



ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA
V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

**Vliv velikosti kopečků a jejich prostorové
distribuce na druhovou diverzitu rostlin lesního
mokřadu**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douda, Ph.D.

autor: Bc. Michal Šmejkal

Praha 2017

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Michal Šmejkal

Ochrana přírody

Název práce

Vliv velikosti kopečků a jejich prostorové distribuce na druhovou diverzitu rostlin lesního mokřadu

Název anglicky

The effect of hummock size and distribution on plant species diversity of wetland forest

Cíle práce

Zjistit, jak velikost kopečků a jejich distribuce v mokřadní olšině ovlivňuje druhové bohatství a beta diverzitu.

Hypotéza: Na menších kopečcích se bude vyskytovat méně druhů, vzdálenější kopečky budou méně podobné. Diverzita druhů bude v místech s větší hustotou kopečků vyšší než v místech s nižší hustotou kopečků.

Metodika

V první části zpracovat literární rešerši zabývající se přenesením obecně biogeografických zákonitostí na malou prostorovou škálu. Konkrétně se zabývat významem mikrofragmentace biotopu na druhové bohatství. V druhé části, vyhodnotit data z mokřadní olšiny o výskytu druhů na kopečcích v jinak zcela zaplaveném biotopu.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

mikrofragmentace biotopu, koexistence rostlin, beta diverzita, mokřadní olšina

Doporučené zdroje informací

- Douda, J., Doudová-Kochánková, J., Boublík, K., & Drašnarová, A. (2012). Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 169(2), 523-534.
- Laanisto, L., Tamme, R., Hiiesalu, I., Szava-Kovats, R., Gazol, A., & Pärtel, M. (2013). Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity–diversity relationships. *Oecologia*, 171(1), 217-226.
- Smith, T. W., & Lundholm, J. T. (2012). Environmental geometry and heterogeneity–diversity relationships in spatially explicit simulated communities. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 732-744.

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 21. 2. 2017

Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 10. 03. 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma "Vliv velikosti kopečků a jejich prostorové distribuce na druhovou diverzitu rostlin lesního mokřadu" zpracoval samostatně pod dozorem Ing. Jana Douady, Ph.D., a že v seznamu literatury jsem uvedl veškeré literární zdroje, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne.....

.....

Poděkování

Rád bych poděkoval všem, kteří se ať už aktivně či pasivně podíleli na vzniku této práce. Na prvním místě bych chtěl poděkovat mému vedoucímu práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D., a to hlavně za trpělivost, kterou se mnou měl. Za podmětne poznámky při konzultacích i za spolupráci v terénu a zasvěcení do celé problematiky. S tím souvisí mé poděkování i všem ostatním, kteří se podíleli na sběru dat v terénu pro mou práci. Zvláštní dík patří Ing. Josefu Hulíkovi, s kterým jsem v terénu strávil asi nejvíce času a taktéž mě mnoho naučil. Největší dík patří samozřejmě mým rodičům za to, že mi umožnili studovat vysokou školu a mohl jsem tak zažít ta krásná studentská léta. V neposlední řadě patří dík všem mým kamarádům a spolužákům, kteří byli vždy připraveni se mnou diskutovat o nejrůznějších problémech (často netýkajících se DP) a vždy přišli s nějakým řešením.

Děkuji.

Abstrakt

Mokřadní olšina je díky svému mikroreliéfu a prostorovému uspořádání velmi specifickým biotopem. Jednotlivé kopečky jsou od sebe odděleny vodní hladinou a tvoří tak jakési ostrovy. Lze tedy v tomto biotopu uplatňovat Teorii ostrovní biogeografie, která praví, že s velikostí ostrova roste počet druhů? To je základní otázka této studie. Mokřadní olšinu lze z určitého pohledu brát také jako fragmentovanou. Teorie mikrofragmentace uvádí, že se zvětšující se izolovaností klesá počet druhů. Platí to i zde nebo jsou mokřadní druhy rostlin natolik přizpůsobené tomuto extrémnímu prostředí? Cílem této studie je objasnit vliv velikosti kopečků a jejich izolovanosti na diverzitu cévnatých rostlin.

Studie proběhla v PR Vrbenské rybníky (ČR) v mokřadní olšině u rybníku Černiš. Náhodně bylo vybráno 210 kopečků, byly zaznamenány fytoecologické snímky, změřeny plochy, výšky kopečků a zaznamenána jejich poloha GPS. Dále byly zjištěny vzájemné vzdálenosti mezi kopečky. Pomocí GLM modelů byl zjišťován vliv velikosti kopečku na počet druhů. Dále byl testován vliv izolovanosti na počet druhů a to jak pro všechny druhy, tak pouze pro více suchomilné druhy.

Výsledky ukazují, že velikost kopečku má prokazatelně pozitivní vliv na počet druhů. S rostoucí velikostí kopečku roste i počet druhů. Přičemž vliv plochy se jeví jako více významný než vliv výšky. Oproti očekávání, počet druhů rostl i s izolovaností kopečku. To mohlo být zapříčiněno skutečností, že nejvíce izolované kopečky byly zároveň těmi největšími a vliv velikosti tak převládl. Respektive izolovanost kopečku byla korelována s jeho velikostí. Výsledky ukazují, že mokřadní rostliny jsou dobře přizpůsobeny extrémnímu prostředí a izolovanost kopečků nemá významný vliv na jejich diverzitu.

Klíčová slova:

beta diverzita
koexistence rostlin
mikrofragmentace biotopu
mokřadní olšina

Abstract

Alder wetland is due to its microrelief and spatial arrangement of very specific habitat. Individual hillocks are separated by the water, thus forming a kind of islands. It can therefore apply in this habitat island biogeography theory, which says that the size of the island's growing number of species? That is the fundamental question of this study. Alder wetland can take from a certain perspective as well as fragmented. Mikrofragmentation theory states that with increasing isolation, decreasing the number of species. This is true even here or wetland plant species are so adapted to this extreme environment? The aim of this study is to clarify the effect of the size of hillock and its isolation on the diversity of vascular plants.

The research was conducted in Nature Reserve Vrbenské rybníky (The Czech Republic) in the area around the pond Černiš. Were randomly selected 210 hillocks, were made relevés, measured area, height of hillocks hill and recorded their GPS position. They were also detected relative distance between the hillocks. Using the GLM models was investigated the influence of the size of hillocks on the number of species. Also the effect of isolation on the number of species and how all the species, and only on terrestrial species.

The results show that the size of the hillock has a demonstrably positive impact the number of species. With increasing size of the hillock is a growing number of species. The impact of surface appears to be more significant than the effect of height. Contrary to expectations, the number of species grew and insularity hillock. It could be due to the fact that most isolated hillocks were also the biggest influence and sizes so prevail. Respectively isolation hillock is correlated with its size. The results show that the wetland plants are well adapted to extreme environment and isolation of the hillocks has no significant effect on their diversity.

Key words:

beta-diversity
habitat microfragmentation
island biogeography
plant coexistence
wetlands

Obsah

1. Úvod	9
2. Literární rešerše	10
2.1 Vztah mezi velikostí plochy a počtem druhů	10
2.2 Heterogenita prostředí a druhová diverzita	13
2.2.1 Negativní vliv heterogenity prostředí.....	14
3. Cíle práce	17
4. Metodika	18
4.1 Popis studované oblasti	18
4.2 Sběr dat.....	19
4.2.1 Fytocenologické snímkování	22
4.2.2 Určování velikosti kopečků	22
4.3 Příprava dat a statistické vyhodnocení	23
4.3.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů	23
4.3.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů.....	24
5. Výsledky	26
5.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů.....	27
5.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů	29
6. Diskuse	31
6.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů.....	31
6.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů	32
7. Závěr	35
8. Seznam použité literatury	37

1. Úvod

Naiman a Décamps (1997) klasifikují mokřadní lesy jako lesní přirozená společenstva vyskytující se na místech s vysokou hladinou podzemní vody nebo na místech ovlivněných pravidelnými záplavami. Mokřadní lesy jsou považovány za významná společenstva z pohledu udržení biodiverzity, jelikož bývají obklopeny člověkem zcela pozměněnou krajinou (Burton a Samuelson 2008). Můžeme je nalézt téměř na celém světě. Vyskytují se v tropickém pásmu v podobě mangrovových pobřežních porostů i v boreálním pásmu v podobě rašelinných jehličnatých lesů (Chytrý et al. 2010) Jsou významné také díky tomu, že prokazatelně regulují tok energie a látek mezi terestrickými a vodními ekosystémy. Jako příklad lze uvést, že ovlivňují vstup živin z okolní krajiny do vodních toků nebo zmírňují dopady povodní (Naiman a Décamps 1997).

V porovnání s jinými lesy je jejich bylinná vegetace více heterogenní a to díky specificky utvářenému a vysoce diverzifikovanému reliéfu. Ten je v mokřadních lesích utvářen specifickým systémem kopečků a sníženin (Collins a Battaglia 2002). Kopečky jsou vyvýšená místa a tvoří je mrtvá organická hmota, oproti tomu sníženiny bývají často zaplavené vodou (Battaglia et al. 2000). Právě z těchto důvodů jsou mokřadní lesy ideální pro studium vlivu mikrostanovištní heterogenity na vegetační variabilitu.

V této práci se zabývám vlivem velikosti kopečku na počet druhů. V potaz budu brát jak plochu, tak výšku kopečku. Podle obecně uznávaných teorií by počet druhů měl růst s velikostí kopečku (MacArthur a Wilson 1967). V druhé části se zaměřím na vliv mikrofragmenatce biotopu na počet druhů. Každý kopeček je svým způsobem izolovaný od ostatních. Mou otázkou je, jak tato izolace ovlivňuje druhovou diverzitu na kopečku. Předchozí studie (většinou z rozdílných biotopů) ukazují, že se vzrůstající izolací druhová diverzita klesá (Tamme et al. 2010).

2. Literární rešerše

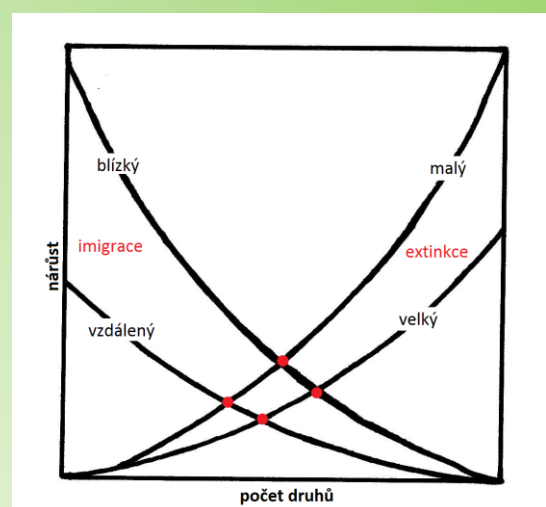
2.1 Vztah mezi velikostí plochy a počtem druhů

Vztahu mezi velikostí plochy a počtem druhů se věnuje značné množství prací v rámci několika desetiletí (např. Brown a Kodric-Brown 1977 nebo Cook et al. 2002). Zásadní příspěvek k diskusi o procesech, které ovlivňují diverzitu organismů, přinesli svými pracemi autoři MacArthur a Wilson (1967), kteří zformulovali Teorii ostrovní biogeografie (MacArthur a Wilson 1967). Ta vysvětlovala rozmanitost v diverzitě druhů na ostrovech jako důsledek procesů vymírání a kolonizace. Tvrdili, že rychlost kolonizace klesá se vzdáleností ostrova od pevniny a rychlost vymírání klesá s velikostí ostrova (Box 1). Počet druhů na „ostrově“ je tedy rovnováhou mezi kolonizací a vymíráním (Begon et al. 1997).

BOX 1: Teorie ostrovní biogeografie

Tato teorie také vysvětluje dynamiku živočišných a rostlinných druhů v závislosti na velikosti ostrova a zároveň jeho vzdálenosti od pevniny. Podle ní je totiž na větších ostrovech větší druhová rozmanitost než na menších. Dále praví, že na ostrovech blíže k pevnině je vyšší než na ostrovech vzdálenějších (Spellerberg et al. 1999). Můžeme tedy říci, že počet druhů na ostrově roste s jeho zvětšující se plochou a také, že druhová diverzita klesá se stoupající izolovaností (Brown a Kodric-Brown 1977). Lze to vysvětlit tím, že u vzdálenějšího nebo hůře dosažitelného ostrova bude míra imigrace nižší, než u bližšího ostrova. A zároveň na menším ostrově nebo ostrově s horšími podmínkami pro přežití můžeme pozorovat větší míru extinkce (MacArthur a Wilson 1967).

Rovnovážný model znázorňuje, že počet druhů na ostrově určuje rovnováha mezi mírou imigrace a extinkce. Míra imigrace klesá se zvyšujícím se počtem druhů na ostrově, protože se zmenšuje pravděpodobnost, že nový imigrant bude zástupcem druhu, který se na ostrově ještě nevyskytuje. Se zvětšujícím se počtem druhů klesá počet neobsazených nik a tím se zvyšuje pravděpodobnost extinkce. V bodě, kde se obě křivky protínají, nastává dynamická rovnováha. Potom je počet druhů na ostrově ustálen (MacArthur a Wilson 1967).



Lomolino (2000) ve své studii uvádí, že na malých ostrovech je druhová bohatost relativně nízká a nezávislá na velikosti území. Křivka vztahu mezi počtem druhů a velikostí plochy zde bývá sigmoidní. Se vzrůstající plochou ostrova se druhová bohatost rapidně zvětšuje a ustaluje se na určité vysoké hladině na největších ostrovech. Obecně velikost a vzdálenost ostrovů koresponduje s počtem druhů a dynamikou rovnováhy těchto druhů. Ostrovní diverzita je chudší než kontinentální a se zmenšující se plochou ostrova ubývá počet druhů.

Převážná většina praktických i čistě teoretických studií ostrovní biogeografie se zejména zaměřuje na výzkum diversity druhů mezi jednotlivými ostrovy (MacArthur a Wilson 1967). Avšak tato teorie není spojena jen s ostrovy jako takovými, lze ji totiž aplikovat i na pevnině. Slovo "ostrov" může teoreticky znamenat jakýkoli ekosystém, který je odlišný od okolního prostředí. Jako příklad lze uvést jeskyně, bažiny či stepní trávníky mezi rozlehlými poli (Brown a Kodric-Brown 1977). Může to být i oáza v poušti, nebo přirozený les obklopený zemědělskou půdou (Coila 2009). Za potencionální ostrovy lze označit i jezera a rybníky. Mohou tak být považovány za inverzní ostrovy izolované „v moři“ pevniny a tím může být zkoumána v souladu s teorií rovnováhy i distribuce bioty sladkých vod (Lassen 1975). Teorii ostrovní biogeografie, která byla původně navržena při studiu diversity na mořských ostrovech, lze tedy aplikovat i na stanovištích, která jsou chápána jako ekosystémy specificky oddělené od svého okolí (Box 2) (Cook et al. 2002).

Teorie ostrovní biogeografie vysvětluje distribuci druhů nejlépe v případech, kdy jsou ostrovy odděleny vodní plochou, tedy přesně tak jak byla původně navržena MacArthurem

BOX 2: Využití Teorie ostrovní biogeografie na pevnině

Teorii ostrovní biogeografie lze využít také v ochraně stanovišť ve fragmentované krajině. Diverzitu druhů v jednotlivých fragmentech (ostrovech) v této souvislosti určuje velikost fragmentu a míra jeho izolace. Čím je fragment větší a čím více je v kontaktu s jinými fragmenty, tím více druhů je schopen hostit. V ochraně přírody má však tato teorie jen omezené využití. Například chráněná území nejsou pro řadu druhů tolik izolovaná a může se tak uplatnit migrace. Ostrovní biogeografie se také zabývá počtem druhů, ovšem v ochraně přírody je často důležitější kvalitativní složení společenstva. Nejde jen o počet druhů, ale o konkrétní druhy a také o velikost a udržitelnost jejich populací (Kolář et al. 2012)

a Wilsonem (1967). Oproti tomu, chceme-li ji využít v terestrických oblastech, musíme brát v úvahu mnoho dalších faktorů, které umožňují šíření cévnatých rostlin. Zde totiž za oddělené „ostrovy“ bereme pouze plochy izolované v rámci specifického biotopu. Příklady těchto „ostrovů“ byly uvedeny v předešlém odstavci. Existují i studie (Cook et al. 2002), které nezjistily v suchozemské oblasti nijak významné interakce. Na základě toho bylo navrženo, aby klasická teorie ostrovní biogeografie nebyla brána jako ta hlavní, ale aby i přesto zůstala vhodným nástrojem pro studium diversity druhů ve fragmentované krajině.

Již víc než 80 let se ví, že velikost plochy přírodního stanoviště silně koreluje s množstvím rostlinných i živočišných druhů, které se v této oblasti nachází. V roce 1921 Olof Arrhenius publikoval článek s názvem „*Species and Area*“ (Druhy a prostor), který je v ekologii považován za klasické dílo a přijala ho naprostá většina vědecké obce. Arrhenius (1921) uvádí, že počet druhů se s plochou zvyšuje, avšak rychlost nárůstu počtu druhů se se zvětšující se plochou zpomaluje. Tento jev je známý jako *Species/area relationship* (SAR). Což se odráží i ve tvaru takzvané Arrheinovi rovnice pro výpočet počtu druhů, která má tvar $S = cA^z$, kde S je počet druhů a A velikost plochy. Konstanty c a z jsou většinou stanoveny metodami regresní analýzy. Konstanta c se mění v závislosti na taxonu a oblasti, zatímco konstanta z se liší v závislosti na topografické rozmanitosti, izolaci oblasti a mobility taxonu (Vreugdenhil et al. 2003).

2.2 Heterogenita prostředí a druhová diverzita

Vztah mezi prostorovou heterogenitou a druhovou diversitou (často označován jako HDR z anglického *heterogeneity–diversity relationships*) je jednou z hlavních koncepcí ekologie společenstev (Wilson 2000). Heterogenita je považována za důležitý faktor, který má vliv na strukturu rostlinného společenstva a jeho druhovou skladbu (Box 3). Mnoho studií se zabývá tímto problémem pouze ve vztahu k velkému měřítku, ovšem jen málo studií zkoumá tyto vztahy na měřítku malém (Karst et al. 2005). Většina těchto studií prokazuje pozitivní závislost mezi heterogenitou a diverzitou rostlinných druhů. Palmer (1994) uvádí, že počet rostlinných druhů

s heterogenitou roste, protože se zde vyskytuje větší počet dostupných nik, které umožňují druhům spolu koexistovat. Na základě mezidruhových interakcí a stanovištních požadavků jsou rostliny rozmístěny v prostoru mezi jednotlivá mikrostanoviště. Oproti tomu v prostorově a časově homogenním prostředí může existovat pouze omezený počet druhů (teoreticky jen jeden). Jako největší konkurent zabere celé stanoviště a ostatní druhy jsou silně potlačovány (Tilman a Pacala 1993).

Ovšem jsou i studie, které pozitivní vliv heterogenity na druhové bohatství popírají. Reynolds et al. (2007) uvádí, že rostliny, které rostou v místech s optimálními podmínkami, mohou napomáhat dalším rostlinám (stejněho druhu) šířit se na místa méně optimální. Specifickým případem jsou klonální rostliny, které pomocí oddenků mohou přemísťovat potřebné látky do ramet rostoucích na ploškách s jinými podmínkami.

Box 3: Příklad heterogenního prostředí

Kolář et al. (2012) uvádí, že taková členitá vlhká louka s potokem, tůněmi a trsy ostříc poskytuje vhodné prostředí k životu vícero druhům než jednolitá odvodněná a zarovnaná louka.

Příčemž heterogenitu mohou vytvářet i samy organismy. Jako příklad lze uvést patrovitost porostu nebo tvorbu bohatších míst na živiny v okolí bobovitých rostlin, které symbioticky vážou vzdušný dusík.

2.2.1 Negativní vliv heterogenity prostředí

Palmer (1992) uvádí, že v některých případech může mít heterogenita negativní vliv na druhové bohatství a přirovnává přílišnou heterogenitu k fragmentaci krajiny. Předpokládá, že výrazná heterogenita prostředí zvyšuje pravděpodobnost vyhynutí některých druhů. I přesto, že na stanovišti jsou pro druh optimální podmínky, jeho malá plocha ho nedokáže uživit a zároveň svou velkou izolovaností snižuje možnost migrace mezi ploškami. Fragmentace stanoviště je jakási transformace jedné velké kontinuální plochy (stanoviště) do několika malých a od sebe izolovaných plošek. Tato transformace je v současné době jednou z největších hrozeb pro místní biologickou diverzitu (Groom a Schumaker 1993). Přílišná fragmentace snižuje prostor, který mají druhy k dispozici, a vede k izolaci vhodných plošek. Tím také dochází ke snížení velikosti místních populací rostlinných (i živočišných) druhů a tyto populace jsou více citlivé na náhodné demografické procesy (Holsinger 2000).

Předpoklad kladného HDR vychází z klasické teorie nik (Box 4), která očekává, že druhy budou preferovat zejména kvalitu a dostupnost zdrojů a heterogenita prostředí bude umožňovat jejich koexistenci. V tomto směru lze rozlišovat α – niku a β – niku. α – niky jsou součástí druhové niky spojené s faktory, které se vyskytují na malém měřítku (v rámci společenstva). Naopak β – nika funguje na základě odpovědi druhů na faktory vyskytující se na velkém měřítku (Ackerly & Cornwell 2007). Distribuce druhů podél ekologických gradientů nebo typů stanovišť má v souladu se svou β – nikou za následek spíše koexistenci společenstev než druhů. Pro koexistenci druhů je důležitější α – nika (Silvertown 2004).

Prostorová heterogenita probíhá současně na různých měřítkách. Na větším prostorovém měřítku jsou vyjádřeny především gradienty faktorů prostředí. Naopak na malém měřítku to je počet jednotlivých plošek (z anglického patches), které v rámci společenstva mohou mít vliv na druhovou koexistenci (Ettema a Wardle 2002). Hranice mezi malým a velkým prostorovým měřítkem je v jednotlivých studiích odlišná. Zejména z důvodu odlišných struktur společenstev a zůstává tak nejednoznačná (Tamme et al. 2010).

Navíc studium na velkém prostorovém měřítku velice často zahrnuje různé typy vegetace (např. pastviny a lesy), které by měly být analyzovány odděleně. Jako příklad lze uvést trávy a stromy. Vzhledem k odlišnému kořenovému systému budou pravděpodobně na heterogenitu reagovat rozdílně na různých měřítkách (Schenk a Jackson 2002).

V rostlinných společenstvech je osud populací na jednotlivých ploškách závislý na stupni izolace, kvalitě krajinné matrice, velikosti populace a charakteristikách druhu jako je systém rozmnožování, schopnost dormance či dlouhověkost (Soons a Heil 2002). Vzhledem k izolaci jednotlivých „ostrovů“ se očekává, že kolonizace novými druhy nebo rekolonizace již přítomných druhů bude mezi fragmenty nižší (Gonzalez et al. 1998). Tyto změny mohou mít za následek posuny ve složení společenstva a výsledkem může být pokles druhové bohatosti (Robinson et al. 1992).

Kadmon a Allouche (2007) představili ve své práci analytický model, který spojuje vliv velikosti stanoviště a heterogenity na druhovou diverzitu. Na rozdíl od klasické teorie niky, tento model představuje unimodální a dokonce i negativní HDR trendy. Autoři studie přičítají tyto typy trendu stochastickým úmrtím druhů vlivem ztráty v oblasti každého typu stanoviště při zvyšující se heterogenitě. To znamená, že se zvyšující se heterogenitou klesá plocha jednotlivých mikrostanovišť, následkem čehož klesá i počet druhů těchto mikrostanovišť. Tamme et al. (2010) rozšiřují tuto myšlenku o heterogenitu na malém měřítku. I když celková plocha určitých plošek zůstane konstantní, zvýšení heterogenity může zvýšit izolaci některých plošek. Právě tento proces se nazývá mikrofragmentace. V určitém

BOX 4: Teorie ekologické niky

Jednotlivé druhy mají specifické nároky na své životní prostředí. Tyto určité požadavky popisuje tzv. potenciální nika. Je to tedy nika (prostředí), kterou by daný organismus obýval, pokud by ho něco neomezovalo. Pokud jsou ekologické faktory v prostředí mimo tuto niku, dlouhodobé přežívání daného druhu je prakticky nemožné.

Nika, kterou populace skutečně v daném ekosystému zaujme, se nazývá realizovanou nikou. Jelikož záleží i na přítomnosti dalších organismů, tato nika je pro populace konkrétního druhu jiná. Velice často se stává, že se na daném území nachází organismus s podobnými nároky na prostředí. V tom případě může dojít k překryvu nik. Protože žádné dva druhy nemohou obsadit stejnou niku, vede to k uplatnění principu kompetenčního vyloučení. Druhy upraví svoje nároky na životní prostředí tak, aby zmírnily negativní účinek konkurence (upraveno dle Hutchinson 1957).

ohledu se dá říci, že se jedná o jakousi analogii s fragmentací biotopů v krajině (Helm et al. 2006). Podobné teorie byly navrženy i u živočišných společenstev. Tews et al. (2004) zkoumal vliv heterogenity životního prostředí na živočichy a v některých případech mu vyšel negativní HDR. Vyslovil tak myšlenku, že heterogenní vegetační kryt je pro určitou skupinu druhů zdrojem velkého množství nik, zatímco na jiné druhy to může působit jako fragmentované prostředí. Podobně uvažuje i Fahrig et al. (2001) jehož hypotéza přechodné heterogenity říká, že zvýšení heterogenity má pozitivní vliv na druhovou diverzitu pouze do určité míry. Dojde-li k překročení této míry, pak negativní účinky fragmentace převyšují pozitivní účinky heterogenity a druhová diverzita se snižuje.

Tamme et al. (2010) uvádí, že jejich pojetí mikrofragmentace může být bráno jako alternativa k teorii nik. S tím rozdílem, že vysvětluje i negativní či neutrální HDR. Zároveň dodává, že společné důsledky ztráty stanoviště a zvýšené izolace jednotlivých mikrostanovišť musí být nadále studovány. A právě v roce 2013 Laanisto et al. (součástí týmu byl i již zmiňovaný Riin Tamme) studovali, zda může mikrofragmentace způsobit non-pozitivní HDR a jak se tyto vztahy liší v různém složení společenstva a na různých úrovních heterogenity. Výsledky jejich simulací ukazují, že ne vždy je vztah mezi heterogenitou a druhovou diverzitou pozitivní a vysvětlují to právě mikrofragmentací. Zároveň dodávají, že dosti záleží na složení společenstva, protože heterogenita má různé účinky na diverzitu specialistů a generalistů. Zatímco generalisté byli do značné míry ovlivněni přímými změnami v heterogenitě, dopad na specialisty byl poměrně silný. Tento nepoměr není žádným překvapením, protože generalisté, kteří mohou přežít za různých podmínek, jsou více přizpůsobeni k životu v heterogenním prostředí (Hortal et al. 2009). Generalisté byli ovlivněni heterogenitou nepřímo, tj. dynamikou specialistů, kteří byli postiženi přímo (Laanisto et al. 2013). Zároveň generalisté jsou považováni za lepší kolonizátory a méně náchylné k stochastickému vyhynutí (Hortal et al. 2009).

3. Cíle práce

Hlavní cíl této diplomové práce je zjistit, jak velikost kopečků a jejich distribuce v mokřadní olšíně ovlivňuje druhové bohatství. Konkrétně jsem se zabýval významem mikrofragmentace biotopu na druhové bohatství. Obecné biogeografické zákonitosti praví, že s rostoucí plochou roste i počet druhů. Totéž se dá říci i o fragmentaci. Ovšem jen do určité míry. Je-li fragmentace až moc velká, počet druhů začne klesat. Tyto teze jsou v převážné většině studovány na velkém měřítku. V této práci mě zajímá, jak tyto vztahy fungují na malém měřítku. Proto jsem si vybral specifický biotop mokřadní olšiny, který je tvořen systémem kopečků a sníženin, a tvoří tak jakési ostrovy vzdálené od sebe několik metrů.

Klasická Teorie ostrovní biogeografie říká, že s velikostí ostrova roste i počet druhů na ostrově. Ale mohou být kopečky v mokřadní olšíně, které jsou od sebe odděleny vodní hladinou, považovány za ostrovy a bude to zde fungovat stejně? Pokud ano, znamenalo by to, že s rostoucí velikostí kopečku, poroste i počet druhů na něm. Toto ověřit je můj první a hlavní cíl. Biotop, jako je tento, se z určitého pohledu může zdát jako fragmentovaný. Kopečky (zdrojové plochy) jsou od sebe odděleny vodní maticí. Jelikož se jedná o fragmentaci na malém měřítku, hovoříme o mikrofragmentaci. A jak ta ovlivňuje počet druhů na jednotlivých kopečkách? Je vzdálenost mezi kopečky natolik velká, že ovlivňuje jejich druhovou diverzitu?

V této diplomové práci jsem si stanovil za cíl odpovědět na 2 základní otázky:

- (i) Jaký vliv má velikost kopečku na druhovou diverzitu?
- (ii) Jaký vliv má izolace kopečku na druhovou diverzitu?

4. Metodika

4.1 Popis studované oblasti

Pro mou studii byla vybrána lokalita v PR Vrbenské rybníky nedaleko Českých Budějovic (obr. č. 1). Tato rezervace je tvořena soustavou čtyř rybníků. Konkrétně Černiš, Starý Vrbenský, Nový Vrbenský a Domin. Tyto rybníky byly založeny již ke konci 15. století. Celá rezervace má rozlohu 245,8 ha a byla založena v roce 1990. Důvodem založení rezervace byla ochrana jak vzácných stanovišť (mokřadní olšina), tak vzácných druhů rostlin. Za zmínku stojí všivec ladní (*Pedicularis sylvatica*), šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*) či prstnatec májový (*Dactylorhiza majalis*). Na sušších a prosluněných místech lze také nalézt několik vzácných druhů teplomilných hub. Z živočišné říše je lokalita cenným nalezištěm mnoha druhů motýlů (asi 900 druhů), z nichž se některé vyskytují pouze zde (v rámci České republiky). Jelikož se jedná o soustavu rybníků, je lokalita taktéž významná pro vodní ptactvo. Z tohoto důvodu byla zařazena na seznam Evropsky významných lokalit (Brinke a Šebastian 2009). Protože je území tvořeno mozaikou vodních ploch a ostrůvků, dubových alejí podél hrází, nekosených i kosených luk a mokřadních olšin, lze toto území považovat za typický vzorek přírodních společenstev Českobudějovické pánve (Lučan 2004).

Z geomorfologického hlediska oblast patří do územního celku Českobudějovické pánve, konkrétně do okrsku Zlínské pánve (Chlupáč et al. 2002). Tato pánev se vyznačuje rovinným až mírně zvlněným reliéfem s minimálním výškovým členěním (Brinke a Šebastian 2009). Podloží je tvořeno brakickými svrchnokřídovými a terciárními sedimenty, které místy překrývají terasy říčních sedimentů z pleistocénu (Chlupáč et al. 2002).

Pro výzkum byla vybrána původní mokřadní olšina v okolí rybníku Černiš. Jedná se o jednu z největších mokřadních olšin v České republice. Celá oblast se nachází v nadmořské výšce okolo 380 m n. m., terén je zde rovinný. Rybník Černiš, který se nachází na severní straně, zásobuje oblast podzemní vodou a dal tak vzniknou rozsáhlému přirozenému porostu mokřadních olšin, které patří do svazu *Alnion glutinosae* (Albrechtová 1998). Stromové patro je zapojené, tvořené převážně olší lepkavou s příměsí dubu letního (*Quercus robur*). V bylinném patře mají velké zastoupení ostrice a rákos obecný (*Phragmites australis*). Dále zde roste netýkavka nedůtklivá či metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*) (Brinke a Šebastian 2009).



Obr. č. 1: Mapa zájmového území. PR Vrbenské rybníky se nachází severozápadně od Českých Budějovic. Mokřadní olšina Černiš se nachází pod jižní hrází stejnojmenného rybníka a zaujímá plochu zhruba 70 ha. (zdroj: <http://www.mapy.cz>)

4.2 Sběr dat

První fáze sběru dat proběhla v termínu 7. – 14. července 2013. Jelikož se jedná o rozsáhlé území, byly náhodně vybrány 3 dostatečně velké plochy, které byly od sebe vzdáleny několik desítek metrů (obrázek č. 2). Následně na každé z těchto tří ploch bylo náhodně vybráno zhruba 70 kopečků. Konkrétně na první ploše 70 kopečků a na druhé a třetí ploše 71 kopečků (obrázek č. 3). Dohromady tedy bylo náhodně vybráno 212 kopečků. Všechny vybrané kopečky byly označeny plechovým štítkem s identifikačním číslem. Tyto štítky byly hřebíky přitlučeny přímo do kmene stromu v jeho spodní části (do kůry) tak, aby nedošlo k jejich případné ztrátě. Pro lepší vyhledávání v budoucnu byly štítky přestříkány reflexním sprejem. Pomocí totální stanice s GPS (Leica GPS system 1200) byla zaznamenána poloha každého kopečku (Box 5). Následně byla klasickým svinovacím metrem změřena výška kopečku. Měřila se vzdálenost od hladiny spodní vody až po vrchol kopečku. Za vrchol bylo považováno nejvyšší místo se zeminou. Pro případné budoucí výzkumy byl dále krejčovským metrem měřen obvod stromů. Standardně se tato hodnota měří ve výšce zhruba 1,3m od země. Dále se měřila hloubka podzemní vody v okolí každého kopečku. Tato hodnota se měřila tesařským metrem na čtyřech místech (zhruba v každém rohu kopečku) v přiměřené vzdálenosti.

BOX 5: Totální stanice s GPS – rychlá statická metoda

Princip rychlé statické metody je v tom, že se na dvou nebo více stanicích najednou ukládají kódová i fázová data, která se pak přehrají do PC a v programu Leica Geo Office se provede výpočet vektorů. U statické metody je nejdůležitější, že je předem nastaveno v konfiguraci ukládání GPS raw observací v intervalu 10 nebo 15 sekund (stejně na všech statických stanicích!). Nastavení měření v reálném čase může být nastaveno jakkoliv (Žádný, Reference nebo Rover), takže lze např. postavit referenční stanici, která současně ukládá data pro statickou metodu a vysílá RTK korekce (Leica GPS systém 1200 – Návod pro rychlý start.pdf).

Princip RTK je v tom, že referenční stanice observující na známém bodě počítá korekce a ty vysílá pomocí rádia nebo GSM. RTK rover, který tyto korekce přijímá, je pak zpřesněn na 1-5cm přesnost. V konfiguraci Real-time musí být nastaveno „Reference“ a vysílání korekcí po 1 vteřině. Referenční stanice může zároveň ukládat statická data a sloužit i pro statickou metodu (Leica GPS systém 1200 – Návod pro rychlý start.pdf).

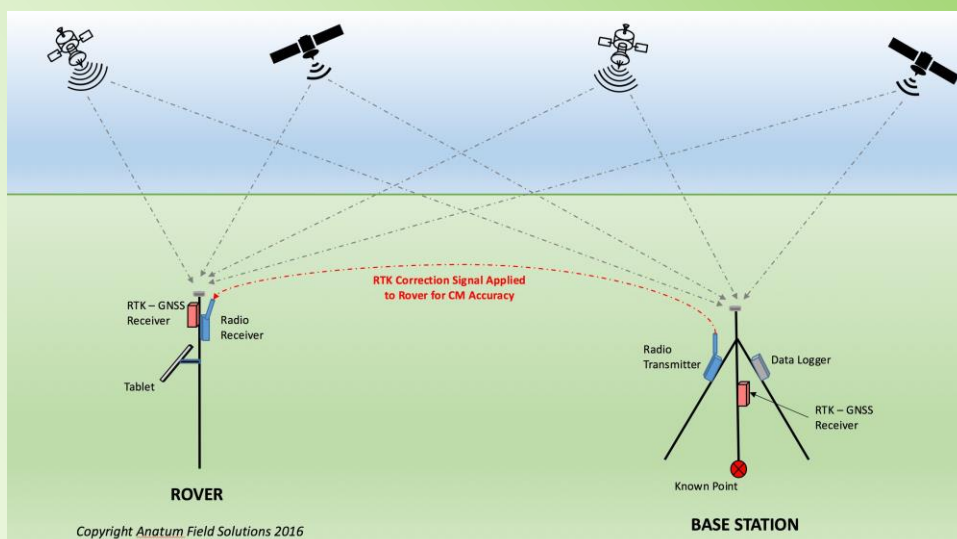
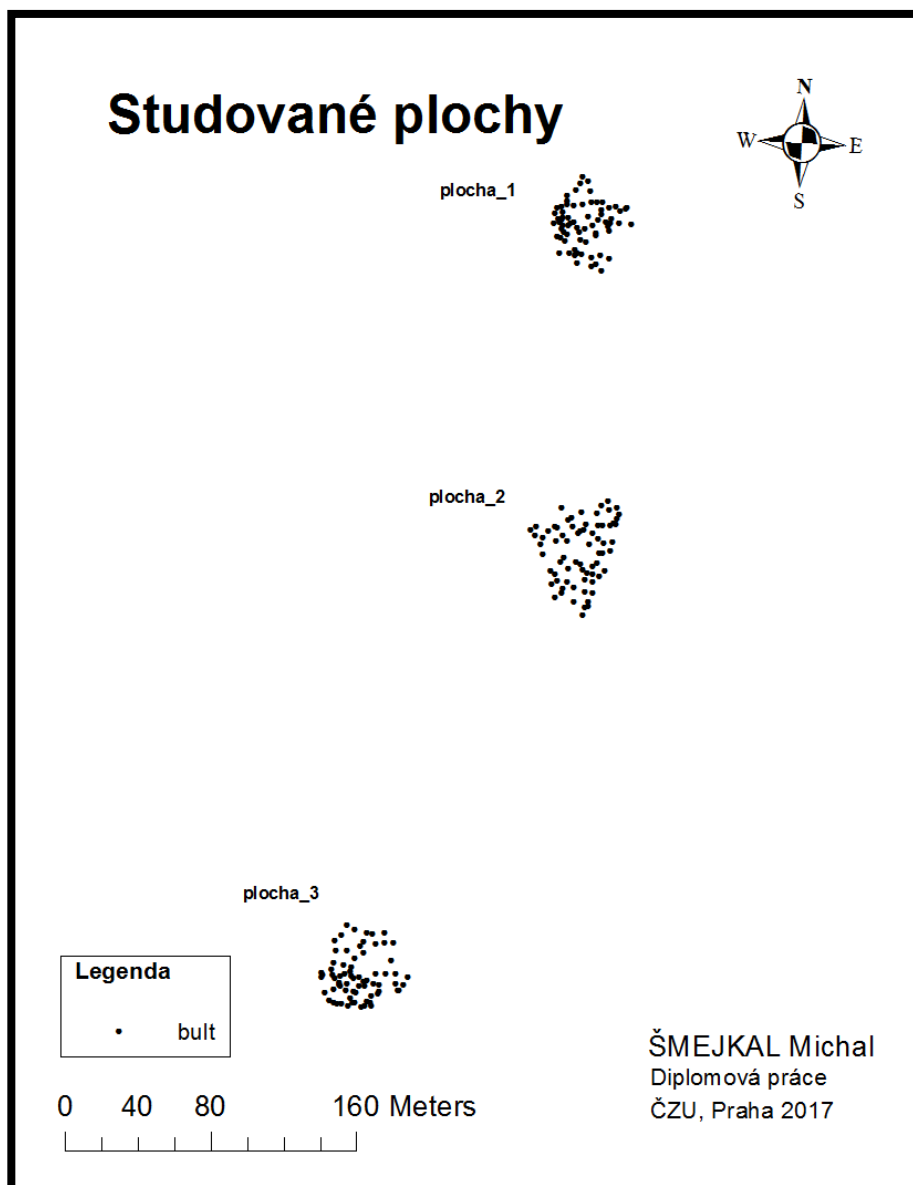
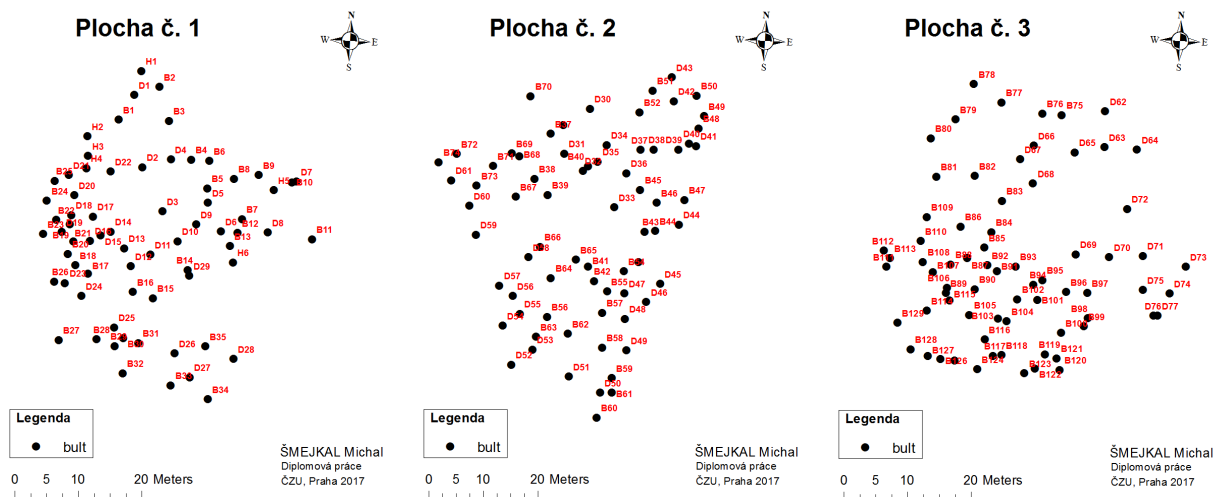


Schéma komunikace mezi totální stanicí s GPS a RTK roverem
(zdroj: <http://isanatumfieldsolutions.com/rtk-gps-explained>)



Obr. č. 2: Rozložení studovaných ploch. Celkem 212 kopečků, bylo rovnoměrně rozloženo na třech plochách. Jednotlivé plochy byly od sebe vzdáleny zhruba 180 – 215 m.



Obr. č. 3: Detaily studovaných ploch

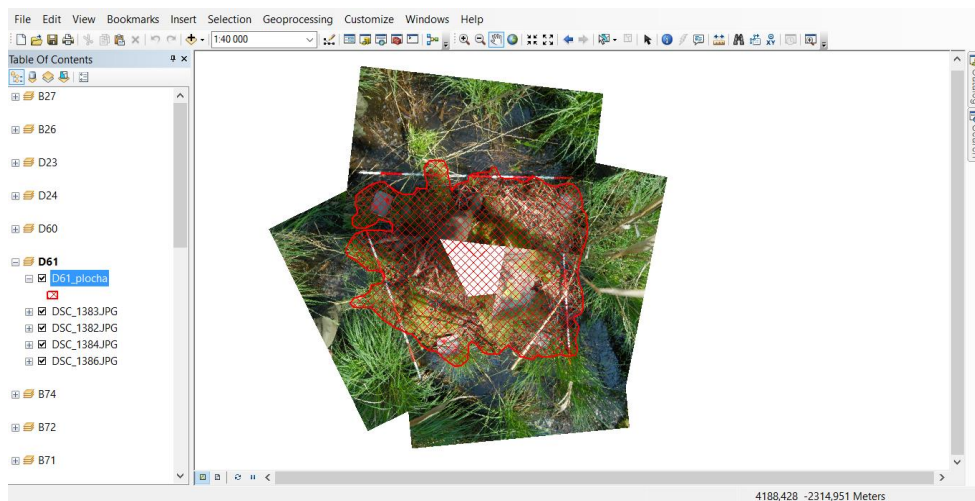
4.2.1 Fytcenologické snímkování

Součástí první fáze sběru dat bylo i fytcenologické snímkování každého kopečku. Jelikož se data sbírala primárně pro mou bakalářskou práci (Vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních olšinách na výskyt rostlinných druhů), byl každý kopeček pomyslně rozdělen na výšková pásma a proveden fytcenologický snímek a zaznamenána pokryvnost nalezených rostlin. Tato hodnota byla odhadována opticky a v procentech. Ovšem pro potřeby diplomové práce budou brána v úvahu pouze data o početnosti druhů na každém kopečku.

Zaznamenány byly všechny druhy cévnatých rostlin, včetně keřů a dřevin (ve fázi semenáčků). Celkem bylo nalezeno 46 druhů. Keřové patro bylo jen málo zastoupené. Vyskytovaly se zde například krušina olšová, jeřáb ptačí či hloh (*Crataegus sp.*) a některé mladé dřeviny. V bylinném patře se vyskytovaly typické druhy mokřadních olšin. Hojně se zde vyskytovala ostřice prodloužená (*Carex elongata*) a ostřice vyvýšená (*Carex elata*), kaprad' osténkatá, vrbina kytkokvětá (*Lysimachia thyrsoflora*), třtina šedavá a další. Méně častější výskyt byl zaznamenán například u kapradě rozložené (*Dryopteris dilatata*), sítiny rozkladité (*Juncus effusus*), violky bahenní (*Viola palustris*) či skřípiny lesní (*Scirpus sylvaticus*).

4.2.2 Určování velikosti kopečků

Druhá fáze proběhla ve dvou termínech. A to na konci října 2013 a na přelomu dubna a května 2014. Aby byla zjištěna plocha každého z 212 kopečků, všechny byly nafoceny digitálním fotoaparátem (zrcadlovkou) z horního pohledu. Na kopeček byly umístěny záchytné body vytvořené z kousku linolea a geodetická tyč pro určení měřítka. Získané fotografie byly následně v programu ArcGIS spojeny právě přes zmíněné záchytné body (obr. č. 4). Hranice kopečku byly obkresleny a z výsledného obrazce byla vytvořena nová vrstva. Nástrojem *Calculate geometry* byla zjištěna plocha kopečku. Vinou nekvalitních či dokonce chybějících fotografií nebylo možné zjistit plochu kopečku B_67 a D_49. Z tohoto důvodu byly tyto kopečky z následujících analýz vyloučeny.



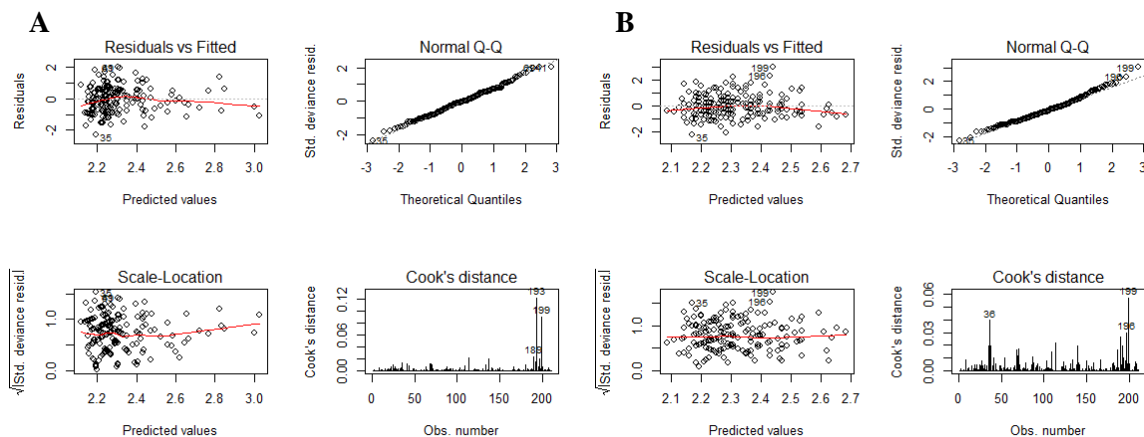
Obr. č. 4: Určování plochy kopečku v programu ArcGIS. Fotografie byly spojeny pomocí záchytných bodů a okraj kopečku byl zvektORIZOVÁN. U výsledného tvaru byla spočtena jeho plocha.

4.3 Příprava dat a statistické vyhodnocení

4.3.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů

Ke statistické analýze byl použit statistický program R (R Development Core Team 2016) Pro testování vztahu mezi dvěma veličinami, kde je jedna nezávisle proměnná (velikost kopečku a izolace kopečku) a ovlivňuje druhou, závislou proměnou (počet druhů) byl použit generalizovaný lineární model (GLM). Nejdříve byl vliv jednotlivých proměnných na druhovou bohatost testován samostatně a po té společně. Do modelů bylo použito Poissonovo rozdělení, protože se běžně používá při statistickém vyhodnocování dat o počtu druhů. Výsledný model měl tedy tvar: $md1 <- glm(pocetdruhu \sim plocha, family = poisson)$ respektive $md2 <- glm(pocetdruhu \sim vyska, family = poisson)$

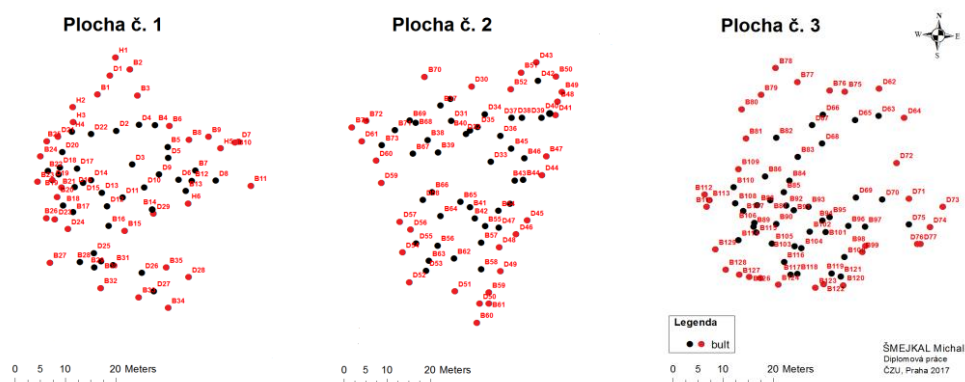
Pro kontrolu správnosti modelů byly testovány jeho residuály. Pokud je model správný, měly by se residuály oproti fitovaným hodnotám nacházet kolem nuly. V obou testovaných případech (vliv plochy na počet druhů a vliv výšky na počet druhů) bylo vše v pořádku (obrázek č. 5). Cookovi distance sice ukázaly několik hodnot, které model narušují, ovšem vzhledem k množství dat se jednalo o zanedbatelné množství a již nedošlo k žádným úpravám.



Obř. ř. 5: testování residuálů a Cookovi distance (A = plocha, B = výřka). V obou případech se residuály oproti fitovaným hodnotám nachází kolem nuly, což značí správnost modelu. Cookovi distance zobrazují právě hodnoty, které model naruřují. Vzhledem k velkému množství dat nebyl datový soubor již nijak upravován.

4.3.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů

Jak již bylo zmíněno, poloha každého kopečku byla zaznamenána totální stanicí s GPS. Získané souřadnice byly převedeny do programu ArcGIS for Desktop 10.3 (ESRI 2015). Pomocí funkce *POINT DISTANCE* byly získány vzájemné vzdálenosti mezi jednotlivými kopečky. Ke každému kopečku byl nalezen 1 a 5 nejbliřších kopečků. Hodnota nejmenší vzdálenosti sousedního kopečku byla brána jako hodnota izolace. V případě pěti nejbliřších kopečků byl použit aritmetický průměr. Ke statistickému vyhodnocení vlivu izolace na počet druhů byl opět využit GLM model. Z této analýzy byly ovšem vyřazeny kopečky na okraji každé plochy, jelikoř údaje o sousedních kopečcích nebyly logicky úplné. V blízkosti kopečku se totiž mohl nacházet jiný kopeček, který již nespadal do zájmové plochy. Údaje o izolovanosti by tak nemusely odpovídat skutečnosti a výsledky by mohly být zkreslené. Analyzováno bylo 119 kopečků (obrázek ř. 6).



Obř. ř. 6: Selekce okrajových kopečků. Červeně jsou označeny kopečky, které se nacházely na okraji zájmové plochy a nebylo tak možné získat objektivní data o jejich izolovanosti. Tyto kopečky tedy nevstoupily do dané analýzy.

Vztah byl opět testován generalizovaným lineárním modelem. Jako nezávislá proměnná vstupovala do analýzy hodnota izolovanosti kopečků a jako závislá proměnná opět počet druhů. Opět bylo použito Poissonovo rozdělení. Vzhledem k dvěma hodnotám izolovanosti (v rámci 1 kopečku a v rámci 5 kopečků), vstupovaly tyto hodnoty do modelů zvlášť. Aby byl odfiltrován efekt korelovaných proměnných, výsledný model měl tvar:

```
md3 <- glm(pocetdruhu~ plocha+vyska+izolace_1,family=poisson) respektive
```

```
md4 <- glm(pocetdruhu~ plocha+vyska+izolace_5,family=poisson)
```

Pro kontrolu správnosti modelů byly opět testovány jeho residuály. Stejně jako v předchozím případě Cookovi distance ukázaly několik hodnot, které model narušují, ovšem vzhledem k množství dat se jednalo o zanedbatelné množství a již nedošlo k žádným úpravám.

V mokřadní olšíně jsou jednotlivé kopečky od sebe odděleny vodou. A tak se zde vyskytuje mnoho rostlin přizpůsobených vodnímu režimu. Proto byly ze získaných dat odstraněny vlhkomilné druhy rostlin. Konkrétně se jednalo o druhy: *Carex elongata*, *Carex elata*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Peucedanum palustre*, *Phragmites australis* a *Lemna minor*. Tyto druhy se vyskytují zejména na okrajích kopečku a vzhledem k pohyblivé výšce vodní hladiny lze jen obtížně určit, zda jsou ještě součástí kopečku či nikoliv. Také je předpoklad, že tyto druhy se ve vodním prostředí šíří celkem dobře a výsledek by měl ukázat, jak působí fragmentace na druhy méně přizpůsobené zaplavenému prostředí. Pro potřeby této práce byly zbylé druhy označeny jako suchomilné i když se tak nejedná v pravém slova smyslu. Do každé analýzy (vliv velikosti na počet druhů a vliv izolovanosti na počet druhů) byly tedy použity dva datasey. První obsahoval všechny nalezené rostlinné druhy, zatímco druhý obsahoval pouze suchomilné druhy.

5. Výsledky

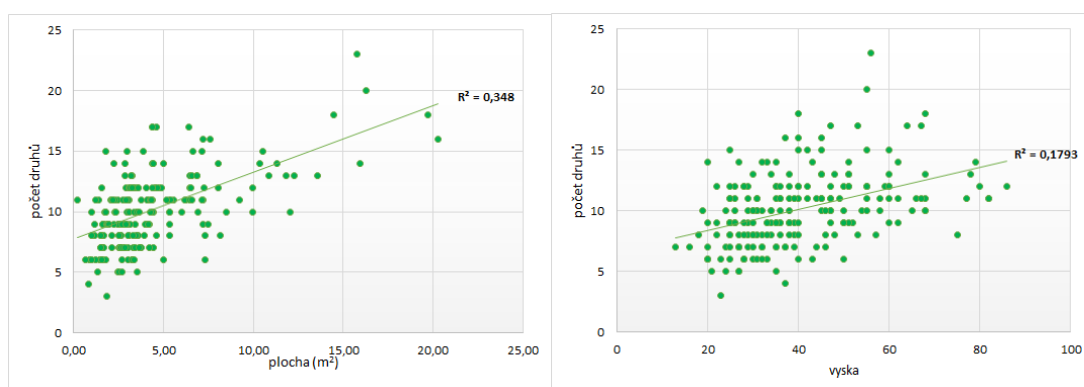
Celkově bylo zmapováno 210 kopečků na třech, několik desítek metrů od sebe vzdálených plochách. Plocha kopečků byla na celkem široké škále. Nejmenší kopeček měl plochu 0,2 m², zatímco největší kopeček 20,3 m². S výškou kopečků to bylo podobné. Nejnižší kopeček dosahoval výšky pouhých 13 cm, zatímco nejvyšší kopeček byl vysoký 85 cm. Nejbližší kopečky byly od sebe vzdáleny 0,7 m, naopak nejdelší vzdálenost mezi dvěma kopečky byla 474,4 m. Na nejméně obsazeném kopečku se vyskytovaly pouze 3 druhy. Oproti tomu na nejvíce obsazeném kopečku bylo nalezeno 23 druhů. Dá se tedy říci, že zkoumaný vzorek byl dosti variabilní a tedy dostatečně reprezentativní. Následující tabulka (tab. č. 1) obsahuje seznam všech nalezených druhů cévnatých rostlin

Tab. č. 1: Seznam nalezených druhů

latinský název		
<i>Agrostis canina</i>	<i>Frangula alnus</i>	<i>Picea abies</i>
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Galeopsis</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Galium palustre</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>Betula pubescens</i>	<i>Hottonia palustris</i>	<i>Prunus padus</i>
<i>Bidens</i> sp.	<i>Impatiens noli-tangere</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Calamagrostis canescens</i>	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>Rubus idaeus</i>
<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Juncus effusus</i>	<i>Scirpus sylvaticus</i>
<i>Cardamine dentata</i>	<i>Lemna minor</i>	<i>Scutellaria galericulata</i>
<i>Carex canescens</i>	<i>Lycopus europaeus</i>	<i>Solanum dulcamara</i>
<i>Carex elata</i>	<i>Lysimachia thyrsoiflora</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Carex elongata</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Stellaria longifolia</i>
<i>Cirsium palustre</i>	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Molinia caerulea</i> agg.	<i>Urtica dioica</i>
<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Peucedanum palustre</i>	<i>Viola palustris</i>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>	
<i>Dryopteris dilatata</i>	<i>Phragmites australis</i>	

5.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů

Obrázek č. 7 naznačuje významný vliv velikosti kopečku na počet druhů a to jak plochy, tak i výšky. V obou případech se se zvyšující se hodnotou zvyšuje i počet druhů na kopečku. Signifikantní vliv na počet druhů na kopečku měla jak plocha ($p = 3,2e-16$), tak výška ($p = 4,19e-9$) (tabulka č. 2). To znamená, že počet druhů signifikantně roste v závislosti na velikosti kopečku, přičemž plocha se jeví jako více významná.

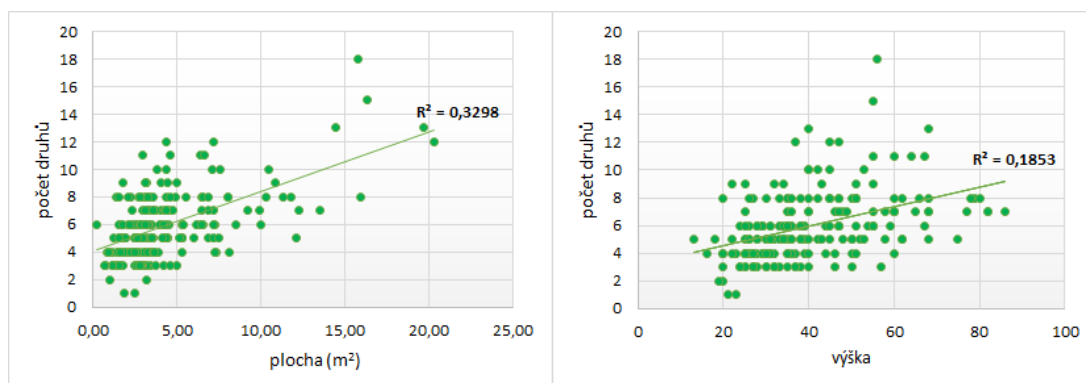


Obr. č. 7: Vliv velikosti kopečku na počet všech druhů. Je patrné, že se zvětšující se plochou i výškou kopečku, stoupá počet druhů na kopečku. To znamená, že Teorie ostrovní biogeografie se dá aplikovat i na pevnině. Jak ukazuje hodnota spolehlivosti R^2 , vliv plochy je významnější.

Tab. č. 2: Statistické vyhodnocení vlivu plochy na druhovou bohatost (všechny druhy). GLM model ukázal, že na počet druhů má signifikantní vliv jak plocha kopečku tak, i jeho výška, přičemž plocha kopečku byla vyhodnocena jako více významná. To znamená, že s velikostí kopečku prokazatelně roste počet druhů na něm.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2.107526	0.034968	60.271	< 2e-16 ***
plocha	0.045454	0.005567	8.165	3.2e-16 ***
výška	0.008150	0.001387	5.876	4.19e-09 ***

U suchomilných druhů byly výsledky podobné. S rostoucí plochou i výškou kopečku, pozitivně rostl počet druhů na kopečku (obrázek č. 8) Vliv obou faktorů byl rovněž signifikantní. Plocha ($p = < 2e-16$) byla opět více významná než výška ($p = 3.63e-10$) kopečku (tabulka č. 3).



Obr. č. 8: Vliv velikosti kopečku na počet suchomilných druhů. Je patrné, že se zvětšující se plochou i výškou kopečku, stoupá počet druhů na kopečku. Výsledky tedy ukazují, že Teorii ostrovní biogeografie lze uplatňovat i na pevnině. Jak ukazuje hodnota spolehlivosti R^2 , vliv plochy je významnější.

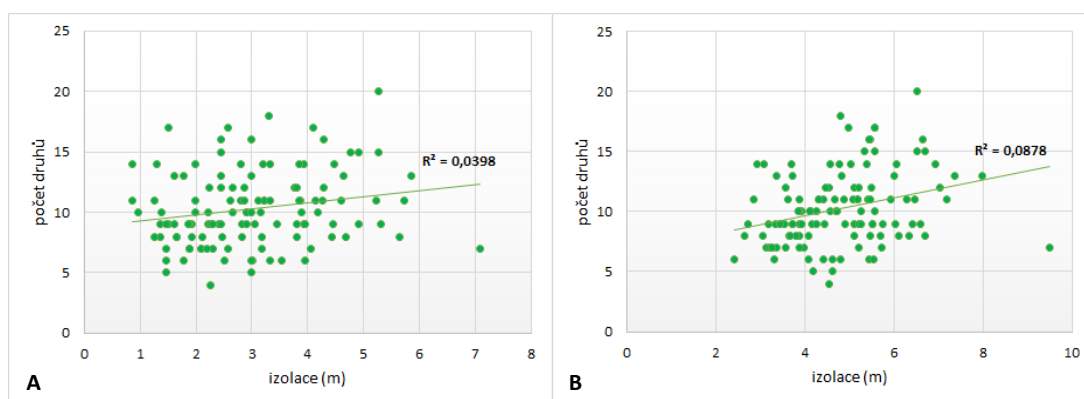
Tab. č. 3: Statistické vyhodnocení vlivu plochy na druhovou bohatost suchomilných druhů. GLM model ukázal, že na počet druhů má signifikantní vliv jak plocha kopečku tak, i jeho výška, přičemž plocha kopečku byla vyhodnocena jako více významná. To znamená, že s velikostí kopečku prokazatelně roste počet druhů na něm.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.1196254	0.1327949	8.431	< 2e-16 ***
plocha	0.05772	0.00693	8.328	< 2e-16 ***
výška	0.011153	0.001779	6.269	3.63e-10 ***

Výsledky v obou případech ukazují, že velikost kopečku má pozitivní vliv na počet druhů. S rostoucí výškou i plochou kopečku signifikantně roste počet druhů na kopečku, přičemž můžeme říci, že plocha je více významná. Jelikož i vliv výšky vyšel pozitivně signifikantní, lze říci, že výška může v určitém ohledu nahradit plochu kopečku. To znamená, že i na plošně malých kopečcích se může vyskytovat větší množství druhů, pokud je kopeček dostatečně vysoký.

5.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů

Druhou otázkou bylo, jaký vliv má izolace kopečku na počet druhů. V první řadě byla získaná data opět graficky zobrazena (obrázek č. 8). Jak je z grafů patrné, v obou případech měla hodnota izolace mírně pozitivní vliv na počet druhů na kopečku. Se zvyšující se izolovaností stoupal počet druhů. Což je ovšem v rozporu s očekáváním. Podle předpokladů by měla druhová početnost klesat se zvyšující se izolovaností. Vztah byl opět statisticky testován GLM modelem (tabulka č. 4). Aby došlo k odfiltrování efektu korelovaných proměnných, do modelu byly zahrnuty i údaje o ploše a výšce kopečku. Jak ukazuje tabulka č. 4, v obou případech převážil vliv velikosti kopečku nad vlivem izolace, který nebyl vyhodnocen jako statisticky významný. V případě izolovanosti v rámci jednoho kopečku dosáhla hodnota $p = 0,62461$ a v rámci izolace pěti nejbližších kopečků $p = 0,8024$.



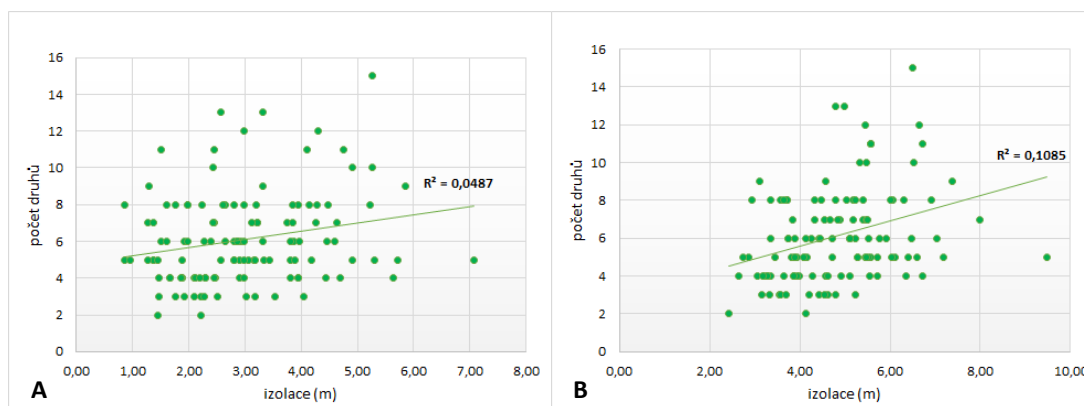
Obr. č. 8: Vliv izolace kopečku na počet druhů (všechny druhy). Počet druhů s mírou jeho izolovanosti roste. V rámci izolace jedním nejbližším kopečkem (A) je nárůst pozvolný. Naopak v rámci izolace pěti nejbližšími kopečky (B) je křivka nárůstu počtu druhů strmější. Což ukazuje i hodnota spolehlivosti R^2 .

Tab. č. 4: Statistické vyhodnocení vlivu izolace na počet druhů (všechny druhy).

GLM model ukázal, že na počet druhů na kopečku nemá jeho izolace vliv. Jako signifikantní vyšla pouze velikost kopečku. Nejvýznamnější je plocha kopečku, po té jeho výška.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.939485	0.098041	19.782	< 2e-16 ***
plocha	0.040388	0.007836	5.154	2.55e-07 ***
výška	0.005728	0.001994	2.872	0.00407 **
izolace_1	-0.012402	0.025344	-0.489	0.62461
(Intercept)	1.893435	0.123431	15.340	< 2e-16 ***
plocha	0.038755	0.007799	4.969	6.73e-07 ***
výška	0.005335	0.002086	2.558	0.0105 *
izolace_5	0.006655	0.026600	0.250	0.8024

Po odstranění vlhkomilných rostlin následoval stejný proces jako v předchozím případě. Jak zobrazuje obrázek č. 9, se vzrůstající izolací opět rostl i počet druhů na kopečku. Již na první pohled je zřejmý ještě větší pozitivní vliv než v předchozím případě. Ovšem ze statistického hlediska opět převládá vliv velikosti kopečku (tabulka č. 5). V případě izolovanosti v rámci jednoho kopečku dosáhla hodnota $p = 0,88883$ a v rámci izolace pěti nejbližších kopečků $p = 0,4374$.



Obr. č. 9: Vliv izolace na počet druhů (suchomilné druhy). Počet druhů na kopečku s mírou jeho izolovanosti roste. V rámci izolace jedním nejbližším kopečkem (A) je nárůst pozvolný. Naopak v rámci izolace pěti nejbližšími kopečky (B) je křivka nárůstu počtu druhů strmější. Což ukazuje i hodnota spolehlivosti R^2 .

Tab č. 5: Statistické vyhodnocení vlivu izolace na počet druhů (suchomilné druhy). GLM model ukázal, že na počet druhů na kopečku nemá jeho izolace vliv. Signifikantně vyšel pouze vliv plochy a výšky kopečku. Přičemž plocha se jeví jako více významná.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.262488	0.128056	9.859	< 2e-16 ***
plocha	0.048286	0.009847	4.903	9.41e-07 ***
výška	0.007933	0.002553	3.108	0.00188 **
izolace_1	-0.004581	0.032772	-0.140	0.88883
(Intercept)	1.163744	0.161318	7.214	5.43e-13 ***
plocha	0.045862	0.009819	4.671	3.00e-06 ***
výška	0.007114	0.002670	2.665	0.0077 **
distance_5	0.026662	0.034333	0.777	0.4374

V obou případech (všechny druhy a pouze suchomilné druhy) Převážil vliv velikosti kopečku nad jeho izolací. Ovšem spojíme-li to s grafickým zobrazením, lze říci, že izolovanost kopečku je korelovaná právě s jeho velikostí.

6. Diskuse

6.1 Vliv velikosti kopečku na počet druhů

Pokud budeme na jednotlivé kopečky v mokřadní olšíně nahlížet jako na ostrovní biotopy, které jsou od sebe odděleny výrazně jinou matricí (v našem případě vodní hladinou), můžeme očekávat, že se zvětšující se plochou poroste i úspěšnost uchycení nových rostlin z jiného ostrova a naopak pravděpodobnost extinkce rostlin již přítomných bude klesat (MacArthur a Wilson 1967). Tento jev může být vysvětlen dvěma faktory. Prvním faktorem je samotná velikost ostrova (MacArthur a Wilson 1967) a druhým faktorem je nabídka potenciálních mikrostanovišť (Økland a Rydgren 2008). Oba tyto faktory mohou být navzájem kladně propojeny, ovšem i plošně malé ostrovy mohou někdy nabízet velké množství mikrostanovišť a obráceně. Na větší ostrov se logicky vejde více jedinců a pravděpodobnost, že to nebudou jedinci jednoho druhu, je vysoká. Ale zároveň se vzrůstající výškou roste pravděpodobnost, že se na ostrově bude nacházet více mikrostanovišť (Økland a Rydgren 2008). Speciálně v mokřadních olšinách má výška kopečku vliv na distribuci druhů. Jak uvádí Döring – Mederake (1987), ve spodní části kopečku se vyskytují zejména vlhkomilné rostliny, zatímco na vrcholu kopečku lze nalézt i druhy suchomilné. Což potvrzuje tvrzení, že se vzrůstající výškou kopečku roste počet mikrostanovišť a tím i počet druhů.

Velikost jednotlivých kopečků v mém datasetu byla celkem rozdílná. Některé dosahovaly plochy jen okolo 1 m², naopak ty největší měly plochu i přes 20 m². S výškou to bylo podobné. Nejmenší kopečky dosahovaly výšky jen okolo 30 cm, zatímco ty největší měřily i přes 85 cm. To svědčí o velké heterogenitě tohoto biotopu (Battaglia et al. 2000) a podporuje to úvahu, že mokřadní lesy jsou vhodné pro studium druhového bohatství v závislosti na environmentálních gradientech (Økland et al. 2001). Výsledky mé studie jsou v souladu s výše uvedeným a ukázaly, že velikost kopečku má pozitivní vliv na počet druhů. Vliv plochy kopečku byl vyhodnocen jako více významný, ovšem i výška byla označena jako signifikantní. To naznačuje, že výška kopečku by mohla nahrazovat efekt plochy. Mohu tedy říci, že obecně platné biogeografické zákonitosti platí i na malém měřítku.

Druhým faktorem, který se rovněž musí brát v úvahu je vzájemná vzdálenost mezi jednotlivými ostrovy. Druhová diverzita na ostrově totiž klesá se stoupající izolovaností (Brown a Kodric-Brown 1977). Pokud toto vše spojíme dohromady,

dostaneme základ osvědčené Teorie ostrovní biogeografie, která je známá již od roku 1967 (MacArthur a Wilson). I v dnešní době je tato teorie platná a neustále doplňována nejrůznějšími studii (např. Lomolino 2000). Mokřadní olšiny jsou tedy jedním z důkazů, že tuto teorii lze aplikovat i na pevninské biotopy a nevtahuje se pouze na klasické ostrovy v moři. I zde totiž platí, že na počet druhů na ostrově má vliv velikost, vzájemná vzdálenost, nabídka mikrostanovišť a vzájemná kombinace těchto faktorů.

Při testování vlivu velikosti kopečku na počet druhů se jasně prokázal pozitivní vliv. Mé výsledky tedy korespondují s mnoha dalšími studii a dokazují, že se vzrůstající velikostí ostrova (v mém případě kopečky v mokřadní olšině) roste i počet druhů. Do analýzy vstupovaly dva parametry kopečků a to plocha a výška. A právě na tyto dva parametry se dá uplatnit výše zmiňovaný mechanismus osídlování ostrova. Tento efekt lze vysvětlit tím, že se vzrůstající velikostí kopečku roste heterogenita mikroreliefu a tím i počet mikrostanovišť, což má za následek nárůst počtu druhů na kopečku. Což ostatně potvrdil například Økland et al. (2001), který se zabýval především mokřadními lesy v Norsku. V jedné ze svých studií studoval právě vztah mezi mikrorelieфом a počtem druhů. Jeho výsledky ukazují, že se vzrůstajícím mikrorelieфом roste počet druhů.

6.2 Vliv izolovanosti kopečku na počet druhů

Kromě velikosti ostrova (stanoviště) je podle MacArthura a Wilsona (1967) důležitá také jeho izolovanost. V jejich pojetí se izolovaností myslí vzdálenost ostrova od pevniny, která má vliv na intenzitu kolonizace ostrova. Je tedy potřeba určité opatrnosti při aplikaci jejich teorie na suchozemská prostředí (Lövei et al., 2006), jelikož to, co může být pro jeden druh „ostrovem“, může být pro jiný druh „mořem“ a naopak (Storch a Mihulka 2000).

Pokud nás tedy zajímá vliv izolovanosti jednotlivých plošek (ostrovů) na počet druhů, je potřeba se také zmínit o heterogenitě prostředí. Predikce, že heterogenní prostředí podporuje více druhů než homogenní, je jednou z nejstarších myšlenek v ekologii (McIntosh 1985). Předpokládá se, že vztah mezi heterogenitou a rozmanitostí (HDR) by měl být kladný. Částečně k tomu přispívají i teorie, které odkazují na stupeň variability a množství dostupných nik (Tilman 1982).

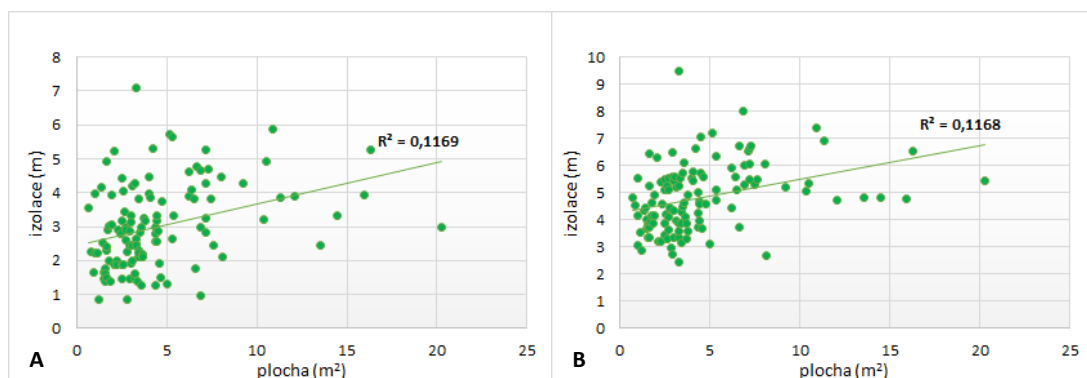
Model, který vyvinuli Kadmon a Allouche (2007), poskytuje důležitý pohled na tento problém. Jejich model podle očekávání ukázal, že heterogenita životního prostředí zvyšuje druhovou bohatost. Nicméně je-li prostor omezený, zvýšení počtu jednotlivých plošek přichází na úkor snížení členů každé konkrétní plošky. Což zvyšuje pravděpodobnost, že druh specializovaný pro daný typ plošky se může stát obětí náhodných procesů. Proto jestliže máme pouze omezený prostor, zvýšení heterogenity může nepřímo vést ke snížení druhové diverzity. Tamme et al. (2010) svou teorií mikrofragmentace poskytují související vysvětlení. Domnívají se, že s rostoucí heterogenitou (kdy se zvyšuje podíl fragmentace) se snižuje konektivita mezi stanovišti stejného typu. Což znamená, že tato stanoviště jsou od sebe určitým způsobem izolována. A právě tuto teorii jsem se pokusil přenést na biotop mokřadní olšiny. Vodní matrici mezi kopečky jsem bral jako určitý způsob fragmentace a naopak kopečky představovaly stanoviště stejného typu, mezi nimiž by měla být určitá konektivita.

Vrátíme-li se k Teorii ostrovní biogeografie (MacArthur a Wilson 1967), která tvrdí, že na ostrově je tím více druhů, čím je větší a méně izolovaný, musíme si uvědomit, že toto platí především na skutečných ostrovech v moři. Pokud ji budeme aplikovat na suchozemské prostředí, zejména efekt izolace funguje trochu jinak. Protože například izolovanost mimoprodukčního ostrova v moři orné půdy není tak zásadní jako u skutečných ostrovů (Lövei et al., 2006). Vzájemná vzdálenost kopečků ve studované oblasti se pohybovala v průměru okolo 4 m. Překonat tuto vzdálenost je pro většinu rostlin, respektive jejich semena, poměrně snadné (Nilsson et al. 2010). Což ostatně ukazují i mé výsledky. Izolovanost kopečku sice měla mírný vliv na počet druhů, ovšem efekt velikosti plochy byl více významný. Dá se tedy říci, že velikost kopečku má pro rostliny v tomto prostředí zásadní význam a izolace zde nehraje příliš velkou roli.

V prvním případě vstupovaly do analýzy všechny druhy, mezi nimiž bylo i mnoho druhů vyloženě přizpůsobených k životu v těchto extrémních podmínkách. A právě to může být jedním z možných vysvětlení, proč počet druhů s izolovaností neklesal. Velká část rostlin vyskytujících se v blízkosti vodního prostředí má schopnost šířit své diaspory vodou a to hned několika způsoby. Buď plavou na vodní hladině, ponoří se nebo se přichytí plovoucích organických zbytků (Nilsson et al. 2010). Tento způsob šíření se nazývá hydrochorie a v rámci společenstva působí několika faktory. Jednak zvyšuje efektivní velikost populace, protože se daleko více

jedinců dokáže rozmnožit a také zajišťuje dlouhověkost populace a vlivem vnitrodruhové konkurence kontroluje její prostorové uspořádání. A v neposlední řadě zajišťuje druhovou kolonizaci mokřadních společenstev a zajišťuje tak udržení druhové diversity (Nilsson et al. 2010). V mokřadní olšíně se nejvíce uplatňuje tzv. nautohydrochorie, což je šíření diaspor na povrchu vodní hladiny (Parolin 2005). A právě tento způsob šíření poskytuje vysoký potenciál pro šíření na dlouhé vzdálenosti a kolonizaci izolovaných plošek (Nilsson et al. 2010). Mezi rody, které jsou velmi dobře schopny se šířit vodou a následně vyklíčit ze semen nebo vegetativních fragmentů, patří například *Equisetum*, *Galium*, *Salix*, *Alnus*, *Betula*, *Achillea*, *Deschampsia* a zejména *Carex* (Andersson a Nilsson 2002). Semena jiných druhů se po kontaktu s vodou ihned potopí. Vyklíčí a v určité fázi vývoje vyplavou na hladinu, po které se volně pohybují. Než zakoření na vhodném místě, jsou schopné se pohybovat na vodní hladině i několik dní. Mezi takto se šířící rostliny lze zařadit rody *Typha*, *Juncus*, *Hottonia* (Cook 1990). Ne náhodou se mnoho z těchto rodů objevilo i v mé studii.

A právě z těchto důvodů byly z dalšího testování odebrány vlhkomilné rostliny. Avšak i v tomto případě byl vliv izolovanosti méně významný než efekt velikosti kopečku. Jednou z možností, jak tento jev vysvětlit by mohlo být, že i přes určitou korekci byly v datovém souboru ponechány rostliny dobře přizpůsobené tomuto prostředí. Druhou možností je, že izolovanost kopečku je korelována s jeho velikostí. Protože při bližším zkoumání získaných dat vychází najevo, že s plochou kopečku rostla jeho izolovanost (obrázek č. 11). Jinak řečeno, ty největší kopečky patřily k těm nejizolovanějším.



Obr. č. 11: Vztah mezi plochou kopečku a jeho izolací. Z grafu je patrné, že izolovanost kopečku roste s jeho plochou, tedy že největší kopečky jsou zároveň těmi nejizolovanějšími. V obou případech výpočtu izolovanosti (A) 1 nejbližší kopeček a (B) 5 nejbližších kopečků byla míra nárůstu téměř stejná, jak ukazuje hodnota spolehlivosti R^2 .

7. Závěr

Teorie ostrovní biogeografie praví, že počet druhů na ostrově závisí na jeho velikosti a také na jeho vzdálenosti od pevniny, tedy izolovanosti. Tato teorie se povětšinou aplikuje na skutečné ostrovy v moři, tudíž na velkém měřítku. Ale jak to funguje na pevnině a v malém měřítku? Zjistit to, bylo cílem této diplomové práce. Konkrétně jsem se zabýval vlivem velikosti kopečků a jejich prostorové distribuce na druhovou diverzitu rostlin lesního mokřadu. V první části jsem se zaměřil obecně na vztah mezi velikostí plochy a počtem druhů. V druhé části jsem řešil vztah mezi heterogenitou prostředí a počtem druhů. S heterogenitou sice počet druhů obecně roste, ale jen do určitého bodu. Přílišná heterogenita může působit negativně, jelikož se plocha stanoviště zmenší natolik, že již není schopno uživit všechny druhy. Zároveň jsou tato stanoviště od sebe izolována, pro druh nevhodnou, maticí. Může tak docházet k lokálním extinkcím. Tuto problematiku řeší takzvaná mikrofragmentace, která je v poslední době velmi diskutovaným faktorem, ovlivňujícím druhové bohatství na malém měřítku.

Pro mou práci jsem si vybral jeden z nejvhodnějších typů biotopu pro výzkum heterogenity na malém měřítku, mokřadní olšinu. Díky svému typickému reliéfu, který je tvořen kopečky a sníženinami (chcete-li bulvy a šlenky), je tento biotop velice vhodný. Jednotlivé kopečky se totiž nachází v jinak zcela zaplaveném biotopu a voda mezi nimi tvoří jakousi bariéru. Zde bylo na třech plochách zmapováno 210 náhodně vybraných kopečků. Jednotlivé plochy byly od sebe vzdáleny asi 200 metrů. U každého kopečku byla zaznamenána jeho přesná poloha, výška, plocha a byl udělán fytoocenologický snímek. Ze získaných dat o poloze kopečků byla vypočtena vzájemná vzdálenost mezi kopečky. Vzdálenost mezi dvěma nejbližšími byla brána jako hodnota izolace daného kopečku. Totéž bylo provedeno s pěti nejbližšími kopečky, kdy hodnota izolace byla vypočtena jako aritmetický průměr vzdáleností mezi kopečky. Všechna získaná data byla statisticky testována. V souladu s Teorií ostrovní biogeografie a s teorií o mikrofragmentaci byly stanoveny dvě základní otázky (i) Jaký vliv má velikost kopečku na druhovou diverzitu a (ii) Jaký vliv má izolovanost kopečku na druhovou diverzitu.

Výsledky této studie ukázaly, že velikost kopečku má vliv na počet druhů. Lze tedy říci, že Teorii ostrovní biogeografie můžeme aplikovat i v tak specifických biotopech jako je mokřadní olšina, a její zákonitosti platí i na malém měřítku.

Zároveň bylo potvrzeno, že heterogenita prostředí zvyšuje počet druhů, jelikož vliv výšky kopečku vyšel signifikantně i při započtení efektu plochy kopečku. Izolovanost kopečku byla kladně korelována s jeho plochou, čemuž nahrává i fakt, že nejvíce izolované kopečky byly zároveň těmi největšími a tak vliv plochy převážil nad vlivem izolovanosti. Zároveň se domnívám, že druhy obývající tyto zamokřené biotopy jsou přizpůsobené k životu v těchto extrémních podmínkách a šířit se vodou na vzdálenost několika metrů jim nedělá problém. Touto prací jsem tedy potvrdil, že velikost ostrova má významný pozitivní vliv na druhovou diverzitu i na malém měřítku.

8. Seznam použité literatury

Ackerly D. D. a Cornwell W. K., 2007: A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10: 135–145.

Albrechtová A., 1998: Inventarizační průzkum přírodní rezervace Vrbenské rybníky – Vegetační kryt

Arrhenius O., 1921: Species and Area. *Journal of Ecology* 9: 95 – 99.

Andersson E. a Nilson C., 2002: Temporal variation in the drift of plant litter and propagules in a small boreal river. *Freshwater Biology* 47:1647- 1684.

Battaglia L. L., Fore S. A. a Sharitz R. R., 2000: Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 2000: 1041 -1050.

Begon M., Harper J. L. a Townsend C. R., 1997: *Ekologie, jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

Brinke T. a Šebestian J., 2009: Českobudějovické rybníky. Významné ptačí území roku 2009 – navržená ptačí oblast soustavy Natura 2000. Česká společnost ornitologická. ČB.

Brown J. H. a Kodric-Brown A., 1977: Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.

Burton M. L. a Samuelson L. J., 2008: Influence of urbanization on riparian forest diversity and structure in the Georgia Piedmont, US. *Plant Ecol.* 195: 99–115.

Coila B., 2009: What is Island Biogeography? A Simple Explanation of the Theory of Island Biogeography [online] <http://www.suite101.com>, [cit. 2016-12-20]

Collins B. S. a Battaglia L. L., 2002: Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental canopy gaps. *For. Ecol. Manag.* 155: 279–290.

Cook C. D. K., 1990: Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (S. G. Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany* 37: 325- 340.

Cook, W. M., Lane, K. T., Foster, B. L. a Holt, R. D., 2002: Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5: 619–623.

Döring-Mederake U., 1990: Alnion forests in Lower Saxony (FRG), their ecological requirements, classification and position within Carici elongatae-Alnetum of Northern Central Europe. *Vegetatio* 89: 107–119.

ESRI 2015. ArcGIS Desktop 10.3 Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Ettema C. H. & Wardle D. A., 2002: Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177–183.

Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C., Siriwardena GM, Martin J-L., 2011: Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112.

Gonzalez A., Lawton J. H., Gilbert F. S., Blackburn T. M. a Evans-Freke I., 1998: Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281:2045–2047.

Groom M. J. a Schumaker N., 1993: Evaluating landscape change: patterns of worldwide deforestation and local fragmentation. In: Kareiva PM, Kingsolver JG, Huey RB (eds) *Biotic interactions and global change*. Sinauer, Sunderland, Mass., pp 24–44.

Helm A., Hanski I. a Pärtel M., 2006: Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9: 72–77.

Holsinger K. E., 2000: Demography and extinction in small populations. In: Young A. G., Clarke G. M. (eds) *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–74.

Hortal J., Triantis KA., Meiri S., Thebault E. a Sfenthourakis S., 2009: Island species richness increases with habitat diversity. *Am Nat* 174: 205–217.

Hutchinson George E., 1957: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Concluding remarks, 22, 415-427.

Chlupáč I., Brzobohatý R., Kovanda, J. a Stráník Z., 2002: *Geologická minulost České republiky*. – Academia, 436 s. Praha.

Chytrý M., Kučera T. a Kočí M., (ed.) 2010: *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 307 s.

Kadmon R. a Allouche O., 2007: Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *American Naturalist* 170: 443–454.

Karst J., Gillbert B. a Lechowicz M. J., 2005: Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scale. *Ecology* 86: 2473–2486.

Kolář F., Matějů J., Lučanová M., Chlumská Z., Černá K., Prach J., Baláž V. a Falteisek L., 2012: Ochrana přírody z pohledu biologa: Proč a jak chránit českou přírodu. Dokořán s. r. o., Praha, 213 s.

Laanisto L., Tamme R., Hiiesalu I., Szava-Kovats R., Gazol A. a Pärtel M., 2013: Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity–diversity relationships. *Oecologia* 171, 217–226.

Lassen H. H., 1975: The diversity of freshwater snails in view of the equilibrium theory of island biogeography. *Oecologia*, vol. 19, 1: 1 -8.

Leica GPS systém 1200 – návod pro rychlý start.pdf dostupné na: http://www.gefos-leica.cz/ftp/GPS/Navody/CZ_Rychlonavody/GPS1200_rychlonavod.pdf, citováno 30. 3. 2017

Lomolino M. V., 2000: Ecology's Most General, Yet Protean Pattern: The Species-Area Relationship. *Journal of Biogeography*, Vol. 27, No. 1 (Jan., 2000), pp. 17-26.

Lövei G.L., Magura T., Tóthmérész B. a Ködöböcz V., 2006: The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography* 15: 283 – 289.

Lučan R. K., 2004: Sezónní dynamika aktivity a biotopové preference společenstva netopýrů Českobudějovické pánve. *Vesperlitio* 8, 69 - 97.

MacArthur R. H., Wilson E. O., 1967: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

McIntosh R. P., 1985: *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Naiman R. J. a Décamps H., 1997: The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621 –658.

Nilsson C., Brown L. R., Jansson R. a Merritt D. M., 2010: The role of hydrochory in structuring riparian end wetland vegetation. *Biol. Rev.* 85: 837- 858.

Økland R. H. a Rydgren K., 2008: Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* 19(1): 67-74.

- Økland R. H., Økland T. a Rydgren K., 2001: A Scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires: reply to Wheeler and Proctor. *Journal of Ecology* 89: 481-486.
- Palmer M. W., 1992: The coexistence of species in fractal landscapes. *The American Naturalist* 139:375–397.
- Palmer M. W., 1994: Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 29: 511-530.
- Parolin P., 2005: Ombrohydrochory: Rainoperated seed dispersal in plants - With special regard to jet-action dispersal in Aizoaceae. *Flora* 201: 511-518.
- R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reynolds H. L., Mittelbach G. G., Darcy–Hall T. L., Houseman G. R. a Gross K. L., 2007: No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology* 95: 723–733.
- Robinson G. R., Holt R. D., Gaines M. S., Hamburg S. P., Johnson M. L., Fitch H. S. a Martinko E. A., 1992: Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 257:524–526
- Schenk H. J. a Jackson, R. B., 2002: Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90: 480–494.
- Silvertown J., 2004: Plant coexistence and the niche. *Trends In Ecology and Evolution* 19: 605–611.
- Soons M. B. a Heil G. W., 2002: Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs. *J. Ecol* 90:1033–1043.
- Spellerberg I. F., William J. a Sawyer D., 1999: *An Introduction to Applied Biogeography*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Storch D. a Mihulka S., 2000: *Úvod do souasné ekologie*. Portál, Praha, 160 s.
- Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L., Szava-Kovats R. a Partel M., 2010: Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *J. Veg. Sci.* 21:796–801.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M. C., Schwager M. a Jeltsch F., 2004: Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.

Tilman D. a Pacala S., 1993: The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) Species diversity of ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, 13–25.

Tilman D. 1982: Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ, US.

Vreugdenhil D., Terborgh J., Cleef A. M., Sinitsyn M., Boere G. D., Archaga V. L. a Prins H. H., 2003: Comprehensive protected areas system composition and monitoring. Shepherdstown, WV: WICE.

Wilson S. D.. 2000: Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. In: Hutchings, M. J., John, E. A. a Stewart A. J. A. (eds.) The environmental heterogeneity. pp. 53–69. Blackwellecological consequences of Scientific, Oxford, UK.