

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Diplomová práce

**Působení stresu suchem na funkční změny a diverzitu ve
společenstvech mokřadních rostlin**

**Autor práce: Bc. Přemysl Král
Vedoucí práce: Ing. Jan Douda, Ph.D.
Konzultant: Ing. Jana Doudová, Ph.D.**

© 2022 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Přemysl Král

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Působení stresu suchem na funkční změny a diverzitu ve společenstvech mokřadních rostlin

Název anglicky

The effects of drought stress on functional composition and diversity in a wetland plant community

Cíle práce

Recentní experimentální práce ukazují, že suché periody mohou podpořit diverzitu druhů v mokřadech. Není ale jasné, v jaké míře se tento pozitivní vliv uplatňuje v přirozených společenstvech. Použitím měřených funkčních vlastností rostlin v terénu diplomová práce odhalí, v jakém rozsahu jsou mokřadní druhy tolerantní ke stresu a jak tato tolerance koreluje s jejich výskytem a diverzitou.

Cílem práce bude zjistit, jak funkční vlastnosti mokřadních rostlin korelují s jejich výskytem podél gradientu stresu suchem. Bude také zjištěno, jak zastoupení stres-tolerantních druhů ovlivňuje diverzitu mokřadních společenstev.

Metodika

V rámci diplomové práce bude měřena plasticita znaků mokřadních druhů rostlin podél gradientu stresu. Budou měřeny specifická listová plocha (SLA), relativní obsah sušiny v listech (LDMC) a stomatální vodivost u každého druhu vždy ve vlhkých a suchých podmínkách. Zároveň bude měřena biomasa rostliny pro odhadnutí její úspěšnosti (performance). Bude porovnána diverzita druhů v mokřadním společenstvu s proporcí stres-tolerantních druhů.

Doporučený rozsah práce

40-60 stran

Klíčová slova

mokřad, druhová diverzita, sucho, stres, Černiš

Doporučené zdroje informací

- Douda, J., Doudová, J., Hulík, J., Havrdová, A., & Boublík, K. (2018). Reduced competition enhances community temporal stability under conditions of increasing environmental stress. *Ecology*, 99(10), 2207-2216.
- Douda, J., Doudová-Kochánková, J., Boublík, K., & Drašnarová, A. (2012). Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 169(2), 523-534.
- Doudová, J., & Douda, J. (2020). Along with intraspecific functional trait variation, individual performance is key to resolving community assembly processes. *Functional Ecology*, 34(11), 2362-2374.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. N., & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional ecology*, 23(6), 1167-1178.
- Gross, N., Liancourt, P., Butters, R., Duncan, R. P., & Hulme, P. E. (2015). Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytologist*, 206(1), 175-186.
- Liancourt, P., Callaway, R. M., & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86(6), 1611-1618.
- Mariotte, P., Vandenberghe, C., Kardol, P., Hagedorn, F., & Buttler, A. (2013). Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(3), 763-773.
-

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, 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 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 21. 03. 2022

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci na téma Působení stresu suchem na funkční změny a diverzitu ve společenstvech mokřadních rostlin jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce Ing. Jana Doudy Ph.D. a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 31.03.2022

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu práce Honzovi Doudovi a zároveň i konzultantce Janě Doudové za skvělé uvedení do bližšího studia vegetační ekologie, za podporu a pomoc při sběru dat a zpracování diplomové práce, a za motivování k psaní vědecké publikace a přípravu na doktorské studium. Moje díky taky patří kolegovi Honzovi Häuslerovi za asistenci při terénních pracích.

Působení stresu suchem na funkční změny a diverzitu ve společenstvech mokřadních rostlin

Abstrakt

K efektivní ochraně přírody je nezbytné rozumět ekologickým vazbám, které určují podobu a kondici jednotlivých společenstev, nebo celých ekosystémů. Rostliny spolu soupeří o přírodní zdroje, nicméně během dlouholetého vývoje si vyvinuly schopnost koexistence, a v některých případech se navzájem facilitují. Provedl jsem terénní experiment v mokřadní olšíně Černiš u Českých Budějovic, ve kterém jsem sledoval funkční vlastnosti ostřice prodloužené (*Carex elongata*) v odlišných vlhkostních podmínkách heterogenního mikroreliefu bultů a prohlubní. Zatímco prohlubně jsou téměř permanentně zatopené, na vršcích bultů vlhkost klesá a druhy mohou být stresovány suchem. Předpovídal jsem facilitaci *C. elongata* okolní vegetací ve stresovaném prostředí na vršku bultu.

Vybral jsem 24 bultů s reprezentativním jedincem *C. elongata* na vršku a na spodku bultu, a náhodně jsem rozdělil výběr do dvou ošetření – kontrola a manipulovaná varianta. Na manipulovaných bultech se několikrát odstranila ostatní nadzemní vegetace kvůli eliminaci konkurence a na kontrolních bultech se nezasahovalo. Reakce na jednotlivé ošetření byla sledována pomocí SLA, LDMC, stomatální konduktance, počtu ramet, výšky a biomasy. Navíc byla měřena SLA a LDMC u dalších mokřadních druhů, které se vyskytovaly napříč vlhkostním gradientem.

C. elongata reagovala na odlišné vlhkostní podmínky a dosahovala na vršcích vyšší SLA a stomatální konduktance. Jedinci na vršcích po odstranění konkurence vytvářeli více ramet a na spodcích ztráceli více výšku. U ostatních druhů se odpověď i její síla odlišovala. I přes drobné náznaky facilitace se naše hypotéza nepotvrdila a část výsledků naznačuje, že pro úspěšnost *C. elongata* může být hlavním mechanismem kompetice. Nicméně pro jednoznačnou odpověď je zapotřebí provést další bádání.

Klíčová slova: Černiš, mokřad, facilitace, kompetice, funkční vlastnosti, SLA, LDMC, stomatální vodivost

The effects of drought stress on functional composition and diversity in a wetland plant community

Abstract

To protect nature effectively, it is necessary to understand ecological links that determine the shape and condition of specific communities or entire ecosystems. Plants compete for natural resources, however, during long evolution, they have developed the capability of coexistence, and in some cases, they facilitate themselves. I conducted a field experiment in alder carr Černiš near České Budějovice, in which I was monitoring functional traits of elongated sedge (*Carex elongata*) in different humidity conditions at heterogeneous microrelief of hummocks and hollows. While the hollows are almost permanently flooded, the humidity on the top of the hummocks is decreasing and species may face drought stress. I have predicted facilitation of *C. elongata* by surrounding vegetation in a stressed environment at the top of the hummock.

I selected 24 hummocks with a representative individual of *C. elongata* at the top and bottom of the hummock, and randomly assigned treatments – control and a manipulation treatment. Surrounding vegetation on the manipulated hummock was cut several times to remove competition and control hummocks remained without influence. Response to each treatment was monitored using SLA, LDMC, stomatal conductance, number of shoots, height, and biomass. Also, SLA and LDMC were measured in other wetland species that occurred through a moisture gradient.

C. elongata reacted to different moisture conditions and achieved higher SLA and stomatal conductance at the top. After removing competition, the individuals at the tops were creating more shoots and at the bottoms were losing height. For other species, the reaction and its values were different. Even though few results support facilitation, our hypothesis was not confirmed, and some results suggest that for *C. elongata* competition may be the main mechanism. However, for definite proof, more research is needed.

Keywords: Černiš, wetland, facilitation, competition, functional traits, SLA, LDMC, stomatal conductance

Obsah

1 Úvod	10
2 Cíl práce	11
3 Literární rešerše	12
3.1 Složení a vývoj rostlinných společenstev.....	12
3.1.1 Niková teorie koexistence	12
3.1.2 Neutrální teorie koexistence.....	13
3.1.3 Kompetice a facilitace.....	13
3.1.4 Sukcese a dynamika	14
3.2 Funkční vlastnosti rostlin	15
3.2.1 Stomatální vodivost (g_s)	15
3.2.2 Specifická listová plocha (SLA) a relativní obsah sušiny v listech (LDMC)	16
3.2.3 Počet výhonů, délka nejdelšího výhonu a celková biomasa	17
3.3 Vegetace mokřadních olšin	17
3.4 Lokalita Černiš.....	18
3.5 Výzkum interakcí v mokřadních společenstvech.....	19
4 Metodika	22
4.1 Sběr dat	22
4.1.1 Analyzované faktory	22
4.1.2 Ostatní mokřadní druhy.....	23
4.2 Statistické vyhodnocení	23
5 Výsledky	25
5.1 Stomatální konduktance g_s	25
5.2 Specifická listová plocha SLA a relativní obsah sušiny LDMC	26
5.3 Počet ramet, výška a hmotnost sušiny.....	28
5.4 Další druhy	31
5.5 Korelace faktorů.....	31
6 Diskuse	32
6.1 Metodika	32
6.2 Facilitace – kompetice.....	32
6.3 Vlhkostní gradient.....	35
7 Závěr	36
8 Seznam použitých zdrojů	37
9 Přílohy	42

Seznam obrázků

- Obr. 1. Přírodní rezervace Vrbenské rybníky na okraji Českých Budějovic včetně studované mokřadní olšiny a studovaných ploch. Podkladová mapa je ortofoto mapa České republiky (Český úřad zeměměřičský a katastrální 2021). V pravém horním rohu je zakresleny lokality v rámci České republiky. Mapový výstup vytvořen v programu QGIS. 19
- Obr. 2. Ukázka experimentu, bult s vystřihovaným ošetřením. Červené šipky ukazují vybrané jedince *C. elongata* v rozdílných úrovních. 23
- Obr. 3. Vývoj ve stomatální konduktanci mezi všemi variantami. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1,2 – konec června, 3 – konec července, 4 – konec srpna) a sérii měření viz metodika (měření 1 a 2 jsou z prvních dvou dnů při stanovování experimentu). Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodkem a vrškem, manipulace – rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace. 24
- Obr. 4. Grafy stomatální konduktance a) změna ve stomatální konduktanci ve všech variantách b) hodnoty finální konduktance při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. 26
- Obr. 5. Grafy LDMC a SLA a) změna v LDMC ve všech variantách b) hodnoty finální LDMC při zakončení experimentu c) změna v SLA ve všech variantách d) hodnoty finální SLA při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. 27
- Obr. 6. Vývoj v a) SLA ve všech variantách b) LDMC ve všech variantách. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1 – konec června, 2 – konec srpna) a sérii měření viz metodika. Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodkem a vrškem, manipulace – rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace. 28
- Obr. 7. Vývoj v a) délce ramet ve všech variantách b) počtu ramet ve všech variantách. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1 – konec června, 2 – konec července, 3 – konec srpna) a sérii měření viz metodika. Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodkem a vrškem, manipulace – rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace. 29
- Obr. 8. Grafy výšky a počtu ramet a) změna v délce ramet ve všech variantách b) hodnoty finální délky ramet při zakončení experimentu c) změna v počtu ramet ve všech variantách d) hodnoty finálního počtu ramet při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. 30
- Obr. 9. Hodnoty SLA a LDMC pro druhy zleva *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*. 31
- Obr. 10. Korelace mezi a) výškou bultů a vlhkostí b) hmotností sušené biomasy a počtem ramet c) hmotností sušené biomasy a délkou nejdelší ramety d) SLA a stomatální konduktancí e) LDMC a stomatální konduktancí f) SLA a LDMC g) stomatální konduktancí a vlhkostí h) SLA a vlhkostí ch) LDMC a vlhkostí. 42
- Obr. 11. Hodnoty SLA na spodku a vršku bultů pro *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*. 43
- Obr. 12. Hodnoty LDMC na spodku a vršku bultů pro *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*. 43
- Obr. 13. Graf hmotnosti sušiny biomasy při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. 44

1 Úvod

I přes stoupající zájem o pozitivní interakce (facilitace) v rostlinných společenstvech, několikanásobně více vědeckých studií se zaměřuje na negativní interakce (kompetice, Brooker et al. 2008). Přitom facilitace zahrnuje širší škálu mechanismů. Kompetice se primárně projevuje soupeřením o společné limitující zdroje nebo vzájemným přímým i nepřímým působením, zatímco facilitace představuje více typů interakcí, například zlepšení stanovištních podmínek, zvyšování dostupnosti zdrojů, poskytování kolektivní ochrany, mykorhiza a další. Díky facilitačním mechanismům se rozšiřují druhové niky, zvyšuje se biodiverzita, zvětšují se populace a mohou přežít specifické druhy, což z facilitace dělá nezanedbatelný ekologický mechanismus (Callaway 2007; Broz et al. 2010).

Facilitace, stejně jako kompetice, se do jisté míry může uplatňovat v každém biotopu, ale může být zastíněna kompeticí. Nejvíce je facilitace popisována z prostředí s náročnými podmínkami (Turner et al. 1966; Suzán et al. 1996; Cavieres et al. 2016), ale recentní výzkum naznačuje její důležitost i v produkčním ekosystému, jako je mokřadní olšina (Douda et al. 2021). Díky členitému reliéfu v mokřadních olšinách se v malé oblasti střídají stanoviště (buly a prohlubně), která se liší především v množství dostupné vody. Očekával bych tedy, že v prostředí s menším množstvím dostupné vody budou jedinci trpět stresem a okolní rostliny se budou navzájem podporovat.

Kondice a životní strategie rostlin mohou být odhaleny pomocí měření tzv. funkčních vlastností. To jsou měřitelné znaky jedinců, které se používají pro popis a porozumění reakce jedinců a v konečném důsledku až pro pochopení vztahů v celých ekosystémech. Mimo klasické pojetí druhové diverzity lze také hodnotit tzv. funkční diverzitu, která popisuje rozmanitost vlastností na různých úrovních (Violle et al. 2007; Garnier et al. 2016).

V diplomové práci jsem zjišťoval, zda má okolní bylinná vegetace v mokřadním lese pozitivní či negativní vliv na kondici jedinců *Carex elongata*, a jak se liší jejich funkční vlastnosti v závislosti na environmentálních proměnných. Navíc byly v menší míře měřeny funkční reakce dalších mokřadních druhů

2 Cíl práce

V diplomové práci jsem zkoumal interakce rostlinných druhů v mokřadním společenstvu. Zajímalo mě, jakým způsobem reagují rostliny projevem svých funkčních vlastností na gradient vlhkosti a jakou roli hrají kompetiční a facilitační mechanismy v mokřadním společenstvu. K dosažení cílů práce a k zodpovězení stanovených otázek jsem analyzoval data z vlastního terénního výzkumu a konfrontoval jsem je s literární rešerší dané problematiky. Diplomová práce poslouží jako výchozí materiál pro publikaci odborného článku. Cílem diplomové práce je 1) popsat reakci funkčních vlastností mokřadních rostlin na různé vlhkostní podmínky 2) odhalit mechanismy, které se podílejí na utváření společenstev a mohou hrát významnou roli při suchých periodách v mokřadech a tím 3) zodpovědět následující otázky:

- Jakým způsobem se liší funkční vlastnosti rostlin podél gradientu sucha?
- Odlišuje se mezidruhová a vnitrodruhová funkční reakce rostlin na sucho?
- Jaké mechanismy se podílí na úspěšnosti druhu ostřice prodloužená *Carex elongata*? Ovlivňují jí ostatní druhy pozitivně (facilitace) nebo negativně (kompetice), a jak se tyto vzájemné vztahy liší na gradientu sucha?

3 Literární rešerše

3.1 Složení a vývoj rostlinných společenstev

Existuje několik teoretických konceptů, které se různou mírou uplatňují při utváření rostlinného společenstva. Ve společenstvu se mohou vyskytnout pouze druhy, které jsou schopny se na lokalitu rozšířit nebo jsou zde již přítomny ve formě diaspor. Soubor druhů, které splňují tyto podmínky a mohou se na stanovišti objevit, se nazývá *species pool*. Nejvíce se pracuje s koncepty nikové teorie koexistence (*niche-based coexistence*, Vandermeer 1972) a neutrální teorie koexistence (*neutral theory of biodiversity*, Hubbell 2001), které představují rozdílné koncepty dlouhodobé koexistence rostlin na lokalitě (Withfield 2002).

3.1.1 Niková teorie koexistence

Na určitém stanovišti se může vyskytovat pouze druh, který je přizpůsoben místním podmínkám (*habitat filtering*, Keddy 1992). Rozmezí všech ekologických nároků druhu se nazývá ekologická nika. Koncept ekologické niky se začal používat již na začátku 20. století, nicméně význam slova prošel značným vývojem, jak popisuje Vandermeer (1972). V počátcích se pod pojmem „druhá nika“ skrývalo především prostředí, ve kterém druh existoval a vyvíjel se, včetně veškerých abiotických i biotických faktorů (stanovištní nika). Zatímco podle Eltona (1927) niku určuje především místo v potravním řetězci a jeho potravní návyky, přičemž upozorňoval na podobnost nik v odlišných regionech (funkční nika). Eltonova nika představovala spíše život druhu, oproti Grinnelově (1924) která spíš popisovala prostředí, ve kterém by se druh mohl vyskytovat. Díky mnoha podobnostem v těchto konceptech, nebylo ani pro vědeckou obec zcela jasné, co všechno do niky náleží. Zásadní proto byla práce Hutchinsona (1957), který definoval niku jako n -rozměrný prostor, kde n je počet všech potřebných faktorů pro existenci organismu. Zároveň taky rozlišil tzv. fundamentální (teoretický prostor proměnných, kde by se druh mohl vyskytovat) a realizovanou niku (prostor ve kterém se druh skutečně vyskytuje po zahrnutí kompetičních vztahů).

Podle nikové teorie koexistence má každý druh vlastní unikátní niku, a pro společenstvo je tak určujícím faktorem rozmanitost podmínek. Předpokládá se, že v homogenním prostředí se vyskytne menší množství druhů oproti různorodému prostředí. V různorodém prostředí obsadí každý druh vlastní specifické stanoviště. S rostoucí diverzitou stanovišť se tak zvyšuje počet druhů (Tilman 1982; Kohn a Walsh 1994; Chesson 2000; Hortal et al. 2009; Weisberg et al. 2014). V idealizované představě by každý druh, respektive i každá drobnější odlišná jednotka (např. poddruh), měl najít vlastní specifické prostředí. Na unikátním stanovišti by se měl vyskytovat pouze druh, jenž je svými vlastnostmi nejlépe přizpůsoben místnímu prostředí, a tudíž má nejvyšší fitness. Druhé niky se ale navzájem překrývají a druhy spolu o zdroje v prostředí často soupeří. V ten moment získá převahu druh, který má lepší kompetiční schopnosti a vytlačí ostatní druhy. Rozdílná nika umožňuje koexistenci více druhů s odlišnými nároky a strategiemi. Tento jev selekce druhů na stanovišti podle abiotických a biotických faktorů se v literatuře obvykle nazývá *limiting similarity* (MacArthur a Levins 1967). Nicméně v praxi se ukazuje, že pozitivní vliv heterogenity prostředí na biodiverzitu je velmi závislý na měřítku a v některých případech se biodiverzita s rostoucí heterogenitou prostředí nemění, nebo může dokonce klesat (Tamme et al. 2010; Douda et al. 2012; Laanisto et al. 2013; Bar-Massada a Wood 2014).

3.1.2 Neutrální teorie koexistence

Ekolog Stephen P. Hubbell (2001) představil pro ekologii neutrální teorii koexistence druhů. Oproti zmíněné nikové teorii, neutrální teorie nepředpokládá vliv rozdílné niky a úspěch druhu přiřazuje převážně stochastickým jevům. Inspirovalo ho bohaté prostředí tropických deštných lesů, ve kterém se koncentruje velké množství druhů stromů, aniž by se výrazně měnily podmínky prostředí (Hubbell 1979; 1997). Předpokladem je naopak stejná ekologická nika a stejná pravděpodobnost zahynutí, přežití a rozmnožení u každého jedince jakéhokoli druhu (*random walk*). Druhy se od sebe sice liší, ale jejich odlišnosti nemají vliv na jejich fitness a na biodiverzitu společenstva. Biodiverzitu udržují náhodné speciace, extinkce a migrace. Díky tomu je vývoj společenstva nepředvídatelný. To znamená, že výslednou podobu společenstva neurčují vlastnosti druhů, ale náhodné rozšiřování jedinců. Hubbell počítá s omezenou nosnou kapacitou prostředí, tudíž po jejím dosažení musí být narození nového jedince kompenzována smrtí jiného jedince (jakéhokoli druhu), ať už je limitujícím zdrojem prostředí cokoli. Jediný zdánlivě zvýhodňující faktor je abundance, protože se zvyšující se početností jedinců roste i pravděpodobnost obsazení uvolněného prostoru daným druhem, což v početných společenstvech udržuje přibližně stálé frekvence druhů. Zároveň ale jsou méně zastoupené druhy ohrožené extinkcí a do společenstva může kolonizovat druh z vnějšku, případně může i vzniknout nový druh.

Tato teorie sice může dobře popisovat vztah v tropických deštných lesích (Jayasooriya et al. 2017), ale v mnoha případech selhává (McGill 2003; Wootton 2005; Ricklefs a Renner 2012). Obě teorie mají své nedostatky. Ve skutečných přírodních společenstvech se projevují prvky z obou konceptů, a je tak možné hodnotit, který při utváření společenstva převládá. U rostlin se skrze široké spektrum druhů jejich potřeby překrývají. Všechny rostliny potřebují do jisté míry světlo, vodu a stejné základní živiny. Klíčovým faktorem při utváření společenstva jsou pak tedy v různé míře adaptace životních strategií a kompetiční schopnosti, ale i stochastické jevy. Ekologické modely by měly spojit přístupy dohromady (Zhou a Zhang 2008). Například Tilman (2004) ve svém modelu (*stochastic niche theory*) předpokládá jak identické nároky, u kterých se uplatňují stochastické jevy podle neutrální teorie, tak i odlišné limitující faktory. Prostředí, které je heterogenní v nějakém zdroji pak může hostit více druhů s různým optimem, a zároveň různé poměry mezi faktory mohou vést k odlišné druhové kombinaci. Klíčovým faktorem při utváření společenstva jsou i adaptace životních strategií a kompetiční schopnosti (*competition – colonisation tradeoff*, Ben-Hur et al. 2012). Nejlepší kompetitoři o jeden zdroj jsou často nejhorší v kompetici o jiný zdroj a druhy se navzájem doplňují (Tilman 1982).

3.1.3 Kompetice a facilitace

Kompetice (také konkurence) je antagonistický vztah mezi jedinci, při němž jsou všichni zúčastnění negativně ovlivněni oproti nezúčastněným (těm co si nekonkurují). Podle podoby kompetičního vztahu rozlišujeme případy, kdy se jedinci ovlivňují nepřímo (exploatační kompetice), a případy ve kterých dochází k přímému kontaktu (interferenční kompetice, Begon et al. 2006). Podoba kompetičních vztahů v přírodě je opravdu pestrá, ale pro tuto práci je důležité hlavně soutěžení rostlin o zdroje. U rostlin se jedinci rostoucí osamoceně projevují jinak než jedinci, kteří musejí o zdroj soutěžit s jinými jedinci. Například v experimentu se svlačcovitou rostlinou *Ipomoea tricolor* se ukázalo, že kompetice má významný vliv na produkci biomasy. Jedinci, kteří nebyli vystaveni kompetici, byli statnější než ti, kteří spolu soupeřili o živiny v půdě (Weiner 1986). Je nutné podotknout, že spolu soupeří jednotliví jedinci, tudíž kompetice může probíhat jak v rámci druhu (vnitrodruhová), jak je tomu ve zmíněném experimentu, tak i společně s jinými druhy (mezidruhová). V případě, kdy vnitrodruhová kompetice je silnější nežli mezidruhová, je díky stabilizujícím mechanismům

umožněna koexistence více druhů i přes jejich rozdíly ve fitness. Aby mohlo dojít ke konkurenčnímu vyloučení, musí být efekt mezidruhové kompetice silnější než efekt vnitrodruhové kompetice (Chesson 2000).

V některých případech se ukazuje výhodné pro rostlinu růst společně s dalšími. V Sonorské poušti v Arizoně většina rostlin roste pouze v blízkosti stromu *Olneya tesota*. Kvůli extrémně vysokým teplotám na přímém slunci nejsou nové rostliny schopny vyklíčit a přežít. Proto využívají změněného mikroklimatu pod krytem *Olneya tesota* (Suzán et al. 1996). Takové pozitivní vztahy se v ekologii nazývají facilitace. Facilitátor poskytuje výhodu dalším jedincům (zlepšuje růst, přežití nebo rozmnožování) a sám při tom není nijak poškozen (Brooker et al. 2008). Například *Olneya tesota* poskytuje ochranu před přímým slunečním zářením, ochranu trny a podporu svým opadem (Suzán et al. 1996). Facilitace je nejčastěji popisovaná z prostředí s extrémními podmínkami, například z horských ekosystémů (Cavieres et al. 2016) nebo z pouští (Turner et al. 1966; Suzán et al. 1996), kde bezesporu hraje neopomenutelnou roli při utváření společenstva, ale možná je důležitá i v optimálních produkčních ekosystémech (Anthelme et al. 2014; Douda et al. 2021). Kromě reakcí jednotlivců lze hodnotit, jaký vliv mají facilitační mechanismy na celé společenstvo a jeho ekosystém. Facilitace často zapříčiňuje zvýšení celkové produktivity společenstva (Belsky et al. 1989; Tilman et al. 2001) a umožňuje zvýšení druhové diverzity (Callaway 2007).

Jednou z nejčastějších forem facilitace je změna stanovištních podmínek na příznivější stav, který umožňuje výskyt dalším druhům. To se pak projevuje agregací druhů na facilitovaném místě. Jedním z prvních odkazů na facilitaci je zkoumání Phillipse (1909), který si všiml, že semenáčky borovice *Pinus monophylla* v americké stepi rostly převážně pod keřem *Artemisia tridentata*. Podobné prostorové agregace byly pozorovány v mnoha dalších pracích, ale jejich vysvětlením nemusí být vždy facilitace, jelikož druhy spolu mohou pouze sdílet podobné stanovištní nároky (Callaway 1995).

Facilitace a kompetice mohou probíhat zároveň a konkrétní efekt je pak sumou těchto dvou interakcí. Callaway (2007) uvádí příklad s podrostem kalifornského endemického dubu *Quercus douglasii*. Opad dubu prokazatelně obohacuje půdu o živiny (facilitace), ale zároveň kořeny konkuruje ostatní vegetaci. Podle toho, jak je na stanovišti dostupná voda a jaké si strom vyvine kořeny, se odvíjí výsledek interakce. Pokud se kořeny stromu hodně rozrůstají do prostoru ve vrchním horizontu půdy, překážejí a potlačují ostatní bylinnou vegetaci, zatímco když se kořeny utvoří kolmo do hloubky, tento efekt mizí a facilitovaná vegetace je produktivnější (Callaway 2007). Z toho vyplývá, že facilitace může probíhat, ale nemusíme ji být schopni pozorovat, jelikož není dostatečně významná. Jedním z nejpoužívanějších konceptů zobecňující facilitační mechanismy je tzv. SGH hypotéza (*stress-gradient hypothesis*), která předpokládá rostoucí význam facilitací se zvyšujícím se fyzickým stresem nebo s rostoucím tlakem predátora, oproti ideálním podmínkám při kterých převažuje kompetice (Bertness a Callaway 1994; Maestre et al. 2009). V úplných extrémech se ale facilitace může vytrácet (Michalet et al. 2006).

3.1.4 Sukcese a dynamika

Společenstva mají povahu dynamického systému a jejich podoba se v čase mění. Přirozený vývoj, postupné nahrazování vegetace a změna druhové skladby vlivem přírodních faktorů a mezidruhových vztahů, který směřuje ke konečnému stádiu (klimaxu), se nazývá sukcese. Ani po dosažení klimaxu není společenstvo zcela neměnné, jelikož jej stále ovlivňují environmentální podmínky, které se mohou v čase měnit, a v rámci relativně stabilního společenstva se stále v čase mění například frekvence druhů atp. Na některých stanovištích se sukcese zastaví nebo ji mimořádné události (disturbance) vracejí zpět (Begon et al. 2006),

například pravidelné spásání travního porostu zabraňuje zarůstání keřovou vegetací. Ve střední Evropě je typickým klimaxem opadavý listnatý les (Leuschner a Ellenberg 2017). Speciálním případem je tzv. cyklická sukcese, kdy vývoj nikdy nedosáhne klimaxu, viz kapitola 3.3. Princip sukcese je předmětem mnoha bádání již od počátků ekologie a rozbor vývoje teoretických modelů je nad rámec této práce (pro širší přehled viz Pickett et al. 1987; Walker a del Moral 2003).

Obecně se sukcese rozděluje na primární, při které probíhá vývoj bez vlivu předchozích společenstev, a na sekundární, což je vývoj již ovlivněného stanoviště, například v případě kdy po požáru zůstanou semena a výtrusy rostlin v půdě. Toto rozdělení je pro nás zásadní, jelikož facilitace patří mezi mechanismy sukcese a primární sukcese bývá řízena právě facilitací (Walker a Chapin 1987). Facilitační mechanismy při sukcesi mohou hrát důležitou roli při změně stanovištních podmínek pionýrskými druhy, například při změně dřevinné skladby lesa, kdy stínomilné dřeviny vyrostou až v podrostu pionýrského lesa. Je ovšem obtížné hodnotit v jakém případě se jedná o facilitaci, a v jakém případě jsou druhy lepší a rychlejší kolonizátoři, a proto se v sukcesní řadě projeví dříve než jiné, ale ve skutečnosti nijak nepomáhají dalším článkům sukcese (Callaway 1995).

3.2 Funkční vlastnosti rostlin

Při zkoumání vývoje společenstev lze vycházet z druhového složení. Nicméně to je ovlivněno místním *species pool* a v odlišných klimatických podmínkách nebo na stanovištích s odlišnou vegetační historií se bude druhové složení podstatně lišit. Obecně použitelnější je koncept funkční diverzity (Garnier et al. 2016). Klíčové nejsou druhy, ale to, jak se v daném prostředí projevují, i když funkční diverzita je většinou pozitivně korelována s počtem druhů. Projev spočívá v rostlinných vlastnostech (*traits*), jako je například výška, typ rozmnožování, doba květu atd. Společenstva lze hodnotit na základě souhrnu těchto vlastností. Přístup hodnocení podle vlastností se těší v poslední době zvýšené popularitě, ale vlastnost (*trait*) je velmi široký pojem, kterým může být značena široká škála odlišných projevů. V literatuře se často vlastnosti specifikují do dalších kategorií podle kontextu (např. *response*, *effect*, *functional*, *performance*, *demographic*, *biological traits*, Garnier et al. 2016). Předkládaná práce je věnována funkčním vlastnostem (*functional traits*).

Funkční vlastnost je jakákoli morfologická, fyziologická nebo fenologická dědičná vlastnost měřitelná na úrovni jedince nezávisle na prostředí nebo na jiné úrovni hierarchie, která má vliv na zdatnost (*fitness*, Violle et al. 2007). Hodnoty těchto vlastností se již většinou odvíjí od prostředí, a proto je informace o prostředí, ve kterém byla vlastnost měřena, ve většině případů nezbytná. Často je také důležité vzít v potaz část dne, ve kterém vlastnost měříme. Vlastnost může mít podobu kategoriální i kvantitativní proměnné. Koncept funkční diverzity lze uplatnit i na jiných hierarchických úrovních, a můžeme porovnávat vlastnosti na úrovni jedinců, druhů nebo třeba ekosystémů (Garnier et al. 2016). Níže jsou stručně popsány vlastnosti měřené během tohoto výzkumu.

3.2.1 Stomatální vodivost (g_s)

Stomatální vodivost g_s (nebo stomatální konduktance, *stomatal conductance*, vyjádřeno v $\text{mmol}/(\text{m}^2\text{s})$) je hodnota vypovídající o transpiraci z listů. U rostlin pomocí průduchů (stomat) na listech probíhá látková výměna. Z listu se vypařuje voda a do listu je přijímán vzdušný CO_2 . Hodnota g_s tak závisí na velikosti, hustotě a otevřenosti průduchů, která se odvíjí od vnějších podnětů a rostliny díky tomu optimalizují efektivitu svojí fotosyntézy. Otevřenost průduchů vypovídá o vodním stavu rostliny, jelikož rostliny vystaveny stresu nedostatkem vody tak

mohou minimalizovat její spotřebu. I přes to, že hodnota se odvíjí i od hustoty průduchů na listu, rostliny jsou schopné rychle reagovat na vnější podněty otevíráním a zavíráním průduchů, například na noční absenci světla nebo změnu teploty, čímž g_s přizpůsobují aktuálním potřebám. Tím se vypovídající hodnota g_s zásadně odlišuje od morfologických vlastností listů, které jsou výsledkem celoživotního růstu, zatímco g_s může být ovlivněno momentálním stresem. Standartně se při nedostatku vody průduchy zavírají, aby minimalizovaly ztrátu vody. Díky tomu, že g_s reaguje na mnoho faktorů spojených se suchem, je ideálním indikátorem stresu suchem (Medrano et al. 2002). Hustota a velikost průduchů se odvíjí od prostředí, ve kterém rostlina roste a liší se mezi druhy (Xu a Zhou 2008; Kardiman a Ræbild 2018). Konduktance g_s je pozitivně korelována s relativní vlhkostí vzduchu, kvůli nižším ztrátám vody. V eutrofnějším prostředí se g_s také zvyšuje, dostupné živiny určují maximální hodnoty g_s (Jarvis 1976; Ball 1988; Schulze et al. 1994).

Jednou z metod měření g_s je použití stomatálních konduktometrů (tzv. porometrů, *leaf porometers*), které fungují na principu zařazení listu do řady senzorů se známou konduktancí a měření změny ve vlhkosti. Výhodou je rychlé a snadné měření v terénu (METER Group nedatováno). Konduktanci lze využít jako předběžný odhad pro míru fotosyntézy (*photosynthetic Rate*) nebo pro další vlastnosti, vzhledem k jejich silné korelaci.

3.2.2 Specifická listová plocha (SLA) a relativní obsah sušiny v listech (LDMC)

Variabilita v listových vlastnostech (*leaf traits*, např. plocha listu, tloušťka listu, SLA - *specific leaf area*, LDMC - *leaf dry matter content* atd.) slouží rostlinám k celé řadě adaptací na stanovištní podmínky a k přizpůsobení strategiím využívání zdrojů. Listy obecně mají mnoho funkcí, od základních funkcí jako je fotosyntéza, transpirace, ochlazování, až po speciální adaptace, jako je například obranná funkce trichomů kopřiv *Urtica* sp (Press 1999). Listové vlastnosti jsou snadno měřitelné a široce používané při vědeckých bádáních v ekologii (Wright et al. 2004).

SLA (vyjádřeno v mm^2/mg) je poměr mezi plochou listu a hmotností jeho sušiny, zatímco LDMC (vyjádřeno v mg/g) je poměr mezi hmotností sušiny a hmotností čerstvého listu (Cornelissen et al. 2003). Vzájemně jsou mezi sebou většinou slabě záporně korelované, protože SLA roste se zvětšující plochou listu a klesající hmotností sušiny (tenké široké listy), zatímco LDMC roste se sušinou a klesá s čerstvou hmotností (pevné tuhé listy). Zde se uplatňuje ekologický princip *trade-off*, přičemž rostlina může investovat buď do rychlé produkce biomasy, což je účinné v produktivních ekosystémech a vede k vysokému SLA a nízkému LDMC, nebo může investovat do dlouhodobého využívání a ukládání zdrojů, což je výhodné v prostředí s limitovanými zdroji a projevuje se vysokým LDMC a nízkým SLA (Li et al. 2005).

Za nižší SLA můžou být zodpovědné tlusté a tuhé listy, jakožto adaptace odolnosti, s čímž se spojuje i životnost listu (Westoby et al. 2002). Menší množství vody ve většině případů vede k menším hodnotám SLA, jelikož se tím minimalizuje plocha pro výpar. Nižší SLA tak může být v některých případech adaptací odolnosti proti suchu, uplatňovanou například v aridních oblastech. Jedinci s vyšší SLA přispívají opadem k většímu rozkladu a urychlují tak mineralizaci a koloběh živin, zároveň ale představují častější terč pro listové herbivory. V lesních ekosystémech zase pro bylinnou vegetaci může být limitujícím zdrojem světlo, což ale paradoxně může vést k zvýšenému SLA, jelikož pro rostlinu je výhodné maximalizovat plochu pro fotosyntézu (Evans a Poorter 2001). Obecný koncept ale je, že v prostředí s dostatkem zdrojů bude SLA dosahovat vyšších hodnot nežli v prostředí, která jsou na zdroje chudá (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

3.2.3 Počet výhonů, délka nejdelšího výhonu a celková biomasa

Listové vlastnosti mohou do jisté míry vypovídat o produktivitě, nicméně přímou vlastností produktivity je nárůst biomasy. Pro zjištění hodnoty nadzemní biomasy je nejpřesnější veškerou biomasu odebrat. Bohužel to je využitelné pouze jednou, například na konci experimentu a nikoli při průběžných měřeních. Alternativně lze odhadnout produkci pomocí výšky rostlin, počtu výhonů (ramet) nebo pokryvnosti (Catchpole a Wheeler 1992). Výška je sice korelována s produkcí biomasy, ale zároveň je to jedna z hlavních kompetičních vlastností, jelikož výškou mezi sebou rostliny soupeří o světlo, zatímco počtem ramet mohou soupeřit o prostor. Doudová a Douda (2020) využili poměr výšky a počtu ramet u *Carex canescens*, aby vyjádřili do které vlastnosti rostlina investuje podle principu trade-off.

3.3 Vegetace mokřadních olšin

Fytocenologická klasifikace České republiky podle Curyšsko-Montpelliérského systému vymezuje třídu Mokřadních olšin a vrbín *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946 a svaz Mokřadních olšin *Alnion glutinosae* Malcuit 1929. Od lužních lesu se odlišují hydrologickým režimem. V rámci svazu pak byly v Česku identifikovány asociace Rašelinné mokřadní olšiny *Thelypterido palustris-Alnetum glutinosae* Klika 1940, Slatinné mokřadní olšiny *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* Tüxen 1931 a Mokřadní olšiny s ostřicí ostrou a skřípinou lesní *Carici acutiformis-Alnetum glutinosae* Scamoni 1935. Zmíněné asociace mezi sebou sdílejí mnoho charakteristik a liší se především v úživnosti (Douda et al. 2009; Chytrý et al. 2013). Následující text je zaměřen převážně na druhou zmíněnou, tj. slatinnou mokřadní olšinu.

Dříve se předpokládalo, že olše lepkavá se do střední Evropy a do Čech rozšířila po poslední době ledové z refugií v Karpatech. Nicméně nedávný výzkum naznačuje, že střední Evropa je kontaktní zónou postupně kolonizovanou olší jak ze západu z Pyrenejského poloostrova, tak z východu z Balkánu a Karpat. Migraci z Apeninského poloostrova nejspíše zabránilo pohoří Alp. Při postglaciální migraci olší z jižní do severní Evropy došlo ke kontaktu unikátních genotypových variant a díky tomu existuje v později kolonizované severní Evropě vysoká genetická diverzita olší (Havrdová et al. 2015). Ve 20. století probíhaly ve střední Evropě významné společenské změny, jejichž vlivem se výrazně změnil celkový charakter a stav krajiny (Lipsky 1995; Štátná et al. 2015). Kvůli intenzifikaci zemědělství a scelování pozemků se zhoršil stav mnoha významných biotopů nebo druhů. Nicméně pro vývoj mokřadních olšin byly následky v některých případech spíše pozitivní. Přejít k těžké mechanizované technice během druhé poloviny 20. století v důsledku znamenal opouštění od hospodaření na stanovištích, která pro ni nejsou vhodná. Vlhké zamokřené louky tak mohly být sekundárně obsazeny olšemi a plynule se proměnily na mokřadní olšiny (Douda et al. 2009). Na druhou stranu, již od 10. století se na našem území prováděly tzv. meliorační opatření na zemědělských půdách, které spočívaly v úpravách hydrologického režimu krajiny, spojených především s kultivací zemědělské půdy a tvořením rybníků. Mezi nejzávažnější patřilo odvodňování a vysoušení krajiny pomocí drenáží a úprav toků, díky čemuž se snížilo množství vody v krajině a mohla být obhospodařována další část půdy. Ve 20. století a jeho druhé polovině tlak na zemědělství, a tudíž na meliorační opatření sílil a v 80. letech výstavba vrcholila. Od 90. let je ale výstavba meliorací utlumena, jednak z důvodu majetkoprávních po navrácení restitucí, ale také jelikož se ve společnosti začaly vnímat negativní dopady na přírodu a krajinu (Vašků 2011). Změny v hydrologickém režimu mohou mít na vývoj mokřadních olšin zásadní vliv, a to jak vysoušení krajiny, tak i nadměrné zamokření se zvýšením hladiny vody, které může spouštět hromadné odumření olší, viz cyklický vývoj olší níže. V současné době jsou mokřadní olšiny mimo ohrožení, přesto ale mohou představovat velmi hodnotná stanoviště, nejen

z pohledu předmětů ochrany (habitat ohrožených druhů), ale také poskytováním řady dalších mimoprodukčních funkcí (půdoochranná, protipovodňová, klimatická atp.).

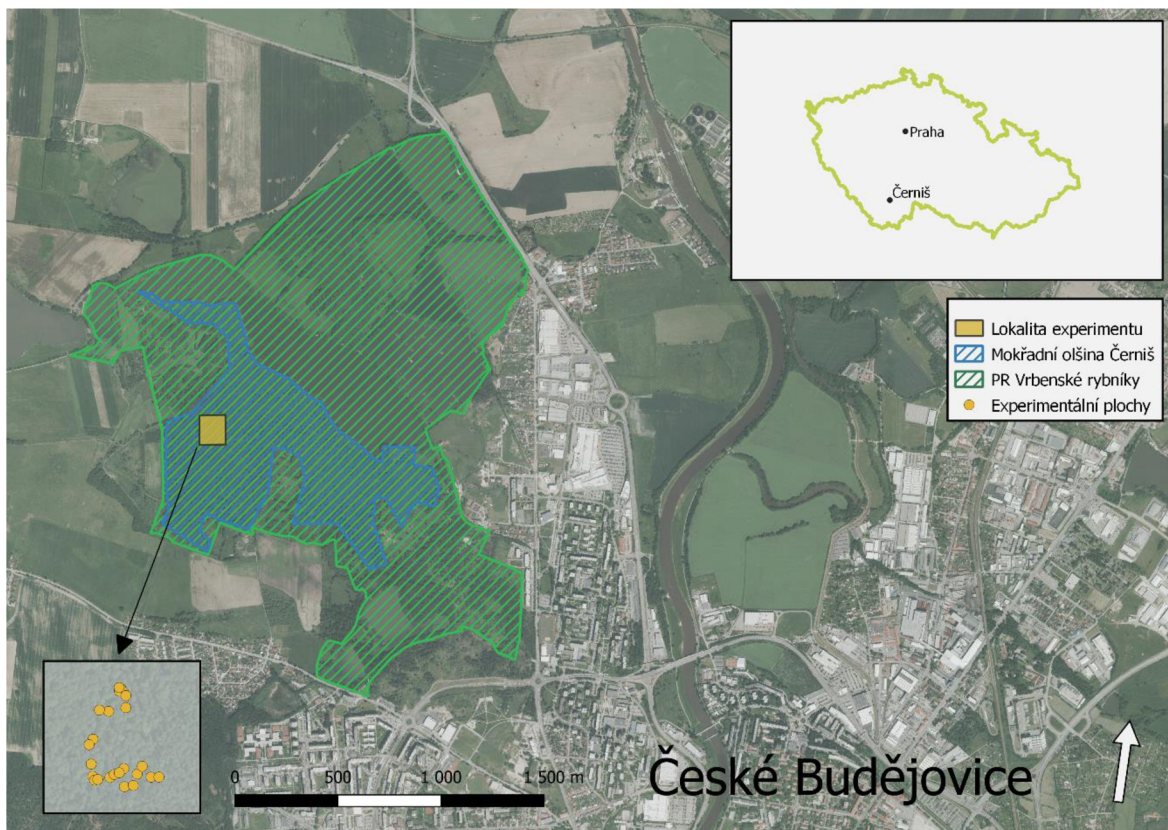
Azonální charakter stanovišť svazu *Alnion glutinosae* v ČR umožňuje výskyt od nížin až do podhůří roztroušeně po celé ČR. Nejčastěji se vyskytují v okolí rybníků, slepých ramen vodních toků nebo pramenišť. Permanentně podmáčená stanoviště se stagnující vodou zarostlé zprvu vlhkomilnou bylinnou vegetací jsou následně kolonizována olší lepkavou (*Alnus glutinosa*), a vytváří tak lesní stanoviště olšin. Dlouhodobá stabilita mokřadních olšin je narušena změnou místních podmínek a neschopností olše vyrůstat v zastíněných porostech. Mineralizace v podrostu olšin přispívá ke zvýšení vlhkosti a zamokření. Kvůli tomu se olšina namísto zmlazení porostu mění po hromadném odumření olší na nelesní stanoviště slatinišť se světlomilnými ostřicemi, které po klesnutí hladiny (či vytvoření bultů) opět začne zarůstat olší. Samořídící střídání sukcesních stádií se nazývá autogenní cyklická sukcese, nelze tedy hovořit o typickém klimaxovém stanovišti. Ke změně kromě autogenních dynamických procesů mohou přispět i okolní faktory, jako například antropogenní ovlivnění nebo přírodní disturbance. Olšiny mohou představovat i velké heterogenní komplexy, ve kterých odumírání nemusí postihnout celý les, ale pouze jeho část (Chytrý et al. 2013; Pielech a Malicki 2018). Tento sukcesní jev byl pozorován v mnoha studiích z pylových a fosilních analýz. Převažujícím půdním typem je glej nebo organozem s kyselou až neutrální půdní reakcí.

Dominantní ve stromovém patře je *A. glutinosa* s občasou příměsí břízy pýřité (*Betula pubescens*). V keřovém patře se vyskytuje krušina olšová (*Fragula alnus*) a případně vrba popelavá (*Salix cinerea*). V bylinném patře mají největší pokryvnost mokřadní ostřice, ostřice vyvýšená (*Carex elata*) a ostřice prodloužená (*Carex elongata*), třtina šedavá (*Calamagrostis canescens*) nebo rákos obecný (*Phragmites australis*), ale pravidelně se vyskytují také smladník bahenní (*Peucedanum palustre*), kosatec žlutý (*Iris pseudacorus*), vrbina obecná (*Lysimachia vulgaris*), okruh svízele bahenního (*Galium palustre* agg.), lilek potměchuť (*Solanum dulcamara*), šíšák vroubkovaný (*Scutellaria galericulata*), karpinec evropský (*Lycopus europaeus*) nebo kaprad' ostěnkatá (*Dryopteris carthusiana*, Douda 2008; Chytrý et al. 2013).

Typickým znakem pro stanoviště mokřadních olšin je kopečkovitý reliéf. V trvale zaplavených nižších místech (šlenkách, prohlubních) se nachází vyvýšeniny (bulty), jejichž vrcholy jsou stále nad hladinou vody. Bulty jsou tvořeny vystouplými kořeny olše a jsou pokryty slabou vrstvou opadu, mechu či půdy. Díky tomu existují v mokřadních olšinách v malé oblasti podmínky pro kombinaci ponořených druhů (hydrofyty submerzní), zčásti ponořených druhů (hydrofyty natantní) a vlhkomilných terestrických druhů rostlin (hygrofyty, helofyty i mezofyty, Slezák et al. 2011; Douda et al. 2012).

3.4 Lokalita Černiš

Celý experiment probíhal v mokřadní olšině Černiš na okraji Jihočeského města České Budějovice, vedle stejnojmenného rybníku (souřadnicový systém S-JTSK / Křovák: Y=758771 X=1162860) v nadmořské výšce 380 m n.m. Spolu se soustavou rybníků, vlhkými loukami a rákosinami je Černiš součástí přírodní rezervace Vrbenské rybníky, přičemž mokřadní olšiny zde zabírají přibližně 30 % rezervace. Zároveň je PR Vrbenské rybníky také vyhlášena jako Evropsky významná lokalita Vrbenské rybníky a je součástí větší ptačí oblasti Českobudějovické rybníky v rámci soustavy NATURA 2000. Předmětem ochrany PR je rozsáhlý komplex vodních, mokřadních, lučních a lesních ekosystémů vysoké přírodovědné hodnoty s výskytem vzácných, chráněných a biogeograficky významných druhů rostlin (např. kapradiník bažinný, *Thelypteris palustris*) a živočichů (např. páchník hnědý, *Osmoderma barnabita*, Křivan et al. 2014).



Obr. 1. Přírodní rezervace Vrbenské rybníky na okraji Českých Budějovic včetně studované mokřadní olšiny a studovaných ploch. Podkladová mapa je ortofoto mapa České republiky (Český úřad zeměměřičský a katastrální 2021). V pravém horním rohu je zakreslení lokality v rámci České republiky. Mapový výstup vytvořen v programu QGIS.

Lokalita patří podle Tolaszovy klasifikace do nejteplejší mírně teplé oblasti (MW11), která je charakteristická dlouhým, horkým a suchým létem a krátkou, teplou a suchou zimou s jen krátkodobým sněhem (Tolasz 2007). Půdním typem v mokřadní olšině je glej, organozemní pseudoglej a organozem. Horninové podloží tvoří pleistocenní písčitohlinité sedimenty a fluviální písky a štěrky, a holocenní fluviální nivní hlíny (Křivan et al. 2014). Na lokalitě byla provedena paleoekologická studie, díky které může do jisté míry sledovat vývoj vegetace od poslední doby ledové. Pylová zrna *Alnus glutinosa* byla objevena od hloubky 150 cm po 98, v hloubce 66 cm a od hloubky 42 cm až po nejsvrchnější horizont. Krátce po skončení doby ledové byla lokalita pokryta porosty ostřic a světlomilných bylin, kterou následovala první expanze dřevin včetně olše. Po ochlazení v Dryasu dřeviny ustupují a masivní nárůst olší je až v první polovině minulého století, kdy na lokalitě bylo opuštěno od využívání vlhkých luk (Uhrová 2012).

3.5 Výzkum interakcí v mokřadních společenstvech

Facilitační mechanismy jsou popsány hlavně z extrémních prostředí s nepříznivými podmínkami, ale v běžných ekosystémech byl jejich význam dosud opomíjen (Callaway 2007). Jenže vnímání stresu je relativní a druhy se kromě svých ekologických nik odlišují i ve vnímání faktorů jako stresorů. Kromě strádání ze sucha může negativní ovlivnění zapříčinit i přemokření, záleží na prostředí a zkoumaných druzích (Lortie et al. 2004).

Na zamokřených stanovištích je často limitujícím faktorem nedostatečné okysličení půdy. Některé rostliny, např. *Typha latifolia*, okysličují půdu skrze vlastní kořeny, čímž mohou výrazně prospívat fitness ostatních druhů (Callaway a King 1996). Experimentálně byla objevena principiálně stejná facilitace *Carex brevicuspis*, jelikož některé ostřice mají obecně

velkou pórovitostí kořenů a jsou schopné zásobovat půdu kyslíkem a snižovat anoxický stres. Při simulaci záplavy facilitovala *Carex brevicuspis* růst *Polygonum hydropiper*. Zároveň v experimentu byly využity různé sedimenty a síla facilitace se mezi nimi lišila, což naznačuje řízení interakcí pomocí obsahu živin (Li et al. 2018). Lze předpokládat, že stejný mechanismus vysvětluje facilitaci *Carex lasiocarpa* a *Deyeuxia angustifolia* okolními rostlinami ve vodním sloupci v Čínském experimentu, i když příčina facilitace nebyla zkoumaná. Tento výzkum dobře odpovídá SGH hypotéze, jelikož při mělkém zamokření (20 cm) poklesla kompetice a při vyšším zamokření se uplatňovala facilitace, což dobře reprezentuje postupný přechod od kompetice k facilitaci (Luo et al. 2010). Pro facilitaci v zaplavených oblastech vypovídají v různé míře i další studie (Proença et al. 2019), ale některé podobné studie efekt facilitace neprokázaly (Campbell a Keddy 2022). Podobný facilitační efekt v anoxickém prostředí byl objeven u bezkolence modrého (*Molina caerulea*), který přímo neokysličuje půdu, ale zvýšenou transpirací vyčerpává vodu z půdy, což zlepšuje prokysličení a umožňuje lepší růst vřesovci *Erica tetralix* (Berendse a Aerts 1984 cit. dle Callaway 2007). V říční nivě, která je vystavovaná záplavám, může vrba černá (*Salix nigra*) svým kořenovým systémem stabilizovat půdu pro kolonizaci dalších druhů (Johnson et al. 1985).

V opačném případě, kdy je vody nedostatek, mohou hluboko kořenicí druhy přispívat k překonání sucha vytahováním vody z hlubších a vlhčích vrstev půdy (*hydraulic lift*). Během noci, kdy rostlina má zavřené průduchy a nerespiruje, se přebytečná vytažená voda ukládá z kořenů do okolní půdy, kde může být později využita, ale z půdy ji mohou využít i jiné rostliny. Rostliny které ovládají tuto schopnost, mají k dispozici více vody, mohou více respirovat, mohou vázat více uhlíku a to vede k vyššímu růstu (Horton a Hart 1998). Přirozeně se tento jev uplatňuje hlavně v aridním klimatu, ale dochází k němu i v dalších ekosystémech. V prostředích se stálou a vysokou hladinou vody k vytahování docházet nemusí (Prieto et al. 2012).

Faktory a jejich kombinace, které ovlivňují vývoj a složení mokřadních společenstev, se snažili odhalit Weiher a Keddy (1995) v pětiletém experimentu. Varianty v umělých mezokosmech se lišily v úrodnosti, v hloubce vody, ve vodním režimu, v zrnitosti půdy, v listovém opadu, v délce počátečního vegetačního období a v invazi orobince. Obecně měly varianty s úrodnější půdou vyšší produkci, ale nižší druhovou diverzitu. Nižší druhovou diverzitu vykazovaly varianty s vysokou hladinou vody a s častými výkyvy ve vodním režimu.

Dalším popsáním facilitačním mechanismem, který se často projevuje v mokřadních lesích, je facilitace vlastními rostlinnými částmi či zbytky. Některé druhy se častěji vyskytují na kořenech nebo spadlých stromech, na kterých se může držet půda, nebo samotné kmeny mohou představovat mikrostanoviště. Některé druhy jsou dokonce omezené na taková stanoviště. V mokřadech se díky tomu mohou vyskytovat i druhy, které jsou na zamokření citlivější (Dennis a Batson 1974; Jordan a Hartman 1995; Punsalan et al. 2016; Diamond et al. 2021).

Vzhledem k přirozenému střídání suchých a vlhčích období, a vzhledem k pravděpodobně probíhající klimatické změně je důležité studovat mechanismy a procesy, které se odehrávají v mokřadních společenstvech a určují jejich vývoj a stabilitu (Erwin 2009). Závislost mokřadních společenstev na vodním režimu je zřetelná, ale není zcela objasněno, jaké mechanismy přispívají k odolnosti a stabilitě společenstva při přirozených suchých periodách. V zásadě by mělo platit, že čím má společenstvo vyšší diverzitu, tím lépe překoná nepříznivé období sucha (nebo jiné disturbance), sesit díky větší pravděpodobnosti výskytu adaptovaných druhů, které vykompenzují nepříznivé dopady (*insurance hypothesis*, Yachi a Loreau 1999; Isbell et al. 2015).

Pro výzkum interakcí jsou časté manipulativní pěstební experimenty, jejichž výhodou je možnost selektování podmínek a ovlivňujících faktorů dle naší vůle. V recentní experimentální

studii simulující různé podmínky mokřadního ekosystému včetně mezidruhových interakcí bylo odhaleno, že v prostředí s ročním kolísáním příjmu vody je hlavním stabilizujícím mechanismem právě rozdílnost mezi druhy (*species asynchrony*) a jejich vzájemný tlak. Pro mokřadní olšiny je kolísání hladiny běžný jev a lze proto očekávat výskyt adaptovaných druhů pro suchá a pro příznivá období. Oproti tomu, v simulovaném prostředí s permanentně nízkým obsahem vody se projevil významný vliv facilitace. Ve stresových podmínkách vytvořených nedostatkem vody se v přítomnosti dominantního druhu zvýšila biomasa méně konkurenčně silného druhu a kompetiční výhoda dominantního druhu ztratila na efektu (Doudová a Douša 2020).

Recentní několikaletý výzkum přímo z Černiše naznačuje, že stejné interakce se odehrávají i v přírodním prostředí. Se snižujícím se množstvím dostupné vody na bultech se snižuje mezidruhová kompetice ve prospěch facilitace biomasy (Douša et al. 2021). To je v souladu s dalšími experimenty z jiných prostředí, např. v terénním experimentu se vzájemnými interakcemi travinných druhů *Bromus erectus*, *Brachypodium rupestre* a *Arrhenatherum elatius* v různých vodních režimech na podhorských pastvinách se zjistilo, že na vodní režim reagují pouze *B. rupestre* a *A. elatius*, a v sušších podmínkách bylo jejich přežití facilitováno, pokud rostli ve směsi s ostatními druhy. Biomasa každého druhu se ve směsi snížila, ale podstatně méně v stresových podmínkách. Nejméně ovlivněný byl *B. erectus* (Liancourt et al. 2005).

Autoři zmíněného mokřadního experimentu se také zaměřili na variabilitu ve funkčních vlastnostech. Z jejich výsledků velmi přesvědčivě vyplývá, že společenstvo se s rostoucím suchem projevuje zvyšujícím SLA, a naopak klesajícím LDMC (Douša et al. 2021). V zahradním experimentu ale stejní autoři dochází k závěru, že druhová reakce může být odlišná. Na sucho citlivý druh *Deschampsia cespitosa* reagovala přizpůsobením strategie k lepšímu využívání zdrojů vody investováním do vyššího LDMC. U druhů *Carex canescens* a *Carex elongata* autoři nezaznamenali významný trend v LDMC v závislosti na hydrologickém režimu, ale spíše ovlivnění v důsledku přítomnosti konkurenčního dominantního druhu, tudíž jsou podle autorů více odolné vůči suchu. Všechny zmíněné druhy na jeho přítomnost reagovaly zvýšením SLA (Doudová a Douša 2020).

Wrightův experiment na mokřadních rostlinách zjistil snížení SLA se zvyšující se vodní hladinou. Je ale důležité zdůraznit, že všechny varianty byly pravidelně zalévány a vlhkostní gradient byl malý a pravděpodobně tak nevznikal žádný reálný stres ze sucha, ale pouze se simulovaly záplavy. To znamená, že permanentně zvýšená vodní hladina nebo časté záplavy mohou snižovat reakci SLA (Wright a Sutton-Grier 2012). V metaanalýze o LMA (*leaf mass area*, $1/SLA$) se také ukazuje zvyšující se trend SLA s dostupností vody, ale autor upozorňuje na rozdíl ve formě zamokření (Poorter et al. 2009).

4 Metodika

4.1 Sběr dat

Veškerá vlastní data pochází z jedné lokality Černiš v jižních Čechách (obr. 1). Sběr dat probíhal v několika etapách s ohledem na průběh facilitačního experimentu. První návštěva lokality se uskutečnila na přelomu června a července. V mokřadu jsme lokalizovaly 12 vhodných párů ploch, které byly sledovány a případně manipulovány během experimentu. Pro výběr plochy musely být nalezeny dva blízce sousedící bulty s vitálně vypadajícími jedinci ostřice *Carex elongata*. Byl vybrán jeden jedinec v horní části bultu (vršek) a jeden ve spodní části bultu (spodek). Jeden z bultů v páru byl náhodně zvolen jako manipulovaný. Druh *C. elongata* byl zvolen jakožto konstantní a reprezentativní druh s četným výskytem v celém rozsahu výšky bultů. Vybraní jedinci byli označeni prstenci z hliníkového drátku pro jasnou identifikaci a monitoring, takto bylo vybráno a označeno 48 jedinců na 24 plochách (bultech).

Zároveň se začalo s manipulací podmínek. Na vybraných bultech byla kolem vybraných dvou jedinců odstraněna veškerá ostatní nadzemní biomasa v bylinném patře za účelem eliminace konkurence o světlo a do jisté míry se tím i omezila jejich celková konkurenceschopnost (vystříhovací experiment, obr. 2). V rámci udržení stanovištních podmínek jsme lokalitu navštívili ještě dvakrát (konec července, konec srpna), abychom mohli opětovně odstranit nové výrůstky a udrželi tak bulty bez konkurenčních rostlin a na konci experimentu sklídit biomasu. Na zbylých kontrolních bultech byli vybraní jedinci pouze sledováni a podmínky se ponechaly samovolnému vývoji bez vnějších zásahů.

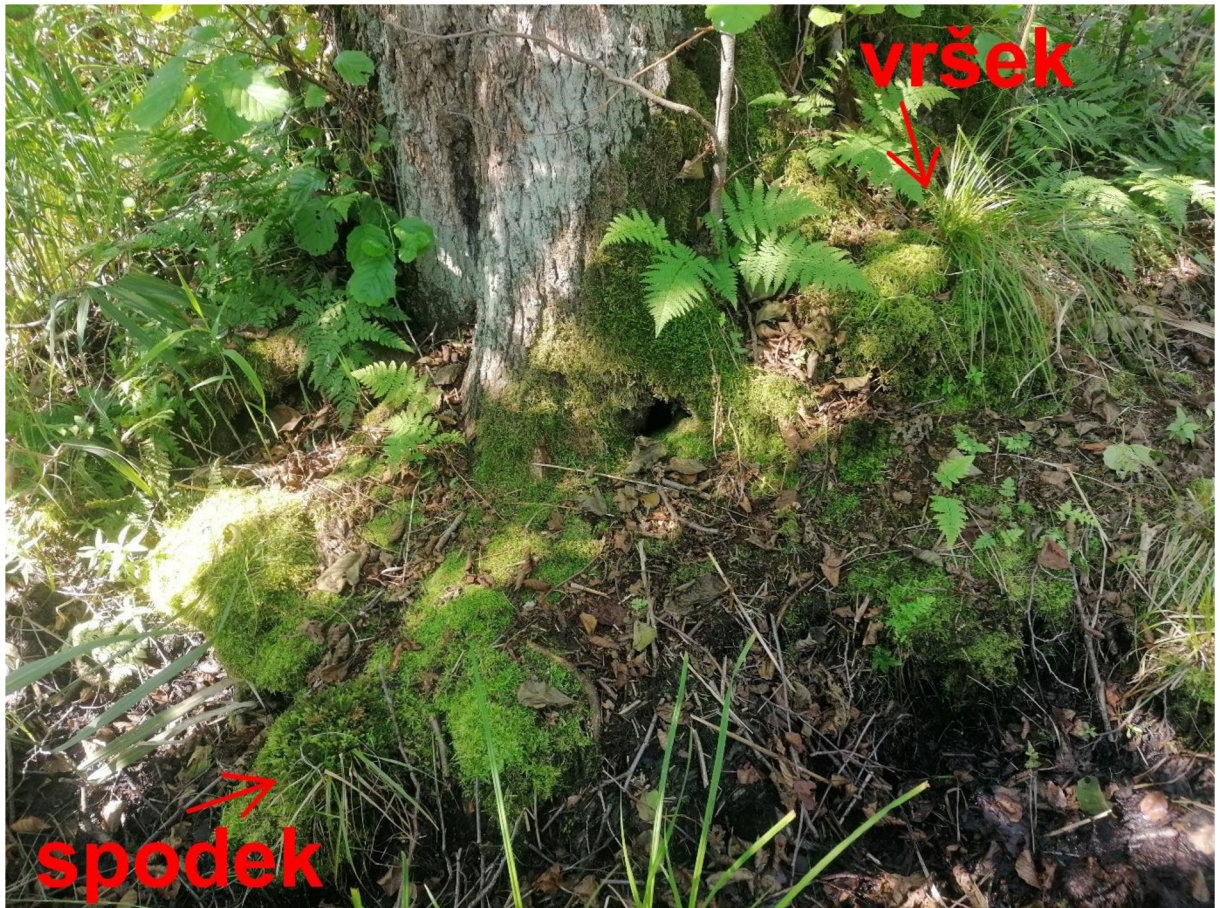
4.1.1 Analyzované faktory

Existuje nespočet vlastností, které lze v rámci reakce na environmentální faktory zkoumat. Velmi často se využívá měření listu pomocí SLA nebo LDMC, přičemž obecně SLA reaguje lépe, ale LDMC je jednodušší na měření (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Já jsem měřil obojí, abych nemusel řešit jednotlivé nevýhody, naopak kombinace SLA a LDMC může pomoci odhalit více informací. Pro zjištění SLA a LDMC se odebral vždy jeden nepoškozený list, který byl následně ihned po odběru zvážen a naskenován listovým skenerem CI-202 od firmy CID Bio-Science. Pro zjištění SLA a LDMC je nutné získat i hmotnost sušiny, proto byly listy sušeny 3 dny v sušičce při teplotě 60 °C a následně zváženy laboratorní váhou. Zároveň byla v průběhu experimentu měřena stomatální konduktance každého jedince, délka nejdelšího výhonu a celkový počet výhonů. Stomatální konduktanci jsem měřil v terénu v poledních hodinách přenosným konduktometrem (porometrem) SC-1 od firmy Decagon. Změny v počtu nebo délce výhonů nepřímo indikují úspěšnost jedince, respektive šíření do stran nebo růst vzhůru za světlem. U trsnatých trav lze tímto způsobem dobře pozorovat stav jedince, dokud není možné v průběhu experimentu odebrat rostlinu na analýzu biomasy.

Jako vnější ovlivňující faktory byly měřeny vlastnosti prostředí u každé plochy. Pomocí TMS-4 dataloggerů byla zaznamenávána půdní vlhkost v úrovních sledovaných jedinců. Kromě toho se zaznamenala ručně výška od hladiny, ve které jedinci vyrůstaly. Předpokládám, že čím je rostlina ve větší výšce od hladiny, tím méně vody má k dispozici. Jelikož experimentální výzkum probíhal v přirozeném lesním prostředí, různě se na plochách lišila míra zastínění, která byla měřena lesnickým sférickým denziometrem.

Na konci experimentu byly také odebrány vzorky půdy pro prvkovou analýzu pomocí rentgenové fluorescenční spektrometrie (XRF). Měření metodou XRF je rychlé, levné, nedestruktivní, a umožní i z malého množství vzorku půdy určit obsah celé škály prvků.

Nevýhodou je neschopnost detekovat tzv. lehké prvky (prvky s atomovým číslem menším než 12), tudíž není možné ji využít k analýze základních živin (uhlík, dusík), ale je velmi schopná odhalit rozdíly například v obsahu vápníku, fosforu nebo těžkých kovů (Kalnicky a Singhvi 2001). Odebraná půda se sušila tři dny při teplotě 55 °C. Pro homogenizaci před analýzou byl vzorek proset 2 mm sítí. Experiment byl zakončen sklizením zkoumaných rostlin pro zvážení sušiny celkové biomasy.



Obr. 2. Ukázka experimentu, bult s vystřihovaným ošetřením. Červené šipky ukazují vybrané jedince *C. elongata* v rozdílných úrovních.

4.1.2 Ostatní mokřadní druhy

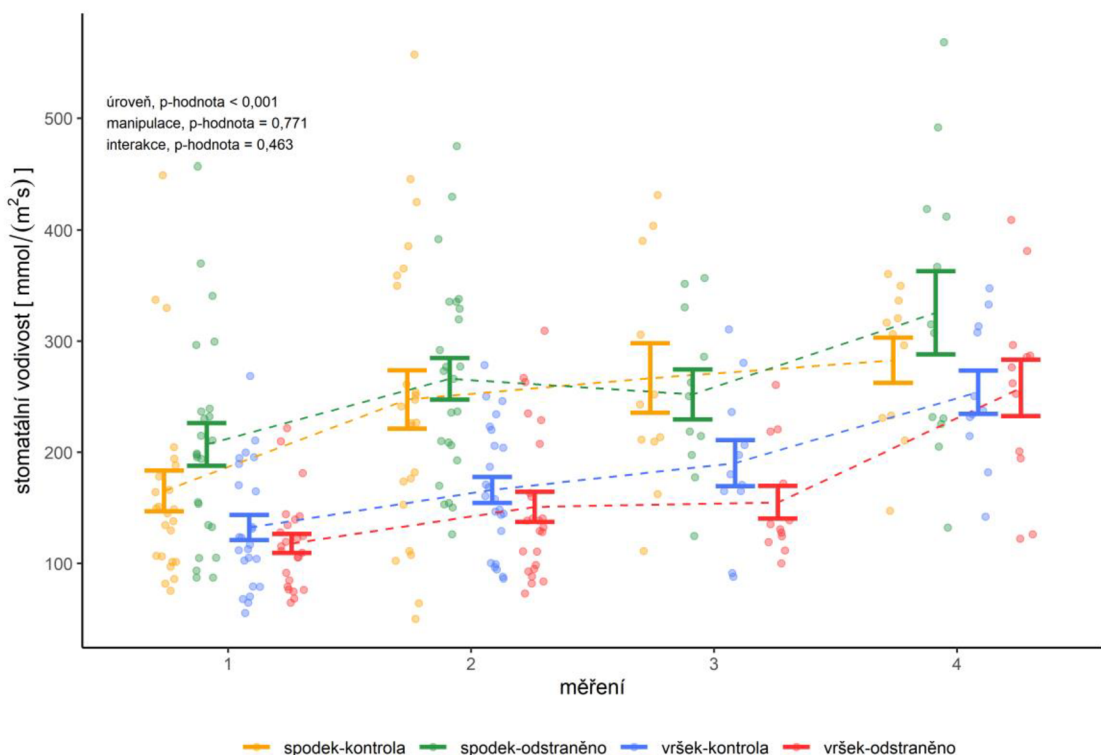
Kromě zkoumání projevů vybraných jedinců *C. elongata* byly v rámci Černiše měřeny i vlastnosti dalších druhů. U těch druhů, u kterých jsme byly schopni dohledat minimálně 8 jedinců v prohlubních a na bultech, byly odebrány listy pro zkoumání stejných listových vlastností jako ve facilitačním experimentu (SLA, LDMC). Abychom postihli reakci na vlhkostní gradient i u těchto druhů (*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*), vybrali jsme 8 jedinců z bultů a 8 jedinců ze zaplavených prohlubní.

4.2 Statistické vyhodnocení

Pro veškerou statistickou analýzu dat a pro tvorbu grafických výstupů byl použit statistický software R verze 4.1.1 (R Development Core Team 2021) a odpovídající balíček ggplot2 pro tvorbu grafů (Wickham 2016). K analýze jsem využil smíšené lineární modely, do kterých jako

závislé proměnné vstupovaly jednotlivé rostlinné vlastnosti (g_s , SLA, LDMC, biomasa, počet ramet, výška), které jsem vysvětloval environmentálními faktory (úroveň, ošetření, obsah prvků, zastínění) a náhodným efektem konkrétního jedince.

Přístup k analýze se mírně lišil podle požadovaného výsledku. Pokud jsem zjišťoval rozdíly mezi vrškem a spodkem bultu (tj. efekt rozdílné vlhkosti), mohl jsem využít veškerá nasbíraná data, pokud jsem se zajímal o efekt odstranění biomasy, musel jsem zvolit jiný přístup. Data nasbíraná při stanovení experimentu poskytují informaci pouze o počáteční hodnotě a efekt odstranění lze vyjádřit jako změnu během experimentu (výsledná hodnota – počáteční hodnota), nebo lze využít pouze data získaná ze závěru experimentu, do kterých by se měl efekt promítnout. Vyzkoušel jsem s komentářem oba přístupy, proto je nutné v práci rozlišovat výsledné hodnoty a změny během experimentu. Zároveň jsem provedl sérii korelačních analýz, abych odhalil vzájemné závislosti jednotlivých faktorů.



Obr. 3. Vývoj ve stomatální konduktanci mezi všemi variantami. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standartní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1,2 – konec června, 3 – konec července, 4 – konec srpna) a sérii měření viz metodika (měření 1 a 2 jsou z prvních dvou dnů při stanovování experimentu). Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodem a vrškem, manipulace – rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace.

5 Výsledky

Podkapitoly jednotlivých vlastností jsou vždy rozděleny na dva odstavce. V prvním hodnotím změnu mezi počátkem a koncem experimentu a ve druhém hodnotím finální hodnoty při zakončení experimentu a vliv vlhkosti.

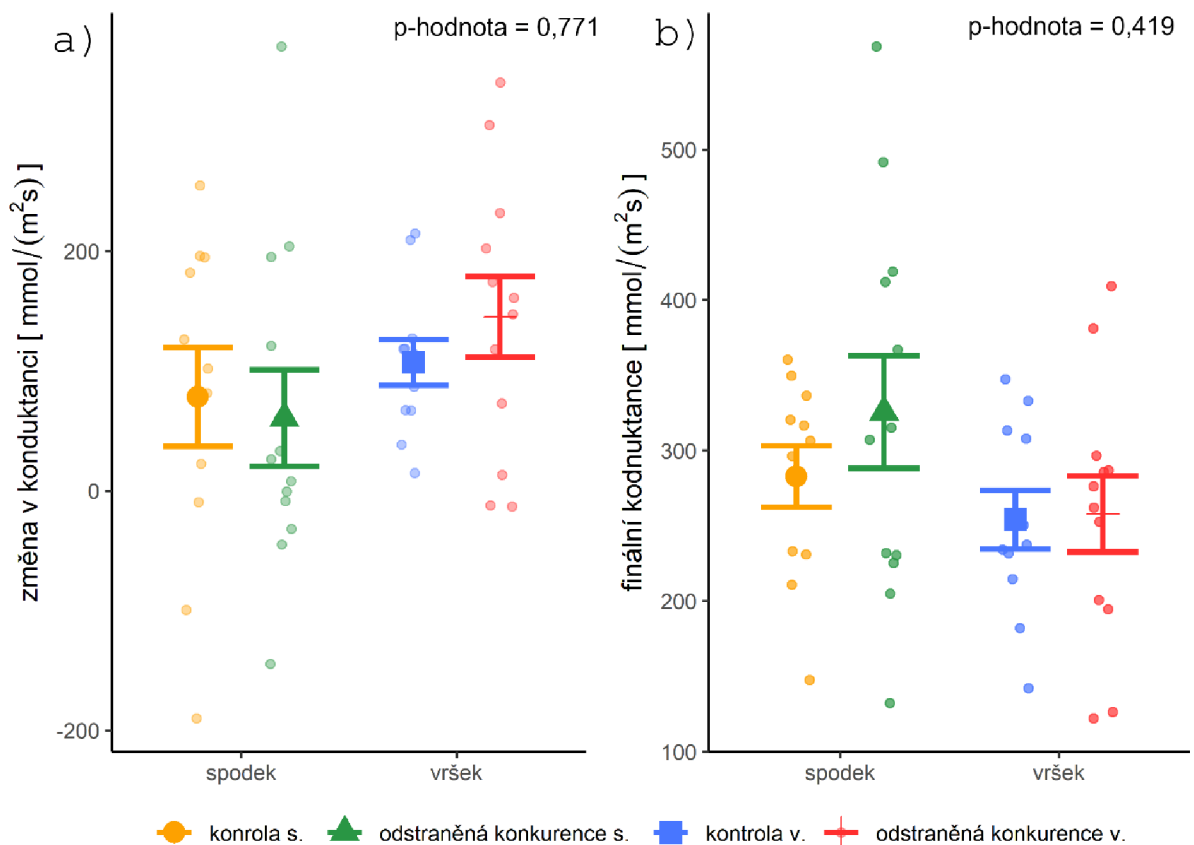
Odstranění konkurenčních rostlin nemělo signifikantní vliv na změnu žádné ze zkoumaných vlastností. Z listových vlastností se nadějně projevil trend u SLA, která se mezi koncem a začátkem experimentu snížila téměř dvakrát méně na vystřihávaných bultech než na kontrolních bultech (obr. 5c). Nebyl ale statisticky signifikantní.

Nicméně výsledné hodnoty SLA a výšky byly signifikantně vyšší na kontrolních bultech (obr. 5d, 8b). Napříč vlhkostním gradientem jsem byl v bádání o něco úspěšnější a potvrdil jsem několik signifikantních trendů u listových vlastností. Signifikantní rozdíl se ukázal u SLA a u stomatální konduktance a vlastnosti byly v obou případech vyšší na spodcích bultů (obr. 3, 6a). U LDMC je trend opačný, ačkoli nebyl statisticky signifikantní (obr. 6b).

5.1 Stomatální konduktance g_s

Stomatální konduktanci lze měřit rychle a snadno v terénu, proto máme k dispozici nejvíce dat. Při zakládání experimentu jsem měřili stomatální konduktanci zvlášť ve dvou dnech, a proto je v grafech jedno měření (2. měření) navíc. Hodnoty stomatální konduktance rostly v průběhu experimentu, ale byly téměř identické v obou ošetřeních. U kontrolních bultů došlo k průměrnému zvýšení g_s o 92,6 mmol/(m²s) a u vystřihávaných bultů o 102,85 mmol/(m²s). Odstraňování biomasy tudíž nemělo signifikantní vliv na změnu g_s (p-hodnota = 0,771, obr. 3, obr. 4a).

Výsledná konduktance se mezi ošetřeními nelišila (p-hodnota = 0,419, obr. 4b). Byl zaznamenán statisticky signifikantní rozdíl mezi vrškem a spodkem bultu (p-hodnota < 0,001), přičemž hodnoty stomatální konduktance na vršcích jsou v průměru o 75,85 mmol/(m²s) nižší než na spodku bultu (obr. 3).

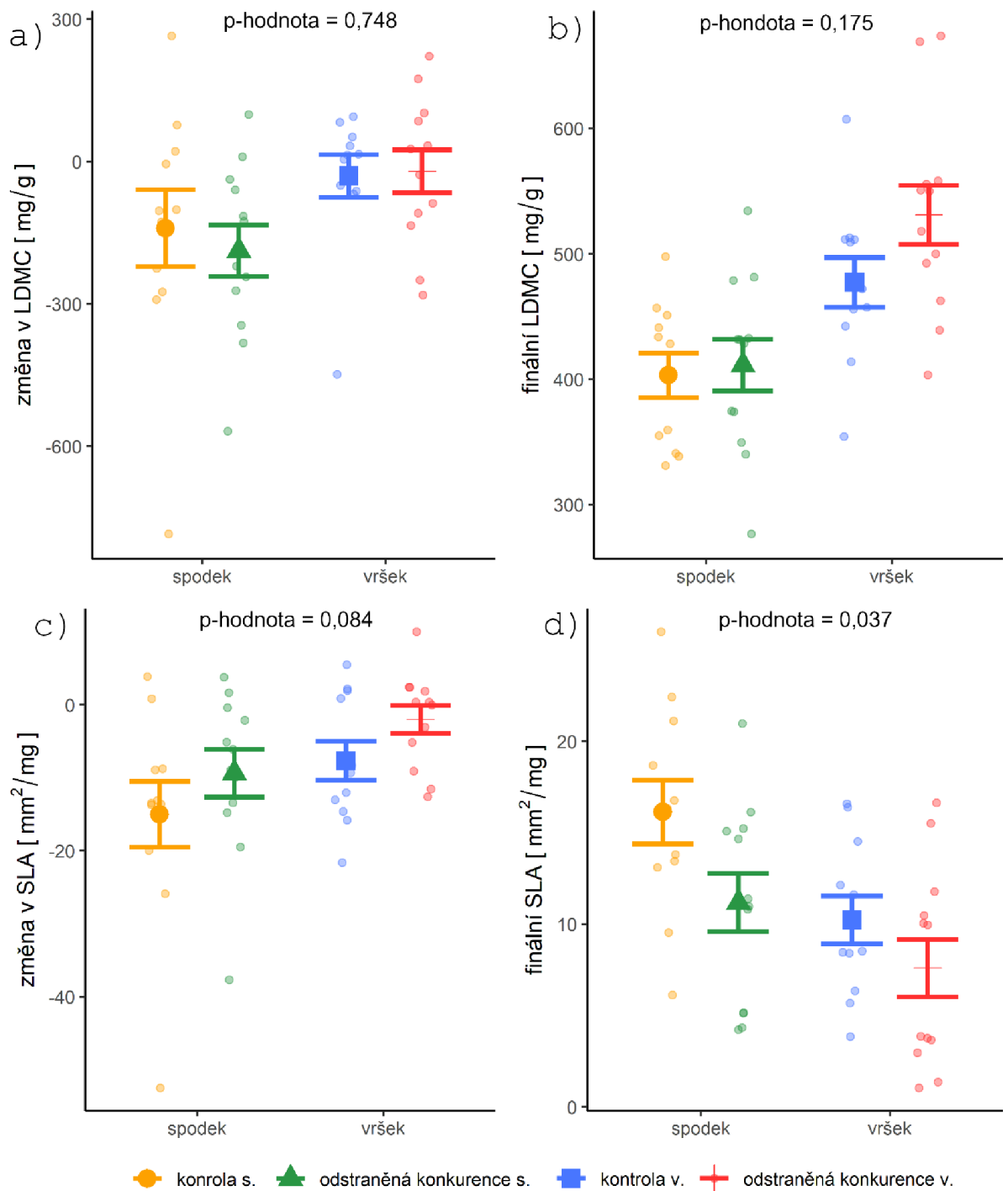


Obr. 4. Grafy stomatální konduktance a) změna ve stomatální konduktanci ve všech variantách b) hodnoty finální konduktance při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu.

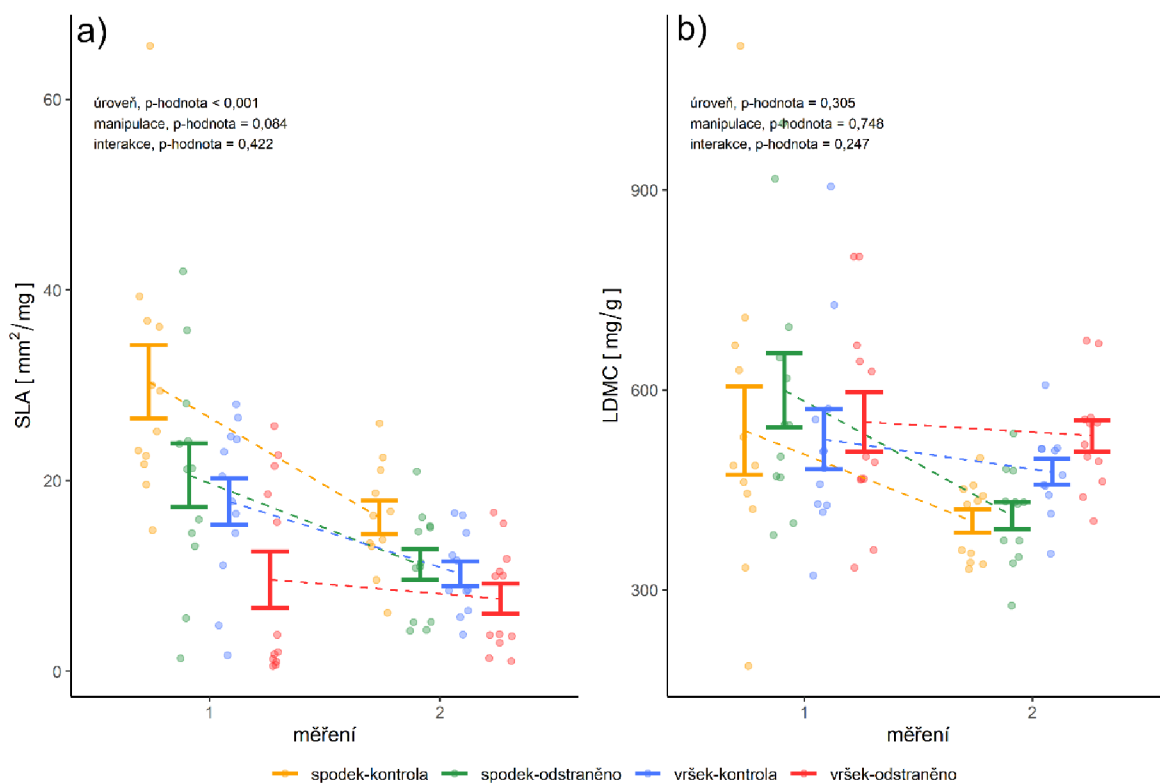
5.2 Specifická listová plocha SLA a relativní obsah sušiny LDMC

Změny v SLA a LDMC se signifikantně nelišily mezi ošetřeními (p-hodnota = 0,084 a 0,748, obr. 5c, a). Na kontrolních bultech se hodnoty SLA zmenšily průměrně o 11,35 mm²/mg a na manipulovaných bultech o 5,7 mm²/mg. Celkově snižující trend byl zaznamenán i u LDMC, ale rozdíl mezi změnou v ošetřeních byl statisticky nesignifikantní. Konkrétně došlo k průměrnému snížení o 104,48 mg/g u manipulovaných a o 85,87 mg/g u kontrolních bultů.

Finální hodnoty LDMC se mezi ošetřeními nelišily (p-hodnota = 0,176, obr. 5b), ale hodnoty SLA byly signifikantně vyšší na kontrolních bultech (p-hodnota = 0,037, obr. 5d). Hodnoty SLA se ukázaly být signifikantně vyšší na spodcích bultů (p-hodnota < 0,001, obr. 6a), zatímco LDMC se signifikantně nelišilo (p-hodnota = 0,282, obr. 6b). Na vršcích bultů bylo SLA průměrně vyšší o 8,3 mm²/mg a na kontrolních bultech o 3,79 mm²/mg vyšší. U LDMC byl trend opačný s tím, že hodnoty LDMC byly průměrně vyšší na vršku bultů, ale tento rozdíl byl minimální a statisticky nesignifikantní.



Obr. 5. Grafy LDMC a SLA a) změnína v LDMC ve všech variantách b) hodnoty finální LDMC při zakončení experimentu c) změnína v SLA ve všech variantách d) hodnoty finální SLA při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu ± standardní chybu.

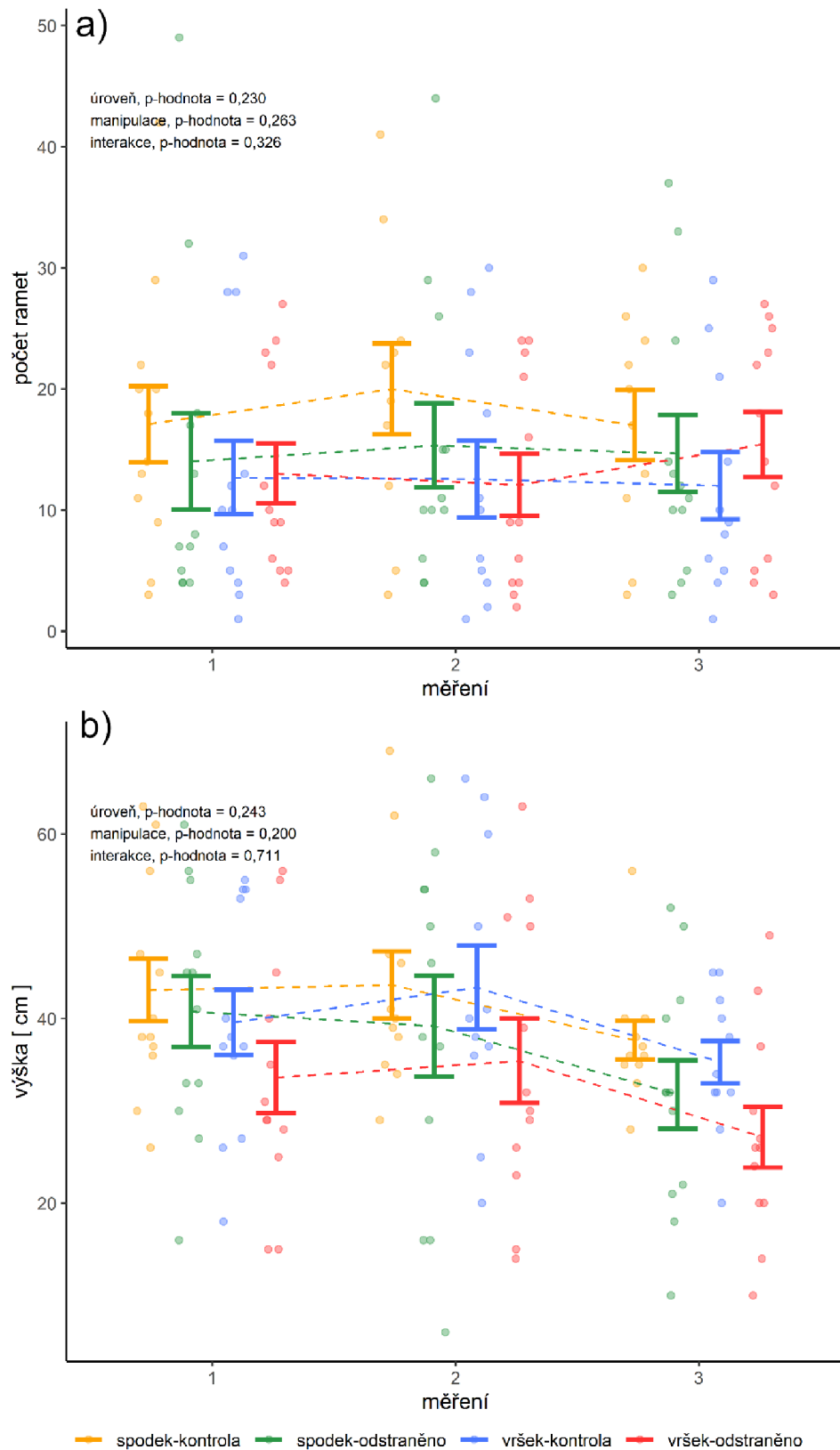


Obr. 6. Vývoj v a) SLA ve všech variantách b) LDMC ve všech variantách. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standartní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1– konec června, 2 – konec srpna) a sérii měření viz metodika. Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodem a vrškem, manipulace- rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace.

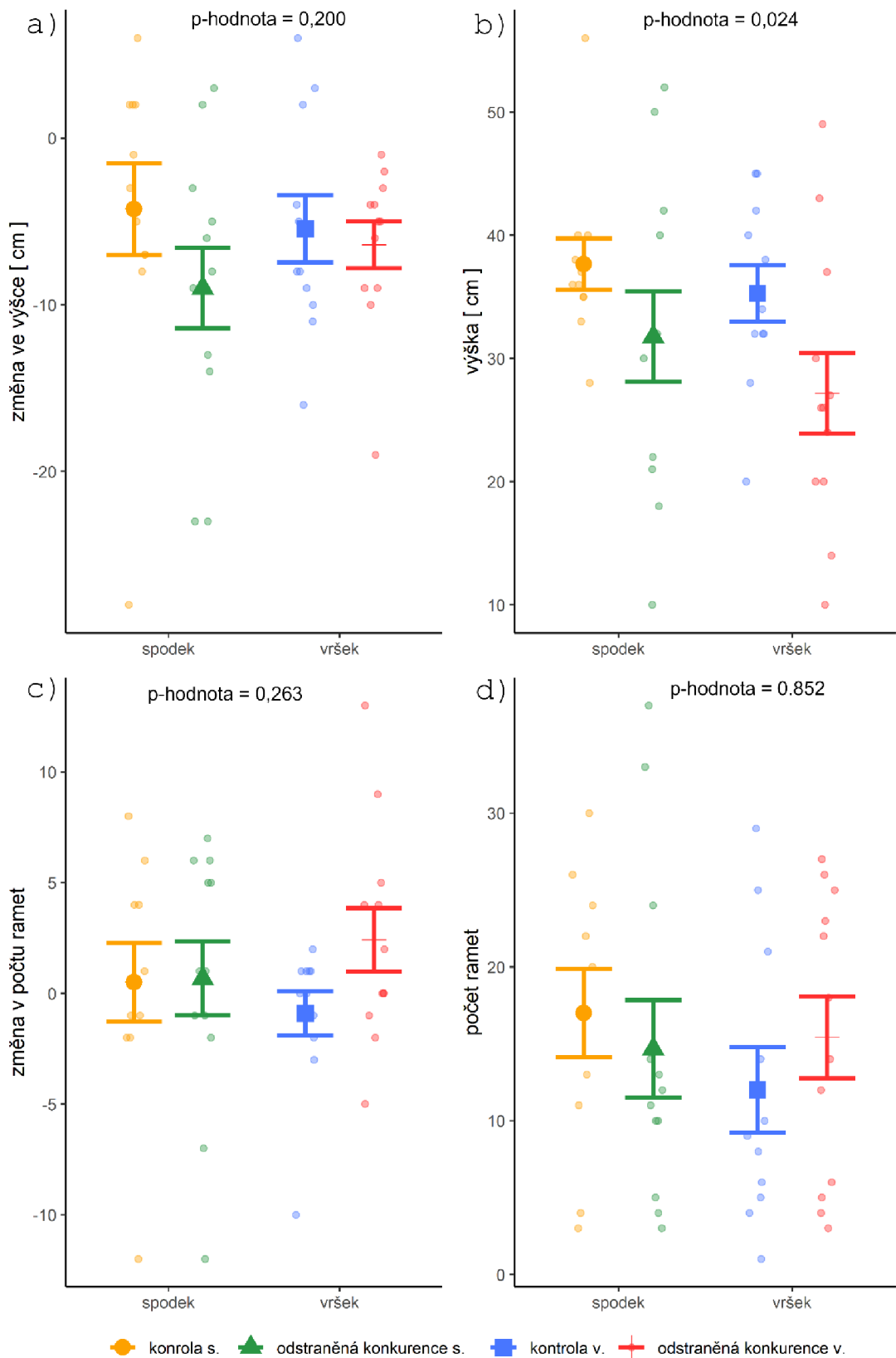
5.3 Počet ramet, výška a hmotnost sušiny

Změny v délce ani v počtu ramet se signifikantně nelišily mezi ošetřeními (p-hodnota = 0,2 a 0,263, obr. 8a, c). Ve vystřihovacím experimentu se neprokázal žádný signifikantní efekt u změn sledovaných produkčních vlastností. Průměrné rozdíly počtu ramet byly opravdu nepatrné, přičemž počet ramet na kontrolních bultech se v průměru zmenšil o 0,24 a na manipulovaných se v průměru zvýšil o 1,54. Délka nejdelšího výhonu se v obou ošetřeních zmenšila, na kontrolních bultech v průměru o 4,8 cm a na manipulovaných o 7,7 cm.

Na kontrolních bultech byly výsledné délky ramet na konci experimentu signifikantně vyšší (p-hodnota = 0,024, obr. 8b), zatímco finální počet ramet se nelišil (p-hodnota = 0,852, obr. 8d). V rámci vlhkostního gradientu se nelišil ani počet ramet, ani délka (p-hodnota = 0,225 a 0,242, obr. 7a, b). Výsledná hmotnost sušiny na konci experimentu neukázala žádný trend (p-hodnota = 0,941, obr. 12 v přílohách).



Obr. 7. Vývoj v a) délce rameň ve všech variantách b) počtu rameň ve všech variantách. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standardní chybu. Měření odpovídají jednotlivým návštěvám lokality (1 – konec června, 2 – konec července, 3 – konec srpna) a sérii měření viz metodika. Pro p-hodnoty: úroveň – rozdíl mezi spodkem a vrškem, manipulace – rozdíl mezi ošetřením, interakce – interakce úrovně a manipulace.



Obr. 8. Grafy výšky a počtu ramet a) změna v délce ramet ve všech variantách b) hodnoty finální délky ramet při zakončení experimentu c) změna v počtu ramet ve všech variantách d) hodnoty finálního počtu ramet při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu ± standardní chybu.

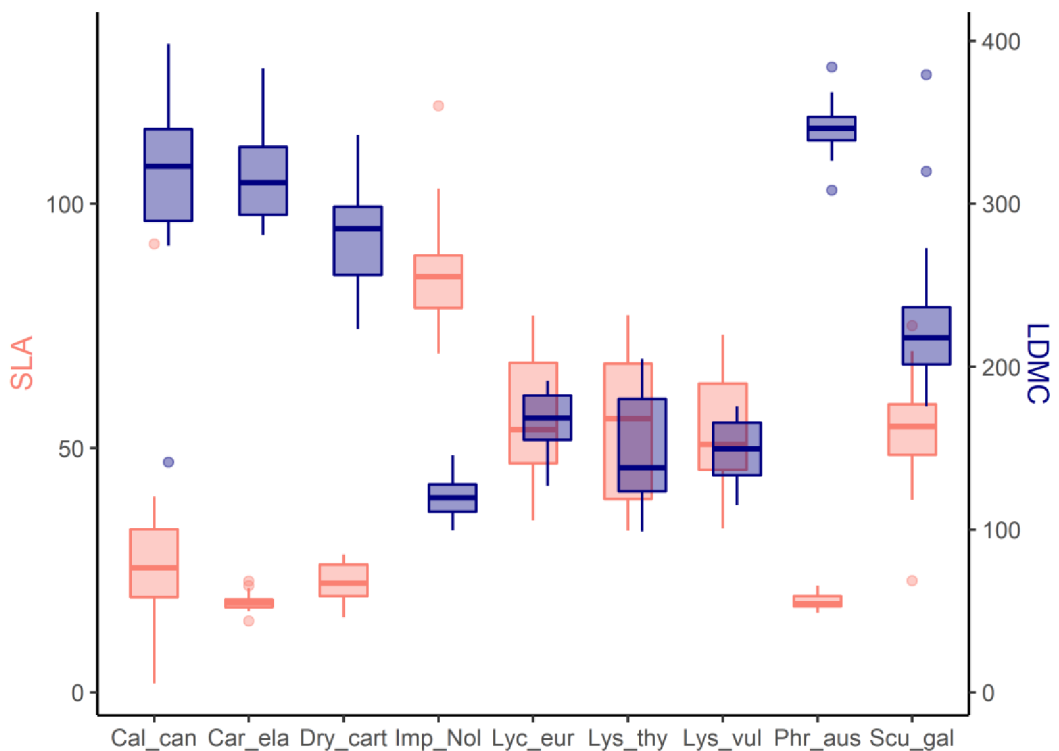
5.4 Další druhy

Pro další druhy nebylo získáno dostatek dat pro spolehlivé statistické testování, ale můžeme hodnotit trendy v mezidruhových rozdílech (obr. 9, obr. 11, 12 v přílohách). Hodnoty SLA se pohybovaly v rozsahu od 1,78 mm²/mg u *Calamagrostis canescens* do 120,1 mm²/mg u *Impatiens noli-tangere*. Hodnoty LDMC se pohybovaly v rozsahu od 69,82 mg/g u *Calla palustris* do 392,23 mg/g u *Calamagrostis canescens* (obr. 9). Vnitrodruhová variabilita byla nižší nežli mezidruhová, přičemž průměrná vnitrodruhová směrodatná odchylka pro SLA byla 8,47 mm²/mg a celková mezidruhová byla 28,66 mm²/mg. Pro LDMC byla průměrná vnitrodruhová odchylka 22,96 mg/g a celková mezidruhová byla 85,53 mg/g.

Na rozdíl ve vlhkosti reagovaly druhy funkčními vlastnostmi různě, některé druhy měly na spodku vyšší SLA a nižší LDMC, zatímco u některých se neprojevil rozdíl mezi spodkem a vrškem (obr. 11, 12 v přílohách).

5.5 Korelace faktorů

Kvůli korektní interpretaci dat jsem provedl několik korelačních analýz (obr. 10 v přílohách). V souladu s mými předpoklady je vlhkost negativně korelována s výškou bultů ($r = -0,84$) a výška rostliny s počtem výhonů je pozitivně korelována s biomasou ($r = 0,69$ a $0,79$). Funkční vlastnosti byly taky navzájem korelovány, přičemž pozitivně mezi SLA a g_s ($r = 0,36$) a negativně mezi LDMC a SLA ($r = -0,35$). S gradientem vlhkosti pozitivně korelovala SLA a g_s ($r = 0,41$ a $0,38$), ale nikoli LDMC (obr. 9).



Obr. 9. Hodnoty SLA a LDMC pro druhy zleva *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*.

6 Diskuse

6.1 Metodika

Zatímco experimenty v umělých podmínkách běžně poukazují na kompetici, pro odhalení facilitace se více využívají terénní experimenty, jelikož v uměle vytvořených experimentech jsou omezené a většinou příznivé podmínky, které nesimulují skutečnou přírodní situaci (Bruno a Bertness 2001; Callaway 2007). Oba přístupy mají svá pozitiva a negativa. V simulovaném prostředí máme kontrolu nad veškerými faktory podle podoby experimentu, bohužel ale nejsme schopni vytvořit prostředí, které by věrohodně kopírovalo veškeré přírodní podmínky. Kvůli tomu mohou při ekologických studiích přinést významnější výsledky terénní experimenty v původním prostředí, se kterými se ale pojí několik nepříjemných omezení, například omezený rozsah nebo nečekané vnější vstupy (Morin 2001).

V původní myšlence jsem chtěl v mém experimentu měřit reakce na sníženou kompetici ve vlhkostním kontrastu na více druzích, nicméně při prvním průzkumu jsem narazil na jejich nízkou abundanci, což znemožňovalo stanovení dostatečného množství párových ploch. Kvůli tomu jsem si pro výzkum zvolil pouze hojněji zastoupený druh *Carex elongata*, jakožto reprezentativní druh mokřadních společenstev (Schütz 2000; Chytrý et al. 2013). U ostatních druhů jsem alespoň na několika jedincích zachytil variabilitu v rámci druhu a v reakci na vlhkostní režim.

Originální výběr zahrnoval 24 výzkumných ploch, což bylo sníženo na 22, když v polovině experimentu zasáhly Česko neobvykle silné poryvy větru, které na Černiši polámaly poměrně hodně olší a pár jich spadlo přímo na sledované ostřice. Kromě redukce našeho experimentu může tato disturbance představovat způsob, jakým přirozeně probíhá obnova olšin, vzhledem k nově vzniklým světlinám (*gap-dynamic model*, Douđa et al. 2020), ale to bude muset být předmětem dalšího bádání.

Potvrdil jsem, že gradient výšky negativně koreluje s gradientem vlhkosti (obr. 10a), tudíž že na vršku bultu je méně dostupné vody než na spodku. Díky tomu jsme schopni porovnat vlastnosti rostlin a zjistit, jak přizpůsobují své strategie odlišným podmínkám. Zároveň jsem překvapivě neodhalil žádný vztah mezi zastíněním a funkčními vlastnostmi. Lze předpokládat, že naše výsledky a reakce funkčních vlastností jsou zde řízeny právě vodním režimem. Také jsem zjistil, že naše ukazatele úspěšnosti rostlin (počet ramet a jejich délka) korelují s biomasou (obr. 10b, obr. 10c), a i když jejich vztah nevypadá lineárně, potvrdil jsem jejich použitelnost pro odhad produkce.

Pro odhalení distribuce prvků v půdě, jsem se rozhodl vyzkoušet metodu analýzy prvků XRF, která je schopná odhalit například množství hliníku, železa, vápníku nebo fosforu, ale nerozlišuje živiny jako dusík nebo uhlík, a proto se v botanických studiích využívá zřídka (např. Witkowski a Garner 2000; Lopez et al. 2009), což je možná škoda, vzhledem k množství informací, které jsme schopni získat s minimálními výdaji. Nicméně nebyl nalezen žádný vztah mezi funkčními vlastnostmi *C. elongata* a obsahem prvků v půdě na Černiši a významně se nelišila ani distribuce mezi spodkem a vrškem bultů.

6.2 Facilitace – kompetice

Pro vyhodnocení vystřihovacího experimentu můžeme využít dva přístupy. První nabízenou možností je porovnávat konkrétní hodnoty funkčních vlastností v jednotlivých ošetřeních, nebo, díky tomu že jsme vlastnosti měřili již při zakládání experimentu, můžeme hodnotit pouze

změnu, tj. rozdíl na konci oproti začátku. Pouze pro hmotnost biomasy to není možné, protože u tohoto typu experimentu není možné získat počáteční hodnoty u nadále měřených rostlin přes celou vegetační sezónu. Měřením počátečních hodnot u většiny vlastností by se měly odfiltrovat náhodné rozdíly, které se utvořily již před začátkem experimentu. Nevýhodou opakovaného měření dospělých rostlin je to, že rostliny již mohly dosáhnout svých limitních hodnot růstu a další změny se již nemusí projevit. Například pokud jedinec dosáhne své fyziologicky nejvyšší možné výšky, přesun k facilitaci se na změně neprojeví. Jelikož plochy byly vybírány náhodně, lze předpokládat i náhodné rozložení počátečních hodnot vlastností. Tento předpoklad může být narušen relativně malým množstvím dat, který může způsobit signifikantní rozdíly i na počátku experimentu (Singh a Masuku 2014). Proto se mi zdá lepší hodnotit změny vlastností během experimentu, nicméně v textu diskutuji oba přístupy, protože vhodnost se může lišit u jednotlivých vlastností.

Předpokládal jsem, že po odstranění konkurenčních rostlin, se reakce fitness bude lišit podle vlhkostního režimu. V podmínkách s dostatkem zdrojů, se podle SGH hypotézy (Bertness a Callaway 1994) uplatňuje kompetice, a tudíž by rostlinám bez okolní vegetace mělo stoupat fitness. Takové podmínky jsou podle nás v mokřadních olšínách na spodcích bultů, kde je více dostupné vody (Douda et al. 2012). Na druhou stranu v náročných až stresových podmínkách lze očekávat převahu facilitačních interakcí vůči kompetičním a po odstranění okolní vegetace by měla určená rostlina strádat. Takovému prostředí se podobá vršek bultů, kde je signifikantně méně dostupné vody. Tudíž jsem očekával snížení fitness ve vystřihovaných variantách na vršcích bultů, jelikož by měli přijít o facilitaci okolní vegetací, a analogicky zvýšení fitness ve vystřihovaných variantách na spodcích bultů, jelikož jsme jim odstranili konkurenci.

Výsledek našeho experimentu ale tento předpoklad spíše nepotvrzuje. Na vršcích bultů bez konkurenční vegetace narůstal počet ramet *C. elongata* více nežli na kontrolních vršcích (obr. 8c), kde byly jednak nárůsty nižší, ale dokonce ramety v průměru ubývaly. Na spodcích bultů se proti hypotéze projevila změna ve výšce nejdelší ramety (obr. 8a). Zajímavé je, že ramety se celkově hodně zkracovaly, pravděpodobně protože nejdelší ramety uvadaly. Na kontrolních spodcích byl tento úbytek nižší než na spodcích s odstraněnou konkurencí. Celkový počet ramet se skrze ošetření příliš nelišil, ale na kontrolních plochách dosahovaly ostřice vyšších výšek (obr. 8b). To může být způsobeno právě naším ošetřením, kdy při odstranění okolní vegetace klesne kompetice o světlo a ztrácí se potřeba růst do takové výšky. Mnohokrát bylo dokumentováno, že rostliny jsou schopné přizpůsobovat svojí růstovou strategii na základě podmínek okolí včetně sousední vegetace (Falster a Westoby 2003; Gruntman et al. 2017). V hmotnosti usušené biomasy se ošetření nelišila. Délka a počet ramet korelují s biomasou a lze je využít jako alternativa pro hodnocení fitness u vhodných druhů, nicméně signifikantní rozdíl ve výšce tomu neodpovídá. Je možné, že zde probíhá kompenzace mezi počtem ramet a jejich délkou, i když počet ramet se signifikantně nelišil. Zvýšení počtu ramet je výsledkem rozvoje do stran a nejdelší rameta odpovídá růstu do výšky. Tyto parametry v našem výzkumu facilitaci nepotvrdily, a naopak naznačují kompetiční trendy souboje o světlo na spodcích a o prostor na vršcích. Nabízí se několik potenciálních příčin našeho zjištění.

- 1) Je možné, že rozdíl ve vlhkosti mezi vrškem a spodkem bultu není tak významný, aby způsobil posun od kompetice k facilitaci. To by znamenalo, že na gradientu převládají kompetiční interakce. To je ale v rozporu se studií Doudy (et al. 2021), podle které facilitace nejen začne převládat nad kompeticí, ale zároveň se zvyšuje její efekt s rostoucí úrovní na bultu.
- 2) Nedostatkem studie může být to, že jsme si již vybírali vzrostlé jedince bez znalosti jejich historie. Je možné, jak již bylo potvrzeno v různých studiích (např. Suzán et al. 1996; Cavieres et al. 2006), že facilitace může být klíčová pro kolonizaci a schopnost přežití čerstvých juvenilních jedinců, ale po překonání raných fází už jsou dostatečně

silné a schopné udržet se i bez facilitátora. Navíc můžeme čelit situaci, kdy se jedinec blíží k svému růstovému maximu a nelze u něj očekávat zvýšení hodnot funkčních vlastností. V budoucích experimentech by bylo dobré provést výsadbu semenáčků *C. elongata* na několik vybraných bultů a pozorovat jejich růst v přítomnosti ostatních druhů a v ošetřené variantě bez jejich přítomnosti.

- 3) I přes to, že jsme odstraňovali vegetaci několikrát během experimentu, je možné že facilitační efekt zcela nevyvymizel. Odstřihávali jsme ostatní rostliny přímo nad zemí, nicméně zde očekávané facilitační mechanismy (*hydraulic lift*, stabilizace a půdy) se odehrávají hlavně v půdě skrze kořeny (Johnson et al. 1985; Horton a Hart 1998). Pokud kořeny stále plnily svoji funkci, tak jsme pravděpodobně pouze eliminovaly vystřihováním nadzemní konkurenci, ale nikoli očekávanou facilitaci.
- 4) Nemáme jistotu, že *C. elongata* je druh, který potřebuje facilitaci a není plastickým druhem, který je schopný kolonizovat sušší vršky nebo dokonce následně facilitovat ostatní rostlinné druhy. Když porovnáme hodnoty funkčních vlastností *C. elongata* s ostatními druhy, zjistíme že patří mezi druhy s vysokým LDMC (průměr na konci experimentu 456 mg/g, maximální hodnota 674 mg/g) a nízkým SLA (průměr na konci experimentu 11,2 mm²/mg, maximální hodnota 26 mm²/mg), přičemž hodnoty LDMC dokonce překonávají *Phragmites australis* (obr. 9). Takové vlastnosti obecně vykazují vytrvalejší a konzervativnější druhy, zatímco například jednoleté rychle rostoucí druhy mívají vysoké SLA (Dwyer et al. 2019). Pro ověření by bylo vhodné provést stejné vzorkování s alespoň dvěma dalšími druhy, které by mohly potenciálně z facilitačních mechanismů profitovat.

Rozdíly v listových vlastnostech u *C. elongata* byly výraznější než růstové vlastnosti, přičemž varianty s odstraněnou vegetací měly nižší SLA a v případě vršku bultu i vyšší LDMC (obr. 5b, d). Tento negativní vztah mezi LDMC a SLA jsem předpokládal, jelikož SLA a LDMC jsou spolu obvykle záporně korelované. Pokud ale srovnáme změnu v SLA a LDMC během experimentu, tak zjistíme že odstranění vegetace naopak zvyšuje SLA (obr. 5c). Tady je otázkou, co odráží interakci lépe, zda změna během experimentu nebo finální hodnoty. Nešťastné je, že již před zahájením experimentu bylo SLA na kontrolních vyšší a zjistil jsem tak, že odstranění vegetace tento poměr nezměnilo. Pokud bychom měli obdobné počáteční hodnoty, mohl by trend změny vypadat jinak. Toho bychom docílili, kdybychom měli větší testovaný vzorek, nicméně práce v terénu je náročná a omezená a je vždy nutné zvážit do jakých aktivit a v jaké míře investovat.

Obával jsem se, že vývoj stomatální konduktance půjde obtížně hodnotit, jelikož reaguje velmi rychle na vnější podněty, což může maskovat dlouhodobou změnu. Nicméně na vystřihovací experiment reagovala velmi podobně jako SLA (ale také nesignifikantně), tzn. zvýšení na manipulovaných vršcích. V souladu s dalšími studii se tedy zdá (Medlyn et al. 2001; Ainsworth a Rogers 2007; Sadras et al. 2012; Ward et al. 2013), že správně interpretovaný g_s je vhodný ukazatel i dlouhodobějších změn nežli pouze momentálního stavu. Hlavním faktorem ovlivňující g_s je momentální vodní stav rostliny, jelikož stomatální konduktance koreluje s dostatkem vody v rostlině a její fotosyntetickou aktivitou (Wong et al. 1979). Proto jsem očekával, že odstranění vegetace na bultu podpoří dostupné množství vody pro jedince *C. elongata* a povede k vyšším hodnotám naměřené konduktance. Velmi zajímavé bude srovnávat vztah mezi SLA a g_s u dalších druhů, jelikož některé reagují v SLA odlišně (viz kapitola 6.3), ale nemáme pro ně g_s data. Skutečný vztah mezi SLA, g_s a úspěšností druhu na gradientu vlhkosti může být budoucím výzkumným cílem.

6.3 Vlhkostní gradient

Dalším cílem diplomové práce bylo zjistit rozdíly ve funkčních vlastnostech rostlin podél vlhkostního gradientu. Zjistil jsem signifikantní rozdíly v SLA a g_s , které jsou vyšší ve vlhčím prostředí. LDMC mělo opačnou reakci, ale výsledky byly nesignifikantní. Zdá se tedy, že *C. elongata* je úspěšnější na spodcích bultů a její ekologické optimum je ve vlhčím prostředí. Stejně tak počet ramet a výška rostlin byly průměrně mírně vyšší na spodcích bultů, ale neprokázal jsem signifikantní rozdíl. To podporuje předpoklad, že rozdíl ve vlhkosti je i v mokřadní olšíně dostatečně velký, aby ovlivnil úspěšnost *C. elongata*.

Kromě *C. elongata* jsem zjišťoval reakce dalších mokřadních druhů. Z grafu porovnávacího reakce druhů (obr. 8) je patrný princip trade-off v investici do SLA nebo LDMC, přičemž se zdá, že graminoidy preferují LDMC a bylinné druhy SLA. Podle grafu SLA a LDMC pro všechny druhy (obr. 8) lze hrubě rozlišit druhy do tří kategorií. Druhy s vyšším LDMC (*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Phragmites australis* a nezobrazená *Carex elongata*), druhy s vyrovnaným SLA a LDMC (*Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris* a *Scutellaria galericulata*) a druhy s vyšším SLA (*Impatiens noli-tangere*). Bylo by tedy teoreticky možné pomocí listových vlastností odhalovat rostlinné strategie či je kategorizovat. Hodnoty vlastností se liší v ekosystémech a je nutné to brát v potaz při porovnání s dalšími výsledky, například lesní druhy mají obecně vyšší SLA než stepní druhy (Evans a Poorter 2001). To může být dalším bodem zájmu budoucího bližšího bádání.

Plasticita znaků a schopnost přizpůsobení se liší mezi druhy. Zároveň, kromě plasticity, se liší i směr reakce druhů, kdy některé druhy reagují stejně jako *C. elongata* a mají vyšší SLA na spodcích v prostředí s dostatkem vody, zatímco další druhy mají vyšší SLA na vršcích bultu. To ukazuje, že obecně platné závislosti vlastností a environmentálních faktorů mohou být platné ve velkých měřítkách nebo pro celá společenstva, ale ve skutečnosti jsou reakce druhově specifické a často podstatnější pro vysvětlení ekologických vztahů (Jung et al. 2014). Diskutovanou příčinou protichůdných reakcí může být trade-off v jednotlivých vlastnostech, které dohromady představují způsob vypořádání se stresem. Další možností je, že funkční vlastnosti jakožto ukazatele úspěšnosti mohou být interpretovány v rámci druhové niky. Směr reakce pak závisí na tom, zdali se posouváme blíže nebo dále k ekologickému optimu (Albert et al. 2010; Jung et al. 2014). Příkladem může být studie zabývající se dvěma blízkými příbuznými druhy *Vaccinium myrtillus* a *Vaccinium uliginosum* a jejich reakci napříč horským výškovým gradientem, ve které autor zjistil rozdíly v LMA, obsahu prvků a produkci (Gerdol 2005). V mé studii jsou vnitrodruhové rozptyly vlastností několikanásobně nižší, než celkový rozptyl, což potenciálně umožňuje jejich kategorizaci a rozlišení.

7 Závěr

Studie potvrdila schopnost mokřadních rostlinných druhů reagovat funkčními vlastnostmi na odlišné vlhkostní podmínky na malé prostorové škále prohlubní a bultů v mokřadní olšíně. Rozdíl v dostupné vodě na bultu a u hladiny je dostatečně velký, aby ovlivňoval většinu přítomných druhů. Hlavní zkoumaný druh *Carex elongata*, projevil signifikantní plasticitu v SLA a stomatální konduktanci jako odezvu na množství dostupné vody, přičemž ve vlhčím prostředí byly hodnoty těchto vlastností signifikantně vyšší oproti sušším vrcholům bultů. U ostatních vlastností nebyl prokázán signifikantní rozdíl.

Vnitrodruhová variabilita zkoumaných vlastností je výrazně menší než mezidruhová. Ostatní druhy měly podobné i odlišné reakce na vlhkostní gradient a zdá se, že reakce se liší typem i mírou podle životních strategií těchto rostlin. Pro potvrzení této hypotézy je ale nutné provést další výzkum s větším počtem jedinců a druhů. Při porovnání *C. elongata* s ostatními druhy lze říct, že *C. elongata* patří k druhům s vysokým LDMC a nízkým SLA, což by mělo odpovídat kompetiční strategii.

Předpokládal jsem, že v suchém prostředí na vrcholech bultů se uplatňuje mechanismus facilitace *C. elongata* ostatními druhy ve vegetaci. Tato hypotéza se ale jednoznačně nepotvrdila. Některé výsledky naznačují facilitaci (finální hodnota SLA a finální výška na vršcích), ale ve většině případů převládá kompetice. To může spíše odpovídat odlišným růstovým strategiím rostlin (trade-off) podél gradientu vlhkosti, které kompenzují celkově stejnou biomasu rostlin. U jedinců zbavených efektu konkurence dalších druhů na vršcích bultů jsme zaznamenali zvýšený počet ramet, a to pravděpodobně díky jejich růstu do stran trsu. Na spodcích bultu bez kompetice sousedících rostlin se zjevně snížila konkurence o světlo a jedinci vykazovali větší ztráty výšky. Růstové vlastnosti se obecně nelišily na spodku a vršku, a tak se zdá, že stres způsobený nedostatkem vody není tak silný, jak jsem předpokládal, a stále se pohybujeme v optimálních ekologických podmínkách pro růst *C. elongata*.

Diplomová práce přinesla další informace o rostlinných interakcích v mokřadní olšíně, ale také vyvolala spoustu otázek, na které bude muset zjistiť odpovědi budoucí výzkum.

8 Seznam použitých zdrojů

- AINSWORTH E.A.** a **A. ROGERS**, 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*. 30(3), 258–270. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x
- ALBERT C.H.**, **W. THULLER**, **N.G. YOCCOZ**, **A. SOUDANT**, **F. BOUCHER**, **P. SACCONI** a **S. LAVOREL**, 2010. Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*. 98(3), 604–613. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x
- ANTHELME F.**, **L. GÓMEZ-APARICIO** a **R. MONTÚFAR**, 2014. Nurse-based restoration of degraded tropical forests with tussock grasses: Experimental support from the Andean cloud forest. *Journal of Applied Ecology*. 51(6), 1534–1543. ISSN 13652664. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2664.12311
- BALL J.T.**, 1988. *An analysis of stomatal conductance*. B.m. Stanford university.
- BAR-MASSADA A.** a **E.M. WOOD**, 2014. The richness-heterogeneity relationship differs between heterogeneity measures within and among habitats. *Ecography*. 37(6), 528–535. ISSN 16000587. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00590.x
- BEGON M.**, **C.R. TOWNSEND** a **J.L. HARPER**, 2006. *ECOLOGY From Individuals to Ecosystems*. B.m.: Blackwell Publishing Ltd. ISBN 978-1-4051-1117-1.
- BELSKY A.J.**, **R.G. AMUNDSON**, **J.M. DUXBURY**, **S.J. RIHA**, **A.R. ALI** a **S.M. MWONGA**, 1989. The Effects of Trees on Their Physical, Chemical and Biological Environments in a Semi-Arid Savanna in Kenya. *The Journal of Applied Ecology*. 26(3), 1005. ISSN 00218901. Dostupné z: doi:10.2307/2403708
- BEN-HUR E.**, **O. FRAGMAN-SAPIR**, **R. HADAS**, **A. SINGER** a **R. KADMON**, 2012. Functional trade-offs increase species diversity in experimental plant communities. *Ecology Letters*. 15(11), 1276–1282. ISSN 1461023X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01850.x
- BERTNESS M.D.** a **R. CALLAWAY**, 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9(5), 191–193. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(94)90088-4
- BROOKER R.W.**, **F.T. MAESTRE**, **R.M. CALLAWAY**, **C.L. LORTIE**, **L.A. CAVIERES**, **G. KUNSTLER**, **P. LIANCOURT**, **K. TIELBÖRGER**, **J.M.J. TRAVIS**, **F. ANTHELME**, **C. ARMAS**, **L. COLL**, **E. CORCKET**, **S. DELZON**, **E. FOREY**, **Z. KIKVIDZE**, **J. OLOFSSON**, **F. PUGNAIRE**, **C.L. QUIROZ**, **P. SACCONI**, **K. SCHIFFERS**, **M. SEIFAN**, **B. TOUZARD** a **R. MICHALET**, 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*. 96(1), 18–34. ISSN 13652745. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x
- BROZ A.K.**, **C.D. BROECKLING**, **C. DE-LA-PEÑA**, **M.R. LEWIS**, **E. GREENE**, **R.M. CALLAWAY**, **L.W. SUMNER** a **J.M. VIVANCO**, 2010. Plant neighbor identity influences plant biochemistry and physiology related to defense. *BMC Plant Biology*. 10(June). ISSN 14712229. Dostupné z: doi:10.1186/1471-2229-10-115
- BRUNO J.F.** a **M.D. BERTNESS**, 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. *Marine Community Ecology*. (January 2001), 201–218.
- CALLAWAY R.M.**, 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*. 61(4), 306–349. ISSN 0006-8101. Dostupné z: doi:10.1007/BF02912621
- CALLAWAY R.M.**, 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. B.m.: Springer. ISBN 9781402062230.
- CALLAWAY R.M.** a **L. KING**, 1996. Temperature-Driven Variation in Substrate Oxygenation and the Balance of Competition and Facilitation. *Ecology*. 77(4), 1189–1195. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/2265588
- CAMPBELL D.** a **P. KEDDY**, 2022. The Roles of Competition and Facilitation in Producing Zonation Along an Experimental Flooding Gradient: a Tale of Two Tails with Ten Freshwater Marsh Plants. *Wetlands*. B.m.: Springer Netherlands, 42(1). ISSN 19436246. Dostupné z: doi:10.1007/s13157-021-01524-4
- CATCHPOLE W.R.** a **C.J. WHEELER**, 1992. Estimating plant biomass: A review of techniques. *Austral Ecology*. 17(2), 121–131. ISSN 1442-9985. Dostupné z: doi:10.1111/j.1442-9993.1992.tb00790.x
- CAVIERES L.A.**, **E.I. BADANO**, **A. SIERRA-ALMEIDA** a **S. GÓMEZ-GONZÁLEZ**, 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant. *New Phytologist*. 169(2002), 59–69.
- CAVIERES L.A.**, **C. HERNÁNDEZ-FUENTES**, **A. SIERRA-ALMEIDA** a **Z. KIKVIDZE**, 2016. Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Functional Ecology*. 30(1), 52–59. ISSN 13652435. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.12545
- ČESKÝ ÚŘAD ZEMĚMĚŘIČSKÝ A KATASTRÁLNÍ**, 2021. *Ortofoto České republiky*. 2021.
- CHESSON P.**, 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31(1), 343–366. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- CHYTRÝ M.**, **J. DOUDA**, **J. ROLEČEK**, **J. SÁDLO**, **K. BOUBLÍK**, **R. HÉDL**, **M. VÍTKOVÁ**, **D. ZELENÝ**, **J. NAVRÁTILOVÁ**, **J. NEUHÁUSLOVÁ**, **P. PETŘÍK**, **J. KOLBEK**, **Z. LOSOSOVÁ**, **K. ŠUMBEROVÁ**, **R. HRIVNÁK**, **D. MICHALCOVÁ**, **K. ŽÁKOVÁ**, **J. DANIHELKA**, **L. TICHÝ**, **V. ZOUHAR**, **O. HÁJEK** a **M. KOČÍ**, 2013. *Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace*. Praha: Academia. ISBN 9788020022998.
- CORNELISSEN J.H.C.**, **S. LAVOREL**, **E. GARNIER**, **S. DÍAZ**, **N. BUCHMANN**, **D.E. GURVICH**, **P.B. REICH**, **H. TER STEEGE**, **H.D. MORGAN**, **M.G.A. VAN DER HEIJDEN**, **J.G. PAUSAS** a **H. POORTER**, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 51(4), 335–380. ISSN 00671924. Dostupné z: doi:10.1071/BT02124

- DENNIS W.M.** a **W.T. BATSON**, 1974. The Floating Log and Stump Communities in the Santee Swamp of South Carolina. *Southern Appalachian Botanical Society*. 39(2), 166–170.
- DIAMOND J.S., J.M. EPSTEIN, M.J. COHEN, D.L. MCLAUGHLIN, Y.H. HSUEH, R.F. KEIM** a **J.A. DUBERSTEIN**, 2021. A little relief: Ecological functions and autogenesis of wetland microtopography. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. 8(1), 1–22. ISSN 20491948. Dostupné z: doi:10.1002/wat2.1493
- DOUDA J.**, 2008. Formalized classification of the vegetation of alder carr and floodplain forests in the Czech Republic. *Preslia*. 80(2), 199–224. ISSN 00327786.
- DOUDA J., A. ČEJKOVÁ, K. DOUDA** a **J. KOCHÁNKOVÁ**, 2009. Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. *Annals of Forest Science*. 66(7), 712–712. ISSN 1297966X. Dostupné z: doi:10.1051/forest/2009065
- DOUDA J., J. DOUDOVÁ-KOCHÁNKOVÁ, K. BOUBLÍK** a **A. DRAŠNAROVÁ**, 2012. Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: Test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*. 169(2), 523–534. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-011-2211-x
- DOUDA J., J. DOUDOVÁ, A. HOLEŠTOVÁ, K. BOUBLÍK, A. HAVRDOVÁ** a **M. SLEZÁK**, 2021. Interplay of above- and belowground resource limitations: a competition–facilitation shift maintains species coexistence. *Oikos*. 130(12), 2122–2135. ISSN 16000706. Dostupné z: doi:10.1111/oik.08356
- DOUDA J., A. HAVRDOVÁ, P. JANDA** a **B. MANDÁK**, 2020. Molecular assessment of natural disturbance regime in a temperate swamp forest. *Forest Ecology and Management*. B.m.: Elsevier, 460(September 2019), 117821. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2019.117821
- DOUDOVÁ J. a J. DOUDA**, 2020. Along with intraspecific functional trait variation, individual performance is key to resolving community assembly processes. *Functional Ecology*. 34(11), 2362–2374. ISSN 13652435. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.13646
- DWYER J.M., R.J. HOBBS, M.M. MAYFIELD, J.M. DWYER, R.J. HOBBS** a **M.M. MAYFIELD**, 2019. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/43494353> Specific leaf area responses to environmental gradients t. *Ecology*. 95(2), 399–410.
- ELTON C.**, 1927. *Animal ecology*. London: Sidgwick & Jackson.
- ERWIN K.L.**, 2009. Wetlands and global climate change: The role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management*. 17(1), 71–84. ISSN 09234861. Dostupné z: doi:10.1007/s11273-008-9119-1
- EVANS J.R.** a **H. POORTER**, 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24(8), 755–767. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x
- FALSTER D.S.** a **M. WESTOBY**, 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*. 18(7), 337–343. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(03)00061-2
- GARNIER E., M.-L. NAVAS** a **K. GRIGULIS**, 2016. *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. ISBN 2015944354.
- GERDOL R.**, 2005. Growth performance of two deciduous *Vaccinium* species in relation to nutrient status in a subalpine heath. *Flora*. 200(2), 168–174. ISSN 03672530. Dostupné z: doi:10.1016/j.flora.2004.05.003
- GRINNELL J.**, 1924. Geography and Evolution. *Ecology*. 5(3), 225–229. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/1929447
- GRUNTMAN M., D. GROSS, M. MÁJEKOVÁ** a **K. TIELBÖRGER**, 2017. Decision-making in plants under competition. *Nature Communications*. B.m.: Springer US, 8(1), 1–8. ISSN 20411723. Dostupné z: doi:10.1038/s41467-017-02147-2
- HAVRDOVÁ A., J. DOUDA, K. KRAK, P. VÍT, V. HADINCOVÁ, P. ZÁKRAVSKÝ** a **B. MANDÁK**, 2015. Higher genetic diversity in recolonized areas than in refugia of *Alnus glutinosa* triggered by continent-wide lineage admixture. *Molecular Ecology*. 24(18), 4759–4777. ISSN 1365294X. Dostupné z: doi:10.1111/mec.13348
- HORTAL J., K.A. TRIANTIS, S. MEIRI, E. THÉBAULT** a **S. SFENTHOURAKIS**, 2009. Island species richness increases with habitat diversity. *American Naturalist*. 174(6). ISSN 00030147. Dostupné z: doi:10.1086/645085
- HORTON J.L.** a **S.C. HART**, 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology & Evolution*. 13(6), 232–235. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(98)01328-7
- HUBBELL S.P.**, 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science*. 203(4387), 1299–1309. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.203.4387.1299
- HUBBELL S.P.**, 1997. Hubbell 1997 Coral Reefs. 1–13. Dostupné z: papers://aa15ed4a-8b41-4036-84a6-41087bba0cd6/Paper/p820
- HUBBELL S.P.**, 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. B.m.: Princeton University Press. ISBN 0691021295. Dostupné z: doi:10.1093/acprof:oso/9780198716549.003.0010
- HUTCHINSON G.E.**, 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22, 415–427. ISSN 0091-7451. Dostupné z: doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039
- ISELL F., D. CRAVEN, J. CONNOLLY, M. LOREAU, B. SCHMID, C. BEIERKUHNLEIN, T.M. BEZEMER, C. BONIN, H. BRUELHEIDE, E. DE LUCA, A. EBELING, J.N. GRIFFIN, Q. GUO, Y. HAUTIER, A. HECTOR, A. JENTSCH, J. KREYLING, V. LANTA, P. MANNING, S.T. MEYER, A.S. MORI, S. NAEEM, P.A. NIKLAUS, H.W. POLLEY, P.B. REICH, C. ROSCHER, E.W. SEABLOOM, M.D. SMITH, M.P. THAKUR, D. TILMAN, B.F. TRACY, W.H. VAN DER PUTTEN, J. VAN RUIJVEN, A. WEIGELT, W.W. WEISSER, B. WILSEY** a **N. EISENHAEUER**, 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*. 526(7574), 574–577. ISSN 14764687. Dostupné z: doi:10.1038/nature15374
- JARVIS P.G.**, 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences. 273(927), 593–610. ISSN 0080-4622. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.1976.0035

JAYASOORIYA J.A.A., I.A.U. GUNATILLEKE, C.V. GUNATILLEKE a P.M.S. RUWAN, 2017. Neutral Theory and Species-Area Relationship in Tropical Forests. In: *Proceeding of the 15th Open University Research Sessions (OURS 2017)*. B.m.: The Open University of Sri Lanka.

JOHNSON W.B., C.E. SASSER a J.G. GOSSELING, 1985. Succession of Vegetation in an Evolving River Delta , Atchafalaya Bay , Louisiana. *The Journal of Ecology.* 73(3), 973–986.

JORDAN R.A. a J.M. HARTMAN, 1995. Safe sites and the regeneration of *Clethra alnifolia* L. (Clethraceae) in wetland forests of central New Jersey. *American Midland Naturalist.* 133(1), 112–123. ISSN 00030031. Dostupné z: doi:10.2307/2426352

JUNG V., C.H. ALBERT, C. VIOLLE, G. KUNSTLER, G. LOUCOUGARAY a T. SPIEGELBERGER, 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology.* 102(1), 45–53. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2745.12177

KALNICKY D.J. a R. SINGHVI, 2001. Field portable XRF analysis of environmental samples. *Journal of Hazardous Materials.* 83(1–2), 93–122. ISSN 03043894. Dostupné z: doi:10.1016/S0304-3894(00)00330-7

KARDIMAN R. a A. RÆBILD, 2018. Relationship between stomatal density, size and speed of opening in Sumatran rainforest species. *Tree Physiology.* 38(5), 696–705. ISSN 17584469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpx149

KEDDY P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science.* 3(2), 157–164. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.2307/3235676

KOHN D.D. a D.M. WALSH, 1994. Plant Species Richness--The Effect of Island Size and Habitat Diversity. *The Journal of Ecology.* 82(2), 367. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.2307/2261304

KŘIVAN V., P. HESOUN a A. SVOBODA, 2014. *Plán péče o EVL/ZCHÚ Vrbenské rybníky na období 1. 1. 2014 – 31. 12. 2024.* 2014.

LAANISTO L., R. TAMME, I. HIESALU, R. SZAVA-KOVATS, A. GAZOL a M. PÄRTEL, 2013. Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity-diversity relationships. *Oecologia.* 171(1), 217–226. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-012-2398-5

LEUSCHNER C. a H. ELLENBERG, 2017. *Ecology of Central European Forests: Vegetation Ecology of Central Europe.* ISBN 9783319430423. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-319-43042-3

LI F., N. YANG, L. ZHU, Y. XIE, G. YANG, C. HU, X. CHEN a Z. DENG, 2018. Competition and facilitation of two wetland macrophytes under different water levels and nutrient-heterogeneous conditions. *Freshwater Science.* 37(2), 296–306. ISSN 21619565. Dostupné z: doi:10.1086/697964

LI Y., D.A. JOHNSON, Y. SU, J. CUI a T. ZHANG, 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica.* 46(2), 127–134. ISSN 00068063. Dostupné z: doi:10.7016/BBAS.200504.0127

LIANCOURT P., R.M. CALLAWAY a R. MICHALET, 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology.* 86(6), 1611–1618. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.1890/04-1398

LIPSKY Z., 1995. The changing face of the Czech rural landscape. *Landscape and Urban Planning.* 31(1–3), 39–45. ISSN 01692046. Dostupné z: doi:10.1016/0169-2046(94)01034-6

LOPEZ B.R., Y. BASHAN, M. BACILIO a G. DE LA CRUZ-AGÜERO, 2009. Rock-colonizing plants: Abundance of the endemic cactus *Mammillaria fraileana* related to rock type in the southern Sonoran Desert. *Plant Ecology.* 201(2), 575–588. ISSN 13850237. Dostupné z: doi:10.1007/s11258-008-9553-4

LORTIE C.J., R.W. BROOKER, Z. KIKVIDZE a R.M. CALLAWAY, 2004. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science.* 15(4), 577–580. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02298.x

LUO W., Y. XIE, X. CHEN, F. LI a X. QIN, 2010. Competition and facilitation in three marsh plants in response to a water-level gradient. *Wetlands.* 30(3), 525–530. ISSN 02775212. Dostupné z: doi:10.1007/s13157-010-0064-4

MACARTHUR R. a R. LEVINS, 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist.* 101(921), 377–385. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/282505

MAESTRE F.T., R.M. CALLAWAY, F. VALLADARES a C.J. LORTIE, 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology.* 97(2), 199–205. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

MCGILL B.J., 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature.* 422(6934), 881–885. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature01583

MEDLYN B.E., C.V.M. BARTON, M.S.J. BROADMEADOW, R. CEULEMANS, P. DE ANGELIS, M. FORSTREUTER, M. FREEMAN, S.B. JACKSON, S. KELLOMÄKI, E. LAITAT, A. REY, P. ROBERTNTZ, B.D. SIGURDSSON, J. STRASSEMAYER, K. WANG, P.S. CURTIS a P.G. JARVIS, 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: A synthesis. *New Phytologist.* 149(2), 247–264. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1469-8137.2001.00028.x

MEDRANO H., J.M. ESCALONA, J. BOTA, J. GULÍAS a J. FLEXAS, 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany.* 89, 895–905. ISSN 03057364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcf079

METER GROUP, nedatováno. *SC-1 manual.*

MICHALET R., R.W. BROOKER, L.A. CAVIERES, Z. KIKVIDZE, C.J. LORTIE, F.I. PUGNAIRE, A. VALIENTE-BANUET a R.M. CALLAWAY, 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?

Ecology Letters. 9(7), 767–773. ISSN 1461023X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00935.x

MORIN P.J., 2001. Realism, precision, and generality in experimental ecology. In: *Experimental Ecology*. B.m.: Oxford University Press. ISBN 9780195150421.

PÉREZ-HARGUINDEGUY N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M.S. BRET-HARTE, W.K. CORNWELL, J.M. CRAINE, D.E. GURVICH, C. URCELAY, E.J. VENEKLAAS, P.B. REICH, L. POORTER, I.J. WRIGHT, P. RAY, L. ENRICO, J.G. PAUSAS, A.C. DE VOS, N. BUCHMANN, G. FUNES, F. QUÉTIER, J.G. HODGSON, K. THOMPSON, H.D. MORGAN, H. TER STEEGE, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, L. SACK, B. BLONDER, P. POSCHLOD, M. V. VAIERETTI, G. CONTI, A.C. STAVIER, S. AQUINO a J.H.C. CORNELISSEN, 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 61(3), 167–234. ISSN 14449862. Dostupné z: doi:10.1071/BT12225

PHILLIPS F.J., 1909. A Study of Pinon Pine. *Botanical Gazette*. 48(3), 216–223. ISSN 0006-8071. Dostupné z: doi:10.1086/329992

PICKETT S.T.A., S.L. COLLINS a J.J. ARMESTO, 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*. 53(3), 335–371. ISSN 18749372. Dostupné z: doi:10.1007/BF02858321

PIELECH R. a M. MALICKI, 2018. Changes in species composition in alder swamp forest following forest dieback. *Forests*. 9(6), 1–13. ISSN 19994907. Dostupné z: doi:10.3390/f9060316

POORTER H., Ü. NIINEMETS, L. POORTER, I.J. WRIGHT a R. VILLAR, 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*. 182(3), 565–588. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

PRESS M.C., 1999. The functional significance of leaf structure: A search for generalizations. *New Phytologist*. 143(1), 213–219. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00432.x

PRIETO I., C. ARMAS a F.I. PUGNAIRE, 2012. Water release through plant roots: New insights into its consequences at the plant and ecosystem level. *New Phytologist*. 193(4), 830–841. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2011.04039.x

PROENÇA B., T. NEZ, A. POLI, A. CIUTAT, L. DEVAUX, A. SOTTOLICHIO, X. DE MONTAUDOUIN a R. MICHALET, 2019. Intraspecific facilitation explains the spread of the invasive engineer *Spartina anglica* in Atlantic salt marshes. *Journal of Vegetation Science*. 30(2), 212–223. ISSN 16541103. Dostupné z: doi:10.1111/jvs.12720

PUNSALAN A.P., B. COLLINS a L.E. DEWALD, 2016. The germination ecology of *Helonias bullata* L. (swamp pink) with respect to dry, saturated, and flooded conditions. *Aquatic Botany*. B.m.: Elsevier B.V., 133, 17–23. ISSN 03043770. Dostupné z: doi:10.1016/j.aquabot.2016.05.005

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2021. *R: A language and environment for statistical computing*. 2021. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

RICKLEFS R.E. a S.S. RENNER, 2012. Global correlations in tropical tree species richness and abundance reject neutrality. *Science*. 335(6067), 464–467. ISSN 10959203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1215182

SADRAS V.O., A. MONTORO, M.A. MORAN a P.J. APHALO, 2012. Elevated temperature altered the reaction norms of stomatal conductance in field-grown grapevine. *Agricultural and Forest Meteorology*. B.m.: Elsevier B.V., 165, 35–42. ISSN 01681923. Dostupné z: doi:10.1016/j.agrformet.2012.06.005

SCHULZE E.-D., F.M. KELLIHER, C. KÖRNER, J. LLOYD a R. LEUNING, 1994. RELATIONSHIPS AMONG MAXIMUM STOMATAL CONDUCTANCE, ECOSYSTEM SURFACE CONDUCTANCE, CARBON ASSIMILATION RATE, AND PLANT NITROGEN NUTRITION: A Global Ecology Scaling Exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 25(1), 629–662. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.es.25.110194.003213

SCHÜTZ W., 2000. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 3(1), 67–89. ISSN 14338319. Dostupné z: doi:10.1078/1433-8319-00005

SINGH A.S. a M.B. MASUKU, 2014. Sampling Techniques and the determinants of sample size in applied statistics research: an overview. *International journal of economics, commerce and management*. Dostupné z: <http://ijecm.co.uk/>

SLEZÁK M., R. HRIVNÁK a A. PETRÁŠOVÁ, 2011. Syntaxonomy and ecology of black alder vegetation in the southern part of central Slovakia. *Hacquetia*. 10(2), 119–136. ISSN 15814661. Dostupné z: doi:10.2478/v10028-011-0006-6

ŠŤASTNÁ M., A. VAISHAR, H. VAVROUCHOVÁ, M. ŠEVELOVÁ, S. KOZLOVSKÁ, V. DOSKOČILOVÁ a H. LINCOVÁ, 2015. Changes of a Rural Landscape in Czech Areas of Different Types. *European Countryside*. 7(2), 111–133. ISSN 18038417. Dostupné z: doi:10.1515/euco-2015-0008

SUZÁN H., G.P. NABHAN a D.T. PATTEN, 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*. 7(5), 635–644. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.2307/3236375

TAMME R., I. HIIESALU, L. LAANISTO, R. SZAVA-KOVATS a M. PÄRTEL, 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*. 21(4), 796–801. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x

TILMAN D., 1982. *Resource Competition and Community Structure*. (MPB-17), Volume 17. B.m.: Princeton University Press. ISBN 9780691209654. Dostupné z: doi:10.1515/9780691209654

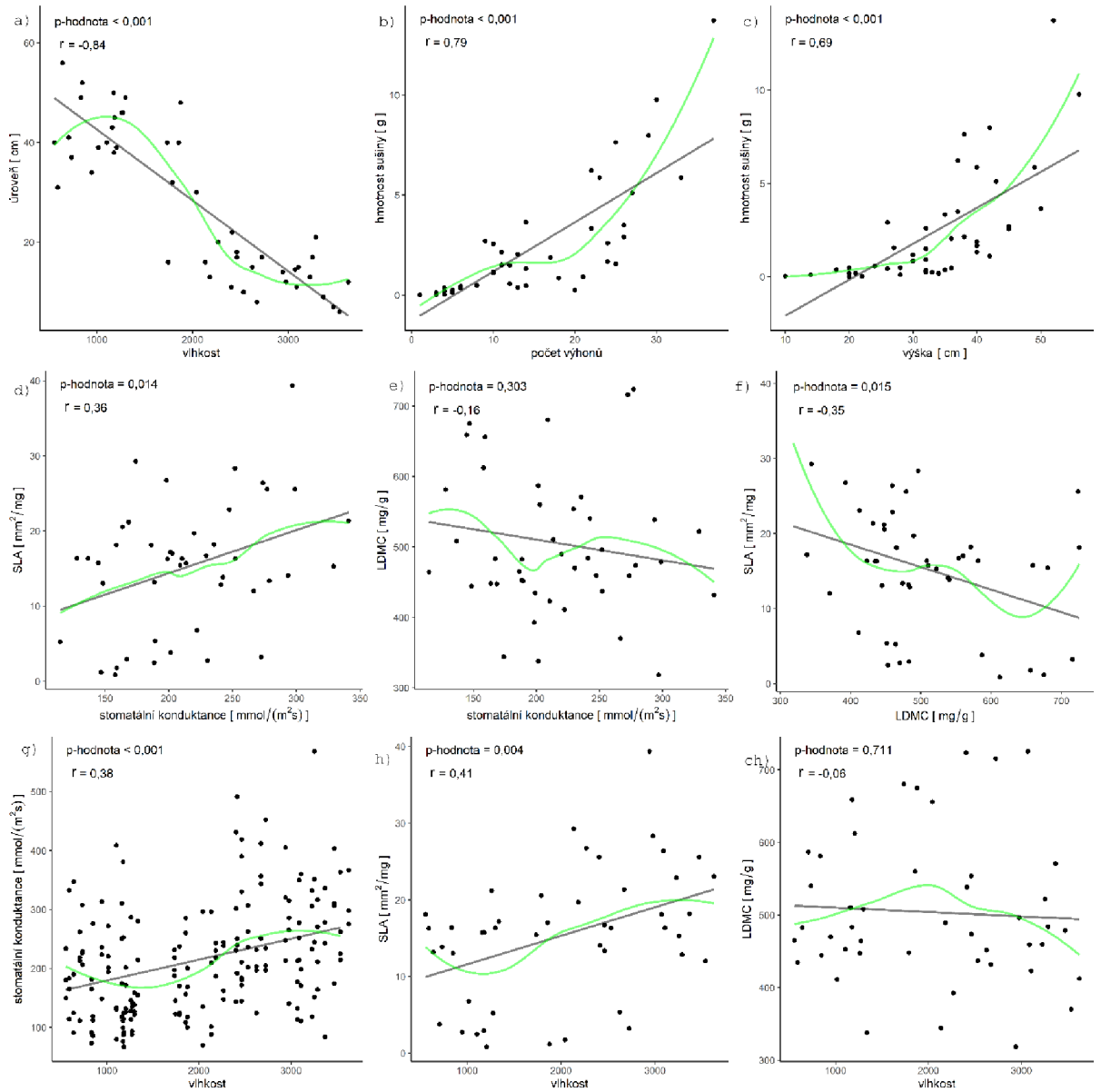
TILMAN D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101(30), 10854–10861. ISSN 00278424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0403458101

TILMAN D., P.B. REICH, J. KNOPS, D. WEDIN, T. MIELKE a C. LEHMAN, 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*. 294(5543), 843–845. ISSN 00368075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1060391

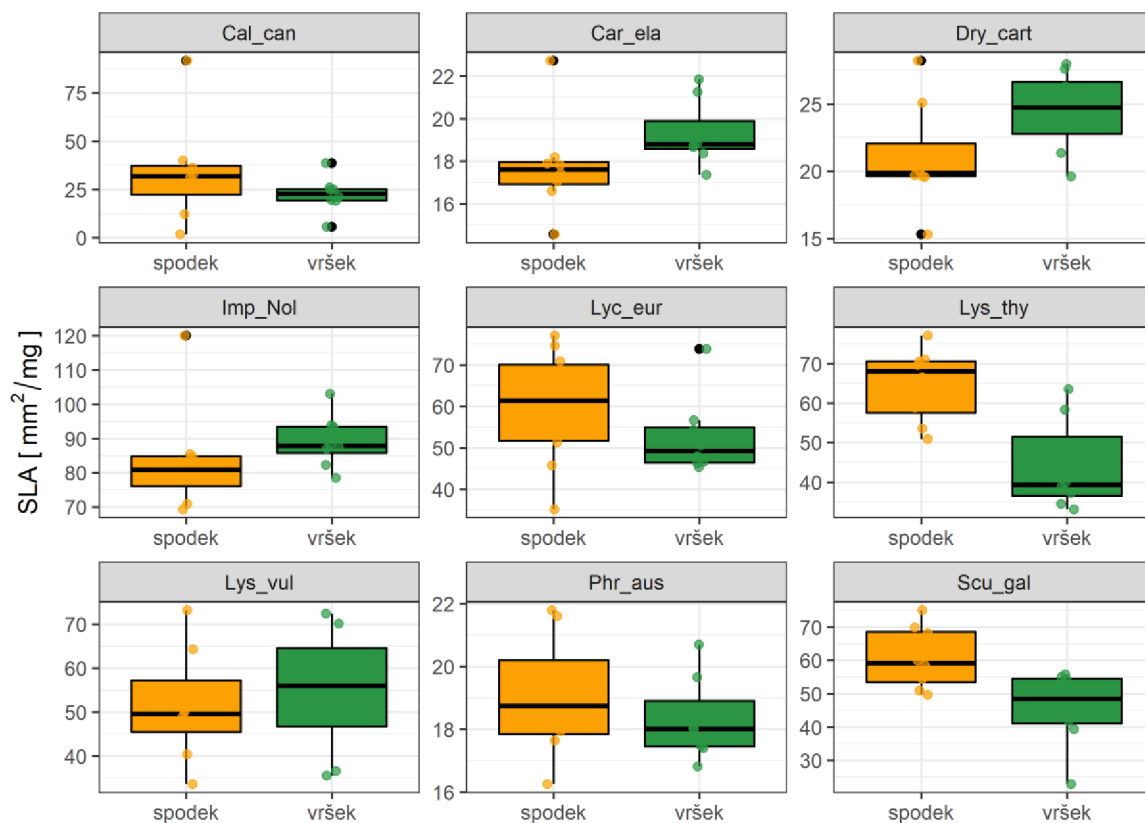
TOLASZ R., 2007. *Atlas podnebí Česka*. Praha: Český hydrometeorologický ústav.

- TURNER R.M., S.M. ALCORN, G. OLIN a J.A. BOOTH**, 1966. The Influence of Shade, Soil, and Water on Saguaro Seedling Establishment. *Botanical Gazette*. 127(2/3), 95–102. ISSN 0006-8071. Dostupné z: doi:10.1086/336348
- UHROVÁ K.**, 2012. *Paleoekologická studie lokality u rybníka Čermiš*. B.m. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- VANDERMEER J.H.**, 1972. Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 3(1), 107–132. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.es.03.110172.000543
- VÁŠKŮ Z.**, 2011. Zlo zvané meliorace. *Vesmír*. 90, 440–444.
- VIOLLE C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL a E. GARNIER**, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116(5), 882–892. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- WALKER L.R. a F.S. CHAPIN**, 1987. Interactions among Processes Controlling Successional Change. *Oikos*. 50(1), 131. ISSN 00301299. Dostupné z: doi:10.2307/3565409
- WALKER L.R. a R. DEL MORAL**, 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. B.m.: Cambridge University Press. ISBN 9780521800761. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511615078
- WARD E.J., R. OREN, D.M. BELL, J.S. CLARK, H.R. MCCARTHY, H.S. KIM a J.C. DOMEK**, 2013. The effects of elevated CO₂ and nitrogen fertilization on stomatal conductance estimated from 11 years of scaled sap flux measurements at Duke FACE. *Tree Physiology*. 33(2), 135–151. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tps118
- WEIHER E. a P.A. KEDDY**, 1995. The Assembly of Experimental Wetland Plant Communities. *Oikos*. 73(3), 323–335.
- WEINER J.**, 1986. How Competition for Light and Nutrients Affects Size Variability in *Ipomoea Tricolor* Populations. *Ecology*. 67(5), 1425–1427. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/1938699
- WEISBERG P.J., T.E. DILTS, M.E. BECKER, J.S. YOUNG, D.C. WONG-KONE, W.E. NEWTON a E.M. AMMON**, 2014. Guild-specific responses of avian species richness to LiDAR-derived habitat heterogeneity. *Acta Oecologica*. B.m.: Elsevier Masson SAS, 59, 72–83. ISSN 1146609X. Dostupné z: doi:10.1016/j.actao.2014.06.002
- WESTOBY M., D.S. FALSTER, A.T. MOLES, P.A. VESK a I.J. WRIGHT**, 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33, 125–159. ISSN 00664162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- WICKHAM H.**, 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. B.m.: Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4. Dostupné z: <https://ggplot2.tidyverse.org>
- WITHFIELD J.**, 2002. Neutrality versus the niche. *Nature*. 417(May), 480–481.
- WITKOWSKI E.T.F. a R.D. GARNER**, 2000. Spatial distribution of soil seed banks of three African savanna woody species at two contrasting sites. *Plant Ecology*. 149(1), 91–106. ISSN 13850237. Dostupné z: doi:10.1023/A:1009850706843
- WONG S.C., I.R. COWAN a G.D. FARQUHAR**, 1979. *Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity*. 1979. ISSN 00280836. Dostupné z: doi:10.1038/282424a0
- WOOTTON J.T.**, 2005. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature*. 433(7023), 309–312. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature03211
- WRIGHT I.J., P.B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, T. CHAPIN, J.H.C. CORNELLSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P.K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B.B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, J.J. MIDGLEY, M.L. NAVAS, Ü. NIINEMETS, J. OLEKSYN, H. OSADA, H. POORTER, P. POOL, L. PRIOR, V.I. PYANKOV, C. ROUMET, S.C. THOMAS, M.G. TJOELKER, E.J. VENEKLAAS a R. VILLAR**, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 428(6985), 821–827. ISSN 00280836. Dostupné z: doi:10.1038/nature02403
- WRIGHT J.P. a A. SUTTON-GRIER**, 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.12001
- XU Z. a G. ZHOU**, 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*. 59(12), 3317–3325. ISSN 00220957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/ern185
- YACHI S. a M. LOREAU**, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(4), 1463–1468. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.96.4.1463
- ZHOU S. a D. ZHANG**, 2008. Neutral theory in community ecology. *Frontiers of Biology in China*. 3(1), 1–8. ISSN 16733509. Dostupné z: doi:10.1007/s11515-008-0008-z

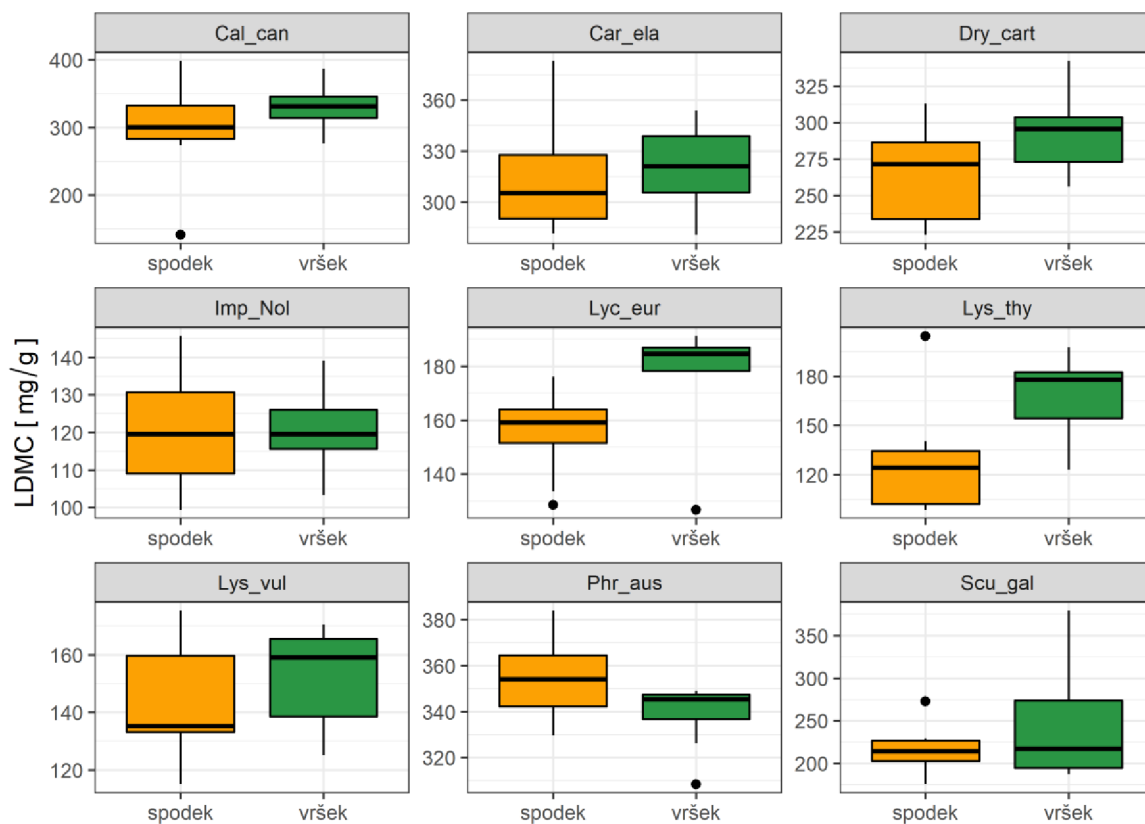
9 Přílohy



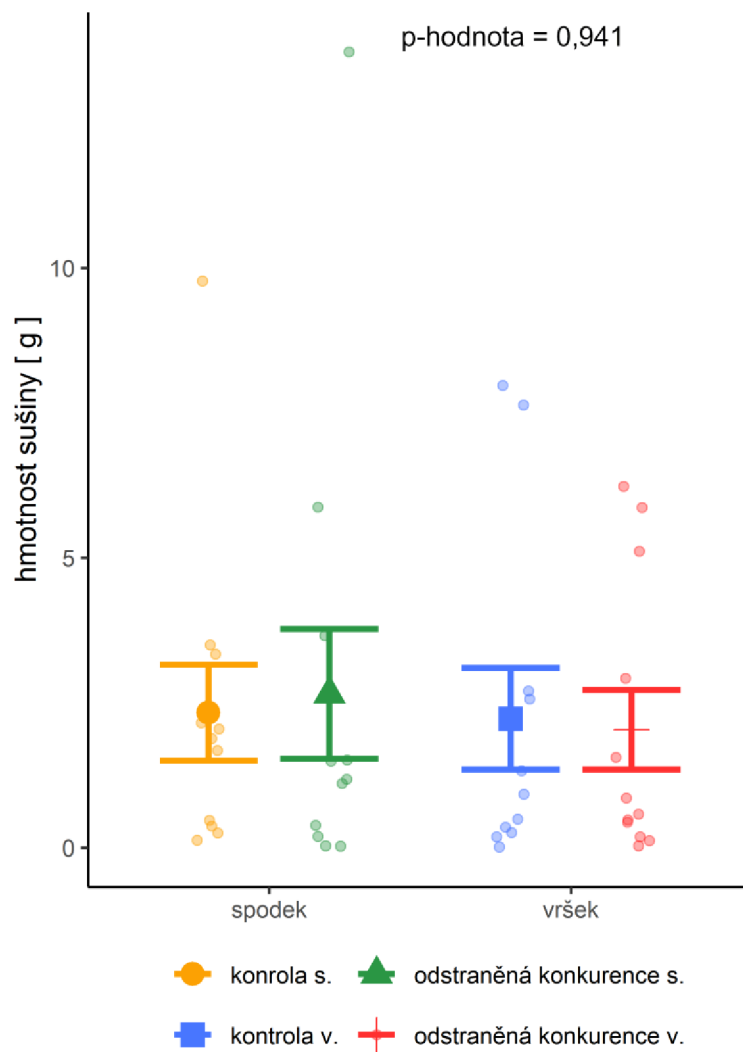
Obr. 10. Korelace mezi a) výškou bultů a vlhkostí b) hmotností sušené biomasy a počtem ramet c) hmotností sušené biomasy a délkou nejdelší ramety d) SLA a stomatální konduktancí e) LDMC a stomatální konduktancí f) SLA a LDMC g) stomatální konduktancí a vlhkostí h) SLA a vlhkostí ch) LDMC a vlhkostí.



Obr. 11. Hodnoty SLA na spodku a vršku bultů pro *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*.



Obr. 12. Hodnoty LDMC na spodku a vršku bultů pro *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*.



Obr. 13. Graf hmotnosti sušiny biomasy při zakončení experimentu. Každý bod reprezentuje jedno měření. Chybové úsečky značí střední hodnotu \pm standartní chybu.