

Biologická fakulta Jihočeské univerzity
České Budějovice



**DRUHOVÁ BOHATOST A CITLIVOST
LUČNÍHO SPOLEČENSTVA K VLHKOSTNÍM
VÝKYVŮM PROSTŘEDÍ**

Bakalářská práce

Lenka Dulínková

školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2004

Bakalářská diplomová práce

Dulínková L., Druhová bohatost a citlivost lučního společenstva k vlhkostním výkyvům prostředí [The relationship between the biodiversity and sensitivity of meadow communities to moisture fluctuations. Bc. Thesis, in Czech] – 33 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The effect of plant species diversity on stability of artificially created grassland communities was studied. The responses of communities differing in their levels of biodiversity to drought were investigated in field and pot experiments. In the pot experiment, the regeneration after resumption of watering was also studied. In field experiment, the effect of species richness on the resistance against weed invasion was tested.

Tato práce byla financována ze zdrojů projektu 5, rámcového programu Evropské unie TLinks (EVK2-CT2001-0123).

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích dne 8. 5. 2004

Lenka Dulínková

.....
Lenka Dulínková

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíl práce	3
3. Metodika	4
3.1. Terénní experiment.....	4
3.1.1. Popis lokality	4
3.1.2. Uspořádání pokusu	4
3.1.3. Statistické vyhodnocení	6
3.2. Květináčový experiment.....	7
3.2.1. Popis lokality	7
3.2.2. Uspořádání pokusu	7
3.2.3. Statistické vyhodnocení	8
4. Výsledky	9
4.1. Terénní experiment	9
4.2. Květináčový experiment.....	19
5. Diskuse	28
6. Závěr	31
6.1. Terénní experiment	31
6.2. Květináčový experiment.....	31
7. Literatura	32

1. Úvod

Potřeba ozřejmit detailní fungování společenstev neustále roste. V souvislosti s obavou před globálním ubýváním druhů se vede řada diskusí o následcích tohoto trendu. Je druhová bohatost skutečně důležitá? Jakou roli hraje v rostlinném společenstvu? Do jaké míry a jakými mechanismy ovlivňuje jeho stabilitu?

Na rostliny v lučním ekosystému a jejich primární produkci působí celá řada faktorů, především v podobě limitujících zdrojů (světlo, srážky, živiny, prostor apod.) a z toho vyplývající kompetice o ně (Tilman 1987), ale také mnohé disturbance či fluktuace podmínek prostředí (výkyvy teplot, změny dostupnosti vody, délka vegetační sezóny atd.). Úloha druhové bohatosti při této stresové zátěži je zatím v mnohých bodech velmi nejasná. Některé současné experimentální studie, v nichž byla manipulována druhová bohatost, naznačují pozitivní vztah mezi druhovou bohatostí a produktivitou (Loreau 1998a, 2000; Hector *et al.* 1999; Naeem *et al.* 1996; Tilman *et al.* 1997; Waide *et al.* 1999). Tyto výsledky však byly dosti diskutovány (Grime 1997; Tilman 1997; Loreau 1998b). Často také nelze zobecnit manipulativní pokusy, lišící se nejen svými cíli a metodickými postupy, ale zejména lokálními podmínkami, v nichž byl pokus proveden (Hector *et al.* 1999).

Existuje řada efektů, jejichž vliv na fungování ekosystému se zdá být klíčový. Patří mezi ně tzv. *chance effect*, užívá se i termín *sampling effect*. A v souvislosti s ním bývá zmiňován efekt všeobecně označovaný jako *complementarity effect*. Interpretace a odlišení jejich vlivu na vztah druhové bohatosti a fungování ekosystému je dost obtížný (Loreau 1998b). Vysvětlení *chance* efektu v podstatě vychází z předpokladu, že větší počet druhů zvětšuje pravděpodobnost přítomnosti druhu, který bude v nepříznivých podmínkách schopný tyto nové podmínky tolerovat a produkovat biomasu (Lepš *et al.* 2001). Druhý, tzv. *complementary effect*, nebo také *niche complementary*, vyplývá z mezidruhových odlišností ve využívání zdrojů. V případě působení tohoto efektu jsou druhově bohaté směsi ve využívání zdrojů daleko účinnější (Loreau 1998a). Tento efekt byl definován pouze pro produktivitu, ale může se zřejmě projevit i při stresovém zatížení suchem.

V některých pracích bývá v souvislosti s vlivem druhové bohatosti na stálost společenstva bývá zmiňován ještě tzv. *portfolio effect*, pojem odvozený z ekonomiky. Vztaženo na rostliny, projevuje se zejména při změně podmínek ve fluktuujícím prostředí. Jeden druh zareaguje na vzniklé nepříznivé podmínky omezením růstu či snížením své biomasy, zatímco druhý začne na jeho úkor profitovat, aniž by tak byla výrazně ovlivněna

celková biomasa, která zůstává stabilní (Tilman 1999). Tento druh přitom nemusí být sám o sobě nijak silný, díky ztrátě kompetitora a nově uvolněnému prostoru však může dostat příležitost projevit se. Tento efekt by mohl při stresové zátěži suchem hrát důležitou roli.

V měnícím se prostředí může mít druhová bohatost také význam určité „pojistky“. Podle *insurance hypothesis* jistí stoupající druhová bohatost ekosystém v měnícím se prostředí před poklesem, či ztrátou jeho funkcí (Yachi & Loreau 1999). Rozdíl mezi *portfolio* a *insurance* efekty je velmi mlhavý, a spíše se zdá, že různí autoři použili různé termíny pro velmi podobné mechanismy.

V práci jsem srovnávala různě druhově bohaté směsi lučních druhů a jejich citlivost na stresové zatížení suchem. Studie proběhla ve dvou liniích. První pokus byl proveden v terénním prostředí lokality poblíž Benešova. Druhý pokus byl založen a sledován v jednoduchém růstovém zařízení s regulovanou teplotou a délkou osvitu. Pro zjednodušení nazývám v práci toto zařízení klimaboxem, ačkoliv se svými parametry není toto zařízení klimaboxem v pravém slova smyslu. Hlavní zájem byl soustředěn na dopad sucha na nadzemní biomasu v závislosti na počtu druhů. V obou případech byly zvoleny čtyři hladiny druhové bohatosti a při vyhodnocování byly srovnávány ve schopnosti tvorby biomasy. Kromě působení na primární produkci jsem v pokusu na lokalitě u Benešova sledovala i vliv na rezistenci vůči nárůstu plevelných druhů. Tyto druhy, tedy druhy jiné, než ty, které byly sety, označuji v práci jako plevel. Některé studie naznačují, že druhově bohatější stanoviště jsou vůči invazi či nárůstu plevelu více rezistentní (Tilman 1997). V řízeném pokusu v klimaboxu mě zajímala jednak rezistence, což je schopnost společenstva odolávat vnějším nepříznivým podmínkám bez výrazného vychýlení ze stávajícího stavu, a dále také resilience, tedy schopnost navrátit se po vychýlení do původního stavu.

Obecným cílem obou pokusů bylo zjistit, zda a jak závisí studované charakteristiky stability společenstva na jeho druhové bohatosti.

2. Cíle práce

2.1. Terénní pokus

- 1) Má druhová bohatost společenstva vliv na produkci biomasy?
- 2) Liší se testovaná společenstva při stresové zátěži nedostatkem vody svou produkcí v závislosti na svém druhovém bohatství?
- 3) Je rozdíl mezi těmito společenstvy v míře odolnosti vůči tlaku plevelů?
- 4) Jaká je odpověď jednotlivých vysévaných druhů na sucho?

2.2. Květináčový pokus

- 1) Má druhová bohatost společenstva vliv na produkci?
- 2) Liší se testovaná společenstva při stresové zátěži nedostatkem vody svou produkcí v závislosti na svém druhovém bohatství?
- 3) Liší se schopnost resilience společenstva v závislosti na jeho druhovém bohatství?
- 4) Jaká je odpověď jednotlivých vysévaných druhů na sucho?

3. Metodika

3.1. Terénní experiment

3.1.1. Popis lokality

Pokus byl založen na lokalitě asi 0,5 km jihozápadně od obce Benešov v okrese Pelhřimov. Jedná se o neobhospodařované pole v nadmořské výšce 659 m.n.m., s průměrnou roční teplotou 6,7 °C a ročním úhrnem srážek 759 mm, svými charakteristikami zařaditelné do mezofytika. Je zarůstáno plevelnými druhy a to např.: *Trifolium repens**, *Cirsium arvense*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum*, *Polygonum aviculare* aj., ale zejména dominantním *Agropyron repens*. Pole je ze tří stran obklopeno loukou, z jedné strany se pak nachází jiné pole, odděleno úzkým travinným pásem. Lokalita se nachází v dosti otevřené krajině. Plocha se velmi nepatrně svažuje k jihu.

3.1.2. Uspořádání pokusu

Jednotlivé čtverce jsou uspořádány systémem úplných znáhodněných bloků, celkem je 24 těchto bloků. Každý blok o rozměru 3 x 4 m sestává ze čtyř velikostně rovnocenných částí o rozměrech 1,5 x 2m. Po odstranění plevelu byly na přelomu listopadu a prosince 2002 bloky osety a to tak, že v každém z nich byl každý čtverec oset směsí o rozdílné hladině druhové bohatosti. Tyto hladiny představovalo 12, 6, 3 a 1 druh (monokultura) a jejich umístění v bloku bylo náhodné. Semena rostlin byla seta v denzitě 2250 semen na 1m² a to na podzim, aby měla možnost projít přirozenou dormancí. Do pokusu bylo vybráno celkem 12 druhů rostlin lučního společenstva, z kterých byly sestaveny kombinace o různých počtech druhů. Byly stanoveny tři funkční skupiny a to trávy, rostliny fixující dusík a růžicovité hemikryptofty nefixující dusík. Z nich byly druhy vybírány ve stejném poměrovém zastoupení.

* Nomenklatura podle Kubáta

a) trávy

Holcus lanatus

Trisetum flavescens

Festuca rubra

Alopecurus pratensis

b) rostliny fixující dusík

Lotus corniculatus

Anthyllis vulneraria

Trifolium pratense

Lathyrus pratensis

c) růžicovité hemikryptofyty nefixující dusík

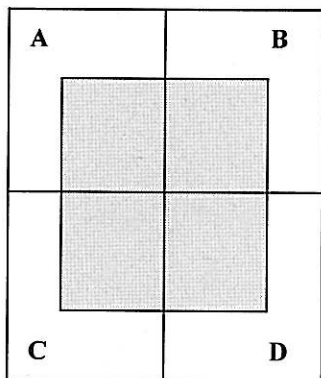
Plantago media

Lychnis flos-cuculi

Hypochaeris radicata

Leontodon autumnalis

Na jaře 2003 byla uvnitř každého bloku do středu umístěna stříška o rozměru 1,5 x 2 m, sloužící k zamezení dopadu srážek (viz obr. 1). Sběr biomasy pak proběhl v srpnu a to tak, že v každém čtverci jsem odebrala nadzemní biomasu z plošky 25 x 25 cm, vždy pod stříškou a mimo stříšku. Jednotlivé vzorky jsem rozebrala do druhů a tříděnou biomasu usušila.



stříška



jednotlivé čtverce v bloku

A, B, C, D – označení čtverců; přiřazení hladiny druhové bohatosti ke čtverci bylo náhodné

Obr. 1: Umístění stříšky nad blokem

3.1.3. Statistické vyhodnocení

Data o složení rostlinných společenstev, jejich biomase a reakci na experimentální zásah jsem zpracovala pomocí statistického programu STATISTICA ver. 5.5 (StatSoft, 1999). Pro vyhodnocení vztahu mezi získanými daty a vysvětlujícími proměnnými jsem použila ANOVu, model pro opakovaná pozorování (repeated measurements), ve kterém byly srovnány reakce různě druhově bohatých skupin na zátěžové působení nedostatku vláhy a schopnost těchto společenství vypořádat se s přítomností plevelů. Za *repeated measurement* faktor jsem považovala polohu pod/mimo stříšku. Pro znázornění tendencí jsem použila „box and whisker plot“ grafů, zobrazujících medián, mezikvartilové rozpětí, minimální a maximální hodnoty. Polohu pod/mimo stříšku považuji za faktor šucho/voda, který pak používám zejména v grafech. Počet druhů je ve všech analýzách použit jako kategoriální proměnná. Pokud v tzv. *interaction plots* spojuji pozorování různé druhové bohatosti se stejnou hladinou druhého faktoru, neznázorňuji tím interpolaci, ale usnadňuji tím vizualizaci interakce – pokud jsou jevy aditivní (tj. není žádná interakce), potom jsou spojující čáry rovnoběžné. V testech neuvažuji příslušnost druhů k vytyčeným funkčním skupinám (trávy, rostliny fixující dusík, růžicovité hemikryptofyty nefixující dusík), neboť v tomto roce byl poměrně nízký úhrn srážek a s tím i spojená nízká produktivita. Za kategorizaci tedy považuji pouze hlavní skupiny lišící se počtem druhů (1, 3, 6 a 12 druhů), do budoucna se zahrnutím příslušnosti do funkční skupiny již ale počítám. Jako vysvětlující proměnnou jsem použila druhovou bohatost.

3.2. Květináčový pokus

3.2.1. Podmínky v klimaboxu

Pokus proběhl v prostředí jednoduchého růstového zařízení s řízenými podmínkami prostředí, tedy teplotou a dobou osvitů. Teplota byla udržována na cca 20°C, světlo bylo pro rostliny zajišťováno prostřednictvím speciálních zářivek po 12 hodin denně.

3.2.2. Uspořádání pokusu

Květináče o rozměrech 10x10cm byly osety šesti druhy ze tří funkčních skupin:

a) trávy

Holcus lanatus, *Festuca rubra*

b) rostliny fixující dusík

Lathyrus pratensis, *Lotus corniculatus*

c) růžicovité hemikryptofyty nefixující dusík

Plantago lanceolata, *Hypochaeris radicata*

Byly vytvořeny monokultury od každého druhu, všechny možné kombinace dvoudruhových směsí druhů z jedné funkční skupiny a dvoudruhových směsí druhů ze dvou různých funkčních skupin a dále směsi všech šesti druhů. Po zasetí do osmi květináčů od každé z výše jmenovaných kombinací byly rostliny ponechány přirozenému vývoji po dobu jednoho měsíce, kdy dospěly do optimální velikosti k zavedení zásahu. U poloviny květináčů jsem pak přerušila zálivku. Druhou polovinu květináčů jsem zalévala i nadále. Toto období opět trvalo jeden měsíc a bezprostředně po ukončení zásahu jsem odebrala vzorky v podobě nadzemní biomasy rostlin (v rozsahu celého květináče) z poloviny zalévaných a poloviny nezalévaných květináčů. Zbylé květináče obou skupin byly již nadále zalévány kontinuálně. Po měsíci, který byl určen na obnovu rostlin vystavených suchu, byla opětovně odebrána nadzemní biomasa z obou skupin.

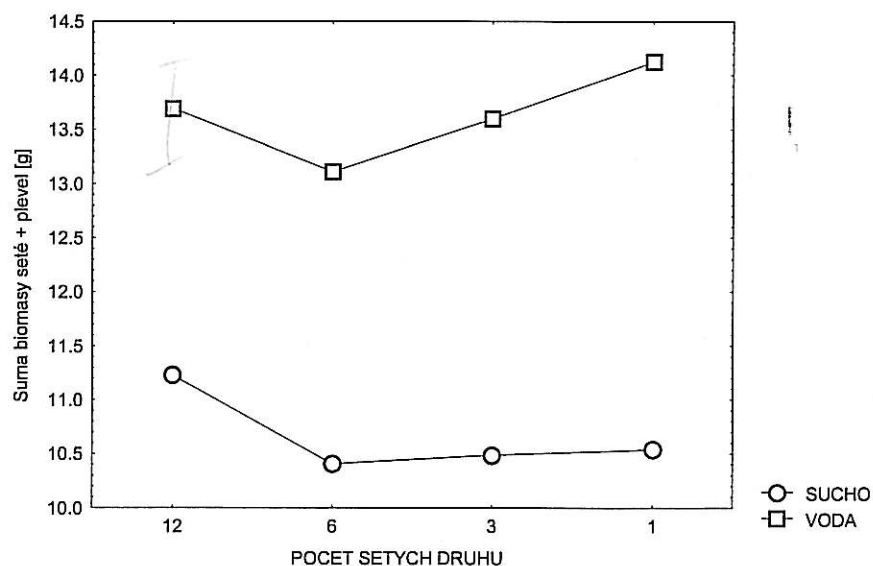
3.2.3. Statistické vyhodnocení

Data o složení rostlinných společenstev, jejich biomase a reakci na experimentální zásah byla zpracována pomocí statistického programu STATISTICA ver. 5.5 (StatSoft. 1999). Pro vyhodnocení vztahu mezi získanými daty a vysvětlujícími proměnnými jsem použila ANOVu, model pro opakovaná pozorování (repeated measurements), ve kterém byly srovnány reakce různě druhově bohatých skupin na zátěžové působení nedostatku vláhy. Pro znázornění tendencí jsem použila „box and whisker plot“ grafů, zobrazujících medián, mezikvartilové rozpětí, minimální a maximální hodnoty. Příslušnost druhů k funkčním skupinám zohledňuji v případě dvoudruhových skupin, kde rozlišuji kombinaci druhů pocházejících ze stejné, či dvou různých funkčních skupin. Za kategorizaci tedy považuji hlavní skupiny lišící se počtem druhů (1, 2, 6), a příslušnost k jedné, či dvěma různým funkčním skupinám. Jako vysvětlující proměnnou jsem použila druhovou bohatost.

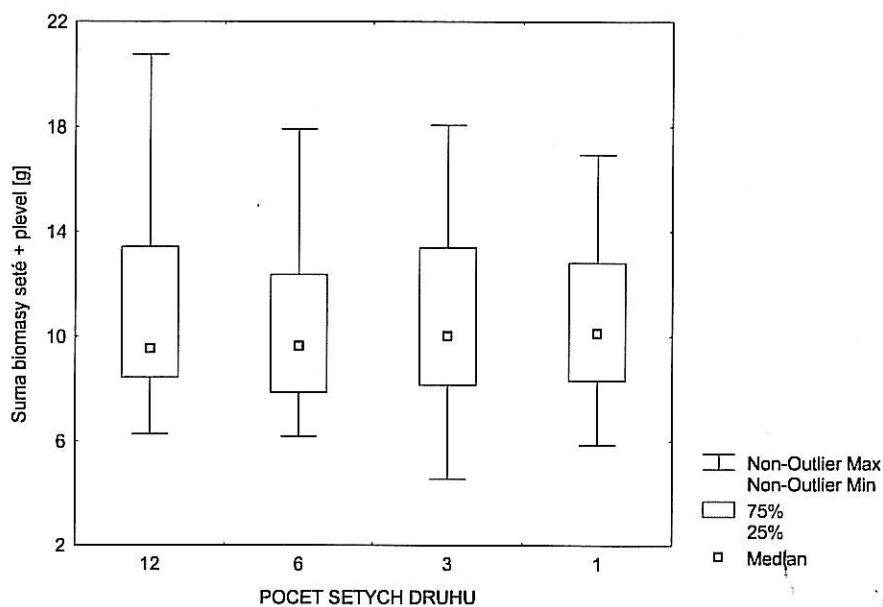
4. Výsledky

4.1. Terénní experiment

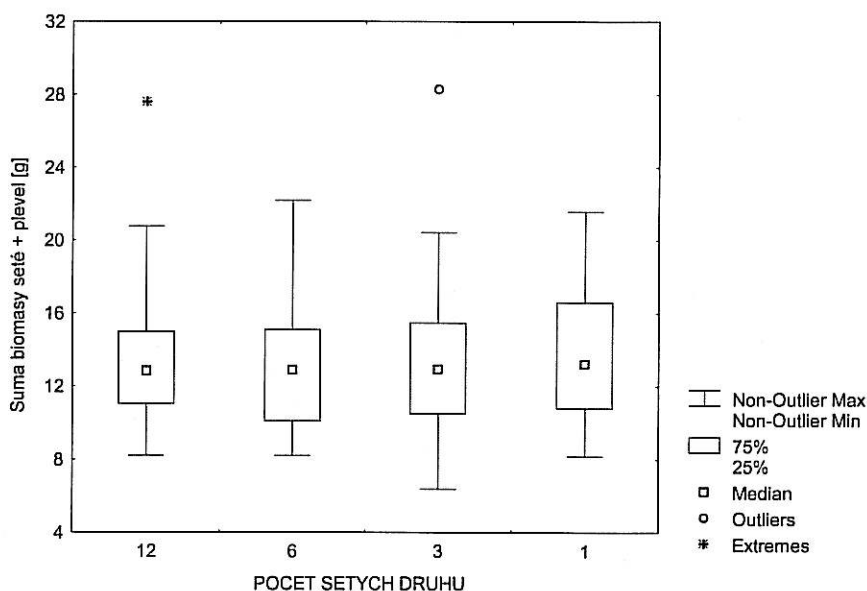
Při srovnání celkové sumární biomasy setých druhů a plevle pod stříškou a mimo stříšku se vliv sucha průkazně projevil, což potvrzuje účinnost stříšek ($p \ll 0.01$). Tento vliv je průkazný ve všech následujících testech. Situaci zachycují obrázky 2, 3 a 4.



Obr. 2: Porovnání celkové biomasy (tj. sumy biomasy plevle a setých druhů) mezi skupinami, pod stříškou (SUCHO) a mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA). Bohatost: $F(3,69) = 0,34$; $p = 0,7903$; Sucho: $F(1,23) = 30,60$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,69) = 0,24$; $p = 0,8696$



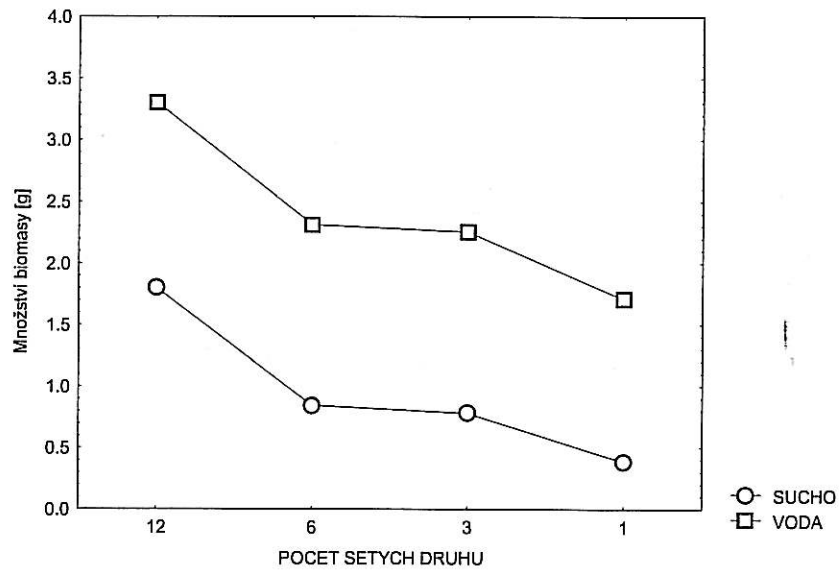
Obr. 3: Porovnání celkové biomasy (tj. sumy biomasy plevele a setých druhů) mezi skupinami, pod stříškou (SUCHO)



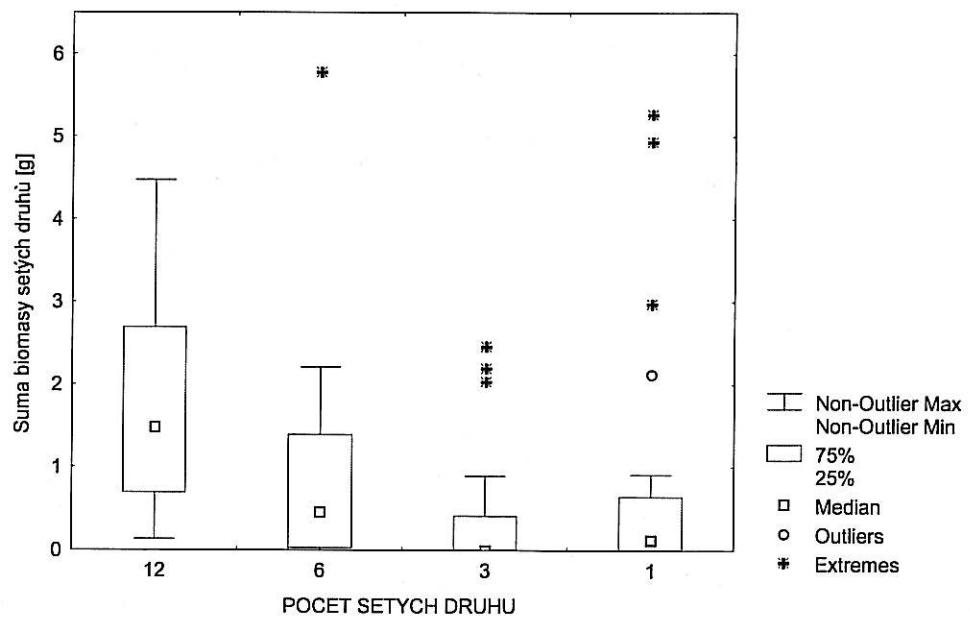
Obr. 4: Porovnání celkové biomasy (tj. sumy biomasy plevele a setých druhů) mezi skupinami mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA)

Obr. 5, 6 a 7 ukazují srovnání biomasy setých druhů pod a mimo stříšku. Kromě vlivu sucha se signifikantně prokázal i vliv druhové bohatosti na hmotnost suché biomasy setých druhů, hladina signifikance $p < 0.05$. Jak je vidět z obr. 5, nezávisle na lokalizaci pod/mimo stříšku, byla obecně biomasa u monokultur nejmenší, dále vzrůstala a největších hodnot

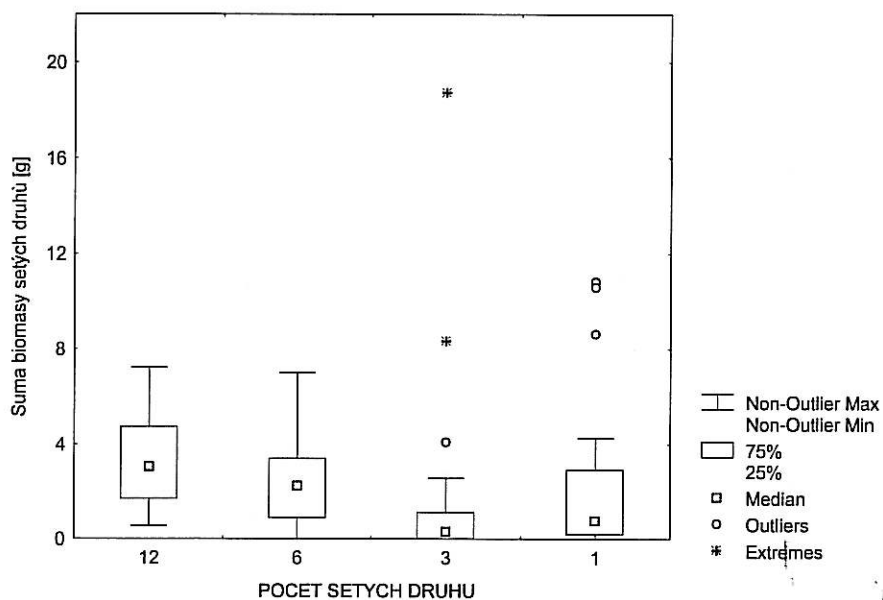
dosahovaly biomasy u 12-ti druhových směsí. Ty byly v porovnání s biomasou monokultur mimo stříšku větší téměř o 100% a pod stříškou dokonce o 350%. Vliv interakce sucha a druhové bohatosti se nepodařilo prokázat na žádné rozumné hladině signifikance.



Obr. 5: Porovnání biomasy setých druhů v jednotlivých skupinách, pod stříškou (SUCHO) a mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA). Bohatost: $F(3,69) = 3,22$; $p = 0,0278$; Sucho: $F(1,23) = 17,80$; $p = 0,0003$; Interakce: $F(3,69) = 0,03$; $p = 0,9943$

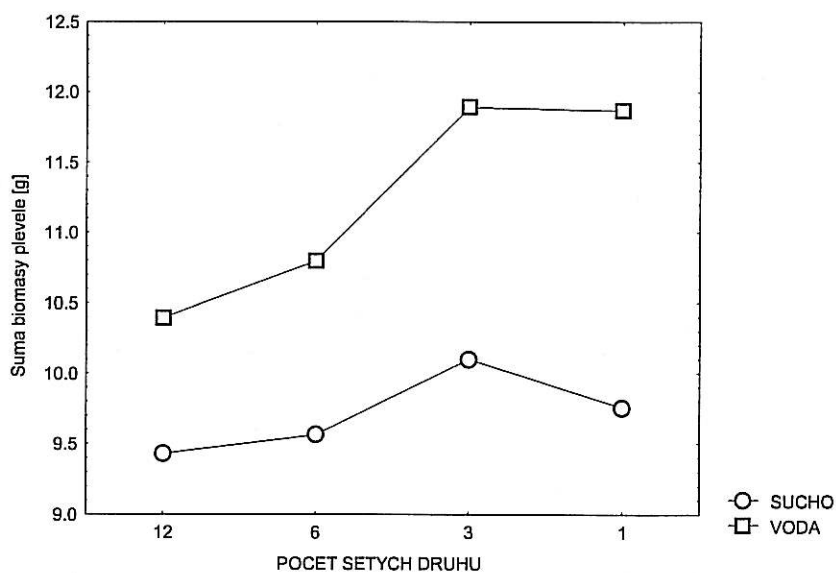


Obr. 6: Porovnání biomasy setých druhů v jednotlivých skupinách pod stříškou (SUCHO)

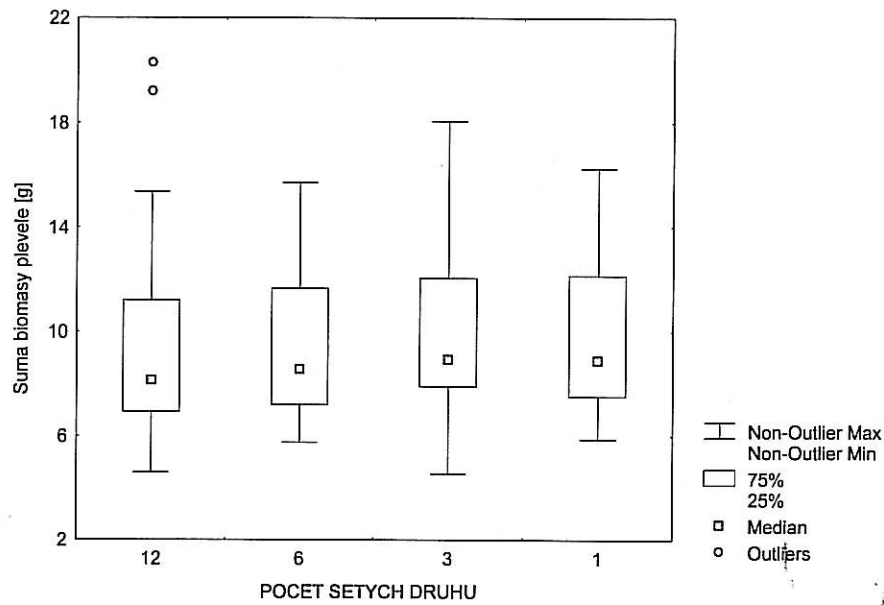


Obr. 7: Porovnání biomasy setých druhů v jednotlivých skupinách mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA)

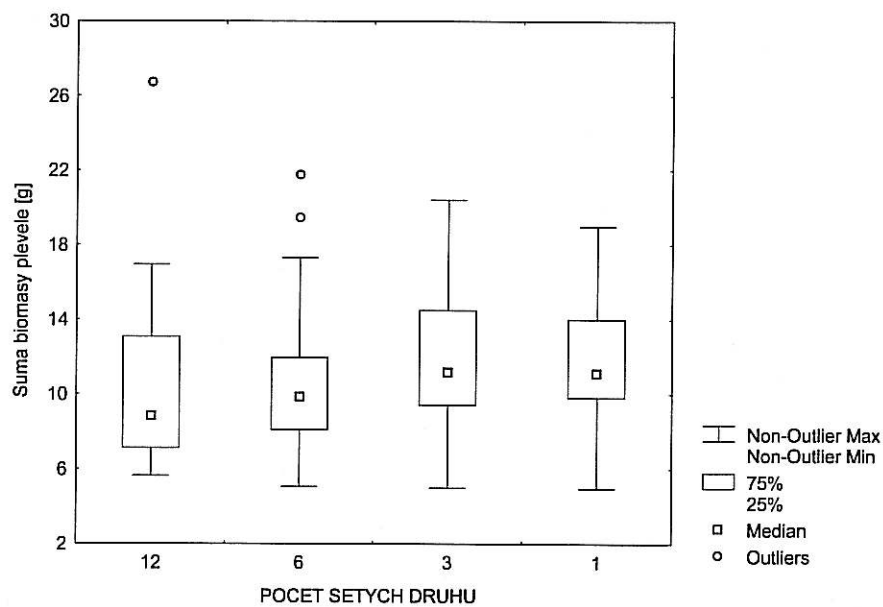
Při porovnání biomasy plevelů pod a mimo stříšku se mi nepodařilo prokázat vliv druhové bohatosti, ani interakci druhové bohatosti a sucha. Situaci zachycují obr. 8, 9 a 10.



Obr. 8: Porovnání biomasy plevelných druhů v jednotlivých skupinách, pod stříškou (SUCHO) a mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA). Bohatost: $F(3,69) = 1,43$; $p = 0,2414$; Sucho: $F(1,23) = 5,77$; $p = 0,0248$; Interakce: $F(3,69) = 0,23$; $p = 0,8778$

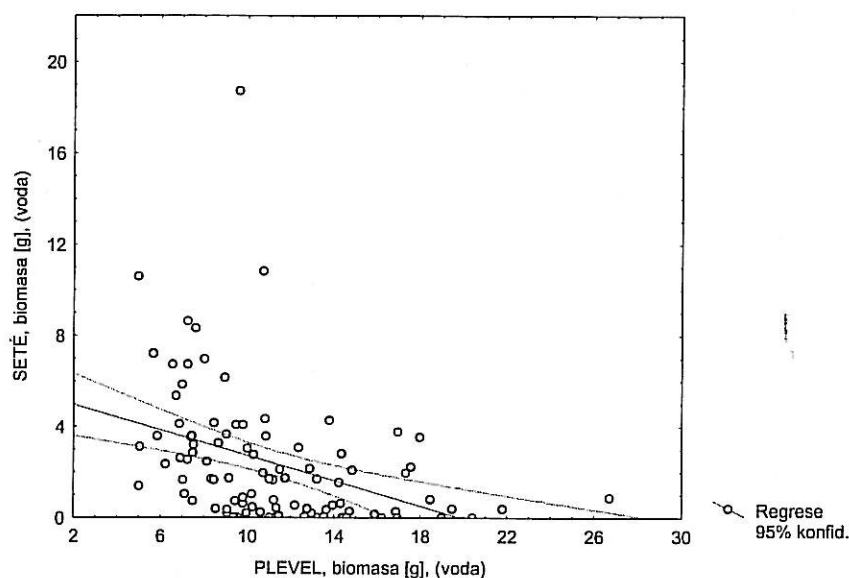


Obr. 9: Porovnání biomasy plevelných druhů v jednotlivých skupinách pod stříškou (SUCHO)

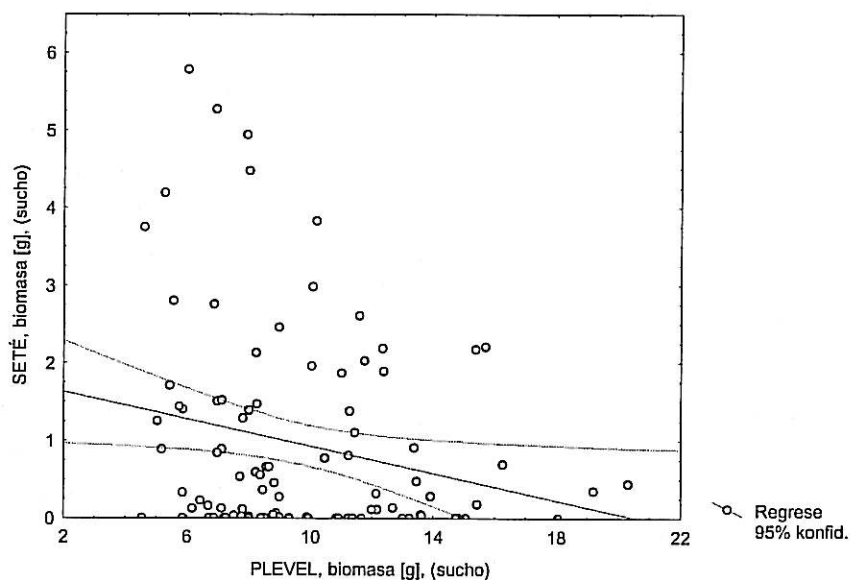


Obr. 10: Porovnání biomasy plevelných druhů v jednotlivých skupinách mimo stříšku (přítomnost srážek – VODA)

Dále byla vypočtena regrese mezi biomasou setých druhů a biomasou plevele a to pod i mimo stříšku. Vztah biomasy plevele a setých druhů mimo stříšku znázorňuje obr. 11, závislost je negativní.



Obr. 11: Regresní závislost biomasy setých druhů na biomase plevele mimo stříšku ($r = -0,39$; $p = 0,0001$)

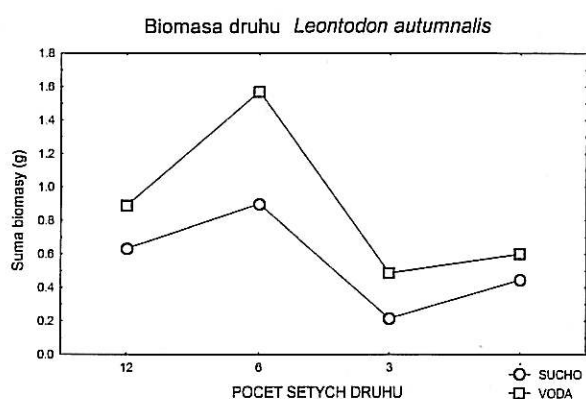
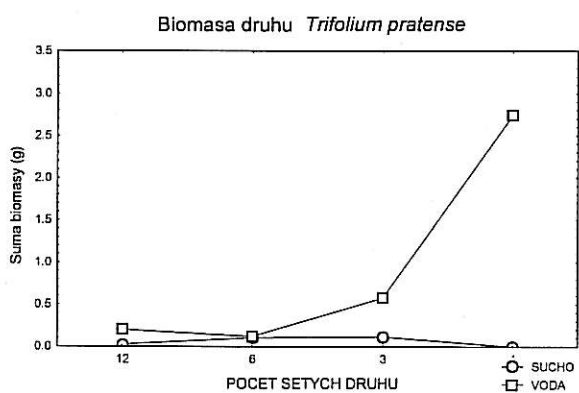
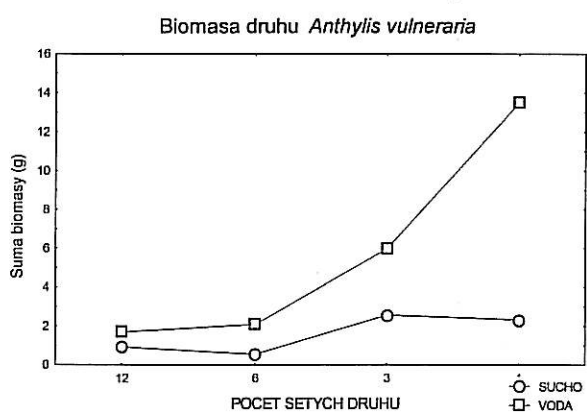
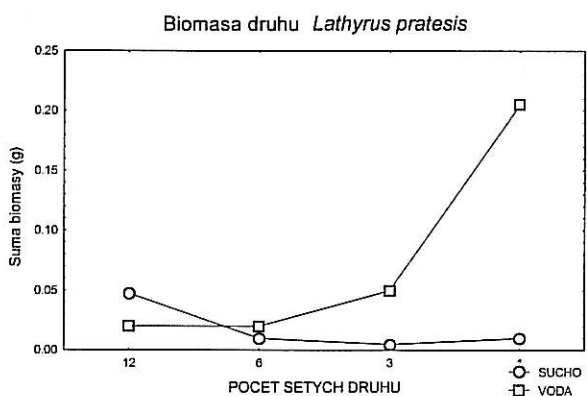
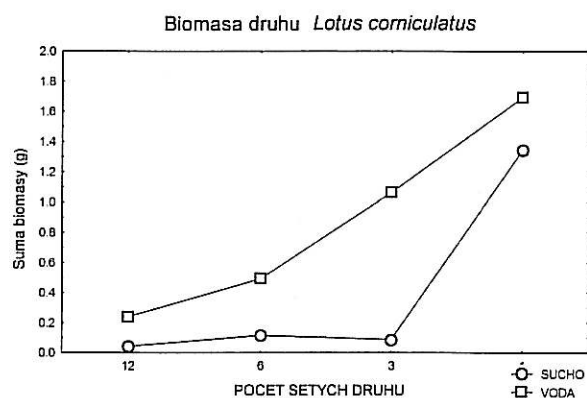
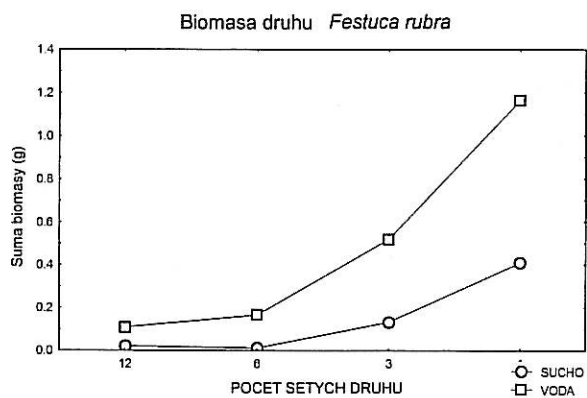


Obr. 12: Regresní závislost biomasy setých druhů na biomase plevele pod stříškou ($r = -0,22$; $p = 0,0299$)

Mezi plevelnými a setými druhy pod stříškou (obr. 12) je korelace také statisticky významná, vztah je ale volnější než v příznivějších podmínkách mimo stříšku.

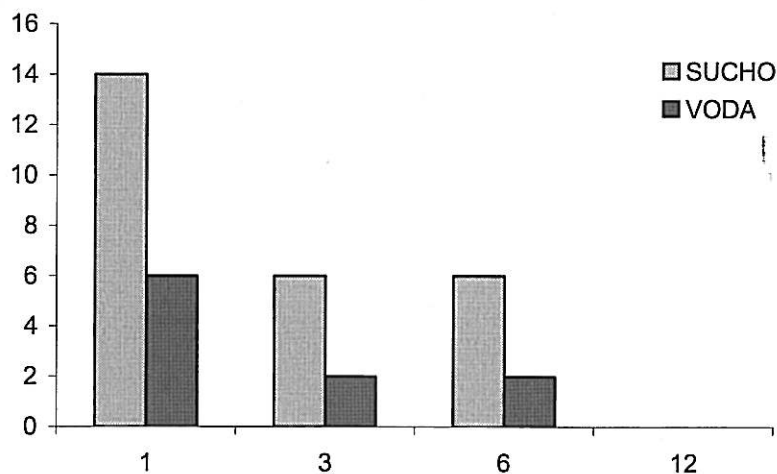
Jelikož se dala čekat různá odpověď jednotlivých druhů na sucho, byla také otestována citlivost každého z nich a to v závislosti na druhové bohatosti směsi, v které se nacházel. Prokazatelná interakce vody a druhové bohatosti směsi byla u *Festuca rubra*, *Anthylis vulneraria*, *Trifolium pratense*, *Plantago media* ($p < 0.01$), a dále u *Holcus lanatus* ($p < 0.05$). Vliv druhové bohatosti na nadzemní biomasu se prokázal u druhů *Festuca rubra*, *Lotus corniculatus*, *Anthylis vulneraria*, *Trifolium pratense* ($p < 0.01$), a u druhu *Plantago media* ($p < 0.05$).

Míra citlivosti jednotlivých vybraných druhů je zachycena na obr. 13. První dva grafy ukazují pokles biomasy *Festuca rubra* a *Lotus corniculatus* ve shodě s ředící křivkou. Obdobně reagoval *Lathyrus pratensis*, ale jen mimo stříšku. Ve stresovém prostředí pod stříškou je tendence jeho biomasy opačná, se suchem se tedy *Lathyrus pratensis* nejlépe vyrovnal v 12-ti druhových směsích (vypovídací schopnost je ale snížena celkově nízkými biomasami tohoto druhu). Největších hodnot biomasy dosahoval druh *Anthylis vulneraria*. Zatímco mimo stříšku vykazoval stejnou odpověď jako předchozí druhy, se suchem se vyrovnával špatně a hodnoty biomasy jsou nízké na všech hladinách druhové bohatosti. Na sucho byl velmi citlivý i *Trifolium pratense* a *Holcus lanatus*. *Leontodon autumnalis* nejlépe rostl ve směsi šesti druhů, nejméně prospíval v třídruhové směsi a monokultuře. Interpretace odpovědí ostatních druhů na sucho není možná z důvodu malých hodnot naměřené biomasy. Druh *Lychnis flos-cuculi* nevyklíčil vůbec.



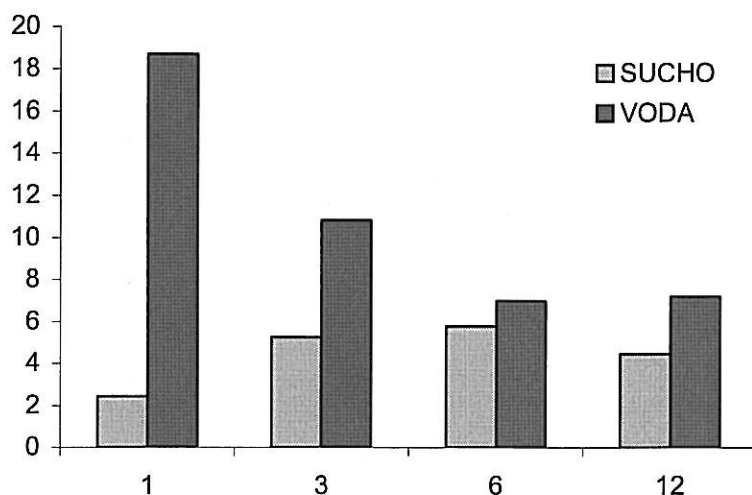
Obr. 13: Biomasy vybraných druhů pod i mimo stříšku

Dále bylo vypočteno procentické zastoupení nul, tedy počtu případů, kdy se ve čtverci nevyskytl žádný ze setých druhů. Jak ukazuje obr. 14, zatímco v 12-ti druhové směsi tento případ nenastal, s ubývajícím počtem druhů procento čtverců bez biomasy setých druhů stoupalo. Je vidět i rozdíl mezi rostlinami pod stříškou a mimo ni, na sucho nejcitlivěji reagovaly monokultury.



Obr. 14: Procentické zastoupení nul, osa x znázorňuje počet druhů ve skupině, osa y procento případů, kdy se ve čtverci nevyskytl žádný ze setých druhů

Obr. 15 naproti tomu znázorňuje maxima nárůstu biomasy v jednotlivých směsích. Ukázalo se, že v dobrých podmínkách může silná monokultura dosáhnout výrazně lepšího výsledku než 12-ti druhová směs, pod stresovým tlakem sucha se však již nedokázala tolik prosadit. V obou případech monokultur se jednalo o *Anthylis vulneraria*. Podrobněji viz tab.1.



Obr. 15: Maximální dosažené hodnoty biomasy [g]– osa y, osa x znázorňuje počet druhů ve skupině

Tab. 1: Doplňující přehled k obr. 16 znázorňuje druhy podléající se na maximální hodnotě narostlé biomasy ve skupině. V závorce je udána hodnota biomasy tohoto druhu v gramech.

Počet druhů ve skupině	Pod stříškou	Mimo stříšku
1	Anth (2,46)	Anth (18,72)
3	Anth (4,93); Trif (0,32); Lath (0,02)	Anth (9,65); Trif (1,14); Lath (0,04)
6	Leon (5,75); Anth (0,03); Hol, Fest, Lath, Hyp (0)	Anth (5,39); Lot (1,51); Lath (0,09); Lych, Hyp, Plan (0)
12	Anth (4,47); ostatní (0)	Anth (3,8); Trif (1,19); Lot (0,81); Fest (0,73); Lath (0,11); ostatní (0)

Anth – *Anthylis vulneraria*

Fest – *Festuca rubra*

Hol – *Holcus lanatus*

Hyp – *Hypochaeris radicata*

Lath – *Lathyrus pratensis*

Leon – *Leontodon autumnalis*

Lot – *Lotus corniculatus*

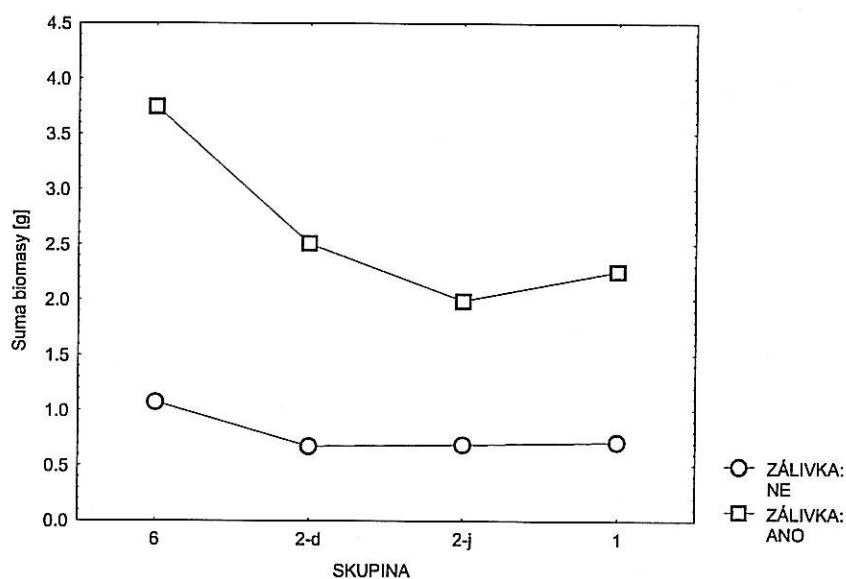
Lych – *Lychnis flos-cuculi*

Plan – *Plantago lanceolata*

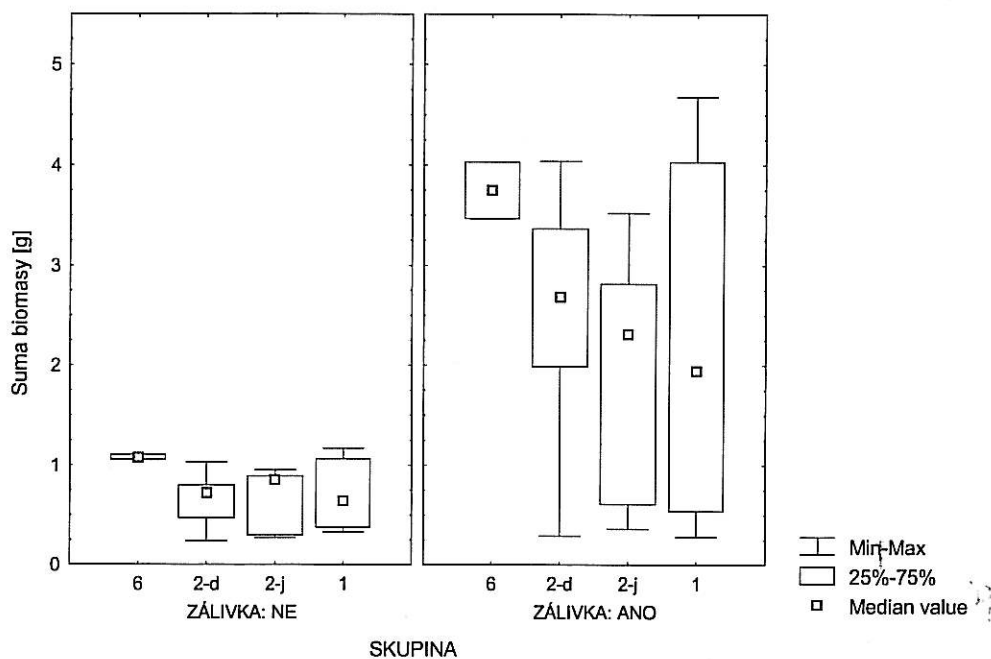
Trif – *Trifolium pratense*

4.2. Květináčový pokus

V klimaboxovém pokusu jsem, obdobně jako na plochách v Benešově, sledovala odlišnost společenstev v závislosti na přítomnosti či nepřítomnosti dostatku vláhy. Při srovnání celkové sumární biomasy setých druhů a plevelu v zalévaných a nezalévaných květináčích se průkazně projevila pouze vliv vody ($p \ll 0.01$). Vliv druhové bohatosti na nadzemní biomasu směsí v květináči bezprostředně po ukončení měsíčního období bez zálivky se tedy nepodařilo prokázat na žádné rozumné hladině významnosti. I tak je z obr. 16 a 17 vidět, že největší biomasy dosahovaly 6-ti druhové směsi, obě dvoudruhové směsi byly víceméně srovnatelné, monokulturám svědčily dobré podmínky.



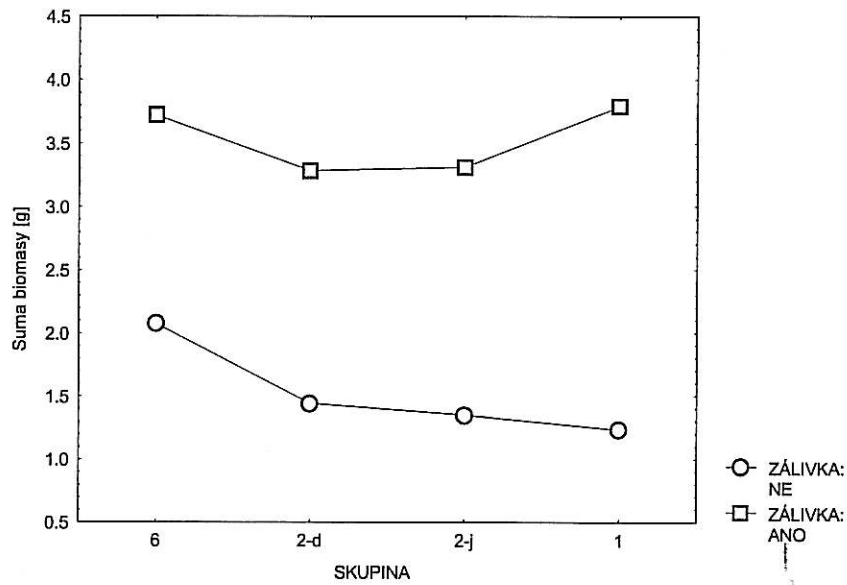
Obr. 16: Srovnání celkové biomasy v květináči se zálivkou trvalou a přerušenou, před obnovením zálivky. Bohatost: $F(3,80) = 1,33$; $p = 0,2695$; Zálivka: $F(3,80) = 37,29$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,80) = 0,64$; $p = 0,5908$



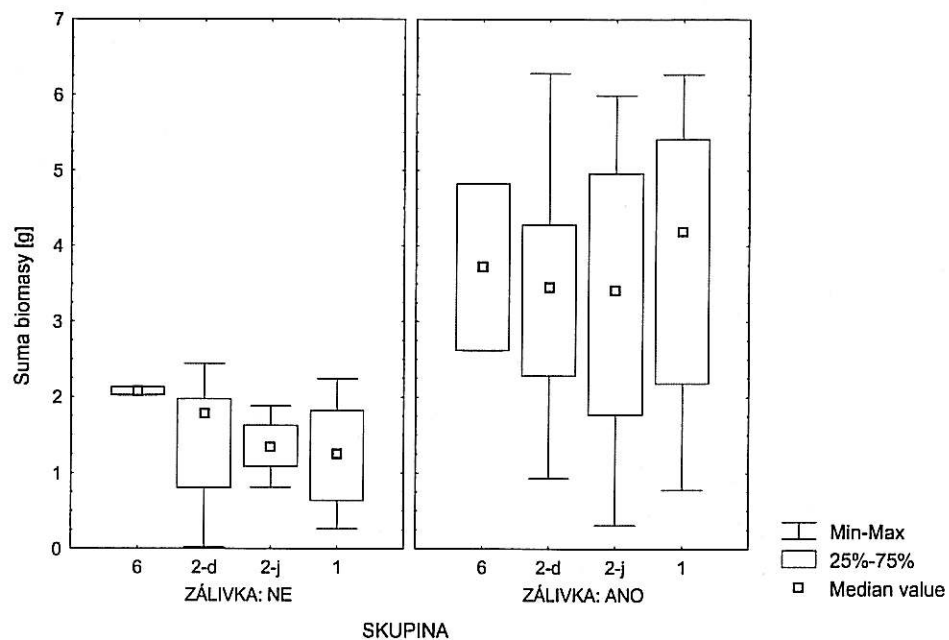
Obr. 17: Srovnání celkové biomasy v květináči se zálivkou trvalou a přerušenou, před obnovením zálivky

Po obnovení zálivky byla rostlinám dána možnost regenerace po dobu jednoho měsíce. Po tomto období byl zjišťován rozdíl mezi květináči zalévanými po celou dobu pokusu a květináči, jež byly vystaveny faktoru sucha. Ani tentokrát se však nepodařilo vliv druhové bohatosti, ani její interakci s faktorem sucha prokázat. Přesto ukazují obr. 18 a 19 větší produktivitu 6-ti druhové směsi než v případě monokultur, zatímco v kontrolách jsou tato společenství srovnatelná. Dvoudruhové směsi jsou slabší než monokultury. Tento výsledek ovlivnily hlavně druhy *Holcus lanatus*, *Hypochaeris radicata* a *Plantago lanceolata*, které v monokultuře vytvořily velkou biomasu.

Dále byla testována schopnost resilience společenstva v závislosti na druhové bohatosti. Statisticky průkazný byl pouze rozdíl mezi zalévanými a nezalévanými společenstvy a dále rozdíl mezi odběry před a po obnovení zálivky. Vztah druhové bohatosti a schopnosti resilience se neprokázal.

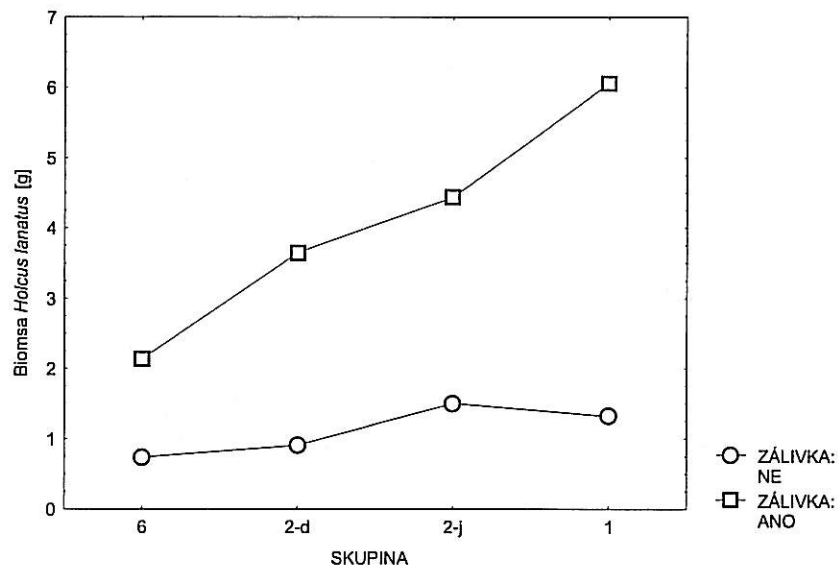
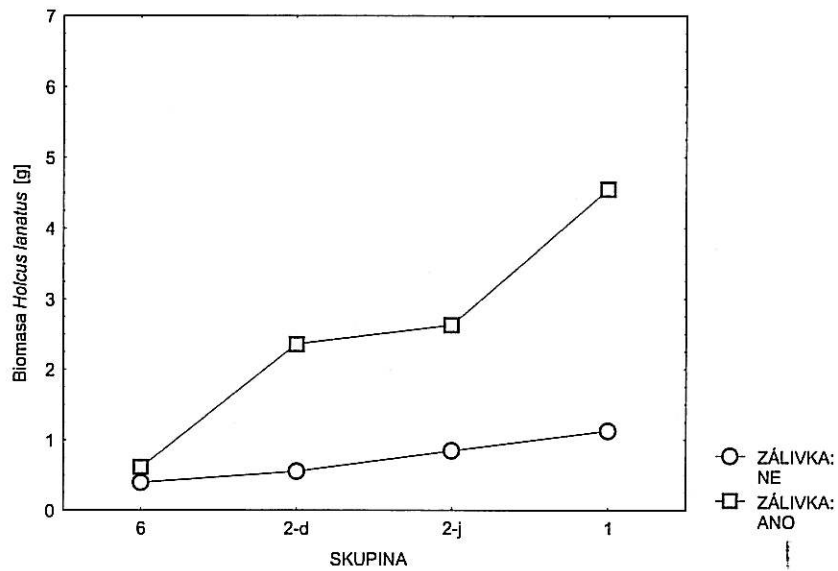


Obr. 18: Srovnání celkové biomasy v květináči se zálivkou trvalou a přerušenou, po obnovení zálivky. Bohatost: $F(3,80) = 0,28$; $p = 0,8391$; Zálivka: $F(3,80) = 24,66$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,80) = 0,46$; $p = 0,7131$



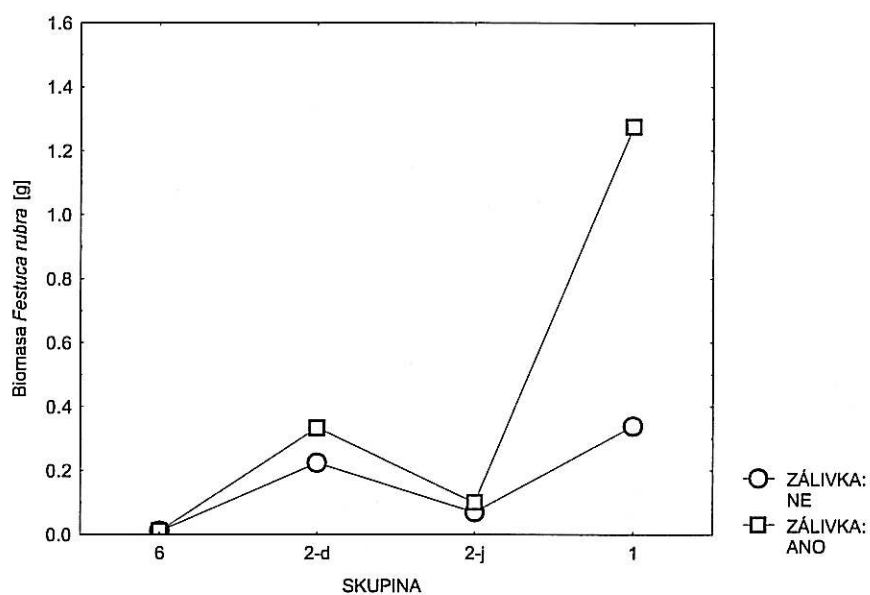
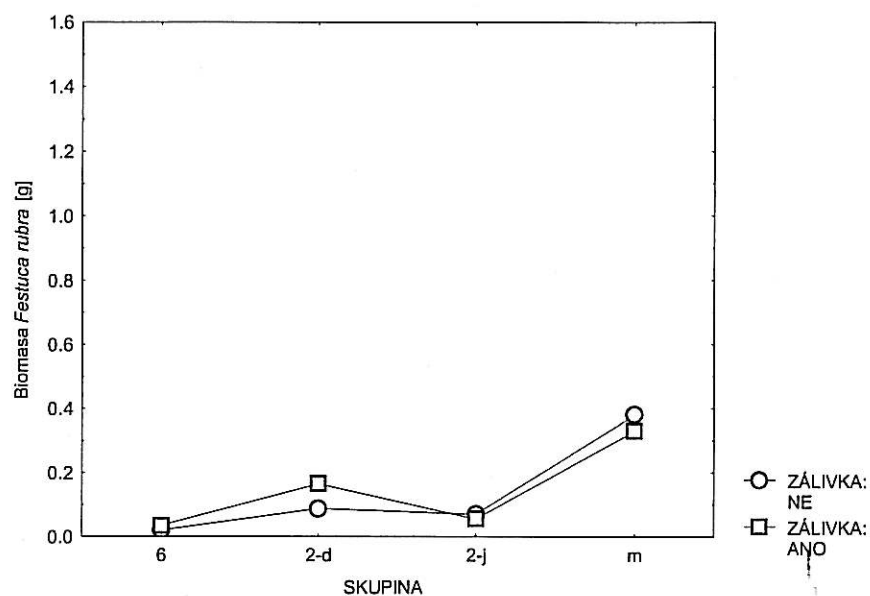
Obr. 19: Srovnání celkové biomasy v květináči se zálivkou trvalou a přerušenou, po obnovením zálivky

Obdobně jako při hodnocení pokusu na Benešově mě i v klimaboxovém pokusu zajímaly konkrétní odpovědi jednotlivých druhů. Byla otestována jejich citlivost na sucho a na obr. 20-31 můžeme také srovnat schopnosti regenerace jednotlivých druhů v závislosti na druhové bohatosti směsi.



Obr. 20 a 21: *Holcus lanatus*, odběr před obnovením zálivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 6,97$; $p = 0,0022$; Zálivka: $F(3,20) = 29,66$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,20) = 3,16$; $p = 0,0472$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 1,83$; $p = 0,1740$; Zálivka: $F(3,20) = 19,97$; $p = 0,0002$; Interakce: $F(3,20) = 0,89$; $p = 0.4629$)

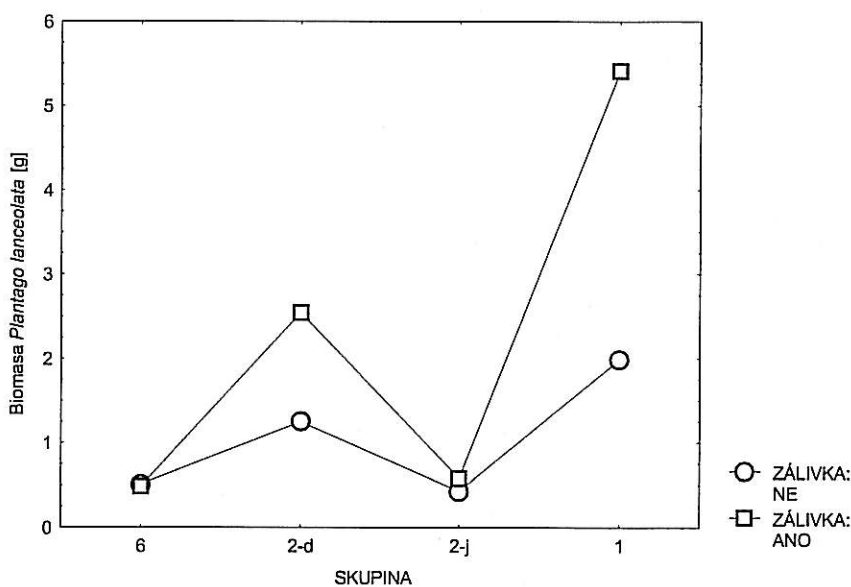
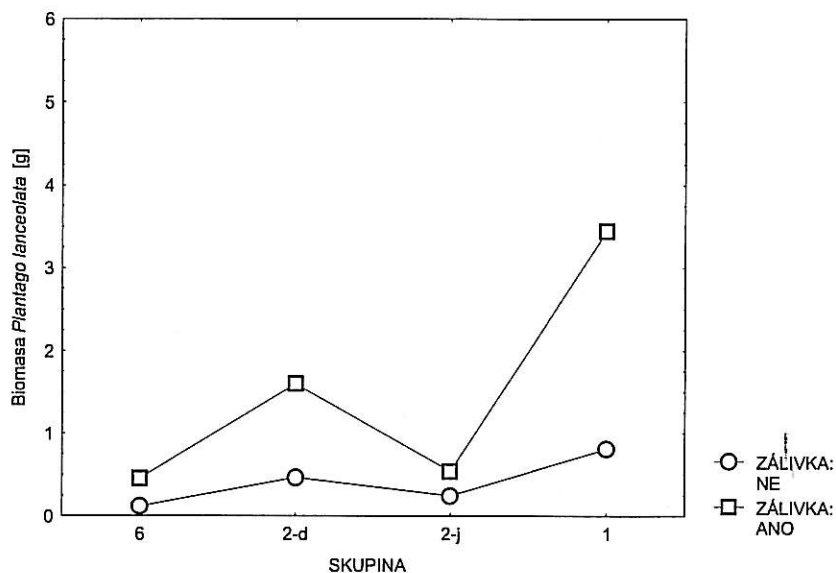
Zatímco v zalévaných květináčích klesal druh *Holcus lanatus* přirozeně podle ředící křivky, na sucho reagoval citlivě (obr. 20) a ani obnovená zálivka mu nepomohla k výraznému nárůstu biomasy (obr. 21).



Obr. 22 a 23: Biomasa druhu *Festuca rubra*, odběr před obnovením zálivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 5,49$; $p = 0,0064$; Zálivka: $F(3,20) = 0,01$; $p = 0,9050$; Interakce: $F(3,20) = 0,36$; $p = 0,7806$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 8,46$; $p = 0,0007$; Zálivka: $F(3,20) = 5,81$; $p = 0,0257$; Interakce: $F(3,20) = 3,49$; $p = 0,0347$)

Druh *Festuca rubra* se svou biomasou blížil ředící křivce i v nezalévaných květináčích, hodnoty jsou ale pro závaznou interpretaci velmi nízké. I přesto se prokázal vliv druhové bohatosti na biomasu, která klesala v souladu s ředící křivkou (obr. 22). V dobrých podmínkách se druhu *Festuca rubra* dařilo v monokultuře, což se projevilo po dvou měsících v kontrole (obr. 23), na sucho reagoval dost citlivě. Zajímavé je srovnání situace

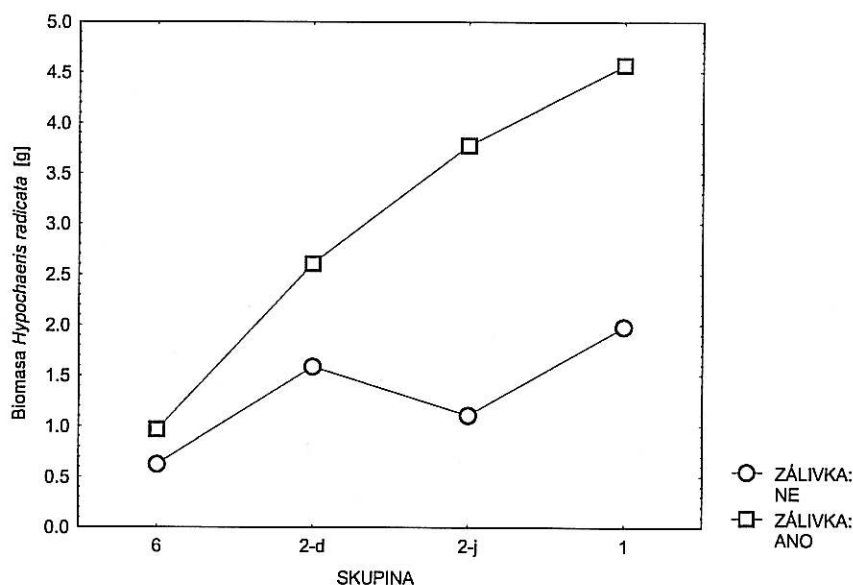
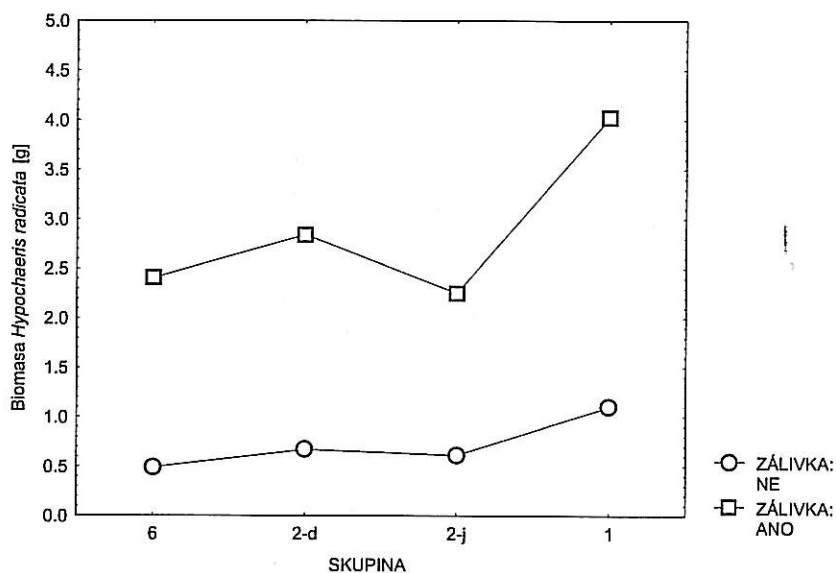
ve dvoudruhových směsích. Jednoznačně větší biomasu vytvořil druh *Festuca rubra* ve směsích pocházejících ze dvou funkčních skupin. Myslím však, že to není způsobené jejich



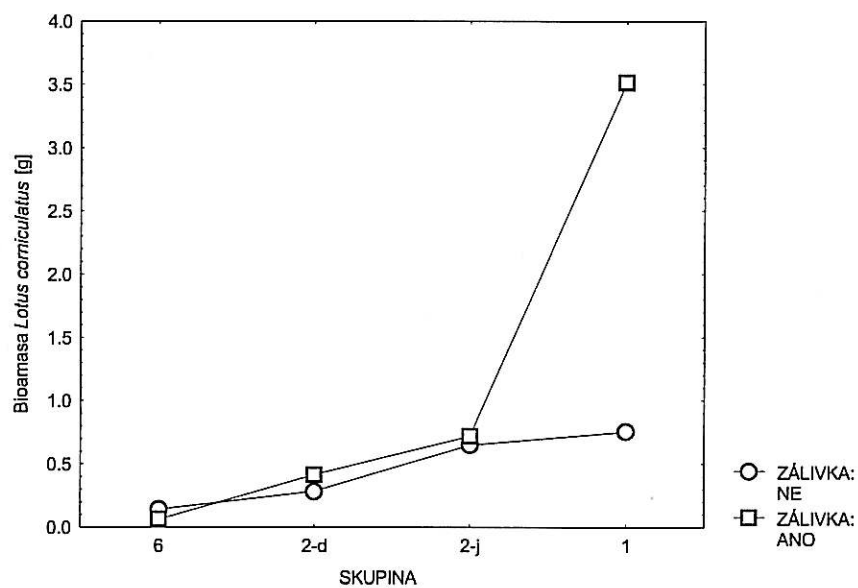
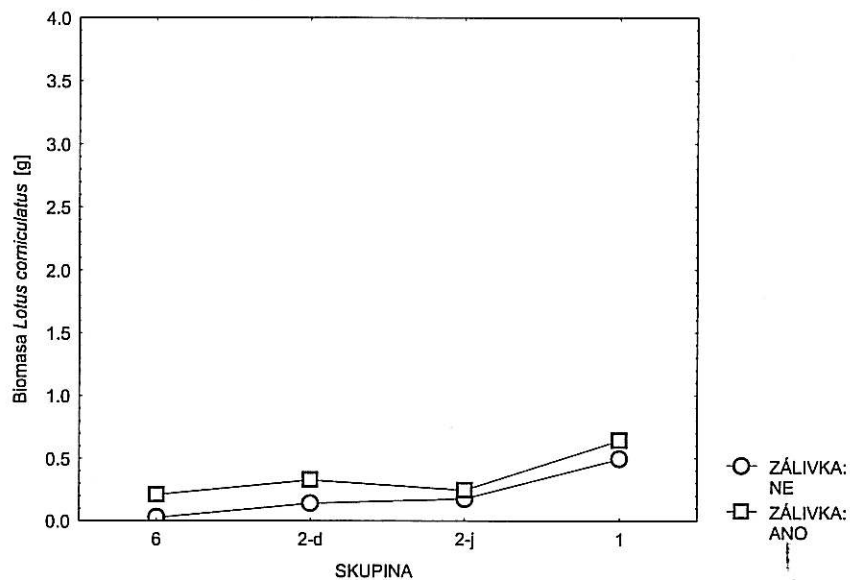
Obr. 24 a 25: Biomasa druhu *Plantago lanceolata*, odběr před obnovou zálivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 13,46$; $p = 0,0001$; Zálivka: $F(3,20) = 27,79$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,20) = 5,59$; $p = 0,0060$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 9,62$; $p = 0,0003$; Zálivka: $F(3,20) = 7,44$; $p = 0,0130$; Interakce: $F(3,20) = 2,59$; $p = 0,0813$)

odlišným využíváním zdrojů, vysvětlením by mohl být spíše fakt, že ve směsi druhů pocházejících z jedné funkční skupiny se nacházel v kombinaci s *Holcus lanatus*, který se ukázal jako velmi silný kompetitor. Obdobně jako u druhu *Festuca rubra*, i v případě druhu *Plantago lanceolata*, se ve dvoudruhových směsích objevila situace, kdy biomasa

směsí ze dvou funkčních skupin výrazně převyšovala biomasu směsí z jedné funkční skupiny (obr. 24 a 25). I tentokrát se nabízí stejné vysvětlení – *Plantago lanceolata* byl ve směsi s druhem *Hypochaeris radicata*, což byl také silný kompetitor. Druh *Plantago lanceolata* mu ale dokázal dobře konkurovat, což se projevilo i na snížení biomasy *Hypochaeris radicata* (obr. 26, 27).

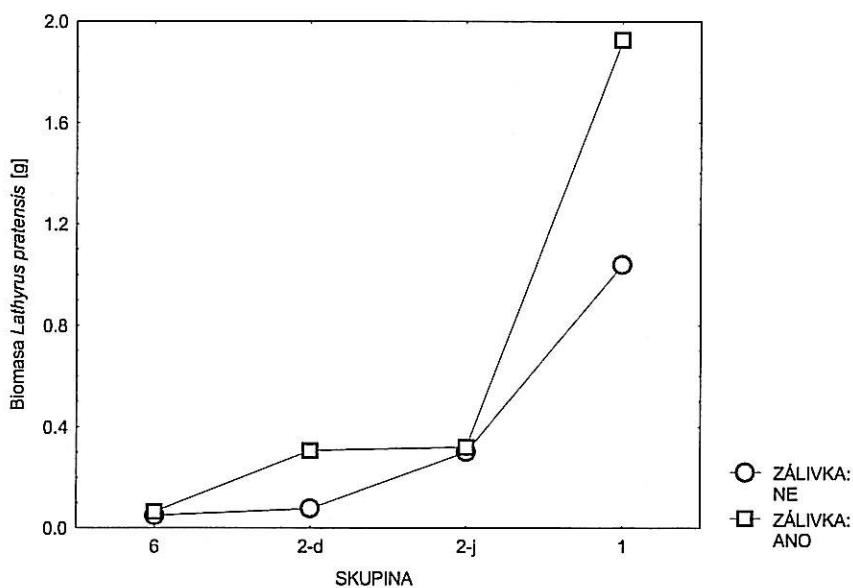
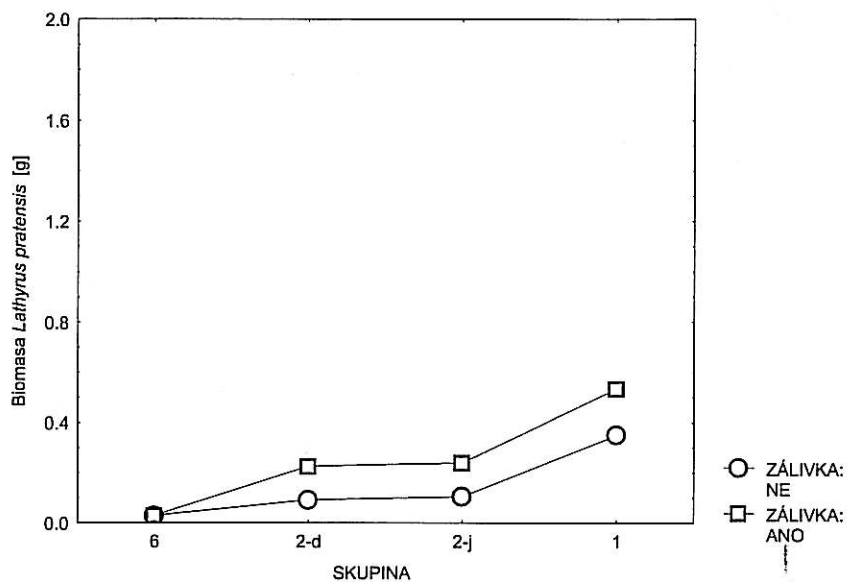


Obr. 26 a 27: Biomasa druhu *Hypochaeris radicata*, odběr před obnovením zálivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 5,94$; $p = 0,0045$; Zálivka: $F(3,20) = 120,98$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,20) = 1,62$; $p = 0,2172$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 10,15$; $p = 0,0002$; Zálivka: $F(3,20) = 32,12$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,20) = 3,76$; $p = 0,0272$)



Obr. 28 a 29: Biomasa druhu *Lotus corniculatus*, odběr před obnovením závlivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 5,25$; $p = 0,0078$; Závlivka: $F(3,20) = 3,48$; $p = 0,0770$; Interakce: $F(3,20) = 0,12$; $p = 0,9452$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 46,74$; $p = 0,0001$; Závlivka: $F(3,20) = 31,35$; $p = 0,0001$; Interakce: $F(3,20) = 25,19$; $p = 0,0001$)

Z obr. 28 vyplývá, že druh *Lotus corniculatus* na sucho nijak citlivě nereagoval, ale z důvodu malých hodnot biomasy v době prvního odběru nelze činit jednoznačné závěry, což také potvrzuje výjimečná hodnota biomasy v trvale zalévané monokultuře (obr. 29).



Obr. 30 a 31: Biomasa druhu *Lathyrus pratensis*, odběr před obnovou zálivky (nahore; Bohatost: $F(3,20) = 12,42$; $p = 0,0001$; Zálivka: $F(3,20) = 6,34$; $p = 0,0204$; Interakce: $F(3,20) = 0,65$; $p = 0,5904$) a po období určenému k regeneraci (dole; Bohatost: $F(3,20) = 20,10$; $p = 0,0001$; Zálivka: $F(3,20) = 4,18$; $p = 0,0542$; Interakce: $F(3,20) = 1,75$; $p = 0,1885$)

U druhu *Lathyrus pratensis* se nejlépe projeví monokultury (obr. 30, 31). Je zajímavé, že jeho biomasa v šestidruhových směsích je minimální, nedokázal zřejmě odolávat konkurenci ostatních druhů.

5. Diskuse

V současné době je efektu druhové bohatosti na stabilitu a procesy v ekosystému věnováno hodně pozornosti. Obecně se soudí, že ztráta druhové bohatosti může mít za následek poškození funkcí ekosystému (Yashi & Loreau 1999). V terénním experimentu se mi podařilo prokázat pozitivní vliv druhové bohatosti na primární produkci rostlinného společenstva na hladině významnosti $p < 0,05$, což by odpovídalo závěrům některých současných biodiverzitních studií, které vypovídají o růstu primární nadzemní produkce se stoupající druhovou bohatostí (Loreau 1998a, 2000; Hector *et al.* 1999; Naeem *et al.* 1996; Tilman 1996; Tilman *et al.* 1997; Waide *et al.* 1999). Přesto je z obr. 7 vidět, že dobrá monokultura může být v příznivých podmínkách výrazně lepší než 12-ti druhová směs. Pokud však tuto monokulturu postihlo sucho, projevilo se to významně i na její biomase (obr.6). Výsledky naznačují, že v takovém případě si vedla lépe směs o více druzích. Mnohé studie prokázaly, že tomu tak poměrně často skutečně je – průměrné vícedruhové směsi mají podobnou produkci jako nejlepší monokultury (Hooper & Vitousek 1997)

Otázkou ovšem zůstává, zda je větší produktivita dobrým indikátorem stability ekosystému. Pfisterer & Schmid (2002) potvrdili, že druhová bohatost vede k vyšší produkci než je u druhově chudých společenstev. Zároveň ale poukazují na fakt, že druhově bohatší společenstva nezaručují stabilitu ekosystému, konkrétně rezistenci vůči suchu, naopak, druhově chudší společenstva mohou být vůči stresovým faktorům odolnější. Experimentální ověřování vlivu druhové bohatosti na odolnost společenstva vůči suchu v terénním pokuse u Benešova sice nepřineslo průkazný výsledek interakce druhové bohatosti a sucha. Výsledky se ale k závěrům výše jmenované studie staví spíše do protikladu a z obr. 5 je vidět jasná tendence poklesu biomasy s ubývajícím počtem druhů i pod stříškou, tedy ve společenstvu vystavenému stresu suchem. K závěru, že druhově bohatší společenstva jsou odolnější dospěl Tilman & Downing 1994, Tilman 1996). Jeho výsledky dokazují, že ztráta druhů má na rezistenci vůči suchu negativní dopad.

Odpověď ekosystému na změny prostředí podle všeho vychází z konkrétních odpovědí jednotlivých druhů. Zatímco některé mohou na změnu prostředí reagovat poklesem biomasy, nepostižení kompetitorů na své biomase vzrostou. Taková kompenzace zvyšuje stabilitu celkové biomasy, ale zároveň způsobuje, že druhová abundance je více variabilní. V tom spočívá princip *insurance hypothesis*. Variabilita ekosystému jako celku v měnícím se prostředí klesá s rostoucí druhovou bohatostí z důvodu kompenzace jednotlivými druhy (Yashi & Loreau 1999, Tilman 1996). Přítomnost *insurance* efektu podporuje vyhodnocení

procentického zastoupení nulových hodnot biomasy v různě druhově bohatých směsích v terénním experimentu. Situace pod a mimo stříšku byla odlišná. V kontrolních ploškách mimo stříšku bylo zastoupení nulových hodnot biomasy víceméně vyrovnané, i když i tady s ubývajícím počtem druhů těchto hodnot přibývalo. Výrazně se tento trend projevil pod stříškou (obr. 14).

Vliv počtu druhů na potlačení plevelu se prokázat nepodařilo. Pokud zde byl nějaký vztah mezi druhovou bohatostí a schopností odolávat invazi druhů, byl relativně volný a rozsah pokusu jej nedovolil prokázat. Určitá tendence je naznačena v obr. 8. Ten ukazuje, že nejméně plevelu se nacházelo v 12-ti druhové směsi a plevelu přibývalo s ubývajícími druhy. To je v souladu se studií Pfisterera *et al.* (2004), v níž byla druhově chudší společenstva k invazi náchylnější. Dále jejich studie ukázala zvýšený úbytek druhů vlivem invaze plevelných druhů především v druhově bohatších společenstvech.

V terénním experimentu byla dále testován vztah mezi setými a plevelnými druhy pod a mimo stříšku. Obecně bylo plevelu více mimo stříšku. Mezi setými a plevelnými druhy pod stříškou byla průkazná negativní korelace (obr. 12). Byla ale mnohem volnější než mimo stříšku, kde byla negativní korelační závislost relativně těsná (obr. 11). V příznivém prostředí mimo stříšku se zřejmě projevila velká konkurence, zatímco pod stříškou získal převahu stresový faktor a kompetice nehrála tak důležitou roli jako mimo stříšku. Potlačení plevelu bylo do značné míry individuální, pokud se ve směsi nacházely silné druhy (např. *Anthyllis vulneraria*), dokázaly plevel velmi dobře potlačit, slabí kompetitoři byli plevelem zarůstání mnohem více.

Pro potřeby pokusu jsem zvolila výběr druhů ze tří funkčních skupin. Stanovení těchto skupin bylo provedeno na základě snahy určitým způsobem zhomogenizovat výběr a zajistit tak funkční vyváženost směsí. Použité skupiny nejsou funkčními skupinami v pravém slova smyslu, mimo trávy, lze o tom ale polemizovat v případě fixátorů dusíku. Většina obdobných studií ale fixátory dusíku za funkční skupinu považuje (Hector *et al.* 1999; Lepš *et al.* 2001; Tilman 1997). Skupina růžicových hemikryptofytů byla do experimentu zařazena především z důvodu podobnosti růstové formy. Do skupiny hemikryptofytů nebyl zařazen žádný druh, který fixuje dusík, čímž byl vyloučen překryv se skupinou specializovaných fixátorů. V hodnocení terénního experimentu však příslušnost k funkční skupině jako kategoriální proměnnou neuvažuji z důvodu poměrně nízkých hodnot biomas. Ty byly způsobeny mimořádně suchým rokem. Z důvodu nízkého úhrnu srážek ve vegetačním období roku 2003 se nevytvořily standardní podmínky vodního režimu průměrného vegetačního období. I mimo stříšky bylo relativně sucho, pod stříškou se často vytvořil extrém. Důsledkem pak byla nízká

produktivita a velká variabilita dat. Z tohoto důvodu nebylo při vyhodnocování zohledněno zařazení do funkční skupiny. Tento faktor hodlám zahrnout do vyhodnocení při pokračování experimentu, neboť některé studie naznačují, že příslušnost druhu k funkční skupině s charakteristikami s ní spojenými má na produktivitu průkazný pozitivní vliv (Wardle 2000). Funkční skupiny byly částečně zohledněny v pokusu klimaboxovém a to ve dvoudruhových směsích, kdy bylo rozlišováno, zda oba druhy pochází z jedné či dvou funkčních skupin. Ve většině případů byly obě dvoudruhové skupiny v nárůstu svých biomas srovnatelné, objevily se ale i případy poměrně velké odlišnosti, vždy ve prospěch skupiny obsahující druhy ze dvou funkčních skupin. Tento fakt si vysvětlují charakterem konkrétních druhů, které se v kombinaci z jedné funkční skupiny vyskytovaly, vždy byl minimálně jeden z druhů silným kompetitorem, což mělo vliv na sníženou biomasu druhého. V případě kombinace *Plantago lanceolata* a *Hypochaeris radicata*, dvou silných kompetitorů, došlo ke snížení biomasy obou.

Jedním z hlavních problémů při statistickém vyhodnocení terénního experimentu bylo relativně velké množství nulových hodnot biomasy (obr. 14). Velké množství nul znemožnilo užití logaritmické transformace, která by lépe umožnila testovat interakci. Můžeme totiž předpokládat spíše multiplikativní než aditivní efekt sucha. Užití transformace $\log(x+1)$ by mělo, zvláště v případě nízkých hodnot a velkého množství nul, nevhodné důsledky – multiplikativní efekt se po transformaci nemění na aditivní.

Z výsledků klimaboxového pokusu vyplývají obdobné trendy jako z pokusu terénního. Z důvodu malého počtu opakování se však při interpretaci nemůžu opřít o průkazné výsledky. Naznačené tendence 6-ti druhových směsí tvořit větší biomasu však souhlasí s již popsány závěry. Dvoudruhové směsi byly srovnatelné s monokulturami. Často se od sebe lišily dvoudruhové směsi pocházející z jedné a ze dvou funkčních skupin, přičemž prvně jmenované dosahovaly menší produkce. To by mohlo být zapříčiněno podobnějším nároky na živiny a vodu ve směsích druhů pocházejících z jedné funkční skupiny. Po detailnějším zjištění se však ukázalo, že v takovém případě byl vždy jeden či oba druhy silnými kompetitory, což značně ovlivnilo situaci. Těmito silnými kompetitory byli *Hypochaeris radicata*, *Plantago lanceolata*, z trav potom *Holcus lanatus*.

6. Závěr

6.1. Terénní experiment

- 1) V terénním pokuse na lokalitě poblíž Benešova se podařilo prokázat pozitivní vliv druhové bohatosti na průměrnou primární nadzemní biomasu rostlinného lučního společenstva a to na hladině významnosti $p < 0,05$. Vysoce průkazný byl i negativní vliv sucha na množství sumární biomasy setých i plevelných druhů.
- 2) Interakci mezi druhovou bohatostí a suchem, tedy vztah mezi druhovou bohatostí a rezistencí společenstva vůči suchu se nepodařilo prokázat na žádné rozumné hladině významnosti.
- 3) Vztah druhové bohatosti a rezistence vůči invazi plevelu se neprokázal, data ale takový vztah naznačují a neprůkaznost může být způsobena nízkými hodnotami biomasy.

6.2. Klimaboxový experiment

Vztah druhové bohatosti a produktivity se nepodařilo prokázat. Obdobná situace nastala i v případě testování vztahu mezi druhovou bohatostí a rezistencí vůči stresovému zatížení sucha. Test vztahu mezi druhovou bohatostí a schopností resilience také nebyl průkazný. Důvodem neprůkazných výsledků může nedostatečný počet opakování.

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli J. Lepšovi za odborné vedení práce a čas věnovaný konzultacím. Moje poděkování patří také všem přátelům, kteří mi jakkoliv pomáhali, radou, technickou výpomocí, podporou. Moc děkuji svým rodičům.

7. Literatura

- Grime, J. P., (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277, 1260-1261.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, R., Harris, J., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D. J., Sherer-Lorenzen, M., Schulze, E. -D., Siamantziouras, A. -S. D., Spehn, E. M., Terry A. C., Troubis, A. Y., Woodward, A. I., Yachi, S. & Lawton, J. H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123-1127.
- Hooper, D. U., Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302-1304.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirchner, J. & Štěpánek, J. (2002). Klíč ke květeně České republiky. *Academia*, Praha.
- Lepš, J., Brown V. K., Diaz, T. A., Gormsen, D., Hedlund, K., Kailová, J., Korthals, G. W., Mortimer, S. R., Rodrigues-Barrueco, C., Roy, J., Santa Regina, I., van Dijk, C. & van der Putten, W. H. (2001). Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos*, 92, 123-134.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3-17.
- Loreau, M. (1998a). Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, 5632-5636.
- Loreau, M. (1998b). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82, 600-602.
- Naeem, S., Håkansson, K., Lawton, J. H. et al. (1996). Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos*, 76, 259-264.
- Pfisterer, A. B., Joshi, J., Schmid, B., Fischer, M. (2004). Rapid decay of diversity-productivity relationships after invasion of experimental plant communities. *Basic and applied ecology*, 5 (1), 5-14.
- Pfisterer, A. B., Schmid, B. (2002). Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, 416 (6876), 84-86.
- StatSoft, Inc. (1999): Statistica for Windows (Computer program manual). *Tulsa*, OK.

- Tilman, D. (1987). On the meaning of competition and the mechanism of competitive superiority. *Functional Ecology*, 1, 304-315.
- Tilman, D., Downing, J. A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367 (6461), 363-365
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77 (2), 350-363
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78 (1), 81-92.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455-1474.
- Wardle, D. A., Bonner, K.I., Barker, G. M. (2000). Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, 89 (1), 11-23.
- Waide, R.B., Willig, M. R. Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday G. P. & Parmenter. R. (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Systematic*, 30, 257-301.
- Yachi, S., Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl. Sci. USA*, 96, 1463-1468.