

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program Biologie

Studijní obor Botanika



Bc. Tereza Opravilová

**Plant-soil feedback a jeho interakce s dalšími faktory
určujícími koexistenci rostlin**

Plant-soil feedback and its interactions with other factors determining
plant coexistence

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Eliška Kuřáková

Konzultace: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha 2020

Poděkování

Chtěla bych na tomto místě poděkovat především svojí školitelce Elišce Kuťákové za veškeré rady, trpělivost, motivaci a přátelský přístup během vedení mojí diplomové práce. Konzultantce Zuzce Münzbergové děkuji za věcné připomínky, nadhled, ochotu a pomoc se založením pokusu.

Ráda bych také poděkovala kolektivu Botanického ústavu v Průhonicích, za poskytnutí experimentálního prostoru a výpomoci při zakládání i během experimentu, brigádníkům za pomoc se zpracováním vzorků a Verče Kosové za pomoc s měřením fluorescence.

Děkuji svým spolužákům z geobotaniky za skvělé společně strávené studium a vzájemnou podporu a motivaci v nelehkých chvílích, které jsme společně překonávali. Za motivaci, pochopení a trpělivost děkuji svým přátelům, především spoluorganizátorům akcí v poslední době.

V neposlední řadě největší díky svým nejbližším, za vše, co pro mě kdykoliv byli ochotni a připraveni udělat.

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 6. srpna 2020

Tereza Opravilová

Abstrakt

Plant-soil feedback neboli zpětná vazba mezi rostlinou a půdou a je v posledních letech hojně zkoumaným mechanismem úspěchu invazních rostlin, posunu druhů v sukcesi a obecně struktury rostlinných společenstev. Jedná se o proces, během kterého rostlina svým růstem ovlivňuje půdu a tyto změny se zpětně promítají do růstu dalších rostlin. Navzdory velkému množství předchozích studií, je věnováno poměrně málo pozornosti interakci plant-soil feedbacku s dalšími faktory, což považuji za důležité pro pochopení jeho role v přirozených rostlinných společenstvech. Cílem práce bylo objasnit vliv plant-soil feedbacku na modelové druhy *Arrhenatherum elatius* a *Centaurea scabiosa* a porovnat jeho vliv s dalšími faktory - mezidruhovou kompeticí a herbivorií (simulovanou ztrátou nadzemní biomasy). Vliv faktorů byl zkoumán pomocí biomasy a změn ve fyziologii rostlin, konkrétně fluorescencí chlorofylu a obsahem prvků v nadzemní biomase. Mechanismus plant-soil feedbacku modelových druhů byl posuzován pomocí obsahu prvků v půdě po kultivaci.

V biomase druhu *Arrhenatherum elatius* se faktory plant-soil feedbacku a kompetice projevily ve vzájemné interakci, kdy došlo přítomností kompetitora ke změně negativní zpětné vazby na pozitivní. *Arrhenatherum* byl v experimentu silným kompetitorem, za jehož úspěchem pravděpodobně stálo efektivní využití dusíku a mykorhizní symbióza. Jeho kompetiční úsilí v produkci biomasy ale vedlo ke zvýšení míry stresu v reakci na podmínky prostředí, jak se negativně projevilo na hodnotách fluorescence chlorofylu. *Centaurea scabiosa* pro svůj růst potřebovala kultivovanou půdu, nejlépe kultivovanou raně sukcesním druhem *Arrhenatherum elatius*. Vedle *Arrhenatherum* byl tento druh slabým konkurentem. V biomase *Centaurea scabiosa* faktor plant-soil feedbacku a kompetice silně působil každý zvlášť, zatímco u druhu *Arrhenatherum* faktory působil pouze ve vzájemné interakci. Působení sledovaných faktorů v rostlinných společenstvech proto pravděpodobně závisí na zkoumaných druzích a intenzitě těchto faktorů. Pro přesnější určení mechanismů, které mohou za reakce rostlin na dané faktory by ale bylo vhodné analyzovat také složení půdních společenstev, například pro vyloučení nebo potvrzení mykorhizní symbiózy.

Klíčová slova:

Plant-soil feedback, kompetice, herbivorie, *Arrhenatherum elatius*, *Centaurea scabiosa*, fluorescence chlorofylu, palatabilita, stechiometrie

Abstract

Plant-soil feedback has been a well-studied mechanism in recent years of the success of invasive plants, the shift of species in succession, and the structure of plant communities in general. It is a process during which the plant affects the soil with its growth and these changes are reflected in the growth of other plants. Despite the large number of previous studies, relatively little attention is paid to the interaction of plant-soil feedback with other factors, which I consider important for understanding its role in natural plant communities. The aim of the work was to clarify the influence of plant-soil feedback on model species *Arrhenatherum elatius* and *Centaurea scabiosa* and to compare its influence with other factors - interspecific competition and herbivory (simulated loss of aboveground biomass). The influence of factors was investigated using biomass and changes in plant physiology, specifically chlorophyll fluorescence and the content of elements in aboveground biomass. The plant-soil feedback mechanism of the model species was assessed using the content of elements in the soil after cultivation.

In the biomass of the species *Arrhenatherum elatius*, the factors of plant-soil feedback and competition manifested themselves in mutual interaction, when the presence of a competitor changed negative feedback to positive. *Arrhenatherum* was a strong competitor in the experiment, whose success was probably due to the efficient use of nitrogen and mycorrhizal symbiosis. However, his competitive efforts in biomass production have led to an increase in stress levels in response to environmental conditions, as shown by the negative trend in chlorophyll fluorescence values. *Centaurea scabiosa* needed cultivated soil for its growth, preferably cultivated by the early successor species *Arrhenatherum elatius*. Besides *Arrhenatherum*, this species was a weak competitor. In the biomass of *Centaurea scabiosa*, the plant-soil feedback and competition factor acted strongly separately, while in the species *Arrhenatherum*, the factors acted only in mutual interaction. The effect of the observed factors in plant communities is therefore likely to depend on the species studied and the intensity of these factors. However, to more accurately determine the mechanisms that may be responsible for plant responses to given factors, it would also be appropriate to analyze the composition of soil communities, for example to rule out or confirm mycorrhizal symbiosis.

Key words: Plant-soil feedback, competition, herbivory, *Arrhenatherum elatius*, *Centaurea scabiosa*, chlorophyll fluorescence, palatability, stoichiometry

Obsah

1	Úvod.....	7
1.1	Plant-soil feedback	7
1.2	Interakce PSF a dalších faktorů	8
1.2.1	PSF a kompetice.....	9
1.2.2	PSF a herbivorie	9
1.3	Vliv PSF na rostlinu	10
1.3.1	Obsah prvků v nadzemní biomase.....	11
1.3.2	Fluorescence chlorofylu	12
1.3.3	Chutnost listů pro herbivory.....	13
2	Cíle práce.....	14
3	Metodika.....	15
3.1	Lokalita a výběr druhů.....	15
3.2	Plant-soil feedback experiment.....	16
3.2.1	Analýza abiotického složení půdy.....	19
3.2.2	Analýza stechiometrie rostlin	20
3.2.3	Měření fluorescence chlorofylu.....	20
3.2.4	Herbivorní pokus.....	21
3.3	Analýza dat	21
3.3.1	Vliv PSF a dalších faktorů na modelové druhy.....	21
3.3.2	Projev feedbacku v obsahu prvků v půdě a biomase modelových druhů	23
4	Výsledky.....	25
4.1	Důležitost PSF a dalších faktorů	25
4.1.1	Vliv PSF a dalších faktorů na biomasu modelových druhů	25
4.1.2	Vliv PSF a dalších faktorů na fluorescenci chlorofylu modelových druhů	28
4.1.3	Vliv PSF a dalších faktorů na atraktivitu rostlin pro herbivory	30

4.2	Vliv PSF na obsah živin v půdě a v biomase rostlin	31
4.2.1	Vliv modelových druhů na abiotické složení půdy	31
4.2.2	Vliv PSF na obsah prvků v nadzemní biomase modelových druhů.....	32
4.3	Shrnutí výsledků.....	34
5	Diskuze.....	36
5.1	Vliv PSF a dalších faktorů na modelové druhy	36
5.2	Vliv PSF na obsah živin v půdě a biomase modelových druhů	39
6	Závěr.....	42
7	Použitá literatura	43
8	Přílohy	52

1 Úvod

1.1 Plant-soil feedback

Dynamika, struktura a fungování rostlinných společenstev je odvíjena od celé škály mechanismů a faktorů. Za jeden faktor, do určité míry ovlivňující složení rostlinných společenstev, je považována zpětná vazba mezi rostlinou a půdou (Bever, Westover, & Antonovics, 1997; De Deyn, Raaijmakers, & Van Der Putten, 2004). Takzvaný plant-soil feedback (zkráceně PSF) je v posledních letech hojně studovaným mechanismem (Beals et al., 2020; Kulmatiski et al., 2008; Lekberg et al., 2018; Smith-Ramesh & Reynolds, 2017). Chápeme jej jako dynamický proces, ve kterém rostlina svým růstem působí na půdní podmínky, které následně zpětně působí na tuto rostlinu nebo i na rostliny okolní (Bever et al., 1997).

Rostlina svým růstem působí jednak na biotickou, ale také abiotickou složku půdy. Biotická složka půdy se skládá z půdních společenstev, zahrnujících například symbiotické mikroby, patogeny nebo mutualisty. Hojnost (Hendriks et al., 2015) a složení těchto půdních společenstev (Bezemer et al., 2006; Teste et al., 2017) se ukazuje jako významně druhově specifické. V abiotické složce půdy jde především o čerpání živin rostlinou, vypouštěním exudátů do půdy nebo o změnu pH půdy. Tento typ zpětné vazby je obvykle méně druhově specifický (Aerts and Chapin, 2000). Výsledná zpětná vazba se však skládá z obou těchto složek.

Rostlina může působit prostřednictvím zpětné vazby na jedince stejného nebo jiného druhu. Rozlišujeme tak plant-soil feedback vnitrodruhový (nebo také intraspecifický) a mezidruhový (interspecifický) (Van Der Putten et al., 2013). Toto působení pak může být pozitivní, neutrální nebo negativní. S pozitivní vnitrodruhovou zpětnou vazbou se setkáváme například u dominantních druhů, které mohou měnit složení půdy ve svůj prospěch a podporovat tak růst sebe sama (Klironomos, 2002), (Bever et al., 1997), (Anacker et al., 2014). Negativní vnitrodruhová zpětná vazba zase působí v raných fázích sukcese, kdy díky ní dochází k rychlejší směně druhů v čase i v prostoru (Bonanomi, Giannino, & Mazzoleni, 2005).

Díky tomuto působení je plant-soil feedback brán za součást mechanismů formujících dynamiku rostlinných společenstev a sukcesní vývoj (De Deyn et al., 2004; Bever et al., 1997; Reynolds et al., 2003). V rostlinných společenstvech hraje zásadní roli negativní vnitrodruhová zpětná vazba, kdy díky potlačování jednoho druhu vzniká prostor pro koexistenci dalšího druhu (Bever, 1994; Bonanomi et al., 2005), čímž dochází ke zvyšování druhové bohatosti (De Deyn et al., 2004). Pozitivní vnitrodruhová zpětná vazba v rostlinném společenstvu podporuje růst rostliny ve vlastní kultivované půdě, čímž se zvyšuje četnost tohoto druhu (Reynolds et al., 2003), a může tak vést až k úplné dominanci nebo vyloučení ostatních druhů ze společenstva (Bever et al., 1997). Tento mechanismus tak velmi pravděpodobně může stát za úspěchem invazních rostlin (Batten, Scow, & Espeland, 2008; Dostál, Müllerová, Pyšek, Pergl, & Klinerová, 2013).

1.2 Interakce PSF a dalších faktorů

Pro pochopení významu plant-soil feedbacku pro koexistenci rostlin je klíčové jeho studium v kontextu dalších faktorů. Pokud je plant-soil feedback posuzován samostatně, může být např. jeho vliv na rostliny přeceňován a v reálných situacích jeho efekt překryt jinými faktory (Holl, 2002; Long et al., 2018). Proto se ve své diplomové práci věnuji interakci zpětné vazby s několika dalšími faktory. Moje práce se snaží co nejvíc vycházet z přirozených podmínek modelové lokality (viz dále), ať už samotným výběrem druhů nebo odběrem půdy pro pěstování rostlin. Proto faktory, se kterými dávám plant-soil feedback do vzájemné interakce, modelují přirozené podmínky na lokalitě. Jedním z faktorů je mezidruhová kompetice, druhým pastva velkými herbivory, v experimentu simulována ztrátou nadzemní biomasy. Předpokládám, že každý z těchto faktorů ovlivní fitness modelových druhů a zároveň, že se tyto faktory budou vzájemně ovlivňovat mezi sebou, například zesílením nebo neutralizací jednoho faktoru druhým.

1.2.1 PSF a kompetice

Kompetice více druhů probíhá ve dvou rovinách, nad povrchem půdy, kde rostliny kompetují o přísun světla a pod půdním povrchem, kde se snaží získávat živiny, prostor a vodu. Kompetice, podobně jako plant-soil feedback, má významný vliv na zastoupení a distribuci rostlin ve společenstvu (Howard & Goldberg, 2001).

Studie porovnávající plant-soil feedback s kompeticí přímo dochází k závěrům, že efekt kompetice je mnohdy silnější než plant-soil feedback. Při nedostatečné síle zpětné vazby ve srovnání s kompeticí totiž může být její vliv na rostlinná společenstva zanedbatelný (Kulmatiski, Heavilin, & Beard, 2011; Kulmatiski et al., 2016) a samotný efekt kultivace bez působení kompetice je taktéž neprůkazný (Brinkman et al., 2010; Lekberg et al., 2018). Působením dostatečně silného plant-soil feedbacku ale může být negativní efekt kompetice tím silnější, čím více na rostlinu působí zároveň negativní zpětná vazba (Kardol et al., 2007; Pendergast, Burke, & Carson, 2013). Naopak, jestliže jsou rostliny vystaveny mírné, nikoliv silné kompetici, může plant-soil feedback její účinky ještě více zmírnit a podpořit tak koexistenci těchto rostlin ve společenstvu (Jing, Bezemer, & Van Der Putten, 2015; Lekberg et al., 2018).

Cílem následujícího experimentu je porovnání účinků kompetice a plant-soil feedbacku. Jelikož je jeden z modelových druhů *Arrhenatherum elatius*, expanzní rostlina dominující řadě rostlinných společenstev, bude kompetice důležitým faktorem působícím na druhý modelový druh *Centaurea scabiosa*. Díky tomu by mohl být významný efekt plant-soil feedbacku, který by mohl efekt kompetice posílit například působením pozitivního vnitrodruhového feedbacku na *Arrhenatherum elatius*.

1.2.2 PSF a herbivorie

Herbivorie, jako přirozená součást ekosystému patří k dalším faktorům, které mohou interagovat s plant-soil feedbackem a tyto interakce již také byly v některých experimentálních studiích zkoumány (Kostenko, Voorde, & Mulder, 2012; Kos et al., 2015). Na interakci plant-soil feedbacku a herbivorie můžeme nahlížet ze dvou úhlů pohledu. Jednak z pohledu, jak se

změní preference herbivorů na různě kultivovaných rostlinách (Jing et al., 2015; Heinen et al., 2018) a pak z pohledu, jestli přítomnost herbivorů na rostlinách změní jejich plant-soil feedback (Heinze & Joshi, 2018). Oba tyto náhledy byly v experimentu použity, první z nich pomocí testu atraktivity rostlin pro herbivory (viz dále), druhý pomocí simulované herbivorie. Simulovaná herbivorie byla zvolena, jelikož redukce nadzemní biomasy - defoliace je jeden ze zásadních mechanismů, kterým velcí herbivoři ovlivňují travní porosty a který lze simulovat sečením (Chen et al., 2014).

V experimentu Heinze & Joshi, 2018 pěstovali modelové druhy v přítomnosti a nepřítomnosti herbivorů a následně porovnávali jejich plant-soil feedback. Došli k výsledkům, kdy negativní PSF byl přítomností nadzemních herbivorů neutralizován. K tomu efektivně může dojít pravděpodobně například díky zesílení chemické obrany kořenů (Bezemer & van Dam, 2005) nebo snížením spotřeby živin díky menšímu množství biomasy (Smith-Ramesh & Reynolds, 2017). Alternativně ale ztráta nadzemní biomasy díky herbivorům může snížit alokaci uhlíku ke kořenům a tím potlačit mutualistické organismy (Smith-Ramesh & Reynolds, 2017). Výsledkem je tedy negativní plant-soil feedback v přítomnosti herbivorů.

Pro svůj experiment předpokládám, že faktor simulované herbivorie (ztráty nadzemní biomasy) bude interagovat také s faktorem kompetice, kdy by u rostlin vystavených stříhání biomasy mohlo dojít ke změně kompetiční hierarchie. V interakci s plant-soil feedbackem předpokládám, že simulovanou herbivorií dojde k neutralizaci plant-soil feedbacku.

1.3 Vliv PSF na rostlinu

Změny v půdě způsobené kultivací rostlin ovlivňují zpětně fitness rostlin nebo rychlost růstu (Bezemer et al., 2006). Plant-soil feedback je proto v experimentech vyhodnocován nejčastěji pomocí nadzemní biomasy, ale jiné části rostlin můžeme měřit také, a mohou být vhodnější pro specifické otázky (Bever, 1994). Méně často jsou na rostlinách měřené například funkční vlastnosti rostlin (Fry et al., 2018), produkce semen (Bonanomi et al., 2005) nebo obsah prvků v listech (Fry et al., 2018). Ve svém experimentu jsem měření produkce biomasy doplnila o projevy plant-soil feedbacku na fyziologii rostlin, konkrétně obecně málo v souvislosti s feedbackem studovaným obsahem prvků v nadzemní biomase a fluorescencí chlorofylu. Další ze zkoumaných vlastností rostlin je chutnost listů pro herbivory.

1.3.1 Obsah prvků v nadzemní biomase

Listy jako jedny z nejdůležitějších funkčních orgánů rostlin zajišťují fotosyntézu, transpiraci a živiny. Obsah živin v listech, zejména prvků N, P a C je klíčový pro růst, vývoj a konkurenceschopnost rostlin, především v ekosystémech chudých na živiny (Fay et al., 2015; Vergutz et al., 2012). Řada studií se snaží vysvětlit a najít vzorce v měnícím se obsahu prvků v listech, případně jiných orgánech rostlin (Agren & Weih, 2012; Thompson et al., 1997; Markert, 1989; Shtangeeva, Viksna, & Grebnevs, 2020; Watanabe et al., 2007). Roli hraje několik faktorů na různých úrovních od druhu po jedince, od genetické variability po mikroklimatické a mikroedafické podmínky (Markert, 1989).

Obecně je obsah živin v listech druhovou vlastností rostlin (Méndez & Karlsson, 2005). Převažuje názor, že obsah prvků odráží požadavky na výživu rostliny, který se váže s faktorem obsahu prvků v půdě, ve kterém rostlina roste (Markert, 1989). Na živinově bohatých půdách rostou rostliny vyžadující velké množství živin a naopak (Thompson, Parkinson, Band, & Spencer, 1997). Svoji roli hrají také fylogenetické vztahy, například u prvků Ca a Mn (asociovaných s hodnotami pH), které vykazují zcela odlišné vzorce u jednoděložných a dvouděložných rostlin (Thompson et al., 1997).

V rámci druhu se obsah živin také může měnit, základní variabilita živin je způsobená variací mezi prostředím vlivem faktorů historie lokality a mateřská půda (Agren & Weih, 2012) a odráží komplexní interakci mezi rostlinou a půdou (Shtangeeva et al., 2020). Další z diskutovaných faktorů jsou velikost rostliny - čím nižší je rostlina, tím nižší má poměr P:N (Méndez & Karlsson, 2005).

V této diplomové práci tak předpokládám, že by stechiometrie v listech rostlin mohla do určité míry reflektovat plant-soil feedback. Například pokud by některý z prvků byl selektivně vychytáván některým z modelových druhů během kultivační fáze, mohl by se pak ve stechiometrii rostlin projevit vliv kultivace, pokud by rostliny rostoucí v půdě po tomto druhu trpěly vyčerpáním prvku z půdy. V plant-soil feedback experimentu byla zatím stechiometrie rostlin dávana do souvislosti s faktorem sucha, který zapříčinil větší obsah dusíku v listech, avšak jeho množství v listech rostlin z nekultivované půdy bylo nižší než u rostlin z půdy kultivované (Fry et al., 2018).

1.3.2 Fluorescence chlorofylu

Fluorescence chlorofylu je energie absorbovaná molekulami chlorofylu a znovu emitovaná jako světlo, přičemž většina fluorescence je emitována pomocí fotosystému II (Maxwell & Johnson, 2000). Schopnost, jakou dokáže využít fotosystém II absorbovanou světelnou energii, se odráží v kvantitě emitovaného světla. Tímto způsobem můžeme odvodit stupeň poničení fotosystému II v chloroplastu a kvalitu metabolismu.

Měření fluorescence chlorofylu se běžně používá pro dokumentaci stresů rostlin v reakci na podmínky prostředí, nejčastěji na abiotické faktory, například stres z nedostatku vody (Maricle & Adler, 2011; Fry et al., 2018), salinita (Misra, Srivastava, & Strasser, 2001; Sheng, Tang, Chen, & Yang, 2008), nadměrné ozáření (Adams & Demmig-Adams, 2004), teplotní stres (Groom & Baker, 1992). Pomocí měření fluorescence chlorofylu byl ale také například posuzován vliv mykorhizní symbiózy na zmírnění vlivu salinity (Sheng et al., 2008). Wang et al., 2008 pozorovali snížení hodnot maximálního kvantového výtěžku v přítomnosti konkurenční rostliny a vliv klonality, která toto snížení hodnot zmírnila. Chlorofylová fluorescence byla dána také do souvislosti s konkurencí a druhovou bohatostí lesních porostů (Pollastrini et al., 2014).

S měřením chlorofylové fluorescence se můžeme výjimečně setkat také u experimentů na plant-soil feedback (Fry et al., 2018). Autory článku byl proveden feedbackový experiment s dvěma druhy rostlin pěstovanými v heterospecifické a konspecifické půdě, které byly následně po určitou dobu vystaveny treatmentu sucha. V hodnotách fluorescence chlorofylu byl měřitelný stres z vodního deficitu, samotný plant-soil feedback ale na fluorescenci efekt neměl.

Ve své diplomové práci jsem měřila hodnoty fluorescence chlorofylu v závislosti na plant-soil feedbacku, ale také v závislosti na výše představených faktorech kompetice a simulované herbivorie. Zajímalo mě, zda efekt předchází kultivace, přítomnosti kompetitora nebo simulované ztráty nadzemní biomasy způsobí stres měřitelný poškozením fotosystému. Například v přítomnosti kompetitora jsem očekávala snížení hodnot maximálního kvantového výtěžku fotochemie fotosystému II vlivem zastínění nebo konkurencí o zdroje (Pollastrini et al., 2014). V případě plant-soil feedbacku jsem předpokládala, že negativní zpětná vazba bude hodnoty snižovat, skrze působení půdních patogenů, vyčerpání živin apod.

1.3.3 Chutnost listů pro herbivory

Chutnost listů pro herbivory nebo též palatabilita je ovlivněna poměrem dusíku a uhlíku v listech rostliny (Schädler et al., 2003). Čím je větší podíl dusíku, tím jsou listy chutnější. Je také známo, že rychle rostoucí rostliny tolik neinvestují do obranných mechanismů a jsou pro herbivory chutnější (Massey, Ennos, & Hartley, 2007). Předpokládám proto, že modelový druh *Arrhenatherum* bude v testu atraktivity pro herbivory preferovaným zdrojem potravy.

Ve vztahu preference herbivorů a plant-soil feedbacku bylo v nedávné studii Heinen et al., 2018 prokázáno, že herbivoři byli schopni rozpoznat původní kultivace a preferovali jako potravu rostliny na půdách kultivovaných bylinami oproti půdám kultivovanými travami. Pokud bude efekt kultivace dostatečně silný, mohly by se tak v testu atraktivity pro herbivory projevit preference v rámci kultivací.

2 Cíle práce

Pro širší pochopení fungování PSF v rostlinných společenstvech je potřeba jeho studium v kontextu dalších faktorů. Tato práce si tedy klade za cíl prozkoumání důležitosti PSF efektů při současném působení mezidruhové kompetice a dalšího stresujícího faktoru, kterým je v mém případě ztráta nadzemní biomasy.

- I. Jak ovlivňuje PSF samotnou rostlinu?
 - Závisejí biomasa rostlin v testovací fázi na předchozí kultivaci stejným nebo jiným druhem?
 - Jaký mají tento a další faktory vliv na fluorescenci chlorofylu rostliny?
 - Projeví se vliv PSF i ve stechiometrii (obsahu živin v biomase) rostlin?
 - Ovlivní feedback kompetiční schopnosti rostlin a reakci na odstranění biomasy?
- II. Liší se abiotické složení půdy podle předchozí kultivace?
- III. Projeví se vliv kultivace, simulované herbivorie a mezidruhové kompetice také na atraktivitě rostlin pro herbivory (sarančata)?

3 Metodika

3.1 Lokalita a výběr druhů

Předmětem studia je interakce zpětné vazby rostliny a půdy s dalšími faktory – pastvou a mezidruhovou kompeticí. Proto byla navržena lokalita, kde se střetávají jak vlivy plant–soil feedbacku jako mechanismu sukcesního vývoje, tak herbivorie a kompetice. Na výsypce lomu Čeřinka v Chráněné krajinné oblasti Český kras se nachází sukcesní společenstvo, které je od roku 2016 vystavené pastvě smíšeného stáda ovcí a koz. Vývoj tohoto společenstva je po celou dobu monitorován pomocí vegetačních snímků na trvalých plochách. Dále byl také na této lokalitě již proveden jeden rozsáhlý PSF experiment (12 druhů ve vzájemných interakcích), který ukázal na důležitost půdních procesů pro úspěšnost růstu zejména druhů pokročilejší sukcese (tyto druhy profitovaly z předchozí kultivace raně sukcesními druhy) (Kuťáková et al., 2020).

Na výsypku přímo navazuje lokalita Pání hora, která je součástí Národní přírodní rezervace Karlštejn. Vyskytují se tu vzácné druhy rostlin jako např. *Pulsatilla pratensis*, *Helianthemum grandiflorum*, *Veronica prostrata*, *Teucrium chamaedrys* a *Anacamptis pyramidalis* (Mayerová, 2009). Na Pání hoře byla pastva zavedena v roce 2005 a následně tu bylo provedeno mnoho výzkumů na vliv pastvy na stepní vegetaci (Šlechtová, 2008; Mayerová, 2009; Kladivová, 2010).

Díky sousedství s lokalitou Pání hora dochází k prokazatelnému šíření xerothermních rostlin na výsypku lomu. Jejich počet na trvalých plochách roste v čase, a to jak na plochách pasených, tak kontrolních nepasených (osobní pozorování).

Problémem na zdejší lokalitě je zarůstání ploch expanzním ovsíkem vyvýšeným *Arrhenatherum elatius* (a třtinou křovištní *Calamagrostis epigejos*), které každým rokem stoupá (osobní pozorování). Podle terénního sledování vývoje vegetace na výsypce od počátku sukcese se druh *Arrhenatherum elatius* na sledovaných plochách vyskytuje už od samotného začátku vývoje vegetace (Mayerová, 2009; Kuťáková, 2013). V posledních letech je jeho pokryvnost obzvláště vysoká, a to výrazně více na plochách bez managementu (kosení a následně pastva), kde je nejhojněji zastoupeným druhem vůbec (osobní pozorování).

Také Dostálek & Frantík, 2012 ve svém terénním pokusu považují *Arrhenatherum elatius* za velmi expanzní druh a řešili otázku jeho potlačení pomocí různého časování pastvy. Jednoznačně se tedy jedná o dominantní a běžně se vyskytující druh rostlinných společenstev, jehož kompetiční úspěch by mohl být poháněn pozitivním PSF (Reynolds et al., 2003), na rozdíl od druhů vzácných, které podléhají negativnímu PSF (Klironomos, 2002). Abych tuto hypotézu ověřila nebo zjistila mechanismy kompetičního úspěchu druhu *Arrhenatherum elatius*, vybrala jsem ho jako modelový druh do svého PSF experimentu. Na základě terénních dat z lokality Pání hora jsem k němu do experimentu zvolila potenciálně silného kompetitora, druh chrpy *Centaurea scabiosa*, který se na Pání hoře nedaleko výsypky lomu vyskytuje.

Vzhledem k tomu, že PSF efekty konkrétních rostlin mohou záviset na typu půdy, v níž k zpětnovazebné interakci dochází (Bezemer et al., 2006; Kuťáková, Herben, & Münzbergová, 2018), je pro podobné experimenty vhodné používat vždy půdu ze stanoviště s přirozeným výskytem daných druhů rostlin. V tomto případě jsem tedy pro experiment odebrala půdu ze zájmové lokality lomu Čeřinka.

3.2 Plant-soil feedback experiment

Samotný pokus je koncipován jako klasický dvoufázový plant-soil feedback experiment (Kulmatiski et al., 2008; Brinkman et al., 2010), tedy skládá se z fáze kultivační a fáze testovací. Kultivační fáze slouží ke kultivaci sterilní půdy rostlinou, což se děje vylučováním exudátů do půdy, navazováním symbióz s mykorrhizními houbami a bakteriemi (Van Der Putten et al., 2013). Takto kultivovaná půda pak vstupuje do fáze testovací, kdy se sleduje její vliv na fitness dalších pěstovaných rostlin (nejčastěji pomocí biomasy). Na základě rozdílu v růstu rostlin na kultivované a kontrolní půdě se vypočítá čistý plant-soil feedback (Brinkman et al., 2010), přičemž pozitivní plant-soil feedback značí lepší růst v kultivované půdě než v kontrolní a negativní plant-soil feedback naopak.

Jako substrát jsem použila půdu ze zájmové lokality lomu Čeřinka, odebranou na lokalitě v červenci 2017. Jednalo se o primární substrát přímo z lomu, tedy jílovitou půdu, vystavenou přírodním podmínkám na lokalitě, ve které žádné rostliny ještě nerostly. Organická složka substrátu tak mohla být jedinečně mikrobiálního původu, před zahájením pokusu ale její obsah

v půdě nebyl zkoumán. Tento substrát jsem prošla přes síto s hrubostí 1 cm, aby došlo k oddělení kamenů. Jemnější složkou jsem plnila květináče pro experiment.

Semena modelových druhů *Arrhenatherum elatius* a *Centaurea scabiosa* jsem pořídila z firmy Planta Naturalis a pro experiment semenáčky předpěstovala po dobu 3 týdnů ve sterilizovaném písku ve skleníku. Pro experiment jsem následně vybrala jedince přibližně stejné velikosti. Poté jsem zahájila kultivační fázi a každý z rostlinných druhů pěstovala celkem v 60 květináčích o rozměrech 10×10×12 cm po dobu 3 měsíců (červenec až září 2017). Zasazen byl vždy právě jeden jedinec do každého květináče. Jako kontrolu jsem použila 60 květináčů naplněných půdou, která nebyla v první fázi osázena. Květináče byly umístěny ve venkovních prostorech botanické zahrady, kde byly dle potřeby zalévány zálivkou a přibližně jednou za dva týdny jsem je plela od semenáček náletových rostlin.

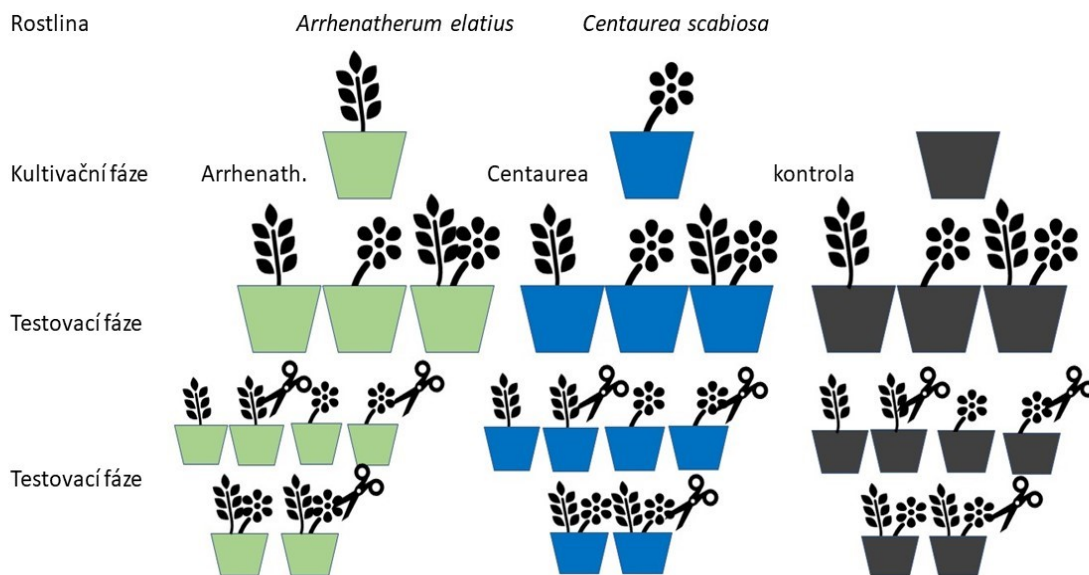
Po 3 měsících jsem sklídila nadzemní biomasu obou druhů, následně usušila po dobu 72 hodin při 60 °C a zvažila. Podzemní biomasu rostlin jsem v zájmu šetření času a práce v této fázi nestanovovala. Rostliny byly pěstovány ve stejných podmínkách, takže lze očekávat, že zde nebudou rozdíly v alokaci do podzemní a nadzemní biomasy, a nadzemní biomasa je tedy dobrou proxy pro celkovou biomasu. Půdu v rámci jednotlivých (včetně kontrolních) květináčů jsem promíchala a většinu kořenů odstranila. V této fázi jsem z půdy odebrala vzorky na analýzu abiotického složení půdy - vždy po cca 10g z každého opakování u všech tří druhů kultivací.

Následně jsem v testovací fázi (říjen 2017 až únor 2018) předem kultivovanou půdu osázela druhou generací rostlin v následujících variantách: samotný jedinec *Arrhenatherum elatius*, samotný jedinec *Centaurea scabiosa*, a jedinec *Arrhenatherum* v kompetici s jedincem *Centaurea*. Každou variantu jsem realizovala v každém typu kultivované půdy ve dvaceti opakováních, tedy: 3 kultivace × 3 varianty v testovací fázi × 20 opakování. Semenáčky pro testovací fázi jsem předpěstovala v předem nekultivovaném substrátu ze zájmové lokality. Rostliny v testovací fázi jsem pěstovala ve vytápěném skleníku pod umělým osvětlením (20/15°C den/noc, 12 hodin světla).

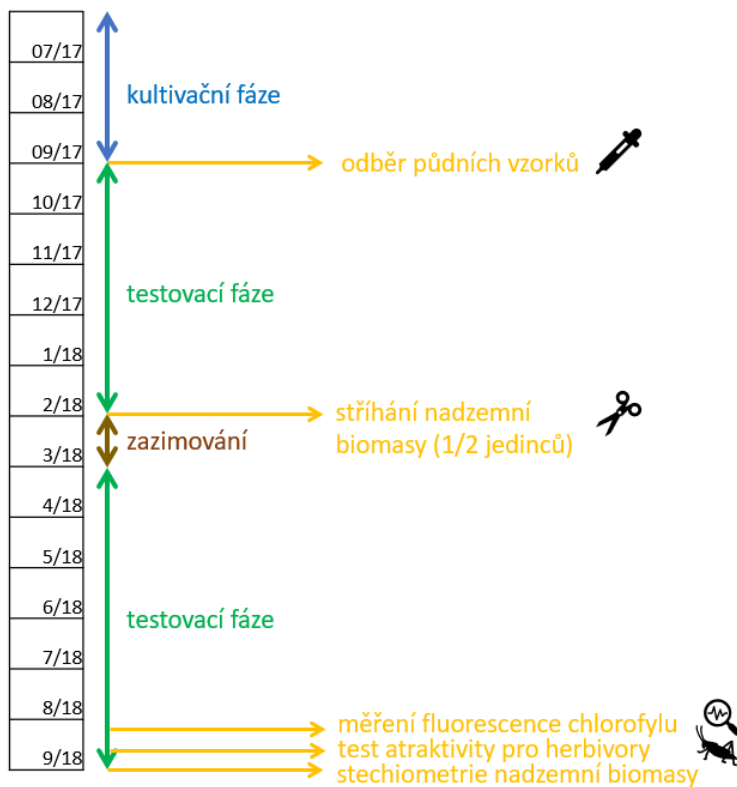
Po 4 měsících jsem v rámci každého treatmentu (varianta v typu půdy) následně polovinu rostlin ostříhala ve výšce 3 cm nad povrchem půdy. Cílem treatmentu bylo napodobení pastvy, které jsou rostliny na modelové lokalitě pravidelně vystavovány. Pro účely tohoto pokusu jsem ale na rostlinách simulovala pouze samotný efekt ztráty nadzemní biomasy (namísto další efektů

pastvy - narušování půdy, škubání trsů, hnojení atd.). Zajímalo mě, jestli tento efekt pozmění kompetiční hierarchii mezi modelovými druhy, změní se plant-soil feedback modelových druhů nebo se tento efekt projeví i jinak ve fitness rostliny.

Takto získanou biomasu jsem usušila (po dobu 72 hodin na 60 °C) a zvážila. Následně jsem rostliny krátce (cca na 1 měsíc) umístila do chladnějších podmínek (cca 10 °C) na částečné zazimování a dále pěstovala ve venkovních podmínkách do září 2018. Před ukončením pokusu jsem ještě provedla experiment na měření fluorescence chlorofylu rostlin a test atraktivity rostlin pro herbivory (viz dále). Poté jsem pokus ukončila a u rostlin ustříhla a usušila (po dobu 72 hodin na 60 °C) nadzemní biomasu, kořeny promyla vodou, usušila a zvážila. Z usušené nadzemní biomasy jsem dále stanovovala obsah C, N, Ca, Mg, K, P. Schéma jednotlivých fází pokusu a treatmentů je znázorněno na Obrázku č. 1. Časový přehled fází pokusu je znázorněn na Obrázku č. 2.



Obrázek č. 1: Schéma PSF pokusu. Barevně jsou vyznačeny různé kultivace půdy z první fáze – zeleně kultivace *Arrhenatherum elatius*, modře kultivace *Centaurea scabiosa*, hnědě kontrolní neosázená půda.



Obrázek č. 2: Časové znázornění jednotlivých fází PSF pokusu. Levý sloupec označuje měsíc/rok.

3.2.1 Analýza abiotického složení půdy

Po skončení kultivační fáze byla biomasa rostlin z květináčů odstraněna, půda byla promíchána a byly odebrány půdní vzorky vždy v 10 opakováních z každé kultivace – kultivace *Arrhenatherum*, *Centaurea* a kontrola. Vzorky půdy byly zpracovány na jemnozem a analyzovány na obsah prvků C, N, Ca, Mg, K a P. Dále bylo také stanoveno pH. Vlastní analýzy pH a obsahu prvků byly provedeny v analytické laboratoři Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích.

3.2.2 Analýza stechiometrie rostlin

Nadzemní biomasa rostlin získaná po sklizni celého pokusu byla analyzována na obsah C, N, Ca, Mg, K, P v analytické laboratoři Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích. Analyzováno bylo vždy prvních 6 vzorků v pořadí (číslování 1-10), z obou druhů rostlin ve všech třech variantách kultivované půdy. Rostliny pěstované v kompetici v rámci jednoho květináče do analýzy nebyly zařazeny.

3.2.3 Měření fluorescence chlorofylu

Jednou z běžných metod měření fluorescence chlorofylu je měření rostlin adaptovaných na tmu, kde se po určité době strávené ve tmě stanou neaktivními. Listy rostlin se pak následně změní pomocí pulzního blesku saturovaným světlem. Získáme tak několik hodnot a parametrů vyzařené fluorescence, souhrnně nazývané OJIP. Z těchto parametrů je nejčastěji používaným maximální kvantový výtěžek primární fotochemie fotosystému II (F_v/F_m). Jeho hodnoty jsou pro zdravé rostliny konzistentní (Johnson, et al., 1993), pokud ale rostlina trpí stresem, odrážejí tyto hodnoty oxidační poškození indukované světlem reakčního centra fotosystému II a jsou nižší (Maxwell & Johnson, 2000).

Fluorescence chlorofylu byla měřena pomocí přístroje Fluorpen FP-100 MAX/USB (Photon System Instruments, Czech), ze kterého byly získány parametry OJIP. Rostliny byly jednu hodinu před měřením umístěny do zcela zatemněné místnosti. Pro orientaci ve tmě jsem používala čelovku přelepenou zelenou fólií, která tak vyzařovala pouze slabé zelené světlo, které fluorescenci neovlivňuje (Sun et al., 1998).

Každá rostlina byla měřena vždy třikrát, ve spodní části, ve středu a v nejmladší části, aby stejné části rostliny nebyly víckrát vystaveny světelným pulzům Fluorpenu. Druhy byly měřené ve dvou po sobě následujících dnech, ve stejný denní čas, vždy najednou všechny rostliny druhu *Arrhenatherum*, další den všechny rostliny druhu *Centaurea*.

3.2.4 Herbivorní pokus

Současně s ukončením testovací fáze experimentu byl proveden test atraktivity rostlinné biomasy pro herbivory. Jako modelový herbivor byla použita sarančata *Locusta migratoria* a *Schistocerca gregaria*. Ačkoliv v předchozím fázi experimentu byla simulována ztráta nadzemních částí rostlin odpovídající herbivorii velkými býložravci, cílem tohoto experimentu bylo zjistit atraktivitu rostlin z jednotlivých treatmentů pro další možné herbivory.

V rámci tohoto testu byla vždy 2 sarančata umístěna do arény se zkumavkami s jedním listem rostliny z každého treatmentu (kultivace – *Arrhenatherum*, *Centaurea*, kontrola, kompetice – ano, ne, ztráta nadzemní biomasy – ano, ne). Listy do toho pokusu byly vybírány náhodně, vždy jeden list z dané rostliny. V případě malé plochy listů bylo z jedné rostliny vybráno listů více, aby si plochou listů více odpovídaly s většími listy ostatních rostlin. Listy byly umístěny ve vodě (ta byla pravidelně doplňována) a vystavené herbivorii po dobu 4 dní. V jedné aréně byly vždy listy z jednoho opakování každého treatmentu (např. všechny rostliny č. 1), jejichž pořadí po obvodu v aréně bylo randomizováno. Arén bylo tedy celkem 10. Před začátkem i po skončení testu byl každý list skenován a následně byla jeho plocha spočítána v programu ImageJ.

3.3 Analýza dat

Data byla zpracována za pomoci programu R verze 3.4.4..

3.3.1 Vliv PSF a dalších faktorů na modelové druhy

3.3.1.1 Vliv PSF a dalších faktorů na biomasu

Před analyzováním dat o biomase modelových druhů jsem nejdříve vzájemně korelovala nadzemní, podzemní a celkovou biomasou z konce pokusu a root-shoot ratio (poměr podzemní a nadzemní biomasy). A to pomocí korelačního testu a Pearsonova korelačního koeficientu.

Korelační matice je v příloze 8.1. Vzhledem k vysokým vzájemným korelacím proměnných jsem se rozhodla pro analýzu použít data o nadzemní biomase modelových druhů, která jsou kompletní pro všechny treatmenty.

Na těchto datech jsem testovala, jak se liší biomasa v závislosti na druhu, kultivaci, přítomnosti kompetitora a ztrátě nadzemní biomasy. Pro tento účel jsem použila analýzu variance, kdy závislá proměnná byla nadzemní biomasa druhů napříč všemi treatmenty a vysvětlující proměnné v interakci byly druh rostliny (*Arrhenatherum*, *Centaurea*), kompetice (ano/ne), typ kultivace (*Arrhenatherum*, *Centaurea*, kontrola) a ztráta nadzemní biomasy (ano/ne). Data byla před analýzou logaritmičsky transformována.

Z důvodů častých interakcí s druhem (Příloha 8.2) jsem provedla stejnou analýzu variance zvlášť pro každý druh. Závislá proměnná tak byla nadzemní biomasa *Arrhenatherum* (a nadzemní biomasa *Centaurea*), vysvětlující proměnné v interakci opět kompetice, typ kultivace a ztráta nadzemní biomasy. Data byla před analýzou logaritmičsky transformována. U průkazných faktorů jsem pomocí post hoc testu Tukey HSD odlišila průkazné rozdíly v rámci faktorů.

3.3.1.2 Vliv PSF a dalších faktorů na fluorescenci chlorofylu

Z měřených parametrů OJIP jsem dále pracovala s hodnotami maximálního kvantového výtěžku fotochemie fotosystému II. Ze tří měření na každé rostlině jsem vypočítala průměr, se kterým jsem dále pracovala jako se vstupní proměnou. Stejně jako u analýzy nadzemní biomasy jsem analýzou variance testovala fluorescenci chlorofylu zvlášť pro každý druh. Závislá proměnná tak byla fluorescence chlorofylu *Arrhenatherum* (a fluorescence chlorofylu *Centaurea*), vysvětlující proměnné v interakci opět kompetice (ano/ne), typ kultivace (*Arrhenatherum*, *Centaurea*, kontrola) a ztráta nadzemní biomasy (ano/ne). Pomocí post hoc testu Tukey HSD jsem u signifikantních faktorů odlišila významné rozdíly v hladinách faktorů.

Stejnou analýzu variance jsem testovala fluorescenci chlorofylu pro oba druhy dohromady. Proměnné tedy byly druh rostliny (*Arrhenatherum*, *Centraurea*), kultivace (*Arrhenatherum*, *Centaurea*, kontrola), ztráta nadzemní biomasy (ano/ne) a přítomnost kompetitora (ano/ne). Tato data jsem transformovala pomocí druhé odmocniny.

3.3.1.3 Vliv PSF a dalších faktorů na atraktivitu rostlin pro herbivory

Před zahájením a po skončení herbivorního pokusu jsem každý list naskenovala a následně změřila jeho plochu pomocí programu ImageJ. Pomocí vzorečku $\frac{x_1 - x_2}{x_1} \times 100$, kde x_1 je plocha listu před pokusem a x_2 plocha listu po skončení pokusu, jsem vypočítala, kolik procent z plochy listu bylo sarančaty během pokusu zkonsumováno. Také jsem od počáteční plochy listu odečetla plochu po skončení pokusu a získala jsem tak reálně zkonsumovanou plochu listu (rozdíl).

S těmito veličinami jsem dále pracovala v analýzách. Obě dvě veličiny jsem transformovala druhou odmocninou, abych získala normální rozdělení. Nejprve jsem se ptala, jestli si sarančata vybírají listy ke konzumaci primárně podle velikostí listů. K zodpovězení jsem pomocí lineárního modelu s náhodným efektem arény testovala, jak závisí zkonsumovaná plocha listu (rozdíl) na počáteční velikosti listu. Pro výpočet tohoto modelu jsem použila balíček nlme pro R (Pinheiro, José, et al., 2017).

Dále mě zajímalo, jaké jsou preference sarančat na základě treatmentů. Tudíž jsem zkonsumovanou plochu (rozdíl) analyzovala lineárním modelem s náhodným efektem arény a kovariátou velikosti listové plochy před zahájením herbivorního pokusu. Testovala jsem oba druhy dohromady, závislé proměnné tak byly druh rostliny, kultivace, kompetice a ztráta nadzemní biomasy a jejich interakci. Pro konzistenci s předchozími výsledky z analýz biomasy a fluorescence chlorofylu jsem stejným modelem testovala také každý druh zvlášť. Lineárním modelem s náhodným efektem arény jsem analyzovala také veličinu procenta zkonsumované plochy v závislosti na faktorech druh rostliny, kultivace, kompetice a ztráta nadzemní biomasy.

3.3.2 Projev feedbacku v obsahu prvků v půdě a biomase modelových druhů

3.3.2.1 Vliv modelových druhů na abiotické podmínky v půdě

Z analýzy půdy byla získána data o obsahu prvků C, N, Ca, Mg, K a P a hodnoty pH ve všech kultivacích (půda kultivovaná modelovým druhem *Arrhenatherum*, druhem *Centaurea*, kontrolní neosázená půda). Data byla nejprve zobrazena pomocí PCA. Dále jsem na datech

pomocí RDA testovala vliv kultivace (faktor o třech hladinách) se standardizací po proměnných a následně se standardizací po proměnných a objektech. Pro výpočet RDA jsem použila balíček *vegan* pro R (Oksanen et al., 2017). Z modelu jsem vypočítala vysvětlenou variabilitu jednotlivých os a celkovou vysvětlenou variabilitu RDA modelu.

3.3.2.2 Projev PSF v obsahu prvků v nadzemní biomase

Z analýzy nadzemní biomasy po skončení pokusu byla získána data o obsahu prvků C, N, Ca, Mg, K, P u obou modelových druhů. Na těchto datech jsem zkoumala, jak se obsah prvků v listech liší mezi jednotlivými druhy a v závislosti na předchozí kultivaci. Pro srovnání prvků v závislosti na daném druhu rostliny byla data nejprve zobrazena pomocí PCA. Pomocí RDA jsem pak testovala vliv kultivace (faktor o třech hladinách – kontrolní neosázená půda, půda kultivovaná *Arrhenatherum*, půda kultivovaná *Centaurea*) a vliv druhu rostliny (*Arrhenatherum elatius*, *Centaurea scabiosa*) se standardizací po proměnných. Provedla jsem RDA model s proměnnou druh rostliny a proměnnou kultivace jako kovariátou, další model na kultivaci s kovariátou rostlina a třetí model pro interakci kultivace*rostlina s kovariátami kultivace a rostlina. Analýzy byly provedeny v balíčce *vegan* (Oksanen et al., 2017). Pomocí RDA jsem následně testovala také data standardizovaná po proměnných a objektech.

4 Výsledky

4.1 Důležitost PSF a dalších faktorů

4.1.1 Vliv PSF a dalších faktorů na biomasu modelových druhů

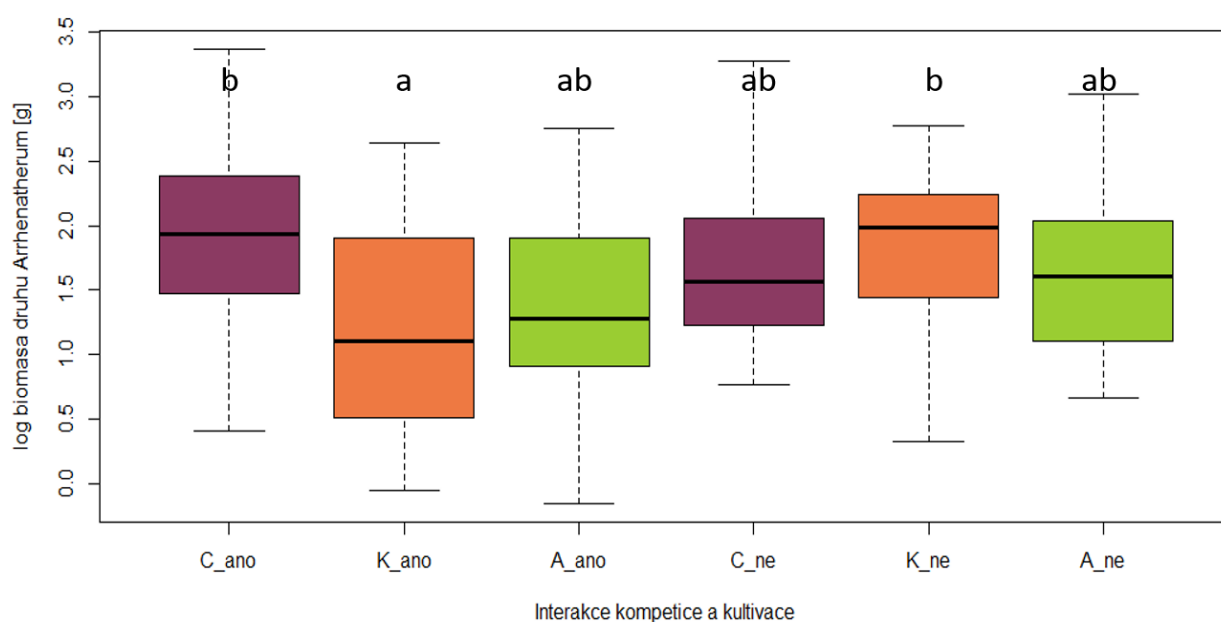
Na nadzemní biomasu *Arrhenatherum* měl průkazný vliv interakce druhu kultivace a přítomnosti kompetitora ($p=0,0173$). Přítomnost kompetitora významně zhoršila růst *Arrhenatherum* v kontrolní půdě, zatímco v půdě kultivované *Centaurea* byl efekt kompetitora opačný: jeho přítomnost vedla k větší produkci biomasy *Arrhenatherum*. Samostatné efekty kultivace a kompetice měly na produkci biomasy *Arrhenatherum* marginální vliv (Tabulka č.1).

Produkce biomasy *Centaurea* byla ovlivněna kultivací ($p<0,001$), kdy nejméně prosperovala v kontrolní nekultivované půdě, nejlépe naopak v půdě *Arrhenatherum*. Významně ji také ovlivnila přítomnost kompetitora ($p<0,001$), v jehož přítomnosti byl růst biomasy *Centaurea* potlačen. Faktor ztráty nadzemní biomasy neměl na produkci biomasy vliv ani u jednoho z modelových druhů.

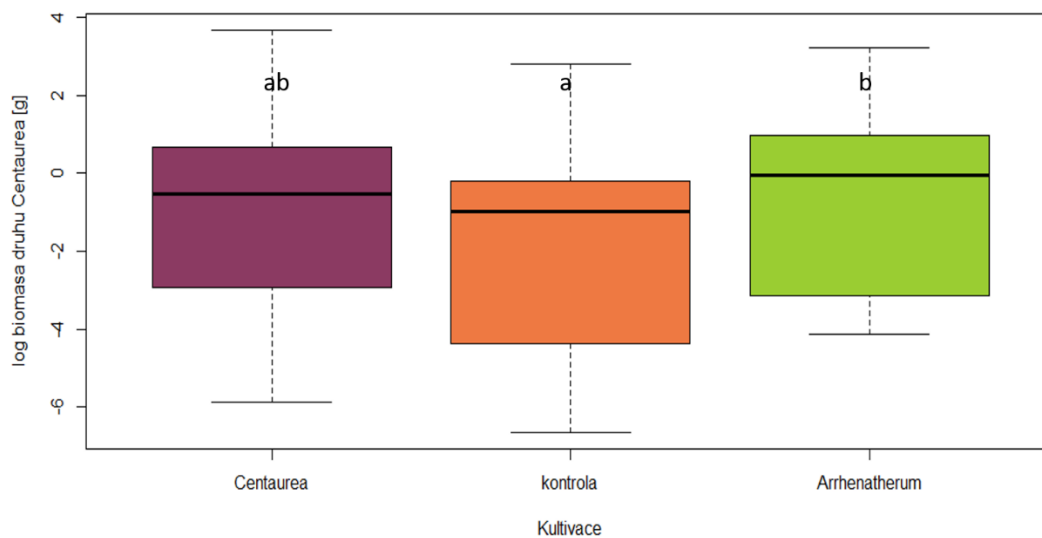
Tabulka č.1: Výsledky analýzy variance (ANOVA) závislosti biomasy modelových druhů na faktorech kultivace, kompetice a stříhání. Tučně jsou označeny signifikantní výsledky, kurzívou marginálně signifikantní. Logaritmicky transformováno.

<i>Arrhenatherum elatius</i>	Df	F stat	p	R ²
kultivace	2	2,52	<i>0,0854</i>	3,80
kompetice	1	3,69	<i>0,0575</i>	2,78
stříháno	1	0,07	0,7867	0,06
kultivace*kompetice	2	4,22	0,0173	6,35
kultivace*stříháno	2	1,65	0,1967	2,49
kompetice*stříháno	1	0,65	0,4218	0,49
kultivace*kompetice*stříháno	2	2,25	0,1101	3,40

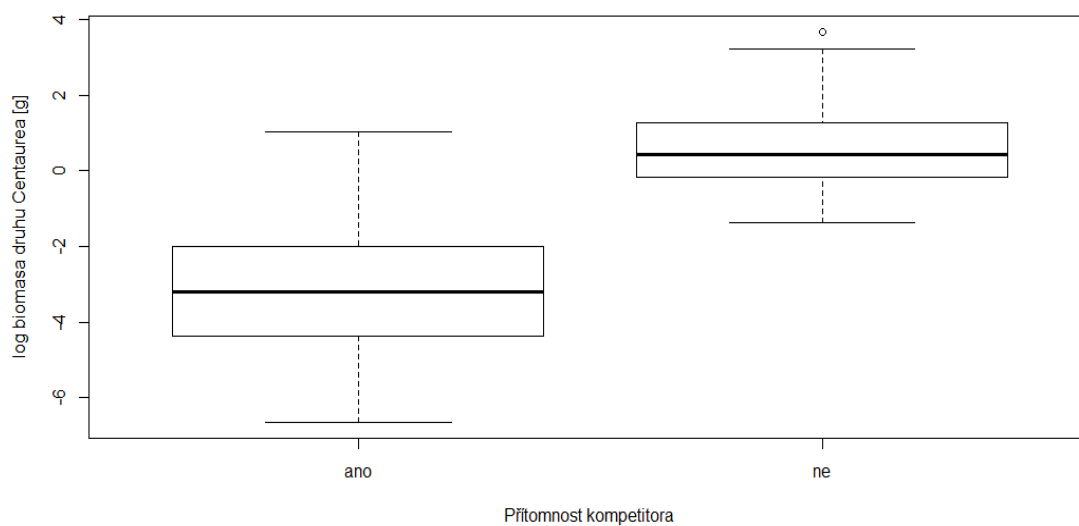
<i>Centaurea scabiosa</i>				
kultivace	2	8,86	<0,001	5,13
stříháno	1	1,06	0,3055	0,31
kompetice	1	215,85	<0,001	62,53
kultivace*stříháno	2	0,29	0,7491	0,17
kultivace*kompetice	2	0,40	0,6712	0,23
stříháno*kompetice	1	0,06	0,8076	0,02
kultivace*stříháno*kompetice	2	1,06	0,3490	0,62



Graf č.1: Biomasa druhu *Arrhenatherum* v závislosti na kultivaci a přítomnosti kompetitora. C – kultivace *Centaurea scabiosa*, K – kontrolní neosázená půda, A – kultivace *Arrhenatherum elatius*, ano – přítomnost kompetitora, ne – bez kompetice. Odlišná písmena nad boxploty značí rozdíly v kultivacích (Tukey HSD). Logaritmičsky transformováno.



Graf č.2: Biomasa druhu *Centaurea scabiosa* v závislosti na kultivaci *Centaurea scabiosa*, kontrolní neosázené půdě, kultivaci *Arrhenatherum elatius*. Odlišná písmena nad boxploty značí rozdíly v kultivacích (Tukey HSD). Logaritmičticky transformováno.



Graf č.3: Biomasa druhu *Centaurea scabiosa* v závislosti na přítomnosti kompetitora (ano) a jeho absenci (ne). Logaritmičticky transformováno.

Testovala jsem také vliv jednotlivých faktorů (kultivace, druh rostliny, kompetice a ztráta nadzemní biomasy) na nadzemní biomasu pro oba modelové druhy společně. Nadzemní biomasa závisí na všech třech faktorech v interakci ($p=0,049$), tedy jejich efekt se odvíjí od působení dalších faktorů. Výsledky jsou zobrazeny v tabulce v příloze 8.2.

4.1.2 Vliv PSF a dalších faktorů na fluorescenci chlorofylu modelových druhů

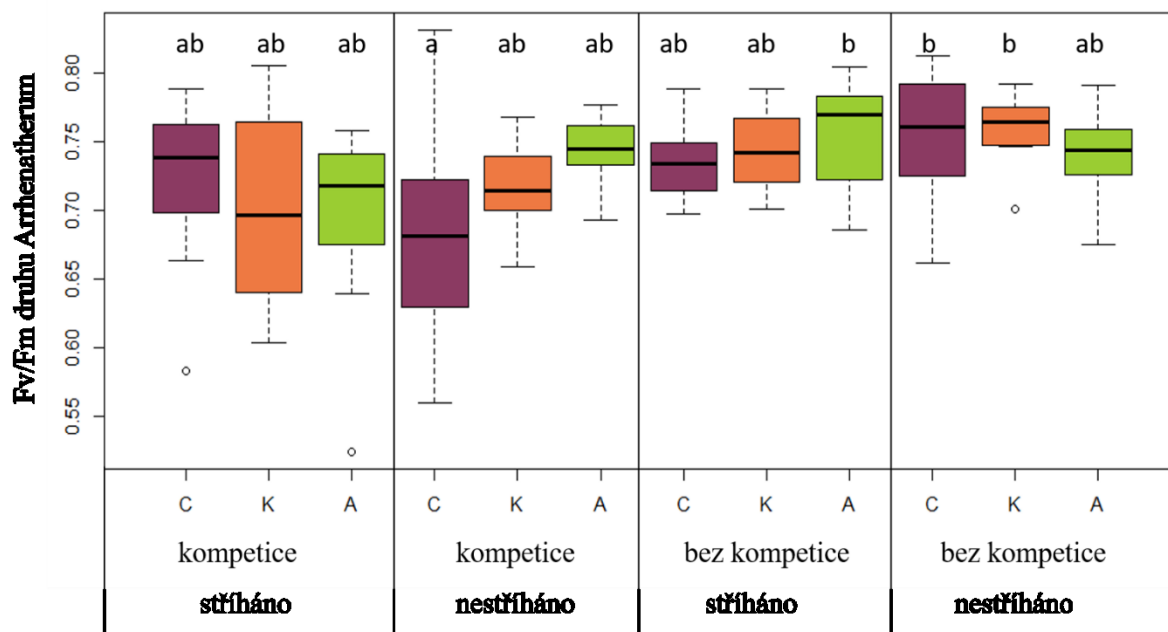
Na hodnoty fluorescence chlorofylu měl vliv hlavní faktor přítomnosti kompetitora, který hodnoty fluorescence chlorofylu *Arrhenatherum* snižuje (Tabulka č.2). Hodnoty fluorescence chlorofylu u *Arrhenatherum* byly ovlivněny také interakcí faktorů kultivace, přítomností kompetitora a ztráty nadzemní biomasy (Tabulka č.2, Graf č.4).

U *Centaurea* je průkazný efekt kultivace (Tabulka č.2). Měřené hodnoty fluorescence chlorofylu jsou nejvyšší v půdě kultivované *Centaurea* a nejnižší v kultivaci *Arrhenatherum*. (Graf č.5).

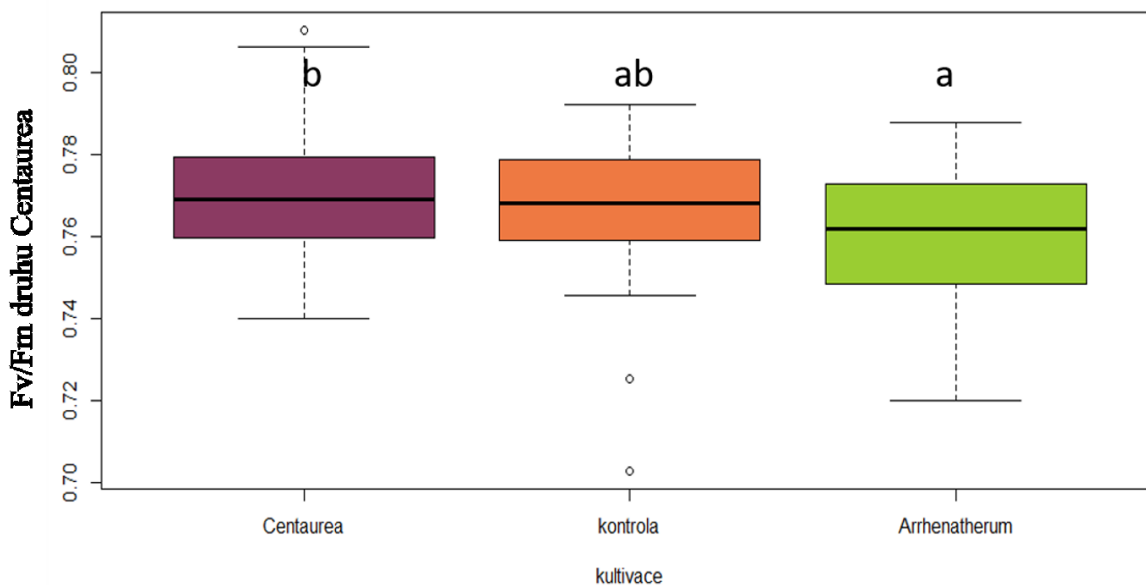
Tabulka č.2: Vliv kultivace, kompetice a ztráty nadzemní biomasy na fluorescenci chlorofylu pro druh *Centaurea scabiosa* a *Arrhenatherum elatius*, výsledky analýzy ANOVA. Tučně jsou vyznačeny průkazné výsledky.

<i>Arrhenatherum elatius</i>	Df	F stat	p	R ²
kultivace	2	0,43	0,6533	0,63
kompetice	1	18,13	< 0,001	0,34
stříháno	1	0,47	0,4957	13,36
kultivace*kompetice	2	0,38	0,6838	1,16
kultivace*stříháno	2	0,79	0,4558	0,56
kompetice*stříháno	1	0,00	0,9815	0,0003
kultivace*kompetice*stříháno	2	4,45	0,0140	6,55
<i>Centaurea scabiosa</i>				
kultivace	2	3,72	0,0275	6,04
kompetice	1	1,48	0,2272	1,8
stříháno	1	2,21	0,1396	1,19
kultivace*kompetice	2	0,08	0,9190	2,32
kultivace*stříháno	2	1,43	0,2442	0,13

kompetice*střiháno	1	0,01	0,9294	0,006
kultivace*kompetice*střiháno	2	0,41	0,6666	0,64



Graf č.4: Vliv kultivace, střihání a přítomnosti kompetitora na Fv/Fm (maximální kvantový výtěžek fotochemie fotosystému II) druhu *Arrhenatherum elatius*. C: kultivace *Centaurea*, K: kontrolní neosázená půda, A: kultivace *Arrhenatherum*. Odlišná písmena nad boxploty značí rozdíly v kultivacích (Tukey HSD).

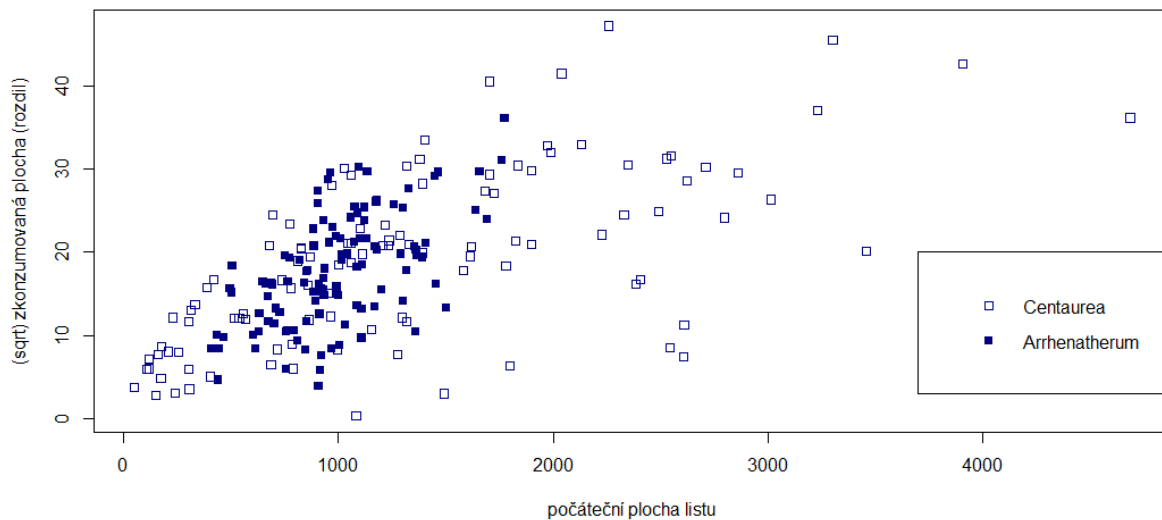


Graf č.5 Vliv kultivace na Fv/Fm (maximální kvantový výtěžek fotosystému II) druhu *Centaurea scabiosa*. Kultivace druhem *Centaurea scabiosa*, kontrolní neosázená, kultivace druhem *Arrhenatherum elatius*. Odlišná písmena nad boxploty značí rozdíly v kultivacích (Tukey HSD).

Primární kvantový výtěžek fotochemie fotosystému II modelových druhů je závislý na všech testovaných faktorech v interakci (kultivace, druh rostliny, přítomnost kompetitora a ztráta nadzemní biomasy) ($p=0,025$). Výsledky jsou zobrazeny v tabulce v příloze 8.2.

4.1.3 Vliv PSF a dalších faktorů na atraktivitu rostlin pro herbivory

Zkonzumovaná plocha listu závisí na původní ploše listu ($p<0,001$) a tato závislost je lineární (Graf č.6), sarančata na větších listech zkonzumují větší plochu. Žádný z faktorů druh rostliny, kultivace, přítomnost kompetitora a ztráta nadzemní biomasy neměl na testovanou plochu listů vliv. Výsledky jsou zobrazeny v tabulce v příloze 8.2.



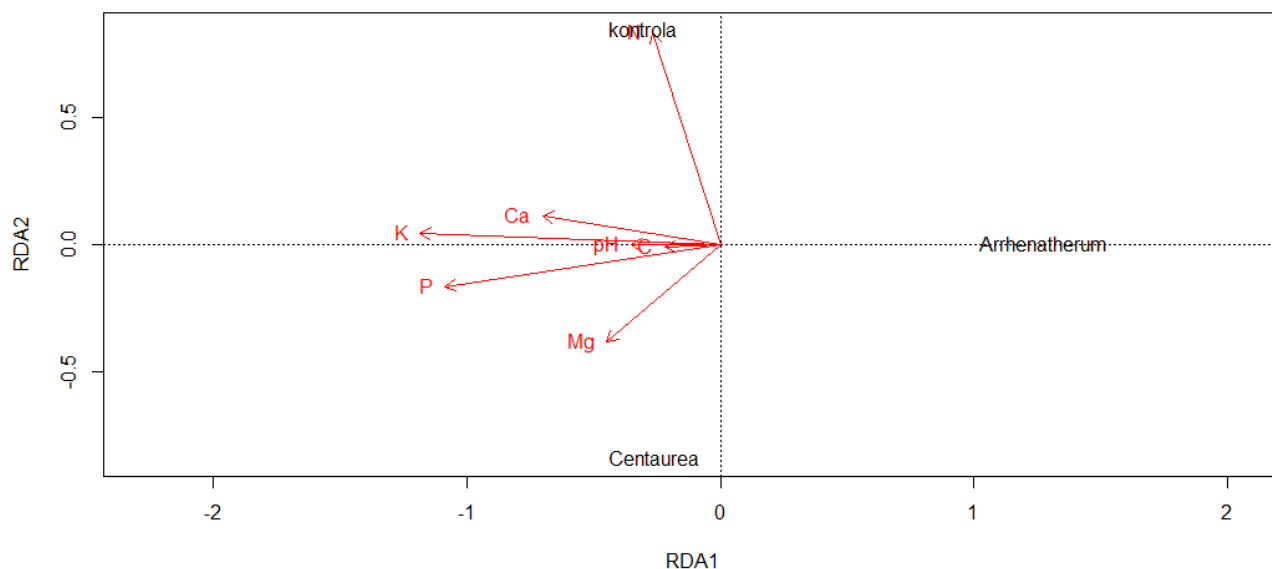
Graf č.6: Závislost zkonsumované plochy na počáteční velikosti listu. Transformováno odmocninou.

4.2 Vliv PSF na obsah živin v půdě a v biomase rostlin

4.2.1 Vliv modelových druhů na abiotické složení půdy

Podle výsledků analýzy RDA se liší jednotlivé kultivace (půda kultivovaná *Centaurea*, *Arrhenatherum* a kontrolní neosázená) v obsahu prvků. Na RDA grafu standardizovaném po objektech (Graf č.7) můžeme vidět rozdíly mezi jednotlivými kultivacemi ($p < 0,001$; $F = 6,058$; 30% vysvětlené variability).

Půda kultivovaná *Arrhenatherum* obsahuje méně živin oproti kontrole a kultivaci *Centaurea*, což je vidět na první ose grafu. Půda kultivovaná *Arrhenatherum* se tak kvalitativně nejvíce odlišuje od ostatních kultivací. Na druhé ose pak můžeme vidět, že na relativní obsah dusíku v půdě má ze všech kultivací největší vliv půda kultivovaná *Centaurea*, ve které je dusíku oproti ostatním kultivacím nejméně. Graf standardizovaný po objektech a proměnných je zobrazen v příloze 8.3.1.

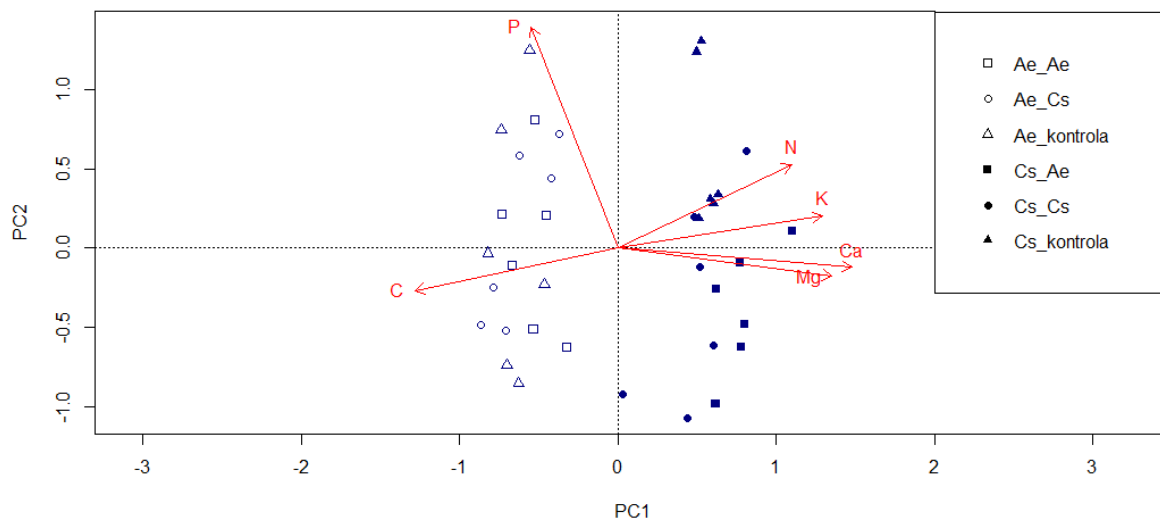


Graf č.7: Obsah prvků N, C, P, K, Ca, Mg a hodnota pH v závislosti na kultivované půdě, mnohorozměrná RDA analýza se standardizací po proměnných. První osa vysvětluje 24 % variability, druhá 6 %.

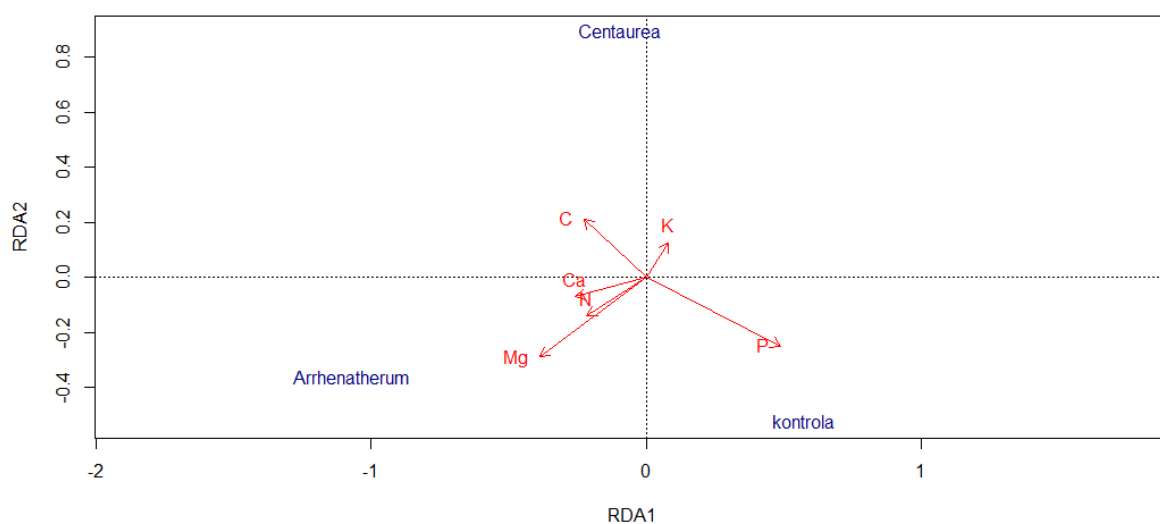
4.2.2 Vliv PSF na obsah prvků v nadzemní biomase modelových druhů

Oba druhy se lišily v obsahu prvků v nadzemní biomase (RDA, $p=0,001$; $F=46,343$; 55% vysvětlené variability), stejně tak měla na obsah prvků v biomase vliv předchozí kultivace, bez ohledu na druh (RDA, $p=0,027$; $F=2,26$; 5,4% vysvětlené variability). Interakce těchto dvou faktorů je neprůkazná (RDA, $p=0,125$).

Z ordinačního grafu PCA č.8 můžeme vidět, že *Arrhenatherum* má větší obsah uhlíku a fosforu v listech oproti *Centaurea*. Ta má zase největší koncentraci dusíku, draslíku, vápníku a hořčíku oproti *Arrhenatherum*. RDA graf č.9 zobrazuje relativní obsah jednotlivých prvků v listech dle kultivací. Můžeme zde vidět, že nejvíce fosforu je v listech z kontrolní půdy, naproti tomu listy z půdy kultivované *Arrhenatherum* obsahují víc hořčíku, vápníku a dusíku. Grafy PCA a RDA standardizované po proměnných i objektech jsou zobrazeny v příloze 8.3.2.



Graf č.8: Obsah prvků C, N, P, K, Ca, a Mg v nadzemní biomase druhů *Arrhenatherum* a *Centaurea*, mnohorozměrná PCA analýza, standardizace po proměnných. První osa vysvětluje 60% variability, druhá vysvětluje 16% variability. Cs_Ae rostlina *Centaurea* v kultivaci *Arrhenatherum*, Cs_Cs rostlina *Centaurea* v kultivaci *Centaurea*, Cs_kontrola rostlina *Centaurea* v kontrolní neosázené půdě, Ae_Ae rostlina *Arrhenatherum* v kultivaci *Arrhenatherum*, Ae_Cs rostlina *Arrhenatherum* v kultivaci *Centaurea*, Ae_kontrola rostlina *Arrhenatherum* v kontrolní neosázené půdě. Prázdné znaky *Centaurea*, plné znaky *Arrhenatherum*.



Graf č.9: Obsah prvků C, N, P, K, Ca, a Mg v nadzemní biomase podle jednotlivých kultivací, mnohorozměrná RDA analýza, standardizace po proměnných. První osa vysvětluje 6% variability, druhá 3% variability.

4.3 Shrnutí výsledků

Modelové druhy se vzájemně lišily ve svých odpovědích na studované faktory. *Arrhenatherum* byl ovlivněn přítomností kompetitora, což se projevilo v nižších hodnotách fluorescence chlorofylu a marginálně také v produkci biomasy. V biomase pak byl efekt kompetice o to silnější v interakci s faktorem kultivace. *Arrhenatherum* produkoval nejméně biomasy v kontrolní půdě s přítomností kompetitora, naopak nejvíce v neosázené půdě bez kompetitora a v půdě kultivované *Centaurea* v přítomnosti kompetitora.

Na modelový druh *Centaurea* průkazně působil faktor kultivace, a to jak v biomase, tak v měřené fluorescenci chlorofylu. Jeho biomasa dorůstala nejvíce v půdě kultivované *Arrhenatherum*, hodnoty fluorescence chlorofylu ale byly naopak v této půdě nejnižší. Na produkci biomasy pak měl u tohoto druhu značný vliv kompetitor, v jehož přítomnosti dorůstal druh méně. Tento efekt se však v hodnotách fluorescence chlorofylu neprojevil.

Tabulka č. 3: Biomasa, fluorescence chlorofylu a atraktivita pro herbivory (zkonzumovaná plocha sarančaty) v závislosti na testovaných faktorech. C: půda kultivovaná *Centaurea*, A: půda kultivovaná *Arrhenatherum*, K: kontrolní neosázená půda, 1: přítomnost kompetitora, 0: bez kompetitora, *: signifikantní výsledek, . : marginálně signifikantní výsledek, ns: nesignifikantní výsledek.

<i>Arrhenatherum elatius</i>	biomasa	fluorescence	atraktivita
kultivace	.	ns	ns
kompetice	.	1<0	ns
stříháno	ns	ns	ns
kultivace*kompetice	K1<(A1,C0, A0)<(C1,K0)	ns	ns
kultivace*stříháno	ns	ns	ns
kompetice*stříháno	ns	ns	ns
kultivace*kompetice*stříháno	ns	*	ns
<i>Centaurea scabiosa</i>			
kultivace	K<C<A	A<K<C	ns
kompetice	1<0	ns	ns
stříháno	ns	ns	ns
kultivace*kompetice	ns	ns	ns
kultivace*stříháno	ns	ns	ns
kompetice*stříháno	ns	ns	ns
kultivace*kompetice*stříháno	ns	ns	ns

Z analýzy chemického složení půdy můžeme vidět rozdíly mezi modelovými druhy. *Arrhenatherum* z půdy čerpal prvky téměř neselektivně, zatímco *Centaurea* poměrově k ostatním prvků čerpala z půdy nejvíce dusíku. Po kultivační fázi bylo nejvíce dusíku obsaženo v kontrolní neosázené půdě. Graf analýzy obsahu prvků v nadzemní biomase opět od sebe oba druhy odděluje. V listech *Arrhenatherum* převažuje množství uhlíku a fosforu, zatímco v listech *Centaurea* jsou nejhojněji zastoupeny prvky dusík, draslík, vápník a hořčík. Ve stechiometrii biomasy je zároveň rozeznatelný efekt kultivace, nejvíce fosforu v sobě obsahují listy k neosázené půdy, rostliny rostoucí v kultivaci *Arrhenatherum* mají vyšší obsah hořčíku.

5 Diskuze

5.1 Vliv PSF a dalších faktorů na modelové druhy

Cílem experimentu bylo zjistit jaký vykazují modelové druhy plant-soil feedback a jak reagují na další testované faktory. Reakce druhů na testované faktory byly sledovány v biomase, fluorescenci chlorofylu a atraktivitě rostlin pro herbivory. Druhy se ve svých odpovědích na testované faktory v rámci měřených proměnných lišily. Pouze u proměnné atraktivitě pro herbivory nebyly pozorovány žádné odlišnosti mezi druhy a mezi testovanými faktory.

V reakci biomasy na předchozí kultivaci a přítomnost kompetitora se oba druhy chovaly tak, jak by se dalo očekávat dle jejich ekologické strategie. *Arrhenatherum elatius* je považován za druh invazní (Pyšek et al., 2012), vyskytující se na celé řadě stanovišť (Dostálek & Frantík, 2012). Jedná se o rychle rostoucí, raně sukcesní druh (Fraser & Grime 1998) a v rostlinných společenstvech je dominantou mezofilních ovsíkových luk (Pladias database, 2020). Podle Grime et al., 1979 se proto také řadí mezi strategie kompetitorů, či SR/CSR strategie (Pierce et al., 2017).

Invazní a dominantní druhy rostlinných společenstev vykazují pozitivní vnitrodruhový feedback (Klironomos, 2002), zároveň obecně trávy vykazují feedback negativní (Kulmatiski et al., 2008), díky kterému je udržována v rostlinných společenstvech druhová bohatost. Stejně tak v mém experimentu jsem u *Arrhenatherum* pozorovala negativní vnitrodruhový a mezidruhový feedback. Přítomnost kompetičního druhu *Centaurea* ale způsobila změnu těchto feedbacků na pozitivní a *Arrhenatherum* v konkurenci s *Centaurea* jasně zvítězil. Podobně ve studii Warren, Wilson, & Diaz, 2002 produkoval *Arrhenatherum elatius* v monokultuře podobné množství biomasy jako jiný druh, *Holcus lanatus*, pokud ale rostl v květináči s jiným druhem, stal se úspěšným konkurentem. Jedním z důvodů velké konkurenceschopnosti *Arrhenatherum* by mohlo být například schopnost *Arrhenatherum* efektivněji využít dusík z půdy na tvorbu biomasy (Fiala, Záhora, Tůma, & Holub, 2004).

Samotný efekt kultivace byl u druhu *Arrhenatherum elatius* průkazný - jen marginálně, podobně jako například ve studiích Brinkman et al., 2010 a Kulmatiski & Kardol, 2008. Mohlo

by to poukazovat na obecně slabý projev feedbacku, který interaguje s dalšími faktory například dostupností živin (De Deyn et al., 2004) nebo konkurencí (Kardol et al., 2007). Efekt může být zaznamenaný teprve v přítomnosti jiného faktoru, například právě kompetice (Lekberg et al., 2018).

Centaurea scabiosa je druhem, který v rostlinných společenstvech nikdy nedominuje a jeho výskyt je omezen na suché, neutrální nebo bazické půdy s menším množstvím živin (Pladias Database, 2020). V klasifikaci životních strategií je považován na strestolerátora, později za kompetitora (Grime et al., 1979), který si své zásoby ukládá do podzemních orgánů (Moora et al., 2004).

V experimentu reagoval pozitivně na mezidruhový feedback, kdy nejvíce biomasy produkoval v kultivaci *Arrhenatherum*. I ve své vlastní půdě ale tento modelový druh produkoval více biomasy než v kontrolní neosázené půdě. Tyto výsledky tak mohou potvrdit, že se jedná o druh, který přichází v pozdějších fázích sukcese, až poté, co je půda na cílové lokalitě ovlivněna jinými časnějšími druhy (Connell & Slatyer, 1977). Tyto pozdně sukcesní druhy jsou následně v rostlinném společenstvu udržovány pozitivní zpětnou vazbou (Kardol, Bezemer, & Van Der Putten, 2006; Jing et al., 2015).

Na produkci biomasy druhu *Centaurea scabiosa* ale velmi negativně působil vliv kompetitora. Naopak simulovaná ztráta nadzemní biomasy se ani u jednoho druhu na biomase neprojevila. Může to být dáno ukládáním zásob do podzemních orgánů u *Centaurea* a u *Arrhenatherum* umístěním obnovovacích orgánů těsně nad zemí (Pladias Database, 2020).

V herbivorním pokusu zkoumajícím preference dvou druhů kobylek na listech *Arrhenatherum* a *Centaurea* ale nedošlo k potvrzení hypotéz, že *Arrhenatherum* bude preferovaným druhem. V analýze bylo místo toho ukázáno, že sarančata si v tomto experimentu volila listy podle velikosti a konzumovala tím větší plochu listu, čím byla počáteční plocha listu větší. Tyto výsledky jsou pravděpodobně efekt nevhodné metodiky pokusu, kdy byly do experimentu vybírány nejmladší listy z každé rostliny. Mezi rostlinami ale byly velké rozdíly ve velikostech, a tím pádem i ve vybraných listech. Pokud například mělo být dosaženo podobné plochy listů u *Centaurea* z kompetičního a nekompetičního treatmentu, v případě nekompetičního treatmentu byl použit jeden celý list, u kompetičního treatmentu museli být použity všechny lístky. Do pokusu proto měly být voleny pouze listy stejné velikosti, i když by to znamenalo například netestování faktoru kompetice.

Poslední z měřených projevů plant-soil feedbacku a dalších faktorů na modelových druzích byly hodnoty fluorescence chlorofylu. Měřením těchto hodnot detekujeme stupeň poničení fotosystému II v chloroplastu a tím pádem kvalitu metabolismu chloroplastu. Tak můžeme odhalit působení stresu, ve kterých se rostlina nachází (Maricle & Adler, 2011). Hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemie fotosystému II (Fv/Fm) jsou u zdravých rostlin ustálené na hodnotě přibližně 0,83. Oba modelové druhy se v měřeních pohybují spíše pod touto hodnotou. U druhu *Arrhenatherum* jsou hodnoty vůbec nejnižší v přítomnosti kompetitora. Můžeme tak usuzovat na konkurenci o půdní zdroje – živiny a vodu (Pollastrini et al., 2014), spíše než na konkurenci o světlo, jelikož druh *Arrhenatherum* dorůstal vždy více než *Centaurea*.

U druhu *Centaurea* se fluorescence chlorofylu lišila v rámci jednotlivých kultivací. Nejnižších hodnot Fv/Fm dosahovala v půdě kultivované *Arrhenatherum*, což by mohlo odkazovat na plošné čerpání živin z půdy druhem *Arrhenatherum*, jak bylo ukázáno na grafu výše. Na rozdíl od *Arrhenatherum* se u chlorofylové fluorescence *Centaurea* překvapivě neprojevil vliv konkurenta i přesto, že v biomase byl tento rozdíl velký a v květináči s *Arrhenatherum* musela *Centaurea* trpět nedostatkem světla a možná i vyčerpáním živin a nedostatkem vody. Vysvětlením, proč tomu tak není, by mohly být podzemní orgány, do kterých *Centaurea scabiosa* kumuluje zásoby (Moora et al., 2004) nebo mykorhiza (Sheng et al., 2008), která pomáhá potlačit negativní vliv patogenů (Lalibert et al., 2015). Ve studii Sheng et al., 2008 přímo vykazovali mykorhizní rostliny vyšší hodnoty Fv/Fm oproti nemykorhizním rostlinám.

Interpretace snížení hodnot fluorescence je nicméně poměrně komplikovaná. Vstupují do ní fyzikálně chemické vlastnosti fotosystému II a optické vlastnosti listu, které mohou hodnoty výrazně pozměňovat (Baker, 2008). Pro přesnější určení stresového efektu by tak bylo vhodné opakované měření dalších proměnných fotosyntetického aparátu (Maxwell & Johnson, 2000; Kalaji et al., 2012) a jeho komplexnější studie, které nebyly cílem této diplomové práce.

Z testovaných faktorů plant-soil feedback, kompetice a simulovaná herbivorie se pouze faktor simulované herbivorie na rostlinách nijak neprojevil. Jeho efekt pravděpodobně nebyl dostatečně silný, jelikož treatment stříhání nadzemní biomasy byl z časových důvodů proveden pouze jednou.

5.2 Vliv PSF na obsah živin v půdě a biomase modelových druhů

Z analýzy abiotického složení půdy se půda po jednotlivých kultivacích lišila v obsahu prvků. Rostliny druhu *Arrhenatherum* z půdy čerpaly prvky neselektivně, zatímco rostliny *Centaurea* vyčerpaly nejvíc dusíku oproti ostatním prvkům.

Ve srovnání s výsledky půdního složení experimentu (Kuťáková et al., 2020), pro který byla použita zemina ze stejného lomu neobsahující organickou hmotu, nedošlo k výraznému snížení pH a následnému zvýšení obsahu hořčíku, draslíku a vápníku, což je obecně pozorovaný jev (Ehrenfeld, Ravit, & Elgersma, 2005). K postupnému okyselování půdy dochází růstem rostlin, kdy následně dochází ke snížení mineralizace živin a snížení jejich dostupnosti (Ehrenfeld, Kourtev, & Huang, 2001). Důvodem, proč jsem u mého pokusu nezaznamenala změnu hodnot pH a několika dalších prvků by mohlo být dáno dobou trvání experimentu. Délka kultivace má podle Lepinay et al., 2018 vliv na chemické složení půdy. V případě mého pokusu trvala kultivace 3 měsíce, zatímco v případě v experimentu Kuťáková et al., 2020 téměř rok. Pokud by kultivace ještě nějaký čas pokračovala, pravděpodobně by došlo k navýšení obsahu uhlíku v půdě díky akumulaci opadu (Kuťáková et al., 2020). Produkce listového opadu *Arrhenatherum* je velká (Fiala et al., 2004) a díky tomu se do půdy dostává velké množství organických látek, které pomohou vést ke zvýšení asimilace fosforu a dusíku.

Arrhenatherum se vyznačuje rychlým růstem ale zároveň velkými ztrátami živin v důsledku krátké životnosti orgánů (Tůma, Holub, & Fiala, 2009). Jeho využití dusíku je výrazně efektivní a k vytvoření stejného množství biomasy potřebuje významně menší množství dusíku (Fiala et al., 2004). To by mohl být jeden z mechanismů kompetičního úspěchu tohoto druhu.

I přesto, že pro experiment byla použita neobnažená půda z lomu bez organické hmoty, během tříměsíční kultivace došlo v této půdě k nahromadění dusíku, jak ukazuje množství tohoto prvku v kontrolní neosázené půdě. Způsoby, jakým se mohl dusík do této půdy dostat, by mohla být dešťová voda nebo dusík fixující bakterie. Důležité je však poznamenat, že v pokusu byl měřen celkový obsah dusíku v půdě, nikoliv však dusík dostupný pro rostliny.

Pro čerpání živin z půdy je také důležitým faktem, že oba druhy jsou mykorhizní (Akhmetzhanova et al., 2012; Hempel et al., 2013). Arbuskulární mykorhiza by mimo jiné měla umožňovat lepší přístup k fosforu než k dusíku nebo poskytovat ochranu před patogeny (Delavaux et al., 2017), které se vyskytují ve větší míře v půdě raně sukcesních rostlin

(Kuťáková et al., 2020). V důsledku toho může arbuskulární mykorhiza působit pozitivní PSF v prostředích omezených fosforem nebo v případech, kdy jsou rostlinné choroby častější než kořenová herbivorie (Bennett & Klironomos, 2019). Reakce rostlin na arbuskulární mykorhizu jsou obecně pozitivní, avšak vysoce variabilní (Anacker et al., 2014).

Vyčerpání fosforu z půdy kultivované *Arrhenatherum* by tak naznačovalo na přítomnost mykorhizy, zatímco u kultivace *Centaurea* zůstalo množství fosforu stejné v její půdě i v kontrole. Zdědění symbiontů v kultivaci raně sukcesního *Arrhenatherum* mohlo v testovací fázi umožnit prosperitu *Centaurea* v této půdě.

Vývoji mykorhizy mohlo napomoci například to, že se jednalo o chudé prostředí, které mutualisty zvýhodňuje, oproti na živiny bohatému prostředí, kde se hromadí spíše patogeny (Van Der Putten et al., 2016). Ze současných analýz vyplývá, že mykorhizní bývají více rostliny C strategie než jiných typů (Hempel et al., 2013), mezi které se ale řadí právě také oba modelové druhy (Grime et al., 1979). Jednoduchým vysvětlením velkého vyčerpání živin z půdy v kultivaci *Arrhenatherum* může být také jednoduchá přímá úměra mezi množstvím podzemní biomasy (které bylo u *Arrhenatherum* i na pohled větší než u *Centaurea*) a velikostí ovlivnění okolní půdy (Lepinay et al., 2018). Nejnižší množství draslíku v půdě *Arrhenatherum* je v souladu s Bezemer et al., 2006, kdy se v monokulturách trav snížilo jeho množství oproti monokulturám bylin.

Na konci experimentu byl stanovován obsah prvků v biomase modelových druhů v rámci jednotlivých kultivací. Druhy se mezi sebou odlišily v obsahu dusíku a uhlíku, kdy více uhlíku v listech měl *Arrhenatherum*, více dusíku *Centaurea*. *Arrhenatherum* zároveň vykazoval vysoký obsah fosforu a *Centaurea* vysoký obsah draslíku, vápníků a hořčíku. V obsahu prvků v nadzemní biomase byl také zachytitelný efekt různých druhů kultivací, v kontrolní neosázené půdě vykazovaly listy největší obsah fosforu a v půdě kultivované *Arrhenatherum* největší obsah hořčíku a vápníků.

Oba modelové druhy se vzájemně odlišily rozdílnými obsahy dusíku a uhlíku v listech. *Centaurea* během kultivace čerpala poměrově k dalším živinám nejvíce dusíku a tento trend je viditelný také v nadzemní biomase z testovací fáze. Obecně větší množství uhlíku v listech směřuje k mechanické obraně sklerenchymatickými pletivy, zatímco vyšší obsah dusíku indukuje ochranu mladých listů a tvorbu alkaloidů. Ve studii Thompson et al., 1997 měl ovšem *Arrhenatherum elatius* vyšší absolutní množství dusíku v listech oproti *Centaurea scabiosa*.

Nižší obsah dusíku v listech *Arrhenatherum* může souviset s jeho schopností efektivního využití dusíku (Fiala et al., 2004). Na stejné množství biomasy mu tohoto prvku stačí výrazně méně než jiným rostlinám. K většímu obsahu dusíku mohla *Centaurea* pomoci také již zmiňovaná mykorrhiza, podobně jako vysokému obsahu fosforu v listech *Arrhenatherum*. Její přítomnost ale z aktuálních dat nelze potvrdit ani vyvrátit.

Vysoký obsah fosforu v listech z kontrolní neosázené půdy potvrzuje, jak je fosfor důležitým limitujícím prvkem, které rostliny během kultivace čerpaly, zatímco v kontrole ho zůstalo dostatek pro listy do testovací fáze experimentu. Z modelových druhů měl větší podíl fosforu v listech *Arrhenatherum*, což je v souladu s tím, že vyšší poměr P:N v listech vykazují rostliny s vyšší rychlostí růstu (Sternier, & Elser, 2002).

6 Závěr

Modelové druhy *Arrhenatherum elatius* a *Centaurea scabiosa* vykazovaly v plant-soil feedback experimentu odlišné vzorce chování, které ale byly v souladu s jejich ekologií a přirozeným chováním v rostlinných společenstvech. Plant-soil feedback vykazoval u obou druhů odlišnou intenzitu a interakce s dalšími faktory. *Arrhenatherum elatius*, jakožto raně sukcesní, invazní druh dominující v rostlinných společenstvech vykazoval negativní plant-soil feedback, zatímco v přítomnosti kompetičního druhu *Centaurea scabiosa* se ukázal jako silný kompetitor. Za jeho úspěchem a expanzním vzrůstem pravděpodobně stojí efektivní využití dusíku a také mykorhiza, na kterou nepřímo odkazují vzorce v čerpání prvků z půdy a obsahu prvků v nadzemní biomase. Hodnoty fluorescence chlorofylu *Arrhenatherum* v přítomnosti kompetitora vykazovaly vysokou míru poškození fotosystému II. Důvodem je pravděpodobně vyšší míra stresu z kompetice o živiny nebo vodu v půdě.

Na prospívání druhého modelového druhu *Centaurea scabiosa* v experimentu měla největší vliv kompetice s *Arrhenatherum elatius*, která se výrazně projevila ve snížení produkce biomasy. *Centaurea scabiosa* vykazovala pozitivní feedback v kultivovaných půdách, podobně jako tomu bývá u druhů pozdější sukcese. Největší produkce biomasy byla v půdě kultivované *Arrhenatherum elatius*, kde růst *Centaurea scabiosa* mohlo podpořit dědictví mykorhizních hub. Pro přesné určení mechanismů plant-soil feedbacku a kompetičního úspěchu druhů by však bylo zapotřebí analyzovat také půdní biotu a obsahu prvků v nadzemní biomase napříč všemi treatmenty.

7 Použitá literatura

Adams, W. W., & Demmig-Adams, B. (2004). Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. In *Chlorophyll a Fluorescence* (pp. 583-604). Springer, Dordrecht.

Aerts, R. & Chapin, F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.

Agren, G. I., & Weih, M. (2012). Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 194, 944–952. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04114.x>

Akhmetzhanova, A. ., Soudzilovskaia, N. ., Onipchenko, V. G., Cornwell, W. K., Agafonov, V. A., Selivanov, I. A., & Cornelissen, J. H. C. (2012). A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. *Ecology*, 93(3), 689.

Anacker, B. L., Klironomos, J. N., Maherali, H., Reinhart, K. O., & Strauss, S. Y. (2014). Phylogenetic conservatism in plant-soil feedback and its implications for plant abundance. *Ecology Letters*, 17, 1613–1621. <https://doi.org/10.1111/ele.12378>

Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annu. Rev. of Plant Biol.*, 59, 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>

Batten, K. M., Scow, K. M., & Espeland, E. K. (2008). Soil microbial community associated with an invasive grass differentially impacts native plant performance. *Microbial Ecology*, 55(2), 220–228. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9269-3>

Beals, K. K., Moore, J. A. M., Kivlin, S. N., Bayliss, S. L. J., Lumibao, C. Y., Moorhead, L. C., ... Schweitzer, J. A. (2020). Predicting Plant-Soil Feedback in the Field : Meta-Analysis Reveals That Competition and Environmental Stress Differentially Influence PSF. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(June). <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00191>

Bennett, J. A., & Klironomos, J. (2019). Mechanisms of plant – soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist*, 222, 91–96. <https://doi.org/10.1111/nph.15603>

- Bever, J. D. (1994). Feedback between Plants and Their Soil Communities in an Old Field Community. *Ecology*, *75*(7), 1965–1977.
- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics : The Utility of the Feedback. *Journal of Ecology*, *85*(5), 561–573.
- Bezemer, T. M., Lawson, C. S., Edwards, A. R., Brook, A. J., Igual, J. M., Mortimer, S. R., & Putten, W. H. Van der. (2006). Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, *94*(5), 893–904. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01158.x>
- Bezemer, T. M., & van Dam, N. M. (2005). Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution*, *20*(11), 617–624.
- Bonanomi, G., Giannino, F., & Mazzoleni, S. (2005). Negative plant soil feedback and species coexistence. *Oikos*, *111*(2), 311–321.
- Brinkman, E. P., Van der Putten, W. H., Bakker, E. J., & Verhoeven, K. J. F. (2010). Plant-soil feedback: Experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, *98*(5), 1063–1073. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01695.x>
- Chen, S., Cai, Y., Zhang, L., Yan, X., Cheng, L., Qi, D., ... Liu, G. (2014). Transcriptome Analysis Reveals Common and Distinct Mechanisms for Sheepgrass (*Leymus chinensis*) Responses to Defoliation Compared to Mechanical Wounding. *PLoS ONE*, *9*(2), e89495. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089495>
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *The American Naturalist*, *111*(982), 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- De Deyn, G. B., Raaijmakers, C. E., & Van Der Putten, W. H. (2004). Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology*, *92*(5), 824–834. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00924.x>
- Delavaux, C. S., Smith-Ramesh, L. M., & Kuebbing, S. E. (2017). Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. *Ecology*, *98*(8), 2111–2119. <https://doi.org/10.1002/ecy.1892>
- Dostál, P., Müllerová, J., Pyšek, P., Pergl, J., & Klinerová, T. (2013). The impact of an invasive

plant changes over time. *Ecology Letters*, *16*(10), 1277–1284. <https://doi.org/10.1111/ele.12166>

Dostálek, J., & Frantík, T. (2012). The Impact of Different Grazing Periods in Dry Grasslands on the Expansive Grass *Arrhenatherum elatius* L. and on Woody Species. *Enviro*, *49*, 855–861. <https://doi.org/10.1007/s00267-012-9819-4>

Ehrenfeld, J. G., Kourtev, P., & Huang, W. (2001). Change in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications*, *11*(5), 1287–1300.

Ehrenfeld, J. G., Ravit, B., & Elgersma, K. (2005). Feedback in the plant-soil system. *Annu. Rev. Environ. Resour*, *30*, 75–115. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.144212>

Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, S. W., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., ... Yang, Louie, H. (2015). Grassland productivity is limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, *1*(7), 1–5.

Fiala, K., Záhora, J., Tůma, I., & Holub, P. (2004). Importance of plant matter accumulation, nitrogen uptake and utilization in expansion of tall grasses (*Calamagrostis epigejos* AND *Arrhenatherum elatius*) into an acidophilous dry grassland. *Ekológia*, *23*(2), 225–240.

Fry, E. L., Johnson, G. N., Hall, A. L., Pritchard, W. J., Bullock, J. M., & Bardgett, R. D. (2018). Drought neutralises plant–soil feedback of two mesic grassland forbs. *Oecologia*, *186*(4), 1113–1125. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4082-x>

Grime, J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. *Plant strategies and vegetation processes*.

Grime, A. J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Hendry, G. A. F., ... Reiling, K. (1997). Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos*, *79*, 259–281.

Groom, Q. J., & Baker, N. R. (1992). Analysis of Light-induced Depressions of Photosynthesis in Leaves of a Wheat Crop during the Winter. *Plant Physiology*, *100*, 1217–1223.

Heinen, R., Sluijs, M. Van Der, Biere, A., Harvey, J. A., & Bezemer, T. M. (2018). Plant community composition but not plant traits determine the outcome of soil legacy effects on plants and insects. *Journal of Ecology*, *106*, 1217–1229. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12907>

- Heinze, J., & Joshi, J. (2018). Plant – soil feedback effects can be masked by aboveground herbivory under natural field conditions. *Oecologia*, *186*(1), 235–246. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3997-y>
- Hempel, S., Götzenberger, L., Kühn, I., Michalski, S. G., Rillig, M. C., Zobel, M., & Moora, M. (2013). Mycorrhizas in the Central European flora: relationships with plant life history traits and ecology. *Ecological Monographs*, *94*(6), 1389–1399. Retrieved from <https://doi.org/10.1890/12-1700.1>
- Hendriks, M., Ravenek, J. M., Smit-Tiekstra, A. E., van der Paauw, J. W., de Caluwe, H., van der Putten, W. H., ... Mommer, L. (2015). Spatial heterogeneity of plant-soil feedback affects root interactions and interspecific competition. *New Phytologist*, *207*(3), 830–840. <https://doi.org/10.1111/nph.13394>
- Holl, K. D. (2002). Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA. *Journal of Applied Ecology*, *39*(6), 960–970.
- Howard, T. G., & Goldberg, D. E. (2001). Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology*, *82*(4), 979–990.
- Jing, J., Bezemer, T. M., & Van Der Putten, W. H. (2015). Interspecific competition of early successional plant species in ex-arable fields as influenced by plant – soil feedback. *Basic and Applied Ecology*, *16*(2), 112–119. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.01.001>
- Johnson, G. N., Young, A. J., Scholes, J. D., & Horton, P. (1993). The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell & Environment*, *16*(6), 673-679.
- Kalaji, H. M., Goltsev, V., Bosa, K., Allakhvrrdiev, S. I., Strasser, R. J., & Govindjee. (2012). Experimental in vivo measurements of light emission in plants : a perspective dedicated to David Walker. *Photosynth Res*, *114*, 69–96. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9780-3>
- Kardol, P., Bezemer, T. M., & Van Der Putten, W. H. (2006). Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, *9*(9), 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>
- Kardol, P., Cornips, N. J., van Kempen, M. M. L., Bakx-Schotman, J. M. T., & Van Der Putten, W. H. (2007). Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs*, *77*(2), 147–162.

- Kladivová, A. (2010). Význam regenerace ze semen pro změny druhového složení v důsledku pastvy. Diplomová práce. Praha, 110 s.
- Klironomos, J. N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, *417*(6884), 67–70. <https://doi.org/10.1038/417067a>
- Kos, M., Tuijl, M. A. B., Roo, J. De, Mulder, P. P. J., & Bezemer, T. M. (2015). Species-specific plant – soil feedback effects on above-ground plant - insect interactions. *Journal of Ecology*, *103*, 904–914. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12402>
- Kostenko, O., Voorde, T. F. J. Van De, & Mulder, P. P. J. (2012). Legacy effects of aboveground – belowground interactions. *Ecology Letters*, *15*, 813–821. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01801.x>
- Kulmatiski, A., Beard, K. H., Grenzer, J., Forero, L., & Heavilin, J. (2016). Using plant- - soil feedbacks to predict plant biomass in diverse - communities. *Ecology*, *97*(8), 2064–2073.
- Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R., & Cobbold, S. M. (2008). Plant-soil feedbacks: A meta-analytical review. *Ecology Letters*, *11*(9), 980–992. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01209.x>
- Kulmatiski, A., Heavilin, J., & Beard, K. H. (2011). Testing predictions of a three-species plant – soil feedback model. *Journal of Ecology*, *99*, 542–550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01784.x>
- Kulmatiski, A., & Kardol, P. (2008). Getting Plant – Soil Feedbacks out of the Greenhouse: Experimental and Conceptual Approaches. *Progress in Botany*, 449–472.
- Kučáková, E. (2013). Sukcese vegetace na výsypce vápencového lomu. Diplomová práce. Praha, 73 s.
- Kučáková, E., Herben, T., & Münzbergová, Z. (2018). Heterospecific plant – soil feedback and its relationship to plant traits, species relatedness, and co-occurrence in natural communities. *Oecologia*, *187*(3), 679–688. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4145-z>
- Kučáková, E., Mészárošová, L., Baldrian, P., & Münzbergová, Z. (2020). Evaluating the role of biotic and chemical components of plant-soil feedback of primary successional plants. *Biology and Fertility of Soils*, *56*, 345–358.

Lalibert, E., Lambers, H., Burgess, T. I., & Wright, S. J. (2015). Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands. *New Phytologist*, *206*, 507–521.

Lekberg, Y., Bever, J. D., Bunn, R. A., Callaway, R. M., Hart, M. M., Kivlin, S. N., ... Van Der Putten, W. H. (2018). Relative importance of competition and plant – soil feedback , their synergy , context dependency and implications for coexistence. *Ecology Letters*, *21*, 1268–1281. <https://doi.org/10.1111/ele.13093>

Lepinay, C., Vondráková, Z., Dostálek, T., & Münzbergová, Z. (2018). Duration of the conditioning phase affects the results of plant - soil feedback experiments via soil chemical properties. *Oecologia*, *186*(2), 459–470. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4033-y>

Long, J. R. De, Fry, E. L., Veen, G. F., & Kardol, P. (2018). Why are plant – soil feedbacks so unpredictable, and what to do about it? *Functional Ecology*, *33*, 118–128. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13232>

Maricle, B. R., & Adler, P. B. (2011). Effects of precipitation on photosynthesis and water potential in *Andropogon gerardii* and *Schizachyrium scoparium* in a southern mixed grass prairie. *Environmental and Experimental Botany*, *72*(2), 223–231. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.011>

Markert, B. (1989). Multi-element analysis in ecosystems: basic conditions for representative sampling of plant materials. *Fresenius' Zeitschrift Für Analytische Chemie*, *335*, 562–565.

Massey, F. P., Ennos, A. R., & Hartley, S. E. (2007). Grasses and the resource availability hypothesis: the importance of silica-based defences. *Journal of Ecology*, *95*, 414–424. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01223.x>

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659–668.

Mayerová, H. (2009): Druhové vlastnosti určující reakci rostlin na pastvu ovcí a koz na modelové lokalitě Pání hora v CHKO Český kras. Diplomová práce. Praha, 68 s.

Méndez, M., & Karlsson, P. S. (2005). Nutrient stoichiometry in *Pinguicula vulgaris*: nutrient availability, plant size, and reproductive status. *Ecology*, *86*(4), 982–991.

Misra, A. N., Srivastava, A., & Strasser, R. J. (2001). Utilization of fast chlorophyll a

fluorescence technique in assessing the salt / ion sensitivity of mung bean and Brassica seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 158, 1173–1181.

Moora, M., Öpik, M., Zobel, M., Moora, M., Ópik, M., & Zobel, M. (2004). Performance of two *Centaurea* species in response to different root-associated microbial communities and to alterations in nutrient availability. *Annales Botanici Fennici*, 41(4), 263–271.

Oksanen, J. G. B., F. Friendly, Michael Kindt, Roeland Legendre, Pierre McGlenn, Dan Minchin, Peter R. O'Hara, R. B. Simpson, Gavin L. Solymos, Peter Stevens, M. Henry H. Szoecs, Eduard Wagner, Helene, 2016, Vegan: Community Ecology Package. R package version2.4-1, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pendergast, T. H., Burke, D. J., & Carson, W. P. (2013). Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: A test of the soil community feedback model. *New Phytologist*, 197(4), 1300–1310. <https://doi.org/10.1111/nph.12105>

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., ... Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31, 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package 'nlme'. *Linear and nonlinear mixed effects models, version, 3*.

Pollastrini, M., Holland, V., Brüggemann, W., Koricheva, J., Jussila, I., Lorenzen, S. M., ... Bussotti, F. (2014). Interactions and competition processes among tree species in young experimental mixed forests, assessed with chlorophyll fluorescence and leaf morphology. *Plant Biology*, 16, 323–331. <https://doi.org/10.1111/plb.12068>

Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtek Jr., J., Chytrý, M., Jarošík, V., ... Tichý, L. (2012). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update , taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84, 155–255.

Schädler, M., Jung, G., Auge, H., & Brandl, R. (2003). Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos*, 103(April), 121–132.

Sheng, M., Tang, M., Chen, H., & Yang, B. (2008). Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18, 287–296. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0180-7>

Shtangeeva, I., Viksna, A., & Grebnevs, V. (2020). Geochemical (soil) and phylogenetic (plant taxa) factors affecting accumulation of macro- and trace elements in three natural plant species. *Environmental Geochemistry and Health*, 42(1), 209–219. <https://doi.org/10.1007/s10653-019-00337-z>

Smith-Ramesh, L. M., & Reynolds, H. L. (2017). The next frontier of plant – soil feedback research: unraveling context dependence across biotic and abiotic gradients. *Journal of Vegetation Science*, 28, 484–494. <https://doi.org/10.1111/jvs.12519>

Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton university press.

Sun, H. H., Qiao, W. W., Chey, W. Y., & Lee, K. Y. (1998). *U.S. Patent No. 5,795,304*. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.

Šlechtová, A (2008). Vliv pastvy na stepní trávníky v CHKO Český kras na modelové lokalitě Pání hora. Diplomová práce. Praha, 57 s.

Teste, F. P., Kardol, P., Turner, B. L., Wardle, D. A., Zemunik, G., Renton, M., & Laliberté, E. (2017). Plant-soil feedback and the maintenance of diversity in Mediterranean-climate shrublands. *Science*, 355(January), 173–176.

Thompson, K., Parkinson, J. A., Band, S. R., & Spencer, R. E. (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.

Tůma, I., Holub, P., & Fiala, K. (2009). Soil nutrient heterogeneity and competitive ability of three grass species (*Festuca ovina*, *Arrhenatherum elatius* and *Calamagrostis epigejos*) in experimental conditions. *Biologia*, 64(4), 694–704. <https://doi.org/10.2478/s11756-009-0067-x>

Van Der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... Wardle, D. A. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>

Van Der Putten, W. H., Bradford, M. A., Brinkman, E. P., Van De Voorde, T. F. J., & Veen, G. F. (2016). Where, when and how plant – soil feedback matters in a changing world. *Forest Ecology and Management*, 30, 1109–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12657>

Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R. F., & Jackson, R. B. (2012). Global

resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205–220.

Wang, N., Yu, F.-H., Li, P.-X., He, W.-M., Liu, F.-H., Liu, J.-M., & Dong, M. (2008). Clonal Integration Affects Growth, Photosynthetic Efficiency and Biomass Allocation, but not the Competitive Ability, of the Alien Invasive *Alternanthera philoxeroides* under Severe Stress. *Annals of Botany*, 101, 671–678. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn005>

Warren, J., Wilson, F., & Diaz, A. (2002). Competitive relationships in a fertile grassland community – does size matter? *Oecologia*, 132, 125–130. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0935-3>

Watanabe, T., Broadley, M. R., Jansen, S., White, P. J., Takada, J., Satake, K., ... Osaki, M. (2007). Evolutionary control of leaf element composition in plants. *New*, 174, 516–523.

Další zdroje:

Pladias - databáze české flóry a vegetace, www.pladias.cz

8 Přílohy

8.1 Korelace proměnných

Vzájemně jsem korelovala proměnné nadzemní, podzemní, celková biomasa a root/shoot ratio (poměr podzemní a nadzemní biomasy) (Tabulka č.1). Všechny proměnné jsou vzájemně průkazně korelované, proto jsem pro další analýzu použila proměnnou celková biomasa.

Tabulka č. 1: Vzájemné korelace proměnných nadzemní biomasa, podzemní biomasa, celková biomasa, root/shoot ratio (R/S). Pearsonův korelační koeficient (r), korelační test (p).

	nadzemní		podzemní		celková		root/shoot	
	r	p	r	p	r	p	r	p
nadzemní	1	1	0,892	<0,001	0,952	<0,001	-0,437	<0,001
podzemní	0,892	<0,001	1	1	0,952	<0,001	-0,349	0,006
celková	0,952	<0,001	0,952	<0,001	1	1	-0,417	<0,001
R/S	-0,437	<0,001	-0,349	0,006	-0,417	<0,001	1	1

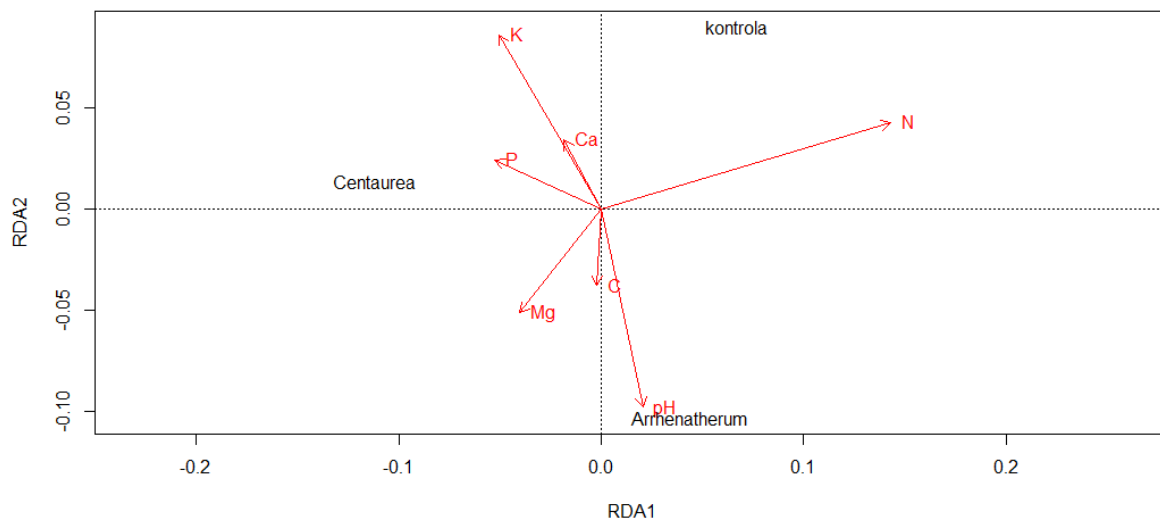
8.2 Vliv PSF a dalších faktorů na modelové druhy

Tabulka č. 2: Vliv faktorů druh rostliny, kultivace, kompetice a stříhání na nadzemní biomasu, fluorescenci chlorofylu, palatabilitu (rozdíl), palatabilitu (podíl) modelových druhů. Tučně jsou vyznačeny signifikantní výsledky. ANOVA

	biomasa				fluorescence				palatabilita (rozdíl)			palatabilita (podíl)		
	Df	F stat	p	R ²	Df	F stat	p	R ²	Df	F stat	p	Df	F stat	p
rostlina	1	399,21	< 0,001	16,14	2	0,02	0,979	0,01	1	2,19	0,1408	1	0,03	0,8604
kultivace	2	7,60	< 0,001	1,49	1	61,05	< 0,001	18	2	5,71	0,0039	2	1,39	0,2521
stříhání	1	1,03	0,3110	0,29	1	1,28	0,259	0,03	1	1,91	0,1683	1	2,74	0,0996
kompetice	1	195,45	< 0,001	3,92	1	19,73	< 0,001	5,9	1	10,14	0,0017	1	0,14	0,7067
rostlina*kultivace	2	7,87	< 0,001	1,08	2	1,44	0,239	0,8	2	0,60	0,551	2	1,43	0,2429
rostlina*stříhání	1	0,50	0,4825	0,06	2	1,51	0,223	0,9	1	0,18	0,6711	1	0,07	0,7989
kultivace*stříhání	2	0,95	0,3883	1,19	1	0,03	0,865	0,008	2	0,54	0,5834	2	0,84	0,4336
rostlina*kompetice	1	150,71	< 0,001	1,78	2	0,38	0,686	0,22	1	20,89	< 0,001	1	0,04	0,8502
kultivace*kompetice	2	0,34	0,7106	0,50	1	13,94	< 0,001	4,1	2	0,50	0,6066	2	0,67	0,5117
stříhání*kompetice	1	0,02	0,8966	0,19	1	0,00	0,991	0,00004	1	0,01	0,9167	1	0,08	0,7757
rostlina*kultivace*stříhání	2	0,18	0,8367	0,87	2	0,35	0,706	0,2	2	1,21	0,3001	2	1,06	0,3498
rostlina*kultivace*kompetice	2	1,98	0,1401	2,08	2	0,36	0,696	0,2	2	0,75	0,473	2	0,35	0,708
rostlina*stříhání*kompetice	1	0,34	0,5594	0,04	2	4,42	0,013	2,6	1	0,53	0,4692	1	0,10	0,7512
kultivace*stříhání*kompetice	2	0,58	0,5607	0,25	1	0,00	0,950	0,001	2	1,58	0,2085	2	0,57	0,5669
rostlina*kultivace*stříhání*kompetice	2	2,02	0,1352	1,95	2	3,76	0,025	2,5	2	0,00	0,9998	2	0,29	0,7473

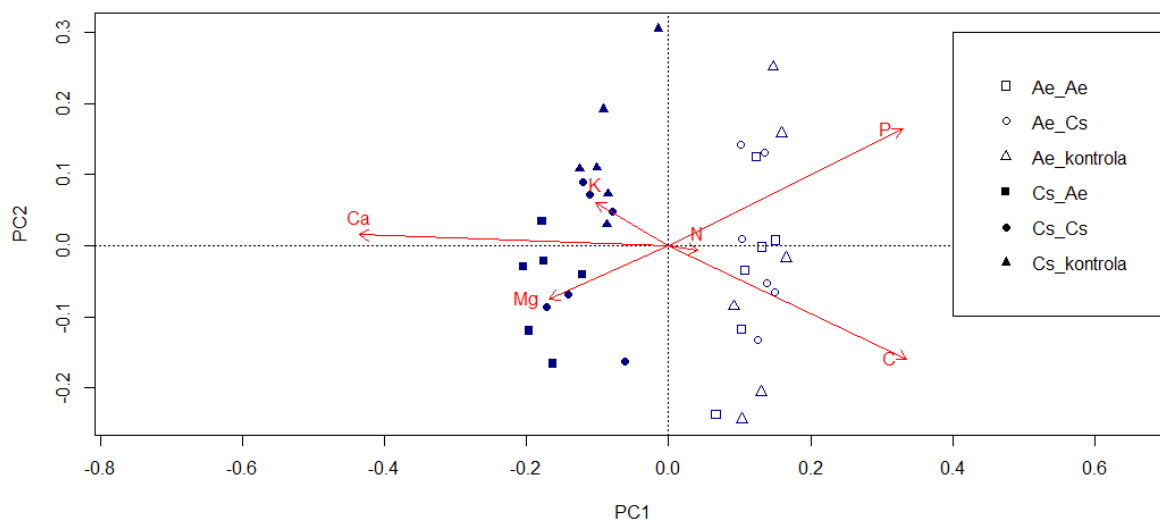
8.3 Plant-soil feedback modelových druhů

8.3.1 Vliv kultivace na abiotické podmínky v půdě

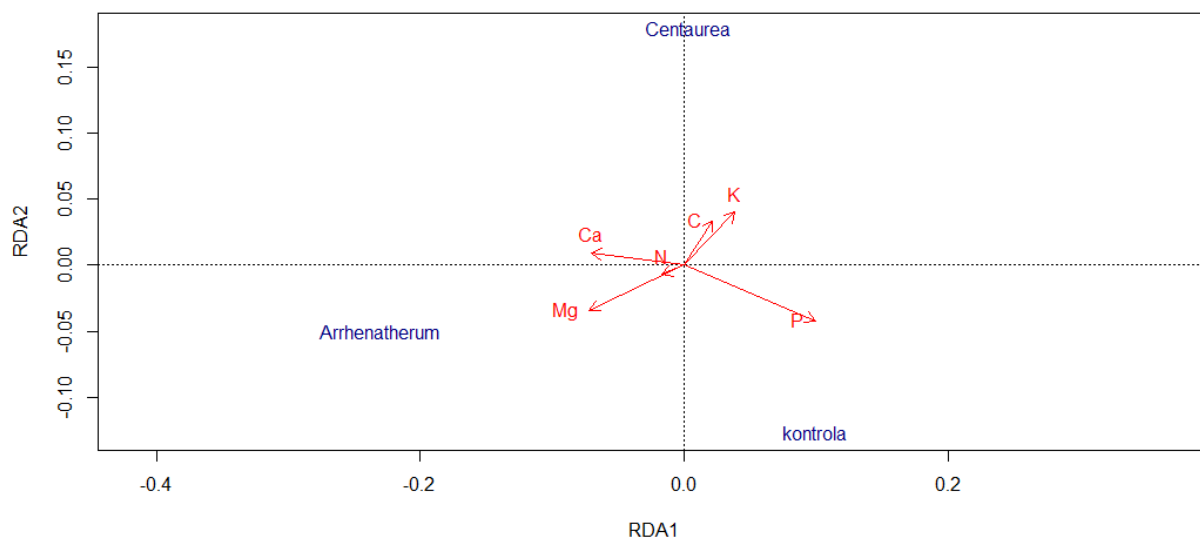


Graf č.1: Obsah prvků N, C, P, K, Ca, Mg a hodnota pH v závislosti na kultivované půdě, mnohorozměrná RDA analýza se standardizací po proměnných a objektech. První osa vysvětluje 14 % variability, druhá 13 %.

8.3.2 Projev feedbacku v obsahu prvků v nadzemní biomase modelových druhů



Graf č.2: PCA standardizovaná po proměnných i objektech, první osa vysvětluje 74% variability, druhá 10% variability



Graf č.3: RDA analýza, standardizace po proměnných i objektech, první osa vysvětluje 3% variability, druhá osa 0,9 % variability