

FUNKCIONALNA EKOLOGIJA RASTLIN: PREVERJANJE IZBRANIH KONCEPTOV NA PRIMERU RASTLINSKIH VRST GOZDNIH RASTIŠČNIH TIPOV V SLOVENIJI

PLANT FUNCTIONAL ECOLOGY: TESTING SELECTED CONCEPTS USING PLANT SPECIES OF FOREST SITE TYPES IN SLOVENIA

Janez KERMAVNAR¹, Lado KUTNAR², Aleksander MARINŠEK³, Valerija BABIJ⁴

(1) Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za gozdno ekologijo, janez.kermavnar@gozdis.si

(2) Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za gozdno ekologijo, lado.kutnar@gozdis.si

(3) Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za gozdno ekologijo, aleksander.marinsek@gozdis.si

(4) Zavod za gozdove Slovenije, Centralna enota Ljubljana, valerija.babij@zgs.si

IZVLEČEK

Na primeru flore slovenskih gozdov smo obravnavali štiri funkcionalne znake rastlin: specifična listna površina (SLP), vsebnost suhe snovi v listih (VSS), višina rastlin (VIŠ) in masa semen oz. spor (MAS). Prva dva znaka nakazujeta ekonomiko lista (način in učinkovitost izrabe virov), druga dva pa velikost rastlinskih organov. Preučili smo povezave med znaki rastlin in njihovimi fitoindikacijskimi vrednostmi za ekološke dejavnike svetloba (L), temperatura (T), kontinentalnost (K), vlažnost tal (F), reakcija tal (R) in hranila (N). Ugotovili smo statistično značilne korelacije: med SLP in R, N, L, F ter K; med VSS in R ter N; med VIŠ in N, T, R ter F; med MAS in K, R, N ter T. Vzdolž prve osi ordinacijskega prostora smo prepoznali spekter listne ekonomike, ki poteka od vrst z večjimi vrednostmi SLP na produktivnejših, a hkrati senčnih rastiščih, do rastlin z večjimi vrednostmi VSS, prilagojenih na stresne ekološke razmere (npr. nizka reakcija tal ali pomanjkanje hranil oz. vode). Največji prispevek k pojasnjevanju variabilnosti v funkcionalnih lastnostih gozdnih rastlin je imel znak VIŠ, najmanjšega pa znak MAS. Ugotovitve so primerljive z dosedanjimi raziskavami, saj oba izbrana koncepta omogočata prepoznavanje pestrosti oblik in funkcij rastlin na globalni ravni.

Ključne besede: funkcionalni znaki rastlin, specifična listna površina, vsebnost suhe snovi v listih, višina rastline, masa semena, zelnote rastline, gozdna vegetacija

ABSTRACT

Using Slovenian forest flora as an example, we investigated four plant functional traits: specific leaf area (SLP), leaf dry matter content (VSS), plant height (VIŠ) and seed/spore mass (MAS). The first two traits define the leaf economics spectrum (way and efficiency of resource utilization), whereas the other two are linked to the size of plant organs. This study tested the correlations between plant traits and their phytoindication values for the ecological factors of light (L), temperature (T), continentality (K), soil moisture (F), soil reaction (R) and nutrients (N). We found statistically significant correlations between SLP and R, N, L, F and K; between VSS and R and N; between VIŠ and N, T, R and F; and between MAS and K, R, N and T. Along the first axis of the ordination space, we identified a leaf economics spectrum ranging from species with higher SLP values growing on more productive but also more shaded sites to plants with higher VSS values adapted to more stressful conditions (e.g. low soil reaction or low availability of nutrients and water, respectively). The VSS trait contributed the most to explaining the variability in the functional profile of forest plants, while the MAS trait contributed the least. These findings are comparable with previous studies, as the selected concepts allow for the identification of diversity of plant form and function on a global scale.

Key words: plant functional traits, specific leaf area, leaf dry matter content, plant height, seed mass, herbaceous plants, forest vegetation

GDK 18+187(045)=163.6
DOI 10.20315/ASetL.129.1

Prispelo / Received: 09. 09. 2022
Sprejeto / Accepted: 18. 11. 2022



1 UVOD

1 INTRODUCTION

1.1 Funkcionalni pristopi v vegetacijski znanosti

1.1 Trait-based approaches in vegetation science

Funkcionalna ekologija se kot znanstvena disciplina ukvarja z vlogo organizmov v biotskih združbah in ekosistemih (Weiher in sod., 1999; Escudero in Valla-

dares, 2016). Rastline imajo v ekosistemu vlogo primarnih producentov, saj omogočajo pretvorbo sončne energije v organsko snov. Kljub tej skupni osnovni funkciji pa rastlinske vrste izkazujejo neizmerno pestrost v morfoloških, anatomskih, fenoloških ter drugih lastnostih. V primerjavi z nekaterimi drugimi oblikami vegetacije zaznavamo v gozdnih ekosistemih še

posebej širok nabor različnih velikosti in oblik rastlin. V gozdni vegetaciji sicer prevladujejo drevesa, lesnate rastline, ki lahko dosežejo višino tudi nekaj 10 metrov. V pritalnih plasteh (zeliščna in grmovna plast) uspevajo tudi grmovnice in nelesnate (zelnate) rastline, ki sicer dosega bistveno manjše dimenzije, vendar pa v kompeticiji za vire pomembno vplivajo na stanje v drevesni plasti odraslih gozdnih sestojev (Landuyt in sod., 2019).

Tradicionalno se pri preučevanju rastlinskih združb uporablja taksonomski nivo. Običajno nas zanimajo podatki, kot npr. število vrst v rastlinski združbi (pestrnost) in katere vrste so zastopane v združbi (vrstna sestava). Pri funkcionalnih analizah rastlinskih vrst in združb pa se osredotočamo na funkcionalne znake rastlin (ang. plant functional traits). V tem kontekstu so funkcionalni znaki opredeljeni kot morfološke, anatomske, fiziološke, fenološke, razmnoževalne, razširjevalne ter druge lastnosti, ki prek svojih učinkov na rast, razmnoževanje in preživetje neposredno ali posredno vplivajo na uspešnost (obilje) vrste v združbi ter so vedno odsev evolucijskih prilagoditev rastline na dane ekološke razmere (Eler, 2007; Violle in sod., 2007). Na produktivnejših rastiščih (npr. tropski deževni gozd) tako najdemo vrste z drugačnimi funkcionalnimi znaki kot pri vrstah, ki so prilagojene na manj produktivna rastišča (npr. arktična tundra). Tipični fiziološki mehanizmi rastlin, prilagojenih na pomanjkanje virov (npr. neugodne svetlobne razmere v pritalnih plasteh strnjenih gozdnih sestojev), so počasna rast, majhna fotosinteza in omejena zmožnost črpanja hranil (Chapin, 1991). Na eni strani so funkcionalni znaki pomembni za odzivanje rastlin na spremembe v rastiščnih dejavnikih (npr. po motnjah), po drugi strani pa vplivajo na delovanje celotnega ekosistema (npr. produktivnost, biogeokemični cikli, biotske interakcije) in sposobnost zagotavljanja ekosistemskih storitev (Garnier in sod., 2004; Suding in sod., 2008). Vrste z večjo vsebnostjo hranljivih snovi v listih prispevajo k hitrejši razgradnji (dekompoziciji) listnega opada in posledično k hitrejšemu kroženju hranil v ekosistemu ter njihovi hitrejši dostopnosti. V naših gozdovih je poznan primer plemenitih listavcev (*Acer pseudoplatanus* L., *Acer platanoides* L., *Fraxinus excelsior* L., *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds.), ki na aceretalnih (vlažnih in s hranili bogatih) rastiščih zagotavljajo hiter obrat hranil ter na ta način plemenitijo gozdna tla.

Pri obravnavanju rastlinskih vrst in vegetacije imajo funkcionalni pristopi številne prednosti. V prvi vrsti omogočajo primerjavo podatkov med različnimi območji sveta, ki se sicer razlikujejo v regionalni flori. Tako funkcionalna analiza daje rezultatom bolj uni-

verzalno vrednost (McIntyre in sod., 1995; Weiher in sod., 1999). Poleg tega funkcionalna obravnava vegetacije dopolnjuje, v določenih pogledih pa tudi presega, klasične taksonomske ali fitocenološke pristope, saj omogoča odkrivanje vzročno-posledičnih povezav oz. ekoloških zakonitosti, do katerih ne moremo priti na podlagi preučevanja vrstne sestave rastlinskih združb (Kermavnar, 2021). V okviru funkcionalne ekologije ne analiziramo, katere rastlinske vrste (njihova identiteta) sestavljajo združbo, pač pa nas zanima predvsem, kakšne so rastline glede na njihove lastnosti in zakaj v različnih okoljih najdemo rastlinske vrste z drugačnimi lastnostmi (McGill in sod., 2006). Določene funkcionalne znake rastlin lahko uporabljamo kot indikatorje časovnih sprememb v vegetaciji, kar je še posebej pomembno zaradi naraščajočega vpliva različnih globalnih procesov (npr. biotska homogenizacija oz. zmanjševanje razlik v vrstni sestavi rastlinskih združb), ki lahko povzročajo negativne posledice za biotsko pestrost gozdov.

1.2 Predstavitev izbranih konceptov

1.2 Description of selected concepts

Funkcionalnih znakov vaskularnih rastlin je mnogo, zato so se med razvojem ekoloških teorij že relativno zgodaj pojavile težnje, da se veliko pestrost znakov omeji na nekaj glavnih, ekološko pomenljivih sklopov. V grobem lahko delimo znake na tiste, ki opredeljujejo lastnosti različnih rastlinskih organov (list, steblo/deblo, korenine, cvetovi, semena ali plodovi), ali pa v skupine znakov, ki so povezani z določeno funkcijo rastline (npr. preživetje, rast in razvoj, razmnoževanje, razširjanje v prostoru in času, toleriranje stresa, ipd.).

Rastlinski ekologi so predlagali številne funkcionalne klasifikacije rastlinskih vrst. Poleg spektra življenjskih oblik rastlin (Raunkiaer, 1934), ki kaže na prilagoditev meristemov poganjkov in zgradbe telesa na prevladujoče podnebne razmere in s tem dobro pojasnjuje vzorce pojavljanja vegetacijskih oblik na večjem prostorskem merilu, velja za eno najbolj široko uporabljenih teorij model rastlinskih strategij oz. model C-S-R po Grimeu (1977). Teorija temelji na dveh poglavitnih skupinah zunanjih dejavnikov, od katerih je odvisno uspevanje rastlin: stres in motnje (Herben in sod., 2018). Model definira tri funkcionalne tipe rastlin oz. primarne strategije (C-strategi oz. kompetitorji, S-strategi oz. toleratorji stresa in R-strategi oz. ruderalne vrste). Westoby (1998) je predlagal shemo, s pomočjo katere je mogoče razlike v ekoloških strategijah rastlinskih vrst opisati prek treh funkcionalnih znakov: specifična listna površina, višina rastline in masa semena. Weiher in sod. (1999) pa so za name-

ne poenotenja uporabe znakov oblikovali osrednji seznam rastlinskih lastnosti.

Teoretični okvir naše raziskave predstavlja koncept, ki so ga za gozdno vegetacijo na evropski ravni testirali Cubino in sod. (2021). Raziskovalci so na globalni ravni identificirali dva glavna spektra lastnosti rastlinskih vrst, ki sta kompromis med ekonomiko (učinkovitost izrabe) virov ter velikostjo rastlin in njihovih organov. Prvi gradient poteka od vrst s strategijo pridobitvene rabe virov (značilna sta hitro zajemanje virov in velika relativna rast) do vrst z bolj konzervativno strategijo rabe virov (tj. dolgoživi listi in šibka fotosinteza). Spekter velikosti rastlin obsega razpon od manjših vrst z manjšimi organi do višjih vrst z večjimi organi. V zmernem podnebnem pasu imajo večje rastlinske vrste običajno večje krošnje, večje liste ter globlji in daljši koreninski sistem, kar jim omogoča večji dostop do svetlobe, vode in hranil v tleh (Moles, 2018). Večje rastline imajo tudi v številnih primerih težja semena (kar pa ne velja npr. za iglavce z relativno majhnimi semeni), čeprav je ta povezava za zelnate rastline na globalnem nivoju precej šibka (Díaz in sod., 2016).

V nadaljevanju predstavljamo štiri funkcionalne znake rastlin: 1) specifična listna površina (SLP, ang. specific leaf area), 2) vsebnost suhe snovi v listih (VSS, ang. leaf dry matter content), 3) višina rastline (VIŠ, ang. plant height) in 4) masa semena (MAS, ang. seed mass). Prva dva znaka se navezujeta na spekter listne ekonomike (ang. leaf economics spectrum), druga dva pa na spekter velikosti rastlin (ang. plant size spectrum).

1.2.1 Specifična listna površina

1.2.1 Specific leaf area

Specifična listna površina (SLP) je razmerje med listno površino in maso suhe snovi lista (Vile in sod., 2005). Razmerje nakazuje velikost listne površine, ki jo rastlina izgradi z dano količino listne biomase, ter ga izražamo v $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ali $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$. Raziskava na brezah, izpostavljenih sušnem stresu (Aspelmeier in Leuschner, 2006), je pokazala, da so se vrednosti SLP po dveh sušnih sezonah znatno povečale, vendar pa je v večini primerov tipična prilagoditev rastline na sušo in sušni stres zmanjšanje SLP (Marron in sod., 2003; Wright in sod., 2004). Vrste z običajno majhnimi vrednostmi SLP so zaradi velike vsebnosti suhe snovi v listih, večje mase celičnih sten na račun lignina in sekundarnih metabolitov ter dolgoživosti listov in korenin dobro prilagojene ohranjanju pridobljenih virov, saj relativno zmanjšanje listne površine pomeni manj možnosti za izgubo vode skozi listne režje. Pri nekaterih drugih vrstah, kot so npr. topoli (*Populus* spp.), se SLP v sušnih

razmerah na splošno povečuje, dokler list ne doseže svoje končne velikosti. Ko je ta dosežena, se SLP začne zmanjševati (Marron in sod., 2003).

Obratno razmerje od SLP je listna masa glede na njegovo površino (LMP). LMP je mogoče matematično razstaviti na dve komponentni spremenljivki: debelino in gostoto listov. Površina, masa, gostota in debelina listov se močno razlikujejo med listi na isti rastlini, med listi različnih rastlinskih vrst in v razmerah z različnimi razpoložljivostmi hranil, vlage in svetlobe (Witkowski in Lamont, 1991). Tako SLP kot LMP se pogosto uporabljata v raziskavah ekologije rastlin. SLP je ena izmed komponent analize rasti rastlin in se matematično spreminja pozitivno in linearno glede na relativno hitrost rasti rastline. SLP je tako mogoče uporabiti za oceno reprodukcijske strategije določene rastline na podlagi razpoložljive količine svetlobe in vlage (Milla in Reich, 2008) in je ena izmed ključnih znakov listov, ki se uporabljajo pri raziskavah (Hoffmann in sod., 2005; Kraft in sod., 2008). LMP se pozitivno spreminja glede na vložke, ki jih rastline opravijo na enoto listne površine (količina beljakovin in sestavin celične stene, število celic na površino) in na življenjsko dobo listov. Obenem pa ta znak morda ne bo učinkovito zajel variabilnosti v pomembnih morfoloških ali fizikalnih lastnostih listov, ki so povezane z življenjsko dobo listov, interakcijami med rastlinami in rastlinojedci, razgradnjo listnega opada in kroženjem hranil (Reich, 2014).

Normalni razponi in vrednosti SLP so odvisni od rastlinske vrste in vpliva okolja. Vodne rastline imajo na splošno zelo velike vrednosti SLP, za vednozeleno grme, golosemenke ter sukulente pa so značilne majhne vrednosti SLP. SLP vpliva na širjenje in rast krošnje s svojim vplivom na celotno listno površino rastline, kar vpliva na prestrazanje svetlobe in učinkovitost izrabe svetlobe za fotosintezo. Prilagodljivost rastline je določena s hitrostjo, s katero rastline prilagajajo SLP, ko prehajajo iz enega v drug svetlobni režim (Fitter in Hay, 2002) (npr. po redčenju, sečnji, motnjah ipd.). Različno prilagoditev SLP lahko najdemo med listi v krošnji drevesa, ki so izpostavljeni različnim intenzitetam svetlobe. Zaradi tega se na isti rastlini izoblikujejo sončni in senčni listi. Pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) je ta pojav zelo izražen, vendar se zdi, da je obseg plastičnosti povezan z ekološko nišo vrste. Nekatero sencozdržno vrsto, kot sta npr. *Veronica montana* L. in *Rhododendron ponticum* L., kažejo veliko manj izrazite spremembe SLP v primeru zasenčenja kot svetlobojubne vrste. Ti dve vrsti imata že v osnovi majhno SLP, predvsem zaradi visokega razmerja med nefotosinteznimi tipi tkiva (npr. sklerenhim) in fotosinteznim tkivom (klorenhim) (Fitter in Hay, 2002). V teh dveh primerih gre za izje-

mo, na splošno pa rastline v senčnih razmerah SLP povečajo in je to eden izmed funkcionalnih mehanizmov prilagajanja na skromne svetlobne razmere (Liu in sod., 2016). Slednji ugotavljajo, da zasenčene rastline v povprečju povečajo SLP za 55,4 %.

1.2.2 Vsebnost suhe snovi v listih

1.2.2 Leaf dry matter content

Vsebnost suhe snovi v listih (VSS) ponazarja razmerje med maso suhega in svežega lista rastline in se običajno izraža v mg g^{-1} ali pa v g g^{-1} . Eler (2007) na osnovi predhodnih študij (Weiher in sod., 1999; Wright in sod., 2004) ugotavlja, da je vsebnost suhe snovi v listih med lažje določljivimi funkcionalnimi znaki rastlin. Pipenbaher (2011) navaja, da VSS negativno korelira s potencialnim prirastkom rastline in je pozitivno soodvisna od življenjske dobe lista. Velika VSS je merilo za vložek rastline v oporna tkiva, kar ji omogoča lažje odzivanje na fizične pritiske (npr. objedanje rastlinojedcev, veter, toča). Vrste z majhno vrednostjo VSS pogosto povezujejo z zelo produktivnim in hkrati z močno motenim okoljem (Garnier in sod., 2004). Po analizi Cornelissena in sod. (2003), ki upošteva različne predhodne študije, je razpon vrednosti VSS med 50 mg g^{-1} in 700 mg g^{-1} . Eler (2007) je na zaraščajočih submediteranskih travniških izmeril vrednosti med 89,3 (*Muscari botryoides* (L.) Mill.) in 528,2 mg g^{-1} (*Quercus pubescens* Willd.). Pipenbaher (2011) je med značilnimi vrstami, ki se pojavljajo na submediteransko-ilirskih in srednjeevropskih polsuhih travnikih, ugotovila razpon VSS med 100,4 (*Ornithogalum pyrenaicum* L.) in 494,1 mg g^{-1} (*Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr.).

Eler (2007) je VSS izbral med znaki za preučevanje dinamike vegetacije submediteranskih travnišč v Sloveniji. Hkrati ugotavlja, da se VSS pogosto uporablja za analizo rastlin v juvenilni fazi, njihovi plastičnosti (prilagodljivosti) ter pri študijah odzivov vrst na motnje in stres. VSS je po njegovem mnenju med najpogosteje izbranimi funkcionalnimi znaki za preučevanje razpoložljivosti virov (zlasti hranil v tleh), sukcesije, klimatskega gradienta oz. spremembe klime in vplivov požarov. Eler (2007) je na osnovi poskusa z različnimi obravnavanji (tretmaji) submediteranskih travnišč ugotovil, da je vrednost VSS majhna pri kombinaciji gnojeno/pašeno in negnojeno/pašeno, velika vrednost pa se pojavlja pri kombinaciji nepašeno/negnojeno. Nadalje ugotavlja, da se ob zaraščanju travnišč povečuje pokrovnost vrst (npr. lesnatih rastlin), katerih organi vsebujejo večji delež organske snovi (to pomeni povečevanje vrednosti VSS), vse več pa je tudi strukturnih snovi (lignina in drugih kompleksnih spojin).

Študija VSS v dinarskih jelovo-bukovih gozdovih, kjer se je eksperimentalno izvedla različna intenziteta sečnje drevja (kontrola – brez poseka, posek 50 % lesne zaloge sestoja, posek 100 % lesne zaloge), ni pokazala jasnih trendov sprememb tega znaka po poseku drevja (Kermavnar in sod., 2019; Kermavnar, 2021). Analiza VSS med različnimi gozdni ekosistemi v Sloveniji (razpon od nižinskih dobovo-belogabrovih do gorskih smrekovih gozdov) tudi ni pokazala izrazitega gradienta (Kermavnar in Kutnar, 2020).

1.2.3 Višina rastline

1.2.3 Plant height

Višina rastline (VIŠ) je preprosto določljiv in glavni znak koncepta velikosti rastlin. Višino rastline določimo kot razdaljo med tlemi in najvišje ležečim fotosintetskim tkivom (največkrat list, lahko tudi steblo). Višino določamo na osnovi zdravih osebkov odraslih rastlin. Znak ugotovimo z merjenji na vzorcu rastlin določene vrste na naravnih rastiščih (ne v botaničnih vrtovih). To je znak, za katerega je največ podatkov v literaturi, saj delež vrst s tem podatkom praviloma presega 95 % vseh vrst. Avtor sheme ekoloških strategij rastlin (LHS: leaf-height-seed; Westoby, 1998) uvršča višino odraslih rastlin med tri osnovne in zadostne znake, po katerih je vrste v shemi možno opredeliti.

Višina rastline je izrazito funkcionalen znak, saj pojasnjuje kompeticijsko sposobnost rastline, potencial njene rasti, regeneracijsko sposobnost, razdaljo širjenja semen (Thomson in sod., 2011) in odpornost na pašo. Ta znak je dober kazalec sposobnosti kompeticije med rastlinami za svetlobo (Schamp in Aarssen, 2009). Cubino in sod. (2021) so z analizo 29.500 popisov gozdne vegetacije Evrope ugotovili, da je višina zeliščne in grmovne plasti gozdov v toplih in poleti sušnejših sredozemskih ter atlantskih območjih večja kot v območjih s kontinentalno in borealno klimo. Isti avtorji predvidevajo, da se bodo ob segrevanju podnebja v zeliščni in grmovni plasti bolj uveljavile rastlinske vrste z večjo višino.

1.2.4 Masa semena

1.2.4 Seed mass

Masa semena (MAS) je funkcionalni znak, ki je tesno povezan z načinom razmnoževanja in sposobnostjo razširjanja vrste. Seme je namreč del rastline, ki nastane po oploditvi v cvetu in se uporablja za razširjanje po prostoru. V nasprotju s semenkami pa praprotnice ne tvorijo semen, ampak spore oz. trose. Pri ocnjevanju sposobnosti razširjanja vaskularnih rastlin se na splošno pogosteje uporablja izraz diaspora, ki pomeni razširjevalno enoto. Vsekakor pa imata oblika

in velikost diaspore (dolžina, širina, masa) veliko vlogo pri razširjanju vrste v prostoru (Moles, 2018). Znano je, da velikost oz. masa semena vpliva na regeneracijo rastlin, na primer s produkcijo števila semen, preživetjem semen v tleh ali razdaljo širjenja semen (Jakobsen in Eriksson, 2000; Thomson in sod., 2011; Moles, 2018).

Vrste z lažjimi semeni oz. razširjevalnimi enotami se lahko praviloma razširjajo na daljših razdaljah, čeprav so empirične potrditve za ta odnos precej šibke (Westoby, 1998). Med evolucijskim razvojem so semenke in praprotnice razvile številne strukturno-morfološke prilagoditve, ki so pripomogle k boljšemu razširjanju. Diaspore se lahko razširjajo na več načinov, kot npr. z vetrom (anemohorija), s pomočjo vode (hidrohorija) ali živalmi (endo-, ekso- in epi-zoohorija). Obstajajo tudi nekatere bolj specializirane oblike razširjanja semen, kot npr. mirmekohorija (semena razširjajo mravlje). Ta način je dokaj pogost predvsem pri zelnatih rastlinah pritalne gozdne vegetacije. Semenke v pritalnih vegetacijskih plasteh gozdov v zmernem evropskem pasu se močno razlikujejo po masi semen (Jankowska-Blaszczuk in Daws, 2007), k temu pa moramo dodati še praproti z zelo lahkimi sporami. Razpon vrednosti za ta funkcionalni znak je pri rastlinah v zelišči plasti gozdov posledično zelo velik. Jankowska-Blaszczuk in Daws (2007) tako navajata skoraj 1000-krat težje seme za dvolistno senčnico (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt) (12,8 mg) v primerjavi z navadnim ločjem (*Juncus effusus* L.) (0,015 mg). V povezavi z razširjevalnimi ter kolonizacijskimi kapacitetami rastlin pomembno vlogo igrajo tudi trajne talne semenske banke, zlasti pri obnovitvi lokalnih populacij po motnjah. Gozdne rastline praviloma ne tvorijo obstojnejših zalog semen v tleh.

Masa semena velja tudi za enega izmed najzanesljivejših kazalcev količine semen, ki jih vrsta lahko proizvede. Vrste, ki imajo manjšo maso semen, praviloma proizvedejo več semen (Westoby in sod., 2002). Slednje ponazarja enega bolje poznanih izključevanj med funkcionalnimi znaki (ang. trade-off) v rastlinskem svetu.

1.3 Opredelitev problema in namen prispevka

1.3 Problem definition and aim of the paper

V tem poglavju navajamo glavna izhodišča, ki so nas spodbudila k pripravi tega prispevka. Koncept funkcionalnih znakov in funkcionalnih tipov se je pri preučevanju gozdne vegetacije v Sloveniji razmeroma redko uporabljal. Razumevanje funkcionalnih pristopov je posledično pomanjkljivo. Zaradi neustreznega in neenotnega izrazoslovja na tem področju je opisovanje oz.

pojasnjevanje določenih funkcionalnih konceptov oteženo. Tako nekateri domači raziskovalci vegetacije za funkcionalne znake uporabljajo strokovni termin morfološko-funkcionalne poteze (npr. Pipenbaher, 2011). V tuji literaturi so tovrstni koncepti dobro uveljavljeni že nekaj desetletij. Pri nas je bilo več tovrstnih raziskav narejenih na primeru travišč (Eler, 2007; Pipenbaher, 2011), gozdna vegetacija pa je bila z uporabo funkcionalnih pristopov manj preučevana. Rozman (2008) je dinamiko razvoja zgornje gozdne meje in sekundarne sukcesije v Alpah osvetlil z vidika funkcionalnih znakov gozdnih in grmovnih združb, v zadnjem obdobju pa se ti pristopi uporabljajo predvsem v povezavi z odzivi vegetacije na naravne motnje (Ravnjak, 2019) ali gospodarjenje z gozdovi (Kermavnar, 2021). V prispevku želimo prikazati prednosti funkcionalnih pristopov in spodbuditi uporabo funkcionalnih znakov rastlin. Številni podatki za znake so namreč prosto dostopni, dodatno pa bi bile koristne tudi konkretne meritve znakov v izbranih območjih oz. regijah ali tudi tipih gozdov.

Glavni namen tega prispevka je analiza izbranih, široko uporabljanih funkcionalnih znakov rastlin, ki praviloma dobro pojasnjujejo razlike v ekoloških strategijah rastlinskih vrst. Kot raziskovalna cilja smo želeli preveriti: 1) v kolikšni meri se rastlinske vrste zeliščne plasti slovenskih gozdov razlikujejo v štirih ključnih funkcionalnih znakih in 2) kakšne so povezave med ekološkimi nišami vrst (ocenili smo jih s pomočjo fito-indikacijskih vrednosti) ter izbranimi funkcionalnimi znaki rastlin.

2 METODE

2 METHODS

Za ponazoritev izbranih konceptov funkcionalne ekologije rastlin smo uporabili vegetacijske podatke iz monografije Gozdni rastiščni tipi Slovenije – vegetacijske, sestojne in upravljalne značilnosti (Bončina in sod., 2021). V delu je opisanih 78 različnih gozdnih rastiščnih tipov, navedeni podatki o floristični sestavi vegetacije pa temeljijo na več kot 7.500 fitocenoloških popisih. Iz monografije smo uporabili podatke za zeliščno plast vegetacije po posameznih gozdnih rastiščnih tipih. Podatki iz monografije so bili podlaga za določitev osnovnega nabora rastlinskih vrst v gozdovih v Sloveniji. Menimo namreč, da to delo zajema najboljše nabor fitocenoloških podatkov do sedaj in posledično dobro zajema vegetacijske značilnosti gozdnih rastiščnih tipov.

Začetni nabor je obsegal 580 rastlinskih vrst iz vseh rastiščnih tipov. V naslednjih korakih smo opravili redukcijo vrst. V prvem koraku smo izločili 56 lesnatih

rastlin (drevesne in grmovne vrste, olesenele vzpenjavke), saj je pojavljanje teh vrst v zeliščni plasti vegetacije (zlasti pomladka drevesnih vrst) odvisno od drevesne sestave, načina gospodarjenja in obilja vrst v grmovni plasti. Poleg tega se podatki za funkcionalne znake v bazah nanašajo na odrasle osebkne in ne na mlada drevesa oz. grme. V drugem koraku smo iz nabora 524 zelnatih rastlin (vključno s pritlikavimi grmički) izločili 59 vrst, za katere v bazah ni bilo na voljo podatkov za fitoindikacijske vrednosti ali za funkcionalne znake. Končni izbor je obsegal 465 rastlinskih vrst, ki je bil osnova za vse nadaljnje analize.

Fitoindikacija pomeni posredno ocenjevanje rastiščnih razmer na podlagi ocen potreb posameznih vrst po ekoloških dejavnikih (Ellenberg in sod., 1992; Bončina in sod., 2021). Sistem vrednotenja ekološkega značaja rastlinskih vrst so za srednjeevropsko floro pripravili Ellenberg in sod. (1992). Temelji na osnovni predpostavki, da so rastlinske vrste bioindikatorji specifičnih okoljskih razmer določenega rastišča. Rezultat ekološkega vrednotenja je v rangih izražen odziv rastline glede na različne dejavnike okolja (Kutnar, 1997). Metoda sicer temelji na izkustvenih ocenah in ne merjenih vrednostih. Kljub nekaterim pomanjkljivostim in v določenih primerih manjši zanesljivosti pa je fitoindikacija po Ellenbergu splošno priznana ter široko uporabljena metoda vegetacijske znanosti za posredno ocenjevanje ekoloških rastiščnih razmer (Diekmann, 2003).

Rastlinske vrste so v Ellenbergovi metodi opredeljene glede na šest okoljskih (ekoloških oz. rastiščnih) dejavnikov: svetlobne razmere (L), toplotne razmere (T), kontinentalnost podnebja (K), vlažnostne razmere (F), reakcija tal (R) in hranila oz. dušik v tleh (N). Eko-

loška reakcija rastlinskih vrst je ovrednotena v devetstopenjski ordinalni lestvici z razponom rangov od 1 do 9. Stopnja 1 pomeni najmanjšo in stopnja 9 največjo mero določenega dejavnika. Lestvica za talno vlago je podaljšana na 12. Rastlinske vrste, ki se pojavljajo na širokem spektru določenega okoljskega dejavnika, so označene z »x« kot »indiferentne za indikacijo« (Kutnar, 1997).

Za 427 (91,8 %) vrst smo zbrali podatke o njihovih fitoindikacijskih vrednostih po Ellenbergu in sod. (1992). Za 38 (8,2 %) vrst pa podatka o fitoindikacijskih vrednostih po Ellenbergu in sod. (1992) ni bilo na voljo. To so bile predvsem rastlinske vrste, ki redkeje rastejo v srednji Evropi. Zanje smo pridobili fitoindikacijske vrednosti po Pignattiju (Pignatti in sod., 2005). Ta baza podatkov je bila narejena za italijansko floro in zajema tudi vrste s težiščem razširjenosti v južni Evropi. Metoda se od Ellenbergovega načina vrednotenja razlikuje v številu stopenj za posamezen okoljski dejavnik. Za svetlobne, toplotne in vlažnostne razmere se vrednosti gibljejo v razponu od 0 do 12. Za kontinentalnost podnebja, reakcijo tal in hranila v tleh pa so Pignatti in sod. (2005) rastline rangirali na ordinalni lestvici z razponom od 0 do 9.

Na podlagi fitoindikacijskih vrednosti za vsak ekološki dejavnik smo rastlinske vrste razvrstili v tri skupine (preglednica 1). Vrste z manjšimi fitoindikacijskimi vrednostmi smo uvrstili v kategorijo »majhna vrednost«, vrste s srednjimi v kategorijo »srednja vrednost« ter vrste z velikimi v kategorijo »velika vrednost«.

Podatke za štiri numerične funkcionalne rastlinske znake (SLP, VSS, VIŠ, MAS) smo pridobili iz prosto dostopne baze LEDA (Kleyer in sod., 2008). Za nekatere znake (predvsem višina vrste) smo uporabili tudi dru-

Preglednica 1: Razvrščanje rastlinskih vrst v tri kategorije (majhna, srednja, velika vrednost) glede na njihove fitoindikacijske vrednosti za posamezen ekološki dejavnik po Ellenbergu - E (Ellenberg in sod., 1992) ali Pignattiju - P (Pignatti in sod., 2005). Številke pomenijo stopnje oz. range.

Table 1: Classification of plant species into three categories (small, intermediate, large value) according to their phytoindicative values for each ecological factor according to Ellenberg - E (Ellenberg et al., 1992) or Pignatti - P (Pignatti et al., 2005). The numbers mean degrees or ranks.

Ekološki dejavnik	Skupno število vrst s podatkom	Kategorija »majhna«	Kategorija »srednja«	Kategorija »velika«
Svetloba (L)	458 (98,5 %)	E: 1, 2, 3 P: 3, 4, 5	E: 4, 5, 6 P: 6, 7, 8	E: 7, 8, 9 P: 9, 10, 11
Temperatura (T)	344 (74,0 %)	E: 2, 3 P: 2, 3, 4	E: 4, 5, 6 P: 5, 6	E: 7, 8, 9 P: 7, 8, 9
Kontinentalnost (K)	418 (89,9 %)	E: 2, 3 P: 2, 3, 4	E: 4, 5 P: 5, 6	E: 6, 7 P: 7, 8
Vlažnost tal (F)	439 (94,4 %)	E: 1, 2, 3 P: 1, 2, 3	E: 4, 5, 6 P: 4, 5	E: 7, 8, 9, 10 P: 6, 7, 8, 9
Reakcija tal (R)	388 (83,4 %)	E: 1, 2, 3 P: 2, 3, 4	E: 4, 5, 6 P: 5, 6	E: 7, 8, 9 P: 7, 8, 9
Hranila v tleh, dušik (N)	446 (95,9 %)	E: 1, 2, 3 P: 1, 2	E: 4, 5, 6 P: 3, 4, 5	E: 7, 8, 9 P: 6, 7

Preglednica 2: Značilnosti in opisne statistike za štiri izbrane funkcionalne znake rastlin. Pri povprečnih, minimalnih in maksimalnih vrednostih sta za praktično ponazoritev navedeni po dve vrsti iz končnega nabora 465 gozdnih rastlin v naši študiji.

Table 2: Characteristics and descriptive statistics for four selected plant functional traits. For the average, minimum and maximum values, two species from the final set of 465 forest plants in our study are listed for practical illustration.

Funkcionalni znak	Enota	Število vrst s podatkom	Povprečna vrednost	Minimalna vrednost	Maksimalna vrednost
Specifična listna površina (SLP)	mm ² /mg	356 (76,6 %)	27,3 <i>Anemone nemorosa</i> L., <i>Stellaria holostea</i> L.	5,8 <i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub, <i>Polystichum lonchistis</i> (L.) Roth	66,9 <i>Prenanthes purpurea</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L.
Vsebnost suhe snovi v listih (VSS)	mg/g	326 (70,1 %)	215,9 <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill., <i>Scirpus sylvaticus</i> L.	64,8 <i>Sedum maximum</i> (L.) Hoffm., <i>Scilla bifolia</i> L.	414,4 <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Carex brizoides</i> L.
Višina rastline (VIŠ)	cm	451 (97,0 %)	42,7 <i>Euphorbia amygdaloides</i> L., <i>Impatiens noli-tangere</i> L.	2,0 <i>Globularia cordifolia</i> L., <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex. Rupr.	195,0 <i>Impatiens glandulifera</i> Royle, <i>Helianthus tuberosus</i> L.
Masa semen/spor (MAS)	mg	407 (87,5 %)	4,5 <i>Galeopsis pubescens</i> Besser, <i>Ranunculus platanifolius</i> L.	0,001 ^a <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott, <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	133,8 <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.

^a V bazi LEDA niso navedeni podatki za maso trosov oz. spor pri praprotnicah. Zato je bila vsem vrstam praprotnic dodeljena absolutno najmanjša vrednost za maso semena/trosov, tj. 0,001 mg (po zgledu raziskave Cubino in sod., 2021).

ge vire, kot npr. Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland (Jäger in sod., 2013) in PLADIAS bazo (Chytrý in sod., 2021). Pri tem je treba poudariti, da v teh bazah, ki pretežno vključujejo vrste srednjeevropske flore, ni na voljo podatkov za funkcionalne znake za nekatere rastlinske vrste, ki imajo težišče razširjenosti v južni ali jugovzhodni Evropi. Manj je podatkov tudi za vrste z manjšim (omejenim) arealom razširjenosti. Posledično se število vrst s podatkom med posameznimi znaki razlikuje (preglednica 2).

Podatke smo statistično ovrednotili v programskem orodju R, verzija 4.1.1 (R Core Team, 2021). Pri tem smo uporabili dve statistični metodi. Za testiranje razlik v funkcionalnih znakih med tremi kategorijami fitoindikacijskih vrednosti (majhna, srednja, velika vrednost) smo uporabili Kruskal-Wallisov test vsote rangov s Holm-Bonferronijevo korekcijo za post-hoc parne primerjave, ki ponazarja neparametrično alternativo analize variance. Teste smo opravili s pomočjo knjižnice *agricolae* (de Mandiburu, 2020). Razporeditev posameznih rastlinskih vrst v funkcionalnem multi-dimenzionalnem prostoru smo raziskali s pomočjo analize glavnih komponent (ang. principal component analysis, PCA). To je multivariatna tehnika, katere osnovni namen je opisati razpršenost enot v več-dimenzionalnem prostoru s komponentami, ki so linearna kombinacija merjenih ali ocenjenih spremenljivk (v našem primeru funkcionalni znaki). Komponente so

urejene od najpomembnejše do najmanj pomembne, kjer pomembnost pomeni, da prva glavna komponenta oz. os pojasnjuje kar največji delež razpršenosti (variabilnosti) osnovnih podatkov. Običajni cilj te analize je poiskati nekaj prvih komponent, ki pojasnjujejo večji del razpršenosti analiziranih podatkov. Analiza glavnih komponent omogoča povzeti podatke s čim manjšo izgubo informacij tako, da zmanjša razsežnost podatkov. Uporabili smo knjižnico *FactoMineR* (Husson in sod., 2020), za analizo pa smo predhodno napravili standardizacijo vhodnih spremenljivk (znakov) ter logaritemsko transformacijo vrednosti za maso semena (velik razpon vrednosti).

3 REZULTATI

3 RESULTS

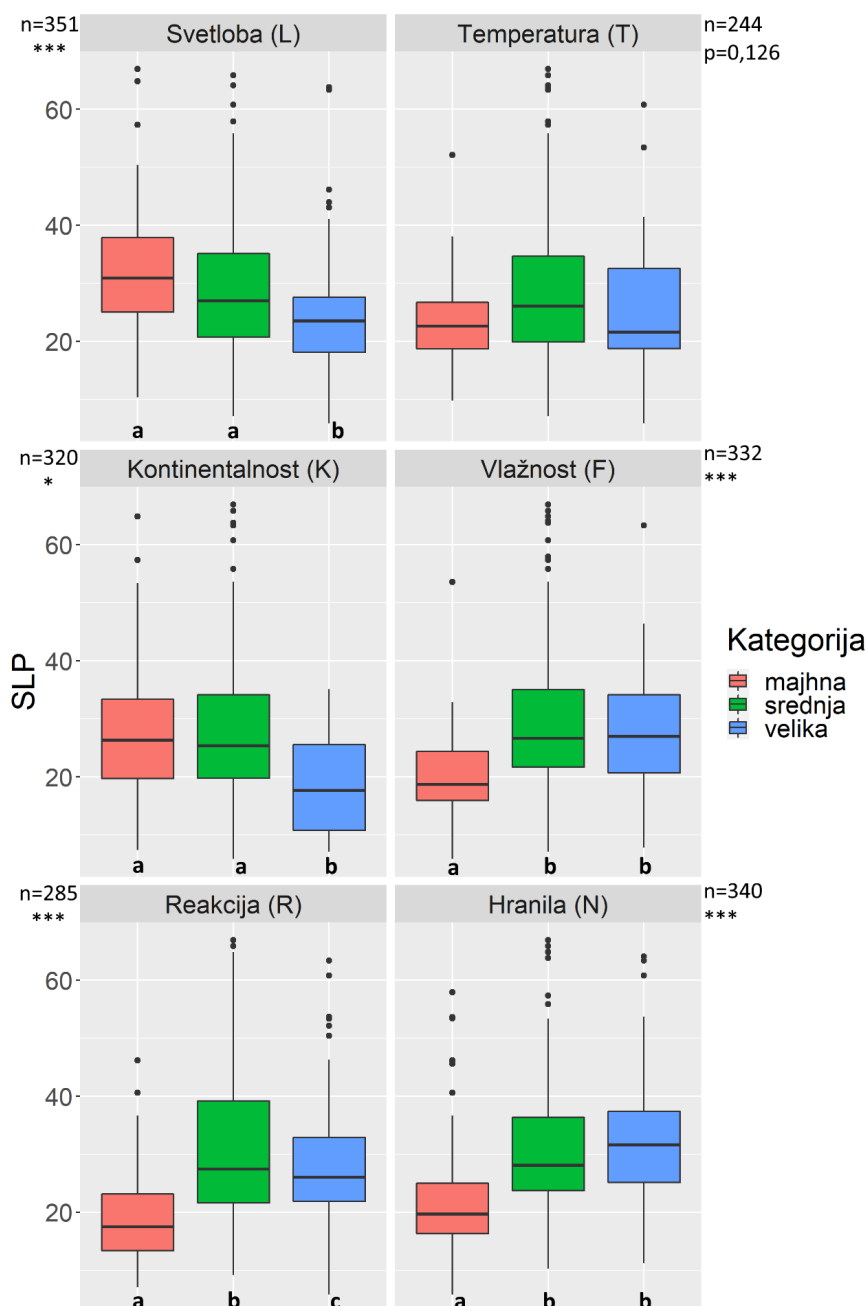
3.1 Povezave med fitoindikacijskimi vrednostmi in funkcionalnimi znaki rastlin

3.1 Relationships between phytoindication values and plant functional traits

3.1.1 Specifična listna površina

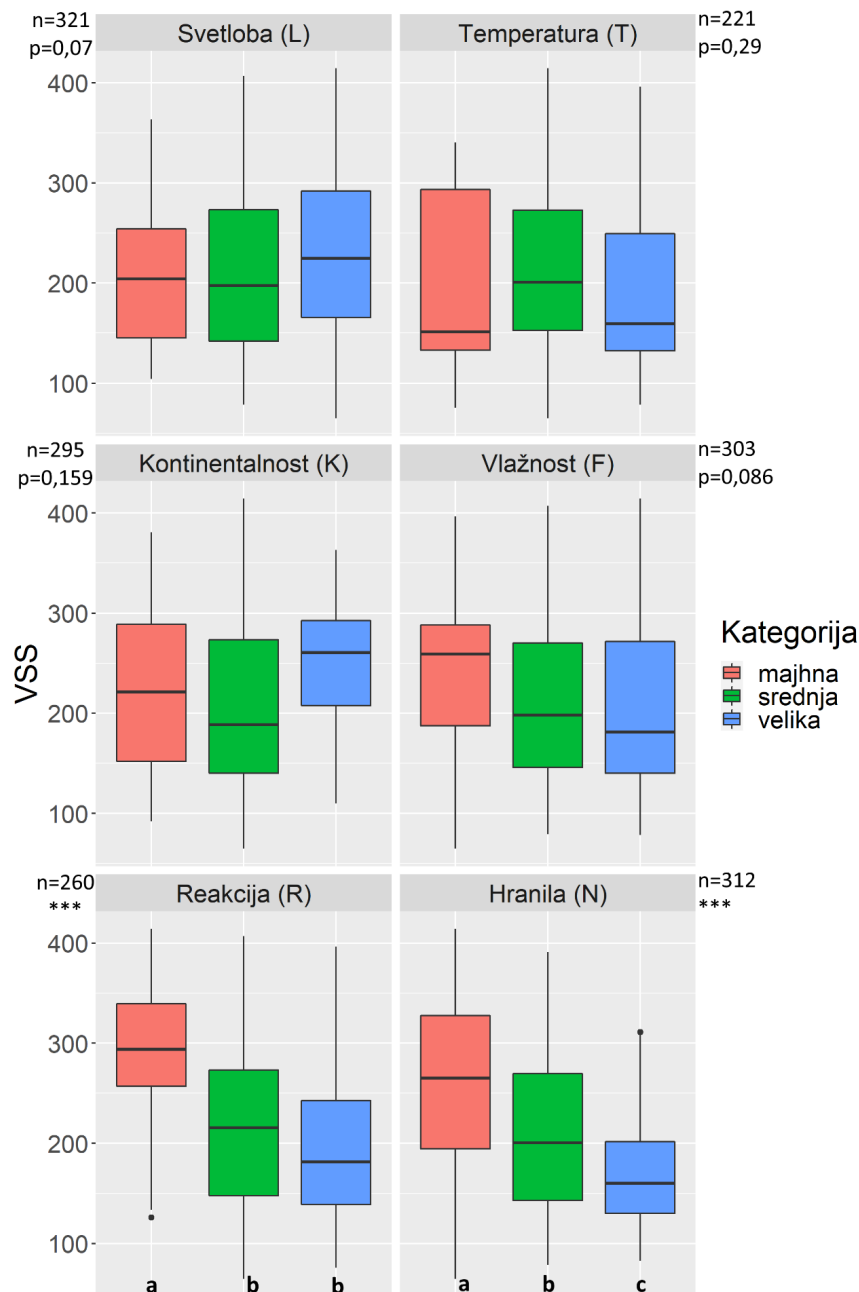
3.1.1 Specific leaf area

Za funkcionalni znak specifična listna površina (SLP) smo ugotovili statistično značilne razlike za pet ekoloških dejavnikov: svetloba, kontinentalnost podnebja, talna vlažnost, reakcija tal in hranila v tleh (slika 1). Svetloljubne vrste so imele statistično značilno manjše vrednosti SLP kot sencoždržne in vrste



Slika 1: Specifična listna površina (SLP, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) glede na posamezen ekološki dejavnik (svetloba, temperatura, kontinentalnost, vlažnost, reakcija tal, hranila). Vrednosti funkcionalnega znaka so prikazane za tri kategorije ekološkega dejavnika: majhna (rdeča barva), srednja (zelená) in velika vrednost (modra). Razlike med kategorijami so bile statistično testirane, rezultati so prikazani poleg imena dejavnika – navedena je vrednost p (verjetnost za napako prve vrste) ali stopnja statistične značilnosti (* $p < 0,05$; *** $p < 0,001$). Pri statistično značilnih razlikah je pod vsakim okvirjem z ročaji zapisana črka – skupine z isto črko se med seboj statistično ne razlikujejo pri $p = 0,05$. Okvir (pravokotnik) ponazarja kvartilni razmik, znotraj okvirja je prikazana mediana (vodoravna črta). Zgornji del ročaja ponazarja maksimum, spodnji del pa minimum. Krogi nad ročaji označujejo osamelce (ekstremne vrednosti). Pri vsakem razdelku je navedeno tudi skupno število rastlinskih vrst (n), vključenih v analize.

Fig. 1: Specific leaf area (SLP, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) in relation to individual ecological factors (light, temperature, continentality, moisture, soil reaction, nutrients). Functional trait values are shown for three categories of ecological factor: low (red), intermediate (green) and high (blue). Differences between categories were statistically tested, and the results are shown next to the name of the factor – the p value (probability for the type I error) or the degree of statistical significance is indicated (* $p < 0.05$; *** $p < 0.001$). For statistically significant differences, a letter is written under each boxplot – groups with the same letter are not statistically different from each other at $p = 0.05$. The box (rectangle) represents the interquartile range, and the median (horizontal line) is shown inside the box. The upper part of the whisker represents the maximum, and the lower part represents the minimum. Circles above whiskers indicate outliers (extreme values). For each panel, the total number of plant species (n) included in the analysis is also indicated.



Slika 2: Vsebnost suhe snovi v listih (VSS, mg g⁻¹) glede na posamezen ekološki dejavnik (svetloba, temperatura, kontinentalnost, vlažnost, reakcija tal, hranila). Vrednosti funkcionalnega znaka so prikazane za tri kategorije ekološkega dejavnika: majhna (rdeča barva), srednja (zelena) in velika vrednost (modra). Razlike med kategorijami so bile statistično testirane, rezultati so prikazani poleg imena dejavnika – navedena je vrednost p (verjetnost za napako prve vrste) ali stopnja statistične značilnosti (***) $p < 0,001$). Pri statistično značilnih razlikah je pod vsakim okvirjem z ročaji zapisana črka – skupine z isto črko se med seboj statistično ne razlikujejo pri $p = 0,05$. Okvir (pravokotnik) ponazarja kvartilni razmik, znotraj okvirja je prikazana mediana (vodoravna črta). Zgornji del ročaja ponazarja maksimum, spodnji del pa minimum. Krogi nad ročaji označujejo osamelce (ekstremne vrednosti). Pri vsakem razdelku je navedeno tudi skupno število rastlinskih vrst (n), vključenih v analize.

Fig. 2: Leaf dry matter content (VSS, mg g⁻¹) in relation to individual ecological factors (light, temperature, continentality, moisture, soil reaction, nutrients). Functional trait values are shown for three categories of ecological factor: low (colour), intermediate (green) and high (blue). Differences between categories were statistically tested, and the results are shown next to the name of the factor – the p value (probability for the type I error) or the degree of statistical significance is indicated (***) $p < 0.001$. For statistically significant differences, a letter is written under each boxplot – groups with the same letter are not statistically different from each other at $p = 0.05$. The box (rectangle) represents the interquartile range, and the median (horizontal line) is shown inside the box. The upper part of the whisker represents the maximum, and the lower part represents the minimum. Circles above whiskers indicate outliers (extreme values). For each panel, the total number of plant species (n) included in the analysis is also indicated.

s srednjimi potrebami po svetlobi. Za vrste z velikimi fitoindikacijskimi vrednostmi za kontinentalnost so bile značilne manjše vrednosti SLP. Enako velja za vrste na bolj sušnih rastiščih (majhna vrednost indeksa F). Največje razlike med tremi kategorijami smo ugotovili za reakcijo tal. V povprečju so največje vrednosti SLP izkazale vrste v kategoriji »srednja«, najmanjše pa acidofilne vrste (majhna vrednost indeksa R). Vrste, ki nakazujejo visoko reakcijo tal, so imele v povprečju večje vrednosti SLP kot acidofilne vrste, vendar nekoliko manjšo vrednost SLP kot vrste v srednji kategoriji. Ugotovili smo tudi naraščanje SLP s fitoindikacijsko vrednostjo za hranila v tleh. Vrste na s hranilih revnih rastiščih (majhna vrednost indeksa N) so imele značilno manjše vrednosti SLP kot rastline na bolj produktivnih rastiščih (slika 1).

3.1.2 Vsebnost suhe snovi v listih

3.1.2 Leaf dry matter content

Pri znaku vsebnost suhe snovi v listih (VSS) smo med tremi kategorijami fitoindikacijskih vrednosti ugotovili značilne razlike za dva ekološka dejavnika: reakcija tal in hranila v tleh (slika 2). Pri drugih ekoloških dejavnikih razlike niso bile statistično značilne. Acidofilne vrste (majhna vrednost indeksa R) imajo značilno večje vrednosti VSS. Enak trend smo zaznali tudi pri indikatorskih vrednostih za hranila, saj imajo vrste na bolj revnih rastiščih (majhna vrednost indeksa N) večje vrednosti VSS kot vrste na rastiščih z večjo razpoložljivostjo hranil (slika 2).

3.1.3 Višina rastline

3.1.3 Plant height

Razlike med kategorijami fitoindikacijskih vrednosti so bile za znak višina rastline (VIŠ) značilne v primeru naslednjih ekoloških dejavnikov: temperatura, talna vlažnost, reakcija tal in vsebnost hranil v tleh (slika 3). Hladoljubne (majhna vrednost indeksa T)

in na sušnejše razmere prilagojene rastline (majhna vrednost indeksa F) so bile v povprečju nižje kot vrste toplejših (velika vrednost indeksa T) in bolj vlažnih rastišč (velika vrednost indeksa F). Srednja kategorija pri reakciji tal je imela značilno večje vrednosti znaka VIŠ kot kategorija 'majhna' (acidofilni elementi). Ugotovili smo značilno povečevanje višine rastlin vzdolž gradienta vsebnosti hranil v tleh, tako da so nakazovalke produktivnejših rastišč (velika vrednost indeksa N) bile višje kot rastline, ki uspevajo v razmerah z manj hranili oz. vsebnostjo dušika v tleh (slika 3).

3.1.4 Masa semena

3.1.4 Seed mass

Masa semena (MAS) se je značilno razlikovala pri naslednjih ekoloških dejavnikih: temperatura, kontinentalnost, reakcija tal in hranila v tleh (slika 4). Za vse štiri dejavnike je značilno, da se je masa semena (MAS) povečevala vzdolž njihovega gradienta. Tako lahko zaključimo, da so imele termofilne vrste (velika vrednost indeksa T), rastline bolje prilagojene na kontinentalno podnebje (velika vrednost indeksa K) ter rastlinske vrste na rastiščih z višjim pH tal (velika vrednost indeksa R) in večjo vsebnostjo hranil v tleh (velika vrednost indeksa N), večje vrednosti znaka MAS kot hladoljubne (majhna vrednost indeksa T), oceanske (majhna vrednost indeksa K), acidofilne (majhna vrednost indeksa R) in oligotrofne vrste (majhna vrednost indeksa N) (slika 4).

3.2 Razporeditev vrst v dvodimenzionalnem PCA-prostoru

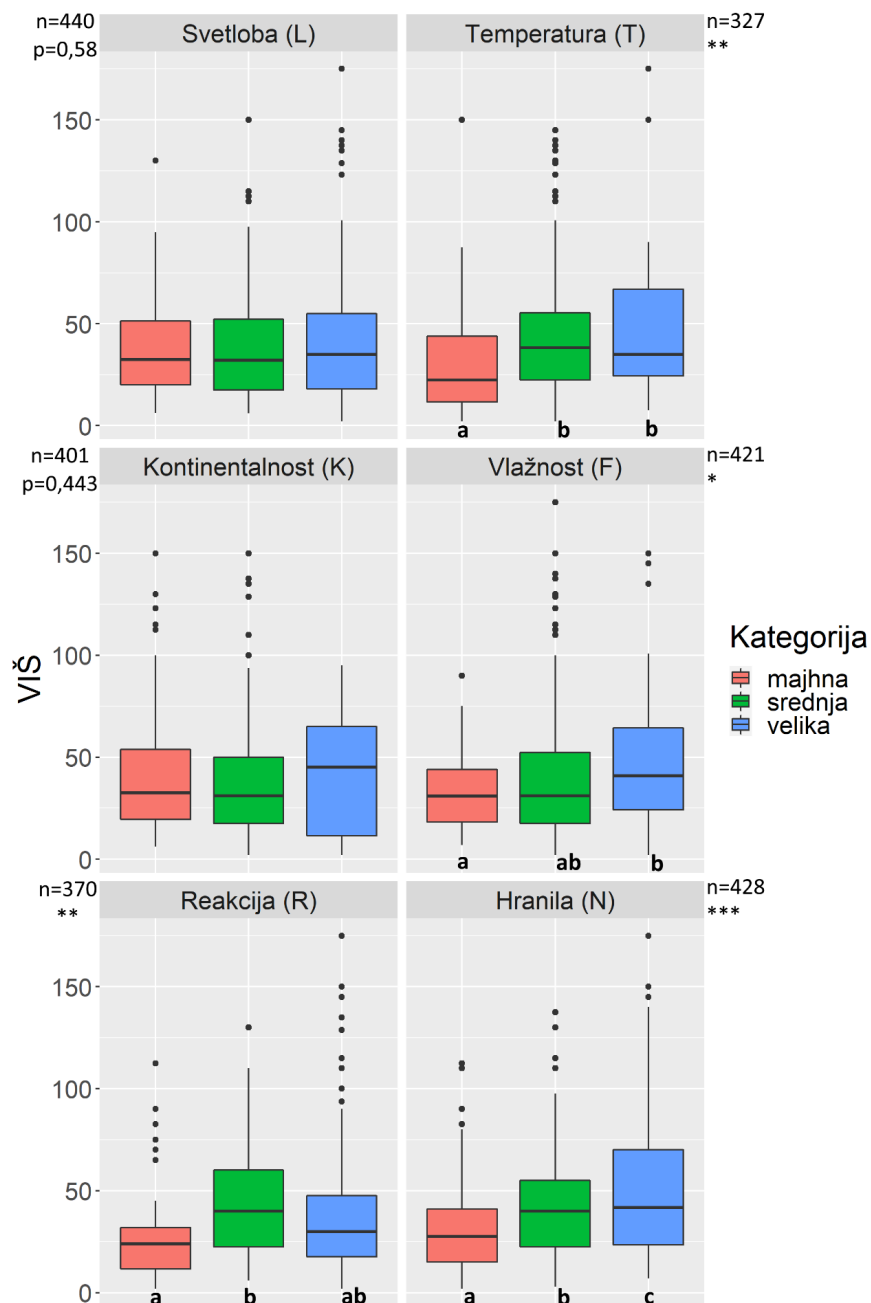
3.2 Distribution of species in the two-dimensional PCA space

Ločeno po posameznih ekoloških dejavnikih (L, T, K, F, R, N) smo napravili ordinacijo PCA in izračunali prispevek posameznih spremenljivk (funkcionalnih znakov) k pojasnjevanju variabilnosti (preglednica 3).

Preglednica 3: Relativni prispevek (%) posameznih funkcionalnih znakov k pojasnjevanju variabilnosti v dvodimenzionalnem PCA-prostoru. Rezultati so prikazani ločeno za vsak ekološki dejavnik. n – št. vrst vključenih v PCA-analizo. SLP – specifična listna površina, VSS – vsebnost suhe snovi v listih, VIŠ – višina rastline, MAS – masa semena.

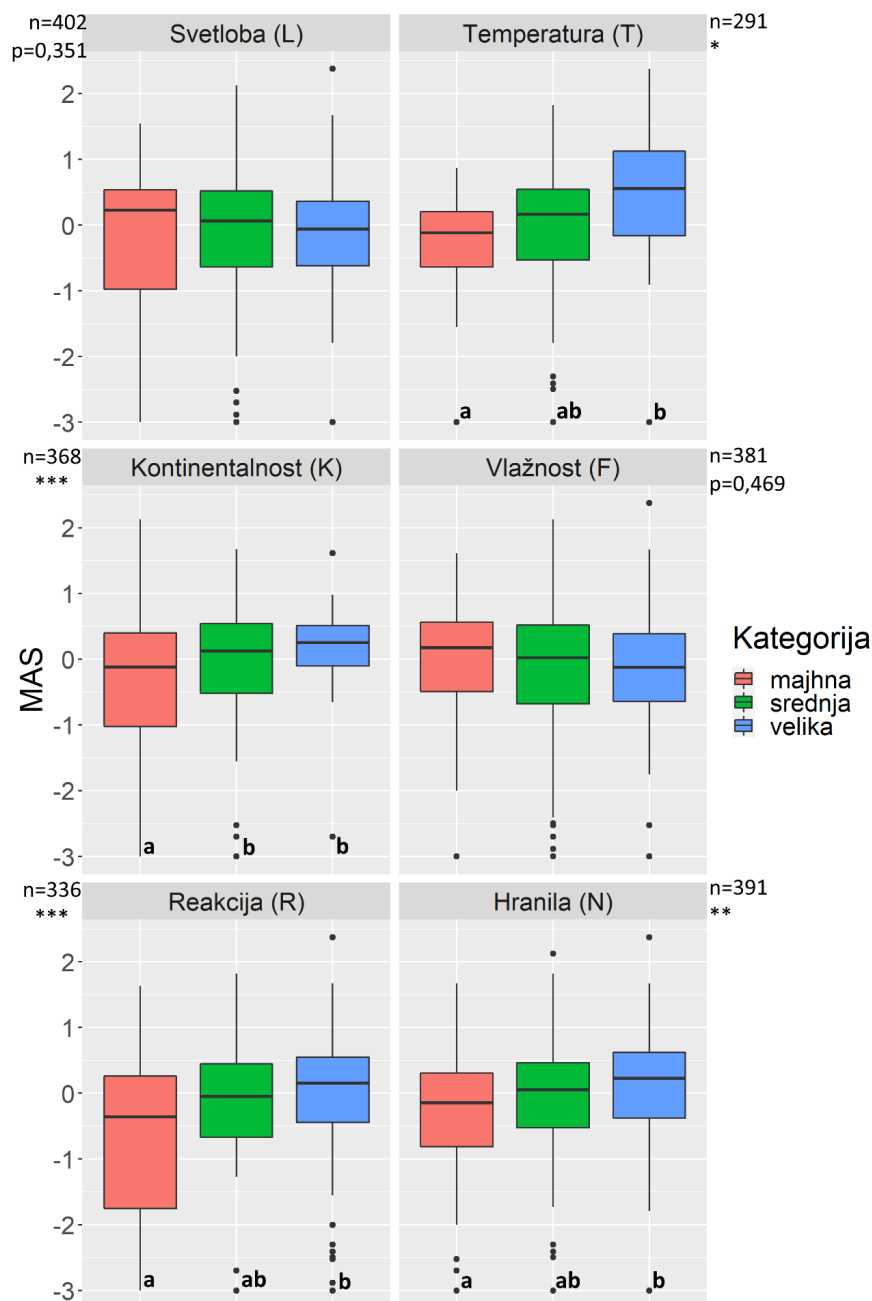
Znak	Svetloba (n = 300)	Temperatura (n = 205)	Kontinentalnost (n = 275)	Vlažnost (n = 282)	Reakcija (n = 243)	Hranila (n = 292)
SLP	25,1	24,8	24,8	24,2	25,4	24,9
VSS	26,9	26,6	27,2	26,9	26,5	26,8
VIŠ	36,0	34,2	36,2	35,5	36,5	36,7
MAS	12,0	14,5	11,8	13,4	11,5	11,5
Skupaj	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Table 3: Relative contribution (%) of individual functional traits to the explanation of variability in the two-dimensional PCA space. Results are shown separately for each ecological factor. n – number of species included in the PCA analysis. SLP – specific leaf area, VSS – leaf dry matter content, VIŠ – plant height, MAS – seed mass.



Slika 3: Višina rastline (VIŠ, cm) glede na posamezen ekološki dejavnik (svetloba, temperatura, kontinentalnost, vlažnost, reakcija tal, hranila). Vrednosti funkcionalnega znaka so prikazane za tri kategorije ekološkega dejavnika: majhna (rdeča barva), srednja (zelena) in velika vrednost (modra). Razlike med kategorijami so bile statistično testirane, rezultati so prikazani poleg imena dejavnika – navedena je vrednost p (verjetnost za napako prve vrste) ali stopnja statistične značilnosti (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Pri statistično značilnih razlikah je pod vsakim okvirjem z ročaji zapisana črka – skupine z isto črko se med seboj statistično ne razlikujejo pri $p = 0,05$. Okvir (pravokotnik) ponazarja kvartilni razmik, znotraj okvirja je prikazana mediana (vodoravna črta). Zgornji del ročaja ponazarja maksimum, spodnji del pa minimum. Krogi nad ročaji označujejo osamelce (ekstremne vrednosti). Pri vsakem razdelku je navedeno tudi skupno število rastlinskih vrst (n), vključenih v analize.

Fig. 3: Plant height (VIŠ, cm) in relation to individual ecological factors (light, temperature, continentality, moisture, soil reaction, nutrients). Functional trait values are shown for three categories of ecological factor: low (red), intermediate (green) and high (blue). Differences between categories were statistically tested, and the results are shown next to the name of the factor – the p value (probability for the type I error) or the degree of statistical significance is indicated (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). For statistically significant differences, a letter is written under each boxplot – groups with the same letter are not statistically different from each other at $p = 0,05$. The box (rectangle) represents the interquartile range, and the median (horizontal line) is shown inside the box. The upper part of the whisker represents the maximum, and the lower part represents the minimum. Circles above whiskers indicate outliers (extreme values). For each panel, the total number of plant species (n) included in the analysis is also indicated.



Slika 4: Masa semena oz. spore (MAS, v logaritemski skali - $\log(\text{mg})$) glede na posamezen ekološki dejavnik (svetloba, temperatura, kontinentalnost, vlažnost, reakcija tal, hranila). Vrednosti funkcionalnega znaka so prikazane za tri kategorije ekološkega dejavnika: majhna (rdeča barva), srednja (zelená) in velika vrednost (modra). Razlike med kategorijami so bile statistično testirane, rezultati so prikazani poleg imena dejavnika – navedena je vrednost p (verjetnost za napako prve vrste) ali stopnja statistične značilnosti (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Pri statistično značilnih razlikah je pod vsakim okvirjem z ročaji zapisana črka – skupine z isto črko se med seboj statistično ne razlikujejo pri $p = 0,05$. Okvir (pravokotnik) ponazarja kvartilni razmik, znotraj okvirja je prikazana mediana (vodoravna črta). Zgornji del ročaja ponazarja maksimum, spodnji del pa minimum. Krogci nad ročaji označujejo osamelce (ekstremne vrednosti). Pri vsakem razdelku je navedeno tudi skupno število rastlinskih vrst (n), vključenih v analize.

Fig. 4: Seed/spore mass (MAS, in logarithmic scale - $\log(\text{mg})$) in relation to individual ecological factors (light, temperature, continentality, moisture, soil reaction, nutrients). Functional trait values are shown for three categories of ecological factor: low (red), intermediate (green) and high (blue). Differences between categories were statistically tested, and the results are shown next to the name of the factor – the p value (probability for the type I error) or the degree of statistical significance is indicated (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). For statistically significant differences, a letter is written under each boxplot – groups with the same letter are not statistically different from each other at $p = 0,05$. The box (rectangle) represents the interquartile range, and the median (horizontal line) is shown inside the box. The upper part of the whisker represents the maximum, and the lower part represents the minimum. Circles above whiskers indicate outliers (extreme values). For each panel, the total number of plant species (n) included in the analysis is also indicated.

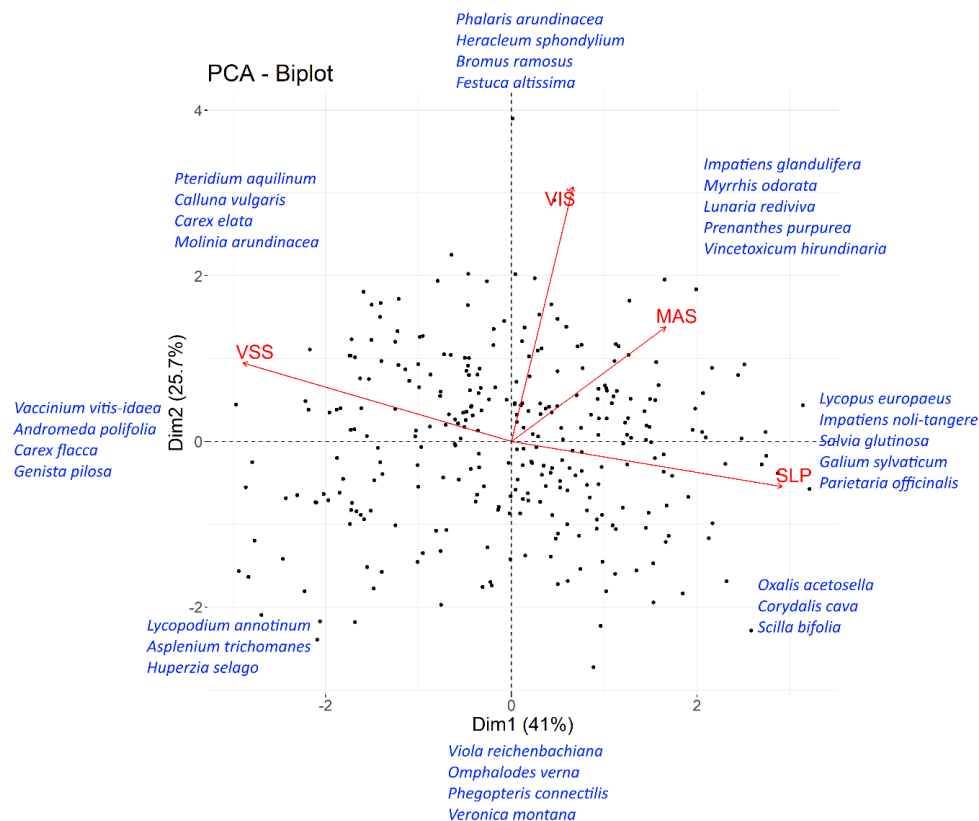
V glavno analizo PCA je bilo vključenih 307 rastlinskih vrst, za katere smo imeli popolne podatke za vse štiri funkcionalne znake. Vrste so se precej razpršile v ordinacijskem prostoru (slika 5). Prva PCA-os (lastna vrednost: 1,63) je pojasnila 41,0 % variabilnosti in nakazuje spekter listne ekonomike. Vrste so razporejene vzdolž gradienta, ki na eni strani nakazuje bolj konservativne strategije (pri negativnih vrednostih PC1 se kaže z večjimi vrednostmi VSS) do bolj pridobitvene strategije na

Preglednica 4: Lastne vrednosti prvih dveh PCA-osi (PC1 in PC2) ter prispevek (%) posameznih funkcionalnih znakov k pojasnjevanju variabilnosti v dvodimenzionalnem PCA-prostoru. SLP – specifična listna površina, VSS – vsebnost suhe snovi v listih, VIŠ – višina rastline, MAS – masa semena.

	PC1	PC2	Skupni prispevek
Lastna vrednost	1,63	1,02	%
SLP	43,00	0,84	26,74
VSS	42,93	4,39	28,07
VIŠ	0,65	83,28	32,51
MAS	13,42	11,48	12,67

drugi strani (pri pozitivnih vrednostih PC1 se kaže z večjimi vrednostmi SLP). Druga PCA-os (lastna vrednost: 1,02) je pojasnila 25,7 % variabilnosti in nakazuje spekter velikosti rastlinskih delov, predvsem višino rastline, v manjši meri pa tudi maso semena. Vrste, ki so razporejene pri večjih vrednostih druge PCA-osi, so v povprečju višje, rastline v spodnjem delu ordinacijskega diagrama pa so praviloma nižje. Prvi dve PCA-osi skupaj pojasnita dve tretjini celotne variabilnosti (slika 5).

Table 4: Eigenvalues of the first two PCA axes (PC1 and PC2) and the contribution (%) of individual functional traits to the explanation of variability in the two-dimensional PCA space. SLP – specific leaf area, VSS – leaf dry matter content, VIŠ – plant height, MAS – seed mass.



Slika 5: PCA-diagram, kjer črne pike ponazarjajo posamezne rastlinske vrste ($n = 307$), rdeče puščice pa štiri funkcionalne znake: SLP – specifična listna površina, VSS – vsebnost suhe snovi v listih, VIŠ – višina rastline, MAS – masa semena. Prva PCA-os (Dim1) pojasni 41 % celotne variabilnosti, druga os (Dim2) pa 25,7 %. Dodani so tudi primeri reprezentativnih rastlinskih vrst (latinska imena v modrem).

Fig. 5: PCA diagram, in which the black dots represent individual plant species ($n = 307$), and the red arrows represent the four functional traits: SLP – specific leaf area, VSS – leaf dry matter content, VIŠ – plant height, MAS – seed mass. The first PCA axis (Dim1) explains 41% of the total variability and the second axis (Dim2) 25.7%. Examples of representative plant species (Latin names in blue) are also added.

Znak višina rastline (VIŠ) je pojasnil največji delež variabilnosti (32,51 %) v razvrstitvi rastlin v dvodimenzionalnem PCA-prostoru (preglednica 4). Sledila sta mu vsebnost suhe snovi v listih (VSS; 28,07 %) in specifična listna površina (SLP; 26,74 %). Funkcionalni znak masa semen oz. spor (MAS) je imel bistveno manjši prispevek (12,67 %) v primerjavi z ostalimi tremi znaki. Na podlagi te analize smo izračunali tudi relativno pomembnost obeh osrednjih konceptov naše raziskave. Ugotovili smo, da funkcionalna znaka, ki nakazujeta listno ekonomiko (SLP in VSS), pojasnita večji delež variabilnosti ($SLP + VSS = 26,74 \% + 28,07 \% = 54,81 \%$) kot znaka, ki se nanašata na dimenzije rastlinskih delov ($VIŠ + MAS = 32,51 \% + 12,67 \% = 45,18 \%$) (preglednica 4).

4 RAZPRAVA IN ZAKLJUČKI

4 DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Namen tega prispevka je bil dvojen. Najprej smo želeli poudariti pomen funkcionalne ekologije rastlin pri pojasnjevanju mehanizmov sobivanja rastlinskih vrst in različnih procesov, prek katerih se vrste združujejo v rastlinske združbe. Funkcionalne lastnosti rastlin pripomorejo k razumevanju globalne, regionalne in lokalne razširjenosti rastlinskih vrst (Cubino in sod., 2021). Obenem smo poudarili vlogo zeliščnih vrst v gozdnih ekosistemih kot dobrih kazalcev rastiščnih razmer in sprememb v ekoloških dejavnikih. V drugem delu članka pa smo na primeru rastlinskih vrst gozdnih rastiščnih tipov Slovenije prikazali povezave med ekološkimi zahtevami vrst in njihovimi funkcionalnimi znaki, ki so povezani s ključnimi funkcijami rastlin (prisivjanje virov, kompeticijska sposobnost, razširjanje v prostoru). Preverili smo, v kolikšni meri se dva globalna spektra lastnosti rastlin (npr. Díaz in sod., 2016), ki ponazarjata kompromise med ekonomiko virov (ang. leaf economics spectrum) in velikostjo rastlin oz. njihovih organov (ang. plant size spectrum), kažeta tudi pri gozdnih rastlinah v Sloveniji.

Funkcionalni pristopi v vegetacijskih ekologiji vse bolj pridobivajo pomen. Analize rastlinskih združb na podlagi funkcionalnih znakov namreč omogočajo odkrivanje zakonitosti, ki jih s klasičnimi taksonomskimi in sintaksonomskimi pristopi ni možno prepoznati. Poleg tega so ti pristopi postali ključni za preverjanje različnih ekoloških hipotez, ki pripomorejo k interpretaciji pestrosti rastlinskega sveta (Moles, 2018). Funkcionalni znaki nam pomagajo interpretirati mehanizme odzivov rastlin na abiotično okolje, njihovo razširjenost ter interakcije z drugimi vrstami. Takšni pristopi zagotavljajo konceptualni okvir za povezovanje fiziologije in morfologije taksonov v smislu tolerance na okolje in

vire, kot tudi njihov prispevek k delovanju celotnega ekosistema (Reich, 2014). Vse močnejše je tudi spoznanje, da funkcionalna analiza pomembno pripomore k razumevanju odzivov vrst in združb na globalne okoljske spremembe in z njimi povezanimi negativnimi posledicami za biotsko raznovrstnost gozdov (upadanje pestrosti rastlinskih združb, izumiranje vrst).

Ugotovili smo, da se rastlinske vrste, ki smo jih analizirali na podlagi floristične sestave gozdnih rastiščnih tipov Slovenije, razlikujejo v temeljnih funkcionalnih znakih v povezavi s pomembnejšimi ekološkimi dejavniki. Vrste različnih rastišč imajo različne zahteve po ekoloških dejavnikih in posledično tudi različne funkcionalne znake. Tako lahko predpostavljamo, da imajo rastlinske vrste, ki se pojavljajo skupaj v podobnih ekoloških razmerah, tudi podobne funkcionalne lastnosti. Tako funkcionalni znaki rastlin neposredno odsevajo lastnosti gozdnega rastišča, čeprav je nabor različnih življenjskih oz. ekoloških strategij znotraj ene združbe navadno razmeroma širok. V študiji smo preverili dva izbrana koncepta: spekter listne ekonomike in spekter velikosti rastlin. Prvi koncept vključuje fiziološke (npr. fotosinteza), ekološke (npr. prilagoditve na lokalne rastiščne razmere) in evolucijske informacije (npr. naravni izbor) ter je opredeljen z dvema znakoma, in sicer specifično listno površino (SLA) ter vsebnostjo suhe snovi v listih (VSS). Za SLA smo ugotovili, da je v povezavi z večino ekoloških dejavnikov, predvsem s svetlobnimi razmerami in razpoložljivostjo hranil v tleh. VSS pa velja kot boljši kazalnik produktivnosti rastišča (Reich, 2014). Ekonomika se v tem kontekstu nanaša na gospodarnost izrabe virov. Na enem delu spektra so vrste, ki lahko znatno in hitro povečajo biomaso, če imajo na voljo dovolj virov (npr. vlaga in hranila v tleh). Energijo in snov vlagajo izključno v povečevanje biomase in produkcijski potencial. Na nasprotnem delu spektra pa najdemo vrste, ki tudi z obilnimi viri le malo povečajo biomaso, a so hkrati bistveno sposobnejše za preživetje v stresnih razmerah, ko virov primanjkuje (Tilman, 1997).

V raziskavi smo potrdili povezave med funkcionalnimi znaki in ekološkimi razmerami, ki so bile v prejšnjih študijah opisane za različne oblike vegetacije na različnih prostorskih ravneh (lokalna, regionalna, globalna raven). Gozdne rastlinske vrste v Sloveniji se razlikujejo predvsem v treh znakih: višina rastline, vsebnost suhe snovi v listih in specifična listna površina. Pri pojasnjevanju pestrosti življenjskih strategij gozdnih rastlin ima nekoliko pomembnejšo vlogo spekter listne ekonomike, ki opisuje, na kakšen način vrste prisvajajo vire. Vrste se torej razlikujejo predvsem glede na kompromis glede lastnosti, ki omogočajo hitro pridobiva-

nje hranil in hitro rast (velika SLP) v primerjavi z la-
stnostmi, ki spodbujajo ohranjanje virov, počasno rast
in konkurenčno sposobnost v zaostrenih življenjskih
razmerah (velika VSS).

Razponi vrednosti specifične listne površine (SLP)
vzdolž ekoloških gradientov v naši raziskavi so v veliki
meri primerljivi s tistimi, ki so jih za rastlinske vrste
različnih vegetacijskih tipov v severni Italiji ugotovili
Dalle Fratte in sod. (2019). Ta funkcionalni znak, ki po-
zitivno korelira z vsebnostjo dušika v listih, intenziv-
nostjo fotosinteze ter življenjsko dobo listov (vedno-
zeleni listi imajo majhno SLP), v naši raziskavi ni bil v
značilni povezavi samo s temperaturnim gradientom,
pri vseh drugih ekoloških dejavnikih pa smo zaznali
statistično značilne povezave. Ugotovili smo, da imajo
bolj sencozdržne vrste v povprečju večje vrednosti SLP
kot svetloljubnejše. Na majhno razpoložljivost svetlo-
be se rastline odzovejo s povečanimi vrednostmi SLP
(Wilson in sod., 1999; Hodgson in sod., 2011; Joner in
sod., 2012; Chelli in sod., 2019). Manjša transpiracija,
tanjši listi in kratkoživost listov so bile prepoznane
kot prilagoditve rastlin v senčnih razmerah (Givnish
in sod., 2004). Zeliščno plast v bukovih, belogabrovih
in gozdovih plemenitih listavcev (na aceretalnih rastiš-
čih) na karbonatnih podlagah z zadostno preskrblje-
nostjo s hranili in vlago, a hkrati s pogosto skromnimi
svetlobnimi razmerami v pritalnih plasteh, praviloma
sestavljajo zelnate rastline z razmeroma velikimi vre-
dnostmi SLP (Cubino in sod., 2021). V skladu s prejšnji-
mi raziskavami (Wright in sod., 2004; Rosbakh in sod.,
2015; Shipley in sod., 2017) smo potrdili, da imajo bolj
kontinentalne vrste konservativnejši način izrabe virov
in počasnejšo rast, saj večja kontinentalnost podnebja
(večja dnevna in sezonska nihanja v temperaturah in
padavinah) pomeni tudi bolj stresne razmere (Dalle
Fratte in sod., 2019). Rastlinske vrste sušnejših goz-
dnih rastišč imajo manjše vrednosti SLP, največje vre-
dnosti smo ugotovili pri vrstah na mezofilnih rastiščih
s srednjo preskrbljenostjo z vodo. Ta vzorec potrjuje
izsledke dosedanjih študij (npr. Reich, 2014; Fraser in
sod., 2016; Herben in sod., 2018; Campetella in sod.,
2019). Največje vrednosti SLP smo ugotovili za vrste,
ki rastejo na tleh s srednjo reakcijo tal (rahlo kislila tla
glede pH). Za rastline na obeh skrajnih straneh gradi-
enta reakcije tal (acidofilni in bazofilni floristični ele-
menti) je namreč značilno, da imajo bolj konzervativno
strategijo (Garnier in sod., 2015), ki se kaže v manjših
vrednostih SLP. Konservativna strategija je značilna
tudi pri stres-tolerantnih vrstah na slabše produktiv-
nih rastiščih z manjšimi indikatorskimi vrednostmi za
dušik. Nasprotno pa izkazujejo kompetitorji in rude-
ralne vrste na rastiščih z večjo razpoložljivostjo hranil

praviloma večje vrednosti SLP (Wilson in sod., 1999;
Fraser in sod., 2016; Vojtko in sod., 2017).

Znak vsebnost suhe snovi v listih (VSS) se je značil-
no razlikoval med kategorijami fitoinidkacijskih vre-
dnosti pri dveh ekoloških dejavnikih, in sicer pri reak-
ciji tal in hranilih oz. dušiku v tleh. Za gozdne rastlinske
vrste, zajete v naši raziskavi, smo ugotovili statistično
značilno negativno korelacijo (koeficient korelacije:
-0,54; $p < 0,001$) med VSS in SLP. To potrjuje vzorce teh
dveh funkcionalnih znakov na večjih prostorskih meri-
lih (npr. Wilson in sod., 1999; Hodgson in sod., 2011).
Za vegetacijo gozdov na bolj skrajnih rastiščih so to-
rej značilne vrste zeliščne plasti s počasnejšo rastjo in
večjo VSS, kar jim omogoča preživetje v stresnih raz-
merah, kot sta nizek pH tal in manjša vsebnost hranil
v tleh (Westoby in sod., 2002; Simpson in sod., 2016).
Za gozdne tipe v Sloveniji ugotavljamo, da sta reakcija
(pH) tal in hranila v tleh pozitivno povezana, kar v gro-
bem potrjujejo tudi naše analize (korelacijski koefici-
ent med R in N: 0,21), a obstajajo tudi nekatere izjeme.
Hkrati pa so naravna gozdna rastišča z ekstremnejšimi
vrednostmi pH pogosto tudi bolj presvetljena (manj-
še zastiranje drevesne plasti), kar je ugodno za vrste z
manjšimi vrednostmi VSS (Cubino in sod., 2021). Ve-
lika vrednost VSS kaže, da listi vsebujejo več opornih
tkiv (npr. sklerenhimov), ki služijo odpornosti listov
pred objedanjem herbivorov, sušo ali fizičnimi poškod-
bami in imajo zato daljšo življenjsko dobo (Cornelissen
in sod., 2003). Te rastlinske vrste imajo počasnejši me-
tabolizem in so prilagojene na pomanjkanje določenih
virov.

Pri višini rastlin (VIŠ) je treba poudariti, da so bili
v analize vključeni samo zelnate rastline in pritlikavi
grmički, ne pa tudi grmovnice in drevesa. Znak VIŠ je
bil v značilni povezavi s temperaturnimi in talnimi raz-
merami (F, R in N). Gozdne rastline toplejših rastišč so
v povprečju višje kot rastline na hladnejših rastiščih,
kar potrjuje vzorce vzdolž gradienta geografske širine
na globalni ravni (Moles in sod., 2009). Kermavnar in
Kutnar (2020) sta za različne gozdne združbe Slove-
nije ugotovila značilno zmanjševanje povprečne višine
pritalne vegetacije z naraščajočo nadmorsko višino, ki
močno korelira s povprečno letno temperaturo zraka.
Za italijanske gozdove so Chelli in sod. (2019) pokazali
povečevanje višine vrst v pritalni vegetaciji vzdolž gra-
dienta maksimalne temperature najtoplejšega mese-
ca. Do podobnih ugotovitev so prišli tudi raziskovalci
gozdov zmernege dela ZDA (Rolhauser in sod., 2021).
Vrste vlažnejših in produktivnejših rastišč (bogatejših
s hranili in dušikom) prav tako dosejajo večje višine,
saj je v takšni razmerah pomembna tekmovalna spo-
sobnost za svetlobo (Moles in sod., 2009). Višji osebki

rastlin so v takšnih situacijah v prednosti. Na sušnejših rastiščih so ugotovili večjo pestrost vrst glede njihovih višine kot na bolj vlažnih rastiščih (Moles in sod., 2009; Kermavnar in Kutnar, 2020). Eden izmed pogostih vzorcev, potrjen v številnih vegetacijskih raziskavah (npr. Tardella in sod., 2016; Vojtkó in sod., 2017; Herben in sod., 2018; Dalle Fratte in sod., 2019) je močna pozitivna povezava med VIŠ in vsebnostjo hranil oz. dušika v tleh. To smo potrdili tudi v naši raziskavi. Povezava med VIŠ in reakcijo tal pa je v splošnem manj očitna in tudi odvisna od tipa vegetacije. Vzdolž gradienta reakcije tal smo sicer prepoznali v povprečju največje vrednosti za VIŠ pri rastlinah na srednje kislih gozdnih rastiščih (R indeksi med 4 in 6), za acidofilne elemente pa so značilne manjše višine.

V primeri s prejšnjimi tremi funkcionalnimi znaki je imel znak masa semena oz. spore (MAS) precej manjši prispevek pri pojasnjevanju razlik med gozdnimi rastlinami v smislu funkcionalnih lastnosti. Rastlinske vrste toplejših rastišč (npr. gozdne združbe v submediteranskem delu Slovenije, nižinski gozdovi) imajo v povprečju težja (večja) semena kot na primer hladoljubne vrste na večjih nadmorskih višinah (Kermavnar in Kutnar, 2020). Podobni vzorci se kažejo tudi za druge gozdne tipe po Evropi (Cubino in sod., 2021) in tudi na globalni ravni, saj velikost in masa semena praviloma upadata od ekvatorja proti obema poloma (Moles in sod., 2007). Vrste, prilagojene na bolj kontinentalno podnebje, imajo v povprečju težja semena, kar smo potrdili tudi v naši raziskavi. Za gozdove na rastiščih z večjimi temperaturnimi oscilacijami so Chelli in sod. (2019) ugotovili večjo zastopanost vrst s težjimi semeni. Masa semen oz. spor je bila značilno večja pri bolj bazifilnih vrstah z večjimi R fitoindikacijskimi vrednostmi. Podobno povezavo so ugotovili tudi na primeru enoletnih njivskih rastlin (Bartelheimer in Poschold, 2016). Prav tako je v naši raziskavi znak MAS naraščal z večanjem N fitoindikacijskih vrednosti, kar so ugotovili tudi Herben in sod. (2018). Slednje potrjuje tezo, da so rastlinske vrste z manjšimi in lažjimi semeni manj uspešne na bolj produktivnih rastiščih (Bartelheimer in Poschold, 2016). Pri interpretaciji sprememb znaka MAS vzdolž ekoloških gradientov moramo za uporabljeni podatkovni set upoštevati tudi znaten delež praprotnic (skupno 32 različnih vrst). Za to skupino rastlin smo predpostavili, da imajo najmanjšo maso razširjevalnih enot (spore) v celotnem naboru vrst. Med praprotnicami so v gozdovih Slovenije pogoste predvsem tipične gozdne praproti (npr. vrste iz rodov *Dryopteris*, *Polystichum*, *Athyrium*), ki najpogosteje uspevajo v zastrtih gozdnih sestojih s humidno klimo. Hkrati pa v takšnih razmerah sobivajo z gozdni-

mi specialisti (semenkami), sencoadržnimi zelnatimi rastlinami z razmeroma večjimi in težjimi semeni ter posledično slabšo sposobnostjo razširjanja v prostoru. Torej je na takšnih rastiščih razpon za MAS velik, kar lahko zabriše določene povezave med tem znakom in ekološkimi dejavniki. To je lahko tudi vzrok za to, da je bil prispevek MAS k pojasnjevanju variabilnosti v multidimenzionalnem prostoru (PCA ordinacija) precej manjši kot pri drugih obravnavanih funkcionalnih znakih.

Vsi štirje funkcionalni znaki rastlin (SLP, VSS, VIŠ, MAS) so eni izmed najbolj raziskanih in pogosto uporabljenih v vegetacijskih raziskavah. Dobro nakazujejo ključne funkcije rastlin, ki vplivajo na rast, razvoj in razmnoževanje vrst, hkrati pa je spreminjanje vrednosti teh znakov ekološko pomenljivo. Slaba tretjina variabilnosti v multidimenzionalnem PCA-prostoru, opredeljenem s štirimi funkcionalnimi znaki rastlin, je bila pojasnjena z znakom VIŠ. Ta znak je možno razmeroma enostavno pridobiti z meritvami ali celo oceniti pri fitocenoloških popisih vegetacije. Drugi znaki zahtevajo podrobnejše vzorčenje in meritve v laboratoriju. Kljub temu smo na primeru gozdnih rastlin v širokem naboru rastiščnih tipov pokazali, da lahko že iz ekoloških oz. rastiščnih razmer sklepamo na funkcionalne lastnosti rastlinskih vrst na določenem rastišču. Pomembne razlike med vrstami smo ugotovili tudi glede njihovega načina prisvajanja virov. Znaka VSS in SLP sta skupaj pojasnila več kot polovico variabilnosti v multidimenzionalnem prostoru. Zaključimo lahko, da so vse v tej raziskavi potrjene povezave med funkcionalnimi znaki in fitoindikacijskimi vrednostmi rastlin skladne z drugimi ugotovitvami v različnih prostorskih merilih in jih je mogoče smiselno interpretirati. Vendar kljub temu na funkcionalno sestavo pritalne vegetacije gozdov vplivajo tudi številni mikrorastiščni dejavniki in posledično se lahko ti vzorci na lokalni ravni spreminjajo. Razumevanje predstavljenih rezultatov bo lahko dodatno pripomoglo k napovedovanju sprememb funkcionalne strukture gozdnih rastlinskih združb zaradi različnih regionalnih in globalnih spremembe okolja, kot so npr. podnebne spremembe (npr. segrevanje ozračja, poletne suše), povečevanje pogostosti in jakosti naravnih in antropogenih motenj v gozdovih ter evtrofikacije rastišč zaradi nalaganja dušikovih spojin (dušikovi oksidi in amonijak) iz zraka (Dalle Fratte in sod., 2019; Maes in sod., 2020).

V raziskavi smo za funkcionalne znake uporabili podatke za vrste iz prosto dostopnih baz, kar lahko vpliva na rezultate analiz. Vendar smo v splošnem potrdili pričakovanja glede spektra listne ekonomike in spektra velikost rastlin, zato lahko ocenimo, da so po-

datki razmeroma zanesljivi. Pri tem želimo opozoriti predvsem na pomanjkanje podatkov v srednjeevropskih bazah za nekatere rastlinske vrste, ki so razširjene v južni in jugovzhodni Evropi, niso pa pogoste ali pa jih sploh ni v srednji Evropi (npr. ilirske ali dinarske vrste). V nekaterih gozdnih rastiščnih tipih Slovenije so te vrste ključni edifikatorji (gradniki) gozdnih združb. V prihodnje bi bilo zato smiselno opraviti terenske meritve funkcionalnih znakov za te rastlinske vrste, kar bi pripomoglo tudi k izboljšanju analiz na večjem prostorskem merilu. Obenem smo v tej raziskavi zajeli samo določen del znakov, nismo pa upoštevali še morebitne druge relevantne znake rastlin (npr. lastnosti podzemnih organov, sposobnost vegetativnega razmnoževanja), ki lahko prav tako pomembno pojasnjujejo vzorce pojavljanja posameznih vrst in združb. Dodatno bi bilo smiselno podatke analizirati in rezultate interpretirati na ravni gozdnih združb, saj smo v pričujočem članku uporabili raven rastlinske vrste. To bi lahko privedlo tudi do večje vrednosti rezultatov in omogočilo primerjave združb s primerljivimi rastiščnimi razmerami (npr. nadmorska višina, padavine, temperature), ki pa se lahko lokalno pomembno razlikujejo (npr. topografska situacija), ter kako se tovrstne razlike kažejo v funkcionalnih znakih rastlin. Aspekte funkcionalne ekologije rastlin bi bilo smiselno vključiti tudi v shemo gozdne fitocenologije (Zanzottera in sod., 2021), ki bi pri klasifikaciji združb poleg floristične in ekološke primerjave sintaksonov upoštevala tudi funkcionalne lastnosti rastlin, s poudarkom na npr. diagnostičnih vrstah. Implementacija tovrstnih analiz bi lahko pripomogla k nadgradnji in poglobljenemu razumevanju tipologije gozdnih rastiščnih tipov Slovenije (Kutnar in sod., 2012).

5 POVZETEK

5 SUMMARY

Plant functional ecology forms an essential framework for improved understanding of species occurrences along environmental gradients. However, functional approaches are relatively rarely used in the study of forest vegetation in Slovenia. Due to inadequate and inconsistent terminology in this research area, the description of certain concepts is difficult. In this paper, our goal was to show the advantages of functional aspects and to encourage the utilization of functional plant traits in general.

The two main concepts were the leaf economics spectrum and the plant size spectrum. The first gradient runs from species with a more acquisitive strategy (fast resource utilization and growth rate) to plants with a more conservative strategy (slow resource uti-

lization and growth rate). At the acquisitive end of the spectrum, species normally exhibit high specific leaf area (SLP) values, whereas at the other end, species are characterized by higher leaf dry matter content (VSS). The second gradient is related to the size of the whole plant (its height, VIŠ) and the mass (MAS) of its dispersal units (seeds and spores, respectively). These are widely used plant traits and are tightly related to the ecological strategies of vascular plant species. We tested 1) the extent to which plant species in the herb layer across Slovenian forest types differ in these key functional traits and 2) the relationships between the ecological niches of the species (estimated by phytoindication) and selected functional traits.

A representative dataset of 465 herbaceous plant species present in the herb layer of various forest types in Slovenia was compiled based on the recent work published by Bončina et al. (2021). For each species, the phytoindication values for six ecological factors (light – L, temperature – T, continentality – K, soil moisture – F, soil reaction – R and soil nutrients – N) according to Ellenberg and Pignatti were used (Ellenberg et al., 1992; Pignatti et al., 2005). Based on these phytoindication values, each species was classified in one of three categories (low, intermediate, high) for each factor. The main source for plant traits was the LEDA online database. We statistically tested the differences between three categories and applied the multivariate Principal Component Analysis method to explore the main patterns in the distribution of species in the ordination space.

We found several significant correlations: between SLP and R, N, L, F and K; between VSS and R and N; between VIŠ and N, T, R and F; and between MAS and K, R, N and T. Higher SLP values were characteristic for species growing in more productive sites with higher water availability and a less continental climate but also in more shaded sites. The relationship between SLP and R was unimodal. In contrast, plants with higher VSS values are usually more successful in nutrient-poor environments on acidic soils. Plant height evidently increased along the temperature and nutrient and moisture availability gradient. This trait peaked at the intermediate category for soil reaction. Warmer, more continental sites with higher nutrient levels and soil reaction supported plant species with heavier seeds.

Species were quite scattered in the two-dimensional PCA space, suggesting that herbaceous flora across Slovenian forests is well differentiated in terms of functional traits. The first PCA axis explained 41.0% of the variability and indicates a spectrum of leaf economy. The species were distributed along a gradient that

indicates more conservative strategies on the one hand (negative PC1 values are reflected by higher VSS values) to a more acquisitive strategy on the other hand (positive PC1 values are reflected by higher SLP values). The second PCA explained 25.7% of the variability and indicates the spectrum of plant organ sizes, mainly plant height, but also to a lesser extent seed mass. Species arranged at higher values of the second PCA axis were on average taller, and plants in the lower part of the ordination diagram were generally smaller.

Overall, the trait VIŠ explained the highest proportion (32.51%) of variability in the distribution of species in the two-dimensional PCA space. It was followed by VSS (28.07%) and SLP (26.74%). The functional trait MAS had a significantly lower contribution (12.67%) compared to the other traits. Based on this analysis, we also calculated the relative importance of the two central concepts studied in our research. We found that functional traits defining the leaf economics spectrum explain a greater proportion of the variability (SLP + VSS = 26.74% + 28.07% = 54.81%) than traits that refer to plant dimensions (VIŠ + MAS = 32.51% + 12.67% = 45.18%).

The findings are comparable with previous studies, as the selected concepts allow for the identification of the diversity of plant form and function across various spatial scales. The results suggest that functional differentiation among vascular plants in Slovenian forests reflects the patterns observed on a global scale and that the leaf economics spectrum and plant size spectrum form largely independent dimensions of trait variation. Plant functional traits hold ecologically meaningful information and could offer complementary insights into the syntaxonomic approach in forest phytosociology.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENTS

Prispevek je bil financiran v okviru ARRS Program-ske skupine P4-0107 – Gozdna biologija, ekologija in tehnologija in ARRS podoktorskega temeljnega raziskovalnega projekta Z4-4543 – Spremembe gozdne vegetacije zaradi vplivov globalnih in lokalnih okoljskih sprememb v daljšem časovnem obdobju. Recenzentoma se zahvaljujemo za koristne komentarje in popravke članka.

VIRI

REFERENCES

Aspelmeier S., Leuschner C. 2006. Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth): leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees*, 20: 42-52. DOI 10.1007/s00468-005-0011-9

- Bertelheimer M., Poschlod P. 2016. Functional characterizations of Ellenberg indicator values – a review on ecophysiological determinants. *Functional Ecology*, 30, 4: 506-516. DOI 10.1111/1365-2435.12531
- Bončina A., Rozman A., Dakskobler I., Klopčič M., Babij V., Poljanec A. 2021. Gozdni rastiščni tipi Slovenije: vegetacijske, sestojne in upravljalvske značilnosti. Ljubljana, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Biotehniška fakulteta Univerze v Ljubljani, Zavod za gozdove Slovenije: 576 str.
- Campetella G., Chelli S., Wellstein C., Farris E., Calvia G., Simonetti E., Borsukiewicz L., Vanderplank S., Marignani M. 2019. Contrasting patterns in leaf traits of Mediterranean shrub communities along an elevation gradient: measurements matter. *Plant Ecology*, 220: 765-776. DOI 10.1007/s11258-019-00951-y
- Chapin III F.S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41, 1: 29-36. DOI 10.2307/1311538
- Chelli S., Simonetti E., Wellsetin C., Campetella G., Carnicelli S., Andreetta A., Giorgini D., Puletti N., Bartha S., Canullo R. 2019. Effects of climate, soil, forest structure and land use on the functional composition of the understorey in Italian forests. *Journal of Vegetation Science*, 30, 6: 1110-1121. DOI 10.1111/jvs.12792
- Chytrý M., Danihelka J., Kaplan Z., Wild J., Holubová D., Novotný P., Řezníčková M., Rohn M., Dřevojan P., Grulich V. 2021. Pladias database of the Czech flora and vegetation. *Preslia*, 93: 1-87.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 4: 335-380. DOI 10.1071/BT02124
- Cubino J.P., Biurrún I., Bonari G., Braslavskaya T., Font X., Jandt U., Jansen F., Rašomavičius V., Škvorc Ž., Willner W., Chytrý M. 2021. The leaf economic and plant size spectra of European forest understorey vegetation. *Ecography*, 44, 9: 1-14. DOI 10.1111/ecog.05598
- de Mandiburu F. 2020. *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*. <https://cran.r-project.org/web/packages/agricolae/index.html> (1. 9. 2022)
- Dalle Fratte M., Brusa G., Pierce S., Zanzottera M., Cerabolini B.E.L. 2019. Plant trait variation along environmental indicators to infer global change impacts. *Flora*, 254: 113-121. DOI 10.1016/j.flora.2018.12.004
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C., Wright I.J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C., Prentice I.C., Garnier E., Bönsch G., Westoby M., Poorter H., Reich P.B., Moles A.T., Dickie J., Gillison A.N., Zanne A.E., Chave J., Wright S.J., Sheremet'ev S.N., Jactel H., Baraloto C., Cerabolini B., Pierce S., Shipley B., Kirkup D., Casanoves F., Joswig J.S., Günther A., Falczuk V., Rüger N., Mahecha M.D., Gorné L.D. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529: 167-171. DOI 10.1038/nature16489
- Diekmann M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology*, 4, 6: 493-506. DOI 10.1078/1439-1791-00185
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2. verbesserte und erweiterte Aufl. (Scripta Geobotanica, 18). Göttingen, E. Goltze: 258 str.
- Eler K. 2007. Dinamika vegetacije travišč v slovenskem Submediteranu: vzorci in procesi ob spremembah rabe tal: doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo). Ljubljana: 169 str.
- Escudero A., Valladares F. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia*, 180: 919-922. DOI 10.1007/s00442-016-3578-5
- Fitter A., Hay R. 2002. *Environmental physiology of plants*. London, Academic Press: 367 str.

- Fraser L.H., Garris H.W., Carlyle C.N. 2016. Predicting plant trait similarity along environmental gradients. *Plant Ecology*, 217: 1297-1306. DOI 10.1007/s11258-016-0628-3
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 9: 2630-2637. DOI 10.1890/03-0799
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K. 2015. *Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties*. 1. ed. Oxford, Oxford University Press: XXII, 231 str.
- Givnish T.J., Montgomery R.A., Goldstein G. 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses and whole plant compensation points. *American Journal of Botany*, 91, 2: 228-246. DOI 10.3732/ajb.91.2.228
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 982: 1169-1194. DOI 10.1086/283244
- Herben T., Klimešová J., Chytrý M. 2018. Effects of disturbance frequency and severity on plant traits: an assessment across a temperate flora. *Functional Ecology*, 32, 3: 799-808. DOI 10.1111/1365-2435.13011
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Charles M., Jones G., Wilson P., Shipley B., Sharafi M., Cerabolini B.E.L., Cornelissen J.H.C., Band S.R., Bogard A., Castro-Díez P., Guerrero-Campo J., Palmer C., Pérez-Rontomé M.C., Carter G., Hynd A., Romo-Díez A., de Torres Espuny L., Royo Pla F. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108, 7: 1337-1345. DOI 10.1093/aob/mcr225
- Hoffmann W.A., Franco A.C., Moreira M.Z., Haridasan M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19, 6: 932-940. DOI 10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x
- Husson F., Josse J., Le S., Mazet J. 2020. FactoMineR: multivariate exploratory data analysis and data mining. <https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/index.html> (1. 9. 2022)
- Jäger E., Müller F., Ritz C.M., Welk E., Wesche K. (ur.). 2013. Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Atlasband, 12. Aufl. Springer Verlag
- Jakobsson A., Eriksson O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88, 3: 494-502. DOI 10.1034/j.1600-0706.2000.880304.x
- Jankowska-Błaszczuk M., Daws M.I. 2007. Impact of red: far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Functional Ecology*, 21, 6: 1055-1062. DOI 10.1111/j.1365-2435.2007.01328.x
- Joner F., Anand M., Pillar V.D. 2012. Trait-convergence and divergence assembly patterns in a temperate forest herbaceous layer along the gradient of canopy closure. *Community Ecology*, 13, 2: 178-184. DOI 10.1556/comec.13.2012.2.7
- Kermavnar J., Marinšek A., Eler K., Kutnar L. 2019. Evaluating short-term impacts of forest management and microsite conditions on understory vegetation in temperate fir-beech forests: floristic, ecological, and trait-based perspective. *Forests* 10, 10: 909. DOI 10.3390/f10100909
- Kermavnar J., Kutnar L. 2020. Patterns of understory community assembly and plant trait-environment relationships in temperate SE European forests. *Diversity*, 12, 3: 91. DOI 10.3390/d12030091
- Kermavnar J. 2021. Vplivi gospodarjenja na funkcionalne lastnosti gozdne vegetacije in ekološke razmere v dinarskih jelovo-bukovih gozdovih: doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta). Ljubljana: 225 str. <https://repozitorij.uni-lj.si/IzpisGradiva.php?id=124521> (15. 12. 2022)
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C., Bakker J.P., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., van Groenendael J.M., Klimes L., Klimesová J., Klotz S., Rusch G.M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J.G., Jackel A.K., Dannemann A., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W.A., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H.J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J. H. C., Eriksson O., Garnier E., Fitter A., Peco B. 2008. The LEDA traitbase: a database of plant life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 6: 1266-1274. DOI 10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x
- Kraft N.J.B., Valencia R., Ackerly D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 5901: 580-582. DOI 10.1126/science.1160662
- Kutnar L. 1997. Primerjava metod vrednotenja okoljskih razmer gozdnih ekosistemov na osnovi fitoindikacije. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 54: 5-44. <https://dirros.openscience.si/IzpisGradiva.php?id=7470&lang=slv> (15. 12. 2022)
- Kutnar L., Veselič Ž., Dakskobler I., Robič D. 2012. Tipologija gozdnih rastišč Slovenije na podlagi ekoloških in vegetacijskih razmer za potrebe usmerjanja razvoja gozdov. *Gozdarski vestnik*, 70, 4: 195-214. <https://www.dlib.si/details/URN:NBN:SI:DOC-IW2C-NQQL> (15. 12. 2022)
- Landuyt D., De Lombaerde E., Perring M.P., Hertzog L.R., Ampoorter E., Maes S.L., De Frenne P., Ma S., Proesmans W., Blondeel H., Sercu B.K., Wang B., Wasof S., Verheyen K. 2019. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology*, 25, 11: 3625-3641. DOI 10.1111/gcb.14756
- Liu Y., Dawson W., Prati D., Haeuser E., Feng Y., van Kleunen M. 2016. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany*, 118, 7: 1329-1336. DOI 10.1093/aob/mcw180
- Maes S.L., Perring M.P., Depauw L., Bernhardt-Römermann M., Blondeel H., Brümelis G., Brunet J., Decocq G., den Ouden J., Govaert S., Härdtle W., Hédil R., Heinken T., Heinrichs S., Hertzog L., Jaroszewicz B., Kirby K., Kopecký M., Landuyt D., Máliš F., Vanneste T., Wulf M., Verheyen K. 2020. Plant functional trait response to environmental drivers across European temperate forest understorey communities. *Plant Biology*, 22, 3: 410-424. DOI 10.1111/plb.13082
- Marron N., Dreyer E., Boudouresque E., Delay D., Petit J.M., Delmotte F.M., Brignolas F. 2003. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus canadensis* (Moench) clones, »Dorskamp« and »Luisa Avanzo«. *Tree Physiology*, 23, 18: 1225-1235. DOI 10.1093/treephys/23.18.1225
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 4: 178-185. DOI 10.1016/j.tree.2006.02.002
- McIntyre S., Lavorel S., Tremont R.M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83, 1: 31-44. DOI 10.2307/2261148
- Milla R., Reich P.B. 2008. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. *Functional Ecology*, 22, 4: 565-576. DOI 10.1111/j.1365-2435.2008.01406.x
- Moles A.T., Ackerly D.D., Tweddle J.C., Dickie J.B., Smith R., Leishman M.R., Mayfield M.M., Pitman A., Wood J.T., Westoby M. 2007. Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 1: 109-116. DOI 10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x
- Moles A.T., Warton D.I., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemmings F.A., Leishman M.R. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97, 5: 923-932. DOI 10.1111/j.1365-2745.2009.01526.x

- Moles A.T. 2018. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. *Journal of Ecology*, 106, 1: 1-18. DOI 10.1111/1365-2745.12887
- Pignatti S., Menegoni P., Pietrosanti S. 2005. Valori di bioindicazione delle piante vascolari della Flora d'Italia. *Bioindicator values of vascular plants of the Flora of Italy*. *Braun-Blanquetia*, 39: 3-95.
- Pipenbaher N. 2011. Floristična in funkcionalna primerjava submediteransko-ilirskih in srednjeevropskih polsuhih travnikov: doktorska disertacija. (Univerza v Mariboru, Fakulteta za naravoslovje in matematiko, Oddelek za biologijo). Maribor: 108 str.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*. Oxford, Clarendon Press: 632 str.
- Ravnjak B. 2019. Značilnosti naseljevanja rastlin in izbranih skupin talnih živali na presvetlitve dinarskega jelovo-bukovega gozda (*Omphalodo-Fagetum*): doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta) Ljubljana: 164 str.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (15. 10. 2021)
- Reich P.B. 2014. The world-wide fast-slow plant economics spectrum: a trait manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 2: 275-301. DOI 10.1111/1365-2745.12211
- Rolhauser A.G., Waller D.M., Tucker C.M. 2021. Complex trait-environment relationships underlie the structure of forest plant communities. *Journal of Ecology*, 109, 11: 3794-3806. DOI 10.1111/1365-2745.13757
- Rosbakh S., Römermann C., Poschlod P. 2015. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine Botany*, 125: 79-86. DOI 10.1007/s00035-015-0150-6
- Rozman A. 2008. Dinamika razvoja zgornje gozdne meje in ekološka vloga rušja (*Pinus mugo* Turra) v sekundarni sukcesiji v Julijskih in Savinjskih Alpah: doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire. Ljubljana: 151 str.
- Schamp B.S., Aarssen L.W. 2009. The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients. *Oikos*, 118, 4: 564-572. DOI 10.1111/j.1600-0706.2008.16589.x
- Shipley B., Belluau M., Kühn I., Soudzilovskaia N.A., Bahn M., Penuelas J., Kattge J., Sack L., Cavender-Bares J., Ozinga W.A., Blonder B., van Bodengom P.M., Manning P., Hickler T., Sosinski E., Pillar V.D., Onipchenko V., Poschlod P. 2017. Predicting habitat affinities of plant species using commonly measured functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 28, 5: 1082-1095. DOI 10.1111/jvs.12554
- Simpson A.H., Richardson S.J., Laughlin D.C. 2016. Soil-climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 8: 964-978. DOI 10.1111/geb.12457
- Suding K.N., Lavorel S., Chapin III F.S., Cornelissen J.H.C., Díaz S., Garnier E., Goldberg D., Hooper D.U., Jackson S.T., Navas M.L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14, 5: 1125-1140. DOI 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x
- Tardella F.M., Piermarteri K., Malatesta L., Catorci A. 2016. Environmental gradients and grassland trait variation: Insight into the effects of climate change. *Acta Oecologica*, 76: 47-60. DOI 10.1016/j.actao.2016.08.002
- Thomson F.J., Moles A.T., Auld T.D., Kingsford R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99, 6: 1299-1307. DOI 10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x
- Tilman D. 1997. Mechanisms of plant competition. V: *Plant ecology*. Crowley M. (ur.). Oxford, Blackwell: 239-261.
- Vile D., Garnier E., Shipley B., Laurent G., Navas M.L., Roumet C., Lavorel S., Díaz S., Hodgson J.G., Lloret F., Midgley G.F., Poorter H., Rutherford M.C., Wilson P.J., Wright I.J. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 96, 6: 1129-1136. DOI 10.1093/aob/mci264
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 5: 882-892. DOI 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vojtkó A.E., Freitag M., Bricca A., Martello F., Compañ J.M., Küttim M., Kun R., de Bello F., Klimešová J., Götzenberger L. 2017. Clonal vs leaf-height-seed (LHS) traits: which are filtered more strongly across habitats? *Folia Geobotanica*, 52: 269-281. DOI 10.1007/s12224-017-9292-1
- Weier E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10, 5: 609-620. DOI 10.2307/3237076
- Westoby M.A. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199: 213-227. DOI 10.1023/A:1004327224729
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 1: 155-162. DOI 10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x
- Witkowski E.T.F., Lamont B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493. DOI 10.1007/BF00317710
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.L., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklass E.J., Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827. DOI 10.1038/nature02403
- Zanzottera M., Dalle Fratte M., Caccianiga M., Pierce S., Cerabolini B. E.L. 2021. Towards a functional phytosociology: the functional ecology of woody diagnostic species and their vegetation classes in Northern Italy. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 14, 6: 522-530. DOI 10.3832/ifer3730-014