

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vztah diverzity a produktivity v travinných společenstvech a jeho
mechanismy**

Diplomová práce

Bc. Aleš Lisner

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2017

Lisner, A. (2017): Vztah diverzity a produktivity v travinných společenstvech a jeho mechanismy. [Relationship between diversity and productivity in grassland communities and its mechanisms. Mgr. Thesis, in Czech]. – 65 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The best estimates of environmental productivity and their relationship to species diversity on different spatial scales have been studied in grassland communities in an observational study. The fertilization effect on height, growth rate, survival rate and changes in species composition has been studied on an oligotrophic wet meadow in a manipulative experiment.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval 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 diplomové 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 19. 4. 2017

.....

Podpis

Poděkování

Chtěl bych poděkovat především svému školiteli Šuspovi za jeho čas, trpělivost a ochotu pomoci se vším, s čím jsem si nevěděl rady při realizaci této diplomové práce.

Děkuji Majce za mnoho podnětných komentářů a rad týkajících se hlavně podzemí.

Děkuji Blance Divišové za pomoc se separací kořenů.

Děkuji Haně Šantrůčkové a její laboratoři za rady a umožnění zpracování vzorků půdy na chemické analýzy.

Děkuji Martině za pomoc především s terénními pracemi a dlouhodobou všeobecnou podporu.

Děkuji také Áje za dlouhodobou intelektuální i manuální pomoc kdykoli a s čímkoli bylo potřeba pomoci.

V neposlední řadě děkuji své rodině za podporu jak finanční, tak psychickou, bez kterých bych mohl studovat jen s velkými obtížemi.

Obsah

1 Abstract.....	1
2 Úvod	2
2.1 Charakteristiky produktivity	2
2.2 Vztah druhové diverzity a produktivity	3
2.2.1 Humped-Back Model	4
2.2.2 Dynamic Equilibrium Model, disturbance	7
2.2.3 Species Pool Hypothesis	8
2.3 Dynamika společenstva – strategie na úrovni jedince	10
3 Cíle práce.....	12
4 Metodika.....	13
4.1 Uspořádání studie	13
4.2.1 Observační studie	13
4.2.2 Manipulativní experiment	15
4.2.2.1 Popis lokality	15
4.2.2.2 Uspořádání experimentu.....	16
4.2.3 Měření světla přístrojem SunScan.....	17
4.2 Statistické zpracování	18
4.2.1 Observační studie	18
4.2.2 Manipulativní experiment	19
5 Výsledky.....	22
5.1 Observační studie.....	22
5.1.1 Vztah druhové bohatosti a různých charakteristik produktivity prostředí na různých prostorových škálách.....	22
5.1.2 Nestedness	27
5.2 Manipulativní experiment.....	29
5.2.1 Variabilita a růstová dynamika 12 druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí	29

5.2.1.1 Variabilita	29
5.2.1.2 Vývoj výšky listů jednotlivých druhů studovaných rostlin	31
5.2.1.3 Růstové rychlosti jednotlivých druhů studovaných rostlin	32
5.2.2 Vztah druhové bohatosti a produktivity v hnojených a nehnojených plochách.....	35
5.2.3 Dynamika množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu 3 sledovaných let.....	36
5.2.4 Změny druhového složení a abundance v hnojených a nehnojených plochách.....	37
5.2.5 Analýza přežívání 12 měřených druhů.....	41
6 Diskuze	43
6.1 Observační studie.....	43
6.1.1 Vztah druhové bohatosti a různých charakteristik produktivity prostředí na různých prostorových škálách.....	43
6.1.2 Nestedness.....	45
6.2 Manipulativní experiment.....	46
6.2.1 Variabilita a růstová dynamika 12 druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí	46
6.2.1.1 Variabilita	46
6.2.1.2 Vývoj výšky listů jednotlivých druhů studovaných rostlin	46
6.2.1.3 Růstové rychlosti jednotlivých druhů studovaných rostlin	47
6.2.2 Vztah druhové bohatosti a produktivity v hnojených a nehnojených plochách.....	48
6.2.3 Dynamika množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu 3 sledovaných let.....	48
6.2.4 Změny druhového složení a abundance v hnojených a nehnojených plochách.....	49
6.2.5 Přežívání 12 měřených druhů.....	50
7 Závěr.....	52
8 Literatura	53
9 Přílohy	60

1 Abstract

The species richness–productivity relationship (SRPR) has been a long studied problem in plant communities. Unimodal humped-shaped pattern is widely documented for temperate grasslands. However, majority of studies use various direct or indirect surrogates for productivity level but rarely multiple estimates for one particular area. Moreover, the mechanisms that are responsible for this relationship remain unclear. The experimental approach, that allows the manipulation of variables of interest and thus distinguishing their effect from other variables, is necessary.

In the observational study, thirty moderately to high productive meadows (productivity range from 100 g/m² to 550 g/m²) were sampled in the vicinity of České Budějovice, South Bohemia, Czech Republic. Aboveground biomass, belowground biomass and amount of nutrients in the soil were used as characteristics of productivity level and number of species was determined at three spatial scales (0.04 m², 1 m², 25 m²) at the peak of vegetation season. In the manipulative experiment, the height, growth rate and survival of twelve species were regularly measured in fertilized and non-fertilized plots on an oligotrophic wet meadow. Aboveground biomass was regularly harvested and number of species estimated at the peak of vegetation seasons. The competition for light was estimated by measuring maximum percentage of light (photosynthetic active radiation) passing through the plant cover to the ground (light penetrance).

The results of the observational study show, that the species richness at all the spatial scales is negatively related to the productivity, with the aboveground biomass, light penetrance, phosphates and nitrates content in the soil being the best predictors. However, these characteristics are mutually (rather loosely) correlated and their ability to predict species richness varies among spatial scales. The results also indirectly confirm growing importance of aboveground competition for light (and vice versa declining importance of competition for nutrients) with increasing productivity of environment. Results from manipulative experiment confirm decrease in species richness with increasing productivity. Fertilization has also overall significant effect on height and growth rate of studied plants, but we failed to demonstrate differences in the response between species. Conversely, height and growth rate of studied species is variable over time and thus may vary interspecific competition hierarchy consequently causing delay in competition exclusion. Changes in species abundances are mostly affected by the availability of light and height of plants – high species are favored. This may be caused by increased interspecific competition for light. Fertilization has also significant effect on the survival of individuals of the species.

2 Úvod

Vztah mezi druhovou diverzitou a produktivitou prostředí je dlouho studovaným, ale zatím ne zcela pochopeným, fenoménem. Druhová diverzita má podstatný vliv na fungování, regulování a stabilitu ekosystémů, které pak poskytují různé služby i lidstvu (Cardinale et al. 2012). Existuje mnoho popsaných principů ovlivnění druhové bohatosti produktivitou, nicméně zatím nebylo dosaženo žádných obecných a konečných závěrů. Dokonce i kauzalita tohoto vztahu není jednoznačná. Jeden směr ekologie společenstev často popisuje vztah produktivity, která je přímo a pozitivně ovlivněna druhovou bohatostí (tzv. overyielding) (Trenbath 1974). Jinými slovy, produkce nadzemní biomasy je u směsi druhů vyšší než u monokultury jakéhokoli z těchto druhů. Tento směr je v současné ekologii reprezentován nejčastěji takzvanými biodiverzitními experimenty (anglicky obvykle BEF – biodiversity – ecosystem functioning – experiments), který je založen na pěstování experimentálních směsí různé druhové bohatosti (Loreau & Hector 2001; Cardinale et al. 2007) za standardizovaných podmínek prostředí. Druhý směr ekologie (popsaný dále) naopak předpokládá kauzalitu opačnou, druhová bohatost je zde determinována produktivitou prostředí (např. Mittelbach et al. 2001), nebo je alespoň produktivita použita jako prediktor druhové bohatosti. Tento vztah bývá studován hlavně v observačních studiích nebo hnojících pokusech. Dva výše popsané přístupy poskytují často velmi protichůdné závěry (např. Lepš 2013), a tak se opakují pokusy tyto rozpory vysvětlit (Schmid 2002).

2.1 Charakteristiky produktivity

Způsoby charakterizace produktivity prostředí se mezi studii výrazně liší. Termín produktivity není přesně definován a je často používán velmi volně. Termíny čistá a hrubá primární produkce samozřejmě definovány jsou, ale pro obtížnost jejich určení se v podobných studiích nepoužívají; naopak se užívá termín „*productivity*“, někdy též „*environmental productivity*“, který bývá charakterizován velmi různě. Například studie Tilman & Pacala (1993) používá k predikci druhové bohatosti šesti různých aproximací. Zvolená metodika může výrazně ovlivnit získané výsledky. Nejčastěji se ve studiích jako charakteristika produktivity používá nadzemní (vzácně i podzemní) biomasa, a to jak pomocí jednoho odběru typicky na vrcholu vegetační sezóny, tak i mnoha odběrů v průběhu roku, které by měly zachytit celkovou roční produktivitu lokality (Gillman & Wright 2006). Nadzemní biomasa (někdy v kombinaci s opadem) se jeví jako jeden z nejlepších prediktorů druhové bohatosti v temperátních oblastech (Klaus et al. 2013). Nicméně v případě velkého

herbivorního tlaku nemusí být ideální aproximací (Borer et al. 2014). Další celosvětově běžně používanou charakteristikou je množství dostupných živin v půdě (Mittelbach et al. 2001), případně i chemická kompozice nadzemní biomasy (Klaus et al. 2011). Většina ekosystémů je limitována nedostatkem dusíku (Davidson et al. 2004; LeBauer & Treseder 2008), v případě sukcesně starších stanovišť je limitujícím prvkem nejčastěji fosfor (Vitousek et al. 2010). Pro tropické oblasti se pak poměrně často používá k aproximaci produktivity potenciální evapotranspirace, případně celkové roční srážky (Gillman & Wright 2006). Tento způsob odhadu nicméně nemusí zcela odrážet realitu, protože za velkého srážkového úhrnu může produktivita naopak díky vyplavování živin z půdy klesat (Huston 2014).

2.2 Vztah druhové diverzity a produktivity

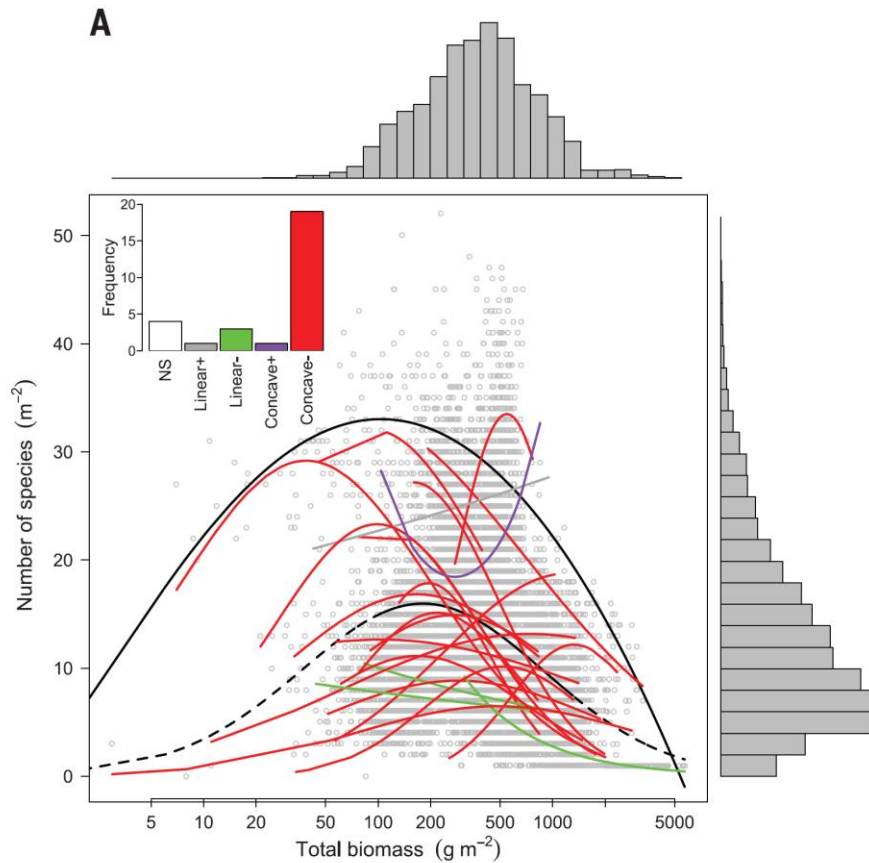
Observačními studii pozorovaná závislost druhové diverzity a produktivity prostředí (nikoli experimenty manipulujícími druhovou bohatost) je v posledních desetiletích hojně studovaným problémem. Zdá se, že tento vztah je velice variabilní v závislosti na studované lokalitě, jejím rozsahu (v rámci geografických oblastí), a i prostorové škále, která se skládá ze dvou komponent – základní vzorkovací jednotky (grain) a oblasti obsahující všechny studované lokality (vzorkovací jednotky) zahrnuté v analýze (focus) (Whittaker 2010). Pozorovány jsou vztahy pozitivní, negativní, unimodální i nemonotónní s minimem ve středních hodnotách produktivity, někteří autoři pak nenašli vztah žádný (Grime 1973; Vermeer & Berendse 1983; Tilman & Pacala 1993; Mittelbach et al. 2001; Chiarucci et al. 2006; Gillman & Wright 2006; Pärtel et al. 2007; Zobel & Pärtel 2008; Adler et al. 2011; Fraser et al. 2015). Problémem jsou i nejednotná kritéria pro výběr lokálních studií pro metaanalýzy a další chyby spojené s vlastním vyhodnocením dat. Například Gilman & Wright (2006) kritizují absenci korekce dat na overdispersi ve studiích zahrnutých v metaanalýze provedené Mittelbachem et al. (2001). V této Mittelbachově studii kritizuje Whittaker (2010) nejednotnou velikost snímkovaných ploch. Na to Mittlebach (2010) reaguje zpochybněním Whittakerova náhodného výběru studií pro metaanalýzu.

Pro směr a tvar tohoto vztahu je také velice důležitým faktorem celková velikost studovaného území. Na regionální, a tedy malé prostorové škále, jsou nejčastěji pozorovány vztahy unimodální, případně negativní (Šimová et al. 2013), na velké (globální) škále je pak často pozorován vztah pozitivní (Gillman & Wright 2006). Tento vztah může být způsoben vysokou druhovou bohatostí za velké produktivity prostředí v tropech. Jak již bylo výše

zmíněno, právě některé charakteristiky produktivity tropů nemusí být zcela optimální aproximací skutečné produktivity, pokud bychom ji charakterizovali čistou nebo hrubou primární produkcí. Velký vliv na pozorovaný vztah mohou mít také nestejně vlastnosti druhové bohatosti a produktivity právě ve vztahu k prostorové škále. Zatímco produktivita by měla být nezávislá na její velikosti (množství biomasy roste s velikostí lineárně), počet druhů roste spolu s prostorovou škálou logaritmicky, nebo podle mocninné funkce s exponentem menším než jedna (species-area curve) – funkce je tedy konkávní. Na malé prostorové škále je tedy vysoká šance zachycení jen malé části druhů přítomných ve společenstvu, to je navíc umocněno větší velikostí jedinců (a tedy nižším počtem druhů) za vyšší produktivity prostředí (Lepš 2013).

2.2.1 Humped-Back Model

I přes výše zmíněnou variabilitu a rozpory v metodice se unimodální vztah s maximem ve středních hodnotách produktivity – *Humped-back model* (HBM) jeví jako globálně nejlepší a nejčastěji pozorovaný vzorec (Fraser et al. 2015; Obr. 1). Vysvětlení tohoto vztahu byla věnována velká pozornost a existuje velké množství teorií popisujících procesy a možné příčiny jak rostoucí, tak klesající části unimodální křivky. Vysvětlit stoupající část křivky je vcelku jednoduché – jen málo druhů je schopných žít a rozmnožovat se v extrémně neproduktivním prostředí. Vysvětlení klesající části je poněkud složitější. Úživné prostředí je samo o sobě pro většinu druhů příznivé. Musíme tedy předpokládat, že pokles druhové bohatosti bude způsobem negativními interakcemi jednotlivých druhů ve společenstvu – dochází ke kompetitivnímu vyloučení (např. Grime 1977). Základní otázkou je, jak mohou konkurující si druhy koexistovat, a jak je rychlost kompetičního vyloučení ovlivněna prostředím. Už v roce 1994 Palmer zmiňuje existence alespoň 120 přijatelných hypotéz vysvětlujících fenomén koexistence druhů. V této práci jsou zmíněny ty nejvýznamnější a dnes nejvíce akceptované z pohledu ekologických interakcí mezi druhy či jedinci v rostlinném společenstvu.



Obr. 1: Druhová bohatost jako funkce produktivity prostředí pro 9631 snímků 28 studovaných lokalit. Převzato z Fraser et al. (2015).

V obecné rovině si rostliny mohou konkurovat o různé zdroje v podzemí, kde je počet možností mnohonásobně větší, než v nadzemí, kde je jediným důležitým zdrojem světlo. V podzemí si rostliny mohou konkurovat o živiny (především dusík, fosfor a draslík), v aridních podmínkách může být nedostatkovým zdrojem také voda. Důležitou vlastností rostlin je schopnost tyto zdroje čerpat. Pro úspěšnou monopolizaci podzemních zdrojů musí rostlina vyplnit kořeny trojrozměrný prostor, zatímco k monopolizaci světla stačí zabrat dvourozměrný prostor nad ostatní vegetací. Tilman (1982) předpokládá, že druh se schopností vyčerpat limitující zdroj na nejnižší úroveň se stává pomyslným vítězem kompetice. Ve společenstvu pak spolu může koexistovat tolik druhů, kolik je limitujících zdrojů. Nicméně i přes větší množství zdrojů a jejich variabilitu v dostupnosti v průběhu času a v prostoru není tato teorie schopna vysvětlit koexistenci relativně velkého počtu druhů v terestrických ekosystémech. Zároveň také není schopná vysvětlit HBM model. Z těchto důvodů se mezi rostlinnými ekology teorie příliš neujala (Craine 2009).

Stoupající část křivky HBM modelu, tedy oblast nízké až střední produktivity prostředí a i dostupnosti živin, je vysvětlována několika způsoby. Druhovú diverzita zde může být omezena obecně nedostatkem zdrojů (Grime 1977), více specificky, nedostatkem živin (Newman 1973; Goldberg & Miller 1990). Ke kompetici o živiny může docházet, ale kvůli nízké hustotě jedinců za obzvláště nepříznivých podmínek nemusí hrát kompetice žádnou roli. S rostoucí dostupností živin, a tedy klesající mírou stresu z jejich nedostatku, jak produktivita prostředí, tak druhová bohatost poroste. Dalším vysvětlením stoupající části křivky je různá prostorová variabilita v dostupnosti živin. Tilman & Pacala (1993) předpokládají, že nízká heterogenita živin umožní koexistenci jen malému počtu druhů, které dokáží tyto zdroje nejlépe využívat. Naopak Rajaniemi (2003) tvrdí, že velká heterogenita živin na malé prostorové škále může za zvýšenou velikostní asymetrii rostlin. Ta vede k následné lepší schopnosti monopolizovat dostupné živiny. Čím větší má konkrétní jedinec kořenový systém, tím lépe dokáže získávat živiny.

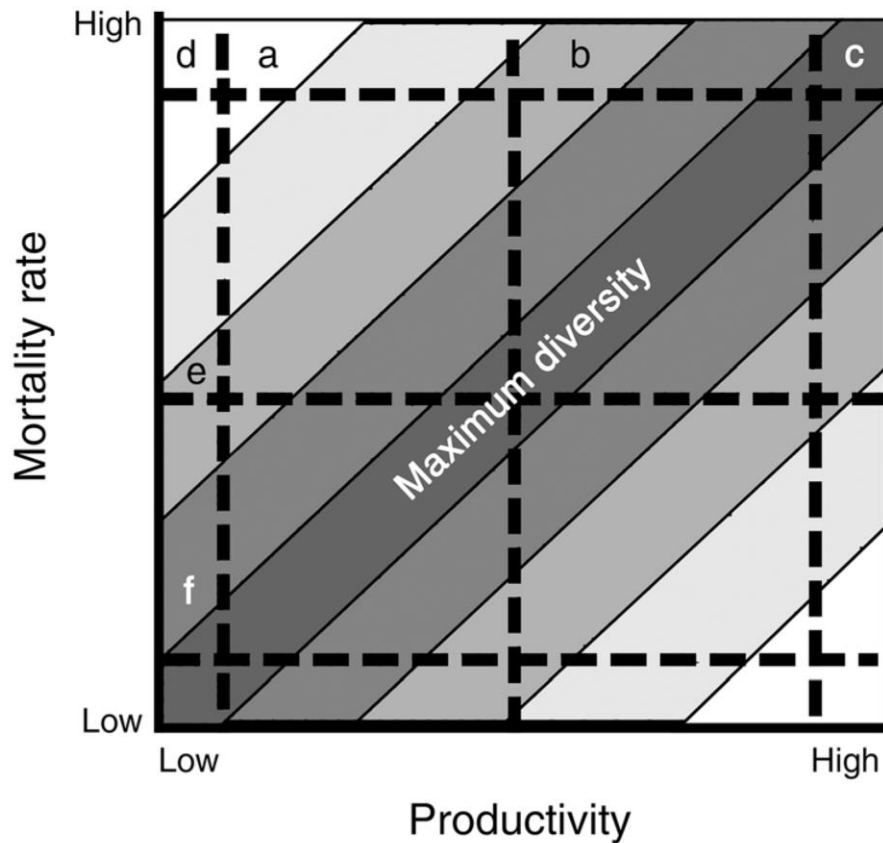
Klesající část křivky, oblast střední až vysoké produktivity prostředí, vysvětlují výše zmíněné hypotézy lepší schopností superiorních druhů kompetovat o zdroje (Grime 1977), případně zvýšenou kompeticí o zdroje způsobenou vyšší heterogenitou zdrojů (stejně jako za nízké produktivity) (Rajaniemi 2003). Další tři hypotézy kladou důraz na přesmyk z kompetice podzemní o živiny na kompetici nadzemní o světlo, která se díky větší produktivitě, a tedy i hustší a vyšší vegetaci stává hlavním limitujícím faktorem. Tilman & Pacala (1993) předpokládají, že je druhová bohatost redukována nízkou heterogenitou světla. Naopak Newman (1973) a Goldberg & Miller (1990) tvrdí, že jsou druhy vyloučeny z důvodu omezené dostupnosti světla. Jediným rozdílem je, že mohou být ze společenstva vyloučeny kompetičně slabé druhy (Newman 1973), nebo je ztráta druhů zcela náhodná (Goldberg & Miller 1990). To, že zdroj světla je vždy nad vegetací a mění se pouze úhel dopadajícího záření, vede k velikostně asymetrické kompetici. Jinak řečeno, čím je rostlina větší (vyšší), tím snáze je schopna monopolizovat velkou část dopadajícího záření. Všechny zmíněné teorie předpokládají, že rostoucí část HBM je determinována vztahy rostlin k dostupnosti a množství zdrojů v podzemí. Naproti tomu klesající část je vysvětlována jak vztahy ke zdrojům podzemním, tak vztahy k jedinému nadzemnímu zdroji – světlu.

Trochu stranou od klasických, kompetičně založených, vysvětlení stojí hypotéza od Wrighta (1983), která předpokládá pozitivní vztah diverzity a produktivity způsobený pouze rostoucím počtem individuí na gradientu produktivity. S podobným vysvětlením přichází také Oksanen (1996), který doplňuje možné příčiny poklesu druhové bohatosti. S rostoucí

produktivitou roste také velikost jednotlivých individuí, což kvůli nedostatku místa má za následek úbytek celkového počtu individuí vedoucí následně i k poklesu druhové bohatosti. Pro větší přehlednost jsou všechny výše zmíněné teorie shrnuty v tabulce (Tab. 1).

2.2.2 Dynamic Equilibrium Model, disturbance

Dalším (nikoli alternativním, ale doplňujícím) mechanismem ovlivňujícím vztah druhové diverzity a produktivity je působení disturbancí (Craine 2009). Ty narušují teoretickou rovnováhu (equilibrium) společenstva, kde je dosaženo minimální druhové bohatosti díky silné mezidruhové kompetici (Huston 1979). Disturbance poskytují svým působením nové příležitosti k uchycování a dlouhodobějšímu přežívání druhů ve společenstvu například mechanismem vytváření narušených míst (gapů), které poskytují prostory pro regeneraci druhů jinak potlačených kompeticí (Vítová & Lepš 2011). Rostoucí míra disturbancí tedy pozitivně ovlivňuje druhovou bohatost. Při příliš velkých disturbancích může být počet druhů naopak redukován (Huston 1979). Tento proces opět vytváří unimodální závislost s nejvyšší druhovou bohatostí za středně silných disturbancí. Nicméně tento mechanismus byl napadán kvůli své neschopnosti předpovídat vztahy pozorované v přírodě (Fox 2013). Ovšem je důležité si uvědomit, že HBM a míra disturbancí jsou propojené mechanismy, a proto je nelze hodnotit odděleně (Huston 2014). Tento vztah popisuje *Dynamic Equilibrium Model* (DEM) (Huston 1979 jej původně nazýval *Medium Disturbance Hypothesis*; Obr. 2; Tab. 1). Za nízké produktivity prostředí může být maximální druhové bohatosti dosaženo pouze v případě, že disturbance nejsou příliš velké. Naopak ve velmi produktivním prostředí jsou disturbance k zachování velkého počtu druhů nezbytné.



Obr. 2: Dynamic equilibrium model. Převzato z Huston (2014).

2.2.3 Species Pool Hypothesis

Další, dnes velice podstatnou hypotézou vysvětlující složení a vztahy v rostlinných společenstvech, je *Species Pool Hypothesis* (SPH; Taylor et al. 1990; Tab. 1), která může být přeložena jako hypotéza zásobníku druhů. Ta označuje množinu druhů, která se na konkrétním území vyskytuje. Tyto druhy se na dané místo musí nejen dostat, ale také uchytit a dlouhodobě přežít. Velikost druhového zásobníku se zvětšuje procesy speciace a imigrace a naopak zmenšuje extinkcí druhů. Tomuto pojetí se říká nefiltrovaný zásobník. Pozorované druhové složení určité lokality je podmnožinou druhů nefiltrovaného zásobníku, které prošly environmentálním filtrem (tolerance druhu k abiotickým podmínkám – teplota, vlhkost, pH, půdní vlastnosti) a biotickým filtrem (kompetice, patogeni, herbivoři apod.; Cornell & Harrison 2014).

Interpretace vztahu produktivity a diverzity se pak může zásadně lišit právě díky vlivu druhového zásobníku. Například v temperátu je často pozorován vztah negativní, který může být vysvětlen malým množstvím druhů adaptovaných na produktivní místa (to má na

svědomí především současná intenzifikace zemědělství; naopak, během postglaciálu nebyly produktivní habitaty příliš rozšířené). S rostoucí produktivitou není kompetice mezi rostlinami intenzivnější, pokles je způsoben nedostatkem druhů adaptovaných na tyto podmínky (Zobel et al. 2011). Naopak stabilní a dlouhodobě produktivní habitaty v tropech si vytvořily velký druhový zásobník, který má za následek růst druhové bohatosti s produktivitou (Pärtel et al. 2007; Zobel & Pärtel 2008). Vysvětlující schopnost studií, které zahrnují ve svých analýzách různé regiony, může být negativně ovlivněna vlivem rozdílných lokálních druhových zásobníků (Huston 2014). Pro malé lokální studie se bude druhový zásobník pravděpodobně shodovat a nebude mít vliv na pozorované vztahy. Mimoto, zdá se, že význam druhového zásobníku je podstatný zejména v pravidelně narušovaných nebo málo produktivních místech, kde je prostor pro uchycování nových individuí. V opačném případě, v kompaktních, produktivních a neheterogenních místech, mohou rostlinné společenstvo utvářet především kompetiční vztahy (Belote et al 2009; Cornell & Harrison 2014).

Tab. 1: Různé teorie vysvětlující diverzitu rostlinných společenstev v závislosti na produktivitě prostředí.

Autor	Teorie	Nízká produktivita	Vysoká produktivita
Grime (1977)	Total Competition Intensity Hypothesis	omezené množství zdrojů	přežívají druhy schopné úspěšně kompetovat o zdroje
Tilman & Pacala (1993)	Habitat Heterogeneity Hypothesis	nízká heterogenita živin (kompetice o živiny)	nízká heterogenita světla (kompetice o světlo)
Newman (1973)	Light Competition Intensity Hypothesis	omezené množství živin (kompetice o živiny)	omezené množství světla (kompetice o světlo – vyloučeny kompetičně slabé druhy)
Goldberg & Miller (1990)	Light Competition With Random Species Loss Hypothesis	omezené množství živin (kompetice o živiny)	omezené množství světla (kompetice o světlo – ztráta druhů náhodná)
Rajaniemi (2003)	The Heterogeneity-size Asymmetry Hypothesis	vysoká heterogenita živin (kompetice o živiny – velká velikostní asymetrie)	vysoká heterogenita živin (kompetice o živiny – velká velikostní asymetrie)
Oksanen (1996)	Self-thinning Hypothesis	vztah je artefaktem velikosti jedinců (živinový stres → malá individua → žádné vyloučení)	vztah je artefaktem velikosti jedinců (dostatek živin → velká individua → nedostatek místa → vyloučení)
Wright (1983)	More Individuals Hypothesis	vztah je artefaktem počtu jedinců – s rostoucí produktivitou roste počet jedinců a tím i počet druhů	
Huston (1979)	Dynamic Equilibrium Hypothesis	vysoká míra disturbancí má negativní vliv na druhovou bohatost, protože malá růstová rychlost neumožní obnovu	vysoká míra disturbancí má pozitivní vliv na druhovou bohatost, protože oddálí kompetiční vyloučení
Taylor et al. (1990)	Species Pool Hypothesis	málo druhů adaptovaných na živinový stres	málo druhů adaptovaných na vysokou produktivitu (platí jen pro temperát)

2.3 Dynamika společenstva – strategie na úrovni jedince

Pozorované vzorce a vztahy (HBM, DEM, SPH) nám mohou povědět mnohé o obecných principech, které ovlivňují druhovou diverzitu. Nicméně individuální strategie různých druhů rostlin nejsou z těchto vztahů patrné a vlastnosti potřebné pro dlouhodobou koexistenci v rostlinném společenstvu nebo populaci z nich přímo nevyplývají. Pausas & Lavorel (2003) rozlišují různé vlastnosti rostlin potřebné pro koexistenci na různých úrovních. Na úrovni individua je důležitý klonální potenciál, zásobní orgány nebo výška. Na úrovni populace velikost a vytrvalost semen a semenné banky. Pro dlouhodobou koexistenci

v celém společenstvu jsou výhodné vlastnosti, které umožňují úspěšnou kompetici (růstová rychlost, výška rostliny, plocha listu či tolerance k zastínění). V rámci krajinného měřítká je pak důležitá dobrá schopnost šíření.

Výše zmíněné vlastnosti jsou, i když jinak formulovány, obsaženy i ve starších a obecnějších konceptech. MacArthur & Wilson (1967) navrhli koncept r-K strategie. Organismus, který se rychle rozmnožuje, roste, má velkou disperzní schopnost a typicky obsazuje narušená stanoviště, se nazývá r-stratég. K-stratég naopak klade důraz na kvalitu a konkurenceschopnost potomstva. S r-K strategiemi se částečně překrývají CSR strategie (C = kompetitor, S = stres tolerující stratég (odpovídá K-strategii), R = rumištní stratég (odpovídá r-strategii)) definované Grimem (1979), které více odpovídají rostlinné realitě, kde díky sedentárnímu způsobu života má kompetice větší význam.

Důležitou vlastností rostlin pro jejich dlouhodobé přežití mohou být také změny ve fenotypu či strategii. *Lychnis flos-cuculi* například v silně kompetitivní prostředí investuje nejvíce energie do generativního rozmnožování, zatímco v gapech, kde je dostatek světla, tvoří ve větší míře sekundární vegetativní růžice (Chaloupecká & Lepš 2004).

I přes to, že vztahu druhové diverzity a produktivity byla věnována velká pozornost (výsledkem je obecně uznávaný HBM), existuje jen málo studií, kde byla produktivita prostředí charakterizována více způsoby (např. Vermeer & Berendse 1983), a porovnána schopnost těchto charakteristik predikovat druhovou bohatost na více prostorových škálách. Vztah druhové diverzity a produktivity může být ovlivněn rozdílným druhovým složením studovaných lokalit způsobeným druhovým zásobníkem (SPH). Tento efekt může být nepřímo testován analýzou vnořenosti (nestedness – např. Matthews 2004) druhových složení těchto luk.

HBM je dnes velmi dobře podpořený řadou observačních studií a metaanalýz, nicméně mechanismy, které jsou za tento vztah zodpovědné, zůstávají nejasné. Experimentální přístup, který umožňuje manipulaci některé ze zájmových proměnných a tím i její odlišení od ostatních proměnných, je nezbytný právě při studiu těchto mechanismů. Reakce jednotlivých druhů rostlin na experimentální zásah může být důležitá pro pochopení toho, jaké vlastnosti jsou zásadní pro úspěšnou koexistenci rostlin ve společenstvu.

3 Cíle práce

1. Zhodnotit a porovnat predikční kvalitu různých charakteristik produktivity prostředí na druhovou bohatost lučních společenstev na třech prostorových škálách.
2. Zjistit odpověď vybraných druhů lučního společenstva na zvýšené množství živin v půdě. Charakterizovat jejich růstovou dynamiku, míru přežívání, změny v abundanci. Charakterizovat změny ve složení společenstva a množství světla procházejícího rostlinným pokryvem, a případně se pokusit tato pozorování zobecnit.

4 Metodika

Metodika se z podstatné části shoduje s bakalářskou prací (Lisner 2015), na kterou tato diplomová práce navazuje.

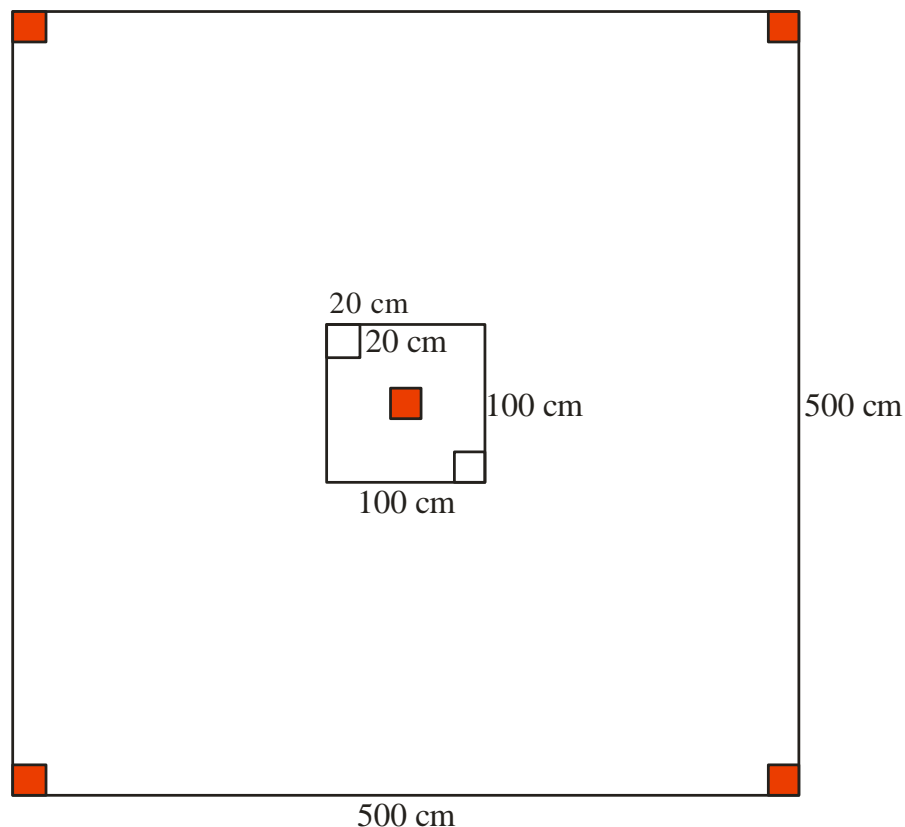
4.1 Uspořádání studie

Studie je rozdělena do dvou částí. První část, observační studie, se zabývá problematikou luk v okolí Českých Budějovic. Cílem první části práce bylo zhodnotit vliv produktivity prostředí (odhadnuté různými charakteristikami) na druhovou bohatost na různých prostorových škálách a porovnat druhová složení v rámci celého studovaného území. Cílem druhé části, manipulativního experimentu, bylo prozkoumat změny v růstu a abundancích různých druhů rostlin v závislosti na manipulaci s množstvím dostupných živin. Výzkum probíhal na oligotrofní vlhké louce zvané Ohrazení.

4.2.1 Observační studie

Sběr dat probíhal ve třech po sobě následujících letech (24.5. – 26.5. 2013; 6.5. – 8.6. 2014 a 7.5. – 10.5. 2015) na loukách v okolí Českých Budějovic, vždy před začátkem jejich kosení, kdy množství vyprodukované biomasy nejlépe charakterizuje produktivitu. V této práci je uvedena metodika a výsledky z posledního roku (2015) studie, která je rozšířením předchozích let, které jsou zpracovány v rámci mé bakalářské práce (Lisner 2015). Výjimkou je analýza nestedness (viz 3.2), kde jsou zpracovány všechny 3 studované roky. (pro analýzu nestedness není potřeba celý soubor charakteristik prostředí, které jsou k dispozici pouze pro poslední rok sledování). Lokality byly vybrány tak, aby zachytily co největší variabilitu, jak v druhových početnostech, tak v charakteristikách prostředí, například množství dostupných živin, vlhkost nebo produktivita prostředí. Na každé louce byl vytyčen čtverec o velikosti strany 5 metrů tak, aby louku charakterizoval co nejlépe, tedy byl umístěn vždy do homogenní a co nejméně narušené části. Ve středu čtverce byla vytyčena plocha o velikosti 1 m x 1 m, jejíž součástí byly podplochy o velikosti 0.2 m x 0.2 m (Obr. 3). Přítomnost jednotlivých druhů cévnatých rostlin (a tím i druhová bohatost) byla zaznamenána na třech různých prostorových škálách (0.04 m², 1 m², 25 m²). Protože je variabilita počtu druhů na nejmenší prostorové škále relativně velká (relativně k druhové bohatosti), je odhad počtu druhů na této škále průměrem ze dvou stanovení (dvou čtverců 20cm x 20cm). Produktivita prostředí je charakterizována několika různými způsoby.

- 1) Odhadem okamžité hodnoty nadzemní biomasy. Odběr nadzemní biomasy probíhal v pěti pravidelně umístěných čtvercích (Obr. 3) o velikosti plochy 0.04 m^2 ; ta byla následně roztržena na mrtvou a živou složku, sušena po dobu 48 hodin při teplotě 110°C a zvážena.
- 2) Odhadem okamžité hodnoty podzemní biomasy. Odběr podzemní biomasy probíhal ve stejných čtvercích, jako nadzemní biomasa, pomocí půdní sondy o průměru 5 cm s hloubkou vývrtu v rozmezí 12 cm – 34 cm. Kořenová biomasa byla následně očištěna, roztržena, usušena a zvážena. Sušení probíhalo za stejných podmínek jako u nadzemní biomasy. Kvůli srovnatelnosti jednotlivých luk byla použita data do hloubky vývrtu 12 cm, která se jeví jako dostatečná, protože v prvních 12 centimetrech se nacházelo 93.5 % kořenové biomasy (odhad proveden na základě vývrtů hlubších než 12 cm). Odhady nadzemní a podzemní biomasy byly posléze sečteny a tak byl získán odhad celkové biomasy.
- 3) Pomocí obsahu živin v půdě. Odběr půdy probíhal ze stejných čtverců pomocí půdní sondy o průměru 5 cm z hloubky 12 cm. Z jednotlivých vývrtů byl vytvořen zhomogenizovaný směsný vzorek, který byl zamrazen a následně zanalyzován. Zjišťována byla koncentrace fosforečnanů (PO_4^{3-}), dusičnanů (NO_3^- , NH_4^+), celkového dusíku v půdě, celkového uhlíku v půdě a pH. Detailnější postup analýzy je uveden v příloze (Příloha 1).
- 4) Pomocí množství fotosynteticky aktivního záření (PAR) procházejícího rostlinným pokryvem. To bylo měřeno vždy dvakrát v ploše o rozměru 1 m x 1m. Množství záření je negativní mírou množství stínící biomasy. Detailní popis této metodiky je uveden v bodu 4.2.3.



Obr. 3: Schématické znázornění designu zkoumaných ploch. Červeně jsou znázorněny plochy pro odběr biomasy (nadzemní i podzemní) a vzorků pro půdní analýzy.

4.2.2 Manipulativní experiment

4.2.2.1 Popis lokality

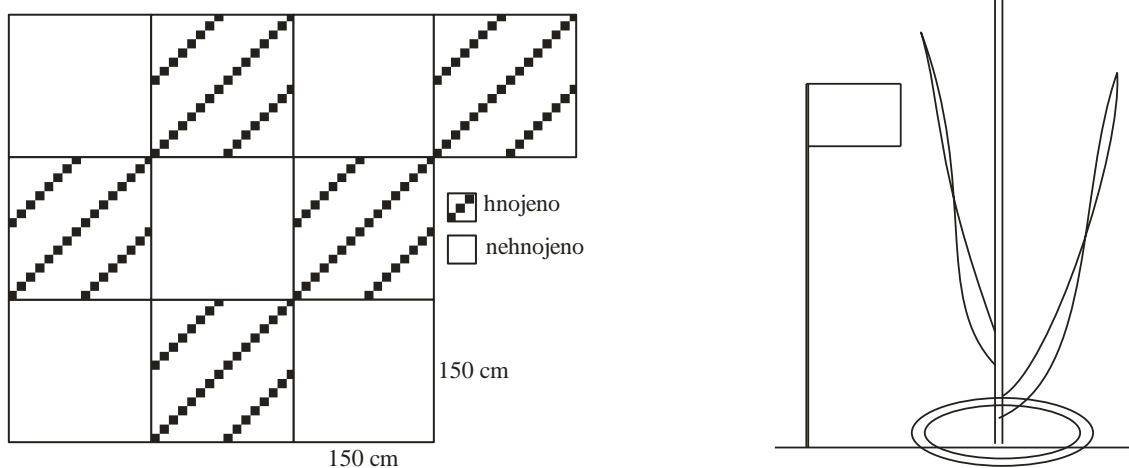
Lokalita zvaná Ohrazení, na které probíhal manipulativní experiment, se nachází asi 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic. Průměrná roční teplota je 8.15 °C a průměrné roční srážky se pohybují okolo 720 mm (ČHMU 2014; uvedené hodnoty jsou průměrem let 1994 - 2014). Jedná se o oligotrofní, střídavě vlhkou louku (obsah živin: N 6-8 g/kg, P 400-500 mg/kg, C/N poměr 16-20), jejíž vegetace odpovídá asociaci Molinietum caeruleae (svaz Molinion). Lemy této lokality místy přecházejí do svazu Violion caninae (Kotorová & Lepš, 1999). Lokalita je mírně svažité s horní částí ovlivněnou splachem živin ze sousedícího pole, kde je dominantním druhem *Alopecurus pratensis*. Pokusná plocha, umístěná ve spodní části louky, není tímto splachem zasažena. V této části louky dominuje *Molinia caerulea* doplněná dalšími druhy travin jako jsou například *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Danthonia decumbens*, *Agrostis canina*, *A. capillaris*, *Briza media*. Z čeledi *Cyperaceae* (šáchorovité) jsou poměrně abundantními druhy *Carex panicea*, *C. hartmanii*, *C. nigra*, *C. pilulifera*, *C. pallescens*; hojný je také *Juncus effusus*.

Z dvouděložných se nejčastěji vyskytují *Betonica officinalis*, *Succisa pratensis*, *Ranunculus acris*, *Prunella vulgaris*, *Selinum carvifolia*, nebo *Cirsium palustre*. Můžeme zde nalézt také ohrožené druhy, jako je *Pedicularis sylvatica*, *Dactylorhiza majalis*, *Carex pulicaris* a *Willemetia stipitata*. Před založením experimentu byla louka kosena nejčastěji dvakrát ročně (zhruba na začátku července a na pozdní podzim). Nomenklatura všech druhů rostlin uvedených v této práci je sjednocena podle publikace Kubát et al. (2002)

4.2.2.2 Uspořádání experimentu

Pokusná plocha byla založena 18. 4. 2013 a rozdělena do 10 sousedících, střídavě uspořádaných čtverců o velikosti hrany 1.5 m. 5 ploch bylo ovlivněno experimentálním zásahem (pohnojeno) a 5 ponecháno bez zásahu (Obr. 4). Hnojící dávka byla 50 g/m² (112.5 g na jednu experimentální plochu) granulovaného hnojiva Cererit s mikroprvky (obsah jednotlivých složek hnojiva podle údajů výrobce: amonný dusík rozpustný ve vodě jako N – 8%, fosfor rozpustný ve vodě jako P₂O₅²⁻ – 11 %, fosfor rozpustný v citranu amonném jako P₂O₅²⁻ – 13 %, draslík rozpustný ve vodě jako K₂O – 11 %, hořčík rozpustný ve vodě jako MgO²⁻ – 2 %, síra rozpustná ve vodě jako S – 15 %, bor rozpustný ve vodě jako B – min. 0,03 %, měď rozpustná ve vodě jako Cu²⁺ – min. 0,004 %, molybden rozpustný ve vodě jako Mo – min. 0,005 %, zinek rozpustný ve vodě jako Zn – min. 0,008 %, chloridy rozpustné ve vodě jako Cl⁻ – max. 1 %). V každém experimentálním čtverci byl označen vždy jeden jedinec od 12 dostatečně častých druhů rostlin, které se vyskytovaly ve všech čtvercích zároveň (*Ranunculus acris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Pedicularis sylvatica*, *Carex panicea*, *Holcus lanatus*, *Succisa pratensis*, *Carex pilulifera*, *Juncus effusus*, *Molinia caerulea*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta* a *Carex hartmanii*) a to pomocí provázku umístěného kolem spodní části stonku tak, aby nijak nebránil růstu a vlaječkou kvůli snadnější dohledatelnosti (Obr. 4, Příloha 2). Výběr jedinců probíhal náhodně, avšak jedinci ležící blízko rozhraní dvou sousedních ploch nebyli vybíráni z důvodu tzv. okrajového efektu (v tomto případě průsakem hnojiva z hnojených ploch do nehnojených). U všech individuí byla měřena délka nejdelsího listu (ta přibližně odpovídá také celkové výšce rostliny), výška květu a popřípadě zaznamenána i doba “úmrtí“, vše v pravidelných časových intervalech. Měření v roce 2013 probíhalo v období od 18.4. – 4.10., respektive 23.1. – 16.10. v roce 2014 a 7.4. – 21.10. v roce 2015. Kromě těchto měření bylo na vrcholu sezóny každého roku (21.6.2013, 4.7.2014, 30.6.2015) zjištěno druhové složení, odhadnuty pokryvnosti jednotlivých druhů a odebrána biomasa ze 4 čtverců, o délce hrany 20 cm, z každé plochy. Následovalo pokosení.

Biomasa byla roztřízena na mrtvou a živou složku, usušena při 110 °C po 48 hodin a následně zvážena. V případě “úmrtí“ měřeného individua bylo následující sezónu/období označeno jiné. Množství světla procházejícího rostlinným pokryvem bylo měřeno v roce 2014, 2015, 2016 v intervalech většinou odpovídajícím intervalům měření výšek. Detailní popis metody je popsán v bodu 4.2.3.



Obr. 4: Design zkoumaných ploch a schématické znázornění způsobu značení jednotlivých studovaných jedinců.

4.2.3 Měření světla přístrojem SunScan

K měření byl použit Přístroj SunScan – Canopy Analysis System, který se skládá ze tří hlavních komponent (Příloha 3). První – „SunScan probe“ – je sonda o délce 1 m, která obsahuje 64 na světlo citlivých senzorů. Zasouvá se vodorovně při povrchu půdy do rostlinného porostu. Sonda zaznamenává světlo ($W \cdot m^{-2}$) v oblasti PAR. Tato hodnota je pak srovnávána s celkovou momentální intenzitou ozáření, kterou zaznamenává “Beam Fraction sensor”, který musí být umístěn nad okolní vegetací. Třetí komponentou je malý kapesní počítač (“PDA”), který data zpracovává a uchovává. Získaná data jsou vyjádřením poměru mezi intenzitou světla, které prošlo vegetací a intenzitou světla, které na vegetaci dopadá. Aby data skutečně charakterizovala, kolik světla projde porostem, je zapotřebí, aby měření probíhalo za stálých podmínek, ale především, aby hodnoty získané v jenom okamžiku ze „SunScan probe“ a “Beam Fraction sensor” byly z homogenních podmínek, tedy buď musí být oba senzory použity v zastíněných podmínkách (například podmrčená obloha), nebo naopak za plného světla (Webb et al. 2013). Je třeba se také vyvarovat toho, aby jeden ze senzorů byl stíněn objektem, např. blízkým stromem apod.

Množství světla, které prochází rostlinným pokryvem na půdu, bylo měřeno vždy ve dvou opakováních pro každou plochu manipulativního experimentu i pro každou louku v rámci observační studie. Získané hodnoty byly následně zprůměrovány.

4.2 Statistické zpracování

4.2.1 Observační studie

Pro zjištění vzájemných závislostí mezi druhovou bohatostí na různých prostorových škálách, koeficientem z (ze závislosti počtu druhů na velikosti plochy, jak popisuje následující odstavec) a různých charakteristik produktivity prostředí byla spočtena korelační matice. Dosažená hladina významnosti (a tedy průkaznost) korelačního koeficientu je stejná, jako když bychom počítali lineární regresi, kde považujeme jednu proměnnou za prediktor. Proto mohu mluvit o průkazných prediktorech tam, kde vycházejí průkazné korelace (a kde to má logické opodstatnění). Kromě hodnot pH, které logaritmickou transformací obsahují již z definice, byla veškerá data převedena na logaritmickou škálu, aby se zlepšila homogenita variancí a normalita dat. Dalším důvodem je převedení proměnných z aditivní na multiplikativní škálu. Ta umožňuje srovnání násobné změny vysvětlované proměnné s násobnou změnou vysvětlující proměnné (např. o kolik procent klesla druhová bohatost při zdvojnásobení obsahu fosforečnanů v půdě).

Dále byla zhodnocena závislost počtu druhů na sledované ploše (tzv. Species area relationship curve). Obecná rovnice pro tento vztah je $S = c * A^z$, kde S je počet druhů, A je velikost plochy, c a z jsou specifickými konstantami. Úpravou této rovnice dojdeme ke tvaru: $\log(S) = \log(c) + z * \log(A)$. Parametry této rovnice jsme pak schopni odhadnout pomocí lineární regrese závislosti logaritmu druhové bohatosti a logaritmu plochy. Koeficient z pak značí, jak rychle roste počet druhů s rostoucí plochou. Analýzy byly provedeny pomocí softwaru STATISTICA 12 (STATSOFT, 2013).

Pro odhad parametrů závislosti druhové bohatosti a koeficientu z na měřených charakteristikách prostředí byla použita metoda postupného výběru prediktorů na základě maximální parsimonie (úspornosti) modelu pomocí Akaike information criterion (AIC) (Akaike, 1978). Analýza byla provedena pomocí R softwaru (R Core Team, 2013). Data, opět s výjimkou pH, byla logaritmicky transformována.

Protože je proměnných mnoho, a jsou vzájemně korelované, je užitečné vizualizovat korelační strukturu. Pomocí softwaru Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer, 2012) byla provedena

analýza hlavních komponent (PCA) všech měřených vlastností luk. V modelu nejsou obsaženy charakteristiky odvozené z primárních dat (poměr CN a RS a koeficient z). Všechny proměnné byly centrovány a standardizovány, jedná se tedy o PCA na korelační matici.

Pro analýzu toho, zda je druhové složení druhově chudých luk pouze podmnožinou luk bohatých (nestedness – Atmar & Patterson 1993), byla použita běžná metoda odhadu – “nestedtemp“, kterou je dále možno implementovat do metody “oecosimu“. Ta umožňuje testovat pozorovanou závislost proti nulovému modelu, který předpokládá zcela náhodné rozložení druhů mezi jednotlivými lokalitami (metoda je součástí statistického balíku vegan (Oksanen et al., 2015)). Jako vstupní data slouží matice prezencí a absencí druhů na jednotlivých lokalitách. Výsledkem je hodnota, která nabývá hodnot od 0 do 100, kde 0 odpovídá úplné vnořenosti (Nestedness) a 100 odpovídá zcela rovnoměrnému rozložení prezencí druhů přes všechny lokality. Její hodnota je definována jako suma “překvapení“ v pozorované matici, kde jsou lokality řazeny od druhově nejbohatších, k druhově nejchudším, druhy od nejvíce frekventovaného, k nejméně frekventovanému. V “nepřekvapivé“ matici jsou všechna zaplněná (tam kde je druh přítomný) políčka umístěna v levém, horním rohu matice (Tato úplná vnořenost znamená, že druhově bohatší společenstvo obsahuje vždy všechny druhy společenstva druhově chudšího, a pak ještě některé druhy navíc.). Míra “překvapení“ je pak počítána jako vzdálenost reálně pozorovaných druhových výskytů od izokliny, která v této teoretické matici odděluje vyplněný levý horní roh od prázdného zbytku matice (Ulrich et al., 2009). Detailní popis a způsob výpočtu je možné nalézt v Rodríguez-Gironés & Santamaría (2006). Analýza byla provedena pomocí R softwaru (R Core Team, 2013).

4.2.2 Manipulativní experiment

Statistický model vývoje výšky listů jednotlivých druhů studovaných rostlin v závislosti na čase a typu hnojení byl vyhodnocen pomocí obecných lineárních modelů. Výška listu byla logaritmičsky transformována a identita plochy zvolena jako faktor s náhodným efektem hierarchicky vnořeným do faktoru hnojení. Model dále zahrnoval hlavní efekty druhové příslušnosti, roku a hnojení spolu s jejich faktoriálně uspořádanými interakcemi.

Růstové rychlosti jednotlivých druhů rostlin byly odhadnuty pomocí lineární regrese logaritmu výšky každého jedince v závislosti na čase. Tento vztah popisuje rovnice $\log(y) = \log(a) + b * \text{čas}$, kde b je právě růstovou rychlostí. Regrese byla sestrojena zvlášť pro každého jedince pro každou sezónu (před/po kosení) a to v průběhu 3 let pozorování. Pokud konkrétní druh dosáhl své maximální průměrné výšky ještě před kosením (nebo před koncem měření), pak byla regrese sestrojena pro tomu odpovídající časový úsek. V případě průměrné negativní rychlosti růstu druhu nebyly prováděny žádné korekce. Negativní rychlost růstu může být způsobena postupným odumíráním nebo herbivorií nadzemních částí rostliny. Logaritmická transformace zde nejlépe odpovídá exponenciálnímu růstu typickému pro rostliny. Vztah růstových rychlostí jednotlivých druhů studovaných rostlin v závislosti na čase a typu hnojení a obdobím v sezóně byly následně vyhodnoceny stejným způsobem jako závislost výšky listů na těchto charakteristikách. Model se liší pouze v uspořádání některých interakcí faktorů.

Závislost druhové bohatosti a produktivity hnojených a nehnojených ploch v průběhu času byla vyhodnocena obecnými lineárními modely, kde hmotnost nadzemní biomasy i druhové početnosti byly logaritmicky transformovány a identita plochy zvolena jako faktor s náhodným efektem hierarchicky vnořeným do faktoru hnojení.

Obdobným způsobem byla zpracována dynamika množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu 3 sledovaných let s rozdílem použití netransformovaných hodnot vysvětlované proměnné. Na analýzu všech výše zmíněných modelů byl použit software STATISTICA 12 (STATSOFT, 2013).

Vliv experimentálního zásahu (hnojení) na změny druhového složení společenstva v průběhu 3 let sledování byly vyhodnoceny pomocí parciální redundanční analýzy (partial RDA), kde jako vysvětlující proměnná byla použita interakce mezi hnojením a rokem a jako kovariáta identita plochy a rok. Pro poslední sledovaný rok bylo druhové složení pokusných ploch v závislosti na typu hnojení, množství nadzemní biomasy a množství světla procházejícího rostlinným pokryvem vyhodnoceno pomocí redundanční analýzy s pasivně promítnutými suplementárními proměnnými. V první analýze byl jako vysvětlující proměnná zvolen typ experimentálního zásahu a jako suplementární proměnné světlo a nadzemní biomasa. Naopak v druhém případě bylo vysvětlující proměnnou světlo a jako suplementární proměnné typ experimentálního zásahu a nadzemní biomasa. Abychom

nepodceňovali vliv vzácných druhů, byla odezvoová data (response data) ve všech analýzách logaritmičticky transformována.

Průměrná výška studovaných rostlin byla spočtena jako průměr výšek jednotlivých druhů v rámci celého trvání pokusu a změna abundance druhu jako rozdíl mezi abundancí druhu na konci a na začátku pokusu. Průměrná relativní změna abundancí studovaných druhů pak byla vyhodnocena pomocí zobecněných lineárních modelů s Gamma distribucí a logaritmičticky link funkcí. Stejným způsobem byl zanalyzován vztah této změny k logaritmu průměrné výšky 11 studovaných druhů zvláště pro hnojené a nehnojené plochy. *Juncus effusus* byl z důvodu malého počtu opakování pro jednotlivé typy zásahu z analýzy vyřazen. Analýzy byly provedeny pomocí R softwaru (R Core Team, 2013).

Analýza přežívání pro 12 měřených druhů byla zpracována pomocí statistického balíku survival (Therneau & Lumley 2016) v programu R (R Core Team, 2013). Odhady hodnoty funkce přežívání pro různé časy jsou spočteny Kaplan-Maierovou metodou. Její způsob výpočtu je uveden v následujícím vzorci, kde $r(t_i)$ je počet jedinců přežívajících v čase t_i , $d(t_i)$ je počet úmrtí pozorovaných do času t_i a \prod je součin.

$$\hat{S}_{KM}(t) = \prod_{t_i < t} \frac{r(t_i) - d(t_i)}{r(t_i)}$$

Rozdíly mezi pravděpodobnostmi dožití se daného věku mezi jednotlivými druhy, mezi hnojenými a nehnojenými plochami a jejich interakcí byly testovány pomocí Mantel-Haenszelova testu (také log-rank test).

5 Výsledky

5.1 Observační studie

5.1.1 Vztah druhové bohatosti a různých charakteristik produktivity prostředí na různých prostorových škálách

Matice korelačních koeficientů měřených charakteristik prostředí, které jsou potencionálně vhodné k charakterizaci produktivity prostředí a jejich vztah k druhové bohatosti, jsou uvedeny v následující tabulce (Tab. 2). Hodnota pH nebyla průkazně korelována s žádnou jinou proměnnou, a proto byla pro zachování dobré čitelnosti z tabulky odstraněna. Nadzemní biomasa není průkazně korelována s ničím jiným, než s množstvím fosforu v půdě a světlem, jehož snižující se hodnota může být ovlivněna rostoucím množstvím nadzemní biomasy a nikoli naopak. Nadzemní biomasa je složkou celkové biomasy a čitatelem při výpočtu RS poměru – a proto tyto korelace nejsou brány v potaz, i když jsou v tabulce uvedeny. Celková (nadzemní a podzemní) biomasa není ovlivněna dokonce ani fosforem.

Ve vztahu k počtu druhů na různých prostorových škálách se jako nejlépe korelované střídavě objevují všechny měřené charakteristiky kromě kořenové a celkové biomasy. Z tohoto důvodu byl proveden také postupný výběr proměnných, které druhovou početnost vysvětlují nejlépe, pomocí kritéria největší úspornosti (parsimonie) modelu (AIC). Výsledky této analýzy jsou uvedeny v tabulce (Tab. 3) spolu s nejtěsnějšími korelacemi vysvětlujících proměnných. Oba způsoby zpracování se shodují na charakteristikách, které se pro danou prostorovou škálu jeví jako nejdůležitější. Tedy druhovou bohatost na malé, střední a velké prostorové škále nejvíce ovlivňuje fosfor, nadzemní biomasa a dusičnany. Nicméně míra vlivu dalších prediktorů je nekonzistentní jak v identitě, tak i v jejich seřazení respektující jejich důležitost. Koeficient z je pozitivně korelován s CN poměrem. Čím je relativně méně dusíku v půdě, tím větší je koeficient z a tedy i nárůst druhové bohatosti z malé prostorové škály na velkou je rychlejší.

Tab. 2: Korelační matice¹ různých charakteristik produktivity prostředí a druhové bohatosti na různých prostorových škálách s odpovídajícími hodnotami dosažené hladiny významnosti (p). Hodnoty všech užitých proměnných jsou logaritmicke transformovány.

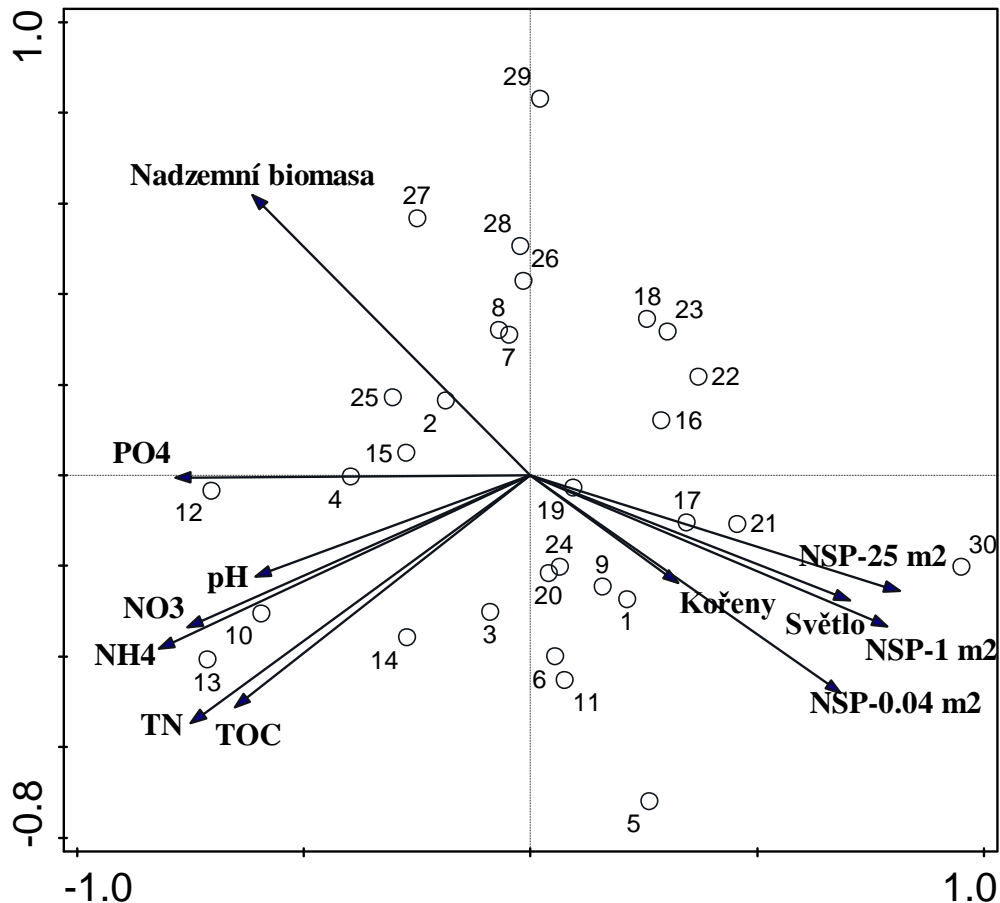
		TOC	TN	CN poměr	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Nadzemní biomasa	Kořeny	RS poměr	Celková biomasa	Světlo
NSP-0.04 m ²	Kor. koef.	-.2572	-.1991	.0883	-0.3910	-.3317	-.6516	-.6409	.2520	.6323	-.1711	.3495
	Signif.	p=.170	p=.292	p=.643	p=.033	p=.073	p=.000	p=.000	p=.179	p=.000	p=.366	p=.058
NSP-1 m ²	Kor. koef.	-.3463	-.3690	.2842	-.4977	-.5174	-.5263	-.6417	.1625	.5862	-.2784	.3920
	Signif.	p=.061	p=.045	p=.128	p=.005	p=.003	p=.003	p=.000	p=.391	p=.001	p=.136	p=.032
NSP-25 m ²	Kor. koef.	-.3906	-.5017	.4780	-.5018	-.6279	-.5043	-.6262	.1637	.5747	-.2547	.4920
	Signif.	p=.033	p=.005	p=.008	p=.005	p=.000	p=.004	p=.000	p=.387	p=.001	p=.174	p=.006
Koeficient z	Kor. koef.	-.2388	-.4483	.5389	-.2842	-.5256	-.0806	-.2149	-.0119	.1616	-.1628	.3067
	Signif.	p=.204	p=.013	p=.002	p=.128	p=.003	p=.672	p=.254	p=.950	p=.394	p=.390	p=.099
Nadzemní biomasa	Kor. koef.	.1922	.2271	-.2102	.3534	.2376	.4264	1.0000	-.1419	-.8551	.5288	-.7847
	Signif.	p=.309	p=.228	p=.265	p=.055	p=.206	p=.019	p=---	p=.455	p=.000	p=.003	p=.000
Kořeny	Kor. koef.	.0291	-.0750	.1696	-.0957	-.1732	-.4316	-.1419	1.0000	.6345	.7456	.0999
	Signif.	p=.879	p=.694	p=.370	p=.615	p=.360	p=.017	p=.455	p=---	p=.000	p=.000	p=.599
RS poměr	Kor. koef.	-.1349	-.2166	.2529	-.3260	-.2763	-.5590	-.8551	.6345	1.0000	-.0224	.6650
	Signif.	p=.477	p=.250	p=.177	p=.079	p=.139	p=.001	p=.000	p=.000	p=---	p=.907	p=.000
Celková biomasa	Kor. koef.	.1170	.0846	-.0280	.1329	-.0216	-.1361	.5288	.7456	-.0224	1.0000	-.4654
	Signif.	p=.538	p=.657	p=.883	p=.484	p=.910	p=.473	p=.003	p=.000	p=.907	p=---	p=.010
Světlo	Kor. koef.	-.2979	-.4295	.4543	-.3760	-.3016	-.3150	-.7847	.0999	.6650	-.4654	1.0000
	Signif.	p=.110	p=.018	p=.012	p=.041	p=.105	p=.090	p=.000	p=.599	p=.000	p=.010	p=---

¹ Korelační matice (Tab. 2) je zde uvedena ve formátu neodpovídajícím všem vzájemným kombinacím proměnných z několika důvodů. Prvním z nich je rozsáhlost neredukované tabulky, kterou by, při zachování rozumné čitelnosti, nebylo možné prezentovat. Druhým je pak nelogičnost některých korelací. Proto jsou v řádce uvedeny proměnné, které mohou být potenciálně považované za vysvětlující a ve sloupci proměnné vysvětlované. Nadzemní biomasa, kořeny, RS poměr, celková biomasa a světlo jsou přítomny v řádce i ve sloupci kvůli jejich duálnímu charakteru. Tedy slouží jako vysvětlující proměnné, ale zároveň nás zajímá, jak jsou ovlivněny koncentracemi živin v půdě. Dosažená hladina významnosti (p) je shodná pro korelační koeficient a jednoduchou regresi, množství vysvětlené variability v regresi je druhou mocninou korelačního koeficientu.

Tab. 3: Porovnání důležitosti prediktorů druhové bohatosti na různých prostorových škálách odhadnutých pomocí postupného výběru metodou AIC a proměnných, které nejlépe korelují s druhovými bohatostmi a koeficientem z. Hodnoty všech užitých proměnných jsou logaritmičky transformovány.

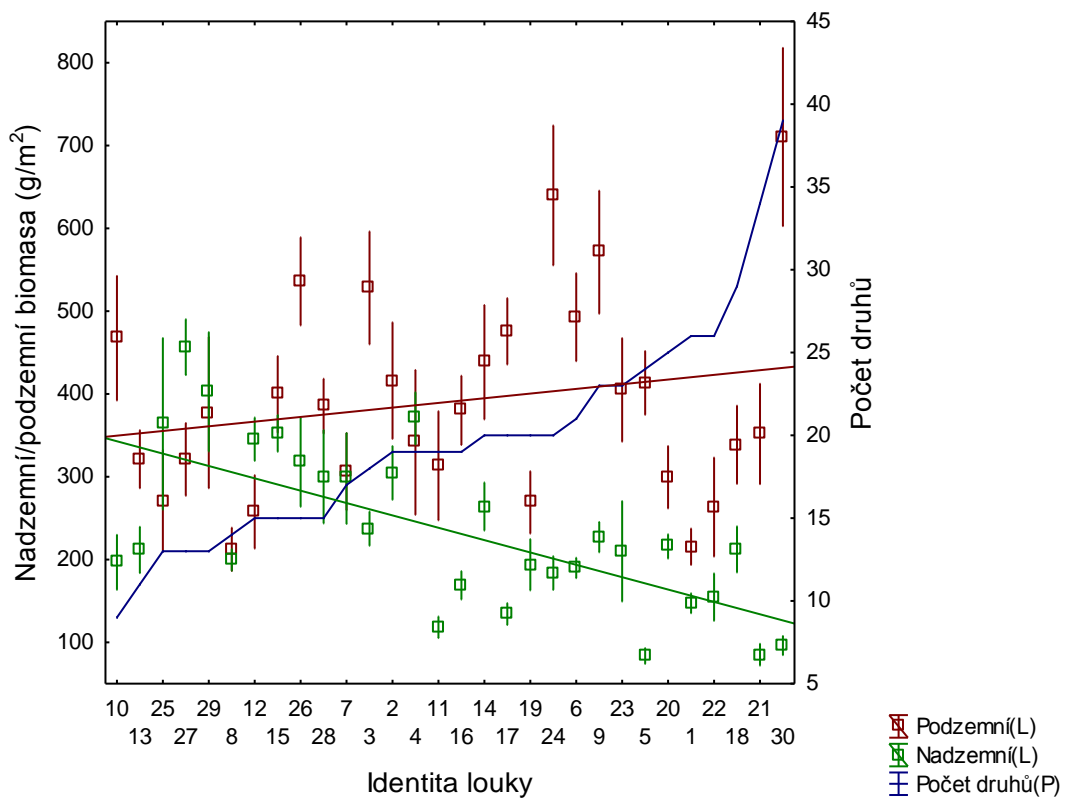
Vysvětlovaná proměnná	AIC		Marginální efekty		
	Vysvětlující proměnná	Hodnota AIC	Vysvětlující proměnná	r	p
NSP-0.04 m2	PO₄³⁻	- 150.64	PO ₄ ³⁻	-.6516	p=.000
	Nadzemní biomasa	- 158.49	Nadzemní biomasa	-.6409	p=.000
	Světlo	- 160.71	RS poměr	.6323	p=.001
NSP-1 m2	Nadzemní biomasa	- 135.23	Nadzemní biomasa	-.6417	p=.000
	NO ₃ ⁻	- 141.47	RS poměr	.5862	p=.001
	Světlo	- 144.24	PO ₄ ³⁻	-.5263	p=.003
NSP-25 m2	NO₃⁻	- 129.44	NO ₃ ⁻	-.6279	p=.000
	Nadzemní biomasa	- 142.67	Nadzemní biomasa	-.6262	p=.000
	---	---	RS poměr	.5747	p=.001
Koeficient Z	CN poměr	- 202.69	CN poměr	.5389	p=.002

Vzájemné vztahy těchto vysvětlujících (a vysvětlovaných) proměnných jsou, pro lepší přehlednost, zobrazeny pomocí analýzy hlavních komponent (Obr. 5). Vidíme zde dva hlavní shluky. První shluk velice úzce souvisejících charakteristik je složen ze světla a druhové bohatosti na všech třech prostorových škálách, a do určité míry s nimi koreluje i podzemní biomasa (krátká šipka pro podzemní biomasu naznačuje, že korelace s ostatními proměnnými je velmi slabá, jak to vyplývá i z korelační matice). Druhý shluk obsahuje všechny charakteristiky popisující množství živin v půdě a pH, které spíše vypovídají o jejich dostupnosti. To znamená, že druhová bohatost je pozitivně ovlivněna prosvětleností porostu a v druhově bohatých loukách také mírně roste množství podzemní biomasy. Naopak druhová bohatost je negativně ovlivněna množstvím živin v půdě. Jak již bylo zmíněno, nadzemní biomasa má na druhovou bohatost také negativní vliv, stejně jako živiny, ale netvoří s nimi ucelenou skupinu.



Obr. 5: Analýza hlavních komponent (PCA) pro základní charakteristiky zkoumaných luk. První ordinační osa vysvětluje 49.6 %, a druhá osa 15 % z celkové variability dat.

Následující obrázek (Obr. 6) demonstruje přesnost odhadu produktivity prostředí pomocí nadzemní a podzemní biomasy (ostatní charakteristiky nelze takto zpracovat, protože pro každou lokalitu je k dispozici pouze jedna průměrná hodnota) a jejich vztah k celkové druhové bohatosti. Průměrné hodnoty jak nadzemní ($F_{29,120}=6.9765$; $p<0.001$) a podzemní biomasy ($F_{29,120}=4.154$; $p<0.001$) se mezi lokalitami průkazně liší. Je vidět, že rozdíly podzemní biomasy mezi jednotlivými lokalitami jsou výrazně větší než pro biomasu nadzemní. Totéž platí pro přesnosti odhadu v rámci jedné lokality, kde se navíc u nadzemní biomasy přesnost odhadu zvyšuje s rostoucí druhovou bohatostí. Statistické testy závislosti druhové bohatosti na těchto dvou charakteristikách produktivity jsou uvedeny v tabulce (Tab. 2).



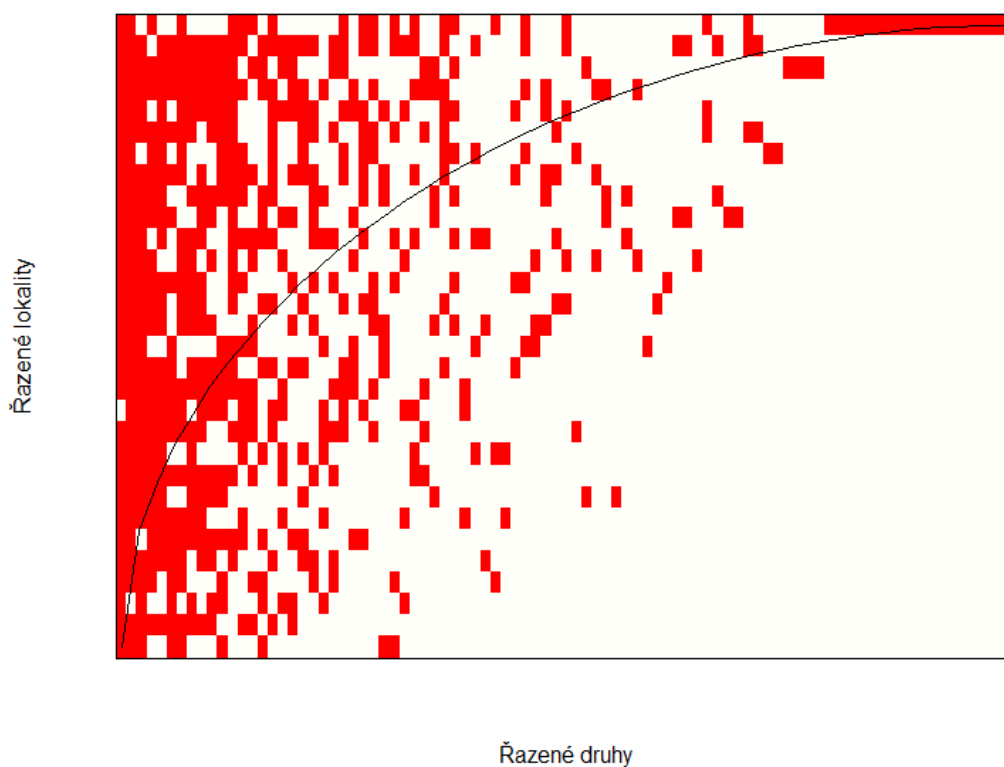
Obr. 6: Variabilita a přesnosti odhadu nadzemní a podzemní biomasy a jejich vztah k druhové bohatosti studovaných lokalit. Hodnoty na ose x jsou vzestupně seřazená identifikační čísla luk podle druhové bohatosti, regrese je tedy založena na pořadí luk a má pouze ilustrační charakter. Hodnoty na osách y jsou nelogaritmovány pro lepší názornost grafu. Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.

5.1.2 Nestedness

Statistické charakteristiky odhadu nestedness (přeložitelné zhruba jako vnořenosti) množin druhů rostlin na studovaných lokalitách jsou uvedeny v tabulce (Tab. 4). Tyto koeficienty mohou nabývat hodnot od 0 do 100, kde hodnota 0 odpovídá úplné vnořenosti (na každé další louce se vyskytuje podmnožina druhů té předchozí – tedy pouze pokud jsou louky seřazeny sestupně na základě druhové bohatosti), zatímco hodnota 100 odpovídá zcela náhodným druhovým složením pro každou studovanou louku. V našem případě koeficienty značí, že uspořádání vykazuje vysokou míru nestedness a druhově chudé louky obsahují podmnožinu druhů luk bohatých. Funkce “oecosimu“ také umožňuje tento fenomén testovat proti náhodným nulovým modelům a pro všechny tři roky jsou pozorovaná data průkazně nenáhodná, v našem případě do sebe vnořená (2013 – $p=0.009$; 2014 – $p=0.001$; 2015 – $p=0.013$). Je zde také přiložen obrázek (Obr. 7), který tento vztah více přibližuje. Na ose x jsou znázorněny jednotlivé druhy rostlin a na ose y jednotlivé lokality tak, aby jejich maximální hodnoty byly situovány do levého horního rohu. Jinými slovy druhy přítomné téměř na všech lokalitách jsou vlevo a lokality s nejvíce druhy jsou nahoře. U metody “nestedtemp“ je uvedena hodnota vyjadřující procentuální zaplnění matice (Obr. 7). Její hodnota musí být totožná pro jakoukoli použitou metodu.

Tab. 4: Statistické charakteristiky míry vnořenosti jednotlivých studovaných lokalit pro všechny tři sledované roky, porovnání tří různých metod výpočtu. Signifikance je dosažená hladina významnosti při porovnání s nulovým modelem.

	nestedtemp		oecosimu	
	Hodnota	Výplň matice	Hodnota	p
2013	27.91186	0.321312	27.908	0.009
2014	20.4877	0.217647	20.487	0.001
2015	23.32875	0.22397	23.334	0.013



Obr. 7: Vizualizace matice zobrazující míru vnořnosti druhového složení studovaných lokalit pro rok 2015. Lokality jsou řazeny od druhově nejchudších (dole), k druhově nejbohatším, druhy od nejvíce frekventovaného, k nejméně frekventovanému. Červené a bílé plošky odpovídají prezenci/absenci druhů na lokalitě v reálné matici. Izoklina odděluje plochy obsazené a prázdné v případě maximálně vnořené matice. Podle “temperature“ konceptu jsou prezence a absence nejvíce vzdálené izoklině nejméně pravděpodobné a mají tedy nejvíce informativní charakter (Ulrich et al. 2009).

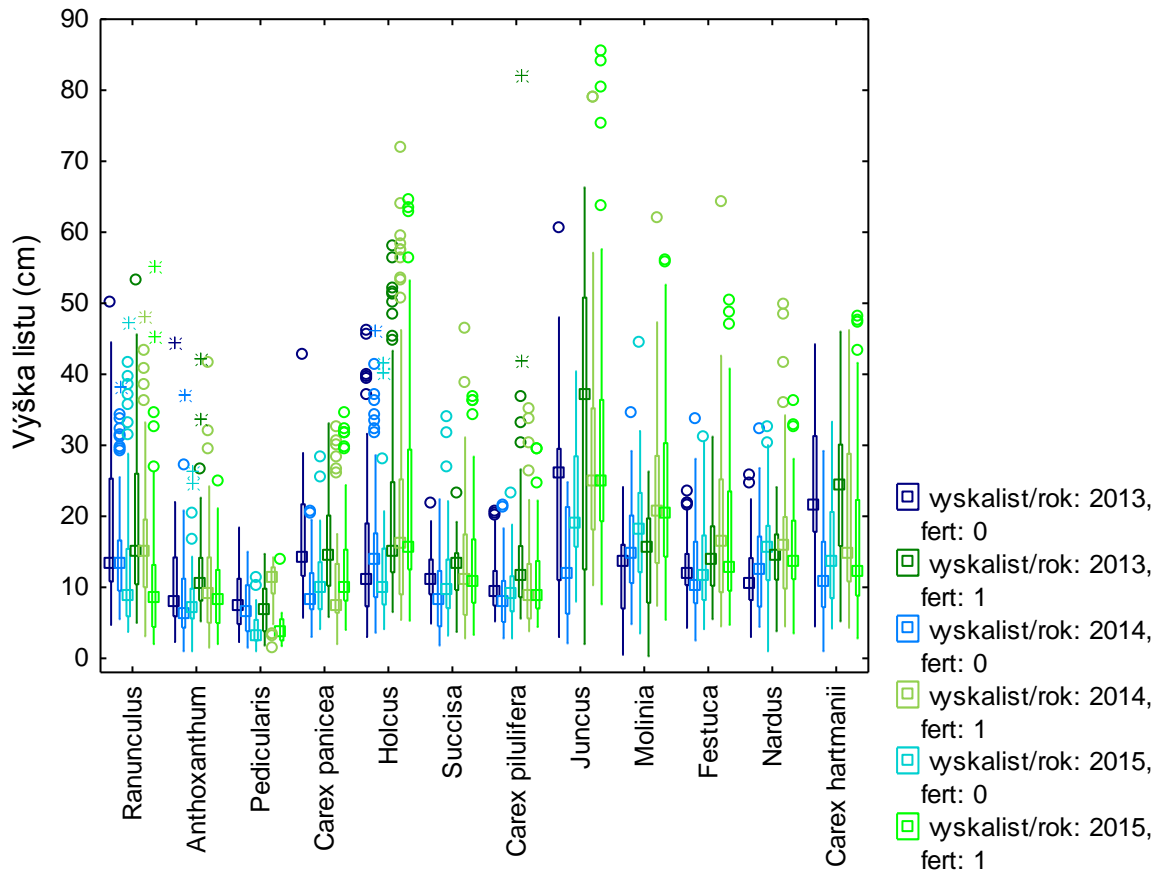
5.2 Manipulativní experiment

5.2.1 Variabilita a růstová dynamika 12 druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí

5.2.1.1 Variabilita

Průměrné výšky všech 12 studovaných druhů rostlin jsou variabilní a liší se v rámci druhu, plochy, ale i v rámci roku. Nekonzistentní je i rozdíl mezi hnojenými a nehnojenými plochami v roce 2013, kde některé druhy reagují na hnojení pozitivně, zatímco některé negativně. Nicméně pro roky následující je reakce téměř výhradně pozitivní. Celková průměrná výška všech druhů (průměr přes všechna měření) v hnojených plochách byla 16.2 cm, a 12.6 cm v plochách nehnojených. Hnojení má tedy na velikost rostlin pozitivní vliv, zvyšující jejich výšku zhruba o 22 %. V tabulce (Příloha 4) v přílohách je uveden detailní popis těchto průměrných výšek všech 12 sledovaných druhů pro hnojené a nehnojené plochy ve třech sledovaných letech.

V následujícím obrázku (Obr. 8) jsou tyto výšky a jejich variabilita převedeny do grafické podoby. Můžeme vidět, že obecně je variabilita vyšší v plochách hnojených, než v plochách nehnojených a to i po logaritmické transformaci výšek ($F_{\text{num df } 2196, \text{denom df } 2240} = 1.189; p < 0.001$), která eliminuje obecný fenomén růstu variability s průměrem. Velká část variability dat je také obsažena v rozdílech mezi jednotlivými roky, kdy vždy v rámci jedné skupiny (hnojeno/nehnojeno), jsou rozdíly mezi druhy nekonzistentní, ale naopak mezi skupinami konzistentní jsou. Jinými slovy, i přes velkou variabilitu v rámci jednotlivých let je, jak v hnojených, tak nehnojených plochách, posun průměru výšky konkrétního druhu porovnáním právě hnojených a nehnojených ploch konzistentní.



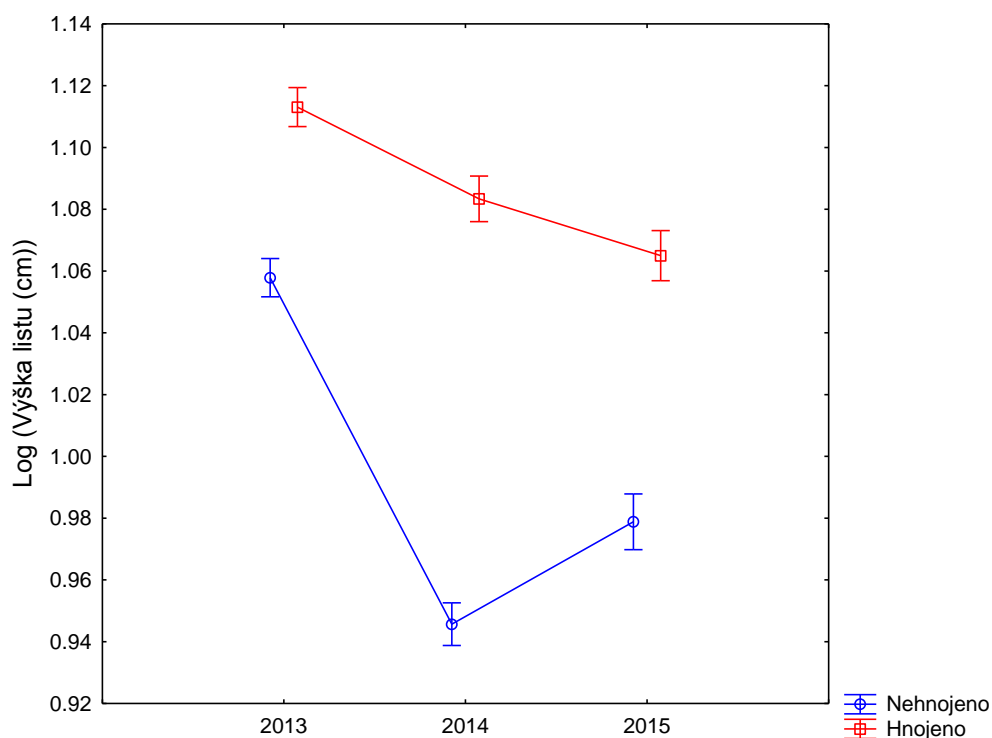
Obr. 8: Variabilita výšky listu 12 studovaných druhů rostlin v hnojených a nehnojených plochách pro 3 roky sledování. Chybové úsečky značí $\pm 1SD$. Extrémní hodnoty jsou značeny hvězdičkou, kroužky značí hodnoty odlehlé (Odlehlé a extrémní hodnoty leží mimo oblast definovanou jako $\pm 1.5 * \text{mezikvartilový rozsah}$).

5.2.1.2 Vývoj výšky listů jednotlivých druhů studovaných rostlin

Výsledky celkového statistického modelu zhodnocujícího efekt hnojení na výšku listu studovaných druhů rostlin pro všechny sledované roky (Tab. 5) ukazují některé zajímavé závislosti (byť mnohé z nich jsou očekávané a triviální). Všechny hlavní efekty jsou průkazné, nejvíce variability (největší SS, ale také největší F) vysvětlí datum, tedy sezonní dynamika. Rozdíly mezi druhy jsou také očekávané. Zajímavé je, že hnojení má srovnatelně velký efekt s rokem, a tyto efekty nejsou aditivní, tj. velikost efektu hnojení se liší v jednotlivých letech. Na Obr. 9 je dobře vidět celkový pozitivní efekt hnojení, jehož velikost je průkazně ovlivněna také konkrétním rokem. Naproti tomu interakce prvního řádu mezi druhem rostliny a hnojením, která nás zajímá asi nejvíce, je neprůkazná. Tedy efekt hnojení na výšku se mezi jednotlivými druhy neliší. Tomu odpovídá i neprůkazná interakce druhého řádu mezi druhem a hnojením v jednotlivých sledovaných letech. I přes neprůkaznost je graf této interakce zobrazen v přílohách (Příloha. 5), protože dobře demonstrovuje fakt, že hnojení má alespoň na některé druhy různý efekt. Například *Juncus effusus* a *Holcus lanatus* jsou přidáním živin ovlivněny velice pozitivně, zatímco ostatní druhy buď nereagují vůbec, nebo jen slabě negativně (*Ranunculus acris*). Velmi zajímavá je velká vysvětlující síla interakce Druh*Rok, která ukazuje, že poměry výšek druhů rostlin nejsou stále mezi jednotlivými roky.

Tab. 5: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi logaritmem výšky druhu, typem hnojení, plochou, datem a jejich vzájemnými interakcemi pro celé období sledování pokusu (2013-2015). Závorka značí hierarchické uspořádání.

	Effect	SS	DF	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Druh	Fixed	39.261	11	3.569	88.184	0.201917	17.676	0
Rok	Fixed	5.042	2	2.521	17.347	0.086289	29.213	0.000003
Druh*Rok	Fixed	19.483	22	0.886	170.198	0.092849	9.538	0
Hnoj.	Fixed	5.383	1	5.383	8.095	0.412593	13.047	0.006726
Hnoj.*Rok	Fixed	0.864	2	0.432	16.833	0.087811	4.921	0.020758
Druh*Hnoj.	Fixed	2.126	11	0.193	88.044	0.202568	0.954	0.493668
Druh*Hnoj.*Rok	Fixed	1.989	22	0.09	169.936	0.093027	0.972	0.502113
Plocha(Hnoj.)	Random	3.521	8	0.44	40.679	0.187539	2.347	0.035537
Druh*Plocha(Hnoj)*Rok	Random	15.908	166	0.096	4049	0.026711	3.588	0
Plocha(Hnoj.)*Rok	Random	1.462	16	0.091	171.934	0.0917	0.996	0.462884
Druh*Plocha(Hnoj.)	Random	18.205	87	0.209	169.858	0.09308	2.248	0.000004
Datum(Rok)	Fixed	128.64	40	3.216	4049	0.026711	120.40	0
Error		108.15	4049	0.027				



Obr. 9: Průměrná výška listu pro všechny sledované roky v závislosti na typu hnojení ($F_{2,4049}=4.921$; $p=0.007$). Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.

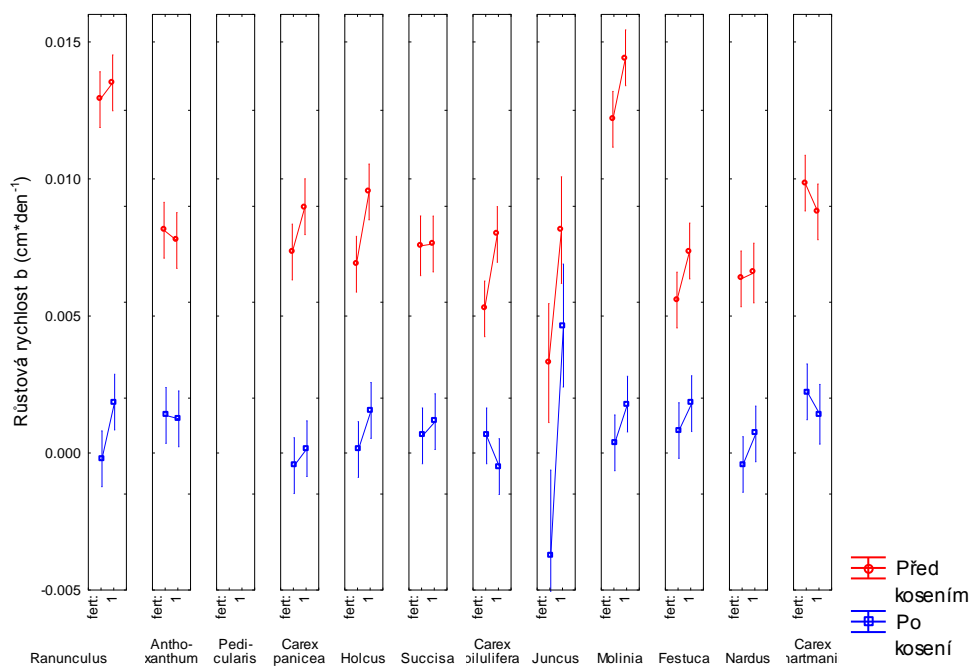
5.2.1.3 Růstové rychlosti jednotlivých druhů studovaných rostlin

V této části je prezentován podobný typ výsledků jako v předcházející kapitole (4.2.1.2), ale místo výšky listu je zde jako vysvětlovaná proměnná použita růstová rychlost rostlin, která je odhadnuta pomocí lineární regrese zvlášť pro období před kosením a zvlášť pro období po kosení (proto mezi vysvětlujícími faktory přibývá období). Výsledky celkového statistického modelu jsou uvedeny v tabulce (Tab. 6). Hlavní efekty jsou opět průkazné, ale interakce mezi hnojením a identitou druhu průkazná opět není. Vysoce průkazná interakce mezi rokem a druhem opět naznačuje, že meziroční variabilita je druhově velmi specifická. Interakce druhého řádu mezi druhovou identitou, hnojením a sledovaným rokem není, jako v případě výšek rostlin, také průkazná. Naproti tomu interakce mezi druhem, hnojením a obdobím průkazná je (Obr. 10). V tabulce je zajímavá největší vysvětlující síla období - na grafu je vidět značný rozdíl v růstu rostlin v období před kosením a po kosení, kde je v některých případech pouze třetinový, nebo dosahuje i záporných hodnot. Většina druhů reaguje na hnojení pozitivně a tato reakce je konzistentní mezi oběma obdobími. Nicméně například *Succisa pratensis* nebo *Carex pilulifera* reagují

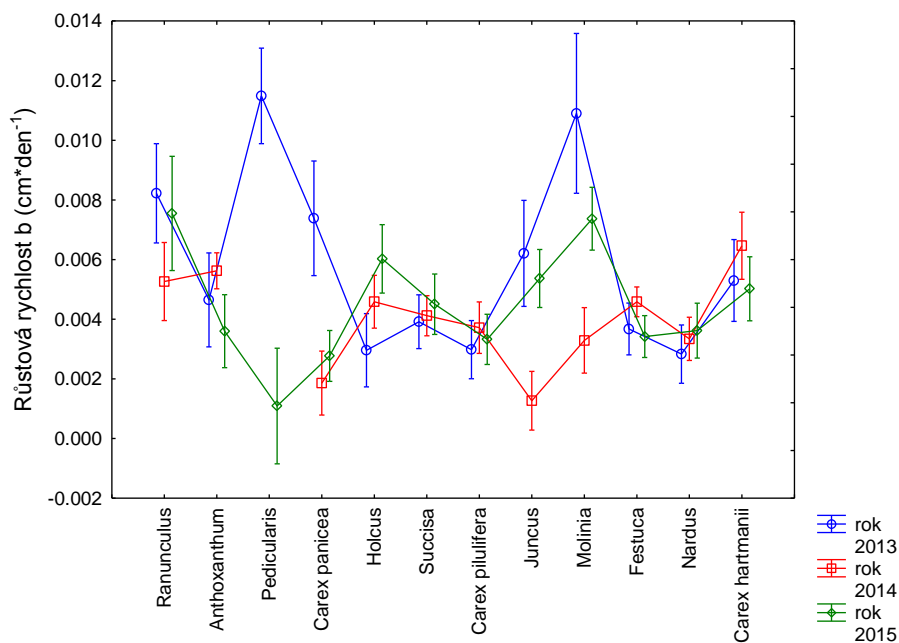
v jednom období pozitivně a v druhém naopak. Tyto dva druhy mají také, co do variability průměrné rychlosti růstu v rámci sledovaných let, velmi konzervativní odpověď (Obr. 11). Naopak *Carex panicea* v průběhu času snižuje a *Holcus lanatus* zvyšuje svoji růstovou rychlost, to může mít i konsekvence na jejich celkové abundance (popsáno v následující kapitole).

Tab. 6: Statistické výsledky obecných lineárních modelů pro vztah mezi růstovou rychlostí druhu, typem hnojení, plochou, obdobími a jejich vzájemnými interakcemi pro celý rozsah sledování pokusu (2013-2015). Závorka značí hierarchické uspořádání.

	Effect	SS	DF	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Rok	Fixed	0.000443	2	0.000222	20.0578	0.000008	27.125	0.000002
Druh	Fixed	0.001105	11	0.000100	93.5402	0.000013	7.516	0.000000
Hnoj.	Fixed	0.000264	1	0.000264	9.6731	0.000018	14.659	0.003534
Obdobi	Fixed	0.008276	1	0.008276	16.2000	0.000007	1193.205	0.000000
Rok*Druh	Fixed	0.001876	21	0.000089	169.3026	0.000010	9.149	0.000000
Rok*Hnoj.	Fixed	0.000040	2	0.000020	19.3521	0.000008	2.462	0.111538
Druh*Hnoj.	Fixed	0.000262	11	0.000024	93.5211	0.000013	1.784	0.067620
Hnoj.*Obdobi	Fixed	0.000000	1	0.000000	16.2000	0.000007	0.026	0.873189
Plocha(Hnoj.)	Random	0.000147	8	0.000018	0.4158	0.000002	9.012	0.486189
Rok*Druh*Hnoj.	Fixed	0.000245	21	0.000012	169.6374	0.000010	1.193	0.262819
Druh*Hnoj.*Obdobi	Fixed	0.000961	22	0.000044	288.0000	0.000016	2.814	0.000044
Plocha*Obdobi(Hnoj.)	Random	0.000045	8	0.000006	288.0000	0.000016	0.361	0.940054
Rok*Plocha(Hnoj.)	Random	0.000125	16	0.000008	162.1880	0.000010	0.804	0.679442
Druh*Plocha(Hnoj.)	Random	0.001141	86	0.000013	171.7850	0.000010	1.356	0.047381
Rok*Druh*Plocha(Hnoj.)	Random	0.001511	157	0.000010	288.0000	0.000016	0.620	0.999516
Error		0.004471	288	0.000016				



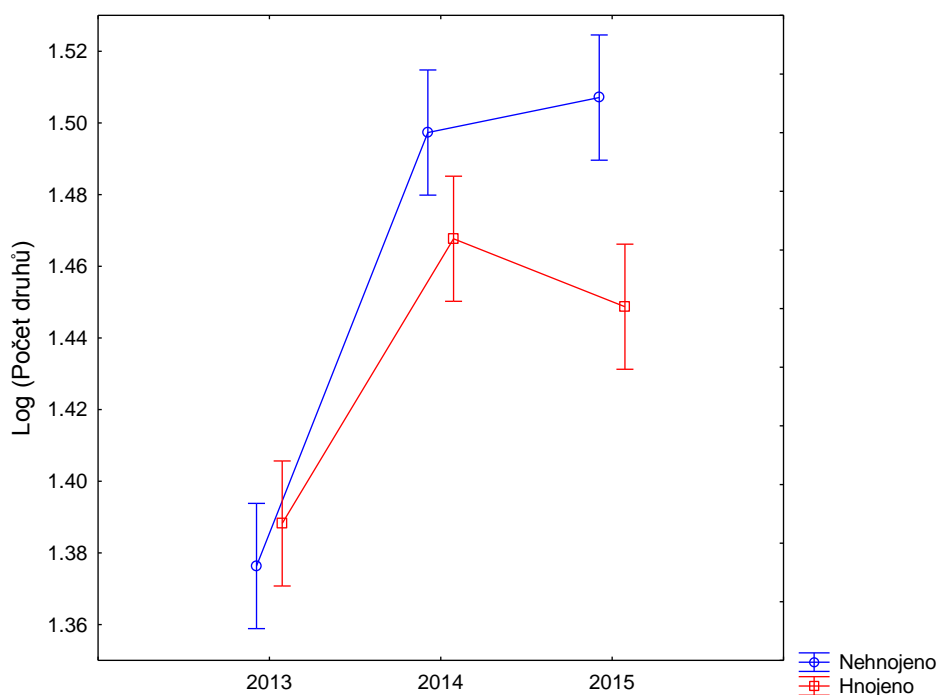
Obr. 10: Průměrné růstové rychlosti 11 sledovaných druhů rostlin v hnojených a nehnojených plochách pro období před kosením a po kosení ($F_{22,288}=2.814$; $p<0.001$). Chybové úsečky značí $\pm 1SE$. Z důvodu nedostatečného počtu jedinců nebyl *Pedicularis sylvatica* statisticky vyhodnocen.



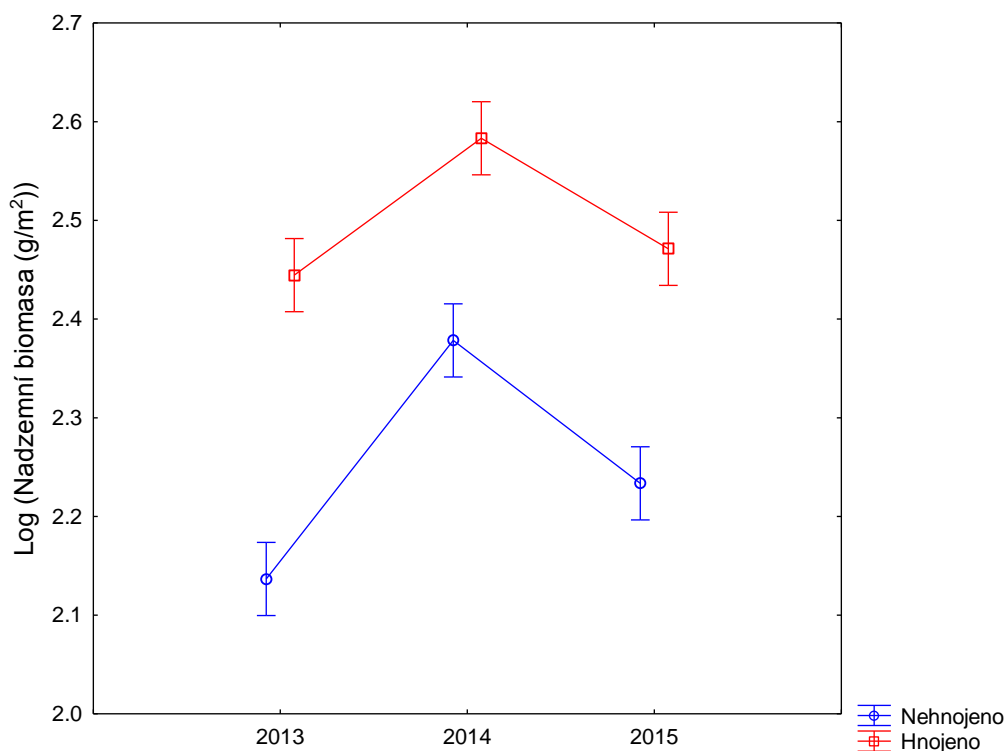
Obr. 11: Průměrné růstové rychlosti 12 sledovaných druhů rostlin v hnojených a nehnojených plochách pro všechny sledované roky ($F_{21,288}=9.149$; $p<0.001$). Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.

5.2.2 Vztah druhové bohatosti a produktivity v hnojených a nehnojených plochách

Na Obr. 12 je vidět závislost druhové bohatosti na hnojení opět v rámci tří let sledování. I přes neprůkaznost interakce ($F_{2,16}=2.042$; $p=0.162$) je zde vidět počáteční nárůst počtu druhů následovaný vzájemným rozrůžňováním hnojených a nehnojených ploch. V hnojených plochách druhy mizí, zatímco v nehnojených velmi mírně přibývají. Obr. 13 znázorňuje neprůkaznou interakci mezi typem hnojení a sledovaným rokem ($F_{2,16}=1.009$; $p=0.387$) pro nadzemní biomasu. Neprůkazná interakce nám říká, že i když se v produktivitě celkově liší hnojené plochy od nehnojených a zároveň míra produktivity je variabilní v rámci jednotlivých let, poměr mezi hnojenými a nehnojenými plochami je konstantní. Nicméně rozdíly v produktivitě mezi hnojenými a nehnojenými plochami jsou statisticky průkazné ($F_{2,16}=126.63$, $p<0.001$).



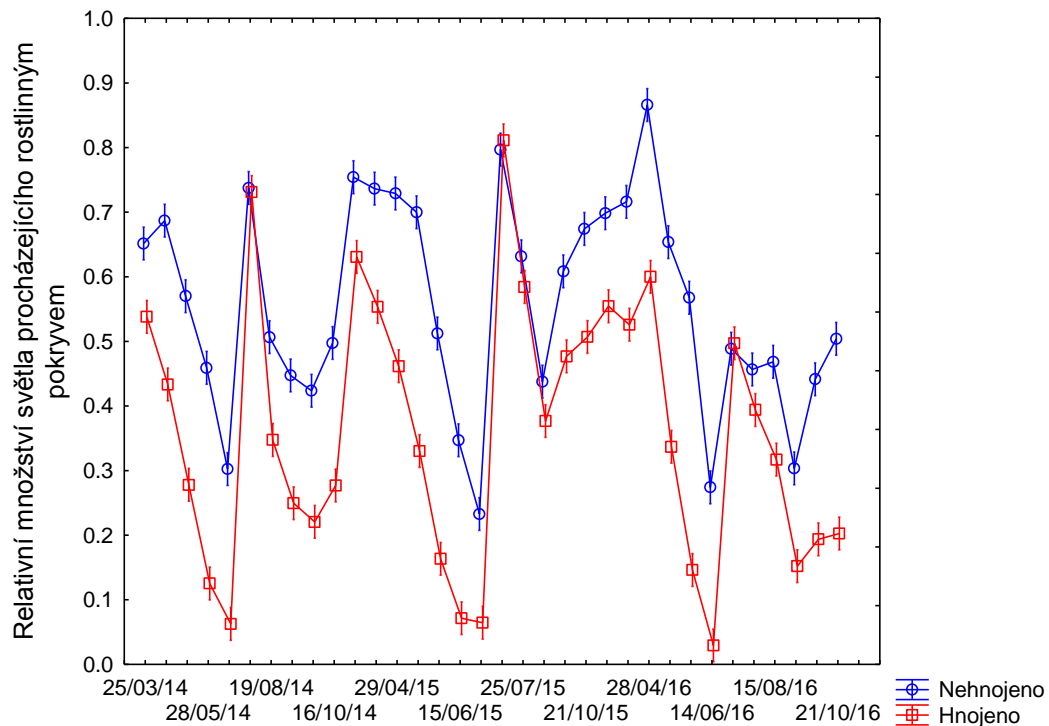
Obr. 12: Vztah mezi počtem druhů v hnojených a nehnojených plochách pro tři sledované roky ($F_{2,16}=2.042$; $p=0.162$). Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.



Obr. 13: Vztah mezi množstvím nadzemní biomasy v hnojených a nehnojených plochách pro tři sledované roky ($F_{2,16}=1.009$; $p=0.387$). Chybové úsečky značí $+1SE$.

5.2.3 Dynamika množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu 3 sledovaných let

Obr. 14 znázorňuje dynamiku relativního množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v hnojených a nehnojených plochách v závislosti na čase. Je vidět, že průkazný rozdíl ($F_{1,264}=38.3239$; $p<0.001$) mezi hnojenými a nehnojenými plochami se pohybuje zhruba mezi 20 – 30 %. Na vrcholu vegetační sezóny (před kosením) jsou tyto rozdíly největší a prostupnost světla v hnojených plochách je téměř nulová. Naopak po pokosení dopadá na povrch půdy téměř 80% světla v obou typech ploch.



Obr. 14: Relativního množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v hnojených a nehnojených plochách v závislosti na čase ($F_{1,264}=38.3239$; $p<0.001$). Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.

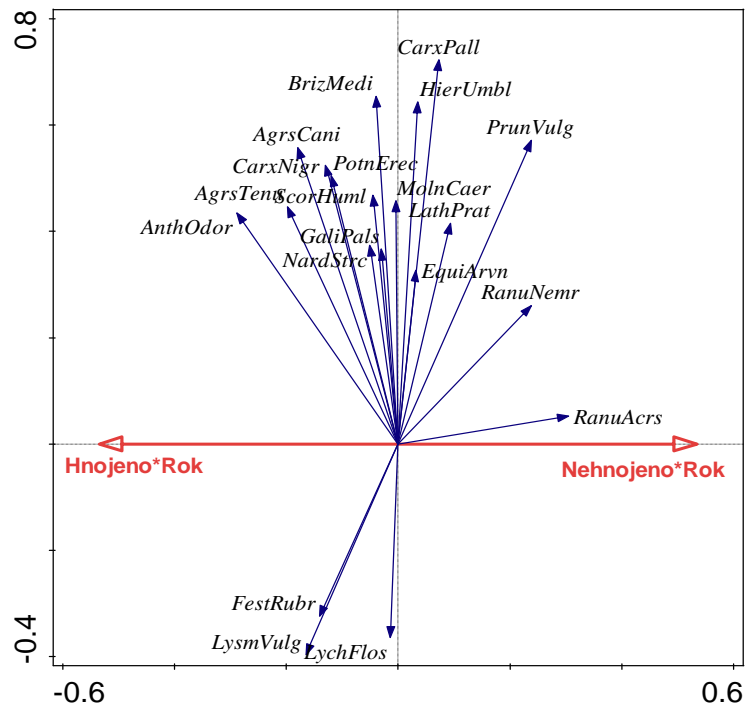
5.2.4 Změny druhového složení a abundance v hnojených a nehnojených plochách

Vliv hnojení na složení společenstva v průběhu 3 sledovaných let je statisticky neprůkazný (Obr. 15; interakce hnojení*čas: $F=1.3$; $p=0.208$). Obr. 16 zobrazuje redundanční analýzu pro poslední rok snímkování, kde jako vysvětlující faktor je zvolen typ experimentálního zásahu, nadzemní biomasa a množství světla procházejícího rostlinným pokryvem jsou použity jako pasivně promítnuté suplementární proměnné. V tomto případě má hnojení také neprůkazný vliv ($F=1.5$; $p=0.112$). Naopak pokud světlo použijeme jako vysvětlující proměnnou (Obr. 17), pak je model průkazný ($F=2.0$; $p=0.038$) – nicméně zde musíme brát průkaznost opatrně, protože jako vysvětlující proměnnou používáme proměnnou, která je ovlivněna vegetací. Obr. 17 ukazuje průkazné rozdíly v druhovém složení respektujícím duální rozložení podél hlavní ordinační osy, kde část druhů (především trávy) preferuje plochy hnojené s velkou nadzemní produktivitou biomasy, zatímco druhá část druhů (především dvouděložné rostliny) preferuje plochy nehnojené s velkou mírou prosvětlenosti porostu. Detailní informace o změnách abundancí vybraných druhů jsou uvedeny v tabulce v přílohách (Příloha 6), kde jsou vidět jejich abundance v průběhu let jak

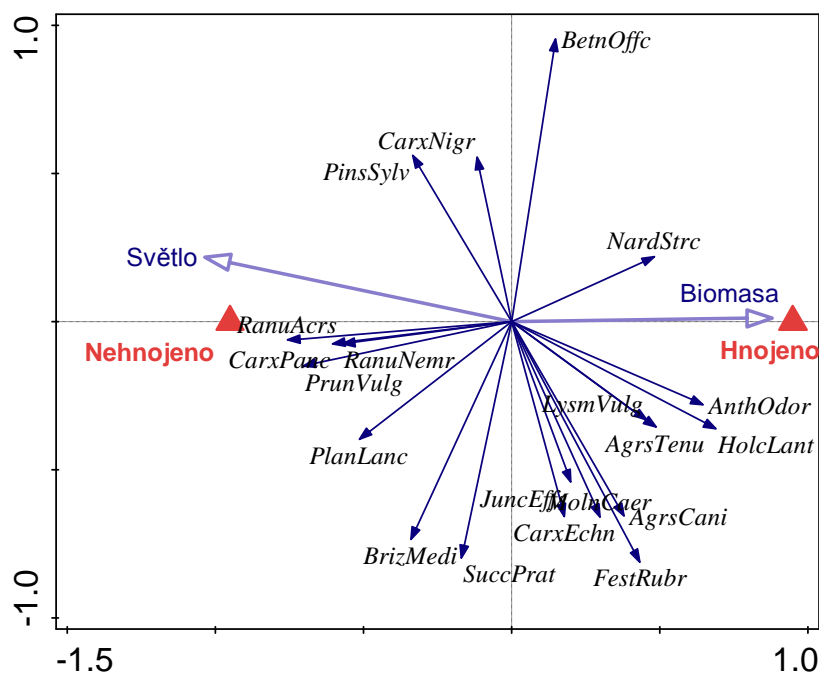
v hnojených, tak v nehnojených plochách. Různé druhy na experimentální zásah reagují v průběhu času různě. Například *Juncus effusus* z obou typů ploch mizí, i když je tu vidět slabá preference pro hnojené plochy.

Mnohem zajímavější je porovnání změn abundancí s rychlostí růstu i maximální výškou listu (viz kapitola 5.2.1.3). Například *Carex panicea* zjevně preferuje hnojené plochy, kde i její růstové rychlosti jsou větší, ale v průběhu let její růstová rychlost klesá a postupně mizí z obou typů ploch. Dále *Holcus lanatus* také preferuje plochy hnojené, kde má jak větší celkové abundance, tak i jeho maximální výška je větší, ale to nemá vliv na jeho šíření/ústup v hnojených/nehnojených plochách. Naopak *Succisa pratensis* je ve všech zkoumaných parametrech (abundance, rychlost růstu i výška listu) poměrně konstantní, a to jak v rámci typu experimentálního zásahu, tak i v průběhu času. Relativní změna abundancí druhů během tří let sledování zprůměrovaná pro oba typy experimentálních ploch je pak uvedena na Obr. 18. Celková abundance vzrostla pouze u druhu *Molinia caerulea*, abundance ostatních druhů buď zůstala velmi podobná té původní, nebo se zmenšila. Rozdíly mezi druhy jsou statisticky průkazné ($F_{10,22}=27,701$; $p<0.001$), naopak rozdíly v průměrné změně abundance mezi hnojenými a nehnojenými plochami průkazné nejsou ($F_{1,20}=0.0198$; $p=0.8895$). Všimněte si, že nulové změně abundance zde (Obr. 18) odpovídá hodnota 1, hodnoty větší udávají kladnou relativní změnu, hodnoty menší udávají zápornou relativní změnu.

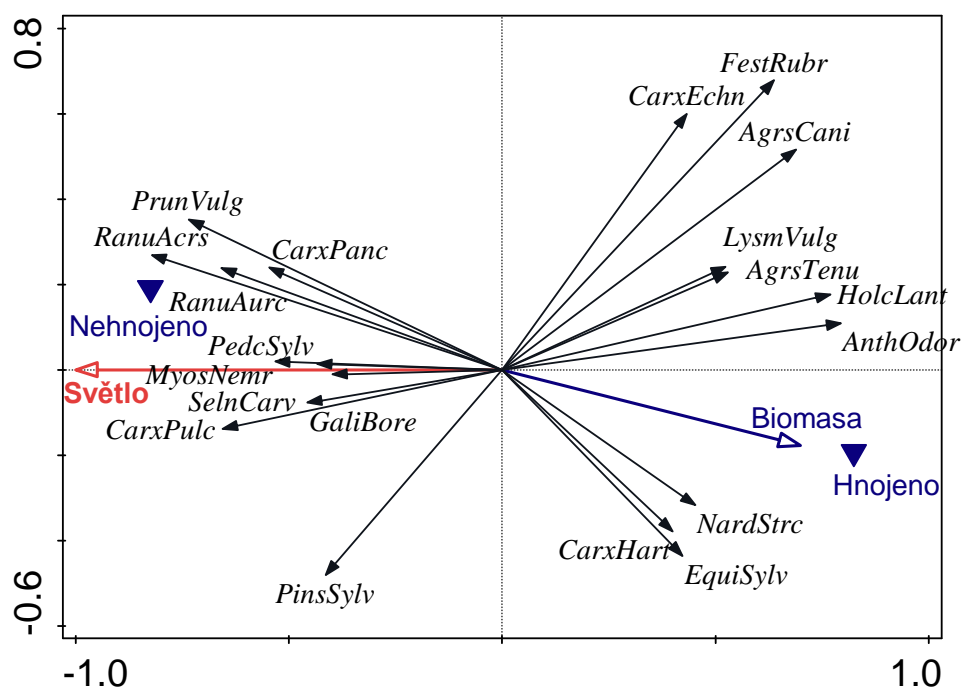
Procesy, které mohou právě změny abundancí druhů ovlivňovat, mohou být v naší studii asi nejlépe popsány vztahem mezi výškou a změnou abundance druhů (bohužel jen pro jejich podmnožinu zahrnující námi měřené druhy) v hnojených a nehnojených plochách. Velikost relativní změny abundance v hnojených plochách roste spolu s průměrnou výškou rostlin ($F_{1,9}=4.7838$; $p=0.02873$). Při každém zdvojnásobení průměrné výšky rostlinného druhu se zvýší její relativní změna abundance 3.95 krát. Jinými slovy, vysokým rostlinám se v hnojených plochách daří lépe, než rostlinám nízkým. V našem případě se jedná spíše o pomalejší mizení druhů, než o zvýšení reálné abundance (Obr. 18). Překvapivě stejný vztah platí jak pro plochy nehnojené ($F_{1,9}=4.1889$; $p=0.04069$), tak pro průměry obou proměnných přes všechny experimentální plochy ($F_{1,9}=5.699$; $p=0.01697$).



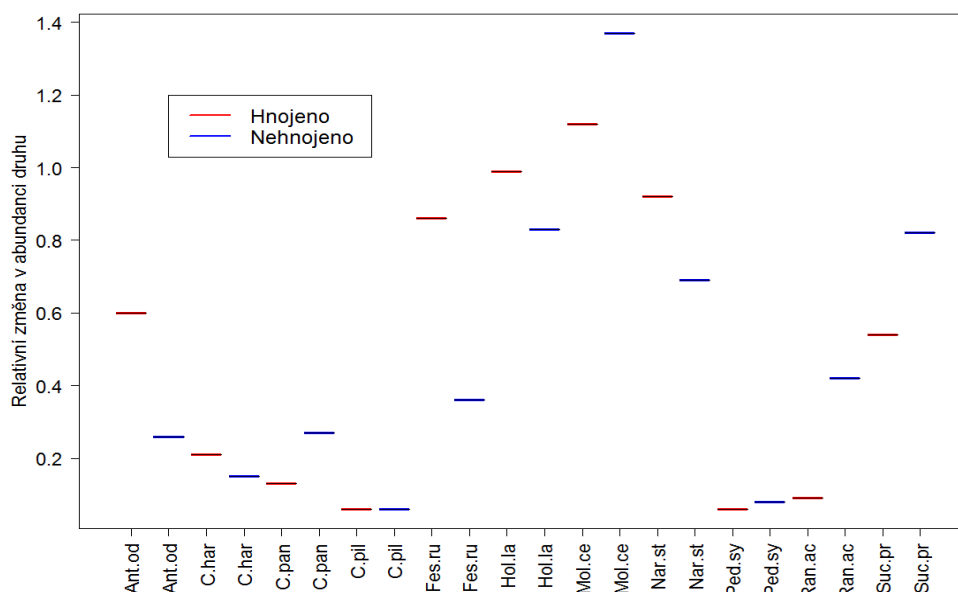
Obr. 15: Parciální redundanční analýza (RDA) pro 20 nejlépe fitujících druhů na experimentální zásah v průběhu 3 let sledování (interakce hnojení*čas: $F=1.3$; $p=0.208$).



Obr. 16: Redundanční analýza (RDA) pro 20 nejlépe fitujících druhů na experimentální zásah. Jako suplementární proměnná je použita nadzemní biomasa a množství světla procházejícího rostlinným pokryvem ($F=1.5$; $p=0.112$).



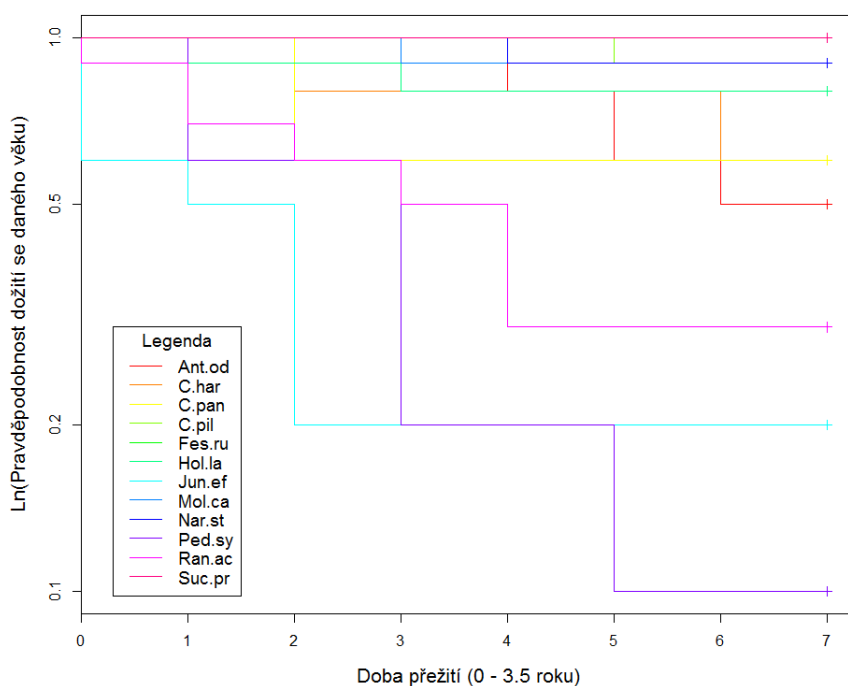
Obr. 17: Redundanční analýza (RDA) pro 20 nejlépe fitujících druhů na množství světla prostupujícího rostlinným pokryvem. Jako suplementární proměnné jsou použity typ experimentálního zásahu a nadzemní biomasa ($F=2.0$; $p=0.038$).



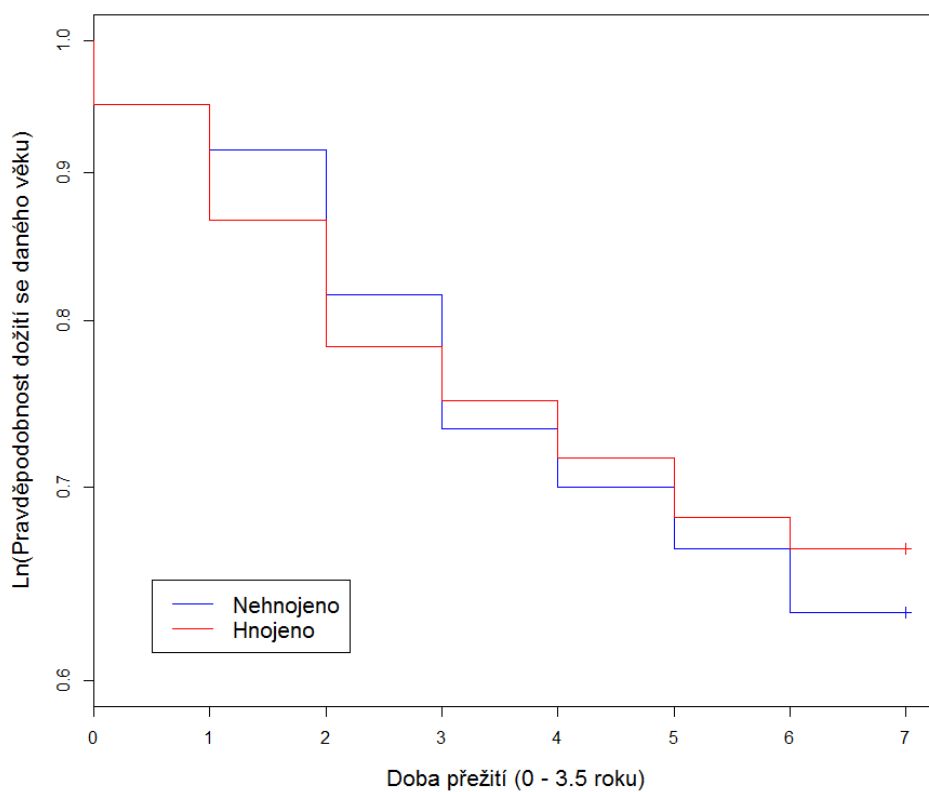
Obr. 18: Relativní změna abundancí druhů v hnojených a nehnojených plochách v rámci 3 let sledování experimentu ($F_{10,22}=27,701$; $p<0.001$). Relativní změna o velikosti 1 odpovídá nulové změně abundance druhu.

5.2.5 Analýza přežívání 12 měřených druhů

Rozdíly v přežívání (pravděpodobnost dožití se určitého věku) mezi jednotlivými sledovanými druhy (Obr. 19) jsou statisticky průkazné ($\text{Chisq}_{11}=69.4$; $p<0.001$). Je vidět, že úmrtnost některých druhů v průběhu času je prakticky nulová (*Festuca rubra*, *Succisa pratensis*), naopak některé druhy umírají poměrně rychle (*Juncus effusus*, *Ranunculus acris*). Výjimkou je *Pedicularis sylvatica*, u kterého všichni sledovaní jedinci po dvou letech mizí úplně, nicméně to je dáno tím, že je to dvouletá rostlina. I přes výrazné rozdíly mezi druhy, míra přežívání v hnojených a nehnojených plochách se průkazně neliší (Obr. 20). Nicméně interakce prvního řádu mezi hnojením a druhem je statisticky průkazná ($\text{Chisq}_{12}=39.28$; $p<0.001$), hnojení má tedy různý efekt na míru přežívání pozorovaných druhů. Přežívání druhů *Anthoxanthum odoratum*, *Carex pilulifera* a *Nardus stricta* je hnojením ovlivněno negativně, zatímco u druhů *Carex hartmanii*, *Carex panicea*, *Juncus effusus*, *Pedicularis sylvatica* (vzhledem k tomu, že *P. sylvatica* rostlina dvouletá, nejsou tyto výsledky příliš relevantní) a *Ranunculus acris* je ovlivnění pozitivní. *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Molinia caerulea* a *Succisa pratensis* pak na hnojení nereagují téměř vůbec.



Obr. 19: Praviděpodobnost dožití se určitého věku pro 12 sledovaných druhů v závislosti na čase.



Obr. 20: Průměrná pravděpodobnost dožití se určitého věku 12 sledovaných druhů v závislosti na čase v hnojených a nehnojených plochách.

6 Diskuze

6.1 Observační studie

6.1.1 Vztah druhové bohatosti a různých charakteristik produktivity prostředí na různých prostorových škálách

Výsledky této studie ukazují, že různé proměnné, užívané jako charakteristiky produktivity prostředí, jsou sice převážně pozitivně korelované, ale v mnoha případech je korelace velmi volná, také schopnost jednotlivých proměnných predikovat druhovou bohatost se velmi liší. Pro jednoduchost a rychlost stanovení je nejčastěji používanou charakteristikou produktivity prostředí pro sezónní travinné ekosystémy nadzemní biomasa (Mittelbach et al. 2001; Klaus et al. 2013). Další charakteristiky, jako například množství živin nebo množství srážek, jsou také běžně používanými aproximacemi (Mittelbach et al. 2001; Gillman & Wright 2006; Schenk 2006; Hejman et al. 2007; Klaus et al. 2011). Nicméně většina studií používá jednu nebo velmi omezený počet charakteristik, a proto nejsou jejich vzájemné vztahy dobře prozkoumány. Naše data poukazují na několik zajímavých vztahů mezi nimi, korelace nadzemní biomasy (a i podzemní) je průkazná pouze pro PO_4^{3-} . To naznačuje, že limitujícím zdrojem pro růst rostlin (a tedy primární produktivitu) pro tento datový soubor nejsou dusičnany, jak je často pozorováno (např. Davidson et al. 2004; LeBauer & Treseder 2008), ale fosforečnany (Hejman et al. 2007; Klaus et al. 2011). Hejman et al. (2007) zjistili, že fosfor je limitujícím prvkem především pro produktivní a vysoké trávy jako jsou například *Alopecurus pratensis* a *Arrhenatherum elatius*, což přesně odpovídá námi studovanému typu luk. Celková biomasa pak není korelována s ničím jiným, než nadzemní a podzemní biomasou (ta přispívá k celkové biomase větší měrou), což je ovšem triviální závěr, protože celková biomasa je součtem těchto dvou hodnot. Jejich vzájemný poměr (Root:Shoot) je negativně korelován s PO_4^{3-} (také Li et al. 2010), tedy ve více produktivních loukách relativní význam nadzemní biomasy roste na úkor biomasy podzemní. To souhlasí s teorií o přesmyku z podzemní kompetice o živiny, která je důležitější v prostředí chudém na živiny, na nadzemní kompetici o světlo, která nabývá na významu v prostředí, kde živiny již nejsou limitujícím zdrojem (Newman 1973; Tilman & Pacala 1993; Rapson et al. 1997).

Jak ukazují naše výsledky (Obr. 6), podzemní biomasa není dobrou charakteristikou produktivity prostředí, ani vysvětlujícím faktorem pro druhovou bohatost. Je to dáno také obrovskou variabilitou v přesnosti odhadu mezi jednotlivými vzorky, jak je vidět při porovnání s aproximací pomocí nadzemní biomasy. Na toto téma Cahill (2002) tvrdí, že

měření podzemní biomasy je velmi nepřesné a variabilita těchto měření roste s jejich průměrnou hodnotou. To ale v testech korelačního koeficientu (a podobných) zvyšuje pouze chybu druhého typu (Type II error), která může být minimalizována větším počtem opakování. Chyba prvního typu (Type I error) není nepřesností a velkou variabilitou odhadu podzemní produktivity nijak ovlivněna (Zobel & Zobel 2002). Na stejnou sílu testu budeme potřebovat více vzorků, než v případě nadzemní biomasy. Druhým vysvětlením vysoké variability je fakt, že je odhad kořenové biomasy založen na vzorku z menší plochy, než v případě nadzemní biomasy. Vyšší variabilita tedy může být artefaktem metodiky, nikoli vlastnost reálné variability biomasy. Důležité je také uvědomit si, že kořenová biomasa nebude nejlepší charakteristikou produktivity také kvůli její dlouhodobé akumulaci, tedy v jednom vzorku jsou ve značné míře zastoupeny i kořeny starší jednoho roku. V mnoha případech ani nadzemní biomasa není dobrým prediktorem druhové bohatosti (Gillman & Wright 2006). Navíc okamžitá nadzemní biomasa nemusí dobře charakterizovat celkovou primární produkci v případě, že je společenstvo pod herbivorním tlakem (Borer et al. 2014).

Výsledky AIC analýzy ukazují, že nejlepšími prediktory druhové bohatosti na námi studovaných loukách jsou PO_4^{3-} , nadzemní biomasa, NO_3^- a světlo. Všechny tyto proměnné jsou běžně používány jako charakteristiky produktivity, která často slouží jako vysvětlující faktor druhové bohatosti (Mittelbach et al. 2001; Davidson et al. 2004; Hejman et al. 2007; LeBauer & Treseder 2008; Klaus et al. 2011). Výjimkou je světlo, které podle mého nejlepšího vědomí není jako charakteristika produktivity použita v žádné studii. Jeho výhodou je jednoduché a rychlé změření, a také nedestruktivní charakter (může se tedy použít opakovaně na téže ploše). Nicméně nadzemní biomasa je, pokud vezmeme v úvahu všechny prostorové škály, stále nejlepším prediktorem druhové diverzity společenstva v intenzivněji využívaných temperátních loukách, ale také možná nejlepším prediktorem produktivity, jak tvrdí Klaus et al. (2013). Všechny výše zmíněné charakteristiky ukazují na negativní efekt produktivity na druhovou bohatost. Nicméně tento vztah neodpovídá obecně akceptovanému HBM modelu (např Grime 1973; Vermeer & Berendse 1983; Mittelbach et al. 2001; Fraser et al. 2015). To může být způsobeno relativně malým rozsahem zachycené produktivity prostředí, která v našem případě odpovídá klesající části unimodální křivky HBM, tedy střední až vyšší produktivitě. Negativní vztah druhové diverzity a produktivity může být způsoben zvýšenou mírou kompetice, nebo také malou velikostí druhového zásobníku, který je pro vysoce produktivní temperátní oblasti typický (Pärtel et al. 2007).

Na různých prostorových škálách nejsou trendy vlivu jednotlivých charakteristik produktivity na druhovou bohatost konzistentní. Pokles diverzity s rostoucí produktivitou je na malé prostorové škále výraznější, než na velké, pokud jako aproximaci produktivity použijeme PO_4^{3-} nebo nadzemní biomasu. Analogické výsledky zjistili Šimová et al. (2013). Tyto výsledky nekorespondují se závěry mé bakalářské práce (Lisner 2015), kde rychlost poklesu druhové bohatosti s produktivitou i těsnost této závislosti byly nejsilnější na velké prostorové škále. Naopak v případě aproximace pomocí NO_3^- nebo světla je tento vztah opačný, tedy na malé prostorové škále klesá diverzita s rostoucí produktivitou pomaleji, než na velké (podobně Chiarucci et al. 2006). Meziroční variabilita ve výsledcích, ale také variabilita způsobená použitím různých charakteristik produktivity napovídá, že zobecnitelnost vztahů pozorovaných pouze observačními metodami je velmi omezená. Metaanalýzy používající výsledky studií založených na různých aproximacích produktivity (a různých prostorových škálách) pak možná nemusí zcela věrně odrážet skutečné vztahy (myslí si to také Whittaker 2010, který tento závěr formuloval poněkud ostřeji).

Koeficient z je všemi charakteristikami produktivity ovlivněn negativně (Chiarucci et al. 2006, Pastor & Erickson 1996). To znamená, že nárůst druhové bohatosti s rostoucí velikostí snímkové plochy je v produktivním prostředí pomalejší a v důsledku toho dochází k homogenizaci porostu. Na malé prostorové škále je počet druhů omezen velikostí jedinců (Oksanen 1996). Na velké prostorové škále je toto omezení nepravděpodobné, pokles druhové bohatosti luk může být způsobena zvýšenou mezidruhovou kompeticí a jejich následnou homogenizací.

6.1.2 Nestedness

Na vztah druhové diverzity a produktivity může mít významný vliv složení lokálního druhového zásobníku a jeho homogenita v rámci celé studované oblasti. Význam druhového zásobníku, ale také míra homogenity lučních společenstev v této studii, mohou být zhodnoceny pomocí míry vnoření druhových složení studovaných luk (nestedness). Námi zjištěné hodnoty nestedness odpovídají situaci, kdy je většina druhů přítomných na druhově chudých lokalitách přítomna zároveň na lokalitách druhově bohatých. Všechny louky tedy obsahují podobnou podmnožinu druhů. Druhově bohaté louky mají, oproti těm chudým, některé druhy navíc, ty jsou však často pro danou lokalitu unikátní. Nízká druhová bohatost pak může být způsobena vyloučením (mnoha různými způsoby) kompetitivně slabších druhů ze společenstva, což bylo mnohokrát experimentálně potvrzeno (např. Lepš 1999; Rajaniemi

et al. 2003; Schenk 2006; Li et al. 2010; Lepš 2014). Tomu také odpovídá koeficient z , jehož hodnota klesající spolu s rostoucí produktivitou prostředí implikuje vzrůstající homogenizaci druhově chudých společenstev.

Vztah mezi druhovou bohatostí a produktivitou může být ovlivněn také lišícím se species pool mezi studovanými lokalitami (Pärtel 2002; Pärtel et al. 2007; Cornell & Harrison 2014), které může mít za následek nesprávnou interpretaci výsledků. To například kritizuje Huston (2014) u metaanalýzy vztahu druhové bohatosti a produktivity (Adler et al. 2011). Námí zjištěná vysoká míra “vnořenosti luk“ může s trochou opatrnosti sloužit jako ujištění o tom, že výběr námí studovaných lokalit pochází z dostatečně malé oblasti na to, aby zde species pool nehrálo významnou roli.

Hodnota nestedness se v průběhu tří sledovaných let příliš nemění, výjimkou je první rok, kde lze předpokládat, že je tato odchylka způsobena nedostatečným počtem opakování (osnímkováno jen 10 luk).

6.2 Manipulativní experiment

6.2.1 Variabilita a růstová dynamika 12 druhů rostlin ve vztahu k produktivitě prostředí

6.2.1.1 Variabilita

Různé environmentální a genetické faktory obecně způsobují u organismů variabilitu fenotypových projevů i změny jejich populační dynamiky. Velká variabilita výšek námí studovaných druhů rostlin může být způsobena několika různými vlivy. Fenologie a růstové vlastnosti jednotlivých druhů jsou odlišné a tedy i rozsah jejich velikostí se bude lišit (např. Marbà & Walker 1999). Dalším faktorem je meziroční variabilita ve vlhkosti, teplotě, oslunění a dalších abiotických faktorech, které hrají také významnou roli v populační a růstové dynamice rostlin (Chapin & Shaver 1985). Na variabilitu má také vliv experimentální zásah, v hnojených plochách je variabilita průkazně vyšší.

6.2.1.2 Vývoj výšky listů jednotlivých druhů studovaných rostlin

Výška je jednou ze základních rostlinných charakteristik, která může ovlivňovat fitness dané rostliny, ale také její kompetiční schopnosti. Naše výsledky ukazují průkazné rozdíly ve výšce mezi jednotlivými studovanými druhy a také průkazné rozdíly v rámci pozorovaných let. Dále se nám podařilo potvrdit pozitivní efekt hnojení na průměrnou výšku

rostlin, to také dokumentují některé jiné studie (Lepš 1999; Hejcman et al. 2007). Bohužel interakce prvního řádu mezi druhem a hnojením není průkazná. To je mírně překvapivé. Znamená to, že nemůžeme usoudit, že by hnojení ve výškovém růstu zvýhodňovalo některé druhy proti ostatním – zdá se, že v průměru je výškový růst všech druhů ovlivněn hnojením pozitivně, a přibližně do stejné míry. Stejně tak efekt roku nemá v různém typu hnojení vliv na jednotlivé studované druhy (tj. interakce Druh*Hnoj.*Rok není průkazná). To ukazuje na velkou variabilitu v odpovědi na hnojení, jak v rámci jednotlivých rostlinných individuí, tak i v průběhu času. Podobnou fenotypovou plasticitu na různé typy experimentálního zásahu ukázal Jensen & Meyer (2001) na příkladu *Viola palustris*. Velice zajímavá je průkazná interakce Druh*Rok, tato meziroční variabilita ve výškách jednotlivých druhů může měnit mezidruhovou kompetiční hierarchii a tím i oddalovat jejich kompetiční vyloučení. Například Hiu a Wan (2008) ukázali, že teplota může kompetiční hierarchie měnit, což odpovídá i mým výsledkům.

6.2.1.3 Růstové rychlosti jednotlivých druhů studovaných rostlin

I přesto, že výška listu bude úzce a přímo souviset s růstovou rychlostí daného druhu, relativně vyšší růstová rychlost může mít zcela zásadní dopad na schopnost druhu koexistovat ve společenstvu. Například *Molinia caerulea* není v průměru (přes všechna data sledování) nejvyšší měřenou rostlinou, ale její růstová rychlost, především v období před kosením nejvyšší je. To je dáno relativně krátkou vegetační dobou, kdy její růst začíná asi o měsíc později než u ostatních rostlin, tedy zhruba v polovině dubna (terénní zkušenost). Takto vysoké růstové rychlosti může být dosaženo díky bohatým energetickým zásobám v bazálních internodiích (Janeček & Lepš 2005). Vysoká rychlost růstu je pak zásadní pro schopnost přerůst již narostlou okolní vegetaci a vyhnout se tak limitaci světlem, jehož nedostatek způsobuje mizení především nízkých druhů (Tilman 1982; Lepš 1999; Hautier et al. 2009; Dickson et al. 2014). V jiném prostředí (úživnějším) ale tato “nadřazenost“ může být zastíněna performancí jiných druhů. Lepš (2014) pozoroval prvotní vzestup abundance *M. caerulea* v hnojených plochách následovaný relativně prudkým poklesem abundance v následujících letech. *M. caerulea* byla nahrazena silně kompetitivními trávami jako je například *Festuca rubra*, již se dařilo lépe v hnojených plochách i v našem pokusu (viz bod 5.2.4). Velký, nebo naopak malý, rozdíl mezi růstovými rychlostmi v rámci jednotlivých let (interakce Druh*Rok) jen potvrzuje individuální a těžko generalizovatelné chování sledovaných druhů. Tato meziroční variabilita může, stejně jako v případě variability ve

výškách rostlin (bod 5.2.1.2), měnit mezidruhovou kompetiční hierarchii a tím umožňovat dlouhodobou koexistenci velkého množství druhů ve společenstvu.

6.2.2 Vztah druhové bohatosti a produktivity v hnojených a nehnojených plochách

Konzistentně s výškou rostlin a jejich růstovou rychlostí je nadzemní biomasa také průkazně vyšší v hnojených plochách (např. Lepš 1999; Klaus et al. 2013; Borer et al. 2014; Lepš 2014). Poměr biomasy v hnojených a nehnojených plochách je stabilní, ale její absolutní hodnoty se v průběhu let mění. Druhová bohatost není experimentálním zásahem průkazně ovlivněna, nicméně trend v úbytku druhů v hnojených plochách je zřetelný a při delším sledování by byl vztah pravděpodobně průkazný. Úbytek druhů může být výsledkem zvýšené kompetice o světlo, což přímo experimentálně testovali Hautier et al. (2009). Na druhou stranu (Rajaniemi 2003) tvrdí, že na diverzitu bude mít větší efekt kompetice o živiny, které jsou v produktivnějším prostředí rozmístěny více heterogenně než v prostředí na živiny chudém. To pak vede k velikostně asymetrické podzemní kompetici a následnému úbytku druhů ze společenstva. Nicméně podpora velikostně asymetrické kořenové kompetice je protichůdná a nevede zatím k žádným obecným závěrům (Schenk 2006). Další, a vlastně kompromisní, možností je spolupůsobení obou typů kompetice (Li et al. 2010). Prudký nárůst počtu druhů mezi roky 2013 a 2014 je pravděpodobně způsoben zdokonalením v determinačních a vyhledávacích schopnostech autora. Pro nezkušeného badatele je obtížné od sebe odlišit některé druhy sterilních ostříc (*C. pilulifera* vs. *C. umbrosa*) nebo vůbec nalézt druhy s nitřovitými až štětinovitými listy, které jsou navíc vzácné (např. *C. pulicaris*, *F. ovina*).

6.2.3 Dynamika množství světla procházejícího rostlinným pokryvem v průběhu 3 sledovaných let

Množství světla, které prochází vegetací na povrch půdy, může hrát zásadní roli při utváření rostlinného společenstva díky jeho asymetrické vertikální distribuci. Naše výsledky ukazují, že v hnojených plochách je při povrchu půdy jeho množství stabilně zhruba o 20 – 30 % nižší, než v plochách nehnojených a to v průběhu celé vegetační sezóny. Takto výrazně odlišná penetrance může podstatně ovlivňovat přežívání a uchycování malých druhů a semenáčků. To následně může vést až k vyloučení některých kompetičně slabších druhů ze společenstva, jak předpokládá *light competition hypothesis* (Newman 1973), která je silně podpořena také výsledky Hautier et al. (2009).

6.2.4 Změny druhového složení a abundance v hnojených a nehnojených plochách

Zvýšená úživnost prostředí má na změny abundancí některých druhů významný vliv. Různé druhy reagují změnou své abundance na experimentální zásah podobně a to u našeho výběru 12 druhů především negativně jak v hnojených, tak v nehnojených plochách. Jedinou výjimkou je *Molinia caerulea*, jejíž abundance mírně vzrostla. U některých druhů (např. *Athoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*) byl pokles výraznější v nehnojených plochách, u některých (např. *Ranunculus acris*) v plochách hnojených. Značný nárůst abundance byl naopak zaznamenán u *Betonica officinalis*. Zde je dobře ilustrován hlavní problém tohoto manipulativního experimentu. Vzhledem ke klesajícím abundancím 11 z 12 druhů lze soudit, že výběr těchto druhů pro podrobnější pozorování nebyl úplně šťastný². Tato znalost je bohužel při zakládání experimentu nedostatečná. Otázkou je, co způsobuje nárůst druhu *Betonica officinalis* v obou typech ploch. Protože se jedná o relativně fenologicky pozdní druh, může to být způsobeno tím, že před započítáním experimentu byly plochy obvykle koseny dvakrát, podruhé v pozdním podzimu, což mohlo tento druh hodně limitovat.

Nejdůležitějším faktorem, který ovlivňuje kompozici námi studovaného společenstva je množství světla³, které je schopno projít na povrch půdy. Jeho množství je vyšší v nehnojených plochách. Naopak v hnojených plochách je jeho procházející množství výrazně menší, to je přímo způsobeno větším množstvím nadzemní biomasy (Těsný vztah mezi množstvím světla a nadzemní biomasou potvrzují i výsledky z observační části této práce). Více prosvětlené plochy preferují druhy převážně nižšího vzrůstu a plochy hnojené naopak druhy vyšší a často klonálně expandující. To odpovídá většímu vlivu kompetice o světlo, kde jen v nehnojených plochách jsou nízké druhy schopny úspěšně přežít (také Jensen & Meyer 2001; Sammul et al. 2003; Hautier et al. 2009; Dickson et al. 2014). Vyšší produktivita může být spojena s lepším využíváním živin klonálními rostlinami pomocí jejich sdílení mezi jednotlivými rametami (Dickson et al. 2014). Naše výsledky dále ukazují pozitivní korelaci mezi změnou abundance druhu a jeho výškou, tento vztah je ovšem

² Bohužel množství druhů, které jsou přítomny ve všech pokusných plochách zároveň není velké, a i s apriorní znalostí chování druhů by výběr dopadl velmi podobně.

³ Důvodem změn složení společenstva je větší množství nadzemní biomasy v hnojených plochách, které následně způsobuje menší dostupnost světla. Nadzemní biomasa je tedy příčinou a množství dostupného světla pak mechanismem způsobujícím změny druhového složení. To je dobře vidět při porovnání dvou modelů, kde v jednom případě je jako vysvětlující faktor použita nadzemní biomasa a v druhém případě světlo (Obr. 16, Obr. 17).

podobný v hnojených i nehnojených plochách ukazující opět spíše na kompetici o světlo než o živiny. Nicméně abychom byli schopni rozlišit, o jaký typ kompetice se jedná, potřebovali bychom experimentálně odlišit efekt (ne)dostatku světla a (ne)dostatku živin (jako Chapin & Shaver 1985; Rajaniemi 2002; Li et al. 2010).

Rychlost mizení malých druhů ze společenstva v obou typech experimentálního zásahu je podobná a některé mizející druhy dokonce reagují na hnojení pozitivně svoji růstovou rychlostí (popřípadě výškou listu). Tedy některé druhy mizí ze společenstva i přes to, že jim hnojení zdánlivě vyhovuje (přesněji, že hnojení podporuje jejich výškový růst). To odpovídá zkušenosti Lepše (ústní sdělení) z jeho experimentu na téže lokalitě (Lepš 1999). V hnojených plochách narostly některé druhy do neobvyklých výšek, ale krátce na to z ploch vymizely. Typickým příkladem byla *Luzula multiflora*, která po prvním hnojení dosahovala výšky až 50 cm, ale brzy z hnojených ploch vymizela. Tento rychlejší úbytek druhové bohatosti v hnojených plochách může být také vysvětlen pomocí tzv. teorie regenerační niky (Grubb 1977). Ta předpokládá jiné nároky semenáčků a dospělých rostlin na vlastnosti prostředí. I přes podobnou reakci dospělé vegetace na typ experimentálního zásahu, může být klíčení a uchycování nových semenáčků rozhodujícím faktorem v utváření složení společenstva. Například za nedostatku světla může být klíčení rostlin mnohem horší, než za dobrých světelných podmínek (Lepš 1999; Dickson et al. 2014). Podobně Špačková & Lepš (2004) zjistili, že odstranění opadu, mechů nebo dominanty má vliv pouze na semenáčky rostlin, nikoli na vegetaci. Dalším důležitým faktorem při zachovávání druhové bohatosti jsou disturbance a tedy i heterogenita prostředí, které umožňují regeneraci a přežívání druhů, které by byly jinak ze společenstva kompetičně vyloučeny (Grubb 1977, Křenová a Lepš 1996, Jensen & Meyer 2001; Vítová & Lepš 2011).

6.2.5 Přežívání 12 měřených druhů

Pokud má experimentální zásah významný vliv na změnu abundance některých, především nízkých, druhů, lze předpokládat, že se i jejich schopnost dlouhodoběji přežít ve společenstvu bude lišit. Míra přežívání 12 sledovaných druhů rostlin se mezi sebou průkazně liší. Tyto výsledky jsou konzistentní, jak s odlišnými rychlostmi růstu, tak s výškami jednotlivých druhů. Experimentální zásah má odlišný vliv na přežívání sledovaných druhů. Hlavní změny druhového složení ve společenstvu po zvýšení úživnosti prostředí mohou být způsobeny různou mírou tolerance experimentálního zásahu jednotlivými druhy. Nicméně je důležité si uvědomit, že reálné přežívání druhů s těmito

výsledky nemusí korespondovat, neboť je zde zohledněno pouze přežívání jednotlivých ramet, nikoli genet a umírající jednotkou tedy nemusí být jedince, ale jen jeho část.

Pro lepší obecnou představu o výše diskutovaných reakcích (výška, růstová rychlost, změna abundance, míra přežívání) jednotlivých studovaných druhů rostlin na experimentální zásah byla vytvořena souhrnná tabulka (Příloha 7).

7 Závěr

Výsledky observační studie ukazují, že nejlépe je vztah druhové diverzity a produktivity v temperátních intenzivně obhospodařovaných lučních společenstvech determinován pomocí nadzemní biomasy, světla, fosforečnanů a dusičnanů. Nicméně tyto charakteristiky produktivity jsou spolu korelovány velmi volně a jejich schopnost predikovat druhovou bohatost na různých prostorových škálách se velmi liší. Výsledky také nepřímo potvrzují rostoucí důležitost nadzemní kompetice o světlo (a naopak klesající důležitost kompetice o živiny) s rostoucí produktivitou prostředí, která má za následek pokles druhové bohatosti dále spojený s homogenizací porostu.

Vliv produktivity prostředí na změny v chování lučního společenstva a mechanismy, které mohou tyto změny způsobovat, byly dále studovány pomocí manipulativního experimentu. Ten, konzistentně s observační studií, potvrzuje tendenci druhů mizet ze společenstva po zvýšení úživnosti prostředí. Experimentální zásah (hnojení) má vliv na celkovou výšku studovaných rostlin a růstovou rychlost, nicméně se nepodařilo prokázat rozdíly v této odpovědi mezi jednotlivými druhy. Naopak výška i růstová rychlost studovaných druhů je velmi variabilní v průběhu času a může tedy měnit mezidruhovou kompetiční hierarchii a tím i oddalovat kompetiční vyloučení jednotlivých druhů. Hnojení také zvyšuje celkovou produktivitu společenstva. Změny abundancí druhů jsou nejvíce ovlivněny dostupností světla a výškou rostlin - zvýhodněny jsou druhy vysoké. Nízké druhy tedy ze společenstva mizí rychleji, to může být způsobeno zvýšenou mezidruhovou kompeticí o světlo. To také potvrzuje průkazný efekt experimentálního zásahu na míru přežívání jednotlivých druhů. Nesoulad mezi mírou ovlivnění různých vlastností druhů implikuje, že i přes pozitivní vliv hnojení na některé tyto vlastnosti (výška, rychlost růstu, biomasa), může být celkový efekt experimentálního zásahu negativní (i dobře rostoucí druhy mizí ze společenstva). Tato protichůdná zjištění naznačují, že procesy ovlivňující koexistenci druhů ve společenstvu nemusí běžet jen na úrovni dospělých rostlin, ale také na úrovni semenáčků.

8 Literatura

- Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., ... & Bakker, J. D. (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, *333*, 1750-1753.
- Akaike, H. (1998). A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. In *Selected Papers of Hirotugu Akaike*, 275-280. Springer New York.
- Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, *96*, 373-382.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., ... & Biederman, L. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, *508*, 517-520.
- Cahill, J. F. (2002). What evidence is necessary in studies which separate root and shoot competition along productivity gradients? *Journal of Ecology*, *90*, 201-205.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*, 59-67.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., ... & Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*, 18123-18128.
- Cornell, H. V., & Harrison, S. P. (2014). What are species pools and when are they important?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*, 45-67.
- Craine, J. M. (2009). *Resource strategies of wild plants*. Princeton University Press.
- Davidson, E. A., Reis de Carvalho, C. J., Vieira, I. C., Figueiredo, R. D. O., Moutinho, P., Yoko Ishida, F., ... & Tuma Sabá, R. (2004). Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, *14*, 150-163.
- Dickson, T. L., Mittelbach, G. G., Reynolds, H. L., & Gross, K. L. (2014). Height and clonality traits determine plant community responses to fertilization. *Ecology*, *95*, 2443-2452.

- Fox, J. W. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in ecology & evolution*, 28, 86-92.
- Fraser, L. H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D., ... & Boldgiv, B. (2015). Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302-305.
- Gillman, L. N., & Wright, S. D. (2006). The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, 87, 1234-1243.
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.
- Grime, J. P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636-638.
- Hejcman, M., Klauisová, M., Schellberg, J., & Honsová, D. (2007). The Rengen Grassland Experiment: plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122, 259-266.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81-101.
- Huston, M. A. (2014). Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 95, 2382-2396.
- 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 - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199, 157-167.
- Chapin, F. S., & Shaver, G. R. (1985). Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*, 66, 564-576.
- Chiarucci, A., Viciani, D., Winter, C., & Diekmann, M. (2006). Effects of productivity on species–area curves in herbaceous vegetation: evidence from experimental and observational data. *Oikos*, 115, 475-483.

- Janeček, S., & Lepš, J. (2005). Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, 28, 141-148.
- Jensen, K., & Meyer, C. (2001). Effects of light competition and litter on the performance of *Viola palustris* and on species composition and diversity of an abandoned fen meadow. *Plant Ecology*, 155, 169-181.
- Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Hölzel, N., Blüthgen, N., Boch, S., Müller, J., ... & Fischer, M. (2011). Nutrient concentrations and fibre contents of plant community biomass reflect species richness patterns along a broad range of land-use intensities among agricultural grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 287-295.
- Klaus, V. H., Hölzel, N., Boch, S., Müller, J., Socher, S., Prati, D., ... & Kleinebecker, T. (2013). Direct and indirect associations between plant species richness and productivity in grasslands: regional differences preclude simple generalization of productivity-biodiversity relationships. *Preslia*, 85, 97-112.
- Kotorová, I., & Lepš, J. (1999). Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, 10, 175-186.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. & Zázvorka J. (2002). *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.
- LeBauer, D. S., & Treseder, K. K. (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371-379.
- 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*. Wiley, Oxford. pp. 308-346.
- Lepš, J. (2014). Scale-and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment. *Journal of Applied Ecology*, 51, 978-987.

- Li, W., Wen, S., Hu, W., & Du, G. (2010). Root–shoot competition interactions cause diversity loss after fertilization: a field experiment in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, *4*, 138-146.
- Lisner, A. (2015): Vliv úživnosti prostředí na vztahy mezi druhy v rostlinném společenstvu. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, *412*(6842), 72-76.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Marbà, N., & Walker, D. I. (1999). Growth, flowering, and population dynamics of temperate Western Australian seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, *184*, 105-118.
- Matthews, J. W. (2004). Effects of site and species characteristics on nested patterns of species composition in sedge meadows. *Plant Ecology*, *174*, 271-278.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., ... & Gough, L. (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, *82*, 2381-2396.
- Newman, E. I. (1973). Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, *244*(5414), 310-310.
- Niu, S., & Wan, S. (2008). Warming changes plant competitive hierarchy in a temperate steppe in northern China. *Journal of Plant Ecology*, *1*, 103-110.
- Oksanen, J. (1996). Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, *84*, 293-295.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2015). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palmer, M. W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica*, *29*, 511-530.

- Pastor, J., Downing, A., & Erickson, H. E. (1996). Species-area curves and diversity-productivity relationships in beaver meadows of Voyageurs National Park, Minnesota, USA. *Oikos*, 399-406.
- Pärtel, M. (2002). Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83, 2361-2366.
- Pärtel, M., Laanisto, L., & Zobel, M. (2007). Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology*, 88, 1091-1097.
- Pausas, J. G., & Lavorel, S. (2003). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14, 409-416.
- Rajaniemi, T. K. (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*, 90, 316-324.
- Rajaniemi, T. K. (2003). Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, 101, 449-457.
- Rajaniemi, T. K., Allison, V. J., & Goldberg, D. E. (2003). Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology*, 91, 407-416.
- Rapson, G. L., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1997). The humped relationship between species richness and biomass: testing its sensitivity to sample quadrat size. *Journal of ecology*, 85, 99-100.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2006). A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33, 924-935.
- Sammul, M., Kull, K., & Tamm, A. (2003). Clonal growth in a species-rich grassland: results of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica*, 38, 1-20.
- Schenk, H. J. (2006). Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94, 725-739.
- Schmid, B. (2002). The species richness-productivity controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 113-114.

- Šimová, I., Li, Y. M., & Storch, D. (2013). Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology*, *101*, 161-170.
- Špačková, I., & Lepš, J. (2004). Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Folia Geobotanica*, *39*, 41-55.
- STATSOFT (2013). Statistica. 12.0A, Software. Tulsa, OK, USA.
- Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 239-250.
- ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2012). *CANOCO reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0)*. Biometris, Wageningen.
- Therneau T (2015). *A Package for Survival Analysis in S*. version 2.38, <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Tilman, D., & Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. *Species diversity in ecological communities*, 13-25.
- Trenbath, B. R. (1974). Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy*, *26*, 177-210.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, *118*, 3-17.
- Vermeer, J. G., & Berendse, F. (1983). The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grassland and wetland communities. *Plant Ecology*, *53*, 121-126.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications*, *20*, 5-15.

- Vítová, A., & Lepš, J. (2011). Experimental assessment of dispersal and habitat limitation in an oligotrophic wet meadow. *Plant Ecology*, *212*, 1231-1242.
- Webb, N., Nichol, Ch., Wood, J., & Potter, E. (2013). SunScan User Manual Version: 3.0. Cambridge: Delta-T Devices Limited.
- Whittaker, R. J. (2010). Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, *91*, 2522-2533.
- Wright, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 496-506.
- Zobel, M., & Zobel, K. (2002). Studying plant competition: from root biomass to general aims. *Journal of Ecology*, *90*, 578-580.
- Zobel, M., & Pärtel, M. (2008). What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity?. *Global Ecology and Biogeography*, *17*, 679-684.
- Zobel, M., Otto, R., Laanisto, L., Naranjo-Cigala, A., Pärtel, M., & Fernández-Palacios, J. M. (2011). The formation of species pools: historical habitat abundance affects current local diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *20*, 251-25.

9 Přílohy

Příloha 1: Postup při přípravě vzorků na půdní analýzy.

Ze zhomogenizovaných půdních vzorků bylo odváženo 5 g půdy po třech vzorcích z každé louky. Ty byly následně zality 50 ml destilované vody a hodinu protřepávány při 150 otáčkách/min. 30 ml tohoto roztoku bylo následně 10 minut centrifugováno při 4000 otáčkách/min, aby došlo k oddělení všech pevných částic. Roztok byl poté přefiltrován a změřeno pH. Analýza koncentrace celkového uhlíku (TOC) a celkového dusíku (TN) v půdě byla provedena pomocí přístroje LiquiTOC. Koncentrace NH_4 , NO_3 a PO_4 byly změřeny pomocí přístroje Flow Injection Analyzer (FIA).

Příloha 2: Uspořádání pokusných ploch manipulativního experimentu a označení měřených jedinců v době kosení.



Příloha 3: Přístroj k měření množství světla procházejícího rostlinným pokryvem.

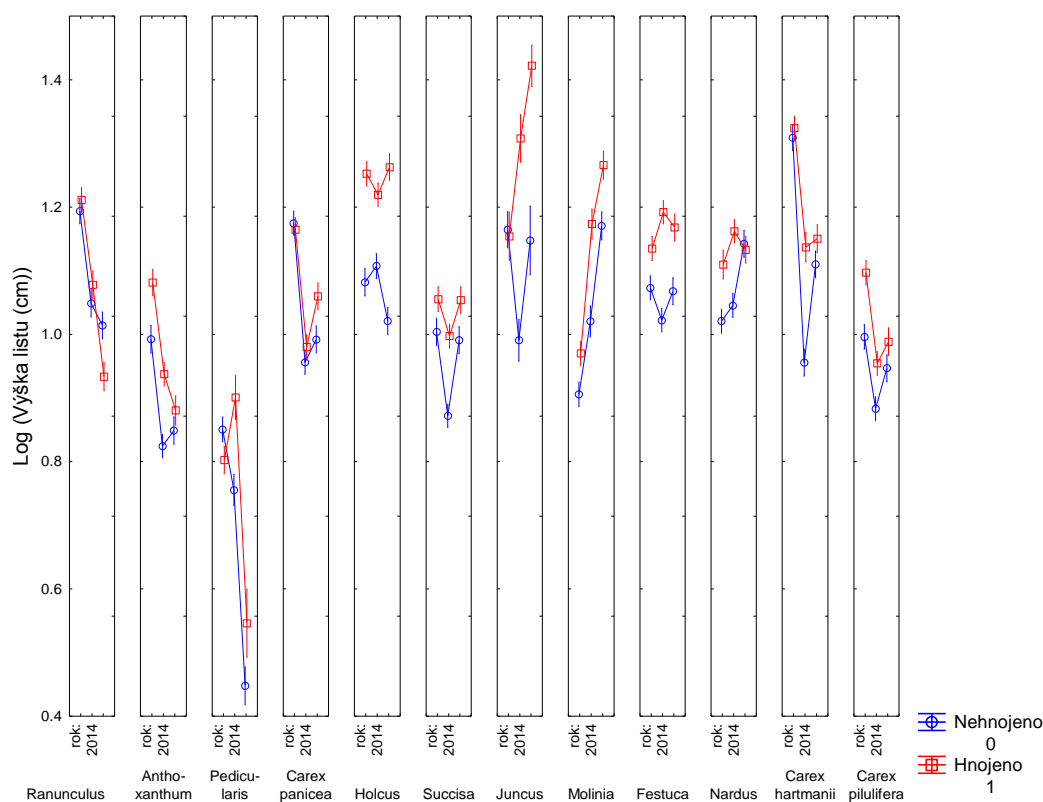


Příloha 4: Průměrné výšky (cm) všech 12 studovaných druhů v hnojených a nehnojených plochách pro 3 roky sledování pokusu.

Rok	Druh	Nehnojené plochy					Průměr	Hnojené plochy					Průměr	Celkový průměr druhu
		2	4	6	8	10		1	3	5	7	9		
2013	<i>Anthoxanthum</i>	10.5	7.4	14.1	9.6	9.5	10.5	14.5	9.8	16.2	9.2	12.1	12.7	11.7
	<i>Carex hartmanii</i>	25.2	25.9	24.9	13.1	32.8	23.9	12.2	27.7	24.0	29.2	26.3	23.9	23.9
	<i>Carex panicea</i>	17.9	16.1	14.6	16.6	16.2	16.3	19.1	12.1	14.1	15.8	18.0	15.7	16.0
	<i>Carex pilulifera</i>	9.0	9.1	11.6	13.1	8.9	10.4	18.2	15.9	10.8	15.5	12.1	14.5	12.5
	<i>Festuca</i>	10.8	12.1	14.8	10.1	14.5	12.5	12.8	11.8	14.6	18.6	16.9	14.9	13.7
	<i>Holcus</i>	6.9	12.8	6.7	19.9	22.1	14.7	16.9	11.9	27.6	23.6	24.4	21.1	18.2
	<i>Juncus</i>	21.5		29.6	24.2	4.6	22.6	42.9	5.1	5.4	38.1	2.0	32.4	26.8
	<i>Molinia</i>	15.0	12.8	8.4	8.9	12.2	11.4	16.1	11.7	17.1	14.3	11.6	14.1	12.8
	<i>Nardus</i>	16.0	10.4	9.5	11.6	9.2	11.4	16.0	15.6	9.3	15.0	13.5	14.4	12.7
	<i>Pedicularis</i>	8.5	8.0	8.4	6.8	8.3	8.0	9.6	8.4	7.4	6.9	4.6	7.1	7.6
	<i>Ranunculus</i>	16.8	23.8	15.2	20.9	13.7	18.0	24.6	20.6	15.4	14.3	19.9	18.9	18.4
	<i>Succisa</i>	12.3	11.0	6.6	11.8	12.4	11.4	14.0	10.9	10.7	13.3	13.4	12.4	11.9
	Průměr	14.3	13.7	13.8	14.0	14.1	14.0	18.4	14.3	15.3	17.7	15.6	16.3	15.2

Rok	Druh	Nehnojené plochy					Průměr	Hnojené plochy					Průměr	Celkový průměr druhu
		2	4	6	8	10		1	3	5	7	9		
2014	<i>Anthoxanthum</i>	8.7	6.6	5.5	11.1	9.1	8.2	14.6	7.9	11.4	7.2	11.5	10.6	9.4
	<i>Carex hartmanii</i>	14.9	8.5	11.7	12.9	14.1	12.5	16.1	17.6	23.3	17.7	27.9	19.8	15.9
	<i>Carex panicea</i>	9.3	10.5	5.9	11.3	10.0	9.5	13.2	11.6	9.6	8.6	8.5	10.4	9.9
	<i>Carex pilulifera</i>	6.8	9.9	9.9	10.7	7.2	8.8	11.3	9.6	12.0	9.8	11.7	10.9	9.9
	<i>Festuca</i>	10.5	10.1	11.4	13.3	14.7	12.0	19.3	12.8	21.9	21.0	18.0	18.6	15.3
	<i>Holcus</i>	11.5	19.7	12.8	17.4	18.2	15.6	22.5	20.1	22.7	20.0	21.3	21.3	18.6
	<i>Juncus</i>	19.7		8.7	8.6		13.5	39.8		20.9	16.6		29.7	20.9
	<i>Molinia</i>	15.8	18.2	12.3	14.6	17.6	15.6	26.7	22.0	31.6	17.7	14.2	22.5	19.1
	<i>Nardus</i>	9.5	11.5	14.7	13.4	15.4	12.8	18.1	16.8	16.8	16.4	14.8	16.6	14.7
	<i>Pedicularis</i>	6.7	6.6	5.0	7.6	9.5	7.1	11.1	11.6	12.0	7.6	12.1	10.3	8.2
	<i>Ranunculus</i>	17.6	14.1	17.3	16.1	11.8	15.3	20.0	16.0	10.2	19.0	18.5	17.2	16.3
	<i>Succisa</i>	7.7	8.9	6.4	10.8	10.9	8.9	11.7	16.0	7.3	15.1	13.0	12.9	10.9
		Průměr	11.3	10.9	10.1	12.5	12.3	11.4	19.1	14.7	16.6	14.7	15.2	16.1
2015	<i>Anthoxanthum</i>	8.3	8.8	5.1	7.6	11.4	8.3	11.3	10.3	8.7	9.4	7.6	9.4	8.8
	<i>Carex hartmanii</i>	16.9	11.9	18.3	13.8	14.6	15.1	12.6	16.3	19.3	14.3	20.9	16.7	15.8
	<i>Carex panicea</i>	12.0	9.4	9.3	8.6	14.8	10.8	15.0	13.3	12.9	10.1	14.4	13.1	12.0
	<i>Carex pilulifera</i>	9.2	8.2	10.5	11.9	8.1	9.6	11.2	9.9	11.8	9.3	12.0	10.9	10.2
	<i>Festuca</i>	10.7	11.7	9.6	18.4	15.6	13.2	20.3	14.2	19.7	20.2	15.0	17.9	15.5
	<i>Holcus</i>	14.9	10.6	9.9	14.2	10.2	12.0	22.2	19.5	23.1	23.6	24.9	22.7	17.3
	<i>Juncus</i>	21.6			23.5		22.1	35.7		40.1	20.4		32.0	29.0
	<i>Molinia</i>	14.0	19.1	16.2	18.9	19.6	17.6	26.2	19.1	25.9	20.8	21.7	22.8	20.2
	<i>Nardus</i>	16.2	15.2	11.9	14.8	18.4	15.3	20.1	17.0	14.5	11.8	13.0	15.2	15.3
	<i>Pedicularis</i>	3.5	3.3	3.8	4.3	5.4	4.0	13.8	4.4		4.0	2.9	4.4	4.2
	<i>Ranunculus</i>	19.0	13.2	12.5	15.1	7.0	13.5	11.8	6.6	17.1	10.1	11.6	11.3	12.4
	<i>Succisa</i>	10.3	11.8	8.7	9.6	15.9	11.3	11.4	19.1	7.7	13.7	15.0	13.4	12.3
		Průměr	13.6	11.3	10.8	12.9	13.2	12.4	18.0	14.3	18.4	14.1	15.2	16.0
	Celkový průměr ploch	13.1	12.0	11.6	13.2	13.2	12.6	18.5	14.4	16.6	15.6	15.4	16.2	14.4

Příloha 5: Průměrné výšky v jednotlivých letech pro 12 sledovaných druhů v hnojených a nehnojených plochách. Chybové úsečky značí $\pm 1SE$.



Příloha 6: Tabulka abundancí (%) vybraných druhů rostlin v průběhu sledování experimentu pro hnojené a nehnojené plochy (Je zde uvedeno všech dvanáct druhů, u nichž byly měřeny výšky listu, a další druhy dle nejlepšího uvážení autora).

	Abundance				Celkový průměr
	Hnojeno	2013	2014	2015	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0	16.2	17.0	4.2	12.47
	1	14.6	16.0	8.8	13.13
	Průměr	15.4	16.5	6.5	12.80
<i>Betonica officinalis</i>	0	5.0	12.8	22.1	13.31
	1	8.4	6.6	27.6	14.20
	Průměr	6.7	9.7	24.9	13.76
<i>Briza media</i>	0	3.7	5.6	4.1	4.47
	1	1.9	6.0	1.9	3.27
	Průměr	2.8	5.8	3.0	3.87
<i>Carex hartmanii</i>	0	6.2	2.6	0.9	3.25
	1	8.2	3.4	1.7	4.44
	Průměr	7.2	3.0	1.3	3.85
<i>Carex panicea</i>	0	8.2	4.2	2.2	4.87
	1	9.4	3.6	1.2	4.73
	Průměr	8.8	3.9	1.7	4.80

	Hnojeno	Abundance			Celkový průměr
		2013	2014	2015	
<i>Carex pilulifera</i>	0	4.9	1.0	0.3	2.07
	1	5.4	1.2	0.3	2.31
	Průměr	5.2	1.1	0.3	2.19
<i>Festuca rubra</i>	0	13.4	3.3	4.8	7.17
	1	17.0	8.2	14.6	13.27
	Průměr	15.2	5.8	9.7	10.22
<i>Holcus lanatus</i>	0	16.4	14.0	13.6	14.67
	1	30.4	40.0	30.0	33.47
	Průměr	23.4	27.0	21.8	24.07
<i>Juncus effusus</i>	0	0.28	0.08	0.04	0.13
	1	1.2	0.42	0.06	0.56
	Průměr	0.74	0.25	0.05	0.34
<i>Molinia caerulea</i>	0	15.0	25.4	20.6	20.33
	1	22.4	31.0	25.0	26.13
	Průměr	18.7	28.2	22.8	23.23
<i>Nardus stricta</i>	0	1.6	2.6	1.1	1.77
	1	2.4	2.8	2.2	2.47
	Průměr	2.0	2.7	1.7	2.12
<i>Pedicularis sylvatica</i>	0	12.6	2.2	1.0	5.26
	1	4.8	0.4	0.3	1.84
	Průměr	8.7	1.3	0.7	3.55
<i>Ranunculus acris</i>	0	8.6	5.6	3.6	5.93
	1	10.0	5.0	0.9	5.30
	Průměr	9.3	5.3	2.3	5.62
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0	0.1	0.1	0.2	0.13
	1	0.0	0.0	0.0	0.00
	Průměr	0.0	0.1	0.1	0.06
<i>Succisa pratensis</i>	0	7.6	1.8	6.2	5.2
	1	6.9	2.6	3.7	4.4
	Průměr	7.25	2.2	4.95	4.8

Příloha 7: Změna (pozitivní/negativní/neutrální) charakteristik 12 sledovaných druhů rostlin v reakci na experimentální zásah. Reakce jednotlivých druhů jsou vždy relativním rozdílem mezi hnojenými a nehnojenými plochami, např. pozitivní změna abundance nemusí znamenat reálný nárůst abundance druhu, ale jen pomalejší pokles abundance. Rozdíly v reakci jednotlivých druhů nejsou statisticky testovány.

	Výška	Růstová rychlost	Abundance	Přežívání
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	↑	↓	↑	↓
<i>Carex hatmanii</i>	↑	↓	↑	↑
<i>Carex panicea</i>	↑	↑	↓	↑
<i>Carex pilulifera</i>	↑	↑	↔	↓
<i>Festuca rubra</i>	↑	↑	↑	↔
<i>Holcus lanatus</i>	↑	↑	↑	↔
<i>Juncus effusus</i>	↑	↑	???	↑
<i>Molinia caerulea</i>	↑	↑	↓	↔
<i>Nardus stricta</i>	↑	↑	↑	↓
<i>Pedicularis sylvatica</i>	↑	↑	↔	↑
<i>Ranunculus acris</i>	↔	↑	↓	↑
<i>Succisa pratensis</i>	↑	↑	↓	↔