

Česká zemědělská univerzita

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Přispívá vodní stres a mezidruhová konkurence  
k funkční konvergenci nebo divergenci  
vlastností mokřadních rostlin?**

Diplomová práce

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša Ph.D.

Autor: Bc. Radka Múnichová

2017

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Radka Můnichová

Aplikovaná ekologie

### Název práce

Přispívá vodní stres a mezidruhová konkurence k funkční konvergenci nebo divergenci vlastností mokřadních rostlin?

### Název anglicky

Does water stress and interspecific competition contribute to the functional divergence or convergence of wetland plant species?

---

### Cíle práce

Zjistit, jakým způsobem ovlivňuje vodní stres (tj. různá hladina vody), mezidruhová konkurence a jejich interakce funkční vlastnosti rostlin.

### Metodika

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

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

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

---

Doporučené zdroje informací

- Hough-Snee, N., Nackley, L. L., Kim, S. H., & Ewing, K. (2015). Does plant performance under stress explain divergent life history strategies? The effects of flooding and nutrient stress on two wetland sedges. *Aquatic Botany*, 120, 151-159.
- 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.
- Lortie, C. J., & Callaway, R. M. (2006). Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1), 7-16.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.
- Mason, N. W., Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794-806.

---

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

---

Elektronicky schváleno dne 15. 3. 2017

Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

---

Elektronicky schváleno dne 17. 3. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 03. 04. 2017

## **Prohlášení**

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

V Praze dne 10. 4. 2017

.....

Radka Múnichová

## **Poděkování**

Především chci poděkovat Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za cenné rady, připomínky ke zpracování a za pomoc při zpracování dat. Dále chci poděkovat Josefu Hulíkovi, Aleně Drašnarové, Janě Doudové, Karlu Boublíkovi a všem co se podíleli na pracích na experimentální zahradě a na sběru dat. A nakonec chci poděkovat rodině a přátelům za podporu a trpělivost při zpracování diplomové práce.

## **Abstrakt**

Práce je založena na experimentu trvajícím pět let. V 52 plastových nádobách byly pěstovány čtyři druhy mokřadních rostlin. Jednalo se o dva druhy trav (*Calamagrostis canescens* a *Deschampsia cespitosa*) a dva druhy ostřic (*Carex elata* a *Carex elongata*). Byly nastaveny tři typy vodního režimu: vysoká, nízká a kolísavá hladina vody, kdy se po roce střídala vysoká a nízká hladina vody. Rok před první sběrem byl vystříhán nejsilnější kompetitor *Carex elata*. Pro hodnocení vlivu vodního režimu (vodního stresu) a odstranění dominanty (konkurence) na funkční vlastnosti druhů a společenstva byly vybrány dva ukazatele: specifická listová plocha (SLA) a obsah sušiny v listech (LDMC). SLA je indikátor strategií využívání zdrojů, konkurenceschopnosti o světlo a účinnosti fotosyntézy. Druhy s vysokým SLA jsou obvykle lepší konkurenti o světlo, ale hůře snášejí vodní stres. LDMC odráží investice rostliny do trvalých listových struktur, a tudíž do retence živin. Tato studie prokázala vliv vodního režimu na LDMC. Výrazný vliv byl pozorován u druhu *Deschampsia cespitosa*, která měla vyšší průměrné hodnoty LDMC v suchém vodním režimu, což naznačuje zvýšené investice do trvalých listových struktur. A vliv odstranění dominanty na SLA, kdy v nádobách bez odstranění dominanty byly průměrné hodnoty SLA vyšší. Zvýšená SLA naznačuje zvýšenou intenzitu kompetice o světlo. Předkládaná práce potvrdila indikační potenciál specifické listové plochy a obsahu sušiny v listech pro detekci různých typů stresu v podmínkách mokřadních společenstev.

### **Klíčová slova:**

*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa*, koexistence rostlin, konkurence, LDMC, obsah sušiny v listech, SLA, specifická listová plocha, vodní stres

## **Abstract**

This diploma thesis is based on the experiment which took 5 years. In 52 plastic containers were planted four species wetland plants; two species of grasses (*Calamagrostis canescens* and *Deschampsia cespitosa*) and two species of sedges (*Carex elata* and *Carex elongata*). Three types of water regime were set up with: high, low and fluctuating water level, where the high and low level of water took turns after one year. One year before the data collection the strongest competitor *Carex elata* was cut out. For the evaluation of the role of water level (environmental stress) and removal of the dominant (competition) we selected two functional trait indicators: specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). SLA is an indicator of resource strategies, competitiveness and efficiency of light photosynthesis. Species with high SLA are usually better competitors for light, but tolerate harder the environmental stress. LDMC reflects a plant's investment in persistent leaf structures and therefore in nutrient retention. A significant effect of water regime on LDMC was observed in the species *Deschampsia cespitosa* that had higher average values of LDMC in dry water regime, which is indicating higher investment into persistent leaf structures. And the effect of the dominant removal on SLA, where the values of SLA in the containers without removed dominant were higher. Increased SLA implies increased intensity of competition for light. My diploma thesis supported that specific leaf area and leafdry matter content are important functional indicators different types of stress conditions in wetland communities.

### **Keywords:**

*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, coexistence of plants, competition, *Deschampsia cespitosa*, LDMC, leaf dry matter content, SLA, specific leaf area, water stress

## Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle diplomové práce .....	16
3. Metodika .....	17
3.1 Charakteristika druhů .....	17
3.1.1 <i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth. – třtina šedavá.....	17
3.1.2 <i>Carex elata</i> All. – ostřice vyvýšená .....	17
3.1.3 <i>Carex elongata</i> L. – ostřice prodloužená .....	18
3.1.4 <i>Deschampsia cespitosa</i> L. – metlice trsnatá .....	19
3.2 Popis experimentu .....	20
3.3 Statistické analýzy .....	23
4. Výsledky .....	24
4.1 Obsah sušiny v listech .....	24
4.2 Specifická listová plocha.....	24
4.3 Srovnání reakcí druhů na simulované režimy .....	25
5. Diskuze.....	27
5.1 Vodní režim.....	27
5.2 Odstranění dominanty .....	28
6. Závěr .....	30
7. Seznam použité literatury.....	31



## 1. Úvod

Ve sladkovodních mokřadech, jsou záplavy základním faktorem ovlivňujícím růst rostlin (Luo et al. 2010). Mokřadní cévnaté rostliny si tak vyvinuly funkční strategie potřebné k získávání zdrojů nezbytných k přežití, růstu a reprodukci (Hough-Snee et al. 2015). Mokřadní společenstva rostlin jsou složena z druhů s mnohými morfologickými a fyziologickými adaptacemi, které umožňují růst v zaplaveném prostředí (Hough-Snee et al. 2015). Hladina vody je důležitým faktorem, který ovlivňuje také vztahy mezi druhy (Luo et al. 2010). Některé na povodně tolerantní mokřadní druhy mohou zmírnit anoxii půdy v zaplaveném prostředí uvolněním kyslíku do půdy, což umožňuje sousedícím druhům snadnější přežívání (Luo et al. 2010). Na zaplavení citlivé druhy tak mohou růst i při vysokých vodních stavech (Luo et al. 2010).

Podmínky prostředí často silně ovlivňují mezidruhovú interakce, které formují strukturu a funkce rostlinných společenstev (Wheeler et al. 2015). Interakce mezi rostlinami mohou být negativní (kompetice), nebo pozitivní (facilitace; Brooker et al. 2008). Facilitace může být definována jako jakákoli přímá nebo nepřímá interakce mezi organismy, která stimuluje růst nebo reprodukci jednoho či více organismů bez negativních účinků pro rostlinu samotnou (Luo et al. 2010). Kompetice zahrnuje boj o prostředky (například světlo, vodu a živiny) a je nejintenzivnější v rámci nejvíce limitujícího zdroje (Luo et al. 2010). Silný abiotický stres může omezit schopnost rostlin nabývat zdroje, proto intenzita kompetice obvykle klesá se zvyšujícím se abiotickým stresem (Bertness et Callaway 1994). Příznivé vodní podmínky vedou ke zvýšení produktivity a posunu z kompetice o živiny do kompetice o světlo (Klimkowska et al. 2010). To může mít za následek vyloučení nejméně konkurenceschopných druhů (Klimkowska et al. 2010).

Relativní význam kompetice a facilitace může záviset na intenzitě abiotického stresu (Luo et al. 2010). Vztah mezi stresem a rostlinnými interakcemi byl koncepčně formalizován ve stress-gradient hypotézu (dále jen SGH), která předpokládá, že konkurence mezi organismy má větší význam pro strukturu společenstva prostředí s nízkou úrovní stresu (Malanson 2015; Lortie et Callaway 2006). Naopak, význam facilitace mezi organismy roste se zvyšující se úrovní stresu

(Bertness et Callaway 1994; Malanson 2015). Tato hypotéza naznačuje, že ve společenstvech rostoucích za podmínek vysokého abiotického stresu je konkurence méně intenzivní a převažující interakcí mezi rostlinami se stává facilitace (Batriu et al. 2015; Wheeler et al. 2015). Podle SGH se četnost facilitačních a konkurenčních interakcí bude lišit podél gradientu abiotického stresu, přičemž facilitace je běžnější v podmínkách vysokého abiotického stresu (Lortie et Callaway 2006; Maestre et al. 2009; Batriu et al. 2015; Malanson et Resler 2015). Vysoká kompetice vede ke zvýšení funkční znakové divergence (Hedberg et al. 2014). Hedberg et al. (2014) ukázali vliv výškového gradientu, který je silným omezujícím faktorem. Při nízkých nadmořských výškách zaznamenali vysokou dominanci několika druhů, naopak při vysokých nadmořských výškách byly druhy omezeny svou životní nikou (Hedberg et al. 2014). Stres je pro jednotlivé druhy relativní podle společenství, ve kterém žijí (Liancourt 2005). Druhy, které jsou blízko svému optimu, prosperují lépe než druhy, které jsou mimo svou životní niku (Liancourt 2005). Druhy s nejmenší tolerancí vůči abiotickým podmínkám prostředí bývají nejvíce favcilitovány (Liancourt 2005). SGH předpovídá obecné trendy v interakcích druhů za stresových podmínek (Batriu et al. 2015). Výjimky se mohou objevit tam, kde je gradient stresu mimo realizovanou niku druhu, nebo kde se nalézají vícenásobné spolu se vyskytující stresové gradienty (Batriu et al. 2015). Pokud je stres dost vysoký, nemusí dokonce intenzivní facilitace stačit k tomu, aby rostliny, které špatně tolerují stres, přežili a rostli (Maestre et al. 2009).

Liancourt (2005) zjistil, že zvýšení dostupnosti vody vyvolalo silný nárůst konkurence. Síla vnitrodruhové a mezidruhové kompetice stoupá a síla facilitace se snižuje s rostoucí vodní hladinou (Luo et al. 2010). Facilitace může zvýšit kolonizaci vodních rostlin sladkovodních ekosystémů ohrožených eutrofizací, je klíčovým procesem ovlivňujícím strukturu společenstev a funkcí ekosystému (Hao et al. 2013) a může zvýšit rozmanitost tím, že udržuje větší populační zdroje (Malanson 2015). Výsledky Luo et al. (2010) podporují predikce SGH, že interakce mezi rostlinami přecházejí od kompetice k facilitaci podél rostoucího gradientu stresu vodní hladiny. Ve sladkovodních mokřadech, může být facilitace pro strukturování společenství stejně důležitá jako kompetice (Luo et al. 2010). Naopak, kompetice může být důležitější v nízko stresovém prostředí, pokud sousedé vyčerpají omezující prostředky (Bertness a Callaway 1994). Maestre et Cortina (2004) pozorovali

přechod od kompetice k facilitaci a zpět do kompetice podél gradientu snižujících dešťových srážek v polosuchých stepních ekosystémech.

Pro hodnocení vlivu vodního režimu a mezidruhové konkurence byly vybrány dvě listové vlastnosti: specifická listová plocha (specific leaf area – SLA), což je plocha listu dělená vahou listu za sucha a obsah sušiny v listech (leaf dry matter content – LDMC) váha za sucha dělená vahou hydratovaného listu. Specifická listová plocha (dále jen SLA) bývá aplikována jako indikátor strategií využívání zdrojů (Westoby 1998; Wilson et al. 1999; Güsewell 2005b), konkurenceschopnosti o světlo (Westoby 1998; Wilson et al. 1999; Garnier et al. 2001; Güsewell 2005b; Kotowski et al. 2013; Suter et Edwards 2013) investic do fotosyntézy (Reich et al. 1997; Westoby 1998; Wilson et al. 1999; Suter et Edwards 2013), relativního tempa růstu (Reich et al. 1997; Wright et Westoby 2001), tolerance stínu (Janse-ten Klooster et al. 2007), tolerance k zaplavení (Cousins et Lindborg 2004; Hedberg et al. 2014), tolerance k anoxii (Mommer et al. 2006) a využívání přírodních zdrojů (Westoby 1998; Poorter et De Jong 1999; Wilson et al. 1999; Garnier et al. 2001). Obsah sušiny v listech (dále jen LDMC) odráží investice rostliny do trvalých listových struktur, a tudíž do retence živin (Wright et Cannon 2001), také odráží tempo růstu rostlin, asimilace uhlíku a lépe než SLA předpovídá umístění na ekologické ose zachycování, využívání a dostupnosti zdrojů (Wilson et al. 1999; Ali et al. 2016). Wilson et al. (1999) ukázal, že životnost listů úzce souvisí s LDMC a navíc, že mezidruhové žebříčky LDMC jsou pravděpodobně ovlivněny množstvím živin nebo kompeticí. Rozdíly ve vlastnostech listů mezi druhy mohou indikovat odlišnosti mezi ekologickými strategiemi rostlinných druhů, odlišnými podmínkami stanovišť nebo různými významy biologických interakcí celých společenstev (Reich et al. 1997).

Westoby (1998) naznačuje, že hodnoty SLA mohou velmi dobře vysvětlovat význam osy CS, která závisí na dlouhověkosti listu a znamená dobu zadržení živin (Wilson et al. 1999). Druhy s vysokou SLA mohou mají strategii spojenou s rychlým zakládáním nových listů během raného života, také pružněji reagují na prostorové zachytávání světla a půdních zdrojů (Westoby 1998), mají vyšší metabolickou aktivitu a jsou to často druhy, které jsou konkurenceschopné nebo ruderalní a jen vzácně stres tolerantní (Hedberg et al. 2014). Převládá názor, že SLA odráží očekávaný výnos z dřívě pořízených zdrojů, a že listy s vysokou SLA jsou

produktivní, ale nutně také krátkodobé a zranitelné na herbivorii (Wilson et al. 1999). Druhy s nízkou SLA lépe odolávají útokům býložravců a patogenů (Janse-ten Klooster et al. 2007). Existuje přímý vztah mezi SLA druhu a produktivitou biotopu, v němž se tyto druhy běžně vyskytují (Poorter et De Jong 1999). Druhy z vysoce produktivního stanoviště obvykle mají vyšší SLA než ty z míst s nízkou produktivitou (Poorter et De Jong 1999; Hedberg et al. 2014). Poorter et De Jong (1999) také ukázali velký rozdíl ve SLA mezi druhy ze stanovišť na živiny chudých a bohatých. SLA pozitivně koreluje s produktivitou ekosystému (Reich et al. 1997), produktivitou listů a dosaženou roční produkcí (Reich et al. 1997; Poorter et De Jong 1999). SLA a další listové vlastnosti jsou tedy důležité faktory, které indikují regulaci rostlinné produktivity, fotosyntézy a růstu (Reich et al. 1997).

SLA také vyjadřuje, jak velkou listovou plochu rostlina vystavuje na jednotku hmotnosti, a proto udává index zachycení světla (Garnier et al. 2001) a kapacitu fotosyntézy (Reich et al. 1997). Reich et al. (1997) ukázali, že SLA v šesti biomech úzce koreluje s hodnotou kapacity fotosyntézy a obsahem listového dusíku a negativně s listovou životností. Druhy s vysokou SLA a kapacitou fotosyntézy a krátkou životností listů mají relativně vysoké tempo růstu (Reich et al. 1997). Druhy s vysokou SLA jsou obvykle lepší konkurenti o světlo, zatímco špatně tolerují stres (Westoby 1998). Zvýšená SLA může naznačovat zvýšenou intenzitu kompetice o světlo (Kotowski et al. 2013). Druhy s vysokou SLA upřednostňují růst na místech s vysokou intenzitou světla v důsledku toho s vyšším zachycováním světla a efektivnějším ziskem uhlíku (Janse-ten Klooster et al. 2007). Naproti tomu Wright et Westoby (2001) zjistili, že rostliny trav pěstované na vysokém osvětlení mají obvykle nižší SLA než ty, které se pěstují při nižším osvětlení (totéž zjistila i Güsewell 2005b). Janse-ten Klooster et al. (2007) v nizozemských lesích, ale také zjistili, že druhy s vyšší SLA lépe tolerují zastínění než druhy s nižší SLA. Na produktivnějších půdách prokázali dominanci stínu tolerantních druhů s vysokou SLA a na chudších půdách dominanci nenáročných druhů s nízkou SLA (Janse-ten Klooster et al. 2007). Druhy lépe tolerující zastínění těží z investování do listové plochy při nízkých nákladech (druhy s vysokou SLA) spíše než z investování do trvalých listů (obvykle druhy s nízkou SLA; Janse-ten Klooster et al. 2007). Poorter et De Jong (1999) porovnávali rozdíly ve SLA v přirozeném prostředí a v uměle vytvořených experimentech a zjistili, že SLA v přirozeném prostředí byla obecně

nižší než v experimentech, ale pořadí u všech druhů zůstalo stejné. Nižší SLA v přirozeném prostředí mohla být podle Poorter et De Jong (1999) způsobena nižším přístupem světla a větší intenzitou pohybu listů, způsobenou větrem. U druhu s nízkou SLA může být světlo zachycené po celou dobu životnosti přinejmenším stejně velké, jako u druhu s vysokou SLA, který zachytává světlo účinněji (Westoby 1998). Druhy s nízkou SLA a s dlouhou životností listů mohou akumulovat větší množství listů a tímto způsobem zachytit velké množství světla (Westoby 1998).

Obecně platí, že druhy s vysokou SLA jsou charakterizovány vysokými koncentracemi dusíku; vysokou mírou vázání CO<sub>2</sub> a dusíku na jednotku hmotnosti listu a kořenu, a vysokou mírou fotosyntézy na jednotku listového dusíku (Poorter et De Jong 1999). Tyto druhy jsou zaměřeny na vysokou míru získávání prostředků (Poorter et De Jong 1999). Avšak Wright et Westoby (2001) zaznamenali, že druhy s vysokou SLA ukládají ve skutečnosti méně dusíku na listovou plochu, než druhy s nízkou SLA. Druhy s nízkou SLA dosahují větší životnosti listů (Reich et al. 1997), prostřednictvím zvláštní konstrukční pevnosti a někdy i přes přidělení taninů, fenolů nebo jiných obranných látek (Westoby 1998). Dlouhá průměrná doba zdržení živin umožněná listovou dlouhověkostí umožňuje postupně větší podíl dusíku, který může být izolován listy s nízkou hodnotou SLA (Westoby 1998). Listy s nízkou SLA fungují lépe v prostředí chudém na zdroje, kde má zadržování zachycených zdrojů vyšší prioritu (Poorter et De Jong 1999; Wilson et al. 1999).

Vyšší obsah vody v listech a menší tloušťka listu může přispívat k vyšší SLA (Westoby 1998). Je známo, že druhy s vysokou SLA jsou mnohem citlivější na záplavy (Kotowski et al. 2013; Hedberg et al. 2014) a anoxii (Mommer et al. 2006; Kotowski et al. 2013) než druhy s nízkou SLA. V případě Cousins et Lindborg (2004) byly hodnoty SLA vyšší u středně vlhkých stanovišť než v suchých stanovištích. Mommer et al. (2006) také zaznamenali vyšší SLA a delší životnost listů rostlin na vlhčích stanovištích. Pozitivní korelace mezi SLA a listovou dlouhověkostí byla pozorována pod vodou, což naznačuje, že tenčí listy mohou mít zvýšený potenciál pro výměnu plynů, což má za následek zvýšenou dlouhověkost listu a přežití rostlin (Mommer et al. 2006). Místo původu také hrálo významnou roli v reakci na záplavy, což naznačuje, že druhy pocházející z často zaplavených lokalit mají výrazně vyšší odezvu v hodnotách SLA ve srovnání s druhy pocházejícími ze suchých stanovišť (Mommer et al. 2006). Mommer et al. (2006) pozorovali negativní

vztah mezi SLA a obsahem chlorofylu na jednotku listové plochy, které lze snadno vysvětlit, protože rostliny s nižší SLA mají obecně tlustší listy, a proto mají vyšší obsah dusíku a chlorofylu na jednotku listové plochy (Mommer et al. 2006). Mommer et al. (2006) popsali pozitivní vztah mezi SLA a listovou životností, což je v rozporu s předchozími studiemi, že tyto vlastnosti mají negativní vztah, založený na pozorování druhů rostlin v nejrůznějších stanovištích (Westoby 1998; Poorter et De Jong 1999). Zřejmě tyto závěry neplatí, pokud jsou rostliny vystaveny anoxickým stresujícím podmínkám (Mommer et al. 2004).

Nicméně, měření SLA není bez problémů. Praktickým problémem je, jak se vypořádat s rostlinami s vertikálními listy, rostlinami, které žádné listy nemají, nebo sukulenty (Wilson et al. 1999). Chyby v hodnotách SLA mohou také vyplývat z chyb při měření listové plochy (Wilson et al. 1999) nebo neúplné rehydratace listových tkání před měřením, a to zejména při vysokých hodnotách SLA (Garnier et al. 2001). Další problém vyplývá ze skutečnosti, že SLA se může měnit v důsledku změny tloušťky listu, složení listu, nebo obojího (Wilson et al. 1999). V hodnotách SLA se mohou vyskytovat i rozdíly způsobené genetickou variabilitou, tj. rostliny z různých populací stejného druhu pěstované za stejných podmínek mohou vykazovat velké rozdíly ve SLA (Wilson et al. 1999).

Druhy s nízkou SLA, mají obecně vysoké hodnoty LDMC; vysoké koncentrace buněčných stěn a sekundárních sloučenin; a větší listovou a kořenovou dlouhověkost (Poorter et De Jong 1999). Tyto druhy se zdají být zaměřeny na zachování získaných zdrojů (Poorter et De Jong 1999). SLA je více ovlivněna tloušťkou listu než LDMC (Wilson et al. 1999). Zdá se, že SLA se vztahuje buď k tloušťce listu, nebo k LDMC, ale obvykle ne k oběma, to znamená, že neexistuje tendence evolučních změn tloušťky listů, které jsou spojeny se změnami v LDMC (Wilson et al. 1999). SLA je silněji závislá na LDMC než na tloušťce listů (Wilson et al. 1999). Princip pro využití LDMC je, že obsah listové vody je vázán na obsah bílkovin v listech, toto zdůvodnění se však nemusí vztahovat na sukulenty (Wilson et al. 1999). LDMC a SLA závisí především na rostlinném druhu a světle, a částečně na celkové dodávce živin (Güsewell 2005b). LDMC a SLA byly více ovlivněny intenzitou světla, než množstvím živin (Güsewell 2005b). Vlastnosti listů bylinných druhů jsou rozdílnější než vlastnosti listů dřevin a průměrně se SLA mění více než LDMC (Garnier et al. 2001). Garnier et al. (2001) zjistili, že meziroční změny

vlastností listů jsou malé a jsou pravděpodobně způsobovány dostupností vody (srážky). Druhy vyskytující se v prostředích s vysokou dostupností vody mají vyšší SLA a nižší LDMC (Garnier et al. 2001). Negativní korelace se obvykle nachází mezi LDMC a čistou mírou fotosyntézy (Garnier et al. 2001). Souvislost LDMC s mírou fotosyntézy je méně přímočará než se SLA, ale existuje vzhledem k množství tkáně mezofylu v listu, kde probíhá fixace CO<sub>2</sub> – je vyšší v listech s nízkým LDMC (Garnier et al. 2001). Na úrovni celé rostliny se SLA a LDMC podílí na základním rozhodnutí mezi rychlou výrobou biomasy a účinným zachováním živin (Garnier et al. 2001). Je pravděpodobné, že tyto vztahy jsou důsledkem růstových strategií rychle rostoucích druhů s vysokým obratem biomasy a rychlým získáváním živin (vysoká SLA a nízký LDMC) vs. pomalu rostoucích druhů rostlin s trvalými listovými strukturami a efektivní ochranou živin (nízká SLA a vysoký LDMC; Reich et al. 1997; Garnier et al. 2001; Suter et Edwards 2013). Dle výzkumu Wilsona et al. (1999) se zdá, že strategie využívání zdrojů je nejlépe předpovídána kombinací LDMC a SLA.

## 2. Cíle diplomové práce

Hlavním cílem této diplomové práce bylo zjistit, jakým způsobem ovlivňuje vodní stres (tj. různá hladina vody), mezidruhovú konkurenci a jejich interakce funkční vlastnosti čtyř druhů rostlin mokřadních olšin (*Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa*). Klíčové bylo zjistit, jestli se funkční vlastnosti rostlin mění v závislosti na vodním režimu, mezidruhovú konkurenci nebo na jejich interakci. Byly testovány následující předpoklady:

- 1) Silně stresové podmínky (představované nízkou hladinou vody) způsobují snížení hodnot SLA a zvýšení hodnot LDMC. Naopak při vysoké hladině vody (mírné stresové podmínky) budou hodnoty SLA vyšší a LDMC nižší.
- 2) Vyšší konkurence způsobí zvýšení hodnot SLA a snížení hodnot LDMC.
- 3) Při odstranění nejsilnějšího kompetitora *C. elata* v nádobách s vysokou hladinou vody se funkční divergence sníží. Naopak v nádobách s nízkou hladinou vody se po odstranění *C. elata* zvýší konkurence mezi zbývajícími rostlinami, což povede ke zvýšení funkční divergence.

Dílčí cíle:

- na experimentální zahradě zaznamenat listové vlastnosti a odebrat listy
- na odebraných listech změřit plochy a váhy a vypočítat hodnoty SLA a LDMC
- získané údaje statisticky analyzovat
- vyhodnotit zda vodní stres a mezidruhovú konkurenci přispívají k funkční konvergenci nebo divergenci vlastností mokřadních rostlin



### 3. Metodika

#### 3.1 Charakteristika druhů

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

*Calamagrostis canescens* (viz Obr. 1) je sivozelená trsnatá dlouhověká tráva s kořenovými odnožemi, která dosahuje výšky mezi 60 a 120 cm (Soukupová 1994). Stébla mají 3-5 kolének (Kubát et al. 2002) a jsou na spodních uzlinách rozvětvené (Červenka et al. 1984), z paždí pohev listů vyrůstají tenčí boční stébla (Kubát et al. 2002). Listy jsou za sucha svinuté, laty jsou zpravidla kratší než 15 cm (Kubát et al. 2002), větvičky laty jsou křivolaké (Červenka et al. 1984). *C. canescens* je hojným druhem mokřadních olšin a jejich okrajů (Červenka et al. 1984), slatinných a rašelinných luk (Kubát et al. 2002). Je charakteristickým



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

druhem lesních společenstev, která patří do třídy *Alnetea glutinosae*, roste i na rozsáhlých podmáčených loukách, v mokřadech a okolo vodních ploch, nicméně byl také pozorován na okraji odvodňovacích příkopů, a na okrajích smíšených lesů (Paszko et Nobis 2010). Vyskytuje se od západní Evropy a až po pohoří Altaj, od nížin až po alpský stupeň, kde se vyskytuje například ve Skandinávii a v Alpách (Nygren 1946). Na severu se vyskytuje ve Švédsku a Norsku, kde přežil zalednění v oblasti podél norského pobřeží (Nygren 1946).

##### 3.1.2 *Carex elata* All. – ostřice vyvýšená

*Carex elata* (viz Obr. 2) vytváří nápadné husté trsy, díky kterým se rostlina drží nad vodní hladinou (Jůzlová 2006), dosahuje výšky 40 až 120 cm, dolní pochvy listů má světle slámově hnědé a za sucha se nápadně lesknou, listy jsou sivozelené

(Kubát et al. 2002). *C. elata* může být dominantní v širokém rozsahu mokřadních podmínek (Suter et al. 2010). Má hluboký kořenový systém a listy a výhonky vytváří na začátku sezóny (Suter et al. 2010), jde o silně konkurenční druh, obzvláště pokud jde o světlo (Suter 2009). Pokud roste pod kompetičním tlakem, vytváří z počátku větší množství výběžků a biomasy podobně jako při nízké úrovni živin a snížené dostupnosti vody (Suter 2009). Rostliny *C. elata* jsou schopny udržovat vysokou alokaci biomasy ke kořenům i při zastínění, to jim umožňuje konkurovat o světlo a živiny ve stejnou dobu (Edelkraut et Güsewell



**Obr. 2:** Vývojový cyklus *Carex elata*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012

2006). Tento druh vytváří bohatou semennou banku (Schütz 2000; Douda et al. 2016). Semena jsou životaschopná po dobu 15 až 20 let a úspěšnost jejich klíčení neovlivňují světelné podmínky (Schütz 2000). *C. elata* dobře snáší nedostatek dusíku (Güsewell 2005a). Běžně se vyskytuje v mezotrofních močálech, vlhkých travních porostech ve střední Evropě (Güsewell 2005a), na březích rybníků, ve slatinných mokřadech a v olšinách (Kubát et al. 2002). Bornette et al. (1998) dokázali, že rostlinám *Carex elata* se příliš nedaří při kolísání vodní hladiny. Celkový areál druhu pokrývá převážnou část Evropy s výjimkou nejsevernějších oblastí, dále se vyskytuje roztroušeně ve střední a východní Asii (Hanzl 2009).

### 3.1.3 *Carex elongata* L. – ostřice prodloužená

*Carex elongata* (viz Obr. 3) tvoří světle zelené, pevné trsy, trojhranná stébla jsou 30 až 70 cm vysoká (Kubát et al. 2002) a jsou drsná na dotek v důsledku nahoru směřujících zoubků (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). Listy má 2–5 mm široké, zakončené vlasovitou špičkou (Kubát et al. 2002). *C. elongata* má krátké oddenky, proto zakládání nových populací do značné míry závisí na tvorbě, šíření a klíčení životaschopných semen (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). *C. elongata* má vysokou klíčovost semen (Douda et al. 2016), která je ovlivněna podmínkami okolního prostředí (Schütz et Rave 2003) a životaschopnost je mnohem menší v suchém

prostředí (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). Množství semen *C. elongata* v semenné bance není ovlivněno zastíněním rostlin (Leck et Schütz 2005), ale vzrůstání sazenic po vyklíčení je výrazně omezeno silným zastíněním (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). *C. elongata* je velmi špatný konkurent, rostliny často rostou jako epifyty na padlém mrtvém dřevě, které udržuje rostlinu nad úrovní hladiny při povodních po většinu roku, přesto mají kořeny přístup k vlhkosti po celý rok (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). *C. elongata* je charakteristická rostlina mokřadních olšin (Douda 2008), dále obývá slatinné olšiny, břehy rybníků, mokré louky (Kubát et al. 2002) a je spjata s vlhkými půdami v mokřích lesích, s okraji pomalu tekoucích příkopů, nížinných rybníků a močálů (Stroh et Spencer-Vellacott 2015). *C. elongata* je rozšířena v mírných a boreálních oblastech Evropy, severní okraj areálu zasahuje do subarktické zóny Norska a rozprostírá se na jih do střední Francie, severního Španělska a Itálie, a na východ ke Kavkazu (Stroh et Spencer-Vellacott 2015).

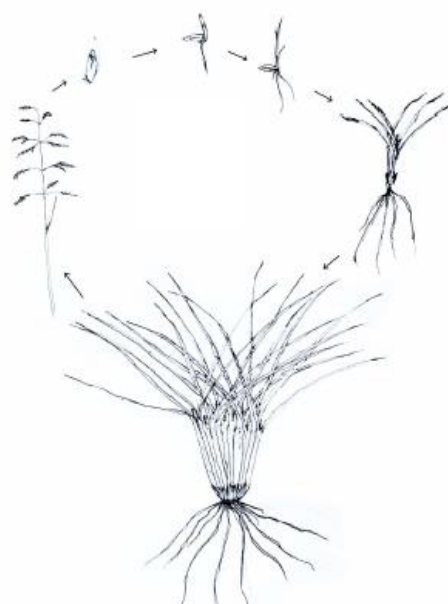


**Obr. 3:** Vývojový cyklus *Carex elongata*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šíftová 2012

### 3.1.4 *Deschampsia cespitosa* L. – metlice trsnatá

*Deschampsia cespitosa* (viz Obr. 4) je vytrvalá, sytě zelená, hustě trsnatá tráva, vysoká 30 až 150 cm (Randuška et al. 1983). Listy, pochvy a stébla jsou pod latou silně drsné, listy mají rovnoběžnou, výrazně brázdovitou žilnatinu (Červenka et al. 1984) a za sucha se svinují (Tříška 1979). Lata je dlouhá až 20 cm, její dolní větvičky jsou v přeslenech (Červenka et al. 1984). Vysoká odolnost vůči nepříznivým podmínkám prostředí umožňuje *D. cespitosa* kolonizovat pozemky, které jsou neobyvatelné jinými rostlinami (Nkongolo et al. 2001). *Deschampsia cespitosa* je charakteristická pro mokré půdy, protože je tolerantní ke špatnému provzdušňování (Rahman et Rutter 1980). Hlavní kořen *D. cespitosa* je nahrazen systémem adventivních kořenů, na kterých se mohou nacházet symbiotické bakterie rodu *Pseudomonas* sp., které fixují vzdušný dusík (Haahtela et al. 1981).

*Deschampsia cespitosa* je široce rozptýlena po celém světě, a to zejména na severní polokouli (Nkongolo et al. 2001), je dobrým ukazatelem vlhkých a mokřých půd, často zhutnělých a zpravidla alespoň středně bohatých (Mráz et Samek 1966, Randuška et al. 1983). Roste na vlhčích, slatinných a rašelinných loukách, na aluviálních mezofilních loukách, v okolí pramenišť, v lužních lesích (Randuška et al. 1983, Kubát et al. 2002) a v olšínách (Kubát et al. 2002). Jedná se o druh s velmi širokou ekologickou amplitudou (Červenka et al. 1984), je rozšířena po celé Evropě – v jižních oblastech se však vyskytuje jen ve vyšších polohách (Tříška 1979). Dále roste v západní a severní Asii, v Himalájích, v Etiopii, v Kamerunu, Tasmánii, v Severní Americe a na Novém Zélandu (Tříška 1979).



**Obr. 4:** Vývojový cyklus *Deschampsia cespitosa*, květenství vytváří až druhým rokem. převzato z: Šiftová 2012

### 3.2 Popis experimentu

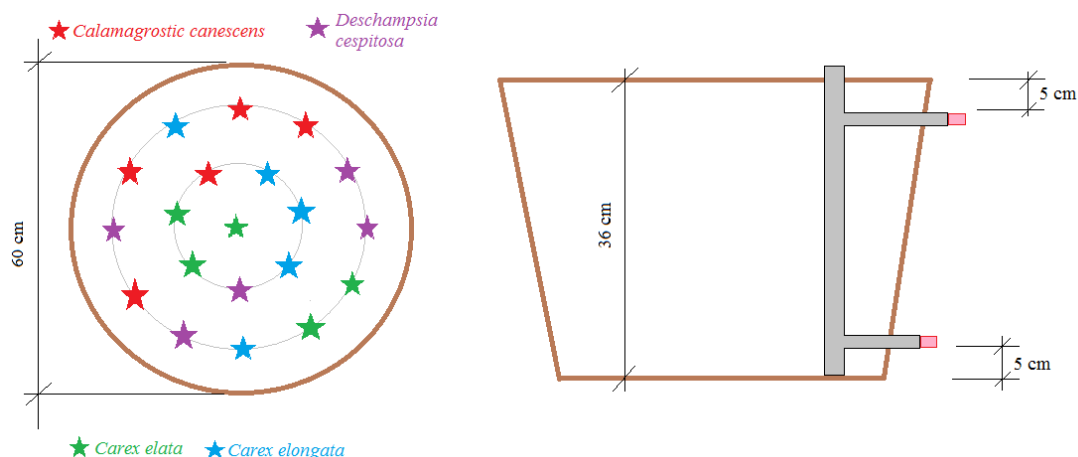
Semena čtyř zájmových druhů *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* byla sebrána v červnu a červenci 2010 z 3 až 6 populací v Třeboňské a Českobudějovické pánvi (Tab. 1), které se nachází v přibližně stejné klimatické oblasti jako experimentální zahrada (Šiftová 2012). Počet lokalit sběru semen závisel na populační hustotě jednotlivých druhů, v rámci populace byla semena odebírána z jedinců v minimální vzdálenosti 5 m od sebe. Od poloviny února byla semena stratifikována při teplotě 4°C v temném a vlhkém prostředí v Petriho miskách (Šiftová 2012). Z takto připravených semen byly od poloviny března v sadbovačích pěstovány asi 5 cm velké semenáčky (Šiftová 2012).

Druh	Lokalita populace	Počet jedinců	WGS GPS souřadnice
<i>D. cespitosa</i>	Nový Rybník	10	49.28°N, 14.61°E
<i>D. cespitosa</i>	Starý Rybník	10	49.29°N, 14.60°E
<i>D. cespitosa</i>	Vyhnanický Rybník	10	49.31°N, 14.59°E
<i>D. cespitosa</i>	Sudoměřice u Bechyně	3	49.29°N, 14.53°E
<i>C. canescens</i>	Nový Rybník	10	49.28°N, 14.61°E
<i>C. canescens</i>	Starý Rybník	10	49.29°N, 14.60°E
<i>C. canescens</i>	Vyhnanický Rybník	10	49.31°N, 14.59°E
<i>C. elongata</i>	Černiš	10	49.00°N, 14.43°E
<i>C. elongata</i>	Vitmanov2	10	49.01°N, 14.83°E
<i>C. elongata</i>	Vitmanov3	10	48.99°N, 14.85°E
<i>C. elata</i>	Černiš	17	49.00°N, 14.43°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov1	1	49.02°N, 14.83°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov2	4	49.01°N, 14.83°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov3	4	48.99°N, 14.85°E
<i>C. elata</i>	Vitmanov4	4	48.98°N, 14.87°E
<i>C. elata</i>	Starý hospodář	2	48.99°N, 14.88°E

**Tab. 1:** Seznam lokalit sběru semen.

Takto napěstované semenáčky byly koncem května 2011 přesazeny do 52 experimentálních nádob (objem 90 litrů, hloubka 36 cm a průměr 60 cm) naplněných směsí rašeliny a písku v poměru 2:1 (Šiftová 2012). Odumřelí jedinci byli do konce května nahrazováni, z důvodu minimalizace stresu způsobeného přesazováním (Šiftová 2012). Celkem bylo nasázeno 1040 jedinců, do každé nádoby bylo náhodně vysázeno po 5 jedincích od každého ze 4 druhů (viz Obr. 5, vlevo). Do každé experimentální nádoby byla umístěna drenážní trubka s dvěma vývody, 5 cm pod horním okrajem a 5 cm nad dnem nádoby, sloužící k regulaci vodní hladiny (viz Obr. 5, vpravo). Pro mokrý vodní režim byly oba vývody opatřeny zátkou, naopak pro suchý vodní režim byly oba vývody otevřené (Šiftová 2012). Nádoby byly umístěny na experimentální zahradu (viz Obr. 6), která se nachází v obci Černýšovice v osadě Hutě (Jihočeský kraj, Česká Republika; 49.31°N, 14.50°E), rozestup mezi nádobami byl 50 cm (Šiftová 2012). Pro dosažení světelných podmínek přibližně odpovídajícím podrostu mokřadní olšiny byla celá plocha experimentální zahrady zakryta stínící tkaninou s propustností světla 58% (Šiftová 2012). Experimentální nádoby byly v průběhu každé vegetační sezóny jednorázově přihnojovány stejným množstvím N-P hnojiva.





**Obr. 5:** Schéma experimentální nádoby; vlevo: schéma náhodného rozmístění rostlin v nádobě, minimální vzdálenost mezi jedinci byla 10 cm, vpravo: schéma drenážního systému.

Z důvodu uchycení co největšího množství byl první roce (2011) ponechán mokrý vodní režim (Šiftová 2012). V dalších letech byl simulován suchý (L), mokrý (H) a kolísavý (M) vodní režim, přičemž kolísavý je představován ročním střídáním suchého a mokrého vodního režimu (Šiftová 2012). V roce 2012 byly nádoby rozděleny na suchý (17 nádob), mokrý (18 nádob) a kolísavý vodní režim (17 nádob; Šiftová 2012). Kolísavý vodní režim byl v letech 2011, 2013 a 2015 mokrý a v letech 2012 a 2014 suchý.



**Obr. 6:** Náhled do experimentální zahrady; vlevo: vegetační období 2015, vpravo nahoře: detail experimentální nádoby, vpravo dole: po sklizni biomasy 2015.

Na každém vodním režimu byl v květnu 2013 v polovině nádob odstraněn dominantní druh *Carex elata*. Vystřihávání bylo provedeno za účelem zjištění vlivu dominantního druhu na prospívání jedinců ostatních druhů. Vystřihávání bylo prováděno každoročně, vznikla tak společenstva bez vlivu dominantního druhu (K) a společenstva s jedinci *C. elata* (N). Kombinací vodního režimu a odstraněním *C. elata* vzniklo 6 rozdílných režimů (HK, HN, LK, LN, MK a MN). Experiment byl designován jako plně randomizované blokové struktury s šesti treatmenty v každém bloku (tj. HK, HN, LK, LN, MK a MN).

V srpnu roku 2014 a 2015 byly z rostlin sbírány 2 listy. Listy se sbíraly do knih a po převozu do laboratoře byly rehydratovány a po osušení povrchu byly naskenovány pro změření plochy listu (v programu ImageJ; Schneider et al. 2012) poté byly zváženy (váha nasyceného listu), a poté se sušily po dobu 48 hodin při teplotě 60°C a znovu se vážily (suchá váha). Z takto získaných hodnot byly pro každý list vypočteny hodnoty SLA (plocha listu dělená vahou listu za sucha) a LDMC (váha za sucha dělená vahou nasyceného listu).

### 3.3 Statistické analýzy

Pro statistické zhodnocení dat byla použita hierarchická ANOVA a lineární smíšené modely (LME – linear mixed-effects models), které uvažují blokovou strukturu experimentu. Byl zjišťován vliv vodního režimu a kosení na SLA ( $\text{m}^2/\text{kg}$ ) a LDMC ( $\text{mg}/\text{g}$ ). Každý rok (2014 a 2015), kdy byla zjišťována SLA a LDMC byl testován zvlášť. Za účelem odstranění efektu jednotlivých nádob, ve kterých byly rostliny pěstovány (v každé nádobě vždy po pěti rostlinách každého druhu), byly použity průměrné hodnoty SLA a LDMC pro každou nádobu. Statistické analýzy byly provedeny ve statistickém programu R verze 3.3.3 (R Core Team 2017) a bylo využito knihovny nlme (Pinheiro et al. 2017). Pro grafické znázornění bylo využito knihovny ggplot2 (Wickham 2009). Za použití knihovny multcomp (Hothorn et al. 2008) bylo pomocí Tukey post-hoc testu zjištěno, které ze simulovaných režimů se od sebe liší.

## 4. Výsledky

### 4.1 Obsah sušiny v listech

Vodní režim (tj. mokrý, kolísavý a suchý) měl signifikantní vliv na LDMC v roce 2015 (viz Tab. 2). Vodní režim prokazatelně ovlivnil obsah sušiny u lineárních smíšených modelů ( $p = 0.0012$ ) a hierarchické analýzy variance ( $p = 0.00138$ ).

LDMC	2014		2015	
	lme	aov	lme	aov
Vodní režim	0.1406	0.1316	<b>0.0012 **</b>	<b>0.00138 **</b>
Odstranění dominanty	0.1062	0.1772	0.1021	0.14132
Vodní režim: odstranění dominanty	0.3695	0.2705	0.8788	0.81574

**Tab. 2:** Vliv vodního režimu, odstranění dominanty a interakce mezi nimi na úspěšnost druhů představovanou hodnotami LDMC (obsah sušiny v listech): lme – dosažené hladiny významnosti (\*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \* 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1) lineárních smíšených modelů, aov – dosažené hladiny významnosti hierarchické analýzy variance, číselné hodnoty představují p-value testované statistiky.

### 4.2 Specifická listová plocha

Odstranění dominantního druhu *Carex elata* mělo signifikantní vliv na hodnoty SLA v obou testovaných letech (viz Tab. 3). Odstranění dominanty mělo signifikantní vliv v roce 2014 u lineárních smíšených modelů ( $p = 0.0152$ ) a hierarchické analýzy variance ( $p = 0.0422$ ) a v roce 2015 u lineárních smíšených modelů ( $p = 0.001$ ) a hierarchické analýzy variance ( $p = 0.00107$ ).

SLA	2014		2015	
	lme	aov	lme	aov
Vodní režim	0.654	0.5159	0.2398	0.37283
Odstranění dominanty	<b>0.0152 .</b>	<b>0.0422 *</b>	<b>0.001 **</b>	<b>0.00107 **</b>
Vodní režim: odstranění dominanty	0.4155	0.4328	0.1745	0.1354

**Tab. 3:** Vliv vodního režimu, odstranění dominanty a interakce mezi nimi na úspěšnost druhů představovanou hodnotami SLA (specifická listová plocha): lme – dosažené hladiny významnosti (\*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \* 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1) lineárních smíšených modelů, aov – dosažené hladiny významnosti hierarchické analýzy variance, číselné hodnoty představují p-value testované statistiky.

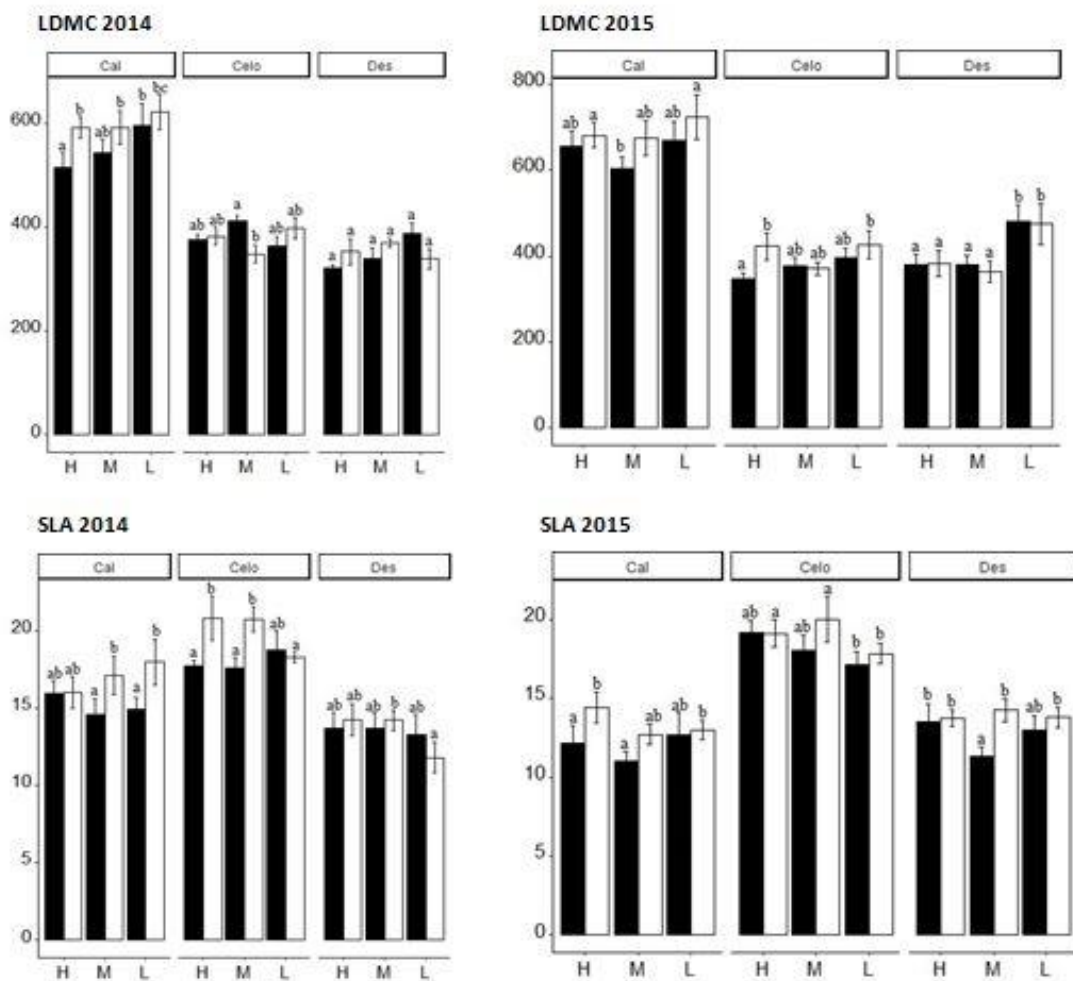


### 4.3 Srovnání reakcí druhů na simulované režimy

Všechny rozdíly jsou zobrazeny v Obr. 7. Nejvyšší hodnoty LDMC byly při suchém vodním režimu bez odstraněné dominanty. V roce 2014 byly hodnoty LDMC *Calamagrostis canescens* v kosených plochách významně vyšší ve vodním režimu s vysokou hladinou oproti vodnímu režimu s nízkou hladinou, zároveň byly vyšší bez odstraněné dominanty. Hodnoty SLA *C. canescens* v roce 2014 byly prokazatelně vyšší v nádobách bez odstranění dominanty na suchém a střídavém vodním režimu, v roce 2015 naopak v mokřém vodním režimu.

Na kolísavém vodním režimu byly hodnoty LDMC *Carex elongata* v roce 2014 na kosených plochách vyšší. V roce 2015 je pak LDMC vyšší v nekosených plochách na vodním režimu s vysokou hladinou vody. V nekosených nádobách byly hodnoty SLA *C. elongata* významně nižší při nízké hladině vody v roce 2014. V roce 2015 pak byly hodnoty SLA prokazatelně nižší při nízké hladině už jen oproti střídavému vodnímu režimu. V roce 2014 odstranění dominanty zvýšilo SLA na mokřém a střídavém vodním režimu, v roce 2015 je rozdíl jen u kolísavého vodního režimu.

*Deschampsia cespitosa* měla prokazatelně vyšší hodnoty LDMC ve vodním režimu s nízkou hladinou vody v roce 2015. Hodnoty SLA byly v roce 2014 na kolísavém režimu významně vyšší než v režimu s nízkou hladinou vody v nekosených nádobách a v roce 2015 byly hodnoty SLA na kolísavém vodním režimu významně nižší než u režimu s vysokou hladinou vody při odstranění dominanty. *D. cespitosa* měla prokazatelně vyšší hodnoty SLA bez odstraněné dominanty ve vodním režimu se střídavou hladinou vody v roce 2015.



**Obr. 7:** Vliv vodního režimu a odstranění dominanty *Carex elata* na listové vlastnosti (představované hodnotami LDMC a SLA) dalších koexistujících druhů *Calamagrostis canescens* (Cal), *Carex elongata* (Cel) a *Deschampsia cespitosa* (Des). Sloupce odpovídají průměrným hodnotám listových vlastností a chybové úsečky odpovídají standardním odchylkám průměru. Odlišná písmenka nad sloupci ukazují na signifikantní rozdíly hodnot mezi režimy (Tukeyho test  $P \leq 0.05$ ). H – vysoká hladina vody, M – kolísavý vodní režim, L – nízká hladina vody, černé sloupce – odstraněná dominanta, bílé sloupce – bez odstraněné dominanty.

## 5. Diskuze

SLA a LDMC indikují základní rozhodnutí rostliny mezi rychlou tvorbou biomasy a účinným zachováním živin při tvorbě podpůrných pletiv (Garnier et al. 2001). *Carex elongata* má nejvyšší průměrné hodnoty SLA a nízké hodnoty LDMC, naopak *Calamagrostis canescens* má nízké hodnoty SLA a nejvyšší hodnoty LDMC. Z toho podle různých autorů (Reich et al. 1997; Garnier et al. 2001; Suter et Edwards 2013) vyplívá, že *C. elongata* má ze zkoumaných druhů nejrychlejší schopnost získávání živin a nejvyšší obrat biomasy, naproti tomu *C. canescens* nejvíce investuje do trvalých listových struktur a efektivně zadržuje živiny. *Deschampsia cespitosa* má obě hodnoty (SLA i LDMC) v porovnání s ostatními zkoumanými druhy nízké. Odpovědi jednotlivých druhů jsou specifické a jsou zřejmě způsobeny odlišnými životními strategiemi.

### 5.1 Vodní režim

Vodní režim prokazatelně ovlivnil obsah sušiny u lineárních smíšených modelů ( $p = 0.0012$ ) a hierarchické analýzy variance ( $p = 0.00138$ ) v roce 2015. Rostliny vyskytující se v prostředí s vysokou dostupností vody mají vyšší SLA a nižší LDMC, než sušší místa (Garnier et al. 2001). Hodnoty LDMC v této diplomové práci byly prokazatelně ovlivněny vodním režimem (viz Obr. 7). Výrazný vliv byl pozorován u druhu *Deschampsia cespitosa*, která měla **vyšší průměrné hodnoty LDMC v suchém vodním režimu (L)**, což naznačuje zvýšené investice do trvalých listových struktur. To odpovídá zjištění Garnier et al. (2001), který ukazuje hypotézu, že LDMC bývá vyšší při nízké hladině vody. Podobně reagovala i *C. canescens*, statisticky významný rozdíl byl, ale jen u nádob s odstraněním jedinců druhu *C. elata* (K). Podle Wilson et al. (1999) jsou hodnoty LDMC ovlivněny množstvím živin (v experimentu není množství živin omezujícím faktorem) nebo kompeticí. V nádobách s výskytem *C. elata* je patrný trend (vyšší hodnoty LDMC na suchém vodním režimu), ale rozdíl není statisticky významný. **To vyvrací hypotézu, že je divergence (rozdíl) vyšší při odstranění dominanty v režimu s nízkou hladinou.** V režimu s dobrým přístupem vody (H) je schopnost *C. canescens* investovat do

struktur listu omezena kompetičním tlakem *C. elata* výrazněji, proto není rozdíl mezi mokrým a suchým režimem v režimu s výskytem *C. elata* statisticky průkazný, zatímco v režimu bez jedinců *C. elata* průkazný je.

Rostliny ze suchých a vlhkých stanovišť se liší v hodnotách LDMC, vliv to má i na SLA, ačkoli ne tak výrazný (Wilson et al. 1999). *Carex elongata* měla hodnoty SLA nižší při nízké hladině vody, což odpovídá zjištění většiny autorů (Garnier et al. 2001; Cousins et Lindborg 2004; Mommer et al. 2006) i **stanovené hypotéze, že hodnoty SLA jsou vyšší při lepší dostupnosti vody**. Ze získaných výsledků vyplývá, že jedinci *Deschampsia cespitosa* rostoucí na střídavém vodním režimu mají v roce 2014 (suchý režim) zvýšené hodnoty SLA pravděpodobně vlivem akumulace živin z předchozího roku (hodnoty SLA vyšší ve střídavém režimu proti suchému) a v roce 2015 (mokrý režim) jsou naopak sniženy předešlým suchým rokem (hodnoty SLA vyšší v mokřém režimu proti kolísavému). Tyto výsledky snad podporují tvrzení Wilson et al. (1999), že SLA odráží očekávaný výnos z dříve pořízených zdrojů.

## 5.2 Odstranění dominanty

Tato diplomová práce prokázala vliv odstranění dominanty *C. elata* na hodnoty SLA. V režimech bez odstranění *C. elata* byly hodnoty SLA vždy vyšší, než v režimech s odstraněnou dominantou. Zvýšenou SLA v tomto případě rostliny reagují na vyšší intenzitu kompetice o světlo (viz Kotowski et al. 2013) v nádobách s výskytem dominanty *C. elata*. Každý ze zkoumaných druhů reagoval na odstranění dominanty v jiném režimu. *C. elongata* je druhem s vysokými hodnotami SLA, v roce 2014 byl statisticky významný rozdíl kosení pozorován na mokřém a střídavém režimu, v roce 2015 už jen v režimu střídavém. *C. elongata* nevykazuje zvýšení SLA na suchém režimu, protože jako druh s vysokou SLA špatně toleruje stres způsobený nedostatkem vody (Westoby 1998). *C. canescens* je druhem s nízkými hodnotami SLA, proto lépe toleruje stres. V roce 2014 měla hodnoty SLA vyšší v nekosených nádobách v suchém a střídavém vodním režimu a v roce 2015 naopak v mokřém vodním režimu. Hodnoty SLA v roce 2014 jsou výrazně ovlivněny vynecháním malých rostlin, které by odebrání dvou listů pravděpodobně nepřežily.

Hodnoty SLA *D. cespitosa* v roce 2015 jsou při odstranění dominanty na střídavém vodním režimu (MK) výrazně nižší. **Vysoké hodnoty SLA při vysoké konkurenci (bez odstranění dominanty) potvrzují stanovenou hypotézu, že hodnoty SLA budou vyšší v prostředí pod vyšším konkurenčním tlakem.**

Stejně jako vodní režim způsobil rozdíly v hodnotách SLA, odstranění dominanty způsobilo rozdíly v hodnotách LDMC. Hodnoty LDMC *C. canescens* byly průkazně vyšší v nekosených nádobách v režimu s vysokou hladinou vody. Stejně při vysoké hladině v roce 2015 reaguje *C. elongata*. To jde proti stanovené hypotéze, že hodnoty LDMC budou v nekosených nádobách nižší. V roce 2014 však na kolísavém vodním režimu došlo k výraznému zvýšení LDMC v nádobách s odstraněnou dominantou a naopak ke snížení LDMC v nekosených nádobách, to hypotézu potvrzuje. **Hypotéza, že se hodnoty LDMC budou s vyšší konkurencí snižovat, se nepotvrdila při vysoké dostupnosti vody**, která umožňuje druhům lépe investovat do trvalých struktur listů a tím překonávat konkurenční tlak. U druhu *Calamagrostis canescens* sběr listů pouze z větších rostlin způsobil v roce 2014 výrazné rozdíly v hodnotách SLA i LDMC oproti hodnotám v roce 2015.

## 6. Závěr

Výsledky této práce byly získány na základě dat získaných v experimentální zahradě složené z porostů čtyř typických druhů bylinného patra mokřadní olšiny. Byly zjišťovány listové vlastnosti pěstovaných druhů *Calamagrostis canescens*, *Carex elata*, *Carex elongata* a *Deschampsia cespitosa*. Podle průměrných hodnot listových vlastností, obsahu sušiny v listech (LDMC) a specifických listových ploch (SLA), patří *C. elongata* k rychle rostoucím druhům s nejrychlejší schopností získávání živin a nejvyšším obratem biomasy, naopak *C. canescens* patří k pomalu rostoucím druhům, které investují do trvalých listových struktur a efektivně zadržují živiny v listech. Byl prokázán vliv vodního režimu na hodnoty LDMC, kdy při nízké dostupnosti vody rostliny více investují do trvalých struktur listů, což způsobuje zvýšené hodnoty LDMC. Statisticky významné rozdíly ukazují, že hodnoty specifické listové plochy (SLA) jsou vyšší při lepší dostupnosti vody. Dále práce prokázala vliv odstranění dominantního druhu (*C. elata*) na hodnoty SLA, kdy vyšší průměrné hodnoty byly v nekoseném režimu, což je způsobeno vyšší intenzitou konkurence o světlo. Tento jev je výrazný u druhů *C. elongata* a *C. canescens*. U druhu *D. cespitosa* je mnohem výraznější vliv vodního režimu na hodnoty LDMC.

Tato práce přináší poznatky do složité problematiky koexistence rostlin a přispívá tak osvětlení některých problémů. LDMC tedy může dobře ukazovat vliv fluktuace vodní hladiny, kdy rostlin se zvýšenými hodnotami LDMC a sníženou SLA mají sníženou dostupnost vody. Toto zjištění lze využít při obnově přirozených mokřadů (při zvýšených hodnotách LDMC a snížených hodnotách SLA by se měla zvýšit hladina).

## 7. Seznam použité literatury

**Ali A. M., Darvishzadeh R., Skidmore A. K., van Duren I., Heiden M., 2016:** Estimating leaf functional traits by inversion of PROSPECT: Assessing leaf dry matter content and specific leaf area in mixed mountainous forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 45: 66–67.

**Batriu E., Ninot J. M., Pino J., 2015:** Interactions between transplants of *Phragmites australis* and *Juncus acutus* in Mediterranean coastal marshes: The modulating role of environmental gradients. *Aquatic Botany* 124: 29–38.

**Bertness, M. D., Callaway R., 1994:** Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 191–193.

**Bornette G., Amoros C., Piegay H., Tachet J., Hein T., 1998:** Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation* 85: 35–45.

**Brooker R. W., Maestre F. T., Callaway R. M., Lortie Ch. L., Cavieres L. A., Kunstler G., Laincourt P., Tielböger K., Travis J. M. J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C. L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B., Michalet R., 2008:** Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.

**Cousins S. A. O., Lindborg R., 2004:** Assessing changes in plant distribution patterns – indicator species versus plant functional types. *Ecological Indicators* 4: 17–27.

**Červenka M., Feráková V., Háber M., Kresánek J., Paclová L., Peciar V., Šomšák L., 1984:** Z naší přírody – Rostliny, horniny, minerály, skameneliny, vydala Příroda, Bratislava, ISBN 64-058-84.

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

- Douda J., Hulík J., Doudová J., 2016:** Vegetative sprouting as an additional pathway for a seed size-number trade-off: a field-parameterised simulation approach. *Community ecology* 17 (2): 205–215.
- Edelkraut K. A., Güsewell S., 2006:** Progressive effects of shading on experimental wetland communities over three years. *Plant Ecology* 183: 315–327.
- Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelie P., Roumet C., Navas M.-L., 2001:** Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69–83.
- Güsewell S., 2005a:** High nitrogen : phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist* 166: 537–550.
- Güsewell S., 2005b:** Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus. *Plant Ecology* 176: 35–55.
- Haahtela K., Wartiovaara T., Sundman V. a Skujins J., 1981:** Root-associated N<sub>2</sub> fixation (acetyl reduction) by *Enterobacteriaceae* and *Azospirillum* strains in cold-climate spodosols. *Applied and environmental microbiology* 41: 203–206.
- Hanzl M., 2009:** *Carex elata* - ostřice vyvýšená. *Natura Bohemica*. Online: <http://www.naturabohemica.cz/carex-elata/>, cit. 5.4.2017.
- Hao B., Wu H., Shi Q., Liu G., Xing W., 2013:** Facilitation and competition among foundation species of submerged macrophytes threatened by severe eutrophication and implications for restoration. *Ecological Engineering* 60: 76–80.
- Hedberg P., Kozub L., Kotowski W., 2014:** Functional diversity analysis helps to identify filters affecting community assembly after fen restoration by top-soil removal and hay transfer. *Journal for Nature Conservation* 22: 50–58.
- Hothorn T., Bretz F., Westfall P., 2008:** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3): 346–363.
- Hough-Snee N.,Nackley L. L., Kim S-H., Erwing K., 2015:** Does plant performance under stress explain divergent life history strategies? The effects of flooding and nutrient stress on two wetland sedges. *Aquatic Botany* 120: 151–159.



- Janse-ten Klooster S. J., Thomas E. J. P., Sterck F. J., 2007:** Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology* 95: 1250–1260.
- Jůzlová J., 2006:** Rostliny. Euromedia Group k. s. – Knižní klub, Praha, 512 s. ISBN: 80-242-1579-9.
- Klimkowska A., Bekker R. M., Van Diggelen R., Kotowski W., 2010:** Species trait shifts in vegetation and soil seed bank during fen degradation. *Plant Ecology* 206: 59–82.
- Kotowski W., Jabłońska E., Bartoszek H., 2013:** Conservation management in fens: Do large tracked mowers impact functional plant diversity? *Biological Conservation* 167: 292–297.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J., 2002:** Klíč ke květeně České Republiky. Academia, Praha, 927 s. ISBN: 80-200-0836-5.
- Leck M. A., Schütz W., 2005:** Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 95–133.
- Lortie, Ch. J., Callaway, R. M., 2006:** Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7–16.
- Luo W., Xie Y., Chen X., Li F., Qin X., 2010:** Competition and Facilitation in Three Marsh Plants in Response to a Water-Level Gradient. *Wetlands* 30: 525–530.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., Lortie Ch. J., 2009:** Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199–205.
- Maestre F. T., Cortina J., 2004:** Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc Biol Sci* 271: 331–333.
- Malanson G. P., 2015:** Diversity differs among three variations of the stress gradients hypothesis in two representations of niche space. *Journal of Theoretical Biology* 384: 121–130.

- Malanson G. P., Resler L. M., 2015:** Neighborhood functions alter unbalanced facilitation on a stress gradient. *Journal of Theoretical Biology* 365: 76–83.
- Mommer L., Lenssen J. P. M., Huber H., Visser E. J. W., De Kroon H., 2006:** Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. *Journal of Ecology* 94: 1117–1129.
- Mráz K., Samek V., 1966:** Lesní rostliny. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 347 s. ISBN: 07-001-66.
- Nkongolo K. K., Deck A., Michael P., 2001:** Molecular and cytological analyses of *Deschampsia cespitosa* populations from Northern Ontario (Canada). *Genome* 44: 818-825.
- Nygren A., 1946:** The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis*. *Hereditas* 32: 131–261.
- Paszko B., Nobis M., 2010:** The hybrid origin of *Calamagrostis x gracilescens* (Poaceae) in Poland inferred from morphology and AFLP data. *Acta societatis botanicorum poloniae* 1: 51–61.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team, 2017:** nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131.
- Poorter H., De Jong R., 1999:** A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163–176.
- R Core Team, 2017:** A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahman M. S., Rutter A. J., 1980:** A comparison of the ecology of *Deschampsia cespitosa* and *Dactylis glomerata* in relation to the water factor: II. Controlled experiments in glasshouse conditions. *Journal of Ecology* 68: 479–491.
- Randuška D., Šomšák L., Háberová I., 1983:** Barevný atlas rostlin. Profil, Ostrava, 640 s. ISBN: 65-027-83.

- Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S., 1997:** From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 13730–13734.
- Schneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W., 2012:** NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9(7): 671–675.
- Schütz W., 2000:** Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 67–89.
- Schütz W., Rave G., 2003:** Variation in seed dormancy of the wetland sedge, *Carex elongata*, between populations and individuals in two consecutive years. *Seed Science Research* 13: 315–322.
- Soukupová L., 1994:** Allocation plasticity and modular structure in clonal graminoids in response to waterlogging. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 227–236.
- Stroh P.A., Spencer-Vellacott P., 2015:** *Carex elongata* L. Elongated Sedge. Species Account. Botanical Society of Britain and Ireland.
- Suter M., 2009:** Reproductive allocation of *Carex flava* reacts differently to competition and resources in a designed plant mixture of five species. *Plant Ecology* 201: 481–489.
- Suter M., Edwards P. J., 2013:** Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 217–225.
- Suter M., Ramseier D., Conolly J., Edwards P. J., 2010:** Species identity and negative density dependence lead to convergence in designed plant mixtures of twelve species. *Basic and Applied Ecology* 11: 627–637.
- Šiftová K., 2012:** Růst a koexistence mokřadních druhů v experimentálních podmínkách. Nepublikováno. Dep.: Česká zemědělská univerzita v Praze – Fakulta životního prostředí, Praha: 55 s.
- Tříška J., 1979:** Evropská flóra. Artia, Praha, 299 s. ISBN: 37-002-79.

**Westoby M., 1998:** A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.

**Wheeler J. A., Schnider F., Sedlacek J., Cortés A. J., Wipf S., Hoch G., Rixen C., 2015:** With a little help from my friends: Community facilitation increases performance in the dwarf shrub *Salix herbacea*. *Basic and Applied Ecology* 16: 202–209.

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

**Wilson P. J., Thompson K., Hodgson J. G., 1999:** Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.

**Wright I. J., Cannon K., 2001:** Relationships between leaf lifespan and structural defences in low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351–359.

**Wright I. J., Westoby M., 2001:** Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127: 21–29.