

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Protistologie



Bc. Marie Škvorová

Vztah biodiverzity a produktivity ve společenstvech krásivek

Biodiversity-productivity relationship in desmid communities

Diplomová práce

Konzultantka: Mgr. Helena Bestová, Ph.D.

Školitel: doc. Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 12. 8. 2019

Podpis:

Poděkování

Velmi děkuji svým školícím Heleně Bestové a Pavlovi Škaloudovi. Helčo, děkuji Ti za Tvůj přístup, kdy jsem měla dostatek volnosti na vlastní nápady a byla směřována k samostatnosti. Děkuji za pečlivost, se kterou ses mi věnovala. Za Tvou podporu a trpělivost. Pavle, děkuji Ti za neutuchající ochotu a vstřícnost a za Tvé nakažlivé nadšení. Děkuji Vám oběma za seznámení s vědou.

Děkuji všem, kteří mi poradili se statistikou: Janě Duchoslavové, Tomáši Herbenovi, Zdeňku Janovskému, Tomáši Koubkovi, Matouši Pilnáčkovi, Janu Šimberovi a Martinu Weiserovi.

Děkuji vyučujícím, kolegům a kamarádům z algologického oddělení. Za příjemné prostředí, za podporu, za milé chvíle.

Poděkování patří také Romanu Mandovi a Báře Koutské za korekturu.

Za velikou a všestrannou pomoc během studia velmi děkuji své rodině.

Abstrakt

V této diplomové práci se zabývám vlivem biodiverzity na produktivitu ve společenstvech krásivek. Biodiverzita se výrazně globálně mění. Podoba vztahu biodiverzity a produktivity patří proto k významným výzkumným otázkám. Velký vliv na produktivitu mají tři aspekty diverzity: druhová bohatost, funkční diverzita a fylogenetická diverzita. Studie ukazují, že s vyšší diverzitou obecně produktivita stoupá. Je však málo studií, které porovnávají vliv vícero aspektů diverzity současně. Existující studie ukazují, že aspekty mohou být vzájemně propojeny. Studie jsou zaměřeny převážně na rostlinná společenstva, méně pak na další organismy, například řasy. Ve své práci jsem zkoumala, jak se při změně druhové bohatosti proměňuje vztah funkční či fylogenetické diverzity a produktivity ve společenstvech krásivek. Sestavila jsem experimentální společenstva krásivek o dvou až 12 druzích. Společenstva se lišila ve zvolených aspektech diverzity. Měřila jsem nárůst biomasy. Pro analýzy jsem použila index *overyielding*, který srovnává produkci polykultur s produkcí očekávanou na základě monokultur. Vztah *overyielding* vůči funkční diverzitě se lišil v závislosti na druhové bohatosti daných společenstev. Bayesovské regrese pro jednotlivé úrovně druhové bohatosti nebyly signifikantní, nicméně bayesovská regrese intervalů nejvyšších posteriorní hustot sklonů těchto regresí signifikantní byla. Posteriorní distribuce sklonů křivek funkční diverzity je signifikantně pozitivně korelovaná s druhovou bohatostí. Znamená to, že pozitivní vliv funkční diverzity na *overyielding* stoupá s druhovou bohatostí. Nárůst může být způsoben komplementárními interakcemi druhů. Ty mohou být v diverzitivnějších společenstvech silnější. Střední hodnoty posteriorních pravděpodobností bayesovských regresí (neboli nejvíce pravděpodobné sklony regresních přímek) nesignifikantně naznačují, že závislost *overyielding* na funkční diverzitě by mohla být v chudých společenstvech negativní a v bohatých pozitivní. Změna závislosti by mohla být způsobena funkčními vlastnostmi. Důležitost jednotlivých vlastností by se mohla podél gradientu druhové bohatosti měnit. Tato hypotéza může být zajímavým směrem dalšího výzkumu. Vztah *overyielding* a fylogenetické diverzity byl v rámci úrovně druhové bohatosti neprůkazný. Fylogenetická diverzita se tak ukázala být horším prediktorem *overyielding*, než funkční diverzita. Zároveň také není vhodným ukazatelem funkční diverzity společenstev krásivek.

Klíčová slova: biodiverzita, druhová bohatost, fylogenetická diverzita, funkční diverzita, krásivky, produktivita, společenstvo, velikost buňky

Abstract

This thesis deals with biodiversity-productivity relationship in desmid communities. Biodiversity is found to be changing globally. The biodiversity-productivity relationship is therefore an important research topic. Three aspects of biodiversity are thought to play an important role: species richness, functional diversity and phylogenetic diversity. It is known that in general, productivity is positively correlated with diversity. Interactions between different metrics of biodiversity are known less. Existing studies have shown that these interactions might be present. In general, biodiversity-productivity studies were mostly focused on plants. Less is known about other organisms, including algae. In this work I explore the relationship between overyielding and functional or phylogenetic diversity on a species richness gradient of desmid communities. I conducted an artificial biodiversity–ecosystem functioning experiment using combinations of two to 12 desmid species. Communities differed in the diversity aspects. I had measured the biomass growth. For the analysis, I have used the overyielding index, which is based on a comparison of a polyculture production with the production expected based on monoculture yields. The relationship of overyielding on functional diversity depended on species richness level. Bayesian regressions for observations within different species richness levels were not significant. On the other hand, when mean densities of posterior probabilities were put into another bayesian regression, there was a significant dependence of mean densities on species richness. This means, that the positive influence of functional diversity on overyielding grows stronger when species richness gets bigger. This relationship might be caused by complementary interactions between species. These interactions can get stronger in communities with higher diversity. Mean densities of posterior probabilities (the most likely regression model slopes) had an insignificant trend: overyielding might be correlated with functional diversity negatively in species poor communities, whereas the opposite is true in the species rich communities. This trend – if it exist – could be caused by functional traits. The importance of different traits can be changing along the species richness gradient. This hypothesis could provide an interesting direction for future research. Relationship between overyielding and phylogenetic diversity was insignificant within levels of species richness. Phylogenetic diversity has therefore been worse predictor of overyielding than functional diversity. At the same time, it is not a good proxy for functional diversity in desmid communities.

Key words: biodiversity, species richness, phylogenetic diversity, functional diversity, desmids, productivity, community, cell size

Seznam zkratek

Zkratka	Anglicky	Česky
AUC	<i>area under logistic growth curve</i>	plocha pod logistickou křivkou růstu
FD	<i>functional diversity</i>	funkční diverzita
OY	<i>overyielding</i>	„nadvýnos“
OY _{auc}	<i>overyielding computed with AUC</i>	„nadvýnos“ spočtený s AUC
PD	<i>phylogenetic diversity</i>	fylogenetická diverzita
SR	<i>species richness</i>	druhová bohatost

Obsah

1. Úvod.....	9
1.1 Produktivita.....	10
1.2 Biodiverzita.....	12
1.2.1 Druhová bohatost.....	14
1.2.2 Funkční diverzita	15
1.2.3 Fylogenetická diverzita.....	17
1.3 Krásivky.....	20
1.4 Cíle práce	21
2 Metody	22
2.1 Koncept pokusu	22
2.2 Kultury řas	22
2.3 Výpočet aspektů diverzity a výběr společenstev	23
2.3.1 Funkční diverzita	23
2.3.2 Fylogenetická diverzita.....	24
2.3.3 Výběr společenstev na základě aspektů diverzity	26
2.4 Růstový pokus.....	27
2.5 Analýza dat	28
2.5.1 Výpočet plochy pod křivkou	28
2.5.2 Výpočet <i>overyielding</i>	29
2.5.3 Regresní modely	29
3 Výsledky.....	30
3.1 Růst kultur.....	30
3.2 Analýza dat	30
4 Diskuze.....	36
4.1 Design pokusu.....	39

4.2	Možné směry budoucího výzkumu.....	40
5	Závěr.....	42
6	Seznam literatury.....	44
7	Příloha	55

1. Úvod

„We know that it has been experimentally shown that a plot of land will yield a greater weight if sown with several species and genera of grasses, than if sown with only two or three species.“

Darwin a Wallace, 1858

První experiment zkoumající vztah mezi biodiverzitou¹ a produktivitou² pochází již z 19. století. Jak si poprvé povšimli Darwin a Wallace (Hector & Hooper, 2002), biodiverzita není pouze důsledkem působení podmínek ekosystému³. Sama produktivitu a také řadu dalších vlastností ekosystému⁴ ovlivňuje (Tilman et al., 2014).

Vztahu biodiverzity a vlastností ekosystému se v posledních dekádách dostává zvýšené pozornosti. Biodiverzita se totiž významně celosvětově mění. Lidská činnost působí její pokles, stejně jako proměny druhového složení a vlastností, které dané druhy mají (Grime et al., 2000; McCollin et al., 2000). Vzrůstající obavy z pozorovaných změn vedly k založení projektu SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment). V roce 1993 uspořádal SCOPE konferenci na téma „Vliv diverzity a vlastností organismů na ekosystémové vlastnosti“. Konference byla impulsem pro vytvoření nového ekologického proudu. Již kolem roku 2010 bylo prací zabývajících se vztahem biodiverzity a fungování ekosystému na stovky (Cardinale et al., 2012). Vžil se pro ně název „Biodiversity – Ecosystem Functioning“. Během bezmála 30 let, které od konference uplynuly, se toto odvětví stalo široce zkoumanou a diskutovanou oblastí (Fox et al., 2013).

Pochopit vzájemné vztahy mezi biodiverzitou a ekosystémovými vlastnostmi umožňuje porozumět probíhajícím změnám. Je-li lépe znám tento oboustranný vztah, je možno na změny reagovat (Hooper et al., 2005). Právě produktivitě, jedné ze základních ekosystémových vlastností (Song et al., 2014) je věnována řada výzkumných prací (Cardinale et al., 2011; Tilman et al., 2014) Co konkrétně si lze představit pod produktivitou a proč by ji biodiverzita měla ovlivňovat?

¹ Biologická rozmanitost

² Schopnost tvořit biomasu

³ Organismy, prostředí a jejich interakce

⁴ Objemy látek a procesy ekosystému, například množství uhlíku, produktivita, stabilita

1.1 Produktivita

Produktivita patří mezi ekosystémové vlastnosti (Loreau et al., 2001), a proto představím nejprve tento pojem. Ekosystém lze definovat jako soubor druhů, abiotického prostředí a vzájemných interakcí všech složek. V závislosti na abiotických faktorech a druhovém složení se ekosystém různě chová, má různé měřitelné vlastnosti. Tyto ekosystémové vlastnosti se nazývají fungování ekosystému (*ecosystem functioning*). Fungování ekosystému zahrnuje tři pojmy: ekosystémové produkty, služby a ekosystémové funkce (Hooper et al., 2005).

Ekosystémové produkty a služby tvoří podskupinu ekosystémových funkcí. Je to ta část ekosystémových funkcí, která má pro člověka kladný význam. Mezi produkty patří potraviny, stavební materiály, medicínské látky, zdroje původních druhů pro křížení domestikovaných rostlin a zvířat, geny pro biotechnologie, prostředí pro turistiku a rekreaci. Ekosystémovými službami jsou například tyto procesy: udržování hydrologického cyklu, regulace klimatu, čištění vzduchu a vody, udržování složení atmosféry, opylování, vznik půdy a koloběh živin (Christensen et al., 1996; Daily, 1997).

Ekosystémové funkce zahrnují výše zmíněné produkty a služby a mnohé další funkce. Ekosystémové funkce je možno popsat pomocí objemů (množství materiálu, např. uhlíku či biomasy) a rychlostí procesů (toky materiálů a energie mezi částmi ekosystému) (Christensen et al., 1996; Daily, 1997). Mezi často studované ekosystémové funkce patří cyklus živin, náchylnost ekosystému k invazím, jeho stabilita a také již zmíněná produktivita (Tilman et al., 2014).

Produktivita je schopnost určitého společenstva produkovat biomasu za jednotku času (Allaby, 2010). Pojem společenstvo označuje populace 2 a více druhů žijících v daném čase a na daném místě (Ricklefs, 2008). Dalším užívaným pojmem je pak produkce. Produkce je množství biomasy, které bylo společenstvem za daný čas vytvořeno. Je rozlišována primární a sekundární produkce. Primární produkce vzniká díky autotrofním organismům⁵. Sekundární produkci tvoří heterotrofové⁶ (Allaby, 2010).

⁵ Např. řasy, vyšší rostliny

⁶ Např. živočichové

U primární produkce mohou standardně nastat dva fenomény (Kinzig et al., 2002). Prvním je *overyielding* („nadvýnos“, dále OY), koncept převzatý ze zemědělství (Vandermeer, 1989). Dochází k němu v případě, že celková produkce vícedruhových společenstev (dále polykultur) je vyšší, než produkce u druhů v příslušných jednodruhových společenstvech (dále monokulturách). Tedy v případě, že přidání druhu ke stávajícímu společenstvu způsobilo zvýšení celkové primární produkce. Druhým fenoménem je *underyielding* („podvýnos“). Dochází k němu ve společenstvech, která po přidání dalšího druhu nevykazují nárůst v celkové primární produkci (Drake, 2003).

Produktivita společenstev se může změnit v závislosti na biodiverzitě proto, že dochází ke změně interakcí přítomných organismů. Oba fenomény pak vyvstávají z interakcí druhů ve společenstvu⁷ (Cadotte et al., 2011). Přítomné interakce mohou mít na produktivitu negativní či pozitivní vliv. Negativní interakce, a tedy pokles produktivity, jsou působeny kompeticí o shodné zdroje (Hooper et al., 2005).

Pozitivní interakce se označují pojmem komplementarita. Komplementarita dále zahrnuje facilitaci a rozdělení nik⁸. Facilitace se vyskytuje tehdy, když přítomnost jednoho či více druhů vylepšuje podmínky pro další druh(y) (Cardinale et al., 2011). Příkladem jsou bobovité rostliny fixující dusík, kterým obohatí půdu a usnadní tak růst dalším rostlinám (Hooper et al., 2005). Rozdělení nik odráží míru využití zdrojů v prostředí. Pokrývají-li niky větší mírou dostupné zdroje, dojde k jejich lepšímu využití. Vyšší efektivita pak umožní vyšší produktivitu (Tilman, 1999; Tilman et al., 1997). Například studie zabývající se arbuskulárními houbami prokázala zvýšení produkce těch rostlin, v jejichž kořenech byla větší diverzita hub oproti produkci rostlin s nižší diverzitou. Houby byly komplementární ve využití zdrojů (Maherali & Klironomos, 2007).

Negativní a pozitivní interakce druhů mohou být ve společenstvech zastoupeny v různém poměru. Při změně biodiverzity se mění také interakce (Tilman et al., 2014). Výsledkem pak může být snížení či navýšení produkce (OY) (Drake, 2003). Produktivita je tedy přímo ovlivňována biodiverzitou. Jak lze přesněji biodiverzitu vymezit a jaký vztah se mezi ní a produktivitou očekává?

⁷ Dále také z interakce těchto druhů s prostředím, ta však již nespadá do zaměření této práce.

⁸ *Niche partitioning*. Nika je rozpětí faktorů prostředí, ve kterých organismus může žít (Hutchinson, 1957).

1.2 Biodiverzita

Biodiverzita má řadu podob, projevuje se na mnoha úrovních. Organismy se navzájem odlišují na úrovni genů, jedinců, druhů. Liší se jednotlivé populace, společenstva, ekosystémy, či rozložení biomů v rámci planety (Gaston, 1996; Wilson, 1992).

Pro řadu úrovní a podob biodiverzity existuje mnoho metrik. Biodiverzita může být popsána abundancí zvolených jednotek (genotypů, druhů, ekosystémů), vzájemnou vyrovnaností v četnosti zastoupení těchto jednotek (*evenness*), indexy diverzity kombinujícími abundanci a vyrovnanost. Dále vzájemnými interakcemi těchto jednotek či funkčními vlastnostmi (viz níže) (Hooper et al., 2005).

Každý z aspektů diverzity vypovídá o jiném jejím projevu. Pro výzkum vztahů biodiverzity a produktivity je důležité použít aspekty, které s tímto vztahem nejbližší souvisí (Díaz et al., 2006). V současnosti existují takovéto aspekty tři. Jsou jimi druhová bohatost (Cardinale et al., 2011), funkční diverzita a fylogenetická diverzita (Cadotte et al., 2011). Druhová bohatost (*species richness*, dále SR) značí počet druhů ve společenstvu (Cardinale et al., 2011). Funkční diverzita (*functional diversity*, dále FD) zachycuje rozmanitost vlastností důležitých pro fitness a interakce druhů (Ricotta, 2005). Fylogenetická diverzita (*phylogenetic diversity*, dále PD) odráží míru evoluční rozrůzněnosti přítomných druhů (Faith, 1992). Jaká závislost na těchto aspektech diverzity se u produktivity obecně očekává?

Při vzrůstu diverzity ve společenstvu může dojít k poklesu, nulové změně či nárůstu produktivity. K poklesu dojde v případě, že jsou přítomny silné negativní interakce (např. kompetice). Beze změny zůstane produktivita v případě, že společenstvo je silně řízeno abiotickými faktory, nebo jedním či několika již přítomnými dominantními druhy (Hooper et al., 2005).

Nárůst produktivity může být způsoben dvěma základními mechanismy. Prvním je *selection effect*, efekt výběru (Aarssen, 1997; Huston, 1997). Tento efekt bývá přítomen zejména v experimentálně sestavovaných společenstvech. Spolu se vzrůstáním diverzity těchto společenstev vzrůstá také pravděpodobnost, že do společenstva byl náhodně vybrán jeden druh, či bylo zvoleno několik druhů, které jsou vysoce produktivní. Nárůst produktivity s diverzitou pak může odrážet pouze tuto zvýšenou pravděpodobnost (Huston, 1997).

Druhým mechanismem jsou pozitivní interakce mezi druhy: komplementarita, tedy facilitace nebo rozdělení nik. Efekt výběru i komplementarita mohou být přítomny současně. Nárůst produktivity může být určen jakýmkoliv poměrem mezi jedním dominantním druhem a řadou druhů komplementárních (Hooper et al., 2005). Pro odlišení vlivu náhody a komplementarity se využívá přepočtení biomasy například pomocí metrik OY (Cardinale et al., 2011).

U nárůstu produktivity s diverzitou se pro SR a PD předpokládá postupná saturace (Hooper et al., 2005). Při vyšší diverzitě dochází k redundanci přítomných vlastností (Cadotte et al., 2011). Přidání dalšího druhu do společenstva již nepůsobí jejich výrazný nárůst. Produktivita tak se vzrůstáním diverzity může narůstat nejprve výrazně a poté stále pomaleji (Hooper et al., 2005).

Obecně se předpokládá, že pozitivní interakce mají silnější vliv než interakce negativní. Spolu s nárůstem diverzity by proto měla narůstat také produktivita (Hooper et al., 2005). K obecně předpokládané podobě vztahu biodiverzity a produktivity již existuje řada studií (Tilman et al., 2014). Nyní blíže představím jednotlivé aspekty biodiverzity a to, jaký vliv na produktivitu u nich byl pozorován.

1.2.1 Druhová bohatost

Druhová bohatost (SR) odpovídá celkovému počtu druhů v daném společenstvu. Nezahrnuje však jejich abundanci a vzájemnou vyrovnanost v početním zastoupení (Colwell, 2009; Tuomisto, 2010). Dalším podstatným zjednodušením je to, že druhy jsou brány jako uniformní jednotka (Srivastava et al., 2012).

Výhodou SR je, že díky velkému zjednodušení je relativně snadné ji změřit (Cardinale et al., 2011; Song et al., 2014). Nezávisle na vlastnostech a z nich vyplývající role ve společenstvu jsou všechny druhy považovány za funkčně ekvivalentní (Srivastava et al., 2012). Na druhou stranu toto zjednodušení může být i nevýhodné, protože SR neodráží vlastnosti společenstva. Jiné aspekty diverzity tak mohou vypovídat o produktivitě více (Cadotte et al., 2011).

Použití SR jako ukazatele biodiverzity bylo koncem minulého století motivováno změnami pozorovanými v přírodě. Byla pozorována ztráta biodiverzity a zdálo se, že druhy jsou extinkcí postiženy rovnoměrně (Tilman et al., 2014). Dalším důvodem bylo pravděpodobně zmíněné snadné užití aspektu (Song et al., 2014). Na konci minulého století po konferenci SCOPE byl proto právě tento aspekt biodiverzity užíván nejvíce. (Cardinale et al., 2011). I dnes je tento ukazatel biodiverzity často využíván (Tilman et al., 2014).

Vlivu SR na produktivitu zachycuje řada studií (Cardinale et al., 2011; Tilman et al., 2014). Například metaanalýza 44 studií ukázala, že polykultury s vyšším počtem druhů měly průměrně 1,7krát vyšší produktivitu, než monokultury (Weis et al., 2007). Dále pak metaanalýza přibližně 500 studií zaměřených na rostliny či řasy ukázala, že u 86 % z nich vyšší SR vedla k vyšší produktivitě. Přestože výsledky nelze považovat za univerzální, poměrně obecný trend ve směru a velikosti účinků diverzity je pozoruhodný (Cardinale et al., 2011). Stejná analýza ukázala, že z 375 studií byl OY přítomný u 37 % polykultur. K OY u druhově bohatých společenstev nedochází vždy. Časté však je, že produktivita celkově stoupá, ale nedosahuje úrovně nejproduktivnější monokultury (Cardinale et al., 2011). Pozorované vztahy se ukazují být globální, jak ukázala například studie travních společenstev s 31 výzkumnými místy (30 v Evropě, 1 v Kanadě). Produktivita byla signifikantně vyšší u čtyř druhových polykultur (nicméně sestávajících ze druhů s rozdílnými funkčními vlastnostmi), než u monokultur, a to na všech 31 místech (Finn et al., 2013).

1.2.2 Funkční diverzita

Funkční diverzitu (FD) lze definovat jako hodnotu a rozsah funkčních vlastností (Tilman, 2001). Jako funkční se označují takové vlastnosti organismů, které mají vliv na fungování ekosystému, jejich fitness či obojí. Vliv na fitness je nepřímý, projevuje se skrze působení na rozmnožování a přežívání (Nock, Vogt, & Beisner, 2016; Violle et al., 2007). Funkční vlastnosti se projevují v morfologii (adaptace na různé potravní strategie či habitaty), ve fyziologii (např. teplotní tolerance), reprodukci (např. četnost pohlavního rozmnožování a tvorby spor) a v chování (např. denní migrace) (Bremner et al., 2003; Lepš et al., 2006; Salmaso et al., 2015).

U řas jsou jako funkční vlastnosti označovány například rychlost růstu a rychlost příjmu živin. Z morfologických vlastností například přítomnost bičíku, slizu, heterocyst, exoskeletálních křemičitých struktur, aerotopů (Kruk et al., 2016; Salmaso et al., 2015). Za významnou vlastnost je považována velikost buňky. Bývá dokonce označována za „super-vlastnost“, protože ovlivňuje prakticky všechny aspekty biologie řas na úrovních buněk, populací a společenstev (Chisholm, 1992; Finkel et al., 2010; Litchman & Klausmeier, 2008; Marañón, 2014). Velikost bývá popisována pomocí tří údajů: povrchu, objemu a poměru povrchu k objemu dané buňky. Povrch, objem a jejich poměr určují míru interakce buňky s okolím. Ovlivňují například rychlost příjmu živin z okolí, rychlost metabolismu, a tím také rychlost růstu (Marañón, 2014).

Příkladem funkčních vlastností, které mívají pozitivní vliv na produktivitu společenstva, jsou výše uvedené dusík fixující rostliny (Hooper et al., 2005). Zmíněná velikost u řas pak například umožňuje zvolit jiné strategie při získávání a uchovávání (Salmaso et al., 2015). Větší zastoupení a rozsah funkčních vlastností ve společenstvu zvyšuje pravděpodobnost negativních i pozitivních interakcí. Častěji může docházet ke kompetici i ke komplementaritě, a tedy ovlivnění produktivity (Nock et al., 2016).

Pro výpočet FD se ze všech ve společenstvu přítomných vlastností vybere několik klíčových vlastností. Vhodný počet závisí na typu organismů a výzkumné otázce (Nock et al., 2016). Tyto vlastnosti jsou zjištěny pro všechny přítomné druhy, a podle záměru výzkumu se z řady existujících metrik FD (shrnutu např. v: Mason & Mouillot, 2013; Schleuter et al., 2010) vybere vhodná.

Výhodou FD je fakt, že odpovídá (zvoleným) funkčním vlastnostem společenstva. Druhy nejsou na rozdíl od SR vnímány jako funkčně shodné jednotky. Důležitý je nejenom počet druhů, ale také to, jakou roli ve společenstvu zastávají (Schleuter et al., 2010). Protože funkční vlastnosti určují interakce druhů, má FD potenciál vysvětlovat vztah biodiverzity a produktivity nejlépe (Cadotte et al., 2011).

Nevýhodou FD je relativně větší náročnost měření, která vyplývá z nutnosti zjistit hodnoty funkčních vlastností jednotlivých druhů zastoupených ve společenstvu. Zároveň je nutné funkční vlastnosti a konkrétní FD index zvolit s ohledem na výzkumnou otázku (Cadotte et al., 2011; Nock et al., 2016).

Funkční diverzita je považována za nejvíce efektivní aspekt diverzity pro detekci pozitivního vlivu biodiverzity na ekosystémové vlastnosti (Balvanera et al., 2006; Díaz et al., 2006; Griffin et al., 2009; Petchey & Gaston, 2006). Přesto je studií o vztahu produktivity a FD řádově méně, než studií o vztahu produktivity a SR (Cadotte et al., 2011; Cardinale et al., 2011). Například ve studii na makrořasách byla celková produktivita nejlépe vysvětlena vysoce produktivním druhem, nicméně OY byl nejlépe vysvětlen FD (Griffin et al., 2009). V metaanalýze 6 řasových studií lentických ekosystémů (jezera, rybníky, nádrže) nebyl u téměř poloviny experimentů detekován mezi FD a fungováním ekosystémů žádný vztah. U statisticky signifikantních výsledků byl téměř 4krát častější pozitivní vztah. Množství variability vysvětlené pomocí FD bylo spíše malé (Venail, 2017).

Některé studie se zabývají možností využití SR jako ukazatele FD, a porovnávají vliv těchto dvou aspektů, či jejich vzájemný vztah. Například dvě studie zkoumající vztah SR a FD na sukcesním gradientu označili SR za dobrý ukazatel FD (Bihn et al., 2010; Bu et al., 2014). Silnou souvislost SR a FD ukázala také studie na společenstvech litorálních bezobratlých (Heino, 2008). Vztah může být negativně či pozitivně korelovaný, dle míry nikového překrytí mezi druhy a míře vnitrodruhové variability (Díaz & Cabido, 2001). Vztah závisí na zvolených funkčních vlastnostech a typu FD (Cadotte et al., 2011). Vztah dále závisí na podmínkách prostředí a četnosti disturbance (Song et al., 2014). Například studie na pobřežních rostlinách podél 24 potoků v Kanadě ukázala, že vztah mezi FD a SR v závislosti na četnosti disturbance dosahoval kladných hodnot, či byl nulový (Biswas & Mallik, 2011). Hodnoty sklonů regresních přímek byly navíc odlišné v závislosti na intenzitě disturbance (Biswas & Mallik, 2011).

1.2.3 Fylogenetická diverzita

Fylogenetická diverzita (PD) zachycuje míru fylogenetických rozdílů ve společenstvu. Jedním z prvních a často užívaných indexů (Marc W. Cadotte & Davies, 2010) je index PD dle Faitha (1992). Faith definoval index PD jako součet délek větví fylogenetického stromu spojující všechny druhy daného společenstva (Faith, 1992). Také pozdější indexy vychází z délek větví fylogenetického stromu (Marc W. Cadotte & Davies, 2010). Délka větví nese informaci o relativním množství nových vlastností v dané části stromu. PD zachycuje „*option value*“, neboli možnost volby a diverzitu vlastností (Faith, 1992).

Diverzitu vlastností by měl tento index zachycovat proto, že fylogeneze zachycuje evoluci ekologií druhů. Jak postuloval již Darwin (1859) blíže příbuzné druhy si často bývají svými vlastnostmi více podobné než druhy evolučně vzdálenější.

Možností volby je míněno to, že v současnosti nemusíme vědět, které vlastnosti jsou důležité. V budoucnosti se může ukázat, že druhy, které nyní považujeme za postradatelné, ve skutečnosti plní důležitou ekosystémovou funkci či jsou zdrojem důležitého, například farmaceutického, produktu (IUCN, 1980). Společenstvo s vyšší PD má také vyšší možnost volby, tedy benefit zachování těch vlastností organismů, o kterých nyní není známo, zda jsou důležité. Toto je přidaná hodnota oproti SR a FD (Faith, 1992).

Výhodou PD je, že nepovažuje druhy za funkčně identické. Předpokládá se proto, že PD může být přesnějším měřítkem než SR. Předpoklad, že PD odráží funkční vlastnosti druhů zároveň vede k hypotéze, že PD může být použita jako ukazatel FD (Flynn & Palmer, 2011). V dalším textu porovnáám PD a FD. Nejprve uvedu dvě výhody použití PD. Zaprvé, různé funkční vlastnosti nutné k výpočtu FD mohou mít různý druh měřítka (kontinuální či kategoriální), důležitost pro sledovanou ekosystémovou vlastnost, různou varianci a kovarianci s dalšími vlastnostmi. Převést je vhodně na FD proto může být obtížné. Zároveň měření funkčních vlastností může být časově i finančně nákladné, nehledě na to, že v některých případech není ani možné (například při měření diverzity půdních bakterií (Srivastava et al., 2012)). PD je v tomto ohledu snáze měřitelné (Nock et al., 2016; Srivastava et al., 2012).

Druhou výhodou PD je, že je aspektem obecným, kompletně zachycujícím variabilitu společenstva. Projevy společenstva jsou určeny řadou vlastností. Pro interakce mezi druhy může být důležitá celá řada vlastností. Při použití PD jsou zahrnuty všechny vlastnosti potenciálně důležité (Cadotte et al., 2011; Srivastava et al., 2012).

Nevýhodou PD je, že k tomu, aby byla dobrým ukazatelem FD, je zapotřebí splnění dvou podmínek. Zaprvé, stejně jako jsou pro dobré určení FD potřebné dobře zvolené funkční vlastnosti, vyžaduje PD dobrý fylogenetický strom. Pokud je například přítomno radiální větvení, výsledný PD index má sníženou schopnost vypovídat o rozdílnosti společenstev (Srivastava et al., 2012).

Zadruhé, velmi důležitou podmínkou je přítomnost fylogenetického signálu u funkčních vlastností. Fylogenetický signál je tendence příbuzných druhů podobat se vzájemně více, než by se podobaly druhy zvolené náhodně na fylogenetickém stromu (Blomberg & Garland, 2002). Fylogenetický signál se může ztrácet. V závislosti na evoluci není patrný u všech vlastností. Vlastnosti naopak mohou být evolučně labilní a snadno se měnit (Losos, 2008). Simulace ukazují, že fylogenetický signál může být oslaben působením mnoha typů selekce, například stabilizující, směřované, fluktuující či divergentní (Revell et al. 2008). Pokud důležité vlastnosti nejsou evolučně konzervované a fylogenetický signál zaniká, ztrácí se také důvod pro korelaci FD a PD (Srivastava et al., 2012).

Nyní představím studie zabývající se vztahem PD a ekosystémových vlastností, a také studie zabývající se souvislostí PD s dalšími aspekty. V některých studiích byla PD pozitivně korelovaná se stabilitou (Cadotte, 2012; Pu et al., 2014). V experimentu na arbuskulárních houbách vedla vyšší PD k zachování vyšší výsledné SR. Předpokládaným mechanismem bylo to, že se vzdálenější druhy hub více odlišovaly ve svých vlastnostech (Maherali & Klironomos, 2007). PD vysvětlovala produktivitu travního společenstva lépe, než SR a FD (Cadotte et al., 2009). Stejný závěr přinesla také metaanalýza dat z experimentů provedených na travních společenstev v rozsahu 20 let (Cadotte et al., 2008). V metaanalýze 29 travních společenstev vysvětlovaly FD a PD podobné množství variability. Tento vztah existoval i přesto, že funkční vlastnosti byly pouze částečně korelované s fylogenezí, a FD byla pouze částečně korelovaná s PD (Flynn & Palmer, 2011). Na druhou stranu Pavoine et al. (2013) rozdělili FD a PD na několik složek diverzity, čímž odfiltrovali kovarianci mezi FD a PD. Následné srovnání s nulovými modely a rostlinnými společenstvy ukázalo, že PD bylo nepřesným ukazatelem FD a SR bylo lepším ukazatelem než PD (Pavoine et al., 2013).

Nové vyhodnocení 16 travních experimentů ukázalo, že při odfiltrování vlivu SR neměla PD na produktivitu vliv. Naproti tomu SR měla vliv na produktivitu i při odfiltrování vlivu PD (Venail et al., 2015).

Rovněž studie na společenstvech zelených řas naznačuje, že PD není dobrým ukazatelem PD. U společenstev s vyšší SR byla produktivita pozitivně závislá na FD a negativně na PD (Steudel et al., 2016). Nedávná analýza více než 15 000 druhů obratlovců a jejich funkčních vlastností ukázala, že PD koreluje s FD silněji, když je pro výpočet FD použito více funkčních vlastností. PD tak může být ukazatelem FD při vysoké diverzitě pozorovaných vlastností. Korelace však může být oslabena průběhem evoluce (Tucker et al., 2018).

Uvedené studie ukazují, že mezi zmíněnými aspekty diverzity mohou být interakce. SR může ovlivňovat vztah produktivity a dalších aspektů. Příčinou může být efekt výběru (Huston, 1997), stejně jako interakce druhů (Hooper et al., 2005). Studií, které porovnávají vliv aspektů diverzity je malý počet, a je jen jediná studie, která porovnává závislost produktivity na FD a PD při současné manipulaci SR (Steudel et al., 2016).

Zároveň nejvíce byly zkoumány vyšší rostliny a terestrické ekosystémy. Další organismy a ekosystémy byly zkoumány méně (Cardinale et al., 2011). Například primárních studií zabývajících se FD existovalo na sladkovodních řasách z lentického prostředí před 2 lety pouze 6 (Venail, 2017). Studie zaměřující se odlišné organismy, než vyšší rostliny, a na jiné ekosystémy, než terestrické tak mohou pomoci propojit poznání z různých oblastí výzkumu (Balvanera et al., 2006).

1.3 Krásivky

Jako modelové organismy jsem zvolila krásivky. Krásivky jsou zelené řasy patřící do vývojové linie Streptophyta, třídy spájitých řas Zygnematophyceae. Tato monofyletická třída se dále dělí na dva řády, Zygnematales a krásivky – Desmidiiales. Zástupci řádu Desmidiiales jsou označováni jako pravé krásivky. Jejich charakteristickým znakem je buněčná stěna, která je tvořená alespoň dvěma segmenty a je ornamentovaná (Coesel & Meesters, 2007; Kaštovský et al., 2018).

Řád Desmidiiales je monofyletický (Gontcharov et al., 2003; Hall et al., 2008; McCourt et al., 2000). Tradičně byl na základě morfologie dělen do 4 čeledí (Brook, 1981). Toto dělení bylo v současnosti podpořeno i fylogenetickými analýzami. Hall et al. (2008) rozdělili řád Desmidiiales do tří monofyletických čeledí Gonatozygaceae, Closteriaceae a Desmidiaceae, a jedné parafyletické čeledi Peniaceae.

Krásivky jsem zvolila z několika důvodů:

- Práce umožní rozšířit poznání o vztahu diverzity a produktivity. Ten je u zelených řas oproti vyšším rostlinám méně zkoumaný.
- Krásivky jsou velmi diverzifikované ve svých tvarech a velikostech (Coesel & Meesters, 2007). Liší se proto výrazně v důležité funkční vlastnosti, velikosti buněk. Velikost je u řas považována za „super-vlastnost“, která ovlivňuje řadu dalších (Marañón, 2014) Mohla by tak být vhodnou volbou pro výpočet FD (Venail, 2017). Navzdory potenciálně existujícímu vztahu byl vliv velikosti buňky na ekosystémové vlastnosti testován dosud pouze jedinou studií (Shurin et al., 2014), a další studie proto budou přínosné (Venail, 2017).
- Důležitým předpokladem toho, aby PD byla ukazatelem FD, je přítomnost fylogenetického signálu (Srivastava et al., 2012). Ta závisí mimo jiné také na vhodné volbě fylogenetického měřítka (Losos, 2008). Steudel et al. (2016) zjistili, že PD byla špatným ukazatelem FD u zelených řas. Studie však zahrnovala široké rozpětí fylogenetického měřítka. U fylogeneticky úžeji zaměřené studie by vztah mezi FD a PD mohl být jiný. Krásivky jsou pro takovou studii vhodné, neboť spadají do jediného taxonu jsou mladou evoluční větví.

1.4 Cíle práce

V této práci porovnáám vliv tří aspektů biodiverzity na produktivitu. Využiji k tomu experimentálně sestavená společenstva krásivek.

Kladu si tyto otázky:

- Je produktivita společenstva krásivek úzce spojena s jeho diverzitou? Jestliže ano, jak diverzita produktivitu ovlivňuje?
- Který aspekt diverzity (druhová bohatost, funkční diverzita, fylogenetická diverzita) je ten, který hraje roli? Jak se liší vliv jednotlivých aspektů?
- Jak jsou tyto aspekty navzájem provázány? Například produktivitu často ovlivňuje druhové bohatství. Jak se při vzrůstajícím počtu druhů ve společenstvu proměňuje vztah dalších aspektů diverzity a produktivity?

2 Metody

2.1 Koncept pokusu

V rámci pokusu jsem porovnávala vliv tří aspektů biodiverzity na produktivitu společenstev. Zvolenými metrikami byly druhová bohatost (SR), funkční diverzita (FD) a fylogenetická diverzita (PD).

2.2 Kultury řas

Druhy krásivek jsem vybrala podle dvou kritérií. Zaprvé podle fylogeneze – zástupci byli vybráni rovnoměrně napříč fylogenetickým stromem. Zadruhé podle morfologie, vybrala jsem krásivky netvořící vláknité kolonie, rozmanité v tvarech a velikosti. Krásivky jsem objednala ze sbírek kultur řas Culture Collection of Algae and Protozoa (CCAP, Argyll, Velká Británie) a Sammlung von Algenkulturen der Universität Göttingen (SAG, Göttingen, Německo). Jedná se o monoklonální kultury. Vybrané kultury byly axenické, tzn. obsahující pouze daný druh a žádný jiný organismus. V rámci experimentu jsem použila 13 druhů, které dobře rostly ve zvolených laboratorních podmínkách (*Tab 2.1 Seznam druhů použitých v experimentu. Druhy pochází ze sbírek kultur řas CCAC a SAG. Tab 2.1*).

Tab 2.1 Seznam druhů použitých v experimentu. Druhy pochází ze sbírek kultur řas CCAC a SAG.

DRUH	SBÍRKA	KÓD
<i>Actinotaenium curtum</i>	SAG	32.93
<i>Closterium baillyanum</i>	SAG	50.89
<i>Closterium cornu</i>	SAG	132.80
<i>Cosmarium botrytis</i>	SAG	136.80
<i>Cosmarium cf. impressulum</i>	SAG	612-10
<i>Cosmarium reniforme</i>	SAG	140.80
<i>Cosmarium subprotumidum</i>	SAG	22.97
<i>Euastrum didelta cf.</i>	CCAC	0149
<i>Micrasterias truncata</i>	CCAC	0046
<i>Staurastrum arctiscon</i>	CCAC	0116
<i>Staurastrum polytrichum</i>	SAG	20.98
<i>Staurastrum punctulatum</i>	SAG	19.83
<i>Stauroidesmus convergens</i>	SAG	128.80

2.3 Výpočet aspektů diverzity a výběr společenstev

Nejprve jsem spočítala hodnoty FD a PD pro všechny teoreticky možné kombinace společenstev o 1 druhu až 13 druzích. Dále jsem vybrala několik úrovní SR, tedy celkových počtů druhů ve společenstvech. V rámci každé úrovně jsem vybrala vždy 13 společenstev tak, aby odrážela možnou funkční a fylogenetickou diverzitu.

Z různých typů indexů, kterými lze SR, FD a PD měřit, jsem vybrala takové, jejichž hodnoty vzrůstají spolu se zvyšováním počtu druhů ve společenstvu.

2.3.1 Funkční diverzita

Nejprve jsem změřila vybrané funkční vlastnosti: povrch, objem a poměr povrchu k objemu. Řasy jsem vyfotila s použitím mikroskopu OLYMPUS BX51 a fotoaparátu CANON EOS 700D při zvětšení 400. Pro každý druh jsem v programu ImageJ (Schneider et al., 2012) změřila rozměry náhodně vybraných buněk. Z frontálního pohledu jsem měřila délku, šířku a podle potřeby další rozměry (délku výrůstků – ramen, aj.) vždy nejméně u 50 buněk. Dále jsem z apikálního pohledu měřila tloušťku vždy alespoň u 7 buněk.

Povrch a objem jsem nejprve spočítala pro konkrétní buňku za použití příslušných rozměrů z frontálních měření a za použití průměru tloušťky z apikálních měření. Následně jsem spočítala celkový průměrný povrch a objem u daného druhu. Pro výpočet jsem použila vzorce Hillebrand et al. (1999).

U několika krásivek jsem použila aproximaci tvaru. Z frontálního jsem spočítala obsah (A), obvod (O), délku (a) a šířku (b). Z apikálních měření jsem spočítala tloušťku buňky (c). Povrch (S) a objem (V) krásivek jsem odhadla pomocí obecného elipsoidu (V_{elipsoid}), spočteného dle hodnot a , b a c ; a dále dle obsahu (A_{elipsa}) a obvodu (O_{elipsa}) elipsy s osami a a b . Objem jsem spočítala z rovnice $V/V_{\text{elipsoid}} = A/A_{\text{elipsa}}$, neboli $V_x = (A_x \cdot V_{\text{elipsoid}})/A_{\text{elipsa}}$. Povrch jsem spočítala z rovnice $S = (O \cdot S_{\text{elipsoid}})/O_{\text{elipsa}}$.

Všechny vzorce jsou uvedeny dle Neustupa et al. (2011; 2013). Hodnoty funkčních vlastností jsem logaritmovala. Dále jsem je standardizovala odečtením průměrné hodnoty a vydělením směrodatnou odchylkou (Legendre & Legendre, 2012).

Pro výpočet FD jsem zvolila funkční dendrogram. FD společenstva je zde počítána jako součet délek větví spojující všechny druhy ve společenstvu (Petchey & Gaston, 2002). Funkční dendrogram byl vytvořen dle Moucheta et al. (2008).

2.3.2 Fylogenetická diverzita

Z krásivek jsem izolovala sekvence *rbcL* a na jejich základě sestavila fylogenetický strom. Tento strom jsem použila ke spočítání fylogenetické diverzity společenstev.

2.3.2.1 Izolace dna, PCR, sekvenování

Kultury krásivek jsem pomocí pipety přenesla do dvoumilitrových mikrozkušavek. Přidala jsem InstaGene matrix kit (BioRad) a kultury mechanicky rozdrtila pomocí skleněných kuliček. Dále jsem mikrozkušavky umístila do termobloku (Thermomixer compact, Eppendorf) na 30 minut při teplotě 56 °C a s frekvencí míchání 700 rpm. Poté jsem eppendorfky promíchala (Vortex Genie 2, Scientific Industries) a vložila zpět do termobloku, tentokrát na 8 minut při 100 °C. Následně jsem eppendorfky rychle zchladila v ledu a opět promíchala vortexem. Dále jsem je centrifugovala (Centrifuge 5415D, Eppendorf) 2 minuty při 12000 rpm. Koncentrace DNA jsem změřila pomocí nanodropu (NanoDrop 1000, Thermo Scientific) a naředila tak, aby byly nejvýše 60 ng/μl. Získanou DNA jsem uchovávala při teplotě -18 °C.

Dále jsem metodou PCR amplifikovala úsek chloroplastové DNA *rbcL*. K amplifikaci jsem použila 2 primery, MaGo1F (ATGTCACCACAAACNGAAAC) a MaGo3R (GTATCRATHGTWTCAAATTC) (Gontcharov et al., 2004). Pro PCR reakce jsem připravila 20 μl master mixu: 12,9 μl sterilní Milli-Q vody, 2 μl PCR Gold Bufferu (Applied biosystems), 0,4 μl dNTP [10 μM], 0,25 μl primerů [25 pmol/ml], 2,4 μl Mg₂Cl [25 mM], 0,6 μl 360 GC Enhanceru, 0,2 μl AmpliTaq Gold DNA Polymerasy (Applied biosystems) [5U/μl], 1 μl DNA [7-20 ng/ μl].

Připravenou směs jsem rozdělila do mikrozkušavek a přidala vždy 1 μl připravených DNA vzorků. PCR reakci jsem provedla v termocykléru Touchgene gradient cycler (Techne, Cambridge, UK). Použila jsem následující optimalizovaný cyklus. Denaturace: 94°C po dobu 10 min; 35 cyklů: 94° C – 1 min, 48° C – 1 min, 72° C – 2,5 min; závěrečná elongace: 72° C po dobu 10 min.

Výsledek PCR jsem kontrolovala pomocí 1 % TAE agarózového gelu. Dále jsem vzorky přečistila pomocí JetQuick PCR Purification Kit (Genomer, Löhne, Germany) podle pokynů výrobce. Sekvenování provedla firma Macrogen Inc (Soul, Jižní Korea).

2.3.2.2 *Fylogenetický strom*

Pomocí programu SeqAssem (SequentiX) jsem ze sekvence forward a reverse primeru vytvořila konsenzuální sekvence. Tyto získané sekvence 13 řas jsem doplnila 134 sekvencemi z databáze NCBI GenBank. V programu MEGA 5.05 (Kumar et al., 2018) jsem pomocí algoritmu ClustalW vytvořila alignment. V programu jModeltestu 2.1.4 jsem pomocí testu Bayesian information criterion (BIC) zvolila nejvhodnější substituční modely.

Pomocí metody Bayesovské inference jsem v programu programu MrBayes verze 3.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) vytvořila fylogenetický strom. Použila jsem čtyři paralelní Monte Carlo Markovovy řetězce (MCMC). Analýza běžela 5 miliónu generací. Stromy a parametry byly zaznamenány každých 100 generací. Konvergence bylo dosaženo.

Analýzy bootstrapové podpory linií jsem stanovila pomocí metody ML (*maximum likelihood*). Bootstrapovou ML analýzu (100 replikací) jsem provedla v programu GARLI (Zwickl, 2006).

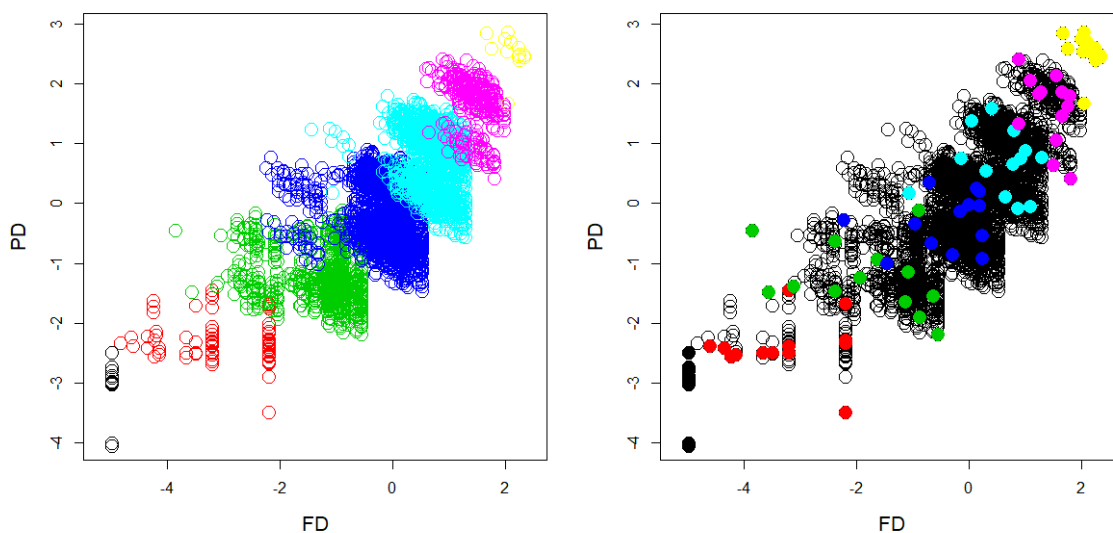
2.3.2.3 *Výpočet fylogenetické diverzity*

Na základě fylogenetického stromu jsem spočítala PD všech teoreticky možných společenstev. Použila jsem index PD dle Faitha (1992). PD dle něj odpovídá součtu délek větví fylogenetického stromu spojujícímu všechny druhy daného společenstva (Faith, 1992).

2.3.3 Výběr společenstev na základě aspektů diverzity

Zvolila jsem těchto 7 úrovní SR: 1, 2, 4, 6, 8, 10 a 12 druhů ve společenstvu. V každé úrovni jsem ze všech teoreticky možných kombinací druhů vybrala 13 společenstev. Společenstva jsem vybírala podle dvou kritérií. Prvním kritériem bylo, aby společenstva pokrývala všechny možné kombinace FD a PD (Obr 2.1). Aspekty FD a PD jsem standardizovala odečtením průměrné hodnoty a následným vydělením směrodatnou odchylkou (dle Legendre & Legendre, 2012). Díky tomu nabývaly FD i PD podobného rozpětí hodnot. V příslušné úrovni SR jsem společenstva vybírala tak, aby byly body na grafu FD a PD rovnoměrně rozmístěné (Obr 2.1, podrobněji Příloha). Body byly vybírány automaticky pomocí funkce, která vylučuje body tvořící nejbližší dvojici v matici vzdáleností, do chvíle, kdy zbývá požadovaný počet bodů.

Druhým kritériem bylo rovnoměrné použití všech 13 druhů v rámci dané úrovně. Část vybraných společenstev jsem proto následně nahradila tak, aby zůstaly zachovány podobné hodnoty FD a PD. Zároveň jsem vyrovnala počty použití jednotlivých druhů v rámci úrovně. Pro výpočty FD, PD a kombinací společenstev jsem použila balíčky „FD“ (Laliberté et al., 2015), „Picante“ (Kembel et al., 2010) a program R - verze 3.5.0 (R Core Development Team, 2014).



Obr 2.1 Funkční diverzita (FD) a fylogenetická diverzita (PD) pro všechny teoreticky možné kombinace druhů v experimentu. Každý bod značí 1 společenstvo. Na levém grafu jsou barevně odlišené úrovně druhové bohatosti (SR). Na pravém grafu jsou barevně vyznačena ta společenstva dané úrovně, která byla pro pokus vybrána. V každé úrovni jsem zvolila 13 společenstev. Barvy značí počet druhů: černá – 1, červená – 2, zelená – 4, tmavě modrá – 6, světle modrá – 8, růžová – 10, žlutá – 12.

2.4 Růstový pokus

Řasy jsem kultivovala v modifikovaném médiu DY IV⁹. Přidáním pufru MES jsem zajistila kyselé pH o hodnotě cca 5,5. Pět dní před zahájením pokusu jsem řasy umístila do čerstvého média. Kultury řas tak na začátku pokusu měly dostatek živin a byly v exponenciální fázi růstu.

Při přípravě pokusu jsem kultury řas nejprve zředila tak, aby bylo 120 buněk ve 100 μl média. Koncentrace řas jsem zjistila pod mikroskopem pomocí počítačí komůrky Nageotte. Kultura řasy *Actinotaenium curtum* tvořila pomocí extracelulárního slizu shluky buněk, které bylo obtížné počítat. Pro rozrušení slizu a k oddělení jednotlivých buněk jsem kulturu umístila na 30 minut do ultrazvuku (TESLA UC 405 BJ 1). Dle předchozího přípravného pozorování vlivu ultrazvuku na růst kultury *Actinotaenium*, by kultura neměla být ovlivněna.

Následně jsem řasy pipetovala do společenstev. Pro pokus jsem použila 48komůrkové destičky (Greiner Bio-one CELLSTAR®). Krajní řádky a sloupce destiček a otvory mezi jednotlivými komůrkami jsem naplnila destilovanou vodou. Vodu na okrajích jsem v průběhu pokusu pravidelně doplňovala, čímž jsem minimalizovala výpar média v komůrkách se společenstvy. Společenstva jsem umístila do všech zbývajících komůrek.

Řasy jsem do komůrek pipetovala tak, aby vždy výsledný objem byl 1200 μl a výsledný počet buněk 1400. Například u 12druhového společenstva jsem do komůrky pipetovala 100 μl média od každé kultury. Zásobní nařaděné kultury jsem po dobu pipetování pravidelně protřepávala, aby byla zachována rovnoměrná distribuce buněk v médiu.

Destičky se společenstvy jsem umístila do stálé teploty 21 °C pod stálé osvětlení 13-26 μmol fotonů m⁻² s⁻¹ v závislosti na pozici pod osvětlením. Intenzitu osvětlení jsem zvolila dle předchozích měření, kdy při této intenzitě řasy dobře rostly. Pozici destiček jsem 1x denně náhodně měnila. Každý den jsem pomocí PAMfluorometru (PSI FluorCam FC 800) měřila fluorescenci, čímž bylo odhadováno množství chlorofylu-a (Seppälä & Balode, 1997). Fluorescence chlorofylu-a byla použita k odhadu množství řasové biomasy (Eaton et al, 1998). Měřila jsem 42 dnů, do chvíle, kdy cca 60 % kultur dosáhlo stacionární fáze růstu.

⁹ <http://botany.natur.cuni.cz/algo/caup-media.html#DY4>

2.5 Analýza dat

Pokus měl 4 opakování. Z původně nasazených 364 mikrokosmů (91 společenstev), jsem 34 vyřadila kvůli chybě v pipetování (21) či výrazně odlišnému růstu od ostatních opakování (13). Po vyřazení zbylo 330 mikrokosmů, 89 společenstev (13 monokultur, 76 polykultur).

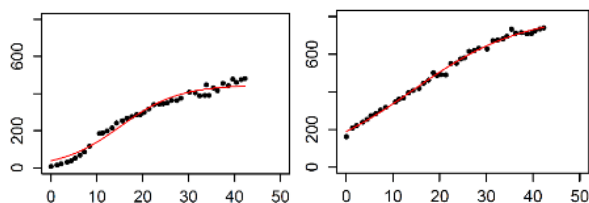
Opakování pro daná společenstva jsem vždy zprůměrovala, a to ze dvou důvodů. Zaprvé pro výpočet OY¹⁰ bylo třeba průměrovat údaje monokultur, a ty pak porovnávat s polykulturami. Zadruhé mezi jednotlivými opakováními byla poměrně velká variabilita, která zakrývala celkové trendy napříč společenstvy.

2.5.1 Výpočet plochy pod křivkou

Jako údaj pro výpočet indexu OY se typicky stanovuje koncová hodnota biomasy daného společenství (Vandermeer, 1989). Existuje také varianta měřit nárůst biomasy společenstva, proložit jím logistickou růstovou křivku a spočítat plochu pod touto křivkou (*area under curve*, AUC). Plocha pod křivkou (AUC) propojuje několik logistických parametrů – její hodnota je ovlivněna počáteční velikostí populace, rychlostí růstu, a nosnou kapacitou prostředí (Sprouffske & Wagner, 2016). Právě plochu pod křivkou jsem použila pro své analýzy.

Nejprve jsem zpracovala naměřená data o růstu biomasy. Všechny změřené body u každého společenstva jsem proložila logistickou růstovou křivkou (

Obr 2.2). Dále jsem spočítala plochu pod logistickou křivkou (*area under curve* – AUC). Plocha byla počítána vždy pouze bezprostředně pod křivkou, od počáteční hodnoty biomasy výše. Jinými slovy velikost plochy pod křivkou nezáležela na počáteční hodnotě biomasy. Ta nebyla do výpočtu plochy zahrnuta. Velikost záležela pouze na nárůstu biomasy. Obojí bylo provedeno za použití R balíčku Growthcurver (Sprouffske & Wagner, 2016).



Obr 2.2 Příklad logistických růstových křivek proložených daty o růstu biomasy kultur. Jedná se o dvoudruhové kultury (zleva: *Cosmarium cucumis* a *Cosmarium reniformis*, *Closterium cornu* a *Cosmarium botrytis*). Osa x značí počet dnů, osa y množství chlorofylu a – ukazatele biomasy.

¹⁰ *Overyielding*, „nadvýnos“ společenstva oproti očekávané biomase

2.5.2 Výpočet *overyielding*

Pro výpočet OY_{auc}^{11} jsem využila údaje o biomase spočtené jako plocha pod křivkou (viz výše). OY_{auc} jsem spočítala podle následujícího vzorce:

$$OY_{auc} = Y / \text{MAX}(M_i)$$

Kde Y je biomasa dané polykultury a M_i je biomasa i -tého druhu v při růstu v monokultuře. OY_{auc} odpovídá poměru biomasy dané polykultury a biomase toho druhu z polykultury, který byl v monokultuře nejvíce produktivní. Vzorec převzat od Špačkové & Lepše (2003). Je ekvivalentní s I_1 indexem dle Garniera et al. (1997) a s D_{max} dle Loreau (1998).

Pro zlepšení předpokladů modelů jsem ve statistických analýzách užívala logaritmus OY_{auc} . Jestliže biomasa polykultury dosáhla biomasy nejvíce produktivní monokultury, poté $\log(OY_{auc})$ bylo rovno nule. Nižší hodnoty znamenaly, že k OY nedošlo.

2.5.3 Regresní modely

K zodpovězení výzkumných otázek jsem použila regresní modely se vhodnou transformací dat. Pro závislost OY_{auc} na SR jsem zvolila power model (log-log transformace). Pro závislost OY_{auc} na FD či PD exponenciální (logaritmované OY_{auc}). Rovněž pro regresní modely se SR a zároveň FD či PD jsem zvolila exponenciální transformaci.

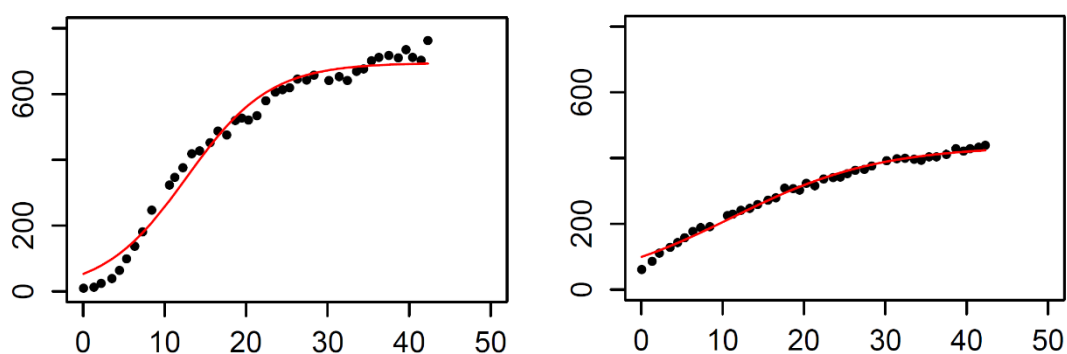
Dále jsem provedla bayesovskou regresi, a to vždy pro FD či PD v jedné úrovni SR (např. OY_{auc} na FD pro všechna dvoudruhová společenstva). Z těchto regresí jsem získala údaje o středních hodnotách aposteriorního rozdělení sklonů regresních přímek (nejvíce pravděpodobné sklony). Bayesovskou regresí jsem otestovala, zda se tyto střední hodnoty (pro FD či pro PD) spolu se změnou SR mění.

¹¹ *Overyielding*, „nadvýnos“ společenstva oproti očekávané biomase počítaný jako poměr ploch pod logistickými růstovými křivkami

3 Výsledky

3.1 Růst kultur

Růst kultur krásivek byl pravidelný. Jednotlivé kultury se lišily ve výsledných hodnotách biomasy. V polykulturách byly obsaženy druhy s výrazně odlišnými růstovými rychlostmi. Patrně v důsledku toho většina křivek neměla většina logistických křivek esovitý průběh. Průběh křivek byl spíše lineární (Obr 3.1).

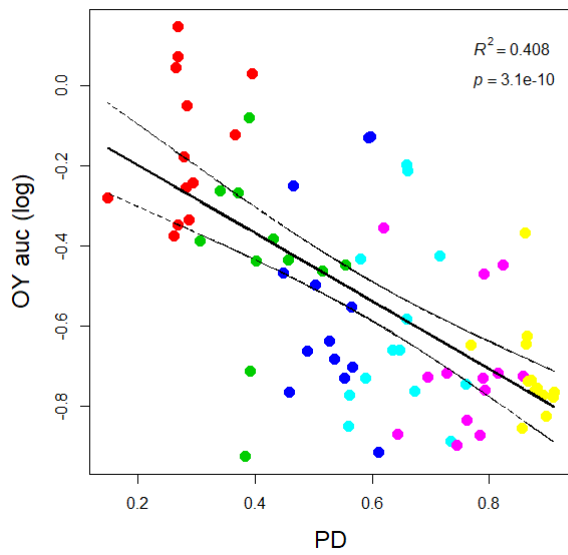
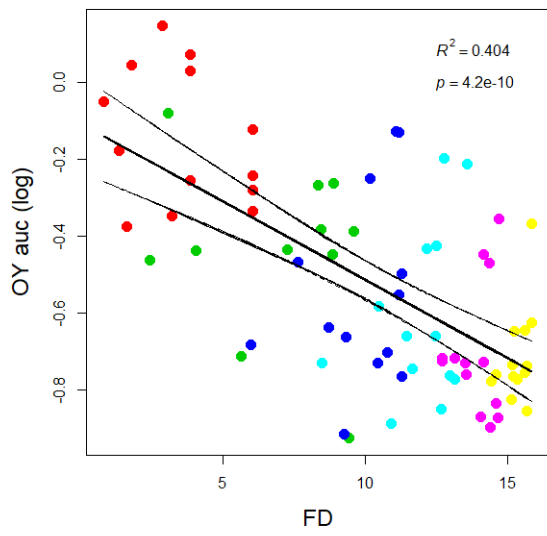
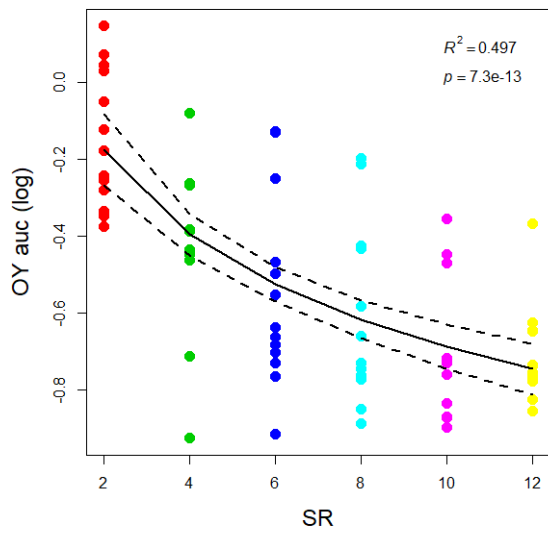


Obr 3.1 Příklad primárních dat – růstové křivky kultur. Většina kultur neměla esovitý průběh (vlevo), který je typický pro křivky logistického růstu. Měla průběh spíše lineární (vpravo). Osa x značí počet dnů, osa y množství chlorofylu a – ukazatele biomasy.

3.2 Analýza dat

Mojí první výzkumnou otázkou bylo „jak produktivita souvisí s diverzitou“, a proto jsem nejprve udělala modely s jednou vysvětlující proměnnou. Log-log regresní model závislosti OY_{auc} na SR vysvětlil 49 % variability. Exponenciální regresní modely vysvětlily pro FD 40 % a pro PD 41 % variability (

Obr 3.2), závislost byla negativní.



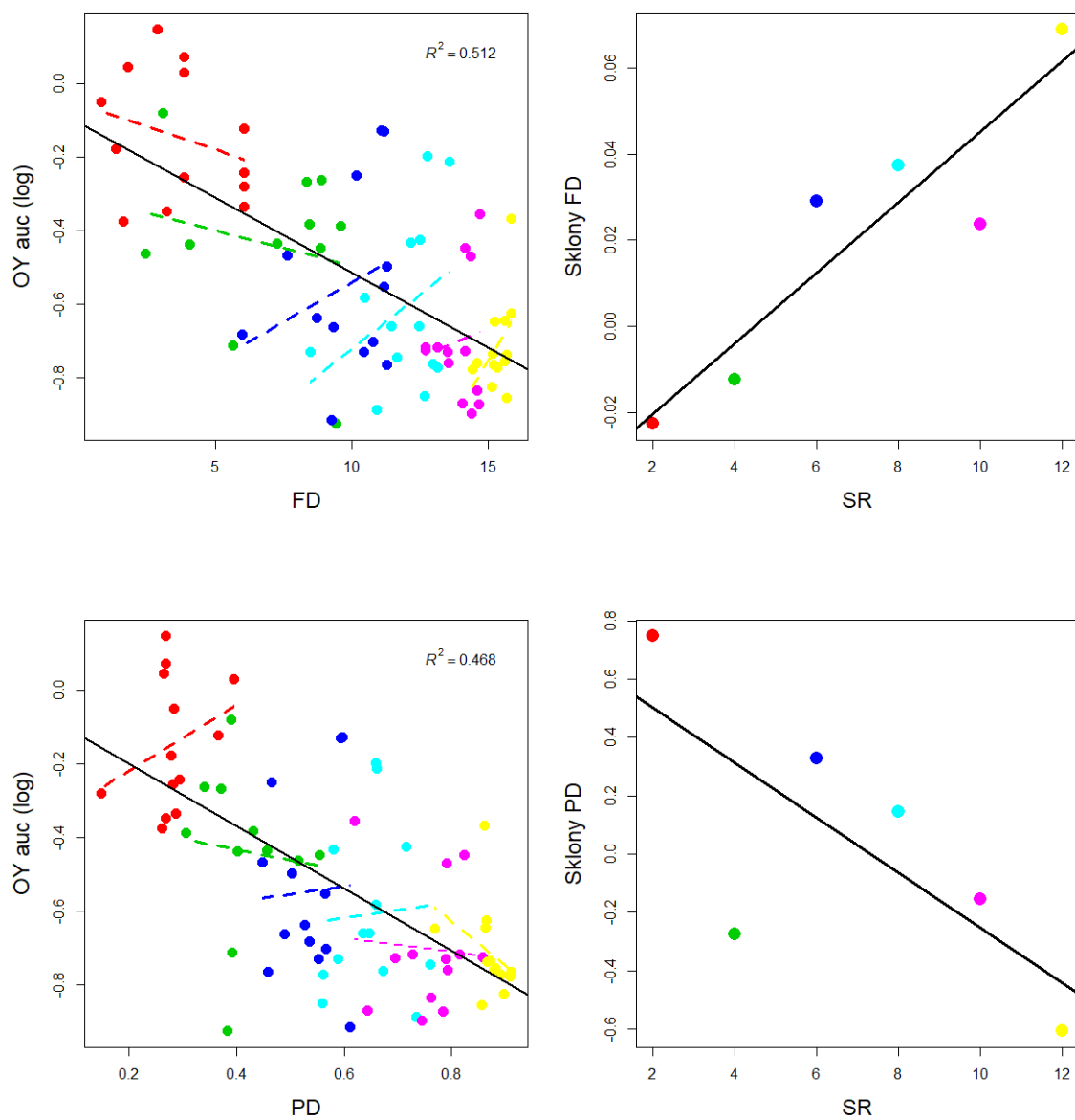
Obr. 3.2 Závislost „overyielding“ (OY_{auc}) na druhové bohatosti (SR), funkční diverzitě (FD) a fylogenetické diverzitě (PD). Barvy zleva postupně označují počet druhů: 2, 4, 6, 8, 10, 12. Osa s OY_{auc} je u všech grafů logaritmovaná. Vyšší než očekávaná biomasa byla u těch společenstev, která mají hodnotu OY_{auc} vyšší než 0.

Dále jsem testovala závislost OY_{auc} na SR a FD. Jejich interakce byla průkazná. Také jsem testovala závislost OY_{auc} na SR a PD. I zde byla interakce průkazná. Vliv FD i PD na produktivitu se v rámci různých úrovní SR průkazně liší (Obr 3.2). Hodnoty exponenciálního regresního modelu jsou uvedeny níže (Tab 3.1).

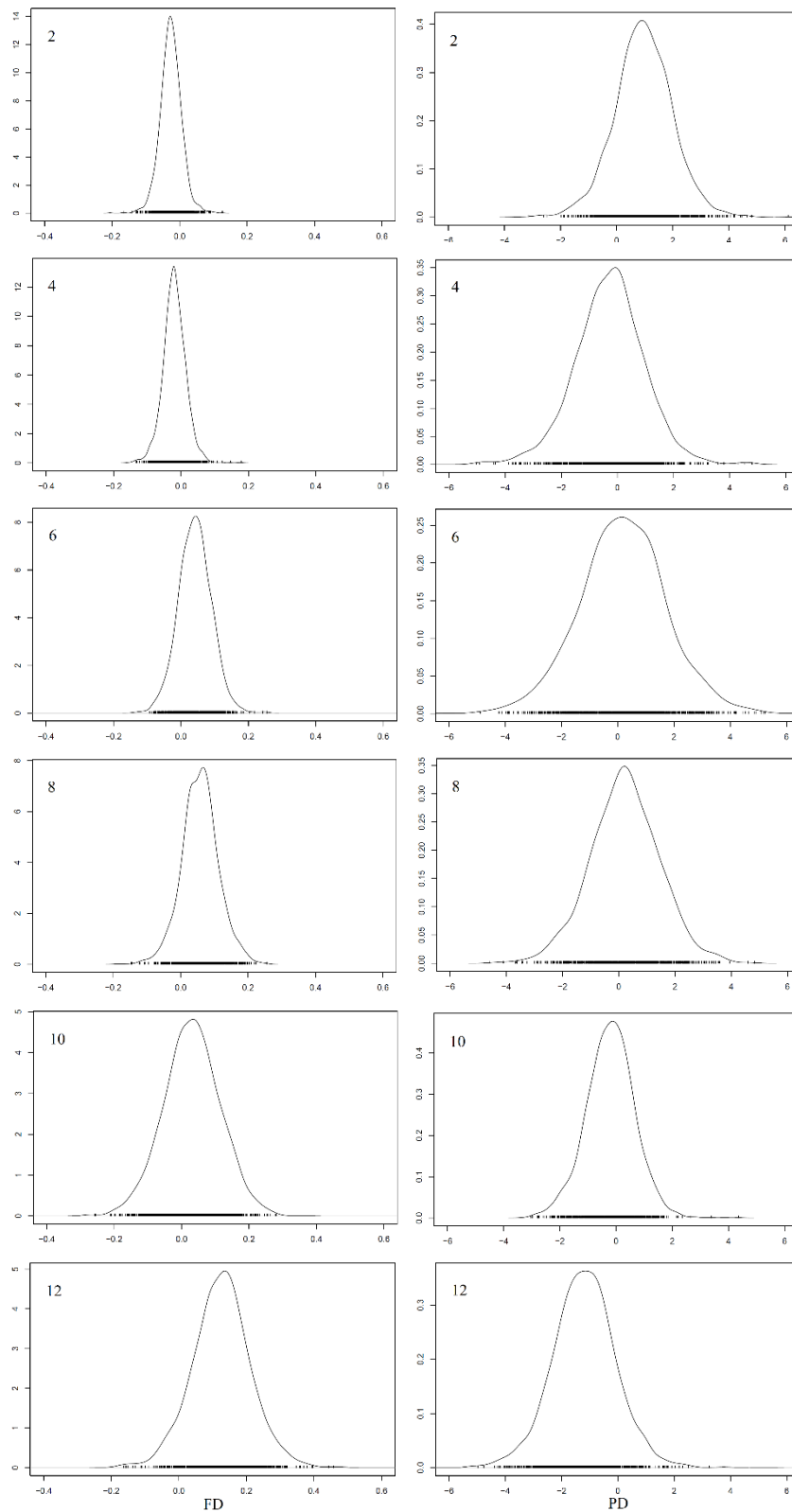
	intercept	p	sklon SR	p	sklon aspekt	p	interakce	p	adj R	p modelu
FD	0.20846	0.063633	-0.1541	6.04E-05	-0.029019	0.04679	0.00753	0.00065	0.5117	7.19E-12
PD	0.15933	0.27804	-0.1103	0.00208	-0.62109	0.17249	0.09459	0.01358	0.4683	1.48E-10

Tab 3.1 Výsledky exponenciálních regresních modelů. Vysvětlovaná proměnná jeoveryielding (OY_{auc}), vysvětlující proměnné jsou vždy dvě. Druhá bohatost (SR) a poté funkční diverzita (FD) nebo fylogenetická diverzita (PD). Sudé sloupce značí po řadě průsečík s osou y, sklon přímky SR, sklon FD či PD, interakci SR a FD či PD, procento vysvětlené variability. Liché sloupce obsahují p-hodnoty sudých sloupců. Signifikantní hodnoty ($p < 0.05$) jsou podbarveny zeleně.

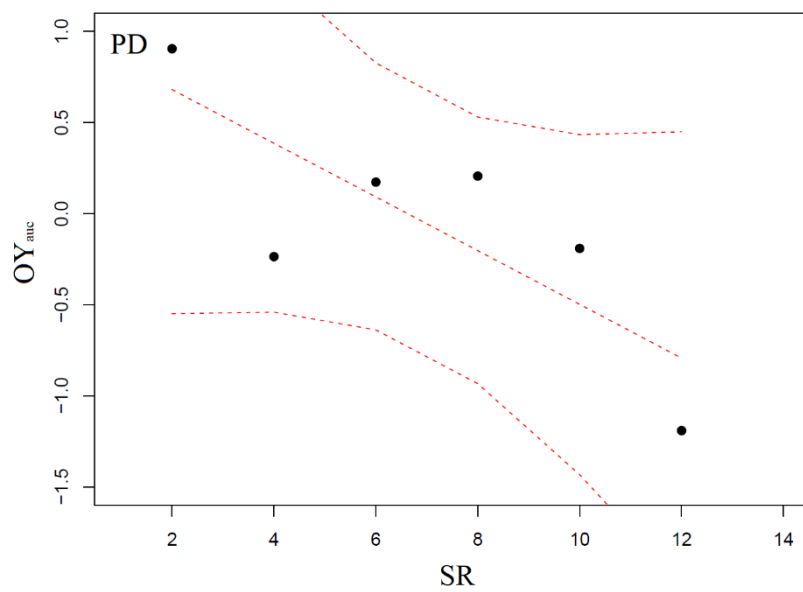
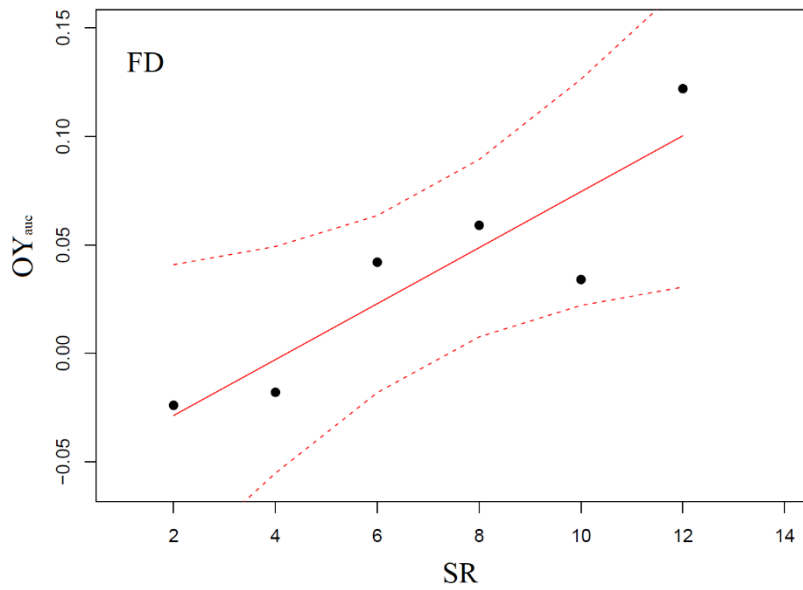
V rámci jednotlivých úrovní SR jsem udělala dílčí regresní modely a hodnoty jejich sklonů vynesla do grafu. Sklony dílčích regresních modelů byly neprůkazné (Obr 3.3). Následně jsem proto udělala bayesovskou regresi pro jednotlivé úrovně SR (Obr 3.4). Dále jsem udělala dvě navazující bayesovské regrese, pro střední hodnoty posteriorního rozdělení FD a pro střední hodnoty posteriorního rozdělení PD. Sklony dílčích regresí pro FD ani pro PD nebyly průkazně odlišné od nuly. U sklonů FD bylo nicméně patrné, že střední hodnoty posteriorního rozdělení (nejvyšší pravděpodobnost sklonu regresní přímky) se spolu se změnou SR mění také. Regrese středních hodnot byla pro FD signifikantní – střední hodnoty spolu se vzrůstem SR stoupaly. U PD byla tato regrese nesignifikantní (Obr 3.5).



Obr. 3.3 V levém sloupci je zobrazen vztah „overyielding“ (OY_{auc}) a funkční diverzity (FD) či fylogenetické diverzity (PD). OY_{auc} signifikantně klesá spolu se vzrůstáním diverzit. V pravém sloupci jsou vyneseny hodnoty sklonů dílčích regresí zahrnujících vždy jednu úroveň SR. Dílčí modely i celková změna sklonů v závislosti na SR jsou nesignifikantní. Barvy značí počet druhů: červená 2, zelená 4, tmavě modrá 6, světle modrá 8, růžová 10, žlutá 12.



Obr 3.4 Výsledky bayesovské regrese pro jednotlivé úrovně druhové bohatosti (SR). V pravém sloupci jsou výsledky pro funkční diverzitu (FD), v levém pro fylogenetickou (PD). Svislá osa značí overyielding (OY_{auc}). Číslo v rohu jednotlivých grafů značí SR. Zobrazeny jsou posteriorní hustoty pravděpodobností výskytu přímek s daným sklonem. Regrese je průkazná tehdy, jestliže interval hustot pravděpodobností neobsahuje nulu. U FD střední (nejvíce pravděpodobná) hodnota spolu se zvyšováním SR stoupá.



Obr 3.5 Bayesianá regrese pro funkční diverzitu (FD) a fylogenetickou diverzitu (PD). Body značí střední hodnoty posteriorních rozdělání (viz Obr 3.3) dílčích bayesovských regresí, tedy nejvíce pravděpodobné hodnoty sklonů regresních přímeč. Osa x značí druhovou bohatost (SR). Pro FD vychází tento vztah signifikantní ($p=0,045$), FD spolu se vzrůstem SR stoupá. Pro PD vychází vztah nesignifikantní.

4 Diskuze

První výzkumná otázka, kterou jsem si kladla, zněla, zda biodiverzita ovlivňuje produktivitu a který aspekt diverzity vysvětluje pozorovanou produktivitu nejlépe. Regresní modely klesaly spolu se vzrůstem aspektů. Nejvíce variability vysvětlil model s vysvětlující proměnnou SR¹². Proměnné FD¹³ a PD¹⁴ pak vysvětlovaly podobné množství variability.

Pokles mohl být dán biologickou příčinou. Spolu se zvyšováním SR, FD či PD dochází ke zvyšování komplexity společenstev. Ve společenstvech s vyšší komplexitou je vyšší pravděpodobnost výskytu nejenom pozitivních, ale také negativních interakcí (Kraft et al., 2015). Jistou přítomnost negativních interakcí lze předpokládat i v mém pokusu.

Celkový pokles OY_{auc} při vyšších hodnotách diverzit, má však v mém pokusu také jinou příčinu. Při vyhodnocování výsledků jsem objevila, že metrika OY obsahuje při zkoumání regresních závislostí koncepční chybu. OY je vždy počítán v porovnání s tou řasou, která byla nejvíce produktivní při růstu v monokultuře. K OY dochází ve chvíli, kdy polykultura naroste více, než narostla monokultura jejího nejvíce produktivního druhu (Drake, 2003; Vandermeer, 1989). Čím větší je počet druhů v polykultuře, kterou porovnávám, tím více stoupá variabilita produktivity, které její druhy dosáhly v monokulturách. Se vzrůstajícím počtem druhů se proto čím dál více odlišuje průměrná produkce monokultur od produkce nejvíce produktivní monokultury. Proto čím více druhů je v polykultuře, tím více stoupají nároky na biomasu, kterou musí polykultura vyprodukovat oproti normálu, aby došlo k OY (Schmid et al., 2008). Proto ve chvíli, kdy biomasa různých polykultur v experimentu zůstává navzdory stoupajícímu počtu druhů konstantní, je sklon OY záporný.

Domnívám se, že princip, který popsali Schmid et al. (2008) se na mých datech uplatnil také. V souladu s principem zkreslení OY, ke kterému dochází se vzrůstem SR, jsou také procenta vysvětlené variability jednoduchých regresí. Uvedený princip by měl platit pro SR (Schmid et al., 2008) a právě SR vysvětluje v mých datech variability nejvíce. FD a PD, jejich zvolené indexy (vypočtené na základě dendrogramu a kladogramu) stoupají společně se zvyšováním SR, pak vysvětlují podobné množství variability. Na tomto místě se nabízí

¹² *Species richness*, druhová bohatost

¹³ *Functional diversity*, funkční diverzita

¹⁴ *Phylogenetic diversity*, fylogenetická diverzita

otázka, zda lze v laboratorních podmínkách pomocí OY testovat závislost produktivity na diverzitě. Domnívám se, že s jistým omezením ano, čímž se dostávám k další výzkumné otázce.

Další otázkou bylo, jak jsou aspekty SR, FD a PD navzájem provázány. Pro její zodpovězení jsem udělala jsem regresní modely závislosti OY_{auc} vždy na dvou vysvětlujících proměnných. Jednou z nich byla SR, druhou byla FD či PD. Nyní popíšu závěry z modelu s vysvětlujícími proměnnými SR a FD. Regresní model je i zde zkrácen stejně jako při regresi o jediné proměnné. Zahrnutím SR do modelu však došlo k odfiltrování koncepční chyby OY. Závislosti OY_{auc} na FD v rámci jednotlivých úrovní SR odráží skutečné biologické děje. Interakce SR a FD byla průkazná. Dále mne zajímalo, jaký konkrétně je vztah mezi OY_{auc} a FD v rámci úrovní SR. Sklony parametrických regresí pro jednotlivé úrovně SR byly neprůkazné a zároveň obsahovaly relativně nízký počet pozorování. Proto jsem udělala neparametrické bayesovské regrese závislosti OY_{auc} na FD v jednotlivých úrovních SR. Bayesovské, bohužel neprůkazné, modely pro jednotlivé druhové úrovně ukazují, že by mohlo docházet ke změně sklonu křivek. Výsledky jednotlivých regresí, střední hodnoty posteriorních rozdělání sklonů přímek, jsem opět analyzovala bayesovskou regresí. Tato regrese průkazně ukázala, že střední hodnoty sklonů byly signifikantně pozitivně korelovány se SR (Obr 3.5).

Pozitivní vztah mezi biodiverzitou a produktivitou byl u FD pozorován častěji, jak u vyšších rostlin (Cardinale et al., 2011) tak přímo u řas (Venail, 2017). Moje výsledky v rámci úrovní SR jsou s tímto pozorováním v souladu. Navíc z mého modelu vyplývá, že se vzrůstem SR pozitivní vztah OY_{auc} a FD stoupá. K podobnému závěru došli i Steudel et al. (2016) a to i přesto, že pro výpočet FD využili jiné funkční vlastnosti a vztah sledovali u jiných druhů zelených řas. Vliv FD na SR v kulturách o 16 druzích řas byl pozitivní. Naproti tomu při nižším počtu druhů v kulturách vztah průkazný nebyl. Zároveň i v mé studii byly nižší úrovně SR neprůkazné. Nejvyšší úroveň – 12 druhů – pak byla průkaznosti blíže. Uvedené naznačuje, že vliv FD na OY může být u zelených řas patrnější v druhově bohatších společenstvech.

Vliv FD na OY je působen interakcemi druhů. V druhově bohatších společenstvech může být častěji přítomna komplementarita (Cadotte et al., 2011; Hooper et al., 2005). Závěry z metaanalýzy rostlinných a řasových studií ukazují, že přítomnost tohoto jevu se u různých organismů liší (Cardinale et al., 2011). Zatímco u rostlin byla zvýšená produktivita působena

rovným dílem efektem výběru a komplementarity, u řas byl patrnější vliv komplementarity. Efekt výběru se uplatňoval méně. To však bylo působeno také tím, že efekt výběru působil na řasy variabilně – řasa, která byla nejvíce produktivní v monokultuře, mohla být v polykultuře produktivní stejně či méně (Cardinale et al., 2011).

Celá situace by mohla být také složitější. Střední hodnoty posteriorních hustot bayesovských regresí naznačují, že závislost OY_{auc} na FD by mohla být v chudých společenstvech (v mých datech to platí pro společenstva o 2 a 4 druzích) záporná a v bohatých společenstvech kladná. Přestože regrese vyšly neprůkazně, i pouhá možnost, že by toto mohlo platit si zaslouží další pozornost. Po pečlivém prohledání zdrojů se domnívám, že jsem první, kdo s touto hypotézou přichází. Změna ve sklonu přímek, pokud k ní doopravdy dochází, by neměla být způsobena efektem výběru. Ten je totiž odfiltrován pomocí použití metriky OY (Drake, 2003). Měla by tedy mít jinou příčinu. Změna sklonů přímek byla pozorována pro vztah FD a SR v závislosti na míře disturbance (Biswas & Mallik, 2011). Může se tedy objevovat v závislosti na abiotických faktorech. Nyní navrhuji, že by mohla být působena i přímo biotickými interakcemi a na gradientu SR.

Příčina by ležela opět v interakcích druhů, konkrétně v jejich funkčních vlastnostech. Vztah funkčních a ekosystémových vlastností je komplexní (Nock et al., 2016; Ricotta, 2005). Konkrétní funkční vlastnost ovlivňuje více ekosystémových vlastností a zároveň danou ekosystémovou vlastnost ovlivňuje více funkčních vlastností (Nock et al., 2016). Je možné, že význam konkrétních funkčních vlastností by se mohl na gradientu SR měnit. V chudších společenstvech by mohly být významné jiné než v bohatších. Dokladem je studie, která zjistila, že druhy nekoexistující v párových pokusech, mohou koexistovat v bohatších společenstvech. Příčinou je složitá kompetiční dominance (dynamika „kámen-nůžky-papír“) (Kraft et al., 2015). Se změnou diverzity se mění role druhů ve společenstvu. Je také známo, že druh, který je nejvíce produktivní v monokultuře, nemusí být stejně produktivní v polykulturách (Schmid et al., 2008).

Nyní se zaměřím na regresní model SR a PD. Jejich interakce byla průkazná. Bayesovské regrese OY_{auc} na PD v rámci jednotlivých úrovní SR však byly neprůkazné. Rovněž regrese posteriorních rozdělení sklonů přímek byla neprůkazná (Obr 3.5). PD se tak v mé studii neukázala být dobrým ukazatelem FD. Ke stejnému závěru dospěli také Steudel et al. (2016), kteří pozorovali u 16 druhových řasových společenstev negativní korelaci FD a PD.

Přestože existují studie, které souvislost PD a FD prokázaly (Cadotte, 2012; Pu et al., 2014), u těchto dvou řasových studií tento vztah chybí. Tucker et al. (2018) ukázali, že schopnost PD predikovat FD stoupá spolu s počtem vlastností, které jsou využity k výpočtu FD. V mojí i Steudel et al. (2016) práci byl využit relativně nízký počet funkčních vlastností. Nízká schopnost PD predikovat FD v rámci úrovní SR by tedy mohla být způsobena i tímto.

4.1 Design pokusu

Pro měření byly využity monoklonální kultury: buňky vznikly nepohlavním rozmnožováním, dělením ze stejného klonu, a nesou shodnou genetickou informaci. V rámci dané kultury řas proto buňky mají prakticky shodné funkční vlastnosti a fylogenetickou pozici. Použití monoklonálních kmenů má tu výhodu, že při stanovování biodiverzity společenstva lze zanedbat vnitrodruhovou variabilitu (Steudel et al., 2016).

Pro výpočet OY_{auc} měření jsem zvolila plochu pod logistickou křivkou. Jako tomu bývá u každé volby, měření plochy pod křivkou přináší výhody i nevýhody. Při počítání plochy pod křivkou může silně záviset na tom, kterým dnem měření končí. Rozdíl měření o jediný den způsobí velký přírůstek v biomase již narostlých kultur, a zároveň menší změnu v biomase kultur teprve rostoucích. Zdálo by se být ideálním řešením ukončit pokus ve chvíli, kdy pro ukončení existuje biologické zdůvodnění. Tedy ve chvíli, kdy jsou všechny kultury ve stacionární fázi růstu. Naneštěstí každý druh v monokultuře roste jinou rychlostí, a dospěje do stacionární fáze jindy. Totéž platí pro druhy v polykulturách: přestože celkově kultura stále roste, některé přítomné druhy již mohly dosáhnout stacionární fáze. Najít ideální konec proto není možné. Zvolila jsem kompromisní řešení a pokus ukončila ve chvíli, kdy do stacionární fáze dospěla velká část kultur (60 %, 42. den pokusu).

Důležitým faktorem u plochy pod křivkou je způsob jejího výpočtu. Zvolené druhy krásivek se řádově liší ve velikostech buněk a zároveň pokus začínal shodným počtem buněk ve společenstvu. V důsledku toho se lišila počáteční biomasa kultur. Plocha pod křivkou byla počítána tak, aby nezahrnovala údaj o počáteční biomase (tedy tak, jako kdyby veškeré počáteční biomasy odpovídaly nule), a není tedy tímto zkreslena.

Namísto plochy pod křivkou by se nabízelo využít maximální růstové rychlosti kultur. Tento údaj je totiž na logistické křivce monokultur nejlépe definovaný. Bohužel u polykultur předpoklad o dobrém definování údaje udržet nelze. Zvolené řasy se řádově liší v růstových

rychlostech. Výsledná křivka růstu netvoří obvyklý esovitý tvar, je spíše lineární. Odhad růstové rychlosti společenstva je tak zkreslený. Běžně používaným údajem je také koncová biomasa kultur. Tento údaj jsem nepoužila proto, že datum ukončení pokusu je v mém případě spíše arbitrární než biologicky dané. Údaje o koncové biomase by tímto rozhodnutím pravděpodobně byly ovlivněny více, než je tomu u plochy pod křivkou. Popsané důvody mne vedly ke zvolení plochy pod křivkou jako údaje vypovídajícím o produktivitě společenstva. Současně ji pro použití doporučují i Sprouffske a Wagner (2016).

Z důvodu velké variability ve velikostech krásivek nebylo možné použít další z typů indexů *overyielding*, D_T . D_T porovnává pozorovanou biomasu polykultury s biomasou, která by byla očekávaná na základě průměrných příspěvků všech druhů z monokultur (Loreau, 1998). Z některých mých analýz bylo patrné, že při velké variabilitě velikostí *overyielding* u D_T nemusí být dán interakcemi, ale pouze velkým úspěchem konkrétního druhu ve společenstvu.

4.2 Možné směry budoucího výzkumu

Při vzrůstání SR vzrůstají sklony přímky FD. Sklon FD byl v mém pokusu marginálně průkazný na nejvyšší úrovni SR (12 druhů). Steudel et al. (2016) prokázal závislost OY na FD a také OY na PD v 16 druhových společenstvech. Bylo by zajímavé udělat pokus o výrazně vyšších počtech druhů krásivek (např. 30), neboť počet druhů by pravděpodobně přispěl ke statistické průkaznosti.

V mých výsledcích byl přítomný neprůkazný trend. Mohlo by docházet k tomu, že závislost OY na FD je u krásivek v druhově chudých negativní a v druhově bohatých společenstvech poté pozitivní. K ověření této hypotézy by se dal udělat pokus o vyšším počtu společenstev v rámci jednotlivých úrovní SR, čímž by se zvýšila síla statistických testů.

Pokud by se hypotéza potvrdila, bylo by dále zajímavé zjistit, zda je působena funkčními vlastnostmi a které hrají roli. V této práci jsem pro výpočet FD zvolila tři funkční vlastnosti popisující velikost krásivek – povrch, objem, a jejich poměr. Vycházela jsem z poznatku, že velikost je u řas velmi důležitou vlastností (Marañón, 2014). Důležité mohou být také metabolity řas (Steudel et al., 2016), příjem živin (Edwards et al., 2015) a další. Bylo by zajímavé porovnat jejich vliv na gradientu SR.

Ve změně závislosti OY na FD mohou hrát významnou roli také konkrétní druhy. Roli konkrétních druhů by umožnilo odlišit spočítání jejich abundancí na konci pokusu. Různé postupy pak umožňují přesněji určit mechanismy (CAFE přístup – Bannar-Martin et al., 2018; RYT – De Wit & Van den Bergh, 1965), které vedou k výsledné produktivitě.

5 Závěr

V druhově bohatších společenstvech krásivek nedocházelo k *transgressive overyielding*, tedy ke zvýšení produkce biomasy polykultury nad množství biomasy toho druhu, který byl nejvíce produktivní v monokultuře. Nebylo proto možné určit, zda za změnu produkce biomasy byly zodpovědné komplementární interakce druhů, tedy facilitace či lepší rozdělení nikového prostoru. *Overyielding* vykazoval zápornou závislost na aspektech diverzity. Druhová bohatost vysvětlovala *overyielding* nejlépe, funkční diverzita a fylogenetická diverzita vysvětlovaly pozorovanou produkci podobnou měrou. Negativní závislost *overyielding* na aspektech diverzity však měla příčinu spíše v typu použité metriky *overyielding*, než v biologických dějích. S nárůstem počtu druhů v kultuře dochází ke zvyšování variability v produkci monokultur daných druhů. V průměru se tak zvyšuje množství biomasy, které kultura musí dosáhnout, aby došlo k *overyielding*. Z důvodu tohoto zkreslení nebylo možné použít regresních modelů o jediné vysvětlující proměnné. Zkreslení jsem však odfiltrovala použitím vyššího počtu vysvětlujících proměnných. Modely s vyšším počtem vysvětlujících proměnných umožňují říct, že produktivita společenstev krásivek je ovlivněna jejich biodiverzitou.

Ukázalo se, že druhová bohatost a funkční diverzita jsou navzájem provázány. Závislost *overyielding* na funkční diverzitě byla v exponenciální regresi průkazně ovlivněna druhovou bohatostí. Bayesovské regrese závislosti *overyielding* na funkční diverzitě vždy na určité úrovni druhové bohatosti (např. 2druhové či 4druhové kultury) nebyly průkazné. Naproti tomu bayesovská regrese středních hodnot posteriorních rozdělání těchto regresí (tedy hodnot nejvíce pravděpodobných sklonů regresních přímek) byla průkazně pozitivně závislá na druhové bohatosti. Pozitivní závislost *overyielding* na funkční diverzitě tak stoupá s druhovou bohatostí společenstva. Tento vztah může být způsoben komplementárními interakcemi druhů. Interakce mohou být u druhově bohatších společenstev komplexnější a silnější.

Střední hodnoty posteriorních regresí naznačují, že závislost *overyielding* by mohla být v chudých společenstvech negativní a v bohatých pozitivní. Regresní intervaly nebyly průkazně odlišné od nuly, nicméně hypotéza o změně typu závislosti *overyielding* a funkční diverzity je zajímavá a byla by vhodným směrem dalšího výzkumu. Ke změně typu závislosti by mohlo docházet prostřednictvím změny ve významnosti funkčních vlastností. Důležitost jednotlivých vlastností by se na gradientu druhové bohatosti mohla měnit.

Vztah *overyielding* a fylogenetické diverzity nebyl průkazný v rámci žádné úrovně druhové bohatosti. Fylogenetická diverzita se v tomto modelu pro společenstva krásivek ukázala být horším prediktorem než funkční diverzita. Fylogenetická diverzita tak nebyla dobrým ukazatelem funkční diverzity.

6 Seznam literatury

- A, G., Méndez, J., Johnson, V., Jenkins, A., & Foggo, S. (2009). Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, *118*(1), 37–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16960.x>
- Aarssen, L. W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: Effected by species diversity or productive species? *Oikos*, *80*, 183 – 184.
- Allaby, M. (2010). *A Dictionary of Ecology*.
<https://doi.org/10.1093/acref/9780199567669.001.0001>
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, *9*(10), 1146–1156.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Bannar-Martin, K. H., Kremer, C. T., Ernest, S. K. M., Leibold, M. A., Auge, H., Chase, J., ... Supp, S. R. (2018). Integrating community assembly and biodiversity to better understand ecosystem function: the Community Assembly and the Functioning of Ecosystems (CAFE) approach. *Ecology Letters*, *21*(2), 167–180.
<https://doi.org/10.1111/ele.12895>
- Bihn, J., Gebauer, G., & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, *91*(3), 782–792.
- Biswas, S. R., & Mallik, A. U. (2011). Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. *Ecosphere*, *2*(4), 1–10.
<https://doi.org/10.1890/ES10-00206.1>
- Blomberg, S. P., & Garland, T. J. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, *15*, 8999–910.
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2003). *Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches*. 254, 1–15.
<https://doi.org/10.3354/meps254011>
- Brook, A. J. (1981). *The Biology od Desmids*. University of California Press.

- Bu, W., Zang, R., & Ding, Y. (2014). Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest. *Tropical Ecology*, 55(3), 393–401.
- Cadotte, M. W., Cardinale, B. J., & Oakley, T. H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(44), 17012–17017. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805962105>
- Cadotte, Marc W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Cadotte, Marc W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4(5), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>
- Cadotte, Marc W., & Davies, T. J. (2010). Rarest of the rare: Advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. *Diversity and Distributions*, 16(3), 376–385. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00650.x>
- Cadotte, Marc William. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, (February). <https://doi.org/10.2307/23229920>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., ... Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98(3), 572–592. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000364>
- Chisholm, S. W. (1992). Phytoplankton Size. In *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_12
- Christensen, N. L., Bartuska, A. M., Brown, J. H., Carpenter, S., D'Antonio, C., Francis, R., ... Woodmansee, R. G. (1996). The report of the ecological society of america committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological*

Applications, 6(3), 665–691. <https://doi.org/10.2307/2269460>

Coesel, P. F. M., & Meesters, K. J. (2007). *Desmids of the Lowlands: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands*. BRILL.

Colwell, R. K. (2009). Biodiversity: Concepts, Patterns, and Measurement. In Simon A. Levin (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology* (pp. 257–263). <https://doi.org/10.1515/9781400833023.257>

Daily, G. C. (Ed.). (1997). *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Island Press.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*.

De Wit, C. T., & Van den Bergh, J. P. (1965). Competition herbage plants. *Journal of Agricultural Science*, 13, 212–221.

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4(8), 1300–1305. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>

Drake, J. M. (2003). Why does grassland productivity increase with species richness? Disentangling species richness and composition with tests for overyielding and superyielding in biodiversity experiments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1525), 1713–1719. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2423>

Eaton, A. D., Clesceri, L. S., Greenberg, A. E., & Franson, M. A. H. (1998). *Standard methods for the examination of water and wastewater*. Washington, DC: American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation.

Edwards, K. F., Klausmeier, C. A., & Litchman, E. (2015). Nutrient utilization traits of phytoplankton. *Ecology*, 96(8), 2311–2311. <https://doi.org/10.1890/14-2252.1>

Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)

- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V., & Raven, J. A. (2010). Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, *32*(1), 119–137. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp098>
- Finn, J. A., Kirwan, L., Connolly, J., Sebastià, M. T., Helgadottir, A., Baadshaug, O. H., ... Lüscher, A. (2013). Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: A 3-year continental-scale field experiment. *Journal of Applied Ecology*, *50*(2), 365–375. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12041>
- Flynn, B., & Palmer, I. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity. *Ecology*, *92*(8), 1573–1581. <https://doi.org/10.1002/ana.21171>
- Fox, W., Rixen, C., Ruijven, J. Van, Reich, P. B., Scherer-lorenzen, M., Wilsey, B. J., ... Wilsey, B. J. (2013). Biodiversity Simultaneously Enhances the Production and Stability of Community Biomass, but the Effects Are Independent. *Ecology*, *94*(8), 1697–1707. <https://doi.org/10.1890/12-1334.1>
- Garnier, E., Navas, M.-L., Austin, M. P., Lilley, J. M., & Gifford, R. M. (1997). A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *Acta Oecologica*, *18*(6), 657–670. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(97\)80049-5](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80049-5)
- Gaston, K. J. (1996). *Biodiversity - congruence*. *20*, 105–112. <https://doi.org/https://doi.org/10.1177/030913339602000108>
- Gontcharov, A. A., Marin, B., & Melkonian, M. (2003). Molecular phylogeny of conjugating green algae (Zygnemophyceae, Streptophyta) inferred from SSU rDNA sequence comparisons. *Journal of Molecular Evolution*, *56*(1), 89–104.
- Gontcharov, A. A., Marin, B., & Melkonian, M. (2004). Are Combined Analyses Better Than Single Gene Phylogenies? A Case Study Using SSU rDNA and rbcL Sequence Comparisons in the Zygnematophyceae (Streptophyta). *Molecular Biology and Evolution*, *21*(3), 612–624. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh052>
- Griffin, J. N., Méndez, V., Johnson, A. F., Jenkins, S. R., & Foggo, A. (2009). Functional diversity predictsoveryielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, *118*(1), 37–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16960.x>

- Grime, J. P., Brown, Valerie K., Thompson, Ken, Masters, G. J., Hillier, S. H., Clarke, I. P., ... Kielty, J. P. (2000). The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science*, 289(5480), 762–765.
<https://doi.org/10.1126/science.289.5480.762>
- Hall, J. D., Karol, K. G., McCourt, R. M., & Delwiche, C. F. (2008). Phylogeny of the conjugating green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data. *Journal of Phycology*, 44(2), 467–477.
- Hector, A., & Hooper, R. (2002). Darwin and the First Ecological Experiment. *Science*, 295(5555), 639–640. <https://doi.org/10.1126/science.1064815>
- Heino, J. (2008). Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1446–1455. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.4.1446>
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U., & Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35(2), 403–424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: a Consensus and Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35.
<https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, 754–755.
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: Reevaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449 – 460.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- International Union for Conservation of Nature and Natural Resources., United Nations Environment Programme., World Wildlife Fund., Food and Agriculture Organization of the United Nations., & Unesco.International Union for Conservation of Nature and Natur, & U. (Ed.). (1980). *World conservation strategy : living resource conservation for sustainable development*. Gland, Switzerland: IUCN.

- Kaštovský, J., Hauer, T., Geriš, R., Chattová, B., Juráň, J., Skácelová, O., ... Muhlsteinova, R. (2018). *Atlas sinic a řas ČR 2*. Praha: powerprint.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kinzig, A. P., Pacala, S., & Tilman, D. (Eds.). (2002). *The Functional Consequences of Biodiversity*. Princeton University Press.
- Kraft, N. J. B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters, E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lurling, M., ... Scheffer, M. (2016). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Journal of Physics: Condensed Matter*, 28(34), 345503. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1547–1549.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2015). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. *R Package*, Version 1.0-12.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Leps, J., Bello, F. De, Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities : practical considerations matter. *Preslia*, 78(4), 481–501. Retrieved from <https://hal.archives-ouvertes.fr/halsde-00293183/>
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2008). Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 615–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(10), 5632–5636. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.10.5632>

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... Wardle, D. A. (2001). Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808.
<https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Loreau, Michel. (1998). Separating Sampling and Other Effects in Biodiversity. *Oikos*, *82*(3), 600–602.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, *11*(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2007). Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, *316*(5832), 1746–1748.
<https://doi.org/10.1126/science.1143082>
- Marañón, E. (2014). Cell Size as a Key Determinant of Phytoplankton Metabolism and Community Structure. *Annual Review of Marine Science*, *7*(1), 241–264.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955>
- Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2013). Functional Diversity Measures. *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*, *3*, 597–608. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00356-7>
- McCollin, D., Moore, L., & Sparks, T. (2000). The flora of a cultural landscape: Environmental determinants of change revealed using archival sources. *Biological Conservation*, *92*(2), 249–263. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00070-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00070-1)
- McCourt, R. M., Karol, K. G., Bell, J., Helm-Bychowski, K. M., Grajewska, A., Wojciechowski, M. F., & Hoshaw, R. W. (2000). Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnematophyceae) based on rbcL sequences. *Journal of Phycology*, *(758)*, 747–758.
- Mouchet, M., Mason, N. W. H., Guilhaumon, F., Ville'ger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, J.-A. T., & Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, (February), 1–7.
<https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16594.x>

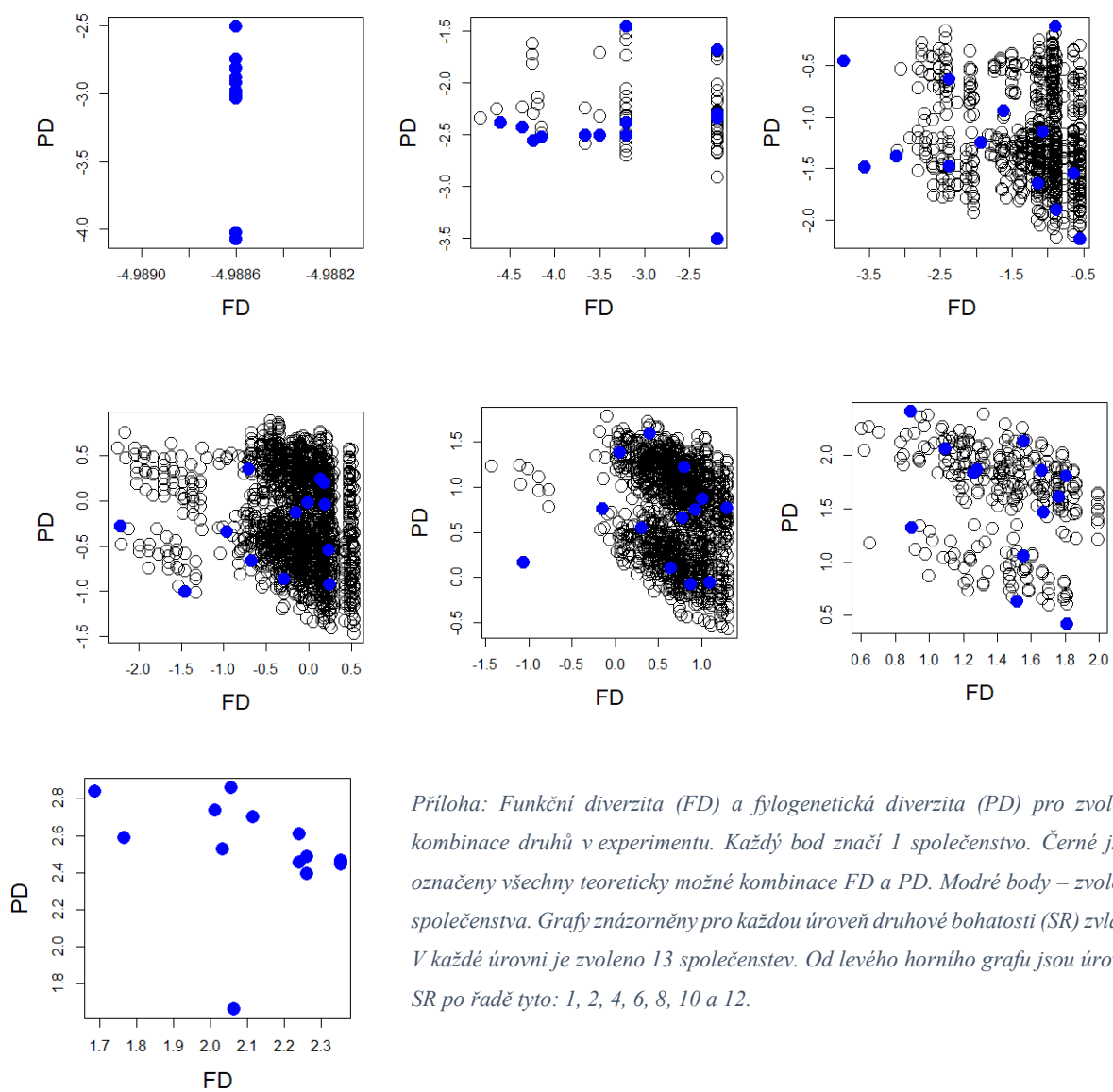
- Neustupa, J., Černá, K., & Št'astný, J. (2011). The effects of aperiodic desiccation on the diversity of benthic desmid assemblages in a lowland peat bog. *Biodiversity and Conservation*, 20(8), 1695–1711. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0055-7>
- Neustupa, Jiří, Veselá, J., & Št'astný, J. (2013). Differential cell size structure of desmids and diatoms in the phytobenthos of peatlands. *Hydrobiologia*, 709(1), 159–171. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1446-4>
- Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional Traits. *ELS*, 1–8. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M. B., & Mason, N. W. H. (2013). Correlations between phylogenetic and functional diversity: Mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 781–793. <https://doi.org/10.1111/jvs.12051>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411. Retrieved from http://www04.sub.su.se:2104/pdf13_15/pdf/2002/EU6/01May02/6631446.pdf?T=P&P=AN&K=6631446&S=R&D=aph&EbscoContent=dGJyMNxb4kSep7c4y9f3OLCmr0ieqK5Ssau4S7aWxWXS&ContentCustomer=dGJyMPGpt0mwrLdQuePfgex44Dt6fIA
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pu, Z., Daya, P., Tan, J., & Jiang, L. (2014). Phylogenetic diversity stabilizes community biomass. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 176–187. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt071>
- R Core Development Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. (Vol. 2). Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Ricklefs, R. E. (2008). Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist*, 172(6), 741–750. <https://doi.org/10.1086/593002>
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 479–486. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>
- Salmaso, N., Naselli-Flores, L., & Padišák, J. (2015). Functional classifications and their

- application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology*, 32(3), 30–34.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12520>
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 469–484.
<https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Schmid, B., Hector, A., Saha, P., & Loreau, M. (2008). Biodiversity effects and transgressive overyielding. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 95–102.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtn011>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Seppälä, J., & Balode, M. (1997). The use of spectral fluorescence methods to detect changes in the phytoplankton community. *Hydrobiologia*, 363, 207–217.
<https://doi.org/10.1023/A:1003129906730>
- Shurin, J. B., Mandal, S., & Abbott, R. L. (2014). Trait diversity enhances yield in algal biofuel assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 603–611.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12242>
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. (2014). Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), 85–91.
<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.01.001>
- Špačková, I., & Lepš, J. (2003). Procedure for separating the selection effect from other effects in diversity-productivity relationship. *Ecology Letters*, 4(6), 585–594.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00277.x>
- Sprouffske, K., & Wagner, A. (2016). Growthcurver: An R package for obtaining interpretable metrics from microbial growth curves. *BMC Bioinformatics*, 17(1), 17–20. <https://doi.org/10.1186/s12859-016-1016-7>
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., Macdonald, A. A. M., Marushia, R. G., & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15(7), 637–648. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>
- Studel, B., Hallmann, C., Lorenz, M., Abrahamczyk, S., Prinz, K., Herrfurth, C., ...

- Kessler, M. (2016). Contrasting biodiversity-ecosystem functioning relationships in phylogenetic and functional diversity. *New Phytologist*.
<https://doi.org/10.1111/nph.14054>
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, *80*, 1455 – 1474.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In S. A. Levin (Ed.), *Encyclopaedia of Biodiversity* (pp. 109–120). San Diego: Academic Press.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Science*, *335*(6065), 174–175. <https://doi.org/10.1126/science.1217245>
- Tilman, D., Lehman, D., & Thompson, K. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*, 1857 – 1861.
- Tucker, C. M., Davies, T. J., Cadotte, M. W., & Pearse, W. D. (2018). On the relationship between phylogenetic diversity and trait diversity. *Ecology*, *99*(6).
<https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecy.2349>
- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, *164*(4), 853–860. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1812-0>
- Vandermeer, J. H. (1989). *The Ecology of Intercropping*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1017/CBO9780511623523>
- Venail, P. (2017). Biodiversity ecosystem functioning research in freshwater phytoplankton: A comprehensive review of trait-based studies. *Advances in Oceanography and Limnology*, *8*(2), 179–186. <https://doi.org/10.4081/aiol.2017.7207>
- Venail, P., Gross, K., Oakley, T. H., Narwani, A., Allan, E., Flombaum, P., ... Cardinale, B. J. (2015). Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, *29*(5), 615–626.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12432>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Weis, J. J., Loreau, M., Hector, A., Wright, J. P., Carroll, I. T., Cadotte, M. W., ...
Cardinale, B. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase
through time because of species complementarity. *Proceedings of the National
Academy of Sciences*, 104(46), 0709069104. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709069104>
- Wilson, E. O. (1992). *The Diversity of Life*. W. W. Norton Company.
- Zwickl, D. J. (2006). *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large
biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. The University
of Texas at Austin.

7 Příloha



Příloha: Funkční diverzita (FD) a fylogenetická diverzita (PD) pro zvolené kombinace druhů v experimentu. Každý bod značí 1 společenstvo. Černé jsou označeny všechny teoreticky možné kombinace FD a PD. Modré body – zvolená společenstva. Grafy znázorněny pro každou úroveň druhové bohatosti (SR) zvlášť. V každé úrovni je zvoleno 13 společenstev. Od levého horního grafu jsou úrovně SR po řadě tyto: 1, 2, 4, 6, 8, 10 a 12.