



ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE

**OSIDLUJÍ ROSTLINNÉ DRUHY NOVĚ VZNIKLÉ LESY V ÚDOLÍCH RYCHLEJI:
TEST ÚDOLNÍHO FENOMÉNU**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Autor: Anežka Holešťová

2017

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Anežka Holešťová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Osídlují rostlinné druhy nově vzniklé lesy v údolích rychleji: test údolního fenoménu

Název anglicky

Do plant species colonize recent forest more quickly in river valleys: test of the river migration phenomenon

Cíle práce

Zjistit, zda nově vzniklé lesy v říčním údolí jsou více nasyceny rostlinnými druhy v porovnání s nově vzniklými lesy mimo údolí.

Hypotéza: Lesy v říčním údolí budou více nasyceny rostlinnými druhy, protože migrační rychlost je v údolích vyšší než v okolní krajině (říční fenomén).

Metodika

Bude vybrána síť ploch lesní vegetace zahrnující nově vzniklé a starobylé lesy v údolí Labe a v okolí krajině. Bude porovnána diverzita rostlin a druhové složení na plochách v údolí a okolní krajině. Nasycenost druhy ve společenstvu bude představovat rozdíl mezi počtem druhů ve starobylém a nově vzniklém lese.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

starobylý les, fragmentace krajiny, říční koridor, migrace

Doporučené zdroje informací

- Bossuyt, B., Hermy, M., & Deckers, J. (1999). Migration of herbaceous plant species across ancient–recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87(4), 629-638.
- Burkart, M. (2001). River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: a review of a poorly understood plant distribution pattern. *Global Ecology and Biogeography*, 10(5), 449-468.
- Flinn, K. M., & Vellend, M. (2005). Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(5), 243-250.

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douša, 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 11. 04. 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 12.4.2017

Anežka Holešťová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu své bakalářské práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za věnovaný čas a poskytnutí cenných rad. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za jejich velkou podporu.

Abstrakt

Předpokládá se, že údolní fenomén vede ke zvýšené druhové diverzitě v údolích vzhledem k okolní rovinné nebo málo zvlněné krajině. Dosud však schází studie, které by vliv údolního fenoménu potvrdily nebo vyvrátily. Základním předpokladem působení údolního fenoménu je, že se snižuje počet druhů ve společenstvech podél gradientu vzdálenosti od řeky. Dalším předpokladem je, že sukcesně mladé lesy budou rychleji kolonizovány v blízkosti řeky než v lesích mimo údolí. Tyto předpoklady byly testovány na lesní vegetaci v údolí Labe a jeho okolí v CHKO České středohoří. Pro jejich potvrzení byla použita data získaná metodou fytoocenologických snímků. Data byla následně analyzována v prostředí programu R s použitím tzv. zobecněných lineárních modelů a analýzy rozptylu. Vliv údolního fenoménu potvrzen byl. Počet druhů ale s rostoucí vzdáleností od řeky neklesal, naopak se zvyšoval, a to jak v případě celkového počtu druhů, tak v případě pouze lesních druhů. Hlavní roli v rostoucí diverzitě druhů mělo odlišné geologické podloží mezi údolím a okolní krajinou. Mladý les v údolí obsahoval vždy více druhů než les starobylý, zatímco lesy mimo údolí vykazovaly stejnou diverzitu u mladého a starobylého lesa. To ukazuje, že rostlinné druhy v údolí osidlují mladé lesy rychleji a ve větším množství než mimo údolí. Předkládaná práce potvrzuje, že diverzita rostlinných druhů je významně ovlivněna údolním fenoménem, tedy vyšší rychlostí kolonizace biotopů v údolích.

Klíčová slova:

údolní fenomén, říční údolí, starý les, mladý les, kolonizace rostlin, diverzita rostlinných druhů

Abstract

The river phenomenon causes a higher diversity in river valleys compared to a surrounding flat landscape. There are two assumptions on the influence of the river phenomenon on species diversity and community processes. The first assumption is a higher diversity in river valleys and a lower diversity in areas behind it. The second assumption is a faster species colonization of suitable habitats in a river valley. If we regard the influence of the river phenomenon according to a forest succession age, another assumption therefore is a higher diversity in successive young forests in river valleys compare to a diversity of these forest types in areas outside the valley. If there is no influence of the river phenomenon, is possible that there are another factors like different habitats or geological conditions. These assumptions were tested in the Labe valley in protected landscape area České středohoří. Data were analyzed with generalized linear model (GLMs) and analysis of variance which were calculated using the statistical program R. The first assumption of the influence of the river phenomenon was not confirmed. A number of species increased in a opposite direction than expected, i.e. with a distance from the river. On the other side, the second assumption of the river phenomenon was confirmed. In the river valley recent forests included more species than ancient forests, whereas opposite situation was recorded in recent and ancient forests outside the valley. It means that plant species colonize faster recent forests in the river valley. The study suggests that the river phenomenon importantly influence a diversity of plant species, but only due to a faster colonization of suitable habitats in river valleys.

Keywords: river phenomenon, river valleys, ancient forest, recent forest, plant colonization, diversity of plant species

Obsah

1 Úvod.....	9
1.1 Údolní fenomén.....	9
1.2 Kolonizace lesa rostlinnými druhy.....	11
1.3 Vztahy mezi jednotlivými faktory ovlivňující diverzitu v údolí.....	13
2 Cíle	14
3 Metodika.....	15
3.1 Studovaná oblast	15
3.2 Vymezení lokalit fytoecologického snímkování.....	16
3.3 Sběr dat.....	16
3.4 Analýza dat.....	16
4 Výsledky.....	20
4.1 Vzdálenost.....	20
4.2 Biotopy	21
4.3 Geologie	24
5 Diskuze.....	26
5.1 Předpoklady a jejich (ne)potvrzení	26
5.2 Vliv biotopů na diverzitu.....	27
5.3 Vliv geologických podmínek na diverzitu	29
5.4 Další možná testování	30
5.5 Shrnutí	30
6 Závěr.....	31
7 Seznam literatury.....	32

1 Úvod

1.1 Údolní fenomén

Údolní nebo také říční fenomén je označení pro hluboká ostře zaříznutá údolí, která jsou druhově bohatší než okolní mírně zvlněná krajina, a to nejen z důvodu větší heterogenity údolního prostředí, ale také z důvodu migrace druhů kaňonem řeky, jak podél toku, tak po údolních svazích. Tuto heterogenitu a migraci způsobují abiotické i biotické faktory (Jeník & Slavíková 1964; Blažková 1964).

Mezi abiotické faktory můžeme řadit jak reliéf údolí, tak geologické či klimatické podmínky. Reliéf tvoří různě strmé údolní svahy. Meandrující říční tok navíc způsobuje erozi, která odhaluje matečnou horninu těchto svahů. Ta svými fyzikálními i chemickými vlastnostmi ovlivňuje druhovou skladbu. Reliéf je dále utvářen mnoha menšími potoky, které se vlévají do říčního toku a tvoří tak malá údolí kaňonovitého rázu (Jeník & Slavíková 1964; Blažková 1964).

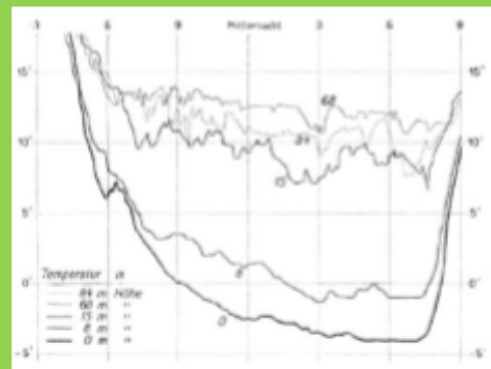
Z hlediska klimatických podmínek má meandrující říční tok také za následek střídání svahů různých orientací, které vytvářejí prudké mikroklimatické kontrasty. Asi největší kontrast můžeme nalézt mezi svahy orientovaných na S a na J. Zatímco severní svahy jsou chladné a vlhké, jižní svahy jsou naopak teplé a suché. To podmiňuje i druhovou skladbu těchto svahů. Na severních svazích se vyskytují druhy stínomilné a náročné na půdní vlhkost, na jižních svazích pak druhy světlo milné snášející nedostatek vody (Ložek 1974). Obrázek 1 tento jev názorně představuje na příkladu Tichého údolí v Praze.

Převažující „V“ tvar říčních údolí má vliv na usměrnění vzdušného proudění a vytváření charakteristických teplotních inverzí (Box 1). To umožňuje druhům adaptovaným na podmínky vyšších nadmořských výšek přežít i v podmínkách níže položených oblastí, jako jsou právě údolí (Zelený & Chytrý 2007).

Box 1 Údolní inverze

V údolích vznikají často radiční inverze vlivem stékání studeného vzduchu po údolních svazích. Tyto inverze jsou obvykle nejvýraznější v době východu Slunce, někdy ale vydrží dlouho přes den. Studený (hustý) vzduch sesedá na dno údolí. Tím se vytváří teplotní rozdíly, které vyvolávají v údolí vlastní systém proudění. Nejvyvinutější a nejsymetrickější údolní větry vznikají v úzkých a hlubokých údolích, které jsou severo-jívně orientované.

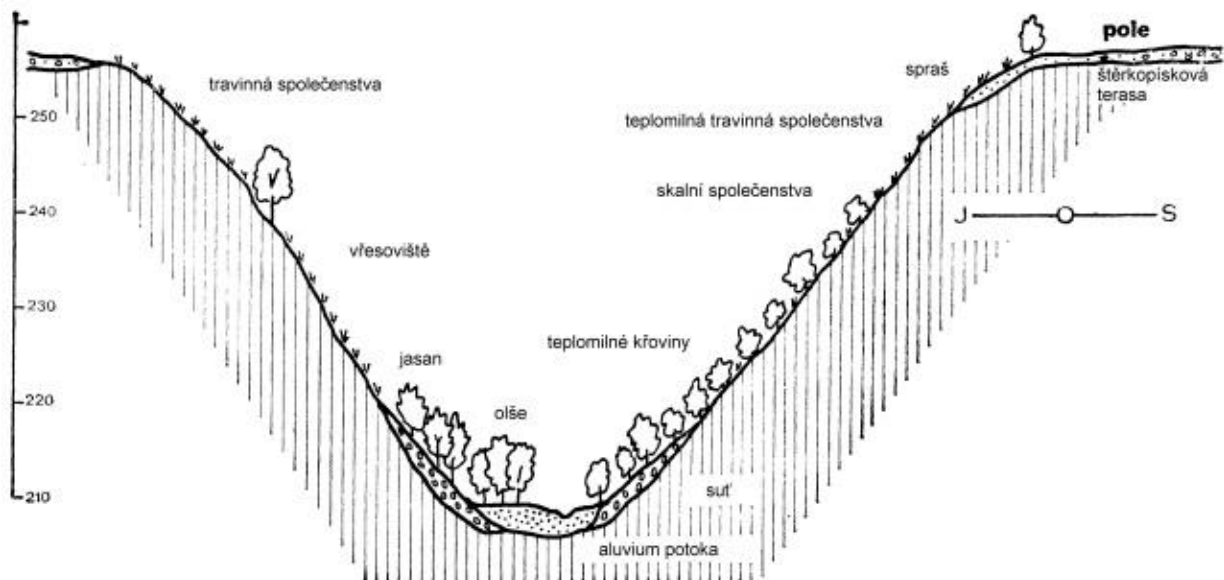
Chod teploty v noci v různých výškách (převzato z Geiger 1942)



Noční teplota v údolí Ponomo (Kalifornie) ve výškách 0, 8, 15, 68 a 84 metrů nad povrchem.

Geologické podloží na dně údolí je v mnoha případech tvořeno sedimentárními horninami, které se zde usadily poté, co se koryto říčního toku více zařízlo do údolí a způsobilo tak snížení vodní hladiny. Mezi tyto sedimentární horniny patří prachovce, pískovce, slínovce či jílovce s odlišnými chemickými vlastnostmi. Záleží na tom, jaký typ sedimentárními horniny se zde vyskytuje. Např. o jílovcích je známo, že špatně zadržují vodu, což způsobuje větší vlhkost půdního prostředí, a tím i výskyt druhů náročnějších na dostatek vody. Výskyt sedimentárních hornin ovšem neplatí pro údolní svahy, které jsou převážně skalnaté tvořené vulkanickými horninami (Ložek 1974).

Abiotické faktory ovlivňují faktory biotické. Jak už bylo zmíněno, teplotní inverze umožňují mnoha druhům vyšších nadmořských výšek přežít i v níže položených údolích a naopak. Údolí tak fungují jako migrační cesta pro sestup nebo výstup těchto druhů. Také odhalené skalní výstupy umožňují migraci druhům nelesních společenstev, které by se jinak přes husté lesní pokryvy nemohly rozšiřovat (Zelený & Chytrý 2007). Tyto výstupy navíc hrály důležitou roli po skončení poslední doby ledové jako útočiště pro druhy otevřené krajiny, které tak vytvářely refugia glaciálních a preglaciálních reliktnů (Jeník & Slavíková 1964). Navíc údolí představují málo přístupné lokality, což má za následek výskyt mnoha míst neovlivněných člověkem, kde se zachovala původní vegetace (Zelený & Chytrý 2007).



Obrázek 1 Průřez Tichým údolím s chladnomilnějším společenstvem na severním svahu a teplomilnými skalními společenstvy na svahu jižním a se zachovalou údolní nivou na dně údolí (převzato z Moravec & Neuhäusl 1991).

1.2 Kolonizace lesa rostlinnými druhy

Říční toky jsou samy o sobě biotopy s vysokou diverzitou (Nilsson et al. 1989; Tabacchi et al. 1990; Goebel et al. 2003; Mouw & Alaback 2003). Důvodem je jak prostorová heterogenita, tak i spojitost tohoto biotopu (Gregory et al. 1991; Nilsson et al. 1989; Pollock et al. 1998; Ward 1998; Brinson & Verhoeven 1999). Vyskytují se zde převážně druhy vázané na větší procento vlhkosti nebo na pravidelné zaplavování. Říční toky také slouží jako migrační cesta pro další druhy rozšiřující se převážně z jihu včetně druhů invazních (Zelený & Chytrý 2008).

Hlavní procesy, které ovlivňují říční diverzitu jsou intenzita a frekvence záplav, klimatické podmínky měnící se s prouděním toku v horských polohách a v nížinách a náhodné disturbance jako jsou vichřice, bouřky nebo požáry (Naiman et al. 1993). Rozhodujícím procesem je však právě intenzita a frekvence záplav, jelikož bylo zjištěno, že oblasti zaplavované minimálně nebo vůbec jsou v dlouhodobém časovém měřítku druhově bohatší než

Box 2 Starobylé lesní druhy (ancient forest species)

Starobylé lesní druhy jsou organismy specializující se na určitý biotop, přičemž jejich rychlost šíření do okolní krajiny je velmi malá. Mezi tyto druhy patří hlavně cévnaté rostliny. Vyskytují se převážně ve starobylých lesích. Starobylé lesní druhy jsou závislé na dlouhodobé kontinuální přítomnosti lesa, ale trpí úbytkem ekosystémů a fragmentací krajiny, jelikož se nedokáží šířit tak rychle, aby tyto hrozby překonaly. (Hermy,

Acer campestre

Actaea spicata

Adoxa moschatellina

Allium ursinum

Anemone nemorosa^{a,b}

Anemone ranunculoides

Asarum europaeum

Asperula odorata

Athyrium filix-femina^c

Berberis vulgaris

Brachypodium sylvaticum

Bromus benekenii

Campanula latifolia

Campanula trachelium

Cardamine glandulifera

Carex digitata

Carex laevigata

Carex pallescens

Honnay,

Firbank, Grashof-

Bokdam, &

Lawesson, 1999;

Rackham, 1980;

Vellend, 2003;

Verheyen,

Vellend, Van

Calster, Peterken, &

Hermy, 2004)

Výčet některých

starých lesních

druhů (převzato z

Hermy et al. 1999).

oblasti, které jsou zaplavovány pravidelně.

Vysoká diverzita říčních biotopů, které

jsou zaplavovány minimálně nebo vůbec,

pak zásadně ovlivňuje nasycení okolních

lesů na přilehlých svazích dalšími druhy.

Les vyskytující se blízko říčního toku je

pak druhově bohatší než les, který se u

říčního toku nevyskytuje nebo je od něho

příliš vzdálen (Johnson et al. 1976; Hughes

et al. 2001; Schnitzler et al. 1991; Deiller et

al. 2001).

Dalším faktorem rozhodujícím o

nasycenosti lesa je jeho stáří. Mnohé studie

prokázaly (Dzwonko 1993; Peterken &

Game 1984), že starobylý les obsahuje více

druhů než les mladý, což je dáno, jak

ekologickými podmínkami, tak

historickým vývojem lesa. Ve starobylých

lesech se navíc vyskytují druhy, které jsou

klasifikovány jako starobylé lesní druhy (ancient forest species) vázané právě na lesy s velmi dlouhou minulostí, viz Box 2 (Rackham 1980).

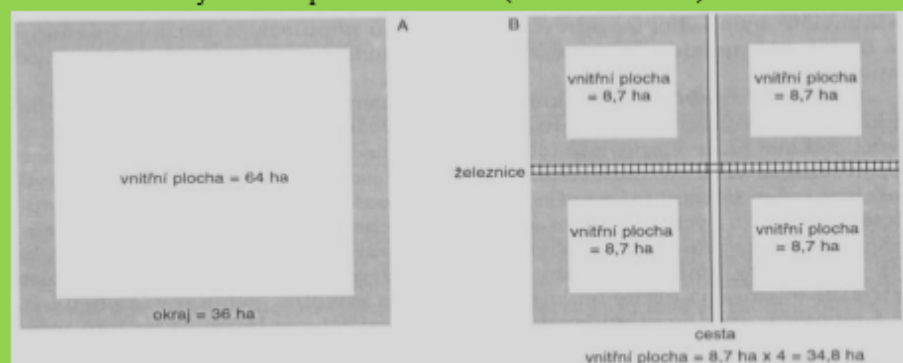
Nasyčení mladého lesa ovlivňuje převážně jeho umístění vůči lesu starobylému. Pokud se vyskytuje blízko nebo je přilehlý k lesu starobylému, jeho diverzita je vyšší, ovšem pokud se vyskytuje dále, je jeho diverzita menší (Peterken & Game 1984; Whitney & Foster 1988; Dzwonko & Loster 1988).

Rozhodující je také míra fragmentace krajiny, ve které se mladý les vyskytuje, viz Box 3. Čím je tato fragmentace větší, tím méně druhů les obsahuje, a dokonce hrozí nebezpečí vyhynutí některých druhů (Vellend 2003; Honnay et al. 2005; Matlack 2005; Dupré & Ehrlén 2002; Kolb & Diekman 2004).

Dalším důležitým faktorem je vzdálenost, do jaké se mohou rozšiřovat semena z lesa starobylého. Například semena anemochorní a endozoochorní se rozšiřují lépe než semena myrmekochorní nebo barochorní (Dzwonko & Loster 1992). To znamená, že v mladém lese se vyskytují převážně druhy větrosnubné oproti ostatním druhům. Starobylé lesní druhy se v mladém lese nevyskytují vůbec, jelikož jsou to převážně stínomilné druhy a jejich semena se nerozšiřují do velkých vzdáleností (Rackham 1980).

Box 3 Fragmentace krajiny

Při fragmentaci krajiny dochází k dělení (rozdrobení) ucelených částí krajiny (např. lesa, louky) na menší plochy a plošky, které ztrácejí své původní kvality a ekosystémové vazby. V krajině vznikají překážky a bariéry, které pak znemožňují např. kolonizaci druhů dalších příhodných oblastí. Fragmentace krajiny je nebezpečná zejména proto, že negativní dopady nejsou sice okamžité, avšak jsou dlouhodobé a často nevratné. Příčinou fragmentace je výstavba dálnic a hlavních silnic, železničních koridorů i satelitních městeček. Doprovodným jevem fragmentace je tzv. okrajový efekt. Tento pojem v sobě zahrnuje mnoho jevů, které se dějí buď pouze na okraji fragmentu nebo uvnitř. Bylo prokázáno, že ptačí hnízda, která se nacházejí blíže okraje lesa, jsou častěji kořisti predátorů než ta uvnitř lesa, nebo naopak, že semena stromů jsou mnohem intenzivněji sbírána a požírána uvnitř lesa (Primack et al. 2001).



Tento hypotetický příklad ukazuje, jak dramaticky se rozloha stanoviště zmenší díky fragmentaci a okrajovým efektům. A. Celistvá chráněná oblast o rozloze 1 km². Předpokládáme, že okrajové efekty (šedě) pronikají 100 m hluboko dovnitř území, takže zhruba 64 ha je neporušených a umožňuje hnízdění ptáků. B. Rozdělení rezervace silnicí a železnicí, které samy zaujímají jen malou část rezervace, zvětší oblast, v níž se projevují okrajové efekty natolik, že zmenší zbylou neporušenou část rezervace zhruba na polovinu původní velikosti (převzato z Primack et al. 2001).

1.2 Vztahy mezi jednotlivými faktory ovlivňující diverzitu v údolí

Z předchozích kapitol vyplývá, že diverzita v údolí závisí na mnoha faktorech, a to nejen z celkového pohledu, ale také z pohledu lokálního.

Pokud se podíváme na údolí jako celek a vezmeme v potaz tzv. údolní fenomén, víme, že v údolí by měla být obecně vyšší druhová diverzita, než v okolní rovinné či mírně zvlněné krajině. Důvodem je jak větší heterogenita prostředí, tak funkce řeky a údolí jako migračního koridoru. Navíc víme, že řeka je sama o sobě biotop s vysokou diverzitou.

Pokud se ovšem podíváme na dílčí lokality údolí, zjistíme, že i zde se diverzita může zásadně lišit. Řeka s její vysokou diverzitou funguje jako zdroj dalších druhů pro okolní krajinu čili okolní krajinu dosycuje. Z toho vyplývá, že na lokalitách v blízkosti řeky bude diverzita poměrně velká, ale čím více se budeme od řeky vzdalovat, tím menší tato diverzita bude, jelikož klesá vliv řeky.

Zásadní je také, zda se pohybujeme v lese starobylém nebo mladém. Starobylý les bude vzhledem ke svému dlouhodobému výskytu nasycený i ve vzdálenějších oblastech od řeky (druhy měly dostatek času na rozšíření se i do těchto oblastí), ovšem les mladý bude v těchto oblastech nasycený méně (druhy se ještě nestihly rozšířit tak daleko). Na lokalitách u řeky ale může být tato nasycenost víceméně vyrovnaná, a to z důvodu blízkosti řeky, jak už bylo zmíněno výše.

Nemalou roli může také hrát rozdílnost biotopů na těchto lokalitách nebo geologické podmínky. Pokud je lokalita umístěna např. na jílovém podloží, budou se zde vyskytovat druhy náročné na dostatek vody, jelikož jíly vodu špatně propouštějí. Naopak na lokalitách umístěných na bazaltech budou přežívat druhy na vodu méně náročné, protože bazalty vodu dobře vsakují. Důležité je také, zda se jedná o bazické horniny či nikoli. Bazické půdy jsou totiž bohatší na živiny než půdy kyselé, což indikuje větší počet druhů na daném místě.

2 Cíle

Hlavním cílem této práce je osvětlit roli údolního fenoménu v lesním prostředí, a to v CHKO Českého středohoří. Zásadní otázky zní: (1) Je diverzita lesních druhů v údolí větší než v oblastech za údolím? (2) Liší se diverzita lesních druhů v zájmové oblasti podle stáří lesa? (3) Ovlivňují diverzitu lesních druhů biotopy, příp. geologické podmínky? Hypotéza 1: Očekávám, že diverzita lesních druhů u řeky bude větší než diverzita ve vzdálenějších lokalitách, tj. diverzita bude s rostoucí vzdáleností klesat z důvodu stále menšího vlivu údolního fenoménu. Hypotéza 2: Dále očekávám, že mladý les bude nasycený méně než les starobylý, kromě lokalit vyskytujících se blízko u řeky, kde by tato nasycenost měla být víceméně vyrovnaná. Hypotéza 3: Pokud se vliv údolního fenoménu nepotvrdí, je pravděpodobné, že v této oblasti budou hrát větší roli jiné faktory např. odlišnost biotopů či geologické podmínky.

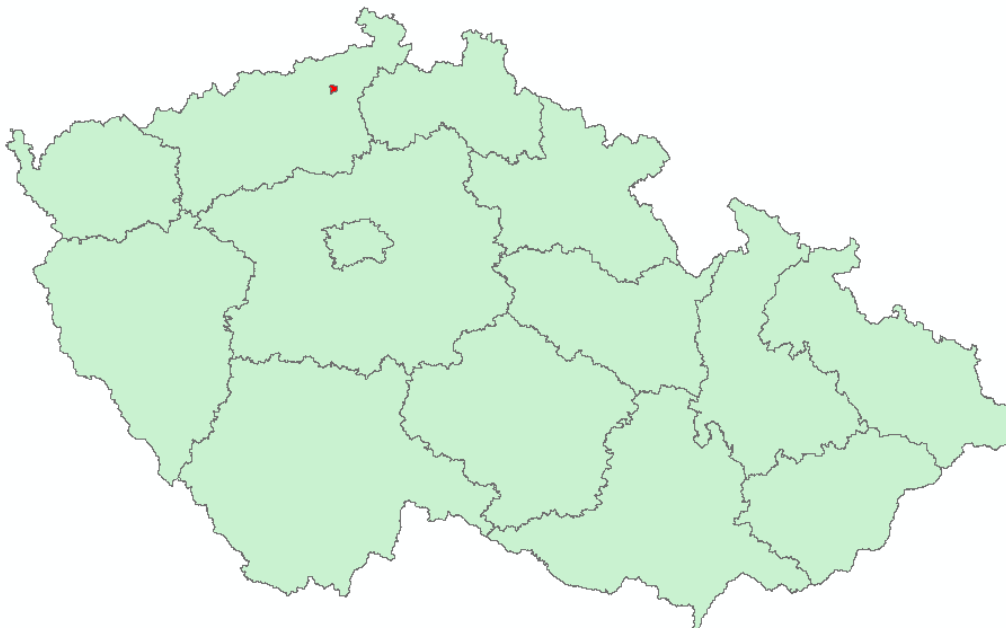
3 Metodika

3.1 Studovaná oblast

Studovaná oblast se nachází v severní části České republiky v CHKO České středohoří, mezi obcemi Povrly, Český Bukov a Dobkovice (14°09'25"–14°09'47" E, 50°41'53"–50°42'29" N; Obrázek 2). Pokrývá přibližně 10 km². Nadmořská výška se pohybuje mezi 153 m n. m. až 340 m n. m. Podnebí je mírné kontinentální s průměrnou roční teplotou okolo 9°C. Celá oblast se nachází ve srážkovém stínu Krušných hor. Průměrné roční množství srážek se pohybuje od 450 mm do více než 800 mm (Bína & Demek 2012).

Východní část studované oblasti obtéká řeka Labe, jižní stranu obtéká Lužecký potok, severní stranu pak potok Poustka. Oblast je odvodňována dalšími menšími potoky. Z hlediska půdních podmínek se v oblasti vyskytují bazické půdy kambizemí a smonic (Bína & Demek 2012).

Údolí Labe je na jeho západní straně v studované oblasti v mnohém podobné Vltavskému údolí, kde byl údolní fenomén již dokumentován (Jeník & Slavíková 1964; Blažková 1964; Ložek 1974; Zelený & Chytrý 2008). Vyskytují se zde prudké skalnaté svahy a na četných místech se objevují úseky kaňonovitého rázu. Řeka Labe je taktéž považována za významný migrační koridor, jelikož po skončení poslední doby ledové sloužila jako jedna z cest pro druhy šířící se z jižních oblastí do střední Evropy (Ložek 1974).



Obrázek 2 Pozice studované oblasti v rámci České republiky. Studovaná oblast je znázorněna červeně.

3.2 Vymezení lokalit fytoocenologického snímkování

Lokality fytoocenologického snímkování byly vybrány v prostředí programu ArcMap 10.2 za pomoci čtvercového gridu o rozměrech jednotky 200 m x 200 m (Obrázek 3). Lesy v oblasti byly rozděleny podle jejich historické kontinuity na mladé a starobylé lesy. Stáří každého lesa bylo určeno na základě porovnání současných a historických map, konkrétně speciálních map 3. vojenského mapování z roku 1929 v měřítku 1:75 000. Pokud se na dané jednotce vyskytoval les na současné i historické mapě, byl označen jako starobylý les, pokud se les vyskytoval pouze na současné mapě, byl označen jako les mladý. Jednotky byly rozděleny do pěti za sebou jdoucích pásů postupně se vzdalujících od řeky, zároveň byla každá jednotka v rámci pásu a v rámci stáří číselně označena. Byl vybrán stejný počet mladých a starobylých lesů v každé kategorii vzdálenosti od řeky. Pro zajištění náhodného výběru lokalit byly v programu Microsoft Excel za pomoci funkce náhodná čísla vybrány jednotky, do kterých byly lokality umístěny s rozlišením na mladý a starobylý les. Lokality 1 až 20 označují mladý les, lokality 21 až 40 označují les starobylý. Každá lokalita, na které byl zaznamenán fytoocenologický snímek, byla umístěna do středu jednotky, pouze v případě absence lesu, byla lokalita umístěna na nejbližší místo v okolí, kde se les nacházel (Obrázek 3).

3.3 Sběr dat

Data byla sbírána v červenci. Na každé lokalitě s přesností na 20 m byl zhotoven fytoocenologický snímek o kruhové ploše 400 m². Snímek obsahoval druhové zastoupení a pokryvnost pater s použitím Braun-Blanquetovy škály, orientaci svahu ke světovým stranám, nadmořskou výšku, souřadnice lokality a datum.

3.4 Analýza dat

Snímky byly zpracovány v programu Turboveg (Hennekens 2001), následně byla vytvořena tabulka v programu Juice (Tichý 2002). V programu Microsoft Excel byla tabulka doplněna o nejkratší vzdálenosti lokalit od břehu a počet druhů v každé lokalitě, poté byly druhy rozděleny podle jejich příslušnosti k určitému biotopu (Chytrý & Tichý 2003) – les, louka/paseka, step, oportunist (Tabulka 1) a pro každý biotop byl vytvořen graf pro zjištění závislosti počtu druhů na vzdálenosti od břehu, přičemž důraz se kladl na lesní druhy, kterých se také týkala následná analýza. Posuzování kolonizace lesa pouze lesními druhy bylo považováno za více určující. Následně byla data analyzována v prostředí programu R (R Core Team 2016).

Pro zjištění, zda diverzita s rostoucí vzdáleností klesá, tedy zda je diverzita v údolí větší než v oblastech za údolím, byly použity zobecněné lineární modely (*generalized linear models*, GLM) nejdříve pro celkový počet druhů, poté pouze pro lesní druhy, oboje s rozlišením na mladý a starobylý les kvůli následnému posouzení rychlosti šíření druhů v těchto dvou věkově odlišných kategoriích.

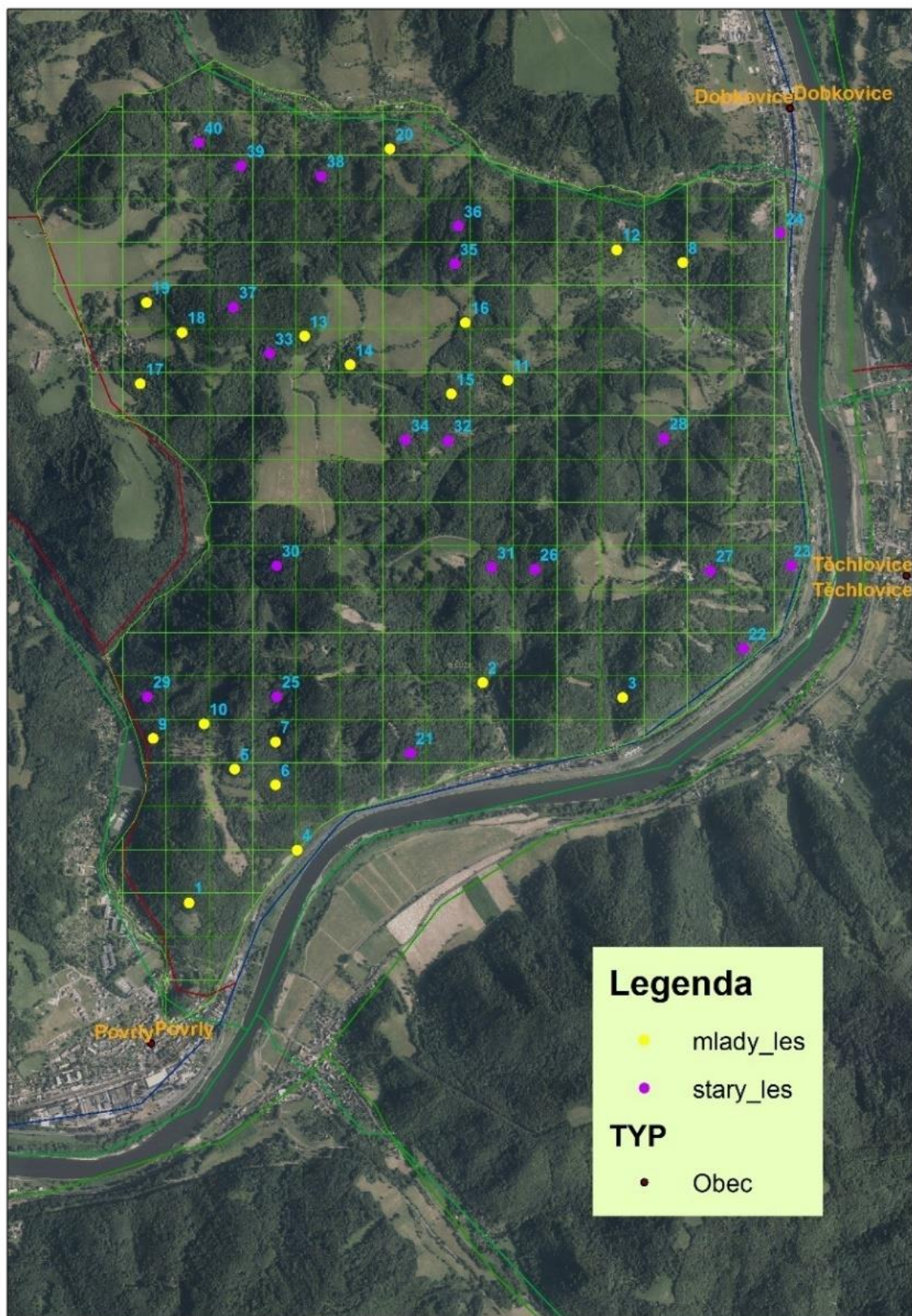
Dále byla zjišťována závislost diverzity na biotopu, tedy zda je diverzita ovlivňována různými typy společenstev. Byl vytvořen dendrogram, který rozdělil zaznamenané druhy do tří typů společenstev a s použitím funkce *indval* z knihovny *indicspecies* byly určeny signifikantní druhy pro každý typ. Na základě zjištění ekologických podmínek těchto druhů (Chytrý & Tichý 2003) pak byly stanoveny biotopy.

Následně byla zjišťována diverzita v rámci těchto biotopů. Zjišťovalo se, jestli diverzita na dané lokalitě je ovlivněna tím, v jakém biotopu se nachází. K tomu byla použita analýza rozptylu a krabicové grafy znázorňující tuto závislost.

Analýza rozptylu a krabicové grafy byly použity i pro rozlišení diverzity nejenom v rámci biotopu, ale i v rámci stáří lesa, a to kvůli posouzení odlišnosti diverzity i podle toho, zda se nachází ve starobylém nebo mladém lese.

Sledoval se také výskyt skupin podél gradientu vzdálenosti od břehu opět použitím krabicových grafů a analýzy rozptylu pro zjištění, zda je výskyt biotopu ovlivněn vzdáleností od řeky.

Geologické podmínky byly zjišťovány v prostředí programu ArcMap 10.2 s použitím geologické mapy v měřítku 1:50 000. Zda je diverzita na dané lokalitě ovlivněna také geologickým podložím lokality bylo zjišťováno opět v prostředí programu R pomocí analýzy rozptylu a krabicových grafů.



Obrázek 3 Studovaná oblast rozdělená zeleným čtvercovým gridem. Jednotlivé čtverce označují jednotky, žluté a fialové body pak dané lokality. Žlutá - mladý les, fialová - starobylý (starý) les. Červenou jsou označeny obce. Ortofoto převzato z http://geoportal.cuzk.cz/WMS_ORTOFOTO_PUB/WMSservice.aspx.

Tabulka 1 Přiřazení biotopu – les, louka/pastvina, step, oportunističtý ke druhům podle Chytrý & Tichý 2003.

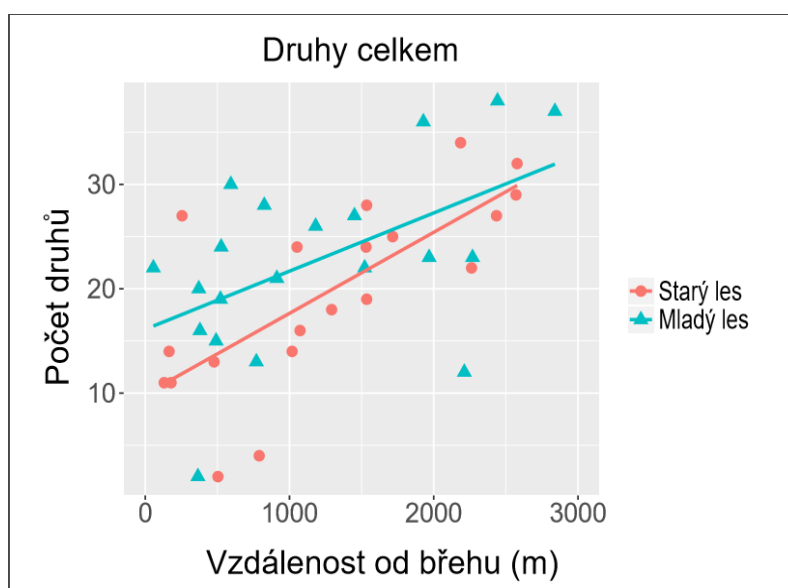
DRUH	BIOTOP	DRUH	BIOTOP
<i>Acer campestre</i>	les	<i>Juglans regia</i>	les
<i>Acer platanoides</i>	les	<i>Lamium maculatum</i>	oportunističtý
<i>Acer pseudoplatanus</i>	les	<i>Lapsana communis</i>	oportunističtý
<i>Actaea spicata</i>	les	<i>Lathyrus vernus</i>	les
<i>Aegopodium podagraria</i>	oportunističtý	<i>Luzula luzuloides</i>	les
<i>Agrimonia eupatorioides</i>	louka/pastvina	<i>Luzula pilosa</i>	les
<i>Ajuga reptans</i>	step	<i>Lycopus europaeus</i>	les
<i>Alliaria petiolata</i>	les	<i>Lysimachia nummularia</i>	oportunističtý
<i>Alnus glutinosa</i>	les	<i>Maianthemum bifolium</i>	les
<i>Alopecurus pratensis</i>	louka/pastvina	<i>Malus domestica</i>	louka/pastvina
<i>Anemone nemorosa</i>	les	<i>Malus sylvestris</i>	les
<i>Anthriscus sylvestris</i>	louka/pastvina	<i>Melica nutans</i>	les
<i>Arctium species</i>	louka/pastvina	<i>Milium effusum</i>	les
<i>Aruncus vulgaris</i>	les	<i>Moehringia trinervia</i>	les
<i>Asarum europaeum</i>	les	<i>Mycelis muralis</i>	les
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	oportunističtý	<i>Myosotis species</i>	-
<i>Athyrium filix-femina</i>	les	<i>Origanum vulgare</i>	louka/pastvina
<i>Betula pendula</i>	oportunističtý	<i>Oxalis acetosella</i>	les
<i>Brachypodium pinnatum</i>	step	<i>Paris quadrifolia</i>	les
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	les	<i>Peucedanum cervaria</i>	step
<i>Bromus tectorum</i>	louka/pastvina	<i>Picea abies</i>	les
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	les	<i>Pinus sylvestris</i>	les
<i>Calamagrostis epigejos</i>	oportunističtý	<i>Poa nemoralis</i>	les
<i>Campanula patula</i>	louka/pastvina	<i>Poa pratensis</i>	louka/pastvina
<i>Campanula persicifolia</i>	les	<i>Polygonatum odoratum</i>	les
<i>Campanula rapunculoides</i>	les	<i>Populus tremula</i>	oportunističtý
<i>Campanula trachelium</i>	les	<i>Potentilla argentea</i>	step
<i>Cardamine impatiens</i>	les	<i>Prenanthes purpurea</i>	les
<i>Carex sylvatica</i>	les	<i>Primula elatior</i>	les
<i>Carpinus betulus</i>	les	<i>Primula veris</i>	les
<i>Chaerophyllum temulum</i>	oportunističtý	<i>Prunella vulgaris</i>	oportunističtý
<i>Chelidonium majus</i>	oportunističtý	<i>Prunus avium</i>	les
<i>Circaea lutetiana</i>	les	<i>Prunus cerasus</i>	louka/pastvina
<i>Clinopodium vulgare</i>	louka/pastvina	<i>Prunus spinosa</i>	louka/pastvina
<i>Convallaria majalis</i>	les	<i>Pteridium aquilinum</i>	les
<i>Convolvulus arvensis</i>	louka/pastvina	<i>Pulmonaria officinalis</i>	les
<i>Cornus mas</i>	les	<i>Quercus petraea</i>	les
<i>Cornus sanguinea</i>	les	<i>Quercus rubra</i>	les
<i>Corylus avellana</i>	les	<i>Ranunculus lanuginosus</i>	les
<i>Crataegus monogyna</i>	oportunističtý	<i>Ranunculus repens</i>	oportunističtý
<i>Crataegus species</i>	oportunističtý	<i>Ribes uva-crispa</i>	les
<i>Crepis paludosa</i>	oportunističtý	<i>Rosa canina</i> agg.	louka/pastvina
<i>Cruciata laevipes</i>	oportunističtý	<i>Rubus caesius</i>	oportunističtý
<i>Dactylis glomerata</i>	louka/pastvina	<i>Rubus fruticosus</i> agg.	oportunističtý
<i>Dentaria bulbifera</i>	les	<i>Rubus idaeus</i>	les
<i>Dryopteris carthusiana</i>	les	<i>Rumex obtusifolius</i>	louka/pastvina
<i>Dryopteris dilatata</i>	les	<i>Salix alba</i>	oportunističtý
<i>Dryopteris filix-mas</i>	les	<i>Sambucus nigra</i>	oportunističtý
<i>Elymus caninus</i>	les	<i>Sambucus racemosa</i>	les
<i>Epilobium montanum</i>	les	<i>Scrophularia nodosa</i>	oportunističtý
<i>Euonymus europaeus</i>	les	<i>Securigera varia</i>	louka/pastvina
<i>Euphorbia cyparissias</i>	step	<i>Senecio ovatus</i>	les
<i>Fagus sylvatica</i>	les	<i>Solidago canadensis</i>	louka/pastvina
<i>Festuca gigantea</i>	les	<i>Sorbus aria</i>	les
<i>Festuca rubra</i>	louka/pastvina	<i>Sorbus aucuparia</i>	les
<i>Fragaria moschata</i>	les	<i>Sorbus torminalis</i>	les
<i>Fragaria vesca</i>	louka/pastvina	<i>Stachys sylvatica</i>	les
<i>Fraxinus excelsior</i>	les	<i>Symphytum tuberosum</i> agg.	les
<i>Galeobdolon luteum</i>	les	<i>Tanacetum corymbosum</i>	les
<i>Galeobdolon montanum</i>	les	<i>Tanacetum vulgare</i>	oportunističtý
<i>Galeopsis species</i>	oportunističtý	<i>Tilia cordata</i>	les
<i>Galium aparine</i>	oportunističtý	<i>Torilis japonica</i>	louka/pastvina
<i>Galium sylvaticum</i>	les	<i>Ulmus minor</i>	les
<i>Geranium robertianum</i>	oportunističtý	<i>Urtica dioica</i>	oportunističtý
<i>Geranium sanguineum</i>	step	<i>Vaccinium myrtillus</i>	les
<i>Geum urbanum</i>	oportunističtý	<i>Veronica chamaedrys</i>	oportunističtý
<i>Hedera helix</i>	oportunističtý	<i>Veronica officinalis</i>	oportunističtý
<i>Hepatica nobilis</i>	les	<i>Viburnum opulus</i>	les
<i>Hieracium murorum</i>	les	<i>Vicia sepium</i>	oportunističtý
<i>Hypericum maculatum</i>	louka/pastvina	<i>Vicia sylvatica</i>	les
<i>Hypericum perforatum</i>	louka/pastvina	<i>Vincetoxicum hirsutinaria</i>	step
<i>Impatiens noli-tangere</i>	les	<i>Viola odorata</i>	oportunističtý
<i>Impatiens parviflora</i>	les	<i>Viola reichenbachiana</i>	les
		<i>Viola species</i>	-

4 Výsledky

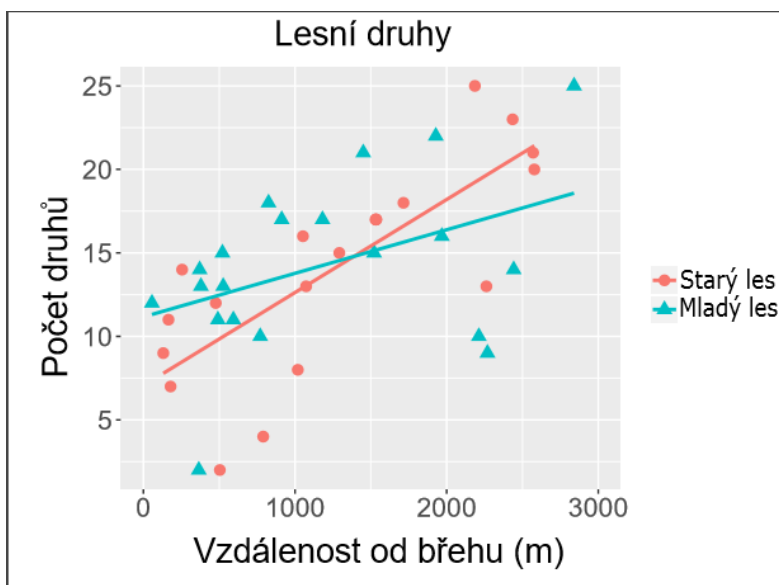
4.1 Vzdálenost

Diverzita v závislosti na vzdálenosti od břehu byla sledována ve dvou krocích. V prvním kroku se sledoval celkový počet druhů, ve druhém kroku pak pouze lesní druhy, které byly považovány za více určující. Bylo prokázáno, že celkový počet druhů na vzdálenosti od břehu závisí ($n = 40$, $z = 6.317$, $p = 2.67e-10$ ***), stejně tak i diverzita pouze lesních druhů ($n = 40$, $z = 5.355$, $p = 8.54e-08$ ***). Počet lesních druhů se u mladého a starobylého lesa nelišil. Interakce mezi stářím lesa a vzdáleností u celkového počtu druhů prokázány těsně nebyly ($n = 40$, $z = -1.878$, $p = 0.0604$), naopak u lesních druhů prokázány byly ($n = 40$, $z = -2.118$, $p = 0.0342$ *). V prvním případě počet druhů s rostoucí vzdáleností rostl, a to jak v mladém, tak ve starobylém lese. Ovšem starobylý les vykazoval celkově menší počet druhů než les mladý, zároveň počet druhů ve starobylém lese rostl rychleji než v lese mladém, tj. nasycenost starobylého lesa se ve vzdálenějších oblastech přibližovala nasycenosti lesa mladého (Obrázek 4).

V druhém případě se tendence růstu počtu druhů s rostoucí vzdáleností opakovala, opět jak v mladém, tak ve starobylém lese. Ovšem nasycenost mladého lesa byla do vzdálenosti přibližně 1400 m od břehu vyšší než u lesa starobylého. Od 1400 m byl tento jev zcela opačný neboli nasycenost mladého lesa byla nižší než nasycenost lesa starobylého (Obrázek 5).



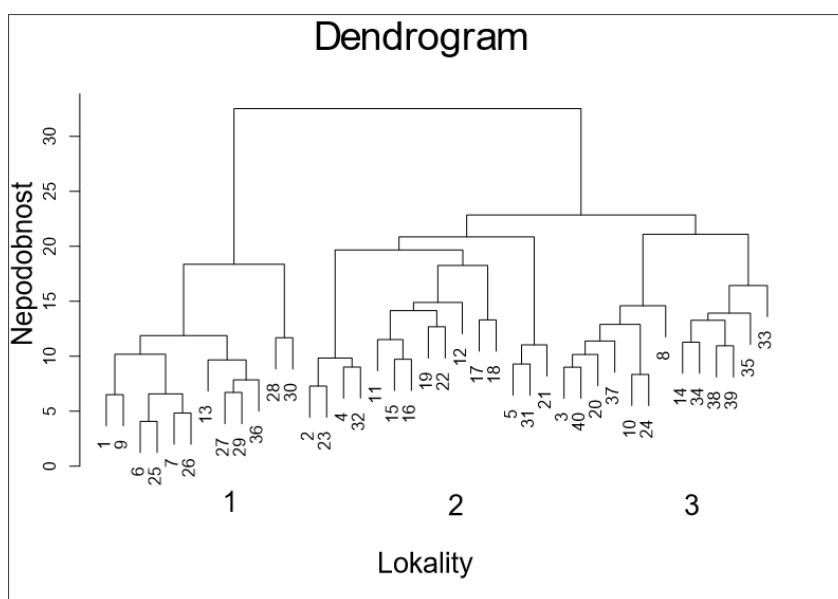
Obrázek 4 Celkový počet druhů v závislosti na vzdálenosti od břehu pro mladý (modrá) a starobylý (starý) les (červená). Body ukazují skutečné hodnoty, přímky jsou pak odhadem regresních přímek vyjadřující danou závislost.



Obrázek 5 Počet lesních druhů v závislosti na vzdálenosti od břehu pro mladý (modrá) a starobylý (starý) les (červená). Body ukazují skutečné hodnoty, přímky jsou pak odhadem regresních přímek vyjadřující danou závislost.

4.2 Biotopy

Pro zjištění závislosti diverzity na biotopu bylo využito dendrogramu (Obrázek 6) a tabulky se signifikantními druhy pro každou lokalitu (Tabulka 2). Bylo zjištěno, že typ 1 představuje společenstvo mírně vlhkých světlých lesů. Naopak typ 2 představuje společenstvo teplých a suchých stanovišť. Typ 3 je společenstvo stinných a vlhkých lesů.



Obrázek 6 Lokality rozdělené na základě své podobnosti resp. nepodobnosti. Níže položená větvení lokalit jsou si více podobná než ty výše položená. Tučná čísla udávají označení typu společenstva.

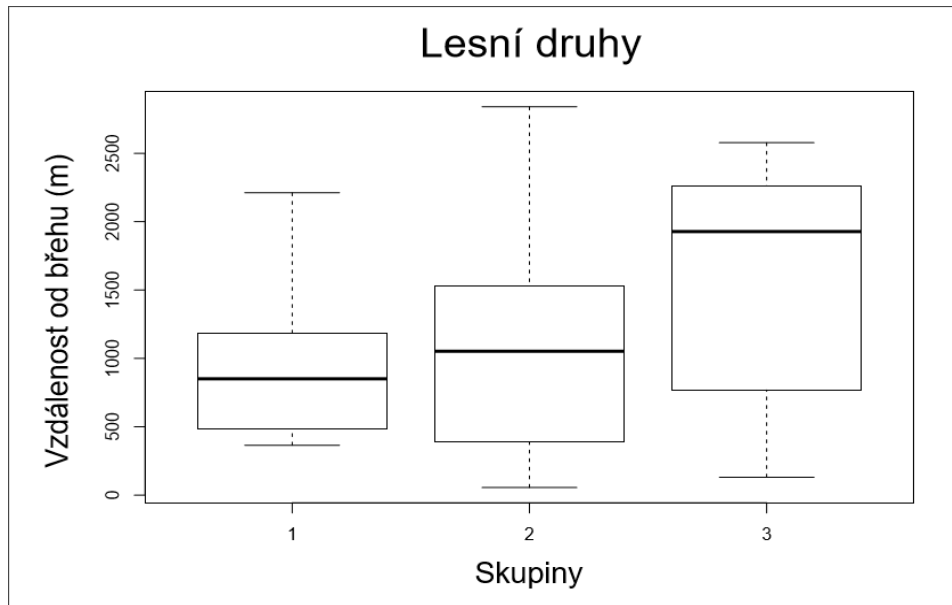
Tabulka 2 První sloupec obsahuje druhy se signifikantní vazbou na některý typ společenstva. Sloupce *s. 1*, *s. 2* a *s. 3* označují jednotlivé typy společenstev. 1 a 0 pak rozhoduje o výskytu druhu v typu společenstva, 1 – vyskytuje, 0 – nevyskytuje. Sloupec *index* obsahuje číslo, které je výsledkem kombinace pozice druhu v typu společenstva. Sloupec *stat* uvádí výsledek statistického testu permutace. Sloupec *p. value* obsahuje p hodnotu. Sloupce 152, 370, 326 označují procentuální podíl druhu v typu společenstva. Čísla 152, 370 a 326 pak představují celkový počet druhů v daném typu společenstva.

Druh	s.1	152	s.2	370	s.3	326	index	stat	p.value
<i>Fagus sylvatica</i>	1	0.072368	0	0	0	0	1	0.831245	0.014
<i>Scrophularia nodosa</i>	1	0.026316	0	0	0	0	1	0.512242	0.036
<i>Acer campestre</i>	0	0	1	0.037838	0	0	2	0.851987	0.001
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0	0	1	0.024324	0	0	2	0.649926	0.021
<i>Prunus spinosa</i>	0	0	1	0.010811	0	0	2	0.516398	0.02
<i>Asarum europaeum</i>	0	0	0	0	1	0.021472	3	0.622791	0.035
<i>Athyrium filix-femina</i>	0	0	0	0	1	0.015337	3	0.539384	0.04
<i>Circaea lutetiana</i>	0	0	0	0	1	0.015337	3	0.587729	0.007
<i>Dentaria bulbifera</i>	0	0	0	0	1	0.018405	3	0.626913	0.007
<i>Galeobdolon luteum</i>	0	0	0	0	1	0.018405	3	0.636846	0.004
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0	0	0	0	1	0.01227	3	0.5547	0.013
<i>Oxalis acetosella</i>	0	0	0	0	1	0.018405	3	0.679366	0.003
<i>Polygonatum odoratum</i>	0	0	0	0	1	0.015337	3	0.566482	0.014
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	0	0	0	0	1	0.01227	3	0.5547	0.02
<i>Stachys sylvatica</i>	0	0	0	0	1	0.015337	3	0.562582	0.011
<i>Poa nemoralis</i>	1	0.046053	1	0.018919	0	0	4	0.658818	0.044
<i>Quercus petraea</i>	1	0.078947	1	0.032432	0	0	4	0.909978	0.001
<i>Alliaria petiolata</i>	0	0	1	0.021622	1	0.030675	6	0.777151	0.008
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	0	1	0.018919	1	0.01227	6	0.626783	0.024
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0	1	0.021622	1	0.009202	6	0.626783	0.025
<i>Corylus avellana</i>	0	0	1	0.027027	1	0.030675	6	0.809093	0.021
<i>Crataegus species</i>	0	0	1	0.016216	1	0.02454	6	0.707107	0.005
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	0	1	0.040541	1	0.039877	6	0.939848	0.001
<i>Geum urbanum</i>	0	0	1	0.02973	1	0.030675	6	0.886405	0.001
<i>Rubus caesius</i>	0	0	1	0.024324	1	0.027607	6	0.793597	0.003
<i>Sambucus nigra</i>	0	0	1	0.02973	1	0.030675	6	0.844788	0.003

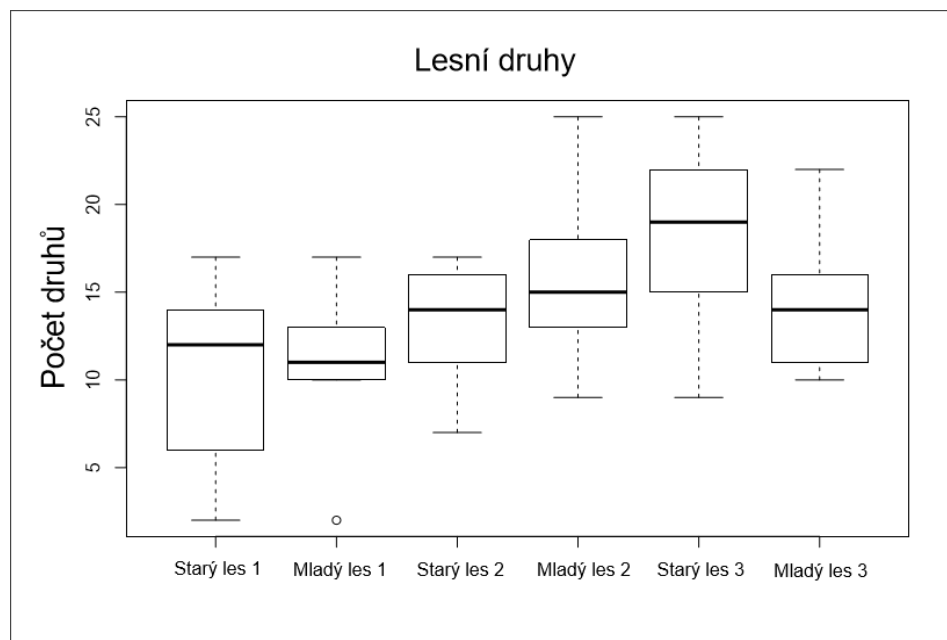
Závislost výskytu typu společenstva na vzdálenosti od břehu byla prokázána ($n = 40$, $F = 4.966$, $p = 0.0319$ *). Typ 1 se podle Obrázku 7 vyskytoval ve vzdálenostech od 400 m do 2250 m od břehu, přičemž největší koncentrace lokalit patřících do tohoto typu se pohybovala mezi 400 až 800 m. Typ 2 se vyskytoval podél celého gradientu, ovšem s větší koncentrací lokalit do 1000 m od břehu. Typ 3 se pohyboval v rozpětí od 200 m do 2700 m od břehu. Největší koncentrace lokalit pak byla ve vzdálenostech od 1800 m do 2700 m od břehu. Výskyt typů společenstev podél gradientu vzdálenosti od břehu byl znázorněn také na Obrázku 9.

Byla prokázána závislost počtu druhů na typu společenstva ($n = 40$, $F = 10.57$, $p = 0.00241$ **), ovšem interakce mezi stářím lesa a typem společenstva prokázány nebyly ($n = 3$, $F = 1.015$, $p = 0.32035$). Počet druhů v rámci typů s rozlišením na mladý a starobylý les byl znázorněn na Obrázku 8. Z pohledu starobylého lesa typ 1 obsahoval menší počet druhů než typ 2, zároveň typ 2 obsahoval menší počet druhů než typ 3. Z pohledu mladého lesa typ 1

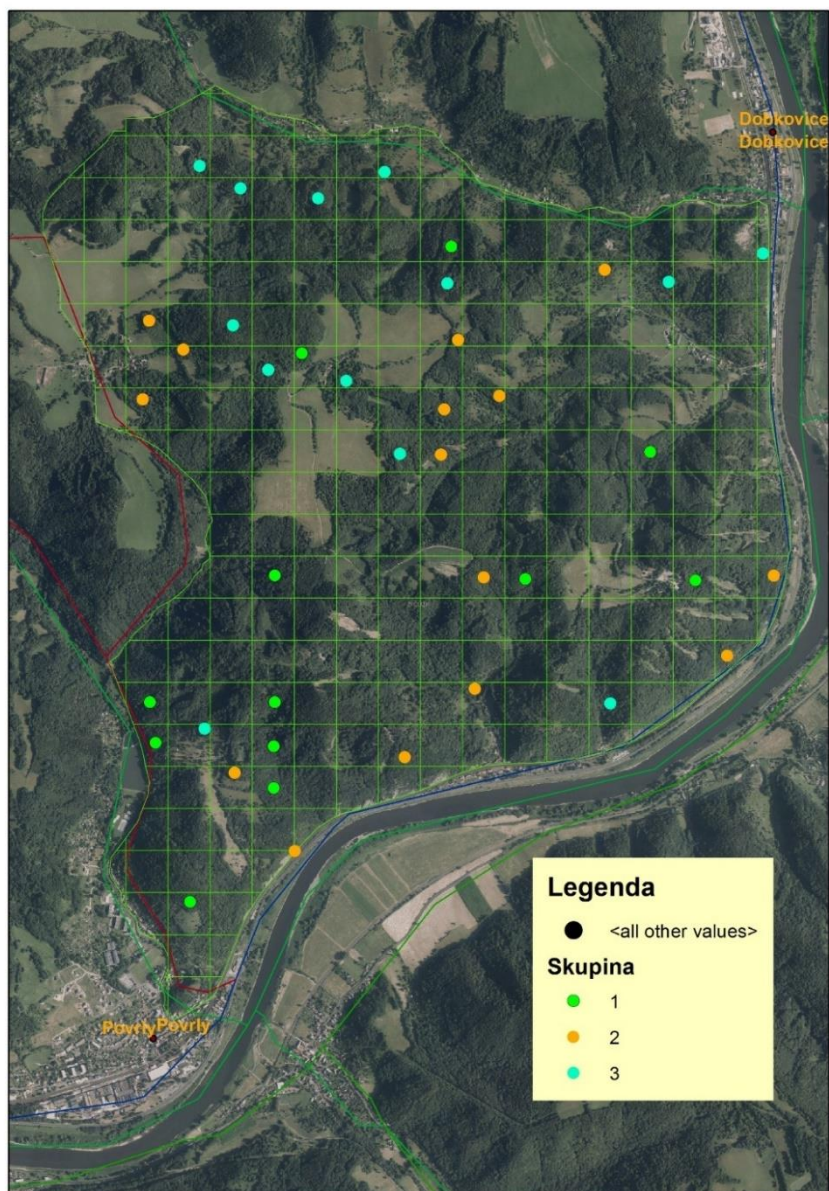
obsahoval menší počet druhů než typ 2. Naopak typ 3 obsahoval větší počet druhů než typ 1 a zároveň menší počet druhů než typ 2. V rámci typu 1 starobylý les vykazoval větší počet druhů než les mladý. V rámci typu 2 se tento jev obrátil, tj. starobylý les vykazoval menší počet druhů než les mladý. V rámci typu 3 starobylý les vykazoval výrazně větší počet druhů než les mladý.



Obrázek 7 Krabicové grafy znázorňující výskyt typů (skupiny) 1, 2 a 3 podél gradientu vzdálenosti od břehu.



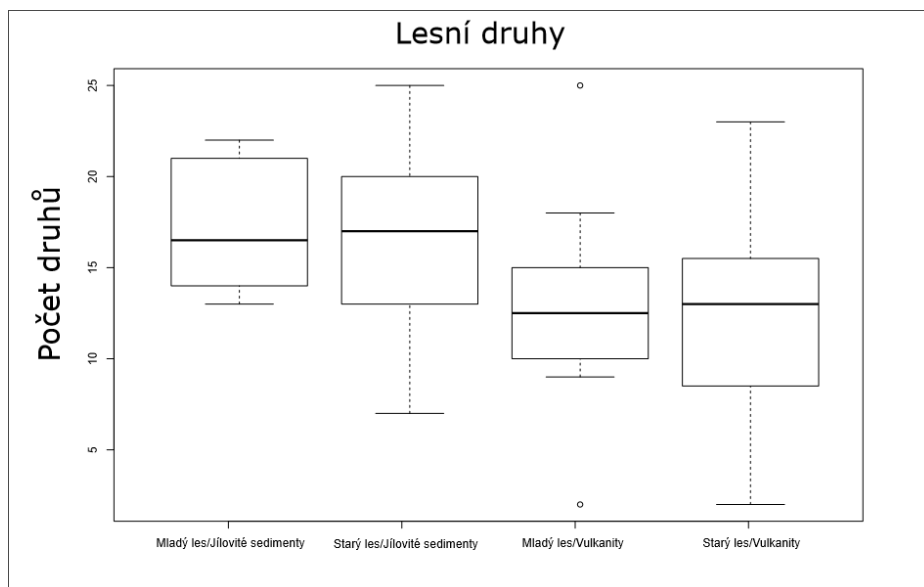
Obrázek 8 Krabicové grafy znázorňující počet lesních druhů v rámci jednotlivých typů rozlišené na starobylý (starý) a mladý les.



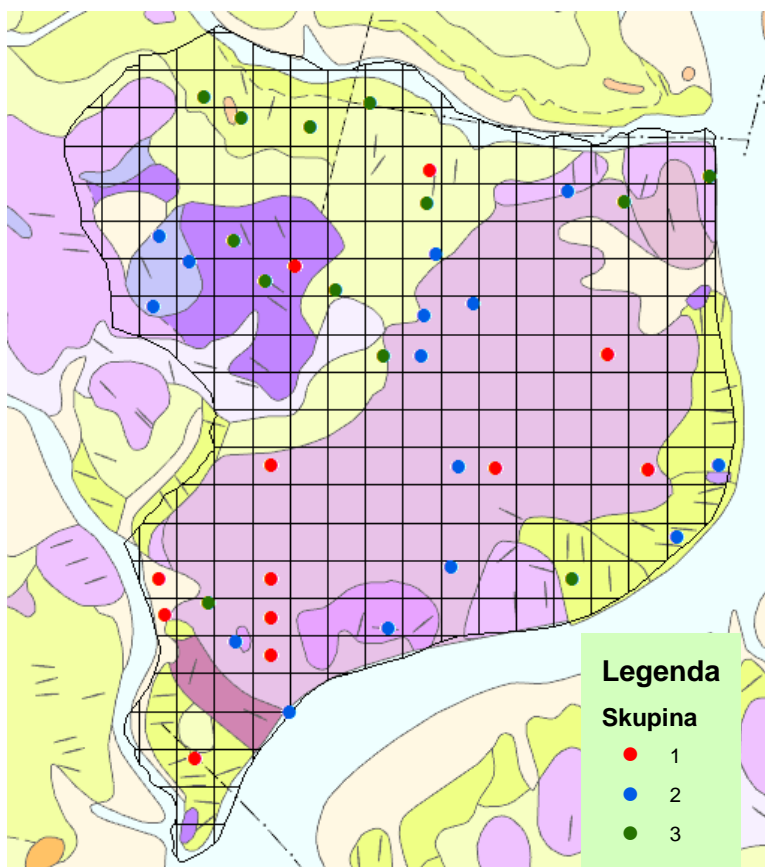
Obrázek 9 Výskyt typů (skupina) 1, 2 a 3 podél gradientu vzdálenosti od břehu. Lokality patřící do typu 1 jsou znázorněny zeleně. Lokality patřící do typu 2 jsou znázorněny oranžově. Lokality patřící do typu 3 jsou znázorněny modře. Ortofoto převzato z http://geoportál.cz/WMS_ORTOFOTO_PUB/WMSservice.aspx.

4.3 Geologie

Závislost počtu druhů na geologickém podloží prokázána byla ($n = 40$, $F = 5.9903$, $p = 0.01939$ *), naopak interakce mezi stářím lesa a geologickým podložím prokázány nebyly ($n = 40$, $F = 0.0071$, $p = 0.93354$). Bylo zjištěno, že lokality na jílových sedimentech obsahují více druhů než lokality na vulkanitech, přičemž starobylý les obsahoval vždy více druhů než les mladý (Obrázek 10). Výskyt typů společenstev na geologickém podloží je také znázorněn na Obrázku 11.



Obrázek 10 Krabicové grafy znázorňující závislost počtu druhů na geologickém podloží s rozlišením na starobylý (starý) a mladý les.



Obrázek 11 Výskyt typů (skupin) 1, 2 a 3 na geologickém podloží. Typ 1 - modrá, typ 2 - červená, typ 3 - zelená, vulkanity - odstíny fialové a modré, jílovité sedimenty – odstíny žluté a zelené. Geologická mapa převzata z <http://mapy.geology.cz/arcgis/services/Geologie/geocr50/MapServer/WmsServer>.

5 Diskuze

5.1 Předpoklady a jejich (ne)potvrzení

Údolní fenomén byl mnoha studii (Jeník & Slavíková 1964; Blažková 1964; Ložek 1974; Zelený & Chytrý 2008) sledován v oblasti Vltavského údolí z pohledu diverzity. Tyto studie zjišťovaly, jak se diverzita v údolí liší od okolní krajiny za předpokladu, že diverzita v údolí je větší než v oblastech za údolím. Tento předpoklad v údolí Labe v CHKO Českého středohoří prokázán nebyl, ale vliv údolního fenoménu je zřejmý. Bylo zjištěno, že diverzita v této oblasti na vzdálenosti závisí, ale naprosto v opačném směru než predikují zmiňované studie. Diverzita se s rostoucí vzdáleností nezměňuje, naopak se s rostoucí vzdáleností zvětšuje, a to, jak celkový počet druhů, tak počet pouze lesních druhů.

Tyto výsledky nekorrespondují s výsledky Zeleného & Chytrého 2008, kteří zjistili, že nejvyšší diverzita je při bázi údolních svahů a na jižně resp. západně orientovaných horních údolních hranách. To je pravděpodobně způsobeno odlišnými geologickými podmínkami a typy společenstev, o čemž se budu zmiňovat níže. Dalším důvodem malého počtu druhů u řeky může být fragmentace lesního a říčního prostředí neboli oddělení těchto dvou prostředí výstavbou silnice I. třídy a železniční tratě na dně údolí. Na údolních hranách je počet druhů v rámci údolí nejvyšší, ovšem svah není jižně ani západně orientovaný, ale naopak východně, což také nekorresponduje s výsledky Zeleného & Chytrého 2008. Důvodem zvýšeného počtu druhů v oblastech za údolím může být také výskyt heterogenní krajiny, kde probíhá tzv. prostorový mass efekt. Ten způsobuje, že druhová bohatost na daném mikrostanovišti je zvyšována přítomností druhů z okolních ekologicky odlišných stanovišť, přičemž přetrvání těchto druhů na daném mikrostanovišti je možné jen díky intenzivnímu přísunu diaspor tohoto druhu z okolí (Steiner & Köhler 2003). Zvýšený počet druhů v těchto oblastech může podporovat také malá míra fragmentace.

V případě celkového počtu druhů je z Obrázku 4 patrné, že mladý les obsahuje s rostoucí vzdáleností více druhů než les starobylý, což je v rozporu s dalším předpokladem, že starobylý les bude obsahovat více druhů než les mladý, kromě oblastí vyskytujících se blízko u řeky. Důvodem může být prvotní přesycenost mladých lesů, jelikož je tam dostatek prostoru pro výskyt velkého počtu druhů. S uplynutím delší doby konkurenčně schopnější druhy daný prostor zabírají a zastíňují, čímž způsobují pokles výskytu konkurenčně slabších druhů

z důvodu zhoršených podmínek pro jejich vysemenění. To je také důvod, proč jsou starobylé lesy méně druhově bohaté.

Z Obrázku 4 také můžeme vyčíst vztah mezi rychlostí šíření rostlinných druhů a stářím lesa. Mladé lesy obsahují vždy vyšší počet druhů než lesy starobylé, přičemž se nasycenost lesa starobylého pomalu přibližuje k nasycenosti lesa mladého. Z toho je patrné, že v mladých lesích se opravdu rostlinné druhy šíří rychleji než v lesech starobylých. Ve vzdálenějších oblastech se tato rychlost šíření poměrně vyrovnává. Druhy zřejmě nejsou schopné se v těchto oblastech šířit tak rychle.

V případě počtu pouze lesních druhů je situace komplikovanější, jelikož zde se rozdíl v počtu druhů v mladém a starobylém lese láme přibližně kolem 1400 m, a to tak, že do vzdálenosti 1400 m obsahuje starobylý les méně druhů než les mladý a od 1400 m od řeky naopak více druhů obsahuje les starobylý. To víceméně potvrzuje již zmiňovaný předpoklad, že starobylé lesy budou obsahovat více druhů než lesy mladé, kromě oblastí vyskytujících se blízko u řeky. V oblastech u řeky resp. v údolí totiž mladé lesy obsahují dokonce více druhů než lesy starobylé, ale v oblastech za údolím se tento jev obrací a více druhů obsahuje les starobylý. I z této závislosti je tedy patrné, že rostlinné druhy se v mladých lesích šíří rychleji v údolí než v oblastech za údolím.

Na základě zjištění nesprávnosti hypotézy 1, byla testována hypotéza 3 neboli vliv biotopu a geologického podloží na diverzitu v údolí a mimo něj. Vliv byl prokázán v obou případech.

5.2 Vliv biotopů na diverzitu

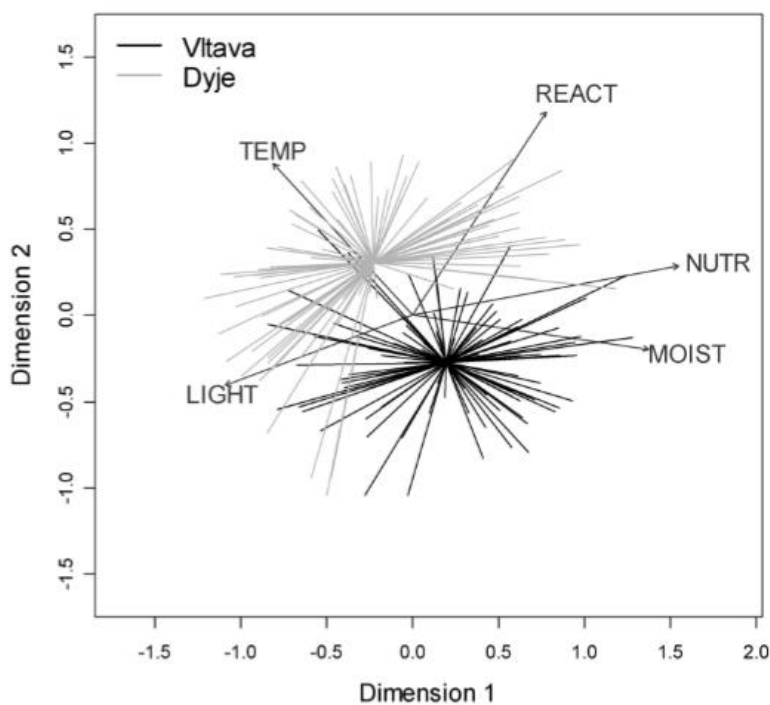
Z tabulky se signifikantními druhy je patrné, že hlavními faktory určující dané biotopy (typy 1, 2 a 3) byly vlhkost půdního prostředí a světelné podmínky. To koresponduje s výsledky Zeleného & Chytrého 2007 (Obrázek 12). Tato studie potvrdila na Vltavském a Dyjském údolí, že vegetace je v říčních údolích strukturována podle dvou hlavních komplexních gradientů, z nichž první je gradient vlhkosti-živin-pH a světla-teploty-kontinentality. Ovšem z Obrázku 9 je patrné, že ve studované oblasti Českého středohoří tyto faktory neovlivňují pouze druhové složení vegetace ale také její diverzitu.

Z Obrázku 7 bylo zjištěno, že typ 1 se vyskytuje převážně v údolí, typ 2 v údolí ale i mimo něj a typ 3 se naopak vyskytuje v oblastech za údolím. Z hlediska struktury reliéfu v údolí je tento výskyt odpovídající. Typ 1 neboli společenstvo mírně vlhkých lesů se vyskytuje

převážně v údolí, expozice svahu studované oblasti je na východ, což znamená zvýšené vystavení slunečnímu záření, a to převážně v dopoledních hodinách. Vzhledem k této skutečnosti a odvodňování oblasti menšími potoky je pak výskyt mírně vlhkého společenstva adekvátní. Výskyt typu 2 (společenstvo teplých a suchých stanovišť) také odpovídá struktuře reliéfu v údolí, jelikož se zde vyskytují četná místa se skalními výstupy a odhalenou matečnou horninou, tedy je zde silný vliv slunečního záření, a tím i menšího nebo vůbec žádného vlivu vody. Výskyt typu 3 hlavně ve vzdálenějších oblastech za údolím podmiňuje převážný výskyt silně zastíněných a vlhkých lokalit v těchto oblastech.

Z pohledu druhové bohatosti typů společenstev je z Obrázku 8 patrné, že nejvyšší počet druhů obsahuje typ 3, naopak nejmenší typ 1. Typ 2 obsahuje střední počet druhů. Posuzovat počet druhů v typu společenstva s rozlišením na starý a mladý les ztrácí smysl, jelikož nebyly prokázány interakce mezi typem společenstva a stářím lesa. Počet druhů odpovídá výskytu typu společenstva podél gradientu vzdálenosti od řeky a vlastnostmi daného společenstva, které byly zmíněny výše.

Testování vlivu pH půdy na diverzitu nemělo smysl, jelikož celá studovaná oblast se vyskytuje na bazických horninách, což způsobuje zvýšené pH oblasti, a tedy výskyt většího počtu druhů. O bazických horninách je totiž obecně známo, že jsou velmi bohaté na živiny.

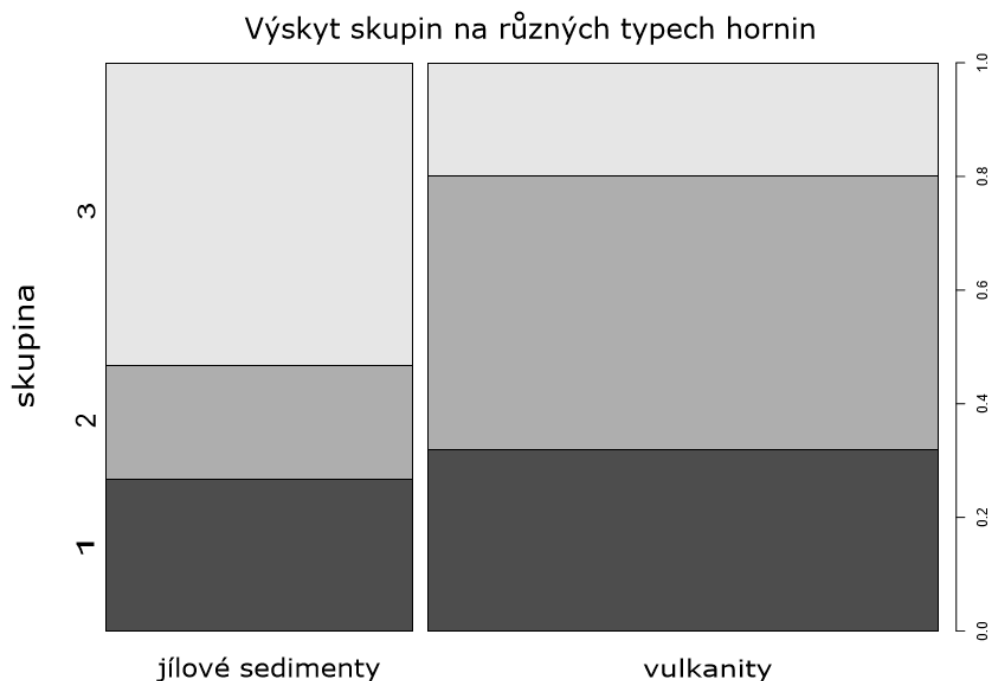


Obrázek 12 Spojení diagramů Vltavského a Dyjského údolí znázorňující vliv sledovaných faktorů na druhové bohatství. Oba pavouky spojuje samostatná přímková čára s průměrnou hodnotou jednotlivých faktorů – teplota, živiny, světlo, vlhkost a pH (převzato ze Zelený & Chytrý 2007).

5.3 Vliv geologických podmínek na diverzitu

Z výsledků testování vlivu geologického podloží na diverzitu je patrné, že lokality na jílových sedimentech obsahují více druhů než lokality na vulkanitech. To odpovídá vlastnostem těchto hornin z hlediska propustnosti vody. Víme, že jílové sedimenty špatně zadržují vodu na rozdíl od vulkanitů, které vodu propouštějí velmi dobře. Zvýšené množství vody zadržené jílovými sedimenty způsobuje zvýšenou vlhkost půdního prostředí, což indikuje výskyt velkého počtu druhů, jelikož neexistuje stres z nedostatku či nadbytku vody. Pokud navíc přičteme bazicitu půdního prostředí, je tento výskyt více než adekvátní.

Z Obrázku 11 je patrné, že se jílové sedimenty vyskytují převážně v severozápadní části studované oblasti, tedy v nejvzdálenějších lokalitách vzhledem k údolí. Tento výskyt koresponduje s výskytem typu 3 neboli s výskytem společenstva vlhkých stinných lesů, tedy společenstva vázaného na větší množství vody. Přímo v údolí se jílové sedimenty vyskytují pouze v jižním a severovýchodním výběžku. Zbytek údolí je vulkanický, což by také odpovídalo výskytu typů 1 a 2 tedy výskytu v prostředí s menším nebo vůbec žádným množstvím zachycené vody. Obrázek 13 tento předpoklad víceméně potvrzuje.



Obrázek 13 Výskyt typů (skupin) 1, 2 a 3 na geologickém podloží. Stupnice na pravé straně znázorňuje míru zastoupení typu na jílových nebo vulkanických horninách.

5.4 Další možná testování

Několik studií (Pollock et al. 1998; van Looy et al. 2003) zabývajících se diverzitou v říčních údolích poukazuje na silný vztah mezi druhovým bohatstvím a nadmořskou výškou jako důsledek klesající frekvence záplav s rostoucí vzdáleností od záplavových území. Další studie dávají do souvislosti druhové bohatství s orientací svahu ke světovým stranám a sklonem svahu (Tichý 1999a). Tyto faktory nemají přímý vliv na rostliny, ale ovlivňují šíření zdrojů a podmínek potřebných pro růst rostlin jako jsou vlhkost, teplota a živiny (Pabst & Spies 1998). Studie Zeleného & Chytrého 2007 jen potvrdila důležitost těchto podmínek pro druhovou bohatost, viz kapitola Vliv biotopů na diverzitu.

Orientace svahu ke světovým stranám a nadmořská výška podmiňují klimatické podmínky, jako jsou sluneční záření a formování teplotních inverzí (Quitt 1996; Chytrý & Tichý 1998; Tichý 1999b). Orientace svahu ovlivňuje diverzitu různě. Na zastíněné bázi svahu protilehlým svahem je vliv orientace svahu malý. Pokud se pohybujeme vzhůru, důležitost orientace svahu vzrůstá vzhledem k silicímu rozdílu mezi teplým suchým jižním svahem a chladným vlhkým severním svahem. Na horních okrajích údolí vliv orientace svahu opět klesá, jak se zmenšuje rozdíl v oslunění svahů z důvodu méně příkrého reliéfu (Zelený & Chytrý 2007). Sklon svahu je spojen hlavně s disturbancemi, jako jsou půdní eroze, povrchový odtok nebo pád kamenů. Povrchový odtok způsobuje vyplavování živin z horní části svahu a jejich akumulaci ve spodní části, stejně tak i půdní eroze (Cox et al. 2002; Silver et al. 1994; Chen et al. 1997).

Vzhledem k těmto poznatkům by bylo záhodno prověřit, jak tyto další faktory ovlivňují diverzitu v údolí studované oblasti. Zároveň by se mohlo posoudit, jak ovlivňují faktory již testované, jako jsou intenzita slunečního záření, vlhkost nebo obsah živin. Toto testování by mohlo odhalit další vlivy vysvětlující variabilitu a počet druhů v Labském údolí, tedy hlavně menší diverzitu vzhledem k okolní krajině.

5.5 Shrnutí

Údolní fenomén potvrzen byl. Z pohledu diverzity nebyl předpoklad zvýšené diverzity v údolí vzhledem k okolní krajině prokázán, ale z pohledu kolonizace a rychlosti šíření druhů je vliv údolního fenoménu více než zřejmý. Rostlinné druhy se v údolí šíří mnohem rychleji v mladých lesích než v lesech starobylých. Předpoklad větší diverzity ve starobylých lesích byl v případě pouze lesních druhů, které byly považovány za více určující, taktéž prokázán. Diverzitu v údolí kromě údolního fenoménu ovlivňuje také geologické podloží a různé biotopy.

6 Závěr

Hlavním cílem této práce bylo osvětlit roli údolního fenoménu v údolí Labe v CHKO České středohoří. Předpokladem potvrzující působení tohoto jevu byla snižující se diverzita podél gradientu vzdálenosti od řeky. Zjišťovalo se tedy, zda je diverzita v údolí větší než v oblastech za údolím. Dále se zjišťovalo, jak se působení údolního fenoménu liší ve starobylém a mladém lese. Předpokládalo se, že diverzita ve starobylém lese bude větší než v lese mladém, kromě lokalit vyskytujících se blízko u řeky, kde jsou tyto lokality dosycovány druhy z říčního biotopu. Dalším cílem bylo zjistit, zda diverzitu ovlivňují také jiné faktory jako výskyt různých biotopů nebo geologické podloží.

Data byla sbírána pomocí fytoocenologických snímků a následně analyzována v prostředí programu R. Pro zjištění závislosti diverzity na vzdálenosti od řeky s rozlišením na mladý a starobylý les byly použity tzv. zobecněné lineární modely. Závislost diverzity na biotopech a geologickém podloží byla testována s pomocí analýzy rozptylu (anova) a krabicových grafů.

Údolní fenomén byl posuzován z dvou pohledů. Z pohledu diverzity, předpoklad, že údolí obsahuje více druhů než oblasti za údolím, potvrzen nebyl, jelikož diverzita se s rostoucí vzdáleností nezmenšovala, ale zvětšovala. Z pohledu kolonizace druhů a rychlosti šíření, byl však vliv údolního fenoménu více než zřejmý, jelikož bylo zjištěno, že rostlinné druhy v údolí kolonizují mladé lesy rychleji než lesy starobylé. Další předpoklad, že staré lesy obsahují více druhů než lesy mladé, kromě oblastí vyskytujících se blízko u řeky byl potvrzen. Mladé lesy byly dokonce v oblastech u řeky resp. v údolí druhově bohatší, naopak v oblastech za údolím byly druhově bohatší lesy starobylé. Vliv geologického podloží a různých biotopů byl také potvrzen. Tato práce potvrzuje, že diverzita rostlinných druhů je významně ovlivněna údolním fenoménem, tedy vyšší rychlostí kolonizace biotopů v údolích.

7 Seznam literatury

Bína, J. & Demek, J. (2012): Z nížin do hor. Geomorfologické jednotky České republiky. Academia, Praha.

Blažková, D. (1964): Rozčlenění vegetace na údolních svazích v oblasti Orlické nádrže. Vegetační problémy při budování vodních děl (ed J. Jeník), pp. 21–37. NČSAV, Praha.

Brinson, M. M. & Verhoeven, J. (1999): Riparian forests. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. (ed M.L. Hunter, Jr.), pp. 265–299. Cambridge University Press, Cambridge.

Cox, S. B., Willig, M. R. & Scatena, F. N. (2002): Variation in nutrient characteristics of surface soils from the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico: A multi variate perspective. *Plant Soil* 247: 189–198.

Deiller, A. F., Walter, J. M. N. & Trémolières, M. (2001): Effects of flood interruption on species richness, diversity and floristic composition of woody regeneration in the upper Rhine alluvial hardwood forest. *Regulated Rivers-Research & Management* 17: 393-405.

Dupré, C. & Ehrlén, J. (2002): Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90: 796–805.

Dzwonko, Z. (1993): Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 693-698.

Dzwonko, Z. & Loster, S. (1988): Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 76: 15-27.

Dzwonko, Z. & Loster, S. (1992): Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.

Geiger, R. (1942): Das Klima der bodennahen Luftschicht: ein Lehrbuch der Mikroklimatologie. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. Braunschweig: Vieweg, 436 s. Die Wissenschaft: Einzeldarstellungen aus der Naturwissenschaft und der Technik, BD, 78.

Goebel, P.C., Palik, B.J. & Pregitzer, K.S. (2003): Plant diversity contributions of riparian areas in watersheds of the Northern Lake States, USA. *Ecological Applications* 13: 1595–1609.

Graae, B.J. & Sunde, P.B. (2000): The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23: 720-731.

Gregory, D.M., Swanson, F.J., McKeew, A. & Cummins, K. (1991): An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* 41: 540–551.

Hennekens, S. M., & Schaminée, J. H. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.

Hermy, M. (1994): Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: Boyle, T.J.B. & Boyle, C.E.B. (eds.) *Biodiversity, temperate ecosystems, and global change*, pp. 123-144. Springer, Berlin.

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J. E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.

Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2005): Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166: 723–736.

Hughes, F.M.R., Adams, W.M., Muller, E., Nilsson, C., Richards, K.S., Barsoum, N., Decamps, H., Foussadier, R., Girel, J., Guilloy, H., Hayes, A., Johansson, M., Lambs, L., Pautou, G., Peiry, J.L., Perrow, M., Vautier, F. & Winfield, M. (2001): The importance of different scale processes for the restoration of floodplain woodlands. *Regulated Rivers-Research & Management* 17: 325-345.

Chen, Z.S., Hsieh, C.F., Jiang, F.Y., Hsieh, T.H. & Sun, I.F. (1997): Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology* 132: 229–241.

Chytrý, M. & Tichý, L. (1998): Phenological mapping in a topographically complex landscape by combining field survey with an irradiation model. *Applied Vegetation Science* 1: 225–232.

Chytrý, M. & Tichý, L. (2003): Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis* 108: 1–231.

Jeník, J. & Slavíková, J. (1964): Střední Vltava a její přehrady z hlediska geobotanického. *Vegetační problémy při budování vodních děl* (ed J. Jeník), pp. 67–100. NČSAV, Praha.

Johnson, W.C., Burgess, R.L. & Keammerer, W.R. (1976): Forest overstory vegetation and environment on the Missouri river floodplain in north Dakota. *Ecological Monographs* 46: 59-84.

Kolb, A. & Diekmann, M. (2004): Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15: 199–208.

Ložek, V. (1974): Říční fenomén Vltavy a Sázavy. *Sborník vlastivědných prací z Podblanicka* 15: 7-15.

Matlack, G. (2005): Slow plants in a fast forest: local dispersal as a predictor of species frequencies in a dynamic landscape. *Journal of Ecology* 93: 50–59.

Moravec, J., & Neuhäusl, R. (1991): Přírozená vegetace území hlavního města Prahy a její rekonstrukční mapa. Academia, Praha.

Mouw, J.E.B. & Alaback, P.B. (2003): Putting floodplain hyperdiversity in a regional context: an assessment of terrestrial-floodplain connectivity in a montane environment. *Journal of Biogeography* 30: 87–103.

Naiman, R.J., Decamps, H. & Pollock, M. (1993): The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3: 209–212.

Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M. & Sperens, U. (1989): Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70: 77–84.

Pabst, R.J. & Spies, T.A. (1998): Distribution of herbs and shrubs in relation to landform and canopy cover in riparian forests of coastal Oregon. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 76: 298–315.

Peterken, G.F. & Game, M. (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72: 155-182.

Pollock, M.M., Naiman, R.J. & Hadley, T.A. (1998): Plant species richness in riparian wetlands a test of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94–105.

Primack, R. B., Kindlmann, P., Jersáková, J., Kučera, T., & Urban, F. (2001): Biologické principy ochrany přírody. Portál.

Quitt, E. (1996): Změny mikroklimatu a topoklimatu způsobené výstavbou vodních nádrží Dalešice a Mohelno. *Přírod. Sborn. Západohor. Muz. Třebíč* 21: 1–26.

Rackham, O. (1980): Ancient woodland: Its history, vegetation and uses in England. Edward Arnold, London.

R Core Team (2016): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Schnitzler, A., Carbiener, R. & Sanchezperez, J.M. (1991): Variation in vernal species composition in alluvial forests of the Rhine Valley, Eastern France. *Journal of Vegetation Science* 2: 485-490.

Silver, W.L., Scatena, F.N., Johnson, A.H., Siccama, T.G. & Sanchez, M.J. (1994): Nutrient availability in a montane wet tropical forest: spatial patterns and methodological considerations. *Plant Soil* 164: 129–145.

Steiner, N. C. & Köhler, W. (2003): Effects of landscape patterns on species richness. A modelling approach. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98: 353–361.

Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A. M. & Décamps, O. (1990): Continuity and discontinuity of the riparian vegetation along a fluvial corridor. *Landscape Ecology* 5: 9–20.

Tichý, L. (1999a): Predictive modeling of the potential natural vegetation pattern in the Podyjí National Park, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 34: 243–252.

Tichý, L. (1999b): Teplotní poměry a vegetace na lokalitě Sloní hřbet v Národním parku Podyjí. *Preslia* 70: 349–363.

Tichý, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.

van Looy, K., Honnay, O., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2003): The effect of river embankment and forest fragmentation on the plant species richness and composition of floodplain forests in the Meuse valley, Belgium. *Belgian Journal of Botany* 136: 97–108.

Vellend, M. (2003): Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* 84: 1158–1164.

Verheyen, K., Vellend, M., Van Calster, H., Peterken, G., & Hermy, M. (2004): Metapopulation dynamics in changing landscapes: a new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85: 3302–3312.

Ward, J.V. (1998): Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83: 269–278.

Whitney, G. G. & Foster, D. R. (1988): Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *Journal of Ecology* 76: 867–876.

Zelený, D., & Chytrý, M. (2007): Environmental control of the vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif. *Preslia* 79: 205–222.

Zelený, D., & Chytrý, M. (2008): Pattern of species richness in the topographically complex landscape of deep river valleys in the Bohemian Massif. Patterns of vegetation diversity in deep river valleys of the Bohemian Massif, 39.