

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Role biotických vztahů, abiotického prostředí a
dostupnosti druhů pro složení rostlinného
společenstva**

Bakalářská práce

Eva Švamberková

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2013

Švambergová E. (2013): Role biotických vztahů, abiotického prostředí a dostupnosti druhů pro složení rostlinného společenstva. [Role of biotic relationships, abiotic environment and availability of species for plant community composition. Bc. Thesis, in Czech]. – 67 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Existence of assembly rules was tested by comparing plant community composition on different spatial scales with null models. Seed addition experiment was carried out to discover which species belong to species pool depending on the definition used. Recruitment of seedlings in field was observed and compared with germination of seeds in laboratory.

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

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

V Českých Budějovicích, dne 26. 4. 2013

.....

Eva Švambergová

Poděkování

Poděkování patří především Šuspovi za jeho čas, který mi vždy ochotně věnoval, za jeho obrovskou pomoc, a to kdykoliv a s čímkoliv, a za to, že mě vždy dokázal povzbudit. Velký dík patří také mé rodině a nejbližším, kteří mi vždy moc pomáhali a nikdy mi nepřestali důvěřovat. Dále děkuji Áje Vítové za pomoc s plánováním a přípravami experimentu, Francescovi a Pavlovi Fibichovi za pomoc s výpočty, všem dobrovolníkům, kteří mi pomáhali v terénu, a každému, kdo celou dobu stál při mně.

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíle práce	11
3 Metodika	12
3.1 Popis lokalit.....	12
3.1.1 Pokusná louka Ohrazení	12
3.1.2 PP Ohrazení	13
3.1.3 PP Kaliště	14
3.2 Uspořádání pokusů a sledování.....	16
3.2.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely	16
3.2.2 Vysévací experiment	16
3.3 Statistické zpracování a vyhodnocení dat	18
3.3.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely.....	18
3.3.2 Vysévací experiment	20
4 Výsledky	22
4.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely	22
4.2 Vysévací experiment.....	26
4.2.1 Klíčení a přežívání vysetých druhů na lokalitě	26
4.2.2 Test klíčivosti	32
4.2.3 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k testu klíčivosti..	35
4.2.4 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k hmotnosti semene	39
4.2.5 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě v závislosti na Ellenbergových indikačních hodnotách.....	41

4.2.6 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k Bealovu indexu	46
5 Diskuze	47
5.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely	47
5.2 Vysévací experiment	50
6 Závěr	57
7 Literatura.....	59
8 Příloha.....	67

1 Úvod

Ekologie společenstev studuje „patterns“¹ v rozmanitosti, početnosti a složení druhů ve společenstvech a procesy, které tvoří základ těchto „patterns“ (Vellend 2010). Jedním z hlavních zájmů ekologie společenstev je tedy porozumět tomu, jaké jsou vzájemné vztahy mezi jednotlivými organismy, které se mohou vzájemně sdružovat a vytvářet tak dobře fungující a rozmanitá společenstva, a co tuto koexistenci jednotlivých druhů ovlivňuje. Tyto otázky jsou velmi důležité nejenom pro porozumění současným ekologickým nejasnostem, ale také tomu, jak se budou společenstva chovat v budoucím prostředí (Götzenberger et al. 2012). Porozumění způsobu, jakým jsou druhově bohatá společenstva utvářena, je základní otázkou pro udržení biodiverzity jak těchto společenstev samotných (de Bello et al. nepublikováno), tak i celé krajiny.

Pojem „assembly rules“ byl poprvé použit v práci Diamonda (1975), který studoval ptáky živící se plody na ostrově Nová Guinea. Zjistil, že jednotlivé druhy se spolu nevyskytují náhodně, ale jejich spoluexistence je omezena řadou biologických omezení, a to především kompeticí. Weiher & Keddy (1999) pak definují „assembly rules“ jako ekologická omezení složení společenstev, která limitují způsob, jakým jsou jednotlivá shromáždění druhů vybírána z rozsáhlejšího „species pool“ do lokálních společenstev. Důraz na selekci druhů z regionálního do lokálního „species pool“ klade ve své definici „assembly rules“ také například Lambers et al. (2012) nebo de Bello et al. (2012). Götzenberger et al. (2012) se zmiňuje, že takovéto selekční procesy byly ztotožněny s pojmem hierarchických filtrů působících na stále jemnějších škálách, které zavádějí pravidla pro utváření společenstev.

Celkový „species pool“ zahrnuje všechny druhy vyskytující se v regionu (Belyea & Lancaster 1999). Tento regionální „species pool“ je dán především historickými procesy včetně evoluce, to znamená místem, kde se druhy vyvinuly a zda byly schopné migrovat na určité stanoviště (Zobel 1997,

¹ Anglické termíny používám v případě, kdy česká terminologie pro dané výrazy není zažitá.

Swenson 2011, Lambers et al. 2012, Lepš 2013). Regionální „species pool“ prochází filtrem rozšiřování, kterým může být například vzdálenost a uspořádání krajiny do vhodných stanovišť (Houseman & Gross 2006). Podmnožinou regionálního „species pool“ je pak geografický „species pool“, který zahrnuje druhy schopné rozšířit se do lokálních společenstev. Tyto druhy pak dále procházejí přes filtr prostředí (abiotický filtr) podle toho, jestli mají vhodné fyziologické vlastnosti k tolerování abiotických podmínek konkrétního místa. Tak vzniká stanovištní „species pool“, který je dále omezován vzájemnou interakcí (biotický filtr) jednotlivých druhů nalézajících se ve společenstvech (Houseman & Gross 2006, Götzenberger et al. 2012, Lambers et al. 2012). Jednotlivé rostlinné druhy musí odolávat především kompetici jiných rostlin, ale také tlaku spásáním herbivory a vlivu patogenů (Lepš 2013).

Ekologická teorie koexistence poukazuje právě na působení abiotického a biotického filtru jako na zásadní faktory, které vedou k utváření biologických společenstev od širokých prostorových škál k lokálním (de Bello 2012). Teorie druhové koexistence předpovídají, jak musí být druhy buď funkčně podobné nebo odlišné, aby mohly koexistovat (de Bello et al. nepublikováno). Abiotický filtr omezuje řadu funkčních strategií, takže koexistující druhy se vyznačují sdílením stejných ekologických tolerancí (Zobel et al. 1998, Cornwell & Ackerly 2009). V rámci mikrostanovišť pak působí biotický filtr vedoucí, na rozdíl od abiotického filtru, k limitaci podobnosti koexistujících druhů (de Bello et al. 2009, Cornwell & Ackerly 2009, Carboni et al. nepublikováno).

Jako vhodný nástroj k lepšímu porozumění struktuře společenstev mohou sloužit nulové modely (Weiher & Keddy 1999). Gotelli & Graves (1996) definovali nulový model jako model, který vytváří „patterns“ založené na randomizaci ekologických dat nebo na náhodném výběru prvků modelu ze známých nebo předpokládaných rozložení. Nulový model reprezentuje nulovou hypotézu, že pozorovaný vzorek je produktem náhody samotné (Kirwan et al. 2009, Götzenberger et al. 2012). Sestavením schématu randomizace lze určit, které ekologické mechanismy jsou povoleny a které jsou vyloučeny z nulového modelu. Jenom ty, které jsou vyloučeny, mohou

v reálném společenstvu vytvořit odchylku od nulového modelu, ale kritéria pro zahrnutí nebo vyloučení takových mechanismů mohou být velmi těžko stanovitelná (Fox 1999, de Bello 2012). Výběr nulového modelu vždy závisí na tom, jaké „patterns“ mohou nastat, na jakém stanovišti a na jaké prostorové škále studie probíhá a jaké znaky a organismy jsou uvažovány (Keddy & Weiher 1999, Wilson 1999, de Bello 2012, Götzenberger et al. 2012). Na rozdíl od některých matematických modelů, které nevyžadují empirická data pro analýzy, nulové modely jsou založené na opravdovém souboru dat (Gotelli & Graves 1996). Wilson (1999) upozorňuje na to, že při práci s nulovými modely je potřeba si být vědom možnosti chyby prvního i druhého druhu, a pro zvýšení jejich pravděpodobností vymyslel i speciální termíny (které ovšem užívá prakticky jen on sám): „Narcissus“ efekt, který je charakterizován zvýšenou pravděpodobností chyby 2. druhu díky příliš široké definici nulového modelu, a „Jack Horner“ efekt, kdy příliš rigidní formulace nulového modelu (zahrnutí zjednodušujících, ale nerealistických předpokladů) vyvolá chybu 1. druhu, když nulový model zamítáme, ale tento výsledek je způsoben nerealistickou formulací nulového modelu. De Bello (2012) tvrdí, že ač je to nezbytné, jen málo studií, které používají nulové modely, berou tato nebezpečí dostatečně v úvahu.

Používání nulových modelů přispělo k mnoha důležitým myšlenkám o struktuře společenstev, zvláště když se studie začaly zaměřovat spíše na funkční než taxonomickou klasifikaci druhů (Weiher & Keddy 1999). Funkční charakteristiky popisují adaptaci druhů na prostředí a předpokládá se, že odhalují ekologické odlišnosti mezi jednotlivými druhy (Díaz et al. 1999). Představují tak jednu z nejvýznamnějších komponent biodiverzity, která může velmi dobře řešit ekologické otázky na škále společenstev, ekosystémů, krajiny nebo celých biomů (Götzenberger et al. 2012). Při použití funkční klasifikace rostlin vzhledem k nulovým modelům je však také důležitý výběr takových rostlinných znaků, které jsou schopny dostatečně předpovědět reakci druhů na změny prostředí, a nebo takové znaky, které mají sami vliv na průběh dějů v ekosystému (Cornelissen et al. 2003). Kombinací více znaků je zajištěna lepší kvantifikace funkční podobnosti mezi koexistujícími druhy

(Carboni et al. nepublikováno). Někdy jsou jako vhodná náhrada za více znaků používány fylogenetické souvislosti (Lambers et al. 2012).

Protože samotné niky jsou neměřitelné, charakterizujeme je pomocí funkčních znaků (Götzenberger et al. 2012). Porovnávání podobnosti funkčních znaků jednotlivých druhů v rámci společenstva s nulovými modely je možné využít k nalezení (nebo alespoň odhadu) mechanismů, které formují společenstvo a zároveň můžeme testovat významnost odchylek od nulového modelu. Za funkční znaky považujeme takové, které mají významnou hodnotu pro předpovídání rostlinných strategií (Zobel et al. 1998, Cornwell & Ackerly 2009, Carboni et al. nepublikováno). Různé funkční znaky v různých podmínkách mohou vykazovat odlišné „patterns“ uvnitř společenstva (Chesson 2000). Grime (2006) ve své práci uvádí pojem znakové konvergence a divergence. Divergence jsou „patterns“ pozorované v případě, kdy koexistující druhy jsou více funkčně odlišné než je očekáváno náhodou (tj. v nulovém modelu). Pokud je funkční odlišnost druhů menší než předpokládá náhoda, výsledné „patterns“ se označují jako konvergence. Znaková divergence tedy poukazuje na diferenciaci nik (de Bello et al. 2012), zatímco konvergence poukazuje buďto na působení abiotického filtru vybírajícího druhy se sdílenými ekologickými tolerancemi nebo na kompetitivní vyloučení slabších kompetitorů (Grime 2006, Mayfield & Levine 2010). Princip kompetičního vyloučení, který byl poprvé formulován Gausem (1934), uvádí, že dva druhy se stejnou nikou nemůžou trvale koexistovat. Podle této teorie tedy dochází ke stabilní koexistenci pouze mezi organismy, které se vyznačují znakovou divergencí (Chesson 2000, Grime 2006). To bylo již v roce 1967 označeno MacArthur & Levinem jako princip limitující podobnosti. Kompetice může nicméně také zvýšit podobnost mezi koexistujícími druhy vyloučením druhů, které nesou znaky spojené s nízkou kompetiční schopností (Chesson 2000, Grime 2006, Mayfield & Levine 2010). Biotické interakce, jako je kompetice, tudíž mohou způsobovat jak znakovou konvergenci vyloučením odlišných druhů, tak znakovou divergenci vyloučením stejných druhů (Cornwell & Ackerly 2009). Pro rozlišení mezi opačnými biotickými filtry je proto nutné odstranit vliv abiotického filtru na utváření společenstev (de Bello et al. 2012), a to nejlépe

tím, že pracujeme ve zcela homogenním prostředí, nebo různými výpočetními postupy.

K diferenciaci funkčních znaků mezi druhy dochází na různých prostorových škálách uvnitř regionu (Zobel et al. 1998, Ackerly & Cornwell 2007, de Bello et al. 2009, Kraft & Ackerly 2010). Funkční znaková diverzita, která udává rozsah odlišnosti znaků ve studované jednotce, může být rozdělena na α a β diverzitu (de Bello et al. 2009). α diverzita udává rozsah odlišnosti znaků mezi druhy v rámci společenstva (námi užitá prostorové jednotky, které definujeme jako společenstvo), zatímco β diverzita charakterizuje funkční odlišnosti mezi společenstvy (Lepš 2013). Součtem nebo násobením α a β diverzity (v závislosti na použitém matematickém modelu) lze získat celkovou funkční diverzitu (γ) zaznamenávající funkční odlišnosti mezi druhy v celém regionu (de Bello et al. 2012). V zatím nepublikované studii de Bello et al. zjistil, že na nejmenších prostorových škálách, kde si druhy konkurují o stejné zdroje se svými přímými sousedy (Kraft & Ackerly 2010), převládá spíše znaková divergence (Grime 2006, Carboni et al. nepublikováno), zatímco na středních prostorových škálách (v rámci jedné louky) naopak převažuje znaková konvergence, což naznačuje, že heterogenita prostředí na těchto prostorových škálách může způsobovat třídění druhů založené na funkčních znacích. Na větších prostorových škálách (v rámci krajiny), však nebyly zaznamenány žádné výraznější „patterns“.

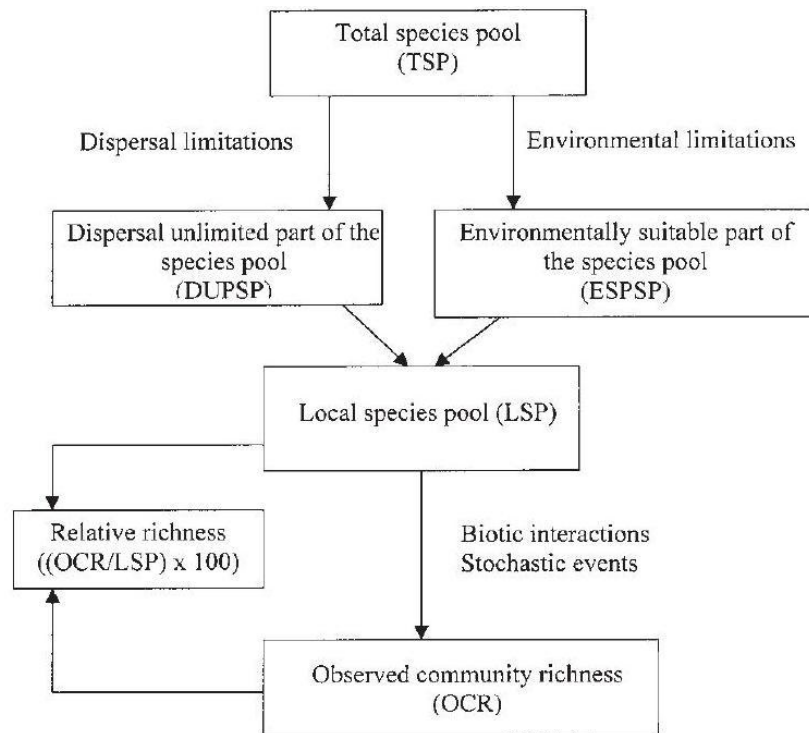
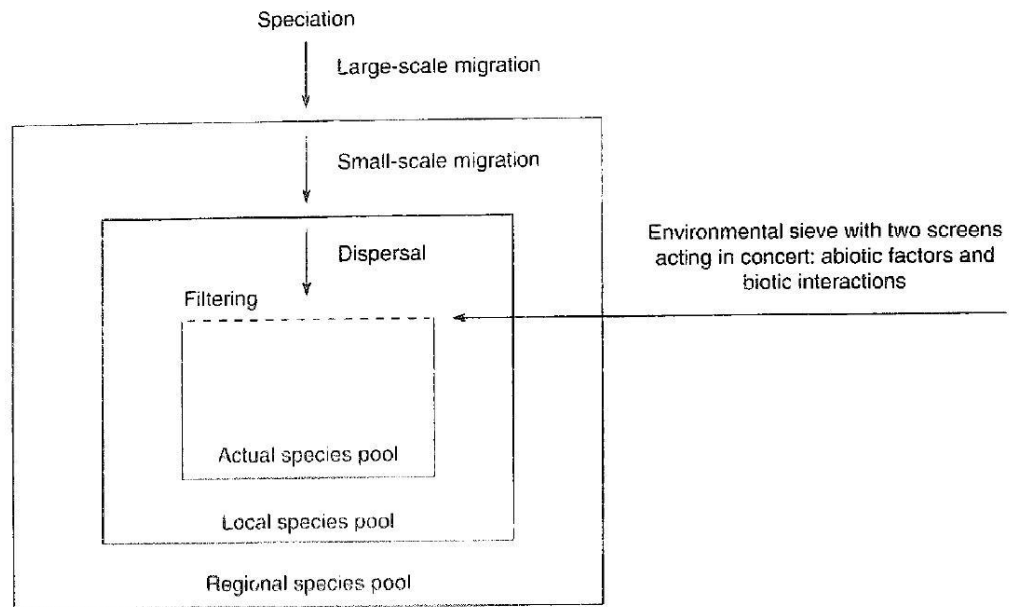
Různé „patterns“ byly zaznamenány také podél gradientu produktivity a disturbance. Vztahy mezi „species pool“ a diverzitou se mění s produktivitou, protože relativní důležitost abiotických a kompetitivních filtrů se mění podél gradientu produktivity (Houseman & Gross 2006). Největší diverzita bývá nalézána na místech se střední produktivitou (např. Lepš 2013) a uváděné důvody se různí. Např. Houseman & Gross (2011) tvrdí, že je to způsobeno druhovým tříděním založeným na rozrůznění ve znacích mezi jednotlivými druhy ve „species pool“. Obdobně to pak platí pro disturbance (Lepš 2013). Vysoká produktivita je více spojována s konvergencí než nízká produktivita (Carboni et al. nepublikováno). To předpokládá i Grime (2006), který dodává,

že divergence je spíše následkem disturbancí, jako je například spásání nebo kosení.

Jinou možností, kterou lze testovat, v jaké míře a jaké vlivy ovlivňují složení rostlinných společenstev, jsou vysévací experimenty. Tyto experimenty jsou založené na dodávání semen různých druhů do společenstva – tím vlastně experimentálně rozšiřujeme „species pool“ a můžeme tak sledovat jeho vliv na složení společenstva. Lepš (2013) považuje obvyklou definici „species pool“ jako množiny druhů, do které druh buď náleží nebo nenáleží, za zjednodušenou, protože je také důležité, jaké množství semen (nebo jiných rozmnožovacích částic druhu) je na lokalitu schopno dorazit. Pärtel et al. (2011) se zabývá problémem spojeným s tzv. „dark diversity“, která dělá definici „species pool“ mnohem přesnější. „Dark diversity“ definuje jako druhy, které se nevyskytují v ekosystému, ale přitom patří do jeho „species pool“, to znamená všechny druhy v regionu, které mohou potenciálně osídlit konkrétní ekologické podmínky daného ekosystému. De Bello et al. (2012) na to navazuje navržením přístupu, který klade důraz na funkční „species pool“ definovaný množinou hodnot znaků nesenou druhy potenciálně zahrnutými v daném „species pool“. „Species pool“ pak tedy může být definován nezávisle pro každé místo zahrnutím těch druhů, které by potenciálně mohly koexistovat na místě daném řídicími abiotickými procesy a filtrem rozšiřování. Pärtel et al. (2011) pak upozorňuje na význam „dark diversity“ jako na možný potenciál pro obnovu druhů v ekosystémech, protože společenstva budou schopna zvýšit svou lokální diverzitu právě na úkor „dark diversity“.

Vždy je důležité, jak je daný „species pool“ definovaný. Zobel (1997) i Butaye et al. (2001) užívají termín lokální „species pool“, ale v poněkud odlišném významu (obr. 1). Zásadní rozdíl je v tom, že Butaye et al. (2001) odděluje působení abiotického filtru od biotických vztahů, takže lokální „species pool“ je výsledkem druhů, které prošly filtrem rozšiřování a abiotickým filtrem, ale není ovlivněn biotickými interakcemi. Naopak Zobel (1997) působení abiotického a biotického filtru nijak neodděluje a používá termín lokální „species pool“ pro ty druhy, které byly schopny projít jak abiotickým filtrem, tak odolat působením biotických vztahů. Jestliže však budeme porovnávat složení pozorovaného společenstva z hlediska biotických

vztahů se složením „species pool“, který již prošel biotickým filtrem, dospějeme k vysvětlení kruhem, protože dané druhy vyskytující se v takto uvažovaném „species pool“ jsou jen ty druhy, které biotickým filtrem již prošly (de Bello et al. 2012).



Obr. 1: Srovnání pojetí „species pool“ podle Zobela (1997) (nahore) a podle Butayeho et al. (2001) (dole).

Zásadním problémem většiny stanovení „species pool“ je, že zahrnují efekt filtru společenstva (Butaye et al. 2001). Takto stanovený „species pool“ ve své práci evidentně používají i např. Sádlo et al. (2007). Ať jsou již brány v úvahu funkční znaky (např. de Bello et al. 2012), nebo podobnost ekologického chování (vyjádřená např. Ellenbergovými indikačními hodnotami (Zobel 1997, Zobel et al. 1998) nebo Bealsovým indexem, tj. pravděpodobnost, že se druhy setkají na stanovišti nezávisle na tom, zda se zde skutečně vyskytují (Münzbergová & Herben 2004)), vždy se jedná o druhy, které jsou ve společenstvu schopny přežít a tedy i odolávat kompetici. De Bello et al. (2012) ve své studii používá pro rozlišení biotických vztahů za pomoci funkčních znaků různé metody stanovení „species pool“ – pro simulace náhodných společenstev použil přístup, kdy uvažoval všechny druhy z daného „species pool“, dále podhodnocený „species pool“ (náhodně vybraný menší počet druhů než zahrnuje „species pool“) a nadhodnocený „species pool“ (náhodně vybrané druhy navíc z jiných „species pool“) a pro terénní data stanovil „species pool“ pro každé společenstvo nezávisle podle Ellenbergových indikačních hodnot odrážejících stanovištní preference jednotlivých druhů podél gradientů prostředí. Všechny tyto metody jsou však založeny na realizované nise, takže druhy jsou již ovlivněny biotickými vztahy (není zde oddělen abiotický filtr od biotického). Pokud však chceme na základě srovnání reálného složení společenstva se složením „species pool“ sledovat vliv biotického filtru, potřebujeme stanovení, které je nezávislé na biotických vztazích ve společenstvu (Butaye et al. 2001). Zdá se, že existuje mnoho druhů, které jsou schopny se na stanoviště dostat, a v daných abiotických podmínkách by byly schopny růst (tj. nejsou omezeny ani rozšiřováním ani abiotickými faktory), ale ve společenstvu se nemohou vyskytovat, protože nevydrží v kompetici s ostatními druhy (Butaye et al. 2001, Vítová & Lepš 2011). Určit „species pool“ definovaný jako soubor druhů schopných se na stanoviště dostat a přežít v daných abiotických podmínkách tedy není možné pomocí jakýchkoliv metod založených na společném výskytu druhů v přirozených společenstvech (Zobel et al. 1998) – jedinou možností jsou zde pravděpodobně vysévací experimenty, kombinované s experimentálním odstraněním kompetice.

Uchycení semenáčků je ve své podstatě vysoce nepravděpodobný jev – z velkého množství semen se uchytí jen omezené množství semenáčků a i těch dospěje do reprodukčního stádia jen velmi málo (Zobel 1997, Lepš 2013). Citlivost uchycení semenáčků závisí na podmínkách prostředí a na kompetici mnohem víc než přežití již uchycené rostliny. Citlivost se liší mezi jednotlivými druhy, což je nezbytné pro udržení druhové diverzity (Kotorová & Lepš 1999). Často se stává, že semena mnohých druhů sice vyklíčí a ve společenstvu přežívají i několik let ve stádiu semenáčků, ale nikdy neustanoví životaschopnou populaci (Vítová & Lepš 2011).

Velký význam pro uchycení semenáčků mají „gapy“. Druh, který se v „gapu“ uchytí první má mnohem větší kompetitivní výhodu než druhy, které se sem dostanou později (Kotorová & Lepš 1999). To, který druh jako první osídlí „gap“, nezáleží na pouhé fenologii klíčení, ale také na mnoha náhodných okolnostech (Lepš 2013). Náhodnost při „výběru“ úspěšného druhu při kolonizaci volného prostoru je základem Hubbellovy neutrální teorie (Hubbell 2001) – její všeobecná platnost ale není přijímána většinou ekologů. V experimentálním uspořádání mohou velké gapy sloužit jako typ zásahu, kde je do značné míry omezen vliv biotických interakcí.

Lehká semena jsou obecně spojována s horším uchycováním se, a to především za zvýšené kompetice (Houseman & Gross 2006), protože u velkého semena obsahujícího více zásobních látek je mnohem větší pravděpodobnost, že přežije například v jiné vegetaci nebo v opadu (Kotorová & Lepš 1999). Na druhou stranu, rostliny produkují malá semena většinou v mnohem větším množství než velká, což však nezvyšuje jejich samotnou reprodukční schopnost (Cornelissen et al. 2003). Absence druhů ve společenstvu tedy může být způsobena tím, že potenciální kolonizující druhy nejsou schopny vyprodukovat pomocí semen dostatek jedinců, kteří by přešli přes filtr společenstva (Vítová & Lepš 2011).

Pravděpodobnost, že druh projde filtrem společenstva se zvyšuje s počtem propagulí, které vstupují do společenstva, tedy s počtem propagulí v okolních společenstvech (Lepš 2013). Druhové složení může být také ovlivněno blízkostí potenciálního zdrojového stanoviště od lokality, které

obsahují převahu vhodných rozšiřovačů (Vellend 2010). Míra imigrace v lokálních oblastech není vždy konstantní, protože migrace druhů na těchto stanovištích závisí na udržení diverzity ve zdrojových oblastech imigrantů (Chesson 2000). Hanski (1999) prezentoval teorii metapopulační dynamiky, která předpokládá, že výskyt druhů v krajině je dán schopností druhu kolonizovat jednotlivá stanoviště a následně na nich přežít. Přijímající populace jsou často schopné udržet svou stabilitu právě jen díky konstantnímu toku propagulí ze zdrojových populací (Lepš 2013). Druhy, které dorazí na určité místo jsou následně filtrovány z populace potenciálních kolonistů, protože jim schází fyziologické znaky k tolerování abiotických podmínek konkrétního místa (Houseman & Gross 2006). Vztahy mezi domácími druhy a potenciálními kolonisty dále ovlivňuje kompetiční filtr. Kolonista, který je ve společenstvu charakterizován nízkou hustotou, je automaticky v nevýhodě vůči rezidentovi, protože se tak nachází v blízkosti více kompetitorů z řad rezidentních druhů (Chesson 2000). Posun z nízké hladiny rozšiřování ke střední zvyšuje míru výskytu nových druhů na lokalitách a umožňuje kompetitivně slabším druhům najít dočasná refugia, zatímco posun ze středních hladin rozšiřování k vysokým dovoluje silnějším kompetitorům dominovat napříč metapopulací a znemožňuje tak výskyt nových druhů (Houseman & Gross 2006, Vellend 2010). Lokální druhové bohatství je tedy podle této teorie maximální při střední míře rozšiřování.

2 Cíle práce

Na základě výše uvedené rešerše jsem si zvolila následující cíle pro vlastní terénní výzkum:

- Otestovat existenci „assembly rules“ (resp. konvergence/divergence funkčních znaků) pomocí porovnání složení travních společenstev na různých prostorových škálách s nulovými modely.
- Otestovat u vybraných druhů, které se na lokalitě normálně nevyskytují, jejich schopnost vyklíčit a přežít zde (otestovat jaký vliv má „species pool“ na složení společenstva, a zjistit, které druhy jsou součástí „species pool“ v závislosti na tom, jakou definici použijeme).
- Porovnáním uchycení a růstu semenáčků v „gapech“ a v kontrolách prověřit vliv kompetice (a tedy biotického filtru).
- Porovnat uchycování semenáčků v terénu s klíčením různě stratifikovaných semen v laboratorních podmínkách (test klíčivosti).
- Provéřit, zda průměrná váha semene, Ellenbergovy indikační hodnoty a Bealsův index mohou předpovídat schopnost jednotlivých druhů vyklíčit a přežít ve společenstvu.

3 Metodika

V terénní části práce jsem prováděla snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro zjištění „assembly rules“ na třech lokalitách (pokusná louka Ohrazení, PP Ohrazení a PP Kaliště) a vysévací experiment na pokusné louce Ohrazení.

3.1 Popis lokalit

3.1.1 Pokusná louka Ohrazení

Prvních šest ploch bylo snímkováno pomocí hierarchického uspořádání na pokusné louce Ohrazení, kde jsou prováděna mnohá pozorování: Lepš (1999), Titus & Lepš (2000), Chaloupecká & Lepš (2004), Janeček et al. (2007), Pakeman et al. (2009) a další. Zde byl také proveden celý vysévací experiment. Tato lokalita se nachází asi 1,5 km severozápadně od obce Ohrazení, mezi PP Ohrazení a PP Kaliště. Od Českých Budějovic je pokusná louka vzdálená asi 10 km jihovýchodně. Přesná lokalizace je pak určena souřadnicemi 48° 57' 10'' s. š., 14° 35' 34'' v. d. Ohrazení je podmáčená oligotrofní bezkolencová louka o velikosti přibližně 1 ha ležící v nadmořské výšce 510 m n. m.

Podloží je tvořeno převážně svorovými rulami, parulami až migmatity². Průměrná teplota za rok 2011 byla 7,1°C, za rok 2012 6,2°C. Obě hodnoty byly spočteny z podle nadmořské výšky odvozených průměrných měsíčních teplot pro dané roky ze stanice Českého hydrometeorologického ústavu v Českých Budějovicích (ČHMÚ České Budějovice). Průměrný úhrn srážek za rok 2011 byl 581,9 mm a za rok 2012 761,9 mm. Tyto údaje byly převzaty od ČHMÚ České Budějovice ze srážkoměrné stanice v obci Ledenice, která se nachází asi 2 km od lokality Ohrazení. Louka je fytoecologicky řazena do svazu *Molinion* na sušších místech přecházející v krátkostébelné porosty

² Geologické mapy. – URL: [<http://www.geologicke-mapy.cz>] (staženo 31. 1. 2013).

svazu *Violion caninae*. Z trav zde dominuje především *Molinia caerulea*³, z dalších trav se zde pak vyskytuje například *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis canina*, *Briza media*, *Festuca rubra* nebo *Holcus lanatus*. Z ostřic se zde nacházejí například *Carex hartmanii*, *C. panicea*, *C. nigra*, *C. pilulifera* nebo *C. pallescens*. Z dvouděložných rostlin je zde možné najít *Betonica officinalis*, *Succisa pratensis*, *Scorzonera humilis*, *Potentilla erecta*, *Galium boreale* nebo *Sanguisorba officinalis*. Z chráněných rostlin se zde vyskytuje silně ohrožený druh *Pedicularis sylvatica* a *Carex pulicaris* a ohrožený druh *Dactylorhiza majalis*.

Na jihovýchodní straně louka přechází v pole, jinak je obklopena lesem. Z pole jsou na louku částečně splachovány živiny, což ovlivňuje složení vegetace především v pruhu kolem pole, kam živiny stékají nejvíce. Louka je pravidelně od roku 1994 kosena dvakrát ročně a to v druhé polovině června a října. V minulosti byla louka takto kosena pouze do 80. let 19. století. Na severní straně je spodní část louky ponechána bez kosení a v současné době se na ní uchycují náletové dřeviny. Veškeré pokusné plochy, ať už na snímkování nebo vysévací experiment, byly umístěny tak, aby nezasahovaly ani do nekosené, ani do živinami výrazně ovlivněné části.

3.1.2 PP Ohrazení⁴

Přírodní památka Ohrazení, kde bylo prováděno snímkování šesti ploch pomocí hierarchického uspořádání, byla pojmenována podle asi 1 km vzdálené obce Ohrazení a nachází se zhruba 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic. Přírodní památka zahrnuje vlhké pcháčkové a bezkolencové louky v nivě a na mírném svahu na levém břehu pravostranného přítoku Zborovského potoka. Přírodní památkou byla tato lokalita o velikosti 4,10 ha ležící v nadmořské výšce 498 – 509 m n. m. vyhlášena v roce 1991. Předmětem ochrany je zde především silně ohrožená rostlina hořec hořepník (*Gentiana pneumonanthe*),

³ Nomenklatura uvedených druhů rostlin byla sjednocena podle publikace Kubát et al. (2002).

⁴ Většina informací převzata z publikace Albrecht et al. (2003).

který je u nás jedinou živnou rostlinou kriticky ohroženého motýla modráška hořcového (*Maculinea alcon*), který se na lokalitě nachází společně se silně ohroženým modráškem očkovaným (*Maculinea teleius*).

Podloží je tvořeno především rulou, jíly a hlinitopísčnými sedimenty. Půdním typem je glej přecházející v pseudoglejovou kambizem. Většinu plochy chráněného území pokrývají vlhké louky svazů *Molinion* a *Calthion* s přechodem k sušším krátkostébelným smilkovým loukám svazu *Violion caninae*. V nivě potoka se nacházejí z části degradované vysokostébelné porosty svazu *Alupecurion*. Z ostřic se zde nachází především *Carex pulicaris*, *C. hartmanii* a *C. pilulifera*. Z dvouděložných rostlin je zde možné najít například *Sanguisorba officinalis*, *Betonica officinalis*, *Succisa pratensis*, *Lysimachia vulgaris*, *Pedicularis sylvatica*, *Dactylorhiza majalis* nebo *Scorzonera humilis*. (Všechny jmenované druhy uvádí Albrecht et al. (2003) a já jsem je na lokalitě zaznamenala také.) Chráněnou louku ze severu ohraničuje kulturní lesní porost s převahou borovice a příměsí smrku.

Lokalita je kosena s ohledem na výskyt chráněného *Gentiana pneumonanthe* a modrášků každoročně pouze z části a to v časném létě a na podzim.

3.1.3 PP Kaliště⁵

Dalších šest ploch pro snímkování pomocí hierarchického uspořádání bylo vytyčeno na území přírodní památky Kaliště, která se nachází 1,5 km jihovýchodně od stejnojmenné obce vzdálené asi 5 km východně od Českých Budějovic. Přírodní památka na jižním břehu Kališťského rybníka je tvořena mozaikou vlhkých pcháčových a bezkolencových luk s fragmenty krátkostébelných smilkových luk. Lokalita ležící v nadmořské výšce 499 – 506 m n. m. o výměře 2,56 ha byla vyhlášena přírodní památkou v roce 1991. Předmětem ochrany jsou zde především silně ohrožené rostliny všivec lesní (*Pedicularis sylvatica*) a hořec hořepník (*Gentiana pneumonanthe*).

⁵ Většina informací převzata z publikace Albrecht et al. (2003).

Posledně jmenovaný druh nebyl na lokalitě již několik let pozorován (Lepš, ústní sdělení) a ani já jsem ho zde nenašla.

Chráněné území se nachází na podloží tvořeném převážně rulou a písčitohlinitými uloženinami. Půdy tvoří typický glej s pseudoglejem. Pevnější část plochy chráněného území tvoří společenstva střídavě vlhkých luk svazu *Molinion* přecházející k nízkostébelným smilkovým loukám svazu *Violion caninae*. V nejuvýchodnější části se nacházejí komplexy s jistými vztahy ke společenstvům lučních rašelinišť svazu *Caricion fuscae*. Jižní i severní okraj lokality je charakterizován částečně degradovanými trvale podmáčenými společenstvy svazu *Calthion* s dominancí *Scirpus sylvaticus*. Z ostřic se zde nachází například *Carex hartmanii*, *C. pilulifera*, *C. panicea* nebo *C. davalliana*. Z dvouděložných rostlin zde roste například *Dactylorhiza majalis*, *Succisa pratensis*, *Betonica officinalis*, *Pedicularis sylvatica*, *Potentilla erecta*, *Viola palustris* nebo *Willemetia stipitata* který byl pozorován v jednom skomírajícím jedinci v roce 2011 (Lepš, ústní sdělení) a já jsem ho zde nenašla. Ostatní jmenované druhy jsem na lokalitě zaznamenala. Louky jsou v severojižním směru rozděleny na dvě části liniovým stromovým porostem *Alnus glutinosa*. Litorál rybníka je od luk oddělen v nedávné minulosti prohloubenou odtokovou řekou s valy živinami bohatých deponií na obou jejích březích. Zarůstají je především křoviny jako *Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *Frangula alnus* nebo *Sambucus nigra*. V bylinném patře pak dominují nitrofilní druhy jako *Urtica dioica* a *Glyceria maxima*.

Louky jsou pravidelně každoročně koseny, na nejcennějších plochách mozaikovitě. Okrajové zamokřené partie jsou koseny nepravidelně a dochází v nich k zarůstání náletovými dřevinami.

3.2 Uspořádání pokusů a sledování

3.2.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely

Pro otestování existence „assembly rules“ (resp. konvergence/divergence) bylo porovnáno složení travních společenstev na třech floristicky podobných lokalitách s nulovými modely. Tím se v podstatě ptáme, jestli se funkční složení koexistujících druhů na menší prostorové škále liší od situace, kdyby koexistující druhy byly náhodným výběrem druhů vyskytujících se na větší prostorové škále. Pokus probíhal na pokusné louce Ohrazení a v blízkém okolí se nacházející PP Ohrazení a PP Kaliště.

Pro zjištění složení travních společenstev na jednotlivých lokalitách byla použita metoda snímkování pomocí hierarchického uspořádání. V červnu roku 2011 bylo na každé lokalitě (na částech louky, které jsou koseny dvakrát ročně) pořízeno šest fytoecologických snímků o velikosti 90 x 90 cm. Čtverce na každé lokalitě se nacházely zhruba v 10 metrové vzdálenosti od sebe. Každý tento základní čtverec byl rozdělen na 9 menších čtverců o velikosti 30 x 30 cm a v každém z těchto malých čtverců byla odhadnuta pokryvnost každého druhu, který se tam vyskytoval.

Pro porovnání funkčního složení takto osnímkovaných travních společenstev s nulovými modely bylo využito databází vlastností druhů. Jednotlivé znaky nalezených druhů na třech lokalitách byly vybrány z databází EcoFlora (Fitter & Peat 1994), BioFlor (Klotz et al. 2002) a LEDA (Knevel et al. 2003). Některé vlastnosti nenalezených druhů v databázích pak byly dohledány v publikaci Kubát et al.(2002).

3.2.2 Vysévací experiment

Schopnost druhů klíčit a přežívat na lokalitě byla testována pomocí vysévacího experimentu na pokusné louce Ohrazení. Tuto schopnost jsem chtěla ověřit jak pro prostředí bez kompetice (proto jsem na lokalitě vytvořila „gapy“), tak v prostředí společenstva se všemi biotickými interakcemi.

Koncem října roku 2011 bylo na Ohrazení vytvořeno 64 „gapů“ ve dvou opakováních. Každý „gap“ o velikosti 30 x 30 cm byl pořízen tak, že rýčem byl stržen svrchní drn vegetace a vzniklá prohlubeň byla vyplněna zeminou získanou z blízkého okolí bloku. Zemina musela být navršena mírně nad úroveň hrany „gapu“ s okolním prostředím, aby se slehnutím půdy v průběhu zimy na jaře nevytvořil z „gapu“ bazének. „Gapy“ byly vytvořeny za účelem odstranění druhů běžně se na lokalitě vyskytujících a konkurujících rostlinám, které sem následně byly vysety. Vedle každého „gapu“ proto byla vytyčena plocha o stejné velikosti jako přirozená kontrola, kde byl naopak sledován vývoj semenáčků v prostředí ovlivněném kompeticí. Pokusné plochy byly pokoseny v přibližně stejných termínech kosení celé louky a to koncem června a v druhé polovině října roku 2012. Na rozdíl od okolní vegetace byly plochy sečeny ručně srpem tak, aby nedošlo k poškození jednotlivých čtverců.

K výsevu byla použita semena 64 druhů rostlin (od firmy Planta Naturalis), které se na pokusné louce Ohrazení normálně nevyskytují (příloha 1). Druhy byly vybírány tak, aby byly zastoupeny jak spíše suchomilné, tak i vlhkomilné rostliny, a aby byly zastoupeny především druhy, jejichž ekologické optimum lokalitě Ohrazení neodpovídá. Semena byla zaseta dne 7. 11. 2011 a to do každého gapu a jeho přirozené kontroly jeden druh. Počet potřebných semen k vysetí byl stanoven jako podíl potřebné váhy semen a váhy jednoho semene. Potřebná váha semen v mg byla vypočítána podle vzorce $x = 200 * (1 - \text{Log } m)$, kde m je váha jednoho semene v mg. Tento vzorec ošetřuje skutečnost, že semen, která váží méně je potřeba vysít více než semen s větší hmotností, protože velká semena obsahují více zásobních látek umožňujících rostlině přežít, a proto i v přírodě jsou malá semena produkována rostlinou většinou ve větším počtu než velká semena, což však nezvyšuje jejich samotnou reprodukční schopnost (Cornelissen et al. 2003). Semena o hmotnosti 1 mg a větší byla v použitém vzorci uvažována jako semena s maximální hmotností, a proto potřebná váha použitých semen těchto druhů se neliší a byla stanovena na 200 mg. Všechna semena byla vážena na analytických laboratorních vahách KERN ABJ ($\pm 10^{-5}$ g). Úspěšnost výsevu pak byla vztažena ke skutečnému počtu vysetých semen.

Od konce dubna do září roku 2012 byl čtyřikrát v přibližně pětítýdenním intervalu zaznamenán počet přítomných semenáčků jednotlivých druhů vyskytujících se v každém „gapu“ a jeho přirozené kontrole. Pro větší přesnost byl každý čtverec rozdělen na čtyři menší, v kterých byly počítány uchycené semenáčky, a následně jednotlivé počty v malých čtvercích sečteny pro jeden velký.

Pro ověření schopnosti semen vyklíčit, byl od 14. 3. do 5. 9. roku 2012 prováděn test klíčivosti. Tři týdny od započetí tohoto testu bylo vloženo 20 semen od každého vyšetého druhu do mrazicího boxu a 20 semen do chladicího boxu. Takto stratifikovaná semena pak byla ponechána v klimaboxu k vyklíčení na Petriho miskách (průměr 0,5 cm) na vodou navlhčovaném filtračním papíru. Stejným způsobem bylo zároveň ponecháno v místnosti při běžné pokojové teplotě k vyklíčení od každého druhu 20 semen, která neprošla stratifikací.

3.3 Statistické zpracování a vyhodnocení dat

3.3.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely

Testování existence „assembly rules“ (resp. konvergence/divergence) porovnáním složení travních společenstev s nulovými modely bylo statisticky vyhodnoceno v programu RStudio (verze 0.97) (RStudio 2012) a R (verze 2.15.0) (R Development Core Team 2009).

Byly vytvořeny dva typy matic (de Bello et al. 2009). První matice (druhy x snímky) obsahuje vlastní data pořízená z terénu. Druhá matice (druhy x znaky) zahrnuje data získaná z databází (Fitter & Peat 1994, Klotz et al. 2002, Knevel et al. 2003). Z těchto matic pak byly vypočteny průměrné hodnoty funkční diverzity, a ty byly porovnávány s nulovými modely. Nulová společenstva jsou vytvářena proto, aby produkovala náhodně simulované hodnoty funkční diverzity. Simulovaná funkční diverzita je získána randomizací složení společenstev, a to tak, že v každém vzorku zůstávají kvantitativní poměry druhů stejné, ale náhodně se generuje identita jednotlivých

druhů, a to tak, aby frekvence druhů v celém souboru zůstaly konstantní. Odlišnosti mezi pozorovanými a simulovanými hodnotami funkční diverzity pomáhají odhalit jednotlivé „patterns“ ve společenstvech (de Bello 2012). Randomizace byly provedeny 1) napříč všemi nejmenšími vzorky dohromady (všechny čtverce o rozměru 30 x 30 cm) v rámci jedné lokality 2) napříč nejmenšími vzorky (čtverce o rozměru 30 x 30 cm) pro každý větší vzorek (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality, 3) napříč všemi většími vzorky (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality a 4) napříč jednotlivými lokalitami, kde byly uvažovány průměrné pokryvnosti druhů ve vzorcích na jednotlivých lokalitách.

Aby funkční diverzita byla nezávislá na počtu druhů, byl použit koeficient MPD („mean dissimilarity between species“ – původní jméno a z něj vyplývající akronym funkce v R je „mean phylogenetic dissimilarity“, ale zde je použit pro pouhou diferenci v hodnotě znaku) charakterizující průměrnou odlišnost mezi druhy. MPD koeficient počítá průměrnou odlišnost znaků mezi všemi možnými dvojicemi druhů (de Bello et al. 2012), která je potom při výpočtu funkční diverzity (pomocí Raova koeficientu) vážená relativní druhovou pokryvností srovnávaných druhů. Hodnoty funkční diverzity tak byly spočteny jak pro reálná data, tak pro jednotlivé simulace nulového modelu (de Bello et al. 2012). Odlišnost mezi náhodnou a pozorovanou funkční diverzitou pak vyjadřuje koeficient SES („standardized effect size index“), který měří počet standardních odchylek od toho, že koeficient pozorovaných společenstev se nachází nad nebo pod středním koeficientem simulovaných společenstev (Götzenberger et al. 2012). SES se spočítá jako (de Bello 2012, Götzenberger et al. 2012):

$$(FD_{obs} - FD_{Mexp}) / FD_{SDexp}$$

kde FD_{obs} je funkční diverzita pozorovaného společenstva, FD_{Mexp} je střední hodnota funkční diverzity simulované pomocí nulového modelu a FD_{SDexp} je standardní odchylka simulované funkční diverzity (každý nulový model byl simulován 999 krát, a z těchto hodnot byla vypočtena střední hodnota a směrodatná odchylka). Pokud je SES větší než 0, znamená to znakovou divergenci a pokud menší než 0, tak znakovou konvergenci. (Pozitivní hodnoty

SES znamenají, že pozorovaná FD je větší než očekávaná, a tedy se druhy v rámci společenstva liší víc, než v případě náhodného uspořádání). Za statisticky průkazné považujeme odchylky od nulového modelu (na 5% hladině významnosti) pokud $|SES| > 2$. Pokud je hodnota SES blízká 0 (resp. $-2 \leq SES \leq 2$), znamená to, že pozorovaná hodnota SES se významně neliší od nulového modelu (vycházíme z předpokladu, že SES má normovaní normální rozdělení).

Pro získání náhodných společenstev byl použit balíček „picante“ (R Development Core Team 2009), který provádí permutační procedury (náhodné posouvání druhů mezi jednotlivými vzorky) výběrem jednotlivých taxonů ze „species pool“ (Kembel et al. 2010). Balíček „picante“ (R Development Core Team 2009) byl také použit pro vypočítání MPD koeficientu. Balíček „ade4“ (R Development Core Team 2009) byl použit pro určení α , β a γ diverzity, které byly následně upraveny pomocí balíčku „vegan“ (R Development Core Team 2009), který zajišťuje mnohorozměrnou analýzu vztahů mezi znaky a druhy a popisuje tak znakovou konvergenci a divergenci (Kembel et al. 2010). S výpočtem mi pomáhal Francesco de Bello.

3.3.2 Vysévací experiment

Pro každý vyšetý druh byly zjištěny pomocí programu JUICE verze 7.0 (Tichý 2002) Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost, světlo a živiny.

Ze dvou fytoecologických snímků odpovídajících plochám, kde byla prováděna dvě opakování vysévacího experimentu, a z externí databáze snímků z České národní fytoecologické databáze (Chytrý & Rafajová 2003) byl spočten pomocí programu RStudio (verze 0.97) (RStudio 2012) a R (verze 2.15.0) (R Development Core Team 2009) Bealsův index pro vyšeté druhy. Pro výpočet byla použita funkce „beals“ „type“ = 2 (tj. byly použity pokryvnosti pro spočítání vážených průměrů předpokládaných pravděpodobností). S výpočtem Bealsova indexu mi pomáhal Pavel Fibich. Následně byl spočten průměr z hodnot Bealsova indexu dvou fytoecologických snímků.

Jednotlivé proměnné, tj. klíčivost semen v testu klíčivosti (vyjádřená jako počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen), logaritmus průměrné váhy semene, Ellenbergovy indikační hodnoty a Bealsův index (průměr ze dvou snímků), byly porovnávány vzhledem k uchycení semenáčků (vyjádřené jako počet živých semenáčků v daném odběru standardizovaný na počet vyšetých semen) v „gapech“ a v kontrolách (vždy byl uvažován průměr ze dvou opakování) a vzhledem k jejich poměru (poměr počtu vyklíčených semenáčků v kontrolách a počtu vyklíčených semenáčků v „gapech“) pomocí korelací v programu Statistica 10 (StatSoft 2011). V tomto programu byly zpracovány i veškeré grafy, kromě histogramu klíčivosti semen jednotlivých druhů stratifikovaných v chladicím a mrazicím boxu a bez stratifikace, který byl sestaven pomocí programu Microsoft Office Excel 2007. Pro vybrané průkazně korelované proměnné jsou prezentovány grafy s regresními přímkami (pomocí programu Statistica 10 (StatSoft 2011)); jako prediktor v regresi jsem vybrala proměnnou, pro kterou to bylo logičtější, užitím regrese neimplikují kauzální závislost). Protože se jedná o první, v podstatě vyhledávací studii, rozhodla jsem se neprovádět žádné korekce na počet prováděných testů a vycházím z toho, že pravděpodobnost chyby prvního druhu je kontrolována v každém dílčím testu samostatně.

4 Výsledky

4.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely

Pokud byly zaznamenány nějaké průkazné „patterns“ dokazující existenci „assembly rules“, tak pouze na nejmenších prostorových škálách, tj. ve čtvercích o velikosti 30 x 30 cm u všech znaků (životní forma, vegetativní množení, začátek kvetení, váha semene, průměrná výška a SLA – poslední tři jmenované byly logaritmičsky transformovány) (tab. I, II) a ve snímcích o velikosti 90 x 90 cm pouze v případě znaku začátek kvetení (tab. III). Na úrovni největších prostorových škál (celé lokality) nebyly zaznamenány ani u jednoho znaku žádné „patterns“ průkazně se lišící od nulových modelů (tab. IV).

V případě porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč všemi nejmenšími vzorky dohromady (všechny čtverce o rozměru 30 x 30 cm) v rámci jedné lokality byla zaznamenána průkazná divergence pro životní formu a váhu semene na všech třech lokalitách, dále pro průměrnou výšku na lokalitě PP Kaliště a PP Ohrazení a pro SLA na pokusné louce Ohrazení. Pro vegetativní množení a začátek kvetení byla na všech třech lokalitách pozorována průkazná konvergence (tab. I).

Tab. I: Porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč všemi nejmenšími vzorky dohromady (všechny čtverce o rozměru 30 x 30 cm) v rámci jedné lokality, vyjádřené pomocí SES (Standard Effect Size). Kurzivou jsou označeny průkazné hodnoty SES pro konvergenci, podtržené hodnoty SES značí průkaznou divergenci a normálním fontem jsou hodnoty, které se významně neliší od nulových modelů.

Lokalita / znak	Životní forma	Vegetativní množení	Začátek kvetení	Log Váha semene	Log Průměrná výška	Log SLA
NP Kaliště	<i>3,8088</i>	<i>-3,4361</i>	<i>-2,8908</i>	<i>3,1000</i>	<i>3,9303</i>	1,0643
NP Ohrazení	<i>4,5921</i>	<i>-3,5482</i>	<i>-2,7906</i>	<i>2,6961</i>	<i>4,3508</i>	1,2130
Ohrazení	<i>4,7049</i>	<i>-2,0249</i>	<i>-4,7593</i>	<i>9,9375</i>	1,0140	<i>7,7588</i>

V případě porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč nejmenšími vzorky (čtverce o rozměru 30 x 30 cm) pro každý větší vzorek (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality byla zaznamenána průkazná divergence pro životní formu pouze v jednom snímku na lokalitě NP Kaliště a v jednom snímku na lokalitě NP Ohrazení, pro váhu semene ve dvou snímkách na lokalitě NP Kaliště, ve dvou snímkách na lokalitě NP Ohrazení a ve čtyřech snímkách na pokusné louce Ohrazení, pro průměrnou výšku ve čtyřech snímkách na lokalitě NP Kaliště, ve čtyřech na lokalitě NP Ohrazení a v jednom na pokusné louce Ohrazení a pro SLA ve dvou snímkách na lokalitě NP Kaliště, ve dvou na lokalitě NP Ohrazení a ve čtyřech na pokusné louce Ohrazení. Průkazná konvergence byla opět zaznamenána pro vegetativní množení, a to ve dvou snímkách na lokalitě NP Kaliště, ve dvou na lokalitě NP Ohrazení a v jednom na pokusné louce Ohrazení, a dále pro začátek kvetení v jednom snímku na lokalitě NP Kaliště, v jednom na lokalitě NP Ohrazení a ve dvou na pokusné louce Ohrazení (tab. II). Podstatné je, že pokud byla zaznamenána průkazná odchylka od náhodného modelu, vždy to bylo pro daný znak ve všech čtvcích stejným směrem.

Tab. II: Porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč nejmenšími vzorky (čtverce o rozměru 30 x 30 cm) pro každý větší vzorek (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality, vyjádřené pomocí SES (Standard Effect Size). Kurzivou jsou označeny průkazné hodnoty SES pro konvergenci, podtržené hodnoty SES značí průkaznou divergenci a normálním fontem jsou hodnoty SES, které se významně neliší od nulových modelů.

Lokalita / znak	Životní forma	Vegetativní množení	Začátek kvetení	Log Váha semene	Log Průměrná výška	Log SLA
NP Kaliště 1	-0,5297	<i>-3,5779</i>	-0,9071	1,2284	<u>2,8670</u>	1,2642
NP Kaliště 2	-1,3997	<i>-2,4335</i>	-0,9192	1,5190	1,5999	<u>2,5707</u>
NP Kaliště 3	-0,1944	-0,6538	<i>-2,9090</i>	<u>2,7144</u>	<u>2,3314</u>	<u>2,9737</u>
NP Kaliště 4	-0,6725	1,5550	0,4516	-1,0118	<u>2,3158</u>	<u>1,0395</u>
NP Kaliště 5	<u>3,6134</u>	-1,4077	-0,1718	<u>3,5946</u>	0,5331	0,9319
NP Kaliště 6	1,4745	-0,0836	0,8947	-0,1572	<u>3,3749</u>	-0,8442
NP Ohrazení 1	-0,5426	<i>-2,6296</i>	-1,0389	1,4262	<u>2,5469</u>	1,5844
NP Ohrazení 2	-1,4429	<i>-2,5912</i>	-1,1278	1,4419	1,6308	<u>2,2926</u>
NP Ohrazení 3	-0,1700	-0,7146	<i>-2,7484</i>	<u>2,8633</u>	<u>2,2792</u>	<u>2,4969</u>
NP Ohrazení 4	-0,6471	1,5537	0,5501	-1,0101	<u>2,2120</u>	1,1050
NP Ohrazení 5	<u>3,4005</u>	-1,7920	-0,0483	<u>3,0510</u>	0,5333	1,0532
NP Ohrazení 6	1,3991	0,0120	0,8773	-0,4723	<u>2,8133</u>	-0,8597
Ohrazení 1	1,5016	-0,5722	0,7311	-0,5730	<u>2,0020</u>	-0,7045
Ohrazení 2	0,4854	1,0253	<i>-3,7780</i>	<u>4,2318</u>	0,8532	<u>3,9716</u>
Ohrazení 3	1,8815	<i>-2,3973</i>	-1,8384	-0,1112	0,1183	<u>2,1831</u>
Ohrazení 4	0,7984	-0,0542	-1,9926	<u>7,4395</u>	-0,5742	<u>6,7773</u>
Ohrazení 5	1,2751	-1,3612	<i>-2,8130</i>	<u>4,3242</u>	-1,5825	1,8932
Ohrazení 6	1,5883	1,0501	-1,7501	<u>6,4418</u>	-0,0744	<u>4,3379</u>

V případě porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč všemi většími vzorky (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality byla zaznamenána průkazná pouze divergence pro začátek kvetení na lokalitě NP Ohrazení a na pokusné louce Ohrazení (tab. III).

Tab. III: Porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč všemi většími vzorky (čtverce o rozměru 90 x 90 cm) v rámci jedné lokality, vyjádřené pomocí SES (Standard Effect Size). Kurzivou jsou označeny průkazné hodnoty SES pro konvergenci a normálním fontem jsou hodnoty SES, které se významně neliší od nulových modelů.

Lokalita / znak	Životní forma	Vegetativní množení	Začátek kvetení	Log Váha semene	Log Průměrná výška	Log SLA
NP Kaliště	1,5340	-1,2871	-0,9966	0,9922	1,6948	0,3233
NP Ohrazení	-1,1450	-0,2881	<u>2,8685</u>	-1,0933	1,1863	-1,9402
Ohrazení	-0,5201	-0,9248	<u>2,9050</u>	-0,5065	1,8098	-1,3784

V případě porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč jednotlivými lokalitami nebyly nalezeny žádné hodnoty SES, které by se průkazně lišily od nulových modelů (tab. IV).

Tab. IV: Porovnávání společenstev s nulovými modely vytvořenými napříč jednotlivými lokalitami, vyjádřené pomocí SES (Standard Effect Size).

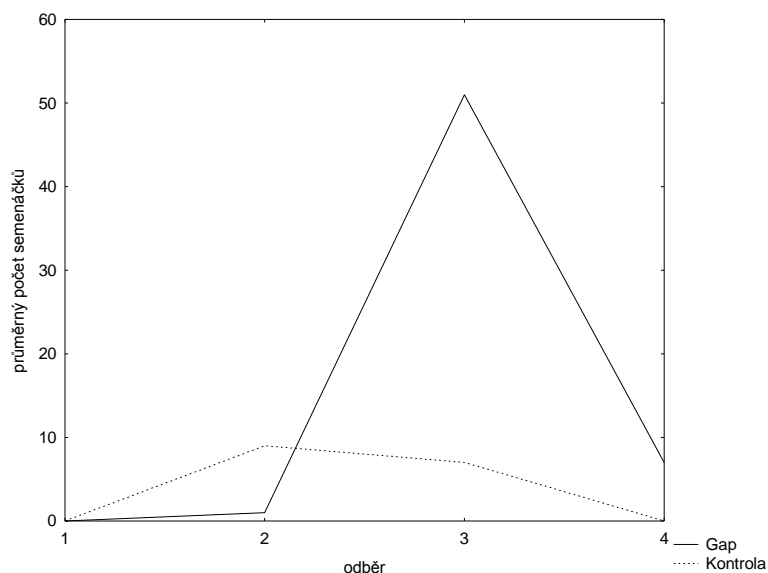
Znak	Životní forma	Vegetativní množení	Začátek kvetení	Log Váha semene	Log Průměrná výška	Log SLA
SES mezi lokalitami	1,5466	-1,2144	-0,9519	0,1410	-1,3669	0,5126

Z uvedených hodnot vyplývá, že se mi podařilo prokázat „assembly rules“ prakticky jenom na nejmenší prostorové škále (30 cm x 30 cm). Na této škále se spolu častěji vyskytují druhy, které se liší víc než předpokládá nulový model životní formou, váhou semene a průměrnou výškou (koexistují spolu tedy druhy vysoké a nízké), zatímco více podobné než předpokládá nulový model jsou si druhy ve vegetativním množení a ve fenologii.

4.2 Vysévací experiment

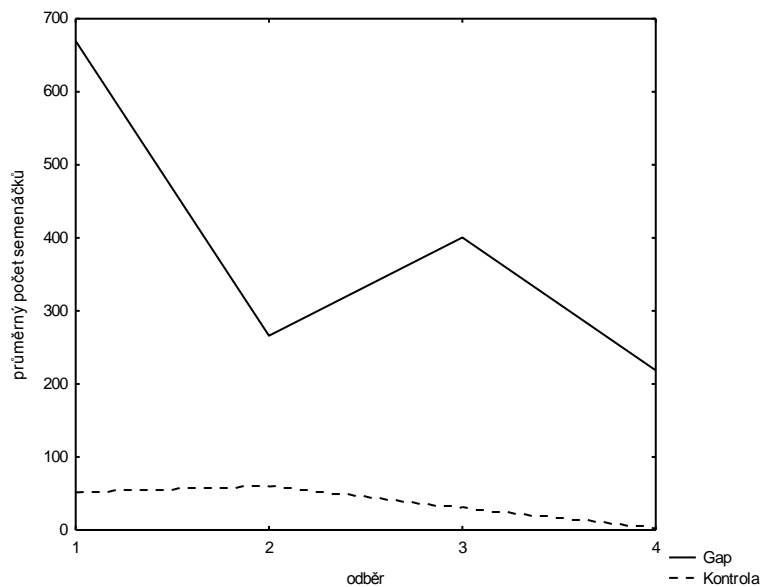
4.2.1 Klíčení a přežívání vysetých druhů na lokalitě

Z celkem 64 vysetých druhů na lokalitě vyklíčilo 47 druhů (příloha 1). Všechny druhy klíčily lépe v „gapech“ než v kontrolách, pouze *Potentilla palustris* vyklíčila nejprve více v kontrole, ale následně se počet semenáčků začal rychle navyšovat v „gapu“ a převýšil tak počet semenáčků v kontrole, kde při poslední návštěvě nebyl zaznamenán již žádný semenáček (obr. 2).

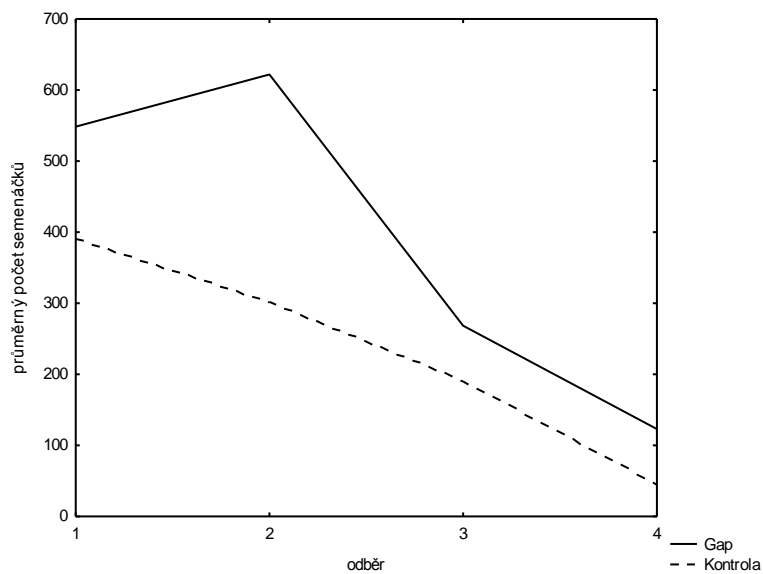


Obr. 2: Počet živých semenáčků druhu *Potentilla palustris* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).

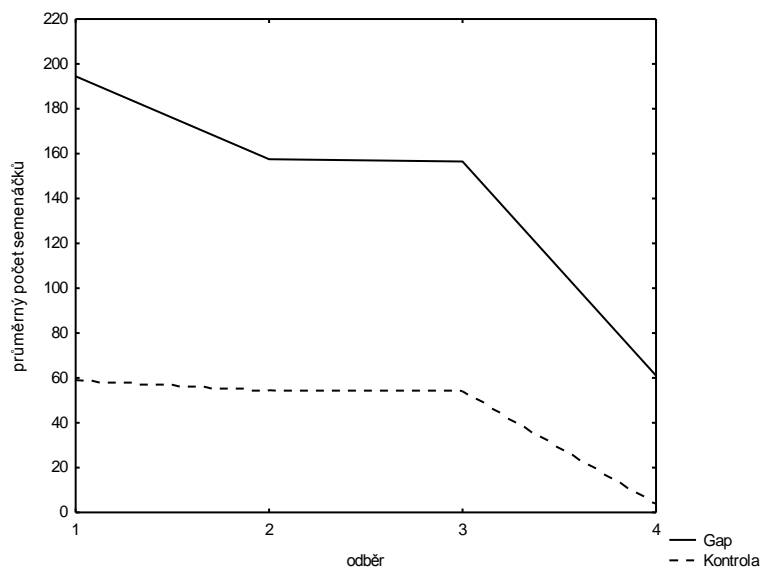
Druhy klíčily v čase velmi různě, většina jich vyklíčila v průběhu jara, ale poměrně dost druhů klíčilo ještě v průběhu července. Déle však už žádný druh neklíčil, naopak v září byl u velké většiny druhů zaznamenán velmi silný pokles v „gapech“ i v kontrolách. V kontrolách docházelo k vymírání semenáčků zpravidla mnohem dříve než v „gapech“ a u mnohých druhů semenáčky z kontrol vymizely úplně. Na obrázku 3 – 12 je znázorněn počet živých semenáčků v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování) deseti nejhojnějších druhů, u kterých byl zaznamenán počet vyklíčených semen vyšší než 50.



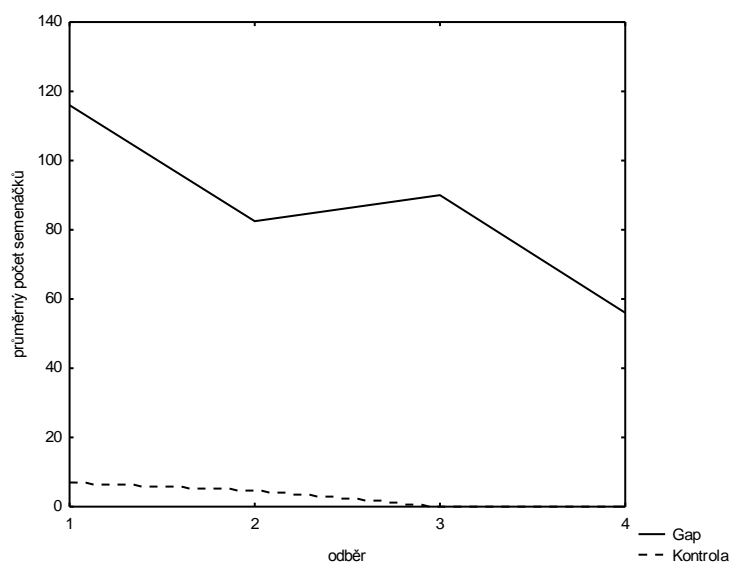
Obr. 3: Počet živých semenáčků druhu *Hypericum hirsutum* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



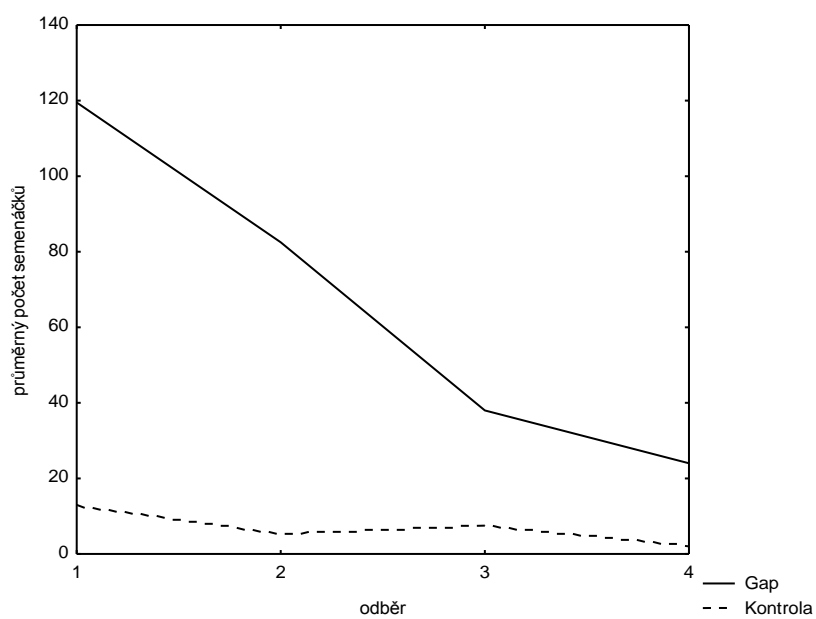
Obr. 4: Počet živých semenáčků druhu *Dianthus deltoides* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



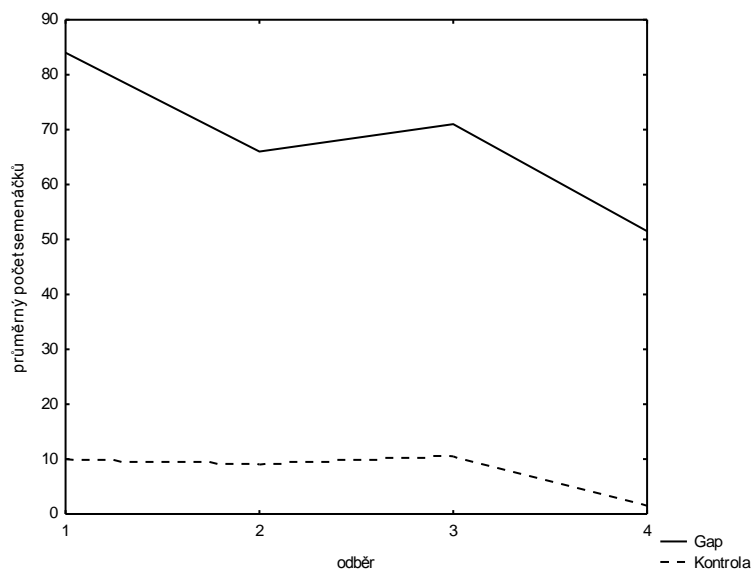
Obr. 5: Počet živých semenáčků druhu *Potentilla recta* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



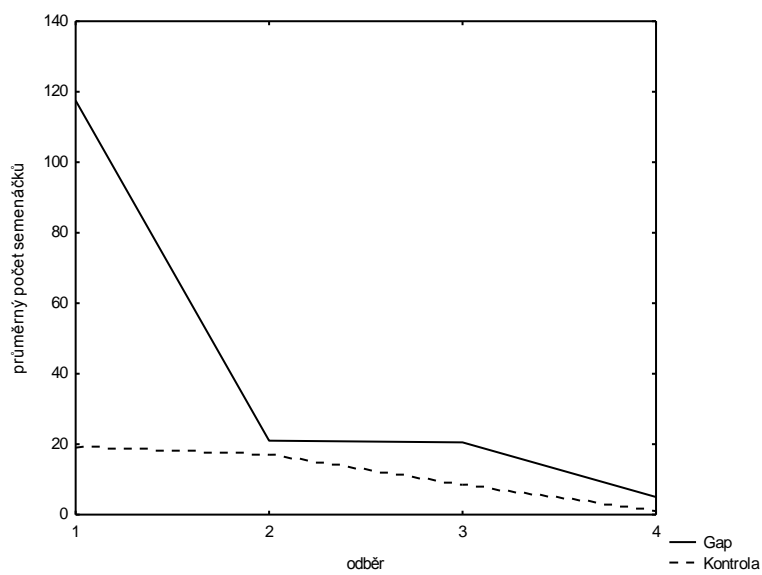
Obr. 6: Počet živých semenáčků druhu *Potentilla supina* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



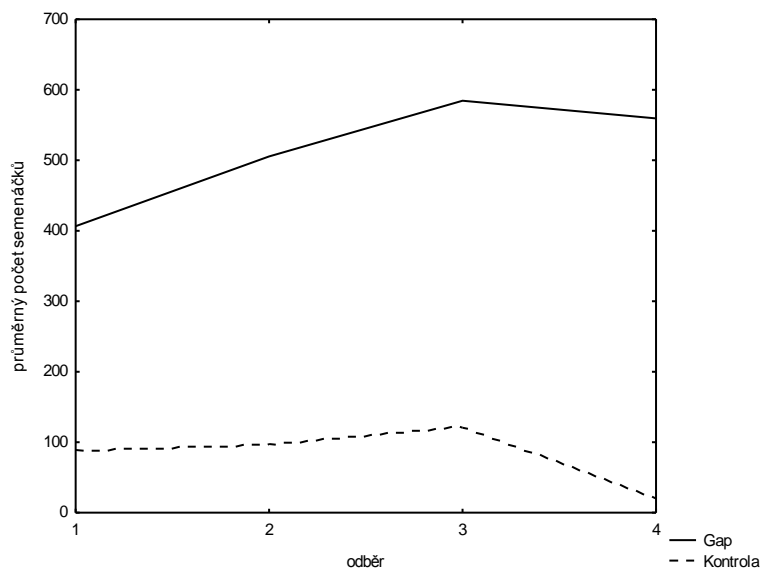
Obr. 7: Počet živých semenáčků druhu *Carex bohemica* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



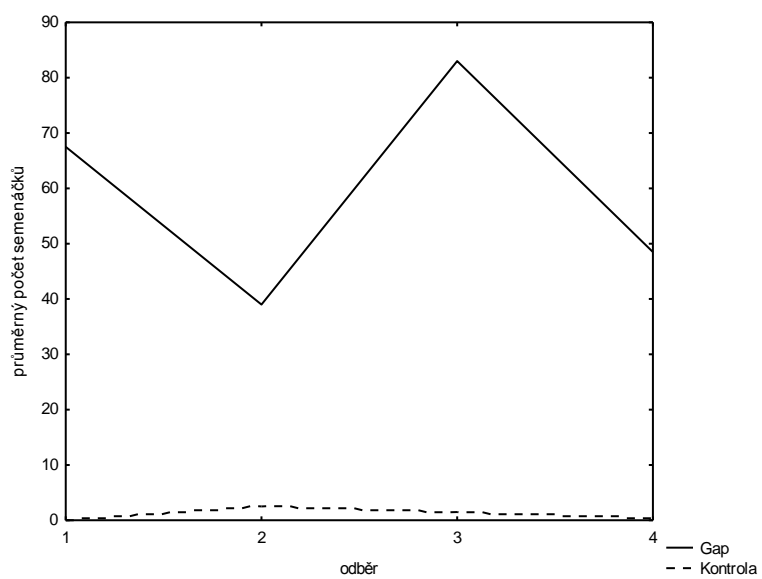
Obr. 8: Počet živých semenáčků druhu *Carex flacca* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



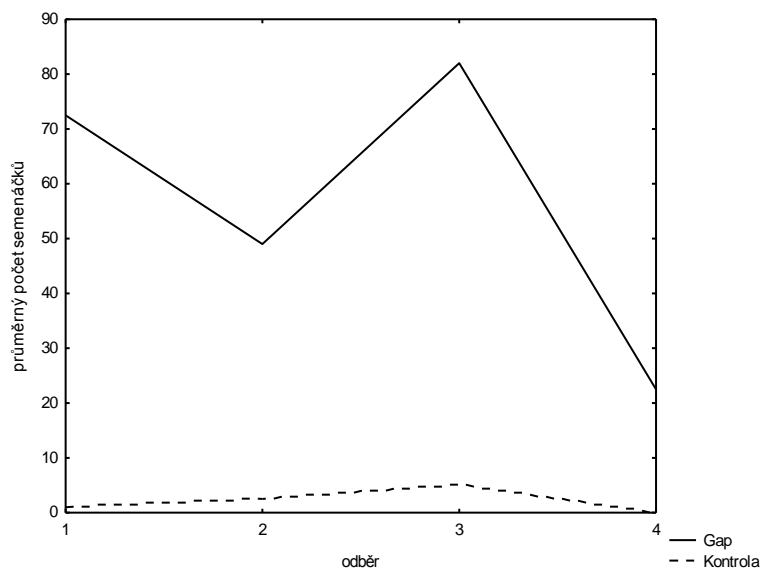
Obr. 9: Počet živých semenáčků druhu *Acinos arvensis* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



Obr. 10: Počet živých semenáčků druhu *Lythrum salicaria* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



Obr. 11: Počet živých semenáčků druhu *Scutellaria galericulata* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).



Obr. 12: Počet živých semenáčků druhu *Cyperus fuscus* v průběhu jednotlivých odběrů (průměr ze dvou opakování).

4.2.2 Test klíčivosti

V testu klíčivosti vůbec nevyklíčily pouze dva druhy – *Myrrhis odorata* a *Solanum dulcamara*.

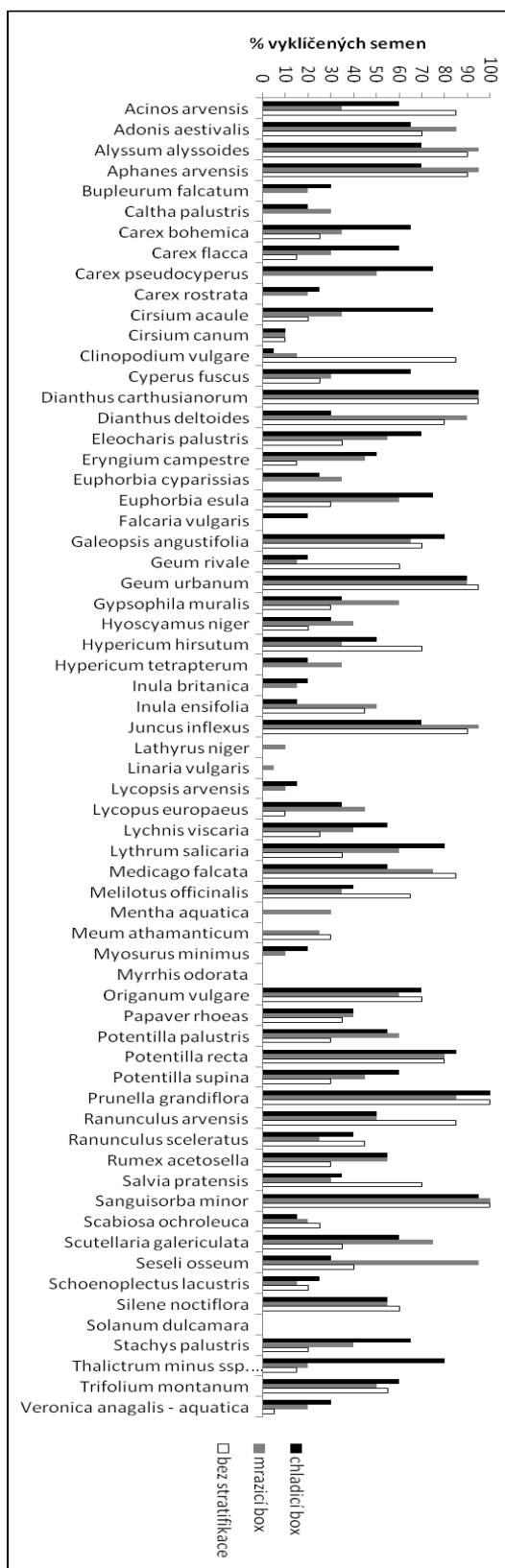
Po stratifikaci v chladicím boxu nejlépe klíčily *Prunella grandiflora* (100%), *Sanguisorba minor* a *Dianthus carthusianorum* (95%) a *Geum urbanum* (90%). Naopak nejhůře klíčilo *Clinopodium vulgare* (5%) a vůbec nevyklíčily navíc *Lathyrus niger*, *Linaria vulgaris*, *Mentha aquatica* a *Meum athamanticum*.

Po stratifikaci v mrazicím boxu nejlépe klíčily *Sanguisorba minor* (100%), *Alyssum alyssoides*, *Aphanes arvensis*, *Dianthus carthusianorum*, *Juncus inflexus* a *Seseli oseum* (95%), *Dianthus deltoides* a *Geum urbanum* (90%). Nejhůře klíčila *Linaria vulgaris* (5%) a vůbec nevyklíčila *Falcaria vulgaris*.

Ze semen, která neprošla žádnou stratifikací nejlépe klíčily *Prunella grandiflora* a *Sanguisorba minor* (100%), *Dianthus carthusianorum* a

Geum urbanum (95%) a *Alyssum alyssoides*, *Aphanes arvensis* a *Juncus inflexus* (90%). Nejhůře klíčila *Veronica anagalis-aquatica* (5%) a vůbec nevyklíčily *Bupleurum falcatum*, *Caltha palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Carex rostrata*, *Euphorbia cyparissias*, *Falcaria vulgaris*, *Hypericum tetrapterum*, *Inula britannica*, *Lathyrus niger*, *Linaria vulgaris*, *Lycopsis arvensis*, *Mentha aquatica* a *Myosurus minimus*.

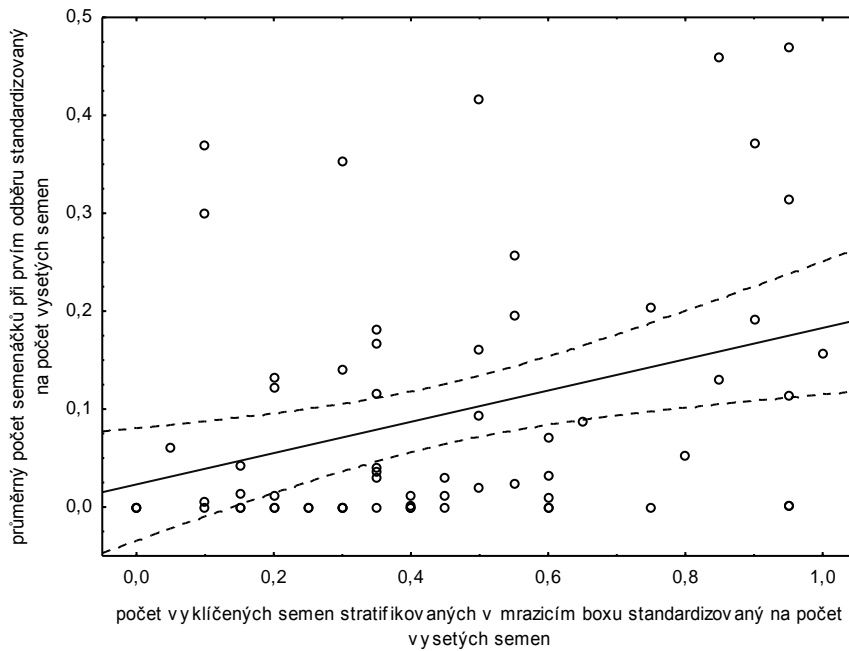
Klíčivost semen jednotlivých druhů po stratifikaci oběma způsoby i bez stratifikace je zaznamenána na obrázku 13.



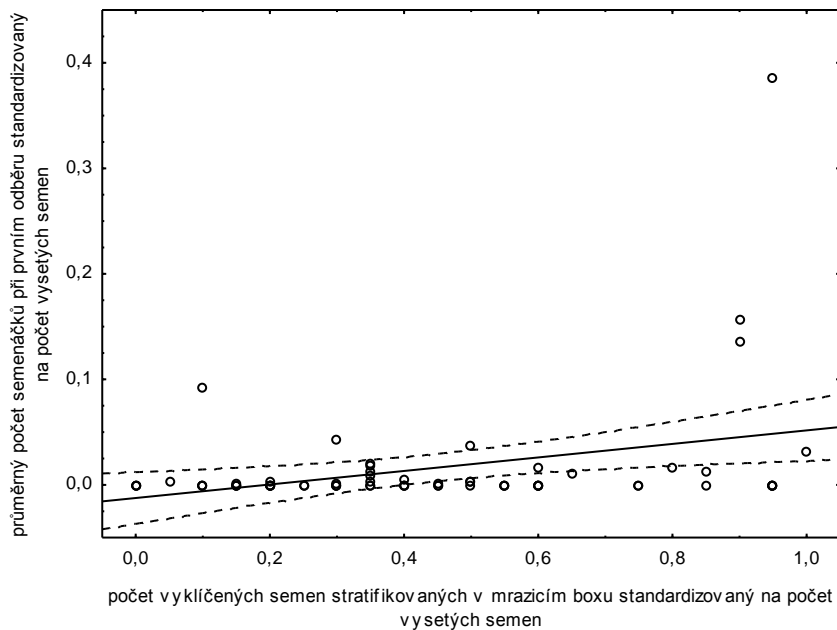
Obr. 13: Klíčivost semen jednotlivých druhů stratifikovaných v chladicím a mrazicím boxu a bez stratifikace.

4.2.3 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k testu klíčivosti

Uchycení semenáčků v terénu, vyjádřené jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen, nejlépe předpovídá klíčivost semen, vyjádřená jako počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen (tj. 20 semen), která prošla stratifikací v mrazicím boxu, a to jak v „gapech“ ($r = 0,3466$; $N = 64$; $p = 0,005$) (obr. 14), tak v kontrolách ($r = 0,3285$; $N = 64$; $p = 0,008$) (obr. 15). Přesto však některé druhy, které po stratifikaci v mrazicím boxu příliš dobře neklíčily, klíčily poměrně dobře v terénu (např. *Lathyrus niger*, *Lycopsis arvensis*, *Carex flacca*). Méně statisticky průkazně pak uchycení semenáčků v terénu, vyjádřené jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen, předpovídá klíčivost semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen, tj. 20 semen) stratifikovaných v chladicím boxu – v „gapech“ ($r = 0,2931$; $N = 64$; $p = 0,019$) a v kontrolách ($r = 0,2719$, $N = 64$; $p = 0,03$) – a klíčivost semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen, tj. 20 semen) bez stratifikace průkazně předpovídá uchycení semenáčků, vyjádřené jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen, pouze v kontrolách ($r = 0,2985$; $N = 64$; $p = 0,017$). Pokud nejsou uvažovány druhy, které v terénu vůbec nevyklíčily, průkaznost se snižuje a omezuje pouze na kontroly, ve kterých uchycení semenáčků, vyjádřené jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen, předpovídá pouze klíčivost semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen) stratifikovaných v mrazicím boxu ($r = 0,3135$; $N = 47$; $p = 0,32$) a klíčivost semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen) bez stratifikace ($r = 0,2927$; $N = 47$; $p = 0,46$).



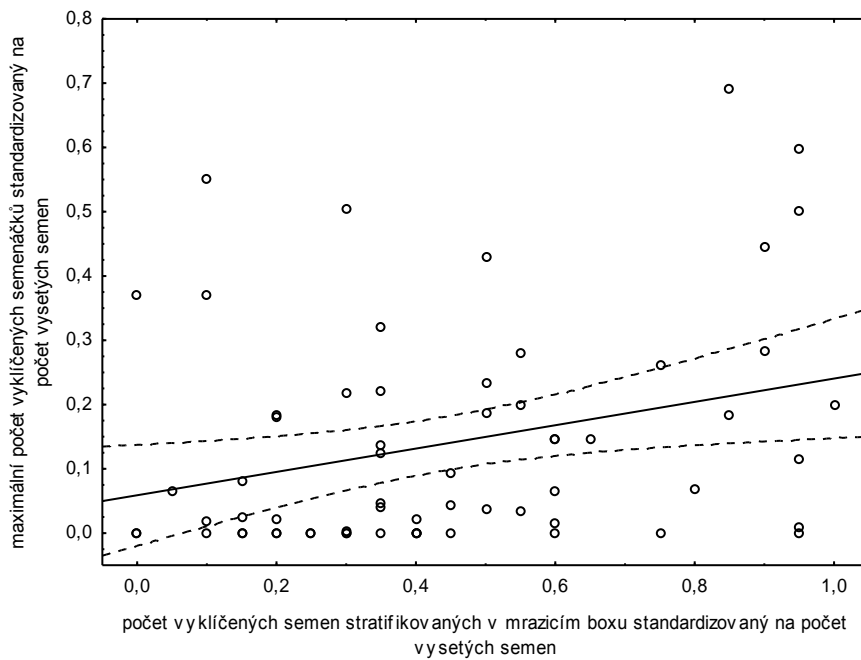
Obr. 14: Regresní přímka předpovídající vztah mezi uchycením semenáčků v „gapech“, vyjádřeným jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen (průměrný počet semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen) a počtem vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu vyděleným počtem vyšetých semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen). Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při prvním odběru standardizovaný na počet vyšetých semen = $0,023 + 0,1598 * \text{počet vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaný na počet vyšetých semen}$, $r = 0,3466$; $p = 0,005$; 95% konfidenční interval.



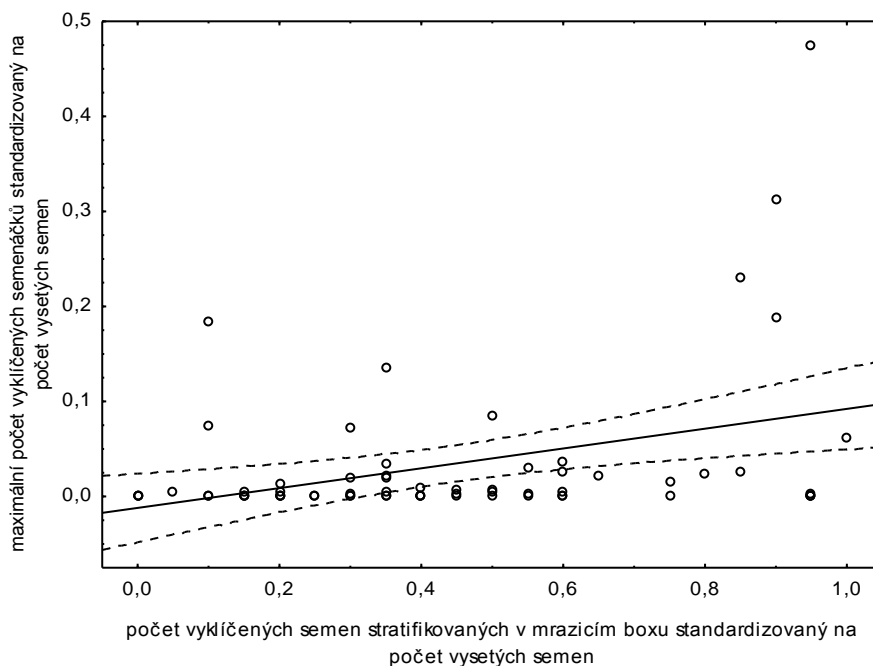
Obr. 15: Regresní přímka předpovídající vztah mezi uchycením semenáčků v kontrolách, vyjádřeným jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vysetých semen (průměrný počet semenáčků standardizovaný na počet vysetých semen) a počtem vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu vyděleným počtem vysetých semen (počet vyklíčených semen standardizovaný na počet vysetých semen). Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při prvním odběru standardizovaný na počet vysetých semen = $-0,0125 + 0,0641 \cdot$ počet vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaný na počet vysetých semen, $r = 0,3285$; $p = 0,008$; 95% konfidenční interval.

Statisticky průkazná je také korelace mezi maximálním počtem vyklíčených semenáčků v „gapech“ ($r = 0,2936$; $N = 64$; $p = 0,019$) (obr. 16) i kontrolách ($r = 0,3584$; $N = 64$; $p = 0,004$) (obr. 17) ze všech čtyřech odběrů (maximální počet vyklíčených semenáčků je standardizovaný na počet vysetých semen) a klíčivostí semen stratifikovaných v mrazicím boxu (počet vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaný na počet vysetých semen). Maximální počet vyklíčených semenáčků ze všech čtyřech odběrů (standardizovaný na počet vysetých semen) vzhledem ke klíčivosti (počet

vyklíčených semen standardizovaný na počet vyšetých semen) jak semen stratifikovaných v chladicím boxu ($r = 0,3153$; $N = 64$; $p = 0,011$), tak semen bez stratifikace ($r = 0,2869$; $N = 64$; $p = 0,022$) koreloval průkazně pouze v kontrolách.



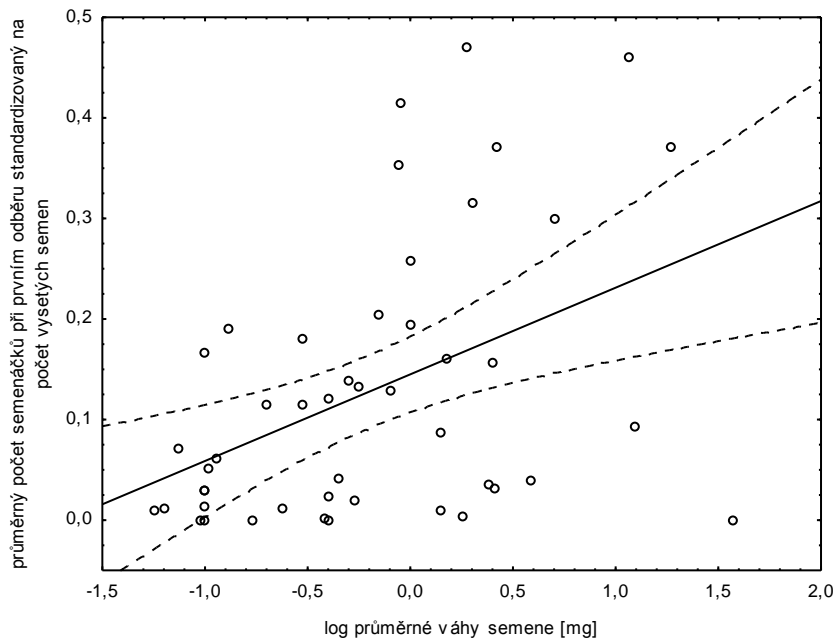
Obr. 16: Regresní přímka závislosti maximálního počtu vyklíčených semenáčků v „gapech“ ze všech čtyřech odběrů standardizovaného na počet vyšetých semen a počtu vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaného na počet vyšetých semen. Regresní rovnice: maximální počet vyklíčených semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen = $0,0589 + 0,1816 * \text{počet vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaný na počet vyšetých semen}$, $r = 0,2936$; $p = 0,019$; 95% konfidenční interval.



Obr. 17: Regresní přímka závislosti maximálního počtu vyklíčených semenáčků v kontrolách ze všech čtyřech odběrů standardizovaného na počet vyšetých semen a počtu vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaného na počet vyšetých semen. Regresní rovnice: maximální počet vyklíčených semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen = - 0,0121 + 0,1043 * počet vyklíčených semen stratifikovaných v mrazicím boxu standardizovaný na počet vyšetých semen, $r = 0,3584$; $p = 0,004$; 95% konfidenční interval.

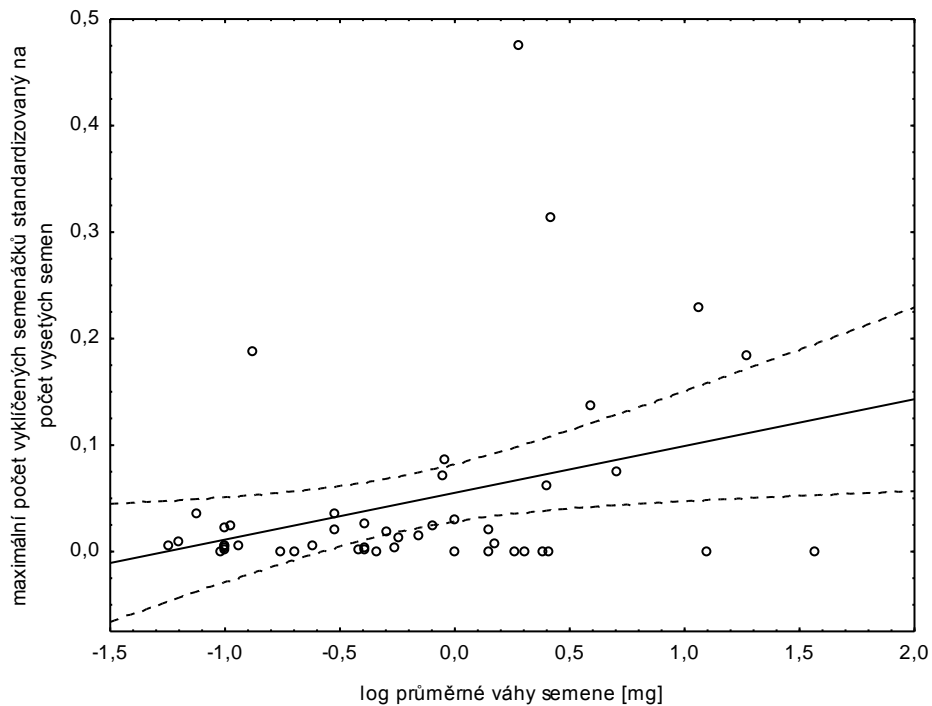
4.2.4 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k hmotnosti semene

Uchycení semenáčků v „gapech“, vyjádřené jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetých semen, je pozitivně korelováno s logaritmem průměrné váhy semene ($r = 0,2935$; $N = 64$; $p = 0,019$), z čehož vyplývá, že semena s větší hmotností v „gapech“ klíčila lépe než semena s malou hmotností. Pokud nejsou uvažovány druhy, které v terénu vůbec nevyklíčily, statistická průkaznost se zvýší ($r = 0,4398$; $N = 47$; $p = 0,002$) (obr. 18).



Obr. 18: Regresní přímka závislosti uchycení semenáčků v „gapech“, vyjádřeného jako poměr počtu semenáčků v prvním odběru a počtu vyšetřovaných semen (průměrný počet semenáčků standardizovaný na počet vyšetřovaných semen), v závislosti na logaritmu průměrné váhy semene v případě, že neuvažujeme druhy, které vůbec nevyklíčily. Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při prvním odběru standardizovaný na počet vyšetřovaných semen = $0,145 + 0,0862 * \log \text{ průměrné váhy semene}$, $r = 0,4398$; $p = 0,002$; 95% konfidenční interval.

Pokud uvažujeme závislost mezi maximálním počtem vyklíčených semenáčků ze všech čtyřech odběrů standardizovaným na počet vyšetřovaných semen a logaritmem průměrné váhy semene, vychází průkazná korelace pro semenáčky jak v „gapech“ ($r = 0,3816$; $N = 64$; $p = 0,002$), tak v kontrolách ($r = 0,2528$; $N = 64$; $p = 0,044$). Pokud neuvažujeme druhy, které v terénu vůbec nevyklíčily, průkaznost obou závislostí se ještě zvýší – pro „gapy“ ($r = 0,5717$; $N = 47$; $p < 0,0001$) a pro kontroly ($r = 0,33$; $N = 47$; $p = 0,023$) (obr. 19).

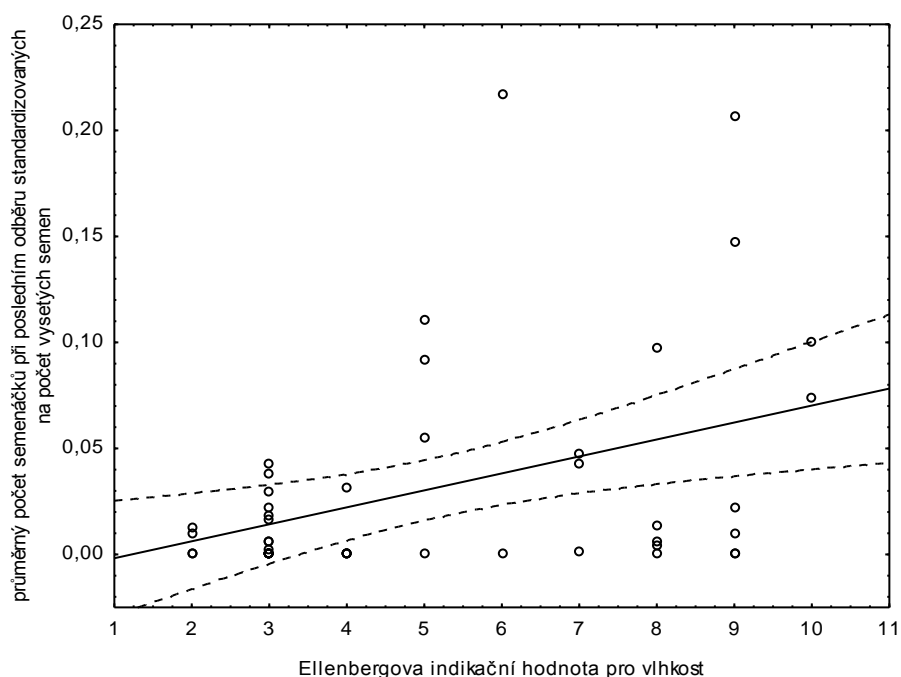


Obr. 19: Regresní přímka závislosti maximálního počtu vyklíčených semenáčků v kontrolách ze všech čtyřech odběrů standardizovaného na počet vyšetých semen a logaritmu průměrné váhy semene v případě, že neuvažujeme druhy, které vůbec nevyklíčily. Regresní rovnice: maximální počet vyklíčených semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen = $0,0552 + 0,0439 * \log$ průměrné váhy semene, $r = 0,33$; $p = 0,023$; 95% konfidenční interval.

4.2.5 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě v závislosti na Ellenbergových indikačních hodnotách

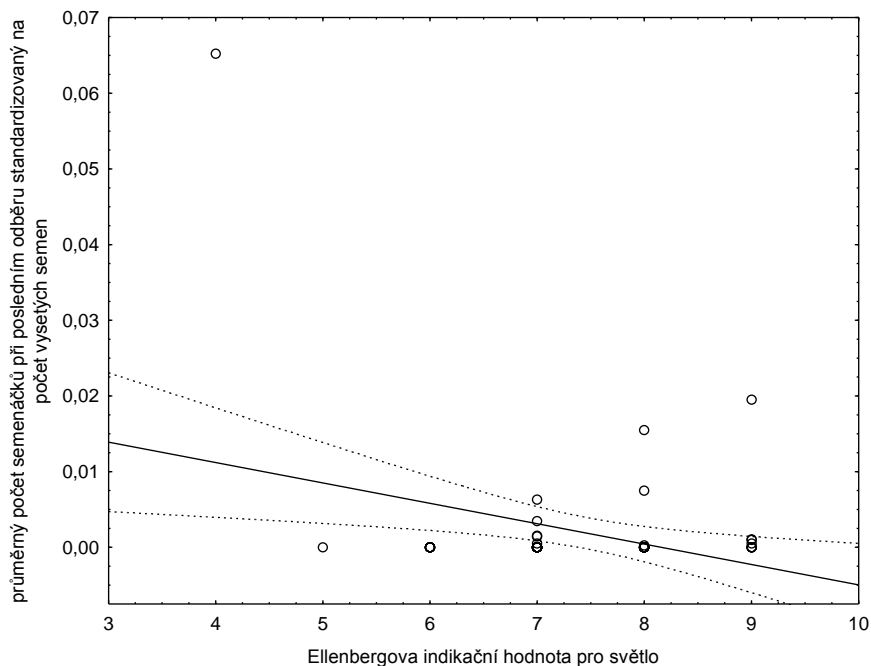
Na začátku byl počet semenáčků (standardizovaný na počet vyšetých semen) v „gapech“ ($r = -0,0869$; $N = 64$; $p = 0,495$) i v kontrolách ($r = -0,1674$; $N = 64$; $p = 0,186$) zcela nezávislý na tom, jestli je daný druh vlhkomilný nebo suchomilný. V kontrolách tomu tak zůstalo až do posledního záznamu ($r = -0,0317$; $N = 64$; $p = 0,803$). V „gapech“ však byla při posledním odběru zaznamenána pozitivní korelace mezi počtem semenáčků standardizovaným na počet vyšetých semen a Ellenbergovou indikační hodnotou pro vlhkost

($r = 0,292$; $N = 64$; $p = 0,019$) a pokud nebyly uvažovány druhy, které vůbec nevyklíčily, tak se průkaznost závislosti ještě zvýšila ($r = 0,3979$; $N = 47$; $p = 0,006$) (obr. 20). Z této závislosti vyplývá, že hodně vlhkomilné druhy přežívaly v „gapech“ mnohem lépe než suchomilné. V kontrolách vymíraly jak suchomilné, tak vlhkomilné druhy. Z vlhkomilných druhů v „gapech“ na konci byl zaznamenán vysoký počet např. *Carex pseudocyperus*, *Carex rostrata*, *Eleocharis palustris*, *Juncus inflexus*, *Lythrum salicaria*, *Potentilla supina*, a *Scutellaria galericulata*.



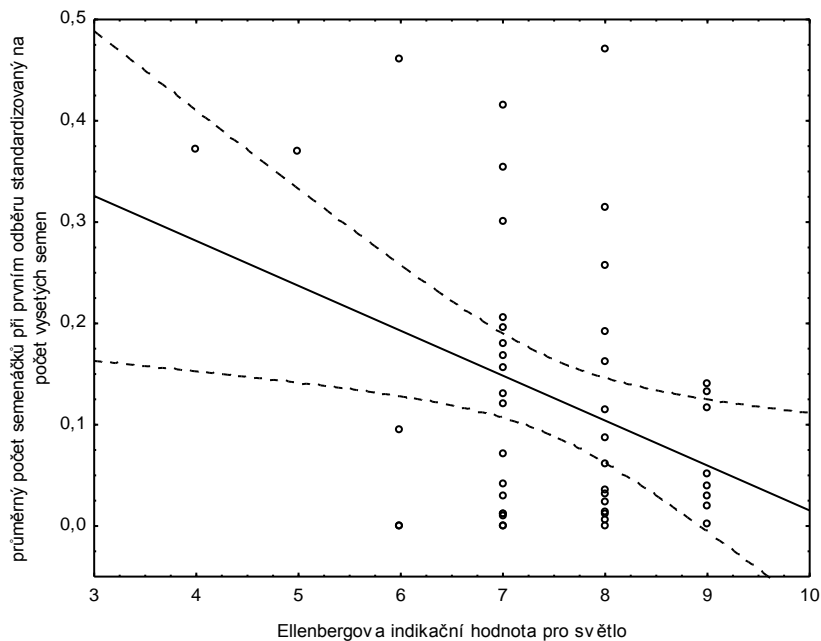
Obr. 20: Regresní přímka závislosti počtu semenáčků v „gapech“ při posledním odběru (průměrný počet semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen) v závislosti na Ellenbergových indikačních hodnotách pro vlhkost v případě, že neuvažujeme druhy, které vůbec nevyklíčily. Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při posledním odběru standardizovaný na počet vyšetých semen = $-0,0098 + 0,008 * \text{Ellenbergova indikační hodnota pro vlhkost}$, $r = 0,3979$; $p = 0,006$; 95% konfidenční interval.

Průkazně také vyšla negativní korelace mezi počtem semenáčků v kontrolách při posledním záznamu standardizovaným na počet vysetých semen a Ellenbergovou indikační hodnotou pro světlo ($r = -0,3217$; $N = 64$; $p = 0,01$), podle které by v kontrolách klíčilo více světlomilných druhů, ale z obrázku 21 je vidět, že tato závislost je způsobena jediným světlomilným druhem (*Geum urbanum*), který klíčil oproti ostatním výrazně lépe. Ostatní druhy však vykazují spíše opačný směr závislosti, tedy to, že světlomilné druhy v kontrolách klíčily hůře. Průkazná závislost je tedy v tomto případě výsledkem narušení předpokladů testu a obrázek 21 uvádím spíše pro ilustraci, že v podobných případech je vždy potřeba zkontrolovat graf, a nespolehat na pouhou průkaznost korelačního koeficientu.



Obr. 21: Regresní přímka závislosti počtu semenáčků v kontrolách při posledním odběru (průměrný počet semenáčků standardizovaných na počet vysetých semen) v závislosti na Ellenbergových indikačních hodnotách pro světlo. Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při posledním odběru standardizovaný na počet vysetých semen = $0,022 - 0,0027 * \text{Ellenbergova indikační hodnota pro světlo}$, $r = -0,3217$; $p = 0,01$; 95% konfidenční interval.

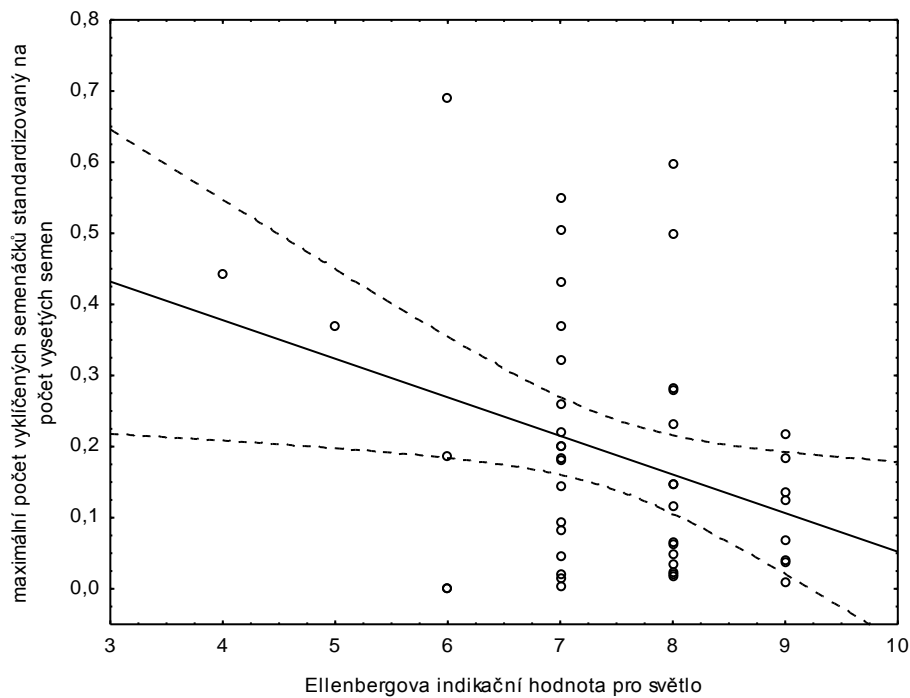
Průkazně však vyšla negativní korelace mezi počtem semenáčků v „gapech“ při prvním záznamu standardizovaným na počet vyšetých semen a Ellenbergovou indikační hodnotou pro světlo a to jak v případě uvažování všech druhů ($r = - 0,2597$; $N = 64$; $p = 0,038$), tak i v případě, že jsme neuvažovali druhy, které vůbec nevyklíčily ($r = - 0,3517$; $N = 47$; $p = 0,015$) (obr. 22).



Obr. 22: Regresní přímka závislosti počtu semenáčků v „gapech“ při prvním odběru (průměrný počet semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen) v závislosti na Ellenbergových indikačních hodnotách pro světlo v případě, kdy nejsou uvažovány druhy, které vůbec nevyklíčily. Regresní rovnice: průměrný počet semenáčků při prvním odběru standardizovaný na počet vyšetých semen = $0,4588 - 0,0443 * \text{Ellenbergova indikační hodnota pro světlo}$, $r = - 0,3517$; $p = 0,015$; 95% konfidenční interval.

Mezi maximálním počtem vyklíčených semenáčků v „gapech“ ze všech čtyřech odběrů standardizovaným na počet vyšetých semen a Ellenbergovými indikačními hodnotami pro světlo je průkazná negativní korelace pouze v případě, že neuvažujeme druhy, které vůbec nevyklíčily ($r = - 0,3299$; $N = 47$; $p = 0,024$) (obr. 23). Pokud uvažujeme všechny druhy, je korelace neprůkazná

($r = -0,2327$; $N = 64$; $p = 0,064$). Neprůkazně pak vyšly i všechny korelace vztahující se ke kontrolám.



Obr.23: Regresní přímka závislosti maximálního počtu vyklíčených semen v „gapech“ ze všech čtyřech odběrů standardizovaného na počet vyšetých semen a Ellenbergových indikačních hodnot pro světlo v případě, že nebyly uvažovány druhy, které vůbec nevyklíčily. Regresní rovnice: maximální počet vyklíčených semenáčků standardizovaný na počet vyšetých semen = $0,5947 - 0,0543 * \text{Ellenbergova indikační hodnota pro světlo}$, $r = -0,3299$; $p = 0,024$; 95% konfidenční interval.

Mezi počtem semenáčků a Ellenbergovými indikačními hodnotami pro živiny nebyl nalezen žádný vztah.

4.2.6 Klíčivost a přežívání druhů na lokalitě vzhledem k Bealsovou indexu

Zaznamenané počty uchycených semenáčků v „gapech“ ani v kontrolách standardizované na počet vyšetých semen při žádném odběru průkazně nekorelují s Bealsovým indexem. Úspěšnost uchycení semenáčků jednotlivých druhů je tedy nezávislá na Bealsově indexu. Bealsův index byl pro většinu druhů velmi nízký, blízký nule, a přesto semenáčky řady druhů přežily do konce sezony, zvláště v „gapech“.

Poměr počtu vyklíčených semenáčků v kontrolách standardizovaný na počet vyšetých semen a počtu vyklíčených semenáčků v „gapech“ standardizovaný na počet vyšetých semen průkazně nekoreloval s žádnou z testovaných proměnných, tj. ani s Ellenbergovými indikačními hodnotami, ani s váhou semene, ani s Bealsovým indexem.

5 Diskuze

5.1 Snímkování pomocí hierarchického uspořádání pro porovnání s nulovými modely

Pro otestování existence „assembly rules“ (resp. konvergence/divergence funkčních znaků) jsem využila porovnání složení travních společenstev na různých prostorových škálách s nulovými modely. Porovnávání podobnosti funkčních znaků jednotlivých druhů v rámci společenstva s nulovými modely je možné využít k odhadnutí mechanismů, které formují společenstvo a zároveň lze testovat významnost odchylek od nulového modelu.

Pomocí průkazných „patterns“ se mi podařilo prokázat existenci „assembly rules“ prakticky jenom na nejmenší prostorové škále (30 cm x 30 cm). V rámci této prostorové škály převládala především znaková divergence, která poukazuje na silnější vliv diferenciací nik mezi jednotlivými druhy prostřednictvím různých ekologických funkcí. K podobným výsledkům dospělo mnoho dalších studií (de Bello et al. 2009, Kraft & Ackerly 2010, Götzenberger et al. 2012, Carboni et al. nepublikováno, de Bello et al. nepublikováno). Druhy vyskytující se uvnitř společenstva jsou tedy uspořádány v souladu s tím, jaké zdroje využívají a tím pádem mohou společně koexistovat pouze za předpokladu, že se odlišují jejich funkční znaky, čímž je redukována kompetice mezi jednotlivými druhy. Divergence je tedy považovaná za důkaz limitující podobnosti (Götzenberger et al. 2012).

Na lokálních homogenních plochách (tj. s malou variabilitou prostředí uvnitř plochy) jsou tedy „patterns“ utvářející společenstva řízeny především biotickými interakcemi (biotické „assembly rules“). Zatímco panuje obecná shoda v tom, že filtr stanovištěm (abiotický filtr) vede ke koexistenci druhů sdílejících podobné znaky (druhovú konvergence) (Cornwell & Ackerly 2009, de Bello 2012, Carboni et al. nepublikováno), biotické interakce mohou způsobit, že druhy koexistují buď z toho důvodu, že jsou funkčně odlišné (funkční divergence způsobená diferenciací nik) nebo že jsou funkčně podobné (funkční konvergence způsobená vyloučením silnějším kompetitorem) (Chesson 2000, de Bello et al. 2012).

Funkční podobnosti či odlišnosti jednotlivých druhů se však i v rámci jedné prostorové škály liší podle typu funkčních znaků. Carboni et al. (nepublikováno) uvádí, že různé výsledky v závislosti na uvažovaných znacích mohou být získávány proto, že procesy utvářející společenstva se dějí na odlišných osách nik. Znakovou konvergenci jsem zaznamenala v rámci nejmenší prostorové škály (30 cm x 30 cm) jen u dvou znaků (vegetativní množení a začátek kvetení), kdežto divergenci, která navíc převažovala, jsem našla u třech znaků (životní forma, průměrná váha semene a průměrná výška). Podobně i Carboni et al. ve své dosud nepublikované studii zaznamenala znakovou konvergenci na malých prostorových škálách jen výjimečně a to v závislosti na typu funkčního znaku.

V mém pozorování jsou s divergencí na nejmenší prostorové škále spojeny znaky životní forma, hmotnost semene a průměrná výška, zatímco z hlediska vegetativního množení a fenologie jsou druhy spíše konvergentní. To znamená, že v tomto případě spolu např. mohou koexistovat druhy vysoké a nízké, protože tyto druhy využívají jiné zdroje, což snižuje kompetiční výhodu vysokých druhů, kterou by měly v případě, že by sdílely stejnou ekologickou niku jako druhy nízké. Jedním z možných vysvětlení je vliv kosení – louka je pravidelně dvakrát ročně kosená. Kosení jednoznačně zvýhodňuje nízké druhy (Klimešová et al. 2010). Krátce před pokosením jsou v kompetici silnější vysoké druhy, které stíní druhy nízké, ale po pokosení jsou vysoké druhy v nevýhodě, protože přišly o velkou část své biomasy. Protože se tak stane dvakrát ročně, změní se dvakrát ročně kompetiční rovnováha, a to může vést ke koexistenci vysokých a nízkých druhů. Naopak spolu ale koexistují např. druhy, které jsou si podobné v době kvetení. Tento výsledek je pro mě překvapivý a nemám hypotézu, která by jej vysvětlovala, zvláště s ohledem na to, že na větší prostorové škále vykazuje tento znak divergenci.

V mnohých studiích je např. výška spojována spíše s konvergencí (Swenson 2011, de Bello et al. 2012, Carboni et al. nepublikováno), což většina autorů vysvětluje tím, že tento znak je spojován s kompetitivní silou rostliny (Cornelissen et al. 2003). U ostatních znaků je rozdíl v jednotlivých studiích ještě větší – např. hmotnost semene spojuje Swenson (2011) a de Bello et al. (2012) s konvergencí, zatímco Grime (2006) s divergencí a pro SLA je to

u Grima (2006) a Swensona (2011) přesně naopak. V těchto studiích je však spojení funkčních znaků s danými „patterns“ bráno obecně bez ohledu na uvažovanou prostorovou škálu, což ale právě může být rozhodující. Konkrétně Carboni et al. (nepublikováno) tvrdí, že odlišnosti v lokálních charakteristikách prostředí, produktivitě a druhovém bohatství mohou vysvětlovat odlišné výsledky znakové divergence a konvergence napříč jednotlivými lokalitami a dokonce i studii.

Na středních prostorových škálách (90 cm x 90 cm) byly průkazné „patterns“ zaznamenány pouze pro jediný znak (začátek kvetení) a to ještě pouze na dvou lokalitách (NP Ohrazení a pokusná louka Ohrazení). U ostatních znaků nebyly pozorovány průkazné odchylky od nulových modelů a tudíž nelze uvažovat o existenci „assembly rules“. Navíc v případě průkazných „patterns“ u fenologie směřují odchylky od nulových modelů spíše k divergenci (naproti tomu na nejmenších prostorových škálách poukazují na konvergenci, což potvrzuje nutnost brát v úvahu prostorovou škálu, na které dané „patterns“ probíhají i u jednotlivých funkčních znaků), zatímco některé publikace uvádějí pro střední prostorové škály spíše konvergenci (Götzenberger et al. 2012, Carboni et al. nepublikováno). Carboni et al. (nepublikováno) však tuto skutečnost ověřovala navíc i z fylogenetického hlediska, ale zde nenašla žádné průkazné odchylky od nulových modelů. Je tedy možné, že na těchto prostorových škálách sice může existovat „assembly rules“, ale pro potvrzení této možnosti by měla být prováděna další pozorování.

Na největších prostorových škálách (v rámci krajiny napříč jednotlivými lokalitami) nebyly nalezeny žádné „patterns“, které by dokazovaly existenci „assembly rules“. To odpovídá např. studii Götzenberger et al. (2012) nebo de Bello et al. (nepublikováno). Z toho vyplývá, že jednotlivá stanoviště budou pravděpodobně v krajině uspořádána zcela náhodně. Může to být způsobeno ovšem také tím, že na větších prostorových škálách jsem měla méně opakování, a tím byly moje testy slabší.

5.2 Vysévací experiment

Pomocí vysévacího experimentu byla na lokalitu pokusná louka Ohrazení dodána semena 64 druhů rostlin, které se na lokalitě normálně nevyskytují, čímž byl zvětšen „species pool“ a mohl být sledován jeho vliv na složení společenstva.

Z celkem 64 vyšetých druhů vyklíčilo v terénu 47 druhů. Druhy klíčily v čase poměrně různě. U většiny druhů začala semena klíčit hned z jara (konec dubna), ale mnohá pak dále klíčila až do konce července. Celkový průběh klíčení většinou odpovídá studii Kotorová & Lepš (1999) kteří uvádějí, že všechna semena v jejich experimentu začala klíčit koncem dubna a poté některé druhy klíčily pouze do druhé poloviny května s náhlým koncem klíčení a jiné druhy plynule klíčily ještě v letním období. Stejný trend pak sledovali u klíčivosti semen v terénu i Vítová & Lepš (2011). V mém experimentu sice některá semena při první návštěvě (konec dubna) ještě neklíčila, ale v květnu již klíčilo všech 47 druhů, takže počátek klíčení všech druhů byl zaznamenán v průběhu jara.

Všem druhům se mnohem lépe dařilo v „gapech“ než v kontrolách. *Potentilla palustris* sice zprvu klíčila lépe v kontrolách, ale prudký nárůst počtu semenáčků v „gapech“ při pozdějších odběrech potvrzuje pozitivní vliv „gapů“ na přežívání semenáčků. V „gapech“ byl také u mnoha druhů při posledním odběru (září) zjištěn mnohem vyšší počet živých semenáčků než v kontrolách, kde již nebyly ve většině případech zaznamenány dokonce žádné semenáčky. Zobel et al. (1998) upozorňuje, že pro přežití druhů hraje velkou roli to, jak vypadá okolní vegetace – v hustém trávníku žádné nové druhy nepřežijí. Velký význam „gapů“ pro uchycení semenáčků potvrzuje i studie Kotorová & Lepš (1999) nebo Lepš (2013), protože druh, který se v „gapu“ uchytí první má mnohem větší kompetitivní výhodu než druhy, které se sem dostanou až později.

Přestože až do posledního záznamu přeživaly druhy lépe v „gapech“ než v kontrolách, při posledním odběru (v září) byl u velké většiny druhů zaznamenán velmi prudký pokles v počtu živoucích semenáčků a to jak v „gapech“ tak v kontrolách. Vítová & Lepš (2011), kteří sledovali přežívání

semenáčků po dobu pěti let, zaznamenali největší pokles uchycených individuí po prvním přezimování. Proto je potřeba při vyvozování jakýchkoliv závěrů z mého experimentu brát v úvahu skutečnost, že veškeré výsledky se týkají pouze první sezóny a je potřeba sledovat, jak se bude stav semenáčků vyvíjet v následujícím vegetačním období. Nutnost dlouhodobých studií při vysévacích experimentech se sledováním pokud možno celého životního cyklu daného druhu zdůrazňuje také např. Zobel et al. (1998), Münzbergová & Herben (2004) nebo Houseman & Gross (2006). Může se totiž stát, že semena mnohých druhů sice vyklíčí a ve stádiu semenáčků ve společenstvu přežívají po dobu několika let, ale nikdy nejsou schopny vytvořit životaschopnou populaci (Vítová & Lepš 2011). Přestože mé výsledky jsou pouze z prvního vegetačního období, je zde viditelný jistý trend, který předpovídá, že některé druhy by mohly do budoucna přežít v „gapech“, zatímco v kontrolách vyhynou (nebo dokonce už vyhynuly), takže zde pravděpodobně bude mít značný vliv kompetice (biotický filtr).

Mnohé druhy, které mají úplně jiné stanovištní nároky, než jsou na pokusné louce Ohrazení, na této lokalitě poměrně dobře přežívají, zvláště pak v „gapech“. Mezi tyto druhy patří např. *Acinos arvensis*, *Cirsium acaule*, *Dianthus carthusianorum*, *Dianthus deltoides*, *Geum urbanum*, *Hypericum hirsutum*, *Potentilla recta* nebo *Prunella grandiflora*. Takovéto druhy by většinou nikdo nezařadil do lokálního „species pool“ a nepatří tam ani podle definice Zobela (1997) a evidentně nepatří do „species pool“ typu společenstva, jak ho užívá Sádlo et al. (2007). Oba totiž „species pool“ definují jako druhy, které prošly filtrem rozšiřování a jsou schopny projít abiotickým i biotickým filtrem. Pokud ale budeme uvažovat definici „species pool“ stejně jako Butaye et al. (2001), tj. „species pool“ tvoří druhy, které prošly filtrem rozšiřování i abiotickým filtrem, ale které nejsou nijak ovlivněny biotickými interakcemi, tak potom všechny tyto druhy náleží do lokálního „species pool“ (je pravda, že nejbližší lokality některých z těchto druhů jsou relativně vzdálené, ale pokud připustíme, že se na lokalitu mohly nějak dostat, pak podle posledně jmenované definice do „species pool“ patří, minimálně *Dianthus deltoides* a *Geum urbanum* se na lokalitu mohou bez problémů dostat).

Úspěšnost vyklíčení semen v testu klíčivosti byla velmi různá. Nejvíce druhů, které vůbec nevyklíčily však bylo zaznamenáno u semen, která neprošla žádnou stratifikací, takže stratifikace semen klíčících v laboratorních podmínkách má pravděpodobně pozitivní vliv na mnoho druhů. Různou úspěšnost klíčení semen u jednotlivých druhů při různých teplotách potvrzují také Kotorová & Lepš (1999).

Klíčivost semen v terénu nejlépe předpovídají semena, která prošla stratifikací v mrazicím boxu a následně klíčila v klimaboxu. Tento výsledek potvrzuje i studie Kotorová & Lepš (1999), kdy byla zjištěna nejprůkaznější korelace mezi klíčivostí semen v terénu a semen, která prošla stratifikací při - 14°C.

Přestože v mé studii vyšla korelace mezi klíčivostí semen v terénu a semen stratifikovaných v mrazicím boxu nejprůkaznější, některé druhy, které v testu klíčivosti nevyklíčily vůbec a nebo jen málo, pak v terénu klíčily poměrně dobře (tento efekt zaznamenali u některých druhů také Kotorová & Lepš (1999) nebo Vítová (2008)). Mezi tyto druhy patří např. *Lathyrus niger*, *Lycopsis arvensis*, *Carex flacca* nebo *Myrrhis odorata*, která sice neklíčila v terénu tolik jako předchozí druhy, ale přesto na lokalitě vyklíčila, ačkoliv v testu klíčivosti nevyklíčila ani při stratifikaci v mrazicím či chladicím boxu ani bez stratifikace. Konkrétně u druhu *Myrrhis odorata* zaznamenala lepší klíčivost semen v terénu než v testu klíčivosti také Vítová (2008). U druhů, které v testu klíčivosti neklíčily a v terénu ano, může být tento rozdíl způsoben skutečností, že v laboratorních podmínkách nejsme nikdy schopni zajistit všechny možné požadavky jednotlivých druhů na dormanci semen. Já jsem se ve svém testu klíčivosti zaměřovala na stratifikaci semen v různých teplotních podmínkách, takže u druhů, které v testu klíčivosti neklíčily a v terénu ano bude hrát pravděpodobně roli jiný faktor než samotná teplota. Kotorová & Lepš (1999) předpokládají, že takováto semena pravděpodobně potřebují projít stratifikací sice v různých teplotách, ale také ve vlhku. Další možnou příčinou v rozdílném klíčení semen v testu klíčivosti a uchycováním semenáčků v terénu také může být to, že některé druhy jsou opravdu velmi citlivé na již poměrně nepatrné změny podmínek prostředí,

v kterém se vyskytují (Kotorová & Lepš 1999, Vítová 2008), takže rozdíl teplot v mrazicím boxu a v terénu (přes zimu) mohl být pro tyto druhy rozhodující.

Klíčivost semen v trénu a uchycení semenáčků je závislé na tom, jak je semeno velké, což potvrzují pozitivní korelace mezi uchycováním semenáčků a logaritmem průměrné váhy. Většina studií uvádí, že velká semena klíčí mnohem lépe v plochách se zapojenou vegetací než v „gapech“ (Kotorová & Lepš 1999, Houseman & Gross 2006) a že klíčí pomaleji než semena malá (Leishman & Murray 2001, Vítová & Lepš 2011). V mém experimentu však klíčila velká semena mnohem lépe jak v „gapech“, tak v kontrolách. Při prvním odběru dokonce klíčila velká semena mnohem lépe pouze v „gapech“, ale pokud byl jako prediktor klíčení uvažován maximální počet uchycených semenáčků ze všech čtyřech odběrů, tak byla zaznamenána průkazná korelace jak v „gapech“, tak v kontrolách. To je způsobené tím, že všechny druhy neklíčily nejvíc při prvním odběru, ale některé začaly klíčit až při druhém odběru a mnohé klíčily dokonce až do třetího odběru. Každopádně z mého experimentu vyplývá, že pro klíčivost semen a uchycování semenáčků v terénu je důležité, jak semeno vypadá, to znamená kolik obsahuje zásobních látek, které mohou mladým semenáčkům pomoci uchytit se i přes nejrůznější nástrahy v okolí, jako je např. stín, sucho nebo herbivoři (Cornelissen et al 2003). Obecně semena s větší hmotností mají schopnost vyklíčit v jakémkoliv porostu, protože obsahují dostatek zásobních látek a jsou tak lépe vybavena pro vykonkurování rostlin s malými semeny, přestože ta jsou v přírodě rostlinami produkována v mnohem větším množství (Kotorová & Lepš 1999, Leishman & Murray 2001, Cornelissen et al 2003, Houseman & Gross 2006, Vítová 2008).

Ellenbergovy indikační hodnoty jsou často považovány jako vhodné indikátory pro odhadnutí požadavků jednotlivých druhů na životní prostředí ve studované oblasti (Zobel 1997, Butaye et al. 2001). Zobel et al. (1998) však upozorňuje, že hlavním problémem při používání těchto hodnot je skutečnost, že jsou charakterizovány optimálními podmínkami daného druhu, tedy v intervalu $\pm 1,5$ relativních jednotek od průměru společenstva.

Pomocí Ellenbergových indikačních hodnot pro vlhkost jsem zjistila, že hodně vlhkomilné druhy přežívají v „gapech“ mnohem lépe než druhy suchomilné. Na samotné klíčení semen a uchycování semenáčků v „gapech“ ani v kontrolách však jejich vztah k vlhkosti nehraje žádnou roli, protože při prvním odběru i při uvažování maximálního počtu uchycených semenáčků ze všech čtyřech odběrů byl počet živých semenáčků zcela nezávislý na vlhkosti. Z vlhkomilných druhů byl v „gapech“ při posledním odběru zaznamenán vysoký počet jedinců druhu např. *Carex pseudocyperus*, *Scutellaria galericulata*, *Potentilla supina*, *Eleocharis palustris*, *Carex rostrata*, *Lythrum salicaria* nebo *Juncus inflexus*. Pro přežívání vlhkomilných druhů bude pravděpodobně hrát důležitou roli kompetice, protože v „gapech“, které jsou zbaveny vegetace, jež by mohla konkurovat semenáčkům vyšetého druhu, přežilo mnohem více vlhkomilných druhů než suchomilných, zatímco v kontrolách vymíraly jak suchomilné, tak vlhkomilné druhy. Vlhkomilné druhy jsou pravděpodobně schopny vydržet abiotické změny prostředí, které jsou v „gapech“ mnohem výraznější než v zapojené vegetaci (Vítová 2008), ale nevydrží v kompetici s ostatními druhy. Suchomilné druhy pak pravděpodobně budou náchylnější na abiotické změny probíhající v „gapech“, ale v kompetici s ostatními druhy budou také vymírat. Může to být ovšem i tím, že druhy, které jsou podle Ellenbergových indikačních hodnot označovány za vysoce vlhkomilné (často se vyskytují např. na obnažených dnech rybníků – *Carex pseudocyperus*, *Eleocharis palustris*, *Scutellaria galericulata*) nejsou vlhkomilné proto, že by k přežití nezbytně potřebovaly nadbytek vody, ale proto, že na taková místa byly vytlačeny kompeticí.

Za pomoci Ellenbergových indikačních hodnot pro světlo jsem zjistila, že světlomilné druhy klíčí lépe v „gapech“ než stínomilné a to jak při uvažování průměrného počtu uchycených semenáčků při prvním odběru, tak při uvažování maximálního počtu semenáčků ze všech čtyřech odběrů. „Gapy“ poskytují semenáčkům mnohem větší přísun světla než kontroly se zapojenou vegetací, takže zvláště druhům, které jsou celkově náročnější na světlo se v „gapech“ daří lépe. Postupem času však „gapy“, které nebyly nijak obnovovány, začaly mírně zarůstat, což mohlo hrát roli u pozdějších odběrů, protože uchycení semenáčků

je hodně citlivé na změny prostředí, kromě teploty pak zvláště na přístup světla (Kotorová & Lepš 1999). V kontrolách při posledním odběru jsem zaznamenala spíše opačný trend, kdy se zde světlomilným druhům dařilo hůře než stínomilným, přestože průkazná korelace byla negativní. Tuto průkaznost však způsobil jediný světlomilný druh (*Geum urbanum*), který klíčil oproti ostatním druhům jako jediný výrazně lépe a způsobil tak narušení předpokladu testu. Obecně se však v kontrolách dařilo mnohem hůř jak světlomilným, tak stínomilným druhům. Pravděpodobně je to způsobeno tím, že kompetice v kontrolách není pouze o světlo, ale i o jiné zdroje, takže i stínomilné druhy v konkurenci s okolní vegetací prohrávají.

Mezi počtem semenáčků a Ellenbergovými indikačními hodnotami pro živiny nebyl nalezen žádný vztah, takže živiny pravděpodobně nijak neovlivňují uchycování a přežívání semenáčků. Výsledky však mohou být ovlivněny chybějícími Ellenbergovými indikačními hodnotami pro dva druhy (*Lythrum salicaria* a *Ranunculus arvensis*), přičemž semenáčky druhu *Lythrum salicaria* přežívaly na lokalitě poměrně dobře. Dalším omezením, které bylo zmíněno již výše, je krátká doba probíhajícího experimentu.

Porovnáváním počtu semenáčků s Bealsovým indexem jsem zjistila, že úspěšnost uchycení semenáčků jednotlivých druhů je zcela nezávislá na Bealsově indexu. Neprůkaznou korelaci přítomných semenáčků s Bealsovým indexem zjistil také Blažek (2009), který ve své práci zkoumal faktory ovlivňující populační dynamiku poloparazitické rostliny *Rhinanthus minor*. V následující studii (Blažek 2011) však zaznamenal že přítomnost dospělých rostlin s Bealsovým indexem již koreluje. Tento výsledek vysvětluje předpokladem, že na uchycování semenáčků působí jiné faktory než na kvetení a dozrávání plodů. V mém experimentu byl Bealsův index pro velkou většinu druhů velmi nízký (blízký nule), a přesto semenáčky řady druhů přežily až do konce sezony, zvláště pak v „gapech“. Protože Bealsův index charakterizuje pravděpodobnost výskytu jednotlivých druhů založenou na spoluvýskytu těchto druhů s ostatními druhy nezávisle na tom, zda se na dané lokalitě skutečně vyskytují (Münzbergová & Herben 2004), je z výsledků mého experimentu značně pravděpodobné, že mnoho druhů je schopných se na stanoviště dostat a růst v daných abiotických podmínkách (nejsou tedy omezeny ani rozšiřováním

ani abiotickými faktory), ale ve společenstvu se nemohou vyskytovat z toho důvodu, že nevydrží v kompetici s ostatními druhy (Butaye et al. 2001, Vítová & Lepš 2011).

Přestože poměry počtu vyklíčených semenáčků v kontrolách a v „gapech“ nekorelovaly s žádnou z testovaných proměnných (Ellenbergovy indikační hodnoty, průměrná váha semene, Bealsův index) lze z výše uvedených výsledků uvažovat význam jistého trendu, kde bude hrát u mnoha druhů významnou roli především biotický filtr (kompetice). Rozhodující však s velkou pravděpodobností bude to, jak se budou výsledky experimentu vyvíjet v následujícím vegetačním období.

Pro stanovení „species pool“ mohou být použity různé metody. Např. de Bello et al. (2012) srovnává reálné složení společenstva se složením „species pool“ na základě uvažování funkčních znaků. Pro vytvoření simulovaných společenstev používá reálně stanovený, podhodnocený a nadhodnocený „species pool“, který pak porovnává s terénními daty, kde „species pool“ stanovuje nezávisle pro každé společenstvo podle Ellenbergových indikačních hodnot. Podobnost ekologického chování pro stanovení „species pool“ zohledňuje ve své práci také např. Zobel et al. (1998) (na základě Ellenbergových indikačních hodnot) nebo Münzbergová & Herben (2004) (na základě Bealsova indexu). Veškeré tyto metody pro stanovení „species pool“ jsou však založeny na realizované nuce a druhy považované za součást „species pool“ jsou tak již ovlivněny biotickými interakcemi. Pokud však budeme sledovat vliv biotického filtru na základě srovnání reálného složení společenstva se složením „species pool“ musíme stanovit „species pool“ nezávisle na biotických vztazích probíhajících ve společenstvu (Butaye et al. 2001). Takto definovaný „species pool“ pak rozšíří škálu uvažovaných druhů, které do něj náleží, i přesto, že se v daném společenstvu nutně nemusí vyskytovat, nebo dokonce se v něm nikdy nevyskytují.

6 Závěr

Existence „assembly rules“ byla prokázána pouze na nejmenší prostorové škále, kde převládala znaková divergence poukazující na vliv diferenciacce nik a tedy na biotické „assembly rules“.

Na lokalitě mohou přežívat druhy, které mají úplně jiné stanovištní nároky, a to především v „gapech“. Pokud definujeme „species pool“ jako druhy, které prošly filtrem rozšiřování i abiotickým filtrem, ale které nejsou nijak ovlivněny biotickými interakcemi (Butaye et al. 2001), potom všechny tyto druhy náležejí do lokálního „species pool“.

Semenáčky se lépe uchycovaly a přežívaly v „gapech“ než v kontrolách, kde hraje významnou roli kompetice (biotický filtr). Je však potřeba pozorovat, jak se budou výsledky experimentu vyvíjet v následujícím vegetačním období.

Klíčivost semen v terénu nejlépe předpovídá klíčivost semen, stratifikovaných v mrazicím boxu. Přesto však některé druhy, které v testu klíčivosti nevyklíčily vůbec a nebo jen málo, v terénu klíčily poměrně dobře.

Velká semena klíčila v terénu lépe než malá, protože obsahují více zásobních látek, což zvyšuje jejich schopnost vyklíčit a přežít (Cornelissen et al 2003).

Vlhkomilné druhy přežívají v „gapech“ lépe než suchomilné.

Na počátku v „gapech“ klíčily světlomilné druhy lépe než stínomilné, protože „gapy“ poskytují semenáčkům větší přísun světla než kontroly.

Úspěšnost uchycení semenáček byla zcela nezávislá na Bealsově indexu. Mnoho druhů je schopných se na stanoviště dostat a růst v daných abiotických podmínkách, ale ve společenstvu se nemohou vyskytovat proto, že nevydrží v kompetici s ostatními druhy (Butaye et al. 2001, Vítová & Lepš 2011).

Pro sledování vlivu biotického filtru na základě srovnání reálného složení společenstva se složením „species pool“ je nezbytné stanovit „species pool“ nezávisle na biotických vztazích probíhajících

ve společenstvu (Butaye et al. 2001). Tímto přístupem dojdeme k rozšíření „species pool“ o mnohé druhy, které se v daném společenstvu normálně nevyskytují.

7 Literatura

Ackerly D. D. & Cornwell W. K. (2007): A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. - *Ecology Letters* 10: 135-145.

Albrecht J. et al. (2003): Českobudějovicko. - In: Mackovčín P. & Sedláček M. (eds.), *Chráněná území ČR, svazek VIII*, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.

Belyea L. R. & Lancaster J. (1999): Assembly rules within a contingent ecology. - *Oikos* 86: 402-416.

Blažek P. (2009): Čím je omezováno rozšíření poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*)? (bakalářská práce) - Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita, České Budějovice.

Blažek P. (2011): Faktory ovlivňující populační dynamiku poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*). (magisterská práce) - Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita, České Budějovice.

Butaye J., Jacquemyn H., Honnay O. & Hermy M. (2001): The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. - *Journal of Vegetation Science* 13: 27-34.

Carboni M., de Bello F., Janeček Š., Doležel J., Horník J., Lepš J., Reitalu T. & Klimešová J. (nepublikováno): Trait divergence and convergence along a productivity gradient in wet meadows: implications for biodiversity management.

Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., ter Steege H., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G. & Poorter H. (2003): A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. - *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

Cornwell W. K. & Ackerly D. D. (2009): Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. - *Ecological Monographs* 79: 109-126.

de Bello F. (2012): The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? - *Global Ecology and Biogeography* 21: 312-317.

de Bello F., Price J. N., Münkemüller T., Liira J., Zobel M., Thuiller W., Gerhold P., Götzenberger L., Lavergne S., Lepš J., Zobel K. & Pärtel M. (2012): Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. - *Ecology* 93: 2263-2273.

de Bello F., Thuiller W., Lepš J., Choler P., Clément J.-Ch., Macek P., Sebastià M.-T. & Lavorel S. (2009): Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. - *Journal of Vegetation Science* 20: 475-486.

de Bello F., Vanderwalle M., Reitalu T., Lepš J., Lavorel S., Prentice H. C. & Sykes M. T. (nepublikováno): Evidence for scale- and disturbance-dependent assembly patterns in dry semi-natural grassland communities.

Diamond J. M. (1975): Assembly of species communities. - In: Cody M.L. & Diamond J. M. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, p. 342-444, Harvard University Press, Cambridge.

Díaz S., Cabido M. & Casanoves S. (1999): Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. - In: Weiher E. & Keddy P. (eds.), *Ecological Assembly Rules*, p. 338-362, Cambridge University Press, Cambridge.

Fitter A. H. & Peat H. J. (1994): The Ecological Flora Database. - *Journal of Ecology* 82: 415–425. URL: [www.ecoflora.co.uk] staženo roku 2012.

Fox B. J. (1999): The genesis and development of guild assembly rules. - In: Weiher E. & Keddy P. (eds.), *Ecological Assembly Rules*, p. 23-57, Cambridge University Press, Cambridge.

Gause G. F. (1934): *The struggle for existence*. - Williams and Wilkins Company, Baltimore. - (sekundární citace).

Gotelli N. J. & Graves G. R. (1996): *Null models in ecology*. - Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K. A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., Lepš J., Lindborg R., Moora M., Pärtel M., Pellissier L., Pottier J., Vittoz P., Zobel K. & Zobel M. (2012): Ecological assembly rules in plant communities - approaches, patterns and prospects. - *Biological Reviews* 87: 111-127.

Grime J. P. (2006): Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. - *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.

Hanski I. (1999): *Metapopulation Ecology*. - Oxford University Press, Oxford.

Houseman G. R. & Gross K. L (2006): Does ecological filtering across a productivity gradient explain variation in species pool-richness relationships? - *Oikos* 115: 148-154.

Houseman G. R. & Gross K. L (2011): Linking grassland plant diversity to species pools, sorting and plant traits. - *Journal of Ecology* 99: 464-472.

Hubbell S. P. (2001): *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. - Princeton University Press, Princeton.

Chaloupecká E. & Lepš J. (2004): Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. - *Flora* 199: 157-167.

Chesson P. (2000): Mechanisms of maintenance of species diversity. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.

Chytrý M. & Rafajová M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. - *Preslia* 75: 1–15.

Janeček Š., Janečková P. & Lepš J. (2007): Effect of competition and soil quality on root typology of the perennial grass *Molinia caerulea*. - *Preslia* 79: 23-32.

Keddy P. & Weiher E. (1999): Introduction: The scope and goals of research on assembly rules. - In: Weiher E. & Keddy P. (eds.), *Ecological Assembly Rules*, p. 1 – 20, Cambridge University Press, Cambridge.

Kembel S. W., Cowan P. D., Helmus M. R., Cornwell W. K., Morlon H., Ackerly D. D., Plomberg S. P. & Webb C. O. (2010): Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. - *Bioinformatics* 26: 1463-1464.

Kirwan L., Connolly J., Finn J. A., Brophy C., Lüscher A., Nyfeler D. & Sebastià M.-T. (2009): Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. - *Ecology* 90: 2032-2038.

Klimešová J., Janeček Š., Bartušková A., Lanta V., Doležal J. (2010): How is regeneration of plants after mowing affected by shoot size in two species-rich meadows with different water supply? - *Folia Geobotanica* 45: 225-238.

Klotz S., Kühn I. & Durka W. [Hrsg.] (2002): BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. - Schriftenreihe für Vegetationskunde Bundesamt für Naturschutz, Bonn. [www.ufz.de/biolflor/index.jsp] staženo v roce 2012.

Knevel, I. C., Bekker, R. M., Bakker, J. P. & Kleyer M. (2003) Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science* 14: 611 – 614, URL: [www.leda-traitbase.org] staženo v roce 2012.

Kotorová I. & Lepš J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. - *Journal of Vegetation Science* 10: 175-186.

Kraft N. J. B., Ackerly D. D. (2010): Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. - *Ecological Monographs* 80: 401-422.

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. (eds.) (2002): Klíč ke květené České republiky. - Academia, Praha.

Lambers J. H., Adler P. B., Harpole W. S., Levine J. M. & Mayfield M. M. (2011): Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 43: 227-248.

Leishman M. R. & Murray B. R. (2001): The relationship between seed size and abundance in plant communities: model predictions and observed patterns. - *Oikos* 94: 151 - 161.

Lepš J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow.- *Journal of Vegetation Science* 10: 219-230.

Lepš J. (2013): Diversity and ecosystem function. - In: van der Maarel E. & Franklin J. (eds.), *Vegetation ecology*, p. 308-346, Wiley, Oxford.

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

Mayfield M. M. & Levine J. M. (2010): Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. - *Ecology Letters* 13: 1085-1093.

Münzbergová Z. & Herben T. (2004): Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species. - *Oikos* 105: 408-414.

Pakeman R. J., Lepš J., Kleyer M., Lavorel S., Garnier E. & the VISTA consortium (2009): Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. - *Journal of Vegetation Science* 20: 148-159.

Pärtel M., Szava-Kovats R. & Zobel M. (2011): Dark diversity: shedding light on absent species. - *Trends in Ecology and Evolution* 26: 124-128.

R Development Core Team (2009): R: a language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL: [<http://www.r-project.org>].

RStudio (2012): RStudio: Integrated development environment for R, version 0.97 (Computer software). - Boston, MA, URL: [<http://www.rstudio.org>].

Sádlo J., Chytrý M. & Pyšek P. (2007): Regional species pool of vascular plants in habitats of the Czech Republic. - *Preslia* 79: 303-321.

StatSoft (2011): STATISTICA (data analysis software system), version 10. – StatSoft Inc., URL: [www.statsoft.com].

Swenson N. G. (2011): The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. - *American Journal of Botany* 98: 472-480.

Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. - *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.

Titus J. H. & Lepš J. (2000): The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. - *American Journal of Botany* 87: 392-401.

Vellend M. (2010): Conceptual synthesis in community ecology. - *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.

Vítová A. & Lepš J. (2011): Experimental assessment of dispersal and habitat limitation in an oligotrophic wet meadow. - *Plant Ecology* 212: 1231-1242.

Vítová A. (2008): Je druhové složení lučního společenstva omezeno šířitelností semen druhů? (magisterská práce) - Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita, České Budějovice.

Weiher E. & Keddy P. (1999): Assembly rules as general constraints on community composition. - In: Weiher E. & Keddy P. (eds.), *Ecological Assembly Rules*, p. 251-271, Cambridge University Press, Cambridge.

Wilson J. B. (1999): Assembly rules in plant communities. - In: Weiher E. & Keddy P. (eds.), p. 130-164, *Ecological Assembly Rules*, Cambridge University Press, Cambridge.

Zobel M. (1997): The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? - *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269.

Zobel M., van der Maarel E. & Dupré C. (1998): Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. - *Applied Vegetation Science* 1: 55-66.

8 Příloha

Příloha 1: Seznam 64 druhů rostlin použitých ve vysévacím experimentu na lokalitě pokusná louka Ohrazení. Tučně jsou vyznačeny druhy, které v terénu vůbec nevyklíčily.

<i>Acinos arvensis</i>
<i>Adonis aestivalis</i>
<i>Alyssum alyssoides</i>
<i>Aphanes arvensis</i>
<i>Bupleurum falcatum</i>
<i>Caltha palustris</i>
<i>Carex bohemica</i>
<i>Carex flacca</i>
<i>Carex pseudocyperus</i>
<i>Carex rostrata</i>
<i>Cirsium acaule</i>
<i>Cirsium canum</i>
<i>Clinopodium vulgare</i>
<i>Cyperus fuscus</i>
<i>Dianthus carthusianorum</i>
<i>Dianthus deltoides</i>
<i>Eleocharis palustris</i>
<i>Eryngium campestre</i>
<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Euphorbia esula</i>
<i>Falcaria vulgaris</i>
<i>Galeopsis angustifolia</i>
<i>Geum rivale</i>
<i>Geum urbanum</i>
<i>Gypsophila muralis</i>
<i>Hyoscyamus niger</i>
<i>Hypericum hirsutum</i>
<i>Hypericum tetrapterum</i>
<i>Inula britannica</i>
<i>Inula ensifolia</i>
<i>Juncus inflexus</i>
<i>Lathyrus niger</i>
<i>Linaria vulgaris</i>

<i>Lycopsis arvensis</i>
<i>Lycopus europaeus</i>
<i>Lychnis viscaria</i>
<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Medicago falcata</i>
<i>Melilotus officinalis</i>
<i>Mentha aquatica</i>
<i>Meum athamanticum</i>
<i>Myosurus minimus</i>
<i>Myrrhis odorata</i>
<i>Origanum vulgare</i>
<i>Papaver rhoeas</i>
<i>Potentilla palustris</i>
<i>Potentilla recta</i>
<i>Potentilla supina</i>
<i>Prunella grandiflora</i>
<i>Ranunculus arvensis</i>
<i>Ranunculus sceleratus</i>
<i>Rumex acetosella</i>
<i>Salvia pratensis</i>
<i>Sanguisorba minor</i>
<i>Scabiosa ochroleuca</i>
<i>Scutellaria galericulata</i>
<i>Seseli osseum</i>
<i>Schoenoplectus lacustris</i>
<i>Silene noctiflora</i>
<i>Solanum dulcamara</i>
<i>Stachys palustris</i>
<i>Thalictrum minus</i>
<i>Trifolium montanum</i>
<i>Veronica anagallis aquatica</i>