



ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE

**Vede striktní ochrana v pralesovitém mokřadním
lese k záchraně vzácných druhů?**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Diplomant: Bc. Anežka Holešťová

2019

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Anežka Holešťová

Ochrana přírody

Název práce

Vede striktní ochrana v pralesovitém mokřadním lese k záchraně vzácných druhů?

Název anglicky

How does strict protection of old-growth wetland forest benefit threatened species?

Cíle práce

Pralesovitá vegetace je často považována za v čase neměnnou složku přírody. Proto jsou pralesy nebo lesy s dlouhou historií ponechávány bez managementových zásahů člověka. Předpokládá se, že striktní ochrana zajistí přežití vzácných druhů vázaných na tyto lesy i do budoucna. Cílem předkládané práce je popsat vegetační změny ve striktně chráněné pralesovité mokřadní olšíně.

Metodika

Na trvalých plochách bude po 3-ti letech zopakováno vegetační snímkování v pralesovité olšíně na břehu rybníka Černiš u Českých Budějovic. Budou analyzovány změny ve vegetačním složení a druhové diverzitě. Zvláštní pozornost bude věnována druhům specificky vázaným na mokřadní olšiny.

Doporučený rozsah práce

30

Klíčová slova

makřadní olšina, vegetační změny

Doporučené zdroje informací

- Douda, J., Boublík, K., Doudová, J., & Kyndl, M. (2017). Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. *Journal of Applied Ecology*, 34, 761-771.
- Douda, J., Čejková, A., Douda, K., & Kochánková, J. (2009). Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. *Annals of Forest Science*, 66, 1-13.
- 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, 323-334.
- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., ... & Heinken, T. (2012). Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 100, 352-365.

Předběžný termín obhajoby

2018/19 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2019

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2019

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Douady, Ph.D., 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 31.3.2019

Anežka Holešťová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu své diplomové práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za věnovaný čas, trpělivost a poskytnutí užitečných rad. Dále bych chtěla poděkovat všem, kteří se podíleli na sběru dat v terénu, a to nejen za obrovskou pomoc při snímkování, ale především za výbornou náladu, která v celém kolektivu panovala. Speciální dík pak patří Ing. Michalovi Slezákovi, Ph.D., který za námi přijel až ze Slovenska, jen aby šla práce rychleji od ruky. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za jejich velkou podporu, bez které bych jen těžko dostudovala.

V Praze 31.3. 2019

Anežka Holešťová

Abstrakt

Negativní vliv eutrofizace na druhové složení byl prokázán napříč různými typy ekosystémů. Z toho důvodu se předpokládalo, že zvyšování obsahu živin v biotopu mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky povede v průběhu let ke snížení diverzity a celkové změně druhového složení společenstva. Data byla sbírána pomocí fytoocenologických snímků s rozestupem pěti let. První snímkování proběhlo v roce 2013, druhé v roce 2018. Ke každému druhu byla přiřazena Ellenbergova indikační hodnota pro živiny a pH a průměrná hodnota specifické listové plochy, výšky, hmotnosti semen a rychlosti vegetativního šíření. Druhy ohrožené nebo svým výskytem vázané na biotop mokřadních olšin byly určeny jako cílové, resp. vzácné. Následně byla data analyzována v prostředí programu R za pomoci zobecněných smíšených lineárních modelů a redundanční analýzy. Výsledky prokázaly měnící se druhové složení společenstva, avšak diverzita v průběhu let vzrostla a zastoupení cílových druhů se výrazně nezměnilo. Ellenbergovy indikační hodnoty pro pH a živiny prokázaly narůstající obsah živin ve studované oblasti, ovšem celkové změny ve společenstvu nepotvrdily negativní vliv eutrofizace. Nárůst počtu a zastoupení světlomilných druhů včetně fyziologických změn nasvědčují, že hlavní roli v měnícím se společenstvu tak mělo pravděpodobně světlo v důsledku řidnutí lesního porostu. Striktní ochrana mokřadních olšin se pak potvrdila jako účinná, jelikož vzácné druhy se v biotopu udržely po celou dobu jeho existence.

Klíčová slova:

mokřadní olšiny, eutrofizace, heterogenita, rozpad lesa

Abstract

Several studies proved the negative effect of eutrophication on species richness and composition. I expected the similar effect in alder carrs of nature reserve Vrbenské rybníky. I supposed the drop in species richness and change in species composition due to increasing nutrients content in study area over the years. Data was collected using phytosociological relevés. First sampling took place in 2013 and the second one followed in 2018. Ellenberg indicator values of species for nutrients and soil reaction, plant height, seed mass, specific leaf area and vegetative spread were assigned to each plant species. Endangered species were chosen as target species. Data analysis were calculated using the statistical program R. Generalized liner mixed models were used for assesing the change in species richness and plant chracteristics, whereas the redundancy analysis was used for species composition. The relationship between years and Ellenberg incator values of species was found to be significant but the general results did not confirm the negative effect of eutrophication. Species richness increased in study area over the years and the change in cover of target species differed according their ecology. Probably, the light was the driving factor in changing species composition considering the increase in light demanding species and physiological changes in seed mass and specific leaf area. Finally, the non-intervention management chosen for alder carrs in nature reserve Vrbenské rybníky was found to be effective.

Key words:

alder carrs, eutrophication, habitat heterogenity, canopy gaps

Obsah

1 Úvod.....	9
1.1 Mokřadní olšiny	9
1.2 Ohrožení.....	11
1.3 Ochrana a management.....	13
2 Cíle	15
3 Metodika	16
3.1 Studovaná oblast	16
3.2 Sběr dat	18
3.3 Analýza dat	18
3.3.1 Diverzita.....	19
3.3.2 Charakteristiky.....	19
3.3.3 Druhové složení	19
4 Výsledky	22
4.1 Diverzita.....	22
4.2 Charakteristiky	23
4.3 Druhové složení	25
5 Diskuze.....	26
5.1 Vegetační změny jako důsledek řídnutí lesního porostu	26
5.2 Eutrofizace vs. světlo	29
5.3 Shrnutí.....	30
6 Závěr.....	32
7 Literatura	34

1 Úvod

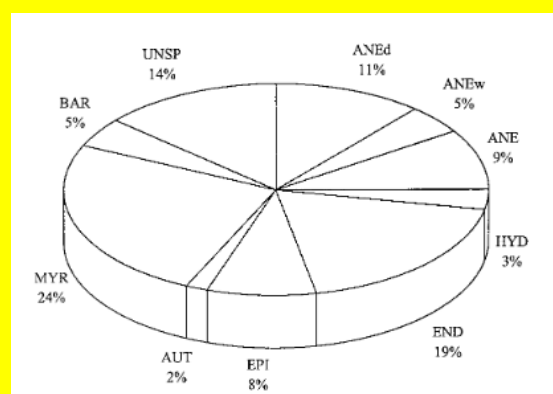
1.1 Mokřadní olšiny

Mokřadní olšiny představují lesní společenstvo s dominancí olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) vyskytující se převážně na stanovištích s vysokou hladinou podzemní vody (Ellenberg 1996; Neuhäuslová 2003; Douda et al. 2016). Extrémní podmínky tohoto biotopu spolu s vysokou mikrostanovištní heterogenitou umožňují koexistenci mnoha druhů, včetně druhů vzácných přežívajících pouze v takto specifickém prostředí (Slezák et al. 2011; Douda et al. 2012; Hrivnák et al. 2013). Z těchto důvodů jsou mokřadní olšiny z pohledu ochrany přírody vysoce ceněny a existuje tak snaha o jejich zachování.

Výška vodní hladiny v případě mokřadních olšin hraje klíčovou roli. Po většinu roku stagnuje na úrovni půdního povrchu nebo ho dlouhodobě přeplavuje, přičemž maximálních hodnot dosahuje na jaře (Hulík & Douda 2017). To má za následek změněné půdní podmínky v podobě vysoké vlhkosti a vznik anaerobního prostředí, jelikož půda není dostatečně provzdušněna (Vertapetian & Jackson 1997). Půdní typ, který se zde tak vyvíjí, je typicky glej s vysokým obsahem dvojmocného železa jako důkaz existence prostředí bez kyslíku. Druhovému složení pak odpovídá vlastnostem takového prostředí, jelikož zde mohou přežít pouze druhy, které jsou na tyto extrémní podmínky adaptované (Naqinezhad et al. 2008; Slezák et al. 2017). Jako

Box 1 Starobylé lesní druhy

Starobylé lesní druhy (ancient forest species) jsou vázány svým výskytem na lesy s dlouhodobou a kontinuální existencí (starobylé lesy), přičemž rychlost jejich šíření do okolní krajiny je velmi malá. Jedná se především o cévnaté rostliny. V dnešní době tyto druhy trpí úbytkem lesních ekosystémů a fragmentací krajiny, jelikož se nedokáží šířit tak rychle, aby tyto hrozby překonaly. Jako příklad můžeme uvést *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Paris quadrifolia* nebo *Lemna minor* (Hermy et al. 1999; Douda 2010).



Zastoupení starobylých lesních druhů dle různých typů šíření. Největší podíl zauímají druhy myrmekochorní – MYR a endozoochorní – END (převzato z Hermy et al. 1999)

příklad můžeme uvést druhy *Carex elongata*, *Carex elata*, *Iris pseudacorus*, *Calla palustris* nebo *Hottonia palustris* (Hrivnák et al. 2013; Douda et al. 2016).

Výška vodní hladiny ovšem neovlivňuje pouze druhové složení, ale též vznik a strukturu samotného biotopu. Většina mokřadních olšin u nás totiž vznikla tzv. sekundární sukcesí. Po opuštění luk a pastvin se odvodňovací kanály zanesly bahnem a hladina podzemní vody začala stoupat. Klimaxovým společenstvem na takovém stanovišti jsou pak právě mokřadní olšiny (Brock et al. 1989; Stančík 1999; Douda et al. 2009). Dalším důsledkem kolísání vodní hladiny jsou strategie, které si rostliny vyvinuly pro přežití v tak nestabilním prostředí (Keddy 1992; Silvertown 2004; Gross et al. 2007). Například studie Hulík & Douda (2017) uvádí, že druhy jako *Carex elata* nebo *Carex elongata* produkují velké množství nedormantních, případně podmíněně dormantních semen, která vyklíčí v momentně, kdy hladina klesne na úroveň půdního povrchu a zvýší se průměrná denní teplota vzduchu.

Druhové složení ovšem nebývá podmíněno pouze výškou vodní hladiny, ale též dalšími faktory jako je pH, obsah živin, světlo a v neposlední řadě i reliéf biotopu (Douda et al. 2012; Slezák et al. 2017; Pielech & Malicki 2018). Douda (2008) definuje 3 asociace společenstev mokřadních olšin (svaz *Alnion glutinosae*) na základě zmíněných faktorů. Oligotrofní rašelinné olšiny (*Thelypterido palustris-Alnetum glutinosae* Klika 1940) se vyskytují na živinami chudých a kyselých půdách. Stromové patro je rozvolněné, tvořené olší lepkavou (*Alnus glutinosa*) a břízou pýřitou (*Betula pubescens*). Výskyt mnoha světlomilných druhů pak indikuje velice dobré světelné podmínky. Bylinné patro je tvořené acidofilními a oligotrofními druhy jako jsou např. *Carex canescens*, *Vaccinium myrtillus* nebo *Viola palustris*.

Mezotrofní až eutrofní olšiny (*Carici elongatae-Alnetum glutinosae* Schwickerath 1933) se naopak vyskytují na živiny velmi bohatých půdách. Stromovému patru dominuje *Alnus glutinosa*, keřovému pak *Salix cinerea* nebo *Frangula alnus*. Světelné podmínky jsou zhoršené, jelikož v tomto případě je stromové patro uzavřené. Bylinné patro je tvořené mezofilními druhy (např. *Dryopteris carthusiana* a *Oxalis acetosella*) a hydrofyty (např. *Iris pseudacorus*, *Lemna minor* a *Lysimachia thyrsoiflora*). Mezofilní druhy můžeme nalézt na kopečcích, které jsou tvořené kořenovými náběhy olší, hydrofyty se pak vyskytují ve sníženinách mezi kopečky.

Eutrofní olšiny v rané fázi sukcese (*Carici acutiformis-Alnetum glutinosae* Scamoni 1935) zarůstají stanoviště bývalých pastvin a luk. Stromové patro je opět uzavřené tvořené olší lepkavou (*Alnus glutiosa*). V keřovém patru nechybí *Frangula alnus* a *Salix cinerea*. Bylinnému patru vévodí graminoidy, jako *Carex acutiformis*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex paniculata* nebo *Carex cespitosa*, tedy časté druhy vlhkých luk, které na stanovišti přežívají právě v raných sukcesních stádiích.

Mokřadní olšiny se vyznačují mikrostanovištní heterogenitou, kterou můžeme sledovat na dvou úrovních. Na úrovni celého společenstva dochází k jeho horizontální i vertikální stratifikaci, jelikož je tvořeno ploškami s různě starými stromy, včetně plošek s právě uhynulými jedinci a mrtvým dřevem. Vzniká tak vysoká variabilita ve stanovištních poměrech (Douda et al. 2012; Pielech & Malicki 2018).

Druhou úroveň představuje tzv. kopečkový reliéf typický pro mokřadní olšiny. Jedná se o systém sníženin a kopečků, přičemž sníženiny jsou vyplněny vodou, kopečky jsou stratifikovány na základě vlhkostních poměrů, tzn. čím dále od okraje kopečku, tím sušší podmínky (Döring-Mederake 1990; Douda 2008). Plošky a jednotlivé vrstvy kopečku pak představují různé ekologické niky, které umožňují koexistenci velkého počtu druhů. Zároveň dochází ke změně druhového složení jak podél jednotlivých vrstev kopečku, tak podél plošek, a to ve velmi malém měřítku (Döring-Mederake 1990; Douda et al. 2012).

Neméně významnou roli hraje také stáří celého lesního společenstva. V případě mokřadních olšin se jedná převážně o lesy starobylé. Mnohé studie prokázaly (Peterken & Game 1984; Dzwonko 1993; Stefanska-Krzaczek et al. 2016), že starobylé lesy jsou více druhově bohaté než lesy mladé, což je dáno jak ekologickými podmínkami, tak jejich historickým vývojem. Ve starobylých lesích navíc přežívají druhy, které jsou klasifikovány jako starobylé lesní druhy (ancient forest species) vázané právě na lesy s dlouhodobým výskytem, viz Box 1 (Rackham 1980).

1.2 Ohrožení

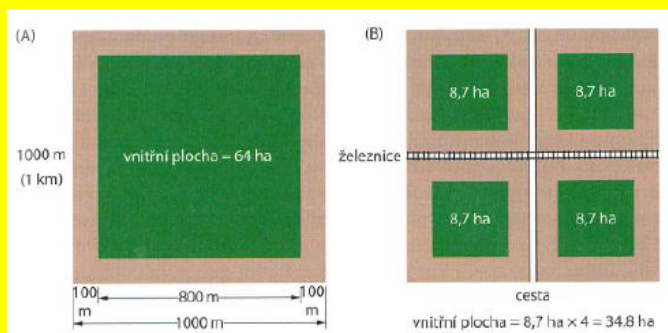
Mokřadní olšiny jsou ohroženy z mnoha příčin. Za nejvýznamnější lze považovat přímou destrukci těchto biotopů z důvodu rozšiřování zemědělských ploch nebo jejich přeměny na monokultury smrku (Rybníček & Rybníčková 1974; Brown 1988). V takových případech se děje prostřednictvím odvodňování, a to výstavbou tzv. odvodňovacích kanálů (Douda et al. 2009). V současnosti proto tvoří mokřadní

olšiny spíše ostrůvky v silně pozmeněné a fragmentované krajině (Döring-Mederake 1990; Ellenberg 1996). Populace nejen rostlinných ale i živočišných druhů takových ostrůvků pak silně závisí na jejich velikosti a míře izolovanosti, přičemž zde velkou roli hraje i tzv. okrajový efekt, viz Box 2 (Saunders et al. 1991; Fahrig 2003; Haddad et al. 2015). Fragmentace krajiny též napomáhá šíření invazních druhů. Jejich přičiněním dochází nejen k šíření nebezpečných patogenů, ale i k vytlačování původních druhů ze svých stanovišť a přeměnou daného ekosystému (Mack et al. 2000; Sala et al. 2000; Lowry 2013).

Vodní a přílehlé ekosystémy ovšem nejčastěji trpí znečištěním vody, resp. eutrofizací (Smith et al. 1999; Bennett et al. 2001; de Jonge et al. 2002). Eutrofizace je proces, při němž dochází ke zvyšování koncentrace dusíku a fosforu ve vodním prostředí (Rabalais 2004). Tyto prvky jsou limitující pro růst a životaschopnost rostlin, proto se v zemědělství často užívají hnojiva s jejich vysokým obsahem. (Ericson 1995; Maillard et al. 2015; Chrysargyris et al. 2016). Dalšími zdroji velkého množství dusíku a fosforu jsou např. lidské a průmyslové odpady, detergenty nebo erodovaná půda, které jsou následně odplavovány do řek, jezer a rybníků (Primack et al. 2011). Konkrétně v rybnících je pak obsah živin násoben přísunem organických (chlévský hnůj, kompost) či průmyslových (superfosfát, močovina) hnojiv, viz Box 3 (Egna et al. 1997).

Box 2 Fragmentace krajiny

Fragmentace krajiny je proces, při němž dochází k rozdělení původních stanovišť na dva a více fragmentů stavbou silnic, měst a rozšiřováním zemědělských ploch. V krajině vznikají překážky a bariéry, které pak brání např. kolonizaci jiných příhodných stanovišť. Okraje těchto fragmentů jsou



navíc vystaveny odlišným environmentálním podmínkám (větší výkyvy v množství dopadajícího světla, teplotě, vlhkosti a proudění vzduchu) - dochází zde k tzv. okrajovým efektům. Ty jsou zřejmé až do hloubky 250 m dovnitř stanoviště. Protože je mnoho rostlinných a živočišných druhů přesně adaptováno na jiné světelné, vlhkostní a tepelné podmínky, změny těchto podmínek mohou způsobit, že okraje stanoviště se stanou pro tyto druhy neobyvatelnými. Obrázek názorně ukazuje, o kolik se zmenší vnitřní prostředí a zvýší vliv okrajových efektů pouhým rozdělením původního stanoviště o rozloze 1 km² výstavbou železnice a silnice (Primack et al. 2011).

Vztah mezi obsahem živin a druhovým bohatstvím je typicky unimodální (Pausas & Austin 2001). To znamená, že nejvyšší počet druhů nalezneme při střední koncentraci dusíku a fosforu. Při jejich nedostatku je prostředí málo úživné, což má za následek výskyt pouze omezeného počtu druhů adaptovaných na takové podmínky. Naopak při nadměrné úživnosti prostředí dochází ke zvyšování pokryvnosti nitrofilních druhů, které se stávají dominantními a postupně vytlačují ostatní druhy ze svého okolí. Výsledkem je tedy nízká diverzita za podmínek jak nedostatku, tak nadbytku živin (Dumortier et al. 2002; Hofmeister et al. 2009).

Jako příklad můžeme uvést studii Navrátilová et al. (2017) spojující v sobě oba extrémy. Tato studie prokázala vliv eutrofizace na kyselé živinami chudé mokřady měnící tamní společenstvo v homogenní porost rodu *Sphagnum*. Vlivem eutrofizace a zanedbané péče o tyto ekosystémy docházelo v průběhu 50 let ve většině z nich ke zvyšování vodní hladiny a obsahu živin, v důsledku čehož v dnešní krajině převažují tzv. topogenní rašeliniště charakteristická právě vysokou hladinou podzemní vody. Slatiniště a přechodová rašeliniště se tak v dnešní krajině téměř nevyskytují. Tyto změny se samozřejmě projeví i na druhovém složení. Zvýšený obsah živin a kolísání vodní hladiny totiž favorizuje rašeliníky, a to na úkor vzácných druhů adaptovaných na extrémní podmínky, ať už slatinišť nebo přechodových rašelinišť.

1.3 Ochrana a management

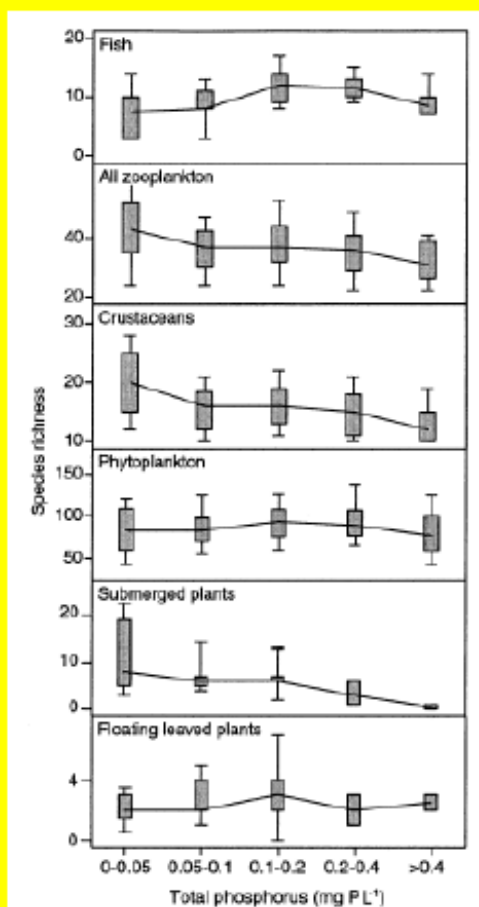
Omezený výskyt mokřadních olšin spolu s vysokou biodiverzitou je dostatečným důvodem pro ochranu tohoto biotopu. Jelikož se jedná o klimaxové lesní společenstvo, je zde uplatňován princip úplné ochrany, tj. zakonzervování ekosystému a ponechání přirozenému vývoji (Míchal et al. 1999). Tento způsob managementu ovšem vyžaduje splnění několika předpokladů. V první řadě se musí jednat o ekosystém s dostatečně velkou rozlohou, tak aby přírodní procesy a samoregulační mechanismy mohly fungovat v plném rozsahu. Za druhé nesmí být daný ekosystém jakýmkoli způsobem rušen ve svém vývoji, což představuje vyloučení nebo alespoň minimalizování vlivu člověka (Primack et al. 2011).

Jak bylo zmíněno výše, mokřadní olšiny v dnešní době tvoří spíše ostrůvky v silně pozměněné a fragmentované krajině. Už z toho důvodu je předpoklad vyloučení vlivu člověka porušen. Mokřadní olšiny se vyskytují např. v terénních sníženinách či v širších říčních nivách, ale také na zbahnělých okrajích rybníků, v okolí

ústí potoků do rybníků nebo pod jejich hrázemi (Neuhäuslová 2003; Douda et al. 2016; Slezák et al. 2014). Pokud se jedná o hospodářský rybník, je zde významný vliv eutrofizace z důvodu umělého přísunu živin násobený splachy z okolní zemědělské krajiny. Otázkou tedy zůstává, zda tento způsob managementu mokřadních olšin je efektivní. Pokud ne, je důležité zjistit, jaké jsou příčiny selhávání managementu a zajistit takový způsob ochrany, který těmto negativním efektům bude předcházet či je minimalizovat.

Box 3 Hospodaření v rybnících

Rybníky a rybníční soustavy byly budovány na území Čech již od středověku. Koncem 16. století dosáhly největší celkové plochy asi třikrát větší, než je v současnosti. Zhruba od poloviny 19. století spolu s rozvojem rybářského a hydrobiologického výzkumu se začínají uplatňovat různé zásahy vedoucí ke zvyšování trofie rybníků. Patří mezi ně letnění, vápnění či přikrmování. Obsádky byly z dnešního pohledu nízké, ale druhově pestré. K výrazné změně obhospodařování rybníčních ekosystémů došlo až v druhé polovině 20. století v souvislosti s intenzifikací chovu kapra a celkovou intenzifikací zemědělství. Úživnost vody začala být záměrně zvyšována aplikací minerálních hnojiv, intenzivním vápněním, organickým přihnojováním a aplikací krmiv. To umožnilo zvýšení hustoty obsádek a zvýšení produkce ryb (několik stovek kg/ha) na úkor ekologické hodnoty a biodiverzity rybníčních společenstev. Ke zvýšení úživnosti rybníků přispěl také zvýšený přísun živin z povodí související s celkovou intenzifikací zemědělství v druhé polovině dvacátého století a z komunálních odpadních vod. Díky zvýšené erozi v povodí zapříčiněné nevhodným zemědělským obhospodařováním dochází k zvýšenému ukládání sedimentů na dně rybníků a jejich zazemňování, čímž je omezena jednak produkce ryb, ale i funkce rybníků v procesu odstraňování znečištění. Bez redukce vnosu látek z povodí je většina zásahů do rybníčního hospodaření málo účinná a má jen krátkodobý efekt (Janda et al. 1996).



Vliv zvyšování obsahu fosforu v hospodářských rybnících na druhové bohatství ryb, fytoplanktonu, zooplanktonu a makrofyt (převzato z Jeppesen et al. 2000).

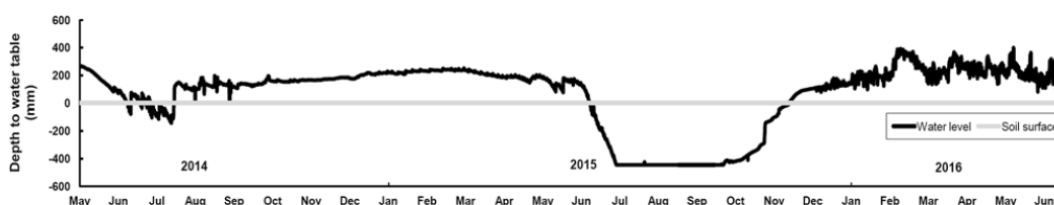
2 Cíle

Hlavním cílem této práce je posoudit účinnost úplné ochrany mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky. Zásadní otázky zní: (1) Mění se diverzita biotopu mokřadních olšin v průběhu let a pokud ano, jakým způsobem? (2) Jaký dopad mají probíhající změny na druhové složení s důrazem na vzácné druhy? (3) Jaké jsou příčiny těchto změn? Hypotéza 1: Očekávám, že diverzita mokřadních olšin se bude v průběhu let měnit, a to s klesající tendencí z důvodu výrazné lidské činnosti v okolí přírodní rezervace. Hypotéza 2: Dále očekávám, že probíhající lidská činnost bude mít negativní vliv i na druhové složení společenstva. Hypotéza 3: Předpokládám, že příčinou negativních změn bude zvyšování obsahu živin v okolních rybnících a tím i v přilehlých biotopech. Klíčová otázka tedy zní: Vede striktní ochrana v pralesovitém mokřadním lese k záchraně vzácných druhů?

3 Metodika

3.1 Studovaná oblast

Studovaná oblast se nachází v jižních Čechách na severozápad od Českých Budějovic v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky, která je zároveň součástí evropsky významné lokality a ptačí oblasti (Obrázek 2). Jedná se o soustavu několika rybníků (Černiš, Domin, Starý vrbenský rybník, Nový vrbenský rybník) s přilehlými biotopy o rozloze přibližně 245 ha. Nadmořská výška se pohybuje v rozpětí 380-386 m n.m. (Bína & Demek 2012). Podnebí je mírné kontinentální s průměrnou roční teplotou 7,8°C. Atmosférické srážky dosahují v ročním úhrnu 620 mm (Tolasz et al. 2007). Geologickým podkladem jsou křídové sedimenty tvořené jíly, xylity, diatomity, písky a štěrky (Bína & Demek 2012). Celá oblast je charakteristická vysokou hladinou podzemní vody, která dosahuje maxima v jarních měsících, především v březnu a dubnu, minima pak od září do listopadu (Obrázek 1, Hulík & Douša 2017).



Obrázek 1 Kolísání vodní hladiny v mokřadních olšínách v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky v průběhu let 2014 až 2016. Převzato z Hulík & Douša 2017.

Předmětem studia je biotop mokřadních olšín, který zabírá až 30 % přírodní rezervace (Křivan et al. 2013). Vyskytují se zde vysoce hodnotné porosty s dominancí olše lepkavé – svaz *Alnion glutinosae*. V podrostu se pak uplatňují převážně druhy vysokých ostřic a kapradin (Obrázek 3, Douša 2008). Tento biotop je v oblasti dobře zachovalý. V dnešní době jsou však některé plochy ohrožené eutrofizací a následnou degradací, a to v důsledku přeplovování těchto ploch vodou z okolních rybníků (Křivan et al. 2013).



Obrázek 2 Pozice studované oblasti ve vztahu k Českým Budějovicím. EVL: evropsky významná lokality, PO: ptačí oblast, PR: přírodní rezervace (ortofoto převzato z <https://geoportal.cuzk.cz>, vrstvy EVL, PO a PR převzaty z <https://data.nature.cz>).



Obrázek 3 Kopečkový reliéf mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky.

3.2 Sběr dat

Vzhledem k rozsáhlé ploše biotopu mokřadních olšin byly náhodně vybrány 3 plochy (Obrázek 4). V každé z nich bylo taktéž náhodně vybráno 70 až 71 kopečků určených k fytoocenologickému snímkování. Konkrétně plocha A obsahovala 70 kopečků, plocha B a C obsahovala 71 kopečků (Obrázek 4). Celkový počet tedy činil 212 kopečků. Každý kopeček byl označen plechovým štítkem s vyraženým číslem kopečku a začátečním písmenem příjmení toho, kdo daný kopeček snímkoval. Štítky byly vždy přitlučeny v místě, které bylo považováno za vrchol kopečku, tedy tam, kde se ještě vyskytovala zemina. Následně byla zjištěna poloha každého kopečku s pomocí totální stanice s GPS (Leica GPS system 1200). Pro další výzkumy byla změřena výška kopečku, plocha kopečku a obvod kmene. Výška kopečku se měřila svinovacím metrem od hladiny spodní vody po jeho vrchol. Plocha kopečku byla vypočítána v programu ArcGIS z pořízených digitálních fotografií. Obvod kmene se měřil krejčovským metrem ve standartní výšce 130 cm nad zemí.

Pro účely fytoocenologického snímkování byl každý kopeček rozdělen do 2 až 6 vrstev po 20 cm na základě jeho výšky a plochy, přičemž vrstva 1 představovala buffer o poloměru 1 m kolem celého kopečku. Samotné snímkování pak probíhalo ve dvou fázích s rozestupem 5 let, tzn. první fáze v červenci roku 2013, druhá fáze v červenci roku 2018. Předmětem snímkování byla každá vrstva zvlášť, což vystupňovalo konečný počet snímků na 1456 za oba roky. Pokryvnost nalezených druhů rostlin byla zaznamenávána opticky v procentech. Celkově bylo nalezeno 58 druhů.

3.3 Analýza dat

Druhy byly na základě jejich ekologických nároků rozděleny do 4 skupin: mezofyta, vysoké graminoidy mokřadů, byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní, byliny a nízké graminoidy mokřadů – oligotrofní (Chytrý & Tichý 2003, Tabulka 1). Následně byla ke každému druhu přiřazena Ellenbergova indikační hodnota pro živiny a pH a průměrná hodnota jeho výšky, specifické listové plochy, hmotnosti semen a rychlosti vegetativního šíření. Výška, specifická listová plocha a hmotnost semen byla získána z databáze LEDA – a database on the life history traits of the Northwest European flora (Kleyer et al. 2008), rychlost vegetativního šíření z databáze CLOPLA3 – a database of clonal growth in plants (Klimešová & de Bello

2009) a Ellenbergovy indikační hodnoty z Ellenberg et al. 1992. Ze získaných hodnot byl vypočítán vážený průměr pro každou vrstvu v rámci dané charakteristiky druhu, zároveň byl pro každou vrstvu zjištěn počet druhů. Následně byla data analyzována v prostředí programu R (R Core Team 2016).

Za cílové, tj. vzácné, byly vybrány následující druhy (Chytrý & Tichý 2003): *Agrostis canina*, *Cardamine dentata*, *Carex canescens*, *Epilobium palustre*, *Hottonia palustris*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *Peucedanum palustre*, *Poa remota*, *Scutellaria galericulata*, *Stellaria longifolia* a *Viola palustris* (Tabulka 1).

3.3.1 Diverzita

Pro zjištění, zda se diverzita v průběhu času mění, byly použity zobecněné smíšené lineární modely (funkce *glmer* z knihovny *lme4*), přičemž pevný efekt představovala nezávisle proměnná *rok*, náhodný efekt pak *bullevel* neboli vrstva kopečku. Vzhledem k prostorovému rozmístění dat bylo použito Poissonovo rozdělení. Model byl použit jak pro celkový počet druhů, tak pro jednotlivé skupiny. Pro lepší vizualizaci dat je v Obrázku 5 až 9 vždy zobrazen průměr se střední chybou pro rok 2013 a 2018.

3.3.2 Charakteristiky

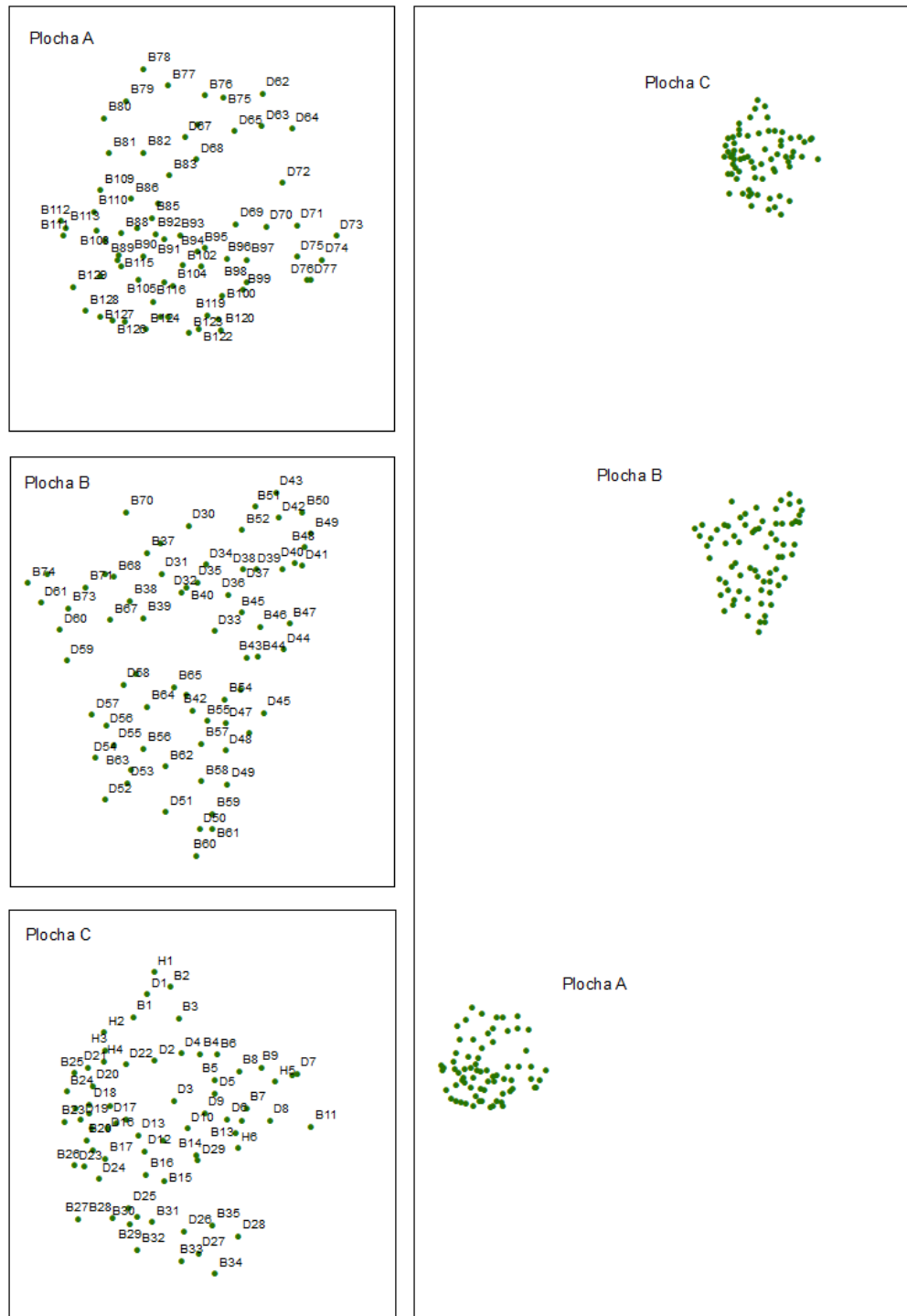
Pro zjištění, zda se výška rostlin, specifická listová plocha, hmotnost semen, rychlost vegetativního šíření a Ellenbergovy indikační hodnoty pro živiny a pH v čase mění, byly použity zobecněné smíšené lineární modely (funkce *glmer* z knihovny *lme4*), přičemž pevný efekt představovala nezávisle proměnná *rok*, náhodný efekt pak *bullevel* neboli vrstva kopečku. V tomto případě bylo ovšem použito rozdělení normální vzhledem k tomu, že data již netvořila hodnoty počtu druhů, ale vážené průměry. Pro lepší vizualizaci dat je v Obrázku 10 až 15 vždy zobrazen průměr se střední chybou pro rok 2013 a 2018.

3.3.3 Druhové složení

Pro zjištění, zda se v průběhu času mění druhové složení, byla použita tzv. redundanční analýza (funkce *rda* z knihovny *vegan*), a to z důvodu vstupu faktoriální proměnné *rok* a předpokladu lineární odpovědi druhu. Vstupní data představovaly dvě matice – druhová a faktoriální, přičemž pokryvnosti druhů s více jak deseti výskyty v druhové matici byly zlogaritmovány z důvodu zvýšení vlivu vzácných druhů. Před

provedením analýzy bylo zapotřebí stanovit, že permutace budou probíhat vždy v rámci jedné vrstvy kopečku ve směru rok 2013 → 2018, a to za pomoci funkce *how* z knihovny *permute*. Počet permutací byl stanoven na 1436 (nulové vrstvy byly vymazány), tedy na počet vrstev kopečků v druhové matici.

Obrázek 4 Plochy A, B a C ve vzájemné poloze a v přiblížení s označenými kopečky každé z nich.



Tabulka 1 Zarazení druhů do skupin: mezofyta, vysoké graminoidy mokřadů, byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní, byliny a nízké graminoidy mokřadů – oligotrofní, oligotrofní. Cílové druhy zvýrazněny tučně.

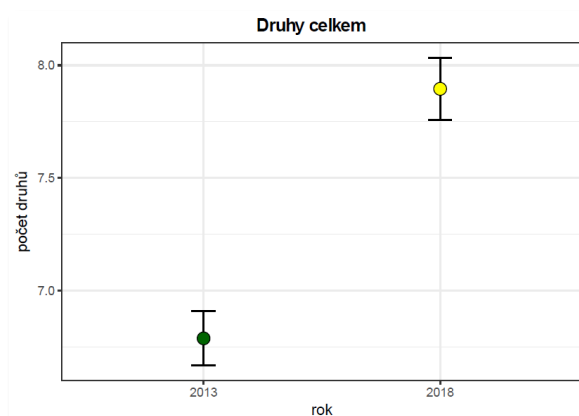
Mezofyta	Vysoké graminoidy mokřadů	Byliny a nízké graminoidy mokřadů - eutrofní	Byliny a nízké graminoidy mokřadů - oligotrofní
<i>Ahus glutinosa</i>	<i>Calamagrostis canescens</i>	<i>Bidens</i> sp.	<i>Agrostis canina</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Carex elata</i>	<i>Cardamine dentata</i>	<i>Carex canescens</i>
<i>Betula pubescens</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Galium palustre</i>	<i>Carex elongata</i>
<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Juncus</i> sp.	<i>Hottonia palustris</i>	<i>Epilobium palustre</i>
<i>Cirsium palustre</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>Lysimachia thyrsoiflora</i>
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Phalaris arundinacea</i>	<i>Lemna minor</i>	<i>Stellaria longifolia</i>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Lycopus europaeus</i>	<i>Viola palustris</i>
<i>Dryopteris dilata</i>	<i>Scirpus sylvaticus</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>	
<i>Frangula alnus</i>		<i>Lythrum salicaria</i>	
<i>Galeopsis</i> sp.		<i>Peucedanum palustre</i>	
<i>Geum urbanum</i>		<i>Scutellaria galericulata</i>	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		<i>Solanum dulcamara</i>	
<i>Chenopodium album</i>			
<i>Impatiens noli-tangere</i>			
<i>Impatiens parviflora</i>			
<i>Mycelis muralis</i>			
<i>Paris quadrifolia</i>			
<i>Picea abies</i>			
<i>Pinus sylvestris</i>			
<i>Plantago major</i>			
<i>Poa palustris</i>			
<i>Poa remota</i>			
<i>Poa trivialis</i>			
<i>Prunus padus</i>			
<i>Quercus robur</i>			
<i>Rubus caesius</i>			
<i>Rubus fruticosus</i>			
<i>Rubus idaeus</i>			
<i>Sorbus aucuparia</i>			
<i>Taraxacum officinale</i>			
<i>Urtica dioica</i>			

4 Výsledky

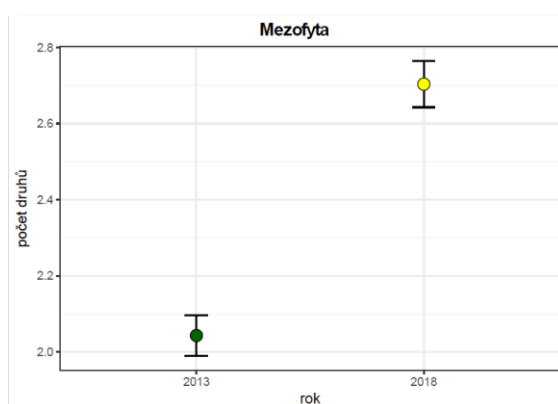
4.1 Diverzita

Změny v počtu druhů mezi lety 2013 a 2018 byly sledovány jak pro celkový počet druhů, tak pro jednotlivé skupiny. Celkový počet druhů se mezi lety signifikantně liší ($\chi^2 = 59,324$; d.f. = 3; $p = 1,338 \cdot 10^{-14}$ ***), zároveň je z Obrázku 5 patrné, že diverzita oproti roku 2013 v celé studované oblasti výrazně vzrostla.

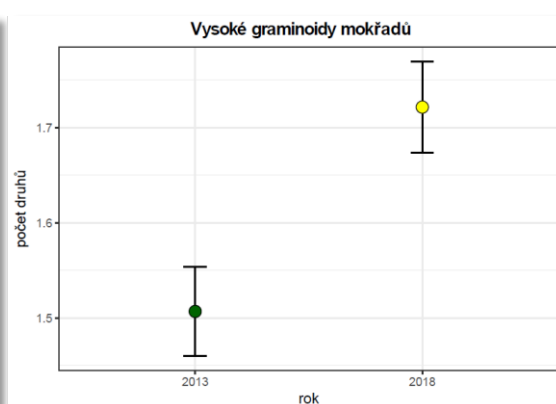
Změna v počtu mezofytních druhů mezi lety 2013 a 2018 byla prokázána ($\chi^2 = 65,955$; d.f. = 3; $p = 4,614 \cdot 10^{-16}$ ***). I v tomto případě dochází k výraznému nárůstu diverzity oproti roku 2013 (Obrázek 6). Stejná situace se opakuje i v případě vysokých graminoidů mokřadů. Počet druhů v této skupině se mezi lety signifikantně liší ($\chi^2 = 10,165$; d.f. = 3; $p = 0,001431$ **), zároveň je z Obrázku 7 patrné, že počet druhů se zvyšuje.



Obrázek 5 Změna v celkovém počtu druhů mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

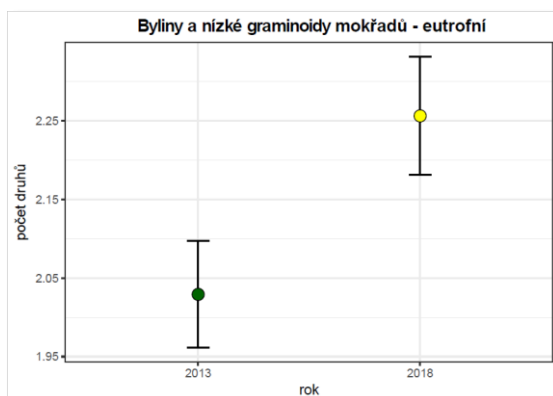


Obrázek 6 Změna v počtu mezofytních druhů mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

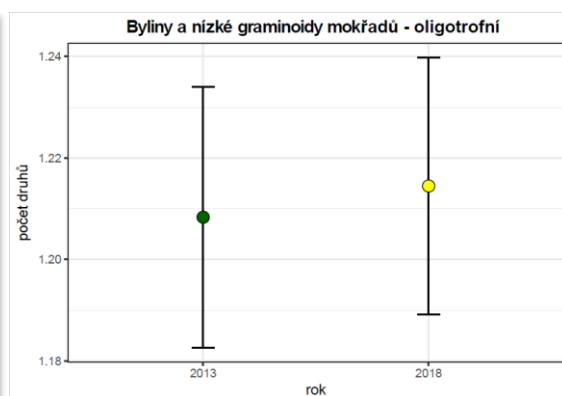


Obrázek 7 Změna v počtu druhů vysokých graminoidů mokřadů mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

Byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní se v počtu druhů mezi lety 2013 a 2018 signifikantně liší ($\chi^2 = 8,4572$; d.f. = 3; $p = 0,003636$ **), přičemž diverzita se v průběhu let zvyšuje (Obrázek 8). Naopak změna v počtu druhů bylin a nízkých graminoidů mokřadů – oligotrofních se neprokázala ($\chi^2 = 0,0112$; d.f. = 3; $p = 0,9156$), počet druhů v roce 2018 zůstává stejný nebo podobný jako v roce 2013 (Obrázek 9).



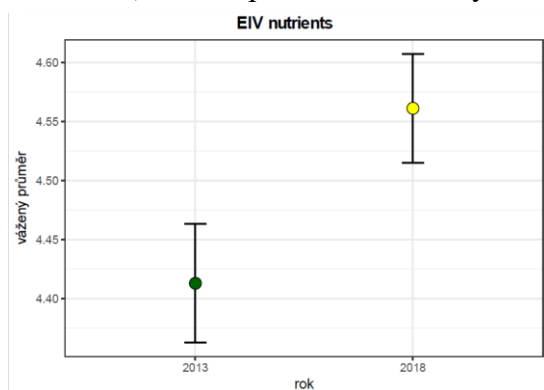
Obrázek 8 Změna v počtu druhů bylin a nízkých graminoidů mokřadů – eutrofní mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.



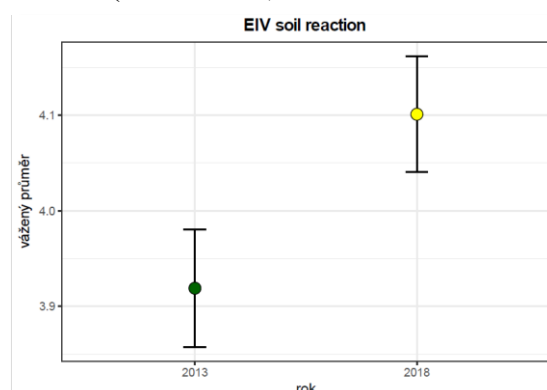
Obrázek 9 Změna v počtu druhů bylin a nízkých graminoidů mokřadů – oligotrofní mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

4.2 Charakteristiky

Ellenbergovy indikační hodnoty pro živiny se mezi lety 2013 a 2018 signifikantně liší ($\chi^2 = 943,25$; d.f. = 4; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ***). Z Obrázku 10 je patrné, že obsah živin se ve studované oblasti zvyšuje. Změna se prokázala také u Ellenbergových indikačních hodnot pro půdní reakci ($\chi^2 = 770,05$; d.f. = 4; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ***), která oproti roku 2013 výrazně vzrostla (Obrázek 11).

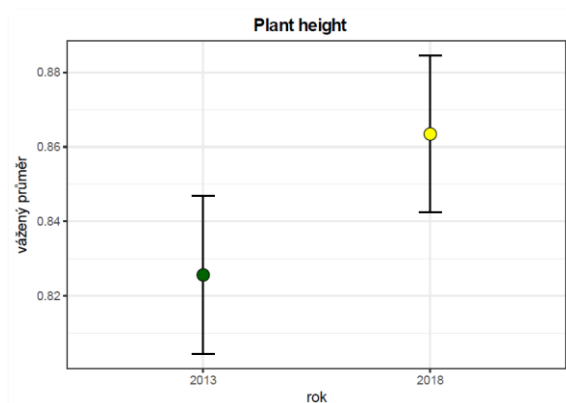


Obrázek 10 Změna v Ellenbergových indikačních hodnotách pro živiny mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

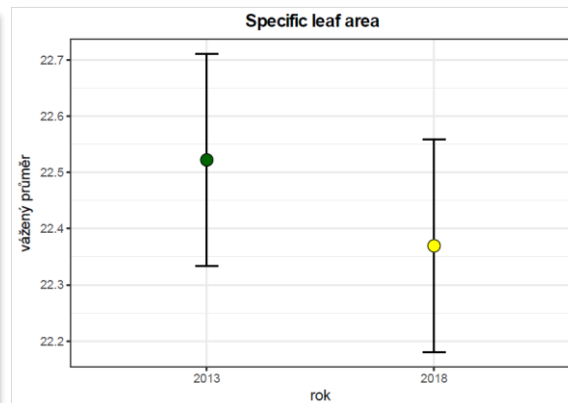


Obrázek 11 Změna v Ellenbergových indikačních hodnotách pro pH mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

Výška rostlin se mezi lety 2013 a 2018 signifikantně liší ($\chi^2 = 19,72$; d.f. = 4; $p = 8,967 \cdot 10^{-6}$ ***). Z Obrázku 12 je patrné, že dochází k jejímu nárůstu. Změna v specifické listové ploše byla také prokázána ($\chi^2 = 534,33$; d.f. = 4; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ***), avšak v tomto případě dochází k poklesu (Obrázek 13).

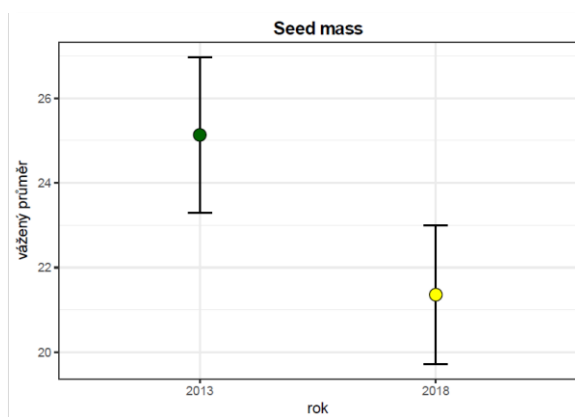


Obrázek 12 Změna ve výšce rostlin mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

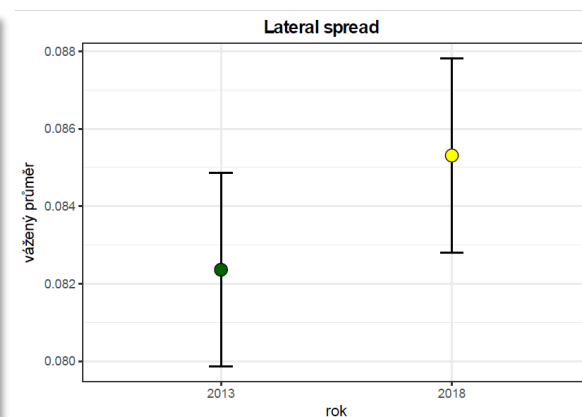


Obrázek 13 Změna v listové ploše mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

Hmotnost semen se mezi lety 2013 a 2018 signifikantně liší ($\chi^2 = 240,51$; d.f. = 4; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ***). Z Obrázku 14 je patrné, že oproti roku 2013 výrazně poklesla. Změna ve vegetativním šíření byla prokázána ($\chi^2 = 1273,5$; d.f. = 4; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ ***), ovšem v tomto případě dochází k jeho nárůstu (Obrázek 15).



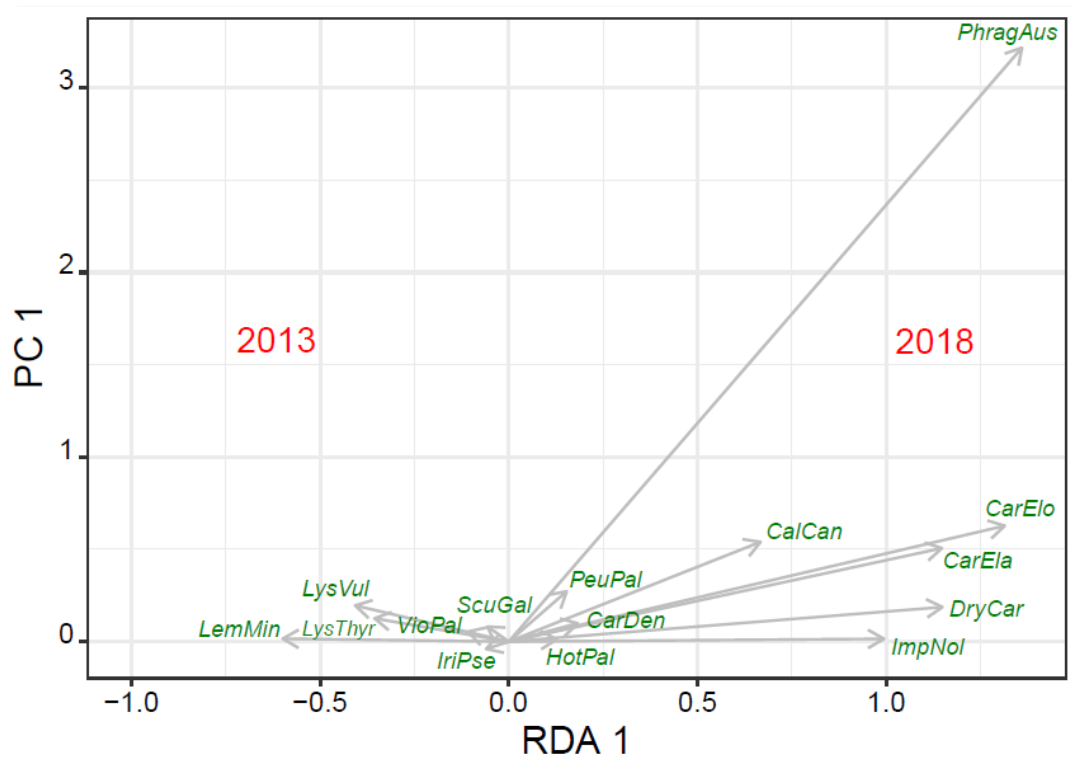
Obrázek 14 Změna v hmotnosti semen mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.



Obrázek 15 Změna ve vegetativním šíření mezi lety 2013 a 2018. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2013, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2018.

4.3 Druhové složení

Redundanční analýza prokázala měnící se druhové složení mezi lety 2013 a 2018 ($F = 68,23$; d.f. = 1; $p = 0,005$ **). Z Obrázku 16 vyplývá, že se zvyšuje zastoupení druhů jako *Phragmites australis*, *Carex elongata*, *Carex elata* nebo *Calamagrostis canescens*. Naopak druhy jako *Lysimachia thyrsoflora*, *Scutellaria galericulata* nebo *Viola palustris*, považované za cílové druhy, mizí ze svých původních stanovišť. Reakce dalších cílových druhů jsou buď příliš malé, nebo se jejich zastoupení v průběhu času nemění.



Obrázek 16 Redundanční analýza pro měnící se druhové složení mezi lety 2013 a 2018. CalCan – *Calamagrostis canescens*, CarDen – *Cardamine dentata*, CarEla – *Carex elata*, CarElo – *Carex elongata*, DryCar – *Dryopteris carthusiana*, HotPal – *Hottonia palustris*, ImpNol – *Impatiens noli-tangere*, IriPse – *Iris pseudacorus*, LemMin – *Lemna minor*, LysThyr – *Lysimachia thyrsoflora*, LysVul – *Lysimachia vulgaris*, PeuPal – *Peucedanum palustre*, PhragAus – *Phragmites australis*, ScuGal – *Scutellaria galericulata*, VioPal – *Viola palustris*.

5 Diskuze

5.1 Vegetační změny jako důsledek řídnutí lesního porostu

Mnohé studie (Jeppesen et al. 2000; Hofmeister et al. 2009; Navrátilová et al. 2017) prokázaly negativní vliv eutrofizace na druhové bohatství napříč různými typy ekosystémů. Z těchto studií proto vzešel předpoklad, že zvýšený obsah živin bude mít podobný vliv i na druhové bohatství společenstva mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky. Tento předpoklad se ovšem nepotvrdil. Výsledky sice prokázaly měnící se druhové bohatství ve studované oblasti, ale s naprosto opačnou tendencí, než se očekávalo. Počet druhů totiž mezi lety 2013 a 2018 neklesl, ale naopak vzrostl. Při podrobnějším pohledu v rámci jednotlivých skupin výsledky pouze potvrdily již zjištěný průběh. Mezofytní druhy přibýly stejně tak jako vysoké graminoidy mokřadů. Byliny a nízké graminoidy mokřadů – oligotrofní svůj počet nezměnily, ale byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní taktéž přibýly jako předchozí dvě skupiny.

Tato zjištění nekorrespondují s výsledky Hrivnáka et al. (2015), kteří studovali vliv vysoké koncentrace živin na počet původních/invazních druhů v lužních lesích a mokřadních olšinách na Slovensku. Zatímco původní druhy byly negativně ovlivněny jak vysokou koncentrací dusíku, tak obsahem volně dostupného fosforu, negativní vliv na invazní druhy byl prokázán pouze u dusíku. Celková diverzita i přesto vedla k poklesu. Nutno ovšem podotknout, že v této studii se nejednalo o časovou separaci v obsahu živin, ale prostorovou. Studie, které by sledovaly vliv eutrofizace na druhové složení mokřadních olšin v průběhu času totiž prozatím chybí.

Jak bylo zmíněno výše, vztah mezi obsahem živin a druhovým bohatstvím je unimodální. Proto jedním z vysvětlení může být, že koncentrace dusíku a fosforu ve studované oblasti ještě nepřesáhla bod, v němž by počet druhů začal klesat z důvodu počínající dominance nitrofilních druhů, které by vytlačovaly druhy méně konkurenčně schopné. Z toho důvodu se diverzita prozatím zvyšuje.

Z tabulky 2 je patrné, které druhy se v roce 2013 ve studované oblasti ještě neobjevovaly. Můžeme si všimnout, že se jedná o druhy lišící se v ekologických nárocích, pokud vyloučíme nároky na obsah živin v půdě. Například *Paris quadrifolia* nebo *Gymnocarpium dryopteris* jsou druhy stínomilné, řazené mezi tzv. starobylé lesní druhy (ancient forest species). Naopak druhy jako *Plantago major* nebo *Chenopodium*

album jsou považovány za druhy ruderálních stanovišť. Z toho ovšem vyplývá, že hlavní roli ve vzrůstající diverzitě nebude mít ani tak obsah živin v půdě, jako světelné podmínky na stanovišti. Je pravděpodobné, že cyklus lesa již směřuje ke své konečné fázi, tedy že již dochází k jeho pomalému rozpadu, a proto stoupá počet plošek s uhynulými jedinci a mrtvým dřevem a celý porost tak řídne. Lesní společenstvo tak již není tvořené pouze zcela zastíněnými plochami, ale i nově vzniklými osluněnými ploškami, které jsou vhodné pro výskyt světlomilných druhů. Přejechy mezi těmito ploškami pak představují vhodná stanoviště pro druhy polostinné. Heterogenita ve světelných podmínkách tak do kompletního rozpadu lesa stoupá, což má za následek i vzrůstající druhové bohatství společenstva. Toto vysvětlení navíc podporují i některé studie (Anderson a Leopold 2002; Douda et al. 2009), které prokázaly pozitivní vliv vzrůstajícího počtu plošek s uhynulými jedinci na druhové bohatství mokřadních olšin právě z důvodu zvyšující se heterogenity v intenzitě slunečního záření.

Dalo by se předpokládat, že vzhledem k narůstajícímu počtu eutrofních druhů, bude počet oligotrofních druhů klesat z důvodu vzrůstající konkurence. Výsledky ovšem tuto skutečnost nepotvrdily, resp. počet oligotrofních druhů neklesl, ale ani nevzrostl. Je pravděpodobné, že ve studované oblasti se ještě nevytvořilo natolik konkurenční prostředí, které by již vedlo k úplnému vyloučení některého z nich. Na druhou stranu zvýšená konkurence již brání vysemenění většího počtu nově příchozích. Z těchto důvodů se tak diverzita oligotrofních druhů v průběhu let signifikantně nemění. To ovšem nemusí platit o jejich pokryvnosti.

Tabulka 2 Druhy, které se v roce 2013 ve studované oblasti ještě nevyskytovaly.

Mezofyta	Byliny a nízké graminoidy mokřadů - oligotrofní
<i>Geum urbanum</i>	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	
<i>Chenopodium album</i>	
<i>Impatiens parviflora</i>	
<i>Mycelis muralis</i>	
<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Epilobium palustre</i>
<i>Plantago major</i>	
<i>Poa palustris</i>	
<i>Poa remota</i>	
<i>Rubus caesius</i>	
<i>Rubus fruticosus</i>	

Redundanční analýza potvrdila dle očekávání měnící se druhové složení ve studované oblasti v průběhu let. Z Obrázku 16 je patrné, že svou pokryvnost navyšují především graminoidy mokřadů, přičemž největší reakce mezi lety 2013 a 2018 byly zaznamenány u druhů *Phragmites australis* a *Lemna minor*. Naopak pokryvnosti cílových druhů se v průběhu let výrazně nezměnily, navíc se mezi sebou liší ve směru reakce. *Peucedanum palustre*, *Cardamine dentata* a *Hottonia palustris* svou pokryvnost navýšily, zatímco *Viola palustris* a *Lysimachia thyrsoiflora* svou pokryvnost naopak snížily.

Tato zjištění opět potvrzují vzrůstající heterogenitu v intenzitě slunečního záření ve studované oblasti, jelikož se jedná převážně o světlomilné druhy, jejichž zastoupení se zvyšuje. Tyto druhy jsou schopné přežít ve zhoršených světelných podmínkách, ale jejich konkurenční síla je v takovém případě oslabena. Prosvětlování lesního porostu jim tak umožňuje rychleji se šířit, a tak navyšovat svou pokryvnost ve společenstvu. Silnou reakci druhu *Phragmites australis* pak můžeme vysvětlit kombinací pro něj vhodných podmínek. Jedná se totiž o druh, který je nitrofilní a navíc světlomilný. Zvýšený obsah živin ve vodním prostředí spolu s řídnutím lesního porostu, tak dávají vzniknout prostředí s ideálními podmínkami, což umožňuje jeho rychlou expanzi napříč celým společenstvem mokřadních olšin. Na druhou stranu, zvýšená intenzita slunečního záření spolu s expanzivním šířením tohoto druhu má za následek rychlý ústup druhu *Lemna minor*, který se řadí nejen mezi druhy hydrofytní, ale též spadá do skupiny starobylých lesních druhů.

Rozdílnost v reakci cílových druhů lze v tomto případě vysvětlit zvyšováním obsahu živin ve vodním prostředí. *Peucedanum palustre*, *Cardamine dentata* a *Hottonia palustris* jsou druhy eutrofní, jimž zvýšená koncentrace dusíku a fosforu může pouze prospět. *Lysimachia thyrsoiflora* a *Viola palustris* se řadí mezi druhy oligotrofní, které sice mohou na eutrofních stanovištích přežívat, ale nejsou schopny obstát v konkurenci s druhy eutrofními, a tak jsou postupně vytlačovány. Vzhledem k velmi malé reakci druhu *Iris pseudacorus* a *Scutellaria galericulata* můžeme říci, že celková změna prostředí na ně má pouze zanedbatelný vliv, stejně jako na zbylé cílové druhy.

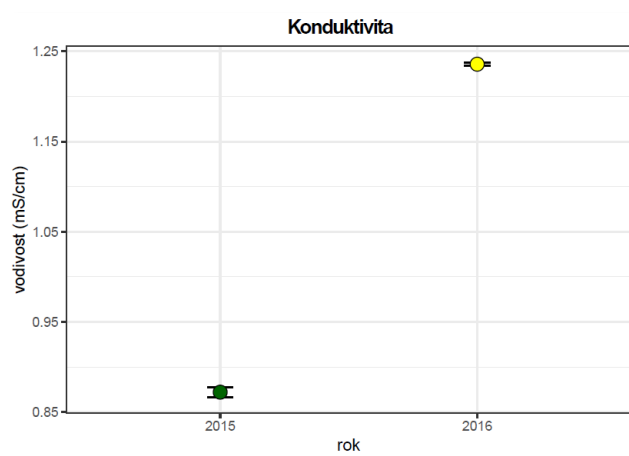
Pielech & Malicki (2018) studovali vliv prosvětlování lesa na druhové složení mokřadních olšin v Polsku. Konkrétně zjistili, že se v průběhu dvaceti let zvýšila diverzita a zastoupení druhů vyskytujících se ve sníženinách, zatímco počet a zastoupení druhů vyskytujících se na kopečcích se naopak snížily. To ovšem pouze částečně koresponduje s výsledky této práce. Hydrofytní druhy v našem případě taktéž přibyly, na druhou stranu se zvýšil i počet a zastoupení druhů mezofytních. Nutno podotknout, že v jejich případě již bylo lesní společenstvo v pokročilé fázi rozpadu. Heterogenita ve světelných podmínkách se tak již začala snižovat, což mělo za následek výrazné změny v druhovém složení a pokles diverzity. Ke zvýšení počtu hydrofytních druhů došlo pravděpodobně z důvodu následné změny hydrologického režimu – výška vodní hladiny zůstávala trvale nad půdním povrchem a její kolísání v průběhu roku ustalo. Takto rozsáhlé vegetační změny v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky zatím nelze pozorovat, a to čistě z důvodu krátké doby trvání výzkumu a existence lesního společenstva teprve v prvotních fázích rozpadu. Je ale velmi pravděpodobné, že pokračování ve výzkumu odhalí po uplynutí delšího časového období stejné změny jako v případě výše zmíněné studie.

5.2 Eutrofizace vs. světlo

Ellenbergovy indikační hodnoty prokázaly zvyšující se obsah živin ve studované oblasti v souladu s předpoklady této práce. Zvýšenou půdní reakci můžeme vysvětlit přísunem biogenních prvků včetně vápníků, draslíku a sodíku, které jsou běžnou součástí průmyslových hnojiv. Vyšší pH spolu s vysokou vlhkostí a zvyšující se teplotou v důsledku řídnutí lesního porostu pak urychluje mineralizaci organických látek a živiny jsou tak uvolňovány ve větším množství, což potvrzuje i Obrázek 17. Avšak změny v počtu druhů a druhovém složení vliv eutrofizace na společenstvo mokřadních olšin nepotvrdily. Důvodem může být čistě unimodální vztah mezi obsahem živin a druhovým bohatstvím, jak bylo již vysvětleno výše.

Pokles ve specifické listové ploše opět odpovídá měnícím se světelným podmínkám v lesním porostu. Pro druhy vystavené vyšší intenzitě záření je výhodnější tvořit listy o malé ploše z důvodu zamezení nadměrné dehydrataci a přehřátí organismu. Odpovídající je taktéž zjištění, že výška rostlin se v průběhu let ve studované oblasti zvyšuje, jelikož limitujícím prvkem pro růst rostlin je dusík příp. fosfor, který je v důsledku eutrofizace ve studované oblasti v nadbytku.

Vzhledem ke zvyšujícímu se zastoupení jak nízkých, tak vysokých graminoidů mokřadů, je nárůst ve vegetativním šíření odpovídající. Pokles v hmotnosti semen je pravděpodobně důsledkem nárůstu počtu anemochorních druhů ve studované oblasti (Tabulka 2), které se vyznačují produkcí velkého počtu semen, ale o malé velikosti, resp. hmotnosti. Důvodem tohoto šíření je pravděpodobně opět vyšší intenzita slunečního záření v důsledku řidnutí lesního porostu. Navyšování počtu plošek s uhynulými jedinci totiž vytváří příležitosti pro vysemenění pionýrských druhů uplatňujících se především na disturbovaných lokalitách. Už z toho vyplývá, že se musí jednat o druhy světlomilné s dobrou schopností kolonizace nových území (anemochorie).



Obrázek 17 Změna v konduktivitě vody ve studované oblasti mezi lety 2015 a 2016. Vyšší el. vodivost nepřímo indikuje vyšší množství rozpuštěných minerálních látek ve vodě. Zeleně znázorněn průměr a střední chyba pro rok 2015, žlutě pak průměr a střední chyba pro rok 2016.

5.3 Shrnutí

Výsledky prokázaly měnící se druhové složení společenstva mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky. Navzdory očekávání se ovšem diverzita ve studované oblasti v průběhu let nesnižuje, ale naopak zvyšuje. Cílové druhy spadající do skupiny byliny a nízké graminoidy mokřadů – oligotrofní se v počtu nemění, zatímco cílové druhy spadající do skupiny byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní svůj počet naopak zvyšují. Zastoupení cílových druhů se v průběhu let mění, ale liší se ve směru reakce. Ellenbergovy indikační hodnoty pro pH a živiny sice prokázaly zvyšující se obsah živin ve vodním a půdním prostředí, avšak změny v celkové diverzitě a druhovém složení nenasvědčují, že by probíhající eutrofizace

měla na společenstvo mokřadních olšin negativní vliv, resp. vliv eutrofizace je minimální. Příčinu rozsáhlých změn ve společenstvu je tak třeba hledat jinde.

Výsledky obecně naznačují, že hlavní roli v měnícím se společenstvu mokřadních olšin hraje světlo. Druhy, které přibýly oproti roku 2013, se liší ve svých nárocích na světelné podmínky, což značí zvyšující se heterogenitu v intenzitě slunečního záření. Zároveň se zvyšuje zastoupení světlomilných druhů. Taktéž fyziologické změny ve specifické listové ploše či hmotnosti semen indikují pozitivní změny v dostupnosti světla. Vzhledem ke stáří lesního porostu, je pravděpodobné, že cyklus lesa již směřuje ke své konečné fázi, tedy že již dochází k jeho pomalému rozpadu a celý porost tak řídne. Důsledkem tohoto procesu je pak právě zvyšující se intenzita slunečního záření.

Odpověď na klíčovou otázku této práce, zda vede striktní ochrana v pralesovitém mokřadním lese k záchraně vzácných druhů, je tak v případě přírodní rezervace Vrbenské rybníky nejasná. Vlivem eutrofizace ke snížení počtu vzácných druhů alespoň prozatím nedochází. Jejich zastoupení se sice mění, ale s rozdílnými směry reakce. Z toho lze možná usoudit, že zvolený způsob ochrany je účinný. Na druhou stranu je z výsledků patrné, že pětiletá doba výzkumu je příliš krátká pro zaznamenání výraznějších vegetačních změn ve společenstvu. Konkrétní odpověď na tuto otázku tak pravděpodobně odhalí až následující výzkum.

6 Závěr

Hlavním cílem této práce bylo posoudit účinnost úplné ochrany mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky. Předpokládalo se, že diverzita a druhové složení ve studované oblasti budou negativně ovlivněny eutrofizací způsobenou přihnojováním přilehlých rybníků a z toho důvodu bude zvolený způsob ochrany neefektivní.

Data byla sbírána pomocí fytoocenologických snímků s rozestupem pěti let, tzn. první vlna snímkování proběhla v roce 2013, druhá vlna v roce 2018. Druhy byly následně rozděleny do čtyř skupin dle jejich ekologických nároků: mezofyta, vysoké graminoidy mokřadů, byliny a nízké graminoidy mokřadů – eutrofní, byliny a nízké graminoidy mokřadů – oligotrofní. Ke každému druhu pak byla přiřazena Ellenbergova indikační hodnota pro pH a živiny, průměrná specifická listová plocha, výška, hmotnost semene a rychlost vegetativního šíření. Zároveň byly vybrány druhy spadající do kategorie vzácné (cílové druhy), tj. ohrožené nebo svým výskytem vázané na biotop mokřadních olšin.

Následně byla data analyzována v prostředí programu R. Pro zjištění, zda se diverzita v průběhu času mění byly použity zobecněné smíšené lineární modely, stejně tak jako pro rostlinné charakteristiky. Pro zjištění, zda se mění taktéž druhové složení společenstva byla použita redundanční analýza.

Bylo zjištěno, že diverzita a druhové složení společenstva mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky se skutečně mění, avšak s opačnou tendencí, než se očekávalo. Celková diverzita mezi lety 2013 a 2018 vzrostla a redundanční analýza prokázala pouze malé změny v zastoupení cílových druhů, které se mezi sebou navíc odlišovaly ve směru reakce.

Ellenbergovy indikační hodnoty pro pH a živiny sice prokázaly narůstající obsah živin ve studované oblasti, avšak celkové změny ve společenstvu vyloučily negativní vliv eutrofizace. Naopak výsledky obecně nasvědčují tomu, že hlavní roli v měnícím se společenstvu má světlo. Cyklus lesa pravděpodobně již směřuje ke své konečné fázi k rozpadu a celý lesní porost tak řídne. To má za následek zvyšující se heterogenitu ve světelných podmínkách a tím i nárůst diverzity.

Z těchto zjištění lze možná usoudit, že zvolený způsob ochrany mokřadních olšin v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky je účinný, vzhledem k nárůstu počtu vzácných druhů a malým změnám v jejich zastoupení. Na druhou stranu, z výsledků je patrné, že pětiletá doba výzkumu je příliš krátká pro zaznamenání výraznějších vegetačních změn ve společenstvu. Konkrétní odpověď na otázku, zda vede striktní ochrana v pralesovitém mokřadním lese k záchraně vzácných druhů, tak pravděpodobně odhalí až následující výzkum.

7 Literatura

Anderson K.L. & Leopold D.J., 2002: The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *J. Torr. Bot. Soc.* 129: 238–250.

Bennett E.M., Carpenter S.R., Caraco N.F., 2001: Human impact on erodable phosphorus and eutrophication: a global perspective: increasing accumulation of phosphorus in soil threatens rivers, lakes, and coastal oceans with eutrophication. *AIBS Bull.* 51: 227–234.

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

Brock T.C.M., Jongerhuis R., van der Molen P.C. & Ran E.T.H., 1989: A comparison of the history and present state of an *Alnus glutinosa* and *Betula pubescens* dominated patch of wetland forest in the nature reserve “Het Molenven”, The Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 38: 425–437.

Brown A.G., 1988: The palaeoecology of *Alnus* (Alder) and the postglacial history of floodplain vegetation. Pollen percentage and influx data from the West Midlands, United Kingdom. *New. Phytol.* 110: 425–436.

de Jager N.R., Thomsen M. & Yin Y., 2012: Threshold effects of flood duration on the vegetation and soils of the Upper Mississippi River floodplain, USA. *For. Ecol. Manag.* 270: 135–146.

de Jonge V.N., Elliott M., Orive E., 2002: Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: eutrophication. *Hydrobiologia* 475: 1–19.

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

Douda J., 2008: Formalized classification of the vegetation of alder carr and floodplain forests in the Czech Republic. *Preslia* 80: 199–224.

Douda J., 2010: The role of landscape configuration in plant composition of floodplain forests across different physiographic areas. *J. Veg. Sci.* 21:1110–1124.

- Douda J., Boublík K., Slezák M. et al., 2016:** Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs. *Appl. Veg. Sci.* 19:147–163.
- Douda J., Čejková A., Douda K. & Kochánková J., 2009:** Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. *Ann. Forest. Sci.* 66:712.
- Douda J., Doudova-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.
- Dumortier M., Butaye J., Jacquemyn H., van Camp N., Lust N. & Hermy M., 2002:** Predicting vascular plant species richness of fragmented forests in agricultural landscapes in central Belgium. *For. Ecol. Manag.* 158: 85–102.
- 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.
- Egna H., Boyd C., Soderberg R. et al., 1997:** *Dynamics of Pond Aquaculture*. Boca Raton, CRC Press.
- Ellenberg H., 1996:** *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D., 1992:** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Ericsson T., 1995:** Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. In: Nilsson L.O., Hüttl R.F., Johansson U.T. (eds) *Nutrient Uptake and Cycling in Forest Ecosystems*. *Developments in Plant and Soil Sciences*, vol 62. Springer, Dordrecht.
- Fahrig L., 2003:** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Glaser J. & Wulf M., 2009:** Effects of water regime and habitat continuity on the plant species composition of floodplain forests. *Journal of Vegetation Science* 20: 37–48.

Gross N., Suding K.N., Lavorel S. & Roumet C., 2007: Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *J. Ecol.* 95: 1296–1305.

Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J. et al., 2015: Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1: e1500052.

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.

Hrivnák R., Košťál J., Slezák M., Petrášová A. & Feszterová M., 2013: Black alder dominated forest vegetation in the western part of central Slovakia – species composition and ecology. *Hacquetia* 12: 23–37.

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

Hofmeister J., Hošek J., Modrý M. & Roleček J., 2009: The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecol.* 205: 57–75.

Hulík J., & Douda J., 2017: Germination strategies of two dominant *Carex* species in a swamp alder forest: implications for restoration. *Biologia* 72:370–377.

Chrysargyris A., Panayiotou C. & Tzortzakis N., 2016: Nitrogen and phosphorus levels affected plant growth, essential oil composition and antioxidant status of lavender plant (*Lavandula angustifolia* Mill.). *Industrial Crops and Products*: 577-586.

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.

Janda J., Pechar L. et al., 1996: Význam rybníků pro krajinu střední Evropy. Trvalé udržitelné využívání rybníků v Chráněné krajinné oblasti a biosférické rezervaci Třeboňsko. České koordinační střed. IUCN-Světového svazu ochr. přírody, Praha.

- Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M., Lauridsen T. & Landkildehus F. 2000:** Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.
- Keddy P.A., 1992:** Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3: 157–164.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C. et al., 2008:** The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.
- Klika J., 1940:** Die Pflanzengesellschaften des Alnion-Verbandes. *Preslia* 18–19: 97–112.
- Klimešová J. & de Bello F., 2009:** CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516.
- Křivan V., & Hesoun P. & Svoboda A. 2013:** Plán péče o EVL/ZCHÚ Vrbenské rybníky. Nепublikováno, depon. in NaturaServis s.r.o.
- Lowry E., 2013:** Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution* 3: 182–196.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., 2000:** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Maillard A., Diquélou S., Billard V., Laine P., Garnica M., Prudent M., Garcia-Mina J.M., Yvin J.C. & Ourry A., 2015:** Leaf mineral nutrient remobilization during leaf senescence and modulation by nutrient deficiency. *Frontiers in Plant Science* 6: 317.
- Míchal I., Petříček V. et al., 1999:** Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Naqinezhad A., Hamzeh'ee B. & Attar F., 2008:** Vegetation-environment relationships in the alderwood communities of Caspian lowlands, N. Iran (toward an ecological classification). *Flora* 203: 567–577.

- Navrátilová J., Hájek M., Navrátil J., Hájková P. & Frazier R.J., 2017:** Convergence and impoverishment of fen communities in a eutrophicated agricultural landscape of the Czech Republic. *Applied Vegetation Science* 20: 225–235.
- Neuhäuslová Z., 2003:** Přehled vegetace České republiky. Svazek 4. Vrbovotopologové luhy a bažinné olšiny a vrbiny. Academia, Praha.
- Pausas J.G., Austin M.P., 2001:** Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *J. Veg. Sci.* 12: 153–166.
- 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.
- Pielech R. & Malicki M., 2018:** Changes in Species Composition in Alder Swamp Forest Following Forest Dieback. *Forests* 9: 316.
- Primack R.B., Kindlmann P. & Jersáková J., 2011:** Úvod do biologie ochrany přírody. Portál, Praha.
- Rabalais N.N., 2004:** Eutrophication. The global coastal ocean: multiscale interdisciplinary processes. In: Robinson, A.R., Brink, K.H. (Eds.), *The Global Coastal Ocean: Multiscale Interdisciplinary Processes*. Harvard University Press.
- 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/>.
- Rybníček K. & Rybníčková E., 1974:** The origin and development of waterlogged meadows in the central part of the Šumava foothills. *Folia. Geobot.* 9: 45–70.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., 2000:** Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.H., 1991:** Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Scamoni A., 1935:** Vegetationsstudien im Sarnow. *Z. Forst. u. Jagdw.* 1935: 561–648.

- Schwickerath M., 1933:** Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördlichen Westdeutschland. Aachen. Beitr. Heimatk. 13: 1–135.
- Silvertown J., 2004:** Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.* 19: 605–611.
- Slezák M., Hrivnák R. & Machava J., 2017:** Environmental controls of plant species richness and species composition in black alder floodplain forests of central Slovakia. *Tuexenia* 37: 79–94.
- Slezák M., Hrivnák R. & Petrášová A., 2011:** Syntaxonomy and ecology of black alder vegetation in the southern part of central Slovakia. *Hacquetia* 10: 115–132.
- Slezák M., Hrivnák R. & Petrášová A., 2014:** Numerical classification of alder carr and riparian alder forests in Slovakia. *Phytocoenologia* 44: 283–308.
- Smith V.H., Tilman G.D., Nekola J.C., 1999:** Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.* 100: 179–196.
- Stančík D., 1999:** Změny vegetace Břehyňského rybníku v průběhu posledních 30 let. *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 34. Mater 17: 107–122.
- Stefanska-Krzaczek E., Kacki Z. & Szypula B., 2016:** Coexistence of ancient forest species as an indicator of high species richness. *For. Ecol. Manag.* 365: 12–21.
- Tolasz R., Míková T. & Valeriánová A., 2007:** Climate atlas of Czechia. ČHMÚ. Praha & UP, Olomouc.
- Vertapetian B.B. & Jackson M.B., 1997:** Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.* 79: 3–20.