

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Herbivorie terestrických plžů jako faktor ovlivňující složení lučního společenstva – vliv na semenáče

Bakalářská práce



Plzák španělský (*Arion lusitanicus*)

(převzato z <http://www.ireceptar.cz/zahrada/choroby-a-skudci/proc-se-plzak-spanelsky-premnozilo/>)

Karolína Hrubá

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš CSc.

České Budějovice 2016

Hrubá K. (2016): Herbivorie terestrických plžů jako faktor ovlivňující složení lučního společenstva – vliv na semenáče. [Herbivory of terrestrial gastropods as a factor influencing composition of a meadow community – effect on seedlings. Bc. Thesis, in Czech] – 42 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

In a manipulative experiment, I examined the effect of terrestrial gastropod herbivory and of gaps in vegetation on seedlings in a meadow community. This study demonstrated a positive effect of both, herbivory removal and gaps on the establishment and growth of the seedlings. The negative effect of herbivory was more pronounced in gaps than in intact vegetation. Sensitivity of species to herbivory and positive response to gaps differed among the species.

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

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

V Českých Budějovicích dne 21. dubna 2016.

Podpis.....

Poděkování:

Ráda bych poděkovala zejména mému školiteli J. Lepšovi, bez kterého by tato práce nemohla vzniknout. Především mu děkuji za návrh celého experimentu a za zpracování výsledků v programu Statistica, za což bych také ráda poděkovala P. Fibichovi, který analyzoval skeny v programu R. Také bych chtěla poděkovat milým a šikovným brigádníkům z Vily, kteří mi pomohli se zakládáním pokusu na Ohrazení. Velký dík patří samozřejmě mým blízkým, kteří měli se mnou velkou trpělivost a podporovali mě v době, kdy tato práce vznikala.



Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Kompetice, koexistence druhů a strategie rostlin	1
1.2 Antiherbivorní strategie rostlin.....	3
1.3 Uchycování semenáčů a vliv herbivorie na semenáče	4
1.4 Vliv disturbance na semenáče	6
1.5 Vliv herbivorie terestrických plžů na semenáče	6
1.6 Charakteristika slimáka druhu <i>Arion lusitanicus</i>	9
1.7 Cíle práce	11
2. Materiály a metody	12
2.1 Studijní plocha	12
2.2 Vlastní experiment.....	12
2.2.1 Orientační zjištění klíčivosti.....	12
2.2.2 Odhad ztráty listové plochy herbivorí.....	13
2.2.3 Terénní experiment	14
2.2.4 Sběr dat.....	15
2.2.5 Analýza dat.....	16
3. Výsledky	17
3.1 Obecné trendy	17
3.2 Výsledky početnosti semenáčů pro jednotlivé druhy	18
3.3 Výsledky měření výšky sazeniček pro jednotlivé druhy	26
3.4 Výsledky míry herbivorie skenovaných rostlin.....	31
4. Diskuse.....	32
5. Závěr.....	36
6. Literatura	37
7. Přílohy	41

1. Úvod

Tato práce je zaměřena, kromě interakce terestrických plžů a lučních rostlin, také na interakci mezi samotnými rostlinami. Tím, že studuji vliv herbivorie na uchycování semenáčů, chci přispět k pochopení jejich vlivu na regenerační dynamiku společenstva, a tím i na koexistenci druhů. Z tohoto důvodu jsem se rozhodla napsat i více obecných informací ke kompetici a strategii rostlin.

1.1 Kompetice, koexistence druhů a strategie rostlin

Je obecně přijímáno, že druhová diverzita společenstva je ovlivňována vlastnostmi druhů přítomných v daném území, jejich schopností rozšiřovat se a podmínkami stanoviště včetně abiotických podmínek a biotických interakcí (Vítová & Lepš 2011). Druhová diverzita také úzce souvisí s gradienty prostředí, jako je například nadmořská výška, produktivita prostředí, intenzita disturbance, heterogenita habitatu, pH půdy a obsah kationtů, srážky a také intenzita predace (Palmer 1994).

Rostliny rostou v těsné blízkosti ostatních rostlin stejného nebo různého druhu, liší se od sebe zejména v růstu, v produkci semen a v náchylnosti k úhynu. Tyto rozdíly zapříčiňují různou úspěšnost jednotlivých druhů, ale i jednotlivých individuí v kompetici (Grime 1979), která představuje hlavní hnací sílu určující relativní zastoupení druhů v každém rostlinném společenstvu (Del-Val & Crawley 2005).

Kompetice je definovaná jako tendence sousedních rostlin využívat stejné množství světla, iontů, minerálních živin, molekul vody a prostoru (Grime 1979). Rostliny, které se nedokáží vyrovnat s nedostatkem zdrojů (ať již způsobených abiotickými faktory, nebo daných kompeticí ostatních) uhynou.

Přestože mezi většinou rostlinných druhů, které se spolu vyskytují, můžeme předpokládat vzájemný kompetiční vztah, jsou tyto druhy často schopny trvalé koexistence, což se může jevit jako porušení Gauseova principu kompetičního vyloučení (Palmer 1994), který udává, že dva druhy se stejnou nikou spolu z dlouhodobého hlediska koexistovat nemohou (Hardin 1960). Jedno z důležitých vysvětlení koexistence druhů je založeno na dynamice společenstva – ta předpokládá opakující se vznik mezer (angl. gaps – níže v textu užívám pouze počeštěný název tohoto slova – tedy gapy) ve společenstvu a jejich následnou kolonizaci (Grubb 1977). Pro koexistenci druhů je důležité, zdali mezera, která vznikne v porostu po uhynulé rostlině, bude brzy obsazena rostlinou stejného či jiného druhu (Grubb 1977). Existují i další vysvětlení. Například Grubb (1977) uvádí, že jednoduché kompetiční experimenty s dvou

druhovými směsmi prokázaly, že ve většině případů jeden druh převládne, bez ohledu na to, jaké jsou počáteční proporce druhů. Na druhou stranu v některých párech dochází k tomu, že se bez ohledu na počáteční proporce ustálí jistá rovnováha hustot druhů a tyto druhy tedy trvale koexistují. Nicméně existence takového rovnovážného stavu je závislá na řadě vnějších podmínek včetně hustoty, ve které jsou druhy v pokusech vysévány. Koexistence je také umožněna diferenciací nik a limitacemi v podobě různých zdrojů, např. různými prvky v půdě (Grubb, 1977). Grubb (1977) dále vyzoroval, že ve společenstvech, která jsou chudá na druhy, má obvykle jeden druh o mnoho větší biomasu než druhy ostatní. Opačným extrémem jsou druhově velmi bohatá společenstva bez silné dominanty, kde se obvykle nachází skupina hodně produktivních druhů, následovaná skupinou středně produktivních druhů a řadou vzácných druhů, které přispívají pouze v malé míře k celkové produktivitě společenstva.

Ale zpět ke kompetici. Kompetice je důležitý proces, který ovlivňuje složení rostlinného společenstva. Ke kompetičnímu vyloučení dojde spíše ve stabilním prostředí, a proto můžeme předpokládat, že společenstva, která se nacházejí v časově variabilním prostředí, budou mít často větší druhovou bohatost než společenstva ve stabilním prostředí (Palmer 1994).

V mnoha rostlinných společenstvech je mezidruhová kompetice velmi intenzivní a v důsledku toho mohou i malé změny v rostlinné morfologii (např. výška či povrch listu) vést k výrazným změnám v konkurenční úspěšnosti druhů (Silva & Teresa 1992). Grime (1977) dokládá, že intenzita kompetice vzrůstá s úrodností půdy a klesá se stresem. Nicméně Tilman (1987) tvrdí, že intenzita kompetice je buď nezávislá, nebo klesá s dostupností zdrojů.

Kompetice se odehrává jak nad zemí, tak pod zemí. Schopnost rychlého rozvoje nadzemních částí umožňuje rostlině získávat zdroje (tj. světlo) na úkor ostatních druhů ve společenstvu (Grime 2007), a tím je v kompetici potlačit. Rostliny kompetují o světlo tak, že přerostou ostatní rostliny, které tím zastíní – u citlivých rostlin vede zastínění často k odumření listů, nebo alespoň k výraznému snížení fotosyntézy a to má důležitý vliv na životaschopnost celé rostliny. Rostliny, které mají v zásobních orgánech dostatek energie, mohou dosáhnout vysokého množství biomasy a také dorůst nejvýše, což jim dává výhodu právě v kompetici o světlo (Grime 1979). Některé klonálně se šířící rostliny mají ale schopnost této kompetici uniknout tím, že rostou na méně zastíněná místa (Macek & Lepš 2003). Kompetice o světlo je důležitá především v úživném prostředí (Grime 1979). Zato podzemní kompetice, tj. kompetice o živiny a vodu, je důležitější zvláště v méně

produktivním prostředí (např. na skále s malým množstvím půdy), ale i v dalších případech, např. když je vegetace poničena v důsledku sešlapu (Grime 1979).

Míra kompetice je mimo jiné také dána vývojovým stádiem rostlin. Každé individuum může být na základě morfologie (která odráží do určité míry fyziologický věk) zařazeno do jedné vývojové fáze, Grubb (1977) užívá termíny pionýr, rozvíjející se, dospělý a degenerující. Úspěšnost proniknutí jednoho druhu (obvykle v pionýrském stádiu) do porostu jiného závisí nejen na vlastnostech daného druhu, ale také na tom, v jakém stádiu je zrovna porost druhu, do kterého daný druh proniká (Grubb 1977). Grubb (1977) na základě starších dat Wattových) ukazuje, že proniknutí je úspěšné jen v případech, kdy je stávající druh buď také v pionýrské fázi, nebo ve fázi degenerace. Tento mechanismus poskytuje základ pro možné vysvětlení koexistence dvou takových druhů ve společenstvu (Grubb 1977).

Grime (1979) dělí rostlinné druhy zase z pohledu rostlinných strategií na kompetitory, stresolerantní rostliny a na rostliny ruderální. Rostliny - kompetitoři jsou schopny velmi rychle dosáhnout na zdroje, které umí rychle využít, čemuž odpovídá schopnost rychlého růstu listů a kořenů. Stresolerantní rostliny se vyznačují dlouhou životností orgánů, které jsou odolné proti nepříznivým vlivům a kompetitorům a jsou adaptované na nižší příjem živin. Ruderální rostliny jsou charakteristické krátkou životností a tendencí investovat všechny své zdroje do produkce potomků.

1.2 Antiherbivorní strategie rostlin

Rostliny se musí vyrovnat s mnoha hrozbami, se kterými denně přicházejí do bezprostředního kontaktu. Hlavní riziko představují zejména sousední rostliny, které si s nimi konkurují o podobné zdroje, a také herbivoři a patogeny (Dirzo & Harper 1980). Mezi základní negativní vlivy na rostlinu se mimo jiné řadí herbivorie. Herbivorie je běžná u všech rostlinných druhů. Strauss & Agrawal (1999) udávají, že ztráta primární produkce herbivorií je v průměru přes všechny terestrické ekosystémy přibližně 18%.

Efekt herbivorie závisí na druhu rostliny, na množství rostlinného materiálu odstraněného herbivorem a na fyziologickém stavu rostliny, která je herbivorem konzumována (Dirzo & Harper 1980).

Mezi důležité aspekty efektu herbivorie patří také výživová kvalita rostlin určující míru atraktivity rostlinného materiálu pro herbivory (Barlow et al. 2013) a to především poměr dusíku (N) a uhlíku (C) v rostlinném pletivu, přičemž u každé rostliny je tento poměr jiný. C indikuje obsah taninu a ligninu v rostlině. Tyto látky jsou pro herbivory těžce stravitelné.

Vysoký obsah N mají rychle rostoucí rostliny a tento prvek je pro herbivory limitující, proto je herbivory výrazně preferován (Pálková & Lepš 2008).

Vysoká koncentrace kombinace prvků dusíku (N) a fosforu (P) v listech rychle rostoucích trvalek je zase často spojována s nižšími investicemi do stavby buněčné stěny a jiných chemických složek, které udávají tloušťku a odolnost listů (Grime 1979). To ovšem znamená, že jsou tyto rostliny relativně špatně chráněné proti herbivorům (Grime 1979).

Míra herbivorie rostlin je závislá na mnoha faktorech. Kromě obsahu C, N a P v těle rostliny je pro herbivory důležitým hlediskem také strukturní a chemická obrana rostliny. Dále je důležitá tvrdost listů a obsah glykosidů a alkaloidů. Rostliny se také brání pomocí silic, jejichž koncentrace se v těle rostliny liší druh od druhu (Barlow et al. 2013). Atraktivita rostlin pro herbivory závisí také na mechanických bariérách rostliny, jako jsou chlupy, morfologie rostliny a dostupnost rostliny ve vegetaci.

Předpokládá se, že širokolisté byliny budou pro herbivory více atraktivní, ale důležitým aspektem také zůstává, jak se herbivoři vyrovnají s různými typy rostlinné obrany (Pálková & Lepš 2008).

Důležitým poznatkem je, že herbivorie nemusí být pro rostliny vždy nevýhodná. V některých případech je herbivorie spojená s endo- a exozoochorií (především u obratlovců), a může mít tedy i kladný vliv na rozšiřování semen (Dai 2000).

Herbivorie může mít kladný efekt také na druhovou diverzitu rostlin, protože chutné rostliny jsou obvykle silnějšími kompetitory (Del-Val & Crawley 2005), a tudíž může vést k vyrovnání kompetičních poměrů a tím k oddálení kompetičního vyloučení. Herbivorie může dále ovlivňovat diverzitu rostlin vytvářením heterogenity na různých prostorových úrovních (Adler et al. 2001).

1.3 Uchycování semenáčů a vliv herbivorie na semenáče

Jak sezonní, tak meziroční variabilita (především klimatických) podmínek způsobuje různou úspěšnost v uchycování semen. Je jisté, že semena různých druhů mají různě dlouhou životnost, ale rozdíly v jejich přežívání jsou více určeny přírodními podmínkami, chutností, stravitelností a množstvím jejich predátorů přítomných na stanovišti (Grubb 1977). Intenzita herbivorie stoupá v místech, kde je pro herbivora k dispozici dostatek stravy, tj. dostatek semen daného druhu, která jsou herbivorovi dostupná (Grubb 1977). V travním porostu jsou semenáče často příliš malé na to, aby byly zajímavou potravou pro obratlovce (i když je někteří hlodavci také konzumují), a proto se zde věnují hlavně herbivorii bezobratlých.

Variabilita počtu životaschopných semen jednoho druhu v různých mezerách může být větší než variabilita mezi druhy a to nejen kvůli rozdílům v šíření semen, ale také kvůli rozdílům v plodnosti mezi individui každého druhu (Špačková & Lepš 2004, Grubb 1977). Velmi důležitá je ovšem různá schopnost šíření u různých druhů – obvykle platí, že druhy s dobrou schopností šíření jsou málo odolné proti kompetičnímu vyloučení (Grubb 1977), což může být opět důležité pro koexistenci daných druhů.

Dalším důležitým aspektem úspěšnosti semen je kromě schopnosti šíření a plodnosti také variabilita v klíčivosti. Semena některých druhů mohou vydržet desetiletí v dormantní fázi a vyklíčit, až když se objeví mezera ve společenstvu (Grubb 1977). Některá semena velmi rychle klíčí v malých mezerách. Jiným semenům prospívá prudké střídání klimatických podmínek, které má často vliv na efekt velkých mezer (při suchu tam nic neroste, při záplavách jsou semena odplavena atd.) (Grubb 1977). Například v oblastech, kde je oheň důležitým ekologickým faktorem, jako je třeba tvrdolistá vegetace mediteránního typu, je mnoho semen zničeno vysokou teplotou při požáru, zato jiné taková událost stimuluje v růstu (Grubb 1977). Klíčivost také ovlivňuje půdní složení, jako je například hladina prvků N a Ca (Grubb 1977).

Po variabilitě v klíčivosti je také důležitá variabilita intenzity predace v čase a prostoru. Tato časo–prostorová variabilita je obvykle pozitivně závislá na množství semen a semenáčů, které jsou herbivorovi nebo patogenu k dispozici (Grubb 1977).

Dalším důležitým bodem v úspěšnosti uchycování semenáče je míra odolnosti proti herbivorii. Semenáče využívají proti herbivorii mechanickou a chemickou obranu (viz výše), na kterou je právě v této zranitelné životní fázi rostliny kladen největší důraz. Zajímavým poznatkem je, že se mechanická a chemická obrana semenáčů nevyvíjí ihned po vyklíčení, ale v čase, kdy jsou semenáče nejvíce zranitelné (Hanley et al. 1995). Některé semenáče se brání herbivorii tak, že obsahují velké množství glukosinolátů (řepka olejka), které odpuzují herbivory, přičemž koncentrace glukosinolátů klesá s věkem semenáčů. Jiné obsahují zase hydroxamovou kyselinu (pšenice a kukuřice). Tyto složky jsou toxické pro celou řadu patogenů a herbivorů. (Hanley et al. 1995).

Náchylnost k herbivorii nezávisí pouze na druhu a způsobu obrany semenáče, ale také na tom, v jaké růstové fázi se semenáče nacházejí (Hanley et al. 1995). Nejmladší semenáče jsou obecně v rostlinné populaci nejvíce náchylné k mortalitě (Hanley et al. 1995, Buschmann et al. 2005) a ve srovnání s ostatní vegetací jsou také nejvíce citlivé na biotické i abiotické faktory (Špačková & Lepš 2004). Mezi biotické faktory ovlivňující mortalitu semenáčů patří především kompetice (hlavně dospělých rostlin) a herbivorie (viz výše), mezi abiotické

faktory pak můžeme řadit např. sucho, stín a hloubku uložení semen (Hulme 1994). Starší rostliny jsou ovšem často schopny přežít působení faktorů, které jsou pro mladé semenáče letální (Grubb 1977).

Praktické sledování vlivu herbivorie na semenáče není bez problémů: i když je mortalita semenáčů v mnoha případech způsobena herbivorií, často to ze stavu semenáče a jeho listů není možné poznat; mnoho semenáčů, které jednoduše zmizí mezi sčítáními, jsou sežrány herbivory, ale při cenzu lze konstatovat pouze jejich vymizení. Navíc některé semenáče mohou mezi sčítáními vyklíčit a hned být sežrány a ty nezaregistrujeme vůbec.

1.4 Vliv disturbance na semenáče

Dalším důležitým aspektem ovlivňujícím přežívání semen a potažmo semenáčů je disturbance stanovišť. V mnoha případech je uchycení semenáčů vzácná událost, která do značné míry závisí na přítomnosti a typu disturbance na lokalitě.

Disturbance může zabránit kompetičnímu vyloučení, nebo jej alespoň zpomalit (Palmer 1994). Heterogenní disturbance může dát vznik prostorové mozaice míst, kde bude nízká hustota rostlin, a tudíž i malá kompetice, či větší hustota rostlin a tím pádem i větší kompetice. Předpokládá se tedy, že kompetice se více projeví v méně heterogenním prostředí (Palmer 1994).

Disturbance bývají, jak již bylo naznačeno výše, heterogenního charakteru a tudíž vytvářejí gapy. Všeobecně se předpokládá, že semenáče rostou lépe v gapech, protože mají větší prostor k růstu a nepůsobí na ně tak velký kompetiční tlak jako na rostliny rostoucí uvnitř vegetace (Kotorová & Lepš 1999). Mají dostatek světla a pravděpodobně i více živin v půdě. Tyto gapy se od sebe liší jak vlastnostmi v jednom časovém okamžiku, tak také variabilitou těchto vlastností v průběhu času (Grubb 1977). Nicméně vegetace může být ve smyslu facilitace také důležitým faktorem, který zabraňuje vysychání vody v okolí semenáčů (Kelemen et al. 2015) a snižuje pravděpodobnost detekce herbivory.

1.5 Vliv herbivorie terestrických plžů na semenáče

Tato práce je zaměřena na měkkýší herbivorii semenáčů, protože terestrickí plži mají ve střední Evropě zejména v poslední době velký vliv na vegetaci, zvláště co se k nám dostal *Arion lusitanicus* (Hanley et al. 2003). Anglicky psané studie užívají často termín slugs / slug herbivory, čemuž by odpovídal český termín slimáci (ve smyslu nazí terestrickí plži, nikoliv ve smyslu českého rodového jména pro rod *Limax*). Nicméně, v bylinných společenstvech je důležitá i herbivorie hlemýžďů (tedy plžů s ulitou).

Terestriční plži, konkrétně slimáci, patří mezi důležité herbivory, kteří ovlivňují spásání bylinné vegetace v mírném pásmu (Buschmann et al. 2005).

Dříve se myslelo, že terestriční plži jsou potravní generalisté, zatímco dnes je dle řady vykonaných experimentálních studií jasné, že si potravu aktivně vybírají. Efekt herbivorie záleží na tom, jaké konkrétní rostliny a jejich tkáně jsou slimáky a hlemýždi preferovány (Hanley et al. 1995, Del-Val & Crawley 2005, Grubb 1977). Přesněji řečeno – terestriční plži jsou schopni pojmout široké spektrum potravy, ale liší se různými potravními preferencemi (Rodriguez & Brown 1997). Pro terestrické plže jsou více atraktivní ruderní druhy, které neinvestují mnoho do antiherbivorní ochrany, než stres tolerantní, pozdně - sukcesní druhy, které naopak do své obrany investují mnoho (Barlow et al. 2013).

Terestriční plži tedy nesnižují pouze produktivitu a biomasu vegetace, ale ovlivňují také druhovou diverzitu. Druhová diverzita může být vyšší díky tomu, že se plži zaměří na silně kompetitivní druhy a tak budou mít méně kompetičně schopné druhy více prostoru a lepší podmínky pro růst (Buschmann et al. 2005). Když plži na druhou stranu preferují méně abundantní druhy, tak dochází ke snižování diverzity vegetace (Buschmann et al. 2005). Terestriční plži mohou ovlivňovat druhové složení rostlinného společenstva tím více, čím více jsou specializovaní.

Na toto téma bylo vykonáno mnoho studií, které se zabývají podobnou problematikou jako má práce. Všechny tyto studie se snažily ověřit vliv plžů na přežívání semenáčů. A ze všech těchto článků je zřejmé, že herbivorie je důležitým faktorem zvláště pro rostliny, které jsou ve fázi semenáče. Herbivorie plžů může kromě složení a diverzity lučních společenstev také zapříčiňovat hranice rozšíření druhů.

V tomto odstavci jsou uvedeni autoři, kteří se zabývali podobnou problematikou jako má práce. Frank (2003) například zkoumal vliv herbivorie slimáků *Deroceras reticulatum* a *Arion lusitanicus* na sedm druhů rostlin květnatých pásů ve Švýcarsku (Květnaté pásy jsou ve Švýcarsku pásy hezky kvetoucích plevelů vysévané na okraje polí jako součást péče o krajinu – farmáři za ně dostávají kompenzace.) Tyto rostlinné druhy, které byly zasety v květnatých pásích, byly střídavě nabízeny oběma druhům (jak *Deroceras reticulatum* tak *Arion lusitanicus*) nebo byly od slimáků chráněny. Výsledkem byl výrazný pokles v početnosti všech druhů v nechráněných plochách, přičemž každý s plžů preferoval jiné druhy nabízených rostlin. Barlow et al. (2013) se zabývali přijatelností 23 rostlinných druhů pro slimáka *Deroceras reticulatum*. Tento slimák byl připouštěn k různým monokulturám semenáčů a dle efektivity herbivorie byly následně zjišťovány potravní preference a odolnost jednotlivých rostlinných druhů. Bylo dokázáno, že plž určité rostlinné druhy preferuje před

jinými a že svou herbivorií ovlivňuje procesy lučního společenstva a uchycování semenáčů. Bruelheide & Scheidel (1999) zase zjišťovali vliv herbivorie měkkýšů a nadmořské výšky na druhovou početnost *Arnica montana*. Tento experiment byl prováděn v různých nadmořských výškách. Vždy byla část ploch, která sloužila jako kontrola, ohrazená sítí z polyethylenu a část ploch byla volně ponechána herbivorii. Bylo potvrzeno, že s klesající nadmořskou výškou vzrůstá efekt herbivorie. Dále se Scheidel & Bruelheide (2001) zabývali herbivorií dvou druhů slimáků *Arion lusitanicus* a *Deroceras agreste* a jednoho druhu hlemýžďe *Arianta arbustorum* na šest druhů rostlin, které byly vždy po dvojicích (vzácný a běžně rozšířený druh) sázeny do čtyř ploch, které byly rozmístěny v různé nadmořské výšce od nížin až po subalpínské pásmo pohoří Harz v Německu. Podobný experiment proběhl i ve skleníku, kde byly slimákům podávány listové disky v kombinaci vzácného a běžně rozšířeného druhu stejně jako v terénním experimentu. Dle předpokladů byla u slimáků zjištěna potravní preference, která se lišila v závislosti na nadmořské výšce. Schiedel & Bruelheide (2004) testovali, jak velká bude herbivorie plžů v závislosti na věkovém složení semenáčů tří hvězdicovitých druhů rostlin (*Centaurea pseudophrygia*, *Centaurea jacea* a *Arnica montana*). Semenáče byly v různé věkové fázi (od jednoho týdne do pěti týdnů) sázeny do nížinné louky. Zjistili, že míra herbivorie koreluje s věkem semenáčů - čím větší jsou semenáče, tím méně jsou náchylné k herbivorii (toto platilo u obou druhů *Centaurea*, nicméně *Arnica m.* byla zkonsumována celá – herbivorie je pro tento druh, rostoucí obvykle ve vyšších nadmořských výškách, limitujícím faktorem). Dále se Scheidel & Bruelheide (2005) zabývali herbivorií dvou druhů z čeledi *Asteraceae* (*Arnica montana* a *Centaurea pseudophrygia*), z nichž část umístili do ploch s moluskocidem a část do nechráněných ploch. *Arnica montana* a *Centaurea pseudophrygia* vykazovaly jednu sezónu větších hustot v gapech s moluskocidem než v nechráněných plochách, v jiné sezóně byl ovšem zaznamenán opak. Hitchmough (2003) zjišťoval efekt velikosti drnů a gapů na výskyt a uchycení *Trollius europaeus*. Experiment byl prováděn ve Skotsku na trvale podmáčené louce. Semena druhu *Trollius europaeus* byla rozdělena z části do kosených a z části do nekosených ploch. Plochy byly rozděleny na několik menších částí, které byly od sebe odděleny drny, kam byly posléze umístěny i slimáci. Bylo prokázáno, že ztráta semenáčů způsobená herbivorií je větší v nekosených plochách a ve větších gapech, než v kosených plochách a menších gapech. A také to, že kritickým faktorem v přežívání semenáčů je spíše herbivorní tlak než výška drnů či velikost mezer. Scheidel a Bruelheide (1999) se zabývali preferencí tří druhů slimáků (*Arion lusitanicus*, *Arion subfuscus* a *Deroceras agreste*), kdy byly každému slimákovi zvlášť podávány listové disky od různých druhů rostlin, z čehož některé disky byly zbaveny chlupů jakožto mechanické

obranu. Byly preferovány listy bez chlupů s výjimkou druhu *Arnica montana*, u které byly upřednostňováni neporušení jedinci. Scheidel et al. (2003) zkoumali, zdali se snižuje herbivorie s nadmořskou výškou. Herbivorie slimáků a hmyzích larev byla zjišťována u tří druhů rostlin z čeledi *Asteraceae*. Experiment byl zakládán v pohoří Harz v Německu. Bylo zjišťováno procentuální poničení listů, květů a kořenů. Výsledkem bylo, že nespecializovaní herbivoři jsou více závislí na klimatických podmínkách a nadmořské výšce než specializovaní herbivoři a také, že specializovaní herbivoři jsou více závislí na velikosti populace. Hulme (1994) se zabýval vlivem herbivorie měkkýšů, hlodavců a členovců na přežití 21 rostlinných druhů, které se běžně vyskytovaly na dvou lokalitách (pastviny, louka) ve Velké Británii. V obou experimentech, jak na louce, tak na pastvinách, byla část ploch ohrazená pletivou o různém průměru a do částí ploch byl přidáván pesticid proti členovcům a měkkýšům. V průměru trpěly herbivorií více trávy než byliny. Plži konzumovali zejména listy, zatímco hlodavci konzumovali celé semenáče. Westerbergh & Nyberg (1995) zjišťovaly jaká je herbivorní preference tří druhů plžů (dvou slimáků – *Arion fasciatus*, *Arion subfuscus* a jednoho hlemýždě *Arianta arbustorum*) na dva poddruhy *Silene dioica*, z nichž jedna forma byla s chlupy a druhá lysá. Experiment byl prováděn jak ve skleníku, tak i v přírodních podmínkách v pohoří ve Švédsku. Byla zjištěna preference lysého poddruhu.

Všichni tito autoři zkoumali buď vliv gapů nebo ohrazení či vystavení pesticidů v souvislosti s herbivorií terestrických plžů. Interakce gapu (tj. disturbance) a ohrazení (tj. vyloučení herbivorie) v souvislosti s herbivorií plžů ovšem nejsou dostatečně studovány.

Za účelem zjištění potravní preference terestrických plžů jsem pro svoji studii vybrala různé druhy rostlin, a to jak šťavnaté širokolisté byliny s vyšším množstvím dusíku, tak také méně chutné trávy s vyšším množstvím karbohydrátů. Dále jsem zjišťovala efektivitu gapů a vegetace na úspěšnost klíčení semenáčů.

1.6 Charakteristika slimáka druhu *Arion lusitanicus*

Pravděpodobně nejdůležitějším měkkýším herbivorem ve střední Evropě je v současné době invazní slimák *Arion lusitanicus*, který je nejhojnějším terestrickým plžem i na mé pokusné lokalitě.

Tito invazní terestriční plži pocházejí ze Španělska a jsou hojně rozšířeni v zemědělské krajině (Honek & Martínková 2007). Slimáci tohoto druhu mohou mít ve smíšených stanovištích výrazný vliv a mohou kompletně zničit populace některých druhů rostlin zejména ve fázi semenáče (Honek & Martínková 2007).

Arion lusitanicus je západoevropský druh, který pravděpodobně pochází z Pyrenejského poloostrova, západní části Anglie a Francie (Dvořák & Horský 2003). *Arion lusitanicus* byl v České republice poprvé zaznamenán v roce 1991. K hlavnímu rozšíření došlo mezi lety 1996 a 2000 (Honek & Martínková 2007). Tento druh se vyskytuje především v husté vegetaci, mezi drny rostlin, v živých plotech (Honek & Martínková 2007) a na kulturních plochách, kde zejména v této době páchá rozsáhlé škody (Dvořák & Horský 2003). Má tendenci osidlovat zastíněná místa nejlépe se vzrostlou vegetací, která poskytuje ochranu pro jeho vajíčka a zabraňuje možnému vyschnutí (Dvořák & Horský 2003).

Arion lusitanicus se řadí mezi mírně vlhkomilné druhy, u kterých je obzvláště za vlhkého počasí v období od pozdního rána a za brzkého večera (Honek & Martínková 2007) patrný zvýšený výskyt na zemědělských či zahradních plochách (Dvořák & Horský 2003). Výskyt tohoto slimáka je dokumentován v nížinách a pahorkatinách, avšak s rozšiřujícím se areálem se také dostává do výšek okolo 750 m. n. m., výjimečně i výše (Dvořák & Horský 2003).

Arion lusitanicus má ve středoevropských podmínkách jednu generaci do roka. K páření dochází na konci června a jedno individuum klade v průměru 4-7 snůšek o cca 225 vajíčkách (Dvořák & Horský 2003). Malá plži se vyskytují od pozdního dubna. Dospívají v období od července do srpna a umírají v září téhož roku (Honek & Martínková 2007). Největší nárůst počtu tohoto druhu je v období od května do června (Dvořák & Horský 2003).



Obr. 1. *Arion lusitanicus*

(převzato z <http://www.zahrada-centrum.cz/clanky/nahled/217-cim-hubit-slimaky-a-plzaky>)

1.7 Cíle práce

Cílem této práce je objasnění pěti aspektů:

1. Do jaké míry jsou semenáče různých druhů rostlin zvýhodněné gapem.
2. Jaký vliv na semenáče má přítomnost slimáků.
3. Je vliv herbivorie stejně důležitý pro semenáče rostoucí v gapu a pro semenáče v zapojené vegetaci?
4. Jsou výše zmíněné efekty stejné pro semenáče klíčící ze semen, a pro mladé předpěstované sazeničky, tedy pro pozdější fázi růstu?
5. Jaký je efekt herbivorie na rostliny běžně se vyskytující na lokalitě (předběžné pilotní sledování).

Ve všech těchto aspektech mě zajímají rozdíly mezi jednotlivými druhy.

2. Materiály a metody

Práce se skládá z observační části, jejímž cílem bylo provést pilotní sledování a odhadnout ztrátu listové plochy způsobenou herbivorií u vybraného souboru rostlin. Druhá část se zabývá manipulativním experimentem, který je základem této práce a jehož cílem bylo ověřit vliv herbivorie a gapů na uchycování semenáčů a sazeniček vybraných druhů.

2.1 Studijní plocha

Experiment jsem prováděla na střídavě podmáčené bezkolencové louce, která se nachází asi 2 km severovýchodním směrem od vsi Ohrazení (GPS souřadnice: 48°57'N, 14°36'E) a asi 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic. Nadmořská výška této oblasti je 510 m nad mořem a průměrná teplota se pohybuje okolo 7-8 °C. Průměrné roční srážky se pohybují okolo 620 mm (Lepš 1999).

Studijní plocha je obhospodařována dle tradičního managementu, a to kosením jednou či dvakrát do roka. Tento způsob obhospodařování skončil koncem osmdesátých let a až od roku 1994 se louka začala opět kosit. Jedná se o oligotrofní druhově bohatou louku fytoecologicky patřící do svazu *Molinion* s některými prvky svazu *Violion caninae*. Dominantním druhem této louky je *Molinia caerulea* (nomenklatura podle Kubát et al. 2002). Mezi další dominantní druhy patří *Nardus stricta* s 12% pokryvností, *Festua rubra* s 6%, *Potentilla erecta* s 6% a *Carex panicea* se 4%. Na lokalitě se dále nachází 70 dalších druhů cévnatých rostlin a mechů (Lepš 1999). Z měkčů je na lokalitě běžný především slimák druhu *Arion lusitanicus*. Charakteristika viz úvod.

2.2 Vlastní experiment

2.2.1 Orientační zjištění klíčivosti

Ještě před založením terénního experimentu jsem v laboratoři orientačně stanovila klíčivost semen jednotlivých druhů (od podrobnějšího stanovování jsem upustila, protože víme, že mezi klíčivostí stanovenou tímto způsobem a reálnou klíčivostí v terénu je jen velmi volný vztah (Švamberková 2015). Mým cílem bylo získat hrubou představu o klíčivosti, kterou bych mohla použít při interpretaci dat.

Do osmi Petriho misek s filtračním papírem jsem nasypala sto semen od jednoho druhu na jednu misku. Na misce jsem semena rozmístila tak, aby nebyla v přímém kontaktu se sousedními semeny a měla tak co nejlepší podmínky na klíčení. Celkem experiment zahrnoval osm lučních druhů rostlin: *Angelica sylvestris*, *Plantago lanceolata*, *Betonica officinalis*,

Lychnis flos-cuculi, *Holcus lanatus*, *Prunella vulgaris*, *Succisa pratensis* a *Anthoxanthum odoratum*. Jednalo se o druhy, které jsou na lokalitě běžné, pro něž bylo možné koupit dostatečné množství semen a jejichž semenáče jdou rozumně poznat v terénu. Úmyslně jsem nevybrala ostřice, o kterých je známo, že špatně klíčí. Některá semena vyklíčila rychle a bez větších problémů, jiná semena měla s vyklíčením problémy, zejména kvůli tomu, že měla tendenci k plesnivění (podrobněji viz tabulka 1). Jedná se o semena druhů, které se na lokalitě běžně vyskytují, nicméně já jsem semena koupila od firmy Planta naturalis.

Tab. 1. Klíčící experiment - míra klíčivosti semen u osmi druhů rostlin (počet vyklíčených semen ze sta).

Druh	Počet vyklíčených semen	Poznámky
<i>Plantago lanceolata</i>	65	velmi rychlé klíčení
<i>Betonica officinalis</i>	15	-
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	10	-
<i>Holcus lanatus</i>	31	velmi rychlé klíčení
<i>Prunella vulgaris</i>	67	velmi rychlé klíčení
<i>Succisa pratensis</i>	1	tendence k plesnivění
<i>Antoxantum odoratum</i>	50	velmi rychlé klíčení

Pozn. Semena druhu *Angelica sylvestris* nevyklíčila vůbec, proto nejsou v tabulce 1 zaznamenána.

2.2.2 Odhad ztráty listové plochy herbivorů

Během srpna 2015 jsem na lokalitě Ohrazení sesbírala 14 běžných druhů širokolistých bylin a trav, které jsem následně skenovala za účelem zjištění míry herbivorie. Od každého druhu jsem sebrala pět individuů. Z každého individua jsem ostříhala všechny listy, které jsem poté oskenovala.

Na skenování jsem vybrala tyto druhy rostlin, které byly dostatečně hojné a měly v době sběru dobře rozvinuté listy: *Betonica officinalis*, *Briza media*, *Lychnis flos-cuculi*, *Holcus lanatus*, *Lathyrus pratensis*, *Lysimachia vulgaris*, *Melampyrum pratense*, *Myosotis nemorosa*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Selinum carvifolia*, *Succisa pratensis* a *Galium boreale*. Jedná se vesměs o běžné a relativně hojné druhy na lokalitě. Nepoužila jsem úzkolisté trávy, kde by skenování mohlo činit problémy. Naskenované listy

výše zmíněných rostlinných druhů jsem následně zbavovala stínů v grafickém editoru (PhotoFiltre7), dále jsem již vyčištěné bílé skeny listů dobarvovala zelenou barvou tak, aby byla přemalována místa ožeru v listech a mohly se pak následně odečíst čisté reálné skeny zbavené stínů a skeny, kde byla zeleně domalována herbivorní ztráta. Tyto skeny byly analyzovány v programu R a poskytly odhad plochy celého listu (dobarvené skeny), a nepoškozené plochy listu. Jejich rozdíl je odhadem zkonsumované plochy, intenzita herbivorie byla vyjádřena jako podíl zkonsumované plochy z celkové plochy listu. (Zpracování v programu R provedl Pavel Fibich.)

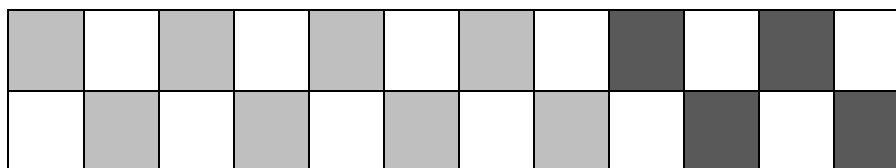
2.2.3 Terénní experiment

Cílem experimentu bylo porovnat uchycování v gapech a v nenarušené vegetaci (kontrola), a to za přítomnosti či nepřítomnosti slimáků (zde hlavně *Arion lusitanicus* viz výše). Faktory přítomnost / nepřítomnost slimáků a vegetace / gap byly kombinovány faktoriálním způsobem. Pro experiment jsem použila všechny druhy užití v předběžném testu klíčivosti.

Experiment jsem navrhla do bloků. Bloky jsem buď ohradila, nebo nechala neohrazené. Do ohrazených ploch jsem pravidelně přidávala Vanish – pesticid proti slimákům.

Experimentální plocha ve tvaru obdélníku byla dlouhá 33 m a široká 3 m. Uvnitř experimentální plochy jsem vytvořila 14 menších obdélníkových bloků rovněž ve tvaru obdélníku s rozměry 0,5 x 3 m, mezi nimiž jsem ponechala 2 m mezeru, 7 bloků jsem ohradila pletivem (kvůli zabránění přístupu herbivorů) a dalších 7 bloků jsem ponechala bez pletiva (volně přístupné pro herbivory). Tyto bloky se pravidelně střídaly. Na ohrazení bloků jsem použila kovové pletivo s oky o průměru 3 mm. Pletivo jsem z 5 cm zabudovala do země, 15 cm pletiva bylo nad zemí a z toho konečně 2 cm pletiva jsem ohnula do tvaru číslice 1 směrem ven z plochy. Každý ze 14 bloků jsem rozdělila na 24 čtvercových částí. Tyto části se skládaly z 12 gapů a 12 kontrol (vegetace ponechaná bez zásahu). Gapy vznikly tak, že jsem vždy vybraný čtverec vegetace podryla a převrátila pomocí lopaty. Kontroly a gapy se pravidelně střídaly do tvaru šachovnice (viz obr. 2). Gap se vždy nacházel naproti kontrole. Do 16 mezer a kontrol jsem vysela semena a do zbylých osmi gapů a kontrol jsem později sázela již vzrostlé napěstované sazeničky. Větší část tedy zahrnovala vysetá semena a menší část zahrnovala vzrostlé sazeničky. Jedná se tedy o tzv. split-plot design, kde odstranění slimáků je tzv. main-plot factor a gap je split plot factor (bloky jsou v této terminologii main-plots).

Do menší části plochy (část obsahující vzrostlé semenáče) jsem do každé kontroly a do každého gapu zasadila 3 sazeničky od každého ze 4 druhů (*Lychnis flos-cuculi*, *Holcus lanatus*, *Plantago lanceolata* a *Anthoxanthum odoratum*), tyto druhy byly přednostně vybrány na základě dobré klíčivosti. Tyto sazeničky byly do bloku sázeny obdobným způsobem jako při vysévání semen, tj. zrcadlově. Druhy byly v každé ploše, jako tomu bylo v případě vysévání semen, randomizované.



Obr. 2. Schéma jednoho bloku.

Gapy na obr. 2. jsou šedě zbarvené. Kontroly jsou bílé. Světle šedě zbarvené jsou gapy s vysetými semeny. Tmavě šedě zbarvené jsou gapy se zasazenými sazeničkami.

2.2.4 Sběr dat

Experiment byl založen v polovině března roku 2015. Následující měsíc, 4. dubna, jsem vysévala semena do části pro semenáče, čili větší části všech bloků (viz obr. 2). Do každé mezery a kontroly jsem vysévala 200 semen od každého z osmi druhů. Umístění druhů bylo v každé ploše randomizované. První sčítání jsem zhotovila dne 12. května.

Začátkem června jsem semínka vybraných čtyř druhů - *Plantago lanceolata*, *Lychnis flos-cuculi*, *Holcus lanatus* a *Anthoxanthum odoratum* po dobu 14 dnů napěstovala v „jiffy pots“ – rašelinném substrátu v jednoduché růstové komoře za stabilní teploty. Dne 17. 6. jsem již vzrostlé sazeničky zasadila do menší části všech bloků (viz obr. 2). Sazeničky jsem sázela do bloků ve velikosti, která se lišila druh od druhu. Sazeničky *Lychnis flos-cuculi* byly vysoké v průměru 1 cm, sazeničky *Holcus lanatus* byly velké v průměru 10 cm, sazeničky *Plantago lanceolata* byly velké v průměru 4 cm a sazeničky *Anthoxanthum odoratum* byly velké v průměru 12 cm. Do každého gapu a kontroly jsem zasadila 3 sazeničky od každého druhu, tj. každý druh do samostatného gapu a kontroly. Ještě téhož dne jsem zhotovila první měření sazeniček. Každé sčítání jsem všechny ohrazené bloky posypala Vanishem – přípravkem určenému k hubení slimáků. Dne 23. 6. jsem provedla druhé sčítání semenáčů. Dne 15. 7. jsem provedla zkracování porostu na plochách (a to v obou částech - jak v části se sazeničkami, tak v části se semenáči) i mezi plochami. Cílem bylo simulovat jednu seč ročně,

jaká je na podobných loukách obvyklá. Dne 29. 7. jsem provedla třetí sčítání semenáčů a druhé měření výšky sazeniček vypěstovaných v jednoduché růstové komoře za stabilní teploty. Sazeničky vypěstované v jednoduché růstové komoře za stabilní teploty jsem zkrátila na úroveň ostatních, již ze dne 15. 7. zkrácených semenáčů, jak by k tomu došlo v případě kosení louky. Dne 3. 9. jsem provedla čtvrté sčítání semenáčů a třetí měření výšky sazeniček vypěstovaných v jednoduché růstové komoře za stabilní teploty. Dne 28. 10. jsem dokončila páté poslední sčítání semenáčů a čtvrté poslední měření výšky sazeniček vypěstovaných v jednoduché růstové komoře za stabilní teploty.

2.2.5 Analýza dat

Data ze sčítání semenáčů a měření výšky sazeniček byla vyhodnocena pomocí obecného lineárního modelu se smíšenými efekty, což odpovídalo uspořádání experimentu, tj. split-plot design pro opakovaná pozorování. Faktory otevřené/bez slimáků, vegetace/gap a čas byly považovány za faktory s pevným efektem, faktory blok (vnořen do faktoru otevřené/bez slimáků) a druh jsou faktory s náhodným efektem. Identita každé plochy je jednoznačně určena kombinací bloku, druhu a dvou zásahů (tj. otevřené/bez slimáků, vegetace/gap) a proto nemusí být v modelu explicitně zahrnuta. Odpověď byl počet semenáčů v ploše, byla použita logaritmická transformace (přesněji $\log(x+1)$) a tím se multiplikativní efekty stávaly aditivními (kvůli přičtení jedničky pouze přibližně), takže bylo možné např. porovnávat dynamiku jednotlivých druhů, i když vykazovaly velmi různou klíčivost. Druh *Angelica sylvestris* byl, v důsledku nulové klíčivosti, přirozeně z hodnocení vyloučen. Podobný model byl použit i pro výšky přežívajících sazeniček. Modely pro analýzu dat byly formulovány mým školitelem.

Data pilotního experimentu určující procentuální herbivorii ze skenů byla dále vyhodnocována za využití programu Statistica s pomocí jednocestné ANOVY. Odpovědí byla procenta zkonsumované plochy a jako prediktor byla použita identita druhu. Na procenta herbivorie byla využita Arc sin transformace. Chybové úsečky ve všech grafech znázorňují 95% konfidenční interval.

3. Výsledky

3.1 Obecné trendy

Analýza celého modelu semenáčů (Tab. 2) ukázala, že ohrazení má v průměru přes všechny druhy pozitivní vliv na počet semenáčů ($P = 0,016$), gap má také pozitivní vliv na počet semenáčů ($P < 10^{-3}$), počet semenáčů s časem klesá, což není překvapivé, protože semenáče vymírají. Početnost semenáčů v ohrazených plochách a v otevřených plochách se liší druh od druhu. Důležitá je průkazná interakce gap * ohrazení, která ukazuje, že efekt terestrických plžů je větší v gapech než ve vegetaci. Velmi výrazné jsou jak efekty druhu, tak i jeho interakce s ohrazením a gapem, která znamená, že každý druh je jinak ovlivněn kompeticí a každý druh je jinak ovlivněn přítomností terestrických plžů. Efekt gapu se s každým sčítáním mění (průkazná interakce gap * sčítání), efekt ohrazení se nemění.

U měření výšky sazeniček (Tab. 3) byl opět prokázán pozitivní vliv ohrazení ($P = 0,006$), herbivorie má tedy negativní efekt na výšku sazeniček; naproti tomu zde není tak důležité, jestli rostliny rostou v gapu nebo ve vegetaci – efekt byl neprůkazný ($P = 0,64$).

Tab. 2. Výsledky obecného lineárního modelu pro vývoj početnosti semenáčů v závislosti na experimentálních zásazích.

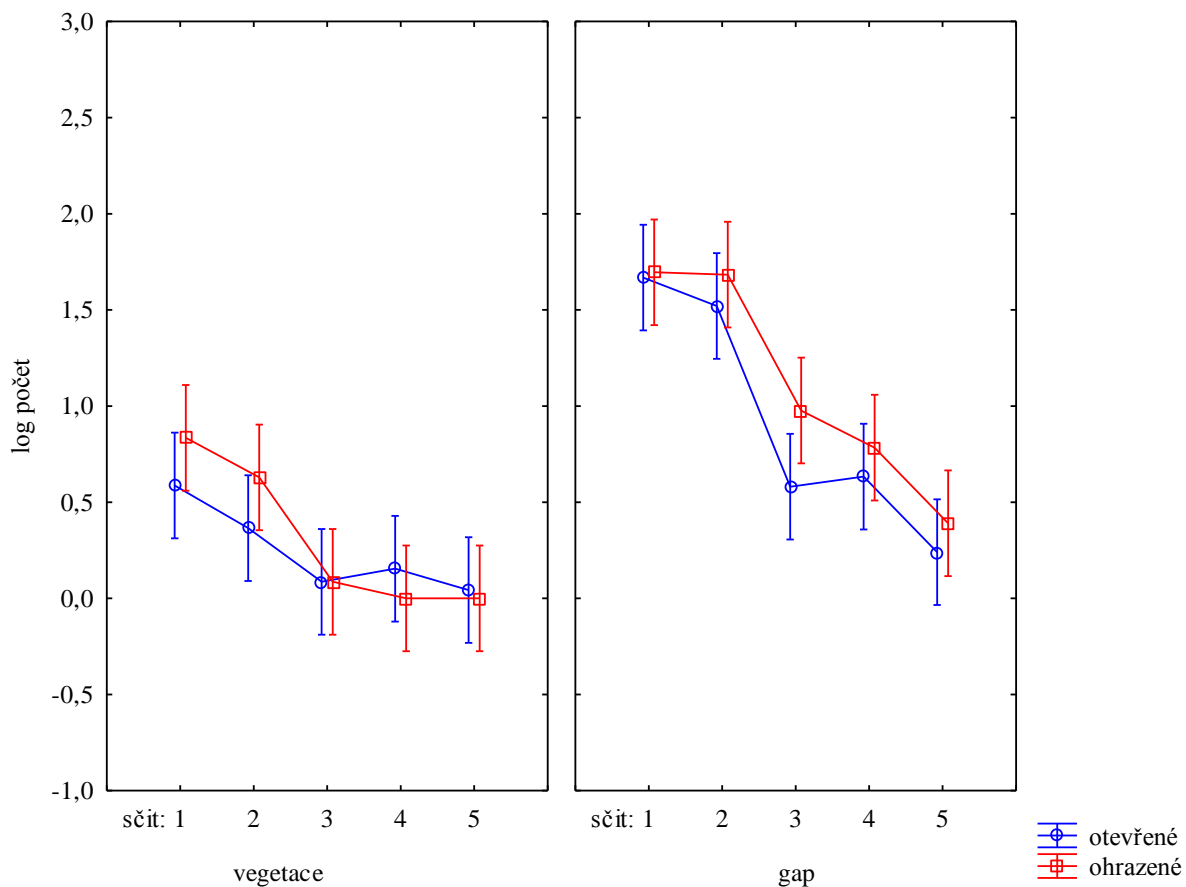
Univariate Tests of Significance for logpocet (Statistikasemenace.sta)								
Over-parameterized model								
Type III decomposition; Std. Error of Estimate: .3776365								
Effect	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	768.5235	1	768.5235	7.1059	19.72872	38.95455	0.000403
excloser	Fixed	7.1772	1	7.1772	9.3582	0.84268	8.51711	0.016404
gap	Fixed	65.1799	1	65.1799	7.0000	1.36100	47.89109	0.000227
excloser*gap	Fixed	2.2250	1	2.2250	91.0000	0.14453	15.39528	0.000189
blok(excloser)	Random	3.4973	12	0.2914	36.0000	0.10608	2.74796	0.009445
Scit	Fixed	27.1538	3	9.0513	20.4451	0.10797	83.82780	0.000000
blok(excloser*Scit)	Random	3.8181	36	0.1061	720.0000	0.14261	0.74370	0.863915
excloser*gap*Scit	Fixed	1.1458	3	0.3819	91.0000	0.14453	2.64271	0.053998
druh	Random	137.0592	7	19.5799	10.9385	1.91032	10.24953	0.000486
excloser*druh*gap*Scit	Random	13.1518	91	0.1445	720.0000	0.14261	1.01344	0.450027
excloser*druh	Random	4.8589	7	0.6938	91.0000	0.14453	4.80084	0.000124
druh*gap	Random	9.5270	7	1.3610	91.0000	0.14453	9.41704	0.000000
gap*Scit	Fixed	2.3071	3	0.7690	91.0000	0.14453	5.32101	0.002008
excloser*Scit	Fixed	0.2148	3	0.0716	20.4451	0.10797	0.66313	0.584197
Error		102.6787	720	0.1426				

Tab. 3. Výsledky obecného lineárního modelu vlivu experimentálních faktorů a času na výšku sazeniček. Byly použity jen rostliny živé, výška byla logaritmicke transformována.

Univariate Tests of Significance for lovyska (Spreadsheet4)								
Over-parameterized model								
Type III decomposition; Std. Error of Estimate: .2860936								
Effect	Effect (F/R)	SS	Degr. of Freedom	MS	Den.Syn. Error df	Den.Syn. Error MS	F	p
Intercept	Fixed	222.9229	1	222.9229	3.0338	15.51407	14.36907	0.031586
blok(excloser)	Random	2.2767	12	0.1897	624.0000	0.08185	2.31796	0.006697
excloser	Fixed	7.1983	1	7.1983	5.0337	0.33776	21.31193	0.005658
druh	Random	50.2163	3	16.7388	4.5894	0.69882	23.95287	0.003037
gap	Fixed	0.1147	1	0.1147	3.0870	0.43280	0.26510	0.641244
scit	Fixed	1.2822	2	0.6411	6.6308	0.14635	4.38078	0.061296
excloser*druh	Random	0.8169	3	0.2723	3.0708	0.14387	1.89254	0.303721
excloser*gap	Fixed	0.0664	1	0.0664	3.4502	0.09097	0.73021	0.448067
druh*gap	Random	1.3838	3	0.4613	0.6187	0.05025	9.17907	0.360048
excloser*scit	Fixed	1.2666	2	0.6333	6.7041	0.13220	4.79053	0.051045
druh*scit	Random	0.9151	6	0.1525	1.9447	0.09376	1.62662	0.432591
gap*scit	Fixed	0.0285	2	0.0142	8.5352	0.04295	0.33142	0.726744
excloser*druh*gap	Random	0.2751	3	0.0917	6.5528	0.08265	1.10960	0.410802
excloser*druh*scit	Random	0.8221	6	0.1370	6.0248	0.08265	1.65702	0.277005
excloser*gap*scit	Fixed	0.1258	2	0.0629	7.1515	0.08262	0.76150	0.501395
druh*gap*scit	Random	0.2361	6	0.0393	6.0000	0.08265	0.47582	0.806035
excloser*druh*gap*scit	Random	0.4961	6	0.0827	624.0000	0.08185	1.01023	0.417452
Error		51.0741	624	0.0818				

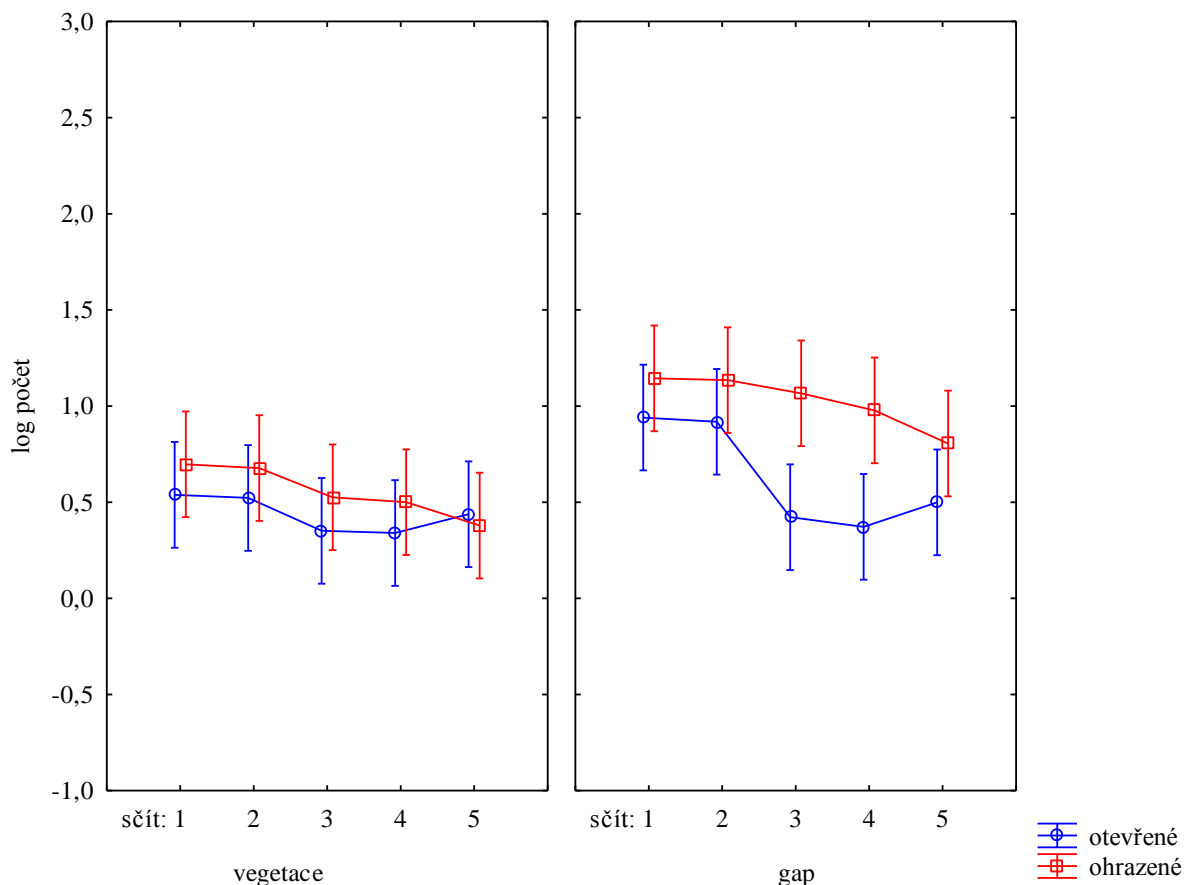
3.2 Výsledky početnosti semenáčů pro jednotlivé druhy

Na následujících stránkách uvádím výsledky pro jednotlivé druhy. Protože byla data pro všechny druhy hodnocena jedním obecným modelem, nepovažuji už za nutné provádět testy pro každý druh zvlášť, protože by to vedlo ke zvýšení pravděpodobnosti výskytu chyby prvního druhu. Obrázky ukazují, co je zřejmé z Tab. 2, tj. pozitivní vliv odstranění herbivorie, pozitivní vliv gapu, i to, že se velikost těchto efektů liší mezi druhy.



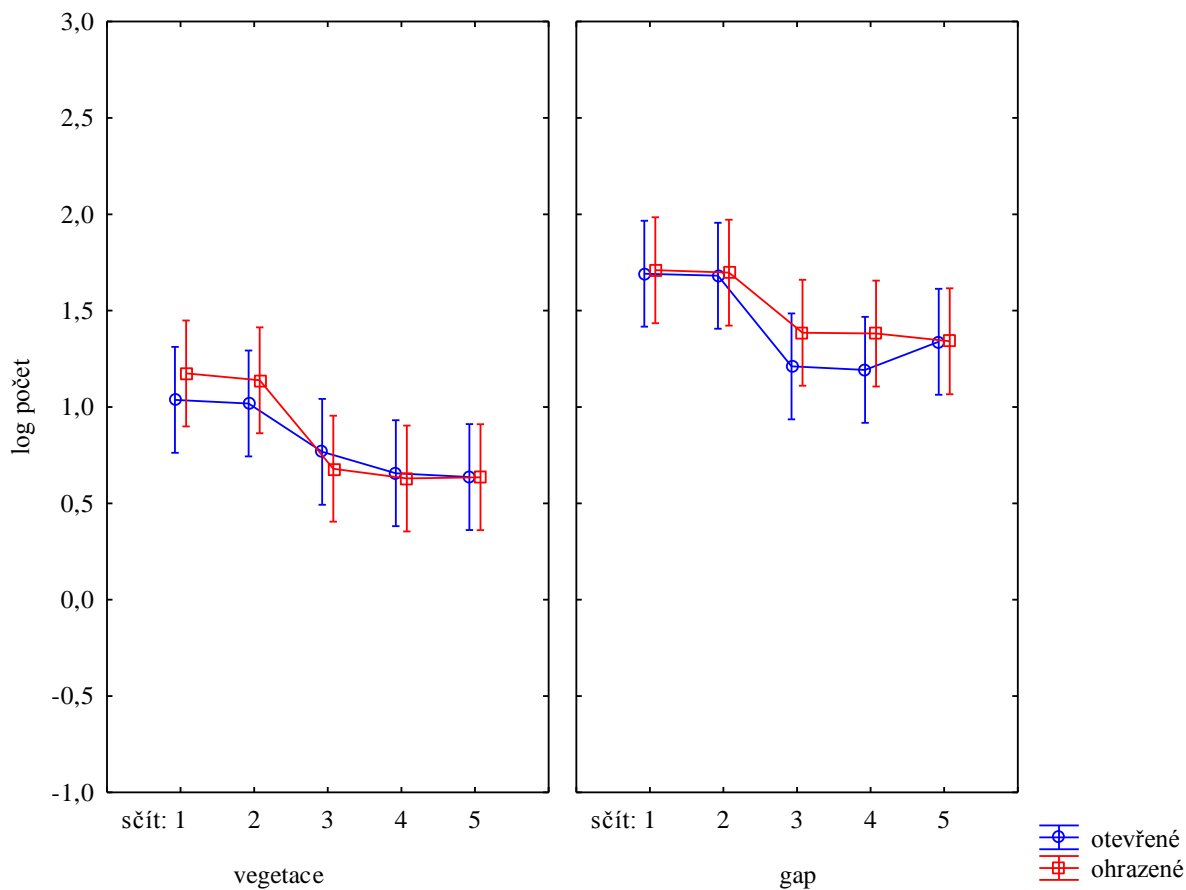
Obr. 3. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Plantago lanceolata*.

Obrázek 3 ukazuje, že pro druh *Plantago lanceolata* má výrazný pozitivní vliv umístění v gapu oproti vegetaci a to zejména ve fázi klíčení. Ve 3., 4. a 5. měření bylo oproti předpokladu ve vegetaci více individuů v neohrazených plochách než v plochách ohrazených. Zato v gapu bylo dle předpokladu více individuů v ohrazených plochách než v plochách neohrazených. Ohrazené plochy pomáhají udržovat početnost individuů v gapu, naproti tomu ve vegetaci v druhé polovině celkového měření je početnost vyšší v otevřených plochách.



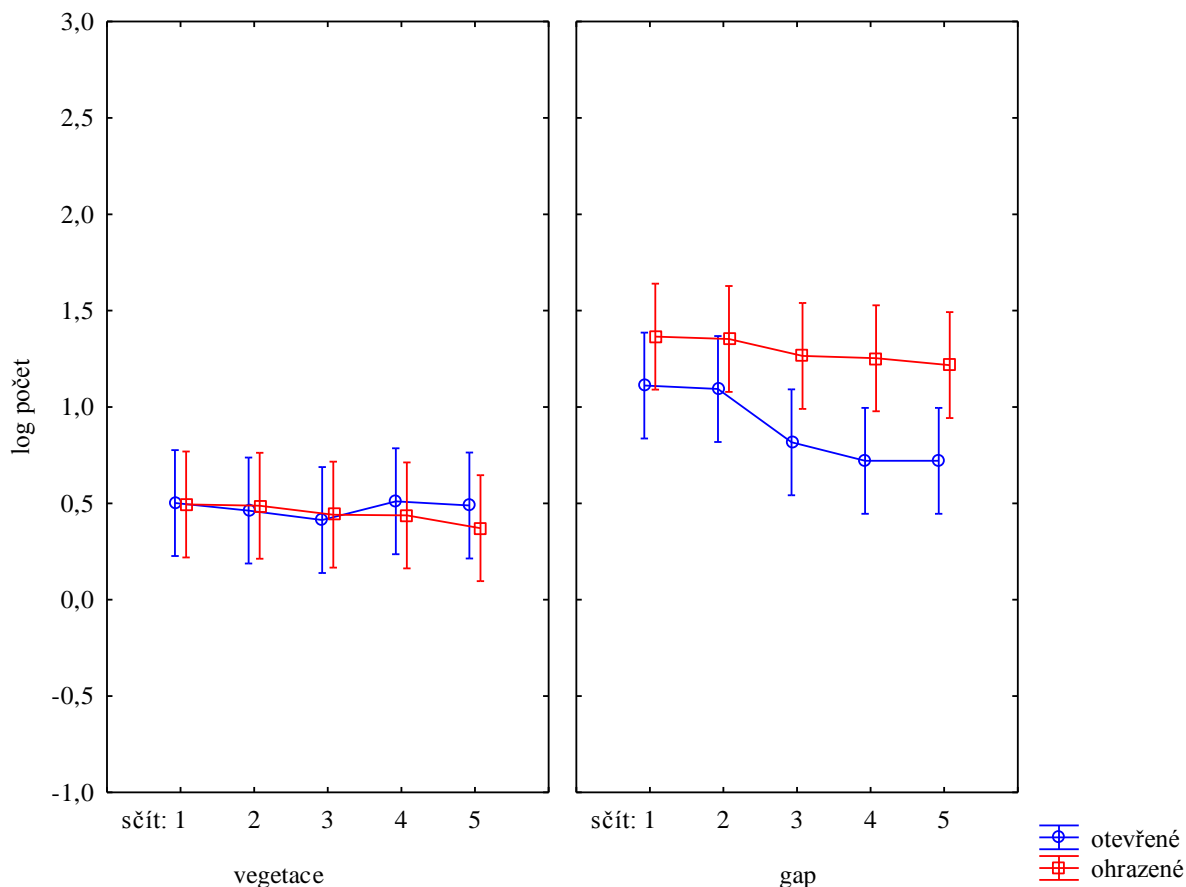
Obr. 4. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Succisa pratensis*.

Obrázek 4 ukazuje, že počet druhu *Succisa pratensis* nabývá vyšších hodnot v gapu, avšak tento rozdíl není oproti početnosti ve vegetaci nijak zvlášť velký. Výrazné zvýšení početnosti lze pozorovat v gapech v ohrazených plochách. Ve vegetaci je rozdíl početností v otevřených a ohrazených plochách minimální, v pátém sčítání se tyto rozdíly dokonce téměř slévají. Ohrazení ploch hraje významnou roli zejména v gapu, kde je v ohrazených plochách mnohem více individuí druhu *Succisa pratensis*. Zajímavé je, že tento druh v přírodě klíčil, a to zejména v gapech, i když předběžný klíčící test ukazoval na extrémně nízkou klíčivost.



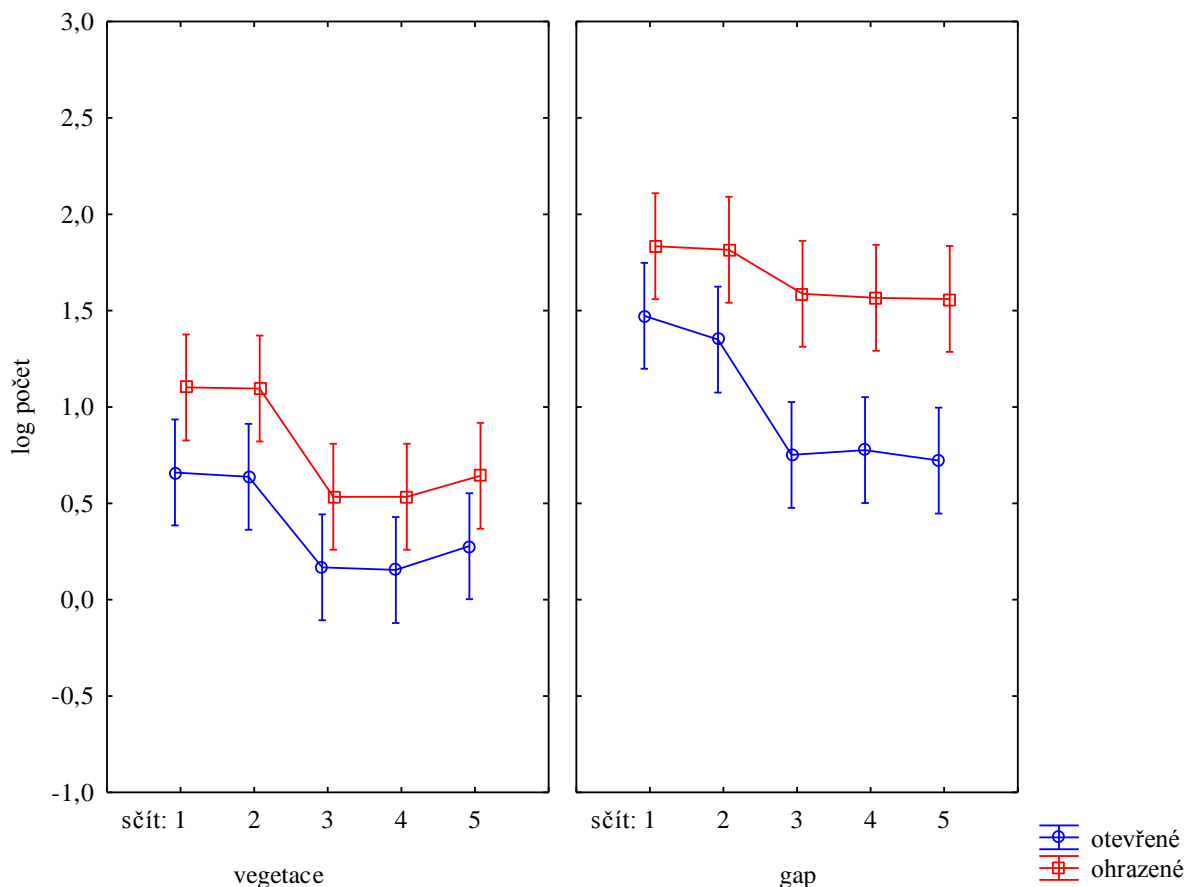
Obr. 5. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Holcus lanatus*.

Obrázek 5 ukazuje, že jednotlivá sčítání nabývají vyšších početností v gapu než ve vegetaci. Sčítání 1, 2 a 3 ve vegetaci demonstruje větší početnost v ohrazených plochách, zatímco u 4. a 5. sčítání je tento trend opačný. U 5. sčítání v gapu a ve vegetaci se početnost v ohrazených a neohrazených plochách vyrovná. U druhu *Holcus lanatus* nehraje ohrazení ploch signifikantní roli.



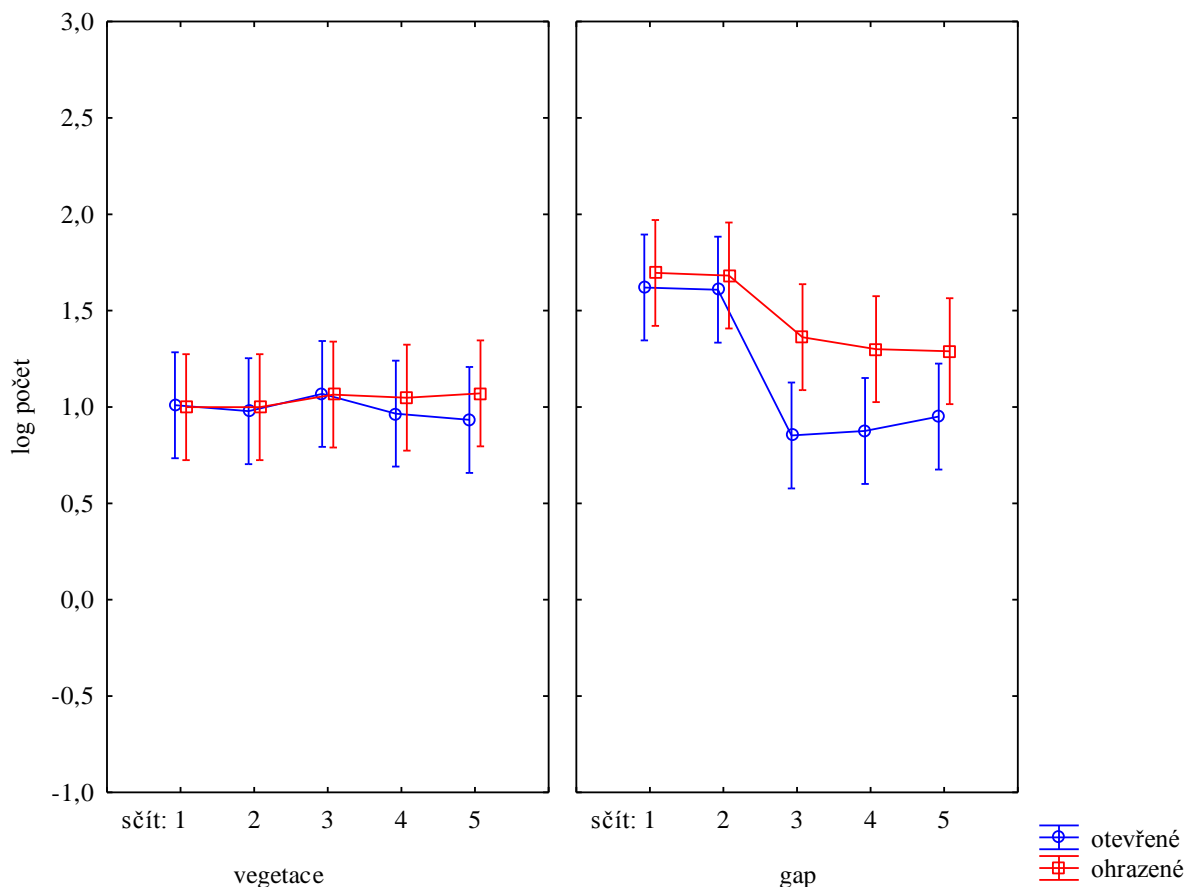
Obr. 6. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Betonica officinalis*.

Obrázek 6 demonstruje, že druh *Betonica officinalis* pozitivně reaguje na vystavení v gapu udržováním velké početnosti individuí. U sčítání v gapu je také patrný pozitivní vliv na růst početnosti v ohrazených plochách oproti neohrazeným plochám. Avšak sčítání ve vegetaci se ohledně početnosti v ohrazené a neohrazené ploše téměř neliší. Druh *Betonica officinalis* je dle výsledků nejvíce zranitelný ve fázi klíčení.



Obr. 7. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Lychnis – flos cuculi*.

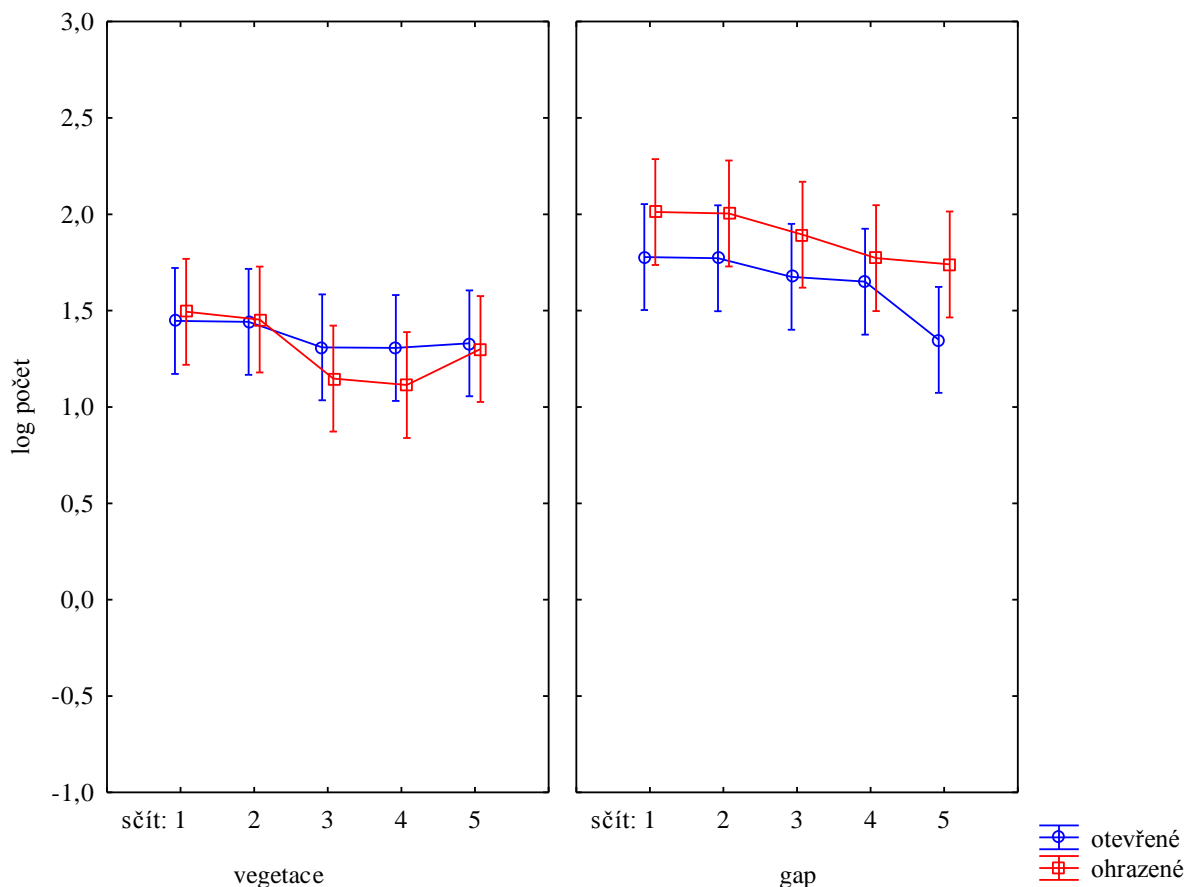
Obrázek 7 demonstruje, že početnost v gapu je dle předpokladů výrazně vyšší než početnost ve vegetaci. Rovněž je z obrázku patrné, že *Lychnis – flos cuculi* má výrazně vyšší početnost v ohrazených plochách než v plochách neohrazených a tato tendence je více patrná v gapu. Ohrazení má na druh *Lychnis – flos cuculi* výrazně pozitivní vliv.



Obr. 8. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Anthoxanthum odoratum*.

Obrázek 8 demonstruje opět prokazatelně větší početnost v gapech než ve vegetaci. Početnost ve vegetaci je v ohrazených plochách téměř stejná jako v plochách neohrazených. Početnost v gapu je výrazně vyšší v ohrazených plochách než v plochách neohrazených.

U druhu *Anthoxanthum odoratum* je patrný výrazný pozitivní vliv gapu zejména ve fázi klíčení.



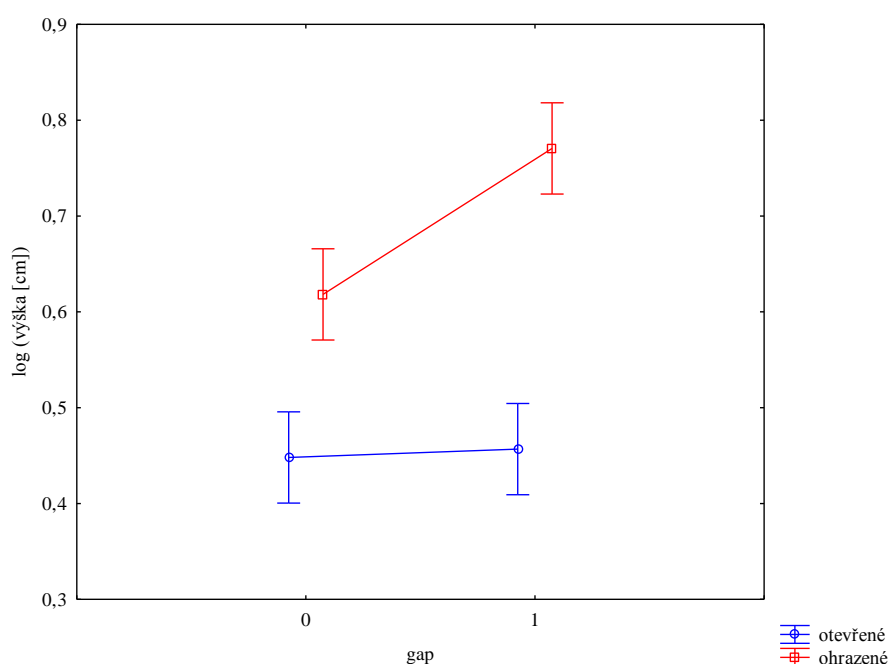
Obr. 9. Změny počtu semenáčů v průběhu času v závislosti na zásazích u druhu *Prunella vulgaris*.

Obrázek 9 demonstruje pozitivní vliv gapu na početnost individuí. Početnost ve vegetaci je pouze u 1. a 2. měření vyšší v ohrazených plochách, po zbytek měření je početnost v ohrazených plochách nižší než v plochách neohrazených. Početnost individuí v gapu je vyšší v ohrazených plochách než v plochách neohrazených. Druh *Prunella vulgaris* vykazuje vysoké početnosti v gapech i ve vegetaci. Ohrazení nehraje v případě tohoto druhu tak důležitou roli, ale v gapech je jeho pozitivní vliv patrný.

Semena druhu *Angelica sylvestris* nevyklíčila ani v klíčící komoře, ani v samotném experimentu, proto nebyla zahrnuta do výsledků.

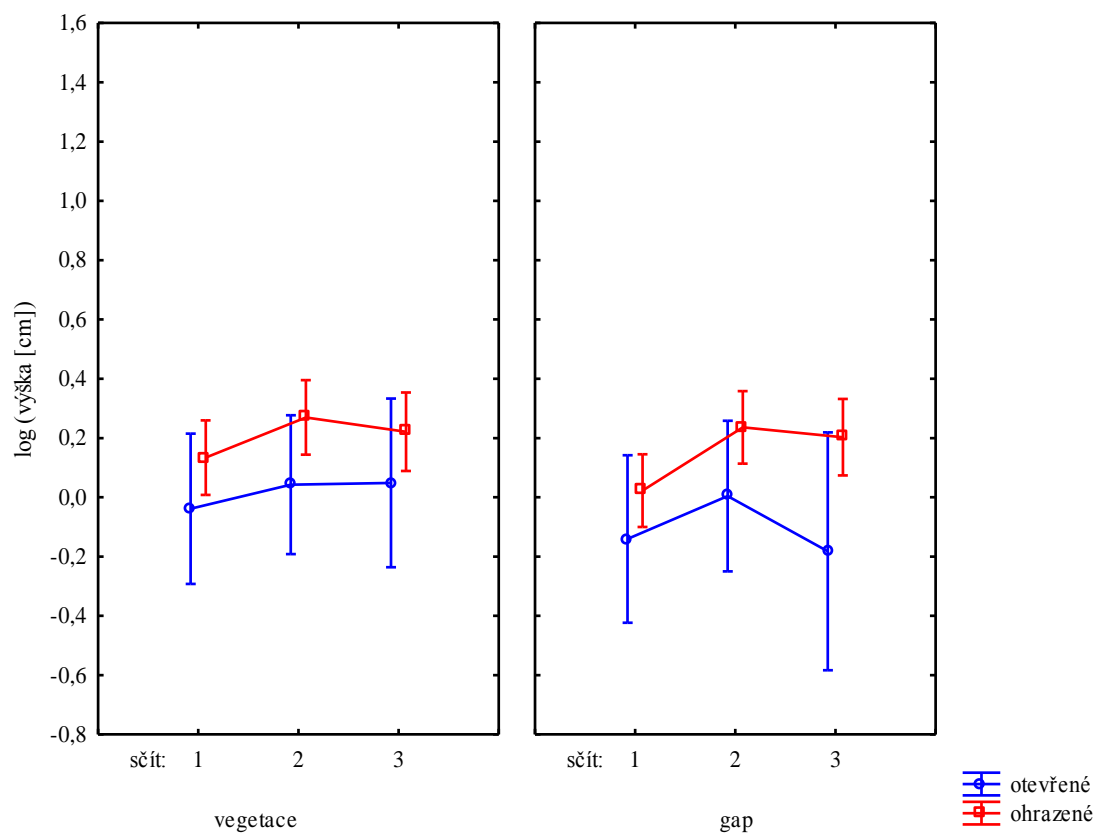
3.3 Výsledky měření výšky sazeniček pro jednotlivé druhy

Na následujících stránkách uvádím výsledky pro jednotlivé druhy. Protože byla data pro všechny druhy hodnocena jedním obecným modelem, nepovažuji už za nutné provádět testy pro každý druh zvlášť, protože by to vedlo ke zvýšení pravděpodobnosti výskytu chyby prvního druhu. Obrázky ukazují, co je zřejmé z Tab. 3, tj. pozitivní vliv odstranění herbivorie, téměř neutrální vliv gapu a to, že se velikost těchto efektů liší mezi druhy. Podrobněji ukazují výsledky v grafech, nejdříve společné trendy pro všechny druhy (Obr. 10), a poté detailní výsledky pro jednotlivé druhy.



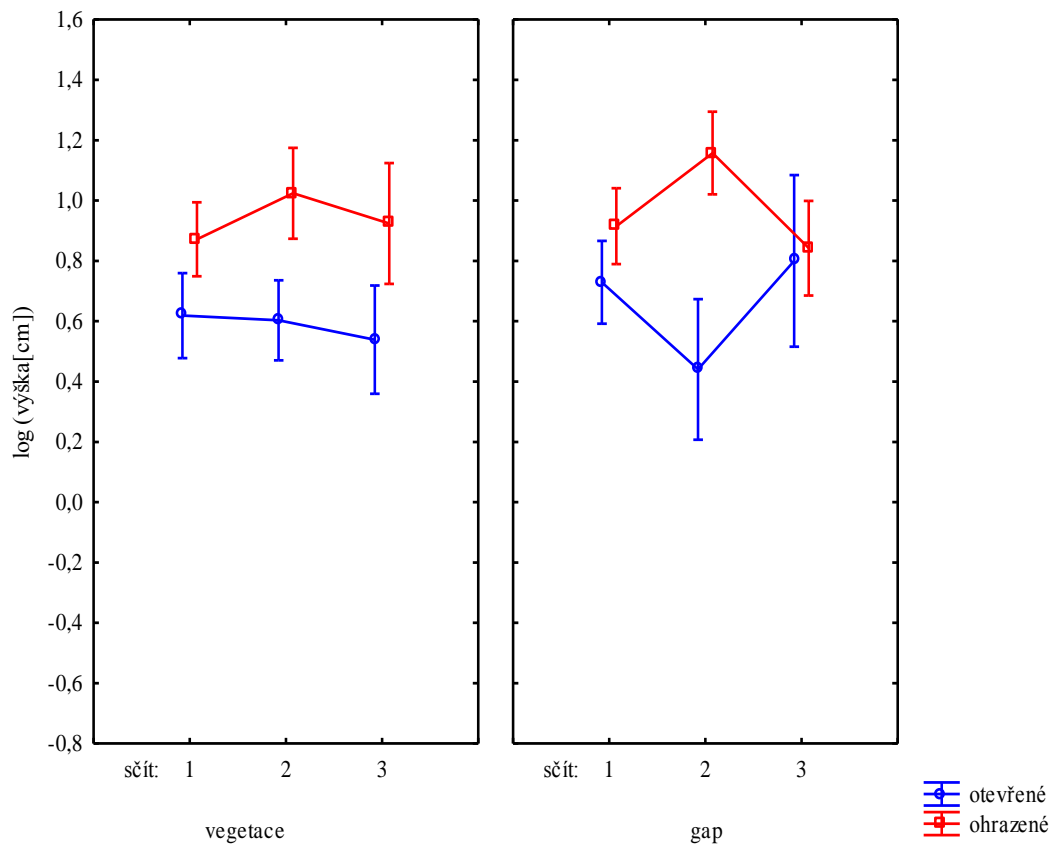
Obr. 10. Společný trend pro všechny druhy, vliv gapu a ohrazení na výšku sazeniček (průměr přes všechna scítání a přes všechny druhy).

Z obrázku 10 je zřejmé, že všechny sazeničky dosahovaly v průměru větších výšek v ohrazených plochách, naproti tomu vystavení gapu nemělo na výšku sazeniček téměř žádný efekt. Obrázek naznačuje, že efekt gapu je pozitivní, ale jak plyne z Tab. 3, ani efekt gapu, ani interakce gap * ohrazení nejsou průkazné. Školitel má podezření (Lepš, ústní sdělení), že Statistica nepočítá správně v těchto složitějších modelech konfidenční intervaly (podhodnocuje jejich velikost).



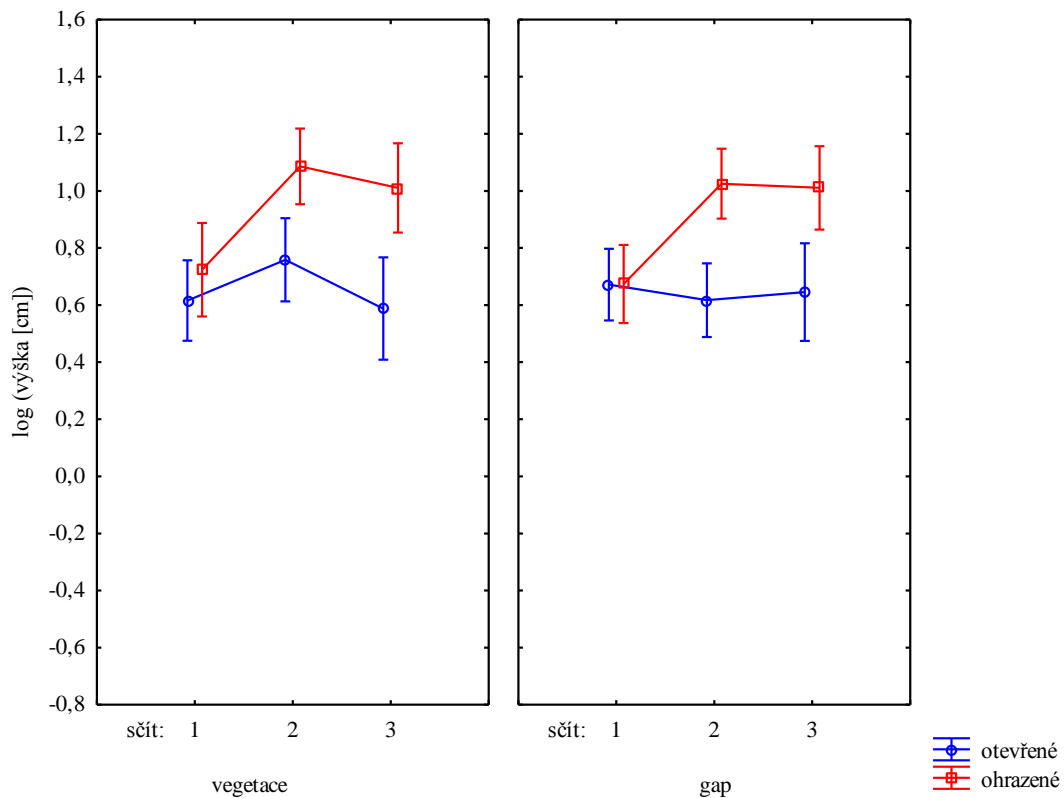
Obr. 11. Změny průměrné výšky *Lychnis flos-cuculi* v průběhu času v závislosti na gapu či vegetaci a odstranění herbivorie.

Obrázek 11 demonstruje, že *Lychnis flos-cuculi* dosahuje větších výšek v ohrazených plochách. Vliv gapu je v případě tohoto druhu spíše negativní.



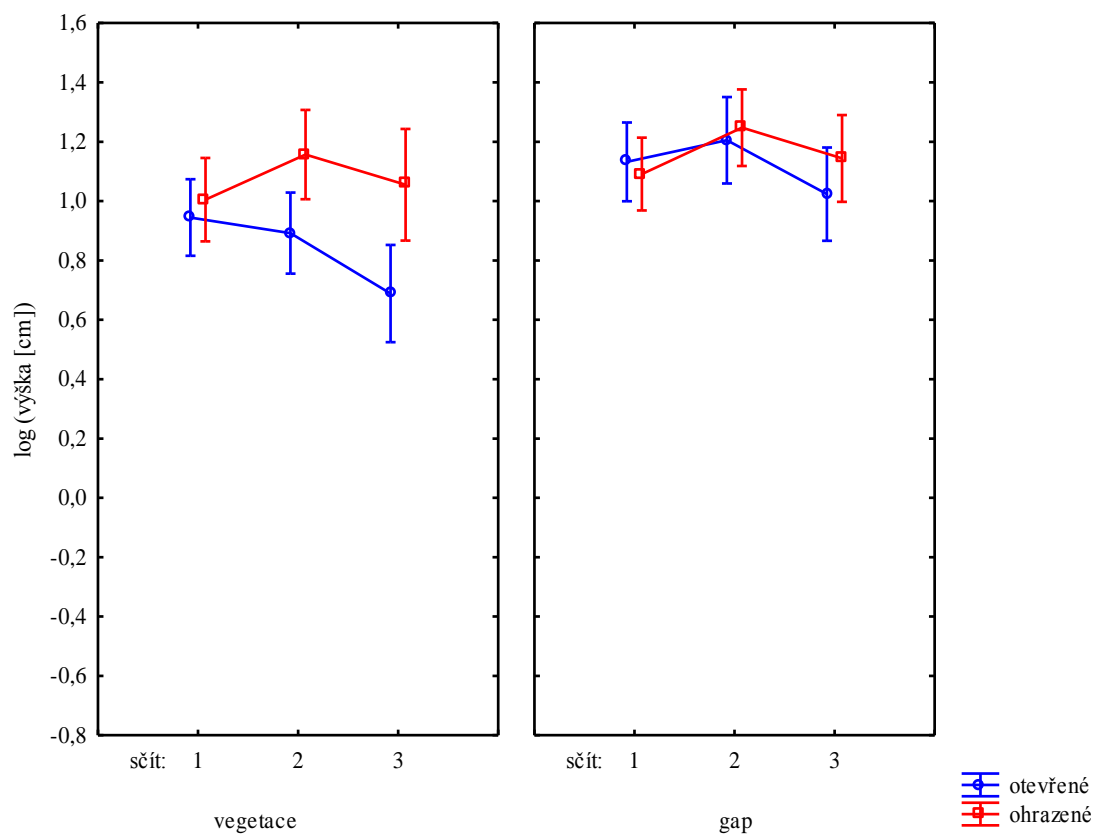
Obr. 12. Změny průměrné výšky *Plantago lanceolata* v průběhu času v závislosti na gapu či vegetaci a odstranění herbivorie.

Z obrázku 12 je zřejmé, že výška *Plantago lanceolata* výrazně klesala v gapech, které nebyly ohrazené. Ohrazení mělo pozitivní vliv na výšku sazeniček jak ve vegetaci, tak také v gapu. Sazeničky druhu *Plantago lanceolata* dosahovaly ve vegetaci a v gapu podobných výšek, pouze v druhém měření v gapu byl zaznamenán výrazný pokles ve velikosti sazeniček.



Obr. 13. Změny průměrné výšky *Antoxantum odoratum* v průběhu času v závislosti na gapu či vegetaci a odstranění herbivorie.

Obrázek 13 demonstruje, že na *Antoxantum odoratum* má gap neutrální vliv, ohrazení však pomáhá v obou případech, jak v gapu, tak také ve vegetaci.

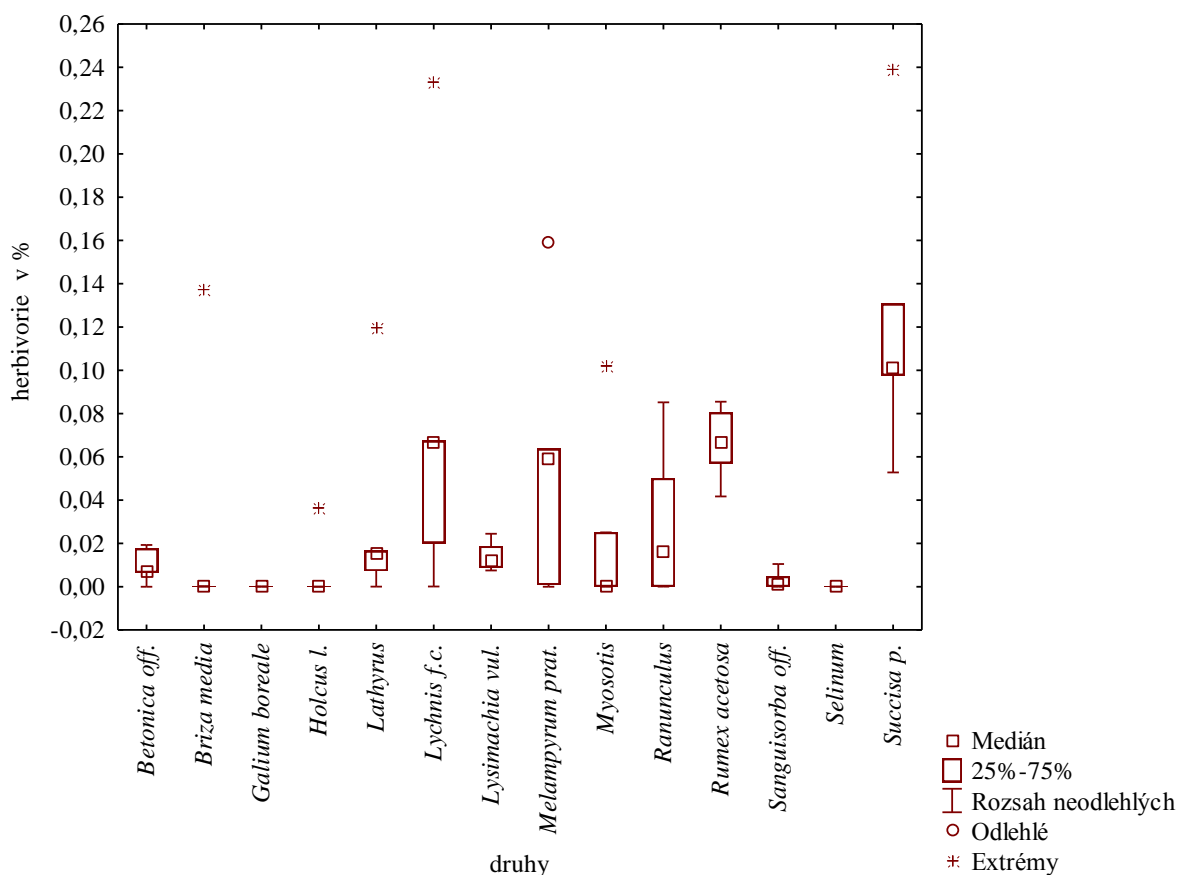


Obr. 14. Změny průměrné výšky *Holcus lanatus* v průběhu času v závislosti na gapu či vegetaci a odstranění herbivorie.

Obrázek 14 demonstruje, že výška *Holcus lanatus* dosahuje větších hodnot ve spojení gapu a ohrazení. Tento druh dosahoval obecně vyšších výšek (v porovnání s ostatními druhy sazeniček) jak v gapu, tak také ve vegetaci.

3.4 Výsledky míry herbivorie skenovaných rostlin

Analýza procenta ztráty listové plochy herbivorií ukázala, že druhy se mezi sebou v procentu herbivorie průkazně liší (jednocestná ANOVA, $F_{13,55} = 4,033$, $P < 0,001$). Obecně jsou málo napadené trávy a úzkolisté druhy z čeledi *Apiaceae*. Naopak nejvíce jsou, dle předpokladů, napadeny širokolisté byliny (Obr. 15).



Obr. 15. Rozdíly v intenzitě herbivorie charakterizované procentem zkonsumované listové plochy mezi sledovanými druhy.

Z obrázku 15 je zřejmé, že širokolisté byliny, nejvíce *Lychnis flos-cuculi*, *Rumex acetosa*, *Succisa pratensis* a *Melampyrum pratense*, jsou dle předpokladu v největší míře postiženy herbivorií. Naopak trávy jako je *Briza media*, *Holcus lanatus* a také *Selinum carvifolia* z čeledi *Apiaceae* jsou téměř nedotčeny.

4. Diskuse

Ohrazení mělo v průměru přes všechny druhy pozitivní vliv na početnost semenáčů, což jsme předpokládali, protože do jisté míry zabraňovalo herbivorii terestrických plžů. Nicméně vystavení ohrazení nemělo stoprocentní efekt, protože občas se plž v ohrazené ploše objevil. Předpokládám, že to mohlo být tím, že se zde plž vylíhl z vajíčka nebo ohrazení přešel. Dokonce ani pravidelné přidávání Vanishe – přípravku proti plžům nevedlo k úplnému vymizení terestrických plžů. Frank (2003) zjistil, že druhy květnatých pásů volně přístupné herbivorii byly daleko více poškozené, než druhy, které byly od plžů chráněny. Bruelheide & Scheidel (1999) zjistili, že semenáče druhu *Arnica montana*, které byly ohrazené a bez plžů, vykazovaly větších hustot než semenáče, které byly přístupné plžům. Také druhy nezahrnující *Arnica montana* vykazovaly největší ožer listů v neohrazených plochách. Stejná tendence lze vypočítat i z mého experimentu. Dále jsem, stejně jako Scheidel & Bruelheide (1999), vypočítala, že početnost semenáčů klesá s časem a s výskytem plžů v experimentální ploše. V mém experimentu jsem dle předpokladů zaznamenala podobně jako Scheidel & Bruelheide (2001) pokles efektivity herbivorie v ohrazených plochách. Scheidel & Bruelheide (2001) dokonce udávají pokles o 50% a také to, že s délkou času se zvětšuje i míra herbivorie v neohrazených plochách. Tato tendence je patrná i z mých grafů.

Dále jsem zjistila, že gap má také pozitivní vliv na semenáče a to především při klíčení. Gapy z obecného hlediska, což dokládá i Kotorová & Lepš (1999), zamezují vysokému kompetičnímu tlaku a umožňují rostlinám volněji růst. Rostliny v gapu mají více světla, více vyrostou a stanou se tak silnějšími (Grime 1979). Hitchmough (2003) například zjistil, že ztráta semenáčů způsobená herbivorií je větší v nekosených plochách a ve větších gapech, než v kosených plochách a v menších gapech. Zjistil také, že kritickým faktorem v přežívání semenáčů je spíše herbivorní tlak než výška drnů či velikost gapů. Tendence výrazně pozitivního vlivu gapu při klíčení se projevila zejména u semenáčů, které byly do ploch vysévány ze semínek. Předpokládám proto, že je to způsobeno zvýšenou náchylností rostliny ve fázi klíčení, kdy je malý semenáček nejvíce závislý zejména na světelném záření. U sazeniček, které byly po dva týdny předpěstovány za ideálních podmínek v klíčící komoře byl efekt gapu daleko nižší.

Počet semenáčů v ohrazených i otevřených plochách se liší druh od druhu, což není překvapivé, protože každý druh je jinak silný kompetitor, je jinak náchylný na vyschnutí a méně či více atraktivní pro herbivory. Jak také dokládá Grime (1979), semenáče se od sebe liší v růstu a v náchylnosti k úhynu.

Důležitá je průkazná interakce gap * ohrazení, která ukazuje, že efekt terestrických plžů je větší v gapech než ve vegetaci. To může být způsobené tím, že terestrickí plži snáze objeví malé semenáče v gapu než ve vzrostlé vegetaci. Vzrostlá vegetace tak může působit na rostliny dvěma protichůdnými efekty – kompetice semenáčům škodí, zatímco dospělá vegetace může semenáče částečně ochánit před herbivory, což lze považovat za facilitaci.

Efekty druhů byly hodně výrazné, což není překvapivé, protože každý druh je jinak náchylný k herbivorii a kompetici obecně. Z výsledků Barlow et al. (2013) je stejně jako v mém experimentu patrné, že efektivita herbivorie roste s časem a druhy se od sebe v míře herbivorie liší. Každý druh také jinak klíčí, je náchylný k výkyvům klimatu či k úhynu. Další studie prokázaly vliv klimatických podmínek a nadmořské výšky na efekt herbivorie. Scheidel et al. (2003) a Bruelheide & Scheidel (1999) se zabývali tím, jaký je vztah herbivorie k nadmořské výšce a zjistil, že s rostoucí nadmořskou výškou klesá míra herbivorie. Dále Scheidel & Bruelheide (2001) zjistili, že preference herbivorů se liší v závislosti na nadmořské výšce. Je tedy zřejmé, že se efekt herbivorie liší mezi jednotlivými druhy, a zároveň je modifikován různými faktory prostředí.

Nakonec jsem se rozhodla nekorigovat počty v experimentu pomocí dat o klíčivosti v pilotním pokusu, protože vztah mezi klíčivostí v něm a klíčením druhu v terénu byl velmi volný. Například *Succisa pratensis* v klíčícím experimentu neklíčila, zato v polním experimentu na Ohrazení klíčila celkem úspěšně. Nicméně *Angelica sylvestris* nevyklíčila ani v klíčícím ani v polním experimentu, což ale nemusí být nutně vlastností daného druhu, protože se zřejmě jednalo o dávku neklíčivých semen (o příčinách se můžeme jen dohadovat). V experimentu, který prováděli Kotorová & Lepš (1999) klíčila semena tohoto druhu dobře. Proto byl tento druh z výsledků vyloučen.

Kromě efektu druhů jsou i hodně výrazné jeho interakce s ohrazením a gapem. Mnoho druhů totiž vykazuje vyšších početností pouze ve spojení ohrazení – gap. Domníváme se proto, že to může být způsobeno tím, že v případě ohrazení – vegetace působí na semenáče velký kompetiční tlak okolních rostlin coby silnějších kompetitorů. V případě neohrazení – gap jsou semenáče rychle detekovány herbivory a konečně ve spojení ohrazení – gap jsou semenáče oprostěny jak od kompetitorů, tak také od herbivorů, kteří se hůře dostávají do ohrazené plochy. Tato interakce je důležitá, protože ukazuje, že variabilita v přítomnosti gapu a v herbivorii působí na každý druh jinak a právě to může být stěžejní pro koexistenci druhů zvláště v případech, kdy se intenzita vzniku gapů a herbivorie mění v průběhu času nebo v prostoru.

Zajímavé je, že se efekt gapu s každým sčítáním mění (průkazná interakce gap * sčítání), efekt ohrazení se nemění. Totéž dokládá i Grubb (1977), který tvrdí že gapy se od sebe liší jak vlastnostmi v jednom časovém okamžiku, tak také variabilitou těchto vlastností v průběhu času. Předpokládám tedy, že tato změna souvisí se střídáním různých časových období a s tím spojenou změnou sezonality. Při vysoké vlhkosti může být gap výhodou, protože semenáče mohou volně růst bez hrozby kompetičního vyloučení. Nicméně Kelemen et al. (2015) dokládá, že vegetace může být ve smyslu facilitace také důležitým faktorem, který částečně zamezuje vysychání; z mých výsledků k tomu přistupuje i snížená pravděpodobnost detekce herbivory. S tím souvisí i práce od Scheidel & Bruelheide (2005), kteří zjistili, že semenáče druhu *Arnica montana* a *Centaurea pseudophrigia* vykazují jednu sezónu větších hustot v gapech s moluskocidem než v nechráněných plochách, v jiné sezóně ovšem zaznamenali opak, což by mohlo souviset opět s efektem facilitace. Také zjistili, že klíčivost semen je pozitivně závislá na čase, což bylo parné i z mého experimentu, kdy některé druhy vyklíčily rychle, zato jiné čekaly na specifické klimatické podmínky.

U měření výšky sazeniček byl opět prokázán pozitivní vliv ohrazení, naproti tomu je překvapivé, že zde není tolik důležité vystavení gapu. Usuzuji z toho, že gap má výrazně pozitivní vliv zejména na klíčení semen. V této fázi rostliny pravděpodobně nejvíce potřebují pravidelný a intenzivní přísun slunečních paprsků. Naproti tomu sazeničky předpěstované v klíčící komoře vykazovaly poměrně rychlý růst i ve vegetaci, která se zdá být rozhodujícím faktorem snižujícím úspěšnost v uchycení semenáčů, a ne už tak důležitým faktorem pro růst. Hulme (1994) také zjistil, že plži mají tendenci vyhledávat menší semenáče a že s rostoucí velikostí semenáčů se snižuje efektivita herbivorie plžů, což by mohlo být patrné i z mých výsledků, nicméně to nelze prokázat, přestože v mém experimentu semenáčů s časem ubývalo, což ovšem nemuselo být způsobeno herbivorním tlakem, ale třeba nevhodnými přírodními podmínkami. V jiné studii Scheidel & Bruelheide (2004) zjistili v podstatě totéž, jako Hulme (1994), a to, že míra herbivorie koreluje s věkem semenáčů - čím větší jsou semenáče, tím méně jsou náchylné k herbivorii.

Nebylo překvapivé, že intenzita žraní listů charakterizovaná procentem chybějící plochy prokázala, že druhy se mezi sebou v procentu herbivorie průkazně liší, a také že jsou málo napadené trávy a úzkolisté druhy z čeledi *Apiaceae*. Širokolisté byliny jsou naproti tomu napadeny hodně. Podobných výsledků dosáhl i Schiedel & Bruelheide (1999), kteří podávali plžům různé druhy listových disků, přičemž největší ožer byl zaznamenán u vesměs širokolistých vytrvalých bylin (v jejich experimentu např. *Hieracium laevigatum*, *Phyteuma*

nigrum a *Taraxacum officinale*). Nicméně Hulme (1994) dokládá opačný trend, tedy, že semenáče trav byly herbivory poničeny více než semenáče bylin. Na potravní selektivitu odkazuje i Frank (2003).

Vyšší atraktivita širokolistých bylin je způsobena tím, že jsou šťavnatější a proto i velmi chutné pro herbivory. Širokolisté byliny obsahují velké množství N a P, které jsou spojovány s nižšími investicemi do stavby buněčné stěny a jiných chemických složek, které ovlivňují míru tloušťky a odolnosti listů. Tyto prvky také představují v tělech herbivorů limitující faktor, a proto jsou herbivory aktivně vyhledávány. Naopak vysoká hladina C dělá rostliny méně stravitelnými. Pálková & Lepš (2008) také udávají, že atraktivita rostlin pro herbivory je posuzována pomocí poměru C a N v těle rostliny, přičemž C indukuje obsah taninu a ligninu, které jsou pro rostlinu hůře stravitelné, než výše zmíněný N. Atraktivita rostliny souvisí také s tím, s jakými typy rostlinné obrany se herbivoři jsou schopni vyrovnat. Scheidel a Bruelheide (1999) potvrdili, že lysé druhy jsou herbivory vesměs preferovány před druhy s chlupy. Také Westerbergh & Nyberg (1995) prokázaly, že plži si vesměs potravu vybírají, když mají možnost. V případě této studie plži rodu *Arion* preferovali lysou *Silene dioica* (poddruh bez chlupů).

Moje data, týkající se intenzity herbivorie listů, mají ovšem jen charakter pilotní studie, která prokázala, že použitá metodika je vhodná, a že se druhy mezi sebou výrazně liší. Z tohoto typu sledování si ani nemohu být jistá, že se jedná o herbivorii plžů, nicméně tento údaj vhodně ukazuje případné poškození herbivorií. V budoucnu chci rozsah druhů rozšířit a použít existující data z lokality („species traits“) k statistické analýze vztahu vlastností druhů a intenzity herbivorie.

Z mých dat je tedy jasné, že herbivorie má vliv zejména na uchycení semenáčů a je nejvíce patrná v otevřených stanovištích.

5. Závěr

V mé bakalářské práci byly prokázány tyto hlavní aspekty:

- Pilotní studie prokázala výrazný rozdíl v intenzitě herbivorie mezi jednotlivými druhy.
- Vyloučení herbivorie má v průměru přes všechny sledované druhy pozitivní vliv na uchycování semenáčů i na růst mladých sazeniček.
- Gap má rovněž pozitivní vliv v průměru přes všechny sledované druhy na uchycení semenáčů, vliv na růst sazeniček prokázán nebyl.
- Podstatně větší negativní efekt herbivorie byl zaznamenán v gapech než ve vegetaci.
- Citlivost druhů na herbivorii i pozitivní odpověď na gap se liší mezi druhy.

6. Literatura

Adler, P., Raff, D., & Lauenroth, W. (2001): The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation.- *Oecologia*, 128: 465-479.

Barlow, S. E., Close, A. J., & Port, G. R. (2013): The acceptability of meadow plants to the slug *Deroceras reticulatum* and implications for grassland restoration. - *An. Bot.*, 112: 721-730.

Bruehlheide, H., & Scheidel, U. (1999): Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. - *J. Ecol.*, 87: 839-848.

Buschmann, H., Keller, M., Porret, N., Dietz, H., & Edwards, P. J. (2005): The effect of slug grazing on vegetation development and plant species diversity in an experimental grassland. - *Funct. Ecol.*, 19: 291-298.

Dai, X. (2000): Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. - *J. Veg. Sci.*, 11:715-724.

Del-Val, E. K., & Crawley, M. J. (2005): What limits herb biomass in grasslands: competition or herbivory? - *Oecologia*, 142: 202-211.

Dirzo, R., & Harper, J. L. (1980): Experimental studies on slug-plant interactions: II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. - *J. Ecol.*, 999-1011.

Dvořák, L., & Horsák, M. (2003): Současné poznatky o plzáku *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata) v České republice. - *Čas. Slez. Muz. Opava (A)*, 52: 67-71.

Frank, T. (2003): Influence of slug herbivory on the vegetation development in an experimental wildflower strip. - *Bas. Appl. Ecol.*, 4:139-147.

Grime, J. P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - *Amer. Natur.*, 1169-1194.

Grime, J. P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.

Grime, J. P. (2007): Plant strategy theories: a comment on. - *J. Ecol.*, 95: 227-230.

Grubb, P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biol. Rev.*, 52: 107-145.

Hanley, M. E., Bulling, M. T., & Fenner, M. (2003): Quantifying individual feeding variability: implications for mollusc feeding experiments. - *Funct. Ecol.*, 17: 673-679.

Hanley, M. E., Fenner, M., & Edwards, P. J. (1995): An experimental field study of the effects of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grassland. - *J. Ecol.*, 621-627.

Hanley, M. E., Fenner, M., & Edwards, P. J. (1995): The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. - *Funct. Ecol.*, 754-759.

Hardin G. (1960): The competitive exclusion principle. - *Science*, 131:1292-1297.

Hitchmough, J. D. (2003): Effects of sward height, gap size, and slug grazing on emergence and establishment of *Trollius europaeus* (Globeflower). - *Rest. Ecol.*, 11: 20-28.

Honek, A., & Martinkova, Z. (2007): A field method for quantifying the grazing activity of slugs, with particular reference to *Arion lusitanicus* (Mollusca). - *Malacologia*, 49: 273-281.

Hulme P. E. (1994): Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. - *J. Ecol.*, 82: 873-880.

Kelemen, A., Lazzaro, L., Besnyői, V., Albert, Á. J., Konečná, M., Dobay, G., & Le Bagousse-Pinguet, Y. (2015): Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. - *Preslia*, 87: 347-361.

Kotorová, I., & Lepš, J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. - J. Veg. Sci., 10:175-186.

Kubát, K. (2002): Klíč k určování rostlin České republiky. Academia, Praha.

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

Macek, P., & Lepš, J. (2003): The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L. - Plant Ecol., 168: 31-43.

Pálková, K. & Lepš, J. (2008): Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. - Com. Ecol., 9: 17-27.

Palmer, M. W. (1994): Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. - Folia Geobot. Phytotax., 29: 511-530.

Rodríguez, M. A., & Brown, V. K. (1997): Plant competition and slug herbivory: effects on the yield and biomass allocation pattern of *Poa annua* L. - Acta Oecol., 19: 37- 46.

Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2004): Age-specific and season-specific mollusk damage to seedlings of grassland Asteraceae. – J. Torrey Bot. Soc., 140-149.

Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2001): Altitudinal differences in herbivory on montane Compositae species. - Oecologia, 129: 75-86.

Scheidel, U., & Bruelheide, H. (2005): Effects of slug herbivory on the seedling establishment of two montane Asteraceae species. - Flora, 200: 309-320.

Scheidel U., Bruelheide H. (1999): Selective slug grazing on montane meadow plants. - J. Ecol., 87: 828–838.

Scheidel, U., Röhl, S., & Bruelheide, H. (2003): Altitudinal gradients of generalist and specialist herbivory on three montane Asteraceae. - Acta Oecol., 24: 275-283.

Silva, O., & Teresa, M. (1992): Effects of mollusc grazing on the development of grassland species.- J. Veg. Sci., 3: 267-270.

Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999): The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. - Trends Ecol. Evol., 14: 179-185.

Špačková, I., & Lepš, J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. - Folia Geobot., 39: 41-55.

Švamberská E. (2015): Experimental assessment of the role of biotic interactions in community species pool delimitation. Mgr. Thesis, University of South Bohemia, Ceske Budejovice. [in Czech], 83p.

Tilman, D. (1987): Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. - Ecol. Monogr., 57: 189-214.

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

Westerbergh, A., & Nyberg, A. B. (1995): Selective grazing of hairless *Silene dioica* plants by land gastropods. - Oikos, 289-298.

7. Přílohy



Příloha 1. Vyměřování experimentálního území.



Příloha 2. Zabudovávání 5 cm části pletiva do země.



Příloha 3. Příklad jedné ohrazené experimentální plochy.