

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Vliv pravidelného odstraňování listového opadu
na funkční diverzitu rostlin ve světlych
doubravách**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

DIPLOMANT: Bc. Jan Häusler

VEDOUcí PRÁCE: Ing. Karel Boublík, Ph.D.

KONZULTANT: Ing. Jana Doudová, Ph.D.

2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Jan Häusler

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Vliv pravidelného odstraňování listového opadu na funkční diverzitu rostlin ve světlých doubravách

Název anglicky

The effects of leaf litter removal on plant functional diversity in open oak woodlands

Cíle práce

Současné studie ukazují, že odstraňování listového opadu ve světlých lesích má pozitivní vliv na diverzitu rostlin. Cílem diplomové práce je zjistit za pomoci funkčních vlastností rostlin, jaké mechanismy druhovou diverzitu zvyšují. Bude zhodnocen vliv světelných podmínek, mechanické disturbance a dostupnosti živin. Tradiční studie hodnotící vlivy různých faktorů prostředí s použitím Ellenbergových indikačních hodnot nejsou schopny vždy dobře rozkrýt efekty v přírodě často korelovaných proměnných. Oproti tomu vybrané funkční znaky s úzkou vazbou k jednotlivým faktorům prostředí mohou být vhodnějším nástrojem, jak vliv jednotlivých environmentálních proměnných měřit.

Metodika

Data budou sbírána na lokalitě Vysoká stráž v Českém krasu, kde se každoročně již 10 let odstraňuje listový opad. Pro druhy s vyšší frekvencí výskytu budou měřeny následující vlastnosti: specifická listová plocha (SLA), obsah sušiny v listu (LDMC), stomatální vodivost a výška rostliny. Pro zjištění efektu hrabání budou porovnány funkční vlastnosti druhů na hrabaných a kontrolních plochách. Zároveň bude analyzován efekt světelných podmínek měřený zápojem dřevin a živinové dostupnosti v půdě.

Doporučený rozsah práce

30-40 stran + přílohy

Klíčová slova

hrabání steliva, lesostepní druhy, ochrana přírody, tradiční využití lesů

Doporučené zdroje informací

- Bansal S., Sheley R. L., Blank B. & Vasquez E. A. (2014): Plant litter effects on soil nutrient availability and vegetation dynamics: changes that occur when annual grasses invade shrub-steppe communities. – *Plant Ecology* 215: 367–378.
- Bürgi M. & Gimmi U. (2007): Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. – *Landscape Ecology* 22: 77–87.
- Douda J., Boublík K., Doudová J. & Kyncl M. (2017): Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. – *Journal of Applied Ecology* 54: 761–771.
- Dzwonko Z. & Gawroński S. (2002): Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. – *Biological Conservation* 106: 389–398.
- Dzwonko Z. & Gawroński S. (2002): Influence of litter and weather on seedling recruitment in a mixed oak-pine woodland. – *Annals of Botany* 90: 245–251.
- Gimmi U., Poulter B., Wolf A., Portner H., Weber P. & Bürgi M. (2013): Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. – *Landscape Ecology* 28: 835–846.
- Sayer E. J. (2006): Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. – *Biological Reviews* 81: 1–31.
- Vild O., Kalwij J. M. & Hédli R. (2015): Effects of simulated historical tree litter raking on the understorey vegetation in a central European forest. – *Applied Vegetation Science* 18: 569–578.
- Vild O., Šipoš J., Szabó P., Macek M., Chudomelová M., Kopecký M., ... & Hédli R. (2018): Legacy of historical litter raking in temperate forest plant communities. – *Journal of Vegetation Science* 29: 596–606.
-

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Ing. Karel Boublík, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Jana Doudová, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 22. 03. 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Vliv pravidelného odstraňování listového opadu na funkční diverzitu rostlin ve světlých doubravách vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze 30. 3. 2022

.....

Poděkování

Nejprve bych chtěl poděkovat mému školiteli, Karlu Boublíkovi, za odborné vedení a důležité připomínky k práci. Dále bych chtěl poděkovat mé konzultantce Janě Doudové, za přínosné informace ke zpracování dat a statistickým analýzám. Velké poděkování patří i Honzovi Doudovi za užitečné rady k statistickým analýzám.

Děkuji také všem, kteří mi pomohli se sběrem dat v terénu a to hlavně: Aleně Havrdové, Anežce Holeškové, Marii Černé, Přemyslu Královi, Karlu Boublíkovi, Janě Doudové a Honzovi Doudovi.

V neposlední řadě děkuji své rodině za podporu a pevné nervy při zpracování této práce.

Abstrakt

Tradiční formy hospodaření po staletí praktikované člověkem měly významný dopad na strukturu lesního ekosystému. S upuštěním od těchto forem obhospodařování došlo v lesích ke změnám ekologických poměrů, které měly za následek úbytek světlomilných druhů v evropských nížinných lesích. Význam obnovování tradičních postupů a jejich pozitivní dopad na diverzitu byl v posledních několika letech doložen mnoha studiemi. V této práci se zabývám otázkou, co zvyšuje diverzitu a abundanci rostlin na plochách, kde je pravidelně odstraňován listový opad. V Českém krasu na Vysoké stráni probíhá už přes 10 let experimentální hrabání steliva na 32 vymezených plochách. Z těchto ploch bylo vybráno šest nejhojnějších druhů (zběhovec lesní, silenka nicí, kokořík vonný, opletka křovištní, konopice širolistá a česnáček lékařský), u kterých byly měřeny vybrané funkční znaky (výška rostliny, listová plocha, SLA, LDMC a stomatální konduktance) a z nichž byly odebírány vzorky biomasy pro analýzu živin. Cílem bylo vyhodnotit, jestli je nárůst diverzity efektem nižší kompetice v důsledku limitací živin v půdě nebo je pouhým odrazem mechanické disturbance, ke které dochází na pravidelně hrabaných plochách. Výsledky ukazují, že nedostatkem živin způsobeným odstraňováním listového opadu byl nejvíce limitován česnáček lékařský. Pro konopici širolistou a opletku křovištní hrálo daleko větší roli světlo. Reakce vytrvalých druhů se vlivem hrabání steliva prokázala pouze u kokoříku vonného na velikosti listu a u silenky nicí na hodnotách SLA. Zběhovec lesní na hrabání opadu nereagoval. Na základě těchto zjištění lze usuzovat, že zvýšená diverzita na hrabaných plochách je způsobena interakcí disturbance a snížení obsahu základních živin v půdě.

Klíčová slova: Český kras, hrabání steliva, lesostepní druhy, ochrana přírody, tradiční využití lesů

Abstract

Traditional forest practices over centuries practiced by man have had a significant impact on the structure of the forest ecosystem. With the abandonment of traditional forms of management, there have been ecological changes in forests, resulting in the loss of light-demanding species in Europe's lowland forests. The importance of restoring traditional practices and their positive impact on diversity has been illustrated by many studies over the last few years. In this work, I deal with the question of what increases the diversity and abundance of plants on areas where leaf litter is regularly removed. In the Bohemian Karst on the Vysoká stráň hill, experimental removal of leaf litter on 32 plots has been going on for over 10 years. Six of the most abundant species were selected (*Ajuga genevensis*, *Silene nutans*, *Polygonatum odoratum*, *Alliaria petiolata*, *Fallopia dumetorum*, and *Galeopsis ladanum*) on which functional traits were measured (height, leaf area, SLA, LDMC, and stomatal conductance) and biomass samples were taken for nutrient analysis. The aim was to evaluate whether performance increase of some target species was the effect of lower competition due to nutrient removal from soil or was simply a reflection of the mechanical disturbance that occurs when leaf litter is removed. The results showed that the reduced nutrient content in the soil caused leaf nutrient limitation only in *Alliaria petiolata*. Nutrient contents in *Galeopsis ladanum* and *Fallopia dumetorum* were more influenced by the level of solar radiation. From perennial species, *Polygonatum odoratum* and *Silene nutans* reflected litter removal by changes in leaf-size and SLA values, while *Ajuga genevensis* did not respond by any functional trait measured. I conclude the enhanced performance of target species at sites with regular leaf litter removal is likely the result of both soil disturbance and decreasing soil nutrient content.

Keywords: Bohemian Karst, leaf litter removal, forest-steppe species, nature conservation, traditional forest practices

Obsah

1. Úvod	9
2. Cíle práce a hypotézy.....	13
3. Historie tradičních managementů.....	14
4. Vliv listového opadu na lesní ekosystém.....	15
4.1. Význam hrabání vzhledem k druhové diverzitě rostlin	16
5. Reakce rostlin na množství dostupných živin	17
6. Funkční znaky rostlin.....	19
6.1. Vztah funkčních znaků k prostředí.....	20
7. Charakteristika území.....	23
8. Metodika.....	24
8.1. Sběr dat.....	24
8.2. Statistická analýza.....	25
9. Výsledky.....	26
9.1. Změny ve světelných podmínkách a obsahu živin v půdě	26
9.2. Efekt hrabání na funkční znaky a obsah živin v biomase studovaných druhů....	29
9.3. Analýza interakce světla a odstraňování opadu na funkční znaky obsah živin v biomase studovaných druhů	30
10. Diskuze.....	41
11. Závěr	49
Seznam použité literatury.....	50
PŘÍLOHY	65

1. Úvod

Obnova tradičních postupů hospodaření v lesích má významný vliv na druhovou diverzitu rostlin (Dzwonko et Garwoński 2002, Šilc et al. 2008, Douda et al. 2017). Lidé po staletí hospodaří v lesích a významně tím ovlivňují vzhled krajiny. Tradičně obhospodařované lesy byly světlé, nízké a chudé na živiny (Keith et al. 2009). Les se využíval v dřívějších dobách velmi komplexně, například na pastvu dobytka, ale i odebírání listového opadu, který sloužil převážně jako zimní podestýlka pro dobytek. Uvádí se, že shrabávání opadanky v lesích se postupně rozšiřovalo s tím, jak se přecházelo na ustájený chov dobytka (Gimmi et al. 2008). Tradiční způsob hospodaření začal zásadně ustupovat v době mezi 18. a 19. století, kdy se na les začalo pohlížet více ekonomicky. Byly vypracovány nové postupy hospodaření, které měly zajistit trvalé výnosy (Hédl et al. 2011). S rozvojem moderních technologií tradiční způsob hospodaření v lesích téměř vymizel. Změna v hospodaření byla tak zásadní, že se v lesích změnily ekologické poměry. S ukončením pravidelného páření lesy přerostly a ztmavly (Baeten et al. 2009, Verheyen et al. 2012, Verstraeten et al. 2013). Změnila se tak nejen dostupnost světla, ale také množství dostupných živin, které byly ještě navyšovány plošným používáním zemědělských hnojiv. Výsledkem je úbytek druhové rozmanitosti v evropských nížinných lesích (Wohlgemuth et al. 2002).

Na základě tohoto pozorování se v posledních několika letech mnoho studií zabývalo vlivem tradičních managementů na změny vegetace, diverzitu rostlin a dalších skupin organismů, např. velká část studií se věnuje různým skupinám hmyzu (Glatzel 1991, Dzwonko et Gawroński 2002, Čížek et al. 2009, Hédl et al. 2010). Výsledky studií simulujících hrabání opadu jasně poukazují na jeho pozitivní vliv na abundanci a diverzitu rostlin (Carson et Peterson 1990, Douda et al. 2017). Bylo experimentálně prokázáno, že pravidelný odběr listového opadu významně snižuje množství základních živin v půdě již po třech letech aplikace managementu (Hofmeister et al. 2008). Role listového opadu v ekosystémových procesech je ovšem velmi komplexní (Xiong et Nilsson 1999, Sayer 2006) a mechanismy, které řídí změny vegetace a druhového složení na pravidelně hrabaných plochách, nebyly zatím dostatečně objasněny.

Je obecně známo, že listový opad hraje dvě zásadní role v lesních

ekosystémech. Jednou z nich je koloběh živin a druhou je vytváření ochranné vrstvy na povrchu půdy, která udržuje stálost mikroklimatických podmínek (Facelli et Pickett 1991, Sayer 2006). Odstraněním opadu dochází k narušování procesů v půdě, které mají za následek výkyvy teplot (MacKinney 1929) nebo změny v obsahu vody v půdě (Ginter et al. 1979). Ovlivněny jsou ale také fyzikální a chemické vlastnosti půdy (Walsh et Voigt 1977, Beckobi et al. 1993), dostupnost živin (Hofmeister et al. 2008) a rozmanitost půdních organismů (Jordan et al. 2003). Pozitivní nárůst druhového bohatství a abundance rostlin na hrabaných plochách tak může být čistě odrazem disturbance, která vytvoří prostor pro klíčení nových rostlin nebo je odrazem interakce disturbance a ochuzení plochy o živiny. Zde by se nabízelo vysvětlení, že nárůst druhů s nižší konkurenční schopností na hrabaných plochách je odrazem nižší kompetice na těchto plochách, kdy rychle rostoucí druhy s optimem růstu na živinově bohatých stanovištích, jsou nedostatkem živin na hrabaných plochách limitovány, což v důsledku podporuje růst konkurenčně slabších druhů.

Jedním z významných faktorů pro rostliny je světlo. V lesním ekosystému je většina slunečního záření pohlcena stromovým zápojem. Mezery v lesním zápoji mají důležitou roli v ekologii lesa, pomáhají udržovat biodiverzitu a ovlivňují koloběh živin (Muscolo et al. 2014). Dostupnost světla v lesích silně koreluje s druhovou bohatostí a pokryvností bylinného patra (Dormann et al. 2020). Větší dostupnost světla také vede k větší míře uvolnění živin do prostředí (Collins et Pickett 1987, Ritter et Vesterdal 2006). Světlejší lesy jsou proto obecně druhově bohatší (Tipping et al. 1999, Márialigeti et al. 2016). V kontextu současných klimatických změn dochází zejména na extrémních stanovištích následkem sucha k přirozenému prosvětlování lesních porostů, což by teoreticky mělo vést k podpoření světlomilných druhů vázaných historicky na světlé doubravy a další typy otevřených lesů. Na druhou stranu ale otevření zápoje s sebou nese i riziko uvolnění živin v důsledku zvýšené mikrobiální činnosti a následné expanze konkurenčně silnějších druhů, které mohou původní druhy vázané na živinově chudé lesy vytlačit. Na tento problém upozornili již před deseti lety Verheyen et al. (2012), kteří jej označili jako hypotézu „dusíkové tikající bomby“ („nitrogen ticking bomb“) a současná pozorování, kdy po proschnutí porostů často dochází k ruderalizaci vegetace, jejich obavy jen potvrzují. V kontextu tohoto nebezpečí se pravidelné odstraňování opadu nabízí jako možný nástroj ochrany původních rostlinných společenstev světlých lesů v rámci v současnosti probíhající klimatické změny.

Většina tradičních studií hodnotí vlivy faktorů použitím Ellenbergových indikačních hodnot, které vypovídají o realizované pozici životního optima cévnatých rostlin podél základních ekologických gradientů jako je světlo, teplo, vlhkost, živiny, půdní reakce a salinita (Ellenberg et al. 1992). Koncept indikačních hodnot je možné vyhodnotit z běžné terénní zkušenosti, na ordinální škále od jedné do devíti a odvodit tak vlastnosti společenstva. Ovšem ne vždy jsme na jejich základě schopni dobře rozkrýt vliv jednotlivých faktorů prostředí. Mnohem přesnějším měřítkem k hodnocení odpovědi rostlin k faktorům prostředí se jeví užití funkčních vlastností a přímé měření živin v biomase. Funkčními znaky rostlin se rozumí takové vlastnosti, které informují o přizpůsobivosti a strategii rostlin v různých typech prostředí. Výhodou funkčních znaků je jejich snadné získání přímým měřením v prostředí (Knevel 2005). Mezi nejčastěji měřené vlastnosti patří výška rostliny, jež odráží vitalitu (Enquist et al. 1998), dále pak specifická listová plocha (Specific leaf area; SLA) a obsah sušiny v listu (Leaf dry matter content; LDMC) (Yulin et al. 2005). Z doposud publikovaných studií vyplývá, že LDMC lépe odráží množství živin v půdě, naopak SLA se jeví spíše jako hybridní index úrodnosti půdy a množství dostupného světla (Hodgson et al. 2011). V poslední době se na funkční znaky klade čím dál větší důraz (McGill et al. 2006, Schellberg et Pontes 2012) vzhledem k jejich úzké vazbě k jednotlivým faktorům prostředí (Wilson et al. 1999). Reakce funkčních znaků rostlin na odstraňování listového opadu může poskytnout lepší a přesnější pochopení účinku opadu na lesní ekosystém.

Jednou z nejpřímějších metod, jak kvantifikovat reakci rostliny na změny živin v prostředí, v němž roste, je přímé měření obsahu živin v její biomase. Množství a dostupnost základních živin pro rostlinu se odráží v jejím růstu, asimilaci a dalších fyziologických procesech (Cramer et al. 2009). Pro vyšší rostliny se uvádí 14 základních prvků důležitých pro výživu (Marschner et al. 1995, 2012), ačkoliv některé stopové prvky jako je Cl a Ni vyžaduje pouze omezený počet rostlin. Aby rostliny dosáhly účinného růstu, vývoje a reprodukce, je zapotřebí přiměřeného množství základních prvků. Nedostatek minerálních prvků má řadu projevů, které se liší podle funkce, kterou prvek v rostlině zastupuje. Například u prvků, které jsou potřebné ve větším množství jako jsou dusík, fosfor a draslík, se nedostatek projevuje na velikosti a výšce rostlinných orgánů (Marschner et Cakmak 1989, Fredeen et al. 1989, Richard-Molard et al. 2008). Naproti tomu nedostatek prvků, které jsou potřebné v menším množství a hrají důležitou roli především v redoxních systémech, v enzymech nebo

při detoxikaci (např. železo, měď, zinek apod.), se projevuje spíše na vnitřních metabolických procesech a na obranyschopnosti rostlin proti chorobám (Rahimi et Bussler 1973, Boardman et McGuire 1990, Berman-Frank et al. 2001). Z tohoto důvodu se tato práce zaměřuje pouze na pět základních prvků (N, P, K, Mg a Ca), které rostliny vyžadují ve větším množství a jejichž nedostatek se může snadno projevit na funkčních znacích rostlin (Güsewell 2004, García-Palacios et al. 2010).

Pro objasnění dlouhodobého efektu hrabání na diverzitu rostlin byl v roce 2010 na kopci Vysoká stráň v CHKO Český kras založen experiment na odstraňování listového opadu. Během prvních 5-ti let hodnocení se významně zvýšila diverzita a abundance rostlinných druhů na plochách, kde byl management prováděn (Douda et al. 2017). Po více jak 10-ti letech pravidelného odstraňování listového opadu se tato práce snaží odpovědět na otázky: (i) Jak se liší funkční znaky rostlin (konkrétně velikost listu, výška rostliny, SLA, LDMC a stomatální vodivost) v závislosti na typu managementu; (ii) Jaký je rozdíl v obsahu živin v půdě a v rostlinách na plochách ošetřených managementem; (iii) Jak se odráží prosvětlení ploch ve funkčních charakteristikách vybraných druhů na nich rostoucích a v množství živin v jejich biomase?

2. Cíle práce a hypotézy

Hlavním cílem diplomové práce je pomocí funkčních znaků a obsahu živin v biomase vybraných druhů rostlin osvětlit, jaké mechanismy zvyšují druhovou diverzitu na hrabaných plochách. Naším základním předpokladem je, že nedostatek živin se bude odrážet ve funkčních vlastnostech rostlin a v množství obsahu živin v jejich biomase, pokud živiny hrají významnou roli v udržování diverzity na hrabaných plochách. Pro tento experiment jsme vybrali šest nejhojnějších druhů (zběhovec lesní, silenka nicí, kokořík vonný, opletka křovištní, konopice širolistá a česnáček lékařský), které se vyskytují na většině hrabaných a nehrabaných plochách a mají různou životní strategii (vytrvalé versus monokarpické druhy). Předpokládáme, že druhy, které budou limitovány živinami, budou zároveň odpovídat menším vzrůstem vegetativních orgánů, menším obsahem živin v sušině rostlin a sníženou stomatální vodivostí. Zároveň očekáváme, že na nedostatek živin budou více odpovídat zástupci monokarpických druhů, kteří patří mezi rychle rostoucí představitele skupiny tzv. „resource acquisitive species“, narozdíl od stres tolerantních vytrvalých druhů. V případě, že druhy nebudou odpovídat funkčními znaky ani obsahem živin v biomase na hypoteticky snížené množství živin na hrabaných plochách, zvýšení diverzity je možno přičítat čistému efektu disturbance.

Předpokládáme, že:

- (1) Hrabané plochy budou mít menší množství živin než plochy kontrolní.
- (2) Monokarpické druhy budou mít nižší obsah živin v biomase a budou odpovídat nižším růstem, menší specifickou listovou plochou a budou dosahovat nižších hodnot stomatální vodivosti na hrabaných plochách.
- (3) Světlo bude obecně zvyšovat růst, velikost listové plochy a stomatální vodivost, ale pozitivní efekt bude méně výrazný na živinově chudších hrabaných plochách v porovnání s kontrolami.

3. Historie tradičních managementů

Lidé od nepaměti hospodařením v lesích zásadně ovlivňovali vzhled krajiny a tím i fungování vnitřních ekosystémových procesů. Intenzita a způsoby využívání lesů se velmi lišily s nadmořskou výškou a mírou kolonizace krajiny. Nejvíce využívané byly nížinné a pahorkatinné oblasti (do 400 m n. m.), kde se intenzivně hospodařilo již od neolitu (doba před 7000 lety). O metodách, které se v dřívější době používaly, se dozvídáme z písemných historických záznamů. Konkrétně pro české území je to počátek 14. století, díky němuž máme dobrou představu o hospodaření v lesích. Veškeré hospodářské zásahy se řídily především ekonomickými potřebami, které vedly k maximálnímu využití lesa (Hédl et al. 2011). Proto již ve středověku v nížinách neexistoval lesní porost bez vlivu člověka (Szabó 2009).

Mezi tradiční způsoby hospodaření patřilo pařezení, ořez stromů, lesní pastva, hrabání steliva či dokonce řízené vypalování lesa (Čížek et al. 2016). Pařezení neboli výmladkové hospodaření je způsob založený na regeneraci stromů pomocí výmladků, přičemž doba obmytí je v rozmezí 7 až 40 let. Výmladkové hospodaření vytváří nízký nebo střední les. Rozdíl mezi středním a nízkým lesem je v ponechání tzv. výstavků s delší dobou obmytí. Střední les má zpravidla dvě etáže; dolní etáž je tvořena nízkou pařezinou a horní etáž vzrostlými stromy (Kadavý et al. 2011). Dalším typem hospodaření je ořez stromů, někdy označovaný jako osečné nebo vrškové hospodaření (pollarding). Často je uváděno, že se jedná o jakýsi typ pařezení s tím rozdílem, že se stromy ořezávají ve výšce 1,5 až 3 metry nad zemí, aby regenerovaly tvorbou pňových výmladků. Tímto způsobem vznikaly tzv. hlavaté stromy typické pro ořezávání stromů v pastevních lesích a stromů rostoucích mimo les. Pravidelnost v ořezávání stromů vede k prodlužování věků stromů (Šebek et al. 2013). Pastva v lesích patří k jednomu z nejstarších typů hospodaření, která se praktikovala od doby, kdy člověk dokázal domestikovat divoká zvířata. Pastva v lese se lišila především podle toho, jaké domestikované zvíře se páslo, což mělo vliv na vegetaci a tím i na utváření struktury lesních biotopů (Kirby et Watkins 1998). Další široce rozšířenou formou tradičního využívání lesa bylo hrabání lesního opadu (steliva). Sběr lesního opadu sloužil převážně k výkrmu dobytka a na podestýlku, která se pak následně ještě využívala k hnojení zemědělské půdy. Shrabané suché listí se využívalo i k plnění matrací a lůžkovin. Informace o intenzitě a frekvenci, s jakou se suché listí v lesích hrabalo, není

bohužel k dispozici z důvodů absence podrobných historických záznamů (Bürgi et Gimmi 2007). Jistě ovšem víme, že mělo hrabání významný vliv na složení rostlinného společenstva (Dzwonko et Gawronski 2002). Pravděpodobně z důvodu, že pravidelné hrabání listového opadu stejně jako řízené vypalování lesa má vliv na snižování obsahu živin v půdě (Vild et al. 2015). Řízené požáry byly dalším důležitým činitelem disturbance v lese, který ovlivňoval biotické a abiotické podmínky stanovišť. Poměrně často v historii hrál oheň důležitou roli pro údržbu krajiny. Povětšinou za účelem obohatit rychle půdu o živiny a podnítit tak růst bylin pro pasoucí se dobytek (Rackham 1998).

V době mezi 18. a 19. stoletím tradiční formy hospodaření ustupují z důvodu šíření osvícených myšlenek a podnícení racionálního využívání lesa s trvalými výnosy oproti domnělému dřívějšímu chaotickému systému (Hédl et al. 2011). Tradiční formy hospodaření byly označovány jako nežádoucí plundrování lesa, které nemůže zaručit stabilní výnosy. Začíná se používat termín moderní lesnictví. Pěstuje se tzv. vysoký les se zvýšenou dobou obmýtí a tím dochází ke stoupaní obsahu dusíku v půdě. Množství živin v lese je umocněno plošným užíváním dusíkatých hnojiv používaných na zemědělské půdě. V současnosti se začínají uplatňovat postupy s cílem pěstování lesů s maximálním výnosem ale s ohledem na přírodní procesy, tzv. přírodě blízké lesnictví (Palik et al. 2020).

4. Vliv listového opadu na lesní ekosystém

Listový opad a jeho rozklad hraje důležitou roli v lesním ekosystému (Facelli et Pickett 1991, Sayer 2006). Funkce listového opadu zde plní dvě hlavní role; zaprvé je nedílnou součástí koloběhu živin, kdy tvoří hlavní zdroj organické hmoty v půdě, zadruhé vytváří ochrannou vrstvu na povrchu půdy, která reguluje mikroklimatické podmínky. Míra těchto vlivů je určena především množstvím opadu a jeho fyzikálně-chemickými vlastnostmi (Alriksson et Eriksson 1998, Cornwell et al. 2008). Kvalita a množství opadu je stanovena kombinací vlivu úrodnosti půdy a struktury rostlinného společenstva (Ebermayer 1876). Výška vrstvy opadu a její souvislost pokryvu má vliv na řadu funkcí v ekosystému. Jednou z nich je míra dekompozice, která zprostředkovává tok živin do půdy (Sariyildiz et Anderson 2003). Dekompozice spolu s mineralizací hrají zásadní roli v koloběhu živin v ekosystému, neboť se díky těmto

procesům uvolňují do půdy minerální živiny, které se stávají dostupné pro rostliny (Gryndler et al. 2003). Další funkcí je vytvoření rozhraní mezi povrchem půdy a atmosférou a tím zajištění určitého stupně ochrany povrchu půdy. Opad zadržuje déšť (Benkobi et al. 1993) a světlo (Ogee et Brunet 2002) a reguluje tak výměnu tepla a vody mezi půdou a atmosférou (MacKinney 1929, Ponge et al 1993). Kromě toho poskytuje stanoviště a substrát pro členovce (Arpin et al. 1995), houby (Tyler 1991) a mikroorganismy (Jordan et al. 2003). V neposlední řadě hloubka opadu ovlivňuje diverzitu a druhové složení bylinného patra (Grubb 1980, Bansal et al. 2014). Z toho vyplývá, že listový opad má v lesním ekosystému velmi komplexní roli a významně přispívá k udržení stabilních podmínek na povrchu lesní půdy.

Dlouhodobé hrabání opadu snižuje základní obsah živin v půdě (Mo et al. 1995, Peng et al. 2003, Sayer 2006, Hofmeister et al. 2008) a narušuje stabilní podmínky na jejím povrchu. Ovlivněny jsou fyzikální a chemické vlastnosti půdy, půdní biota a přímo i nepřímo také rostlinná vegetace (Sayer 2006). Listový opad je součástí koloběhu živin. Odstranění opadu ovlivňuje množství živin v půdě dvojnásobným způsobem, jednak přímo v podobě exportu opadu spolu s živinami a nepřímo snížením dostupnosti základních živin v půdě. Nepřítomnost opadu na povrchu půdy způsobuje větší kolísání teplot (MacKinney 1929, Ponge et al. 1993) a obsahu vody na povrchu půdy (Ginter et al. 1979). Půda není chráněna před přímým dopadem dešťových kapek, což přispívá k rychlejšímu vyluhování živin z půdy či erozi. Dochází také ke snížení schopnosti zadržovat vodu v půdě (Walsh et Voight 1977). Odběr listového opadu ovlivňuje i pH půdy, přičemž směr a velikost změn pH je ovlivněn počátečním pH půdy a typem vegetace a výsledkem jsou hodnoty pH půdy, které jsou podobné pH dešťových srážek (Fisk et Fahey 2001, Mo et al. 2003).

4.1. Význam hrabání vzhledem k druhové diverzitě rostlin

Listový opad byl po staletí nepostradatelným zdrojem pro chov dobytka. Především v oblastech, kde nebyl dostatek podestýlky pro ustájení domácích zvířat nebo krmiva v zimních měsících (Farrell et al. 2000, Bürgi et Gimmi 2007, Gimmi et al. 2008) byl jedním z hlavních zdrojů odnosu živin z lesních ekosystémů. S upuštěním od tradičních managementů docházelo k postupné akumulaci živin v lesích. Dnešní trend postupného zarůstání lesů snižuje dostupnost světla v lesním podrostu a rozklad nahromaděného opadu obohacuje půdu o živiny. Nárůst obsahu

živin v lesní půdě je ještě podporován splachem živin z polí při nadměrném používání zemědělských hnojiv (Hédli et al. 2011). V neposlední řadě je půda ohrožena v důsledku zvýšené atmosférické depozice. Výše zmíněné faktory vedly k tomu, že oligotrofní druhy, které potřebují pro svůj růst půdní substrát s nižším obsahem živin a větší mírou oslunění, v mnoha oblastech evropských nížinných lesů vyhynuly (Wohlgemuth et al. 2002). Pravidelný odběr listového opadu způsobuje vedle snižování základních živin v půdě i mechanické narušení půdy a bylinného patra. Je velmi dobře známo, že disturbance hraje významnou roli určující složení a diverzitu rostlin (Collins 1992, Clarke et al. 1996). Disturbance v podobě pravidelného hrabání opadanky snižuje kompetici a podporuje klíčení (Jutila et Grace 2008). Kombinací pravidelné disturbance spolu se snižováním obsahu základních živin v půdě by mělo vést k podpoře oligotrofních druhů rostlin na úkor konkurenčně schopnějších nitrofilních druhů. Hrabání opadu se na rostlinné diverzitě a abundanci nemusí projevit hned, pro kýžený efekt je nutné odběr listového opadu provádět opakovaně každý rok na podzim (Vild et al. 2015). Dopad hrabání na diverzitu společenstva se může projevit v horizontu následujících 5 let (Douda et al. 2017). Odstranění listového opadu mělo v minulosti nepochybně velký vliv na složení společenstev rostlin (Wohlgemuth et al. 2002, Dzwonko et Gawroński 2002, Vild et al. 2018).

5. Reakce rostlin na množství dostupných živin

Minerální živiny jsou velmi důležité pro růst, stavbu a vývoj rostlin. Míra efektivního využití živin pro rostlinu silně koreluje s dostupností světla a vody. Optimální rozsah pro každou živinu je velmi specifický napříč jednotlivými druhy rostlin, přičemž nedostatek nebo naopak nadměrné množství se u rostlin projevuje na jejich způsobilosti konkurovat v prostředí (Pandey 2018). Obecně se živiny rozdělují podle potřebného množství na makroživiny a mikroživiny (Marschner 1995). Mezi základní živiny, které jsou potřebné ve vyšších koncentracích (tzv. makroživiny) a jsou limitní pro růst rostlin a jejich vývoj patří: dusík (N), fosfor (P), draslík (K), vápník (Ca), hořčík (Mg) a síra (S). V této práci nebyla analyzována síra, proto dále nebude více rozebírána.

Dusík má zásadní roli pro syntézu bílkovin a nukleových kyselin, které tvoří organickou hmotu rostlin. Příjem dusíku rostlinou je nejčastěji ve formě iontů NO_3^- a

NH_4^+ . Vzhledem k tomu, že je dusík hlavním prvkem v listech, projevuje se jeho nedostatek např. chlorózou (typickým žloutnutím listů). Absence dusíku se nejprve projeví na starších listech, ze kterých je dusík mobilizován do mladších listů. Dalšími projevy je tenší stonk nebo celkově menší vzrůst rostlin (Shrivastav et al. 2020).

Fosfor je integrální součástí všech membránových proteinů, lipidů a nukleových kyselin. Významnou roli hraje při dýchání a fotosyntéze, čili má vliv na ukládání energie nebo strukturální integritu. Rostlina přijímá fosfor v podobě aniontů H_2PO_4^- nebo HPO_4^{2-} . Nedostatek fosforu vede k inhibici růstu mladých rostlin a tmavě zelenému zbarvení. Příznaky nedostatku fosforu jsou většinou podobné s projevy nedostatku dusíku: vedou ke štíhlejšímu stonku nebo k menší velikosti listu. V některých případech se mohou na listech objevovat malé skvrny odumřelých tkání (Raghothama 2005).

Draslík se významně podílí na regulaci osmotického potenciálu rostlinných buněk, což má vliv na aktivaci enzymů ovlivňujících růst a metabolismus rostlin. Dále hraje důležitou roli při transportu vody a otevírání a zavírání průduchů. Rostlina přijímá draslík ve formě iontů K^+ . Nižší koncentrace draslíku v rostlině snižují odolnost rostlin vůči stresu způsobeného suchem (Wang et al. 2013). Vzhledem k tomu, že se draslík podílí významně na otevírání a zavírání průduchů pomocí turgoru, může nedostatek způsobit uzavření průduchů a inhibovat rychlost fotosyntézy. Na listech se deficit draslíku může projevit okrajovou chlorózou (Ranade-Malvi 2011).

Hořčík má významnou roli v aktivaci některých enzymů, které se podílí na syntéze nukleových kyselin. Svojí roli hraje i v dýchání či při fotosyntéze. Dále je hořčík součástí molekuly chlorofylu. Dostatečné množství hořčíku může přímo či nepřímo ovlivnit obranyschopnost rostliny vůči chorobám. Rostliny přijímají hořčík ve formě iontů Mg^{2+} . Nedostatek způsobuje chlorózu, etiolizaci (vybělení) listů nebo jejich žloutnutí. Výrazný nedostatek hořčíku může vést dokonce k předčasnému opadu listů (Huber et Jones 2013).

Vápník je jednou z rostlinných živin, která má v rostlinách relativně vysoký obsah. Dokonce je přítomen i v listovém opadu a to v nemalé míře. Vápník je nepostradatelný pro tvorbu a udržování lamelárních systémů v buněčných organelách a z tohoto důvodu je nutný pro prodlužování buněk v rostlině. Rostliny přijímají vápník ve formě Ca^{2+} . Nedostatek vápníku stejně jako jeho nadměrné množství se může projevit na růstu rostlin (Burstrom 1968).

Z doposud publikovaných studií vyplývá, že kromě potřebného množství živin pro rostlinu je důležitý i jejich vzájemný poměr, který může ovlivnit složení společenstva (Koerselman et Meuleman 1996). Například vyšší dostupnost fosforu při nepřítomnosti dusíku podporuje druhy schopné fixovat vzdušný dusík a naopak při limitaci fosforu a vyšší dostupnosti dusíku je stimulován růst travních porostů (DiTomasso et Aarssen 1989). Míra ovlivnění společenstva poměrem živin se vztahuje především k živinám, které řídí významně růst druhů nebo jsou limitním faktorem prostředí. Nejčastěji se to vztahuje na N : P : K (dusík, fosfor a draslík). Draslík ovšem jen zřídka ovlivňuje růst rostliny, proto nejběžněji sledovaným poměrem je N : P. Účinky poměru N : P v biomase rostlin byl studován Koerselman et Meuleman (1996), z jejichž výsledků je patrné, že rostoucí poměr N : P je ukazatelme omezení růstu rostliny.

6. Funkční znaky rostlin

Funkční znaky poskytují informaci o vlastnostech rostlin, které vypovídají o jejich přizpůsobivosti a strategii v různých typech prostředí. Za funkční znak považujeme jakýkoliv měřitelný rys, který přímo či nepřímo ovlivňuje zdatnost rostlin (Albert et al. 2010). Nehledě na zdatnost mohou být funkční znaky charakterizovány podle jejich strategického nebo adaptivního významu (Ackerly et al. 2000, Reich et al. 2003), vlivu na výkonnost organismu (McGill et al. 2006), biologickou funkci (Aubina et al. 2009) nebo jejich domnělou souvislost s odezvou k určitému faktoru prostředí (Díaz et Cabido 2001). Velmi často používané rozdělení funkčních znaků pro severozápadní evropskou flóru je podle databáze LEDA Traitbase, která rozděluje funkční znaky do tří základních skupin podle Knevel (2005), které popisují perzistenci, rozmnožování a schopnost šíření. Znaky, které popisují rozmnožování jsou počet semen, počet ramet, velikost a hmotnost semen, tvar semen a délka života rostliny. Znaky zahrnující schopnost šíření druhu jsou životnost semene v semenné bance, vnější a vnitřní disperze pomocí zvířat a výška uvolňování semene. Znaky, které souvisejí s perzistencí druhu, čili odrážejí toleranci rostlin vůči stresu a disturbancím, jsou výška rostliny, listová plocha, specifická listová plocha (SLA), obsah sušiny v listu (LDMC), klonální znaky nebo rozložení listů na stonku. V této práci se zaměřuji na funkční znaky indikující reakci na disturbanci a stresové podmínky prostředí,

kterými jsou výška rostliny, velikost listu, SLA, LDMC a stomatální vodivost.

6.1. Vztah funkčních znaků k prostředí

Obecně platí, že živiny, voda a světlo jsou považovány za tři hlavní zdroje, které omezují růst rostlin. Nedostatek výše uvedených zdrojů se může na rostlinách projevat nejrůznějším způsobem. V poslední době se klade velký důraz na funkční znaky rostlin, které mohou velmi dobře odrážet reakce rostlin způsobené stresem prostředí. I přes vzájemnou propojenost a multifunkčnost rostlinných orgánů při získávání zdrojů, kdy mnoho funkčních znaků se jeví hybridními ukazateli dostupných zdrojů, poskytují funkční znaky důležité informace o odpovědi rostlinných druhů ke změnám prostředí (Craine et Dybzinski 2013).

Výška rostliny

Výšku rostliny můžeme definovat jako nejkratší vzdálenost mezi horní hranicí fotosyntetických pletiv a úrovní terénu. Výška rostliny úzce souvisí s konkurenční silou a je hlavním určujícím faktorem schopnosti rostlinného druhu soutěžit o světlo, přičemž existuje důležitý kompromis mezi výškou rostliny a tolerancí nebo vyhýbání se stresu ať už daného deficitem živin, klimaticky podmíněného stresu nebo stresu způsobeného herbivory (Cornelissen et al. 2003). Podle Moles et al. (2009) výška rostlin negativně koreluje s proměnnými faktory prostředí v místech, kde jsou rostliny vystaveny velkým stresovým faktorům v podobě sucha, chladu, nadmořské výšky nebo v místech s nižším obsahem živin. Množství živin v půdě se tak může zásadně podepsat na výšce rostlin. Odběr listového opadu snižuje obsah jednotlivých živin v půdě, množství vápníku, fosforu, hořčíku, draslíku a dusíku (Sayer 2006). Nedostatek výše uvedených prvků může do značné míry ovlivňovat růst a vývoj rostliny (Silva et al. 2000).

Velikost listu

Velikost listu je pro rostlinu významná z hlediska energetické a vodní bilance. Proměnlivost velikosti listů rostlin je velmi variabilní a je ovlivněna řadou faktorů v prostředí. Podobně jako u výšky rostliny je velikost listu ovlivněna klimatem, geologickými podmínkami, stresem ze sucha a z chladu nebo nadměrným či nedostatečným osluněním. Tato podobnost pramení ze skutečnosti, že existuje

pozitivní korelace mezi výškou rostliny a velikostí listu. Proměnlivost velikosti listů může být ovlivněna i alometrickými faktory jako je velikost a stavba rostliny nebo ekologickou strategií, v případě že jde o stres způsobený nedostatkem živin (Cornelissen et al. 2003). Tyto faktory mohou zapříčinit relativní zmenšení listové plochy (Knevel 2005). Samostatná velikost listové plochy může být pro analýzu zavádějící vzhledem k velkému počtu faktorů, na které velikost listu reaguje, protože dalším důležitým ekologickým rysem pro list je jeho šířka (Givnish 1987, Fonseca et al. 2000).

Specifická listová plocha

Specifická listová plocha (SLA) je hodnota jednostranné plochy čerstvého listu dělená jeho suchou hmotností. Kühner et Kleyer ve své práci z roku (2008) uvádějí, že hodnoty SLA vypovídají o množství dostupných živin v půdě a reakci rostlin na disturbanci prostředí, nicméně Hodgson et al. (2011) tvrdí, že SLA se jeví spíše jako hybridní index úživnosti půdy a dostupného světla. Hodnoty SLA jsou v mnoha případech pozitivním korelátem relativní růstové rychlosti (Weiher et al. 1999). Nižší hodnoty SLA mají druhy, které investují do ochrany listů s dlouhou životností (Cornelissen et al. 2003) naopak vyšší hodnoty SLA připadají na rostliny lesního podrostu lépe snášející stín (Poorter 2009). Obecně ze studií vyplývá, že vyšší hodnoty SLA odpovídají rostlinám, které nejsou vystaveny dlouhodobým stresovým podmínkám a rostliny s nižšími SLA vypovídají o rostlinách schopných se vyrovnávat s dlouhodobým stresem (Reich et al. 1999, Knevel 2005, Harzé et al. 2016). Často jsou hodnoty SLA inverzní k hodnotám LDMC (Yulin et al. 2005).

Obsah sušiny v listu

Hodnota LDMC (obsahu sušiny v listu) je hmotnost suchého listu dělená hmotností listu nasyceného vodou. Obsah sušiny v listu souvisí s průměrnou hustotou pletiva v listu. Ukazuje se, že hodnoty LDMC negativně korelují s relativní růstovou rychlostí a pozitivně s životností listu. Ze závěrů Hodgson et al. (2011) vyplývá, že hodnoty LDMC by měly být preferovanou vlastností pro hodnocení gradientu úrodnosti půdy. Listy, které mají vyšší hodnoty LDMC jsou poměrně tvrdé, pomalu rostou a jsou schopné regulovat ztrátu vody (Volaire 2008) a proto jsou odolnější vůči stresu než listy s nižšími hodnotami LDMC, které indikují rychlejší růst listu (Poorter 2009). Dále platí, že LDMC má spojitost s některými dalšími procesy v ekosystému,

například s rozkladem odumřelých částí rostlin. U rostlin, které mají vyšší hodnoty LDMC, nepodléhají listy rychlému rozkladu (Garnier et al. 2007). Nižší hodnoty LDMC vypovídají o prostředí, které je často narušované a bohaté na živiny (Cornelissen et al. 2003).

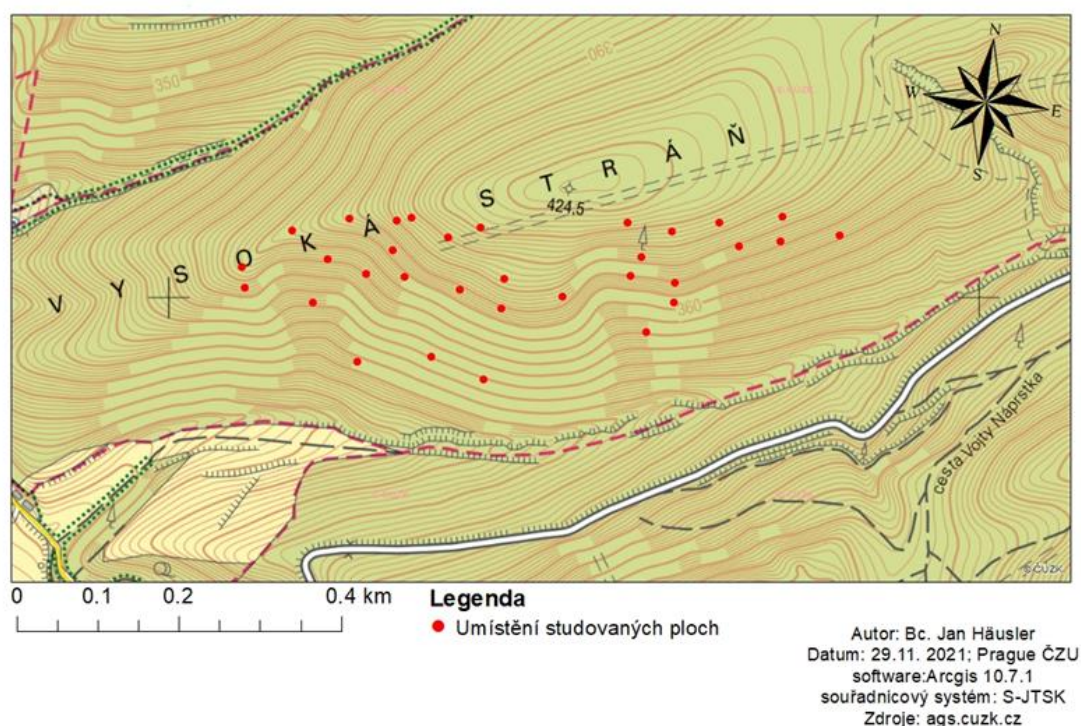
Stomatální vodivost

Stomatální vodivost je měřítkem stupně otevřených průduchů a může být použita jako ukazatel stavu vody v rostlině. Stomatální vodivost může být měřena jak dynamicky, tak ustálenými difuzními porometry (Giménez et al. 2013). Otevírání a zavírání průduchů má klíčovou roli v adaptaci rostlin na měnící se prostředí, protože tak kontrolují nejen ztrátu vody, ale i absorpci CO₂, rychlost fotosyntézy a růst rostliny (Gaëlle et al. 2010). Průduchy jsou řízeny rozdílem nitrobuněčného tlaku turgoru mezi svěřacími buňkami. Změny v turgoru můžou být velmi rychlé, což rostlině umožňuje rychlou adaptaci na měnící se prostředí. Stomatální vodivost byla po dlouhou dobu považována za plýtvání, ale je nezbytným důsledkem pro průběh fotosyntézy. Další důležitá funkce přisuzována stomatální vodivosti je chlazení listů a hmotností tok živin z půdy do rhizosféry. V důsledku spojení mezi transpirací a hmotnostním tokem živin může dostupnost některých živin, zejména NO₃⁻, částečně regulovat tok vody rostlinami (Cramer et al. 2009). Například nedostatek dusíku a fosforu vede k významné inhibici transportu vody v kořenech (Maurel et al. 2008). Nicméně transpirační reakce na živiny představuje komplexní síť regulačních mechanismů, které rostlinám umožňují modulovat tok vody v reakci na nutriční nebo jiné stresové faktory. Z tohoto důvodu jsou některé druhy rostlin přizpůsobeny tak aby nešetřily vodou, ale spíše aby maximalizovaly tok vody, v prostředí kde je jí nedostatek (Nicotra et al. 2008).

7. Charakteristika území

Lokalizace

Lokalita se nachází v NPR Karlštejn, která je součástí CHKO Český kras na jižně exponovaném svahu kopce Vysoká stráň (49.9623564N, 14.1418503E) s nadmořskou výškou v rozmezí 300–415 m n. m. (mapy.cz 1996). Vymezené plochy se rozkládají na ploše zhruba 10ha se středním sklonem: $23^\circ \pm 0.7^\circ$ (standardní chyba). Vysoká stráň se nachází v okrese Beroun u vesnice Hostim (obr. č. 1), ale spadá do katastrálního území Bubovic (ČÚZK 2020).



Obrázek č. 1: Podrobná mapa rozmístění jednotlivých ploch na kopci Vysoká stráň.

Přírodní podmínky

Podloží je tvořené devonskými prachovci s vložkami pískovců, na bázi jsou červené vápnité břidlice a bituminózní vápence. Půdy jsou modální kambizemě s maloplošným výskytem litozemě a kambizemě rankerové, silně kyselá (geology.cz 2020). Průměrná roční teplota je v této oblasti 8–9 °C. Průměrný roční úhrn srážek je

550 mm. Hodnoty uváděných ročních průměrů teploty a srážek jsou k dlouhodobému průměru z let 1981–2010 (ČHMÚ).

Vegetace

Lesní společenstvo zde představují acidofilní teplomilné doubravy na mělkých půdách, konkrétně asociace *Sorbo torminalis-Quercetum* (Svoboda ex Blažková 1962) s dominancí *Quercus petraea*. Tato stanoviště se vyskytují především na výslunných polohách s kyselým nebo druhotně okyseleným substrátem. Velmi často jsou minerálně chudé. Dominantou bylinného patra je *Poa nemoralis*, *Festuca ovina* a *Carex humilis*. Dalšími charakteristickými teplomilnými acidotolerantními druhy snášejícími mělké půdy jsou *Anthericum ramosum*, *Genista tinctoria*, *Hieracium sabaudum*, *Silene nutans*, *Tanacetum corymbosum*, *Viscaria vulgaris*. I když se asociace *Sorbo torminalis-Quercetum* mnohdy vyskytuje jako primární vegetace na extrémně teplých a suchých stanovištích, velká část těchto porostů vznikla druhotně jako výsledek dlouhodobého hospodaření v lesích (Roleček 2013).

8. Metodika

8.1. Sběr dat

Sběr dat (funkčních znaků rostlin) probíhal od 7. – 11. 6. 2021 na kopci Vysoká stráň v CHKO Český kras. Pro hodnocení reakcí funkčních znaků bylo vybráno šest druhů rostlin s odlišnou životní strategií a nejvyššími frekvencemi výskytu na studovaných plochách. Vybranými rostlinami jsou tři vytrvalé druhy – zběhovec lesní (*Ajuga genevensis*), kokořík vonný (*Polygonatum odoratum*), silenka nicí (*Silene nutans*) a tři monokarpické druhy – opletka křovištní (*Fallopia dumetorum*), konopice širolistá (*Galeopsis ladanum*) a česnáček lékařský (*Alliaria petiolata*).

U těchto druhů byla měřena: stomatální konduktance pomocí porometru (SC-1 Leaf porometer) a výška rostliny (cm). Dále bylo u vybraných druhů odebráno pět listů (každý list z jiné rostliny stejného druhu na dané ploše) pro výpočet: velikosti plochy listu (cm²) pomocí skeneru (CI-202 Portable Laser Leaf Area Meter), čerstvé

váhy listu a suché váhy listu (váha Kern PCB 200-2). K vysušení listů byla použita sušička na biomasu. Sušení probíhalo po dobu 48 hodin při teplotě 60 °C. Z těchto hodnot byla následně dopočítána specifická listová plocha (SLA = velikost čerstvě utrženého listu/vysušená hmotnost listu) a obsah sušiny v listu (LDMC = vysušená hmotnost listu/hmotnost listu za čerstva) (Cornelissen et al. 2003). V poslední řadě byly odebrány vzorky vybraných rostlin pro analýzu obsahu živin v rostlinách. Analýza živin v rostlinné biomase byla provedena analytickou laboratoří Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích.

Světelné podmínky jednotlivých ploch byly zjišťovány pomocí hemisférických fotografií. První snímky byly pořizovány na začátku experimentu v roce 2010 uprostřed každé plochy ve výšce 1 m nad zemí. V roce 2020 byly snímky pořizovány stejným způsobem. Analýza fotografií byla provedena pomocí softwaru Gap Light Analyzer (GLA verze 2.0; Frazer et al. 2000). Výsledkem analýzy fotografií byly hodnoty procentuálního zastoupení otevřenosti zápoje, přímého světla a rozptýleného světla pro každou plochu. Analýza půdy byla provedena v roce 2010 a 2020. Na každé ploše bylo odebráno pět vzorků půdy z A horizontu (< 5 cm) v různých pozicích (ze všech čtyř rohů a ze středu). Vzorky byly následně smíchány dohromady, poté vysušeny a prosety přes 2 mm síto (Zbiral 1995). V půdě byl analyzován celkový dusík, rostlinami dostupný fosfor (PO_4^{3-}), vápník (Ca^{2+}), hořčík (Mg^+) a draslík (K^+). Koncentrace fosforu byla měřena spektrofotometrem a koncentrace ostatních živin stanovena atomovou absorpční spektrofotometrií.

8.2. Statistická analýza

Veškerá nasbíraná data byla analyzována v R-studiu (RStudio Team 2020) pomocí lineárních modelů se smíšenými efekty (lme). Tato generická funkce lineárních smíšených modelů je rozšířením obecného lineárního modelu (GLM) pro regresi, ale umožňuje vnořené náhodné efekty ve formulaci popsané v práci Laird et Ware (1982). Pro mnohonásobné porovnání dat byl použit tzv. „post-hoc“ test (Tukeyho test) z balíčku multcomp funkce glht (general linear hypothesis) (Hothorn et al. 2008). Data byla následně vizualizována pomocí balíčku ggplot2 (Wickham 2016). V přílohách na konci práce jsou přiložené grafy zobrazující čistý efekt hrabání na funkční znaky rostlin a obsah živin v listu.

9. Výsledky

9.1. Změny ve světelných podmínkách a obsahu živin v půdě

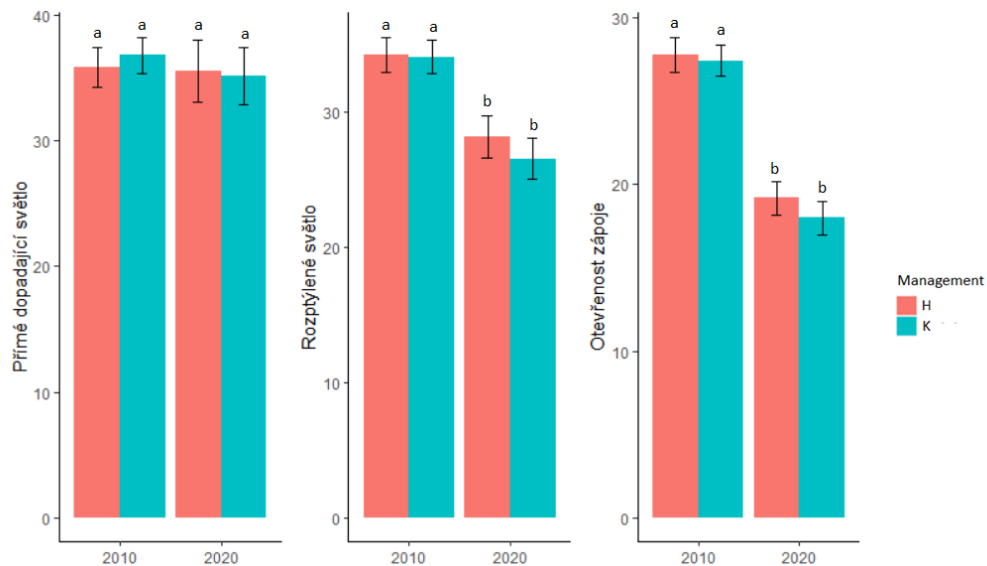
Analýza světelných podmínek provedená na 32 plochách neprokázala signifikantní změnu v dostupnosti světla v závislosti na typu managementu. Výrazný dopad na dostupnost světla byl prokázán efektem času, kdy v průběhu 10 let došlo k signifikantním změnám (tab. č. 1) u otevřenosti zápoje a rozptýleného světla. I když došlo v letech 2015 – 2018 k znatelnému prosvětlení porostu vlivem odumření části stromového patra z důvodu dlouhodobého sucha, podrobná analýza světelných podmínek prokázala významné snížení hodnot otevřenosti zápoje a rozptýleného světla (obr. č. 2). Přímé dopadající světlo se v průběhu 10 let významně nezměnilo.

Tabulka č. 1: Výsledky analýz světelných podmínek.

Mezery v zápoji			
	numDF	denDF	F-value
Management (M)	1	93	1.726
Rok (R)	1	93	59.382 ***
M x R	1	93	0.495

Rozptýlené světlo			
	numDF	denDF	F-value
Management (M)	1	93	1.060
Rok (R)	1	93	16.276 ***
M x R	1	93	0.687

Přímé světlo			
	numDF	denDF	F-value
Management (M)	1	93	0.047
Rok (R)	1	93	0.162
M x R	1	93	0.316



Obrázek č. 2: Světelné podmínky pro roky 2010 a 2020 s rozdělením podle aplikovaného managementu. H – hrabané plochy; K – kontrolní plochy

U většiny studovaných živin se prokázal signifikantní vliv hrabání na jejich obsah v půdě. Pravidelné hrabání opadu vedlo k snížení obsahu dusíku ($p = 0,03$), hořčíku ($p = 0,03$), fosforu ($p = 0,0009$) a vápníku ($p = 0,009$). Draslík jako jediný analyzovaný prvek na hrabání opadu nereagoval změnou obsahu v půdě. Nicméně se u některých živin projevíly změny obsahu v půdě efektem času. Mezi roky 2010 a 2020 došlo k snížení obsahu draslíku ($p = 0,001$) a vápníku ($p = 0,001$). U fosforu došlo naopak během 10 let ke zvýšení obsahu v půdě ($p = 0,0001$). Obsah dusíku a hořčíku v půdě se během 10 let výrazně nezměnil (tab. č. 2; obr. č. 3).

Tabulka č. 2: Výsledky analýz obsahu živin v půdě.

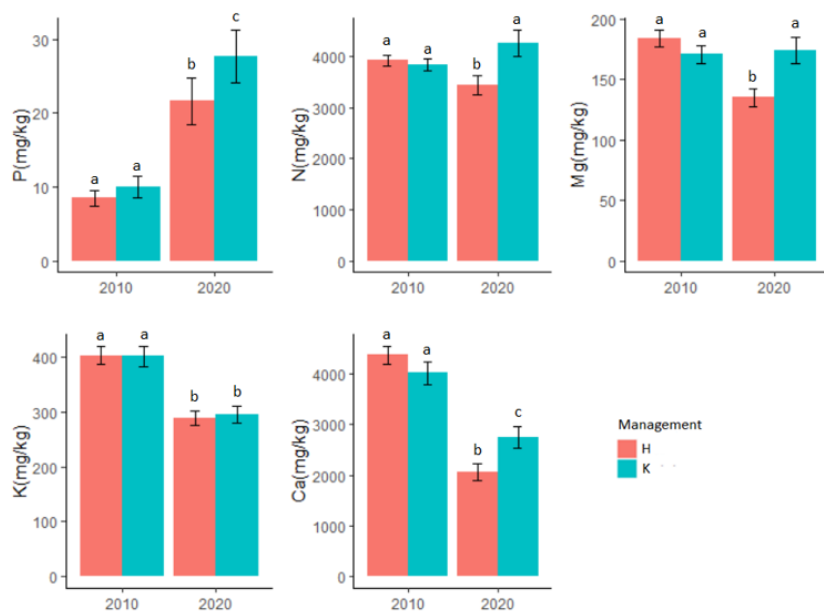
Hořčík			
	numDF	denDF	F value
Management (M)	1	125	2.464 *
Rok (R)	1	125	7.417 **
M x R	1	125	9.962 **

Dusík			
	numDF	denDF	F value
Management (M)	1	95	4.386 *
Rok (R)	1	95	0.0374
M x R	1	95	6.585 *

Fosfor			
	numDF	denDF	F value
Management (M)	1	93	11.674 ***
Rok (R)	1	93	29.351 ***
M x R	1	93	4.144 *

Vápník			
	numDF	denDF	F value
Management (M)	1	93	6.95 ***
Rok (R)	1	93	160.41 ***
M x R	1	93	27.37 ***

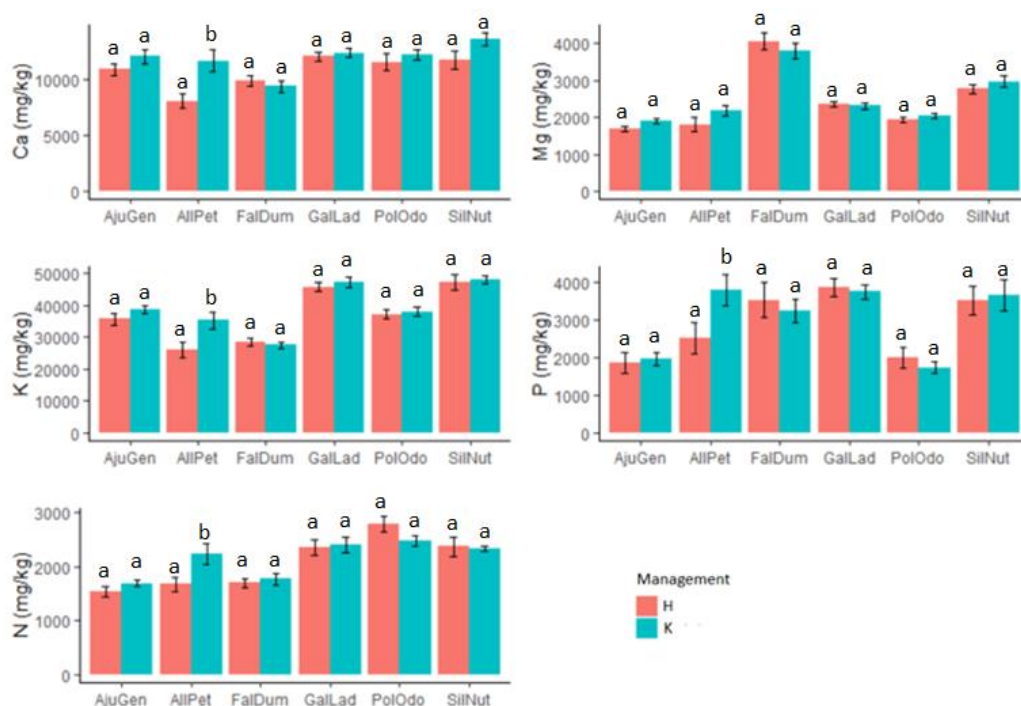
Draslík			
	numDF	denDF	F value
Management (M)	1	93	0.03
Rok (R)	1	93	62.72 ***
M x R	1	93	0.24



Obrázek č. 3: Množství živin v půdě v letech 2010 a 2020 s rozdělením podle typu managementu. H – hrabané plochy; K – kontrolní plochy

9.2. Efekt hrabání na funkční znaky a obsah živin v biomase studovaných druhů

Analýza prokázala, že na stres způsobený hrabáním nejvíce reaguje česnáček lékařský (*Alliaria petiolata*) (obr. č. 4). Nejméně ovlivněné druhy byly zástupci jednoletých rostlin: konopice široolistá (*Galeopsis ladanum*) a opletka křovištní (*Fallopia dumetorum*). Stres způsobený hrabáním se u vytrvalých druhů významně projevil pouze u kokoříku vonného (*Polygonatum odoratum*) na velikosti listu a silenky nicí (*Silene nutans*) na specifické listové ploše. Zběhovec lesní (*Ajuga genevensis*) reagoval z vytrvalých druhů nejméně většinou na hraně statistické významnosti. Grafy znázorňující čistě efekt hrabání na obsah živin v biomase viz příloha (Příloha č. 1).



Obrázek č. 4: Přehled obsahu jednotlivých živin ve srovnání mezi vybranými rostlinami. AjuGen - zběhovec lesní, PolOdo - kokořík vonný, SilNut - silenka nicí, AllPet česnáček lékařský, FalDum - opletka křovištní a GalLad - konopice široolistá. H – hrabané plochy; K – kontrolní plochy

9.3. Analýza interakce světla a odstraňování opadu na funkční znaky

Zběhovec lesní (*Ajuga genevensis*)

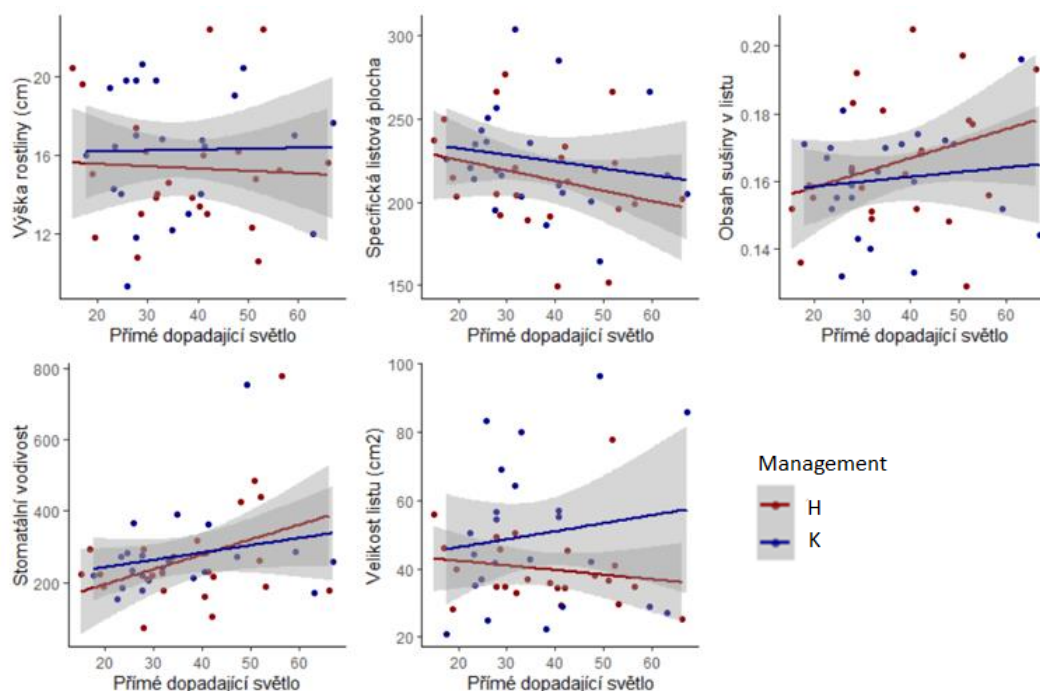
Efekt hrabání neměl významný vliv na žádný z měřených funkčních znaků zběhovce lesního (tab. č. 3). Výrazná změna ve funkčních znacích se neprokázala ani vlivem přímého dopadajícího světla (obr. č. 5). Signifikantní vliv na funkční znaky se neprokázal ani u vzájemné interakce světla s hrabáním.

Obsah živin v biomase zběhovce lesního nebyl významně ovlivněn hrabáním listového opadu (Příloha č. 1; obr. č. 17). Analýza neprokázala ani vliv přímého světla na obsah živin v biomase. Vzájemná interakce hrabání opadu a množství světla neovlivnila obsah živin v biomase (tab č. 4; obr. č. 6).

Tabulka č. 3: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Ajuga genevensis	numDF	denDF	Výška (cm) F-value	SLA F-value	LDMC F-value	Stom. vod. F-value	Plocha listu F-value
Management (M)	1	20	0.865	2.28	1.151	0.444	3.113
Přímé světlo (Přím)	1	20	0.003	2.81	1.925	3.215	0.037
M x Přím	1	20	0.07	0.26	0.35	0.549	0.628

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost

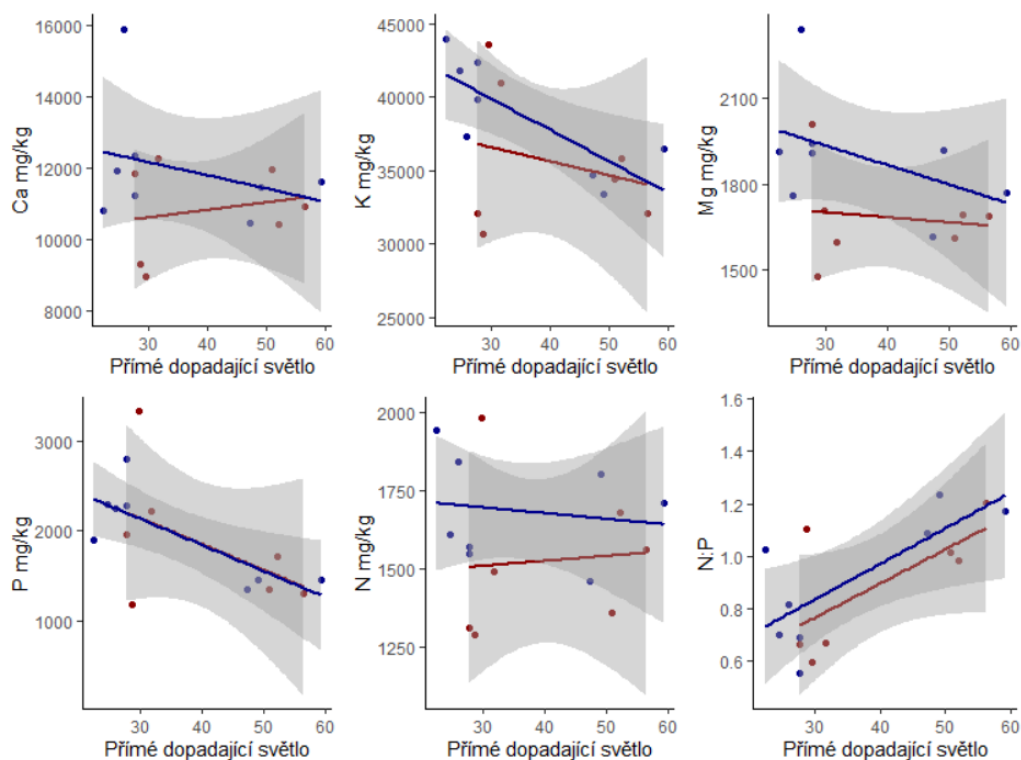


Obrázek č. 5: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků zběhovce lesního na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 4: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Ajuga genevensis			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	4	1.899	2.275	4.900	0.449	4.649	0.170
Přímé světlo (Přím)	1	4	0.157	4.180	1.270	4.948	0.196	5.218 ^
M x Přím	1	4	0.763	0.520	0.420	0.001	0.038	0.062

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 6: Obsah základních živin ve zběhovci lesním na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na přímé dopadající světlo.

Česnáček lékařský (*Alliaria petiolata*)

Česnáček reagoval na stres způsobený hrabáním jak funkčními znaky, tak obsahem měřených živin v biomase nejvýraznějším způsobem ze všech vybraných druhů (obr. č. 7, 8). Signifikantní reakce na hrabání nebyla prokázána pouze u specifické listové plochy. Z měřených funkčních znaků byla ovlivněna výška rostliny (tab č. 5; $p = 0,004$), kdy na hrabaných plochách dorůstal česnáček menšího věku. Dále se prokázal efekt hrabání opadu menší velikosti listu ($p = 0,007$), vyššími hodnotami LDMC ($p = 0,03$) a nižšími hodnotami stomatální vodivosti ($p = 0,01$). Česnáček reagoval i na přímé světlo. Na prosvětlenějších plochách se prokázaly

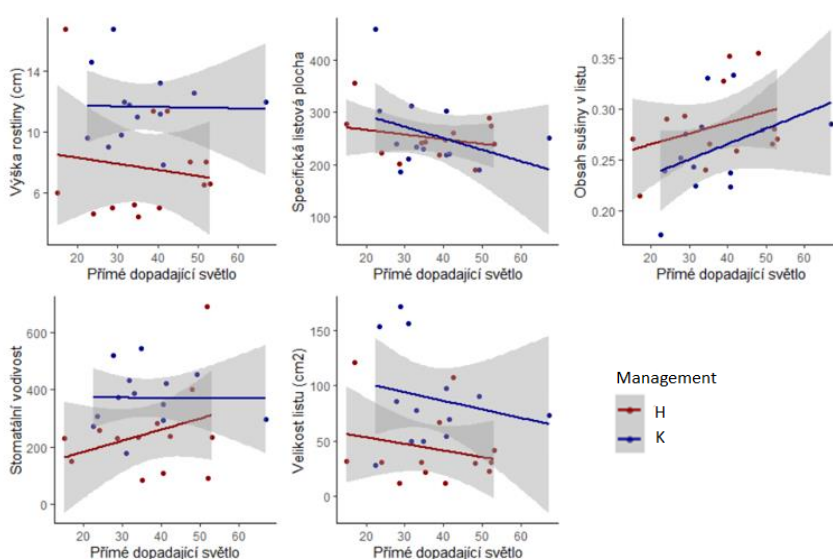
významně nižší hodnoty specifické listové plochy ($p = 0,003$). Hodnoty obsahu sušiny v listu naopak s přibývajícím světlem stoupaly ($p = 0,02$; obr. č. 7). U ostatních funkčních znaků se reakce na světlo neprokázala.

Hrabání opadu mělo významný dopad i na obsah živin v biomase (tab č. 6; obr. č. 22). Česnáček byl limitován na hrabaných plochách obsahem draslíku ($p = 0,001$), dusíku ($p = 0,002$), vápníku ($p = 0,007$) a fosforu ($p = 0,007$). Hrabání opadu mělo dopad i na zvýšený poměr N : P ($p = 0,02$). Efekt světla na živiny v biomase se projevil pouze zvýšeným poměrem N : P ($p = 0,02$). U ostatních analyzovaných živin nebyla vlivem světla zaznamenána významná změna obsahu v biomase. Interakce hrabání opadu a množství dostupného světla se prokázala na dusíku ($p = 0,01$) a draslíku ($p = 0,02$). Na prosvětlenějších kontrolních plochách se obsah draslíku v biomase významně snižoval. Obsah dusíku v biomase se naopak vlivem světla zvyšoval na hrabaných plochách (tab. č. 6; obr. č. 8).

Tabulka č. 5: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Alliaria petiolata			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	10	13.709 ***	0.08	5.601 **	10.030 **	11.347 ***
Přímé světlo (Přím)	1	10	0	13.901 **	7.096 **	0.012	0.203
M x Přím	1	10	0.002	0.535	0.052	0.736	0.06

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost;

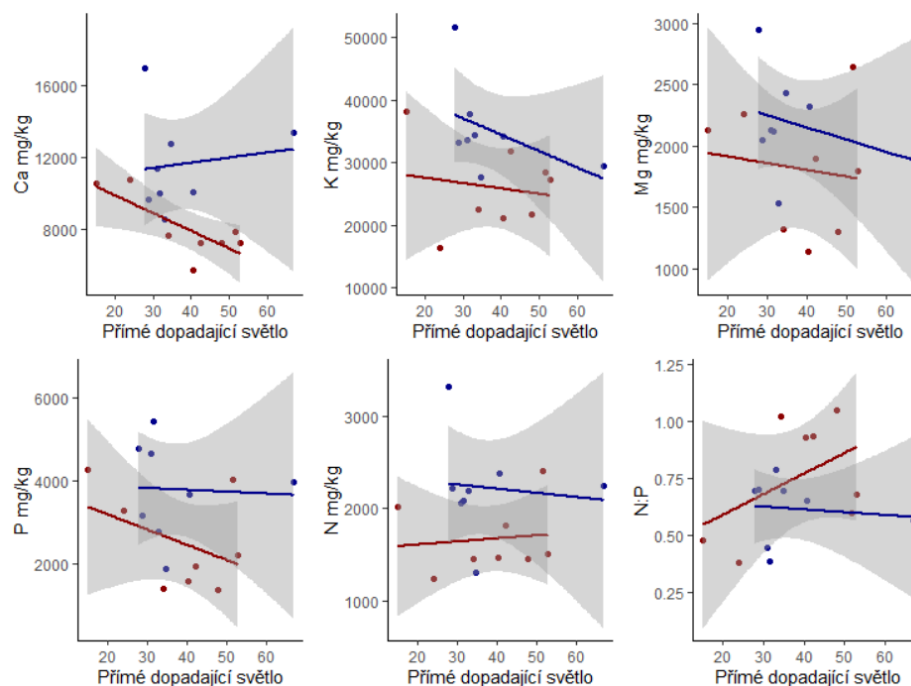


Obrázek č. 7: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků česnáčku lékařského na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 6: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

<i>Alliaria petiolata</i>			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	5	19.068 ***	46.457 ***	5.134	19.162 ***	30.4565 ***	10.169 **
Přímé světlo (Přím)	1	5	0.080	0.378	1.856	4.279	0.293	9.901 **
M x Přím	1	5	1.136	9.417 **	2.116	0.112	13.158 **	2.724

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 8: Obsah základních živin v česáčku lékařském na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na množství dopadajícího světla.

Kokořík vonný (*Polygonatum odoratum*)

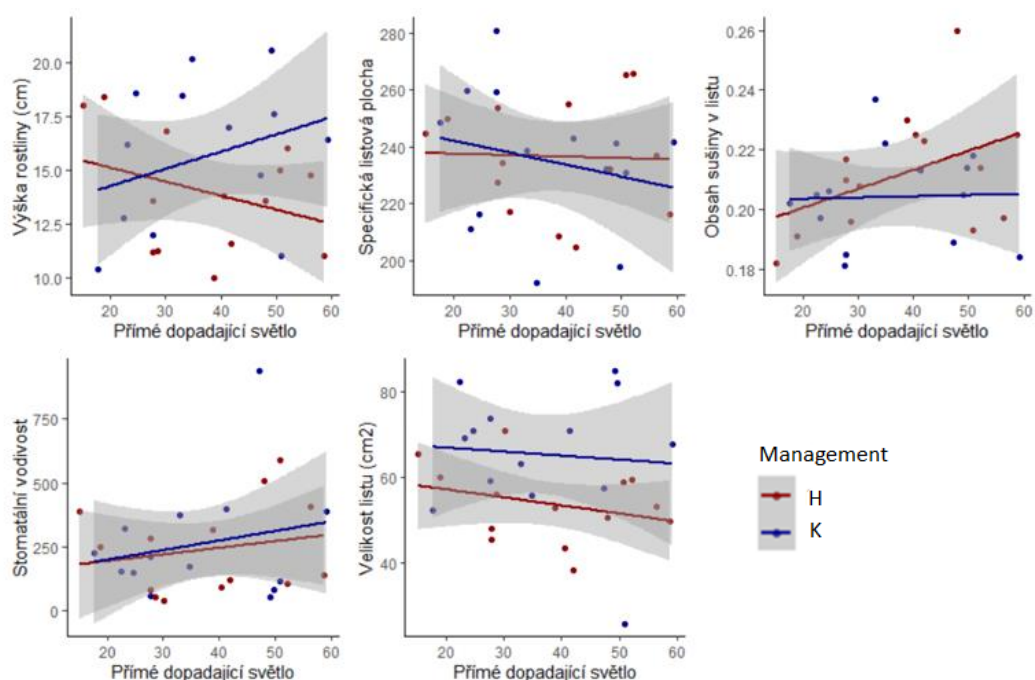
Odstraňování listového opadu mělo významný vliv na zmenšení velikosti listu (tab. č. 7; $p = 0,04$) kokoříku vonného. Ostatní funkční znaky nevykazovaly signifikantní závislost na hrabání opadu (tab. č. 7). Analýza dále prokázala významný vliv přímého dopadajícího světla na obsah sušiny v listu ($p = 0,05$), kdy na více osluněných plochách se signifikantně zvyšovaly hodnoty LDMC (obr. č. 9).

Efekt hrabání neměl významný vliv na změny obsahu živin v biomase (příloha č. 1 obr. 19). Množství dostupného světla signifikantně ovlivnilo obsah draslíku ($p = 0,03$) v biomase. Větší míra oslunění vedla k významně nižším hodnotám draslíku (tab. č. 8; obr. č. 10). U ostatních analyzovaných živin se změny neprokázaly.

Tabulka č. 7: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Polygonatum odoratum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	11	1.876	0.04	4.346	0.1346	5.297 **
Přímé světlo (Přím)	1	11	0.037	0.44	4.59 *	0.0168	0.434
M x Přím	1	11	2.432	0.23	0.827	0.0252	0.445

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost

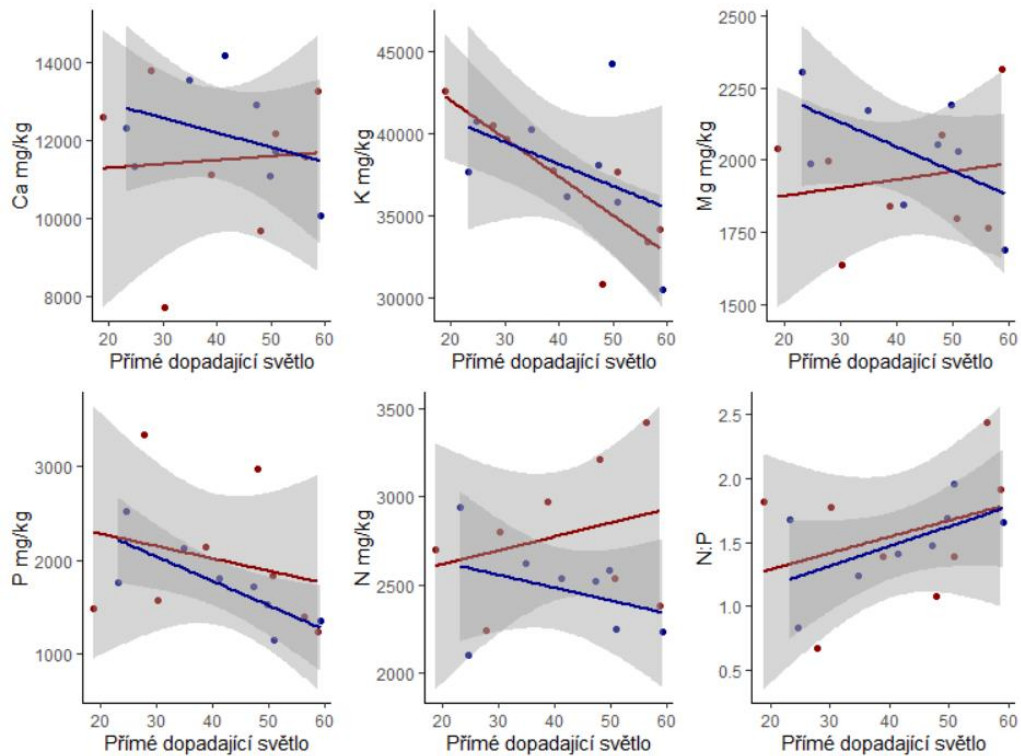


Obrázek č. 9: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků kokoříku vonného na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 8: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Polygonatum odoratum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	5	0.510	0.286	1.080	2.749	5.660	0.336
Přímé světlo (Přím)	1	5	0.100	8.918 **	0.120	0.000	0.020	0.097
M x Přím	1	5	0.454	0.594	1.883	0.024	2.730	0.703

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 10: Obsah základních živin v kokoříku vonném na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na množství dopadajícího světla.

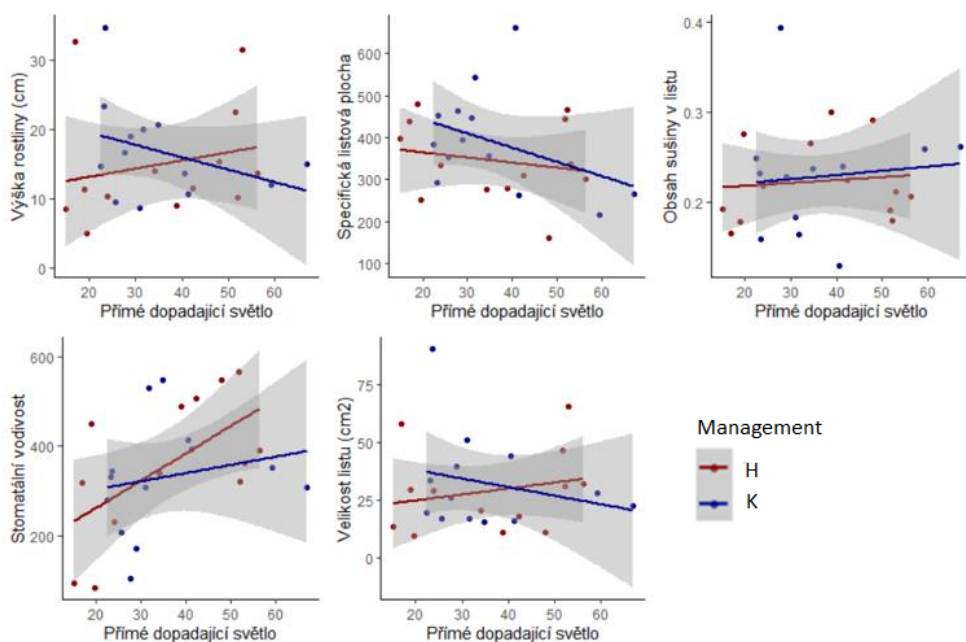
Opletka křovištní (*Fallopia dumetorum*)

Analýza efektu hrabání u opletky neprokázala signifikantní změny hodnot ve funkčních znacích ani obsahu živin v biomase. Větší roli u tohoto druhu hrálo světlo. U opletky analýza prokázala signifikantní nárůst dusíku ($p = 0,05$) a poměru N : P ($p = 0,03$) na plochách s vyšší mírou oslunění (tab. č. 10). Dále se prokázal významný vliv interakce světla a hrabání opadu, kdy na prosvětlenějších plochách, kde se odstraňoval listový opad, byla pozitivně ovlivňována výška jedince (obr. č. 11; $p = 0,01$).

Tabulka č. 9: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Fallopia dumetorum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	10	4.071	1.136	0.001	0.085	0.947
Přímé světlo (Přím)	1	10	0.149	3.082	0.35	2.355	1.129
M x Přím	1	10	8.585 **	0.746	0.013	1.974	3.517

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost

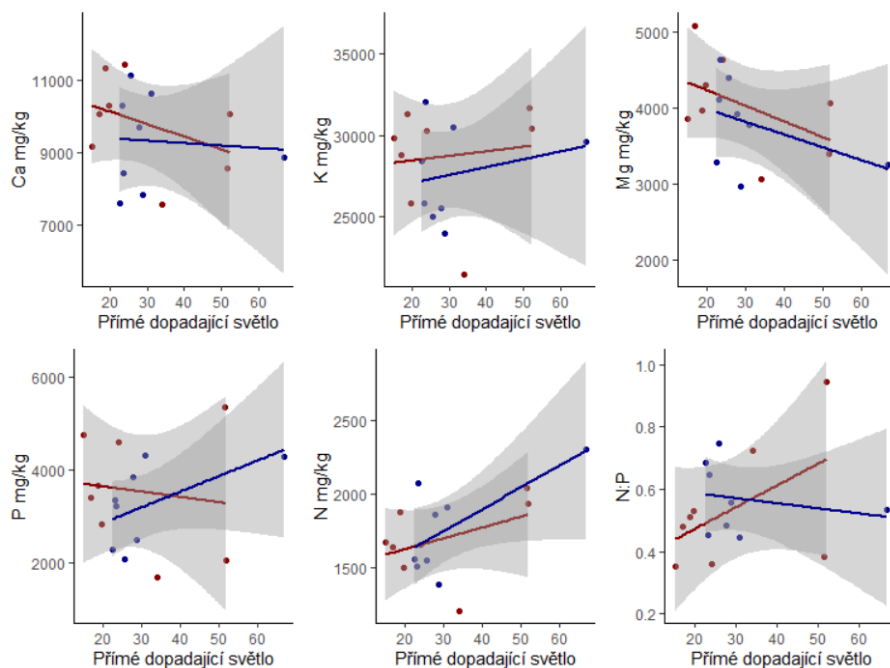


Obrázek č. 11: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků opletky křovištní na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 10: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Fallopia dumetorum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	5	1.434	0.787	3.005	2.795	0.718	0.632
Přímé světlo (Přím)	1	5	0.370	0.129	0.185	3.362	6.2 *	8.994 **
M x Přím	1	5	0.153	0.002	0.200	0.128	0.339	0.423

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 12: Obsah základních živin v opletce křovištní na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na množství světla.

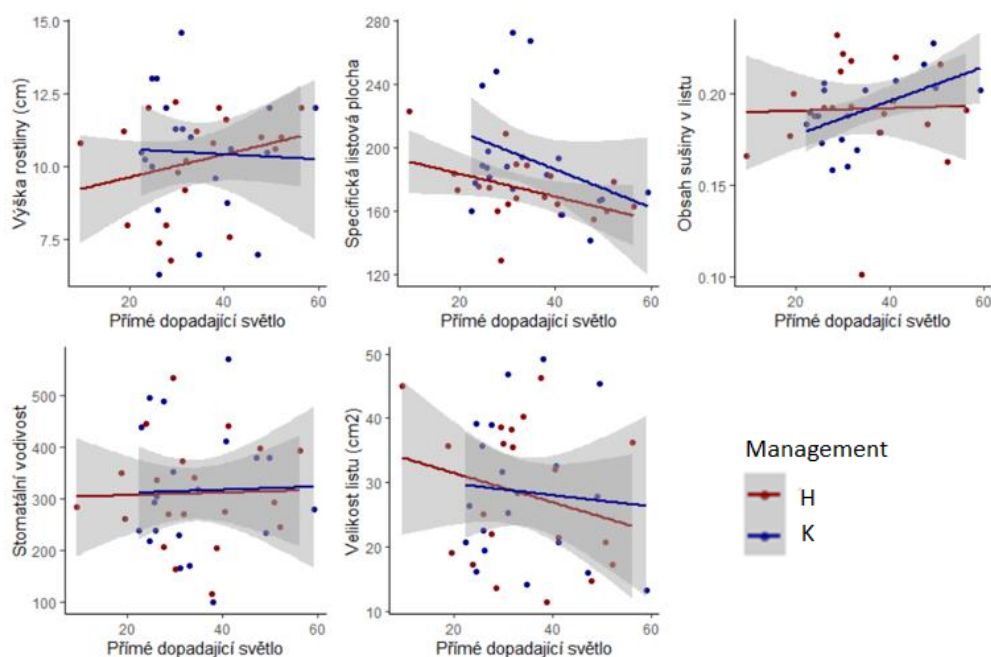
Silenka níci (*Silene nutans*)

Efekt odstraňování opadu se u silenky projevil významně pouze na specifické listové ploše (tab. č. 11; $p = 0,04$), kdy na hrabaných plochách byly hodnoty SLA signifikantně nižší. U ostatních měřených znaků (funkční znaky, obsah živin v biomase) se neprokázal efekt hrabání opadu (obr. č. 13, 14). Vyšší hodnoty dopadajícího světla signifikantně snižovaly hodnoty specifické listové plochy (tab. č. 11; $p = 0,02$) a obsah fosforu v biomase (obr. č. 16; $p = 0,03$).

Tabulka č. 11: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Silene nutans	numDF	denDF	Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
			F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	17	0.164	4.82 **	0.009	0.001	0.021
Přímé světlo (Přím)	1	17	1.693	5.87 **	1.171	0.014	0.215
M x Přím	1	17	1.202	0.36	1.094	0.002	0.039

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost

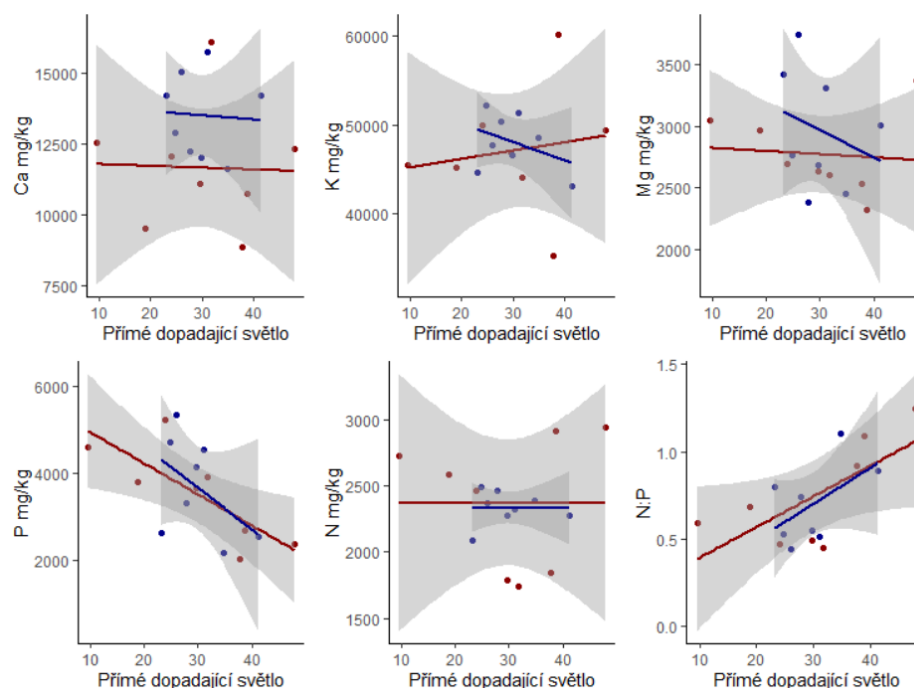


Obrázek č. 13: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků silenky níci na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 12: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Silene nutans	numDF	denDF	Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
			F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	5	3.630	0.125	0.840	0.125	0.040	0.293
Přímé světlo (Přím)	1	5	0.030	0.053	0.266	7.048**	0.000	5.391
M x Přím	1	5	0.000	0.565	0.389	0.216	0.000	0.002

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 14: Obsah základních živin v silence nicí na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na světlo.

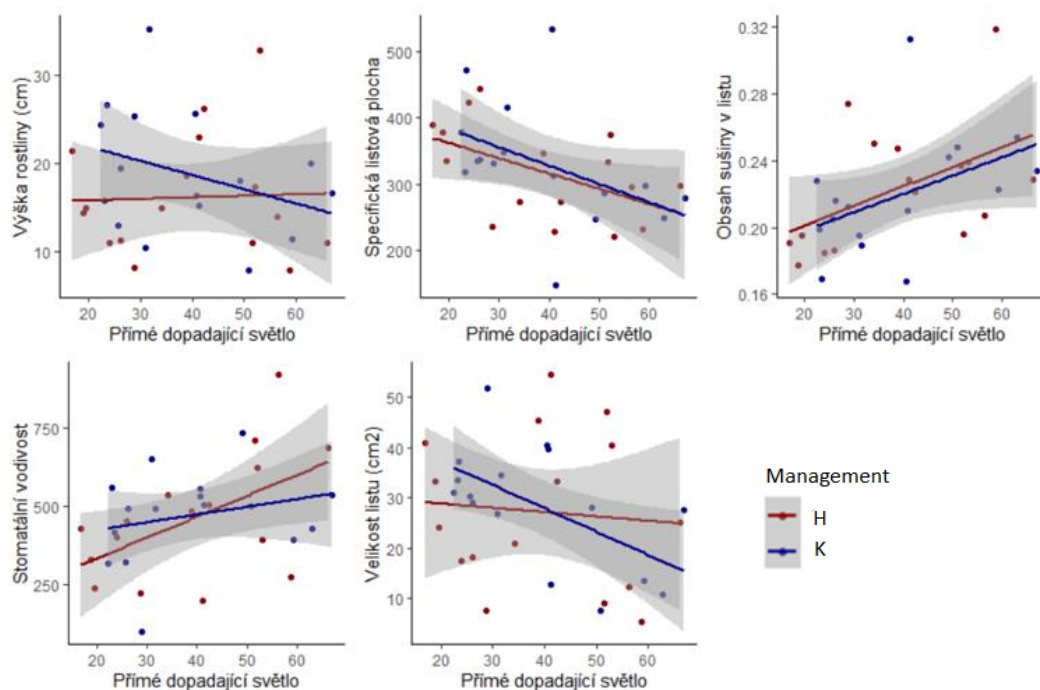
Konopice širolistá (*Galeopsis ladanum*)

Podobně jako u opletky hrálo světlo u konopice daleko větší roli. Efekt hrabání neměl významný vliv na funkční znaky rostlin ani na množství živin v biomase (obr. č. 15). Naopak množství dopadajícího světla se pro konopici prokázalo jako významný faktor. Vyšší míra oslunění vedla k výrazně nižším hodnotám specifické listové plochy ($p = 0,01$), výrazně vyšším hodnotám obsahu sušiny v listu ($p = 0,02$). Dále se prokázal pozitivní vliv na hodnoty stomatální vodivosti ($p = 0,05$; tab. č. 13). Světelné podmínky se promítly i do obsahu živin v biomase. Větší míra osvětlení vedla u konopice k nižším hodnotám obsahu vápníku ($p = 0,004$), draslíku ($p = 0,04$) a fosforu ($p = 0,04$; tab. č. 14) v biomase.

Tabulka č. 13: Výsledky analýzy funkčních znaků v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Galeopsis ladanum	numDF	denDF	Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
			F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	13	3.419	0.097	0.233	0.054	0.399
Přímé světlo (Přím)	1	13	0.157	7.553 **	6.916 **	4.343 *	2.871
M x Přím	1	13	0.029	0.087	0.027	0.261	0.727

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***; SLA – specifická listová plocha; LDMC – obsah sušiny v listu; Stom. vod. – stomatální vodivost

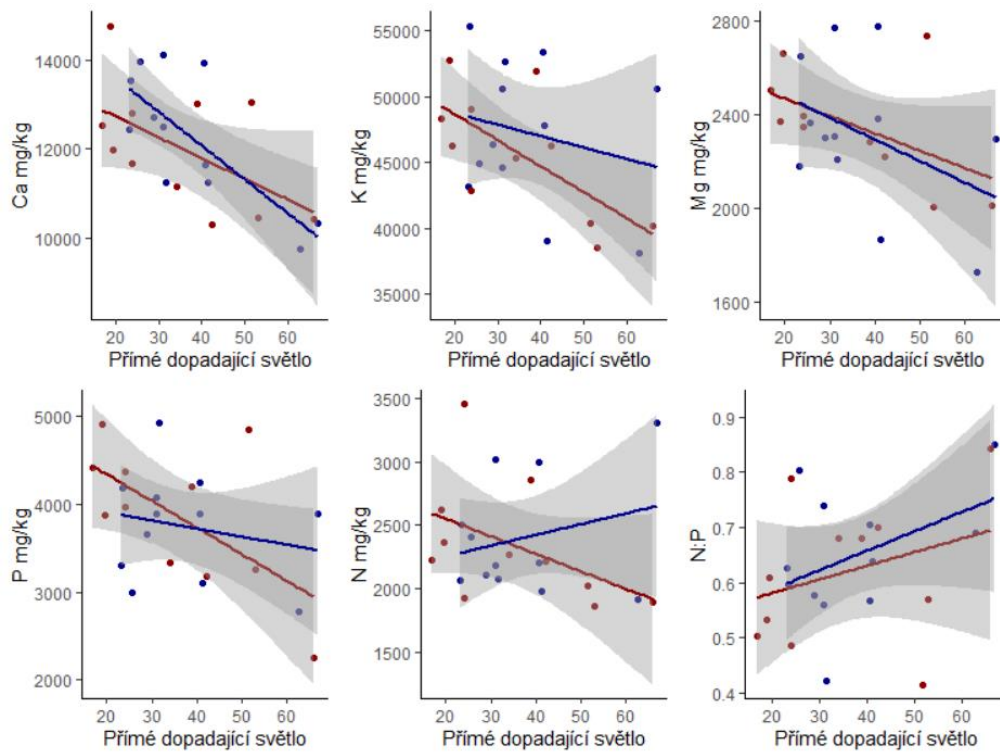


Obrázek č. 17: Grafy zobrazující hodnoty měřených funkčních znaků konopice širolisté na hrabaných (H) a kontrolních (K) plochách a interakci s množstvím dopadajícího světla.

Tabulka č. 14: Výsledky analýzy obsahu živin v biomase v reakci na hrabání s interakcí na přímé dopadající světlo.

Galeopsis ladanum	numDF	denDF	Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
			F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (M)	1	9	0.336	0.570	0.260	0.313	0.101	0.333
Přímé světlo (Přím)	1	9	14.534 ***	5.19 **	4.540	5.549 **	0.302	2.927
M x Přím	1	9	0.853	0.690	0.560	1.442	2.870	0.092

Signifikantní význam na hladině 0.05 *, 0.01 **, 0.001 ***



Obrázek č. 16: Obsah základních živin v konopici široolisté na hrabaných a kontrolních plochách s interakcí na množství dostupného světla.

10. Diskuze

Funkční znaky rostlinných druhů hrají důležitou roli v odpovědi druhů na měnící se prostředí, umožňují tak lépe pochopit relativní význam různých faktorů prostředí pro růst a přežívání druhů ve společenstvu (Westoby et Wright 2006). Cílem této práce bylo na základě odpovědí funkčních znaků a změn obsahu živin v biomase několika druhů odpovědět na otázku, jaké mechanismy zvyšují druhovou diverzitu rostlin na plochách pravidelně ošetřovaných odstraňováním listového opadu. Základní předpoklad vycházel z úvahy, že pravidelné hrabání opadu bude snižovat dostupné množství živin v půdě, což se následně odrazí ve funkčních znacích a v obsahu živin v biomase rostlin. Výsledky této studie prokázaly, že pravidelné hrabání listového opadu významně snižuje obsah základních živin v půdě, což podpořilo závěry výsledků předchozích studií, které se zabývaly dopadem hrabání opadu na množství živin v půdě (Sayer 2006, Hofmeister et al. 2008). Nicméně odezva funkčních znaků u vybraných druhů rostlin neodpovídala úplně přesně mému očekávání, kdy jsem předpokládal, že nižší obsah živin v půdě se odrazí na obsahu živin v biomase, což se následně projeví na funkčních znacích. Na efekt hrabání listového opadu nejvíce skrze všechny živiny a funkční znaky reagoval česnáček lékařský.

Vliv hrabání opadu na obsah živin v půdě

Dekompozice listového opadu je jedním z hlavních činitelů, který zprostředkovává tok živin do půdy (Sariyildiz et Anderson 2003). Hofmeister et al. (2008) uvádí, že odstraňování hrabanky snižuje množství bazických kationtů (Ca^{2+} , Mg^{2+} a K^+), přičemž ztráty způsobené hrabáním jsou podstatně vyšší než jejich roční přísun do lesní půdy. Efekt významného snížení obsahu Mg^{2+} a Ca^{2+} v půdě byl pozorován u smrkových porostů již během 3 let pravidelného odběru opadu. Naproti tomu Vild et al. (2015) při odstraňování opadu v průběhu čtyř let v NP Podyjí nezjistil žádné významné změny v zásobě živin v půdě. V experimentu na Vysoké stráni se po 10 letech pravidelného odstraňování listového opadu prokázal na hrabaných plochách významně nižší obsah dusíku, vápníku, hořčíku a fosforu. Zároveň však u vápníku ($p=0,001$), fosforu ($p=0,0001$) a draslíku ($p=0,001$) došlo v půdě efektem času k výrazným změnám v obsahu, který nijak nesouvisel s hrabáním opadu. Důvodem těchto změn je pravděpodobně prosvětlení lokality, způsobené suchem v letech 2015

– 2018 v možné kombinaci s přemnožením zvěře.

Jediný analyzovaný prvek, u kterého se neprokázalo snížení obsahu v půdě vlivem hrabání listového opadu, byl draslík. Velké změny obsahu draslíku v půdě se projeví efektem času, kdy v průběhu 10 let došlo na lokalitě k výraznému snížení dostupného draslíku v půdě a to téměř o třetinu původních hodnot. Pokles dostupného draslíku v půdě mohl být způsobený dlouhodobým suchem, které vlivem snížené míry mineralizace a absorpční kapacity rostlin vede k akumulaci nedostupných forem draslíku v půdě (Sardans et Peñuelas 2007). U dusíku ($p = 0,03$) a hořčíku ($p = 0,03$) hrabání opadu signifikantně snižovalo jejich obsah v půdě. Rozdíl hodnot obsahu dusíku a hořčíku byl na kontrolních plochách zanedbatelný od hodnot, kterých nabývaly na lokalitě v roce 2010. Hrabání opadu snížilo i obsah vápníku ($p = 0,009$) v půdě. Pokles vápníku v půdě efektem hrabání je vzhledem k okolnostem logickým dopadem. Vápník je jedna z mála živin, která se nealokuje v průběhu sezóny zpátky do dřeva. Naopak koncentrace vápníku v listech stoupá (Hanger 1979), čili pravidelným hrabáním opadu se dá očekávat, že nejvíce bude snižován půdě právě vápník. Zároveň ale podobně jako u draslíku došlo během 10 let k redukci obsahu vápníku v půdě na lokalitě. Důvodem poklesu vápníku na lokalitě během 10 let je pravděpodobně způsobené prosvětlením. Vzhledem k podobnému poměru snížení draslíku a vápníku nelze vyloučit možnost vzájemné korelace těchto prvků v půdě. Obsah fosforu ($p = 0,001$) v půdě se naopak během 10 let výrazně navýšil. Jedním možným vysvětlením nárůstu fosforu v půdě je zvýšená mikrobiální činnost po prosvětlení, které může být umocněné přezvěřením. I přes celkový nárůst obsahu fosforu ($p = 0,0009$) na lokalitě jsou na hrabaných plochách hodnoty významně nižší oproti kontrole. Na základě výsledků obsahu půdních živin na Vysoké stráni s porovnáním s výsledky Hofmeister et al. (2008) lze podpořit závěry práce Vild et al. (2015), že míra rychlosti snížení živin v půdě při odstraňování opadu bude silně korelovat s půdními vlastnostmi a typem podloží.

Světelné podmínky na lokalitě

Vliv hrabání listového opadu neovlivnil světelné podmínky na studovaných plochách. Předpokládalo se, že vyčerpávání živin z půdy bude limitovat i stromy a keře, a důsledkem toho může dojít k částečnému zasychání koruny, a tím se do podrostu dostane více světla. Důvod, proč se tento efekt neprojevil, může být jednoduše v tom, že snižování živin na ploše 3x3 metru nemusí mít žádný výrazný

efekt, který by se na stromech a keřích projevil. Světelné podmínky se ovšem na lokalitě změnil v průběhu 10 let. Změny v dostupnosti světla pravděpodobně zapříčinily snížení obsahu vápníku a draslíku a zvýšení fosforu v půdě. Prosvětlení na lokalitě způsobilo pravděpodobně dlouhodobé sucho v letech 2015– 2018, které zapříčinilo odumřemím části stromového patra. Nicméně hodnoty otevřenosti zápoje ($p = 0,0001$) a rozptýleného světla ($p = 0,0001$) naměřené v roce 2020 jsou významně nižší od hodnot naměřených v roce 2010. Zde se nabízí vysvětlení, že po prosvětlení stromového patra začaly expandovat porosty křovin, což mohlo zapříčinit snížení otevřenosti zápoje, které počítá pouze s mezerami v zápoji. V konečném důsledku to může mít vliv i na snížení množství rozptýleného světla. Rozdíly v hodnotách přímého dopadajícího světla byly mezi roky 2010 a 2020 zanedbatelné. Důvodem proč se snížení otevřenosti zápoje promítlo pouze do rozptýleného světla, může být způsobeno tím, že během 10 let se část ploch zastínila a část ploch více otevřela, což pak v průměru neudělá signifikantní rozdíl.

Efekt hrabání na funkční znaky rostlin a obsah živin v biomase

Na odstraňování listového opadu nejvíce reagoval česnáček lékařský. Analýza u česnáčku prokázala signifikantní snížení obsahu fosforu ($p = 0,007$), dusíku ($p = 0,002$), vápníku ($p = 0,007$) a draslíku ($p = 0,001$) v biomase na hrabaných plochách. Nižší obsah živin v biomase se promítl na česnáčku do menšího vzrůstu ($p = 0,004$) a menší velikosti listové plochy ($p = 0,007$). Obsah sušiny v listu vykazoval výrazně vyšší hodnoty ($p = 0,03$) na hrabaných plochách, což vypovídá o stresu způsobeném nedostatkem živin (Hodgson et al. 2011). Nižší hodnoty ve srovnání s kontrolní plochou se prokázaly i na stomatální konduktanci ($p = 0,01$), což bylo pravděpodobně způsobeno nižším obsahem draslíku v biomase česnáčku na hrabaných plochách, který ovlivňuje otevírání a zavírání průduchů (Wang et al. 2013). Poměr N : P v biomase česnáčku na hrabaných plochách výrazně stoupal ($p = 0,02$), což je v mnoha studiích (Koerselman et Meluemann 1996, Hofmeister et al. 2009) bráno jako indikátor omezení růstu rostliny. I když česnáček výrazně odrážel nižší obsah živin v půdě na hrabaných plochách, tak vykazoval i nižší obsah draslíku v biomase. Draslík ovšem nebyl hrabáním opadu snižován v půdě. Z čehož logicky vyplývá, že nižší obsah draslíku v biomase nebyl způsoben limitací v půdě. Nabízí se tedy dvě varianty vysvětlení. Zaprvé nižší obsah draslíku v biomase je odrazem nedostatku ostatních makroživin, především fosforu, který je součástí membránových proteinů zajišťujících

transport látek (např. anorganických iontů) přes buněčnou membránu (Raghothama 2005). Druhá varianta je, že hrabání listového opadu narušuje stabilní podmínky na povrchu půdy (MacKinney 1929, Ponge et al 1993), což má dopad na vodní bilanci v půdě (Ginter et al. 1979). V důsledku rychlejšího vysychání půdy je difúze draslíku ke kořenům omezoována (Mengel et al. 2001). Jediná vlastnost česnáčku, která nereagovala na hrabání opadu, byla specifická listová plocha. Hodnoty SLA u česnáčku naopak výrazně reagovaly na množství dostupného světla ($p = 0,003$). Tento fakt podporuje závěry práce Hodgson et al. (2011), která klasifikuje SLA spíše jako ukazatel dostupného světla. Na základě těchto výsledků lze říct, že reakce česnáčku odpovídá hlavní hypotéze této práce, kdy nižší hodnoty živin v půdě snižují jeho konkurenční schopnost, čili je pravidelným hrabáním limitován nižším obsahem živin v půdě, což může na hrabaných plochách vést k podpoře růstu konkurenčně slabších druhů a potažmo k celkovému navýšení diverzity.

U ostatních vybraných druhů se takto velká reakce na hrabání neprojevila. Zaměříme-li se nejprve na výsledky dalších dvou monokarpických druhů (konopice široolistá a opletka křovištní), u kterých by se dala očekávat podobná reakce jako u česnáčku, je překvapivé, že tyto dva druhy reagovaly na odstraňování listového opadu ze všech druhů nejméně.

Analýza obsahu živin v biomase konopice širolisté neprokázala významnou změnu v obsahu živin na plochách, kde se pravidelně odstraňuje listový opad. Hrabání opadu se neodrazilo ani na vybraných funkčních znacích. Nicméně se prokázala u konopice významná reakce funkčních znaků (tab. č. 13) a obsahu živin v biomase (tab. č. 14) na množství dostupného světla.

Hrabání opadu nemělo u opletky křovištní význaný dopad na změny obsahu živin v biomase a funkční znaky. Podobně jako u konopice reagovala opletka více na světlo. S tím rozdílem, že efekt světla se u opletky prokázal signifikantně pouze na obsahu živin (tab č. 10). Více o reakci na světlo bude uvedeno v textu níže. Reakce funkčních znaků a obsahu živin v biomase tedy vůbec neodpovídá našim hypotézám a ani se zde neprojevuje obecný trend nižších hodnot živin na hrabaných plochách. Výsledky těchto dvou druhů naznačují, že se nejedná o silné kompetitory, čili nemusejí mít tak velkou potřebu živin. Proto se na nich efekt hrabání nemusí významně projevit.

U vytrvalých na stres tolerantních druhů nebyla očekávána tak výrazná reakce na odstraňování listového opadu v obsahu živin v biomase oproti zástupcům rychle rostoucích monokarpických druhů.

Kokořík vonný reagoval na hrabání opadu zmenšováním velikosti listů ($p = 0,04$). Avšak signifikantně nižší obsah živin v biomase se na hrabaných plochách neprokázal (Příloha č. 1; obr. č. 19). Zmenšení velikosti listu může být tedy spíše čistě odrazem disturbance (Bernhart-Römermann et al. 2011) způsobená poškozením každoročním hrabáním opadu.

Hrabání opadu mělo u silenky dopad na výrazně nižší hodnoty specifické listové plochy ($p = 0,04$). Nižší hodnoty SLA vypovídají o investici rostliny do ochrany listů (Cornelissen et al. 2003). Vzhledem k tomu, že nižší obsah živin v biomase se na hrabaných plochách neprokázal, změny specifické listové plochy jsou odrazem schopnosti rostliny vyrovnávat se s dlouhodobým stresem (Reich et al. 1999, Harzé et al. 2016). U silenky se nabízí možnost, že vrstva opadu na kontrolních plochách přikrývá přizemní růžici listů, což se následně kompenzuje většími hodnotami specifické listové plochy.

Zběhovce lesní nereagoval na hrabání opadu. Měřené funkční znaky nereflektovaly hrabání opadu u zběhovce lesního (tab č. 3). Signifikantní změna se neprokázala ani v obsahu živin v biomase (tab č. 4). Na základě těchto reakcí lze usuzovat, že hrabání opadu nebyly pro tento druh tolik stresující, aby se odrazily ve funkčních znacích nebo změnách obsahu živin v biomase.

Vzhledem k rozdílným reakcím nelze jednoznačně říci, že nárůst diverzity a abundance rostlin je výsledkem pravidelné disturbance v podobě hrabání listového opadu, a to i navzdory znatelnému nárůstu fosforu v průběhu 10 let na všech plochách. Důvodem, proč nárůst fosforu negativně neovlivnil druhovou diverzitu na hrabaných plochách je pravděpodobně důsledkem sníženého obsahu dusíku v půdě (Hofmeister et al. 2009). Nicméně nižší obsah živin v půdě také není hlavním určujícím faktorem podporujícím zvýšenou diverzitu na této lokalitě. Výsledky naznačují, že se jedná spíše o interakci disturbance (hrabání listového opadu) a nižšího obsahu živin v půdě. Pokles živin v půdě na hrabaných plochách snižuje konkurenční schopnost druhů, které mají optimum růstu na živinově bohatších stanovištích (např. česnáček) a disturbance v podobě odstraňování listového opadu vytváří prostor pro klíčení nových rostlin (Jutila et Grace 2008) a zároveň narušuje stabilní podmínky na povrchu půdy (Sayer 2006), která zvýhodňuje konkurenčně slabší druhy (Collins 1992, Clarke et al. 1996). Důvodem, proč ze sledovaných monokarpických druhů reagoval výrazně pouze česnáček, je pravděpodobně to, že konopice a opletka nejsou druhy s velkou potřebou živin a mohou být tak vázány na teplomilné doubravy, a tím jsou tak historicky

adaptované na nižší hladinu živin v půdě. Z tohoto důvodu se hrabání listového opadu nemuselo na těchto druzích projevit tak, jak by se očekávalo.

V neposlední řadě je důležité vzít v úvahu i fakt, že v průběhu 10 let sbírání vegetačních dat na Vysoké stráni se v letech objevil efekt, kdy v suchých letech se na kontrolních plochách nevyskytovaly některé z předchozích let zaznamenané druhy, které se naopak na hrabaných plochách udržely. Z tohoto důvodu by se dalo předpokládat, že se reakce rostlin projeví ve větší míře v nepříznivých vegetačních sezónách. Bylo by tedy velmi přínosné odebrat hodnoty funkčních znaků a obsahu živin v biomase v průběhu několika let po sobě a porovnat je mezi sebou. Na rozdíly v hodnotách funkčních znaků rostlin mezi jednotlivými roky poukazuje i Bansal et al. (2014). Otázkou tedy zůstává, jestli zaznamenané reakce nejsou jen odrazem narušení podmínek na povrchu půdy způsobené každoročními disturbancemi anebo jestli povětrnostní podmínky, úhrn srážek, teplota a vlhkost vzduchu byly v tomto roce natolik příznivé, že vykompenzovaly nedostatky živin, které by se jinak projevíly v delším období nedostatku srážek a vyšších teplot, kdy je více omezoována absorpční schopnost živin (Kreuzwieser et Gessler 2010, Querejeta et al. 2021).

Interakce světelných podmínek a hrabání opadu

V posledních několika letech se vědecká komunita stále více zajímá o efekt světla na životaschopnost rostlin. Přesněji řečeno, jaký typ světla nejvíce ovlivňuje vývoj rostlin. Mnoho výzkumů se proto zaměřovalo na rozdíly vlivů přímého a rozptýleného světla ovlivňujících rychlost fotosyntézy nebo obsah živin v listech (Gu et al. 2002, Misson et al. 2005, Tong et al. 2021). V experimentu na Vysoké stráni byly na všech plochách měřené hodnoty přímého a rozptýleného světla v letech 2010 a 2020. Jaký typ světla má pro rostliny větší význam, je stále podnětnou otázkou do dalších výzkumů, i když se ve studiích (Misson et al. 2005, Johnson et Smith 2006) uznává pozitivní vliv rozptýleného (difuzního) světla na růst rostlin. Craig et al. (2008) uvádí, že vliv rozptýleného nebo přímého světla není pro všechny rostliny stejný, přičemž využití přímého a rozptýleného světla rostlinou závisí silně na tom, pod kterým z těchto světél se rostlina vyvíjí. Do hlavních výsledků této práce bylo použito přímé světlo, kvůli většímu uplatnění na svazích jižní expozice v průběhu vegetační sezóny v našich zeměpisných šířkách. Navíc se výsledky analýz dopadu přímého a rozptýleného světla mezi sebou nijak zvlášť neliší, nicméně pro úplnost jsou výsledky reakcí na rozptýlené světlo uvedené v této práci v příloze (Příloha č. 2; tab č. 15, 16).

Výsledky ukázaly, že množství dostupného světla bylo téměř pro všechny druhy klíčové. Nejvíce ovlivněným druhem byla konopice širolistá (tab č. 13, 14). Přímé světlo u konopice negativně ovlivnilo obsah draslíku ($p = 0,04$), vápníku ($p=0,004$) a fosforu ($p=0,04$). Podle Sun et al. (2019) je snížený obsah živin v biomase vlivem světla způsobený přehřátím listu, který v důsledku toho inhibuje fotosyntézu. Efekt světla se odrazil i ve funkčních znacích, kdy s vyšší mírou oslunění se signifikantně snižovaly hodnoty specifické listové plochy a naopak zvyšovaly hodnoty obsahu sušiny v listu. Vzhledem k tomu, že hodnoty SLA klesaly a naopak hodnoty LDMC stoupaly lze konstatovat, že vlivem světla dochází ke zpomalení relativní růstové rychlosti (Weiher et al. 1999) konopice. Poněkud překvapivá byla reakce stomatální vodivosti, která naopak s přibývajícím světlem stoupala, a to i přes to, že byl v listech vlivem světla snižován draslík, jehož nižší hodnoty mají negativní dopad na průduchy (Wang et al. 2013). Jedním z možných vysvětlení této reakce je to, že je konopice adaptována tak aby maximalizovala příjem vody (Nicotra et al. 2008) kvůli chlazení listů.

Zatímco dopad přímého světla u konopice širolisté měl obecně vliv na snížení obsahu živin v biomase, množství dostupného světla mělo na opletku opačný efekt, kdy dochází k nárůstu živin v biomase (Ji et al. 2020). Zároveň místo předpokládaných obecně nižších hodnot na hrabaných plochách opletka více interagovala se světlem a hrabáním, které v důsledku toho vedli spíše k hodnotám vyšším živin v biomase. Důvodem nárůstu živin v listu opletky může být potřeba rostliny vyžadující světlo s vyšším fotosyntetickým bodem nasycení listů (Tong et al. 2021). Navíc se u opletky prokázala interakce světla s hrabáním, kdy světlo na hrabaných plochách pozitivně ovlivňovalo výšku jedince (tab č. 9), což může do jisté míry vysvětlovat nárůst živin se světlem (Tong et al. 2021).

Reakce česnáčku odpovídala více reakci konopice, kdy vlivem světla se zvyšoval poměr N : P ($p = 0,02$), tedy jedná se o náznak omezení růstu (Koerselman et Meuleman 1996). Dopad světla se odrazil i na obsahu sušiny v listu a specifické listové plochy (Voltaire 2008, Hodgson et al 2011). Hodnoty SLA a LDMC byly u česnáčku k sobě navzájem inverzní, což opět vypovídá o stresovém prostředí (Cornelissen et al. 2003). V neposlední řadě se u česnáčku projevila interakce světla s hrabáním na obsahu dusíku ($p=0,01$) a draslíku ($p=0,02$) v biomase (tab. č. 6). S rostoucím světlem klesaly významně hodnoty draslíku v biomase. Naopak u dusíku byl zaznamenán mírný nárůst. Tyto výsledky opět vypovídají o stresovém prostředí

(Marschner 1995), kdy draslík klesá, tudíž se zhoršuje odolnost rostliny vůči stresu sucha (Wang et al. 2013). Dusík naopak mírně stoupá, což by se dalo vysvětlit jako kompenzace nedostatku živin (Marschner 2012).

Vytrvalé druhy na množství světla nereagovaly nějak zvlášť výrazně. Světlo u silenky snižovalo hodnoty specifické listové plochy, což v zásadě odpovídá obecným reakcím na množství dostupného světla (Poorter 2009). Dále množství světla u silenky snižovalo hodnoty fosforu v biomase (Sun et al. 2019, Tong et al. 2021). U kokoříku mělo světlo vliv na zvyšování hodnot obsahu sušiny v listu (Voltaire 2008), což může být reakce listu k regulacím ztráty vody. Dále mělo světlo dopad na snížení hodnot draslíku, tudíž má světlo negativní dopad na odolnost rostliny vůči stresu suchem (Wang et al. 2013). U zběhovce lesního se neprokázal efekt světla na žádný z měřených znaků (tab. č. 3, 4).

Při srovnání reakcí dopadu přímého a rozptýleného světla je patrný odlišný dopad na rostliny a to především u vytrvalých druhů. Zatímco u monokarpických druhů (česnáček lékařský, konopice širolistá a opletka křovištní), u kterých se dopad přímého a rozptýleného světla výrazně nelišil v ovlivněných měřených znacích. Byly reakce u vytrvalých druhů rozdílnější. U silenky a kokoříku, u kterých se projevil stres vlivem přímého světla, se dopad rozptýleného světla neprokázal. Naopak efekt rozptýleného světla se prokázal u zběhovce (příloha č. 2; tab č. 16), kdy analýza prokázala klesání obsahu draslíku ($p = 0,03$) a fosforu ($p = 0,01$) v biomase (Gu et al. 2002). Dále byl prokázán stoupajícím poměrem N : P ($p = 0,03$) v biomase, který je ukazatelem omezení růstu (Koerselman et Meuleman 1996). Tyto výsledky naznačují, že zběhovec pravděpodobně pozitivně reagoval na prosvětlení, kdy se snížilo množství rozptýleného světla.

Způsob, jakým odpovídaly druhy na dostupné světlo, jsou v konečném důsledku poměrně logické. Pro monokarpické druhy je světlo klíčový faktor pro vývoj celé rostliny (Nooden et al. 1996). Naopak strategie vytrvalých druhů vyžaduje robustnější stabilitu na výkyvy faktorů v prostředí (Lovvet-Doust 1987). Nicméně je zapotřebí získat více dat o vlivu rozptýleného a přímého světla na rostliny, protože čím dál víc vychází najevo, že jsou důležitým hnacím faktorem pro vlastnosti listu.

11. Závěr

Cílem této práce bylo zjistit, jestli zvýšení rostlinné diverzity na plochách s pravidelně odstraňovaným listovým opadem stromů, je důsledkem snížené konkurence na živinově ochuzených půdách nebo čistým vlivem mechanické disturbance. Na základě mých výsledků se zdá, že se jedná o společný vliv obou faktorů. Na hrabaných plochách jsou druhy s optimem výskytu na živinově bohatých stanovištích limitovány nižším obsahem živin v půdě. Naopak druhy, které jsou méně náročné na živiny, jsou podporovány mechanickou disturbancí. Výsledky dále ukázaly, že reakce na hrabání opadu není výraznější u monokarpických druhů než u druhů vytrvalých. Analýza vlivu světelných podmínek v podrostu ukázala negativní dopad vyšší míry oslunění na obsah živin v biomase, což je v rozporu s předpokladem, že prosvětlení lesa vede k uvolnění dostupných živin pro rostliny. Spíše se ukazuje, že odumřelé porosty dubu zimního během výrazného sucha v roce 2018 jsou dnes živinově chudší než samotné hrabané plochy.

Na závěr bych rád dodal, že měření funkčních vlastností rostlin a odebrání vzorků biomasy pro analýzu obsahu živin by v budoucnu měly pokračovat, čímž by se ukázalo, zda periody s menším úhrnem srážek a vyššími teplotami ovlivňují alokaci živin v rostlinách. Z výsledků takové studie bychom potom mohli lépe pochopit roli listového opadu na stabilitu lesních bylinných společenstev.

Seznam použité literatury

Alriksson A. et Eriksson H. M., 1998: Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden. *Forest Ecology Management* 108: 261–273.

Arpin C., Dechanet J., van Kooten K., Merville P., Grouard G., Brière F., Banchereau J. et Liu Y. J., 1995: In vitro generation of memory B cells and plasma cells. *Science* 268: 720–722.

Albert C., Thuiller W., Yoccoz N., Douzet R., Aubert S. et Lavorel S., 2010: A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-versus interspecific variability. *Functional Ecology* 24: 1192–1201.

Aubin I., Ouellette M. H., Legendre P., Messier C. et Bouchard A., 2009: Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field–deciduous forest chronosequence. *Journal Vegetation Science* 20: 185–198.

Ackerly D. D., Dudley S. A., Sultan S. E., Schmitt J., Coleman J. S., Linder C. R., Sandquist D. R., Geber M. A., Evans A. S., Dawson T. E. et Lechowicz M. J., 2000: The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions: New research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *BioScience* 50: 979–995.

Baeten L., Bauwens B., De Schrijver A., De Keersmaeker L., Van Caúster H., Vandekerkhove K., Roelandt B., Beeckman H. et Verheyen K., 2009: Herb layer changes (1954–2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science* 12: 187–197.

Bernhardt-Römermann M., Gray A., Vanbergen A., Bergès L., Bohner A., Brooker R., De Bruyn L., De Cinti B., Dirnböck T., Grandin U., Hester A., Kanka R., Klotz S., Loucougaray G., Lundin L., Matteucci G., Meszaros I., Oláh V., Preda E. et Stadler J., 2011: Functional traits and local environment predict vegetation responses to

disturbance: A pan-European multi-site experiment. *Journal of Ecology* 99: 777 - 787.

Bansal S., Sheley R. L., Blank B. et Vasquez E. A., 2014: Plant litter effects on soil nutrient availability and vegetation dynamics: changes that occur when annual grasses invade shrub-steppe communities. *Plant Ecology* 215: 367–378.

Benkobi L., Trlica, M. J. et Smith J. L., 1993: Soil loss as affected by different combinations of surface litter and rock. *Journal of Environmental Quality* 22: 657–661.

Berman-Frank I., Cullen J. T., Shaked Y., Sherrell R. M. et Falkowski P. G., 2001: Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium*. *Limnol Oceanogr* 46: 1249–1260.

Boardman R. et McGuire D. O., 1990: The role of zinc in forestry. I. Zinc in forest environments, ecosystems and tree nutrition. *Forest Ecology and Management* 37: 167–205.

Burström H., 1968: Calcium and plant growth. *Biological Reviews* 43: 287–316.

Bürgi M. et Gimmi U., 2007: Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. *Landscape Ecology* 22: 77–87.

Carson W. P. et Peterson C. J., 1990: The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85: 8–13.

Collins B. S. et Pickett S. T. A., 1987: Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Plant Ecology* 70(1): 3–10.

Collins S. L., 1992: Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology* 73: 2001–2006.

Clarke P. J., Myerscough P. J. et Skelton N. J., 1996: Plant coexistence in coastal

heaths: between and within-habitat effects of competition, disturbance and predation in the post-fire environment. *Australian Journal of Ecology* 21: 55–63.

Cramer M., Hawkins H. et Verboom G., 2009: The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* 161: 15–24.

Craig B., Vogelmann T., Williams W. et Gorton H., 2008: A new paradigm in leaf-level photosynthesis: Direct and diffuse lights are not equal. *Plant cell & environment* 31(1): 159–64.

Čížek L., Šebek P., Bače R., Beneš J., Doležal J., Dvorský M., Miklín J. et Svoboda M., 2016: Metodika péče o druhově bohaté (světlé) lesy. Certifikovaná metodika. Entomologický ústav, Biologické centrum AV ČR, České Budějovice.

Čížek L., Konvička M., Beneš J. et Fric Z., 2009: Zpráva o stavu země: Odhmyzeno. Jak se daří nejpočetnější skupině obyvatel České republiky? *Vesmír* 88(6): 386–389.

Cornwell W., Cornelissen J., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V., Godoy O., Hobbie S., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Queded H., Santiago L., Wardle D., Wright I., Aerts R., Allison S., Bodegom P., Brovkin V., Chatain A. et Westoby M., 2008: Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11: 1065–71.

Craine J. M. et Dybzinski R., 2013: Mechanisms of Plant Competition for Nutrients, Water and Light. *Functional Ecology* 27: 833–840.

Cornelissen J., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D., Reich P., Steege H., Morgan H., Heijden M., Pausas J. et Poorter H., 2003: A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.

Dzwonko Z. et Gawroński S., 2002: Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation* 106: 389–398.

Douda J., Boublík K., Doudová J. et Kyncl M. (2017). Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. *Journal of Applied Ecology* 54: 761–771.

Dormann C., Bagnara M., Boch S., Hinderling J., Janeiro-Otero A., Schäfer D., Schall P. et Hartig F., 2020: Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecology* 20: 1–9.

DiTomasso A. et Aarssen L. W., 1989: Resource manipulations in natural vegetation: a review. *Plant Ecology* 84: 9–29.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulißen D, 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mittel-europa, 2nd ed. *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.

Ebermayer E., 1876: Die Gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die Chemische Statik des Waldbaues. Berlin. Springer: 416 p.

Enquist B., Brown J. et West GB., 1998: Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163–165.

Facelli J. M. et Pickett, S. T. A., 1991: Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1–32.

Fisk M. C. et Fahey T. J., 2001: Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests. *Biogeochemistry* 53: 201–223.

Farrel E. P., Fuehrer E., Ryan D., Andersson F., Huettl R. et Piussi P., 2000: European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *Forest Ecology and Management* 132: 5–20.

Fonseca C. R., Overton J. M., Collins B. et Westoby M., 2000: Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal Ecology* 88: 964–977.

Fredeen A., Rao I. et Terry N., 1989: Influence of Phosphorus Nutrition on Growth and Carbon Partitioning in Glycine max. *Plant physiology* 89: 225–30.

Frazer G. W., Canham C. et Lertzman K., 2000: Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81: 191–197.

Gimmi U., Bürgi M. et Stuber M., 2008: Reconstructing anthropogenic disturbance regimes in forest ecosystems: a case study from the Swiss Rhone valley. *Ecosystems* 11: 113–124.

Glatzel G., 1991: The impact of historic land-use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest Ecosystems. *Fertilizer Research* 27: 1-8.

Ginter D. L., McLeod K. W. et Sherrod C., 1979: Water stress in longleaf pine induced by litter removal. *Forest Ecology and Management* 2: 13–20.

Güsewell S., 2004: N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance: Tansley review. *New Phytologist* 164: 243–266.

Gu L., Baldocchi D., Verma S., Black T., Vesala T., Falge E. et Dowty P., 2002: Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research* 107: 2–23.

García-Palacios P., Soliveres S., Maestre F. T., Escudero A., Castillo A. P. et Valladares F., 2010: Dominant plant species modulate responses to hydroseeding, irrigation and fertilization during the restoration of semiarid motorway slopes. *Ecological Engineering* 36: 1290–1298.

Gryndler M., Hršelová H., Klír J. et Kubát J., 2003: Long-term fertilization affects the abundance of saprotrophic microfungi degrading resistant forms of soil organic matter. *Folia Micro-biol* 48:76–82.

Grubb P. J., 1980: Review of Grime (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. *New Phytologist* 86. 123–124.

Givnish T. J., 1987: Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131–160.

Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., Eriksson O., Fortunel C., Freitas H., Golodets C., Grigulis K., Jouany C., Kazakou E., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Leps J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V., Quested H., Quetier F., Robson M., Roumet C., Rusch G., Skarpe C., Sternberg M., Theau J., Thebault A., Vile D. et Zarovali M., 2007: Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967–985.

Gaëlle D., Simonneau T., Cochard H. et Urban L., 2010: An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant cell & environment* 33: 1419–38.

Hédl R., Szabó P., Riedl V. et Kopecský M., 2011: Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě II. Lesy jako ekosystém. *Živa* 3: 108–110.

Hédl R., Kopecský M. et Komárek J., 2010: Half a century of succession in a temperate oak wood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions* 16: 267–276.

Hothorn T., Bretz F et Westfall P., 2008: Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3): 346–363.

Hofmeister J., Oulehle F., Krám P. et Hruška J., 2008: Loss of nutrients due to litter raking compared to the effect of acidic deposition in two spruce stands, Czech Republic. *Biogeochemistry* 88: 139–151.

Hofmeister J., Mihaljevič M., Hošek J. et Sádlo J., 2002: Eutrophication of deciduous forests in the Bohemian Karst (Czech Republic): the role of nitrogen and phosphorus. *Forest Ecology and Management* 169: 213–230.

Hofmeister J., Hošek J., Modrý M. et Roleček J., 2009: The influence of light and

nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology* 205: 57–75.

Hodgson J. G., Montserrat-Martí G., Charles M., Jones G., Wilson P., Shipley B., Sharafi M., Cerabolini B. E. L., Cornelissen J. H. C., Band S. R., Bogard A., Castro-Díez P., Guerrero-Campo J., Palmer C., Pérez-Rontomé M. C., Carter G., Hynd A., Romo-Díez A., Torres Espuny L. et Royo Pla F., 2011: Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108: 1337–1345.

Hanger B., 1979: Movement of calcium in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 10: 171–193.

Huber D. M. et Jones J. B., 2013: The role of magnesium in plant disease. *Plant Soil* 368: 73–85.

Harzé M., Mahy G. et Monty A., 2016: Functional traits are more variable at the intra- than interpopulation level: a study of four calcareous dry-grassland plant species. *Tuexenia* 321–336.

Jordan D., Ponder JR. F. et Hubbard V. C., 2003: Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Applied Soil Ecology* 23: 33–41.

Ji Y., Zhou P., Peng S., Huang B., Peng S. et Zhou T. (2020). A Continental Study of Relationships Between Leaf N and P Stoichiometry and Solar Radiation Including its Direct, Diffuse, and Spectral Components. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 125(9): 1–13.

Johnson D. et Smith W., 2006: Low clouds and cloud immersion enhance photosynthesis in understory species of a southern Appalachian spruce–fir forest (USA). *American Journal of Botany* 93: 1625–1632.

Jutila H. et Grace J., 2002: Effects of disturbance on germination and seedling

establishment in a coastal prairie grassland: A test of the competitive release hypothesis. *Journal of Ecology* 90: 291–302.

Keith H., Mackey B. G, et Lindenmayer D. B., 2009: Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 11635–11640.

Knevel I. C., 2005: The LEDA traitbase collecting and measuring standards of life-history traits of the northwest European flora: Groningen University, Community and Conservation Ecology Group.

Kreuzwieser J. et Gessler A., 2010: Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology* 30: 1221–1234.

Kadavý J., Kneifl M., Servus M., Knott R., Hurt V. et Flora M., 2011: Nízký a střední les – plnohodnotná alternativa hospodaření malých a středních vlastníků lesa – obecná východiska. *Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy* 296 pp.

Koerselman W. et Meuleman A., 1996: The Vegetation N : P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6): 1441-1450.

Kirby K. J. et Watkins C. (1998). *The Ecological History of European Forests*. CAB International, Wallingford UK. ISBN 08-519-9256-0.

Kühner A. et Kleyer M., 2008: A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science* 19: 642–681.

Laird, N. M. et Ware, J. H., 1982: Random-Effects Models for Longitudinal Data. *Biometrics* 38: 963–974.

Lovett-Doust L., 1987: Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*). III. Responses to Light and Nutrient Supply. *The*

Journal of Ecology 75: 555–568.

Muscolo A., Bagnato S., Sidari M. et Mercurio R., 2014: A review of the roles of forest canopy gaps. Journal of Forestry Research 25: 725–736.

Márialigeti S., Tinya F., Bidló A. et Ódor P. (2016). Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. Plant Ecology 217(5): 549–563.

Marschner, P.. (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants, 2nd Edn. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, p. 3–5. ISBN 978-0-12-473542-2.

Marschner, P.. (2012). Mineral Nutrition of Higher Plants, 3rd Edn. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, p. 461–479. ISBN 978-0-12-384906-9.

Marschner H. et Cakmak I., 1989: High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of zinc, potassium and magnesium deficient bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. Journal of Plant Physiology 134: 308–315.

Mengel K., Kirkby E., Kosegarten H. et Thomas A., 2001: Principles of Plant Nutrition. In: Mengel K. (eds.): Principles of Plant Nutrition. Springer, p. 585–597. ISBN 978-1-4020-0008-9.

Mcgill B., Enquist B., Weiher E. et Westoby Mark., 2006: Rebuilding Community Ecology from Functional Traits. Trends in ecology and evolution 21: 178–85.

MacKinney A. L., 1929: Effects of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. Ecology 10: 312–321.

Mo J., Brown S. et Lenart M., 1995: Nutrient dynamics of a human-impacted pine forest in a MAB reserve of subtropical China. Biotropica 27: 290–304.

Mo J., Brown S., Peng S. et Kong G., 2003: Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management* 175: 573–583.

Moles A., Warton D., Warman L., Swenson N., Laffan S., Zanne A., Pitman A., Hemmings F. et Leishman M., 2009: Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97: 923–932.

Maurel C. Verdoucq L., Luu D. et Santoni V., 2008: Plant Aquaporins: Membrane Channels with Multiple Integrated Functions. *Annual review of plant biology* 59: 595–624.

Misson L., Lunde M., McKay M. et Goldstein A., 2005: Atmospheric aerosol light scattering and surface wetness influence the diurnal pattern of net ecosystem exchange in a semi-arid ponderosa pine plantation. *Agriculture and Forest Meteorology* 129: 69–83.

Noodén, Larry & Hillsberg, Jennifer & Schneider, Michael., 1996: Induction of leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* by long days through a light-dosage effect. *Physiologia Plantarum* 96: 491–495.

Nicotra A. B., Cosgrove M. J. et Cowling A., 2008: Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia* 154: 625–635.

Ogee J. et Brunet Y., 2002: A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255: 212–233.

Pandey N. (2018). Role of Plant Nutrients in Plant Growth and Physiology. In: Hasanuzzaman M. (eds.): *Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance*. Springer, p. 51 – 93. ISBN 978-981-10-9043-1.

Palik B. J., D’Amato A. W., Franklin J. F. et Johnson K. N., 2020: *Ecological silviculture: foundations and applications*. Waveland Press, Long Grove, Ill. ISBN

978-1478638476.

Peng S., Ren H., Wu J. et Lu H., 2003: Effects of litter removal on plant species diversity: a case study in tropical Eucalyptus forest ecosystems in South China. *Journal of Environmental Sciences* 15: 367–371.

Ponge J. F., Arpin P. et Vannier G., 1993: Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *European Journal of Soil Science* 29: 141–153.

Poorter L., 2009: Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181: 890–900.

Querejeta J., Ren W. et Prieto I., 2021: Vertical decoupling of soil nutrients and water under climate warming reduces plant cumulative nutrient uptake, water use efficiency and productivity. *New Phytologist* 230(4): 1378–1393.

Ritter E. et Vesterdal L., 2006: Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forest of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of forest Research* 125: 139-150.

Richard-Molard C., Krapp A., Brun F., Ney B., Daniel-Vedele F. et Chaillou S., 2008: Plant response to nitrate starvation is determined by N storage capacity matched by nitrate uptake capacity in two *Arabidopsis* genotypes. *Journal of experimental botany*, 59: 79–91.

Rahimi A. et Wolfgang B., 1973: Physiologische Voraussetzungen für die Bildung der Kupfermangelsymptome. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 136: 25–32.

Raghothama K., 2005: Phosphorus and Plant Nutrition: An Overview. *Agriculture and the Environment* 46: 353–378.

Ranade-Malvi U., 2011: Interaction of micronutrients with major nutrients with special reference to potassium. Institute for Micronutrient Technology, Pune. Karnataka. *The Journal of Agricultural Science* 24(1):106–109.

Rackham O., 1998: Savanna in Europe. In: Kirby, K. J, Watkins, C. (1998). *The ecological history of European forests*. CAB International, Wallingford p. 1–24.

Reich P. B., Wright I. J., Cavender-Bares J. M., Craine J. M., Oleksyn J., Westoby M. et Walters M. B., 2003: The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: 143–164.

Reich P., Ellsworth D., Walters M., Vose J., Gresham C., Volin J. et Bowman W., 1999: Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969.

Roleček J., 2013: *Sorbo torminalis-Quercetum Svoboda ex Blažková 1962*. – In: Chytrý M. (ed.), *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace [vegetation of the Czech Republic 4. Forest and shrub vegetation]*. – Academia, Praha, 325–329.

Sayer J., 2006: Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biology Reviews* 81: 1–3.

Sardans J. et Penuelas J., 2007: Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. *Functional Ecology* 21: 191–201.

Shrivastav P., Prasad M., Singh T., Yadav A., Goyal D., Akbar A. et Dantu P. (2020). *Role of Nutrients in Plant Growth and Development*. In Shrivastav P. (eds.): *Contaminants in Agriculture*. p. 43–59. ISBN 978-3-030-41554-9.

Schellberg J. et Pontes L., 2012: Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science* 67: 1–15.

Szabó P., 2009: Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages:

Can there be a connection? *Forest Ecology and Management* 257: 2327–2330.

Sariyildiz T. et Anderson J. M., 2003: Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 391–399.

Sun J., Liu B., You Y., Li W., Liu M., Shang H. et He J., 2019: Solar radiation regulates the leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across alpine meadows of the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology* 271: 92–101.

Silva J. A., Evensen C. I., Bowen R. L., Kirby R., Tsuji G. Y. et Yost R. S., 2000: Managing fertilizer nutrients to protect the environment and human health. In Silva J. A. et Uchida R. S. (eds.). *Plant nutrient management in Hawaii's soils: approaches for tropical and subtropical agriculture*. University of Hawaii p. 7–22.

Šebek P., Altman J., Plátek M. et Čížek L., 2013: Is active management the key to the conservation of saproxylic biodiversity? pollarding promotes the formation of tree hollows. *PLOS ONE* 8(3): 1–6.

Šilc U., Čarni A., Košir P., Marinšek A. et Zelnik I., 2008: Litter-raking forests in Slovenia and in Croatia. *Hacquetia* 7(1): 71–88.

Tipping R., Buchanan J., Davies A. et Tisdall E., 1999: Woodland biodiversity, palaeo-human ecology and some implications for conservation management. *Journal of Biogeography* 26: 33–43.

Tong R., Cao Y., Zhu Z., Lou C., Zhou B. et Wu T. (2021). Solar radiation effects on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of Chinese fir across subtropical China. *Forest Ecosystems* 62: 1–10.

Tyler G., 1991: Effects of litter treatments on the sporophore production of beech forest macrofungi. *Mycological Research* 95: 1137–1139.

Verheyen, K., Baeten L. et De Frenne P., 2012: Driving factors behind the

eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100: 352–365.

Verstraeten G., Baeten L., Broeck T., Frenne P., Demey A., Tack W., Muys B. et Verheyen K., 2013: Temporal changes in forest plant communities at different site types. *Applied Vegetation Science* 16: 1–11.

Vild O., Kalwij J. M. et Hédrl R., 2015: Effects of simulated historical tree litter raking on the understorey vegetation in a central European forest. Accepted to *Applied Vegetation Science* 18: 569–578.

Vild O., Šipoš J., Szabó P., Macek M., Chudomelová M., Kopecký M. et Hédrl R., 2018: Legacy of historical litter raking in temperate forest plant communities. *Journal of Vegetation Science* 29(4): 596–606.

Volaire F., 2008: Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. *European Journal of Agronomy* 29: 116–124.

Weihner E., Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. et Eriksson O., 1999: Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609–620.

Wohlgemuth T., Bürgi M., Scheidegger Ch et Schütz M., 2002: Dominance reduction of species through disturbance – a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecology and Management* 166: 1–15.

Walsh R. P. D. et Voigt P. J., 1977: Vegetation litter: an underestimated variable in hydrology and geomorphology. *Journal of Biogeography* 4: 253–274.

Wang M., Zheng Q., Shen Q. et Guo S., 2013: The Critical Role of Potassium in Plant Stress Response. *International journal of molecular sciences* 14(4): 7370–90.

Wilson P. J., Thompson K. et Hodgson J. G., 1999: Specific leaf area and leaf dry

matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.

Westoby M. et Wright I., 2006: Land-plant ecology on the basis of traits. *Trends in ecology & evolution* 21(5): 261–8.

Wickham H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, Dostupný z <https://ggplot2.tidyverse.org>.

Xiong S. et Nilsson C., 1999: The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.

Yulin L., Johnson D., SU Y., CUI J. et Zhang T. H., 2005: Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 46: 124–134.

Zbírál J. (1995): *Analýza půd I – jednotné pracovní postupy*. ÚKZÚZ Brno.

Elektronické zdroje

R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Mapy.cz, © 1996: Kopec Vysoká stráň CHKO Český kras (online) [ci. 2022.03.15.] dostupné z <<https://mapy.cz/zakladni?x=14.1353118&y=49.9632686&z=15>

ČÚZK, © 2022: Katastrální mapa obce Bubovice (online) [ci. 2022.03.15.] dostupné z < <https://sgi-nahlizenidokn.cuzk.cz/marushka/default.aspx?themeid=3&&MarQueryId=6D2BCEB5&MarQParam0=645737&MarQParamCount=1&MarWindowName=Marushka>

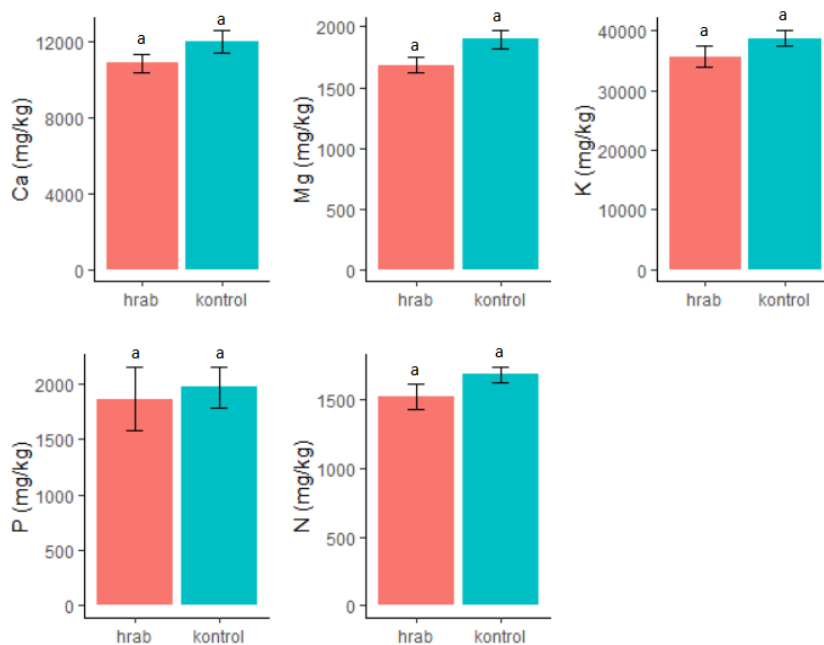
Geology.cz, © 2022: Geologická mapa 1 : 50 000 (online) [ci. 2022.03.15.] dostupné z < <https://mapy.geology.cz/geocr50/>

PŘÍLOHY

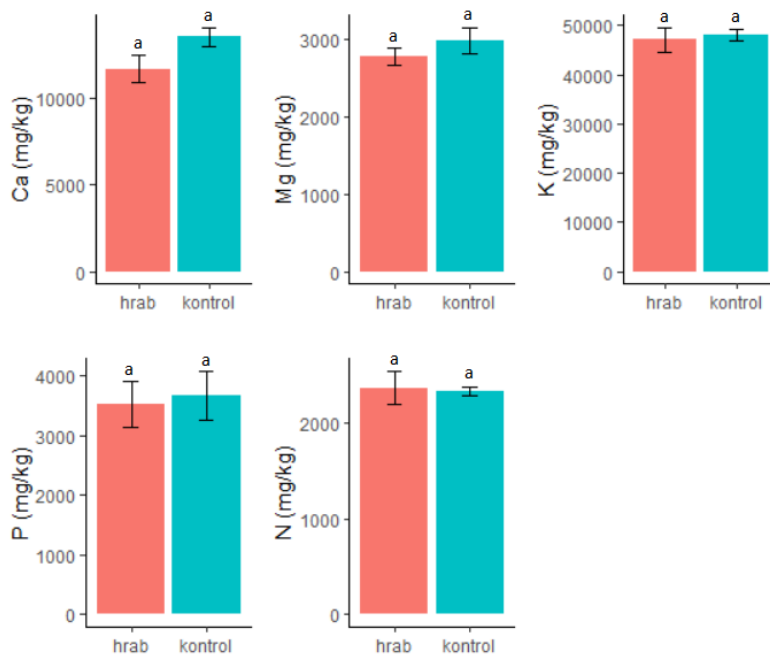
Příloha č. 1: Čistý efekt hrabání na obsah živin v listu

Sloupcové grafy se standardní chybou

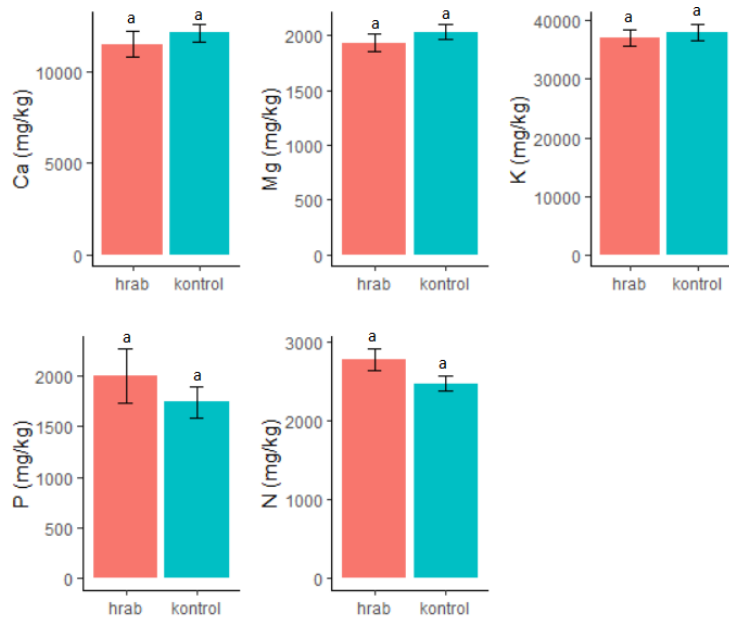
hrab – hrabané plochy, kontrol – kontrolní plochy



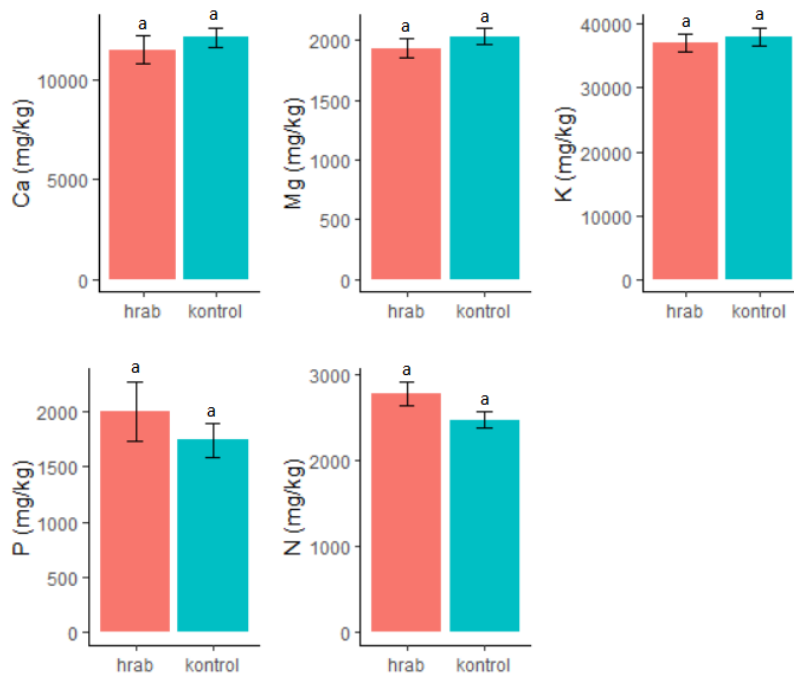
Obrázek č. 17: Zbřehovec lesní – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.



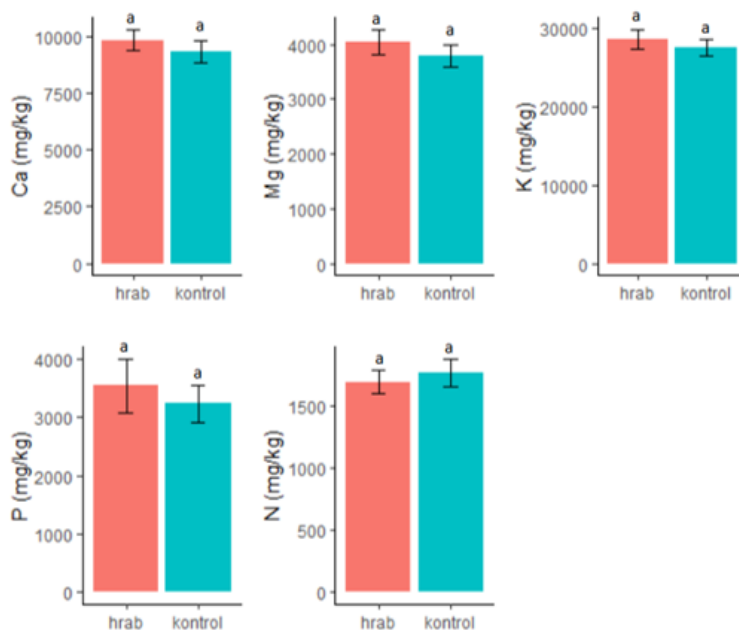
Obrázek č. 18: Silenka níci – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.



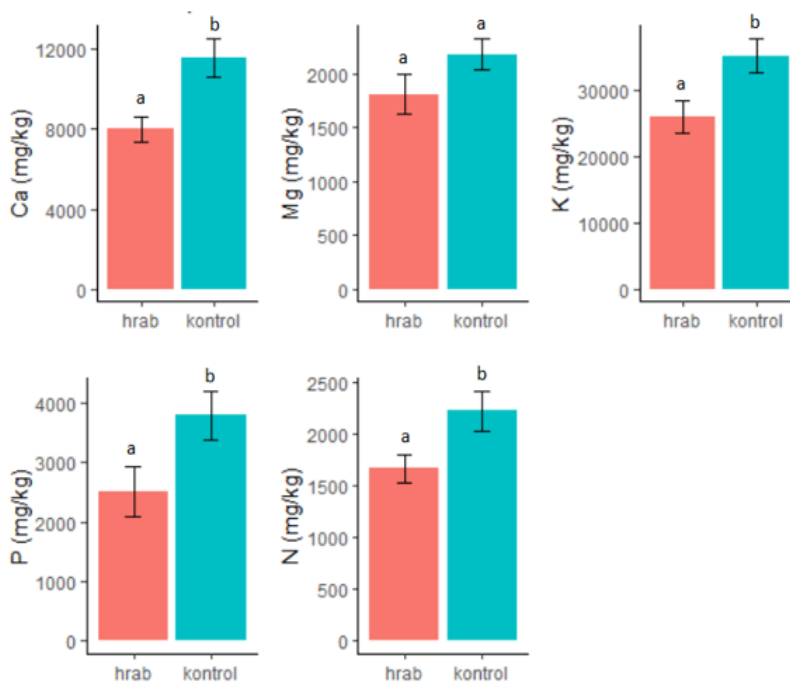
Obrázek č. 19: Kokořík vonný – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.



Obrázek č. 20: Konopice široolistá – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.



Obrázek č. 21: Opletka křovištní – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.



Obrázek č. 22: Česnáček lékařský – obsah živin v biomase. Hrabané plochy – hrab; kontrolní plochy kontrol.

Příloha č. 2: Tabulky výsledků analýzy funkčních znaků rostlin a obsahu živin v listu s interakcí na rozptýlené světlo

Tabulka č. 15: Funkční znaky rostlin s interakcí na rozptýlené světlo

Ajuga genevnesis			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	20	0.885	2.15	1.187	0.41	3.305 ^
Rozptýlené světlo (TDf)	1	20	0.328	3.6 ^	5.839 **	2.125	1.567
T x TDf	1	20	0.03	0	0.421	0.165	0.159

Alliaria petiolata			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	10	14.293 ***	0.054	4.782 *	9.378 **	11.516 ***
Rozptýlené světlo (TDf)	1	10	0.158	7.569 **	4.04 ^	0.009	0.162
T x TDf	1	10	0.779	0.768	0.049	0.25	0.431

Silene nutans			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	17	0.142	5.5 **	0.009	0.001	0.02
Rozptýlené světlo (TDf)	1	17	0.045	12.09 ***	2.231	0.002	2.952
T x TDf	1	17	1.08	0.04	0.452	0.258	0.441

Galeopsis ladanum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	13	3.586 ^	0.096	0.232	0.052	0.392
Rozptýlené světlo (TDf)	1	13	0.777	7.344 **	7.101 **	3.607 ^	4.834 *
T x TDf	1	13	0.367	0.056	0.09	0.009	0.676

Fallopia dumetorum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	10	4.861 **	1.384	0.001	0.084	0.731
Rozptýlené světlo (TDf)	1	10	0.051	5.144 **	0.428	2.853	0.029
T x TDf	1	10	11.467 ***	0.281	0.16	3.787 ^	1.566

Fallopia dumetorum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	10	4.861 **	1.384	0.001	0.084	0.731
Rozptýlené světlo (TDf)	1	10	0.051	5.144 **	0.428	2.853	0.029
T x TDf	1	10	11.467 ***	0.281	0.16	3.787 ^	1.566

Polygonatum odoratum			Výška (cm)	SLA	LDMC	Stom. vod.	Plocha listu
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	11	2.068	0.04	6.041 **	0.1466	5.296 **
Rozptýlené světlo (TDf)	1	11	0.024	0.88	9.347 **	0.0473	0.764
T x TDf	1	11	3.215 ^	0.09	0.551	0.6632	0.307

Tabulka č. 16: Výsledky obsahu živin v biomase s interakcí na rozptýlené světlo

Ajuga genevensis			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	4	1.795	3.220	5.48 ^	0.635	4.6 ^	0.096
Rozptýlené světlo (TDf)	1	4	0.142	9.2 **	3.190	16.836 **	0.170	10.253 **
T x TDf	1	4	0.124	0.000	0.000	1.336	0.440	0.538

Alliaria petiolata			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	5	23.528 ***	30.694 ***	6.009 *	14.217 ***	23.829 **	7.252 *
Rozptýlené světlo (TDf)	1	5	0.474	1.804	3.400	2.493	0.102	4.069 ^
T x TDf	1	5	0.000	2.867	2.724	0.173	8.303 **	3.640

Silene nutans			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	5	3.670	0.149	0.804	0.097	0.041	0.319
Rozptýlené světlo (TDf)	1	5	0.010	0.338	0.000	0.540	0.194	1.356
T x TDf	1	5	0.160	1.908	0.114	0.043	0.056	0.261

Galeopsis ladanum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	9	0.349	0.530	0.290	0.311	0.092	0.382
Rozptýlené světlo (TDf)	1	9	16.095 ***	3.54 ^	7.5 **	7.348 **	0.037	6.034 **
T x TDf	1	9	0.595	0.270	0.270	2.231	1.138	0.256

Fallopia dumetorum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	5	1.324	0.767	5.416 ^	3.884	0.515 ^	0.531
Rozptýlené světlo (TDf)	1	5	0.254	0.140	2.539	7.349 **	5.110	6.261 *
T x TDf	1	5	0.048	0.248	2.235	0.102	1.043	1.029

Fallopia dumetorum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	5	1.324	0.767	5.416 ^	3.884	0.515 ^	0.531
Rozptýlené světlo (TDf)	1	5	0.254	0.140	2.539	7.349 **	5.110	6.261 *
T x TDf	1	5	0.048	0.248	2.235	0.102	1.043	1.029

Polygonatum odoratum			Ca (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	P (mg/kg)	N (mg/kg)	N : P
Descriptors	numDF	denDF	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value	F-value
Management (T)	1	5	0.519	0.319	1.008	2.779	4.13 ^	0.315
Rozptýlené světlo (TDf)	1	5	0.406	4.115 ^	0.567	0.018	0.250	0.026
T x TDf	1	5	0.378	0.807	1.183	0.027	1.220	0.123