



**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

**FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**

**KATEDRA EKOLOGIE**

**MEZIDRUHOVÉ INTERAKCE V MOKŘADNÍM SPOLEČENSTVU  
V ZÁVISLOSTI NA VODNÍM REŽIMU:  
DLOUHODOBÝ TEST STRESS-GRADIENT HYPOTÉZY**

**DIPLOMOVÁ PRÁCE**

Vedoucí práce: Ing. Jan DOUDA, Ph.D.

Diplomant: Bc. Kateřina RŮŽIČKOVÁ

# ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Kateřina Růžičková

Regionální environmentální správa

Název práce

**Mezidruhové interakce v mokřadním společenstvu v závislosti na vodním režimu: dlouhodobý test stress-gradient hypotézy**

Název anglicky

**Interspecific interactions in wetland communities in dependence on water regime: long-term test of stress-gradient hypothesis**

---

**Cíle práce**

Zjistit, zda se mezidruhové interakce (tj., míra facilitace a konkurence) mění v závislosti na vodním režimu. Jaký vliv to má na koexistenci mokřadních druhů rostlin ve společenstvu.

**Metodika**

Zaznamenat vlastnosti rostlin a jejich biomasu v průběhu vegetační sezóny 2015 a využít data z předcházejících vegetačních sezón 2011-2014. Statisticky porovnat, průměrné vlastnosti a jejich variabilitu na ošetřeních, která se liší přítomností nebo absencí dominantního druhu a vodním režimem.

## Doporučený rozsah práce

30 stran

## Klíčová slova

*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa*, koexistence rostlin

---

## Doporučené zdroje informací

- Holmgren, M., & Scheffer, M. (2010). Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, 98(6), 1269-1275.
- Hough-Snee, N., Nackley, L. L., Kim, S. H., & Ewing, K. (2015). Does plant performance under stress explain divergent life history strategies? The effects of flooding and nutrient stress on two wetland sedges. *Aquatic Botany*, 120, 151-159.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366.
- Lortie, C. J., & Callaway, R. M. (2006). Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1), 7-16.
- Warner, R. R., & Chesson, P. L. (1985). Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *American Naturalist*, 769-787.
- 

## Předběžný termín obhajoby

2015/16 LS – FŽP

## Vedoucí práce

Ing. Jan Douša, Ph.D.

## Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 21. 3. 2016

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 21. 3. 2016

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2016

---

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph.D. a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 18.04.2016

Bc. Kateřina Růžičková

Motto:

**„JDI KUPŘEDU, ALE VRACEJ SE K PŘÍRODĚ...“**

### **Poděkování**

Touto cestou děkuji zejména vedoucímu diplomové práce, kterým byl Ing. Jan Douda, Ph.D. Děkuji za vstřícný přístup i věnovaný čas, za cenné rady a za poskytnutí „světla na konci tunelu“, když už bylo opravdu nejhůře. Po dobu vzájemné spolupráce jsem se naučila o věcech přemýšlet, hledat příčiny, souvislosti a následky, čehož si velmi cením. Dále bych poděkovala všem, kteří to se mnou vydrželi až sem.

## ABSTRAKT

*Stress-gradient* hypotéza predikuje změnu mezidruhových vztahů z negativních na kladné podél gradientu stresu. Základní předpoklad je, že přítomnost jednoho druhu (facilitátora), který např. vyrovnává nepříznivé podmínky prostředí, usnadňuje růst ostatním rostlinným druhům. V rámci 5-ti letého experimentu bylo zjišťováno, jestli se mezidruhové interakce (tj. míra facilitace a konkurence) mění v závislosti na vodním režimu. Tři mokřadní druhy (*Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*) byly pěstovány v experimentálních nádobách s přítomností a bez přítomnosti dominantního druhu (*Carex elata*). Hydrologický gradient (= gradient stresu) byl simulován třemi vodními režimy – suchým, kolísavým a mokřým. Úspěšnost druhů v rámci jednotlivých režimů byla korelována s vlastnostmi rostlin zastupovaných biomasou, počtem ramet a výškou rostlin. V práci byly stanoveny a testovány následující předpoklady: Při nízké intenzitě stresu (na mokřém vodním režimu) funguje *C. elata* jako kompetitor. Naopak při vyšší intenzitě stresu (na suchém vodním režimu) představuje *C. elata* facilitátora, který usnadňuje koexistujícím druhům růst. Tento předpoklad se potvrdil pouze u druhu *D. cespitosa*, kterému se na suchém režimu dařilo lépe v přítomnosti dominantního druhu, kterým byl facilitován. U ostatních dvou druhů ke změně mezidruhových vztahů nedošlo a zůstaly negativní. Dále výsledky ukázaly, že na suchém režimu byla v přítomnosti dominantního druhu mezi koexistujícími druhy nižší intenzita kompetice. Experiment ukázal, že odpověď jednotlivých druhů se podél gradientu stresu může lišit. Hydrologický gradient také ovlivňuje charakter a intenzitu vzájemných interakcí mezi druhy.

### **KLÍČOVÁ SLOVA:**

*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa*,  
koexistence rostlin

## ABSTRACT

The *Stress-gradient* hypothesis predicates a change of interspecies relations from negative to positive according to the stress gradient. The basic assumption is that the presence of one species (the facilitator) makes the growth of other species easier. In this study was determined based on the 5-years experiment, whether the interspecies interactions (i.e. the importance of facilitation and competition) changes according to the hydrological conditions. Three wetland species (*Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* and *Deschampsia cespitosa*) were planted in experimental pots with the presence and absence of the dominant species (*Carex elata*). The hydrological gradient (= the stress gradient) was simulated by three types of hydrological conditions – dry, fluctuating and wet. The success of the species within the specific conditions was correlated with the fitness-related characteristics of the plants including the biomass, the number of ramets and the height of the plants. Following hypotheses were tested: i) at a low intensity of stress (with the wet treatment), the *C. elata* represents a competitor for other species. On the other hand, at a high intensity of stress (with the dry treatment), the *C. elata* represents a facilitator, making it easier to the other coexisting species to grow. This presumption was confirmed only with the *D. cespitosa*, which was more successful under dry treatment with the presence of a dominant species, which facilitated it. With the other two species the change of interspecific relations was not observed and the relationships remained negative. Furthermore the results showed, that in the dry treatment with the presence of a dominant species, there was a lower intensity of competition among the coexisting species. The experiment showed, that the interactions of particular species with dominant species can vary according to the stress gradient. The hydrological gradient also influences the character and intensity of interactions among the species.

### **KEYWORDS:**

*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa*,  
*coexistence of plants*

# OBSAH

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>9</b>
<b>2. CÍLE DIPLOMOVÉ PRÁCE</b> .....	<b>14</b>
<b>3. METODIKA</b> .....	<b>15</b>
3.1 Charakteristika zájmových druhů.....	15
3.1.1 <i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth .....	15
3.1.2 <i>Carex elata</i> All. ....	16
3.1.3 <i>Carex elongata</i> L. ....	16
3.1.4 <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv .....	17
3.2 Sběr rostlinného materiálu a jeho zpracování.....	18
3.3 Nastavení/uspořádání experimentu .....	18
3.4 Statistická analýza.....	21
<b>4. VÝSLEDKY</b> .....	<b>22</b>
4.1 Vodní režim .....	22
4.2 Odstranění dominanty .....	22
4.3 Interakce vodního režimu a odstranění dominanty .....	23
4.4 Mezidruhové vztahy mezi koexistujícími druhy .....	25
<b>5. DISKUZE</b> .....	<b>26</b>
5.1 Vliv dominanty na koexistující druhy při třech úrovních intenzity stresu .....	26
5.2 Změny mezidruhových vztahů podél gradientu stresu .....	27
5.3 Druhově specifické reakce a změny vztahů mezi koexistujícími druhy .....	28
5.4 Význam SGH pro koexistenci druhů v mokřadních společenstvech .....	30
<b>6. ZÁVĚR</b> .....	<b>32</b>
<b>7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY</b> .....	<b>34</b>



# 1. ÚVOD

Ve sladkovodních mokřadech jsou výška vodní hladiny, její kolísání a délka trvání zaplavení jedny z nejdůležitějších faktorů určujících rozšíření druhů, složení rostlinných společenstev a funkci mokřadů (*Brinkson 1993; De Steven et Toner 2004*). Také ovlivňují prostorové uspořádání rostlinných druhů v rámci společenstva a jejich vzájemné mezidruhové vztahy (*Casanova et Brock 2000; van Eck et al. 2004; Luo et al. 2010*). Akumulace biomasy a přežívání rostlinných druhů se při specifických úrovních vodní hladiny prokazatelně liší, zvláště pokud hladina vody vystoupá až nad úroveň půdy a tento stav trvá po delší dobu. V tomto případě jsou růst, přežívání a reprodukce mnoha druhů výrazně omezeny (*Visser et al. 2000*).

Zvláště významným faktorem ovlivňujícím diverzitu a kompozici druhů v mokřadních rostlinných společenstvech jsou mezidruhové vztahy (*Bertness et Callaway 1994; Brooker et Callaghan 1998; Luo et al. 2010*). Jedinci přítomných druhů vzájemně interagují buď negativně (kompetice, interference) nebo kladně (facilitace). Kompetice o světlo, vodu či živiny omezuje jak samotný růst rostlin (*Bertness et Callaway 1994, Brooker et al. 2008*), tak i jejich možnost šíření v rámci společenstva (*Grime 2001*). Naproti tomu facilitace představuje přímé či nepřímé kladné interakce mezi jedinci (*Bertness et Callaway 1994*), které pozitivně ovlivňují růst a reprodukci rostlinných druhů a usnadňují jejich šíření ve společenstvu (*Michalet et al. 2006*). Ve stresových podmínkách může být přítomnost druhu, který zlepšuje mikrostaništní podmínky, ve kterých jedinci dalších druhů přežívají, natolik důležitá, že facilitační účinek převáží nad mezidruhovou konkurencí (*Brooker et Callaghan 1998*). To, zda na daném stanovišti převáží mezi druhy kompetice či facilitace, může tedy záviset na intenzitě abiotického stresu. *Bertness et Callaway (1994)* ve své práci zformulovali hypotézu, nyní označovanou jako *stress-gradient hypotéza (SGH)*, která predikuje, že podél gradientu stresu se mezidruhové vztahy mění od negativních (kompetice) směrem k pozitivním (facilitace). Základní myšlenkou tedy je, že facilitace je zvláště důležitá u společenstev vyvíjejících se při vysoké stresové zátěži, zatímco s klesající mírou stresu jsou kladné mezidruhové vztahy vzácnější a převažuje konkurence (*Bertness et Callaway 1994*). Zatímco studií, které by ověřovaly SGH ve sladkovodních mokřadech není mnoho a informace pro tento typ biotopu jsou zatím poměrně vzácné, v mnoha dalších přírodních prostředích byla SGH hojně testována. *Meester et Cortina (2004)* zjistili posun od kompetice k facilitaci mezi druhy podél gradientu snižování dešťových srážek v semi-aridních stepních ekosystémech a slaniscích. *Callaway et al. (2002)* potvrdili SGH v 11 alpských oblastech napříč celým světem. *Bertness et*

*Ewanchuk (2002)* potvrdili změnu vztahů na kladné při rostoucí teplotě na slaniscích v Nové Anglii. Tento experiment porovnával téměř identické typy vegetace ve slaniscích v rámci relativně malých geografických vzdálenostech (v rámci regionů). Paralelní experiment provedli *Pennings et al. (2003)*. Ti ovšem testovali rozdílné typy vegetace ve slaniscích v rámci velkého zeměpisného měřítka (z odlišných zeměpisných šířek). Tato studie SGH nepotvrdila a mezidruhové vztahy při všech úrovních salinity zůstaly negativní (*Pennings et al. 2003*). Konflikt mezi výsledky získanými autory *Bertness et Ewanchuk (2002)* a autory *Pennings et al. (2003)* může být zapříčiněn tím, zda ve společenstvu dominují druhy citlivé na salinitu, anebo naopak druhy salinitu tolerující (*Pennings et al. 2003, Box 1*). Jakoukoliv změnu mezidruhových vztahů podél gradientu abiotického stresu ve svém experimentu nezjistili ani *Maestre et al. (2005)*, kteří tuto hypotézu testovali v prostředí aridní a semi-aridní vegetace. Na problém s obecnou aplikovatelností SGH ve své práci upozornili *Liancourt et al. (2005)*, kteří uvádějí, že výsledné mezidruhové interakce se budou odvíjet také od toho, zda jsou interagující druhy spíše tolerantní ke stresu nebo jsou spíše zdatní kompetitoři, viz Box 1.

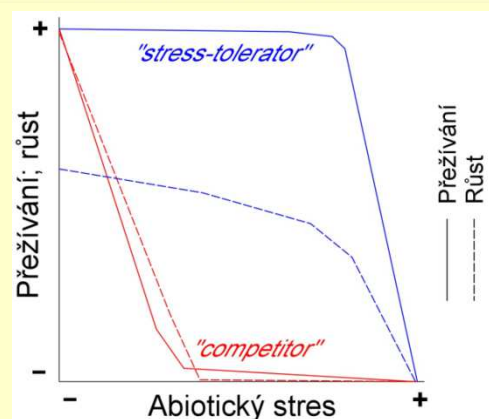
Aplikovatelnost SGH může být dále ovlivněna i typem působícího stresu (*Ludwig et al. 2004, Maestre et al. 2009*). Ten *Maestre et al. (2009)* rozdělili na stres plynoucí z omezených zdrojů (tzv. "*resource-related conditions*", např. voda, živiny a světlo) a stres nepocházející z omezených zdrojů (tzv. "*non-resource-related conditions*", např. salinita, chlad, vystavení větru). Přičemž výsledné mezidruhové interakce budou závislé nejen od druhu působícího stresu, ale i na tom, jestli je druh tolerantní ke stresu nebo je silný kompetitor (*Maestre et al. 2009, Box 1, 2*). Pokud je stres vyvolaný zdrojem, který potřebuje jak facilitátor, tak i facilitovaný druh (např.

#### Box 1:

##### Význam facilitace v závislosti na životní strategii druhů

To, zda se ve společenstvu při stoupající intenzitě stresu projeví facilitace, je ovlivněno zařazením facilitovaného druhu do kategorie „*stress-tolerator*“ či „*competitor*“. Pokud facilitovaný druh spadá spíše do kategorie „*stress-tolerator*“, silící intenzitu stresu je velmi dlouho schopen zvládat sám. V tomto případě není závislý na zlepšení či vyrovnání nepříznivých podmínek od facilitátora a SGH nelze aplikovat. Ovšem pokud je facilitovaný druh řazen spíše do kategorie „*competitor*“, jeho schopnost přežít s rostoucím gradientem stresu značně klesá. V tomto případě je pro daný druh zlepšení panujících podmínek facilitátorem velmi významné a může pomoci facilitovanému druhu přežít (*Liancourt et al. 2005, Maestre et al. 2009*).

„*stress-tolerator* = druh tolerantní ke stresu; *competitor* = kompetičně silný druh “



upraveno dle *Maestre et al. (2009)*

vodou), tak sice facilitátor obecně zlepšuje dostupnost vody ve svém okolí (Ludwig et al. 2004), nicméně při vyšší intenzitě stresu není toto zlepšení prostředí natolik výrazné, aby vyvážilo jeho samotnou spotřebu (Callaway 2007). Podobně ve svých pracích i Holmgren et al. (1997) a Holmgren et Scheffer (2010) konstatovali, že význam facilitace roste při středních hodnotách stresu, zatímco při dalším růstu intenzity stresu na stanovišti opět převáží negativní mezidruhové vztahy. V nedávném experimentu, který provedli Brathen et Lortie (2016), byly ovšem zaznamenány výsledky, které tuto alternativní hypotézu nepotvrzují a jsou i v nesouladu SGH. Při testování vlivu keře (*Empetrum nigrum*) na alpínská společenstva na širokém gradientu stresových podmínek zaznamenali převažující roli kompetice nejen při středních hodnotách stresu, ale i na obou koncích gradientu, tedy jak v kompetičním prostředí, tak i v silně stresovém prostředí (Brathen et Lortie 2016).

**Box 2:**

Mezidruhové vztahy v závislosti na typu působícího stresu a životní strategii druhů

V případě stresu plynouceho z omezených zdrojů lze kladné mezidruhové vztahy očekávat zejména při středních úrovních stresu. Právě při této úrovni dochází ke zlepšení stanovištních podmínek facilitátorem (Maestre et al. 2009), který může např. zvýšit retenci vody v prostředí snížením evapotranspirace ve své blízkosti (Maestre et al. 2003). Při vysoké úrovni stresu se mezidruhové vztahy opět vrací na negativní bez ohledu na to, do jaké kategorie řadíme facilitátora a facilitované druhy. Jedinou výjimku zde tvoří kombinace facilitátor = „competitor“, facilitovaný druh = „stress tolerátor“. V tomto případě je facilitovaný druh schopný tolerovat spotřebu samotného facilitátora (Box 1). Ve všech ostatních případech je spotřeba limitujícího zdroje facilitátorem natolik velká, že převáží nad samotným zlepšením plynoucí z jeho přítomnosti. Pokud je stanoviště limitováno stresem nepocházejícím z omezených zdrojů, kladné mezidruhové vztahy lze očekávat při středních i vysokých úrovních stresu tak, jak SGH predikuje. V tomto případě si přítomné druhy nekonkurují v čerpání toho samého limitujícího zdroje a ochrana facilitovaných druhů facilitátorem převažuje nad kompetičními vztahy (Maestre et al. 2009). Jako příklad lze uvést ochranu facilitovaných druhů přítomnou dominantou před působením silného větru a nízkých teplot (Baumeister et Callaway 2006).

Předpokládané výsledné vztahy (C – „competitor“, S – „stress-tolerátor“, mezidruh. vztahy: 0 neutrální, + kladné, - negativní; síla vztahů je vyjádřena počtem symbolů), upraveno dle Maestre et al. (2009)

		C facilitátor		S facilitátor	
Abiotický stres	Úroveň stresu	C fac. druh	S fac. druh	C fac. druh	S fac. druh
Plynoucí z omezených zdrojů	Nízká	-	-	0	-
	Střední	+	+	+	+
	Vysoká	-	++	-	-
Nepocházející z omezených zdrojů	Nízká	-	-	-	-
	Střední	++	+	+	0
	Vysoká	+	++	++	+

Další podstatný vliv na výsledné mezidruhové vztahy může mít i životní fáze interagujících rostlin. Lze očekávat, že role facilitace a kompetice se bude měnit spolu s růstem rostlin. Morris et Wood (1989) zkoumali několik let vliv vlčího bobu (*Lupinus lepidus*) na rostlinné druhy v jeho okolí. Tento vliv byl v prvním roce silně negativní, ve druhém roce se změnil na kladný, který přetrvával dokonce i po jeho odumření. Naopak, pozitivní asociace mezi semenáčky jednoho rostlinného druhu a dospělým jedincem odlišného rostlinného druhu je často označovaná jako „nurse

*plant effect*“ (např. *Bertness et Hacker 1994, Greenlee et Callaway 1996*). Některé studie prokázaly, že v dospělosti se již tyto druhy v blízkosti „*nurse plant*“ nevyskytují (*Callaway et Walker 1997*), což naznačuje, že došlo ke změně vzájemných mezidruhových vztahů od facilitačních, směrem k těm kompetičním.

Obecnou aplikovatelnost SGH v mokřadních společenstvech ve své práci podpořili *Luo et al. (2010)*, kteří prokázali, že při hladině +40 cm byly druhy *Carex lasiocarpa* a *Deyeuxia angustifolia* stimulovány k růstu okolní vegetací, zatímco při hladině vody 0 cm byly mezidruhové vztahy silně kompetiční. Změnu mezidruhových vztahů mezi 8 mokřadními druhy při rostoucím stresu prokázali i *Fraser et Miletti (2008)* na 5 úrovních hladiny vody (+2, 0, -2, -4, -6 cm). Experiment potvrdil změnu mezidruhových vztahů od kompetičních na facilitační při úrovních hladiny vody +2 a -6 cm a podpořil tak aplikovatelnost SGH pro mokřadní systémy. Testování SGH ve sladkovodním mokřadu provedli *Li et al. (2015)*, kteří zjišťovali vliv ostřice (*Carex brevicuspis*) na rdesno (*Polygonum hydropiper*) při dvou úrovních hladiny vody (0 a -40 cm, tedy trvale zaplavené prostředí a suché) a třech hustotách ostřice (0, 400 a 1 600 rostlin na m<sup>2</sup>). Při úrovni hladiny vody 0 cm s rostoucí hustotou ostřice biomasa rdesna klesala. Při hladině -40 cm byla akumulace biomasy rdesna vyšší na plochách bez přítomnosti ostřice a s její rostoucí hustotou se biomasa rdesna neměnila. To naznačuje, že při hladině vody 0 cm s rostoucí hustotou ostřice sílí kompetiční vztahy mezi rdesnem a ostřicí. Při změně hladiny vody na -40 cm se s rostoucí hustotou ostřice intenzita kompetičních vztahů nezesiluje a zůstává přibližně stejná (*Li et al. 2015*). Tento experiment neodpovídá SGH, jelikož mezidruhové vztahy zůstaly podél gradientu stresu negativní. Ani *Shiple et al. (1991)* neprokázali žádný signifikantní vliv úrovně hladiny vody a přítomnosti či absence okolní vegetace na změnu mezidruhových vztahů u třech mokřadních druhů (*Carex crinita, Acorus calamus a Typha angustifolia*).

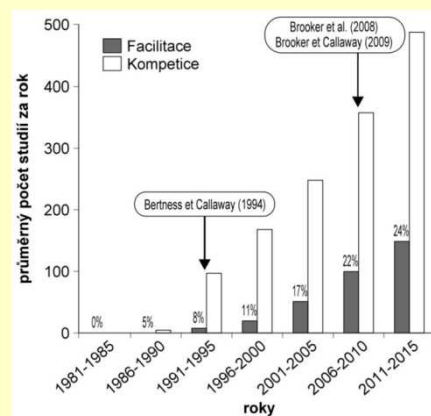
Mezidruhová kompetice je dlouho zkoumána jakožto významný činitel strukturující společenstva druhů. Význam facilitace pro strukturování společenstev se začal studovat relativně nedávno, a ačkoliv studií řešící tuto problematiku postupně přibývá (Box 3), pro pochopení mechanismů facilitace je potřeba více prací z různých typů prostředí. Dosud provedené studie ve sladkovodních mokřadech ukazují, že SGH zatím nelze obecně aplikovat. Rozporuplnost získaných výsledků může být dána rozmanitostí faktorů, které ovlivňují formování kompetičních a facilitačních vztahů v přirozeném prostředí mokřadního biotopu. Předkládaná diplomová práce zkoumá, jak režim vodní hladiny (v tomto případě jako představitel stresu nepocházejícího z omezených zdrojů) a přítomnost/absence dominantního druhu (jako představitel facilitátora/kompetitora) ovlivňuje směr a sílu

mezidruhových vztahů u vybraných mokřadních rostlinných druhů (facilitátor/kompetitor: *Carex elata*; koexistující druhy: *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*). Přenesení experimentu z přirozeného prostředí do experimentální zahrady umožnilo odstranit vliv ostatních abiotických i biotických faktorů a za kontrolovaných podmínek prostředí otestovat, jak jedinci výše zmíněných druhů interagují v reakci na vodní režim za přítomnosti/absence dominantního druhu. Práce se zaměřuje na ověření následujících předpokladů: 1) V relativně mírných stresových podmínkách (zastupovaných mokřým vodním režimem) má *C. elata* na ostatní druhy negativní vliv; 2) V silně stresových podmínkách (představovaných suchým vodním režimem) představuje *C. elata* pro koexistující druhy facilitátora; 3) Po odstranění jedinců druhu *C. elata* se přežívání druhů v relativně mírných stresových podmínkách zlepšilo, naopak, v silně stresových podmínkách se jejich přežívání zhoršilo.

### Box 3:

Vývoj zájmů o kladné mezidruhové vztahy (facilitaci)

Základní průkopnický koncept v teorii mezidruhových vztahů vytvořil Clements již v roce 1916, kde označil facilitaci za velmi důležitý mechanismus formující druhové společenstva. Nicméně až od roku 1994, kdy Bertness et Callaway vydávají svou práci, kde zformulovali SGH, začíná postupně růst počet prací zabývajících se facilitací (viz obr. vpravo). V roce 2005 dochází ke zpochybnění platnosti SGH a v reakci na to dochází v následujících letech k vytváření alternativních modelů SGH. V průběhu let 2008 a 2009 Brooker et al. zpřesňují SGH a v roce 2016 dochází k vydání speciálního čísla časopisu „Functional Ecology“, které shrnuje dosud získané poznatky, zdůrazňuje důležitost facilitace, její význam v rámci klimatických změn a stanovuje několik klíčových otázek pro budoucí studie (Michalet et Pugnaire 2016).



upraveno dle: Michalet et Pugnaire (2016)

## 2. CÍLE DIPLOMOVÉ PRÁCE

Hlavním cílem této diplomové práce bylo ověření predikcí stanovených *stress-gradient hypotézou* na vybraných druzích mokřadních společenstev (*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*). Klíčové bylo zjistit, jestli se mezidruhové interakce (tj. míra facilitace a konkurence) mění v závislosti na vodním režimu. Byly testovány následovné předpoklady:

- 1) V relativně mírných stresových podmínkách (zastupovaných mokřým vodním režimem) má *C. elata* na ostatní druhy negativní vliv.
- 2) V silně stresových podmínkách (představovaných suchým vodním režimem) představuje *C. elata* pro ostatní druhy facilitátora.
- 3) Po odstranění jedinců druhu *C. elata* se přežívání druhů v relativně mírných stresových podmínkách zlepší, naopak, v silně stresových podmínkách se jejich přežívání zhorší.

Dalším cílem této práce bylo ověřit, jaký vliv má *C. elata* na koexistenci ostatních druhů rostlin ve společenstvu.

Dílčí cíle práce:

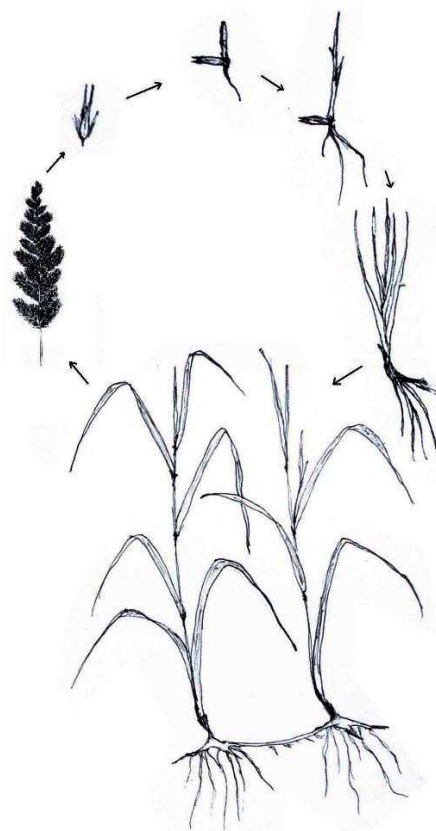
- na experimentální zahradě zaznamenat úspěšnost druhů představovanou biomasou (g), počtem ramet (ks) a výškou rostlin (cm)
- získané údaje statisticky analyzovat
- vyhodnotit možnost obecné aplikovatelnosti SGH pro mokřadní ekosystémy

### 3. METODIKA

#### 3.1 Charakteristika zájmových druhů

##### 3.1.1 *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth – třtina šedavá (*Poaceae* Barnhart)

*Calamagrostis canescens* se nejčastěji vyskytuje v prostředí mokřadů, vlhkých luk či vlhkých lesů, kde vytváří rozsáhlé populace. Jak uvádí Soukupová (1992), *C. canescens* je schopna tolerovat i krátce trvající zaplavení. Reprodukce této byliny může být generativní i vegetativní. *C. canescens* vyniká velkou produkcí drobných a ochmýřených semen, která jsou okamžitě životaschopná a nevyžadují období klidu. Tyto semena jsou rozšiřována zejména vlivem větru (Soukupová 1992). Vegetativně se tato bylina šíří pomocí rozsáhlého systému podzemních výběžků (Soukupová 1992, Obrázek č. 2). Výběžky mohou dosahovat až řádu několika metrů od mateřské rostliny (Březina et al. 2006). Soukupová (1992) dále uvádí, že pokud vystoupá hladina podzemní vody až nad povrch terénu a toto zaplavení trvá po delší dobu, dojde ke stagnaci produkce nadzemní biomasy a k poklesu produkce podzemní biomasy. Nejvhodnější prostředí se zdá být takové, které je vlhké až mokré, ale kde dochází k občasnému vysušení (Soukupová 1992). Při těchto podmínkách je *C. canescens* schopná tvořit monodominantní porosty.



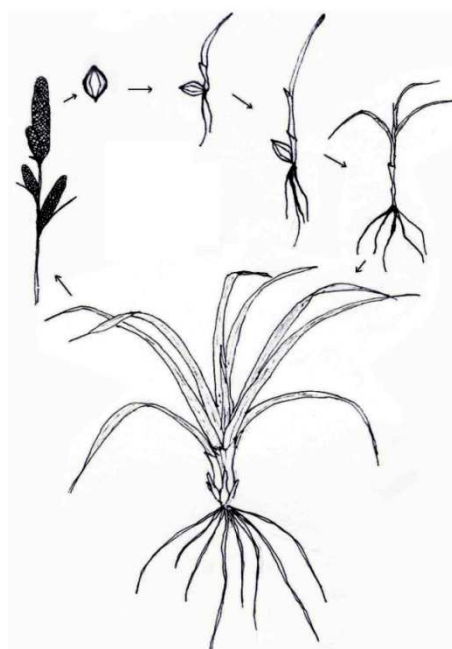
Obr. č. 1: Vývojový cyklus *Calamagrostis canescens*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012



Obr. č. 2: Detail šíření z podzemních výběžků u druhu *Calamagrostis canescens*

### 3.1.2 *Carex elata* All. – ostřice prodloužená (Cyperaceae Juss.)

*Carex elata* se vyskytuje na březích v oligotrofních až eutrofních rybníků, jezer, slatinišť. Pro svou velikost je častou dominantou příbřežních společenstev (Hendrichs et al. 2004). V příbřežní zóně osidluje spíše hlubší vody přibližně do 40 cm hloubky (Tanneberger et al. 2009). Bornette et al. (1998) uvádí, že tento druh, ačkoliv velmi dobře snáší zatopení, není příliš tolerantní k fluktuaci vodní hladiny, a tudíž se nevyskytuje tam, kde dochází k častým záplavám. Jedním z dalších faktorů limitujících výskyt druhu může být dostupnost světla (Wetzel et van der Valk 1998). *C. elata* preferuje plné oslunění, ale je schopna snášet i polostín (Willby et al. 2001). V příznivých podmínkách tento druh ostřice vytváří početnou semennou



**Obr. č. 3:** Vývojový cyklus *Carex elata*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012

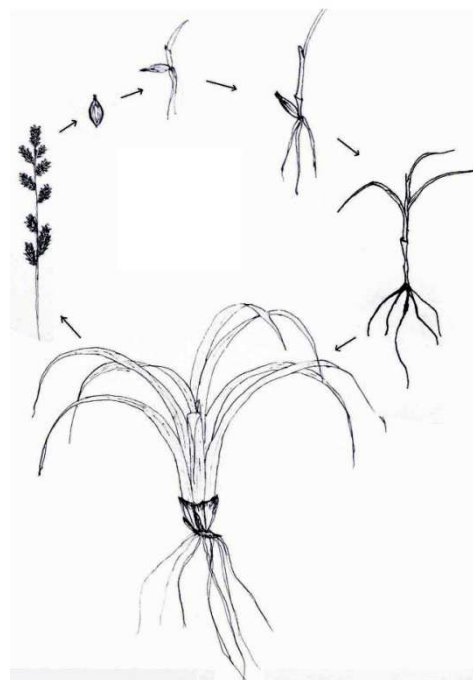
banku, kde si semena drží svou životaschopnost i po několik let (Schütz 2000). Pokud jsou rostliny *C. elata* vystaveny biotickému či abiotickému stresu, plynoucímu např. z kompetice či nedostatku vody, začnou se rozmnožovat spíše vegetativními výběžky (Suter 2009). *C. elata* je zdatný kompetitor (Suter 2009), což je dáno její výškou (Wetzel et van der Valk 1998), ale i schopností vytvářet mohutné trsy, které zabraňují ostatním rostlinným druhům v růstu nebo omezují množství světla v podrostu (Wetzel et van der Valk 1998; Suter 2009). Jak uvádí Rietkerk et van de Koppel (2008), tyto vlastnosti mohou působit také opačně, a to tak, že může dojít ke snížení přežívání semenáčků *C. elata* v důsledku hromadění odumřelé biomasy a jejich zastínění.

### 3.1.3 *Carex elongata* L. – ostřice prodloužená (Cyperaceae Juss.)

*Carex elongata* je charakteristická rostlina mokřadních olšin (Douda 2008, Stroh et Spencer-Vellacott 2015, Douda et al. 2016). Je slabým kompetitorem s velmi specifickou ekologickou nikou. Tato ostřice často roste na padlém mrtvém dřevě, které ji po větší část roku drží nad hladinou vody (David 1978). Jedná se o vytrvalou trsnatou rostlinu kvetoucí od května do června, plodící brzy v červenci (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). *C. elongata* má krátké a slabé oddenky. Její šíření závisí na produkci a klíčení semen (Stroh et Spencer-Vellacott 2015).



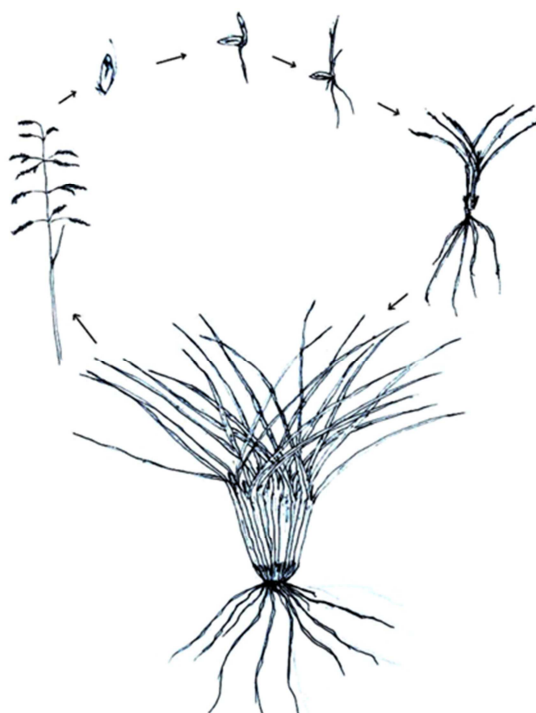
Semena *C. elongata* tvoří bohatou semennou banku (Leck et Schutz 2005). Jejich životaschopnost se snižuje na vysychavých stanovištích (Schütze 1997a, Stroh et Spencer-Vellacott 2015) *C. elongata* je schopna v dospělosti tolerovat mírné zastínění, nicméně delší doba zastínění (v řádu let) vede ke snížení vitality mateřských rostlin, zmenšuje se počet životaschopných semen v semenné bance a dochází k větší úmrtnosti semenáčků (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). Početnější populace *C. elongata* lze tedy očekávat na plochách, které jsou nepravidelně narušovány, nejsou trvale pod hladinou vody a koruny stromů netvoří souvislý zápoj, který by výrazně omezoval dostupnost světla v podrostu (Schütz et Rave 1999).



Obr. č. 4: Vývojový cyklus *Carex elongata*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012

### 3.1.4 *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv – metlice trsnatá (*Poaceae* Barnhart)

Typickými stanovišti druhu *Deschampsia cespitosa* jsou extenzivní pastviny, louky a mokřadní světlé lesy (Rahman 1976). Je schopný tolerovat širokou škálu světlených, půdních a klimatických podmínek. *D. cespitosa* je morfologicky velmi variabilní, dokáže se morfologicky přizpůsobit prostředí, ať už se jedná o její celkovou velikost, šířku či drsnost listů nebo barvu a velikost klasů (Davy 1980, Pearcy et Ward 1972).. Dále je také schopna tolerovat širokou škálu půdních podmínek. Řadí se spíše k rostlinným druhům se slabšími kompetičními schopnostmi (Davy 1980), ale vyniká dobrou tolerancí ke stresu. Z experimentálního pokusu zaměřeného na výšku vodní hladiny a



Obr. č. 5: Vývojový cyklus *Deschampsia cespitosa*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012

konkurenceschopnost, který provedl *Rahman et Rutter (1980)* vyplývá, že *D. cespitosa* dobře snáší prostředí s omezeným přístupem vzduchu, proto se hojně vyskytuje na zamokřených půdách, zatímco ze sušších stanovišť je konkurenčně vyloučena. *D. cespitosa* se šíří klonálně i pomocí semen. Klonální růst se uskutečňuje pomocí odnožování, kdy odnože postupně zvětšují velikost trsu. Nicméně pomocí vegetativního rozmnožování nedochází k šíření do větší vzdálenosti (*Davy 1980*). Semenná produkce je za příznivých podmínek hojná a semenáčky se dobře uchytávají (*Davy et Taylor 1975*).

### 3.2 Sběr rostlinného materiálu a jeho zpracování

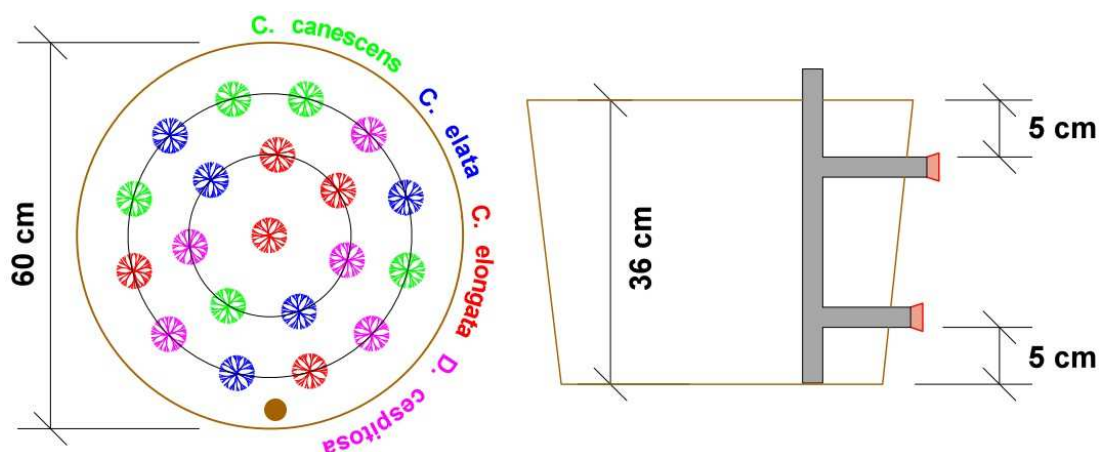
Plody čtyř zájmových mokřadních druhů *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa* byly sebrány v červnu a červenci 2010 na 16 lokalitách v Třeboňské a Českobudějovické pánvi. Plody jedinců každého druhu byly sbírány z 3-6 populací v závislosti na jejich populační hustotě. Ve většině případů byly plody odebrány z deseti jedinců na populaci, jejichž rozestup činil nejméně 5 m (Obr. č. 6). V polovině února byla semena stratifikována v Petriho miskách při teplotě 4°C v temném a vlhkém prostředí. Přibližně po měsíci byla vyseta do sadbovačů pro napěstování semenáčků o výšce cca 5 cm.

Druh	Lokalita populace	Počet jedinců	WGS GPS souřadnice
<i>D. cespitosa</i>	Nový Rybník	10	49-28°N, 14.61°E
<i>D. cespitosa</i>	Starý Rybník	10	49-29°N, 14.60°E
<i>D. cespitosa</i>	Vyhnanický Rybník	10	49-31°N, 14.59°E
<i>D. cespitosa</i>	Sudoměřice u Bechyně	3	49-29°N, 14.53°E
<i>C. canescens</i>	Nový Rybník	10	49-28°N, 14.61°E
<i>C. canescens</i>	Starý Rybník	10	49-29°N, 14.60°E
<i>C. canescens</i>	Vyhnanický Rybník	10	49-31°N, 14.59°E
<i>C. elongata</i>	Černiš	10	49-00°N, 14.43°E
<i>C. elongata</i>	Vitmanov2	10	49-01°N, 14.83°E
<i>C. elongata</i>	Vitmanov3	10	48-99°N, 14.85°E
<i>C. elata</i>	Černiš	17	49-00°N, 14.43°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov1	1	49-02°N, 14.83°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov2	4	49-01°N, 14.84°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov3	4	48-99°N, 14.85°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov4	4	49-98°N, 14.87°E
<i>C. elata</i>	Starý hospodář	2	48-99°N, 14.88°E

**Obr. č. 6:** Seznam lokalit sběru semen s uvedeným počtem využitých plodících jedinců

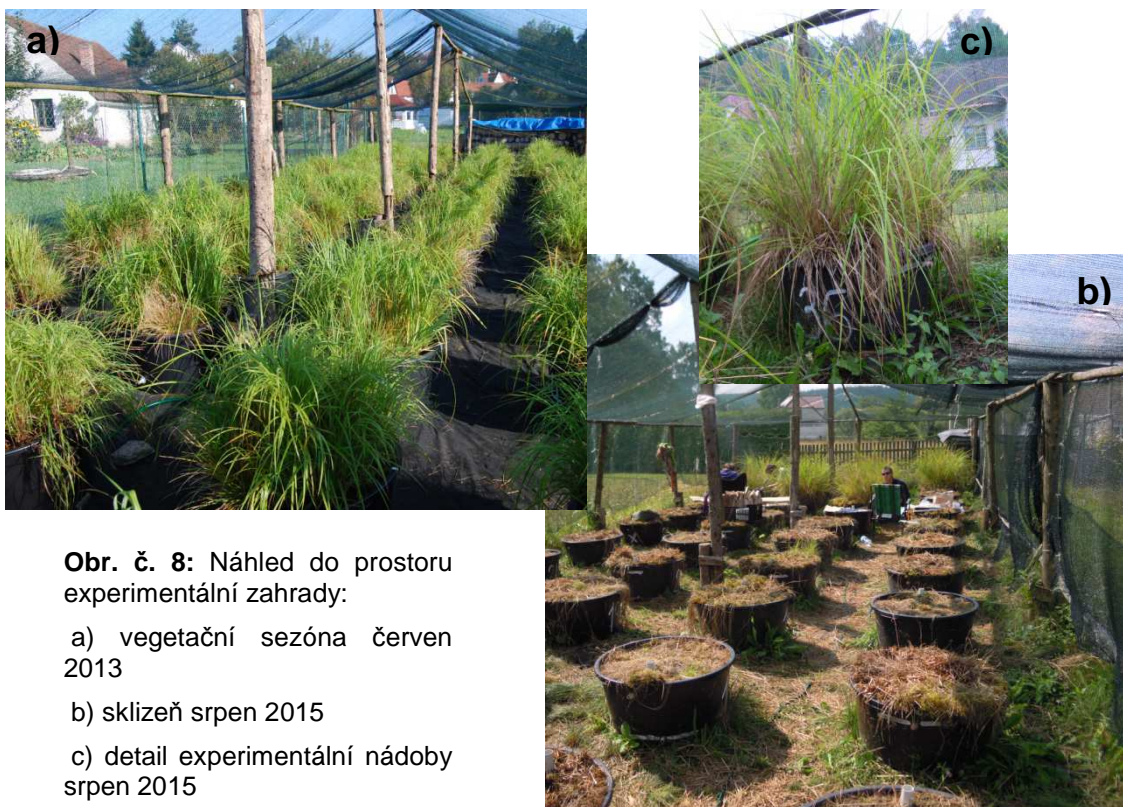
### 3.3 Nastavení/uspořádání experimentu

Celkový počet 1 040 semenáčků o přibližné výšce 5 cm byl v květnu 2011 vysazen do 52 plastových nádob (objem 90 litrů, hloubka 36 cm a průměr 60 cm) naplněných směsí rašeliny a písku v poměru 2:1. Každá nádoba byla rozdělena na 20 pozic (viz Obrázek č. 7 vlevo) na které byly náhodně vysázeny semenáčky jednotlivých druhů, přičemž každý druh byl zastoupen právě 5 semenáčky. Pro potřeby zalévání a upravování výšky hladiny vody byla do každé nádoby umístěna jedna drenážní trubka 5 cm pod horním okrajem nádoby a druhá drenážní trubka byla 5 cm nade dnem maltovníku (viz Obrázek č. 7 vpravo). Dle jednotlivých typů vodních režimů byly vývody opatřeny zátkami pro uzavření. Pro mokrý vodní režim byly oba vývody uzavřené. Pro potřeby simulování suchého vodního režimu byly oba vývody otevřené. Všechny 52 nádob bylo umístěno na venkovní experimentální zahradu v obci Černýšovice osada Hutě (Jihočeský kraj, Česká republika; WGS-84 49°18'34.78"N, 14°30'16.45"E) Rozestup mezi nádobami byl 50 cm. Pro dosažení světelných podmínek přibližně odpovídajících podmínkám panujícím v podrostu lesního mokřadu s dominancí olše lepkavé (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) byla celá experimentální zahrada překryta stínící sítí Slunotex, která propouští přibližně 58% světelného záření (Obr. č. 8 a, b). V průběhu každé vegetační sezóny byly maltovníky jednorázově přihnojovány stejným množstvím N-P hnojiva.



**Obr. č. 7:** Schéma experimentální nádoby; vlevo: Příklad rozmístění jedinců vybraných druhů v nádobě, vzdálenost mezi jedinci činila přibližně 14 cm; vpravo: Schéma umístění drenážních trubek v nádobách

Pro potřeby výzkumu byl simulován suchý (**low – L**), mokrý (**high – H**) a kolísavý (**fluctuated – F**) vodní režim, přičemž kolísavý vodní režim je představován každoročním střídáním mokrého a suchého vodního režimu. V prvním roce

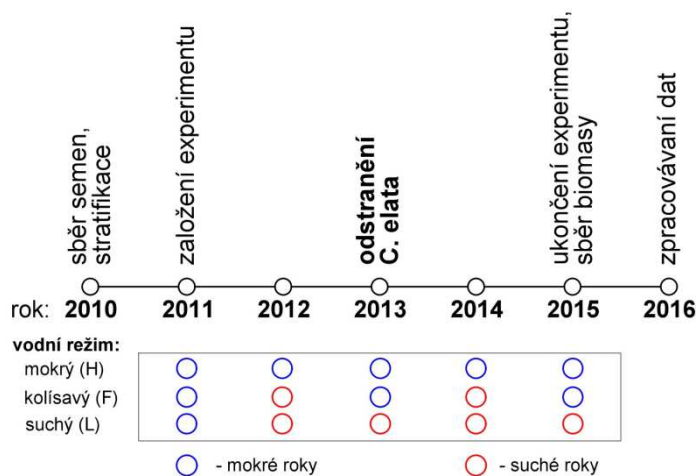


**Obr. č. 8:** Náhled do prostoru experimentální zahrady:

- a) vegetační sezóna červen 2013
- b) sklizeň srpen 2015
- c) detail experimentální nádoby srpen 2015

experimentu (tedy v roce 2011) byl ve všech 52 maltovnicích, z důvodu uchycení co největšího množství semenáčků, ponechán mokrý vodní režim. Pro simulování gradientu stresu byly v roce 2012 maltovnický rozděleny na výše uvedené 3 vodní režimy tak, že na 17 maltovnicích byl nastolen suchý vodní režim, na 18 maltovnicích dále probíhal mokrý vodní režim a na zbylých 17 maltovnicích byl střídavý vodní režim (ten byl v letech 2011, 2013 a 2015 mokrý, v letech 2012 a 2014 suchý, viz Obr. č. 9). V květnu 2013 byl odstraněn dominantní druh *Carex elata* v polovině experimentálních nádob na každém vodním režimu. Tento zásah byl proveden za účelem zjištění, zda se po odstranění dominantního druhu změní prospívání jedinců dalších druhů v nádobách. Vystřihávání jedinců druhu *C. elata* bylo prováděno po celý zbytek experimentu opakovaně v průběhu vegetačních sezón, pokud rostliny tohoto druhu vyklíčily ze semínek nebo obrazili z oddenků. Vznikla tedy dvě druhově odlišná společenstva, jedno dále se vyvíjející bez vlivu dominantního druhu (**kosené – K**), druhé pak vyvíjející se v přítomnosti dominantního druhu (**nekosené – N**). Kombinací vodních režimů a odstraněním dominantního druhu vzniklo v nádobách 6 rozdílných režimů (vodní režim + odstranění *Carex elata*: HN, HK, FN, FK, LN a LK). V roce 2015 byla sklizena biomasa jednotlivých druhů na jednotlivých pozicích pro každou experimentální nádobu. Takto sklizená biomasa byla 48 hodin sušena do konstantní váhy a následně vážena analytickými váhami. Navíc byl zjištěn počet ramet jedinců

jednotlivých druhů na všech pozicích a u každého jedince byla také zaznamenána jeho nejvyšší dosažená výška.



**Obr. č. 9:** Grafické znázornění harmonogramu prací

### 3.4 Statistická analýza

Pro statistické hodnocení dat bylo použito zobecněných lineárních smíšených modelů (*generalized linear mixed models*, GLMM), pomocí kterých byl zjišťován vliv) na vlastnosti rostlin korelovaných s jejich úspěšností, tj. biomasu jednotlivých rostlin (g), počet jejich ramet (ks) a výšku rostlin (cm). Za účelem odstranění efektů jednotlivých nádob, ve kterých byly rostliny pěstovány (vždy 5 rostlin každého druhu v každé nádobě), byly nádoby ve všech analýzách použity jako náhodný faktor. Rozdělení závisle proměnných se blížilo normálnímu rozdělení dat (podle *Shapiro-Wilk* testu normálního rozdělení), tudíž byla data ponechána bez dalších transformací. Statistické analýzy probíhaly ve statistickém programu R verze 3.2.2 (*R Core Team 2015*) a bylo použito knihovny *lme4* (*Bates et al., 2015*). Následně bylo pomocí *Tukey post-hoc* testu provedeného pomocí knihovny *multcomp* (*Hothorn et al. 2008*) zjištěno, které simulované režimy se od sebe liší svým efektem na úspěšnost rostlin. Pro grafické vyjádření zjištěných vztahů bylo využito knihovny *ggplot2* (*Wickham 2009*).

## 4. VÝSLEDKY

### 4.1 Vodní režim

Vodní režim (tj. mokrý, suchý a kolísavý, viz kap. 2.3) měl signifikantní vliv na úspěšnost druhu *Calamagrostis canescens*. Vodní režim prokazatelně ovlivnil biomasu ( $p = 0,040$ ), počet ramet ( $p = 0,004$ ) a výšku rostlin ( $p = 0,001$ ) jedinců tohoto druhu (Tab. č. 1). Nejvyšší biomasa i výška rostlin byla zaznamenána na mokřém vodním režimu a nejvyššího počtu ramet bylo dosahováno při kolísavém vodním režimu. Druhu *C. canescens* se pak nejméně dařilo na suchém vodním režimu (Obr. č. 10). Dále byl prokázán statistický významný vliv vodního režimu na výšku rostlin ( $p = 0,11$ ) druhu *Carex elongata* (Tab. č. 1), které dosahovaly největších výšek na mokřém vodním režim a nejmenších výšek na suchém vodním režimu (Obr. č. 10). Na počet ramet a celkovou biomasu se vliv vodního režimu u tohoto druhu neprokával. Na úspěšnost jedinců druhu *Deschampsia cespitosa* neměl vodní režim žádný statisticky prokazatelný vliv (Tab. č. 1).

**Tab. č. 1:** Vliv vodního režimu na úspěšnost druhů *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, Pr – dosažená hladina významnosti (\*\*\*\* 0.001, \*\*\* 0.01, \*\* 0.05, \* 0.1 a ' ' 1), Chisq – testová statistika, Df – stupně volnosti)

VODNÍ REŽIM									
druh	Biomasa			Počet ramet			Výška rostlin		
	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df
<i>Carex elongata</i>	0,613	0,979	2	0,767	0.532	2	<b>0,011 *</b>	8.987	2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,198	3,241	2	0,072	5.263	2	0,323	2.262	2
<i>Calamagrostis canescens</i>	<b>0,040 *</b>	6,432	2	<b>0,004**</b>	10.812	2	<b>0,001 ***</b>	14.626	2

### 4.2 Odstranění dominanty

Odstranění dominantního druhu *Carex elata* mělo signifikantní vliv na úspěšnost druhu *Carex elongata* i *Calamagrostis canescens*. Druh *C. elongata* byl ovlivněn v celkové biomase ( $p = 0,001$ ) a v počtu ramet ( $p = 0,001$ ). Na výšku rostlin tohoto druhu mělo odstranění dominanty jen okrajový vliv ( $p = 0,065$ , Tab. č. 2). Vyšší úspěšnost druhu *C. elongata* byla zaznamenána na stanovištích s odstraněnou dominantou (Obr. č. 10). Druh *C. canescens*, byl ovlivněn odstraněním dominanty ve všech třech vlastnostech představujících úspěšnost druhu, byla tedy ovlivněna biomasa ( $p = 0,001$ ), počet ramet ( $p = 0,001$ ) i výška jedinců tohoto druhu ( $p = 0,019$ , Tab. č. 2), které byly vyšší po odstranění dominantního druhu *C. elata* (Obr. č. 10). U druhu *Deschampsia cespitosa* nebyl zjištěn žádný statisticky významný vliv odstranění dominanty na úspěšnost rostlin (Tab. č. 2).

**Tab. č. 2:** Vliv odstranění dominanty na úspěšnost druhů *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, Pr – dosažená hladina významnosti (\*\*\*\* 0.001, \*\*\* 0.01, \*\* 0.05, . 0.1 a ' ' 1), Chisq – testová statistika, Df – stupně volnosti)

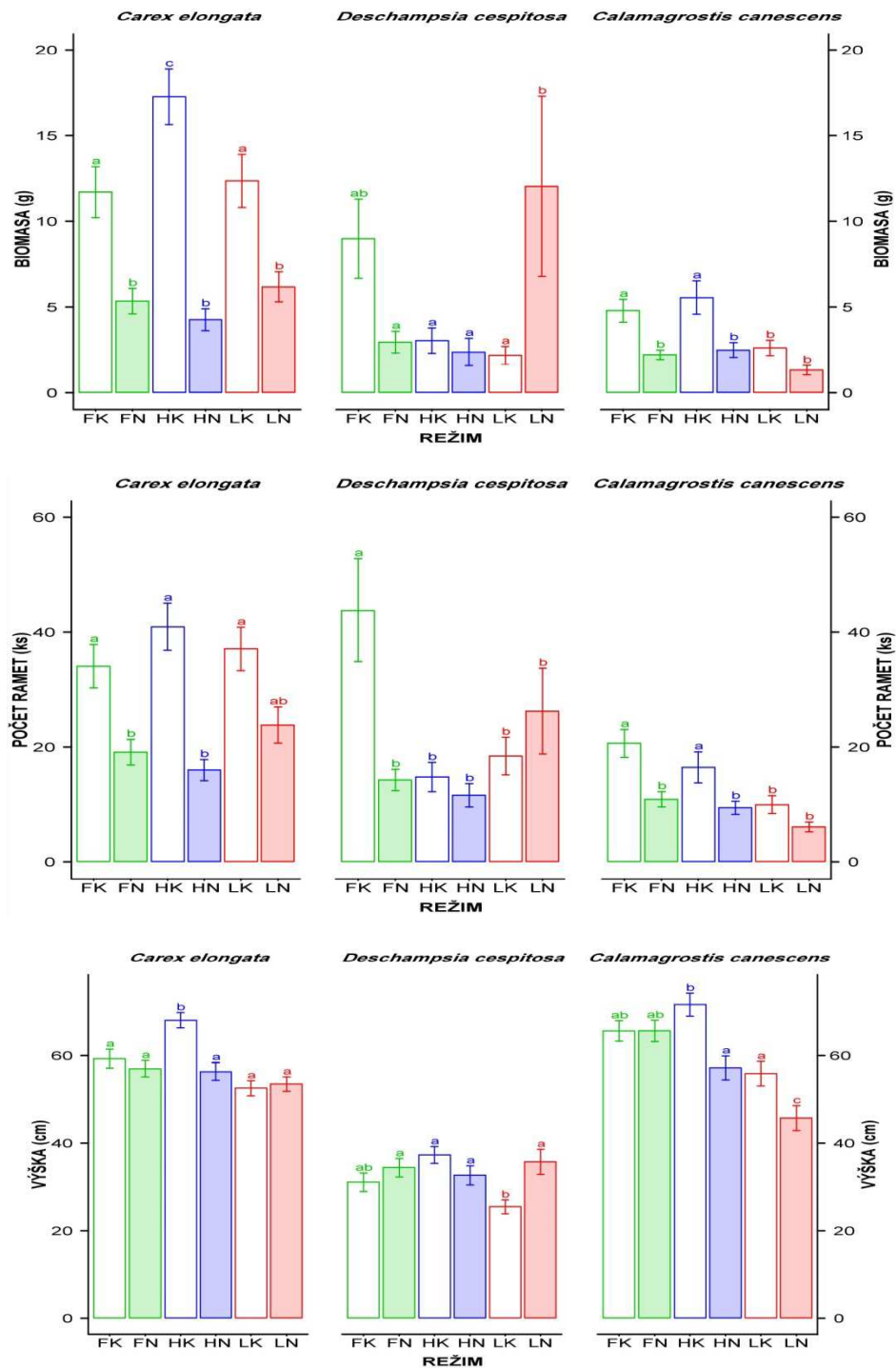
ODSTRANĚNÍ DOMINANTY									
druh	Biomasa			Počet ramet			Výška rostlin		
	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df
<i>Carex elongata</i>	<b>0,001 ***</b>	34.26	1	<b>0,001 ***</b>	24.76	1	0,065 .	3.393	1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,589	0.292	1	0,146	2.113	1	0,178	1.814	1
<i>Calamagrostis canescens</i>	<b>0,001 ***</b>	14.508	1	<b>0,001 ***</b>	13.67	1	<b>0,019 *</b>	5.51	1

### 4.3 Interakce vodního režimu a odstranění dominanty

Interakce vodního režimu a odstranění dominanty měla signifikantní vliv na jedince druhu *Carex elongata*, kteří byli ovlivněni v celkové biomase ( $p = 0,017$ ) i ve své výšce ( $p = 0,022$ , Tab. č. 3, Obr. č. 10). Na počet ramet tohoto druhu neměl testovaný faktor statisticky prokazatelný vliv. Úspěšnost jedinců druhu *Deschampsia cespitosa* byla signifikantně ovlivněna interakcí vodního režimu a odstraněním dominanty v celkové biomase ( $p = 0,005$ ), počtu ramet ( $p = 0,002$ ) i ve výšce ( $p = 0,021$ , Tab. č. 3). Při suchém vodním režimu byla úspěšnost jedincům tohoto druhu vyšší na stanovištích s ponechanou dominantou, na zbylých dvou režimech byla úspěšnost tohoto druhu naopak vyšší na stanovištích s odstraněnou dominantou (Obr. č. 10). U rostlin druhu *Calamagrostis canescens* se neprokázal vliv interakce vodního režimu a odstranění dominanty na žádnou z vlastností korelovanou s jejich úspěšností (Tab. č. 3).

**Tab. č. 3:** Vliv interakce vodního režimu na úspěšnost druhů *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, Pr – dosažená hladina významnosti (\*\*\*\* 0.001, \*\*\* 0.01, \*\* 0.05, . 0.1 a ' ' 1), Chisq – testová statistika, Df – stupně volnosti)

VODNÍ REŽIM:ODSTRANĚNÍ DOMINANTY									
druh	Biomasa			Počet ramet			Výška rostlin		
	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df	Pr	Chisq	Df
<i>Carex elongata</i>	<b>0,017 *</b>	8.208	2	0,212	3.106	2	<b>0,022 *</b>	7.643	2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	<b>0,005 **</b>	10.491	2	<b>0,002 **</b>	12.333	2	<b>0,021 *</b>	7.688	2
<i>Calamagrostis canescens</i>	0,405	1.806	2	0,304	2.382	2	0,118	4.279	2



**Obr. č. 10:** Vliv vodního režimu a odstranění dominanty *Carex elata* na úspěšnost druhů (biomasa, počet ramet a výšku) dalších koexistujících druhů *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*. Sloupce odpovídají průměrným hodnotám úspěšnosti druhů a chybové úsečky odpovídají standardním chybám průměru. Odlišná písmenka nad sloupci ukazují na signifikantní rozdíly biomasy mezi režimy (Tukeyho test  $P \leq 0.05$ ). FK – kolísavý a kosený, FN – kolísavý a nekosený, HK, mokrý a kosený; HN – mokrý a nekosený, LK – suchý a kosený, LN – suchý a nekosený



#### 4.4 Mezidruhové vztahy mezi koexistujícími druhy

Na stanovištích s přítomným dominantním druhem *Carex elata* se neprokázal žádný statisticky významný vztah mezi vlastnostmi představujícími úspěšnost druhu a přítomností sousedních koexistujících druhů (Tab. č. 4). Na stanovištích, kde byla dominanta odstraněna byl prokázán signifikantní vztah mezi jednotlivými koexistujícími druhy (Tab. č. 5). Byl prokázán negativní vztah mezi jedinci druhů *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*, kteří se ovlivňovali ve všech třech vlastnostech korelovaných s úspěšností. Dále byl prokázán vztah mezi jedinci druhu *Calamagrostis canescens* a *Carex elongata*, jejichž interakcí byla negativně ovlivněna dosažená biomasa a počet ramet (Tab. č. 5).

**Tab. č. 4:** Vliv přítomnosti dominanty na mezidruhové vztahy koexistujících druhů *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, Pr – dosažená hladina významnosti (\*\*\*\* 0.001, \*\*\* 0.01, \*\* 0.05, ‘ ’ 0.1 a ‘ ’ 1), Chisq – testová statistika, Df – stupně volnosti, Cor – korelační koeficient)

PONECHANÁ DOMINANTA - NEKOSENO												
interakce druhů	Biomasa				Počet ramet				Výška rostlin			
	Pr	Chisq	Df	Cor	Pr	Chisq	Df	Cor	Pr	Chisq	Df	Cor
<i>Carex elongata</i> ~ <i>Deschampsia cespitosa</i>	0,112	2,526	1	-0,096	0,379	0,326	1	0,082	0,464	0,536	1	0,023
<i>Deschampsia cespitosa</i> ~ <i>Calamagrostis canescens</i>	0,450	0,571	1	-0,075	0,968	0,002	1	-0,004	0,341	0,905	1	0,013
<i>Calamagrostis canescens</i> ~ <i>Carex elongata</i>	0,301	1,071	1	0,091	0,853	0,035	1	0,025	0,389	1,154	1	0,039

**Tab. č. 5:** Vliv odstranění dominanty na mezidruhové vztahy koexistujících druhů *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, Pr – dosažená hladina významnosti (\*\*\*\* 0.001, \*\*\* 0.01, \*\* 0.05, ‘ ’ 0.1 a ‘ ’ 1), Chisq – testová statistika, Df – stupně volnosti, Cor – korelační koeficient)

ODSTRANĚNÁ DOMINANTA - KOSENO												
interakce druhů	Biomasa				Počet ramet				Výška rostlin			
	Pr	Chisq	Df	Cor	Pr	Chisq	Df	Cor	Pr	Chisq	Df	Cor
<i>Carex elongata</i> ~ <i>Deschampsia cespitosa</i>	<b>0,013 *</b>	5,468	1	-0,221	<b>0,021 *</b>	5,328	1	-0,226	<b>0,010 *</b>	6,171	1	-0,052
<i>Deschampsia cespitosa</i> ~ <i>Calamagrostis canescens</i>	0,287	1,572	1	-0,156	0,376	0,929	1	-0,124	0,778	0,079	1	-0,071
<i>Calamagrostis canescens</i> ~ <i>Carex elongata</i>	<b>0,003 *</b>	8,899	1	-0,288	<b>0,001 ***</b>	11,838	1	-0,326	0,608	0,263	1	-0,024

## 5. DISKUZE

### 5.1 Vliv dominanty na koexistující druhy při třech úrovních intenzity stresu

*Stres-gradient hypotéza* predikuje, že se vzájemné mezidruhové vztahy budou měnit z kompetičních, směrem k facilitačním podél gradientu stresu (*Bertness et Callaway 1994*). Při absenci stresu nebo při nízkých hodnotách stresu by mezi interagujícími druhy měla převládat kompetice. Pro případy tohoto experimentu je nízká úroveň stresu zastupována mokrým vodním režimem. Biomasa, počet ramet i výška jedinců představující úspěšnost koexistujících druhů byla na mokřém vodním režimu vždy nižší při přítomnosti dominantního druhu *Carex elata* v porovnání se stanovišti, kde byl dominantní druh odstraněn (Tab. č. 1, Obr. č.8). To naznačuje, že kompetice omezuje růst všech tří koexistujících druhů při relativně nízké intenzitě stresu, kde hladina vody dosahuje přibližně povrchu terénu. Obdobný trend ve své práci zaznamenal i *Luo et al. (2010)*, který zjistil omezení růstu a přežívání rostlin mokřadních druhů rostlin při nulové úrovni vodní hladiny od úrovně terénu. Toto zjištění je v souladu také s experimentem provedeným ve sladkovodním mokřadu, kde *Shiple et al. (1991)* zaznamenal pokles růstu v přítomnosti okolní vegetace a je také v souladu s obecným předpokladem fungování mechanismů kompetice. Tyto výsledky **potvrzují** první ze stanovených předpokladů této práce, tedy že **"v mírných stresových podmínkách má *C. elata* na ostatní druhy negativní vliv"**. Dle SGH bude při vysoké intenzitě stresu dominantní druh fungovat jako facilitátor, který podporuje koexistující druhy (*Bertness et Callaway 1994*). Výsledky získané ze stanovišť ovlivňovaných silnějším stresem (v tomto experimentu představovaným suchým vodním režimem) ukazují, že jednotlivé koexistující druhy reagují odlišně. Vyšší biomasa i počet ramet u rostlin druhů *Carex elongata* a *Calamagrostis canescens* na stanovištích s odstraněnou dominantou v porovnání se stanovišti s ponechanou dominantou je v rozporu s druhým předpokladem této práce, a sice že **"v silně stresových podmínkách *C. elata* funguje jako facilitátor pro ostatní druhy"**. Tato predikce se potvrdila jen u jedinců druhu *Deschampsia cespitosa*, jejichž biomasa, počet ramet i dosažená výška byly kladně ovlivněny přítomností dominantního druhu a v jeho přítomnosti byla úspěšnost druhu vyšší oproti úspěšnosti dosažené na stanovištích s odstraněnou dominantou. Lze tedy předpokládat, že **v silně stresových podmínkách nelze obecně dominantní druh *C. elata* označit jako facilitátora koexistujících druhů, ale vztah mezi facilitátorem a facilitovaným druhem je druhově specifický.**

## 5.2 Změny mezidruhových vztahů podél gradientu stresu

Předpokládané změny vztahů podél gradientu stresu tak, jak předpovídá SGH se potvrdily pouze pro druh *Deschampsia cespitosa*. Na mokřém vodním režimu (tedy s nízkou intenzitou stresu) byla úspěšnost jedinců druhu *D. cespitosa* nižší při ponechání dominanty v porovnání se stanovišti ošetřenými odstraněním dominanty. To ukazuje na negativní mezidruhové vztahy, tedy na kompetiční vztah mezi dominantním druhem *C. elata* a koexistujícím druhem *D. cespitosa*. Naopak na stanovištích se suchým vodním režimem (vysokou intenzitou stresu) byla úspěšnost jedinců tohoto druhu vyšší při přítomnosti dominantního druhu oproti úspěšnosti dosažené na stanovištích ošetřených odstraněním dominanty. Výsledky ukazují na kladné mezidruhové vztahy, kde koexistující druh *D. cespitosa* byl facilitován dominantním druhem *C. elata*. Je tedy zřejmé, že došlo ke změně negativních mezidruhových vztahů na kladné mezidruhové vztahy podél gradientu stresu (tedy s rostoucím suchem) tak, jak SGH predikuje. Naopak, u dalších dvou druhů *Calamagrostis canescens* a *Carex. elongata* nedošlo ke změně mezidruhových vztahů mezi dominantou a koexistujícími druhy podél gradientu stresu. Mezi jedinci těchto dvou druhů a dominantním druhem *C. elata* zůstaly vzájemné mezidruhové vztahy negativní při všech úrovních intenzity stresu a nedošlo ke změně na vztahy kladné tak, jak předpokládá Bertness et Callaway (1994) ve své stres-gradient hypotéze. Poměrně nejednoznačné výsledky jsou získávány i ze světa. Fraser et Miletti (2008) ve svém experimentu zaznamenali změnu mezidruhových vztahů u 8 mokřadních druhů při změnách úrovně hladiny vody podobně tomu, jak stres-gradient hypotéza navrhuje. Také Li et al. (2015) zaznamenali silně kompetiční vztahy dvou testovaných mokřadních druhů na stanovištích plně saturovaných vodou, zatímco na suchých stanovištích se mezidruhové vztahy posunuly směrem k těm kladným. Shipley et al. (1991) testovali, jak přítomnost facilitátora ovlivňuje mezidruhové vztahy v mokřadních společenstvech. Na rozdíl od předešlých se jim však nepodařilo prokázat vliv gradientu úrovně vodní hladiny na mezidruhové vztahy vybraných mokřadních druhů rostlin (*Carex crinita*, *Acorus calamus* a *Typha angustifolia*). Výsledky jejich práce ukazují, že celková schopnost přežívání druhů klesá se stoupající intenzitou sucha bez ohledu na přítomnost či absenci facilitátora. Nicméně výsledky této práce mohly být ovlivněny nevhodně zvolenými parametry při zakládání experimentu, kde byly zvoleny poměrně malé rozestupy mezi jednotlivými koexistujícími jedinci a dominantou (10 cm na každou stranu). Takto zvolenými parametry byla dosažena relativně vysoká biomasa při všech testovaných režimech, která nedovolila statisticky prokázat možné rozdíly vzniklé působením jednotlivých režimů (Shipley et al. 1991). V neposlední řadě také Luo et al. (2010) prokázal SGH

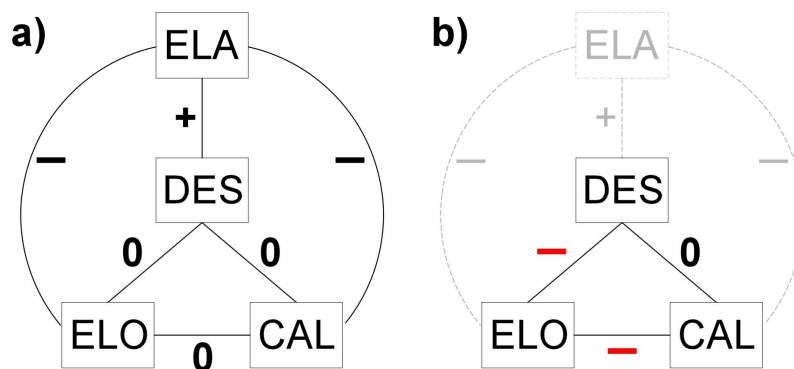
u dvou ze tří testovaných mokřadních rostlinných druhů. Jako důvod, proč nedošlo ke změně mezidruhových vztahů při zvyšování úrovně hladiny vody u všech testovaných druhů, autor uvádí, že nejvyšší úroveň hladiny vody (+40 cm) byla pro daný druh stále moc nízká a nebyl jí tedy dostatečně stresován. V tomto případě nebyl vytvořen dostatečný gradient stresu daného druhu a nemohla se tedy projevit změna mezidruhových vztahů tak, jak SGH predikuje (Luo et al. 2010). Toto potvrzuje, že SGH není obecně aplikovatelná, jak ve své práci uvádí Liancourt et al. (2005), Maestre et al. (2009), kteří poukázali na absenci facilitačních vztahů ve stresovém prostředí u druhů, které jsou tolerantní ke stresu (viz Box 1 výše). Je tedy pravděpodobné, že neprokázání SGH v této práci u druhu *C. elongata* může být způsobeno tím, že tento druh je v dospělosti poměrně tolerantní k vlhkostním podmínkám panujícím na stanovišti (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). Nicméně obdobně i druh *D. cespitosa* řadíme mezi druhy tolerantní ke stresu (Davy 1980) a přesto se u tohoto druhu potvrdily změny vztahů tak, jak předpovídá SGH.

### **5.3 Druhově specifické reakce a změny vztahů mezi koexistujícími druhy**

Reakce jednotlivých koexistujících druhů na testované režimy se zdají být druhově specifické. Přičemž jednotlivé koexistující druhy reagují odlišně jak na vodní režim a odstranění dominanty, tak i na jejich interakci. Samotný vodní režim prokazatelně ovlivnil úspěšnost jedinců druhu *Calamagrostis canescens* (Tab. č. 1, Obr. č. 10). Soukupová (1992) ve své práci zabývající se populační dynamikou tohoto druhu uvádí, že ideální prostředí pro tento druh je mokré až vlhké či mokré s občasným obdobím sucha. To je v souladu se zjištěním této práce, kde pro *C. canescens* byly zjištěny nejvyšší hodnoty při mokřém a kolísavém vodním režimu (Obr. č. 10). Tento druh také signifikantně reagoval na odstranění dominanty. Přičemž pokud byla dominanta odstraněna, danému druhu se dařilo vždy lépe (Tab. č. 2, Obr. č. 10). Na jedince druhu *Carex elongata* měl vodní režim signifikantní vliv pouze na výšku rostlin, biomasa a počet ramet jím ovlivněna nebyla (Tab. č. 1, Obr. č. 10). Jak ve své práci uvádí David (1978), tento druh je tolerantní ke stresu a na druhou stranu se jedná o slabšího kompetitora. Zřejmě proto tento rostlinný druh nereagoval na změny vodního režimu. Toto zjištění je také v souladu se závěry prací jiných autorů, např. Liancourt et al. (2005), Maestre et al. (2009) a Luo et al. (2010). Ale jako poměrně slabý kompetitor byla *C. elongata* ovlivněna zejména přítomností dominantního druhu *C. elata* a také interakcí vodního režimu a odstraněním dominanty (Tab. č. 2,3, Obr. č. 10). Stroh et Spencer-Vellacott (2015)

ve své práci upozornili na to, že *C. elongata* není příliš tolerantní k zastínění, proto může být její nižší úspěšnost v přítomnosti dominantního druhu vysvětlena omezením dostupnosti světla. Třetí zájmový druh, *Deschampsia cespitosa*, nebyl ovlivněn jednotlivými samotnými typy režimů, tedy ani vodním režimem, ani odstraněním dominanty (Tab. č. 1,2). Pro jedince druhu *D. cespitosa* byla rozhodující právě interakce testovaných režimů, která ovlivnila jejich jednotlivé vlastnosti (biomasy, počet ramet i výšku) zastupující úspěšnost rostlin (Tab. č. 3, Obr. č. 10). Podle studie, kterou provedl *Davy 1980*, je *D. cespitosa* velmi tolerantní a variabilní druh, který se dokáže vyrovnat s různými typy prostředí. Ale jak vyplývá ze získaných údajů, i přesto je tento druh ovlivněn změnami intenzity stresu spolu v interakci s odstraněním dominanty (Tab. č. 3, Obr. č. 10).

Získané výsledky naznačují, že po odstranění dominantního druhu *C. elata* došlo ke změně mezidruhových vztahů mezi druhy *C. elongata* a *D. cespitosa*. Přítomnost dominantního druhu *C. elata* pravděpodobně kompetičně omezovala v růstu jedince druhu *C. elongata*. V přítomnosti dominantního druhu museli jedinci druhu *C. elongata* investovat více energie do přežívání v panujících stresových podmínkách (např. navyšování délky kvůli kompetici o světlo, navyšování podzemní biomasy pro dosažení vody, investice do plodů), což omezovalo jejich kompetiční sílu. Jedinci druhu *D. cespitosa* těžili z prostorového omezení druhu *C. elongata* a jejího oslabení probíhající kompeticí s dominantou *C. elata*. Tím se mohli jedinci druhu *D. cespitosa*, kteří jsou tolerantní k různým stupňům zastínění (*Pearcy et Ward 1972*), rozšířit zejména na stanovištích s vyšší intenzitou stresu (na suchém vodním režimu, Obr. č. 10). Z Tab. č. 4 je patrné, že v přítomnosti dominantního druhu mezi druhy *C. elongata* a *D. cespitosa* neprobíhaly mezidruhové vztahy nijak intenzivně a tyto vztahy byly jen velmi slabé (Obr. č. 11). Po odstranění jedinců dominantního druhu *C. elata* již není druh *C. elongata* omezován v dosahování potřebné intenzity světla či prostorově limitován a rozšiřuje se i na stanovištích s větší intenzitou stresu. Následkem čehož dochází ke kompetičnímu potlačení druhu *D. cespitosa* i na suchých stanovištích (Tab. č. 5, Obr. č. 10). Po odstranění dominantního druhu došlo ke změně mezidruhových vztahů mezi *C. elongata* a *D. cespitosa* z původních velmi slabých na negativní, tedy kompetiční (Tab. č. 5, Obr. č. 11). Výsledky ukazují, že daná společenstva byla ovlivněna spíše vzájemnými interakcemi, než přímým vlivem abiotického stresu pocházejícím ze změn hladiny vody.



**Obr. č. 11:** Předpokládané mezidruhové vztahy na suchém vodním režimu mezi koexistujícími druhy *Deschampsia cespitosa* (DES), *Carex elongata* (ELO) a *Calamagrostis canescens* (CAL) a) v přítomnosti dominantního druhu *Carex elata* (ELA) b) po odstranění dominantního druhu *Carex elata*. vztahy: – negativní (kompetice), + kladné (facilitace), 0 neutrální; šedá barva – odstraněná dominantanta a její vlivy, červená barva – změna vztahů po odstranění dominantanty

#### 5.4 Význam SGH pro koexistenci druhů v mokřadních společenstvech

Silvertown et al. (1999) ukázali, že hydrologický gradient představuje základní selekční faktor diferencující druhové složení společenstev. Douda et al. (2012) ukázali v podmínkách mokřadní olšiny, kterou se snažil simulovat předkládaný experiment, nikovou diferenciaci druhů při změně hladiny přibližně o 20 cm. Předkládaný experiment ukázal, že spíše než přežívání rostlin v podmínkách různých hydrologických režimů (jejich fyziologická nika) je jejich úspěšnost ovlivněna vzájemnými interakcemi mezi druhy. Dominantní druh *C. elata* významně ovlivňoval jak samotnou úspěšnost jednotlivých druhů, tak i vzájemné interakce mezi koexistujícími druhy v závislosti na hydrologickém režimu. Koexistující druhy *C. canescens* a *D. cespitosa* byly vystaveny menšímu kompetičnímu tlaku ze strany jedinců druhu *C. elongata* v přítomnosti dominantního druhu *C. elata* při zvýšené intenzitě sucha. Dominantní druh *C. elata* měl také přímý facilitační účinek na jedince druhu *D. cespitosa*, jimž se ve stresovém prostředí dařilo lépe v přítomnosti *C. elata* než po jejím odstranění. Pro koexistenci druhů v mokřadních společenstvech má přítomnost dominantního druhu, ať už jako představitele kompetitora či facilitátora, podstatný vliv na výsledné společenstvo zejména při vyšší intenzitě stresu (Fraser et Miletta 2008, Luo et al. 2010). Přítomnost druhu *C. elata* umožnil rozšíření jedinců druhu *D. cespitosa* na suchém stanovišti, kde by jinak jejich abundance byla velmi nízká. Předkládaný experiment byl orientován zejména na úspěšnost dospělých jedinců, jejichž úspěšnost byla korelována s vybranými vlastnostmi, jež byly zaměřeny hlavně na růst rostlin. V přirozeném

prostředí je pro jedince důležitý nejen růst, ale i jejich reprodukce. V rámci experimentu byla získána i data o reprodukční úspěšnosti rostlin, která ovšem nejsou součástí této diplomové práce a budou analyzována zvlášť. Dalším faktorem, který má vliv na koexistenci druhů v mokřadních společenstvech, je úspěšnost semenáčků a možnost jejich šíření a uchycení v prostředí. Pro reprodukci a šíření v prostředí by mohl vzrůst význam facilitátora. Ten by, např. díky jeho velikosti, vytvořil stanoviště (tzv. bulvy) i v místech, kde je hladina vody trvale nad terénem a umožnil tak menším druhům uchycení semen a růst tam, kde by se menší druhy nebyly schopny samy uchytit.

## 6. ZÁVĚR

"*Stress-gradient*" hypotéza (SGH) predikuje změnu mezidruhových vztahů podél gradientu stresu. SGH poukazuje na to, že vývoj rostlinných společenstev na stanovištích s relativně nízkou intenzitou stresu je ovlivňován a formován negativními (kompetičními) vztahy panujícími mezi interagujícími druhy. Při rostoucí intenzitě stresu pak hypotéza předpokládá změnu negativních mezidruhových vztahů na kladné (facilitační), pod kterými se daná společenstva strukturují. V silně stresových podmínkách je důležitá přítomnost jedince (facilitátora), který by nepříznivé podmínky vyrovnával či zlepšoval a usnadňoval tak vývoj a růst ostatním koexistujícím jedincům, např. zlepšením mikrostanovištních podmínek snížením výparu vody ve svém podrostu či ochranou před povětrnostními vlivy.

Tato diplomová práce testuje předpoklady, které SGH stanovuje, v experimentálním mokřadním společenstvu s vybranými mokřadními druhy (facilitátor/kompetitor: *Carex elata*; koexistující druhy: *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*). Pro ověření, zda se budou měnit mezidruhové vztahy mezi interagujícími druhy (tj. míra kompetice a facilitace) podél gradientu hladiny vody, byl realizován 5-ti letý experiment probíhající v experimentální zahradě. Gradient hladiny vody byl simulován třemi typy vodního režimu - mokřým, kolísavým a suchým. Pro ověření významu facilitátora/kompetitora pro koexistující druhy byl po 2 letech z poloviny experimentálních společenstev odstraněn dominantní druh *C. elata* a ta se dále vyvíjela bez jeho vlivu. Získané výsledky a jejich statistická analýza prokázala platnost SGH pouze u druhu *D. cespitosa*, kde došlo ke změně mezidruhových vztahů od kompetičních k facilitačním podél gradientu hladiny vody. U zbylých dvou druhů se SGH nepotvrdila. Tyto výsledky nekorespondují s předpoklady této práce ani s obecnými předpoklady SGH. Výsledky ukazují na specifičnost jednotlivých interagujících druhů, která zapříčiňuje odlišné reakce druhů na stejnou intenzitu působícího stresu. Experiment prokázal změnu mezidruhových vztahů mezi koexistujícími druhy v reakci na odstranění facilitátora. Na stanovištích vyvíjejících se pod vlivem facilitátora nebyly prokázány významné mezidruhové vztahy mezi koexistujícími druhy. Na stanovištích, kde byl facilitátor odstraněn, se mezi koexistujícími druhy prokázal signifikantní negativní vztah. To naznačuje, že je koexistence druhů v mokřadních ekosystémech pozitivně ovlivněna přítomností dominantního druhu. Díky adaptacím mokřadních druhů rostlin na toto prostředí, které je specifické zejména výškou podzemní vody a jejím kolísání, nelze obecně predikovat, zda bude dominantní druh fungovat jako facilitátor či kompetitor.



Výsledné mezidruhové interakce v mokřadních společenstvech jsou ovlivněny kompromisem (tzv. „trade-off“) mezi kompetičními vlastnostmi druhů a tolerancí ke stresu. Výsledky této diplomové práce ukazují, že hydrologický režim ovlivňuje kompetiční schopnosti rostlin. Na stresovém, suchém, stanovišti došlo v přítomnosti dominantního druhu ke snížení intenzity kompetice mezi koexistujícími druhy. To umožňuje méně kompetičně zdatným druhům vyhnout se lokální extinkci a může přispět ke zvýšení druhové diverzity stanoviště.

Informace získávané při studiu mokřadních typů ekosystému jsou nejednotné a ukazují na nemožnost obecné aplikace SGH pro predikci formování mokřadních společenstvech. Získávání více informací o významu facilitace pro mokřadní ekosystémy a o fungování těchto společenstev může přispět k objasnění obecných principů a zpřesnění formulace SGH pro mokřadní biotopy. Rostlinná společenstva jsou a budou ovlivňována změnami klimatu. Zjištění posledních let ukazují, že facilitace by mohla být mechanismem, který bude fungovat ve prospěch udržení biodiverzity společenstev a má potenciál vyrovnávat probíhající klimatické změny (*Brooker 2006, Anthelme et al. 2014, Michalet et Pugnaire 2016*). Mokřadní společenstva byla navíc v minulosti často záměrně degradována a vysušována. Objasnění významu facilitace může přispět i k větší úspěšnosti při obnově druhových společenstev a udržení jejich diverzity při zakládání nových či revitalizaci stávajících mokřadních ekosystémů.

## 7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

**ANTHELME F, CAVIERES L.A. et DANGLES O., 2014:** Facilitation among plant in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Sciences* 5

**BATES D., MAECHLER M., BOLKER B. et WALKER S., 2014:** lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4, version 1.1-10. Online: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> (citováno 9.2.2016)

**BAUMEISTER D. et CALLAWAY R. M., 2006:** Facilitative effects of *Pinus flesilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. *Ecology* 87: 1816-1830

**BERTNESS M. D. et EWANCHUK P. J., 2002:** Latitudinal and climate driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132: 392-401

**BERTNESS M. D. et YEH S. M., 1994:** Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology* 75: 2416-2429

**BERTNESS M. D. et CALLAWAY R. M., 1994:** Positive interaction in communities. *Trends in Ecology&Evolution* 9: 191-193

**BERTNESS M. D. et HACKER S. D., 1994:** Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* 144:363-372

**BORNETTE G., AMOROS C., PIEGAY H., TACHET J. et HEIN T., 1998:** Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation* 85: 35-45.

**BRATHEN K. A. et LORTIE C., 2016:** A portfolio effect of shrub canopy height on species richness in both stressful and competitive environments. *Functional Ecology* 30: 60-69

**BRINKSON M. M., 1993:** Changes in the functioning of wetlands along environmental gradient. *Wetlands* 13: 65-74

**BROOKER R. W., 2006:** Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284

**BROOKER R. W. et CALLAGHAN T. V., 1998:** The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207

**BROOKER R. W. et CALLAWAY R. M., 2009:** Facilitation in the conceptual melting pot. *Journal of Ecology* 97: 18-34

**BROOKER R. W., MAESTRE F. T., CALLAWAY R. M., LORTIE CH. L., CAVIERES L. A., KUNSTLER G., LIANCOURT P., TIELBÖRGER K., TRAVIS J. M. J., ANTHELME F., ARMAS C. COLL L., CORCKET E., DELZON S., FOREY E., KIKVIDZE Z., OLOFSSON J., PUGNAIRE F., QUIROZ C., SACCONI P., SCHIFFERS K., SEIFAN M., TOUZARD B. et MICHALET R., 2008:** Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34

**BŘEZINA S., KOUBEK T., MÜNSBERGOVÁ Z. et HERBEN T., 2006:** Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigejos* ramets under field conditions. *Flora* 201: 461-467.

**CALLAWAY R. M., 2007:** Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecht: 413 s.

**CALLAWAY R. M., BROOKER R. W., CHOLER P., KIKVIDZE Z., LORTIE C., MICHALET R., PAOLINI L., PUGNAIRE F. I., NEWINGHAM B., ASCHEHOUG E. T., ARMAS C., KIKODZE D et COOK B. J., 2002:** Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844- 848

**CALLAWAY R. M. et WALKER L. R., 1997:** Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965

**CASANOVA M. T. et BROCK M. A., 2000:** How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities. *Plant Ecology* 147: 237-250

**CLEMENTS F. E., 1916:** Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington DC: 658 s.

**COX R. M. et HUTCHINSON T. C., 1979:** Metal co-tolerances in the grass *Deschampsia caespitosa*. *Nature*: 279: 231-233

**DAVID R. W., 1978:** The distribution *Carex elongata* L. in the British Isles. *Watsonia* 12: 158-160

**DAVY A. J., 1980:** Biological flora of the British isles. *Journal of Ecology* 68: 1075-1096

**DAVY A. J. et TAYLOR K., 1975:** Seasonal changes in the inorganic nutrient concentrations in *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. in relation to its tolerance of contrasting soils in the Chiltern Hills. *Journal of Ecology* 63: 27-39

**DE STEVEN D. et TONER M. M., 2004:** Vegetation of upper coast alpine depression wetlands: environmental templates and wetland dynamics within a landscape Framework. *Wetlands* 24: 23-42

**DOSTÁL J., 1989:** *Nová Květena ČSSR*, vol. 2. Academia, Praha: 1 563 s.

**DOUDA J., 2008:** Formalized classification of the vegetation of alder carr and floodplain forests in the Czech Republic. *Preslia* 80: 199-224

**DOUDA J., DOUDOVÁ-KOCHÁNSKOVÁ J., BOUBLÍK K. et DRAŠNAROVÁ A., 2012:** Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis, *Oecologia* 169: 523-534

**DOUDA J., BOUBLÍK K., SLEZÁK M., BIURRUN I., NOCIAR J., HAVRDOVÁ A., DOUDOVÁ J., AČÍČ S., BRISSE H., BRUNET J., CHYTRÝ M., CLAESSENS H., CSIKY J., DIDUKH Y., DIMOPOULOS P., DULLINGER S., FITZPATRICK Ú., GUISAN A., HORCHLER P. J., HRIVNÁK R., JANDT U., KAČKI Z., KEVEY B., LANDUCCI F., LECOMTE H., LENOIR J., PAAL J., PATERNOSTER D., PAULI H., PIELECH R., RODWELL J. S., ROELANDT B., SVENNING J., ŠIBÍK J., ŠILC U., ŠKVORC Ž., TSIRIPIDIS I., T TZONEV R. T., WOHLGEMUTH T. et ZIMMERMANN N. E., 2016:** Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs. *Applied Vegetation Science* 1: 147-163

**FRASER H. L. et MILETTI T. E., 2008:** Effect of minor water depth treatments on competitive effect and response of eight wetland plants. *Plant Ecology* 195:33-43

**GREENLEE J. et CALLAWAY R. M., 1996:** Effect of abiotic stress on the relative importance of interference and facilitation. *American Naturalist* 148: 386-396

**GRIME J. P., 2001:** *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester: 417 s.

**HE Q., BERTNESS M. D. et ALTIERI A. H., 2013:** Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16:695-706

**HENDRICH S M., OBERWINKLER F., BEGEROW D. et BAUER R., 2004:** *Carex*, subgenus (Cyperaceae) – A phylogenetic approach using ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 246: 89–107.

**HOLMGREN M. et SCHEFFER M., 2010:** Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revised. *Journal of Ecology* 98: 1269-1275

**HOLMGREN M., SCHEFFER M. et HUSTON M. A., 1997:** The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975

**HOTHORM T., BRETZ F. et WESTFALL P. 2008:** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50: 346-363

**KÖRNER C. 2003:** Limitation and stress-always or never? *Journal of Vegetation Science* 14: 141-143

**KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J. JUN., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. et ŠTĚPÁNEK J., 2002:** Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha: 927 s.

**LECK M. A. et SCHÜTZ W., 2005:** Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 95-133

**LI F., YANG G., XIE Y., CHEN X. DENG Z. et HU J., 2015:** Competition between two wetland macrophytes under different levels of sediment saturation. *Journal of Limnology* 74: 623-630

**LIANCOURT P., CALLAWAY R. M. et MICHALET R., 2005:** Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618

**LOCKTON A. J., 2010:** Species account: *Carex Elongata*. Botanical Society of the British Isles. Online: <http://sppaccounts.bsbi.org.uk/content/carex-elongata-0> (citováno 4.8.2015)

**LOGOFET D. O., ULANOVA N. G., KLOCHKOVA I. N. et DEMIDOVA A. N., 2006:** Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model

results in a non-lasic formulation. *Ecological Modeling* 192: 95-106.

**LUDWIG F., DE KROON H., BERENDSE F. et PRINS H. H. T., 2004:** The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology* 170: 93-105

**LUO W., XIE Y., CHEN X., LI F. et QIN X., 2010:** Competition and Facilitation in Three Marsh Plants in Response to a Water-Level Gradient. *Wetlands* 30:525-530

**MAESTRE F. T, CALLAWAY R. M, VALLADARES F. et LORTIE C. J., 2009:** Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205

**MAESTRE F. T, BAUTISTA S. et CORTINA J., 2003:** Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean grasslands. *Ecology* 83: 3186-3197

**MAESTRE F. T. et CORTINA J., 2004:** Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B Supplement* 271: 331-333

**MAESTRE F. T, VALLADARES F. et REYNOLDS J. F., 2005:** Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757

**MEHES-SMITH M. et NKONGOLO K. K., 2015:** Physiological and Cytological Response of *Deschampsia cespitosa* and *Populus tremuloides* to Soil Metal Contamination. *Water Air Soil Pollut* 226: 125

**MICHALET R., BROOKER R. W., CAVIERES L. A., KIKVIDZE Z., LORTIE C. J., PUGNAIRE F. I., VALIENTE-BANUET A. et CALLAWAY R. M., 2006:** Do biotic interactions shape both side of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773

**MICHALET R. et PUGNAIRE F. I., 2016:** Facilitation in communities: underlying mechanisms. community and ecosystem implications. *Functional Ecology* 30: 3-9

**MORRIS W. F. et WOOD D. M., 1989:** The role of lupine in succession on Mount St. Helens: Facilitation or inhibition? *Ecology* 70: 697-703

**PEARCY R. W. et WARD R. T., 1972:** Phenology and growth of Rocky Mountain populations of *Deschampsia caespitosa* at three elevation in Colorado. *Ecology* 53: 1171-1178

**PENNINGS S. C., GRANT M. et Bertness M. D., 2005:** Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology* 93: 159-167

**PENNINGS S. C., SELING E. R., HOUSER L. T. et BERTNESS A. M., 2003:** Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology* 84: 1527-1538

**R CORE TEAM 2015:** A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: 3 475 s.

**RAHMAN M. S., 1976:** A comparison of the ecology of *Deschampsia caespitosa* and *Dactylis glomerata* in relation to the water factor, I. Studies in field condition. *Journal of Ecology* 68: 479-491

**RAHMAN M. S. et RUTTER A. J., 1980:** A comparison of the ecology of *Deschampsia caespitosa* and *Dactylis glomerata* in relation to the water factor, II. Controlled experiments in glasshouse conditions. *Journal of Ecology* 68: 479-491

**RIETKERK M. et VAN DE KOPPEL J., 2008:** Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 168-175.

**SHIPLEY B., KEDDY P. A. et LEFKOVITCH L. P., 1991:** Mechanism producing plant zonation along a water depth gradient: a comparison with the exposure gradient. *Canadian Journal of Botany* 69: 1420-1424

**SCHÜTZ W., 1997a:** Are germination strategies important for the ability of cespitose wetland sedges (*Carex*) to grow in forests? *Canadian Journal of Botany* 75: 1692-1699

**SCHÜTZ W., 1997b:** Primary dormancy and annual dormancy cycles in seeds of six temperate wetlands sedges. *Aquatic Botany* 59: 75-85

**SCHÜTZ W. et RAVE G., 1999:** The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. *Plant Ecology* 144:215-230

**SCHÜTZ W., 2000:** Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics 3: 67–89.

**SILVERTOWN J., DODD M. E. GOWING D. J. G. et MOUNTFORD J. O., 1999:** Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities, Nature Publishing Group 400: 61-63

**SOUKUPOVÁ L., 1992:** *Calamagrostis canescens*: population biology of clonal grass invading wetlands. OIKOS 63: 395-401

**STHULTZ C. M., GEHRING C. A. et WHITHAM T. G., 2007:** Shifts from competition to facilitation between a fundamental tree and pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. New Phytol 173: 135-145

**STROH P. A. et SPENCER-VELLACOTT P., 2015:** *Carex elongata* L.. Species account. Botanical Society of Britain & Ireland

**ŠIFTOVÁ K., 2012:** Růst a koexistence mokřadních druhů v experimentálních podmínkách. Nepublikováno. Dep.: Česká zemědělská univerzita v Praze - Fakulta životního prostředí, Praha: 55 s.

**TANNEBERGE F., TEGETMEYER C., DYLAWEWSKI M., FLADE M. et JOOSTEN H., 2009:** Commercially cut reed as a new and sustainable habitat for the globally threatened Aquatic Warbler. Biodiversity Conservation 18: 1475–1489.

**ULANOVA N. G., DEMIDOVA A. N., BELOVA I. N. et LOGOFET D. O., 2010:** The structure and dynamics of woodreed *Calamagrostis canescens* population: a modeling approach. ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ 1: 30-40

**VAN ECK W. H. J. M., VAN DE STEEG H. M., BLOOM C. W. P. M. et DE KROON H., 2004:** Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. Oikos 107: 393-405

**VISSER E. J. W., BÖGEMANN G. M., VAN DE STEEG H. M., PIERIK R. et BLOM C. W. P. M., 2000:** Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. New Phytol 148: 93-103

**WETZEL P.R. et VAN DER VALK A. G., 1998:** Effects of nutrient and soil moisture on competition between *Carex stricta*, *Phalaris arundinacea* and *Typha latifolia*. Plant Ecology 138: 179–190



**WICKHAM H. 2009:** ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag  
New York

**WILLBY N. J., PULFORD I. D. et FLOWERS T. H., 2001:** Tissue nutrient signatures predict herbaceous-wetland community responses to nutrient availability. *New Phytologist* 152: 463–481