorního hmyzu a poloparazitických rostlin na druhově bohatých loukách Bílých Karpat. [Interaction between herbivorous insects with hemiparasitic plants in diversity rich grasslands of White Carpathians. Mgr. Thesis, in Czech]. – 77pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Tanentzap, A. J., Lee, W. G., Dugdale, J. S., Patrick, B. P., Fenner, M., Walker, S., & Coomes, D. A. (2011): Differential responses of vertebrate and invertebrate herbivores to traits of New Zealand subalpine shrubs. - *Ecology*, 92: 994-999.
- Tian, D., Tooker, J., Peiffer, M., Chung, S. H., & Felton, G. W. (2012): Role of trichomes in defense against herbivores: comparison of herbivore response to woolly and hairless trichome mutants in tomato (*Solanum lycopersicum*). - *Planta*, 236: 1053-1066.
- Turner, I. M. (1994): Sclerophylly: primarily protective? - *Functional ecology*, 8: 669-675.

- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002): Phylogenies a community ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Westerbergh, A., & Nyberg, A. B. (1995): Selective grazing of hairless *Silene dioica* plants by land gastropods. - *Oikos*, 73: 289-298.
- Westoby, M., Leishman, M. R., & Lord, J. M. (1995): On misinterpreting the „phylogenetic correction“. - *Journal of Ecology*, 83: 531-534.
- Whitfield, T. J., Novotny, V., Miller, S. E., Hreck, J., Klimes, P., & Weiblen, G. D. (2012): Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology*, 93: 211-222.

Internetové zdroje

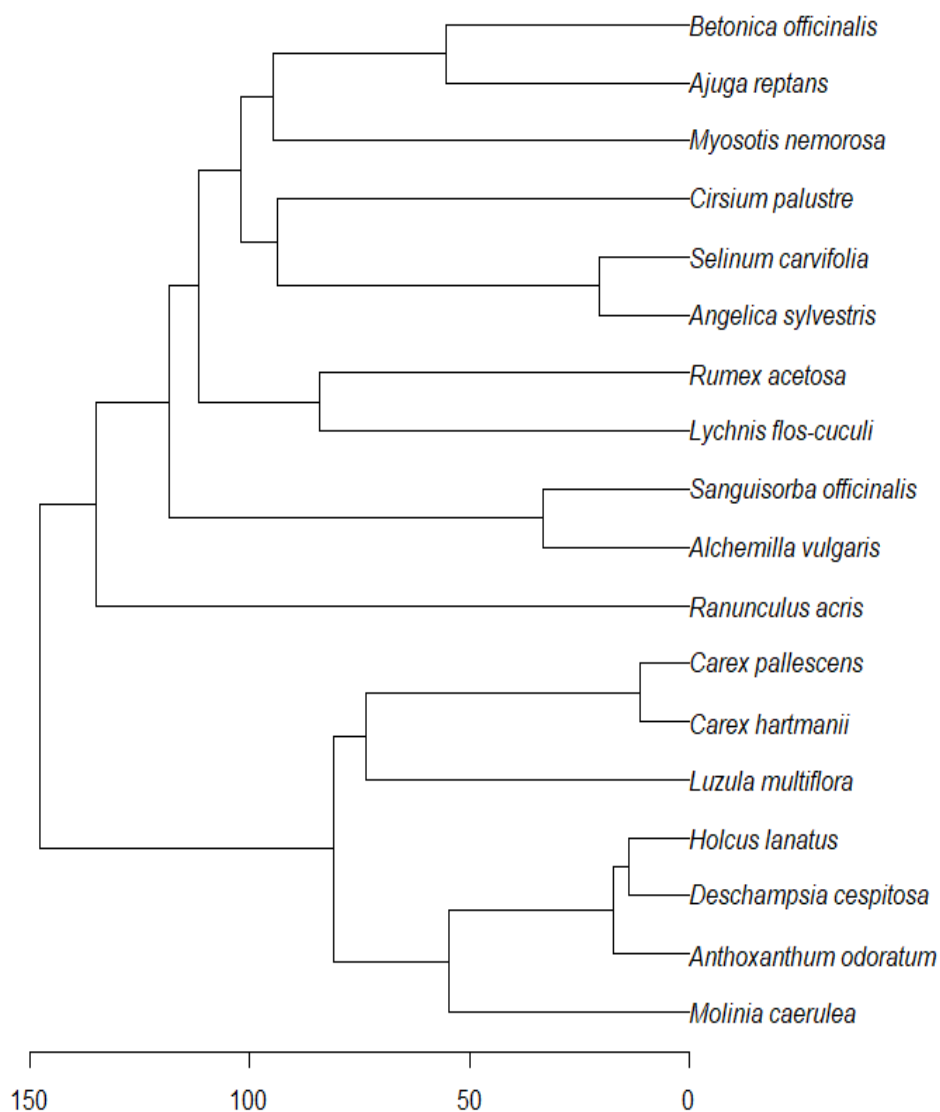
<http://www.animalbase.unigoettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/home/species?id=1381> – Úvod k charakteristice *Helix aspersa*

<http://www.macrogamta.lt/lt/fotografija/luzitaninis-arionas-arion-lusitanicus-11984> - Obr. 1.

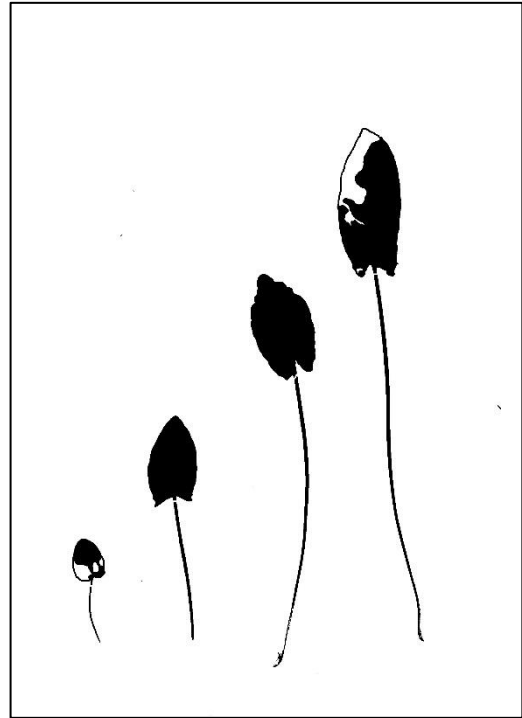
https://commons.wikimedia.org/wiki/Cornu_aspersum#/media/File:Helix.JPG - Obr. 2.

7 Přílohy

7.1 Přílohy ke kap. Velikost herbivorní ztráty plochy listů různých druhů v průběhu sezóny



Příloha 1: Fylogenetický strom sledovaných lučních druhů v observační studii. Měřítko kopíruje fylogenezi vybraných druhů v milionech let.



Příloha 2: Příklady skenů – upravený druh ve Photoshopu a následně v Image J (vpravo) a bez úpravy (vlevo). Oboje druh *Rumex acetosa*.

7.2 Přílohy ke kap. Vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů

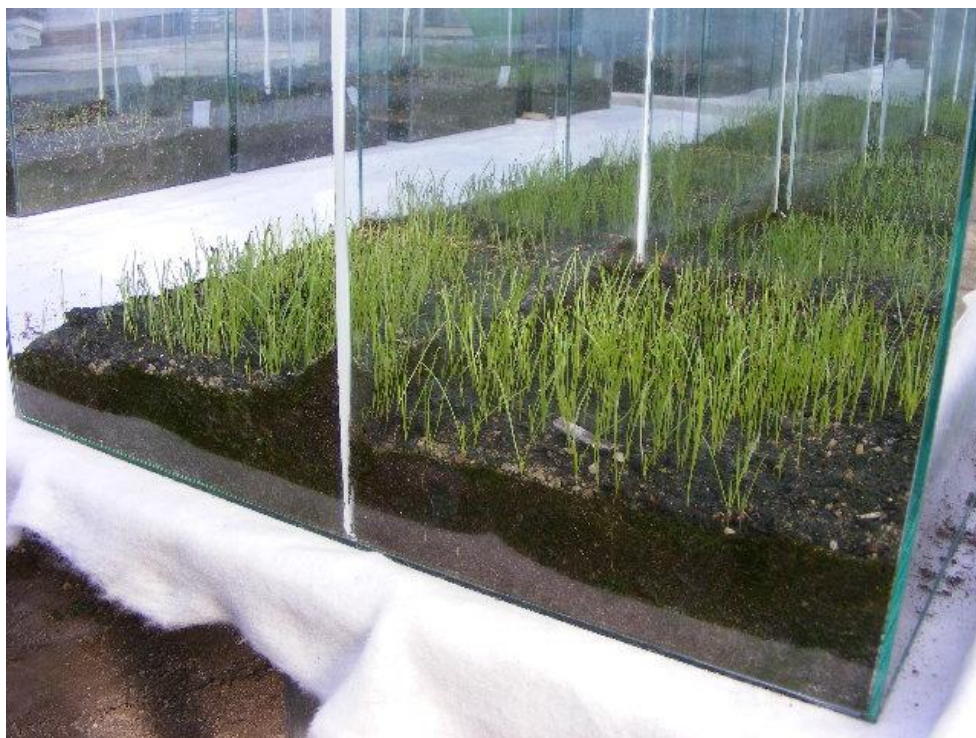


Příloha 3: Foto celého 14 blokového experimentu na lokalitě Ohrazení, kdy se bloky ohrazené (s pletivem) střídají s bloky neohrazenými. Foto: Aleš Lisner



Příloha 4: Detail jedné plochy; gapy se nachází naproti kontrolám. Podrobnější popis, viz metodika.

7.3 Přílohy ke kap. Vliv herbivorie na výsledky kompetice



Příloha 5: Růst semenáčů *Plantago lanceolata* v pokusu ve skleníku. Akvárium je skleněnou přepážkou rozděleno na dvě části (část pro plže a kontrolní část)



Příloha 6: Skleníkový experiment po vysetí semen vybraných druhů viz metodika.
Foto: František Vejmelka



Příloha 7: Skleníkový pokus v době, kdy byli do polovin ploch přidáni hlemýždi druhu *Helix aspersa maxima*.



Příloha 8: Kontrolní přidání slimáků ukázalo, že se protáhnou i velmi malou mřížkou o rozměrech 4 x 4 mm.