

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



PROCESY URČUJÍCÍ BIODIVERZITU VEGETACE ŘÍČNÍ SÍTĚ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Autor: Kateřina Kopecká

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, PhD.

2019

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Kateřina Stříteská

Aplikovaná ekologie

Název práce

Procesy určující biodiverzitu vegetace říční sítě

Název anglicky

Biodiversity of river network: patterns and processes

Cíle práce

Práce se bude zabývat vlivem charakteru říční sítě na druhovou diverzitu rostlin v lužních lesích. Bude testovat hypotézu "downstream species diversity effect", tj. že se diverzita organismů zvyšuje s rostoucím povodím díky asymetrické disperzi v říčních sítích. Prvním cílem práce bude zjistit vliv velikosti povodí a nadmořské výšky na druhovou diverzitu rostlin. Druhým cílem bude porovnat vliv pozice společenstev v říční síti s vlivem lokálních faktorů prostředí.

Metodika

Bude využita databáze vegetačních snímků lužních lesů jižních Čech. Data budou analyzována běžnými statistickými metodami.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

lužní lesy, vegetační smínky, říční síť, diverzita rostlin, downstream effect

Doporučené zdroje informací

- Douda, J., Boublík, K., Slezák, M., Biurrun, I., Nociar, J., Havrdová, A., Doudová, J., Ačíć, S., Brisse, H., Brunet, J., Chytrý, M., Claessens, H., Csiky, J., Didukh, Y., Dimopoulos, P., Dullinger, S., FitzPatrick, Ú., Guisan, A., Horschler, P. J., Hrivnák, R., Jandt, U., Kački, Z., Kevey, B., Landucci, F., Lecomte, H., Lenoir, J., Paal, J., Paternoster, D., Pauli, H., Pielech, R., Rodwell, J. S., Roelandt, B., Svenning, J.-C., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Tsiripidis, I., Tzonev, R. T., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N. E. (2016), Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs. *Applied Vegetation Science* 19: 147–163.
- 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: 523–534.
- Douda J. (2010): The role of landscape configuration in plant composition of floodplain forests across different physiographic areas. *Journal of Vegetation Science* 21: 1110–1124.
- Kuglerová, L., Jansson, R., Ågren, A., Laudon, H., & Malm-Renöfält, B. (2014): Groundwater discharge creates hotspots of riparian plant species richness in a boreal forest stream network. *Ecology* 95: 715–725.
- Kuglerová, L., Jansson, R., Sponseller, R. A., Laudon, H., & Malm-Renöfält, B. (2015): Local and regional processes determine plant species richness in a river-network metacommunity. *Ecology* 96: 381–391.

Předběžný termín obhajoby

2018/19 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 28. 3. 2018

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 3. 2018

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 17. 04. 2019

Prohlášení

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

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze 24. dubna 2019

.....

Poděkování

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

V Praze 24. dubna 2019

.....

Abstrakt

Práce se zabývá vlivem charakteru říční sítě na druhovou diverzitu rostlin v lužních lesích. Byla testována hypotéza, zda se druhová diverzita rostlin zvyšuje s rostoucí velikostí povodí díky asymetrické disperzi v říční síti. Prvním cílem bylo zjistit vliv velikosti povodí a nadmořské výšky, tj. regionálních faktorů, na počet druhů rostlin. Druhým cílem bylo porovnat vliv pozice zkoumaných lokalit v říční síti s vlivem environmentálních, tj. lokálních, faktorů prostředí. Tyto dílčí hypotézy byly testovány v lužních lesích na území jižních Čech. Pro jejich potvrzení byla použita data z databáze vegetačních snímků, která byla analyzována s použitím zobecněných lineárních modelů. Výsledky ukázaly, že počet druhů s rostoucí velikostí povodí klesal a se zvyšující se nadmořskou výškou rostl. Předkládaná práce tedy nepotvrzuje, že se druhová diverzita rostlin zvyšuje s rostoucí velikostí povodí. Při porovnání vlivu lokálních a regionálních proměnných prostředí měly lokální environmentální podmínky na druhovou bohatost větší vliv.

Klíčová slova: lužní lesy, vegetační snímky, říční síť, diverzita rostlin, downstream effect

Abstract

This thesis is focused on the influence of the river network character on species diversity of plants in floodplain forests. The hypothesis that plant species diversity increases with increasing watershed size due to asymmetric dispersion in the river network has been tested. The first aim was to determine the effect of watershed size and altitude, i.e. regional factors, on the number of plant species. The second aim was to compare the influence of the location of the investigated plots in the river network with the influence of environmental, i.e. local, factors. These partial hypotheses were tested in floodplain forests in South Bohemia. For their confirmation, data from the database of phytosociological relevés was used, which was analysed using generalized linear models. The results showed that the number of species with increasing watershed size decreased and increased with increasing altitude. Thus, the present paper does not confirm that plant species diversity increases with increasing watershed size. Comparing the influence of local and regional environment variables, local environment conditions had a greater influence on species diversity.

Keywords: floodplain forests, phytosociological relevés, river network, plant diversity, downstream effect

Obsah

1. Úvod.....	9
1.1 Faktory ovlivňující biodiverzitu vegetace říční sítě	9
1.2 Směry gradientů v říční síti a heterogenita prostředí.....	10
1.3 Způsoby nahlížení na modely diverzity vegetace v říční síti	11
2. Cíle	14
3. Metodika	15
3.1 Studovaná oblast.....	15
3.2 Použitý datový soubor	16
3.3 Úprava a analýza dat	16
4. Výsledky	18
4.1 Vliv regionálních faktorů na diverzitu	18
4.2 Vliv lokálních faktorů na diverzitu	18
4.3 Porovnání vlivu regionálních a lokálních faktorů	19
5. Diskuze.....	20
5.1 Limity studie a další možná testování	22
6. Závěr	23
7. Seznam literatury	24

1. Úvod

Říční ekosystémy patří mezi nejvíce různorodé, dynamické a ekologicky důležité ekosystémy na planetě. Jsou situovány na hranici mezi vodním a terestrickým prostředím a tudíž představují unikátní ekotony, které poskytují prostor pro obrovské množství organismů (Gregory et al. 1991; Naiman a Décamps 1997; Tockner a Stanford 2002; Richardson et al. 2005). Současně se jedná o významné strukturní a funkční části krajiny.

Řeky, neboli říční koridory, mají základní roli ve vodním režimu krajiny a vykonávají základní ekologické funkce. Mezi jedny z nejvýznamnějších patří transport látek, ovlivňování teplotních a světelných režimů vodních ekosystémů a zásobování vodních organismů substrátem (Swanson et al. 1982; Naiman a Décamps 1997; Kreuzweiser et al. 2008). Říční koridory také představují důležité cesty pro disperzi a migraci organismů a ovlivňují tak druhovou diverzitu říčních a pobřežních stanovišť (Wiens 2002).

Druhová diverzita stanoviště je obecně určována dostupností druhů (tzv. *species pool*), ale také lokálními procesy jako jsou mezidruhová konkurence, facilitace a predace. Porozumění toho, jak disperze druhů souvisí s lokálními procesy určujícími druhovou diverzitu, zůstává v ekologii stále výzvou (Ricklefs 1987; Grönroos et al. 2013).

1.1 Faktory ovlivňující biodiverzitu vegetace říční sítě

Skladbu vegetace říční sítě určuje velké množství faktorů. Břehové a vodní ekosystémy jsou úzce propojené a klíčovou roli ve zde probíhajících procesech hraje hydrologický režim toků (Naiman a Décamps 1997). Rozsah záplav obecně určuje rozsah břehové zóny a frekvence, načasování a doba trvání zaplavení řídí dynamiku říční vegetace (Poff et al. 1997; Catford a Jansson 2014). Záplavy způsobují fyzické disturbance, které erodují a redistribuují sedimenty a ničí kořeny břehové vegetace (Swanson et al. 1982; Sponseller et al. 2013). Takovéto disturbance zajišťují plochy pro novou vegetaci a ovlivňují kompetici odstraněním biomasy. Míra zamokření určuje vlhkost půdy a její provzdušnění, což řídí důležité biochemické procesy v břehové půdě jako například redoxní reakce, dekompozici a cykly živin (Silvertown et al. 1999; Hefting et al. 2004; Bendix a Stella 2013). Zároveň stres

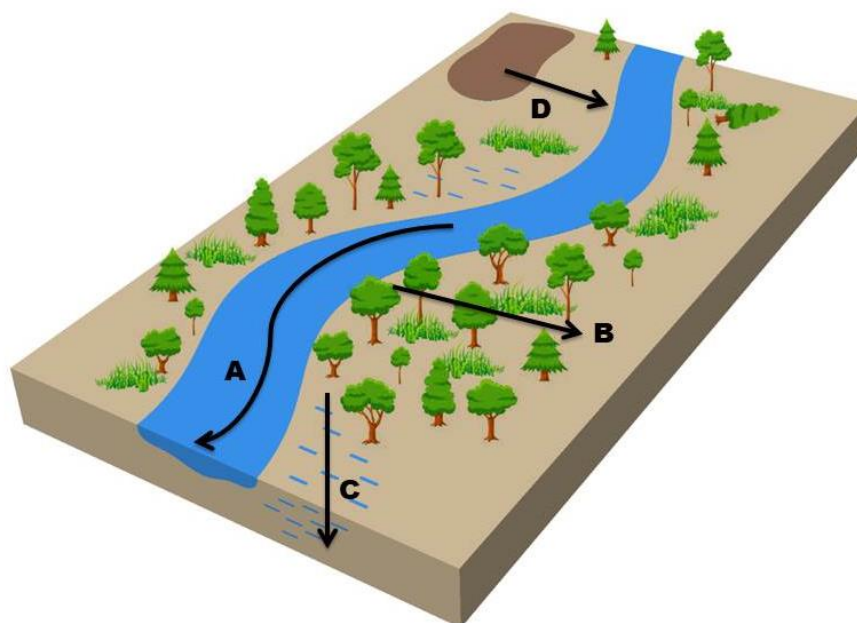
způsobený delšími periodami zaplavení eliminuje intolerantní druhy (Tockner a Stanford 2002; Stella et al. 2013). Proudící voda také funguje jako efektivní vektor přenosu semen a propagulí rostlin (Jansson et al. 2005).

Faktory prostředí ovlivňující skladbu vegetace říční sítě můžeme rozdělit do tří hlavních skupin podle toho, jaký mají vliv na rostliny. První skupinou jsou nepřímé vlivy jako například nadmořská výška a topografie terénu. Ty neovlivňují skladbu rostlin přímo, ale korelují s druhou skupinou. Druhá skupina jsou přímé vlivy, které mají efekt na růst rostlin jako například teplota, pH a charakteristiky půdy. Třetí skupinou jsou zdroje, které rostliny využívají jako například světlo a živiny (fosfor, dusík) (Austin a Smith 1989).

1.2 Směry gradientů v říční síti a heterogenita prostředí

Gradienty procesů probíhajících v říční síti se projevují ve směru longitudinálním, laterálním a vertikálním (viz Obr. 1). Komplikovanost gradientů a vazeb v prostředí se obecně směrem po proudu podél toku zvyšuje (Altermatt 2013). Longitudinální (podélný) gradient byl zmíněn už v prvních konceptech o ekologii říčních toků (Vannote et al. 1980; Newbold et al. 1982). Vyjadřuje kontinuitu a složitost vazeb podél říčního toku, které se mění s tím, jak tok narůstá na velikosti. Laterální gradient působí ve směru od břehů toku a zahrnuje mozaiku ekotonů mezi vodním a terestrickým prostředím. Se zvyšující se vzdáleností od toku se snižuje vliv zaplavování a vliv hladiny podzemní vody (Naiman a Décamps 1997; Ward et al. 1998; Tockner et al. 2000). Zároveň je směrem k toku hladina podzemní vody blíže k povrchu půdy a mění její biochemii a vlhkost (Luke et al. 2007; Ström et al. 2012). Břehové ekosystémy jsou organizovány také vertikálně, od korun stromů po dnový sediment (Wiens 2002).

Biodiverzita vegetace říční sítě je ovlivněna dvěma aspekty heterogenity (Dufour et al. 2006). Prvním je rozsah variability prostředí, který ovlivňuje počet dostupných typů habitatů v rámci zkoumané oblasti („heterogenita uvnitř oblasti“). Tyto rozdíly jsou dobře prozkoumané (Naiman et al. 1993). Oproti tomu relativně málo popsáné teoreticky i probádané prakticky je prostorové uspořádání habitatů v krajině, která obklopuje zkoumanou oblast („heterogenita okolo oblasti“, Douša, 2010).

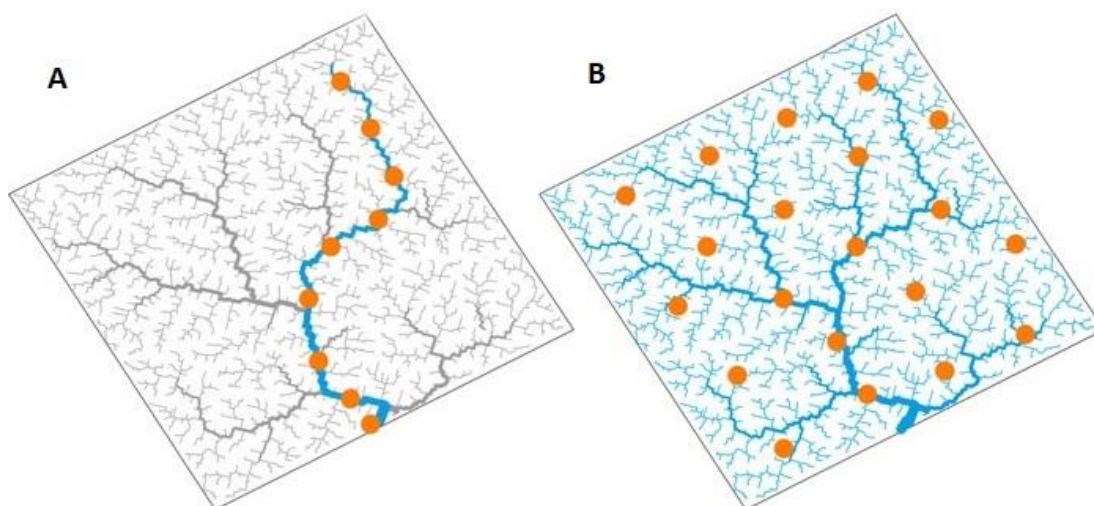


Obr. 1 – Schematický obrázek různých směrů gradientů důležitých pro prostorové uspořádání organismů v říční síti. Složení organismů se mění směrem longitudinálním (**A**, ve směru proudění toku), laterálním (**B**, v kolmém směru od břehů toku) a také vertikálně (**C**, od korun stromů po hladinu podzemní vody). Pobřežní strukturu také ovlivňují procesy probíhající poblíž toku (**D**), nezávisle na ostatních, jako např. zemědělství.

1.3 Způsoby nahlížení na modely diverzity vegetace v říční síti

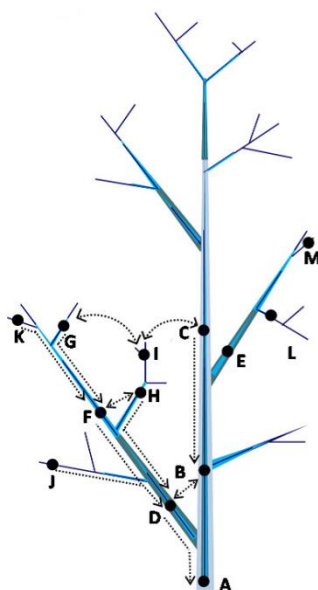
Ekologové si jsou vědomi toho, že většina druhů žije v prostorově heterogenní krajině a že velikost lokality a konektivita formují složení lokálních společenstev (Leibold et al. 2004). Avšak na říční ekosystémy bylo dlouho nahlíženo z perspektivy pouze lokální a lineární (viz Obr. 2) (Altermatt 2013).

Pro lepší popis prostorově heterogenní krajiny a procesů, které zde ovlivňují druhovou diverzitu, je možné použít koncept metaspolečenstva (anglicky *metacommunity*). Metaspolečenstvo je definováno jako soubor lokálních společenstev (malého ohraničeného území) daného typu, vzájemně propojených výměnou jednoho nebo více druhů (volná disperze jedinců a diaspor) (Leibold et al. 2004). V minulosti bylo nahlíženo na metaspolečenstva jako na plochy, které jsou rozmístěny ve tvaru mříže. To znamená, že každá plocha může být spojena s každou prostřednictvím disperze (Leibold et al. 2004). Na říční síť bychom se ale měli dívat z jiné perspektivy.



Obr. 2 – Ukázky pozic studovaných lokalit ze studií zabývajících se biodiverzitou v říční síti. Lineární perspektiva (a) podél longitudinálního gradientu byla používána dříve. Nejnovější pohled (b) zahrnuje prostředí celého povodí a vyžaduje vzorky z lokalit reprezentativně rozmístěných napříč celou říční sítí. (Převzato a upraveno z Altermatt 2013)

Většina toků utváří dendritické ekologické sítě (anglicky *dendritic ecological networks* – DENs), ve kterých se spojuje zvyšující se počet přítoků směrem po proudu a to má za následek nárůst velikost toku a konektivity, viz Obr. 3 (Campbell Grant et al. 2007). Vliv řeky na vegetaci (zejména pobřežní) se obecně zvětšuje směrem po proudu, se zvětšující se velikostí řeky (Bendix 1997). Po směru proudu se totiž zvyšuje konektivita, která ovlivňuje šíření druhů pomocí vody, protože se zvětšuje průtok toku a zmenšuje vliv překážek v toku (Altermatt 2013). Nicméně zvětšování toku po proudu způsobuje také systematické změny v charakteru habitatů, zejména mění charakter záplavových disturbancí (jejich frekvence, délka trvání a rozsah), zvětšuje se délka říčního longitudinálního gradientu a mění se edafické podmínky směrem k jemnozrnějším sedimentům (Benda et al. 2004; Lowe et al. 2006; Campbell Grant et al. 2007). Nicméně jak říční vegetace reaguje na takovéto strukturní a hierarchické změny nebylo zatím přehledně a dobře stanoveno.



Obr. 3 – Schéma konektivity dendritické ekologické sítě. Směrem po proudu se zvětšuje velikost toku, konektivita a rozsah podmínek prostředí (které jsou znázorněny různými barvami). Směrem po proudu se hierarchicky kombinují větve říční sítě a z toho důvodu jsou systematicky měněny podmínky prostředí a objevují se nové vlastnosti. Společenstvo (označeno černým bodem) může být tím pádem chápáno jako výsledek lokálních podmínek a procesů probíhajících směrem proti proudu. Uspořádání říční sítě také umožňuje analýzu disperze (tečkované šipky) mezi větvemi (například z I do G) a také v rámci říční sítě (např. od K do A). (Převzato z Kuglerová et al. 2015).

Tato práce se zabývá kvantifikací důležitosti regionálních a lokálních faktorů na druhovou bohatost v lužních lesích jižních Čech. Na říční síť je nahlíženo jako na dendritickou ekologickou síť a je kladen důraz na vliv longitudinálního gradientu na počet druhů rostlin.

2. Cíle

Cílem této práce je prozkoumat vliv charakteru říční sítě na biodiverzitu vegetace lužních lesů napříč říční sítí.

Hlavní otázky jsou:

- (1) Jaký je vliv regionálních faktorů, tj. velikosti povodí a nadmořské výšky, na druhovou diverzitu vegetace lužních lesů?
- (2) Jaký vliv mají regionální faktory, tj. velikost povodí a nadmořská výška, ve srovnání s faktory lokálními (např. obsahu živin v půdě, hladině podzemní vody)?

Hypotézy tedy zní následovně:

- (1) Druhová diverzita se zvyšuje s rostoucí velikostí povodí díky asymetrické disperzi v říčních sítích.
- (2) Regionální faktory (velikost povodí a nadmořská výška) mají významný vliv na druhovou bohatost, ve srovnání s faktory lokálními.

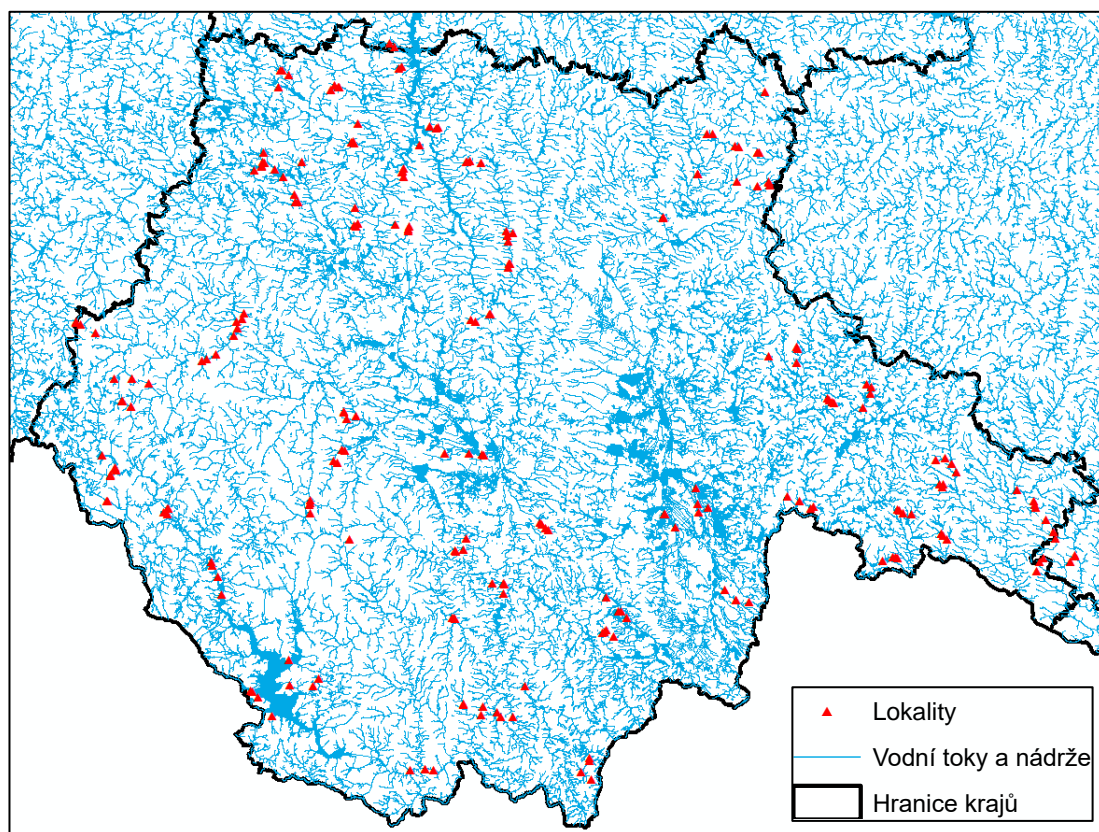
3. Metodika

3.1 Studovaná oblast

Studovaná oblast se nachází v jižních Čechách (13°30' - 15°30'E, 48°30' - 49°40'N, Obr. 4). Pokrývá zhruba 11 000 km² a zahrnuje různorodou krajinu od nížin po horské oblasti, od 350 m n. m. do 1400 m n. m. Klima je subkontinentální, s roční průměrnou teplotou od 2,5 °C do 8,2 °C. Průměrné roční srážky se pohybují od 550 mm v nížinách po 1250 mm v horách (Tolasz et al. 2007).

Většina plochy je odvodňována Vltavou a Moravskou Dyjí. Několik větších přítoků, jako Otava, Lužnice a Malše, přitékají do Vltavy. Kromě těchto toků vytvářejí hustou říční síť na celé studované oblasti další menší řeky a potoky (Obr. 4).

V této oblasti se nachází několik geologických formací, které tvoří substráty na živiny bohaté i chudé.



Obr. 4 – Detailní mapa jihočeského kraje s označenými zkoumanými lokalitami (červené trojúhelníky) na pozadí říční sítě.

3.2 Použitý datový soubor

V této práci byla použita data z průzkumu v letech 2004 – 2006 dle (Douda 2010). Pro porovnání většího množství environmentálních faktorů byly vybrány klimaticky, geologicky, topograficky, hydrologicky a biogeograficky odlišné oblasti pomocí překryvu map s environmentálními faktory se čtvercovým gridem. Bylo stanoveno šest ekologicky odlišných oblastí (A, B, C, D, E, F), každá o velikosti více než 1000 km² (pro podrobnější informace viz (Douda 2010)). Nakonec bylo z každé oblasti vybráno náhodně deset kvadrátů. V každém z 60 kvadrátů byly vybrány 4 lokality. Celkem bylo tedy provedeno fytoecologické snímkování na 240 lokalitách. Každá lokalita se nacházela na aluviálních půdách v záplavových oblastech, bez známky nedávných zásahů, o velikosti 200 m² (20 m × 10 m) nebo menší (100 – 180 m²). Pokryvnost rostlinných druhů byla určena podle Braun-Blanquetovy stupnice a poté spočítán celkový počet druhů. Celkem bylo nalezeno a určeno 408 druhů rostlin.

Na každé lokalitě byly naměřeny nebo vypočítány environmentální proměnné. Výběr konkrétních proměnných proběhl podle metodik dostupných článků dle Turner et al. 2004, Hérault a Honnay 2005, Guirado et al. 2006 (pro podrobnější informace viz Douda 2010). Lokality jsou rozmístěny po gradientu velikosti vodního toku, od menších přítoků až po hlavní tok. Plocha povodí u každé lokality zde tedy zastupuje velikost toku a tím pádem pozici lokality v říční síti (Altermatt 2013).

3.3 Úprava a analýza dat

Základní zpracování dat, kdy byly vytvořeny tabulky, proběhlo v programu Microsoft Office Excel. Analýzy byly provedeny v prostředí programu R (R Core Team, 2017).

Při zpracování dat byly vybrány podmínky prostředí, které se vztahovaly ke kvalitě lokality (viz Tab. 1). Data týkající se uspořádání krajiny, která byla ve zdrojovém článku použita, nejsou relevantní pro potřeby této práce.

Vliv regionálních faktorů na diverzitu

Pro zjištění závislosti velikosti povodí, tzn. pozice na toku, na počtu druhů vegetace lužního lesa a závislosti nadmořské výšky na počtu druhů byly použity lineární modely. Procentuální podíl velikosti povodí a nadmořské výšky na vysvětlené variabilitě byl zaznamenán do tabulky.

Vliv lokálních faktorů na diverzitu

Pro otestování, jaký je vztah mezi počtem druhů a lokálními podmínkami prostředí, a jak se tyto podmínky mění v říční síti, byla spočítána korelační matice všech změřených podmínek. Pro další analýzu byly použity pouze proměnné, které mezi sebou nebyly korelovány (korelační koeficient pod 0,3). Tímto přístupem je poté zjištěný podíl každé proměnné na vysvětlené variabilitě nezávislý a odliší se tím společné působení zapříčiněné korelací (viz Tab. 1).

		Proměnná	Jednotka
Regionální proměnné		Plocha povodí	m ²
		Nadmořská výška	m n. m.
Lokální proměnné	hydrologické	Průtok	m ³ /s
		Hladina podzemní vody	-
		Záplavy	M
	půdní	pH půdy	-
		Obsah uhlíku (C)	-
		Obsah dusíku (N)	mg/l
		Obsah fosforu (P)	mg/l
		Obsah vápníku (Ca)	mg/l
		Obsah draslíku (K)	mg/l
Obsah hořčíku (Mg)	mg/l		

Tab. 1 – Tabulka s naměřenými podmínkami prostředí. Tučně jsou vyznačeny ty, které byly použity v modelech (nekorelované).

Závislost počtu druhů na lokálních podmínkách prostředí byla modelována pomocí lineárních modelů zvlášť pro každou proměnnou. Kvalita modelů byla hodnocena pomocí adjustovaného koeficientu determinace a pomocí diagnostických grafů. Procentuální podíl každé lokální podmínky prostředí na vysvětlené variabilitě byl zaznamenán do tabulky.

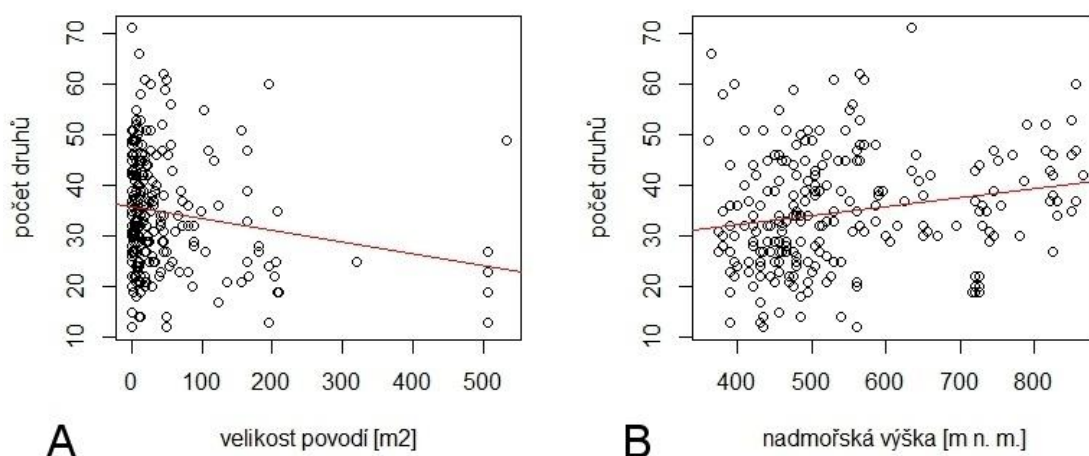
Porovnání vlivu regionálních a lokálních faktorů

Aby se mohly porovnávat vlivy regionálních a lokálních podmínek, byly vytvořeny dva souhrnné modely. Jeden pro velikost povodí a nadmořskou výšku a druhý pro všechny environmentální podmínky. Kvalita modelů byla hodnocena pomocí adjustovaného koeficientu determinace a pomocí diagnostických grafů. Procentuální podíl na vysvětlené variabilitě pro oba modely byl zaznamenán do tabulky.

4. Výsledky

4.1 Vliv regionálních faktorů na diverzitu

Použitím lineárních modelů bylo prokázáno, že celkový počet druhů na velikosti povodí, tedy na pozici lokality na toku, závisí. Počet druhů s rostoucí velikostí povodí klesal (viz Obr. 5 A). Počet druhů závisí také na nadmořské výšce a s rostoucí nadmořskou výškou se zvyšuje (viz Obr. 5 B).



Obr. 5: Grafy znázorňující závislost velikosti povodí na počtu druhů vegetace lužního lesa (A) a závislost nadmořské výšky na počtu druhů vegetace lužního lesa (B). Body ukazují skutečné hodnoty, přímka je odhadem regresní přímky vyjadřující danou závislost.

4.2 Vliv lokálních faktorů na diverzitu

Na celkový počet druhů na lokalitě měly statisticky významný vliv ($p < 0,05$) tyto lokální environmentální proměnné prostředí (viz Tab. 2): režim záplav, výška hladiny podzemní vody, obsah uhlíku v půdě a obsah vápníku v půdě. Ostatní proměnné prostředí, a to pH a obsah draslíku, neměly na druhovou bohatost významný vliv. Procentuální podíl jednotlivých proměnných prostředí na vysvětlené variabilitě je vypsán na Tab. 2.

		Jednotlivé modely				
		Faktory	Estimate	Testovací statistika	p-hodnota	Adjusted R-squared
Regionální	Velikost povodí	-0,02325	-2,778	**	2,73%	
	Nadmořská výška	0,01743	3,167	**	3,64%	
Lokální	Záplavy	8,276	3,812	***	5,33%	
	Hladina podzemní vody	-0,05384	-2,797	**	2,81%	
	Uhlík	-0,17771	-4,415	***	7,18%	
	pH	1,252	1,115	ns	0,10%	
	Vápník	-0,011564	-2,364	*	1,88%	
	Draslík	-0,10792	-1,18	ns	0,16%	

Tab. 2: Vlivy regionálních a lokálních faktorů na počet druhů lužních lesů testované použitím jednotlivých lineárních modelů. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; $p < 0,001$; ns = nesignifikantní

4.3 Porovnání vlivu regionálních a lokálních faktorů

Souhrnný model pro regionální podmínky vysvětlil 5 % z celkové variability, zatímco souhrnný model pro environmentální podmínky vysvětlil 16 % z celkové variability (viz Tab. 3). Lokální podmínky prostředí mají tedy na druhovou bohatost větší vliv než podmínky regionální.

		Celkové modely				
		Faktory	Estimate	Testovací statistika	p-hodnota	Adjusted R-squared
Regionální	Velikost povodí	-0,019307	-2,304	*	5,35%	
	Nadmořská výška	0,015251	2,755	**		
Lokální	Záplavy	5,687238	2,663	**	16,37%	
	Hladina podzemní vody	-0,084842	-4,362	***		
	Uhlík	-0,173122	-3,484	***		
	pH	0,082941	0,059	ns		
	Vápník	-0,008164	-1,284	ns		
	Draslík	-0,042215	-0,49	ns		

Tab. 3: Vlivy regionálních a lokálních faktorů na počet druhů lužních lesů testované použitím souhrnných lineárních modelů. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; $p < 0,001$; ns = nesignifikantní

5. Diskuze

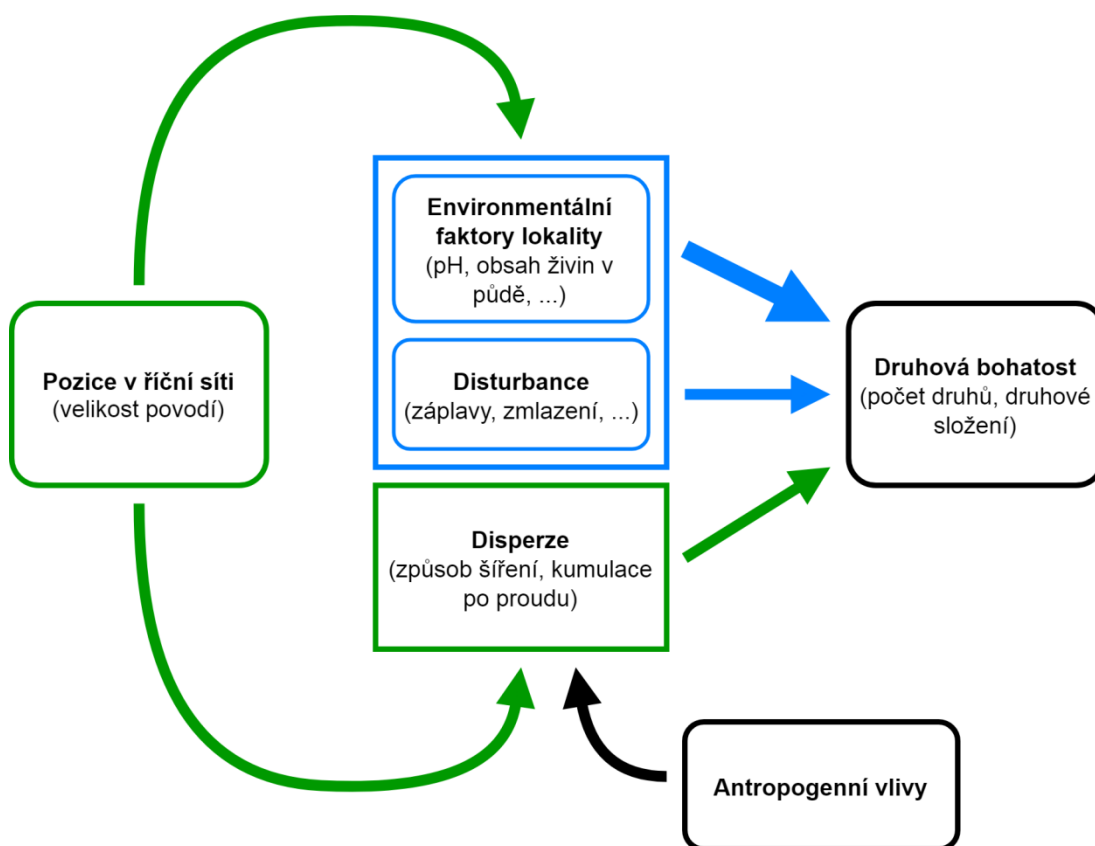
Tato studie se zabývá lužními lesy, které jsou na rozdíl od ostatních biotopů velkou měrou ovlivněny říčními procesy. Studií, které zkoumají řeku jako koridor ovlivňující biodiverzitu rostlin, není mnoho a většina z nich je v Evropě zaměřena spíše na boreální oblasti (např. Nilsson et al. 1989; Kuglerová et al. 2015). Studie z roku 1989 (Nilsson et al. 1989) se zaměřila zejména na abiotické faktory (např. heterogenitu a hrubost substrátu) a žádnou obecnou závislost neprokázala. Kuglerová v roce 2015 ve Švédsku zjišťovala, jak se diverzita břehové vegetace mění v závislosti na pozici na toku za předpokladu, že diverzita se zvyšuje s rostoucí velikostí povodí. Tento předpoklad byl ve studii prokázán (Kuglerová et al. 2015). Její výsledky nekorespondují s výsledky této práce, které ukazují, že vliv velikosti povodí na počet druhů je zřejmý také, ale s opačnou závislostí. To znamená, že se zvyšující se velikostí povodí se diverzita mírně snižuje. Kuglerová se zaměřovala na poměrně malou oblast v krajině s malým rozdílem nadmořské výšky, kde zkoumaná řeka silně meandruje. Odlišný výsledek může být způsoben velkou rozdílností podmínek prostředí ve Švédsku z hlediska klimatu anebo antropogenních vlivů. Oblast jižních Čech je lidskou činností značně ovlivněna a přirozené říční procesy, například pravidelné záplavy, jsou regulované soustavou přehrad a rybníků. Některé studie ukazují, že hydrochorní rostliny mají problém se šířením v důsledku ztráty konektivity způsobené právě přehradami (longitudinální konektivity), narovnáním toku (laterální konektivity) a regulací vodního režimu (Nilsson et al. 2010; Ozinga et al. 2009).

Abiotické a biotické gradienty mají potenciál ke zlepšení našeho porozumění distribuce druhů. Jeden z faktorů, který určuje počet druhů a druhové složení je nadmořská výška. S rostoucí nadmořskou výškou obecně klesá druhová bohatost. U rostlin lze kromě této jednoduché lineární závislosti pozorovat i unimodální závislost, která ukazuje nejvyšší počet druhů ve středních nadmořských výškách. Směrem k vyšším i nižším nadmořským výškám pak počet druhů klesá (Pausas a Austin 2001; McCain a Grytnes 2010). V této práci ani jeden z takových trendů pozorován nebyl. To může být způsobeno nerovnoměrným zastoupením dat v jednotlivých výškových stupních anebo působením antropogenních faktorů (především kácením v okolí lužních lesů) v nižších nadmořských výškách (McCain a

Grytnes 2010). Pokud data nezahrnují celý výškový profil, ale pouze kratší část, lineární závislost může představovat klesající část unimodální závislosti.

Výsledky této práce naznačují, že environmentální faktory prostředí mají větší vliv na počet druhů než faktory regionální. Rozdílný výsledek velikosti vlivu oproti hypotéze lze opět přisuzovat významnému působení antropogenních faktorů v krajině, které oslabují regionální faktory (zejména velikost povodí), a proto se projeví jako podružné. Existují studie zabývající se produktivitou prostředí v lužních lesích (např. Gillman a Wright 2006), i studiem ostatních živin, např. hladinou fosforu, dusíku a pH (Hrivnák et al. 2015; Slezák et al. 2017). Nicméně nalezené články porovnávající tyto lokální faktory s polohou lokalit v říční síti se zaměřují pouze na boreální lesy (Kuglerová et al. 2015).

Z výsledků této práce se nabízí možnost vytvoření diagramu působení lokálních a regionálních procesů (viz Obr. 6), které se ovlivňují a tudíž není většinou vhodné kvantifikovat jejich samostatný podíl na druhové bohatosti použitím jednoduchých statistických metod.



Obr. 6: Diagram působení lokálních (modrou barvou) a regionálních (zelenou barvou) procesů na počet druhů vegetace říční sítě.

Pozice v říční síti (zde reprezentována velikostí povodí) ovlivňuje způsob šíření rostlin a může umožňovat nebo znemožňovat kumulaci propagulí rostlin po proudu. Velikost povodí má také vliv na environmentální faktory prostředí (pH, obsah živin v půdě, hladina podzemní vody, atd.) a disturbance, tj. lokální faktory. Tyto lokální faktory významně působí na druhovou bohatost a abundanci rostlin, protože ovlivňují vegetaci od potoků až po větší toky a tudíž se jejich efekt směrem po proudu kumuluje. Všechny tyto procesy, zejména disperze a disturbance, jsou ovlivněny antropogenními vlivy.

5.1 Limity studie a další možná testování

Modely použité v této práci předpokládají, že množství využívaného zdroje je přímo úměrné abundanci druhu, což může výsledky zkreslovat. Vzhledem k tomu, že jsou v jižních Čechách nižší polohy ovlivněny regulací vodních toků, další možný výzkum by se mohl zaměřit na oblasti ovlivněné lidskou činností co nejméně.

V této práci je posuzován pouze počet druhů. Pro důkladné posouzení druhové bohatosti zkoumaných lokalit by bylo dobré také posoudit změny druhového složení a způsob šíření rostlin (např. anemochorní versus hydrochorní rostliny) za použití pokročilejších analytických metod.

6. Závěr

Hlavním cílem této práce bylo prozkoumat vliv charakteru říční sítě na biodiverzitu lužních lesů napříč říční sítí jižních Čech. Pro potřeby práce byla použita data z vegetačních snímků a environmentálních podmínek prostředí, která byla následně analyzována v prostředí programu R pomocí zobecněných lineárních modelů. Byly testovány dvě dílčí hypotézy. Předpoklad, že se druhová diverzita zvyšuje s rostoucí velikostí povodí díky asymetrické disperzi v říční síti, potvrzen nebyl, protože se počet druhů s rostoucí velikostí povodí snižoval. Dále se zjišťovalo, zda regionální faktory, tj. velikost povodí a nadmořská výška, mají větší vliv na počet druhů než lokální faktory prostředí. Výsledky ukázaly, že významnější vliv mají lokální podmínky. Obě předkládané hypotézy tedy nebyly potvrzeny.

Jedním z možných důvodů odlišných výsledků oproti studii Kuglerové (Kuglerová et al. 2015) byla velikost vlivu antropogenních faktorů, protože její zkoumané povodí nebylo ovlivněno regulací průtoku. Z toho vyplývá, že by se budoucí výzkum mohl zaměřit na oblasti málo ovlivněné člověkem.

Chráněné lužní lesy by měly být chráněny i s celým povodím, protože studie ukazují, že říční vegetace je směrem po proudu ovlivňována. Pokud zůstanou přítoky směrem proti proudu nechráněny a vegetace zde bude zničena, zabrání se tím kolonizace chráněných lokalit rostlinnými propagulemi (Lake et al. 2007). Ignorování prostorové konektivity říční sítě tedy může vést k selhání ochrany cenné přírody.

7. Seznam literatury

Altermatt F., 2013: Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquatic Ecology* 47(3): 365–377.

Austin M. P. a Smith T. M., 1989: A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83(1–2): 35–47.

Benda L., Andras K., Miller D. a Bigelow P., 2004: Confluence effects in rivers: Interactions of basin scale, network geometry, and disturbance regimes. *Water Resources Research* 40(5): 1–15.

Bendix J. a Stella J. C., 2013: Riparian Vegetation and the Fluvial Environment: A Biogeographic Perspective. In: *Treatise on Geomorphology*. B.m.: Elsevier Inc.: 53–74.

Bendix J., 1997: Flood Disturbance and the Distribution of Riparian Species Diversity. *Geographical Review* 87(4): 468–483.

Campbell Grant E. H., Lowe W. H. a Fagan W. F., 2007: Living in the branches: Population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10(2): 165–175.

Catford J. A. a Jansson R., 2014: Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist* 204(1): 19–36.

Douda J., 2010: The role of landscape configuration in plant composition of floodplain forests across different physiographic areas. *Journal of Vegetation Science* 21(6): 1110–1124.

Dufour A., Gadallah F., Wagner H. H., Guisan A. a Buttler A., 2006: Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: Effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29(4): 573–584.

Gillman L. N. a Wright S. D., 2006: The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87(5): 1234–1243.

Gregory S. V., Swanson F. J., McKee W. A. a Cummins K. W., 1991: An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*. B.m.: Oxford University Press 41(8): 540–551.

Grönroos M., Heino J., Siqueira T., Landeiro V. L., Kotanen J. a Bini L. M., 2013: Metacommunity structuring in stream networks: Roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3(13): 4473–4487.

Guirado M., Pino J. a Rodà F., 2006: Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: Effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography* 15(1): 50–62.

Hefting M., Clément J. C., Dowrick D., Cosandey A. C., Bernal S., Cimpian C., Tatur A., Burt T. P. a Pinay G., 2004: Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. *Biogeochemistry* 67(1): 113–134.

Hérault B. a Honnay O., 2005: The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography* 32(12): 2069–2081.

Hrivnák R., Slezák M., Jarčuška B., Jarolímek I. a Kochjarová J., 2015: Native and alien plant species richness response to soil nitrogen and phosphorus in temperate floodplain and swamp forests. *Forests*. B.m.: MDPI AG, 6(10): 3501–3513.

Jansson R., Zinko U., Merritt D. M. a Nilsson Ch., 2005: Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river. *Journal of Ecology* 93(6): 1094–1103.

Kreutzweiser D. P., Hazlett P. W. a Gunn J. M., 2008: Logging impacts on the biogeochemistry of boreal forest soils and nutrient export to aquatic systems: A review. *Environmental Reviews* 16: 157–179.

Kuglerová L., Jansson R., Sponseller R. A., Laudon H. a Malm-Renöfält B., 2015: Local and regional processes determine plant species richness in a river-network metacommunity. *Ecology* 96(2): 381–391.

Lake P. S., Bond N. a Reich P., 2007: Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater Biology* 52(4): 597–615.

Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M. a Gonzalez A., 2004: The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

Lowe W. H., Likens G. E. a Power M. E., 2006: Linking Scales in Stream Ecology. *BioScience* 56(7): 591-597.

- Luke S. H., Luckai N. J., Burke J. M. a Prepas E. E., 2007:** Riparian areas in the Canadian boreal forest and linkages with water quality in streams. *Environmental Reviews* 15: 79–97.
- McCain Ch. M. a Grytnes J.-A., 2010:** Elevational Gradients in Species Richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences* [online]. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Naiman R. J. a Décamps H., 1997:** The Ecology of Interfaces : Riparian Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 621–658.
- Naiman R. J., Décamps H. a Pollock M., 1993:** The Role of Riparian Corridors in Maintaining Regional Biodiversity. *Ecological Applications* 3(2): 209–212.
- Newbold J. D., Mulholland P. J., Elwood J. W. a O’neill R. V., 1982:** Organic Carbon Spiralling in Stream Ecosystems. *Oikos* 38(3): 266–272.
- Nilsson Ch., Brown R. L., Jansson R. a Merritt D. M., 2010:** The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837-858.
- Nilsson Ch., Grelsson G., Johansson M. a Sperens U., 1989:** Patterns of Plant Species Richness Along Riverbanks. *Ecology* 70(1): 77–84.
- Ozinga W. A., Römermann Ch., Bekker R. M., Prinzing A., Tamis W. L. M., Schaminée J. H. J., Hennekens S. M., Thompson K., Poschlod P., Kleyer M., Bakker J. P. a Van Groenendael J. M., 2009:** Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12(1): 66–74.
- Pausas J. G. a Austin M. P., 2001:** Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12(2): 153–166.
- Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E. a Stromberg J. C., 1997:** The Natural Flow Regime. *BioScience* 47(11): 769–784.
- R Core Team, 2017:** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richardson J. S., Naiman R. J., Swanson F. J. a Hibbs D. E., 2005:** Riparian communities associated with pacific northwest headwater streams: Assemblages, processes, and uniqueness. *Journal of the American Water Resources Association* 41(4): 935–947.
- Ricklefs R. E., 1987:** Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235(4785): 167-171.

Silvertown J., Dodd M. E., Gowing D. J. G. a Mountford J. O., 1999: Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400(6739): 61–63.

Slezák M., Hrivnák R. a Machava J., 2017: Environmental controls of plant species richness and species composition in black alder floodplain forests of central Slovakia. *Tuexenia. B.m.: Floristisch - Soziologische Arbeitsgemeinschaft* 37(1): 79–94.

Sponseller R. A., Heffernan J. B. a Fisher S. G., 2013: On the multiple ecological roles of water in river networks. *Ecosphere* 4(2): art17.

Stella J. C., Rodríguez-González P. M., Dufour S. a Bendix J., 2013: Riparian vegetation research in Mediterranean-climate regions: Common patterns, ecological processes, and considerations for management. *Hydrobiologia* 719(1): 291-315.

Ström L., Jansson R. a Nilsson Ch., 2012: Projected changes in plant species richness and extent of riparian vegetation belts as a result of climate-driven hydrological change along the Vindel River in Sweden. *Freshwater Biology* 57(1): 49–60.

Swanson F. J., Gregory S. V., Sedell J. R. a Campbell A. G., 1982: Land-water interactions: the riparian zone. In: *Analysis of coniferous forest ecosystems in the western United States. US/ISP Synthesis Series* 14: 267–291.

Tockner K., Malard F. a Ward J. V., 2000: An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes* 14(16–17): 2861–2883.

Tockner K. a Stanford J. A., 2002: Review of: Riverine flood plains: Present state and future trends. *Biological Sciences Faculty Publications*. 166.

Tolasz R., Brázdil R., Bulíř O., Dobrovolný P., Dubrovský M., Hájková L., Halásová O., Hostýnek J., Janouch M., Kohut M., Krška K., Křivancová S., Květoň V., Lepka Z., Lipina P., Burianová J., Metelka L., Míková T., Mrkvica Z., Možný M., Nekovář J., Němec L., Pokorný J., Reitschläger J. D., Richterová D., Rožnovský J., Řepka M., Semerádová D., Sosna V., Stříž M., Šercl P., Škáchová H., Štěpánek P., Štěpánková P., Trnka M., Valeriánová A., Valter J., Vaniček K., Vavruška F., Voženílek V., Vráblík T., Vysoudil M., Zahradníček J., Zusková I., Žák M. a Žalud Z., 2007: Atlas podnebí Česka = Climate atlas of Czechia. B.m.: Český hydrometeorologický ústav. ISBN 9788086690261.

Turner M. G., Gergel S. E., Dixon M. D. a Miller J. R., 2004: Distribution and abundance of trees in floodplain forests of the Wisconsin River: Environmental influences at different scales. *Journal of Vegetation Science* 15(6): 729–738.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R. a Cushing C. E., 1980:
The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*
37(1): 130–137.

**Ward J. V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T. a
Hildrew A. G., 1998:** The boundaries of river systems: The metazoan perspective.
Freshwater Biology 40(3): 531–569.

Wiens J. A., 2002: Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water.
Freshwater Biology 47(4): 501–515.