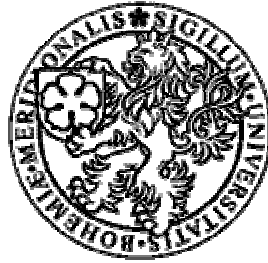


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská práce

Srovnávací studie lučních ostřic



Jan Košnar

2003

Školitel: prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

Košnar, J. (2003): Srovnávací studie lučních ostřic. [Comparative study of meadow sedges. Bc. Thesis, in Czech]. – 37 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Responses of seven *Carex* species, coexisting in a wet meadow, to soil nutrient level and interspecific competition were studied in two greenhouse experiments and the results were compared with data from field. Differences found in the responses suggest niche differentiation in the species.

Práce byla financována z grantu FRVŠ 1284. Je součástí projektu „Mechanismy koexistence druhů v polopřirozených lučních společenstvech“, jehož řešitelem je prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci sepsal sám, pouze s využitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 12.5.2003

Jan Košnar

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval všem, kteří mi během mé práce nějak pomohli. Svému školiteli, Janu Lepšovi – Šuspovi, za jeho dobré nápady a cenné rady, jež mi ochotně poskytoval vždy, když bylo třeba. Jirkovi Košnarovi – bráchovi – a Vojtovi Lantovi za velkou pomoc v terénu i ve skleníku. Svým kamarádům z fakulty, kteří mě mnohokrát povzbudili, když se něco nedařilo. A celé své rodině za porozumění a obětavou všestrannou podporu, jíž se mi od ní vždy dostávalo.

OBSAH

| | |
|---|----|
| 1. Úvod | 1 |
| 2. Metodika | 4 |
| 2.1. Studované druhy a jejich lokalita | 4 |
| 2.2. Experimenty | 5 |
| 2.2.1. Studium reakce na množství půdních živin | 5 |
| 2.2.2. Studium reakce na mezidruhovou kompetici | 6 |
| 2.3. Terénní pozorování | 7 |
| 2.4. Statistické zpracování | 7 |
| 2.5. Nomenklatura | 8 |
| 3. Výsledky | 9 |
| 3.1. Experimenty | 9 |
| 3.1.1. Reakce na množství půdních živin | 9 |
| 3.1.2. Reakce na mezidruhovou kompetici | 12 |
| 3.2. Terénní pozorování | 18 |
| 4. Diskuse | 23 |
| 4.1. Experimenty | 23 |
| 4.1.1. Reakce na množství půdních živin | 23 |
| 4.1.2. Reakce na mezidruhovou kompetici | 24 |
| 4.2. Terénní pozorování | 26 |
| 5. Závěr | 27 |
| 6. Literatura | 28 |
| 7. Přílohy | 31 |
| 7.1. Lokalizace snímkových ploch | 31 |
| 7.2. Fytcenologické snímky | 32 |
| 7.3. Schémata oddenkových systémů studovaných druhů | 36 |

1. ÚVOD

Rostliny jsou modulárními organismy (Begon et al. 1997), tzn. že jejich tělo je složeno z většího množství navzájem si podobných částí (modulů); ztráta jedné nebo i více z těchto částí nemusí nutně vést k zániku celého organismu, jelikož moduly mohou být nahrazovány díky schopnosti meristémů ponechat si dělicí aktivitu po celou dobu života (Klimešová & Klimeš 1997). Tím je umožněn klonální růst, který lze definovat jako vegetativní tvorbu modulů potenciálně schopných samostatné existence (Herben et al. 1994). Takovéto moduly se nazývají ramety, soubory ramet stejného genotypu (tj. klony vzniklé z jednoho mateřského organismu) pak genety. V rostlinné ekologii se klonálními rostlinami rozumí ty, jež sestávají ze systému do různé míry morfologicky a fyziologicky propojených ramet; nikoli tedy jedinci sice stejného genotypu, avšak navzájem izolovaní, jako je tomu v širším pohledu genetickém (Herben et al. 1994).

U některých skupin cévnatých rostlin klonální růst podmiňuje přežití, pro jiné není nepostradatelný, ale přesto je výhodný (Mogie & Hutchings 1990). Díky klonálnímu růstu se jednak snižuje riziko vymizení určitého genotypu, neboť – jak bylo uvedeno výše – důsledkem mortality ztracené ramety mohou být nahrazeny novými, a navíc usnadňuje získávání zdrojů v prostorově i časově heterogenním prostředí, jejich transport do částí nacházejících se momentálně v nepříznivých podmínkách i uchování v k tomu přizpůsobených orgánech, jako jsou hlízy či oddenky (van Groenendael & de Kroon 1990, de Kroon et al. 1998).

Je známou skutečností, že některé rostliny tvořící laterální výběžky (což je nejčastěji uváděný, nikoli však, jak upozorňují Klimešová & Klimeš 1997, nejčastější typ klonálního růstu) mohou v heterogenním prostředí vykazovat chování, pro které byl přijat z ekologie živočichů známý termín „foraging“ („pátrání, hledání“). Je podmíněno morfologickou plasticitou (tj. prostředím řízenou variabilitou v morfologických charakteristikách, např. délce výběžků či jejich počtu; de Kroon et al. 1994) a umožňuje rostlině umísťovat ramety do plošek (*patches*) s příznivými podmínkami a naopak vyhýbat se ploškám nepříznivým. Kromě často zmiňované strategie „foraging“ pak de Kroon & Schieving (1990) popsali dvě další, označované jako „consolidation strategy“ („upevňování“) a „conservative strategy“ („udržování“), přičemž první je charakteristická pro druhy chovající se jako vegetační dominanty, zatímco druhou využívají rostliny biotopů chudých na zdroje.

Morfologická variabilita klonálních rostlin ovšem nemusí být pouze plastického charakteru (de Kroon et al. 1994). Podle Krahulce (1994) existují v podstatě dva úhly pohledu na tuto variabilitu: první ji vnímá jako důsledek selekčních tlaků ze strany společenstva a stanoviště (tj. jako důsledek současného, relativně krátkodobého působení biotických a abiotických faktorů), zatímco druhý považuje za klíčové dlouhodobé, a to zejména fylogenetické, procesy, z čehož vyplývá, že variabilitu znaků nelze vysvětlit pouze znalostí prostředí, v němž se druh vyskytuje v současnosti.

Jak uvádí Goldberg (1990), rostliny mezi sebou většinou interagují pomocí určitého prostředníka (kterého mohou představovat např. abiotické zdroje, opylovači, herbivoři apod.), přičemž jednak ovlivňují množství tohoto prostředníka a jednak na jeho množství samy reagují. Kompetice je z tohoto pohledu příkladem interakce, kdy prostředníkem jsou abiotické zdroje, na jejichž množství rostliny mají negativní vliv (vyčerpávají je) a současně na ně pozitivně reagují (využívají je k růstu a reprodukci). Kompetičně odolné jsou pak takové rostliny, které dokáží buď čerpat zdroje rychleji než ostatní, nebo snášet nízkou dostupnost zdroje.

Rostliny si navzájem konkurují o světlo, vodu a minerální prvky (obecně zejména o dusík, fosfor a draslík). Kompetice o světlo bývá asymetrická, tzn. větší jedinci získávají mnohem větší podíl z celkového množství dostupného zdroje, než odpovídá poměru velikostí kompetitorů (vyšší rostliny zastíňují nižší). Kompetice o půdní zdroje (vodu a minerální živiny) je naopak považována za symetrickou (zdroj je rozdělen mezi jednotlivé kompetitory víceméně proporčně podle jejich velikostí, např. z toho důvodu, že v rozsáhlejších kořenových systémech větších rostlin dochází častěji k překryvům zón, ze kterých jednotlivé kořeny mohou zdroje získávat – Schwinning & Weiner 1998). Fitter & Hay (1989) rozlišili u rostlin ve vztahu k dostupnosti minerálních prvků dva soubory vlastností. V bohatých půdách, prostorově i časově proměnlivějších v množství živin, se lépe uplatňují druhy s flexibilním, plastickým růstem, rychlou tvorbou nadzemních orgánů a z ní plynoucí větší schopností úspěšně soupeřit o světlo; naproti tomu druhy chudých půd jsou méně morfologicky i fyziologicky flexibilní, na změny v koncentraci živin víceméně nereagují, produkty fotosyntézy investují přednostně do tvorby kořenů a rostou pomalu – jde o Grimovy S-stratégy.

Ostřice (*Carex* L.) jsou typickými klonálními rostlinami; jejich ramety, představované větvemi horizontálně rostoucího podzemního stonku (oddenku), nesou kořeny, listy i květonosné lodyhy, mohou tedy zajišťovat všechny vegetativní funkce i pohlavní rozmnožování. Podle způsobu růstu oddenkového systému rozlišili Jermy & Tutin (1982)

čtyři růstové formy, lišící se typem větvení (monopodiálním, nebo sympodiálním), frekvencí větvení, délkou internodií a jejich počtem. Většina našich ostřic (kterých je v České republice celkem 80 druhů) osídluje mokřadní biotopy, jako litorální zóny stojatých i tekoucích vod, bažinné olšiny, slatiniště, rašeliniště a vlhké louky (Kubát et al. 2002).

Posledně jmenovaným typem stanoviště je i nedaleko Českých Budějovic ležící lokalita Ohrazení, hospodářsky extenzivně využívaná (a v posledních devíti letech ekologicky intenzivně studovaná – viz mj. Špačková et al. 1998, Lepš 1999 ad.) druhově bohatá louka, kde se společně vyskytuje (koexistuje) dvanáct druhů ostřic (Horník 1998).

Obecně se soudí, že koexistence organismů (i blízkce příbuzných) je možná tehdy, jsou-li tyto organismy od sebe alespoň do určité míry ekologicky odlišné (Begon et al. 1997) a odlišně tedy reagují na faktory prostředí, neboli, řečeno jinými slovy, jejich ekologické niky se příliš nepřekrývají a nedochází proto ke kompetičnímu vyloučení.

Vycházejíce z tohoto předpokladu, byly cíle práce stanoveny následovně:

- 1) za pomoci skleníkových manipulativních experimentů se pokusit nalézt rozdíly ve vybraných ekologických vlastnostech sedmi druhů lučních ostřic, a to konkrétně odlišnosti v odpovědích na:
 - a) množství živin v substrátu
 - b) působení kompetujícího druhu
- 2) porovnat obdržené výsledky s daty z terénních podmínek, získanými:
 - a) prof. J. Lepšem v průběhu dlouhodobého terénního experimentu na lokalitě Ohrazení (pro podrobnosti viz Lepš 1999)
 - b) autorem této práce během fytoecologických snímkování vlhkých luk s výskytem ostřic.

2. METODIKA

2.1. Studované druhy a jejich lokalita

Pro experimentální studium ekologických vlastností bylo vybráno následujících sedm druhů:

- Carex demissa* Hornem. – ostřice skloněná,
- Carex hartmanii* Cajander – ostřice Hartmanova,
- Carex pallescens* L. – ostřice bledavá,
- Carex panicea* L. – ostřice prosová,
- Carex pilulifera* L. – ostřice kulkonosná,
- Carex pulicaris* L. – ostřice blešní,
- Carex umbrosa* Host – ostřice stinná.

Jedná se o subtilnější zástupce rodu *Carex* (ve srovnání s druhy formujícími společenstva vysokých ostřic řádu *Magnocaricetalia*). Jejich oddenky se větví sympodiálně, zejména *Carex hartmanii* je schopna vytvářet velice dlouhé výběžky, poněkud kratší pak i *C. panicea*. *C. demissa*, *C. pallescens* a *C. umbrosa* mají trsnatý habitus vyznačující se minimální četností i délkou výběžků. *C. pilulifera* s *C. pulicaris* pak představují „přechodný typ“ s výběžky poměrně častými, i když dosti krátkými. (Schémata oddenkových systémů vytvořených v přirozených podmínkách jsou součástí přílohy.)

Všechny studované druhy pocházejí z lokality Ohrazení, ležící 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48° 57' S, 14° 36' V, nadmořská výška 510 m). Průměrná roční teplota je zde 7,8 °C, průměrný roční úhrn srážek 620 mm (údaje meteorologické stanice v Českých Budějovicích). Jedná se o tradičně extenzivně obhospodařovanou (jednou až dvakrát ročně kosenou) oligotrofní mokrou louku, s druhovou skladbou odpovídající z převážné většiny svazu *Molinion*, z menší části pak *Violion caninae*. Žádnou z výše uvedených ostřic nelze na Ohrazení považovat za dominantu, nicméně *Carex hartmanii* a *C. panicea* dosahují v některých částech louky větších pokryvností.

2.2. Experimenty

Ve dvou po sobě jdoucích vegetačních sezonách (2001 a 2002) byly provedeny experimenty ve skleníku, jejichž smyslem bylo poznat reakce jednotlivých druhů na manipulované faktory prostředí – množství půdních živin a intenzitu mezidruhovú kompetice. Výchozím pokusným materiálem byly v obou případech sterilní ramety odebrané v počátku vegetační sezony (2.4.2001, resp. 4.4.2002) na lokalitě Ohrazení.

2.2.1. Studium reakce na množství půdních živin

Rostliny byly po 96 dní pěstovány v květináčích obsahujících základní substrát (rašelina s pískem v poměru 1:2) s různými přídávky komerčního NPK hnojiva (19 % N, 6 % P, 12 % K): třetina všech květináčů byla ponechána bez hnojiva, do další třetiny byl přidán 1 g a do zbývajících 4 g. Tím byly vytvořeny tři typy substrátu – s nízkou, střední a vysokou hladinou minerálních živin. Do každého typu substrátu bylo umístěno pět rostlin (opakování) od každého druhu; vlivem mortality během experimentu ovšem došlo ke ztrátám některých rostlin, skutečný počet opakování užitý při statistickém vyhodnocení dat je proto uveden v tabulce 2-1.

Tabulka 2-1. Počty opakování pro statistické vyhodnocení experimentu s manipulovaným množstvím půdních živin; nerovnosti jsou způsobeny mortalitou během pokusu.

| množství živin | nízké | střední | vysoké |
|----------------------|-------|---------|--------|
| <i>C. demissa</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. hartmanii</i> | 4 | 4 | 4 |
| <i>C. pallescens</i> | 4 | 4 | 3 |
| <i>C. panicea</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. pilulifera</i> | 3 | 4 | 4 |
| <i>C. pulicaris</i> | 5 | 4 | 3 |
| <i>C. umbrosa</i> | 5 | 3 | 3 |

U všech rostlin byla před zahájením pokusu zjištěna hmotnost jejich čerstvé biomasy (pro toto i veškerá další vážení bylo používáno laboratorních vah PRECISA s přesností 0,01 g); po ukončení experimentu pak byly všechny rostliny sklizeny, spočítány ramety v klonech

a podzemní výběžky, zjištěny hmotnosti čerstvé biomasy rostlin a (po vysušení probíhající 24 hodin při teplotě 80 °C) i hmotnosti suché biomasy nadzemních (listy, květonosné lodyhy) a podzemních (kořeny, oddenky) částí. Ze získaných hodnot byly dále určeny relativní růstové rychlosti (RGR) a poměry kořenové biomasy k nadzemní (root/shoot ratio, R/S) podle následujících vzorců:

$$RGR = \frac{\ln m_1 - \ln m_0}{t}$$

$$R/S = \frac{m_k}{m_n}$$

m_1 – hmotnost suché biomasy na konci experimentu,

m_0 – hmotnost suché biomasy na počátku experimentu, odvozená z regrese suché biomasy na konci experimentu na čerstvé biomase na konci experimentu spočtené pro každý druh (stejný postup použil Střelec 2001),

m_k – hmotnost suché kořenové biomasy,

m_n – hmotnost suché nadzemní biomasy.

2.2.2. Studium reakce na mezidruhovou kompetici

Rostliny byly pěstovány po 98 dní, opět v substrátu rašelina + písek 1:2. Třetina květináčů obsahovala na počátku pokusu pouze jednu rametu ostřice. Do další třetiny bylo navíc vyseto 15 obilek trávy *Holcus lanatus* a do zbývající třetiny 45 obilek *H. lanatus*. Po vyklíčení byla hustota *H. lanatus* upravena tak, aby třetina květináčů obsahovala 5 výhonů tohoto druhu a další třetina 25 výhonů (a tyto počty byly v průběhu pokusu odstraňováním nově přirůstajících výhonů *H. lanatus* udržovány). Tím vznikla tři experimentální prostředí, s nulovou, mírnou a vysokou intenzitou mezidruhové kompetice. Do každého prostředí bylo umístěno, stejně jako v předcházejícím případě, pět opakování od každého druhu ostřice; i tentokrát byly zaznamenány určité ztráty vlivem mortality, konečné počty opakování uvádí tabulka 2-2.

Před zahájením pokusu byla u všech rostlin stanovena hmotnost čerstvé biomasy. V průběhu experimentu pak byl opakovaně zjišťován počet ramet, a to po 28, 52, 78 a 98 dnech trvání pokusu. Po sklizení rostlin pak byly znovu sečteny podzemní výběžky,

stanoveny hmotnosti čerstvé i suché biomasy nadzemních a podzemních částí a vypočítány RGR a R/S.

Tabulka 2-2. Počty opakování pro statistické vyhodnocení experimentu s manipulovanou intenzitou mezidruhové kompetice; nerovnosti jsou způsobeny mortalitou během pokusu.

| intenzita kompetice | žádná | mírná | silná |
|----------------------|-------|-------|-------|
| <i>C. demissa</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. hartmanii</i> | 5 | 5 | 4 |
| <i>C. pallescens</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. panicea</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. pilulifera</i> | 5 | 5 | 5 |
| <i>C. pulicaris</i> | 5 | 3 | 4 |
| <i>C. umbrosa</i> | 3 | 4 | 5 |

2.3. Terénní pozorování

Během vegetačních sezon 2001 a 2002 bylo prováděno fytoecologické snímkování vlhkých luk s výskytem ostřic. Bylo navštíveno celkem 9 lokalit v jižních a východních Čechách a pořízeno 18 zápisů (viz přílohy). Velikost snímkovaných ploch byla 5 x 5 m. K hodnocení pokryvnosti druhů bylo použito sedmičlenné Braun-Blanquetovy stupnice abundance a dominance (Prach 2001). V každém snímku byly vyměřeny dva čtverce o straně 50 cm a z nich odebrána celková nadzemní biomasa, která byla následně vysušena (24 hodin při 80 °C) a zvážena; získaná hodnota hmotnosti sušiny sloužila jako míra produktivity daného stanoviště. Navíc bylo zaznamenáváno, zda je snímkovaná lokalita kosena či nikoli.

2.4. Statistické zpracování

Data z obou experimentů byla vyhodnocena za použití dvoucestných analýz variance (případně dvoucestné analýzy variance pro opakovaná měření, pokud byla hodnota proměnné zjišťována v průběhu experimentu vícekrát) prováděných v programu Statistica for Windows 5.5 (StatSoft, Inc. 1999).

Data získaná snímkováním lokalit byla hodnocena analýzou hlavních komponent (PCA) a redundanční analýzou (RDA) v programu Canoco for Windows 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002). Pro užití lineárních metod svědčila jak samotná povaha dat (sbíraných v podstatě v jednom typu biotopu, tj. v poměrně homogenní vegetaci), tak „kontrola“ délky gradientu po spočtení detrendované korespondenční analýzy (DCA; dle Lepš & Šmilauer 2000, Herben & Münzbergová 2002).

Do analýzy hlavních komponent byly zahrnuty všechny druhy zachycené ve snímcích, byly tak zjišťovány fytoecologické vazby studovaných druhů.

Do redundanční analýzy byly zahrnuty pouze druhy rodu *Carex* a zjišťována tak byla závislost složení společenstev lučních ostřic na charakteristikách prostředí.

Hodnoty pokryvnosti druhů byly z Braun-Blanquetovy škály převedeny na ordinální sedmičlennou stupnici (dle Lepš & Šmilauer 2000). Poté již data nebyla žádným způsobem transformována a vzhledem ke zmíněné povaze dat nebyly ani provedeny žádné standardizace (dle Herben & Münzbergová 2002). Statistickou významnost kanonických os a proměnných prostředí hodnotily Monte Carlo permutační testy. Ordinační diagramy byly konstruovány v programu CanoDraw for Windows 4.0 (Ter Braak & Šmilauer 2002).

2.5. Nomenklatura

Veškeré názvy rostlinných druhů byly sjednoceny podle Kubáta et al. (2002).

3. VÝSLEDKY

3.1. Experimenty

3.1.1. Reakce na množství půdních živin

a) celková produkce nadzemní biomasy

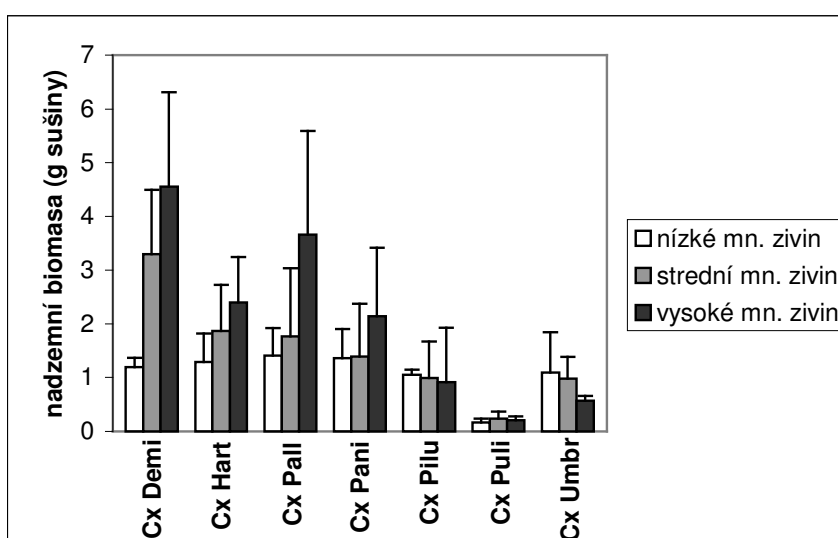
Vliv obou faktorů, tj. druhové příslušnosti i množství živin, použitých ve dvoucestné analýze variance byl statisticky průkazný. Interakce faktorů pak sice nebyla průkazná na pětiprocentní hladině významnosti, nicméně zjištěná pravděpodobnost chyby prvního druhu byla dosti nízká (viz poslední řádek tabulky 3-1); je zřejmé, že spíše než platností nulové hypotézy byl na pětiprocentní hladině významnosti neprůkazný výsledek způsoben menší silou testu, jež vyplynula z menšího počtu opakování a z disproporcí v počtech opakování mezi skupinami (viz str. 5 a tabulka 2-1). Při užití jednocestné analýzy kovariance s faktorem „druh“ a „množstvím živin“ (resp. odmocninně transformovanými hodnotami hmotností dávek hnojiva) jako lineárním kvantitativním prediktorem (kovariátou) byla interakce faktoru s kovariátou průkazná (tabulka 3-2). Ze zřetelné interakce vyplývá, že množství živin nemělo stejný vliv u všech druhů. Čtyři z nich (*Carex demissa*, *C. hartmanii*, *C. pallescens* a *C. panicea*) při zvýšené dostupnosti živin vytvořily značně větší nadzemní biomasu než při nízké dostupnosti, zatímco zbývající tři (*C. pilulifera*, *C. pulicaris* a *C. umbrosa*) na změny v úživnosti substrátu nereagovaly (obr. 1).

Tabulka 3-1. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „celková produkce nadzemní biomasy“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „×“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|-------------|----------------|---------|
| druh | F(6;65)=15,781 | P<0,001 |
| živiny | F(2;65)=5,599 | P<0,01 |
| druh×živiny | F(12;65)=1,776 | P=0,071 |

Tabulka 3-2. Výsledky jednocestné analýzy kovariance pro proměnnou „celková produkce nadzemní biomasy“; faktorem byl „druh“, kovariátou „množství živin“ (odmocninně transformované hmotnosti dávek hnojiva). V levém sloupci jsou uvedeny testované prediktory a jejich interakce (značena „X“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|---------------------|----------------|---------|
| druh | F(6;78)=13,336 | P<0,001 |
| druh×množství živin | F(6;72)=3,511 | P<0,01 |



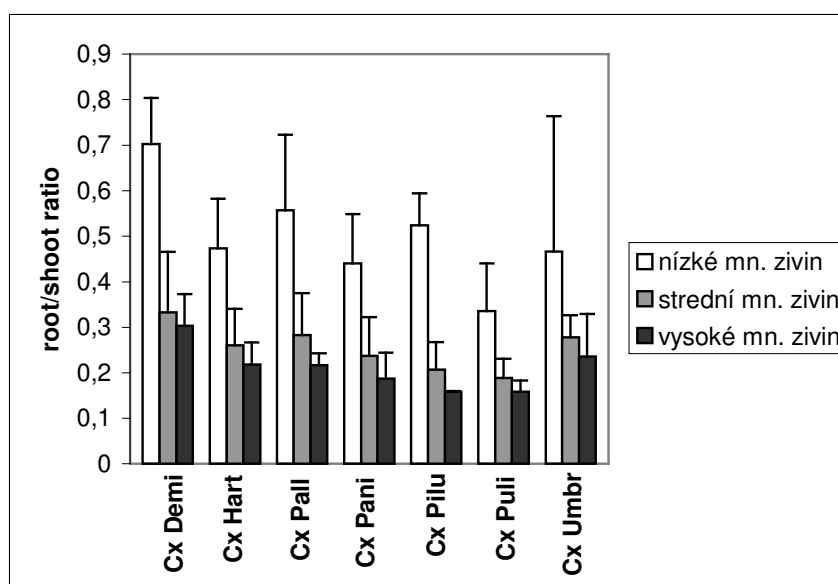
Obr. 1. Vliv množství půdních živin na celkovou produkci nadzemní biomasy sedmi druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směřodatné odchylky. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

b) poměr kořenové a nadzemní biomasy (root/shoot ratio)

Vliv výše uvedených faktorů byl významný, jejich interakce nikoli (tabulka 3-3): vliv množství živin na poměr kořenové biomasy k biomase nadzemní byl u všech druhů stejný, a to takový, že tento poměr klesal s rostoucí úživností substrátu (obr. 2).

Tabulka 3-3. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „root/shoot ratio“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „x“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|-------------|----------------|---------|
| druh | F(6;65)=4,239 | P<0,01 |
| živiny | F(2;65)=40,956 | P<0,001 |
| druh×živiny | F(12;65)=0,616 | P>0,8 |



Obr. 2. Vliv množství půdních živin na poměr kořenové biomasy k biomase nadzemní (root/shoot ratio) u sedmi druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směrodatné odchylky. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

Zbývající zjišťované charakteristiky, tj. počet podzemních výběžků, biomasa podzemních částí, počet ramet ani relativní růstové rychlosti, nebyly množstvím živin prokazatelně ovlivněny.

3.1.2. Reakce na mezidruhovou kompetici

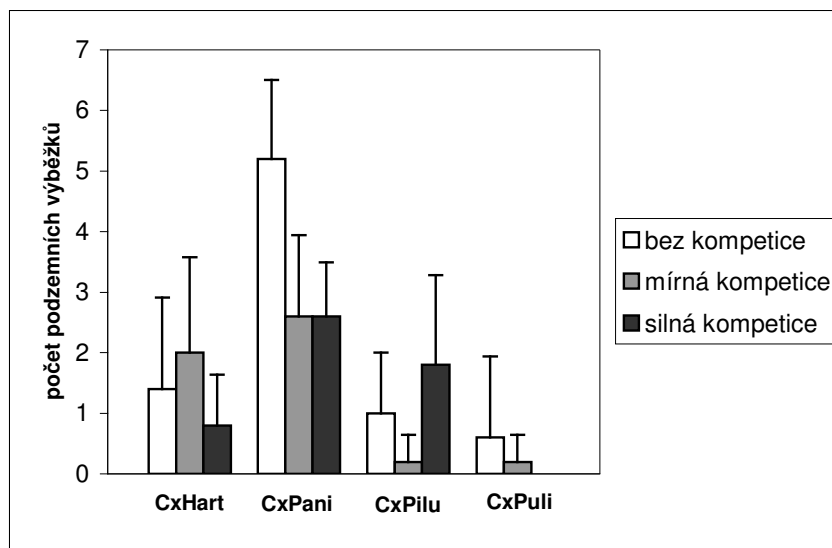
a) počet podzemních výběžků

Z analýzy byly ještě před jejím provedením vyřazeny *C. demissa*, *C. pallescens* a *C. umbrosa*, jež během experimentu nevytvořily žádný výběžek (což je dáno jejich přirozeně trsnatým růstovým habitem, viz také str. 4 a přílohy); jejich ponechání v analýze by sice zvyšovalo sílu testu, ovšem případné interpretace výsledků by byly triviální (počet výběžků by se – logicky – lišil především mezi druhy, které je tvoří a které nikoli).

Hodnoty proměnné prokazatelně závisely na druhové příslušnosti. Na pětiprocentní hladině významnosti byl vliv intenzity mezidruhové kompetice, striktně vzato, neprůkazný; nicméně i tentokrát byl výsledek způsoben mnohem spíše menší silou testu (z důvodů již uvedených na str. 9), navíc pravděpodobnost chyby prvního druhu byla opět dostatečně nízká (tabulka 3-4). Vysoce průkazná interakce mezi faktory naznačila, že vliv kompetice se mezi druhy lišil. U *C. hartmanii*, *C. pilulifera* a *C. pulicaris* nebyl počet výběžků intenzitou kompetice prokazatelně ovlivněn; v případě *C. panicea* ovšem celková produkce podzemních výběžků v přítomnosti kompetitora významně poklesla (obr. 3).

Tabulka 3-4. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „počet podzemních výběžků“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „×“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|----------------|----------------|---------|
| druh | F(3;48)=22,281 | P<0,001 |
| kompetice | F(2;48)=3,171 | P=0,051 |
| druh×kompetice | F(6;48)=3,325 | P<0,01 |



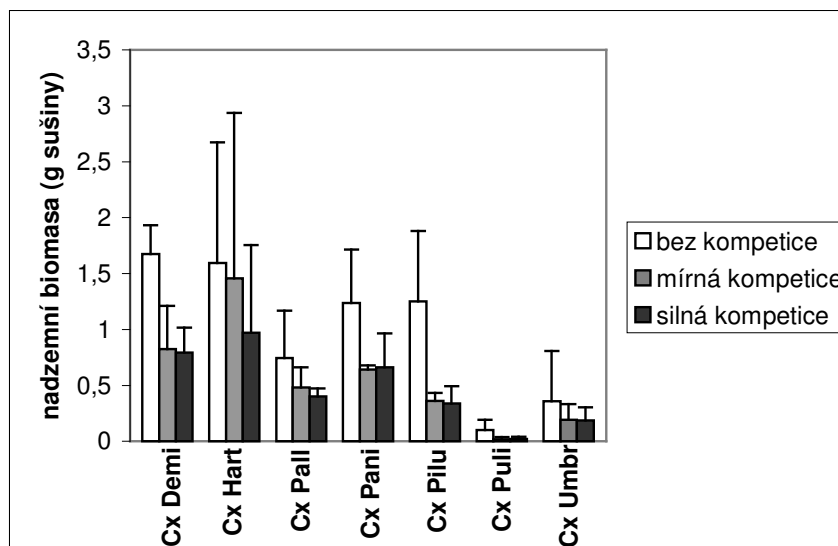
Obr. 3. Vliv mezidruhové kompetice na počet vytvořených podzemních výběžků u čtyř druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směrodatné odchylky. *Carex pulicaris* v prostředí se silnou kompeticí nevytvořila žádný výběžek. CxHart – *Carex hartmanii*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*.

b) celková produkce nadzemní biomasy

Vliv obou faktorů byl významný, narozdíl od jejich vzájemné interakce (tabulka 3-5), vliv kompetice se tedy mezi druhy nelišil – ve všech případech došlo v přítomnosti kompetitora ke snížení produkce nadzemní biomasy (obr. 4).

Tabulka 3-5. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „celková produkce nadzemní biomasy“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „x“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|----------------|----------------|---------|
| druh | F(6;77)=12,013 | P<0,001 |
| kompetice | F(2;77)=10,166 | P<0,001 |
| druh×kompetice | F(12;77)=0,838 | P>0,6 |



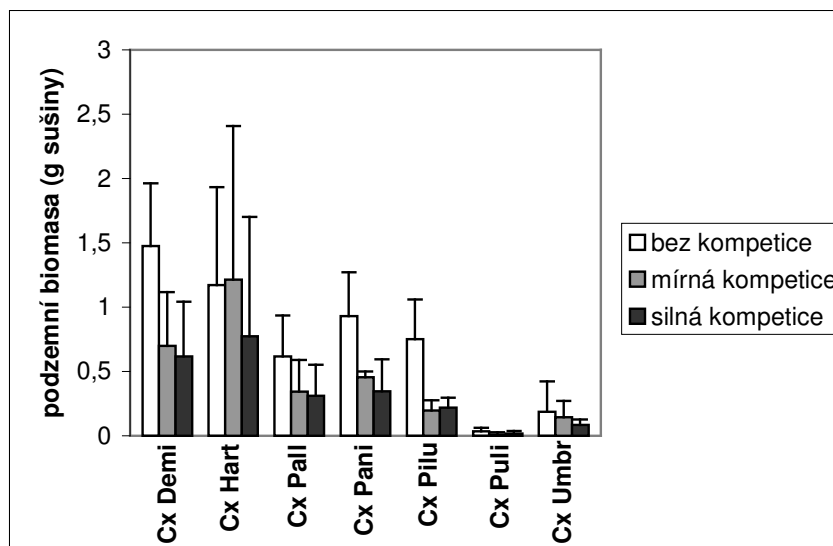
Obr. 4. Vliv mezidruhové kompetice na celkovou produkci nadzemní biomasy u sedmi druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směrodatné odchylky. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

c) celková produkce podzemní biomasy

Výsledky (tabulka 3-6) byly velmi podobné jako v předchozím případě. Znovu neprůkazná interakce mezi faktory ukazuje na stejný (a to záporný) vliv kompetice na produkci podzemní biomasy u všech druhů (obr. 5).

Tabulka 3-6. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „celková produkce podzemní biomasy“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „x“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|----------------|----------------|---------|
| druh | F(6;77)=11,406 | P<0,001 |
| kompetice | F(2;77)=7,883 | P<0,001 |
| druh×kompetice | F(12;77)=0,898 | P>0,5 |



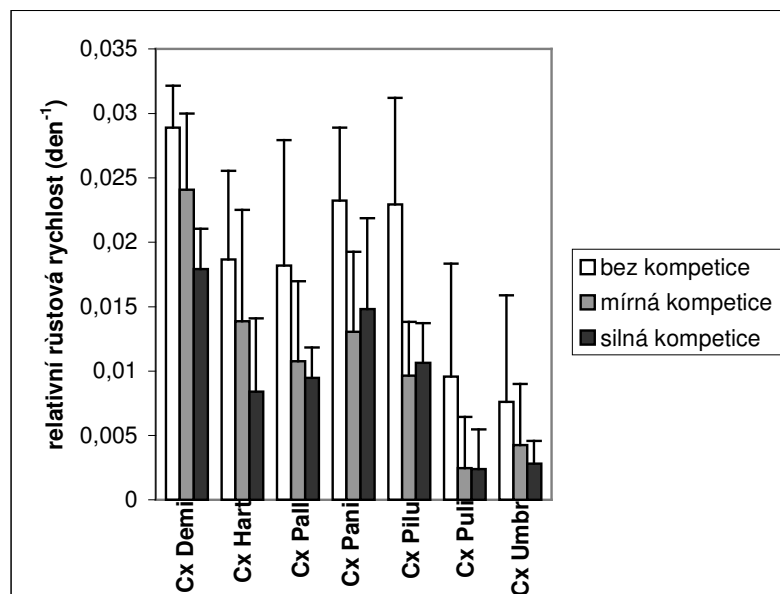
Obr. 5. Vliv mezidruhové kompetice na celkovou produkci podzemní biomasy u sedmi druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směrodatné odchylky. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

d) relativní růstová rychlost

Byl prokázán významný vliv obou faktorů, zatímco jejich interakce se jevila jako nevýznamná (tabulka 3-7) – RGR všech druhů s rostoucí intenzitou kompetice klesaly (obr. 6).

Tabulka 3-7. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro proměnnou „relativní růstová rychlost“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „x“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|----------------|----------------|---------|
| druh | F(6;77)=18,215 | P<0,001 |
| kompetice | F(2;77)=21,821 | P<0,001 |
| druh×kompetice | F(12;77)=0,805 | P>0,8 |



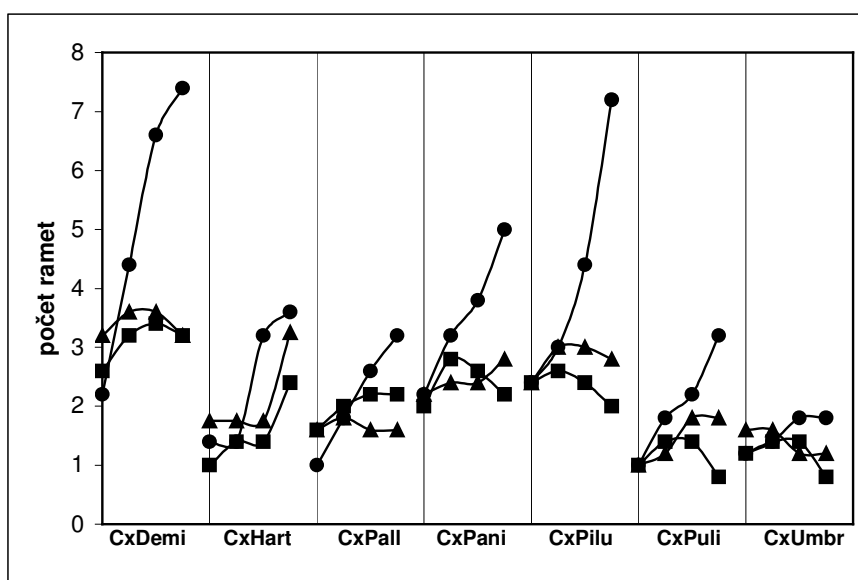
Obr. 6. Vliv mezidruhové kompetice na relativní růstové rychlosti sedmi druhů lučních ostřic. Sloupec odpovídá průměrné hodnotě, úsečka kladné hodnotě směrodatné odchylky. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

e) růst klonů (rychlost tvorby nových ramet)

Statisticky významné interakce (tabulka 3-8) mezi faktory „druh“ a „čas“, resp. „kompetice“ a „čas“ ukazují, že rychlost tvorby nových ramet byla závislá na druhové příslušnosti, resp. na početnosti ramet kompetující rostliny (se stoupající abundancí kompetitora se růst sledovaného klonu zpomaloval). Vysoce průkazná trojitá interakce mezi „druhem“, „kompeticí“ a „časem“ znamená, že vliv mezidruhové kompetice na rychlost tvorby ramet se mezi jednotlivými studovanými druhy ostřic lišil; *Carex demissa*, *C. pallescens*, *C. panicea* a *C. pilulifera* byly negativně ovlivněny silněji než *C. hartmanii*, *C. pulicaris* a *C. umbrosa* (obr. 7).

Tabulka 3-8. Výsledky dvoucestné analýzy variance pro opakovaně měřenou proměnnou „počet ramet“. V levém sloupci jsou uvedeny testované faktory a jejich interakce (značena „x“), v prostředním hodnoty F-statistiky při daných počtech stupňů volnosti (v závorce), v pravém dosažená hladina významnosti.

| | | |
|--------------------|-----------------|---------|
| druh | F(6;83)=14,994 | P<0,001 |
| kompetice | F(2;83)=12,858 | P<0,001 |
| čas | F(3;249)=42,104 | P<0,001 |
| druh×kompetice | F(12;83)=0,969 | P>0,4 |
| druh×čas | F(18;249)=2,690 | P<0,001 |
| kompetice×čas | F(6;249)=24,046 | P<0,001 |
| druh×kompetice×čas | F(36;249)=2,030 | P<0,001 |



Obr. 7. Vliv mezidruhové kompetice na růst klonů (vyjádřený jako rychlost tvorby nových ramet) sedmi druhů lučních ostřic. Body odpovídají průměrným hodnotám z jednotlivých měření (28., 52., 78. a 98. den pokusu); kroužky značí prostředí bez kompetice, čtverečky s mírnou kompeticí a trojúhelníčky se silnou kompeticí. CxDemi – *Carex demissa*, CxHart – *C. hartmanii*, CxPall – *C. pallescens*, CxPani – *C. panicea*, CxPilu – *C. pilulifera*, CxPuli – *C. pulicaris*, CxUmbr – *C. umbrosa*.

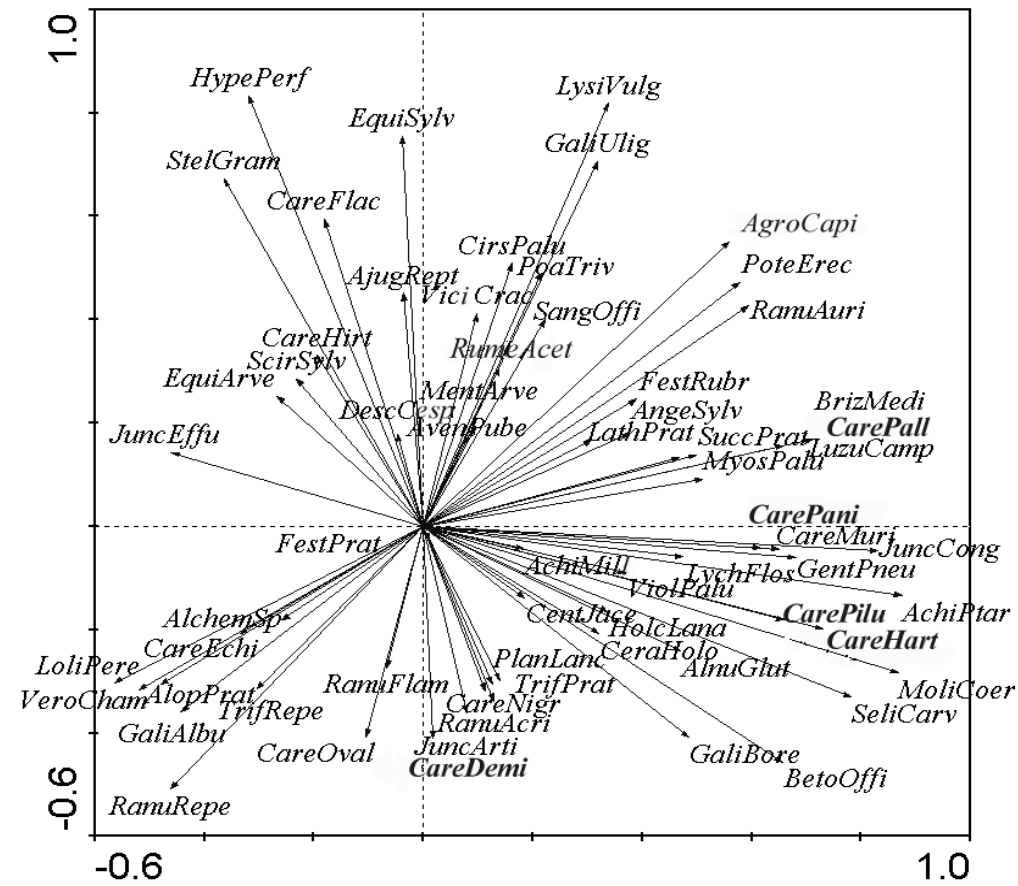
Root/shoot ratio pak byl jedinou proměnnou, na niž intenzita kompetice neměla prokazatelný vliv.

3.2. Terénní pozorování

Výsledky analýzy hlavních komponent (PCA) variability druhového složení společenstev snímkovaných vlhkých luk jsou shrnuty v tabulce 3-9 a znázorněny na obr. 8. Na hlavním nalezeném gradientu (odpovídá první ordinační ose) jsou na jednom konci umístěny druhy intenzivně obhospodařovaných nebo naopak zanedbaných luk (*Alopecurus pratensis*, *Carex hirta*, *Festuca pratensis*, *Hypericum perforatum*, *Lolium perenne*, *Scirpus sylvaticus*), zatímco na konci opačném druhy vázané na louky extenzivně obhospodařované (*Achillea ptarmica*, *Galium boreale*, *Gentiana pneumonanthe*, *Molinia coerulea*, *Succisa pratensis*), s nimiž pozitivně korelují studované druhy ostřic.

Tabulka 3-9. Výsledky analýzy hlavních komponent (PCA) druhového složení společenstev vlhkých luk.

| číslo ordinační osy | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|-------|-------|-------|-------|
| eigenvalue osy (podíl vysvětlené variability) | 0,186 | 0,152 | 0,123 | 0,102 |
| kumulativní procento vysvětlené variability | 18,6 | 33,8 | 46,1 | 56,3 |



Obr. 8. Výsledky analýzy hlavních komponent druhového složení společenstev lučních ostřic. Vodorovná osa odpovídá první, svislá druhé ordinační ose. Studované druhy jsou zvýrazněny tučným písmem. Zkratky vysvětluje tabulka 3-13.

Pro zjištění vztahu mezi složením ostřicových společenstev snímkaných vlhkých luk a zaznamenanými charakteristikami prostředí byl vytvořen ordinační model se dvěma omezenými (kanonickými) osami variability. Monte Carlo permutační test obou kanonických os ukázal statisticky průkaznou závislost druhového složení na těchto osách (199 permutací; $F=2,262$; $P<0,005$), přičemž obě společně vysvětlily přibližně 23 % z celkové variability v druhových datech (tabulka 3-10).

Tabulka 3-10. Výsledky redundanční analýzy (RDA) se dvěma kanonickými osami, vytvořenými lineární kombinací dvou reálných charakteristik prostředí, „přítomností kosení“ (nominální proměnná se dvěma hodnotami) a „produktivitou stanoviště“ (spojitá proměnná). Výsledky Monte Carlo permutačních testů kanonických os i reálných proměnných jsou uvedeny v textu.

| číslo ordinační osy | 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|------|-------|-------|-------|
| <i>eigenvalue</i> osy (podíl vysvětlené variability) | 0,18 | 0,052 | 0,244 | 0,169 |
| podíl variability vysvětlené kanonickými osami | | | | 0,232 |

První osa byla silně negativně korelována s proměnnou „přítomnost kosení“, zatímco druhá slaběji a pozitivně s „produktivitou stanoviště“ (tab. 3-11, obr. 9).

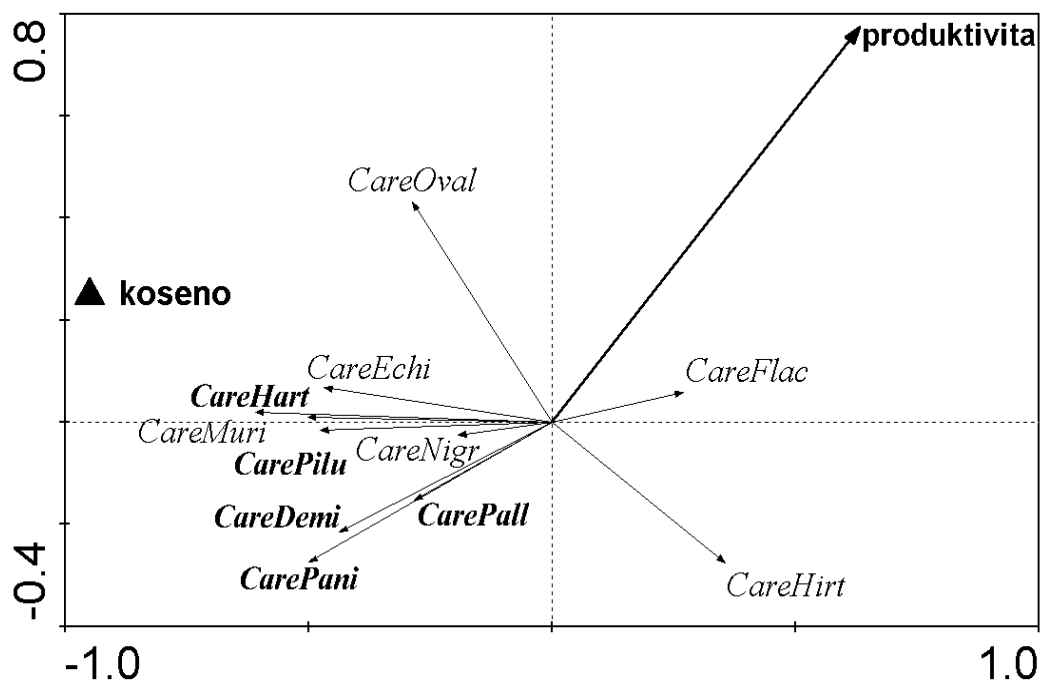
Tabulka 3-11. Korelace kanonických ordinačních os RDA s reálnými charakteristikami prostředí (čísla ve druhém a třetím řádku jsou korelační koeficienty).

| číslo kanonické osy | 1 | 2 |
|-------------------------|---------|--------|
| produktivita stanoviště | 0,634 | 0,7734 |
| přítomnost kosení | -0,9678 | 0,2516 |

Příspěvek jednotlivých charakteristik prostředí byl zkoumán metodou postupného výběru (*forward selection*) a následných permutačních testů. V případě „produktivity stanoviště“ nebyl zaznamenán žádný prokazatelný efekt (199 permutací; $F=1,18$; $P>0,3$); naopak „přítomnost kosení“ měla na složení společenstev významný vliv (199 permutací; $F=3,31$; $P<0,005$). Pokryvnost většiny ostřic (včetně studovaných druhů; chybí ovšem údaje pro *Carex pulicaris* a *C. umbrosa*, jež vzhledem ke svému poměrně vzácnému výskytu nebyly zachyceny v žádném z náhodně umístěných snímků) s touto proměnnou pozitivně korelovala (obr. 9), což ukazují i skóre druhů na kanonické ose parciální RDA s jedinou vysvětlující proměnnou – „přítomností kosení“ (tabulka 3-12).

Tabulka 3-12. Skóre studovaných druhů na kanonické ose parciální redundanční analýzy s jedinou vysvětlující proměnnou (charakteristikou prostředí).

| kanonická osa (charakteristika prostředí) | přítomnost kosení |
|---|-------------------|
| <i>C. demissa</i> | 0,3693 |
| <i>C. hartmanii</i> | 0,5959 |
| <i>C. pallescens</i> | 0,2357 |
| <i>C. panicea</i> | 0,4140 |
| <i>C. pilulifera</i> | 0,4573 |



Obr. 9. Výsledky redundanční analýzy druhového složení společenstev lučních ostřic. Vodorovná osa odpovídá první, svislá druhé kanonické ose. Studované druhy jsou zvýrazněny tučným písmem. Zkratky vysvětluje tabulka 3-13.

Tabulka 3-13. Vysvětlivky zkratk názvů druhů užitých v ordinačních diagramech (obr. 8 a 9).

| | | | | | |
|-----------|-----------------------------|----------|-------------------------------|----------|--------------------------------|
| AchiMill | <i>Achillea millefolium</i> | CentJace | <i>Centaurea jacea</i> | MentArve | <i>Mentha arvensis</i> |
| AchiPtarm | <i>Achillea ptarmica</i> | CeraHolo | <i>Cerastium holosteoides</i> | MoliCoer | <i>Molinia coerulea</i> |
| AgroCapi | <i>Agrostis capillaris</i> | CirsPalu | <i>Cirsium palustre</i> | MyosPalu | <i>Myosotis palustris</i> |
| AjugRept | <i>Ajuga reptans</i> | DescCesp | <i>Deschampsia cespitosa</i> | PlanLanc | <i>Plantago lanceolata</i> |
| AlchemSp | <i>Alchemilla</i> sp. | EquiArve | <i>Equisetum arvense</i> | PoaTriv | <i>Poa trivialis</i> |
| AlnuGlut | <i>Alnus glutinosa</i> | EquiSylv | <i>Equisetum sylvaticum</i> | PoteErec | <i>Potentilla erecta</i> |
| AlopPrat | <i>Alopecurus pratensis</i> | FestPrat | <i>Festuca pratensis</i> | RanuAcri | <i>Ranunculus acris</i> |
| AngeSylv | <i>Angelica sylvestris</i> | FestRubr | <i>Festuca rubra</i> | RanuAuri | <i>Ranunculus auricomus</i> |
| AvenPube | <i>Avenula pubescens</i> | GaliAlbu | <i>Galium album</i> | RanuFlam | <i>Ranunculus flammula</i> |
| BrizMedi | <i>Briza media</i> | GaliBore | <i>Galium boreale</i> | RanuRepe | <i>Ranunculus repens</i> |
| BetoOffi | <i>Betonica officinalis</i> | GaliUlig | <i>Galium uliginosum</i> | RumeAcet | <i>Rumex acetosa</i> |
| CareEchi | <i>Carex echinata</i> | GentPneu | <i>Gentiana pneumonanthe</i> | SangOffi | <i>Sanguisorba officinalis</i> |
| CareDemi | <i>Carex demissa</i> | HolcLana | <i>Holcus lanatus</i> | ScirSylv | <i>Scirpus sylvaticus</i> |
| CareFlac | <i>Carex flacca</i> | HypePerf | <i>Hypericum perforatum</i> | SeliCarv | <i>Selinum carvifolium</i> |
| CareHart | <i>Carex hartmanii</i> | JuncArti | <i>Juncus articulatus</i> | StelGram | <i>Stellaria graminea</i> |
| CareHirt | <i>Carex hirta</i> | JuncCong | <i>Juncus conglomeratus</i> | SuccPrat | <i>Succisa pratensis</i> |
| CareMuri | <i>Carex muricata</i> | JuncEffu | <i>Juncus effusus</i> | TrifPrat | <i>Trifolium pratense</i> |
| CareNigr | <i>Carex nigra</i> | LathPrat | <i>Lathyrus pratensis</i> | TrifRepe | <i>Trifolium repens</i> |
| CareOval | <i>Carex ovalis</i> | LoliPere | <i>Lolium perenne</i> | VeroCham | <i>Veronica chamaedrys</i> |
| CarePall | <i>Carex pallescens</i> | LuzuCamp | <i>Luzula campestris</i> | ViciCrac | <i>Vicia cracca</i> |
| CarePani | <i>Carex panicea</i> | LychFlos | <i>Lychnis flos-cuculi</i> | ViolPalu | <i>Viola palustris</i> |
| CarePilu | <i>Carex pilulifera</i> | LysiVulg | <i>Lysimachia vulgaris</i> | | |

4. DISKUSE

4.1. Experimenty

4.1.1. Reakce na množství půdních živin

Větší úživnost substrátu (ve smyslu větší koncentrace dusíku, fosforu a draslíku) vedla ke zvýšení celkové produkce nadzemní biomasy pouze u čtyř ze studovaných druhů – *Carex demissa* (zde byla změna nejmarkantnější), *C. hartmanii*, *C. pallescens* a *C. panicea* – zatímco zbývající tři – *C. pilulifera*, *C. pulicaris* a *C. umbrosa* – na množství živin nikterak nereagovaly. To se víceméně shoduje s údaji Dostála (1989), jež uvádí *C. demissa*, *C. hartmanii* a *C. panicea* jako druhy „živných“ půd (v případě *C. panicea* dokonce i hnojených, což ovšem již kontrastuje s výsledky experimentů Lepše 1999 i pozorování Horníka 2001). *C. pilulifera* často a úspěšně osídluje acidofilní stanoviště, na kterých lze očekávat nízkou dostupnost minerálních živin (Fitter & Hay 1989), obdobně jako na rašelinných substrátech, jež nejčastěji hostí *C. pulicaris* (Kubát et al. 2002).

Ani u druhů, jejichž produkce biomasy je stimulována větší úživností substrátu, ovšem zvýšená dostupnost živin nemusí v komplexních podmínkách celého společenstva navodit jejich větší relativní zastoupení. Lepš (nepublikované výsledky) zjistil v případě všech výše uvedených druhů ostřic negativní korelaci s rostoucí eutrofizací stanoviště (vyvolanou přidávkou hnojiva na trvalé plochy na lokalitě Ohrazení); v tomto případě je zajímavé srovnání, do jaké míry byly jednotlivé druhy eutrofizací ovlivněny a jak tato míra souvisí s jejich odolností vůči působení kompetitora (viz 4.1.2. a tabulka 4-1).

Vzhledem ke skutečnosti, že úživností substrátu byla u studovaných druhů ostřic zvyšována pouze celková produkce nadzemní biomasy, zatímco produkce biomasy podzemní (potažmo kořenové) zůstávala víceméně konstantní, došlo na vyšších hladinách živin k poklesu hodnot poměru kořenové a nadzemní biomasy (root/shoot ratio). Změnu tohoto poměru za obdobných podmínek experimentálně zaznamenali např. Klimeš & Klimešová (1994), jako obecné pravidlo pro rostliny (i celé klony) nacházející se v homogenním prostředí ji zmiňují Hutchings & Wijesinghe (1997). Lze ji interpretovat jako projev *trade-off* mezi investicí do fotosyntetizujících, resp. minerální živiny získávajících orgánů. Při malé dostupnosti zdrojů v půdě (tzn. jejich nízké koncentraci) je pro rostlinu výhodnější udržovat svůj kořenový systém a ponechávat si tak možnost čerpat živiny z většího objemu substrátu,

i za cenu omezení tvorby nadzemních struktur; při dostatečných koncentracích půdních živin pak toto omezení pomíjí (a naopak je důležitý rozvoj nadzemních fotosyntetických orgánů, jelikož klíčový význam má nyní kompetice o světlo – viz Lepš 1999 a odkazy uvnitř).

4.1.2. Reakce na mezidruhovou kompetici

Výrazný pokles produkce obou složek celkové biomasy (jak nadzemní, tak podzemní, nenastaly proto žádné výrazné změny v hodnotách root/shoot ratio), ke kterému došlo u všech studovaných druhů, naznačuje, že ostřice jsou ve srovnání s *Holcus lanatus* kompetičně slabšími rostlinami. Může tomu tak být např. proto, že jejich relativní růstové rychlosti (tj. míry toho, jaké množství biomasy dokáže rostlina vytvořit z jednotkového počátečního množství biomasy za jednotku času) jsou (i za podmínek, kdy není přítomen kompetitor a zdrojů by tedy měl být dostatek) nižší než RGR výše zmíněného druhu trávy. Střelec (2001) pro *H. lanatus* udává jako nejčastější hodnotu RGR 0,06, zatímco RGR studovaných ostřic jsou v rozmezí zhruba od 0,01 (*Carex umbrosa*, *C. pulicaris*) po 0,03 (*C. demissa*), tedy dvakrát až šestkrát nižší. Slabší kompetiční schopnosti studovaných ostřic pak stojí i za poklesy v samotných relativních růstových rychlostech v prostředích s přítomností konkurujícího druhu.

Tvorba podzemních oddenkových výběžků u ostřic do značné míry závisí na morfologických vlastnostech jednotlivých druhů, jež předurčují růstový habitus klonu. Jejich odrazem je například známé rozlišování mezi ostřicemi „trsnatými“ a „výběžkatými“ (s případnými dalšími upřesněními; např. Chater 1980, Jermy & Tutin 1982), přičemž první z nich oddenkové výběžky téměř nevytvářejí, jejich délka i frekvence jsou velice malé v porovnání s druhou skupinou (čehož důsledkem bylo, že v průběhu časově omezeného experimentu trsnaté druhy, tj. *C. demissa*, *C. pallescens* a *C. umbrosa*, nezformovaly žádný výběžek). Pokles počtu výběžků s rostoucí intenzitou kompetice patrný u *C. panicea* koresponduje s předpokladem de Kroona & Schievinga (1990), že některé klonální rostliny (mezi nimi např. *Carex flacca*, tj. rovněž ostřice s delšími oddenkovými výběžky) za nepříznivých podmínek investují zdroje do ramet a upřednostňují tak jejich přežití před laterálním šířením pomocí výběžků; variabilita oddenkového systému *C. panicea* se zdá být plastickou ve smyslu de Kroona et al. (1994). U zbývajících druhů (*C. hartmanii*, *C. pilulifera* a *C. pulicaris*) ovšem nebyl vliv kompetitora na produkci výběžků nikterak jednoznačný, projevy morfologické plasticity nebyly zaznamenány.

Ačkoli jsou na působení kompetitora citlivé všechny studované druhy, na základě provedeného experimentu se zdá, že u *C. demissa*, *C. pallescens*, *C. panicea* a *C. pilulifera* je negativní dopad silnější v tom smyslu, že kromě snížení produkce biomasy je navíc znatelně ovlivněna i rychlost tvorby nových ramet a tedy růstu klonálního systému. *C. demissa* se v přírodě často vyskytuje v místech, jež jsou vystaveny disturbancím (např. na okrajích cest, v přechodně zaplavených terénních depresích; vlastní pozorování); vegetační kryt je zde vlivem narušování dosti rozvolněn, rostlina se tak může snadno vyhnout konkurentům a – vzhledem ke své (ve srovnání s jinými lučními ostřicemi) vyšší růstové rychlosti – toto stanoviště úspěšně osídlit. Jak uvádějí Jermy & Tutin (1982), může podobného mechanismu využívat i *C. pilulifera*, regenerující a šířící se po požárech na vřesovištích.

Tabulka 4-1. Srovnání dat z terénního experimentu prof. J. Lepše (sloupec „eutrofizace“) s výsledky skleníkových pokusů, během nichž byly manipulovány množství živin (sloupec „úživnost substrátu“ a intenzita mezidruhovú kompetice (sloupec „kompetice *H. lanatus*“). Symboly +, – a 0 vyjadřují odpověď (kladnou, zápornou, resp. žádnou) jednotlivých druhů na rostoucí hodnoty proměnných, počet symbolů sílu odpovědi. Pro *Carex demissa* nebyla data z terénního experimentu k dispozici.

| | eutrofizace | úživnost substrátu | kompetice <i>H. lanatus</i> |
|----------------------|-------------|--------------------|-----------------------------|
| <i>C. demissa</i> | | + | -- |
| <i>C. hartmanii</i> | – | + | – |
| <i>C. pallescens</i> | -- | + | -- |
| <i>C. panicea</i> | – | + | -- |
| <i>C. pilulifera</i> | --- | 0 | -- |
| <i>C. pulicaris</i> | – | 0 | – |
| <i>C. umbrosa</i> | – | 0 | – |

Při srovnání experimentálně získaných výsledků s údaji poskytnutými prof. J. Lepšem (viz tabulka 4-1; šlo o skóre druhů na první kanonické ose RDA zkoumající závislost druhového složení lučního společenstva na eutrofizaci, kosení a odstranění dominantního druhu – nepublikovaná data z dlouhodobého terénního experimentu popsáno Lepšem 1999) vyšlo najevo, že nejvíce negativně byla eutrofizací ovlivněna *C. pilulifera*, která, podle výše uvedených experimentálních zjištění, je mezi studovanými ostřicemi druhem kompetičně slabším a (narozdíl od *C. pallescens*) nedokáže profitovat z větší úživnosti substrátu. U *C. pulicaris*, *C. umbrosa* (druhů kompetičně odolnějších) a *C. panicea* (druhu schopného

produkovat za zvýšené dostupnosti živin více biomasy, avšak zároveň málo odolného vůči kompetici) byl negativní vliv eutrofizace menší a v případě *C. hartmanii* (druhu kompetičně odolnějšího a schopného využívat úživnějšího substrátu) vůbec nejmenší.

4.2. Terénní pozorování

Lze konstatovat, že jednotícím prvkem všech výsledků mnohorozměrných analýz v terénu sbíraných dat je potvrzení známého faktu, že většina ostřic preferuje přirozenému stavu blízké biotopy, tj. takové, kde dopad činnosti člověka není příliš silný (přestože některé druhy, např. *Carex hirta*, lze považovat za odolné vůči antropogenním vlivům – Schütz 2000 a odkazy uvnitř). Bližší interpretace fytoecologických vazeb studovaných druhů ostřic na základě těchto dat by ovšem mohly být vzhledem k malému souboru snímků (a malým četnostem některých druhů v nich) dosti zavádějící.

Intenzivní lidská (zemědělská) činnost se v případě lučních ekosystémů projevuje také úplným opuštěním nízkoproduktivních a eutrofizací produktivnějších stanovišť, čehož důsledkem je pokles druhové bohatosti vlivem vymizení kompetičně slabších druhů (Lepš 1999). Jak ukázaly výše popsané experimenty, patří mezi ně i studované druhy ostřic. Pozitivní vliv kosení na jejich abundanci ve společenstvech lze připsat skutečnosti (intuitivně očekávané a experimentálně ověřené Střelcem 2001), že tento typ managementu omezuje přílišný nárůst nadzemní biomasy silných kompetitorů (trav) a periodicky vrací stanovištní podmínky do stavu, kdy je intenzita kompetice o světlo nízká (resp. snesitelná).

Naproti tomu nebyl pro ostřice zaznamenán jako směrodatný vliv produktivity stanoviště. To ovšem může být dáno způsobem, jakým byla produktivita stanovována, tedy jejím odhadem z množství celkové biomasy (resp. hmotnosti její sušiny) na náhodně zvolených plochách, což je metoda poměrně hrubá. Např. zjištění množství živin (dusíku, fosforu a draslíku) v půdních vzorcích by poskytlo míru produktivity mnohem přesnější a lze očekávat, že vliv takovéto charakteristiky prostředí by byl významný, jak by odpovídalo výsledkům Lepše (1999).

5. ZÁVĚR

V návaznosti na cíle uvedené v úvodu této práce je shrnutí získaných poznatků následující:

(1) Sedm druhů ostřic, jež se společně vyskytují na lokalitě Ohrazení, se mezi sebou navzájem do určité míry liší v reakcích na půdní poměry (úživnost substrátu) a v odolnosti vůči působení silných konkurentů. Lze je rozdělit do čtyř skupin:

(a) *Carex demissa*, *C. pallescens* a *C. panicea*

- druhy, jimž prospívá úživnější substrát (produkují v něm větší nadzemní biomasu), současně však málo odolné vůči kompetitorům (jejich klony rostou výrazně pomaleji a celková produkce biomasy klesá);

(b) *C. hartmanii*

- druh, jemuž prospívá úživnější substrát, na působení kompetitora citlivý (produkce biomasy klesá), ale ve srovnání s jinými odolnější (růst klonu není zpomalen);

(c) *C. pilulifera*

- druh na úživnost substrátu nereagující (snášejí nízkou dostupnost živin), vůči kompetitorům málo odolný;

(d) *C. pulicaris* a *C. umbrosa*

- druhy na úživnost substrátu nereagující, vůči kompetitorům citlivé, nicméně relativně odolnější.

Tyto rozdíly se mohou podílet na určité diferenciaci ekologických nik jednotlivých druhů a umožňovat tak jejich koexistenci.

(2) Experimentálně zjištěná citlivost studovaných druhů ostřic vůči kompetitorovi koresponduje s poznatkem o poměrech v terénu. V lučních společenstvech se vyskytující druhy ostřic jsou rostliny, které preferují stanoviště s extenzivním způsobem obhospodařování, jež nevede k prudkému rozvoji konkurenčně silných druhů.

6. LITERATURA

- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1997): Ekologie: jedinci, populace, společenstva. – Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Dostál, J. (1989): Nová květena ČSSR, vol. 2. – Academia, Praha.
- de Kroon, H. & Schieving, F. (1990): Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. – In: van Groenendael, J. & de Kroon, H. [eds.]: Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing, Hague, pp.113 – 130.
- de Kroon, H., Stuefer, J. F., Dong, M. & During, H. J. (1994): On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. – Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 29: 123 – 138.
- de Kroon, H., van der Zalm, E., van Rheenen, J. W. A., van Dijk, A. & Kreulen, R. (1998): The interaction between water and nitrogen translocation in a rhizomatous sedge (*Carex flacca*). – Oecologia 116: 38 – 49.
- Fitter, A. H. & Hay, R. K. M. (1989): Environmental physiology of plants. – Academic Press, London.
- Goldberg, D. E. (1990): Components of resource competition in plant communities. – In: Grace, J. B. & Tilman, D. [eds.]: Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, CA, pp. 27 – 49.
- Herben, T. & Münzbergová, Z. (2002): Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část I. Data o druhovém složení. – Studijní materiál, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha.
- Herben, T., Hara, T., Marshall, C. & Soukupová, L. (1994): Plant clonality: biology and diversity. – Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 29: 113 – 122.
- Horník, J. (1998): Srovnávací populační biologie ostřic. – Ms. [Bakalářská práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity; depon. in: Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a BF JU, České Budějovice].
- Horník, J. (2001): Srovnávací populační ekologie ostřic. – Ms. [Diplomová práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity; depon. in: Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a BF JU, České Budějovice].
- Hutchings, M. J. & Wijesinghe, D. K. (1997): Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. – Trends in Ecology and Evolution 12: 390 – 394.

- Chater, A. O. (1980): *Carex*. – In: Tutin, T. G. et al. [eds.]: Flora Europaea, vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 290 – 323.
- Jermy, A. C. & Tutin, T. G. (1982): Sedges of the British Isles. – Botanical Society of the British Isles, London.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. (1994): Biomass allocation in a clonal vine: effects of intraspecific competition and nutrient availability. – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 237 – 245.
- Klimešová, J. & Klimeš, L. (1997): Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. – *Biologické listy* 62: 241 – 263.
- Krahulec, F. (1994): Clonal behaviour in closely related plants. – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 277 – 289.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirschner, J. & Štěpánek, J. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- Lepš, J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. – *Journal of Vegetation Science* 10: 219 – 230.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. (2000): Mnohorozměrná analýza ekologických dat. – Studijní materiál, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.
- Mogie, M. & Hutchings, M. J. (1990): Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. – In: van Groenendael, J. & de Kroon, H. [eds.]: Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing, Hague, pp. 3 – 22.
- Prach, K. (2001): Úvod do vegetační ekologie (geobotaniky). – Skriptum, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.
- Schütz, W. (2000): Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 67 – 89.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998): Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. – *Oecologia* 113: 447 – 455.
- StatSoft, Inc. (1999): Statistica for Windows (Computer program manual). – Tulsa, OK.
- Střelec, M. (2001): Comparative ecology of meadow grasses. – Ms. [Bakalářská práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity; depon. in: Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a BF JU, České Budějovice].
- Špačková, I., Kotorová, I. & Lepš, J. (1998): Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. – *Folia Geobotanica* 33: 17 – 30.

Ter Braak., C. J. F. & Šmilauer, P. (2002): CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, NY.

van Groenendael, J. & de Kroon, H. [eds.] (1990): Clonal growth in plants: regulation and function. – SPB Academic Publishing, Hague.

7. PŘÍLOHY

7.1. Lokalizace snímkových ploch.

| snímek | lokality | souřadnice | nadmořská výška (m) | fytochorion |
|---------|---|----------------------------------|------------------------|-----------------------------|
| 1 - 2 | louka 1 km SV od obce Ohrazení | 48°57'12,0'' N 14°35'35,1'' E | 510 | 39. Třeboňská pánev |
| 3 - 4 | PP Kaliště | 48°57'27,9'' N 14°35'24,4'' E | 500 | 39. Třeboňská pánev |
| 5 - 6 | louka 0,5 km Z od obce Jarošov | 49°49'25,3'' N 16°09'17,8'' E | 450 | 69a. Železnohorské podhůří |
| 7 - 8 | louka 0,5 km JJZ od osady Vranice | 49°49'32,7'' N 16°08'57,0'' E | 414 | 69a. Železnohorské podhůří |
| 9 - 10 | louka v údolí "V Kvíčalnici" 1,5 km JZ od obce Jarošov | 49°48'55,3'' N 16°09'20,9'' E | 454 | 69a. Železnohorské podhůří |
| 11 | bývalý tankodrom S od Č. Budějovic | 48°59'52,1'' N 14°26'27,0'' E | 390 | 38. Budějovická pánev |
| 12 - 14 | louka z V přilehlá k hrázi rybníka Černiš S od Č. Budějovic | 49°00'18,6'' N 14°25'54,9'' E | 380 | 38. Budějovická pánev |
| 15 - 16 | louka 0,5 km JZ od obce Bor u Skutče | 49°49'06,8'' N 16°07'13,6'' E | 450 | 67. Českomoravská vrchovina |
| 17 - 18 | louka 1 km Z od obce Budislav | 49°48'13,3'' N 16°09'30,2'' E | 510 | 67. Českomoravská vrchovina |

7.2b. Fytocenologické snímky.

| číslo snímku | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Centarium erythraea</i> | | | | | | | | | | | r | | | | | | | |
| <i>Centaurea jacea</i> | | | | + | | | | | | | | | | | | | + | |
| <i>Cerastium holosteoides</i> | | + | | + | | | + | + | | | | | | | | | | r |
| <i>Cirsium arvense</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cirsium oleraceum</i> | | | | | | | 2 | | | | | | | | | | | |
| <i>Cirsium palustre</i> | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | + | | 2 | 1 | | + | | | + | 1 | 2 | 2 |
| <i>Colchicum autumnale</i> | | | | | | | | | | | | | | r | | | | |
| <i>Crepis paludosa</i> | | | | | + | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cynosurus cristatus</i> | | | + | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dactylis glomerata</i> | | | | | | | + | | + | | | | | | | | | |
| <i>Danthonia decumbens</i> | 1 | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | | 2 | + | | + | 3 | 3 |
| <i>Epilobium montanum</i> | | | | | + | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Epilobium sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | r | |
| <i>Equisetum arvense</i> | | | | | + | + | | | | | | | | | + | 1 | | |
| <i>Equisetum palustre</i> | | | | | 1 | 1 | | | | | | + | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | | + | | | | 1 | | | 3 | 2 | | | | | | | | |
| <i>Eriophorum angustifolium</i> | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Festuca pratensis</i> | | | | | | + | | | | | + | + | + | | | | | |
| <i>Festuca rubra</i> | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 4 | 4 | 2 | 2 | + | 2 | 3 | 2 | + | + | + | |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Fraxinus excelsior (juv.)</i> | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Galeopsis pubescens</i> | | | | | | + | | | | | | | | | | | | |
| <i>Galium album</i> | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | 1 | | + | | 1 |
| <i>Galium boreale</i> | 1 | 1 | | 1 | | | | | | | 1 | 2 | | | | | r | |
| <i>Galium uliginosum</i> | | + | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | | | | | | + | + | |
| <i>Gentiana pneumonanthe</i> | | | r | r | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Glechoma hederacea</i> | | | | | + | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Glyceria fluitans</i> | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 2 | | |
| <i>Gnaphalium sylvaticum</i> | | | | | | | | + | | | | | | | | | | |
| <i>Holcus lanatus</i> | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 2 | | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | + | + | + | + |
| <i>Hypericum perforatum</i> | | | | | 1 | 1 | + | | 1 | 1 | | | | | | | + | + |
| <i>Juncus articulatus</i> | | | | + | | | 1 | | | | + | | | | + | + | | |

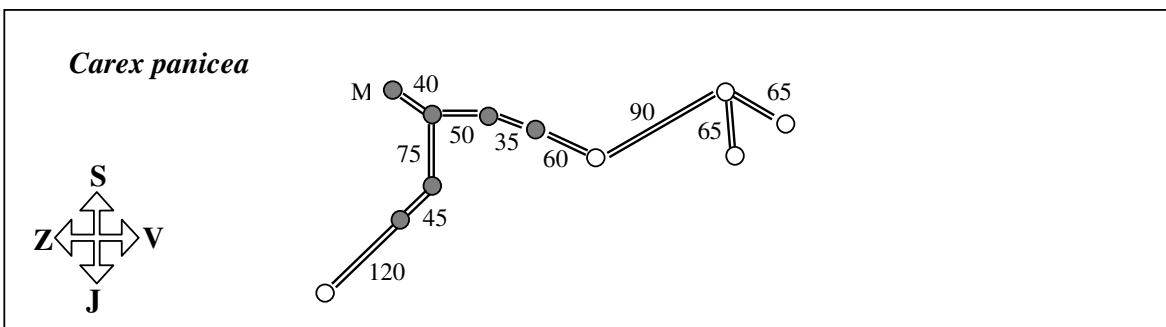
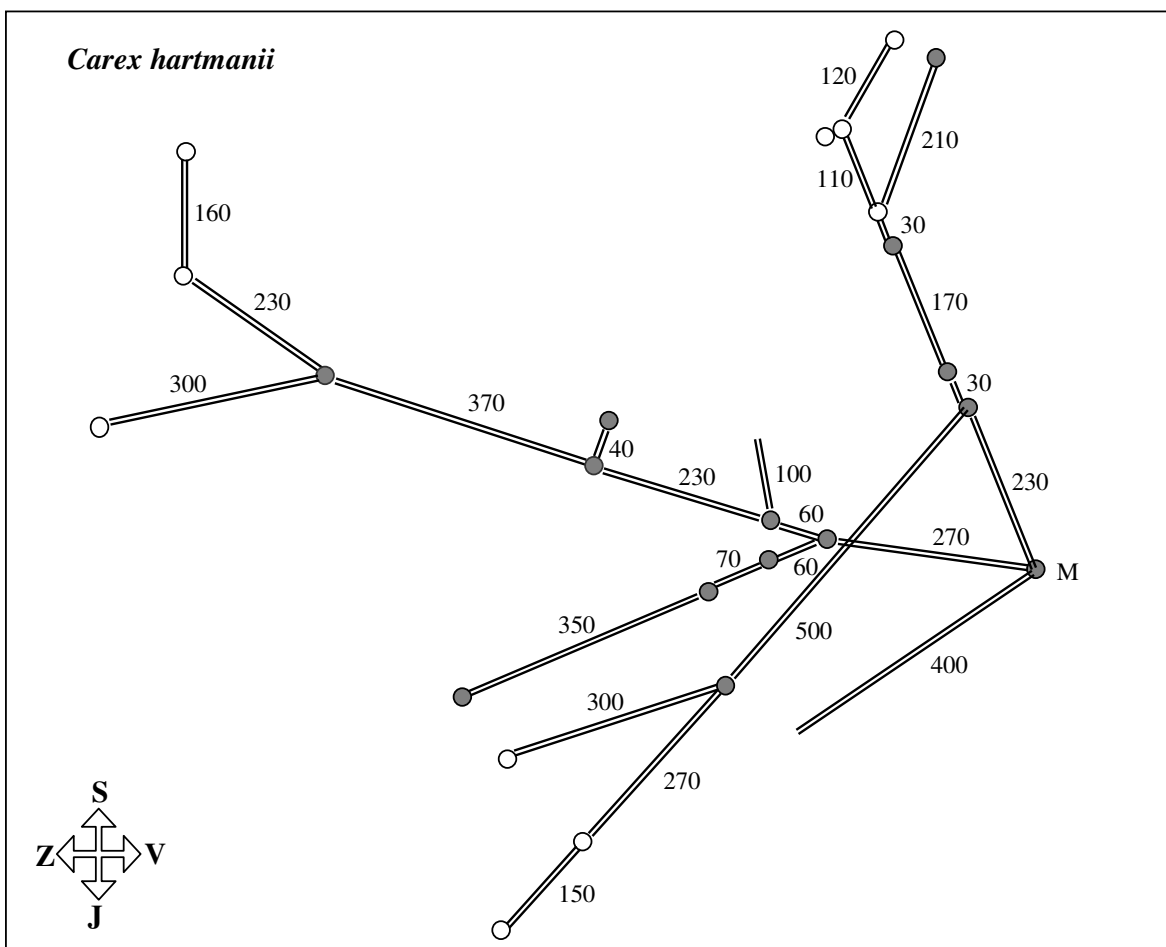
7.2c. Fytocenologické snímky.

| číslo snímku | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Juncus conglomeratus</i> | 1 | 1 | 2 | 2 | | 2 | | | | | 1 | | + | + | | | | |
| <i>Juncus effusus</i> | 1 | | | | + | 1 | 2 | | + | + | r | 1 | | | 2 | 1 | 1 | + |
| <i>Juncus tenuis</i> | | | | | | | | | | | + | | | 2 | | | | |
| <i>Knautia arvensis</i> | | | | | | | 1 | | | | + | | | | | | | |
| <i>Lathyrus pratensis</i> | 1 | 1 | + | 1 | | + | | | 1 | 1 | r | + | + | + | | | + | 1 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | | | | | | | + | | | | | | | | | | | |
| <i>Lolium perenne</i> | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | 1 | + |
| <i>Luzula campestris</i> | | | + | + | + | + | + | | | | + | | | + | | | | |
| <i>Lycopus europaeus</i> | | | 1 | | | | | | | | | | | | | + | | |
| <i>Lychnis flos-cuculi</i> | + | + | | + | + | + | | | | | + | + | + | + | | | | |
| <i>Lysimachia nummularia</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | r |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> | + | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | | | 1 | 4 | | | | | r | + | | |
| <i>Medicago lupulina</i> | | | | | | | + | | | | | | | | | | | |
| <i>Mentha arvensis</i> | + | | 1 | | + | + | + | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Molinia caerulea</i> | 3 | 3 | 2 | 3 | | | | | | | 1 | | 1 | | | | | |
| <i>Myosotis palustris</i> | | | 1 | 1 | | + | + | | | | | | | | | + | | |
| <i>Nardus stricta</i> | 1 | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pericaria amphibia</i> | | | | | | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>Phleum pratense</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 2 |
| <i>Picea abies</i> | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Pimpinella major</i> | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | 1 | + |
| <i>Plantago lanceolata</i> | | | | + | | | 1 | 1 | | | + | | | | | | | r |
| <i>Plantago major</i> | | | | | | | | | | | | | | | + | | | |
| <i>Poa trivialis</i> | + | | | | + | + | | | | | | | | | | | | |
| <i>Potentilla anserina</i> | | | | | | | | | | | + | + | | | | | | |
| <i>Potentilla erecta</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | + | 1 | 1 | 1 | + | | 1 | | + | + | | |
| <i>Prunella vulgaris</i> | 1 | 2 | 1 | + | | | 1 | 1 | | | + | | | | 2 | + | | |
| <i>Quercus robur</i> (juv.) | | | r | | | | | | | | r | | | | | | | |
| <i>Ranunculus acris</i> | 1 | 1 | 1 | + | | + | 1 | 1 | | | | + | | | 1 | + | 2 | + |
| <i>Ranunculus auricomus</i> | + | | + | + | + | 1 | | | | | | | r | | | | | |
| <i>Ranunculus flammula</i> | | | + | | | | | | | | r | | | | + | 1 | | |
| <i>Ranunculus repens</i> | | | | | | | + | 1 | | | + | + | 1 | | 1 | 1 | | + |
| <i>Rumex acetosa</i> | + | 1 | + | 1 | 1 | 1 | + | + | 1 | | | + | | | + | + | + | 1 |

7.3a. Schémata oddenkových systémů studovaných druhů.

Všechny zakreslené rostliny pocházejí z lokality Ohrazení; oddenkové systémy byly odkryty na konci vegetační sezony, ve druhé polovině října 2001 (*Carex hartmanii*), resp. 2002 (zbývající druhy).

Vysvětlivky: prázdné kroužky – pozice ramet s živými listy, plné kroužky – pozice ramet bez živých listů, dvojité čáry – oddenkové výběžky, M – mateřská rameta, číselné popisky – délky výběžků v milimetrech.



7.3b. Schémata oddenkových systémů studovaných druhů.

Poznámka 1: Výběžky následujících druhů jsou oproti předešlým zobrazeny v desetkrát větším měřítku.

Poznámka 2: Výběžky *C. umbrosa* jsou spíše vystoupavé, vzdálenosti mezi pozicemi ramet jsou proto na schématu poněkud zkresleny (nahodnoceny).

