

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Kompetice o světlo a její vliv
na strukturu rostlinných společenstev**

Diplomová práce

Bc. Helena Kasíková

Školitel: RNDr. Aleš Lisner, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2025

Kasíková, H., 2025: Kompetice o světlo a její vliv na strukturu rostlinných společenstev [Competition for light and its impact on community structure. Mgr. Thesis, in Czech.] – 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

A manipulative field experiment on an oligotrophic meadow investigated how fertilization and asymmetry manipulation (designed to maximize and minimize light asymmetry) affect plant community structure. The study focused on vertical light profiles, plant height, species diversity, and nutrients. Temporal changes in the persistence of target species were analyzed to assess combined effects of competitive asymmetry and nutrient enrichment on community dynamics.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

České Budějovice, dne 22.4. 2025

.....

Helena Kasíková

Poděkování

Chtěla bych moc poděkovat zejména mému školiteli Alešovi za jeho trpělivost, pomoc s analýzami a podnětnými připomínkami k vylepšování projektu.

Šuspovi děkuji za komentáře, které pomohly k lepšímu porozumění dané problematiky.

Děkuji Terce, Marušce, Evče, Pét'ovi, Markét a ostatním z eko kanclu za velikou pomoc v terénu.

Obrovské díky patří také Járovi, který mi poskytl azyl a zlepšoval náladu v náročnějších úsecích této cesty.

Míše a Dáše děkuji za to, že jsou prostě boží.

V neposlední řadě a neméně bych chtěla také poděkovat rodičům, kteří mě podporují v mých studiích.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Dopady eutrofizace na strukturu rostlinných společenstev	1
1.2. Kompetice jako klíčový mechanismus změn ve společenstvu	2
1.3. Asymetrická kompetice o světlo.....	3
1.4. Funkční vlastnosti rostlin a intraspecifická variabilita (ITV).....	4
1.5. Shrnutí výzkumu a jeho přínos	5
2. Cíle práce	7
3. Metodika	8
3.1. Popis lokality	8
3.2. Uspořádání experimentu	8
3.3. Sběr dat	9
3.3.1. Rozdělení druhů do jednotlivých výškových kategorií	9
3.3.2. Manipulativní experiment.....	10
3.3.3. Sběr dat o vertikální distribuci světla	11
3.3.4. Snímkování vegetace	12
3.3.5. Odběr biomasy	13
3.3.6. Odběry půdy	13
3.4. Statistické zpracování	13
3.4.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo.....	13
3.4.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla.....	15
3.4.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie	15
3.4.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie	16
3.4.5. Relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie a typu manipulace asymetrie.....	17
3.4.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace	18
4. Výsledky	19

4.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo.....	19
4.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla.....	20
4.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie	21
4.3.1. Relativní změna výšek druhů po manipulaci asymetrie	21
4.3.2. Relativní změna výšek napříč výškovými skupinami po manipulaci asymetrie .	22
4.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie	23
4.5. Vliv manipulace asymetrie na relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie.....	25
4.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace ...	27
5. Diskuse.....	31
5.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo.....	31
5.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla.....	32
5.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie	33
5.3.1. Relativní změna výšek druhů po manipulaci asymetrie	33
5.3.2. Relativní změna výšek napříč výškovými skupinami po manipulaci asymetrie .	34
5.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie	34
5.5. Vliv manipulace asymetrie na relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie.....	35
5.5.1. Vymizení konkrétních druhů v závislosti na typu zásahu a hnojení.....	36
5.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace ...	36
5.7. Doporučení pro další výzkum.....	37
6. Závěr	38
7. Reference	39
8. Přílohy.....	48

1. Úvod

1.1. Dopady eutrofizace na strukturu rostlinných společenstev

V posledních desetiletích představuje intenzifikace zemědělství efektivní nástroj pro zvýšení produktivity v rostlinných společenstvech (Tilman et al., 2002; Kopittke et al., 2019). Intenzifikace spočívá zejména v obohacování půd o živiny, které ale vede k negativnímu efektu eutrofizace půdy (Klaus et al., 2018), jež dle řady studií zásadně přispívá k úbytku druhové bohatosti v travinných společenstvech (Clark & Tilman, 2008; Borer et al., 2014; Klaus et al., 2018).

Luční a travinné ekosystémy patří k druhově nejbohatším typům vegetace v mírném pásu (Wilson et al., 2012; Dengler et al., 2014). Jejich vysoká diverzita je dána historicky nízkou dostupností živin, stabilní disturbancí (např. kosením nebo pastvou) a dlouhodobou absencí intenzivního zemědělského zásahu. Louky hostí mnoho vzácných a specializovaných druhů, často vázaných na úzké ekologické niky (Habel et al., 2013). Úbytek druhové diverzity je znepokojující nejen z hlediska ochrany ohrožených druhů, ale i kvůli jeho dopadu na ekosystémové funkce – rozmanitá společenstva bývají stabilnější, lépe odolávají klimatickým výkyvům a efektivněji využívají dostupné zdroje (Tilman et al., 2006; Isbell et al., 2011).

V souvislosti ztráty druhů ze společenstva se výzkumy často zaměřují na dopad zvýšené depozice dusíku na diverzitu (Stevens et al., 2004; Clark & Tilman, 2008), avšak další práce ukazují i význam kombinovaných účinků dusíku, fosforu, draslíku, hořčíku a dalších prvků (Willis, 1963; Harpole & Tilman, 2007; Hautier et al., 2014). Například právě Harpole a Tilman (2007) prokázali, že s každým dalším přidaným prvkem se snižuje počet druhů i jejich schopnost koexistence. Tato studie dále upozorňuje, že dostupnost živin zmenšuje velikost ekologických nik interagujících druhů – čím více živin je ve společenstvu dostupných, tím menší je potřeba rozdílného využívání zdrojů mezi druhy, což umožňuje konkurenčně silným druhům efektivněji vytlačovat ostatní. Nejvýrazněji tento proces ovlivňuje dusík (N), který má zásadní vliv na růst rostlin a změnu druhového složení vegetace (Willis, 1963; Clark & Tilman, 2008). Jeho přidavek podporuje expanzi rychle rostoucích druhů, jež následně zastíní menší a pomaleji rostoucí druhy, čímž dochází ke snížení druhové rozmanitosti (Stevens et al., 2004). Dlouhodobé přidávání dusíku do půdy má navíc kumulativní efekt pro rostliny, tedy i nízké dávky mohou v delším časovém horizontu vést k výraznému úbytku druhů a

homogenizaci společenstva – dominanci některých druhů (Stevens et al., 2004; Suding et al., 2005; Clark & Tilman, 2008). Řada dlouhodobých studií ukazuje, že také fosfor může mít výrazný negativní dopad na druhovou bohatost, především pokud je přítomen v kombinaci s dusíkem – v takovém případě se jeho účinek na produkci a změny ve společenstvu násobí (Willis, 1963; Harpole et al., 2011; Hautier et al., 2014). Studie Hejzman et al. (2007, 2010) prokázali, že již dlouhodobá aplikace P sama o sobě dramaticky snižuje diverzitu, a podporuje dominanci vysokých, produktivních druhů. Fosfor tak není pouze limitujícím prvkem, ale vysoké koncentrace mohou vést k vytlačení méně kompetitivních druhů a změně výškové i funkční struktury společenstva. Fosfor je ale důležitý v ekosystémech, kde je jeho přirozená dostupnost nízká, a jeho přídavek může změnit konkurenční vztahy a zvýhodnit druhy s vyšší náročností na tento prvek (Stöcklin et al., 1998; Schütz et al., 2006). Draslík (K^+) a hořčík (Mg^{2+}) měly ve studiích obvykle slabší účinek při samostatném přídavku, ale v kombinaci s jinými živinami přispívají ke zvýšení produkce biomasy a mohou tím nepřímo ovlivňovat kompetici a světelné podmínky v porostu (Willis, 1963; Harpole & Tilman, 2007).

Kromě jednotlivých živin sehrává důležitou roli také pH půdy, které ovlivňuje jak dostupnost živin, tak druhové složení (Cornelissen et al., 2003; Stevens et al., 2010). V travinných ekosystémech je acidifikace půdy v důsledku hnojení často spojena s vyluhováním bazických kationtů (např. Ca^{2+} , Mg^{2+}) a zvýšenou mobilitou toxických prvků, zejména hliníku. Tyto změny mohou výrazně negativně ovlivnit citlivé druhy a přispívat ke snižování diverzity společenstva (Stevens et al., 2004; Stevens et al., 2010; Harpole et al., 2011; Hautier et al., 2014)

1.2. Kompetice jako klíčový mechanismus změn ve společenstvu

Existuje několik teoretických přístupů, které vysvětlují ztrátu druhové diverzity v důsledku eutrofizace. Některé z nich předpokládají, že zvýšená konkurence o jakýkoli limitující zdroj vede k vyloučení slabších konkurentů (Newman, 1973; Thomas and Weiner, 1989), jiné zdůrazňují roli nerovnoměrného prostorového rozložení živin, které může dále posilovat kompetiční nerovnováhu mezi druhy (Rajaniemi, 2003). Tento proces je součástí obecně uznávaného principu tzv. kompetičního vyloučení, kdy druhy s nižší konkurenční schopností ztrácí přístup k limitujícím zdrojům a jsou ze společenstva postupně vytlačovány (Grime, 1973; Tilman, 1982). Podle teorie resource-ratio (Tilman, 1988) dochází ke ztrátě druhů tehdy, když se mění poměr mezi limitujícími zdroji – například při zvýšení dostupnosti živin začne být novým limitujícím faktorem světlo, čímž se posiluje kompetice o něj.

Zatímco kompetice o světlo je obecně považována za asymetrickou, většina studií se shoduje, že kompetice o podzemní zdroje, jako jsou voda a minerální živiny, probíhá symetricky (Weiner, 1990; Schenk, 2006; Craine & Dybzinski, 2013). To znamená, že jednotlivé rostliny získávají tyto zdroje v přímé úměře ke své velikosti, zejména k objemu či ploše kořenového systému. V tomto případě tedy větší rostliny neovlivňují disproporčně dostupnost zdrojů pro menší sousedy (Casper & Jackson, 1997). Přesto se v literatuře objevují i studie, které tento tradiční pohled zpochybňují. Například (Rajaniemi, 2003) upozorňuje, že kompetice o podzemní zdroje nemusí být vždy zcela symetrická, a to zejména v případech, kdy je rozložení živin v půdě prostorově nerovnoměrné. V takových situacích mohou být druhy s rychlejšími kořenovými reakcemi nebo vyšší mírou fyziologické plasticity zvýhodněny, protože dokážou rychleji vyhledávat a využívat bohatší části půdy (Kembel & Cahill, 2005). Tento jev může být dále posílen eutrofizací, která často zvyšuje heterogenitu v distribuci živin, a tím i potenciál pro asymetrické interakce (Rajaniemi, 2003; Schwinning et al., 2017).

Asymetrie v podzemní kompetici může být způsobena nejen nerovnoměrným rozložením živin, ale také rozdíly v hloubce kořenění, načasováním růstu kořenů, nebo schopností některých druhů měnit chemické a mikrobiální vlastnosti půdy ve svůj prospěch (Fransen et al., 2001; Schenk, 2006; Meiners et al., 2017). Tyto faktory mohou umožnit určitým druhům získávat více zdrojů, než by odpovídalo jejich velikosti, čímž narušují předpoklad o symetrii v podzemní kompetici (Kembel & Cahill, 2005; Schwinning et al., 2017).

1.3. Asymetrická kompetice o světlo

Klíčovým mechanismem, který se v eutrofizovaných společenstvech podílí na úbytku diverzity, je právě asymetrická kompetice o světlo (Newman, 1973; Goldberg & Miller, 1990; Weiner, 1990; Hautier et al., 2009; DeMalach et al., 2016). Asymetrická kompetice o světlo se ve společenstvu projevuje tak, že vyšší jedinci zachycují disproporčně (ke své biomase nebo velikosti) vyšší množství dostupného světla než menší rostliny, které jsou vyššími rostlinami zastínovány a následně kompetičně vyloučeny (Ford and Diggle, 1981; Weiner, 1990; Schwinning & Weiner, 1998; Craine & Dybzinski, 2013).

Jedním z prvních experimentálních důkazů tohoto jevu přinesly Zobelovy studie (Eek & Zobel, 1997; Liira & Zobel, 2000; Eek & Zobel, 2001), které potvrdily, že dodání světla do dolních vrstev porostu může zmírnit negativní důsledky hnojení na strukturu vegetace a úbytek druhů ze společenstva. Podobné výsledky ukázala také studie Hautiera et al. (2009), která testovala hypotézu, že pokles druhové diverzity v hnojených travinných společenstvech je

důsledkem kompetice o světlo, nikoli pouze zvýšené dostupnosti živin jako takové. Ve svém experimentu aplikovali do spodního patra vegetace, čímž zajistili dostatečné světelné podmínky i v nižších patrech porostu. Výsledky ukázaly, že v hnojených plochách bez přisvětlení docházelo k poklesu druhové bohatosti, zatímco v hnojených a zároveň přisvětlovaných plochách zůstala diverzita relativně stejná. Tím autoři experimentálně potvrdili klíčovou roli kompetice o světlo jako mechanismu odpovědného za ztrátu nízkých druhů a homogenizaci společenstva – tedy společenstva, kde dominují kompetičně silné druhy.

Na studii Hautiera et al. (2009) následně navázala experimentální studie DeMalach et al. (2016), která se zaměřila na kvantifikaci míry asymetrické kompetice pomocí strukturálních vlastností vegetace. Autoři definovali asymetrii kompetice o světlo jako sklon regresní přímky mezi logaritmem fotosynteticky aktivního záření (log PAR) a výškou měření nad povrchem. Strmější pozitivní sklon indikoval vyšší stupeň asymetrie, tedy silnější výhodu vysokých druhů v přístupu ke světlu. Tato metoda umožnila autorům kvantitativně vyjádřit míru asymetrie v kompetici o světlo ve vegetaci a zároveň experimentálně ověřit vliv hnojení na tento proces. Ve svém experimentu DeMalach et al. (2016) zjistili, že hnojení významně zvyšovalo sklon regresní přímky, čímž docházelo k posílení asymetrie v rozdělení světla mezi rostliny – a tedy i ke zvýhodnění vyšších druhů. Dále ukázali, že zvýšená asymetrie byla negativně korelována s druhovou bohatostí, a to i nezávisle na absolutní výšce vegetace či celkovém množství průchozího světla. Tyto výsledky podporují hypotézu, že klíčovým mechanismem vedoucím k úbytku diverzity po hnojení není samotná úrodnost prostředí, ale její důsledky pro strukturu porostu a přístup rostlin ke světlu.

1.4. Funkční vlastnosti rostlin a intraspecifická variabilita (ITV)

Funkční vlastnosti rostlin (tzv. traits) představují klíčový nástroj pro pochopení ekologických strategií druhů, jejich schopnosti konkurovat o zdroje i reakce na změny prostředí, včetně eutrofizace (Díaz et al., 2007; de Bello et al., 2013; Lepš et al., 2011). Jednou z nejčastěji používaných funkčních vlastností v kontextu asymetrické kompetice o světlo je výška rostliny (Weiner, 1990; Díaz et al., 2007). Výška odráží schopnost druhu získávat a monopolizovat světelné zdroje v prostředí, kde je světlo limitujícím faktorem, a zároveň slouží jako důležitý ukazatel jeho postavení v konkurenční hierarchii. Rostliny s vyšším vzrůstem mají při soutěži o světlo disproporčně výhodnější postavení než jejich nižší sousedé – získávají více světla nejen absolutně, ale i relativně vzhledem ke své biomase (Schwinning & Weiner, 1998). Výška rostlin je tak klíčovým mechanismem asymetrického využívání zdrojů, který formuje

prostorové uspořádání porostu i dynamiku kompetice. Kompetičně zvýhodněné vysoké druhy často omezují přístup ke světlu ve spodních vrstvách vegetace. To vede ke kompetičnímu vylučování pomaleji rostoucích a nižších druhů, což má za následek úbytek jak druhové, tak funkční diverzity. Výška vegetačního pokryvu zároveň ovlivňuje i mikroklimatické podmínky v porostu – například vlhkost půdy, výpar či teplotní stabilitu – a má tedy dopad nejen na interakce mezi druhy, ale i na jejich fyziologickou výkonnost a celkovou funkci ekosystému (Valladares & Niinemets, 2007). Mezi nejčastěji sledované funkční vlastnosti rostlin v kontextu kompetice o světlo patří mimo výšku především specifická listová plocha (SLA) a obsah sušiny v listech (LDMC). Tyto znaky určují rychlost růstu, světlomilnost a schopnost jedinců zachytávat světlo ve vertikálně strukturovaném porostu (Schwinning & Weiner, 1998; Wright et al., 2004; Hautier et al., 2009; Díaz et al., 2016).

Proměna funkčních vlastností ve společenstvu nemusí být vždy důsledkem změny druhového složení, ale může odrážet i tzv. vnitrodruhovou variabilitu znaků (intraspecific trait variability, ITV), tedy proměnlivosti znaků uvnitř jednoho druhu v reakci na podmínky prostředí. ITV odráží ekologickou plasticitu a schopnost druhů adaptovat se bez nutnosti být nahrazen jiným druhem (Albert et al., 2011; Lepš et al., 2011). Z metodického hlediska je proto důležité rozlišit, zda změny ve váženém průměru společenstva (community weighted mean, CWM) jsou výsledkem změny druhového složení, nebo právě ITV. Ignorování ITV může vést k podcenění skutečné dynamiky funkčních vlastností ve společenstvu, a tím i mylné interpretaci vlivu narušení vegetace nebo hnojení (Lepš et al., 2011; de Bello et al., 2013).

Změny ve funkčních vlastnostech a jejich variabilitě mají zásadní vliv i na ekosystémové procesy, jako je produkce biomasy, stabilita nebo schopnost regenerace po disturbanci. Eutrofizace často snižuje funkční diverzitu, a tím i komplementaritu mezi druhy, což může negativně ovlivnit odolnost vegetace vůči klimatickým výkyvům a narušení (Garnier et al., 2004; Hautier et al., 2014).

1.5. Shrnutí výzkumu a jeho přínos

Ačkoli řada studií prokazuje, že eutrofizace negativně ovlivňuje strukturu (Lepš & Lisner, 2025) a diverzitu rostlinných společenstev prostřednictvím zvýšené kompetice o světlo, konkrétní role asymetrie v této kompetici zůstává málo prozkoumána. Většina výzkumů se zaměřuje na efekty zvýšené produktivity nebo pokles druhové bohatosti, avšak experimenty

testující míru asymetrie jsou výjimečné (DeMalach et al., 2016) a experimenty, které asymetrii přímo manipulují chybí úplně.

V rámci této práce proto využíváme manipulativní experiment, který cíleně manipuluje mírou asymetrie ve světelné kompetici prostřednictvím specifické manipulace vegetační struktury. Minimalizace asymetrie je dosažena odstraněním nízkých a vysokých druhů, čímž se zvýší podpora středně vysokých druhů. Naopak při maximalizaci asymetrie dochází k odstranění středních druhů a podpoře výškových extrémů (nízké a vysoké druhy).

Cílem výzkumu je přispět k lepšímu porozumění mechanismů, které stojí za úbytkem diversity po eutrofizaci, a zároveň ověřit účinnost cílených vegetačních zásahů jako nástroje pro zmírnění asymetrické kompetice. Zjištění této práce mohou být využita pro praktický management a ochranu biodiverzity pastvin, jejichž stabilita a funkčnost jsou důležité pro správnou funkci ekosystému

2. Cíle práce

1. Kvantifikace míry asymetrie v kompetici o světlo v důsledku cílené manipulace vegetace vedoucí k její maximalizaci nebo minimalizaci.
2. Zhodnocení dopadu manipulace asymetrie na výškovou strukturu vegetace.
3. Vyhodnocení vlivu manipulace asymetrie na druhovou diverzitu, včetně identifikace druhů, které v důsledku manipulace asymetrie vymizely ze společenstva.
4. Zjištění, zda manipulace asymetrie ovlivňuje koncentraci dostupných živin v půdě.

3. Metodika

3.1. Popis lokality

Experiment probíhal na louce u Ohrazení vzdálené asi 12 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48.953 N, 14.593 E, 510 m n.m.). V letech pokusu (2023 a 2024) činily průměrné srážky 812,1 mm a průměrná teplota byla 10,7°C. Louka je oligotrofní a fytoecologicky patří do svazu *Molinion caeruleae*, jen okrajově přechází do svazu *Vilolion caninae*. Dominanty z řad jednoděložných rostlin tvoří *Molinia caerulea*¹, *Danthonia decumbens*, *Festuca rubra* a subdominantními druhy jsou především *Nardus stricta*, *Agrostis capillaris*, *A. canina*, *Holcus lanatus*, *Carex pilulifera*, *C. panicea*, *C. pallescens* a *Juncus effusus*. Z dvouděložných rostlin zde nalezneme dominantně zastoupený druh *Betonica officinalis* a subdominantními druhy jsou především *Succisa pratensis*, *Ranunculus acris*, *Lysimachia vulgaris* a *Potentilla erecta*.

3.2. Uspořádání experimentu

Tento pokus vychází z již dříve založené metodiky. V roce 2013 bylo založeno 10 čtvercových ploch o délce strany 1.5 m. Od té doby bylo každý rok na konci března 5 ploch pravidelně hnojeno a 5 ploch bylo ponecháno bez zásahu (Obr. 1). Množství hnojiva připadající na každou hnojenou plochu bylo 112.5 g (tedy 50 g/m²). Plochy byly hnojeny granulovaným hnojivem značky Cererit s mikroživinami (obsah jednotlivých složek hnojiva podle údajů výrobce: amonný dusík rozpustný ve vodě jako N – 8 %, fosfor rozpustný ve vodě jako P₂O₅²⁻ – 11 %, fosfor rozpustný v citranu amonném jako P₂O₅²⁻ – 13 %, draslík rozpustný ve vodě jako K₂O – 11 %, hořčík rozpustný ve vodě jako MgO²⁻ – 2 %, síra rozpustná ve vodě jako S – 15 %, bor rozpustný ve vodě jako B – min. 0.03 %, měď rozpustná ve vodě jako Cu²⁺ – min. 0.004 %, molybden rozpustný ve vodě jako Mo – min. 0.005 %, zinek rozpustný ve vodě jako Zn – min. 0,008 %, chloridy rozpustné ve vodě jako Cl⁻ – max. 1 %). V roce 2023 byly v rámci každé plochy založeny 3 čtvercové podplochy, každá o délce strany 0.5 m (Obr. 2). Tyto podplochy byly založeny v rámci manipulativního experimentu s cílem maximalizace a minimalizace asymetrie v kompetici o světlo, který je popsán níže (kapitola 3.3.2.).

¹ Nomenklatura všech druhů je sjednocena dle klíče ke květeně České republiky (Kaplan et al., 2019).

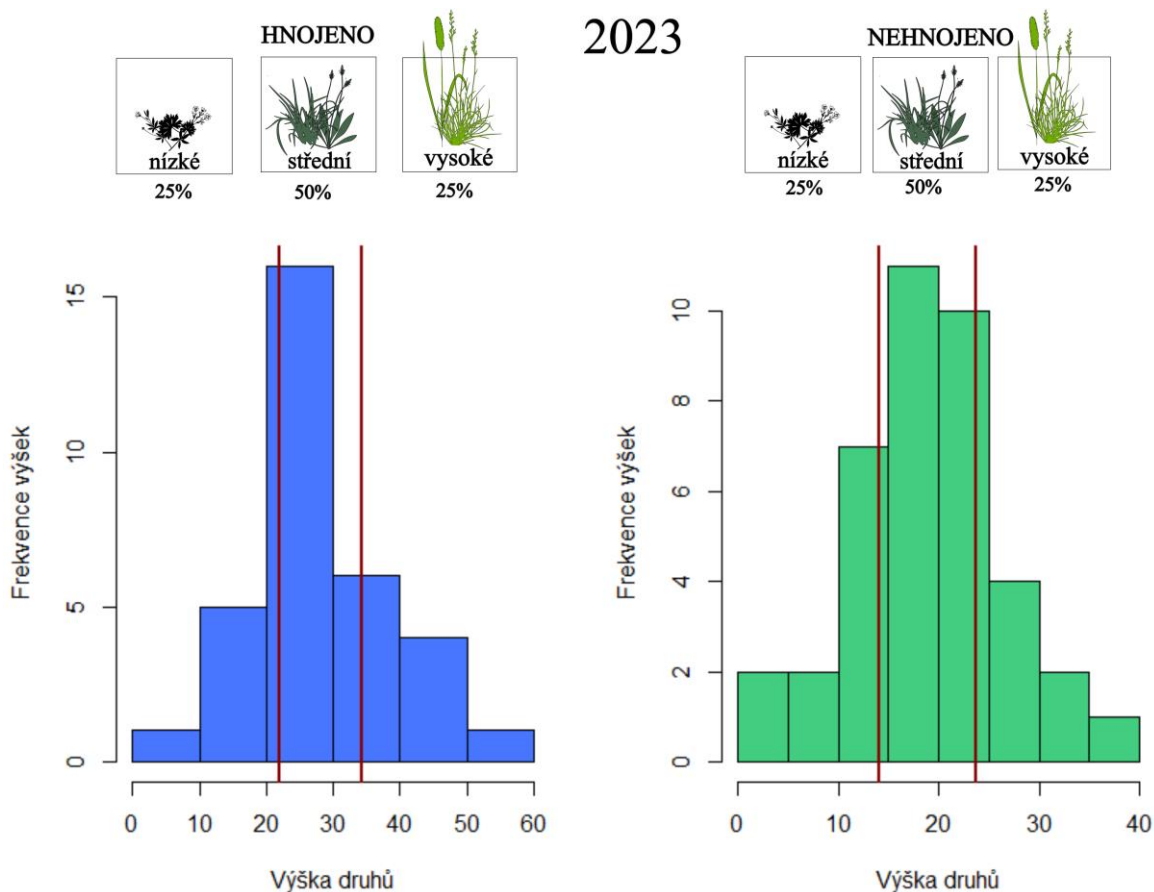
3.3. Sběr dat

Veškerý sběr dat probíhal standardizovaným způsobem ve dvou po sobě jdoucích letech – v roce 2023 před zahájením zásahů do vegetace a v roce 2024 po provedení experimentální manipulace. Údaje z roku 2023 tedy slouží jako vstupní (baseline) data, která umožňují posoudit výchozí stav vegetace před samotným pokusem, zatímco data z roku 2024 zachycují reakci vegetace na aplikované zásahy.

3.3.1. Rozdělení druhů do jednotlivých výškových kategorií

V červnu roku 2023 bylo náhodně vybráno 5 jedinců od každého druhu (z celkových 46 druhů v daném experimentu) v dané ploše. Pro každého jedince byla změřena výška vegetativní části daného druhu v centimetrech. Výšky jednotlivých jedinců pro každý druh byly zprůměrovány. Tyto průměrné výšky byly využity k zařazení druhů do výškových kategorií: nízké, středně vysoké a vysoké. Toto rozdělení bylo provedeno samostatně pro hnojené a nehnojené plochy tak, aby středně vysoké druhy zahrnovaly přibližně 50 % biomasy a nízké a vysoké druhy dohromady rovněž 50 %. Histogramy (Obr.1) slouží jako grafické znázornění výškové kategorizace druhů. Kategorizace vycházela z výškových kvantilů: druhy pod dolním kvantilem (Q1) byly označeny jako nízké, druhy mezi Q1 a Q3 jako středně vysoké a druhy nad horním kvantilem (Q3) jako vysoké.

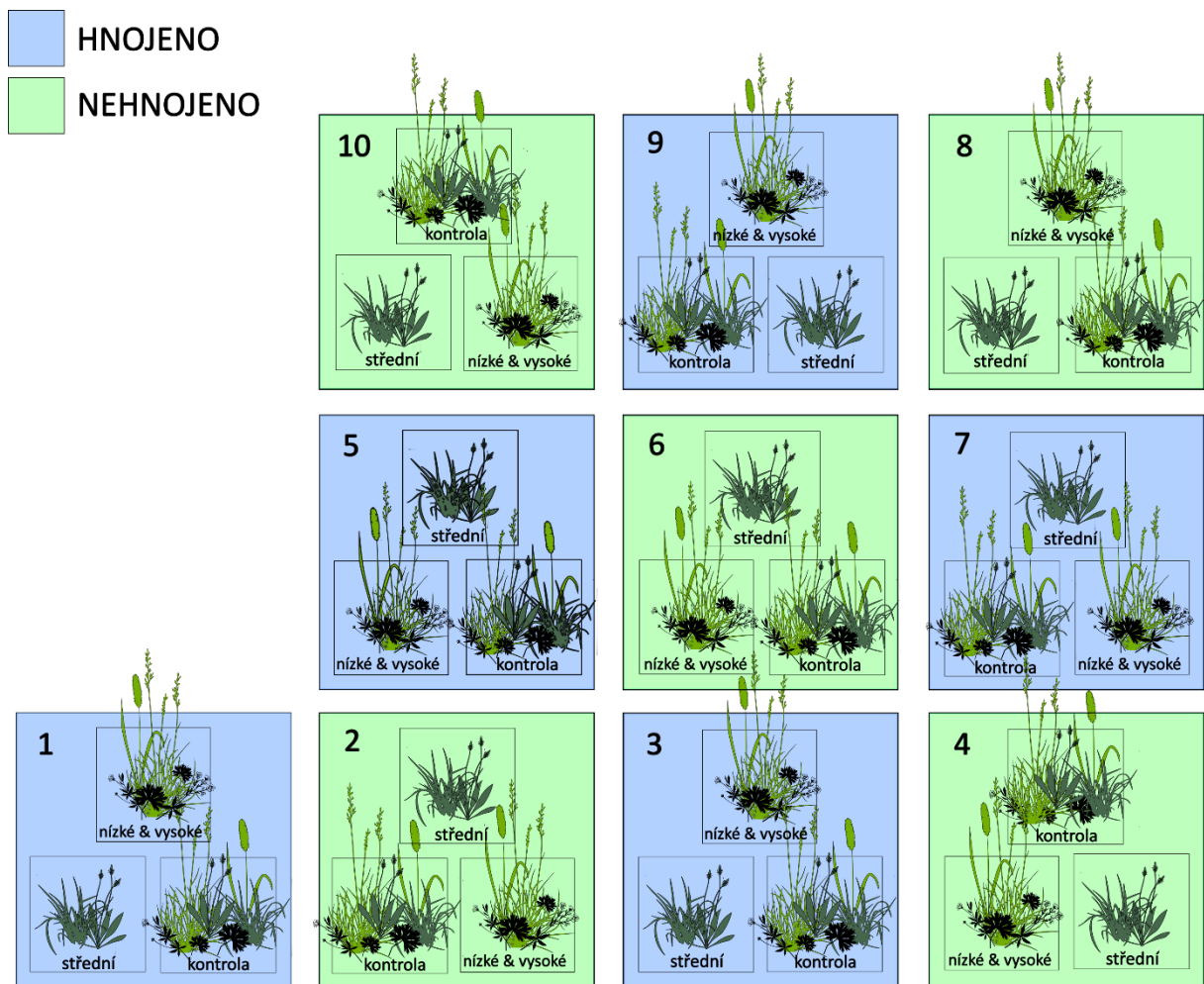
Rozřazení jednotlivých druhů do výškových kategorií pro hnojené a nehnojené plochy je vyobrazeno v Příloze 1.



Obr. 1: Histogramy výšek rostlinných druhů na hnojených a nehnojených plochách v letech 2023. Červené svíslé čáry vymezují dolní (Q1) a horní (Q3) kvantil výškového rozdělení, které slouží k vizualizaci výškových kategorií druhů: nízké (pod Q1), středně vysoké (mezi Q1 a Q3) a vysoké (nad Q3).

3.3.2. Manipulativní experiment

Potom, co byly druhy rozřazeny do jednotlivých výškových kategorií, bylo možné na začátku září roku 2023 založit manipulativní experiment s cílem maximalizovat a minimalizovat asymetrii v kompetici o světlo. V rámci 10 ploch byly v každé ploše založeny 3 podplochy. Manipulace vegetace probíhala tak, že z jedné podplochy byly odstraněny středně vysoké druhy a zůstaly vysoké a nízké druhy (maximalizace světelné asymetrie), z druhé podplochy byly odstraněny nízké a vysoké druhy a zůstaly středně vysoké druhy (minimalizace světelné asymetrie) a třetí podplocha zůstala jako kontrolní plocha (tzv. kontrola), ve které zůstala vegetace netknutá. Pozice každé podplochy byla zrandomizována v každé z 10 ploch. Detailní uspořádání odstraňování druhů je zobrazeno na obrázku 2. Druhové složení v manipulovaných plochách bylo udržováno pravidelným pletím v polovině května a na přelomu srpna a září.

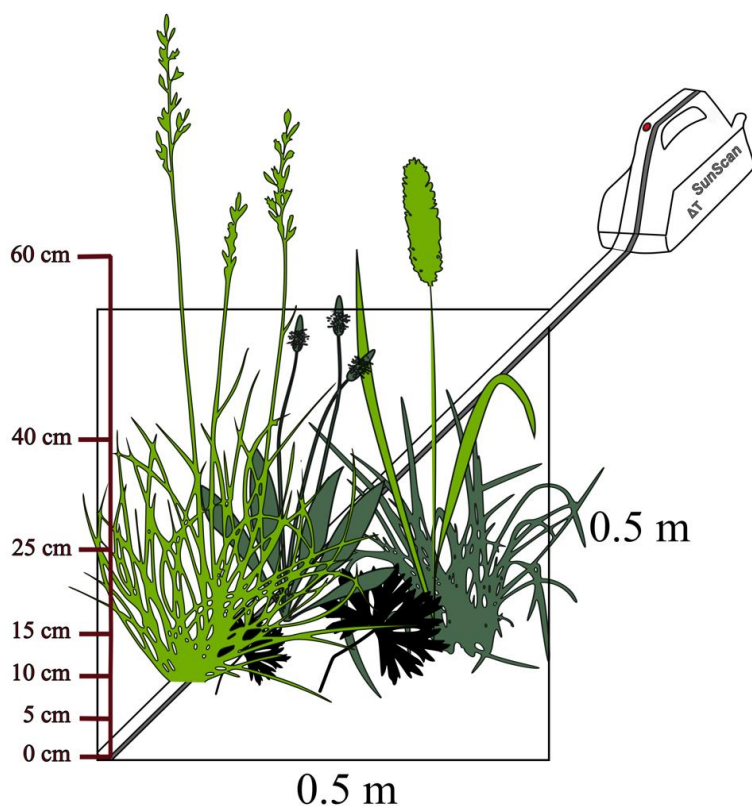


Obr. 2: Design manipulativního experimentu. Tři podplochy (v každé ploše) - dvě ilustrující, která kategorie druhů (vysoké a nízké druhy nebo střední druhy) byla odstraněna a jedna kontrolní podplocha (která zůstává nedotčena).

3.3.3. Sběr dat o vertikální distribuci světla

Na konci června roku 2023 a 2024 byl měřen vertikální průnik světla vegetačním porostem pomocí čidla pro fotosynteticky aktivní záření (PAR) na výškových úrovních (0, 5, 10, 15, 25, 40 a 60 cm nad zemí). Každé měření bylo provedeno na dvou diagonálách (Obr. 3) v rámci každé podplochy, což umožnilo zachytit případnou horizontální heterogenitu v zastínění. Získaná data tak tvořila profil intenzity světla ve vertikálním profilu zvláště pro každé ze dvou měření na podploše. Měření světelných podmínek bylo prováděno pomocí přístroje SunScan – Canopy Analysis System, který umožňuje kvantifikaci relativního množství světla procházejícího vegetačním krytem. Přístroj pracuje na principu srovnání aktuálně dopadajícího světla nad porostem s intenzitou světla pod vegetací. Kromě vertikální distribuce světla umožňuje přístroj také díky 64 senzorům PAR umístěných v jedné linii zachytit horizontální strukturu

vegetace, což umožňuje, na rozdíl od bodových měření, minimalizovat chybu při odhadu průměrné hodnoty světla procházejícího vegetací v rámci plochy.



Obr. 3: Způsob měření světla v různých výškách rostlinné vegetace.

3.3.4. Snímkování vegetace

Na konci května 2023 a 2024 byly ve všech podplohách pořízeny fytoecnologické snímky, v nichž byl zaznamenán pokryv jednotlivých druhů cévnatých rostlin v procentech. V obou letech byly snímky pořizovány před provedením jakékoli manipulace vegetace, aby byla zachována srovnatelnost mezi lety. Tyto údaje slouží jako základní informace o druhovém složení a relativní abundanci jednotlivých druhů.

3.3.5. Odběr biomasy

Ke konci června 2023 a 2024 byla ostříhána nadzemní biomasa přibližně ve výšce 1 cm nad zemí. Vegetace byla poté roztržena do jednotlivých druhů. Na začátku července v obou letech pokusu byla biomasa usušena v sušárně na 80 °C po dobu 48 hodin a následně zvážena. Na základě těchto dat lze kvantifikovat druhovou bohatost, složení společenstva a biomasy jednotlivých druhů.

3.3.6. Odběry půdy

Na konci června roku 2023 a roku 2024 byly z každé podplochy odebrány vzorky půdy půdní sondou s vnitřním průměrem 1.5 cm. Vzorky byly odebrány v hloubce 20 cm ze středu každé podplochy, po odebrání zamrazeny na -19° C a odeslány k chemickému rozboru do Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Chomutově za účelem zjištění přítomných živin podle metody Mehlich III (Mehlich, 1984). Ze vzorků půdy bylo zjištěno pH, obsah fosforu, draslíku, vápníku a hořčíku (mg/kg) a obsah dusíku, uhlíku a humusu ze sušiny (%).

3.4. Statistické zpracování

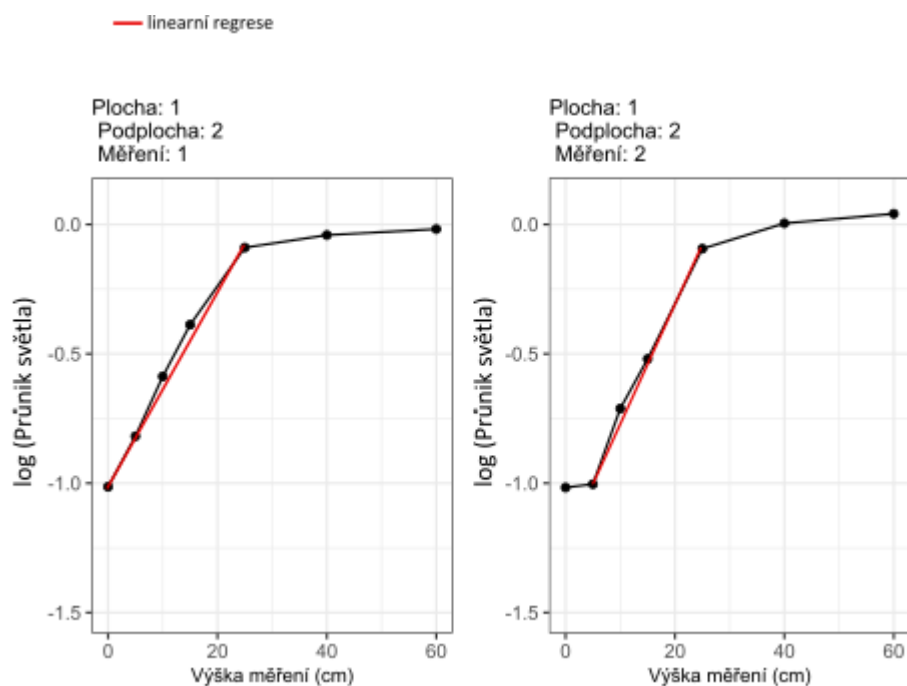
Všechny analýzy byly provedeny v programu R (R Core Team, 2024). Grafické zpracování výsledků bylo zpracováno pomocí balíčku ggplot2 (Wickham, 2016).

3.4.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo

3.4.1.1. Ořezání dat na lineární úsek profilu

Ve vyšších patrech vegetace nedochází k výraznému poklesu intenzity světla (rostliny se již nacházejí mimo hlavní zónu vegetačního pokryvu), který může zkreslovat analýzu vertikálního poklesu světla. Proto byl u každého profilu identifikován úsek, ve kterém vztah mezi výškou a logaritmem světelné intenzity odpovídal lineárnímu trendu.

Postupně byly testovány různé výškové rozsahy a pro každý byl porovnán lineární model s kvadratickým modelem. Lineární úsek byl definován jako takový rozsah výšek, pro který byl lineární model lepší než model kvadratický podle p hodnoty, což indikovalo lepší přizpůsobení datům bez zbytečného nelineárního zkreslení. Pro ilustraci postupu jsou na obrázku 4 zobrazeny dva příklady světelného profilu z jedné podplochy. Úplný přehled všech světelných profilů ze všech podploh, včetně obou měření, je uveden v Příloze 2.



Obr. 4: Ukázka dvou světelných profilů z jedné podplochy (dvě nezávislá měření). Body znázorňují hodnoty průniku světla (%) v závislosti na výšce měření. Červeně je vyznačena lineární regrese odpovídající úseku profilu, ve kterém průnik světla klesá lineárně s výškou vegetace. Tento úsek byl použit pro výpočet sklonu regresní přímky, který sloužil jako ukazatel vertikální světelné asymetrie.

3.4.1.2. Výpočet míry asymetrie v kompetici o světlo

Z každého identifikovaného lineárního úseku byl následně získán regresní koeficient (sklon) lineární regrese, který popisuje rychlost poklesu světla směrem k půdnímu povrchu. Tento sklon byl interpretován jako míra vertikální světelné asymetrie – čím strmější pokles (tj. vyšší absolutní hodnota sklonu), tím vyšší asymetrie v kompetici o světlo.

Každá podplocha poskytla dva sklony (z každého diagonálního měření jeden), které byly zprůměrovány. Průměrná hodnota byla následně použita jako reprezentativní indikátor světelné asymetrie dané podplochy v navazujících analýzách (viz. kapitola 3.4.1, 4.1).

3.4.1.3. Testování míry asymetrie v kompetici o světlo

Pro kvantifikaci světelné asymetrie v rámci vertikálního profilu vegetace byl využit sklon lineární části profilu průniku světla (způsob výpočtu je uveden v kapitole 3.4.1.1 a 3.4.1.2). Vliv typu manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie) a hnojení (*hnojené vs. nehnojené plochy*) na míru světelné asymetrie byl testován

pomocí lineárního smíšeného modelu (LMM; Bates et al., 2015) s náhodným efektem plochy. Model zahrnoval hlavní efekty manipulace asymetrie a hnojení a jejich interakci. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares), která byla zvolena kvůli přítomnosti interakcí a případnému nevyváženému designu. Pro podrobnější interpretaci byly vypočteny odhadované marginální průměry (estimated marginal means, *emmeans*; Lenth, 2024) a následně byly provedeny párové porovnávací testy mezi skupinami. Při vícenásobném testování byla *p*-hodnota korigována pomocí Tukeyho metody, která kontroluje míru falešně pozitivních výsledků při párovém porovnání všech hladin obou faktorů.

3.4.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla

Za účelem vyhodnocení vlivu hnojení a typu manipulace asymetrie na vertikální rozložení světelných podmínek ve vegetačním porostu byl analyzován celkový pokles průniku světla.

Modely byly vyhodnoceny samostatně pro každý rok. V roce 2023 byl použit lineární model (LM) se zahrnutím hnojení jako efektu s pevným faktorem. V roce 2024 byl model byl testován pomocí lineárního smíšeného modelu s náhodným efektem plochy a byl rozšířen o faktor typu manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie) a jeho interakci s hnojením. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares). Následně byly provedeny post hoc testy založené na výpočtu odhadovaných marginálních průměrů (*emmeans*), přičemž při vícenásobném porovnávání úrovní faktorů byla *p*-hodnota upravena Tukeyho metodou.

3.4.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie

3.4.3.1. Relativní změna výšek druhů po manipulaci asymetrie

Za účelem kvantifikace změny relativních výšek vegetace v důsledku manipulace asymetrie bylo provedeno párové srovnání výšky téhož druhu mezi manipulovanou a kontrolní podplohou v rámci každé podplochy v roce 2024. Výška vegetace v kontrolní podploše (bez manipulace asymetrie) byla odečtena od výšky v odpovídající manipulované podploše. Výsledná hodnota (Δh) vyjadřovala velikost a směr změny výšky vegetace po manipulaci. Změna výšky byla definována jako:

$$\Delta h (\%) = \left(\frac{h_{\text{manipulace}} - h_{\text{kontrola}}}{h_{\text{kontrola}}} \right) \times 100,$$

kde $h_{manipulace}$ je průměrná výška daného druhu v manipulované podploše (s odstraněním vegetace) a $h_{kontrola}$ je průměrná výška téhož druhu v kontrolní podploše na stejné ploše.

Pro statistické vyhodnocení byl použit LMM s náhodným efektem plochy, kde závislou proměnnou byla relativní změna výšky (Δh) a mezi efekty s pevným faktorem byly zařazeny typ manipulace asymetrie (maximalizace nebo minimalizace asymetrie) a ošetření hnojením, včetně jejich interakce. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares). Odhadované marginální průměry pro jednotlivé kombinace faktorů byly získány pomocí funkce *emmeans*, přičemž rozdíly mezi skupinami byly dále vyhodnoceny pomocí párových porovnání, přičemž při vícenásobném porovnávání úrovní faktorů byla *p-hodnota* upravena Tukeyho metodou.

3.4.3.2. Relativní změna výšek napříč výškovými skupinami po manipulaci asymetrie

Cílem této analýzy bylo zjistit, zda se změny výšky rostlin mezi roky 2023 a 2024 liší v závislosti na jejich výškové kategorii. Výpočet byl proveden samostatně pro každou kombinaci výškové skupiny (nízké, střední a vysoké druhy) a úrovně hnojení, a to podle vzorce:

$$\text{změna (\%)} = \left(\frac{po - před}{před} \right) \times 100,$$

kde hodnota *před* představuje průměrnou výšku před manipulací (v kontrolní podploše), a hodnota *po* je průměrná výška po zásahu (po maximalizaci nebo minimalizaci asymetrie)

Pro analýzu byl použit LMM s náhodným efektem plochy, kde závislou proměnnou byla relativní změna výšky a hlavními efekty byly výšková skupina a hnojení, včetně jejich interakce. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares).

3.4.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie

Druhá bohatost a efektivní druhová bohatost byly analyzovány pro rok 2023 pomocí LM a v roce 2024 podle LMM s náhodným efektem plochy. Model zahrnoval hlavní efekty manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace a minimalizace asymetrie) a hnojení (*hnojeno vs nehnojeno*).

Efektivní druhová bohatost byla analyzována stejným způsobem – pomocí LM (2023) nebo LMM s náhodným efektem (2024).

Efektivní druhová bohatost je ukazatelem diverzity, který zohledňuje nejen počet přítomných druhů, ale i jejich relativní zastoupení ve společenstvu. Efektivní druhová bohatost byla vypočtena jako exponenciála Shannonova indexu podle vzorce (Jost, 2006):

$$\exp(-\sum p_i \times \ln(p_i)),$$

kde p_i představuje relativní abundanci i -tého druhu ve společenstvu.

Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III sum of squares) pro oba roky.

Odhadované marginální průměry pro jednotlivé kombinace faktorů byly získány pomocí funkce *emmeans*, přičemž rozdíly mezi skupinami byly dále vyhodnoceny pomocí párových porovnání, přičemž při vícenásobném porovnávání úrovní faktorů byla *p-hodnota* upravena Tukeyho metodou.

3.4.5. Relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie a typu manipulace asymetrie

Cílem této analýzy bylo zjistit, zda výšková kategorie druhů ovlivňuje pravděpodobnost jejich vymizení mezi lety 2023 a 2024, a zda tuto pravděpodobnost dále mění typ zásahu do vegetace (kontrola, maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie) a ošetření hnojením (hnojeno, nehnojeno). Do analýzy byly zahrnuty pouze druhy, které měly být na daných plochách zachovány – tedy druhy nízké a vysoké na plochách s maximalizací asymetrie a druhy střední na plochách s minimalizací asymetrie. Pro každý druh v každé podploše bylo určeno, zda byl v roce 2023 přítomen a zda v roce 2024 vymizel. Na základě toho byla vytvořena binární proměnná, označující vymizení druhu ($1 = \text{vymizel}$, $0 = \text{přetrval}$). Data byla analyzována pomocí zobecněného lineárního modelu s náhodným efektem plochy (GLMM) s binomickým rozdělením, kde jako prediktory byly zahrnuty výšková kategorie druhu, typ manipulace asymetrie a hnojení, včetně všech interakcí. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares). Pro detailní interpretaci rozdílů mezi skupinami byly následně spočteny odhadované marginální průměry pomocí funkce *emmeans* a provedeny párové srovnávací testy.

3.4.5.1. Vymizení konkrétních druhů v závislosti na typu zásahu a hnojení

Za účelem ilustrace konkrétních druhů, které mezi lety 2023 a 2024 vymizely ze společenstva, byla provedena doplňující analýza zaměřená na výskyt nejčastěji vymizelých druhů v jednotlivých kombinacích typu manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace asymetrie,

minimalizace asymetrie) a hnojení (*hnojeno vs. nehnojeno*). Analýza byla omezena pouze na cílové druhy, tedy takové, které měly na základě své výškové kategorie na dané podploše zůstat zachovány. V podplochách s maximalizací asymetrie byli zahrnuti zástupci nízké a vysoké výškové kategorie, zatímco v podplochách s minimalizací asymetrie pouze druhy středně vysoké. Pro každou kombinaci typu zásahu do vegetace, hnojení, výškové skupiny a druhu byly vypočteny následující ukazatele: *celkový výskyt* – počet případů, kdy se daný druh vyskytoval v roce 2023, *počet vymizení* – počet případů, kdy daný druh v roce 2024 již nebyl zaznamenán. Na základě těchto hodnot byla následně spočtena *míra vymizení* podle vztahu:

$$\text{míra vymizení (\%)} = \left(\frac{\text{počet vymizení} - \text{celkový výskyt}}{\text{celkový výskyt}} \right) \times 100$$

Pro každou kombinaci manipulace a hnojení byly následně vybrány druhy s pěti nejvyššími hodnotami míry vymizení.

3.4.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace

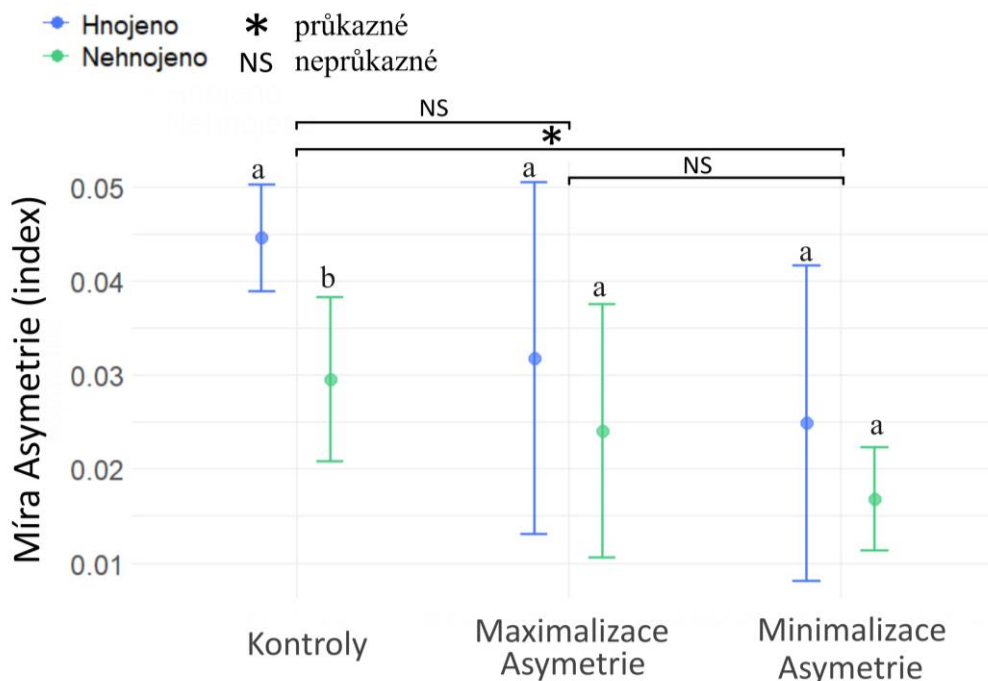
Cílem této analýzy bylo zjistit, zda se koncentrace vybraných půdních živin liší v závislosti na hnojení (*hnojeno vs. nehnojeno*) a na typu manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie). Hodnoceny byly následující půdní živiny: obsah uhlíku (C), dusíku (N), fosforu (P), draslíku (K⁺), vápníku (Ca²⁺), hořčíku (Mg²⁺), celkový obsah humusu a hodnota pH. Analýzy byly provedeny samostatně pro každý rok. V roce 2023 byl testován pouze vliv hnojení. Pro každou živinu byl použit LM, ve kterém byla vysvětlovanou proměnnou koncentrace dané živiny (nebo hodnota pH) a prediktorem bylo hnojení. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares). Pro podrobnější interpretaci byly následně vypočteny odhadované marginální průměry pomocí funkce *emmeans* a provedeny párové porovnání mezi skupinami s korekcí pro vícenásobné testování Tukeyho metodou.

V roce 2024 byla analýza rozšířena o typ manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace, minimalizace asymetrie), což umožnilo testovat jak hlavní efekty, tak jejich interakci. Pro každou živinu byl použit LMM s náhodným efektem plochy. Statistická významnost jednotlivých efektů a jejich interakce byla hodnocena pomocí analýzy variance (ANOVA) typu III (Type III Sum of Squares). Pro podrobnější interpretaci byly následně vypočteny odhadované marginální průměry pomocí funkce *emmeans* a provedeny párové porovnání mezi skupinami s korekcí pro vícenásobné testování Tukeyho metodou.

4. Výsledky

4.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo

Na Obr. 5 je znázorněna míra asymetrie v různých typech manipulace asymetrie. Výsledky této analýzy ukázaly, že manipulace asymetrie měla významný efekt na míru asymetrie ($\chi^2(2)=13.57$; $p=0.001$), přičemž nejvyšší míra asymetrie byla zaznamenána v kontrolních plochách (*průměrný sklon* = 0.037), nižší při maximalizaci asymetrie (*průměrný sklon* = 0.028) a nejnižší při minimalizaci asymetrie (*průměrný sklon* = 0.021). Párová srovnání ukázala, že rozdíl mezi kontrolou a minimalizací asymetrie byl statisticky průkazný ($p=0.006$), zatímco ostatní rozdíly byly nevýznamné ($p>0.05$). Hnojení rovněž ovlivnilo míru asymetrie ($\chi^2(1)=6.95$; $p=0.008$). Při podrobnějším srovnání v rámci jednotlivých úrovní manipulace se ukázalo, že v kontrolních plochách vedlo hnojení k významnému zvýšení míry světelné asymetrie (*estimate* = 0.02, $p=0.028$), zatímco v plochách maximalizujících asymetrii nebyly rozdíly mezi hnojenými a nehnojenými plochami statisticky významné ($p>0.05$). Interakce mezi oběma faktory (*manipulace* \times *hnojení*) nebyla statisticky průkazná ($\chi^2(2)=0.88$, $p=0.643$), což naznačuje, že se efekty hnojení a manipulace do značné míry uplatňují nezávisle.



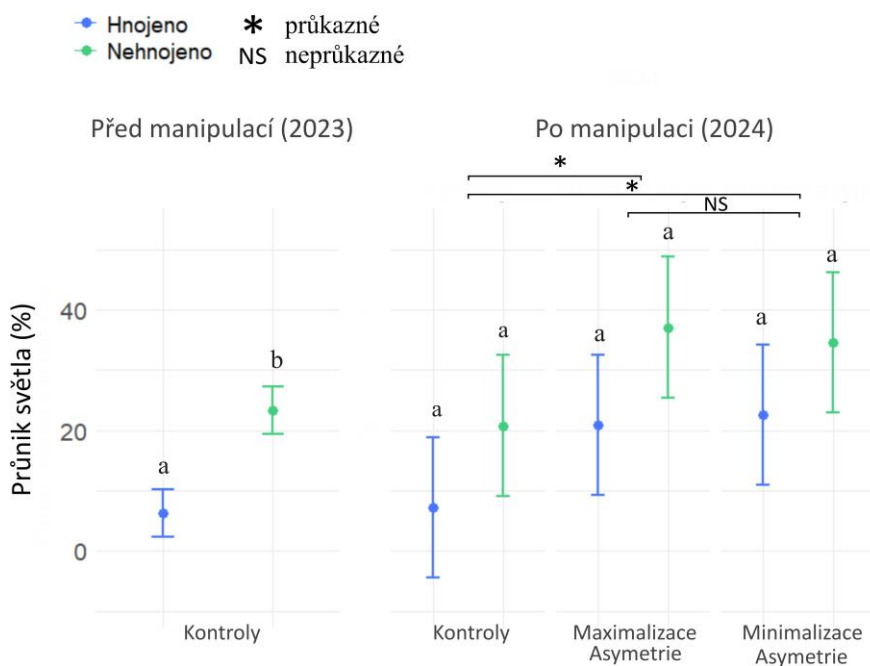
Obr. 5: Průměrná míra světelné asymetrie (osa y – hodnota sklonu) pro jednotlivé kombinace manipulace asymetrie (osa x) a hnojení. Body reprezentují odhadnuté marginální průměry

(*emmeans*) a chybové úsečky znázorňují 95% intervaly spolehlivosti. Významné rozdíly mezi skupinami manipulující vegetací jsou označeny hvězdičkou (*), nevýznamné rozdíly jsou označeny písmeny (NS). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (hnojeno vs. nehnojeno) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0.05$).

4.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla

Na následujícím obrázku (Obr. 6) je vyobrazen rozdíl mezi rokem 2023 a 2024 v průniku světla mezi různými typy manipulace asymetrie a hnojení. V roce 2023 byl zjištěn statisticky významný vliv hnojení na průnik světla vegetací ($F_{1,28} = 40.46$; $p < 0,001$). Párová porovnání ukázala, že průnik světla v hnojených plochách činil 6.3 % a v nehnojených plochách 23.35 %, což znamená, že do spodní části porostu pronikalo v hnojených plochách méně světla než v plochách nehnojených.

Ve druhém roce byl pokles světla ovlivněn jak hnojením ($\chi^2(1) = 9.18$; $p = 0.002$), tak typem manipulace asymetrie ($\chi^2(2) = 4.91$; $p = 0.010$), zatímco jejich interakce nebyla významná ($\chi^2(2) = 0.14$; $p = 0.931$). Průměrný průnik světla byl nejmenší v kontrolních plochách (14 %), vyšší při minimalizaci asymetrie (28.6 %) a nejvyšší při maximalizaci asymetrie (29 %). V rámci párových porovnání jednotlivých typů manipulace byl statisticky významný rozdíl zaznamenán mezi kontrolou a maximalizací asymetrie ($t(16) = -2.65$; $p = 0.043$) a mezi kontrolou a minimalizací asymetrie ($t(16) = -2.59$; $p = 0.049$) a rozdíl mezi maximalizací a minimalizací asymetrie byl statisticky nevýznamný ($t(16) = 0.07$; $p = 0.998$).



Obr. 6: Rozdíl v průniku světla v procentech. Levý panel ukazuje rozdíly mezi hnojenými a nehnojenými plochami v roce 2023. Pravý panel zobrazuje tytéž rozdíly v roce 2024 rozdělené dle typu manipulace vegetace (kontrola, maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie). Chybové úsečky odpovídají 95 % intervalům spolehlivosti. Významné rozdíly mezi skupinami manipulující vegetací jsou označeny hvězdičkou (*), nevýznamné rozdíly jsou označeny písmeny (NS). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0.05$).

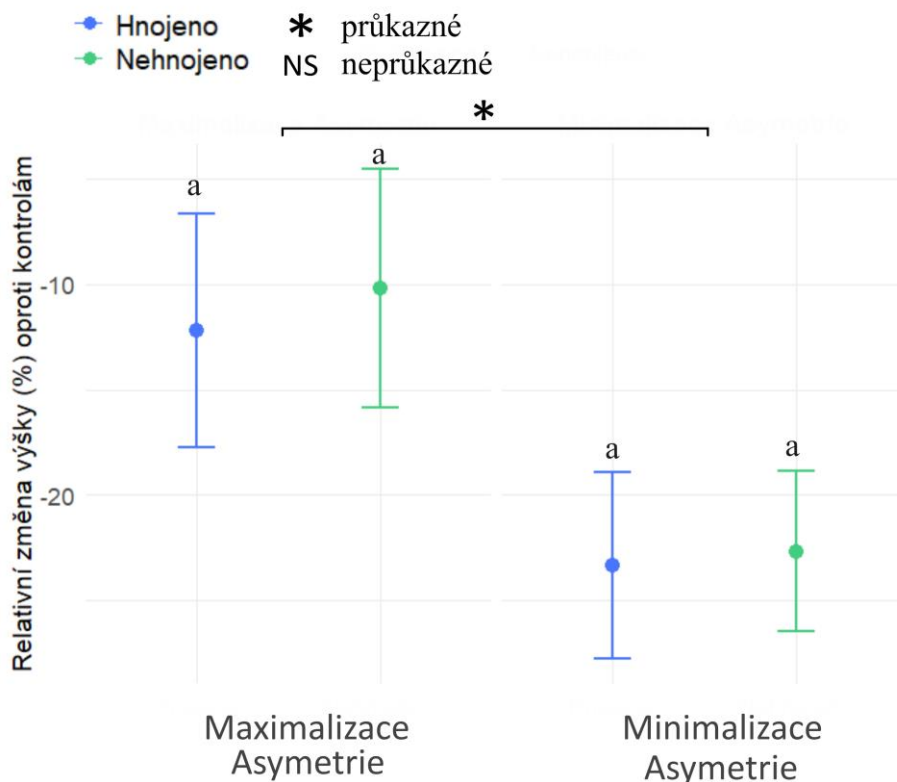
4.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie

4.3.1. Relativní změna výšek druhů po manipulaci asymetrie

Analýza relativní změny výšky mezi manipulovanými a kontrolními podplohami ukázala, že průměrné výšky vegetace v obou typech manipulace asymetrie (maximalizace i minimalizace asymetrie) byly nižší než v kontrolních podplohách ($\chi^2(1) = 1.36$; $p < 0.001$).

Typ manipulace asymetrie (maximalizace a minimalizace) měl průkazný vliv na relativní změnu výšky ($\chi^2(1) = 34.83$; $p < 0.001$), efekt hnojení oproti tomu statisticky významný nebyl ($\chi^2(1) = 1.36$; $p = 0.243$). Interakce mezi hnojením a typem manipulace asymetrie rovněž

významná nebyla ($\chi^2(1)= 0.30$; $p= 0.586$). Nejvyšší relativní pokles výšky byl zaznamenán u zásahu minimalizujícího asymetrii (-23 %), zatímco u zásahu maximalizujícího asymetrii byl tento pokles menší (-11.2 %) oproti kontrolním podplochám (Obr. 7).



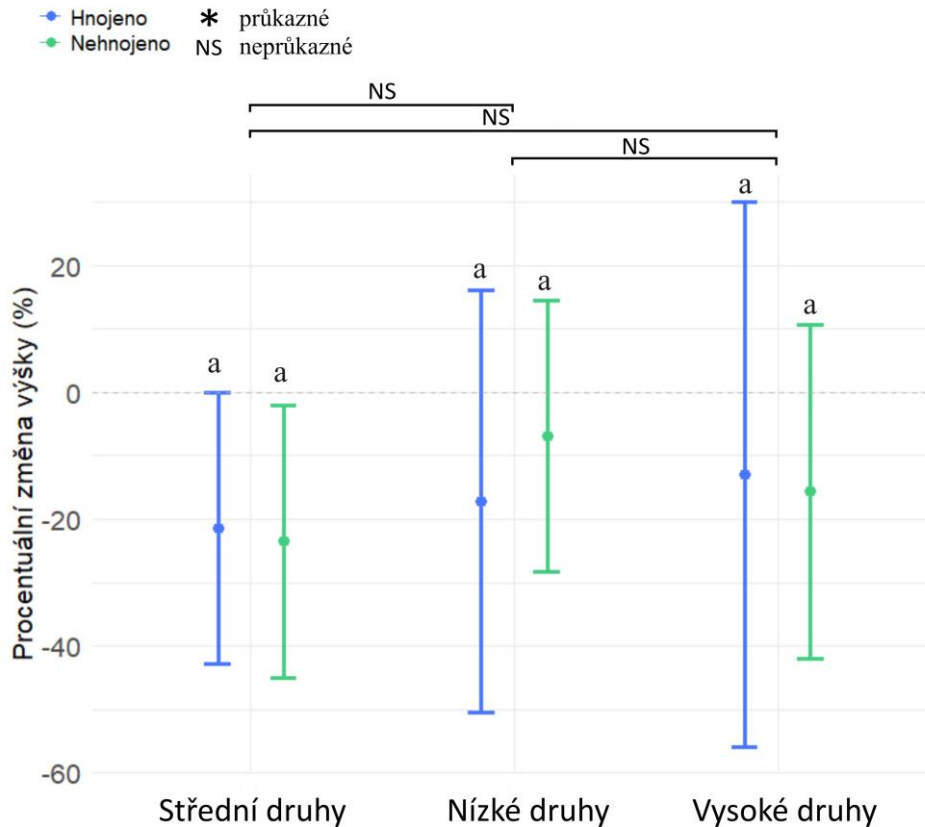
Obr. 7: Graf znázorňuje průměrnou relativní změnu výšky vegetace (v %) oproti kontrolním plochám pro každou kombinaci manipulace asymetrie (maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie) a hnojení (hnojeno vs. nehnojeno) v roce 2024. Body představují průměrné hodnoty rozdílu výšky na jednotlivých plochách, úsečky znázorňují 95% intervaly spolehlivosti. Významné rozdíly mezi skupinami manipulující vegetací jsou označeny hvězdičkou (*), nevýznamné rozdíly jsou označeny písmeny (NS). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0.05$).

4.3.2. Relativní změna výšek napříč výškovými skupinami po manipulaci asymetrie

Analýza relativní změny výšky vegetace mezi manipulovanými a kontrolními podplochami mezi roky 2023 a 2024 ukázala, že ve všech výškových skupinách došlo k relativnímu poklesu výšek od kontrol ($\chi^2(1)= 28.11$; $p < 0.001$). Tento vztah je vyobrazen na Obr. 8.

Statistické analýzy neprokázaly žádné statisticky významné rozdíly mezi výškovými kategoriemi ($\chi^2(2)= 1.37$; $p= 0.504$), ani v rámci hnojení ($\chi^2(1)= 0.80$; $p= 0.370$) a jejich interakce

těž nebyla statisticky významná ($\chi^2(2) = 4.26$; $p = 0.119$). To naznačuje, že relativní pokles výšek ve srovnání s kontrolními podplochami byl relativně rovnoměrný napříč výškovými kategoriemi a nezávislý na hnojení.

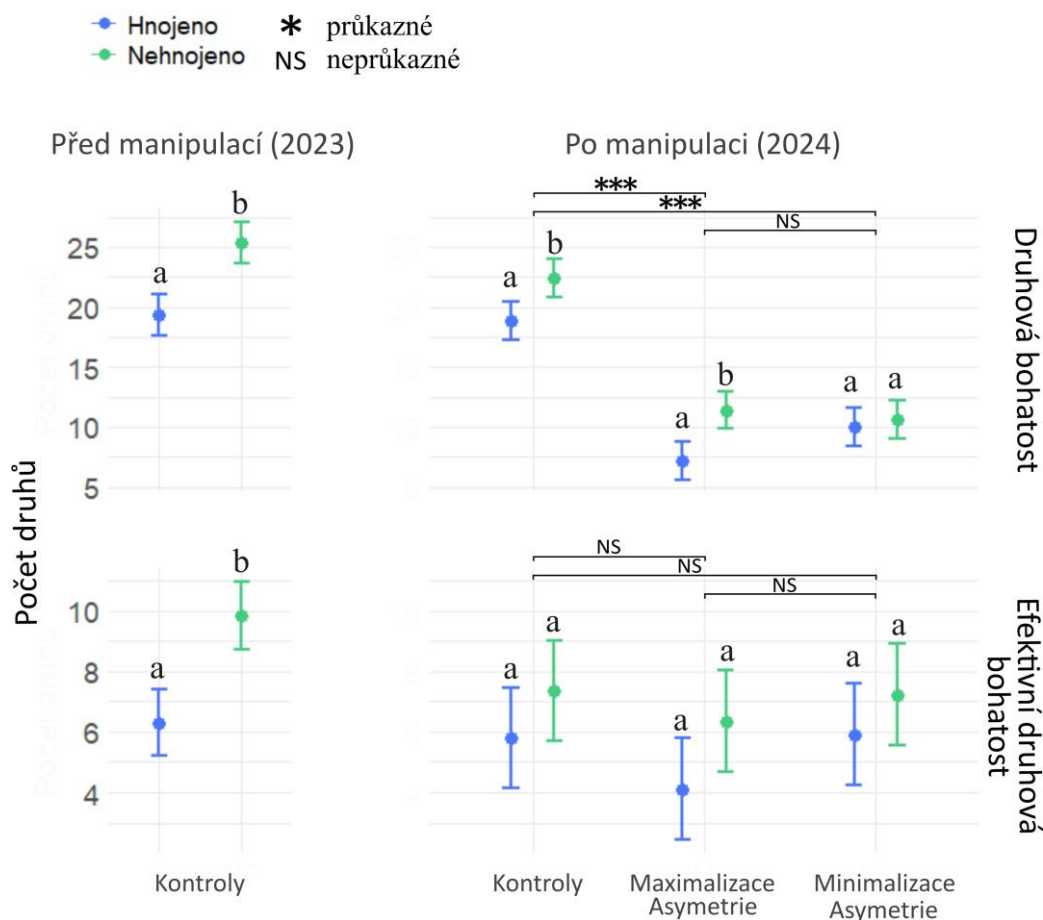


Obr. 8: Průměrný pokles výšky rostlin (%) mezi roky 2023 a 2024 pro jednotlivé výškové kategorie druhů (střední, nízké, vysoké), rozděleno podle hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*). Body představují průměrné hodnoty rozdílu výšky na jednotlivých plochách, úsečky znázorňují 95% intervaly spolehlivosti. Významné rozdíly mezi výškovými kategoriemi jsou označeny hvězdičkou (*), nevýznamné rozdíly jsou označeny písmeny (NS). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0.05$).

4.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie

V roce 2023 mělo hnojení vysoce významný vliv na druhovou bohatost ($F_{1,28} = 35.30$; $p < 0.001$). Na nehnojených plochách byla druhová bohatost vyšší (průměr = 25.4 druhů) než na hnojených (průměr = 19.3 druhů), rozdíl byl statisticky vysoce významný ($p < 0.001$). Také efektivní druhová bohatost byla významně vyšší na nehnojených plochách než na hnojených ($F_{1,8} = 40.69$; $p < 0.001$).

V roce 2024 manipulace asymetrie (kontrola, maximalizace asymetrie a minimalizace asymetrie) ukázala silný vliv na druhovou bohatost ($\chi^2(2)= 178.73$; $p < 0,001$), což byl očekávaný efekt způsobený odstraněním druhů z manipulovaných podploh. Párová srovnání dále potvrdila významný rozdíl mezi kontrolou a maximalizací asymetrie ($t(16)= 17.65$; $p < 0,001$), také průkazný rozdíl mezi kontrolou a minimalizací asymetrie ($t(16)= 16.09$; $p < 0,001$), ale ne mezi samotnými typy manipulace asymetrie ($t(16)= -1.56$; $p = 0.290$). Také hnojení mělo významný vliv ($\chi^2(1)= 14.62$; $p < 0.001$). Byla zjištěna i významná interakce mezi manipulací a hnojením ($\chi^2(2)= 9.07$; $p = 0.011$), která naznačuje, že účinek hnojení se lišil podle typu manipulace vegetace, přičemž vyšší druhová bohatost byla na nehnojených plochách v podplohách kontrolních ($t(23.7)= -3.82$; $p = 0.001$) a podplohách s maximalizací asymetrie ($t(23.7)= -4.46$; $p < 0,001$) avšak vliv hnojení se významně neprojevil v podplohách s minimalizací asymetrie ($t(23.7)= -0.64$; $p = 0.530$). Typ manipulace vegetace (kontrola, maximalizace asymetrie a minimalizace asymetrie) neměl významný vliv na efektivní druhovou bohatost ($\chi^2(2)= 4.18$; $p = 0.124$). To znamená, že i po manipulaci asymetrie zůstala struktura společenstva stejná jako u kontrol a nedošlo ke změně diverzity (Obr. 9). Hnojení také nemělo významný vliv na efektivní druhovou bohatost ($\chi^2(1)= 2.45$; $p = 0.117$) a interakce mezi manipulací vegetace a hnojením opět nebyla statisticky významná ($\chi^2(2)= 0.467$; $p = 0.792$).

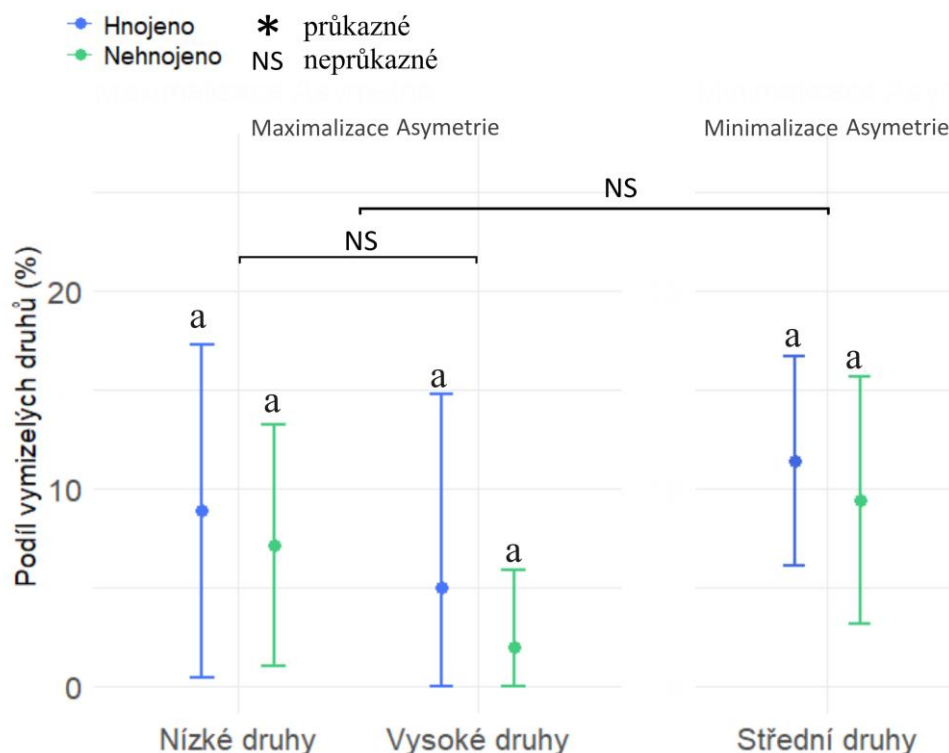


Obr. 9: Vliv typu manipulace vegetace (kontrola, maximalizace asymetrie a minimalizace asymetrie) a hnojení (hnojené vs. nehnojené) na druhovou bohatost (horní panel) a efektivní druhovou bohatost (spodní panel). Významné rozdíly mezi skupinami jsou označeny hvězdičkou (*), zatímco neprůkazné rozdíly jsou vyjádřeny písmeny (NS). Chybové úsečky představují 95% intervaly spolehlivosti. Skupiny označené různými písmeny („a“ a „b“) se statisticky významně liší; shodné písmeno značí neprůkazný rozdíl ($p > 0,05$). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0,05$).

4.5. Vliv manipulace asymetrie na relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie

Zobecněný lineární model s náhodným efektem plochy odhalil, že ani výšková kategorie druhu ($\chi^2(1) = 1.47$; $p = 0.225$), ani manipulace (maximalizace vs. minimalizace) asymetrie ($\chi^2(1) = 0.439$, $p = 0.508$) ani hnojení ($\chi^2(1) = 0.59$, $p = 0.441$) se samostatně neprojeví jako

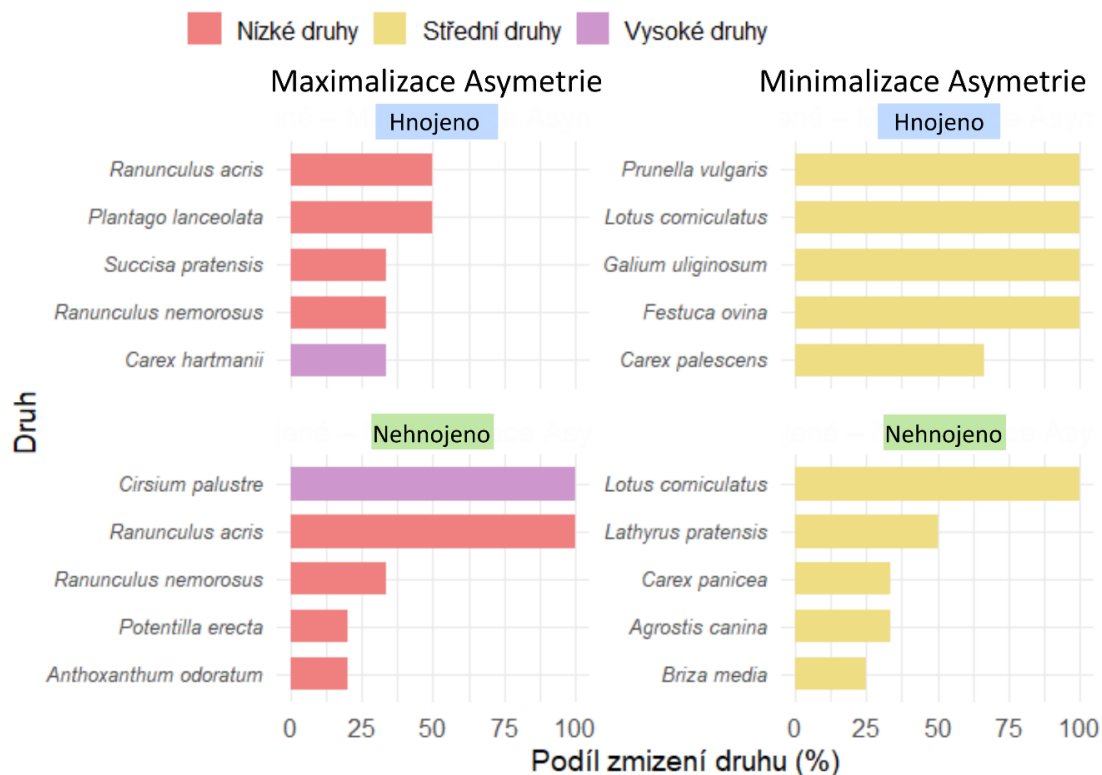
statisticky významné (Obr. 10). Mimo jiné ani žádná z jejich interakcí nebyla statisticky průkazná.



Obr. 10: Relativní podíl vymizelých druhů mezi lety 2023 a 2024 v závislosti na výškových kategoriích a hnojení, odděleně pro typ manipulace asymetrie. Levý panel znázorňuje nízké a vysoké druhy (maximalizace světelné asymetrie), pravý panel středně vysoké druhy (minimalizace asymetrie). Významné rozdíly mezi skupinami jsou označeny hvězdičkou (*), zatímco neprůkazné rozdíly jsou vyjádřeny písmeny (NS). Chybové úsečky představují 95% intervaly spolehlivosti. Skupiny označené různými písmeny („a“ a „b“) se statisticky významně liší; shodné písmeno značí neprůkazný rozdíl ($p > 0,05$). Statistické rozdíly mezi úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0,05$).

4.5.1.1. Vymizení konkrétních druhů v závislosti na typu zásahu a hnojení

Grafické zobrazení (Obr. 11) identifikovalo pět druhů s nejvyšší mírou vymizení v rámci cílových výškových kategorií, zvláště pro každou kombinaci manipulace vegetace a hnojení. Tato ilustrativní analýza ukazuje, které konkrétní druhy v daných podmínkách nejčastěji zmizely ze společenstva mezi lety 2023 a 2024, přestože měly na základě zásahu zůstat zachovány.



Obr. 11: Pět druhů s nejvyšším podílem vymizení mezi lety 2023 a 2024, vyčleněné pro každou kombinaci typu zásahu do vegetace a úrovně hnojení. Graf zahrnuje pouze cílové druhy z výškových skupin, které měly po zásahu zůstat zachovány. Délka sloupců vyjadřuje procentuální podíl případů, ve kterých byl daný druh zaznamenán v roce 2023, ale v roce 2024 již nikoliv. Barvy znázorňují výškovou kategorii (nízké, střední, vysoké druhy).

4.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace

Na Obr. 12 jsou zobrazeny koncentrace živin podle příslušného roku a v závislosti na typu manipulace asymetrie a hnojení. V prvním roce experimentu byl hodnocen vliv hnojení na koncentraci jednotlivých půdních živin. Statisticky významný efekt hnojení byl zjištěn u uhlíku (C), dusíku (N), fosforu (P), draslíku (K⁺), obsahu humusu a hodnoty pH. Ve všech těchto případech bylo zaznamenáno zvýšení koncentrace (resp. pokles u pH = zvýšení kyselosti půdy) na hnojených plochách.

Ve druhém roce experimentu byl testován vliv jak hnojení, tak typu manipulace vegetace (maximalizace asymetrie, minimalizace asymetrie, kontroly). Výsledky ukázaly, že hnojení mělo nadále výrazný vliv na koncentrace fosforu (P), draslíku (K⁺) a pH. U všech těchto proměnných byly zaznamenány statisticky významné rozdíly mezi hnojením a bez hnojení. Naopak samotný typ manipulace asymetrie neměl na koncentrace žádné ze sledovaných živin

významný vliv. Rovněž interakce mezi faktory hnojení a manipulace asymetrie nebyla statisticky průkazná.

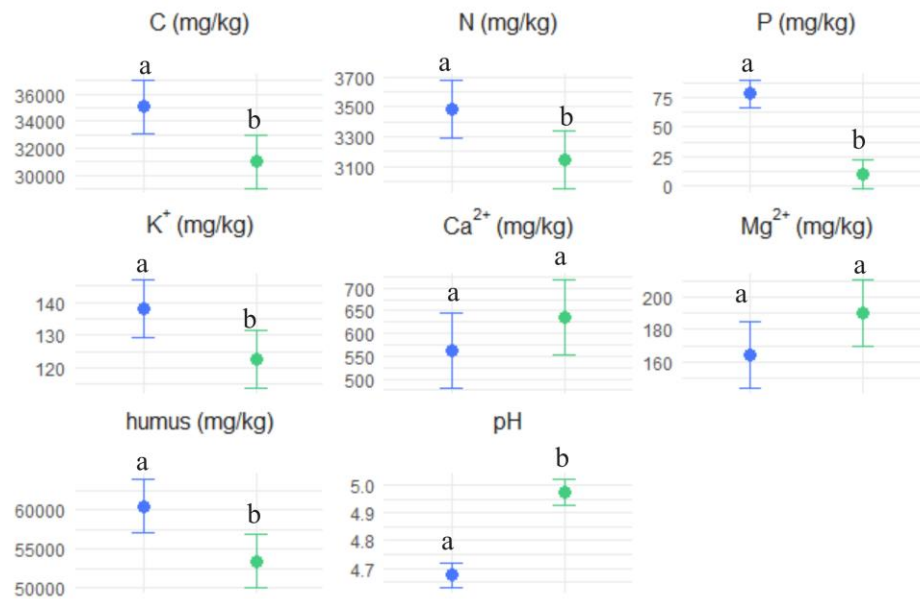
Pro přehlednost jsou výsledky shrnuty v následující tabulce (Tab. 1), která uvádí p -hodnoty hlavních efektů hnojení, manipulace asymetrie a jejich interakce v každém roce zvlášť.

Tab. 1: Tabulka shrnuje p -hodnoty hlavních efektů hnojení, manipulace vegetace a jejich interakce získané z analýzy variance (ANOVA) typ III pro jednotlivé živiny. Statisticky průkazné hodnoty jsou tučně zvýrazněny.

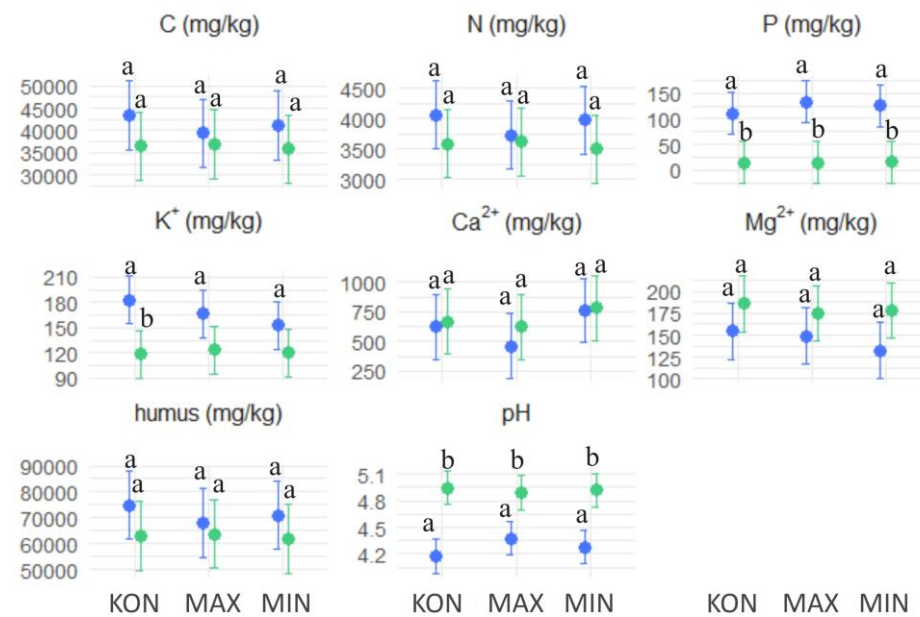
Živina	p -hodnota hnojení 2023	p -hodnota manipulace 2024	p -hodnota hnojení 2024	p -hodnota interakce (manipulace: hnojení) 2024
C	0.006	0.846	0.204	0.801
N	0.018	0.829	0.214	0.690
P	<0.001	0.831	<0.001	0.829
K ⁺	0.019	0.591	<0.001	0.515
Ca ²⁺	0.210	0.186	0.568	0.815
Mg ²⁺	0.083	0.445	0.075	0.698
Humus	0.006	0.846	0.204	0.801
pH	<0.001	0.728	<0.001	0.385

- Hnojeno
- Nehnojeno

Před manipulací (2023)



Po manipulaci (2024)



Obr. 12: Průměrné koncentrace živin v půdě (C, N, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, humus a pH) v letech 2023 a 2024. V roce 2024 jsou zobrazeny různé typy manipulace vegetace (kontrola= KON, maximalizace asymetrie= MAX, minimalizace asymetrie= MIN). Chybové úsečky představují 95% intervaly spolehlivosti. Skupiny označené různými písmeny („a“ a „b“) se statisticky významně liší; shodné písmeno značí neprůkazný rozdíl ($p > 0,05$). Statistické rozdíly mezi

úrovněmi hnojení (*hnojeno* vs. *nehnojeno*) jsou označeny písmeny „a“ a „b“. Různé písmeno značí významný rozdíl, stejné písmeno znamená neprůkazný rozdíl ($p > 0.05$).

5. Diskuse

5.1. Míra asymetrie v kompetici o světlo

Asymetrie v příjmu světla mezi vegetačními patry je zásadním mechanismem kompetice v produktivních společenstvech, kdy vyšší druhy omezují dostupnost světla pro podrost (Schwinning and Weiner, 1998; Anten & Hirose, 2001). Snížení této asymetrie může podle řady studií podpořit koexistenci druhů a zvýšit diverzitu, především v úživných podmínkách, kde jinak hrozí kompetiční vyloučení (Hautier et al., 2009; DeMalach et al., 2016; DeMalach et al., 2017).

Naše výsledky ukázaly, že manipulace asymetrie měla významný efekt na míru světelné asymetrie. Nejvyšší asymetrie byla zaznamenána v kontrolních podplohách, kde zůstaly zachovány všechny výškové kategorie druhů. Nejnižší hodnoty byly zjištěny v podplohách s minimalizací asymetrie, což potvrzuje, že manipulace opravdu modifikovala vertikální strukturu porostu. To odpovídá očekávání, že odstranění vyšších (konkurenčně silných) druhů snižuje nerovnoměrnost v distribuci světla v porostu (Schwinning and Weiner, 1998; DeMalach et al., 2016). Nejvyšší asymetrie však nebyla dle očekávání zaznamenána v plochách s maximalizací asymetrie (kde byly ponechány vysoké a nízké druhy). To může naznačovat, že přirozená vícevrstvá struktura vegetace, která je v kontrolních plochách, vede ke strmějšímu poklesu světla do nižších pater vegetace – tedy vyšší asymetrii, než jakou vytvořila samotná manipulace asymetrie. Jedním z možných vysvětlení je i nižší zapojenost vegetace v podplohách po manipulaci, která mohla snížit schopnost utvořit silně hierarchickou strukturu vegetace (Hautier et al., 2018).

Dalším faktorem může být časová prodleva v regeneraci vyšších druhů po zásahu. Pokud vysoké druhy nestihly během jedné vegetační sezóny znovu zarůst podplochy, nemohla se plně obnovit ani světelná asymetrie (Skálová et al., 1999; Andraczek et al., 2023). Tento jev odpovídá poznatkům, že plná odezva vegetace na zásah často vyžaduje delší časový horizont (Lepš, 2014; Lepš & Lisner, 2025) a stabilizace struktury se projeví až po několika letech.

Upozornit je třeba i na rozdíl mezi rychlými a dlouhodobými ekologickými odezvami, jak ho formulovali Grime (1973) a Tilman (1987, 1988). Například Tilmanova teorie „dočasné dominance“ předpokládá, že krátkodobě mohou uspět rychlerostoucí druhy, ale v dlouhodobém měřítku převáží ty, které jsou lépe přizpůsobené změněnému prostředí. Dlouhodobé

experimenty, jako např. Park Grass Experiment, ukazují, že stabilní změny v druhovém složení a vertikální struktuře vegetace se často formují až v průběhu desetiletí (Silvertown et al., 2006).

5.2. Vliv manipulace asymetrie a hnojení na vertikální průnik světla

Zatímco předchozí analýza se zaměřovala na míru asymetrie v zachytávání světla mezi vegetačními patry, tato část se věnuje velikosti samotného světelného gradientu – tedy tomu, jak výrazně se snižuje množství světla směrem k podrostu. Vertikální pokles odráží intenzitu stínění ve spodních vrstvách vegetace, a tudíž i míru, do jaké je světlo limitujícím zdrojem pro menší druhy.

Výsledky jednoznačně ukazují, že hnojení významně přispívá k poklesu světla ve spodní části porostu. Tento efekt byl patrný v obou letech sledování a byl statisticky silný. Podobné výsledky byly popsány i v jiných studiích, které ukazují, že přidavek živin podporuje růst kompetitivně silných druhů, a tím zesiluje asymetrii v přístupu ke světlu (Hautier et al., 2009; DeMalach et al., 2016).

Ve druhém roce sledování se významně projevil také vliv manipulace asymetrie. Nejvyšší vertikální pokles světla byl zaznamenán v kontrolních porostech, zatímco nejnižší při maximalizaci asymetrie, což opět jako v kapitole o míře asymetrie neodpovídá našemu očekávání – odstraněním středních druhů a ponecháním vysokých druhů dochází k nárůstu vysokých, kompetitivně silných druhů, které zastíní nižší vegetační patra.

Zajímavé je, že hnojení ve druhém roce neovlivnilo pokles světla, a to ani v kontrolách, ani po manipulaci asymetrie. To naznačuje, že manipulace asymetrií může tlumit dopady hnojení na dostupnost světla v nižších patrech – tedy že strukturální změna porostu může částečně kompenzovat negativní efekty eutrofizace na světelný režim v porostu (DeMalach et al., 2016; Eskelinen et al., 2022). Zajímavé je zjištění, že v kontrolních plochách mělo hnojení v roce jednoznačný negativní efekt na dostupnost světla, zatímco v roce 2024 již tento efekt nebyl statisticky průkazný. Tento rozdíl může být částečně způsoben nižším počtem opakování v roce 2024 ($n=10$) oproti roku 2023 ($n=10$), čímž se snížila statistická síla analýz. Dále je pravděpodobné, že efekt přídatku živin na produktivitu a světlo není stabilní v čase. Meziroční klimatická variabilita – např. vyšší sucho nebo teplota – pravděpodobně mohla ovlivňovat odezvu vegetace na hnojení (Valladares & Niinemets, 2007; Hejman et al., 2007).

5.3. Relativní změny ve výškové struktuře vegetace po manipulaci asymetrie

5.3.1. Relativní změna výšek druhů po manipulaci asymetrie

Tato kapitola se zaměřuje na přímé srovnání relativní průměrné výšky vegetace mezi manipulovanými podplohami a jejich kontrolami, aby bylo možné vyhodnotit, zda a jak zásahy ovlivnily výškový profil vegetace. Cílem bylo zjistit, zda různé typy zásahů (minimalizace a maximalizace asymetrie) a přítomnost hnojení vedly k odlišným výškovým odezvám, a jaké ekologické mechanismy by případně mohly za těmito změnami stát.

Výsledky ukázaly, že manipulace asymetrie měla zásadní dopad na relativní výšku vegetace. I přesto, že v podplohách minimalizující asymetrii byly odstraněny kompetičně silné vysoké druhy, středně vysoké druhy neprofitovaly z jejich odstranění a snížily svou výšku. To může být vysvětleno zhoršením mikroklimatickým podmínkami prostředí po odstranění vysokých druhů, zejména prostřednictvím zvýšené světelné expozice, vyššího výparu nebo většího kolísání teplot (Valladares & Niinemets, 2007; Andrzejek et al., 2023). V tomto případě mohla mít na změnu výšek opravdu velkou roli zejména zvýšená průměrná teplota, která byla na této lokalitě v roce 2024 o 0.6 °C vyšší než předchozí rok. Dalším vysvětlením pro snížení relativních výšek může být vysoká plasticita druhů, která způsobila, že druhy reagovaly na zvýšenou dostupnost světla tak, že investovaly méně do výšky, protože se snížil kompetiční tlak na tyto druhy - neměly konkurenci, kterou by musely přerůst (Craine & Dybzinski, 2013; Orwin et al., 2014). V prostředí s oslabenou kompetiční asymetrií mohly rostliny alokovat menší podíl energie do nadzemního růstu (výšky) a více do kořenového systému, obranných mechanismů nebo reprodukčních orgánů, což vedlo ke snížení výšky bez přímého snížení celkové fitness druhu (Schwinning & Weiner, 1998; Anten, 2005).

Při maximalizaci asymetrie (tj. zachování vysokých a nízkých druhů) došlo rovněž k poklesu relativní výšky druhů, avšak tento efekt byl významně méně výrazný než v podplohách s minimalizací asymetrie. Tento výsledek lze interpretovat jako důkaz, že tyto podmínky v vedly k upevnění existujícího kompetičního gradientu mezi druhy vysokými a nízkými.

Výsledky těchto experimentálních zásahů však nelze interpretovat izolovaně – důležitý kontext přináší doplňková analýza kontrolních ploch (není však zahrnuta v této práci), která porovnávala relativní výšku druhů mezi lety 2023 a 2024 jen v kontrolních plochách. Ta ukázala, že k významnému poklesu výšky došlo i bez manipulace asymetrie, což naznačuje možný vliv klimatických podmínek v roce 2024 – například sušší vegetační období nebo vyšší teploty.

Tento meziroční pokles výšky vegetace je opět v souladu s poznatky o tom, že vegetační struktura může být citlivá na mikroklimatické faktory i bez samotné manipulace asymetrie či jiného narušení vegetace. Přestože tedy určitou část poklesu výšky lze připsat vnějším faktorům prostředí, efekt manipulace asymetrie zůstává statisticky významný i po jejich zohlednění.

Skutečnost, že žádný z faktorů (hnojení, typ zásahu ani jejich interakce) neměl průkazný vliv na změnu výšky, může být způsobena intraspecifickou variabilitou (Lepš et al., 2011; Janíková et al., 2024) nebo krátkodobým efektem zásahu. Změny ve výšce se mohou plně projevit až s odstupem času (Lepš, 2014; Hautier et al., 2018).

5.3.2. Relativní změna výšek napříč výškovými skupinami po manipulaci asymetrie

Mezi roky 2023 a 2024 došlo ke konzistentnímu relativnímu poklesu výšky vegetace ve všech výškových skupinách, a to bez ohledu na výchozí výškovou kategorii (nízké, střední, vysoké druhy) či na přítomnost hnojení. Tento výsledek ukazuje, že zásah do kompetiční struktury prostřednictvím manipulace asymetrie měl dopad na celé společenstvo.

Strukturální narušení prostředí, jako je odstranění sousedních rostlin nebo změna kompetičního gradientu, může zásadně ovlivnit selekční tlaky na výškovou strategii rostlin. Tím dochází ke snížení konkurenční výhodnosti vertikálního růstu a otevírá se prostor pro alternativní alokační strategie, např. růstová investice do podzemních částí rostliny (Tilman, 1988; Schwinning & Weiner, 1998; Guo et al., 2023).

Zajímavé je rovněž to, že účinek hnojení nebyl v této analýze průkazný, což podporuje stále častěji potvrzovaný trend, že efekty úživnosti se projeví pouze v přítomnosti výškově asymetrické soutěže, takže v prostředí, kde byla asymetrie narušena, ztrácí hnojení svou schopnost podporovat růst některých druhů na úkor jiných (Hautier et al., 2009; Eskelinen et al., 2022).

5.4. Změna diverzity společenstva po manipulaci asymetrie

Výsledky z roku 2023 ukazují, že hnojení vedlo ke snížení druhové i efektivní druhové bohatosti. Tento výsledek potvrzuje řada studií, které ukazují, že zvýšená dostupnost živin vede ke zvýšení kompetice o světlo, a tím k vyloučení méně kompetitivních druhů z vegetace (Hautier et al., 2009; Borer et al., 2014; DeMalach et al., 2016). Efektivní druhová bohatost, která reflektuje i distribuci abundancí mezi druhy, klesá při dominanci několika málo druhů, což odpovídá typické odezvě eutrofních společenstev (Jost, 2006; Grace et al., 2007; Hautier et al., 2009).

Manipulace asymetrie (maximalizace a minimalizace asymetrie) vedly v roce 2024 k výraznému poklesu druhové bohatosti, což se kvůli přímému odstranění některých druhů ze společenstva předpokládalo. Je však pozoruhodné, že efektivní druhová bohatost se statisticky významně nezměnila. To znamená, že přesto, že došlo k absolutnímu poklesu počtu druhů, struktura společenstva zůstala relativně rovnoměrná. Tento efekt lze interpretovat jako důsledek narušení stávající dominance po odstranění dominantních druhů, kdy došlo ke krátkodobému redistribučnímu efektu – některé méně kompetičně slabší druhy přítomné ve společenstvu mohly posílit a zaplnit volný prostor, což zvýšilo rovnoměrnost ve společenstvu, aniž by přibýly nové druhy (Tilman, 1993; Lepš, 2004b; Borer et al., 2014).

Výsledky opakovaně ukázaly, že hnojení snižuje druhovou bohatost, což odpovídá řadě předchozích studií (Tilman, 1987, 1993; Stevens et al., 2004; Hautier et al., 2009), které spojují eutrofizaci s poklesem diverzity prostřednictvím zesílené kompetice o světlo a zvýšené dominance několika rychle rostoucích druhů. Efektivní druhová bohatost se s hnojením také konzistentně snížila, což naznačuje menší abundanci druhů v porovnání s podplochy bez hnojení.

5.5. Vliv manipulace asymetrie na relativní podíl vymizelých druhů podle výškové kategorie

Tato analýza se zaměřila na zjištění, zda pravděpodobnost vymizení druhů mezi vegetačními sezónami závisí na jejich výškové kategorii a na typu manipulace asymetrie či hnojení. Cílem bylo identifikovat, zda pravděpodobnost vymizení druhu závisí na jeho velikosti a vyhodnotit, zda manipulace vegetace a zvýšená dostupnost živin mění jejich schopnost setrvat ve společenstvu.

Výsledky analýzy ukazují, že žádný ze sledovaných faktorů – výšková kategorie, hnojení ani typ zásahu – neměl statisticky významný vliv na pravděpodobnost vymizení druhů mezi lety 2023 a 2024. To naznačuje, že vymizení druhů nebylo systematicky vázáno na morfologické (výškové) vlastnosti ani na experimentální zásahy.

Ačkoliv se ukázalo, že středně vysoké druhy měly nejvyšší pravděpodobnost vymizení (10,4%), rozdíly mezi skupinami nebyly průkazné. To může naznačovat, že mechanismus vymizení nebyl výškově selektivní, a že vymizení bylo ovlivněno spíše ekologickými specifiky jednotlivých druhů než obecnými výškovými strategiemi – jak poukazují např. Grime (1973) nebo Janíková et al. (2024) ve vztahu k intraspecifickým rozdílům v kompetiční

stabilitě. Přestože se hnojení běžně považuje za faktor snižující druhovou rozmanitost prostřednictvím zesílení kompetice o světlo a dominance několika málo druhů (Hautier et al., 2009; Borer et al., 2014), v této analýze se jeho vliv na pravděpodobnost vymizení jednotlivých druhů neprojevil statisticky významně.

5.5.1. Vymizení konkrétních druhů v závislosti na typu zásahu a hnojení

Doplňující analýza nejčastěji vymizelých druhů mezi lety 2023 a 2024 ukazuje, že odezva na manipulaci asymetrie i hnojení je silně druhově specifická, přestože se jednalo o tzv. cílové druhy, které měly ve společenstvu zůstat. Výskyt vymizelých druhů i v podmínkách, kde byly předpoklady pro jejich zachování, naznačuje, že přežití by mohlo záviset nejen na typu manipulace, ale i na ekologických nárocích druhu, jeho kompetiční schopnosti a růstové strategii (Grime, 1973; Janíková et al., 2024). Obzvlášť v hnojených plochách se ukazuje, že druhy s nižší růstovou plasticitou či horší schopností konkurovat o světlo (např. některé nízké a střední druhy) mohou být vytlačeny i bez přímého odstranění. Tento vývoj je v souladu s konceptem asymetrické kompetice, kdy hnojení posiluje růst vysokých druhů a zvyšuje stínění (Hautier et al., 2009; DeMalach et al., 2016).

5.6. Změna koncentrace živin v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci vegetace

Vzhledem k tomu, že dostupnost živin v půdě je klíčovým faktorem ovlivňujícím strukturu i funkci rostlinných společenstev, byla v této části práce analyzována změna koncentrací vybraných chemických prvků v půdě v závislosti na hnojení a manipulaci asymetrie. Cílem této analýzy bylo zjistit, do jaké míry manipulace asymetrie ovlivnila chemické vlastnosti půdy, a zda se její vliv projevil konzistentně napříč oběma lety experimentu.

Ačkoli hnojení v roce 2023 vedlo k významnému zvýšení koncentrací několika klíčových živin – zejména uhlíku (C), dusíku (N), fosforu (P) a obsahu humusu – v roce 2024 se tyto efekty již neprojevily se stejnou statistickou silou. Tento rozdíl může být opět způsoben nižším počtem opakování v roce 2024 (n=10) oproti roku 2023 (n=10), čímž se snížila statistická síla analýz. Tento vývoj může být ale také způsoben rychlým vyčerpáním dostupných forem živin rostlinami (Fornara & Tilman, 2008), nebo také dočasným působením hnojiva, jehož vliv se v půdě rozptýlí nebo je ovlivněn proměnlivými faktory, jako jsou srážky, teplota či aktivita mikroorganismů. Dále může hrát roli zvýšený příjem živin rostlinami po předchozím růstu biomasy, nebo dočasné zvýšení mikrobiální aktivity a mineralizace, které se v následujícím roce stabilizují (Fransen et al., 2001; Vitousek et al., 1997; Schmidt et al., 2011).

Pokles pH v hnojených plochách ukazuje na acidifikační účinky dusíkatého hnojení, což je známý vedlejší efekt dlouhodobého přísunu minerálního N (Clark & Tilman, 2008).

Typ manipulace vegetace (kontrola vs. maximalizace či minimalizace asymetrie) neměl na koncentraci žádné ze sledovaných živin významný vliv. To naznačuje, že krátkodobé zásahy do vegetační struktury – i když ovlivnily vegetační profil či diverzitu – neměly přímý dopad na chemické složení půdy. Podobný výsledek popsali např. Suding et al. (2005), kteří upozorňují, že vliv vegetačních zásahů na půdu se často projeví až v delším časovém horizontu, a že zásadní roli hraje přítomnost/přísun živin, nikoli samotné odstranění nadzemní biomasy. Také interakce mezi hnojením a manipulací vegetace nebyly statisticky průkazné, což potvrzuje, že efekt hnojení na chemii půdy byl konzistentní napříč zásahovými variantami.

5.7. Doporučení pro další výzkum

Pro lepší porozumění dlouhodobým ekologickým důsledkům by bylo vhodné pokračovat v monitoringu pokusných ploch i v následujících letech, především za účelem sledování regenerace výškové struktury, dominance a stability společenstva. Zároveň by bylo přínosné rozšířit pozorování o funkční vlastnosti rostlin, jako je specifická listová plocha (SLA) nebo podíl suché hmotnosti listů (LDMC), které úzce souvisejí s růstovými strategiemi druhů a mohou lépe vysvětlit jejich odezvu na změny ve světelných podmínkách a dostupnosti živin. Zaměřením na tyto vlastnosti lze podchytit jemnější ekologické mechanismy, které ovlivňují přežívání, kompetici a obnovu společenstva. Možností také je se více zaměřit na testování vlivu změn mikroklimatu na klíčení a růst nových jedinců.

6. Závěr

Tato studie experimentálně ověřila, jak zásahy do vertikální struktury vegetace a hnojení ovlivňují světelné podmínky, výšku a biomasu porostu, druhovou diverzitu a složení společenstva. Výsledky ukázaly, že hnojení mělo zásadní dopad na většinu sledovaných proměnných – vedlo k poklesu druhové bohatosti, zvýšení výšky vegetace a biomasy, ale zároveň zesílilo světelnou asymetrii a snižovalo dostupnost světla ve spodních patrech porostu. Efekty manipulace vegetace se projevily především ve změně vertikálního profilu světla a míře světelné asymetrie – minimalizace asymetrie vedla ke snížení stínění ve spodních patrech vegetace a mírnějším světelným gradientům, zatímco kontrolní plochy vykazovaly největší asymetrii. Výsledky rovněž ukázaly, že kombinace hnojení a manipulace vegetace určovala podmínky pro jednotlivé výškové skupiny rostlin a ovlivnila pravděpodobnost jejich vymizení. Tato studie má teoretický význam k pochopení mechanismů, které stojí za ztrátou druhů.

7. Reference

- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *13*, 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Andraczek, K., Weigelt, A., Hinderling, J., Kretz, L., Prati, D., & van der Plas, F. (2023). Biomass removal promotes plant diversity after short-term de-intensification of managed grasslands. *PLoS ONE*, *18*, 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0287039>
- Anten, N. P. (2005). Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany*, *95*, 495–506. <https://doi.org/10.1093/aob/mci048>
- Anten, N. P., & Hirose, T. (2001). Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologia*, *129*, 186–196. <https://doi.org/10.1007/s004420100718>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. In *Journal of Statistical Software*.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., Adler, P. B., Alberti, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L., Blumenthal, D., Brown, C. S., Brudvig, L. A., Buckley, Y. M., Cadotte, M., Chu, C., Cleland, E. E., Crawley, M. J., ... Yang, L. H. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, *508*(7497), 517–520. <https://doi.org/10.1038/nature13144>
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *28*, 545–570. <https://doi.org/10.1038/337122b0>
- Clark, C. M., & Tilman, D. (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, *451*, 712–715. <https://doi.org/10.1038/nature06503>
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter,

- H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Craine, J. M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27, 833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W. H., Sebastià, M. T., & Lepš, J. (2013). Which trait dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 807–819. <https://doi.org/10.1111/jvs.12008>
- DeMalach, N., Zaady, E., & Kadmon, R. (2017). Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, 20(1), 60–69. <https://doi.org/10.1111/ele.12706>
- DeMalach, N., Zaady, E., Weiner, J., & Kadmon, R. (2016). Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. *Journal of Ecology*, 104, 899–910.
- Dengler, J., Janišová, M., Török, P., & Wellstein, C. (2014). Biodiversity of Palaearctic grasslands: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313–341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Eek, L., & Zobel, K. (1997). Effects of additional illumination and fertilization on seasonal changes in fine-scale grassland community structure. *Journal of Vegetation Science*, 8, 225–234. <https://doi.org/10.2307/3237351>
- Eek, L., & Zobel, K. (2001). Structure and diversity of a species-rich grassland community,

- treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Ecography*, *24*, 157–164. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240206.x>
- Eskelinen, A., Harpole, S. W., Jessen, M.-T., Virtanen, R., & Hautier, Y. (2022). Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. *Nature*, *611*, 301–305. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05383-9>
- Ford, E. D., & Diggle, P. J. (1981). Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*, *48*, 481–500.
- Fornara, D. A., & Tilman, D. (2008). Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, *96*, 314–322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01345.x>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, *85*(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Goldberg, D. E., & Miller, T. E. (1990). Effects of Different Resource Additions of Species Diversity in an Annual Plant Community Author (s): Deborah E . Goldberg and Thomas E . Miller Published by: Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1940261> . EFFECTS OF D. *Ecology*, *71*(1), 213–225.
- Grace, J. B., Anderson, T. M., Smith, M. D., Seabloom, E. W., Andelman, S. J., Meche, G., Weiher, E., Allain, L. K., Jutila, H., Sankaran, M., Knops, J., Ritchie, M., & Willig, M. R. (2007). Does Species Diversity Limit Productivity in Natural Grassland Communities? *Ecology Letters*, *10*, 680–689. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01058.x>
- Grime, J. P. (1973). © 1973 Nature Publishing Group. *Nature*, *242*, 344–347.
- Guo, H., Quan, Q., Niu, S., Li, T., He, Y., Fu, Y., Li, J., Wang, J., Zhang, R., Li, Z., & Tian, D. (2023). Shifting biomass allocation and light limitation co-regulate the temporal stability of an alpine meadow under eutrophication. *Science of the Total Environment*, *860*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160411>
- Habel, J. C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., & Wiezik, M. (2013). European grassland ecosystems: Threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity and*

- Conservation*, 22, 2131–2138. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>
- Harpole, W. S., Ngai, J. T., Cleland, E. E., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Elser, J. J., Gruner, D. S., Hillebrand, H., Shurin, J. B., & Smith, J. E. (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x>
- Harpole, W. S., & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791–793.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>
- Hautier, Y., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., & Harpole, W. S. (2014). Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508, 521–525. <https://doi.org/10.1038/nature13014>
- Hautier, Y., Vojtech, E., & Hector, A. (2018). The importance of competition for light depends on productivity and disturbance. *Ecology and Evolution*, 8, 10655–10661. <https://doi.org/10.1002/ece3.4403>
- Hejman, M., Češková, M., Schellberg, J., & Pätzold, S. (2010). The Rengen grassland experiment: Effect of soil chemical properties on biomass production, plant species composition and species richness. *Folia Geobotanica*, 45, 125–142. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9062-9>
- Hejman, M., Klauisová, M., Schellberg, J., & Honsová, D. (2007). The Rengen Grassland Experiment: Plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 122, 259–266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.036>
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., Van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., & Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Janíková, E., Konečná, M., Lisner, A., Applová, M., Blažek, P., E-Vojtkó, A., Götzenberger,

- L., & Lepš, J. (2024). Closely related species differ in their traits, but competition induces high intra-specific variability. *Ecology and Evolution*, 14(9), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ece3.70254>
- Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtek, J. jun., Kirschner, J., Kubát, K., Štech, M., Štěpánek, J., Batoušek, P., Bureš, P., Businský, R., Čáp, J., Dančák, M., Danihelka, J., Ducháček, M., Duchoslav, M., Dvořák, V., Ekrt, L., Filippov, P., Grulich, V., ... Zelený, V. (2019). *Klíč ke květeně České republiky* (V. Z. Jiří Danihelka, Jindřich Chrtek jun., Zdeněk Kaplan, Jan Kirschner, Karel Kubát, Milan Štech, Jan Štěpánek, Petr Batoušek, Petr Bureš, Roman Businský, Jaroslav Čáp, Martin Dančák, Jiří Danihelka, Michal Ducháček, Martin Duchoslav, Václav Dvořák, Libor Ekr (ed.); 2nd ed.). Zdeněk Kaplan.
- Kembel, S. W., & Cahill, J. F. (2005). Plant phenotypic plasticity belowground: A phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *American Naturalist*, 166(2), 216–230. <https://doi.org/10.1086/431287>
- Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Busch, V., Fischer, M., Hölzel, N., Nowak, S., Prati, D., Schäfer, D., Schöning, I., Schrumph, M., & Hamer, U. (2018). Land use intensity, rather than plant species richness, affects the leaching risk of multiple nutrients from permanent grasslands. *Global Change Biology*, 24, 2828–2840.
- Kopittke, P. M., Menzies, N. W., Wang, P., McKenna, B. A., & Lombi, E. (2019). Soil and the intensification of agriculture for global food security. *Environment International*, 132, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105078>
- Lenth, R. V. (2024). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (R package version 1.10.5). <https://cran.r-project.org/package=emmeans>
- Lepš, J. (2004). Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos*, 107, 64–71. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13023.x>
- Lepš, J. (2014). Scale- and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment. *Journal of Applied Ecology*, 51, 978–987. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12255>
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: Disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects.

Ecography, 34, 856–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x>

- Lepš, J., & Lisner, A. (2025). Resistance and Resilience of Species Composition: Thirty Years of Experimental Mismanagement and Subsequent Restoration in a Species Rich Meadow. *Ecology and Evolution*, 15, 1–20. <https://doi.org/10.1002/ece3.70923>
- Liira, J., & Zobel, K. (2000). Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology*, 146, 185–195.
- Mehlich, A. (1984). *Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant*, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 15, 1409–1416.
- Meiners, S. J., Phipps, K. K., Pendergast, T. H., Canam, T., & Carson, W. P. (2017). Soil microbial communities alter leaf chemistry and influence allelopathic potential among coexisting plant species. *Oecologia*, 183, 1155–1165. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3833-4>
- Newman, E. I. (1973). Competition and Diversity in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 244, 310.
- Orwin, K. H., Ostle, N., Wilby, A., & Bardgett, R. D. (2014). Effects of species evenness and dominant species identity on multiple ecosystem functions in model grassland communities. *Oecologia*, 174, 979–992. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2814-5>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rajaniemi, T. K. (2003). Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, 101, 449–457. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12128.x>
- Schenk, H. J. (2006). Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94, 725–739. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01124.x>
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schütz, M., Risch, A. C., Achermann, G., Thiel-Egenter, C., Page-Dumroese, D. S., Jurgensen,

- M. F., & Edwards, P. J. (2006). Phosphorus translocation by red deer on a subalpine grassland in the central European Alps. *Ecosystems*, *9*, 624–633. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-0091-4>
- Schwinning, S., Meckel, H., Reichmann, L. G., Polley, H. W., & Fay, P. A. (2017). Accelerated development in Johnsongrass seedlings (*Sorghum halepense*) suppresses the growth of native grasses through sizeasymmetric competition. *PLoS ONE*, *12*, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176042>
- Schwinning, S., & Weiner, J. (1998). Mechanisms the degree of size asymmetry determining in competition among plants. *Oecologia*, *113*(4), 447–455.
- Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., & Biss, P. M. (2006). The Park Grass Experiment 1856-2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology*, *94*(4), 801–814. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01145.x>
- Skálová, H., Krahulec, F., Daring, H. J., Hadincová, V., Pecháčková, S., & Herben, T. (1999). Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality. *Plant Ecology*, *143*(3), 129–139. <https://doi.org/10.1023/A>
- Stevens, C. J., Dise, N. B., Mountford, J. O., & Gowing, D. J. (2004). Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science*, *303*, 1876–1879.
- Stevens, C. J., Dupr, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D. J. G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, E., Mountford, J. O., Vandvik, V., Aarrestad, P. A., Muller, S., & Dise, N. B. (2010). Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution*, *158*(9), 2940–2945. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.06.006>
- Stöcklin, J., Schweizer, K., & Körner, C. (1998). Effects of elevated CO₂ and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. *Oecologia*, *116*, 50–56. <https://doi.org/10.1007/s004420050562>
- Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E. E., Gross, K. L., Milchunas, D. G., & Pennings, S. (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(12), 4387–4392. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408648102>

- Thomas, S. C., & Weiner, J. (1989). Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologica*, 80(3), 349–355.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
- Tilman, D. (1987). On the Meaning of Competition and the Mechanisms of Competitive Superiority. *Functional Ecology*, 1(4), 304–315. <https://doi.org/10.2307/2389785>
- Tilman, D. (1988). *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. <https://doi.org/10.1515/9780691209593>
- Tilman, D. (1993). Species Richness of Experimental Productivity Gradients : How Important is Colonization Limitation? *Ecology*, 74(8), 2179–2191.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418, 671–677. <https://doi.org/10.1080/11263508809430602>
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(1), 629–632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2007). *The Architecture of Plant Crowns: From Design Rules to Light Capture and Performance*. <https://doi.org/10.1201/9781420007626.ch4>
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., & Schlesinger, William H. Tilman, D. G. (1997). Mixed-membership naive bayes models. *Ecological Applications*, 7(3), 737–750. <https://doi.org/10.1007/s10618-010-0198-2>
- Weiner, J. (1990). Asymmetric Competition in Plant Population. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(11), 360–364.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Willis, A. J. (1963). Braunton Burrows: The Effects on the Vegetation of the Addition of Mineral Nutrients to the Dune Soils. *The Journal of Ecology*, 51(2), 353–374.

<https://doi.org/10.2307/2257690>

Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, *23*, 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>

Wright, I. J., Groom, P. K., Lamont, B. B., Poot, P., Prior, L. D., Reich, P. B., Schulze, E. D., Veneklaas, E. J., & Westoby, M. (2004). Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, *31*, 551–558. <https://doi.org/10.1071/FP03212>

8. Přílohy

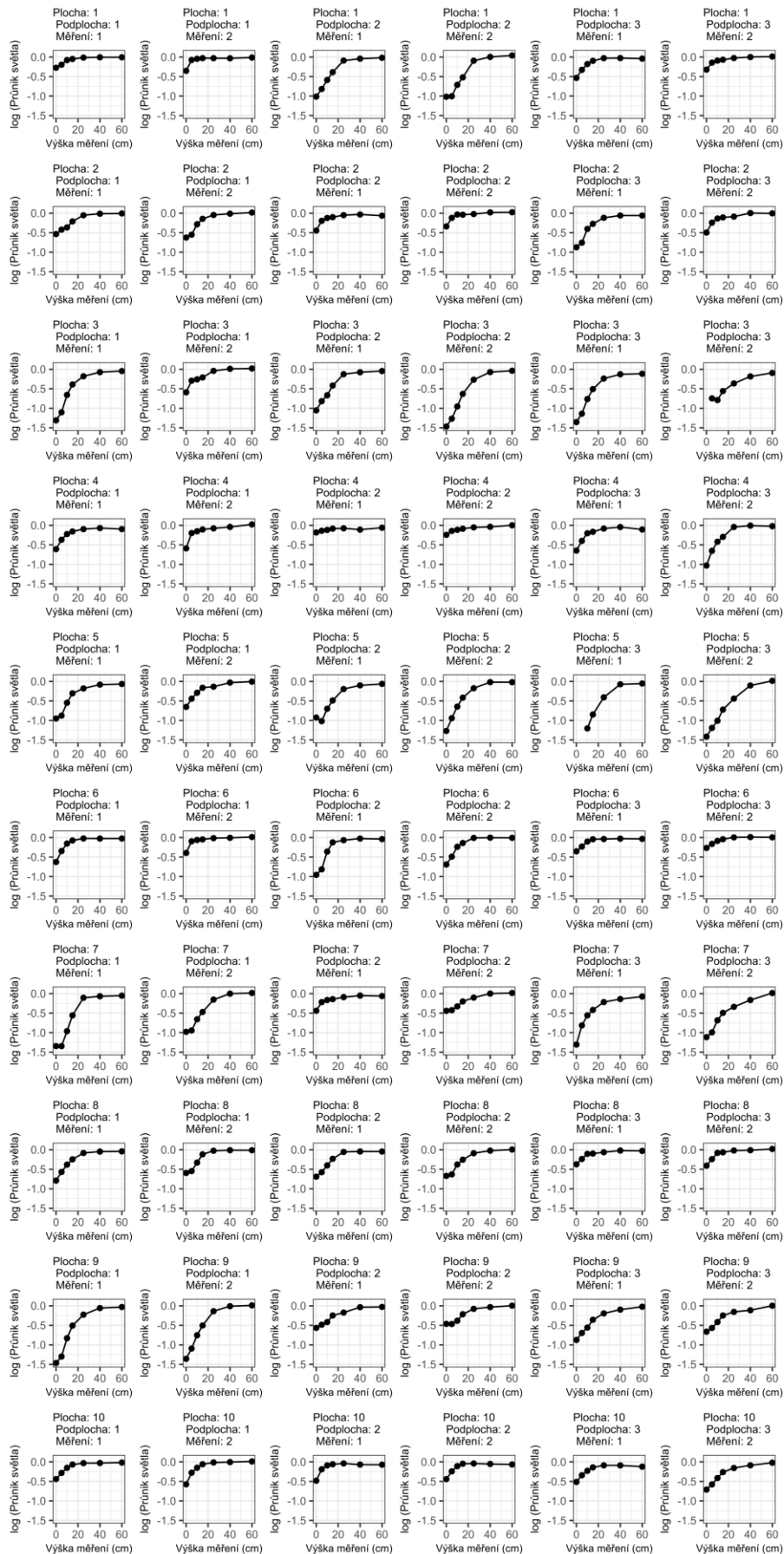
Příloha 1: Seznam druhů dle jejich výškové kategorie v hnojených a nehnojených plochách.

Hnojeno		Nenojeno	
vysoký	<i>Festuca rubra</i>	vysoký	<i>Agrostis capillaris</i>
vysoký	<i>Molinia caerulea</i>	vysoký	<i>Festuca ovina</i>
vysoký	<i>Carex hartmanii</i>	vysoký	<i>Festuca pratensis</i>
vysoký	<i>Juncus effusus</i>	vysoký	<i>Festuca rubra</i>
nízký	<i>Danthonia decumbens</i>	vysoký	<i>Molinia caerulea</i>
nízký	<i>Luzula multiflora</i>	vysoký	<i>Carex hartmanii</i>
nízký	<i>Calluna vulgaris</i>	vysoký	<i>Carex nigra</i>
nízký	<i>Plantago lanceolata</i>	vysoký	<i>Cirsium palustre</i>
nízký	<i>Ranunculus acer</i>	vysoký	<i>Hieracium umbelatum</i>
nízký	<i>Ranunculus nemorosus</i>	vysoký	<i>Vicia cracca</i>
nízký	<i>Rumex acetosa</i>	nízký	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
nízký	<i>Succisa pratensis</i>	nízký	<i>Carex pilulifera</i>
nízký	<i>Veronica officinalis</i>	nízký	<i>Achillea millefolium</i>
střední	<i>Agrostis canina</i>	nízký	<i>Galium uliginosum</i>
střední	<i>Agrostis capillaris</i>	nízký	<i>Lychnis flos cuculi</i>
střední	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	nízký	<i>Pedicularis sylvatica</i>
střední	<i>Briza media</i>	nízký	<i>Potentilla erecta</i>
střední	<i>Festuca ovina</i>	nízký	<i>Prunella vulgaris</i>
střední	<i>Festuca pratensis</i>	nízký	<i>Ranunculus acer</i>
střední	<i>Holcus lanatus</i>	nízký	<i>Ranunculus nemorosus</i>
střední	<i>Nardus stricta</i>	nízký	<i>Rumex acetosa</i>
střední	<i>Poa pratensis</i>	nízký	<i>Scorzonera humilis</i>
střední	<i>Carex nigra</i>	nízký	<i>Selinum carvifolia</i>
střední	<i>Carex pallescens</i>	nízký	<i>Veronica officinalis</i>
střední	<i>Carex panicea</i>	střední	<i>Agrostis canina</i>
střední	<i>Carex pilulifera</i>	střední	<i>Briza media</i>
střední	<i>Achillea millefolium</i>	střední	<i>Holcus lanatus</i>
střední	<i>Betonica officinalis</i>	střední	<i>Nardus stricta</i>
střední	<i>Cirsium palustre</i>	střední	<i>Danthonia decumbens</i>
střední	<i>Galium uliginosum</i>	střední	<i>Poa pratensis</i>
střední	<i>Hieracium umbelatum</i>	střední	<i>Carex pallescens</i>
střední	<i>Lathyrus pratensis</i>	střední	<i>Carex panicea</i>
střední	<i>Lotus corniculatus</i>	střední	<i>Carex pulicaris</i>
střední	<i>Lychnis flos cuculi</i>	střední	<i>Juncus effusus</i>
střední	<i>Lysimachia vulgaris</i>	střední	<i>Luzula multiflora</i>
střední	<i>Pedicularis sylvatica</i>	střední	<i>Betonica officinalis</i>
střední	<i>Potentilla erecta</i>	střední	<i>Calluna vulgaris</i>

střední	<i>Prunella vulgaris</i>	střední	<i>Lathyrus pratensis</i>
střední	<i>Sanguisorba officinalis</i>	střední	<i>Lotus corniculatus</i>
střední	<i>Scorzonera humilis</i>	střední	<i>Lysimachia vulgaris</i>
střední	<i>Selinum carvifolia</i>	střední	<i>Plantago lanceolata</i>
střední	<i>Vicia cracca</i>	střední	<i>Sanguisorba officinalis</i>
		střední	<i>Succisa pratensis</i>

Příloha 2: Světelné profily ve všech podplochách.

Graf níže (Obr. 13) zobrazuje vertikální světelné profily měřené ve všech podplochách experimentu. Každá podplocha byla měřena dvakrát (měření 1 a měření 2), přičemž body reprezentují hodnoty průniku světla v různých výškových úrovních a spojnice ukazují jejich průběh. Tyto profily sloužily jako podklad pro výpočet sklonu lineární části světelného profilu, který byl použit jako míra světelné asymetrie v hlavních analýzách (viz kapitola 2.X.3).



Obr. 13: Vertikální profily průniku světla ve všech podplochách experimentu. Každá podplocha je reprezentována dvěma profily (měření 1 a 2). Na ose x je výška měření (cm), na ose y logaritmičticky transformovaná hodnota průniku světla. Tyto profily sloužily jako podklad pro určení lineárního úseku profilu, ze kterého byl odvozen sklon reprezentující míru světelné asymetrie.