

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Ovlivňují funkční vlastnosti rostlin
jejich mezidruhovou kompetici?**

Bakalářská práce

Nora Tomsová

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2016

Tomsová, N. (2016): Ovlivňují funkční vlastnosti rostlin jejich mezidruhovou kompetici? [Is there any effect of differences in traits on interspecific competition?. Bc. Thesis, in Czech.] – 46 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The effect of differences in traits on interspecific competition was investigated in a greenhouse experiment with eighteen species belonging to three functional groups. Vegetation plant height, SLA (*Specific leaf area*) and LDMC (*Leaf dry-matter content*) were measured for all the species. Differences in traits were compared with biodiversity effects in two species mixtures of the experimental species (additive partitioning of the net effect into complementarity effect and selection effect. The size of selection effect was positively correlated with difference in height, and complementarity with differences in LDMC (*Leaf dry-matter content*).

Prohlášení

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

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

V Českých Budějovicích dne 22. 04. 2016

Nora Tomsová

Poděkování

☺ V první řadě velmi děkuji svému školiteli Šuspovi za jeho trpělivost, ochotu, cenné rady, čas, podporu, vstřícné vysvětlení veškeré problematiky a skvělý přístup, který mě dokáže motivovat.

☼ Dále také děkuji Áje Vítové za pomoc s uskutečněním experimentu a rady, Julce Jandové za pomoc s úpravou listů a hlavně Pavlovi Fibichovi za výpočty v programu R.

♥ Hlavní poděkování patří celé mé rodině, mamince, tatínkovi, svému bratrovi Pěťovi za jejich finanční podporu, kteří mi umožnili studovat tuto univerzitu, psychickou podporu při psaní této práce a hlavně za zalévání mého pokusu ve skleníku při mém měsíčním pobytu na Papui Nové Guineji a za pomoc při sběru obrovského množství dat.

Obsah:

1	Úvod.....	1
1.1	Druhová diverzita a fungování ekosystému.....	1
1.2	Funkční vlastnosti rostlin.....	6
1.3	Funkční diverzita a koexistence.....	8
2	Cíle práce.....	10
3	Metody	11
3.1	Pilotní pokus	11
3.2	Skleníkový pokus.....	13
3.3	Sběr dat	15
3.4	Zpracování dat	16
4	Výsledky.....	19
4.1	Závislost selektivity na výšce	20
4.2	Závislost čistého biodiverzitního efektu na LDMC (<i>Leaf dry-matter content</i>)	22
5	Diskuze.....	26
5.1	Závislost selektivity na výšce	27
5.2	Závislost čistého biodiverzitního efektu na LDMC (<i>Leaf dry-matter content</i>)	28
6	Závěr.....	30
7	Literatura	31
8	Přílohy	34

1 Úvod

V dnešní době jsou v ekologii rostlinných společenstev dva doposud částečně oddělené směry výzkumu zaměřené na studium diverzity. Jedním z nich jsou biodiverzitní experimenty, které studují, jak se mění fungování společenstva, často jen produkce biomasy, s diverzitou vyšetřovaných druhů rostlin. Dalším je studium koexistence druhů rostlin ve společenstvu, která se zabývá mimo jiné otázkou, jak rozdílnost druhů rostlin ovlivňuje jejich schopnost koexistovat, tedy jak jsou druhy rostlin schopny minimalizovat mezidruhovou komplementaritu.

1.1 Druhá diverzita a fungování ekosystému

Jak je všeobecně známo, poslední dobou v důsledku klimatických změn spojených s vlivem lidstva roste ztráta celosvětové diverzity. Toto velmi diskutované téma je hlavním problémem nejen ekologů, ale i široké veřejnosti (Lepš, 2013). Ekologové pro diverzitu používají různé názvy, jako biodiverzita, druhová diverzita, ekologická diverzita, rozmanitost, biodiverzita a komplexnost, takže je někdy obtížné určit, kdy jsou rozdílné názvy považovány za synonyma, a kdy označují různé aspekty diverzity (Lepš, 2013). Nový příval ekologických výzkumů o diverzitě a fungování ekosystému přinesl mnoho rozruchu a otázek na téma skutečného dopadu ztráty diverzity a její důsledky na fungování ekosystémů jak z ekologického tak z ekonomického hlediska (Srivastava & Vellend, 2005).

Biodiverzita není jen počet druhů vyskytujících se v určitém prostoru, ale tento termín zahrnuje i další charakteristiky společenstev, především relativní zastoupení jednotlivých druhů; můžeme rozlišit společenstva s rovnoměrným zastoupením druhů a společenstva, kde dominuje pár silných jedinců, tedy dominantních jedinců. V neposlední řadě je potom funkční diverzita (Lepš, 2013), probíraná níže.

Ekosystém je označení pro všechny biologické jednotky v biologickém společenstvu, kde se odehrávají důležité procesy, a tedy tok energie a hmoty, které jsou propojeny s abiotickým prostředím (Townsend et al., 2010). Fungování ekosystému je velmi složitý pojem, který není snadné popsat. Jeho funkce je velmi často spojována s lidskými nároky. Ekosystémové služby mají vliv na život lidí, jsou to tedy přínosy, které lidé získávají z ekosystému. Ekosystémový přístup zahrnuje lidi do ekosystémových funkcí. Z tohoto důvodu mezi ekosystémy a lidmi vždy existovaly vzájemné vazby (Daily, 1997). Ekologové se snaží už po desetiletí definovat fungování ekosystému. Naeem et al. (1999) definoval fungování ekosystému jednoduše jako systém vykazující aktivitu, ovšem autoři Pacala & Kinzig (2002) definovali fungování ekosystému více do hloubky. Rozlišili tři třídy, první definuje zásoby energie a zdrojů, druhá tok energie a koloběh látek a třetí definuje stabilitu vazeb nebo zásob v průběhu času (Srivastava & Vellend, 2005). Ekologická stabilita je definovaná jako schopnost zůstat v rovnováze, když ekosystém čelí narušení, a po jeho ukončení se vrátit se do počátečního stavu (Lepš, 2013).

Nejvíce používaným kritériem pro fungování ekosystému je produktivita. Produktivita se často měří jako nadzemní sklizená biomasa, která se dá snadno měřit a v experimentech představuje rozumnou charakteristiku často korelovanou s dalšími funkčními vlastnostmi (Lepš, 2013). Je však třeba si uvědomit, že nadzemní biomasa není produktivitou, ale je její náhražkou, která rozumně funguje v travinných ekosystémech, kde většina biomasy na zimu odumře a pak je biomasa na vrcholu sezóny rozumnou charakteristikou (nefungovala by ale vůbec v lese). Produktivita se také váže k prostředí a druhové diverzitě (Zobel & Pärtel, 2008).

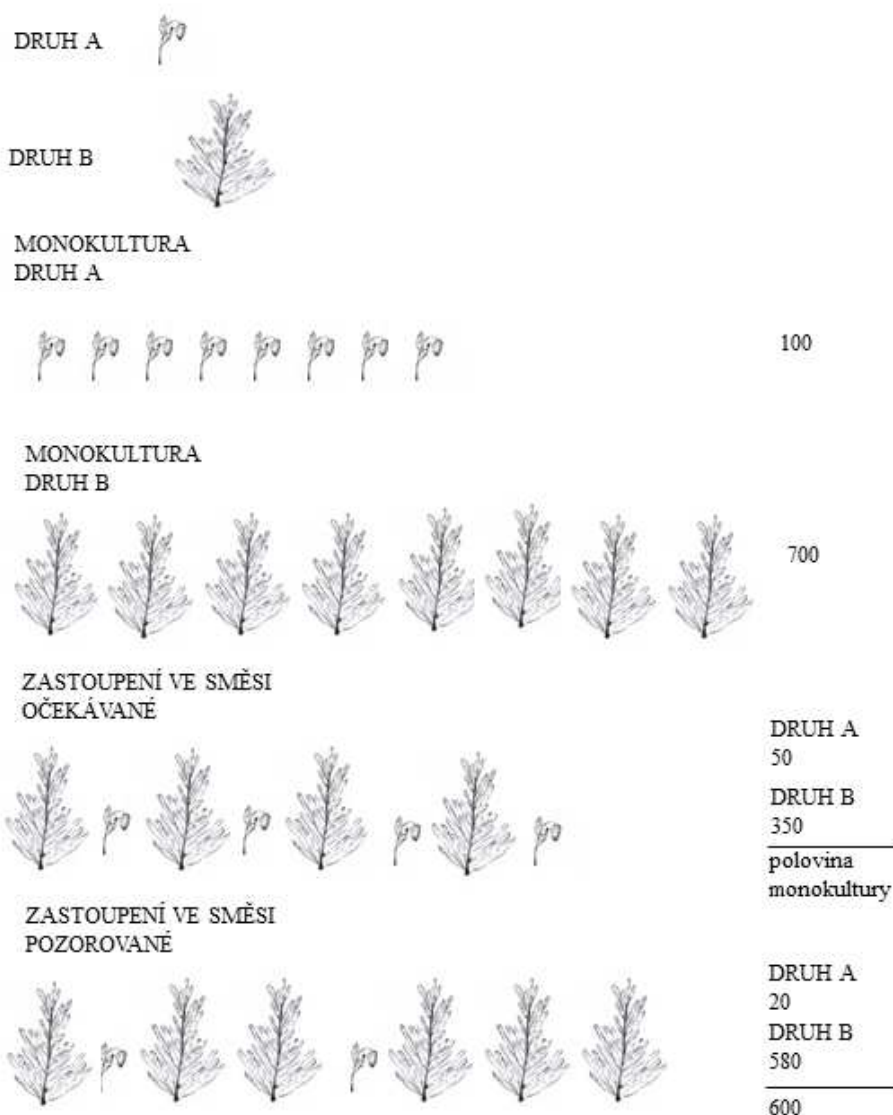
Podle Schmida (2002) existují dva základní způsoby jak studovat vztah mezi diverzitou a fungováním ekosystému. Nejdříve je nutné zmínit, že vztah mezi diverzitou a fungováním ekosystému je komplexní (Lepš, 2013). Za prvé, přírodní ekosystémy, kde diverzita je závislá proměnná (Lepš, 2013), mohou být studovány zkoumáním vztahu diverzity a fungování ekosystému, v tomto vztahu jsou společným faktorem ovlivňujícím diverzitu a fungování ekosystému přírodní podmínky v biotopu (Lepš, 2004). Za druhé, biodiverzitní pokusy, kde diverzita je nezávislá (a manipulovaná) proměnná (Lepš, 2013); druhy, které budou tvořit společenstvo, jsou většinou vybírány náhodně (nebo jde o omezený

náhodný výběr), což je výhodné z hlediska statistického zpracování, ale složení společenstev neodpovídá reálným ekosystémům (Lepš, 2004).

Tyto dva způsoby, probírané v předchozím odstavci, o studiu diverzity a fungování ekosystému se v praxi uplatňují na reálných experimentech. Doposud největším biodiverzitním pokusem (v angličtině se vžil název BEF experiment – ve smyslu *Biodiversity Ecosystem Functioning*) je experiment Jena z Německa. Experiment Jena je experiment s manipulovanou diverzitou. Tento experiment má za úkol vysévat směsi druhů rostlin a zjišťuje, jaké bude fungování společenstva charakterizované produktivitou, určuje tedy selektivitu a komplementaritu (v závislosti na složení, tedy i na druhové diverzitě). Teorie předpokládá, že čím více druhů bude v experimentu vyseto, tím bude lepší využití zdrojů (Roscher et al., 2005). Na opak v přírodních ekosystémech bez manipulované diverzity je přírodní prostředí charakterizováno biomasou (jako nepřímou charakteristikou produktivity) a studujeme, jak na tuto biomasu odpovídá druhová bohatost. Kolik druhů žije v přírodním ekosystému, závisí na tom, kde který druh dokáže v tomto ekosystému žít. *Humped – back* model, byl poprvé navržen autorem, Grime (1979), a řeší vztah mezi diverzitou a produktivitou prostředí. Tento model můžeme aplikovat na mnoho typů vegetace. Výsledky *humped - back* modelu (Grime 1979) například v mediteránních trávnicích ukazují zvýšení diverzity zároveň s produktivitou (vzestupná část křivky) při nízkých hodnotách produktivity. Nejčastějším vysvětlením sestupné části křivky, kde druhová diverzita klesá za vysoké produktivity přirozených a polopřirozených mediteránních trávníků, je vliv kompetičního vyloučení při vysokých hodnotách produktivity. Vysoká úživnost prostředí často způsobuje ztrátu „oligotrofních druhů“ (tedy druhů málo produktivních, přizpůsobených nízké hladině živin, ale neschopných obstát v kompetici o světlo) kvůli silné dominanci pár vysoce produktivních druhů (Lepš, 2013).

Některé biodiverzitní pokusy ukazují pozitivní závislost mezi diverzitou a produktivitou. Nejdříve danou problematiku vysvětlím na dvou - druhovém experimentu (obrázek 1 a obrázek 2). Pokud je hodnota druhové diverzity rovna jedné, jedná se o monokulturu druhu (A nebo B). Pokud je hodnota druhové diverzity je rovno dvěma, je výsledkem směs druhu A a druhu B (Lepš, 2013).

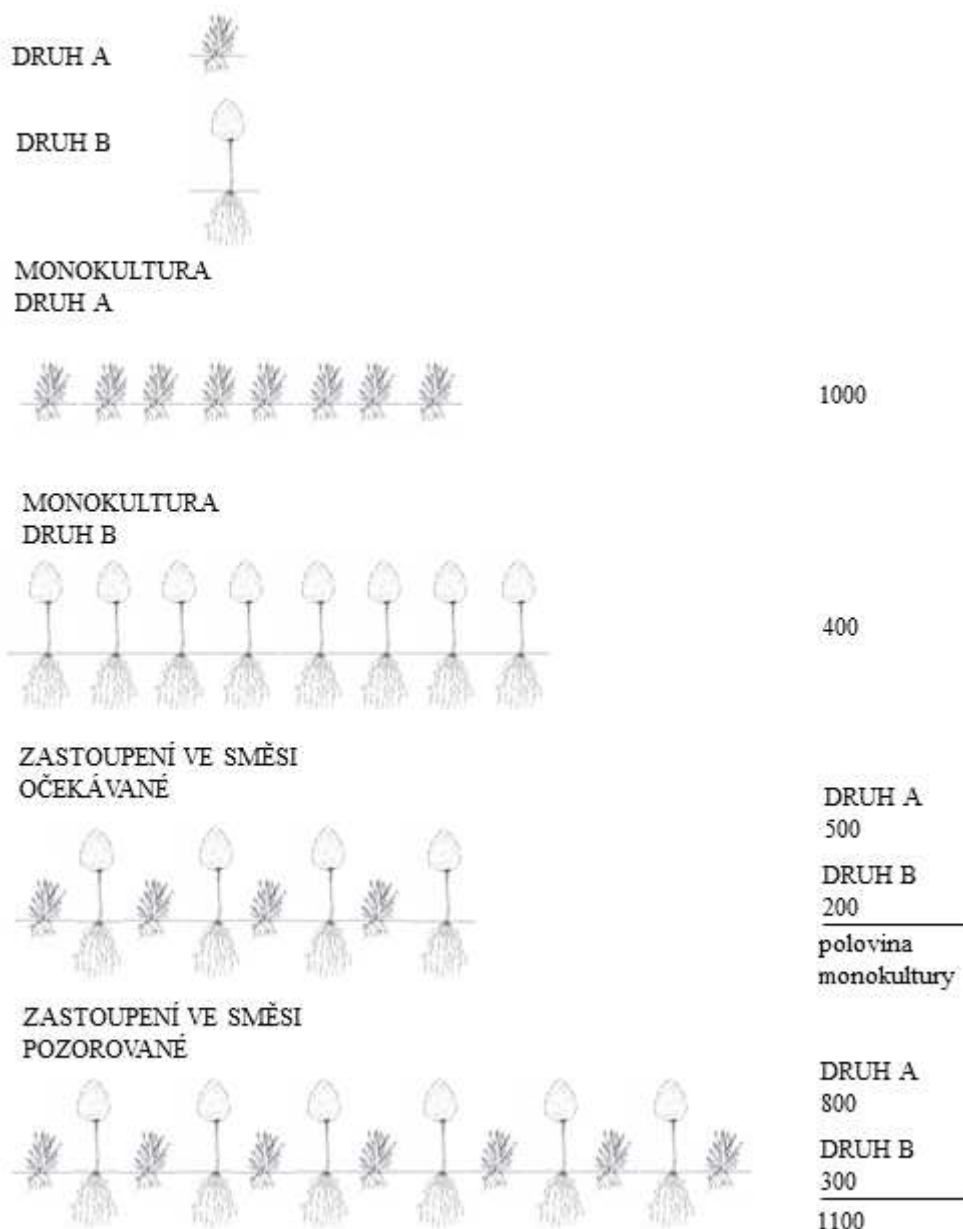
SELEKTIVITA



Obrázek 1: Druhy v monokulturách a směsích znázorňující selektivitu (autor obrázku Nora Tomsová). Biomasa je udána v arbitrárních jednotkách.

Na obrázku 1 jsou pro vysvětlení selektivity užity dva druhy. Druhy A se řadí mezi málo produkční, kompetičně slabé jednoletky, druh B má vysokou produktivitu. Předpokládáme, že druh B převládne ve směsi, tedy bude mít vyšší produktivitu než druh A, produktivita směsi je tedy určována především tímto druhem (pozitivní korelace – druh B má vyšší biomasu v zastoupení pozorovaném, než očekávaném). Díky tomu je produktivita směsi vyšší než průměr produktivit monokultur, ale produktivita směsi nedosahuje produktivity nejlepší monokultury.

KOMPLEMENTARITA



Obrázek 2: Druhy v monokulturách a směsích znázorňující komplementaritu, (autor obrázku Nora Tomsová). Biomasa je udána v arbitrárních jednotkách.

Na obrázku 2 je také znázorněna komplementarita dvou druhů. Druh A je vysoký a hluboce kořenící druh. Druh B je druh tolerantní ke stínu a je mělce kořenící. Pro tyto druhy je důležité, že jsou schopny komplementárně využívat zdroje (a to povede k jejich koexistenci – vyšší biomasa obou druhů ve směsi u pozorovaného zastoupení). Celková biomasa pak může být vyšší než biomasa nejlepší monokultury (Lepš, 2013).

V biodiverzitních experimentech, kde je druhová bohatost manipulována (určována výsevem), bývá zvykem užívat metodu aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001), která rozděluje čistý biodiverzitní efekt, tedy net effect, (na produktivitu) na selektivitu, efekt selektivity, a komplementaritu, efekt komplementarity. Pozitivní čistý biodiverzitní efekt říká, že směsi jsou výkonější v produktivitě, než monokultury, v podstatě srovnává produktivitu směsi s průměrem monokultur. Ovlivnění produktivity společenstva se skládá ze dvou procesů, a to komplementarity a selektivity. Komplementarita odpovídá v podstatě diferenciaci ekologických nik, různé druhy jsou limitovány různými zdroji nebo různým využitím zdrojů, proto jsou směsi schopny tyto zdroje lépe využívat než monokultury. U komplementarity má každý druh v průměru více, než odpovídá v podílu jeho směsi (toho potom využívá vzorec pro výpočet, viz rovnice 1, Metody, Zpracování dat). Je nutné také zmínit problematiku rostlin z čeledi bobovitých (*Fabaceae*), které žijí v symbióze s hlízkovitými bakteriemi a jsou schopné vázat vzdušný dusík. Zvýšení dusíku v půdě je důsledkem přítomnosti rostlin z této čeledi a také vede ke zvýšení produktivity dalších druhů rostlin – tento efekt by se ve výpočtu podle Loreau & Hector (2001) jevil jako komplementarita (Lepš, 2013), proto jsem uvedené druhy ze svého experimentu vyloučila. Selektivita je efekt, který je založen na dominanci druhů s určitými funkčními vlastnostmi druhů, v praxi to znamená, že ve směsi převládne druh s vyšší produktivitou monokultury; toho opět využívá metoda (Loreau & Hector, 2001), a měří tedy efekt selektivity pomocí kovariance mezi biomasou v monokultuře a ve směsi.

1.2 Funkční vlastnosti rostlin

V posledních dvaceti letech se potvrdilo, že nejen druhová diverzita ovlivňuje fungování ekosystému, ale i funkční vlastnosti druhů rostlin (Hooper et al, 2005). Funkční vlastnosti druhů rostlin jsou morfologické, fyziologické vlastnosti a další charakteristiky životní strategie rostliny, které ovlivňují jejich fitness, tedy biologickou zdatnost, a schopnost si vzájemně konkurovat (Violle et al., 2007). Funkční vlastnosti druhů jsou silnými determinanty pro fungování ekosystému (Díaz & Cabido, 2001). Obdobně, funkční složení ekosystému hraje hlavní roli ve vysvětlení vztahu mezi diverzitou a fungováním ekosystému (Díaz et al., 2006).

Za důležité funkční znaky rostlin se dnes považují především: SLA (*Specific leaf area*), výška rostliny a váha semen. Tyto funkční vlastnosti rostlin charakterizují růst rostliny, využití zdrojů, kompetiční schopnost a kapacitu sexuální regenerace (Garnier et al., 2016). Pro můj skleníkový pokus jsem z těchto hlavních funkčních vlastností rostlin vybrala dvě funkční vlastnosti rostlin: SLA (*Specific leaf area*) a výšku rostliny. Váhu semen jsem nevybrala z důvodu krátkodobého experimentu. Další funkční znaky rostlin pro skleníkový pokus jsou LDMC (*Leaf dry – matter content*) a rozdělení osmnácti druhů rostlin do tří charakteristických skupin. Výška rostliny, řazena do funkčních vlastností celé rostliny, charakterizuje růstovou formu rostliny, tedy rozdělení na tři charakteristické skupiny rostlin ve skleníkovém pokusu a postavení rostliny ve vertikálním gradientu světla vegetace. SLA (*Specific leaf area*) a LDMC (*Leaf dry – matter content*) jsou řazeny do funkčních vlastností listu rostliny. Obecně platí, že rostliny vyskytující se v místech, která jsou bohatá na živiny, mají vyšší SLA (*Specific leaf area*) než rostliny z oblastí, které jsou chudé na živiny. Čím mají listy nižší SLA (*Specific leaf area*), tím jsou tenčí, mají účinnější fotosyntézu a nejsou rezistentní vůči suchu. Naopak listy s vyšší SLA (*Specific leaf area*) nemají tak účinnou fotosyntézu a jsou více rezistentní vůči suchu. Listy s vysokým LDMC (*Leaf dry – matter content*) jsou pomalu rostoucí, relativně tvrdé a proto jsou více odolné proti nepříznivým faktorům jako například herbivorie, vítr, kroupy, sucho, než listy s nízkou hodnotou LDMC (*Leaf dry – matter content*), které naopak investují veškerou energii do růstu rostliny a ne pro její ochranu, tedy jsou rychle rostoucí. LDMC (*Leaf dry – matter content*) je často negativně korelován s SLA (*Specific leaf area*), (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Obecně můžeme říci, že se jedná o charakteristiky LES (*Leaf economic spectrum*), které charakterizuje pozici druhů podél kontinua mezi získáním a uchováním zdrojů. Garnier et al. (2016) hezky ukazuje vztah mezi třemi funkčními vlastnostmi, SLA (*Specific leaf area*), LLS (*Leaf life span*) a A_{max} vyjadřuje maximální rychlost fotosyntézy, které jsou pro LES (*Leaf economic spectrum*) určující, přičemž LDMC (*Leaf dry – matter content*) může být použit místo SLA (*Specific leaf area*). Vysoké hodnoty LDMC (*Leaf dry – matter content*), LLS (*Leaf life span*) jsou typické pro konzervativní LES (*Leaf economic spectrum*), tedy důraz na uchování zdrojů, zatímco vysoké hodnoty SLA (*Specific leaf area*) a A_{max} jsou typické pro akvizitivní LES (*Leaf economic spectrum*), tedy důraz na získávání zdrojů.

Druhy ze skleníkového pokusu jsem vybrala podle rozdělení do tří charakteristických skupin, viz tabulka 1, Metody, Skleníkový pokus. Dvě skupiny dvouděložných rostlin a jedna skupina jednoděložných rostlin, která zahrnovala zástupce pouze z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*). Dvouděložné rostliny jsem rozdělila na dvě charakteristické skupiny, a to dvouděložné tvořící růžice a dvouděložné plazivé, tedy rostoucí do prostoru nebo li *creeping*. Dvouděložné tvořící růžice kompetují listy kondenzovanými blízko k povrchu půdy. Dvouděložné *creeping* kompetují růstem do prostoru. Jednoděložné z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*) nemají kulovitý kořen, ale mají specifický kořenový systém, který kompetuje o živiny.

1.3 Funkční diverzita a koexistence

Diverzita se velmi často zjednodušuje jen na počet druhů ve společenstvu. Funkčním vlastnostem druhů, mezidruhové a vnitrodruhové variabilitě, jejich poměrnému zastoupení v ekosystému se dostalo větší pozornosti až v posledním desetiletí.

Gausův princip, známý také jako princip konkurenčního vyloučení, říká, že dva druhy soutěžící o stejné zdroje nemohou sdílet stejnou niku v dlouhodobém soužití, tedy nemohou trvale koexistovat. Ekologická nika označuje souhrn životních podmínek, které umožňují životaschopnou existenci populace určitého druhu, tyto podmínky jsou určovány abiotickými a biotickými faktory prostředí. Jeden z druhů bude silnější, druh dominantní, a bude vytěsňovat druh slabší, který je odsouzen k zániku nebo k posunu své ekologické niky (Gause, 1934). V laboratorních experimentech se ukázalo, že druhy s velmi podobnými ekologickými strategiemi, jsou schopny dlouhodobě žít v neměnných podmínkách (Miller, 1967). V polních podmínkách, šance druhů na jejich soužití, tedy koexistenci, byla stanovena, takzvanou mírou přirozeného kolísání ekosystému (May & MacArthur, 1972).

Model limitující podobnosti od autorů MacArthur & Levins, 1967, navrhuje existenci limitující hodnoty L , překrytí nik mezi dvěma danými druhy, které koexistují. Tento model říká, že pokud jsou dva druhy podobnější než limitující hodnota L , nebudou dotyčné dva

druhy spolu schopny koexistovat. Pokud jsou oba druhy méně podobné než je hodnota L , budou schopny spolu koexistovat díky diferenciaci nik (MacArthur & Levins , 1967). Limitující podobnost tvrdí, že druhy musí být funkčně odlišné, aby mohly koexistovat. Čím více jsou druhy rozdílné, mají rozdílné funkční vlastnosti rostlin, tím méně si konkurují, a tedy využívají různé zdroje nebo mají různé ekologické niky (Götzenberger et al., 2012).

2 Cíle práce

Cílem mé práce je experimentálně (ve skleníku) otestovat hypotézu, zda intenzita mezidruhové kompetice je nižší, pokud jsou konkurující druhy rostlin ve směsi funkčně odlišné. Práce byla založena na skleníkovém pokusu, ve kterém jsem pěstovala 18 monokultur po třech opakováních a směsi těchto druhů v kombinaci každý s každým. Z výsledků je mým úkolem vyhodnotit dvě hlediska, a to rozdílnost funkčních znaků rostlin a produktivitu směsi porovnat s monokulturami na základě metody aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001). Hlavním úkolem je zjistit, zda komplementarita a selektivita získaná z výsledků metody aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001) je korelována s nepodobností druhů, zjištěnou na základě jejich funkčních vlastností.

3 Metody

3.1 Pilotní pokus

Pilotní pokus mi pomohl určit vhodné druhy rostlin, minimalizovat jejich úmrtnost a najít optimální podmínky pro život rostlin ve skleníkovém pokusu. Vybrala jsem celkem 23 druhů rostlin z dostupného výběru. Pilotní pokus předcházela pokusu ve skleníku, který sledoval vnitrodruhovou a mezidruhovou kompetici 18 vybraných druhů rostlin ve směsi. Druhy rostlin pro pilotní pokus jsem vybrala na základě následujících kritérií: (a) druhy mají společný výskyt v travních porostech od nížin přes pahorkatinu až do pohoří v České republice (b) druhy nejsou zástupci čeledi bobovitých (*Fabaceae*), které jsou známé pro biologickou fixaci dusíku (c) druhy rostlin spadají do třech skupin, a to dvouděložné plazivé, dvouděložné s růžicí a jednoděložné.

Semena těchto rostlin jsem zakoupila od firmy Planta naturalis, zasela dne 20. 12. 2012 a sledovala je po dobu čtyř týdnů. Pokus probíhal po celou dobu při pokojové teplotě 21°C. Každý druh jsem vysela dvakrát po 100 semenech, poprvé do květináče o rozměru 13 cm x 11 cm se samostatnou podmiskou, abych zabránila mísení závlivky, a podruhé do Petriho misky o průměru 8,9 cm. Každému květináči a Petriho misce jsem přidělila číslo pro pilotní pokus. Květináče jsem naplnila směsí zeminy a písku v poměru 1:1. Použila jsem Zahradní a květinovou zeminu od firmy Rašelina Soběslav a říční písek, který jsem přesíla. Do Petriho misek jsem použila jako substrát filtrační papír. Pokus jsem rosila dvakrát denně. Sledovala jsem počet vyklíčených jedinců v květináči a Petriho misce a délku klíčení v květináči a Petriho misce. Na základě zjištěných údajů z pilotního pokusu jsem určila 18 druhů rostlin pro skleníkový pokus, viz tabulka 1. Jako nevhodné pro skleníkový pokus se jeví druhy s nízkou klíčivostí v květináči (*Gallium pumilum*, *Potentilla erecta*, *Hieracium pilosella*, *Hieracium lachenali* a *Cerastium arvense*).

Tabulka 1: Zástupci druhů rostlin pro pilotní a skleníkový pokus. Druhy vybrané do skleníkového pokusu jsou označené symbolem *, (autor tabulky Nora Tomsová).

skupina	název druhu	počet vyklíčených jedinců ze 100 semen		délka klíčení v týdnech		číslo pro	
		květináč	Petriho miska	květináč	Petriho miska	pilotní pokus	skleníkový pokus
dvouděložné plazivé	<i>Fragaria vesca</i> *	92	86	3	3	14	1
	<i>Malva neglecta</i> *	42	53	3	2	21	2
	<i>Prunella vulgaris</i> *	86	47	3	3	15	3
	<i>Thymus pulegioides</i> *	45	59	3	2	16	4
	<i>Veronica officinalis</i> *	55	31	3	3	13	5
	<i>Gallium pumilum</i>	31	29	2	2	18	
	<i>Potentilla supina</i> *	80	76	2	2	19	6
	<i>Potentilla erecta</i>	0	1	0	0	23	
dvouděložné s růžicí	<i>Lychnis flos-cuculi</i> *	43	19	2	2	7	7
	<i>Plantago media</i> *	71	48	2	2	9	8
	<i>Hieracium pilosella</i>	18	12	3	2	17	
	<i>Hieracium lachenali</i>	16	15	3	2	20	
	<i>Hypochaeris radicata</i> *	64	23	1	1	8	9
	<i>Leontodon autumnalis</i> *	52	44	3	2	10	10
	<i>Leontodon hispidus</i> *	38	8	2	1	11	11
	<i>Achillea millefolium</i> *	100	97	1	1	12	12
jednoděložné	<i>Cerastium arvense</i>	31	5	3	2	22	
	<i>Agrostis tennuis</i> *	48	40	2	2	5	13
	<i>Trisetum flavescens</i> *	48	29	3	3	2	14
	<i>Holcus lanatus</i> *	98	75	2	2	3	15
	<i>Anthoxanthum odoratum</i> *	69	51	3	3	4	16
	<i>Dactylis glomerata</i> *	57	37	3	3	6	17
	<i>Festuca rubra</i> *	41	30	3	3	1	18

3.2 Skleníkový pokus

Na základě výsledků z pilotního pokusu jsem provedla skleníkový pokus, pro který jsem použila nejvhodnějších 18 druhů rostlin, které jsem vybrala podle jejich klíčivosti, viz tabulka 1. V tabulce 2 uvádím kompletní seznam 18 druhů rostlin ve skleníku. Pro každý druh znám produktivitu v monokultuře a směsi. Ve skleníkovém pokusu jsem použila stejná semena rostlin, která jsem současně zakoupila pro pilotní pokus.

Ve skleníku jsem měla celkem 207 květináčů o rozměru 16,9 cm x 13,9 cm se samostatnou podmiskou, tím jsem zabránila mísení zálivky. Každému květináči a druhu jsem přidělila číslo pro skleníkový pokus. Na tento pokus jsem použila Zahradní a květinovou zeminu od firmy Rašelina Soběslav, říční písek jsem přesila. Naplněné květináče směsí zeminy a písku jsem zalila a nechala po dobu čtyř dnů přizpůsobit podmínkám ve skleníku. Dne 15. 04. 2013 jsem naplněné květináče opět zalila, aby byl substrát dostatečně mokry pro výsev semen. Semena jsem vysela dne 16. 04. 2013 dle následujícího postupu. Nejprve jsem do květináče vysela 200 semen jednoho druhu rostliny ve třech opakováních, tedy monokulturu. Pro 18 druhů jsem zasela 54 květináčů monokultury. Dále jsem vysela do květináče 100 semen jednoho druhu rostliny a 100 semen jiného druhu rostliny. Pro všech 18 druhů ve směsi po dvou druhích rostlin jsem zasela 153 květináčů, měla jsem tedy směsi dvou druhů rostlin v kombinaci každý druh s každým druhem, viz příloha 1. Od 16. 04. 2013 do 25. 04. 2013 jsem měla květináče s vysetými semeny přikryté igelitovou plachtou, aby klíčení druhů bylo úspěšné. Pokus jsem první měsíc rosila každý den, poté jednou za 2 až 3 dny zalévala zahradní hadicí s rozprašovačem. Celý pokus jsem měla umístěn ve skleníku v areálu Jihočeské univerzity a AVČR, Na Sádkách 7. Pokus jsem sledovala od začátku vysetí po dobu pěti měsíců.

Tabulka 2.: Zástupci druhů rostlin pro skleníkový pokus s příslušným číslem, jejich čeledí, typickým biotopem a výškovým stupněm (Kubát et al., 2002). N- nížiny, Pa-pahorkatiny, Po-podhůří, H-hory, SubA- subalpínský stupeň, (autor tabulky Nora Tomsová).

číslo	název druhu	čeleď	biotop	výškový stupeň
1	<i>Fragaria vesca</i>	<i>Rosaceae</i>	světlé lesy, podléh lesních cest, lesní lemy, paseky, křoviny	N-Pa-Po-H
2	<i>Veronica officinalis</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	světlé lesy, vřesoviště, paseky, písčiny, travnaté svahy	N-Pa-Po-H
3	<i>Thymus pulegioides</i>	<i>Lamiaceae</i>	suché meze, okraje cest, lesní světliny	N-Pa-Po-H
4	<i>Potentilla supina</i>	<i>Rosaceae</i>	zamokřená místa, rumiště, břehy, obnažená dna rybníků	N-Pa-Po
5	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Lamiaceae</i>	louky, trávníky, sady, paseky, lesní cesty, sečené plochy	N-Pa-Po-H
6	<i>Malva neglecta</i>	<i>Malvaceae</i>	ruderální a pustá místa v obcích	N-Pa-Po
7	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	<i>Caryophyllaceae</i>	vlhké louky, příkopy, vlhčí lesní světliny	N-Pa-Po-H
8	<i>Plantago media</i>	<i>Plantaginaceae</i>	trávníky okolo cest, pastviny, stráně, okraje luk	N-Pa-Po
9	<i>Leontodon hispidus</i>	<i>Asteraceae</i>	suché až vlhké louky, pastviny, meze	N-Pa-Po-H-SubA
10	<i>Leontodon autumnalis</i>	<i>Asteraceae</i>	louky, pastviny, sešlavávané okraje	N-Pa-Po-H-SubA
11	<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Asteraceae</i>	pastivy, lesní lemy, okraje cest, železniční násypy	N-Pa-Po-H
12	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Asteraceae</i>	mezofilní louky, okraje cest, meze, lesní oblasti	N-Pa-Po-H
13	<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Poaceae</i>	louky, pastviny	N-Pa-Po-H
14	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Poaceae</i>	louky, pastviny, lesní lemy	N-Pa-Po-H
15	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Poaceae</i>	louky, pastviny, meze, trávníky, kamennité svahy	N-Pa-Po-H
16	<i>Holcus lanatus</i>	<i>Poaceae</i>	vlhké lesní lemy, paseky, louky	N -Pa-Po-H
17	<i>Festuca rubra</i>	<i>Poaceae</i>	světlé lesy	N-Pa-Po
18	<i>Agrostis tennuis</i>	<i>Poaceae</i>	louky, pastviny, meze, okraje cest, světlé okraje	N-Pa-Po-H-SubA

3.3 Sběr dat

Data ze skleníkového pokusu jsem začala sbírat na začátku srpna dne 08. 08. 2013. Sběr dat ze všech 207 květináčů pro všechny monokultury a směsi mi trval dva týdny. Sbírala jsem pouze nadzemní části rostlin.

Nejprve jsem od každého druhu z květináče změřila vegetativní výšku nejvyššího listu rostliny (cm). Pokud druh rostliny dosáhl květu, měřila jsem výšku nejvyššího květu (cm). Pokud druh rostliny rostl do strany, měřila jsem jeho nejdelší vzdálenost od květináče, kterou jsem nazvala poléhavostí (cm). Tyto tři funkční vlastnosti rostlin jsem měřila od začátku povrchu substrátu, kterým byl naplněn květináč. Hodnotu poléhavosti jsem nakonec ve výpočtech nepoužila, protože tuto hodnotu bylo možno měřit jen pro některé druhy, a to ještě pouze v některých květináčích.

Dále jsem nadzemní část rostlin odřízla těsně nad substrátem a druhy ve směsích roztřídila. Z biomasy každého sklizeného druhu jsem odebrala pět náhodně vybraných, průměrně vypadajících listů. Těchto pět listů jsem za mokrého stavu zvážíla na analytických vahách s přesností na 0,0001 g a oskenovala je. Poté jsem je dala sušit se zbylou částí sklizeného druhu do sušičky na 48 hodin při konstantní teplotě 48°C tak, aby se listy se zbylou biomasou nepomíchaly. Po usušení biomasy a listů jsem vše nechala vychladnout a ihned po vychladnutí zvážíla, aby listy neabsorbovaly zbytečnou vlhkost. Biomasu, která absorbovala vlhkost, jsem před vážením dosušila po dobu tří hodin při konstantní teplotě 48°C. Nejprve jsem samostatně zvážíla pět listů druhu rostliny a poté zbylou biomasu. (Celková biomasa je součtem těchto dvou hodnot.) Důvodem vážení pěti suchých a mokřých listů druhu rostliny je další použití těchto dat při jejich zpracování. Suchou váhu pěti listů jsem použila na SLA (*Specific leaf area*) a mokrou i suchou váhu pěti listů jsem použila na LDMC (*Leaf dry – matter content*).

3.4 Zpracování dat

Ze skleníkového pokusu jsem získala velké množství dat jak pro monokultury, tak pro směsi. Od kapitoly zpracování dat (Mantelův test a dále), výsledky, diskuze a závěr používám pouze data pro vlastnosti druhů pro monokultury (protože ty považuji za stálou charakteristiku druhu), biomasy samozřejmě pro monokultury i pro směsi. Dále o vlastnostech druhů ve směsích budou použita pro vyhodnocení intraspecifické variability vlastností, které je mimo rámec této práce.

Ze sebraných dat jsem nejprve spočítala LDMC (*Leaf dry – matter content*) a SLA (*Specific leaf area*). LDMC (*Leaf dry – matter content*) je váha suché biomasy pěti listů (g) dělená váhou mokré biomasy listů stejného druhu rostliny (g), vyjádřeno v g/g. SLA (*Specific leaf area*) je jednostranná plocha čerstvých pěti listů (mm²) dělená váhou suché biomasy pěti listů stejného druhu rostliny (mg), vyjádřeno v mm²/mg (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Plochu čerstvých listů jsem spočítala z naskenovaných obrázků listů, které jsem do kontrastní černo-bílé podoby upravila v programu Photoshop. Z takto upravených obrázků mi Pavel Fibich spočítal plochu listů v mm² pomocí svého vlastního skriptu v programu R. Potom jsem spočítala čistý biodiverzitní efekt, komplementaritu a selektivitu. Pro určení komplementarity a selektivity jsem použila metodu aditivního dělení čistého biodiverzitního efektu od autorů Loreau & Hector (2001). Tento postup vychází z porovnání biomas (ve shodě s původní terminologií používám termín výnos) monokultur druhů ve směsi a jejich biomasy ve směsi. Čistý biodiverzitní efekt, komplementaritu, selektivitu jsem spočítala pro každou (dvou-druhovou) směs podle následujícího obecného postupu (Rovnice 1).

$$\Delta Y = N\overline{\Delta R\bar{Y}\bar{M}} + Ncov(\Delta RY, M)$$

Rovnice 1

V této rovnici ΔY vyjadřuje čistý biodiverzitní efekt, který je sumou komplementarity, $N\overline{\Delta R\bar{Y}\bar{M}}$, a selektivity, $Ncov(\Delta RY, M)$.

Jednotlivé veličiny znamenají:

ΔY – odchylku od celkového očekávaného výnosu směsi (g); očekávaný výnos je počítán jako suma výnosu monokultur dvou druhů ve směsi dělená dvěma.

N – počet druhů ve směsi, tedy v našem případě $N=2$.

ΔRY_i – odchylka od relativního očekávaného výtěžku druhu i ($\overline{\Delta RY}$ znamená průměr přes oba druhy), (bezrozměrné číslo) očekávaný výnos je v našem případě polovina výnosu daného druhu v monokultuře.

M – výnos monokultury druhů i (\overline{M} znamená průměr), (g).

Cov - kovariance, $Ncov(\Delta RY, M)$ je tedy dvojnásobek kovariance relativního výnosu ve směsi a výnosu v monokultuře, (g).

Z uvedeného vidíme, že jak selektivita, tak komplementarita, tak i jejich součet jsou udávány ve stejných jednotkách, v jakých měříme výnos, tedy v mém případě v gramech sušiny na květináč.

Dále jsem spočítala pro každý druh v každém květináči také LDMC (*Leaf dry – matter content*) a SLA (*Specific leaf area*). Z těchto hodnot (a také z výšky) jsem potom spočítala rozdíly mezi dvojicemi druhů.

Závislost čistého biodiverzitního efektu, selektivity a komplementarity na nepodobnosti funkčních vlastností druhů jsem testovala pomocí Mantelova testu. Je to test, který charakterizuje korelaci dvou matic. Připravila jsem si matice, které obsahovaly rozdíly charakteristik druhů z průměru monokultur: výška rostlin změřená ve skleníkovém pokusu, výška rostliny vyhledána v knize Klíč ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), LDMC (*Leaf dry – matter content*), SLA (*Specific leaf area*). Výšku rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002) jsem spočítala jako průměr krajních hodnot. Pro směsi jsem spočetla podle výše uvedeného vzorce čistý biodiverzitní efekt, komplementaritu a selektivitu. Připravila jsem matici, která charakterizuje společné zastoupení druhů ve stejné nebo jiné skupině – nepodobnost nabývá hodnoty 0,

pokud se jedná o druhy z téže skupiny, a 1 pokud se jedná o druhy z různých skupin. Výšku rostliny jsem nejdříve zlogaritmovala, protože rozdělení bylo výrazně pozitivně šikmé. Data jsem předala Pavlovi Fibichovi, který spočítal Mantelův test v programu R. Mantelův test charakterizuje hodnota R (korelační koeficient), která tedy nabývá hodnot od - 1 do + 1. Tato statistika je následně testována pomocí permutací, protože nezávislá pozorování nejsou jednotlivé páry (tedy rozdíl dvou druhů z monokultur), ale jednotlivé druhy (Šmilaurel & Lepš, 2014). Pro grafické znázornění je proložena křivka s konfidenčním intervalem, na prokládání je použita funkce gam (viz <http://www.inside-r.org/r-doc/mgcv/gam>) z balíku mgcv verze 1.8-11.

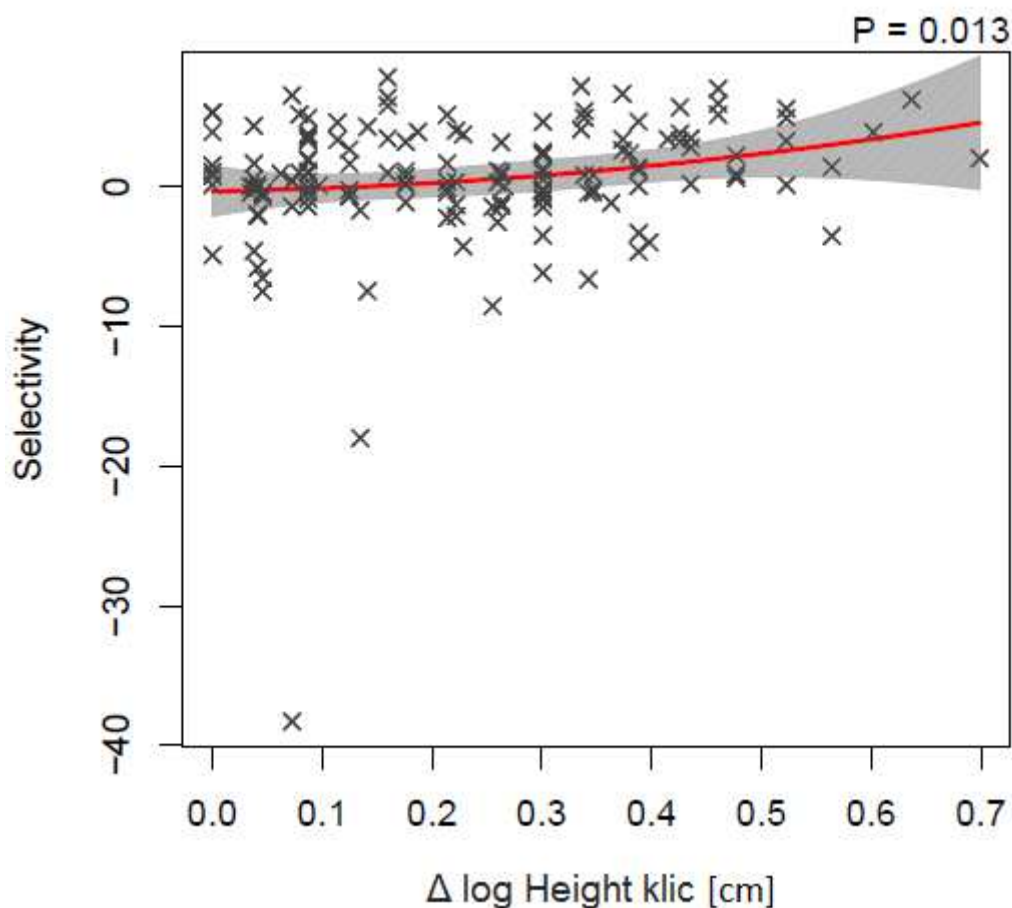
4 Výsledky

Testovala jsem hypotézu, že intenzita mezidruhové kompetice je nižší, pokud jsou konkurující druhy rostlin ve směsi funkčně odlišné.

Výsledky jsem zpracovala Mantelovým testem. Mantelův test je založen na korelaci dvou matic, viz kapitola Metody, Zpracování dat. Jeden bod v každém grafu představuje data získaná z jednoho páru rostlin. Očekávala jsem pozitivní lineární závislost, viz příloha 2. Na ose x jsou vyneseny hodnoty rozdílu funkčních vlastností rostlin, a tedy rozdíl zlogaritmovaných výšek páru druhů rostlin z monokultur (cm), rozdíl zlogaritmovaných vegetativních výšek páru druhů rostlin z monokultur (cm), rozdíl *SLA* (*Specific leaf area*) páru druhů rostlin z monokultur (mm^2/mg), rozdíl *LDMC* (*Leaf dry-matter content*) páru druhů rostlin z monokultur (g/g) a rozdíl zastoupení páru druhů rostlin ve stejné nebo jiné skupině také z monokultur. Na ose y jsou vyneseny hodnoty biodiverzitních efektů pro daný pár druhů: net effect, tedy čistý biodiverzitní efekt, dále hodnoty komplementarity a selektivity pro danou směs. Z 15 možných kombinací (pět charakteristik rozdílnosti druhů jako prediktory x tři biodiverzitní efekty) byly čtyři vztahy průkazné, jedenáct neprůkazných. V obrázcích prezentuji pouze průkazné vztahy, neprůkazné vztahy prezentuji pouze v příloze 3 – příloze 13. Čtyři vztahy jsou průkazné, mají *P*, tedy dosaženou hladinu významnosti testu, nižší než 0,05. Zde jenom připomenu, že Mantelův korelační koeficient *R* nabývá hodnot od -1 do +1 a udává těsnot vztahu, tedy jak jsou veličiny korelovány. Pokud $R > 0$ jedná se o pozitivní korelaci, pokud $R < 0$ jedná se o negativní korelaci a pokud $R = 0$ korelační závislost mezi veličinami neexistuje, podobně jako u klasického korelačního koeficientu. Čtyři průkazné vztahy mohu rozdělit do dvou logických skupin výsledků.

4.1 Závislost selektivity na výšce

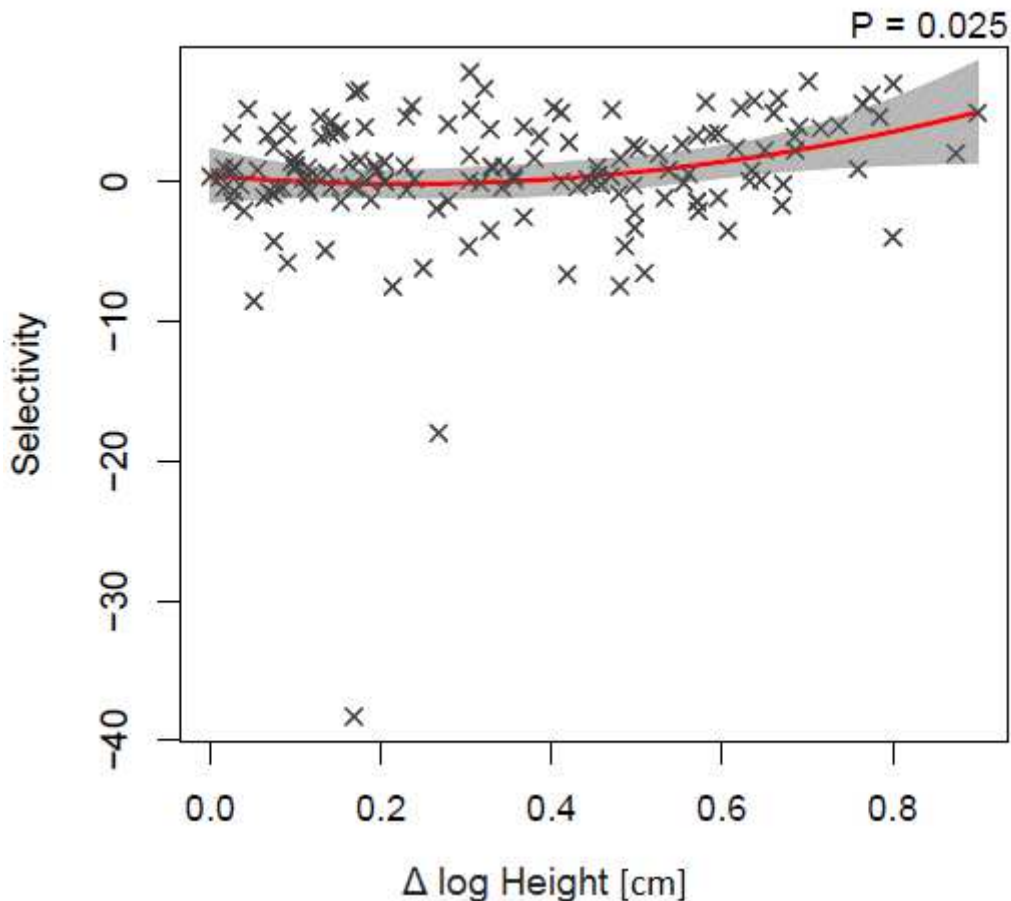
Na obrázku 3 a obrázku 4 je vynesena závislost selektivity na rozdílu výšky druhů rostlin (výšku druhů z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002) nebo vegetativní výšku druhů rostlin).



Obrázek 3: Závislost selektivity druhů rostlin ve směsi na rozdílu zlogaritmovaných výšek druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), (cm). $R = 0,1687$, počet permutací = 999, (autor obrázku Pavel Fibich).

Střední hodnota selektivity se pohybuje v rozmezí od - 10 do + 10, střední hodnota rozdílu zlogaritmovaných výšek se pohybuje v rozmezí od 0 do + 0,6. Obrázek 3 prokládá konvexní mírně stoupající křivka.

Na obrázku 3 je vidět, že se zvyšujícím rozdílem zlogaritmovaných výšek druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), (cm) se zvyšuje selektivita druhů rostlin ve směsi, tedy můžeme říct, že selektivita druhů rostlin ve směsi je pozitivně korelovaná s rozdílem zlogaritmovaných výšek druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), (cm).



Obrázek 4: Závislost selektivity druhů rostlin ve směsi na rozdílu vegetativních výšek druhů rostlin (cm). $R = 0,1626$, počet permutací = 999, (autor obrázku Pavel Fibich).

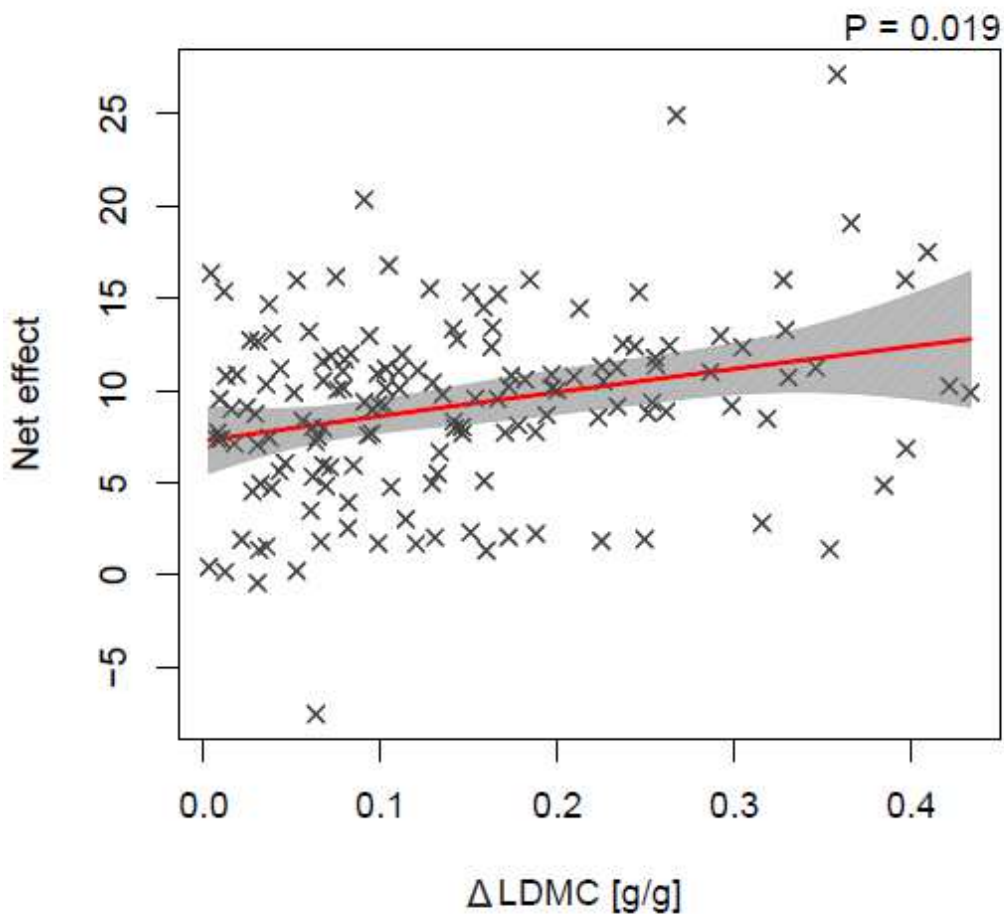
Střední hodnota selektivity se pohybuje v rozmezí od - 10 do + 10, střední hodnota rozdílu zlogaritmovaných vegetativních výšek se pohybuje v rozmezí od 0 do + 0,8. Obrázek 4 prokládá konvexní mírně stoupající křivka.

Na obrázku 4 je vidět, že se zvyšujícím rozdílem vegetativních výšek druhů rostlin (cm) se zvyšuje selektivita druhů rostlin ve směsi, tedy můžeme říct, že selektivita druhů rostlin ve směsi je pozitivně korelovaná s rozdílem zlogaritmovaných vegetativních výšek druhů rostlin (cm).

Výšku z klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002) jsem zařadila mezi funkční vlastnosti rostlin z důvodu běžného uvádění této funkční vlastnosti rostlin u biodiverzitních experimentů. Z porovnání obrázku 3 a obrázku 4 je patrné, že vegetativní výška rostlin ze skleníkového pokusu odpovídá výšce z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002). Můžeme tedy říci, že se vzrůstajícím rozdílem výšek druhů se zvyšuje hodnota efektu selektivity v dvou-druhovém směsi, shodně pro obě užití charakteristiky výšky.

4.2 Závislost čistého biodiverzitního efektu na LDMC (*Leaf dry-matter content*)

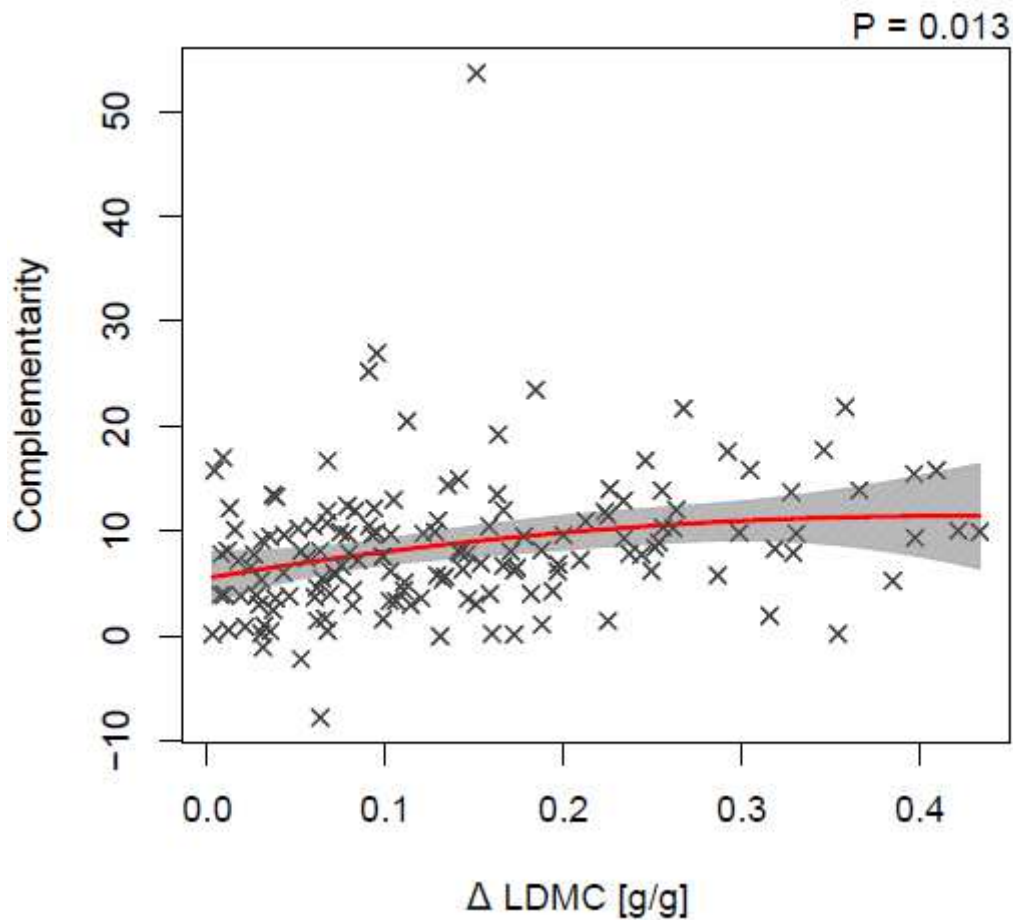
Na obrázku 5 a obrázku 6 je vynesena závislost čistého biodiverzitního efektu, který se skládá z komplementarity a selektivity, na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*). Net efekt, tedy čistý biodiverzitní efekt a komplementaritu jsem spočítala pro druhy rostlin ve směsi, LDMC (*Leaf dry-matter content*) data jsou pro rostliny z monokultur.



Obrázek 5: Závislost net efektu, tedy čistého biodiverzitního efektu druhů rostlin ve směsi na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g). $R = 0,2278$, počet permutací = 999, (autor obrázku Pavel Fibich).

Střední hodnota net efektu, čistého biodiverzitního efektu, se pohybuje v rozmezí od 0 do + 17, střední hodnota rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*) se pohybuje v rozmezí od 0 do + 0,4.

Na Obrázku 5 je vidět, že se zvyšujícím se rozdílem LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g), se zvyšuje net efekt, tedy čistým biodiverzitní efekt druhů rostlin ve směsi, tedy můžeme říct, že čistý biodiverzitní efekt druhů rostlin ve směsi je pozitivně korelovaná s rozdílem LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g).



Obrázek 6: Závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g). $R = 0,2444$, počet permutací = 999, (autor obrázku Pavel Fibich).

Střední hodnota komplementarity se pohybuje v rozmezí od - 2 do + 23, střední hodnota rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*) se pohybuje v rozmezí od 0 do + 0,4.

Na obrázku 6 je vidět, že se zvyšujícím se rozdílem LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g) se zvyšuje komplementarita druhů rostlin ve směsi, tedy můžeme říct, že komplementarita druhů rostlin ve směsi je pozitivně korelovaná s rozdílem LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g).

Na Obrázku 5 je vynesena závislost net efektu, tedy čistého biodiverzitního efektu, druhů rostlin ve směsi na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g) a na obrázku 6 je vynesena závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g). V příloze 8 je vynesena závislost selektivity druhů rostlin ve směsi

na rozdíl LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g), tato závislost je neprůkazná. Z tohoto důvodu net efekt, čistý biodiverzitní efekt, je v tomto případě více ovlivňován komplementaritou než selektivitou.

5 Diskuze

V rámci této práce jsem se zabývala problémem, jestli je intenzita mezidruhové kompetice nižší (což znamená, že je komplementarita vyšší), pokud jsou konkurující druhy rostlin ve směsi funkčně odlišné, a také zda selektivita vzrůstá s odlišností druhů. Určila jsem tedy rozdílnost funkčních znaků rostlin monokultur, také jsem určila produktivitu směsí, která je výsledkem součtu selektivity a komplementarity, podle metody aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001). Porovnála jsem tyto dva soubory, abych viděla závislost biodiverzitních efektů (čistého biodiverzitního efektu, tedy net efektu, komplementarity a selektivity) na rozdílnosti druhů z porovnání směsi a monokultur, a nepodobnost (jako rozdíl pro každou funkční vlastnost rostliny).

Selektivitu a komplementaritu jsem tedy počítala z produktivity podle metody aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001). Druhy rostlin využívají zdroje komplementárně z důvodu jejich rozdílných funkčních vlastností. Čím větší je rozdíl ve funkčních vlastnostech druhů rostlin, tím je také větší funkční diverzita druhů rostlin. Každou funkční vlastnost jsem testovala zvlášť. Přestože se v mnoha případech používají vícerozměrné míry nepodobnosti, založené na více funkčních vlastnostech (např. De Bello et al. 2013), podle mého názoru (a podle názoru školitele, Lepš, ústní sdělení) by kombinace nepodobnosti různých funkčních vlastností v tomto případě spíše vedla k obtížné interpretovatelnosti výsledků – mým cílem bylo porovnat nepodobnosti různých funkčních vlastností. Mým základním výsledkem je, že efekt selektivity je do značné míry determinován rozdílem výšek druhů ve směsi, tedy vlastností charakterizující kompetiční sílu druhu, zatímco komplementarita je determinována rozdílem LDMC (*Leaf dry – matter content*), což je vlastnost určující polohu druhu na LES (*Leaf economic spectrum*), tedy vlastností určující způsob získávání zdrojů. Vyšší rostliny budou v kompetici o světlo vždy úspěšnější než nižší rostliny (rozdíl výšek tedy určuje místo v kompetiční hierarchii), a tím nemůžeme předpokládat, že zde dojde k diferenciaci nik. U polohy na LES (*Leaf economic spectrum*) kontinuu není jasné, která strategie bude úspěšnější, ale můžeme předpokládat, že různá poloha diferenciaci nik umožní (i když je tento předpoklad dosti spekulativní, ale běžně se užívá, Garnier et al. 2016).

Je ale nutné poznamenat, že ač jsou oba efekty statisticky průkazné, závislost je velmi volná – vysvětlená variabilita je kolem šesti procent (R^2). Takto silné závislosti ale nebývají v případě biodiverzitních experimentů výjimkou, a přesto jsou pravidelně interpretovány (viz např. závislosti efektů na druhové bohatosti, obrázek. 1 v článku Hector et al. 1999).

5.1 Závislost selektivity na výšce

Z porovnání obrázku 3 a obrázku 4 je patrné, že efekt vegetativní výšky rostlin ze skleníkového pokusu odpovídá efektu výšky z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002). Z tohoto důvodu dále diskutuji jen Obrázek 4, kde je vynesena vegetativní výška druhů rostlin.

Na Obrázku 4 je vidět, že se zvyšujícím se rozdílem vegetativních výšek druhů rostlin se zvyšuje selektivita druhů rostlin ve směsi. Selektivita je efekt založený na dominanci druhů s určitými funkčními vlastnostmi druhů. Dominantní druhy, jsou druhy, které převládnu ve směsi, tedy druhy, které jsou kompetičně silnější. Selektivita je efekt založený na dominanci druhů ve směsi; k převládnutí jednoho druhu dojde, pokud je velký rozdíl kompetiční síly, což nastane, když je větší rozdíl vegetativních výšek druhů rostlin. Můžeme předpokládat, že v mém pokusu šlo hlavně o kompetici o světlo, a výška je dobrým indikátorem postavení druhu v hierarchii kompetice o světlo (Garnier et al. 2016). Rozdíl vegetativních výšek druhů rostlin určuje rozdíl kompetiční síly - kompetičně silnější druhy, tedy dominantní druhy zastíní ty méně dominantní druhy rostlin, a zároveň můžeme předpokládat, že vysoké druhy mají velkou biomasu v monokultuře. To způsobí pozitivní kovarianci, a tedy silný efekt selektivity.

5.2 Závislost čistého biodiverzitního efektu na LDMC (*Leaf dry-matter content*)

Na obrázku 5 je vynesena závislost čistého biodiverzitního efektu, který se skládá z komplementarity a selektivity, na rozdílu LDMC (*Leaf dry-matter content*), na obrázku 6 závislost komplementarity na tomto rozdílu. Z jejich porovnání je patrné, že net efekt, čistý biodiverzitní efekt, je v tomto případě determinován komplementaritou, efekt selektivity je zanedbatelný, viz příloha 8. Pro LES (*Leaf economic spectrum*) jsou určující tři funkční vlastnosti, SLA (*Specific leaf area*), LLS (*Leaf life span*) a A_{\max} , tedy maximální rychlost fotosyntézy, přičemž LDMC (*Leaf dry – matter content*) může být použit místo SLA (*Specific leaf area*), (Garnier et al. 2016).

Pokud jsou v dvou-druhovém směsi druhy funkčně odlišné (tj. mají velký rozdíl hodnot funkčních vlastností), znamená to, že směs má vysokou funkční diverzitu. Moje výsledky tedy podporují předpoklad (Garnier et al. 2016), že vysoká funkční diverzita je předpokladem pro komplementaritu využití zdrojů.

Z mých výsledků se zdá, že LDMC (*Leaf dry-matter content*) je velmi dobrou charakteristikou určující polohu druhu v rámci LES (*Leaf economic spectrum*). Ukazuje se, že tato charakteristika je důležitá pro určení chování druhu i v terénních studiích. Zdá se, že rozdíly LDMC (*Leaf dry-matter content*) jednak umožňují komplementaritu, a tím i koexistenci, ale v terénních studiích se ukázalo, že jsou i determinantem stability (Májeková et al. 2014).

Stabilita populace je velmi důležitá pro koexistenci druhů v ekosystému. Stabilita populací je určována jak funkční vlastnosti rostlin dokáží získávat a využívat zdroje a také jak funkční vlastnosti ovlivňují rychlost růstových strategií. Proto pomalu rostoucí druhy s dlouhou dobou života mají pomalejší odpověď na změny životního prostředí. Rozdíl mezi růstovými strategiemi je opakovaně přirovnáván k LES (*Leaf economic spectrum*), které popisuje vztah mezi strategií získáváním zdrojů a strategií uchováváním zdrojů. Strategie získávání zdrojů je spojena s nízkými hodnotami LDMC (*Leaf dry-matter content*). Tato strategie se vyznačuje schopností druhů rostlin fotosyntetizovat více,

a tedy rychleji růst. Rostliny investují veškerou energii do růstu rostliny a ne pro její ochranu. Strategie uchovávání zdrojů je spojena s vysokými hodnotami LDMC (*Leaf dry-matter content*). Strategie uchovávání zdrojů je schopna vypořádat se s nízkými hodnotami zdrojů pro život rostliny. Druhy rostlin jsou pomalu rostoucí s dlouhou dobou života, energii investují do své ochrany, ne do růstu. Je navrhováno, aby LES (*Leaf economic spectrum*) se rozšířilo na *Whole-plant economic spectrum*, které by zahrnovalo i ostatní klíčové funkční vlastnosti rostlin, a tedy výšku rostliny a váhu semen (Májeková et al., 2014).

Porovnání mých výsledků s výsledky z terénu (Májeková et al. 2014) tedy napovídají, že LDMC bude velmi vhodnou charakteristikou postavení druhu v LES (*Leaf economic spectrum*).

6 Závěr

Před samotným závěrem je důležité zmínit, že biodiverzitní efekty jsou založené na metodě aditivního dělení biodiverzitních efektů od autorů Loreau & Hector (2001), kde se komplementarita a selektivita počítá z produktivity. Funkční vlastnosti druhů rostlin jsou počítané zvlášť. Při studiu závislosti biodiverzitních efektů na funkčních vlastnostech druhů rostlin jsem zjistila následující:

1. Selektivita je efekt založený na dominanci druhů ve směsi, které mají větší rozdíl vegetativních výšek druhů rostlin a vzájemně si kompetují o světlo.
2. Výška druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), jako jedna z funkčních vlastností druhů rostlin, má stejný vztah k selektivitě jako vegetativní výška druhů rostlin.
3. Čistý biodiverzitní efekt, net efekt, je více ovlivňován komplementaritou, než efektem selektivity. Komplementarita (a tím i čistý biodiverzitní efekt, net efekt) je determinován rozdílem v strategii druhů pro získávání a uchovávání zdrojů (tedy poloze druhu na LES (*Leaf economic spectrum*) kontinuu), v mém případě rozdílem hodnot LDMC (*Leaf dry-matter content*).

Moje výsledky souhlasí s představou, že efekt selektivity, selektivita, je určen vlastnostmi, které určují kompetiční hierarchii druhů, zatímco efekt komplementarity, komplementarita, je spíše určen rozdílem vlastností, které umožňují diferenciaci nik.

7 Literatura

Daily, G. C. (1997). *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, D. C. 192, 154–160.

De Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W., Sebastià, M. T., & Lepš, J. (2013). Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 807-819.

Garnier, E., Navals, M-L. & Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. First edition. Oxford: Oxford University Press.

Gause, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore.

Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., ... & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.

Grime, J. P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley. Chichester.

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G....Yachi, S. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 186, 1123-1127

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewell, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H. ... & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

Lepš, J. (2004). What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic and Applied Ecology*, 5, 529-534.

Lepš J. (2013): Diversity and ecosystem function. In: van der Maarel E. & Franklin, J. *Vegetation Ecology*. [2, ed.] Wiley, Oxford.

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

Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76.

Májeková, M., De Bello, F., Doležal, J. & Lepš., J. (2014). Plant functional traits as determinants of population stability. *Ecology*, 95, 2369-2374

May, R. M. & MacArthur, R. H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69, 1109–1113.

Mac Arthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377-385.

Miller, R. S.(1967) *In Advances in Ecological Research*, Academic Press, New York,4, 1-74.

Naeem, S., Chapin, F. S., Costanza, R., Ehrlich, P. R., Golley, F. B., Hooper, D. U., Lawton, J.... & Tilman, D. (1999). Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology*, 4, 1–12.

Pacala, S. W. & Kinzig, A. P. (2002). Introduction to theory and the common ecosystem model. In: *Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 169–174.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S, Garnier E., Lavorel S.,Poorter H., Juareguiberry P. ... & Cornelissen J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plantfunctional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234

- Polley, H. W., Isbell, F. I. & Wisley, B. J. (2013). Plant functional traits improve diversity based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos* 122: 1275-1282.
- Roscher, C., Temperton, V. M., Scherer-Lorenzen, M., Schmitz, M., Schumacher, J., Schmid, B., Buchmann, N., Weisser, W. W. & Schulze, E-D. (2005). Overyielding in experimental grassland communities – irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters*, 8, 419–429.
- Schmid, B. (2002). The species richness-productivity controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 13–14.
- Srivastava, D. S. & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 267-294.
- Šímová, I., Li, Y. M., & Storch, D. (2013). Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology*, 101, 161-170.
- Šmilauer, P., & Lepš, J. (2014). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5* (Second edition). New York: Cambridge University Press.
- Tilman, D., & Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R. E., & Schluter, D. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press, 13-25.
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2010). *Základy ekologie* (První české vydání). Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 1-505.
- Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Zobel, M., & Pärtel, M. (2008). What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 679-684.

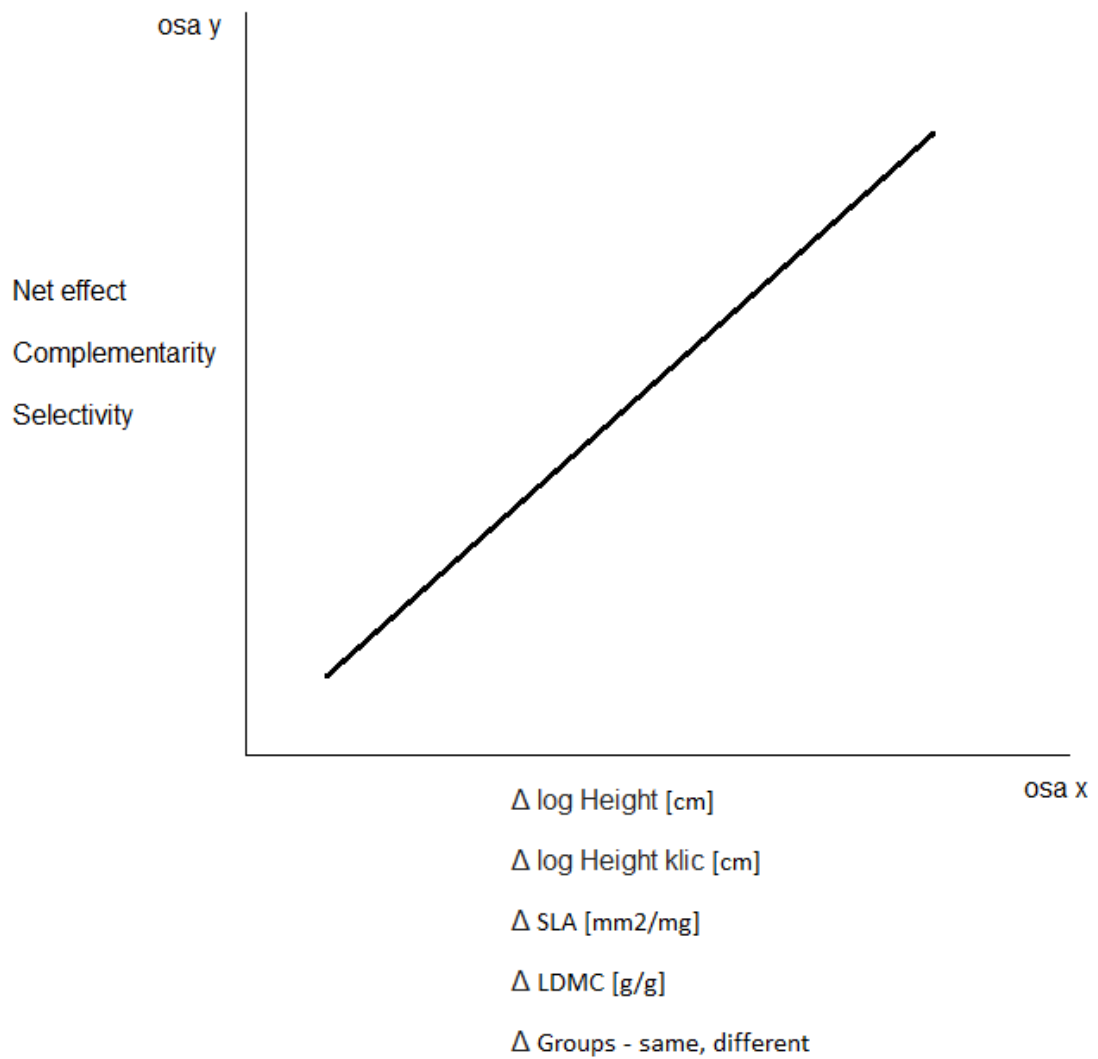
8 Přílohy

Příloha 1:



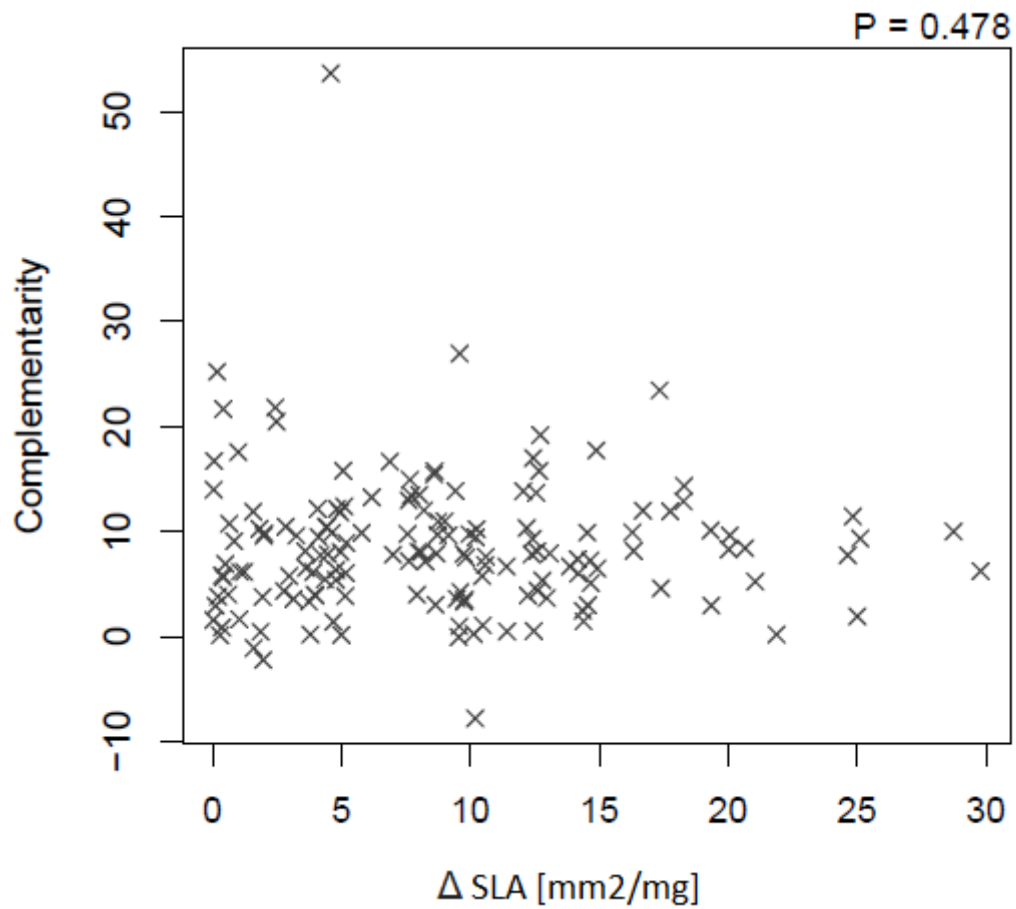
Příklad dvou monokultur a její směsi, nalevo monokultura druhu *Hypochaeris radicata* a monokultura druhu *Holcus lanatus*, napravo jejich dvou-druhovú směs (autor přílohy Nora Tomsová).

Příloha 2:



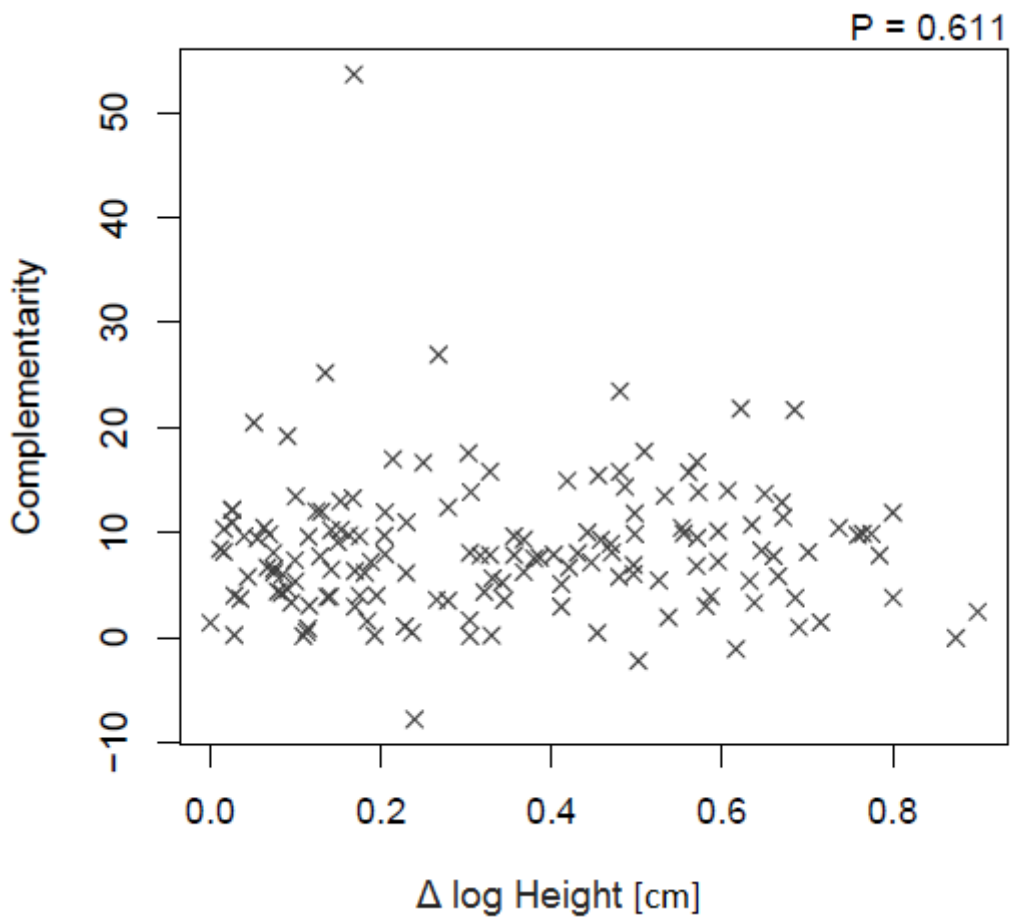
Očekávaný výsledek lineární pozitivní korelace biodiverzitních efektů (osa y) na rozdílu funkčních vlastností rostlin (osa x), (autor přílohy Nora Tomsová).

Příloha 3:



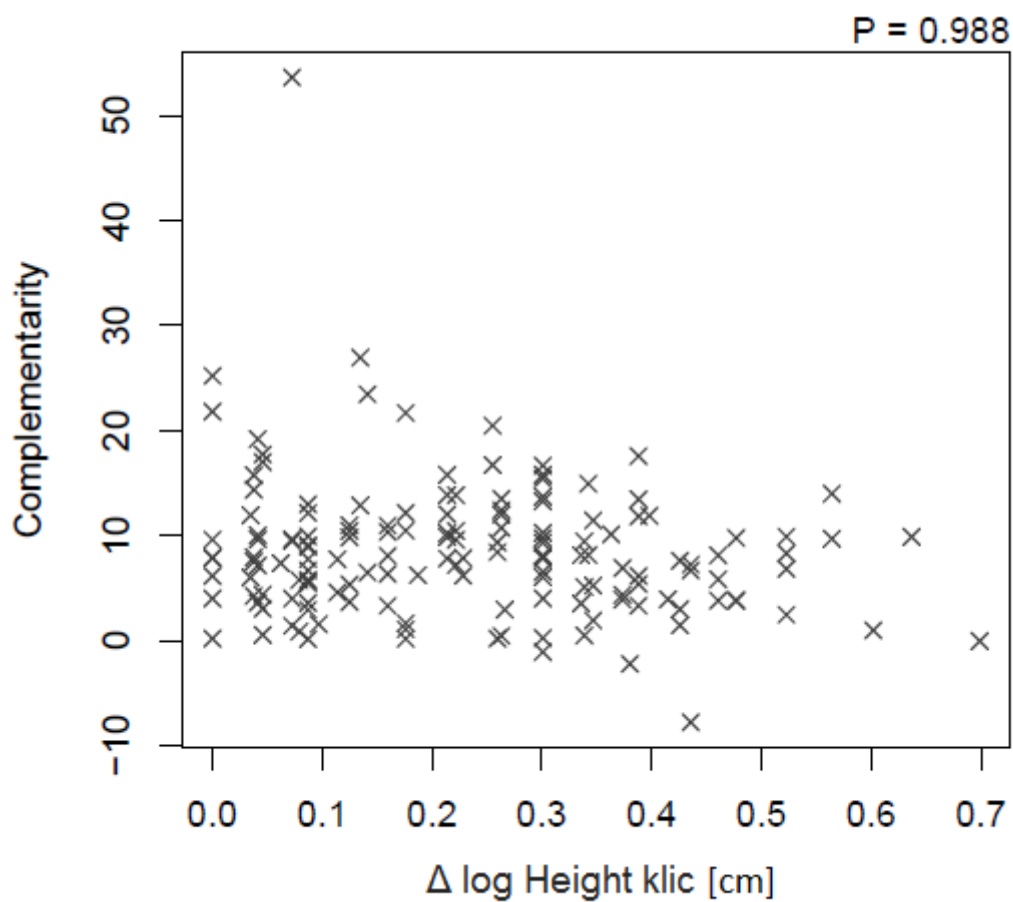
Závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu SLA (*Specific leaf area*), (mm^2/mg). $R = 0,0003039$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 4:



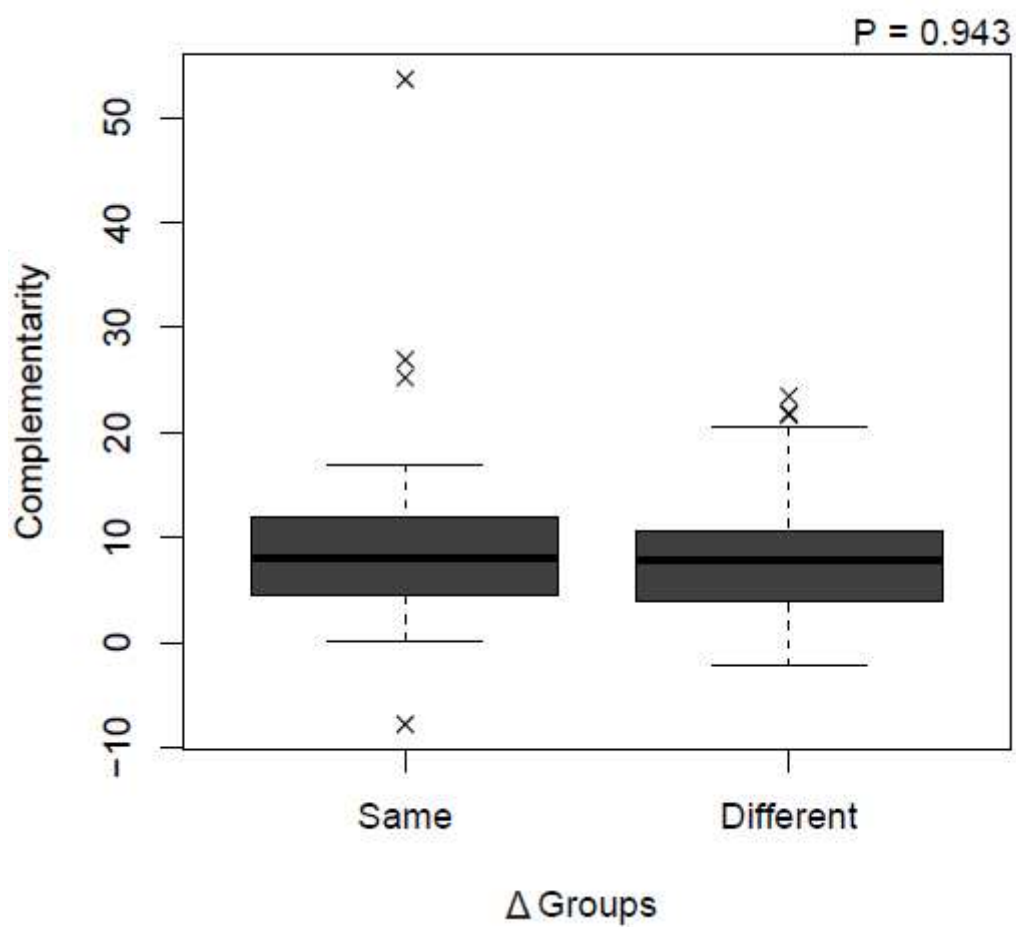
Závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu vegetativních výšek druhů rostlin (cm). $R = -0,02636$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 5:



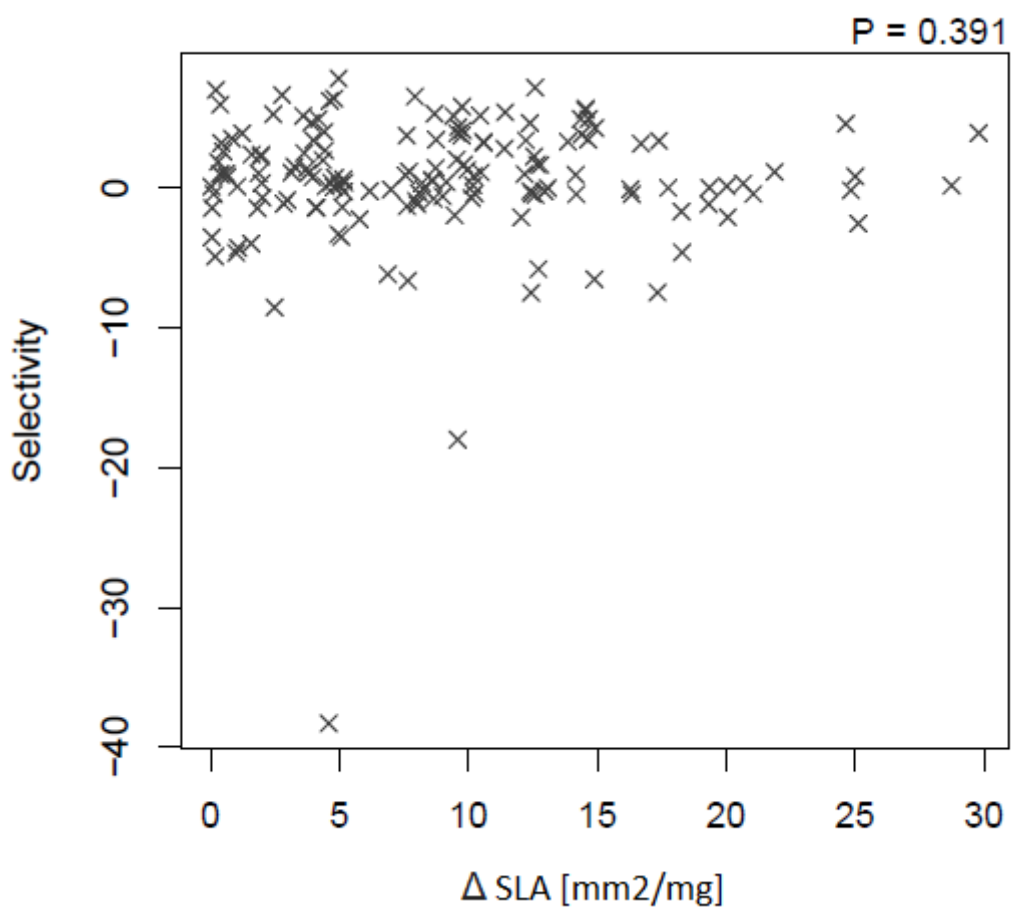
Závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu zlogaritmovaných výšek druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), (cm). $R = -0,1958$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 6:



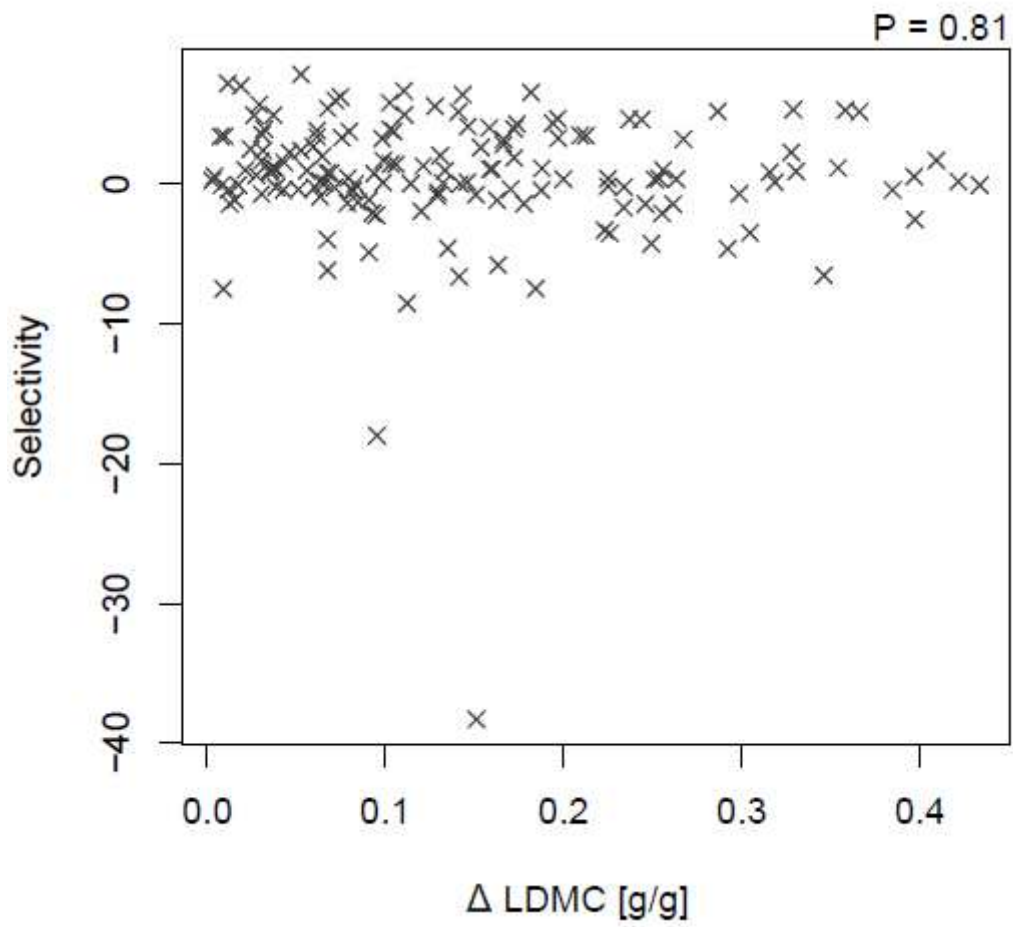
Závislost komplementarity druhů rostlin ve směsi na rozdílu charakteristických skupin.
R = - 0,1153, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 7:



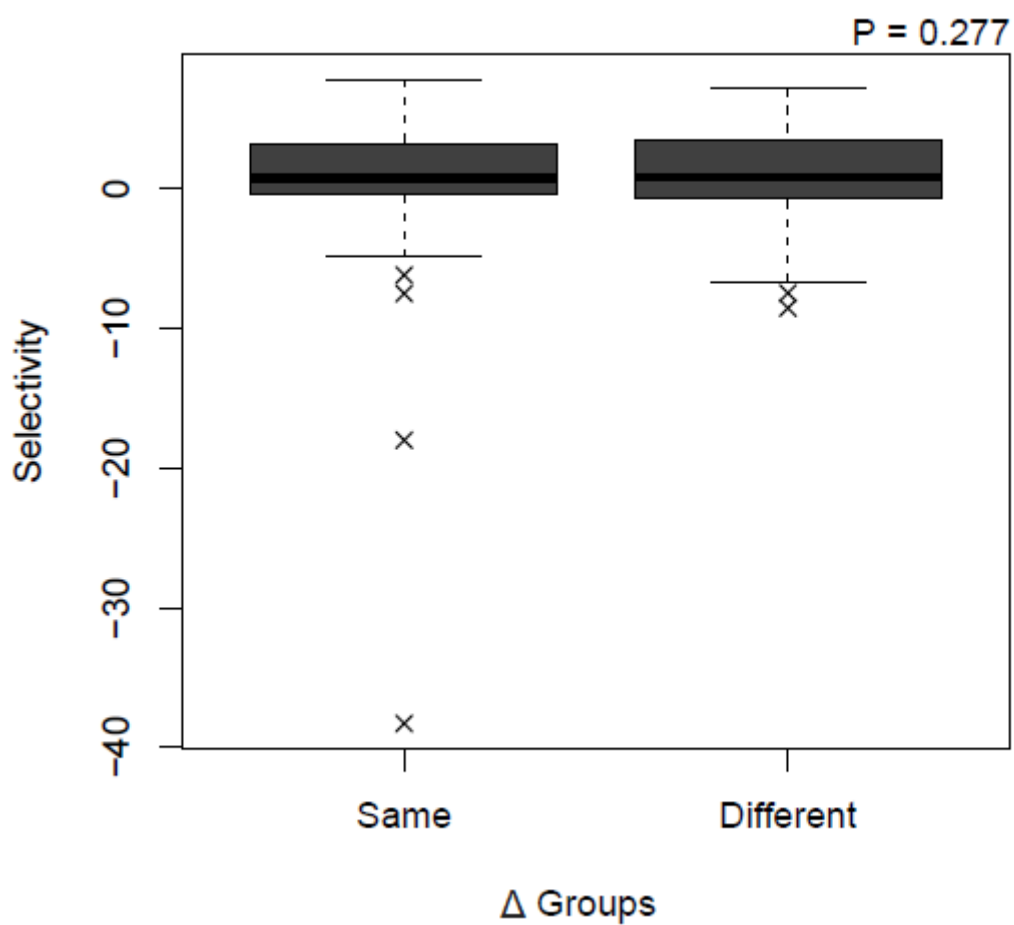
Závislost selektivity druhů rostlin ve směsi na rozdíl SLA (*Specific leaf area*), (mm^2/mg).
 $R = 0,02496$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 8:



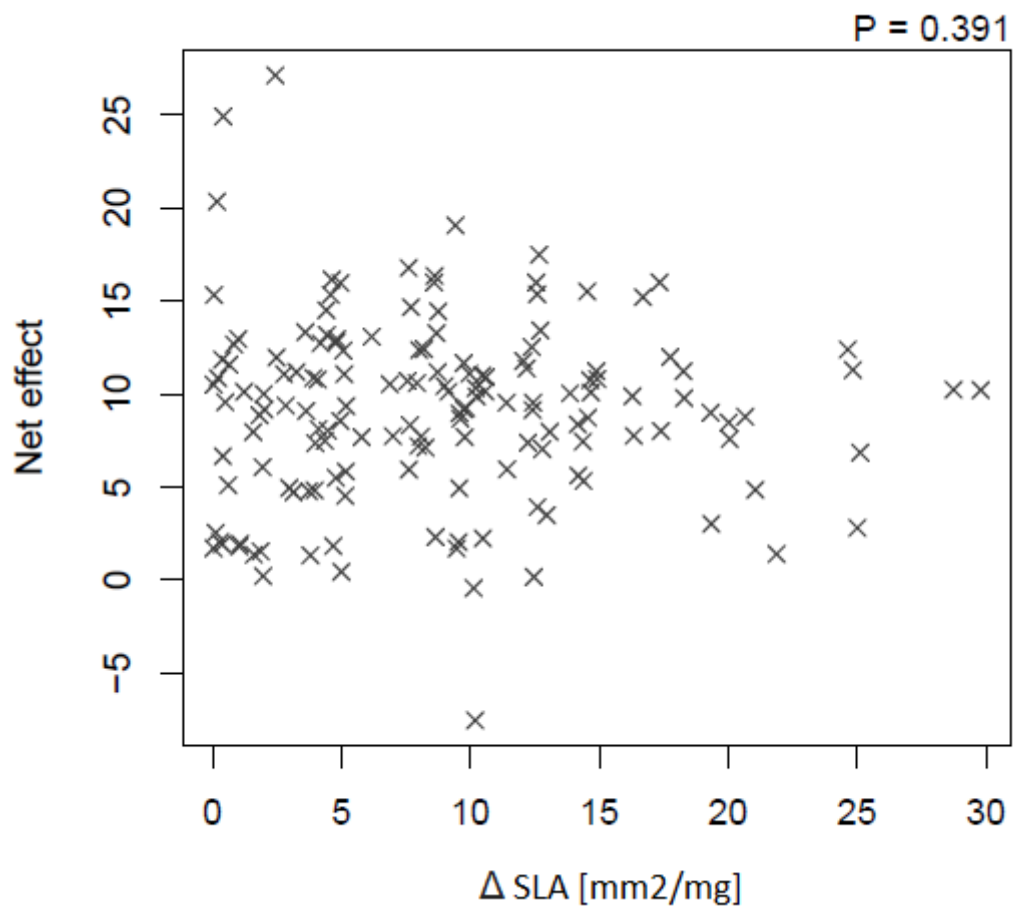
Závislost selektivity druhů rostlin ve směsi na rozdíl LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g). $R = -0,06817$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 9:



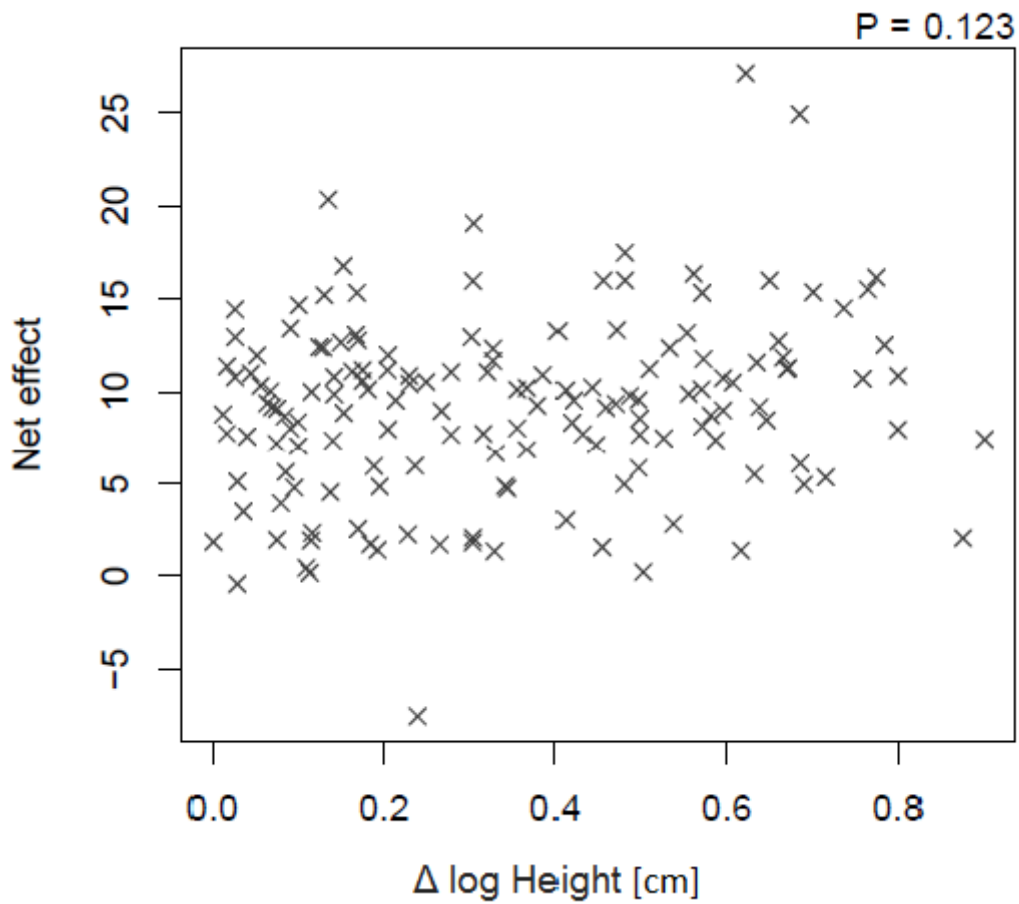
Závislost selektivity druhů rostlin ve směsi na rozdíl LDMC (*Leaf dry-matter content*), (g/g). $R = -0,06817$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 10:



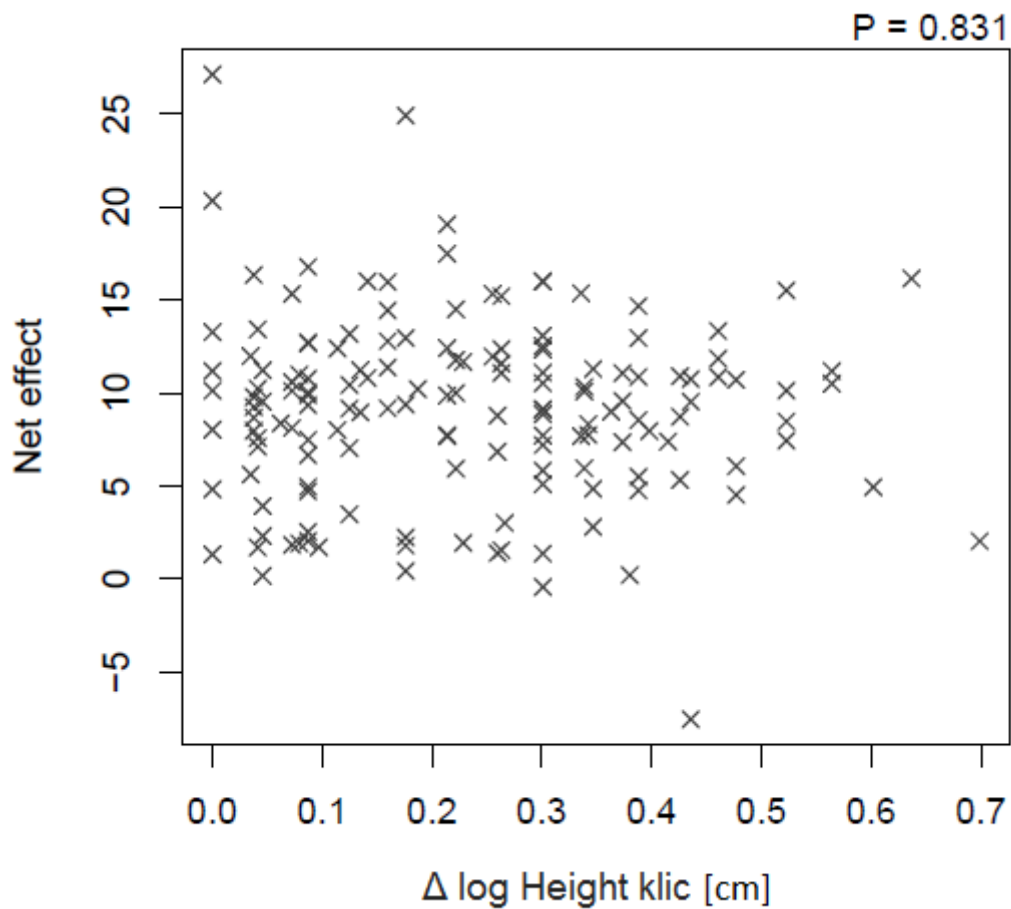
Závislost net efektu, čistého biodiverzitního efektu, druhů rostlin ve směsi na rozdíl SLA (*Specific leaf area*), (mm^2/mg). $R = 0,02027$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 11:



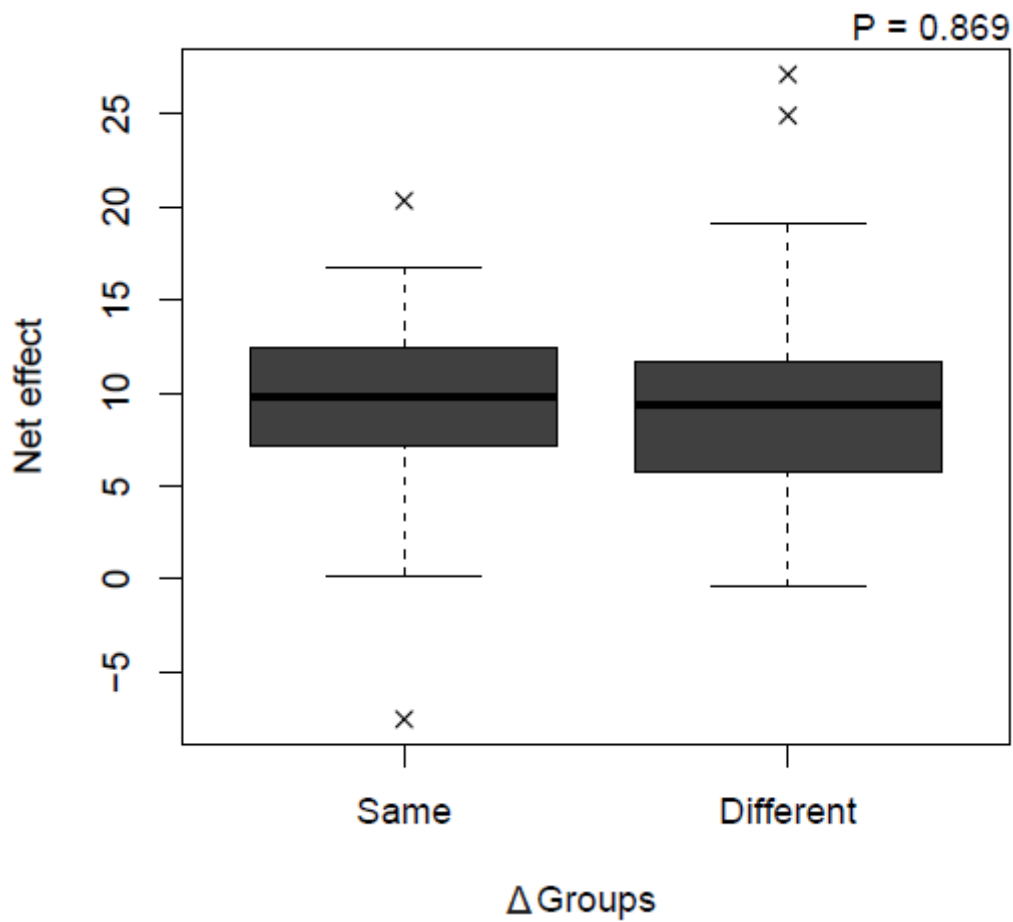
Závislost net efektu, čistého biodiverzitního efektu, druhů rostlin ve směsi na rozdíl vegetativních výšek druhů rostlin (cm). $R = 0,09929$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 12:



Závislost net efektu, čistého biodiverzitního efektu, druhů rostlin ve směsi na rozdílu zlogaritmovaných výšek druhů rostlin z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002), (cm). $R = -0,09144$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).

Příloha 13:



Závislost net efektu, čistého biodiverzitního efektu, druhů rostlin ve směsi na rozdílu charakteristických skupin. $R = -0,08179$, počet permutací = 999, (autor přílohy Pavel Fibich).