
JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
BIOLOGICKÁ FAKULTA



Bakalářská práce

Studium vlivu druhové diverzity na intenzitu
kompetice v rostlinném společenstvu pomocí
fytometrů

Jiří Koptík

Školitel: Jan Lepš

České Budějovice, 2004

Koptík J. (2004): Studium vlivu druhové diverzity na intenzitu kompetice v rostlinném společenstvu pomocí fytometrů [Studying the effect of species diversity on competition intensity in a plant community using phytometers. Bc. Thesis, in Czech.] –26 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace

The effect of species diversity on the competition intensity in a grassland community was studied using the species *Plantago lanceolata* as a phytometer. A field- and a pot experiments were conducted where the diversity was manipulated by sowing mixtures of different species richness. Size of phytometers was used for quantifying the competition intensity in the community. The effect of species identity was separated from other diversity effects.

Tato práce byla financována ze zdrojů projektu TLinks, 5. rámcového programu EU, EVK-CT2001-0123.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, 10. 5. 2004

Jiří Koptík

Obsah

1. Úvod	1
2. Materiál a metody	6
2.1. Fytometr	6
2.2. Květináčový experiment	6
2.3. Terénní experiment	7
2.4. Statistické hodnocení	9
3. Výsledky	11
3.1. Květináčový experiment	11
3.2. Terénní experiment	16
4. Diskuse	18
5. Závěr	22
6. Literatura	23
7. Příloha	26

1999). Lze si však položit opačnou otázku, ve které diverzita vystupuje jako „nezávislá, vysvětlující proměnná“: Existují ekosystémové funkce, zajišťované druhovou diverzitou jako takovou? Jestli ano, jaký je jejich význam pro správné fungování ekologických systémů? Budeme-li například mít v identických podmínkách dvě společenstva lišící se pouze počtem druhů, bude druhově bohatší společenstvo produktivnější, stabilnější ve fluktuujícím prostředí, odolnější vůči invazím apod.? Zde je nutné upozornit na nutnost striktního odlišení výše uvedených dvou přístupů ke studiu diverzity (Loreau et al. 2001): Tradičnější, obvykle observační přístup studující změny diverzity podél gradientu faktoru prostředí (tzv. *across-site*) a striktně manipulativní přístup (tzv. *within-site*), ve kterém lokální efekt diverzity vystupuje jako vysvětlující proměnná nejrůznějších ekosystémových funkcí. Tyto funkce totiž mohou v obou přístupech vystupovat v odlišných pozicích. Například růst produkce biomasy je nejčastěji zjišťovaná odezva na rostoucí počtu druhů při *within-site* přístupu, při *across-site* však vystupuje spíše jako vysvětlující faktor druhové bohatosti – viz opět problém hnojených luk: hnojení má za následek zvýšení produkce biomasy ale snížení počtu druhů. Ačkoli se může zdát, že oba přístupy si protirečí, není tomu tak, pouze řeší odlišný problém (Loreau et al. 2001). *Within-site* přístup se snaží separovat lokální efekt diverzity na produktivitu od efektu vnějších faktorů, zatímco *across-site* studuje změny diverzity v závislosti na měnících se faktorech prostředí, v tomto případě úživnosti prostředí. Loreau (2000) vyjádřil souvislost mezi oběma přístupy tak, že ačkoli lokální efekt diverzity má, v případě, že druhy jsou komplementární, pozitivní vliv na produktivitu, hlavním faktorem řídícím produktivitu společenstva budou vždy proměnné prostředí.

Význam diverzity pro ekosystémové funkce je v současné době nejintenzivněji studován na příkladu lučních společenstev. Experimentální přístup je většinou založen na konstruování umělých rostlinných společenstev o různých hladinách diverzity, přičemž jsou měřeny různé funkční odezvy společenstva – nejčastěji produkce biomasy, dále například invasibilita, rozklad opadu, mikrobiální charakteristika půd apod.

Výsledky velké většiny současných manipulativních experimentů skutečně potvrzují původní předpoklady a ukazují pozitivní korelaci produktivity s diverzitou (např. Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, Špačková & Lepš 2001). Ačkoli se výsledky zdají být jednoznačné, situace se začíná komplikovat, začneme-li pátrat po kauzalitě tohoto vztahu, což recentně vyvolalo mnohdy ostrou diskusi (např. Kaiser 2000, Wardle et al. 2000, Hector et al. 2001, Huston et al. 2001). Tento typ experimentů totiž naráží na podstatný problém: Jak upozorňuje Lepš (2004a), druhová diverzita může být manipulována pouze manipulací s druhovou skladbou, která, jak bylo mnohokrát ukázáno, je základním činitelem určujícím fungování společenstva. Případný efekt diverzity bude tedy vždy obtížně rozpoznatelný od efektu identity zúčastněných druhů. Jedním ze způsobů, kterým se efekt druhové identity může manifestovat je tzv. *selection effect* (Loreau 2000; též *sampling* - nebo *chance effect*), kdy druhově bohaté směsi mají větší pravděpodobnost

naznačují, že lokální efekt diverzity se projevuje zvýšením intenzity kompetice a tedy snížením invasibility společenstva – jak kvantitativním (abundance invazního druhu), tak kvalitativním (počet invazních druhů) – zvýší-li se počet druhů či funkčních skupin (Naeem et al. 2000, Prieur-Richard et al. 2000, Dukas 2001, Kennedy et al. 2002). Příčiny lze zřejmě opět vidět v zásadě dvě – komplementarita a *selection effect*. Zatímco komplementarita pravděpodobně skutečně vede ke snížení invasibility, vliv *selection effectu* je komplikovanější. Druhově bohatší směsi sice mají větší pravděpodobnost, že budou obsahovat druh, který bude neobyčejně dobrým supresorem invaze, ale zároveň mají také větší pravděpodobnost, že obsahují druh, který bude silným promotorem invaze. První případ je zřejmě častější, druhý však rovněž může hrát důležitou roli zejména ve společenstvech, kde facilitace důležitou funkční roli (Levine & D'Antonio 1999). Jen velmi málo publikovaných studií (např. Dukas 2002) se však zabývá podílem *selection effectu* na pozorovaném trendu.

Lokální vliv biodiverzity na fungování ekosystému lze v zásadě zkoumat pouze experimentálně – manipulujeme druhovou diverzitu (obvykle výsevem různě druhově bohatých směsí, případně odstraňováním druhů z již existujícího společenstva) a zaznamenáváme odpověď společenstva. Jak ale podotýká Lepš (2004a), je nutné si uvědomit skutečnost, které se při plánování těchto experimentů nelze vyhnout: Vzhledem k tomu, že druhová bohatost vystupuje v přírodě jako závislá proměnná mnoha vnějších faktorů, nelze z principu manipulovat s diverzitou v konstantním prostředí bez toho, aby jednotlivá společenstva byla různě saturována, tzn. různě dobře odpovídala daným ekologickým podmínkám. Mnoho druhových kombinací je v experimentálních podmínkách velmi nestabilní, což se však nemusí projevit v časovém horizontu, v jakém jsou obvykle experimenty prováděny. Lze předpokládat, že průměrná „saturovanost“ bude vyšší u druhově bohatších směsí, což má logicky za následek zvýšení produktivity, snížení invasibility apod. Problém však nemusí nutně znemožnit interpretaci výsledků. Obdobný proces si lze představit i v přírodě – jestliže nějakým způsobem dojde k náhodnému vyhynutí druhu či k narušení přísunu diaspor do společenstva, tj. k omezení jeho *species-poolu*, bude takové společenstvo pravděpodobně rovněž méně saturované a tedy náchylnější k invazím. Manipulativní experimenty tedy můžeme považovat v podstatě za simulaci těchto jevů.

Akceptujeme-li, že experimenty mohou přinést smysluplné výsledky, je nezbytné se rozhodnout mezi terénním a květináčovým provedením. Obě metody mají své klady a zápory (Špačková & Lepš 2001). Terénní pokus je nepochybně lépe interpretovatelný, neboť lépe odpovídá přirozeným podmínkám, nevyhneme se však vlivu náhodných vnějších faktorů, které mohou průběh i výsledky značně ovlivnit. Květináčový pokus je naproti tomu snadno realizovatelný a vnější faktory nesrovnatelně lépe kontrolovány, jedná se však již o značně zjednodušený model, což může následnou interpretovatelnost výsledků omezit.

2. Materiál a metody

2.1 Fytometr

V obou pokusech byl jako fytometr použit druh *Plantago lanceolata* (názvy rostlinných druhů podle práce Kubát et al. 2002). Jedná se o hemikryptofyt obecně se vyskytující v nejrůznějších travinných biotopech Evropy. Tento druh byl zvolen díky některým svým vlastnostem, které vyhovují experimentálním požadavkům: má velmi dobrou klíčivost semen, je nenáročný na půdní podmínky a má dobře měřitelné velikostní charakteristiky (počet listů a délka nejdelšího listu).

2.2. Květináčový experiment

Experiment byl proveden na jaře 2003 v klimaboxu (klimaboxem v tomto textu nazývám jednoduché růstové zařízení s regulovanou teplotou a světelným režimem) se stálou teplotou 20 °C a svitem 12 h/den. Jako konkurenty jsem zvolil 3 druhy trav: *Holcus lanatus*, *Trisetum flavescens* a *Festuca rubra* a 3 druhy růžicových hemikryptofytů: *Lychnis flos-cuculi*, *Hypochaeris radicata* a *Leontodon hispidus*. Rostliny byly pěstovány v plastových okrouhlých květináčích o horním průměru 9,2 cm a hloubce 7 cm naplněných jemnozrnným křemitým pískem. Třikrát během pokusu (3 dny po zasazení rostlin, 3. a 7. týden) byly všechny květináče zality 50ml živného roztoku vzniklého rozpuštěním 5ml komerčního práškového NPK hnojiva (19% N, 6% P, 20% K) v 9l vody. Do středu každého květináče jsem vsadil vždy 1 exemplář fytometru a 6 exemplářů konkurentů rozmístil pravidelně kolem fytometru v poloviční vzdálenosti mezi fytometrem a okrajem květináče. Konkuroující druhy byly uspořádány v monokulturách a ve všech možných dvou-, tří- a šestidruhových

Tab. 2-1 Počet druhových kombinací a jejich opakování pro jednotlivé hladiny diverzity na konci pokusu.

Počet konkurujících druhů	Počet druhových kombinací	Počet opakování kombinací	Celkový počet květináčů
0	1	10	10
1	6	5	30
2	15	2	30
3	20	1	20
6	1	18	18

kombinacích při stejném počtu jedinců každého druhu. Tím je zachován stejný poměr všech druhů v experimentu. Jako kontrola byl pěstován samotný fytometr. Celkový rozsah pokusu a počty opakování ilustruje tab. 2-1. Vzájemná poloha konkurentů byla znáhodněna u šestidruhových kombinací, u dvou- a třídruhových byli rozmístěni pravidelně tak, že žádní dva jedinci téhož druhu nebyli bezprostředně u sebe. Semena jsem nechal před výsadbou

Tab. 2-2 Hustoty výsevu (počet semen/m²) v jednotlivých LD plochách a ve všech HD plochách. Podle Lepš et al. 2001.

Funkční skupina	Druh	LD1	LD2	LD3	LD4	LD5	HD
Trávy	<i>Cynosurus cristatus</i>	0	1250	0	1250	0	500
	<i>Festuca rubra</i>	0	0	1250	0	1250	500
	<i>Holcus lanatus</i>	1250	0	0	1250	0	500
	<i>Phleum pratense</i>	1250	0	0	0	1250	500
	<i>Trisetum flavescens</i>	0	1250	1250	0	0	500
Bobovité	<i>Lathyrus pratensis</i>	0	0	500	0	0	100
	<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	500	100
	<i>Medicago lupulina</i>	0	500	0	0	0	100
	<i>Trifolium dubium</i>	0	0	0	500	0	100
	<i>Trifolium pratense</i>	500	0	0	0	0	100
Ostatní	<i>Centaurea jacea</i>	500	0	0	0	0	100
	<i>Galium verum</i>	0	0	0	500	0	100
	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	0	0	500	0	0	100
	<i>Plantago lanceolata</i>	0	0	0	0	500	100
	<i>Prunella vulgaris</i>	0	500	0	0	0	100

obhospodařování – pěstování polních plodin (CCR). Složení výsevných směsí zachycuje tab. 2-2. Vysévané druhy byly rozděleny do tří funkčních skupin: trávy, bobovité a ostatní byliny. HD plochy byly osety jednotnou směsí tvořenou všemi použitými druhy, přičemž výsevní hustota trav byla 500 semen/m², ostatních 100 semen/m². LD plochy obsahovaly vždy dva druhy trav, jeden druh z čeledi *Fabaceae* a jeden ostatní. Aby se předešlo záměně efektu diverzity s efektem identity druhů (Huston 1997), každá LD směs byla tvořena jinou kombinací druhů.

Na jaře 2002 jsem provedl fyto-metrické stanovení kompetice ve čtvercích HD, LD a NC. Semena fyto-metrů jsem vysel 21.3. po jednom do bobtnavých rašelinných květináčků a rostliny 28 dní pěstoval v klimaboxu při konstantní teplotě 20 °C. 18. 4. jsem fyto-metry vsadil do pokusných ploch. Vzhledem k tomu, že ve čtvercích probíhá další sledování vývoje na trvalých plochách, byly na mé pokusy určeny malé čtverce mezi trvalými plochami. Do každého čtverce jsem do vyhrazeného místa zasadil 12 jedinců – 6 do porostu a 6 do vytvořeného volného prostoru (kontrola). Rostliny v porostu i ve volném prostoru byly uspořádány ve dvou řadách po 3 jedincích a vzdálenost mezi nimi byla 15 cm. Při výsadbě jsem dbal co nejmenšího poškození okolního porostu. 18.4., 30.4., 22.5., 4. 6. a 20.6. jsem zaznamenal celkový počet listů delších než 1 cm a délku nejdelšího z nich. 20.6. jsem odebral nadzemní biomasu fyto-metru, vysušil ji a zvážil. Zároveň jsem odebral nadzemní biomasu všech ostatních rostlin rostoucích ve čtverci 30x30 cm kolem fyto-metrů, roztřídil ji do druhů, vysušil a zvážil. Sušení bylo provedeno v elektrické sušárně při 105°C, vzorky byly zváženy pomocí předvážkových vah s přesností na 0,01 g.

nebo facilitace. Vliv těchto efektů však již nelze dále odlišit bez dalších experimentů (Loreau 1998).

Abych zjistil případnou přítomnost *overyieldingu*, spočetl jsem pro každou směs *overyielding index* (OI) (Špačková & Lepš 2001) podle vztahu

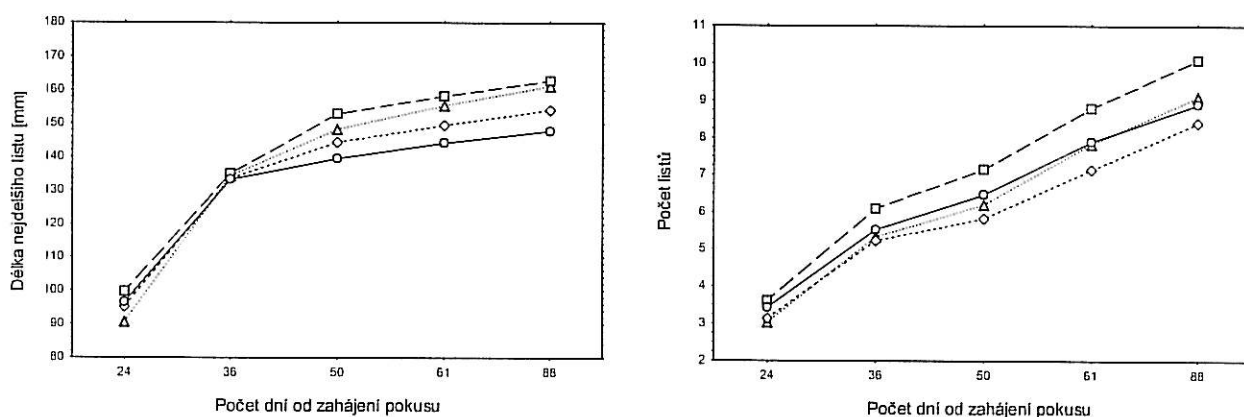
$$OI = Y / MAX(M_i)$$

kde Y je hmotnost celkové biomasy směsi a MAX(M_i) hmotnost biomasy jejího nejproduktivnějšího druhu v monokultuře. Pro statistické hodnocení byla použita hodnota log(OI), jejíž střední hodnota je rovna nule, dosahuje li směs stejné biomasy jako její nejproduktivnější druh v monokultuře (Špačková & Lepš 2001).

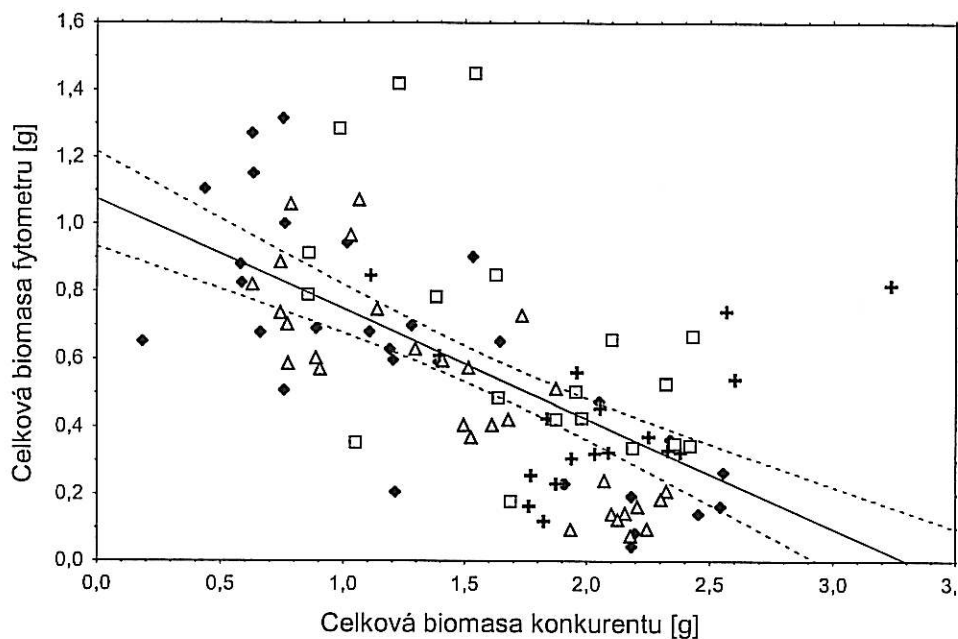
Overyielding lze prokázat též hierarchickou metodou podle Špačkové a Lepše (2001): Jestliže lineární regresí zjistíme nárůst biomasy všech směsí s rostoucím počtem druhů, provedeme dvě samostatné regrese: do jedné zahrneme pouze směsi obsahující nejproduktivnější druh v monokultuře, do druhé pouze směsi bez tohoto druhu. Pokud pak zjistíme pozitivní trend v první regresi, lze jej považovat za dobrý důkaz *overyieldingu* a z něj vyplývajících efektů. Pozitivní trend v druhé regresi pak lze vysvětlit buď *selection effectem* nebo *overyieldingem*. V rámci této skupiny lze tedy obdobně provést další dvě regrese, první se směsmi obsahujícími druhý nejproduktivnější druh a druhou bez druhého nejproduktivnějšího druhu. Tato metoda však vyžaduje větší počet různých hladin diverzity i opakování jednotlivých směsí a je tedy pravděpodobné, že rozsah mého pokusu nebude dostačující k provedení rozumně silných testů.

Terénní experiment

Vztahy mezi velikostí fytometrů a typem zásahu jsem hodnotil různými variantami analýzy variance, přičemž blok byl považován za faktor s náhodným efektem. K vyjádření vlivu jednotlivých druhů na biomasu fytometru nebylo možné užít mnohonásobnou regresí vzhledem k velkému počtu druhů, provedl jsem proto mnohorozměrnou reverzní analýzu za využití přímé ordinační metody RDA. Jako vysvětlující proměnné druhového složení společenstva jsem použil konečné hodnoty velikostních parametrů fytometru a jeho biomasy. Statistická významnost modelu byla testována Monte-Carlo permutačním testem s 499 permutacemi. Efekt vybraných druhů na celkovou biomasu konkurentů jsem hodnotil lineární regresí.

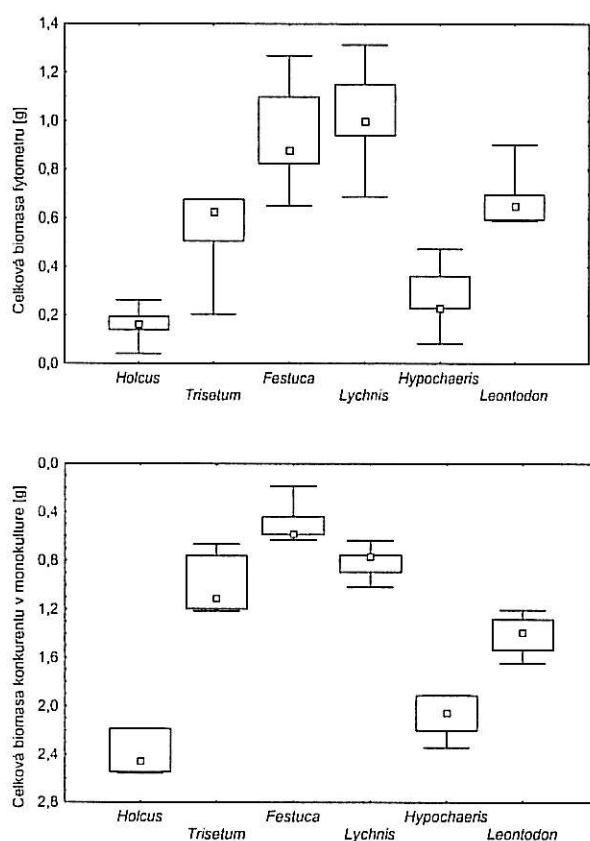


Obr. 3-2 Změna velikostních parametrů fytometrů v čase. Křivky odpovídají jednotlivým hladinám diverzity (Δ - 1 druh, \diamond - 2 druhy, \square - 3 druhy, \circ - 6 druhů), body jsou průměrné hodnoty růstových charakteristik pro daný časový okamžik.

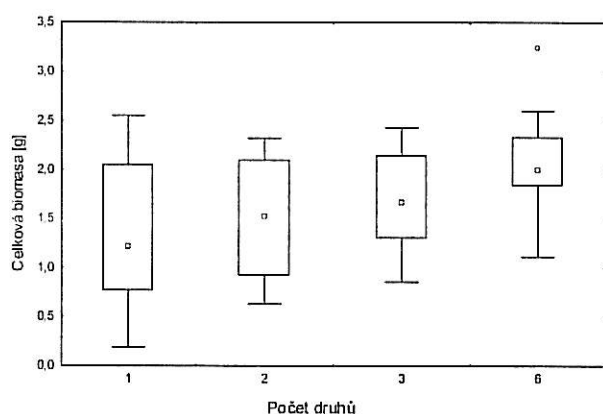


Obr. 3-3 Závislost celkové biomasy fytometru na celkové biomase konkurentů. Symboly odpovídají jednotlivým hladinám diverzity (\diamond - monokultury, Δ - 2 druhy, \square - 3 druhy, $+$ - 6 druhů). Plná čára je regresní přímka, přerušovaně vyznačen 95% konfidenční interval. Regresní model vysvětluje 39,7% variability, $p < 10^{-6}$.

v závislosti na počtu konkurujících druhů (počet druhů: $F=0,52$, $p=0,67$, interakce s časem těsně neprůkazná: $F=1,74$; $p=0,057$). Konečné hodnoty však nejsou korelovány s počtem druhů, neboť nejdelší listy měly fytometry rostoucí v třídruhových směsích a nejkratší v šestidruhových. Počet listů je průkazně závislý na počtu druhů ($F=5,07$; $p < 0,01$), interakce s časem rovněž průkazná ($F=1,95$; $p < 0,05$). Hodnoty nejvyšší také u



Obr. 3-5 Celková biomasa fytometru v monokulturách jednotlivých druhů a celková biomasa monokultur. Zobrazeno mezikvartilové rozpětí, medián a maxima, osa y spodního grafu má obrácené škálování. Jednotlivé druhy se značně lišily biomasou i schopností konkurovat fytometru, přičemž souvislost mezi těmito charakteristikami je velmi zřetelná.



Obr. 3-6 Závislost celkové biomasy konkurentů na počtu druhů. Zobrazeno mezikvartilové rozpětí, medián, neodlehá maxima a odlehá hodnoty (více než 1,5x mezikvartilové rozpětí). Kromě růstu průměrné hodnoty s diverzitou lze pozorovat též pokles variability, přičemž maximum se \pm nemění. Lineární regrese: $R^2=0,148$, $p<0,01$.

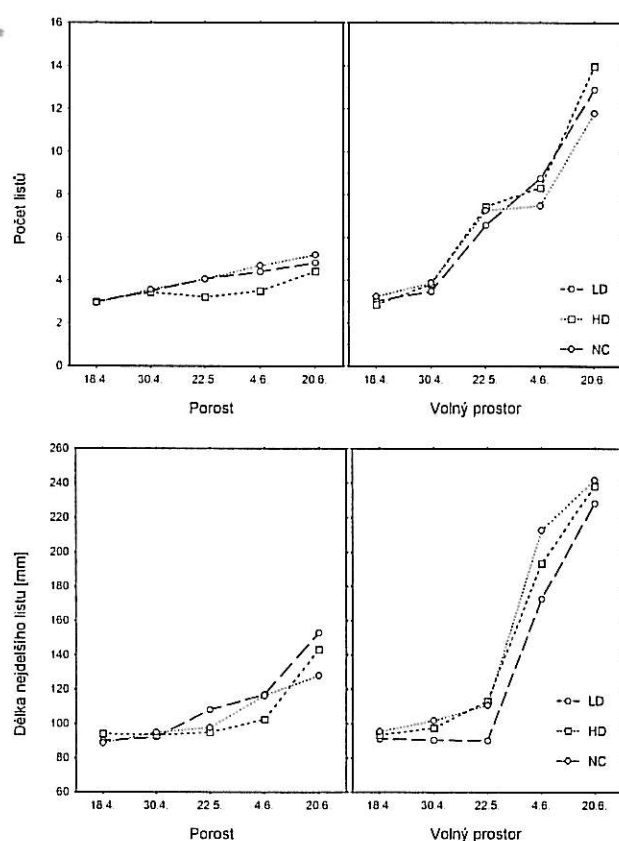
celkové variability, přičemž jednotlivé druhy se jako prediktory značně liší – samotný *Holcus* vysvětluje 26% celkové variability, zatímco například *Festuca* jen 0,38%. Zahrneme-li do modelu rovněž celkovou biomasu konkurentů a vybereme-li proměnné metodou forward selection, vysvětlí přítomnost *Lychnis*, *Holcus* a *Leontodon* (vliv dalších druhů již není průkazný) navíc dalších 9,4% variability, kterou nevysvětlila biomasa konkurentů jakožto nejlepší prediktor. Celkovou kompetiční sílu jednotlivých druhů v podobě standardizovaných regresních koeficientů mnohonásobné regrese (vysvětlující proměnné biomasy konkurentů, vysvětlovaná proměnná biomasa fytometru) udává tabulka 3-2. Nejsilnějším konkurentem je *Holcus*, nejslabším *Festuca*. K podobným výsledkům dospějeme, podíváme-li se na schopnost monokultur jednotlivých konkurentů potlačovat růst fytometru (obr. 3-4 a 3-5, viz též obr. 7-1 v příloze). *Holcus* se opět projevil jako nejsilnější, rozdíl

mezi ním a následujícím (*Hypochaeris*) však není tak nápadný. Přehled výsledků analýzy kompetiční efektivity jednotlivých druhů a funkčních skupin vůči fytometru podává tabulka 3-1. Trávy se obecně projeví jako efektivnější konkurenti než růžicové druhy (viz též obr. 3-4), zejména pokud jde o oba nejproduktivnější druhy.

Biomasa konkurentů

Nadzemní i podzemní biomasa konkurentů průkazně vzrůstá s počtem druhů ($p<0,01$ pro N i P, $R^2(N)=0,09$, $R^2(P)=0,20$). Obr. 3-6 ilustruje tuto závislost v případě

na hodnotu těsně pod 3 (obr. 3-9). Ne vždy však byl *Holcus* ve směsi dominantním druhem (obr. 7-2 v příloze). Hodnota RYT se ve všech případech pohybuje kolem 1, přičemž vykazuje mírný, statisticky neprůkazný růst ($R^2 = 0.007$, $p = 0.186$) s rostoucím počtem druhů – průměrné hodnoty pro jednotlivé hladiny diverzity jsou 0,97; 1,07 a 1,16 pro 2, 3 a 6 druhů respektive. Ani jeden z průměrů není průkazně odlišný od 1 (párový t-test, dosažené hladiny významnosti 0,69; 0,42; 0,12). *Overyielding* se vyskytl jen v ojedinělých případech, hodnota $\log(OI)$ není závislá na počtu druhů a její průměry pro jednotlivé hladiny diverzity jsou menší než 0 (průměrné hodnoty $\log(OI)$ pro jednotlivé hladiny diverzity jsou -0,074, -0,073, -0,069 pro 2, 3, a 6 druhů respektive). Absence *overyieldingu* je patrná rovněž z obr. 3-6, kde lze pozorovat víceméně konstantní maximum biomasy konkurentů při rostoucím počtu druhů.



Obr. 3-11 Změna velikostních parametrů fytometrů v čase. Body odpovídají průměrné hodnotě příslušného parametru v daný časový okamžik.

(průměrně 3 mrtvé na čtverec na konci pokusu; dvoucestná analýza variance, vysvětlující faktory blok, typ zásahu a umístění, blok považován za faktor s náhodným efektem, $F=29,58$, $p=0,006$ pro faktor umístění, interakce s typem zásahu vysoce neprůkazná). Jednotlivé bloky ani zásahy se přežíváním fytometrů nelišily (jednocestné analýzy variance, vysoce neprůkazné). Velikost

3.2 Terénní experiment

Fytometr

Nadzemní biomasa fytometrů není závislá na typu porostu, jeho druhovém bohatství a složení, ani celkové nadzemní biomase okolních rostlin (všechny testy vysoce neprůkazné). Rostliny rostoucí ve volném prostoru byly průkazně větší než ty, které rostly v zapojeném porostu (jednocestná analýza variance, $F=80,47$, $p<10^{-6}$). Analýza změn růstových parametrů v čase rovněž neukázala jakýkoli rozdíl v intenzitě růstu fytometru v různých typech porostu, průkazně odlišni byli pouze jedinci rostoucí v porostu a ve volném prostoru (analýza variance pro opakovaná měření $F=90,32$, $p<10^{-6}$ pro faktor umístění; obr. 3-11). Přežívání fytometrů bylo průkazně vyšší ve volném prostoru (průměrně 1 mrtvý na čtverec na konci pokusu) než v porostu

4. Diskuse

Biomasa fytometru v květináčovém experimentu vykazuje určitý pokles s rostoucím počtem konkurujících druhů, což odpovídá výsledkům ostatních studií (Naeem et al. 2000, Prieur-Richard et al. 2000, Dukes 2001, Dukes 2002, Kennedy et al. 2002). Není však statisticky průkazný a počet druhů vysvětluje pouze 2,3% celkové variability. Neprůkaznost lze pravděpodobně přičíst malé síle testu způsobené malým rozsahem diverzity konkurentů i počtem opakování, nicméně lze počet druhů považovat za velmi slabý prediktor velikosti biomasy fytometru. Změna velikostních parametrů v čase také není závislá na počtu druhů, protože konečné hodnoty parametrů nejsou korelovány s počtem druhů. V terénním experimentu rovněž nebyl prokázán vztah mezi diverzitou konkurentů a velikostí fytometru. Zde se však jako nejpravděpodobnější vysvětlení jeví extrémně silný vliv vnějších faktorů (okus fytometrů), který zcela převážil nad případnými efekty diverzity, a v současné době již malé rozdíly ve složení společenstva v jednotlivých zásazích – na celé experimentální ploše silně dominuje druh *Trisetum flavescens*. Neprůkaznost tohoto ani dalších testů v terénním experimentu proto jistě nelze brát jako důkaz absence testovaných vztahů. Výsledky jednorozměrných analýz dat z terénního experimentu proto nebudou dále diskutovány.

Naproti tomu velice silným prediktorem biomasy fytometru v květináčovém experimentu se ukázala být celková biomasa konkurentů, která vysvětluje skoro 40% variability (pro kombinaci celková biomasa konkurentů – celková biomasa fytometru). Naeem et al. (2000) pozorovali v obdobném experimentu stejnou závislost, pouze mírně volnější. Nelze však důsledně rozhodnout relativní význam kompetice o živiny a o světlo. Ačkoli se může zdát, že nadzemní biomasa konkurentů nebyla dostatečně vyvinuta na to, aby mohla efektivně stínit fytometr, konkurence o světlo se zřejmě přesto projevila větší efektivitou trav než růžicových druhů, které dostupnost světla ovlivňovaly minimálně. Naeem et al. (2000), kteří měřili rovněž světelnou transmitanci, zjistili, že je jen o málo horší prediktor biomasy fytometru než biomasa konkurentů. Navíc, jak dále uvádějí, produktivita a transmitance nemusí být korelovány. Nicméně produktivita konkurujících druhů bude mít v mém případě zřejmě rozhodující vliv, biomasa konkurujícího druhu v monokultuře je dobrým prediktorem jak velikosti fytometru rostoucího v jeho monokultuře tak selektovanosti druhu ve směsi, mimoto rozdíl kompetiční efektivity trav a růžicových druhů není příliš výrazný.

Růst biomasy konkurentů s rostoucím počtem druhů byl velmi patrný a odpovídá dobře výsledkům ostatních studií (např. Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, Špačková & Lepš 2001). Vzhledem k tomu, že hodnota RYT pro jednotlivé hladiny diverzity se jen nepatrně (a neprůkazně) liší od 1, lze prakticky veškerý růst biomasy konkurentů s rostoucím počtem druhů přičíst *selection effectu* – relativní nárůst biomasy nejproduktivnějšího druhu (*Holcus*) ve směsích s vyšší druhovou diverzitou byl prakticky zcela kompenzován relativním úbytkem

dopouštíme se chyby. Pozorování jsou počítána z velmi omezeného počtu hodnot pro monokultury - to způsobuje, že chyby jsou korelované, a pravděpodobnost chyby 1. druhu je podstatně větší, než hodnota P získaná jako výsledek testu. Vzhledem k tomu, že uvedené statistické metody jsou i přesto široce rozšířené a neexistuje zatím jiné řešení, použil jsem ve své práci stejný postup. Chyba však v mém případě nebyla závažná, protože testy, kterých se problém týká, byly v mém případě neprůkazné.

Přítomnost či nepřítomnost jednotlivých druhů vysvětluje také podstatně více variability než počet druhů, v případě *Holcus* jako druhu s největším efektem 26,5% celkové variability biomasy fytometru a 49% variability celkové biomasy směsí, přičemž počet druhů vysvětluje pouze 2,3 % resp. 14,8%. Jelikož jde opět o nejproduktivnější druh (ostatní, méně produktivní druhy, vysvětlují podstatně méně variability), jde o další argument hovořící ve prospěch významu *selection effectu*. Celkově se tedy opět potvrzuje, že jak pro kompetici ve společenstvu, tak pro jeho produktivitu (a tedy obecně zřejmě pro jakékoli ekosystémové funkce) je podstatně významnější identita zúčastněných druhů, než jejich počet, což zdůraznili již Lepš et al. (1982).

Nalezený vztah mezi druhovou bohatostí a intenzitou kompetice v podstatě potvrzuje původní Eltonovy a MacArthurovy představy (Levine & D'Antonio 1999), že druhová diverzita zvyšuje „stabilitu“ společenstva a tedy i odolnost vůči invazi. Oproti původní teorii považující za hlavní příčinu komplementaritu, kdy více druhů kompletněji využije dostupné zdroje a znesnadní tím vstup a existenci nových jedinců se však zdá, že určujícím mechanismem bude spíše *selection effect*, kdy druhově bohatší společenstvo má větší pravděpodobnost, že bude obsahovat kompetičně silný druh. Konečná příčina intenzivnější kompetice – úplnější využití zdrojů – však zůstává stejná. Wardle (2001) přehodnotil výsledky některých experimentů zabývajících se vztahem diverzita–invasibilita a došel k závěru, že pozorovaný pokles invasibility s rostoucím počtem druhů je způsoben prakticky pouze *selection effectem*, případně nesprávným použitím statistických metod. I Prieur-Richard et al. (2000) studující invasibilitu uměle konstruovaných mediteránních společenstev dvěma druhy rodu *Conyza* připouští, že zjištěný negativní vztah mezi diverzitou a invasibilitou může být důsledkem specifického efektu konkurujících druhů. Uspořádání pokusu jim však nedovolilo tento efekt následně separovat.

Selection effect však nemusí být nutně chápán jako statistický artefakt, jak někdy bývá (Aarssen 1997, Huston 1997, Wardle 1999, Wardle 2001). Wardle (2001) argumentuje tím, že chceme-li jej považovat za efekt „biologický“, musíme vycházet z nerealistického předpokladu, že společenstva jsou náhodná uskupení druhů vzhledem ke sledované proměnné. To jistě nejsou. Důležité však spíše je, zda dochází náhodně k vymizení druhů ze společenstva. Lepš (2004b) ukazuje, že vymírání lučních druhů ve střední Evropě je zřetelně nenáhodné – nejčastěji vymírají (nebo jsou ohrožené) konkurenčně slabé byliny v důsledku eutrofizace prostředí, případně přerušování obhospodařování. V tomto případě se ale jedná spíše o *across-site* porovnání (ačkoli se může jednat stále o totéž místo), protože změny v diverzitě jsou způsobeny změnami vnějších

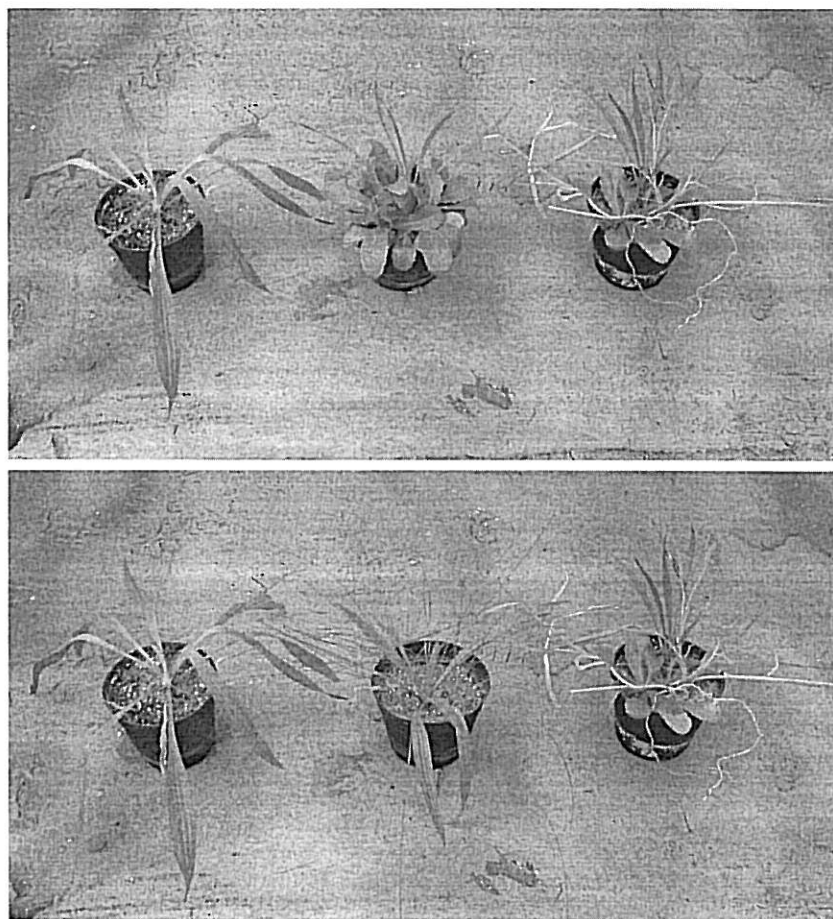
5. Závěr

Výsledky květináčového pokusu naznačují, že existuje pozitivní vztah mezi druhovou diverzitou a intenzitou kompetice ve společenstvu, ačkoli vztah není statisticky průkazný. Naproti tomu celková biomasa směsí zřetelně roste s rostoucím počtem druhů, přičemž je zřejmé, že jde o důsledek pozitivní selekce produktivních druhů ve směsích. Vzhledem k tomu, že biomasa fytometru je úzce negativně korelována s celkovou biomasou konkurentů, lze za hlavní příčinu růstu intenzity kompetice s rostoucí diverzitou považovat pozitivní *selection effect*.

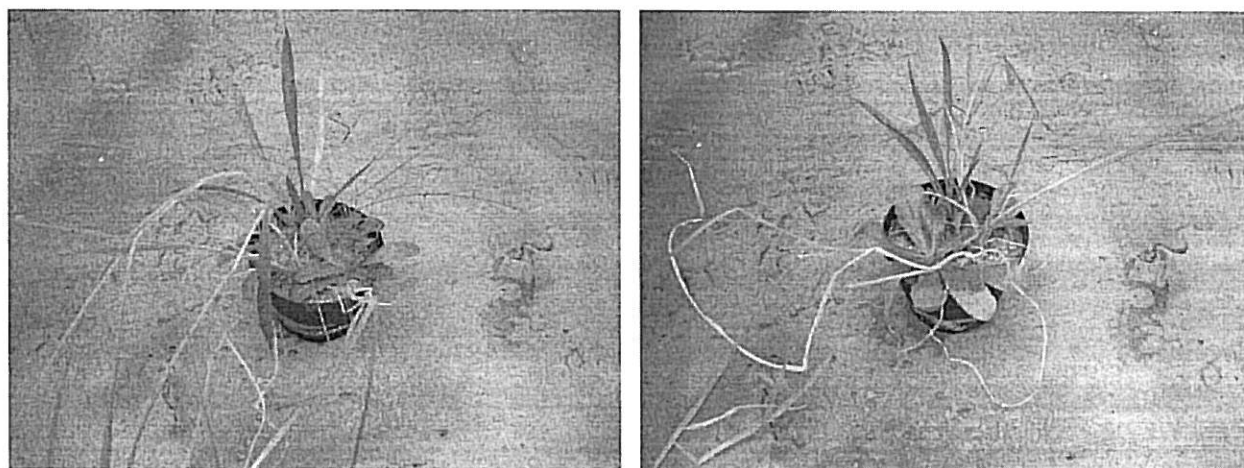
V terénním experimentu nebyl vztah mezi počtem ani identitou druhů prokázán. Je to však s největší pravděpodobností zcela důsledek nekontrolovaných vnějších faktorů (zejména herbivorie), jejichž vliv zcela převážil nad studovanými efekty.

- Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D. & Reich P. (2002): Biodiversity as a barrier to ecological invasions. *Nature* 417: 636-638
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. (eds.) (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.
- Lepš J. (1996): *Biostatistika*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Lepš J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow copy. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230
- Lepš J. (2004a): Diversity and ecosystem function. In: van der Maarel E. (ed.), *Vegetation ecology*. Blackwell, in press.
- Lepš J. (2004b): What do the biodiversity experiments tell us about consequences of species loss in the real world? *Basic. Appl. Ecol.*, in press.
- Lepš J., Brown V.K., Len T.A.D., Gormsen D., Hedlund K., Kailova J., Korthals G.W., Mortimer S.R., Rodriguez-Barrueco C., Roy J., Regina I.S., van Dijk C. & van der Putten W.H. (2001): Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos* 92: 123-134
- Lepš J., Osbornová J. & Rejmánek M. (1982): Community stability, complexity and species life-history strategies. *Vegetatio* 50: 53-63
- Levine J.M. & D'Antonio C.M. (1999): Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26
- Loreau M. (1998): Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82: 600-602
- Loreau M. (2000): Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17
- Loreau M. & Hector A. (2001): Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001): Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808
- MacArthur R.H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536
- Naeem S., Knops J.M.H., Tilman D., Howe K.M., Kennedy T. & Gale S. (2000): Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108
- Prieur-Richard A.H., Lavorel S., Grigulis K. & Dos Santos A. (2000): Plant community diversity and invasibility by exotics: invasion of Mediterranean old fields by *Conyza bonariensis* and *Conyza canadensis*. *Ecol. Lett.* 3: 412-422
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2003): Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends. Ecol. Evol.* 18: 561-566
- StatSoft, Inc. (1999): *Statistica for Windows* (Computer program manual). Tulsa, OK.
- Špačková I. & Lepš J. (2001): Procedure for separating the selection effect from other effects in diversity-productivity relationship. *Ecol. Lett.* 4: 585-594

7. Příloha



Obr. 7-1 Společenstva fytostruktury a konkurentů na konci pokusu. Na obou obrázcích vlevo je samotný fytostruktura, uprostřed monokultura konkurenta (nahore *Hypochaeris*, dole *Festuca*), vpravo šestidruhá směs. Z obrázku je patrné, že existovaly značné rozdíly mezi monokulturami konkurentů ve schopnosti potlačovat růst fytostruktury. Monokultura *Hypochaeris* vytvořila prostředí s intenzivnější kompeticí než šestidruhá směs, monokultura *Festuca* naopak méně intenzivní. Fytostruktura pěstovaná v bezkompetičním prostředí byl však každopádně větší než fytostruktura vystavený jakkoli silné nenulové kompetici.



Obr. 7-2 Obrázek zachycuje dva různé případy šestidruhových směsí. Je patrné, že dominantním druhem nebyl vždy *Holcus* (situace vlevo), ale někdy též *Hypochaeris* (situace vpravo).