



ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA
V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

**Vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních
olšinách na výskyt rostlinných druhů**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Bakalant: Michal Šmejkal

Praha 2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Michal Šmejkal

Aplikovaná ekologie

Název práce

Vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních olšínách na výskyt rostlinných druhů

Název anglicky

The effect of hummocky relief in alder carr on occurrence of plant species

Cíle práce

Cílem práce je zjistit vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních olšínách na výskyt cévnatých druhů rostlin.

Dílčí cíle jsou: i) zjistit, zda se liší druhové složení a diverzita vegetace od sníženiny po vrchol kopečku a ii) diskutovat příčiny změn ve vegetaci podél tohoto gradientu.

Metodika

V mokřadní olšíně bude zjištěn výskyt cévnatých druhů rostlin na kopečkách a sníženinách. Bude vybráno přibližně 200 kopečků a přilehlých sníženin. Kopečky budou rozděleny na výškové pásy o šířce 20 cm, ve kterých budou zaznamenány rostlinné druhy. Pomocí programů Turboveg, Juice, Canoco a R bude vyhodnocena vazba druhů na jednotlivé výškové pásy a změny v druhové diverzitě. Budou diskutovány možné příčiny změn ve vegetaci od sníženiny po vrchol kopečku.

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran

Klíčová slova

Carici elongatae-Alnetum, koexistence rostlin, kopečky, mokřadní vegetace, sníženiny

Doporučené zdroje informací

- 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., 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. (2008): Formalized classification of the vegetation of alder carr and floodplain forests in the Czech Republic. *Preslia* 80: 199-224.
- Okland R.H. & Rydgren K. (2008): Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: the role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* 19: 67-74.

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 11. 12. 2013

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 18. 12. 2013

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 18. 03. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma "Vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních olšinách na výskyt rostlinných druhů" vypracoval samostatně pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph.D. a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne.....

.....

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval všem, kteří se podíleli na vzniku této práce. Ať už aktivně nebo pasivně. Jako prvním bych chtěl poděkovat vedoucímu mé práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D., který měl se mnou dost trpělivosti při konzultacích i přímo v terénu. S tím souvisí mé poděkování všem, kteří se podíleli na sběru dat pro mou práci. Speciálně Ing. Josefu Hulíkovi, který mě asi nejvíce zasvětil do problematiky mokřadních lesů. Největší dík patří mým rodičům za to, že mi umožnili chodit na vysokou školu a spolufinancovali mé studium. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat mým kamarádům a spolužákům za podporu v době, kdy jsem byl v koncích a chtěl jsem se vším skončit. Hlavně díky nim jsem vydržel a mohla tak vzniknout tato práce.

Abstrakt

Rostlinný porost a tedy i druhovou diverzitu v přirozeném společenstvu, mohou ovlivňovat různé abiotické faktory jako je heterogenita prostředí, světelné podmínky, hladina podzemní vody, pH nebo dostupnost živin. Tyto faktory se mění velice jemně a podle gradientů. Rostlinné společenstvo mohou ovlivňovat jak pozitivně tak i negativně. Jeho vzhled, výšku, ale hlavně samotný výskyt rostlin na daném stanovišti. V této práci jsem se zabýval tím, zda má na výskyt cévnatých druhů rostlin vliv kopečkový reliéf, tedy heterogenita prostředí a zda se liší druhové složení kopečku od sníženiny po vrchol.

Výzkum probíhal v PR Vrbenské rybníky (ČR) na lokalitě v okolí rybníku Černiš. Bylo vybráno 212 kopečků a přilehlých sníženin a udělány fytoocenologické snímky. Data byla zpracována v programu R.

Výsledky ukazují na to, že vliv heterogenity prostředí může působit i na velice malém měřítku. Má tak vliv na diverzitu a variabilitu rostlinných společenstev v mokřadních lesích. Bylo prokázáno, že některé druhy rostlin preferují pouze určitá stanoviště. S tím souvisí i to, že počet druhů od sníženiny po vrchol kopečku klesá. Děje se tak nejspíše podél hydrologického gradientu.

Klíčová slova: *Carici elongatae-Alnetum*, koexistence rostlin, kopečky, mokřadní vegetace, sníženiny

Abstract

Herbaceous and the species diversity in natural communities can be influenced by various abiotic factors such as the heterogeneity of environments, light conditions, the groundwater level, pH or the nutrient availability. These factors vary very gently according to the gradients. Plant communities can be affected either positively or negatively, its looks, height, but also the very emergence of the plants at a given location. In this work, I raised the question whether the occurrence of vascular plant species influences hummocky relief, e.g. heterogeneity of the environment. And whether different species composition of hillock varies from depression to the summit.

The research was conducted in Nature Reserve Vrbenské rybníky (The Czech Republic) in the area around the pond Černiš. In total 212 hillocks and adjacent depressions were selected and done relevés. Data were processed in the statistical program R.

Results show that the influence of environmental heterogeneity can act on very small scale. The environmental heterogeneity influences the diversity and variability of plant communities in wetland forests. It has been shown that some species of plants prefer only certain position around water level. In relation to this fact is a conclusion that the number of species from depression to the peak hillock decreases. This occurs most likely along the hydrological gradient.

Key words: *Carici elongatae-Alnetum*, coexistence of plants, hillock, wetland vegetation, depression

Obsah

1. Úvod	9
2. Cíle práce	11
3. Literární rešerše	12
3.1 Mokřadní olšina.....	12
3.2 Mokřadní olšiny v České republice.....	13
3.3 Vliv kopečkovitého reliéfu na výskyt rostlinných druhů	14
3.3.1 Spodní úroveň	15
3.3.2 Přejíhodová úroveň.....	16
3.3.3 Horní úroveň	16
3.4 Další faktory prostředí, které ovlivňují druhovou bohatost cévnatých rostlin v mokřadních olšinách.....	17
3.4.1 Hydrologický gradient	17
3.4.2 Vliv výšky hladiny podzemní vody	18
3.4.3 Vliv pH.....	19
3.4.4 Vliv světelných podmínek	20
4. Metodika	21
4.1 Popis studované oblasti	21
4.2 Sběr dat.....	22
4.2.1 Fytcenologické snímky	23
4.3 Statistické vyhodnocení.....	23
5. Výsledky	25
5.1 Celkové statistické vyhodnocení	26
5.2 Vyhodnocení výskytu jednotlivých druhů	28
5.3 Druhové složení vegetace od sníženiny po vrchol kopečku.....	31
6. Diskuse	33
6.1 Vliv kopečkovitého reliéfu	33
6.2 Druhové složení a diverzita vegetace od sníženiny po vrchol kopečku	34
7. Závěr	36
8. Použitá literatura	37
9. Přílohy	41

1. Úvod

Druhová bohatost se mění v prostoru, v čase, mezi různými skupinami organismů a na různých prostorových úrovních (Palmer 1994; van Groenendael et al. 2000; Pausas a Austin 2001). Jeden z hlavních faktorů určujících druhovou rozmanitost rostlin ve společenstvu je míra heterogenity prostředí (Tilman a Pacala 1993, Chase a Leibold 2003). Palmer (1994) zjistil, že heterogenní prostředí zvyšuje druhové bohatství a umožňuje druhům koexistovat díky většímu počtu dostupných nik. Rostliny jsou zde rozmístěny v prostoru mezi mikrostanovišti na základě mezidruhových interakcí a jejich stanovištních požadavků. Silné environmentální kontrasty mezi mikrostanovišti umožňují koexistenci širokého spektra rostlinných druhů. Oproti tomu, omezený počet druhů (teoreticky pouze jeden) se může vyskytovat v prostorově a časově homogenním prostředí, jako nejlepší konkurent zaroste celou plochu a ostatní druhy jsou vedeny k záhubě (Huston 1979, Tilman a Pacala 1993).

V posledních letech se vědci nezaměřují jen na srovnání vegetací různých stanovišť, ale i na rozdíly variability v rámci podobných lokalit na jemnějším měřítku (Battaglia et al. 2000). Tyto plochy se zdánlivě jeví jako homogenní, ale není tomu tak. Uvnitř se totiž nacházejí rozdílná mikrostanoviště, na která působí různé faktory a jejich gradienty (např. prohlubně s vyšší hladinou podzemní vody, postupně se měnící pH půdy, vyvýšeniny s příhodnějšími světelnými podmínkami aj.). Studium stabilních ekosystémů, v nichž jsou změny podél ekologických gradientů dobře známy a u kterých je pravděpodobné, že demografické procesy, jako je místní kolonizace, vytrvalost a extinkce nebude mít velký význam na krátkém časovém měřítku, můžeme získat nový pohled na faktory ovlivňující druhové bohatství (Økland et al. 2008). Ačkoliv většina mokřadních lesů v průběhu staletí nebo tisíciletí byla podrobena disturbancím jako polomům a lesním požárům (Ohlson et al. 2005) jsou tyto ekosystémy relativně stabilní v průběhu desetiletí či staletí. (Økland et al. 2003). Mokřadní lesy jsou tedy podle Øklanda (2001) vhodné pro studium druhového bohatství v závislosti na environmentálních gradientech i na malém měřítku. Mikrorelief vytváří specifické podmínky na malých plochách, kde se díky jejich různorodosti může uchytit jen několik druhů. Například vrcholky kopečků či dna propadlin a sníženin. V mé studii se chci zaměřit právě na druhové složení kopečků a sníženin, a zda se opravdu toto složení mění v závislosti na heterogenitě prostředí, kterou zde bude prezentovat různá výška kopečku a s tím

spojená vzdálenost od hladiny podzemní vody. Existuje předpoklad, že se mi to opravdu podaří prokázat. V podobných studiích mokřadních lesů se prokázalo odlišné druhové složení v různých částech kopečku a sníženiny (Döring-Mederake 1987). Peach a Zedler (2006) uvádějí příklady z jiných studií v mokřadních lesích, ostřicových lukách nebo příbřežní vegetaci, kde byl taktéž prokázán vliv mikroreliefu na druhovou bohatost stanoviště.

2. Cíle práce

Cíle této bakalářské práce jsou:

1. Zjistit vliv kopečkovitého reliéfu v mokřadních olšinách na výskyt druhů cévnatých rostlin
2. Zjistit zda se liší druhové složení a diverzita vegetace od sníženiny po vrchol kopečku
3. Diskutovat příčiny změn ve vegetaci podél tohoto gradientu

3. Literární řešerše

Mokřadní lesy jsou přirozená lesní společenstva, která se vyskytují na místech ovlivněných záplavami nebo vysokou úrovní hladiny podzemní vody (Naiman a Deschamps 1997, Blom a Voeselek 1996). V mnoha oblastech představují důležitá společenstva pro udržení biodiverzity v jinak člověkem zcela přeměněné krajině (Groffman et al. 2003, Moffatt a Mc Lachlan 2004, Moffatt et al. 2004, Burton a Samuelson 2008). Významně také přispívají k regulaci toků látek a energie mezi vodními a suchozemskými ekosystémy a ovlivňují tak třeba vstupy živin do vodních toků z okolní zemědělské krajiny nebo dopady povodní (Lowrance et al. 1984, Gregory et al. 1991, Naiman a Deschamps 1997).

Díky vysoce diverzifikovanému a specificky utvářenému reliéfu je vegetace mokřadních lesů mnohem více heterogenní v porovnání s jinými lesy. Je to dáno tím, že reliéf je zde tvořen systémem kopečků a sníženin. (Battaglia et al. 2000, Huenneke a Sharitz 1986, Collins a Battaglia 2002). Kopečky neboli bulvy jsou tvořeny mrtvou organickou hmotou, naopak sníženiny neboli šlenky jsou velmi často zaplaveny vodou (Jeník 1980, Korpeř 1989, Battaglia 2000). Tato společenstva proto nabízí unikátní možnost studovat vliv mikrostanovištní heterogenity na vegetační variabilitu na velmi jemném prostorovém měřítku.

3.1 Mokřadní olšina

Mokřady jsou hodně dynamickou skupinou biotopů, která v průběhu čtvrtohor podléhá neustálým změnám. Olše se v našich zemích masově rozšířila ve středním holocénu a kolonizovala mnoho eutrofních mokřadů. Je dobře přizpůsobená k životu v bažinách, což mimo jiné obnáší schopnost vydatně zásobovat kořeny vzdušným kyslíkem. V okolí kořenů tak vzniká oxidovaná vrstva, ve které se zahájí mikrobiální rozklad slatiny. Olše pod sebou „užirají“ sediment a z hlediska paleoekologů tím ničí vzácný přírodní archiv v podobě organických sedimentů.

Paleoekologická zkoumání olšových mokřadů spolu s pozorováním krátkodobé dynamiky současných olšin vedly k objevu cyklické sukcese na těchto stanovištích. Jde o dlouhodobé střídání otevřených slatinných (převážně ostřicových, ale i mechových a rákosových) mokřadů a olšin na týchž stanovištích. Když vrstva slatiny akumulovaná pod otevřeným mokřadem dosáhne kritické úrovně a odroste

vlivu spodní vody, dojde na ní k uchycení olšových semenáčků. Časem na tomto místě vyroste bahenní olšina, která začne rozkládat vrstvu předtím akumulované slatiny. Olše je poměrně krátkověký strom, takže olšina po asi stu až sto dvaceti letech začne odumírat. Děje se to skoro naráz, protože les tu vznikl jako jediná kolonizační vlna a stromové patro je stejnověké. Potom proběhne fáze rozpadu a dřívější olšový mokřad se otevře. Hladina vody je teď natolik vysoká, že uchycení další generace olší není prozatím možné. Tím vznikne otevřené slatiniště, které bude po nějakou dobu akumulovat novou vrstvu organických sedimentů. V kritickou chvíli bude zase kolonizováno olší a cyklus se tím uzavře.

Takto se může na jednom místě cyklicky obnovovat mokřadní bezlesí, a to v podstatě neomezeně dlouhou dobu. Velké olšiny jsou většinou mozaikou různých stádií právě popsaného cyklu. Slouží tudíž jako reliktní stanoviště, „tekutá mozaika“, ve které přežívá řada druhů lesa i bezlesí (Pokorný 2011).

3.2 Mokřadní olšiny v České republice

Mokřadní olšiny se na území České republiky vyskytují v jihočeských pánvích, na Plzeňsku a Křivoklátsku, v okolí Doks, v severovýchodních Čechách a v moravských říčních úvalech (Chytrý et al. 2010). Území olšin se rozkládá v nadmořské výšce 150 – 400 metrů, tedy od nížin po pahorkatiny (Vacek 2008). Podmínkou výskytu tohoto biotopu je reliéf terénu umožňující celoroční výskyt vysoké hladiny podzemní, takzvané stagnující vody, tj. vody, která se v půdním profilu málo pohybuje, což omezuje přívod kyslíku a v půdním profilu proto převládají redukční reakce. Typickým půdním typem, který se vyvíjí za uvedených podmínek, je glej. Kvůli vlivu podzemní vody, která je chudá na kyslík, se zde ani jiný půdní typ vyskytovat nemůže. Důkazem anaerobních podmínek v půdě může být i to, že podzemní voda často vystupuje až k povrchu půdy a tvoří malé vodní tůňky s rezivými povlaky trojmocného železa na dně. Mokřadní olšiny se vyskytují zejména v širších říčních nivách, na zbahněných okrajích rybníků, zejména v okolí ústí potoků do rybníků, pod hrázemi rybníků a v terénních sníženinách – lesních močálech (Vacek 2008).

Mokřadní olšinu tvoří téměř čistý a světlý porost olše lepkavé (*Alnus glutinosa*), občas se zde vyskytuje i bříza pýřitá (*Betula pubescens*) (Chytrý et al. 2010) nebo v chladnějších polohách i smrk ztepilý (*Picea abies*) (Vacek 2008). Olše

lepkavá, jako jedna z mála dřevin, dokáže růst a přežít na téměř extrémních stanovištích, kde je vysoký stupeň zamokření. Dokáže snést stojaté i tekoucí zaplavení (McVean 1956). To je příčinou toho, proč v mokřadech často vytváří téměř čisté porosty. Na sušších místech se může objevit například borovice lesní (*Pinus silvestris*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), bříza pýřitá či jilm habrolistý (*Ulmus minor*) (Musil a Mollerova 2005).

V keřovém patře biotopu se mohou vyskytovat například krušina olšová (*Frangula alnus*), ostružiník maliník (*Rubus idaeus*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), střemcha obecná (*Prunus padus*) a další (Vacek 2008). V chladnějších polohách také smrk ztepilý (*Picea abies*) (Chytrý et al. 2010).

Kopečkovitý mikrorelief v některých porostech, tvořený vyvýšeninami kolem pat stromů a vodou zaplněnými sníženinami, podmiňuje diferenciaci bylinného patra. Na vyvýšeninách se vyskytují relativně suchomilné druhy např. papratka samičí (*Athyrium filix-femina*), krabilice chlupatá (*Chaerophyllum hirsutum*), kaprad' osténkatá (*Dryopteris carthusiana*) a netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli-tangere*), zatímco ve sníženinách rostou zejména ostřice (*Carex* ssp) a další bahenní nebo vodní rostliny jako třtina šedavá (*Calamagrostis canescens*), svízel bahenní (*Galium palustre*), kosatec žlutý (*Iris pseudacorus*), okřehek menší (*Lemna minor*), karbinec evropský (*Lycopus europaeus*), vrbina obecná (*Lysimachia vulgaris*), smldník bahenní (*Peucedanum palustre*), violka bahenní (*Viola palustris*) a jiné.

V mechovém patře většinou figurují acidofilní mechy jako ploník obecný (*Polytrichum commune*), rašeliník člunkolistý (*Sphagnum palustre*) a rašeliník kostrbatý (*Sphagnum squarrosum*). Objevit se mohou také baňatka potoční (*Brachythecium rivulare*), měřík příbuzný (*Plagiomnium affine*), měřík čeřitý (*Plagiomnium undulatum*), lesklec zubatý (*Plagiothecium denticulatum*) a další (Moravec 1994).

3.3 Vliv kopečkovitého reliéfu na výskyt rostlinných druhů

Na toto téma bylo zpracováno velmi málo vědeckých studií. Nejvíce a tedy i nejpodrobněji se tomuto tématu věnovala Ute Döring-Mederake, která studovala mokřadní olšiny v Německu, konkrétně v okolí Hannoveru. Výsledky zde publikované pocházejí tedy zejména z jejích studií a zároveň slouží jako základní hypotéza pro mou vlastní práci.

Reliéf mokřadních olšin se skládá ze dvou základních, střídajících se, mikrostanovišť a to kopečků a sníženin. Cévnaté rostliny se zpravidla vyskytují více na kopečcích, ale jsou i druhy, které lze najít ve sníženinách. Výskyt druhů na kopečku se mění zejména podél vlhkostního gradientu. V dolní části kopečku, kde je vlhkost vysoká, a v horní části kopečku, kde je vlhkost nízká, je druhová diverzita chudší. Nejbohatší je tedy ve středu kopečku. Zde se setkávají druhy vlhkomilné i druhy snášející prostory méně vlhké. Charakteristické druhy olšin se vyhýbají nejvyšším místům na kopečku. Daří se jim spíše ve spodních částech, případně v dutinách. Bylinné složení vrcholu kopečku odpovídá svým složením spíše lesu, který by se nacházel ve stejné výšce nad hladinou podzemní vody (*Betulo-Quercetum roboris*) (Döring-Mederake 1990). Rozmanitost bylinného patra ovšem není závislá jen na vlhkostním gradientu. Je ovlivněna i faktory, které jsou popsány níže, obsahu živin nevyjímaje. Níže uvedené výsledky pocházejí z výzkumu Ute Döring-Mederake, který proběhl v roce 1987 v Německu a to ve dvou typech mokřadních lesů. Výsledky jsou však téměř stejné, proto je pro lepší přehlednost shrnu najednou.

Získaná data potvrzují, že v závislosti na složení bylinného patra lze rozlišit tři úrovně, ve kterých se nacházejí charakteristické kombinace druhů, v závislosti na jejich vzdálenosti od hladiny podzemní vody. Kromě rostlin, jejichž výběr místa není v první řadě určen vlhkostním gradientem, chmel otáčivý (*Humulus lupulus*) a popenec obecný (*Glechoma hederacea*), existují v podstatě dva typy skupin. První, která se skládá z druhů obývajících vlhká místa a vyskytujících se v dolní části kopečku. A druhá, která se naopak vyskytuje v horní části kopečku a skládá se z druhů obývajících relativně suchá místa. Mezi nimi existuje tzv. přechodová úroveň. To je pás zhruba uprostřed kopečku a vyskytují se zde zástupci obou skupin.

3.3.1 Spodní úroveň

Do této úrovně spadá i 50 centimetrů široký pás kolem kopečku. Jelikož se jedná o nejnižší úroveň kopečku, je zde největší vlhkost. Celková míra pokryvnosti bylinami a mechy je v této úrovni asi 65%. Je to zejména díky ostřici prodloužené (*Carex elongata*) a ostřici pobřežní (*Carex riparia*), ale také metlici trsnaté (*Deschampsia caespitosa*), lipnici obecné (*Poa trivialis*) a *Galium palustre*. Dalšími charakteristickými druhy této nejvlhčí oblasti jsou druhy ze skupiny *Hottonia*

palustris. Vyskytuje se zde tedy žebratka bahenní (*Hottonia palustris*), trhutka plovoucí (*Riccia fluitans*), sítina rozkladitá (*Juncus effusus*).

Tato úroveň se dá rozdělit na další dvě podúrovně. A to na podúroveň *Calla palustris*. Zde se nejvíce vyskytoval d'áblík bahenní (*Calla palustris*) a *Calamagrostis canescens*. A podúroveň *Thelypteris palustris*. Zde byla hojně zastoupena *Lysimachia vulgaris*, *Carex elongata* a kapradiník bažinný (*Thelypteris palustris*). Obě tyto skupiny přesahovali přes přechodovou úroveň až do úrovně nejvyšší. Ve sníženinách v okolí kopečku se hojně vyskytovala *Lemna minor*.

3.3.2 Přechodová úroveň

Tato fáze tvoří pouze úzký pruh v dolní třetině kopečku. Vyskytují se tu druhy jak z nejnižší úrovně, tak z úrovně nejvyšší a je tedy druhově nejbohatší. Nacházely se zde druhy jako ostřice šedavá (*Carex canescens*), *Carex elongata*, *Calla palustris* nebo *Thelypteris palustris*, který zde dosahoval své nejvyšší kontinuity. V nižší části této úrovně se vyskytovalo mnoho druhů z nejnižší úrovně. Ovšem oproti nejnižší úrovni, která se dá označit za mokrou a plnou živin je přechodová fáze méně mokrá a trochu chudší na živiny. Což znamená, že některým druhům se zde nedaří zas až tak dobře. Například *Carex riparia*, zde dorůstá výšky jen kolem půl metru a není zde tak vitální jako v nižší úrovni. Dokonce i pokryvnost je zde nejnižší. V průměru dosahuje pouhých 53%.

3.3.3 Horní úroveň

Tato úroveň pokrývá horní část kopečku. Je obzvláště bohatá na mech a to jak z hlediska počtu druhů, tak i z hlediska pokryvnosti. Toto zjištění se shoduje s výsledky podobných výzkumů. Z cévnatých rostlin se zde pravidelně vyskytovala *Betula pubescens* v podobě keřů nebo malých stromků, zvýšený nárůst zde měla *Dryopteris carthusiana*, která svými vějířovitými listy a vysokým vzrůstem pokrývala velkou část plochy a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Míra pokrytí těchto vyšších rostlin dosáhla jen asi 5%. Dalšími charakteristickými druhy této úrovně jsou *Carex canescens*, *Calamagrostis canescens* a *Thelypteris palustris*. Z mechů se zde hojně vyskytoval měřík trsnatý (*Mnium hornum*). Pokryvnost tohoto mechu byla zhruba 25%. Celková pokryvnost této úrovně bylo celkem vysoká a v průměru dosahovala 80%.

Pro lepší představivost a orientaci uvádím níže tabulku (tab. č. 1), která uvádí nejčastější druhy jednotlivých úrovních.

Tab. č. 1: Výskyt druhů v jednotlivých úrovních.

druh	dolní úroveň	přechodová úroveň	horní úroveň
<i>Carex elongata</i>	X	X	
<i>Carex riparia</i>	X	X	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	X		
<i>Poa trivialis</i>	X		
<i>Galium palustre</i>	X		
<i>Hottonia palustris</i>	X	X	
<i>Riccia fluitans</i>	X		
<i>Juncus effusus</i>	X		
<i>Calla palustris</i>	X	X	X
<i>Calamagrostis canescens</i>	X	X	X
<i>Thelypteris palustris</i>	X	X	X
<i>Lysimachia vulgaris</i>	X	X	X
<i>Lemna minor</i>	X		
<i>Carex canescens</i>		X	X
<i>Betula pubescens</i>			X
<i>Dryopteris carthusiana</i>		X	X
<i>Vaccinium myrtillus</i>		X	X
<i>Solanum dulcamara</i>		X	

3.4 Další faktory prostředí, které ovlivňují druhovou bohatost cévnatých rostlin v mokřadních olšínách

3.4.1 Hydrologický gradient

Ekologie společenstev se stále zabývá základní otázkou, jak se konkurenčním druhům rostlin daří spolu koexistovat a zároveň tvořit stabilní, avšak různorodá společenství. Tato otázka postrádala řešení tak dlouho, že se v poslední době objevují názory, že neutrální modely, které předpokládají ekologickou rovnocennost všech druhů, nelze v současné době zamítnout, a že stabilizační mechanismy jsou nedůležité (Hubbell 2001, de Aguiar et al. 2009). Pro zamítnutí neutrálního modelu musí existovat mechanismus, který stabilizuje společenstvo podél nějakého gradientu. Zejména u rostlinných společenstev bylo navrženo mnoho takových mechanismů. Dokonce tyto mechanismy mohou fungovat i současně. Nicméně jeden z nejdůležitějších mechanismů, který ovlivňuje segregaci na malém měřítku, je

hydrologický gradient (Silvertown 2004). Již dříve bylo dokázáno, že k segregaci podél hydrologického gradientu dochází na vlhkých loukách, a že specializace druhů na různá místa je výsledkem kompromisu mezi tolerancí vzdušného stresu a stresu ze sucha (Silvertown et al. 1999). Jak poukázal Araya et al. (2010), segregace rostlinných druhů podél hydrologického gradientu se vyskytuje v nejrůznějších typech vegetace v celém spektru prostředí. Od prostředí mokrého až po zcela suché. Při svém výzkumu dokázal, že skutečně dochází k segregaci rostlin podél hydrologického gradientu i na malém měřítku. Zdůraznil tak důležitost půdní vlhkosti a hydrologie vůbec na strukturování rostlinných společenstev a vysvětlil tím odolnost rostlinných společenstev proti měnícím se vodním podmínkám. Jedním z možných mechanismů je konkurenční požadavek zachování vody versus získání uhlíku. Tento mechanismus je důsledkem skutečnosti, že rostlina musí regulovat ztrátu vody přes průduchy, zatímco získává CO₂ potřebný pro růst a fotosyntézu. Poměr mezi účinností využití vody (WUE) a ziskem CO₂ se přizpůsobil podmínkám. Vodivost průduchů by se měla systematicky měnit podél vlhkostního gradientu půdy. Dalším mechanismem je potřeba živin (podél živného gradientu), který koreluje právě s hydrologickým gradientem. Dostupnost živin podél vlhkostního gradientu půdy je následující. Maxima dosahuje ve středně vlhkých půdách a minima na podmáčených a velmi suchých půdách (Araya 2005). Araya et al. (2010) definoval hydrologickou niku jako rozdělení prostoru podél hydrologického gradientu na velmi malém měřítku a jako rozdělení zdrojů vody podle různých akvizičních strategií, jako je různá fenologie či hloubka zakořenění.

3.4.2 Vliv výšky hladiny podzemní vody

Rostliny ke svému životu potřebují bezpodmínečně vodu. Tu v drtivé většině získávají z půdy pomocí kořenů a zároveň tak získávají i minerální látky, které taktéž potřebují pro přežití. Nedostatek vody znamená pro rostlinu velký stres. Šebánek (1983) uvádí ve své studii hned několik přímých i nepřímých vlivů nedostatku vody na rostlinu. Mezi nepřímé patří například uzavírání stomat, které má za následek snížený příjem oxidu uhličitého a tím omezení fotosyntézy. Přímé škodlivé působení se projevuje dehydratací pletiv, která postupně odumírájí. Na jaře a na podzim způsobuje sucho nepravidelné vzcházení rostlin. Vysušená půda brzdí tvorbu

adventivních kořenů a tím zhoršuje, ne-li zcela zabraňuje příjmu vody z hlubších vrstev půdy.

V mokřadních společenstvech je ovšem stav opačný. Zde je vysoká hladina podzemní vody, půdní kapiláry mají vysokou nasycenost a na rostliny působí stres z nadbytku vody. Ten může být pro rostliny téměř stejně škodlivý jako stres z nedostatku vody. V první řadě je to nedostatek půdního kyslíku. Voda „ucpe“ půdní kapiláry a póry a tím se zamezí přístupu kyslíku ke kořenům. V takové půdě pak neprobíhají oxidační procesy, hromadí se zde oxid uhličitý a to má za následek hnití rostlin. Některé rostliny se tomu však dokázaly přizpůsobit. Jejich kořeny jsou odolné toxickým látkám z bahna nebo mají zvláštní anatomickou stavbu kořenů (Šebánek 1983). Například olše tvoří v některých případech obdobu chudovitých kořenů a s nitrofilními bakteriemi tvoří mykorhizu (Mc Vean 1956).

Výška vodní hladiny může ovlivňovat rostlinu již od samého počátku. Má totiž vliv na uchycení semen a průběh klíčení (Kellog 2003). Na chudších slatinách a rašeliništích může jít dokonce o nejzásadnější faktor vysvětlující rostlinnou variabilitu. Každá rostlina má jinou strukturu kořenů a právě na ní záleží, jak daný druh snáší kolísání vodní hladiny (Hájková a Hájek 2004). Podle Kelloga (2003) je důležité, zda na stanovišti vystupuje hladina vody i nad povrch a zda trvale zaplavuje půdu. Na většinu druhů totiž působí tento faktor negativně a dochází ke snížení množství druhů na stanovišti. Ovšem díky disturbanci stanoviště po záplavě může dojít k imigraci dalších druhů a tím se může diverzita naopak zvýšit. Dojde totiž k omezení konkurenceschopnosti suchomilnějších rostlin a na stanovišti se objeví druhy, které dobře snášejí trvalejší zamokření. Dochází tak ke koexistenci těchto druhů (Pollock et al. 1998).

3.4.3 Vliv pH

Begon (2006) uvádí, že pH půdy je přírodní podmínka, která má vliv na abundanci a distribuci organismů. Podle hodnoty pH se půdy rozdělují do tří základních skupin: kyselé ($\text{pH} < 7$), neutrální (pH okolo 7) a zásadité ($\text{pH} > 7$). V mokřadech se většinou vyskytují půdy kyselé, které jsou méně bohaté na živiny. Je to dáno tím, že je zde nadbytek vody, která z území odtéká. Rostliny rostoucí na těchto půdách se označují jako acidofilní. Pod tímto názvem se sdružují rostliny tolerující či dokonce vyžadující půdy s nízkým pH (Šebánek 1983).

Douda et al. (2012) ve svém výzkumu zjistil, že hodnota pH půdy má skutečně vliv na počet druhů cévnatých rostlin. Při nízké hodnotě (pH < 4,5) se totiž v půdě koncentrují ionty, které jsou ve větší míře pro většinu rostlin toxické. Jedná se o ionty Al^{3+} , Fe^{3+} nebo Mn^{2+} . Jen málo druhů je schopno žít v takovýchto podmínkách (Begon et al. 2006).

3.4.4 Vliv světelných podmínek

Rostliny jsou autotrofní organismy a jako takové jsou naprosto závislé na slunečním záření (Wooley 1971). Podle nároků na světlo rozdělujeme rostliny následovně: sciafyty (rostliny, které tolerují zástín), heliofity (rostliny světlomilné) a heliosciafity (rostliny, kterým nevadí stín ani přímé slunce). V přírodě se ovšem heliosciafity vyskytují jen málo, běžnější jsou světelní specialisté (Begon et al. 2003).

Lesní společenstvo je v prostoru stratifikováno jak ve směru vertikálním (jednotlivá rostlinná patra různých úrovní) (Parker et al. 2000) tak i horizontálně od středu k okrajům. Důvodem je změna světelných podmínek podél gradientu skladby vegetačního krytu (Martens et al. 2000).

Sluneční záření je faktorem prostorově i časově nejvíce různorodým. Jeho dostupnost patří mezi základní příčiny konkurenčního boje u rostlin (Pearcy 1999). Ten může být dvojího druhu. V prvním případě se jedná o rychlý růst a velké výhony, které zachycují velké množství světla. V tomto případě se vytvoří stín a dojde k omezení konkurenceschopnosti sousedních jedinců. Úplným opakem jsou rostliny pomalu rostoucí. Ty mají vysokou schopnost efektivně využívat světlo a mohou tak růst i za zhoršených světelných podmínek. Mohou tedy růst přímo pod nějakou zastiňující rostlinou, případně v její blízkosti (Perry a Galatowitsch 2004).

Vlivem světelných podmínek na mokřadní vegetaci se zabývali Edelkraut a Güsewellt (2006). Jejich práce byla založena na změně světelného režimu u vybraných mokřadních druhů. Zjistili, že při nedostatku světla je ostřice *Carex elata* schopna vytvořit vyšší výhonky než za normálních světelných podmínek a stát se tak dominantním druhem. Dále uvádějí, že vliv světelných podmínek na mokřadní společenstva závisí na časovém průběhu dostupnosti světla a lze ho pozorovat spíše na delším časovém měřítku.

4. Metodika

4.1 Popis studované oblasti

Pro mou studii byla vybrána lokalita v PR Vrbenské rybníky u Českých Budějovic. PR Vrbenské rybníky je soustavou čtyř středně velkých rybníků a to Starý Vrbenský, Černiš, Nový Vrbenský a Domin založených již v 2. polovině 15. století na severozápadním okraji Českých Budějovic. Přírodní rezervace se rozkládá na ploše 245,8 ha a její založení se datuje k 1. 4. 1990. Předmětem ochrany jsou zde jak vzácná stanoviště, jako je mokřadní olšina, tak výskyt vzácných druhů rostlin, např. prstnatec májový (*Dactylorhiza majalis*), všivec ladní (*Pedicularis sylvatica*), kapraď hřebenitá (*Dryopteris cristata*) nebo šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*). Na prosluněných místech dubových hrází rostou vzácné druhy teplomilných hub. Bylo zde zaznamenáno více než 900 druhů motýlů, přičemž některé druhy se v rámci České republiky vyskytují pouze zde. Lokalita je také významným hnízdištěm vodních a mokřadních ptáků. I proto se stala Evropsky významnou lokalitou. (Brinke a Šebastian 2009).

Samotný výzkum probíhal v původní mokřadní olšině v okolí rybníka Černiš, spadající do PR Vrbenské rybníky (obr. č. 1). Tato rezervace leží v plochém terénu Českobudějovické pánve, při severozápadním okraji Českých Budějovic, v těsném sousedství městské části České Vrbné. Východní část území je ostře ohraničena silnicí I. třídy České Budějovice - Plzeň. Na západě plynule přechází do kulturní zemědělské krajiny. Celé území zaujímá asi 250 ha a je tvořeno mozaikou vodních ploch rybníků, ostrůvků, dubových alejí a dalších stromových porostů podél hrází, kosených i nekosených luk a bažinných olšin. Toto území lze považovat za reprezentativní vzorek typických přírodních společenstev celé Českobudějovické pánve. (Lučan 2004).



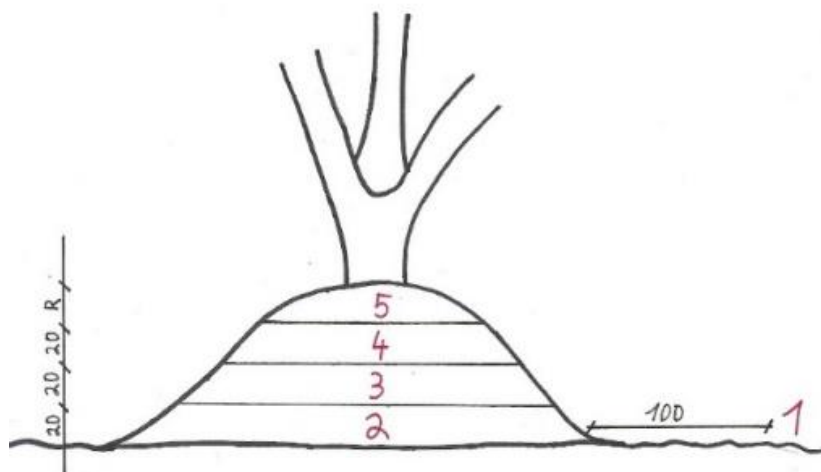
Obr. č. 1: Mapa zájmového území. (Zdroj: <http://www.mapy.cz>)

4.2 Sběr dat

Sběr dat proběhl v době 7. - 14. července 2013. Na lokalitě byly náhodně vybrány 3 vhodně velké plochy, vzdálené od sebe několik desítek metrů. Na každé z těchto ploch bylo náhodně vybráno 70 kopečků. Celkově bylo zmapováno 212 kopečků. Nejprve byl každý kopeček označen identifikačním štítkem s pořadovým číslem a zaznamenána jeho poloha GPS. To vše pro dohledání daného kopečku pro budoucí výzkum. Následně byla změřena jeho výška od hladiny spodní vody a to klasickým metrem. Vrcholem kopečku bylo bráno nejvyšší místo, kde se ještě nacházela zemina. Dále se měřil obvod stromu. Tento údaj byl měřen v prsní výšce člověka, tedy zhruba ve výšce 1,3m. K měření byl použit tzv. krejčovský metr. Jako poslední faktor se měřila hloubka podzemní vody. Ta se měřila klasickým tesařským metrem. Pro lepší představu měření proběhla na čtyřech místech v přiměřené vzdálenosti od kopečku. Všechny tyto údaje budou použity v budoucích výzkumech. V mé bakalářské práci nebyly použity.

4.2.1 Fytcenologické snímky

Každý kopeček byl pomyslně rozdělen na výšková pásma po 20-ti centimetrech (obr. č. 2). Na každém, takto vzniklém pásu, byl proveden fytcenologický snímek, tj. sepsán seznam všech cévnatých rostlin a jejich pokryvnost v procentech. Dále byl fytcenologický snímek proveden i v okruhu 1m od kopečku. Takto nashromážděná data byla později přepsána do programu Microsoft Excel.



Obr. č. 2: Rozdělení kopečku na výšková pásma.

4.3 Statistické vyhodnocení

Fytcenologické snímky z jednotlivých kopečků a jejich výškových pásem byly přepsány z terénních zápisků do počítačového programu MS Excel a odtud převedeny do klasického textového dokumentu.

K analýze všech získaných dat byl použit počítačový statistický program R (R Core Team 2014) Jazyk R je navržen speciálně pro statistické výpočty a grafiku. Jsou zde k dispozici funkce pro realizaci různých statistických výpočtů: lineární i nelineární modelování (regrese), klasické statistické testy, analýzy řad, klasifikace dat a další. Jsou zde k dispozici prostředky pro vykreslování různých grafů a tvorbu matematických výrazů. V neposlední řadě je možné pracovat s maticemi, realizovat grafickou analýzu dat atd. Velkou výhodou je, že se jedná o tzv. Open Source projekt.

Některé druhy rostlin byly zastoupeny jen velice málo, jejich výskyt byl zaznamenán jen v řádech jedinců. Vyskytovaly se třeba na dvou nebo třech

kopečcích. Tyto druhy byly tedy z celkové analýzy vyřazeny. Můžeme totiž předpokládat, že jejich výskyt zde je náhodný a nereprezentují tak celkovou plochu. Nejen z tohoto důvodu, ale také pro lepší přehlednost, byly ponechány jen ty druhy, které mají početnější zastoupení a to konkrétně, že jejich výskyt byl zaznamenán na minimálně 10% analyzovaných kopečků, tedy minimálně na 21 kopečcích. Z celkově nalezených 46 druhů bylo do analýzy zařazeno 21 druhů cévnatých rostlin.

Nejprve jsem vypočítal detrendovanou korespondenční analýzu DCA. Jedná se o nepřímou ordinační metodu. Ta by měla postihovat hlavní složku variability v druhovém složení, nicméně nemusí zahrnovat tu část variability, kterou postihují data o prostředí (Lepš a Šmilauer 2000). Slouží spíše k představě o rozdělení druhů v prostoru, zda tvoří nějaké skupiny či se některé druhy podle výskytu ve snímcích jasně oddělují od ostatních. Po té jsem vypočítal kanonickou korespondenční analýzu CCA. Je to přímá ordinační metoda. V podstatě jde o hybrid mezi ordinací a mnohorozměrnou regresí. Největší výhodou této metody oproti nepřímým metodám je, že osy jsou lineární kombinací nezávislých proměnných tak, že vysvětlují nejvíce variability v závislých proměnných. To nám okamžitě umožňuje pochopit význam osy, a jak jsou nezávislé proměnné spojeny s distribucí závislých proměnných. Nakonec byl proveden test významnosti ANOVA.

5. Výsledky

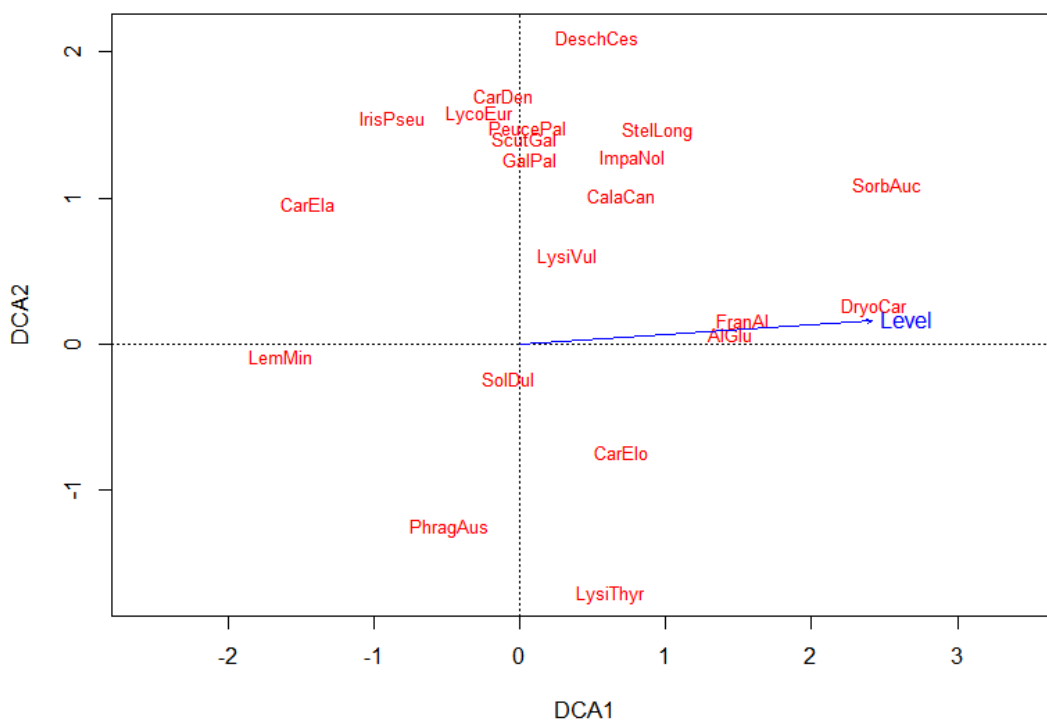
Jak jsem již zmínil, celkově bylo zmapováno 212 kopečků a sníženin kolem nich. Každý kopeček byl pomyslně rozdělen na výšková pásma po 20-ti centimetrech a byl proveden fytoocenologický snímek. Je samozřejmé, že každý kopeček byl jinak vysoký. Některé dosahovaly výšky pouhých 25 centimetrů, jiné až výšky zhruba 85 centimetrů. Celkově bylo zaznamenáno 46 rostlinných druhů. Níže uvádím jejich seznam (tab. č. 2). Druhy s tučným označením (21 druhů) byly zařazeny do analýzy. Jejich výskyt byl tedy zaznamenán minimálně na 10% zkoumaných kopečků.

Tab. č. 2: Seznam nalezených druhů a druhů vzatých do analýzy (vyznačeny tučně).

latinský název	český název	latinský název	český název
<i>Agrostis canina</i>	psineček psí	<i>Lemna minor</i>	okřehek malý
<i>Alnus glutinosa</i>	olše lepkavá	<i>Lycopus europaeus</i>	karbinec evropský
<i>Athyrium filix-femina</i>	paprátka samičí	<i>Lysimachia thyrsoflora</i>	vrbina kytkokvětá
<i>Betula pubescens</i>	bříza pýřitá	<i>Lysimachia vulgaris</i>	vrbina obecná
<i>Bidens sp.</i>	dvouzubec	<i>Lythrum salicaria</i>	kyprej vrbice
<i>Calamagrostis canescens</i>	třtina šedavá	<i>Molinia caerulea agg.</i>	bezkoleneček modrý
<i>Calamagrostis epigejos</i>	třtina křovištní	<i>Peucedanum palustre</i>	smládek bahenní
<i>Cardamine dentata</i>	řeřišnice bahenní	<i>Phalaris arundinacea</i>	chrastice rákosovitá
<i>Carex canescens</i>	ostřice šedavá	<i>Phragmites australis</i>	rákos obecný
<i>Carex elata</i>	ostřice vyvýšená	<i>Picea abies</i>	smrk ztepilý
<i>Carex elongata</i>	ostřice prodloužená	<i>Pinus sylvestris</i>	borovice lesní
<i>Cirsium palustre</i>	pcháč bahenní	<i>Poa trivialis</i>	lipnice obecná
<i>Crataegus sp.</i>	hloh	<i>Prunus padus</i>	střemcha obecná
<i>Deschampsia cespitosa</i>	metlice trsnatá	<i>Quercus robur</i>	dub letní
<i>Dryopteris carthusiana</i>	kaprad' osténkatá	<i>Rubus idaeus</i>	ostružiník maliník
<i>Dryopteris dilatata</i>	kaprad' rozložená	<i>Scirpus sylvaticus</i>	skřípina lesní
<i>Frangula alnus</i>	krušina olšová	<i>Scutellaria galericulata</i>	šišák vroubkovaný
<i>Galeopsis sp.</i>	konopice	<i>Solanum dulcamara</i>	lilek potměchuť
<i>Galium palustre</i>	svízel bahenní	<i>Sorbus aucuparia</i>	jeřáb ptačí
<i>Hottonia palustris</i>	žebrotka bahenní	<i>Stellaria longifolia</i>	ptačinec dlouholistý
<i>Impatiens noli-tangere</i>	netýkavka nedůtklivá	<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	pampeliška
<i>Iris pseudacorus</i>	kosatec žlutý	<i>Urtica dioica</i>	kopřiva dvoudomá
<i>Juncus effusus</i>	sítina rozkladitá	<i>Viola palustris</i>	violka bahenní

5.1 Celkové statistické vyhodnocení

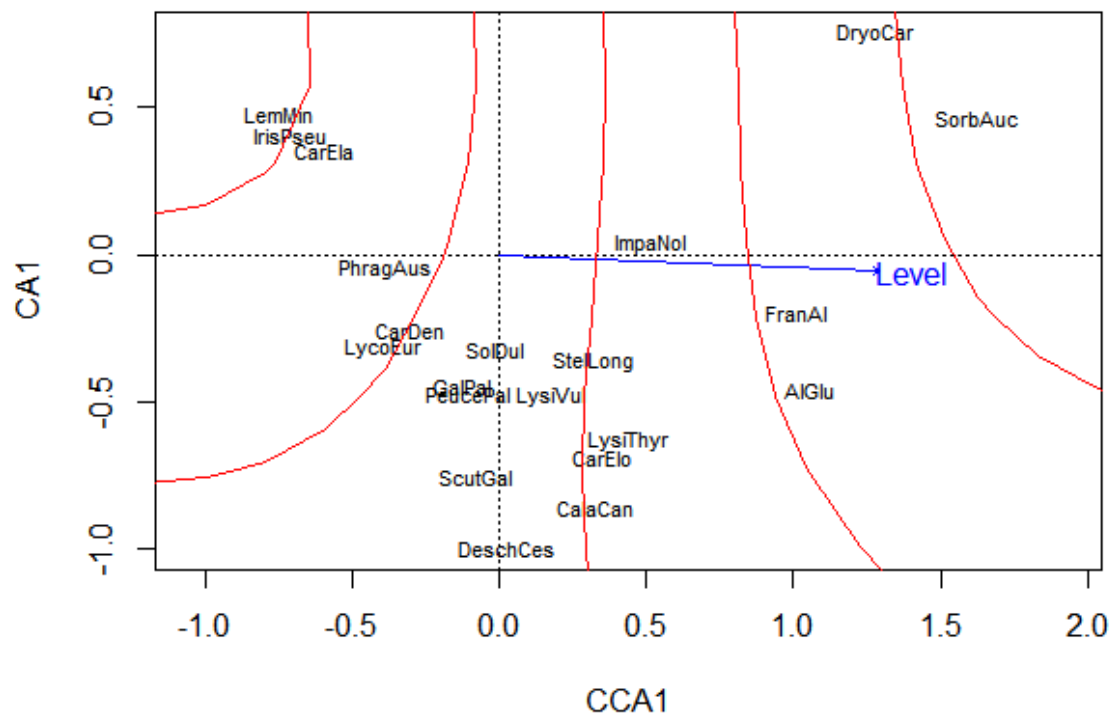
Analýza DCA prokázala 66% variability na první ose a 45% na druhé ose. Délka gradientu na těchto osách dosahovala téměř 4, lze tedy předpokládat unimodální odpověď. Obrázek č. 3 ukazuje, které druhy by mohly mít podobné stanovištní nároky a vyskytovat se ve své blízkosti. Na první pohled je patrné, že na opačných pólech grafu a tedy různých stanovištích se vyskytují *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris carthusiana*, vrbina kytkokvětá (*Lysimachia thyrsoflora*) a *Lemna minor*. Je také patrné, že určité druhy s největší pravděpodobností osidlují stejná stanoviště. Jedná se třeba o *Galium palustre*, šišák vroubkovaný (*Scutellaria galericulata*), *Peucedanum palustre* a *Lycopus europaeus*. Hodně blízké svými požadavky jsou i ptačinec dlouholistý *Stellaria longifolia* a *Impatiens noli-tangere*. Naopak zcela specifické nároky na stanoviště má ostřice vyvýšená (*Carex elata*) nebo *Sorbus aucuparia*.



Obr. č. 3: Analýza DCA. Zkratky viz příloha č. 1.

Analýza CCA vysvětlila 14% variability a 44% variability závislé na faktoru prostředí, v tomto případě na kopečku. Opět bylo potvrzeno, že některé druhy se vyskytují na stejných místech a tvoří tak spolu shluky (obr. č. 4). Za zmínku stojí například *Lemna minor*, *Iris pseudacorus* a *Carex elata*. Na podobných stanovištích se vyskytuje *Cardamine dentata* spolu s *Lycopus Europaeus*, *Galium palustre* s *Peucedanum palustre* nebo *Lysimachia thyrsoflora* spolu s *Carex elongata*. Stejně jako DCA analýza, i zde bylo potvrzeno, že některé druhy obývají specifické podmínky. Jedná se například o *Sorbus aucuparia*, *Dryopteris carthusiana* nebo *Alnus glutinosa*.

Test významnosti vyšel průkazně, ($P > F$) = 0,001. Lze tedy s určitostí říci, že kopečkový reliéf má vliv na výskyt cévnatých druhů rostlin.



Obr. č. 4: Analýza CCA. Zkratky viz příloha č. 1.

5.2 Vyhodnocení výskytu jednotlivých druhů

Jak vyplývá z předchozí kapitoly, prokázalo se, že některé rostlinné druhy preferují určitá výšková pásma na kopečku. Následující obrázek (obr. č. 5) zobrazuje výskyt jednotlivých druhů v určitých výškových pásmech kopečku.



Obr. č. 5: Výskyt druhů na jednotlivých úrovních kopečku.

Legenda:

- | | | |
|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|
| 1 <i>Alnus glutinosa</i> | 8 <i>Frangula alnus</i> | 15 <i>Lysimachia vulgaris</i> |
| 2 <i>Calamagrostis canescens</i> | 9 <i>Galium palustre</i> | 16 <i>Peucedanum palustre</i> |
| 3 <i>Carex elongata</i> | 10 <i>Impatiens noli-tangere</i> | 17 <i>Phragmites australis</i> |
| 4 <i>Cardamine dentata</i> | 11 <i>Iris Pseudacorus</i> | 18 <i>Scutellaria galericulata</i> |
| 5 <i>Carex elata</i> | 12 <i>Lemna minor</i> | 19 <i>Solanum dulcamara</i> |
| 6 <i>Deschampsia cespitosa</i> | 13 <i>Lycopus europaeus</i> | 20 <i>Sorbus aucuparia</i> |
| 7 <i>Dryopteris carthusiana</i> | 14 <i>Lysimachia thysiflora</i> | 21 <i>Stellaria longifolia</i> |

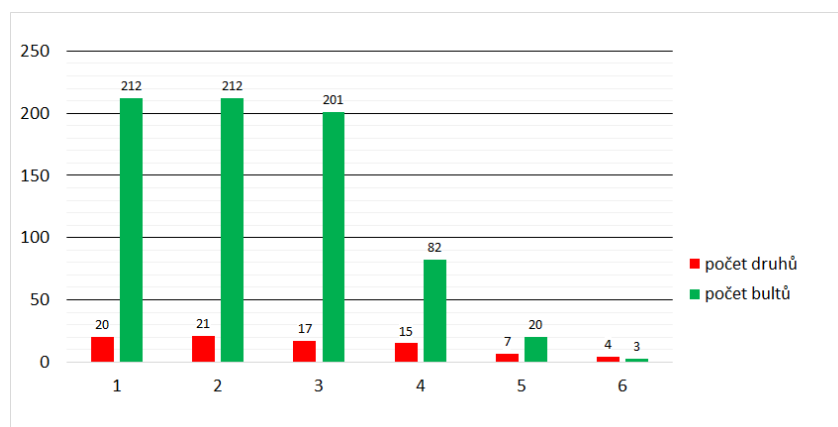
U *Alnus glutinosa* se zaznamenával výskyt pouze semenáčků. Dospělé stromy, kolem kterých byl kopeček tvořen, byly vynechány. Ve sníženinách se tento druh téměř nevyskytoval, ovšem v prvním a druhém výškovém stupni byl zaznamenán velký nárůst. Olše se v těchto pásmech vyskytovala v průměru na 55% kopečků. Směrem výše její výskyt klesal. Dá se tedy říci, že semenáčky olše preferují spíše vlhčí prostředí. *Calamagrostis canescens* se vyskytovala téměř ve 30% sníženin. Podobný výskyt byl zaznamenán i ve druhém výškovém pásmu. Největší výskyt byl zaznamenán v prvním výškovém pásmu. Zde dosahoval necelých 60%. Ze získaných dat vyplývá, že třtinu šedavou lze zařadit mezi vlhkomilné rostliny dolní až střední úrovně kopečku. Druhem preferujícím vyloženě vlhké prostředí se ukázala *Cardamine dentata*. Její výskyt byl celkově malý, ovšem vždy byl zaznamenán ve sníženině, případně v prvním výškovém pásmu. Dalším vyloženě vlhkomilným druhem byla *Carex elata*. Ve sníženinách její výskyt dosáhl 92%, což je vůbec druhá nejvyšší zaznamenaná hodnota ve sníženinách. Z toho lze usuzovat, že jí vůbec nevadí trvalejší zamokření. Tento druh se celkem hojně vyskytoval i v prvním výškovém pásmu a to konkrétně na 51% kopečků. Druhým zaznamenaným zástupcem rodu *Carex* byla *Carex elongata*. Ze získaných dat lze říci, že je to druh dolní a přechodové úrovně. Vyskytoval se zhruba v 85% sníženin a v druhém výškovém pásmu. Svého maxima dosáhl v prvním výškovém pásmu. Zde byl jeho výskyt 99%. Jedná se o vůbec nejvyšší zaznamenaný výskyt ze všech pásem. Dále se tento druh vyskytoval na 37% třetího výškového pásma a ve velmi malém množství i ve čtvrtém výškovém pásmu. *Deschampsia cespitosa* byla v drtivé většině zaznamenaná v prvním výškovém pásmu a to zhruba na 75%. Další, avšak o mnoho menší výskyt, byl zaznamenán v okolních pásmech. Dá se tedy s určitostí říci, že tento druh se nejvíce vyskytuje v dolní a tedy vlhčí části kopečku. Hojně vyskytujícím se druhem byl *Dryopteris carthusiana*. Ta byla zaznamenaná ve všech pásmech. Ve sníženinách kolem kopečku byl její výskyt zanedbatelný. Ovšem hned v prvním výškovém pásmu byl její výskyt 94% a ve druhém výškovém pásmu necelých 80%. Směrem výše její výskyt klesal, ale hodnoty nebyly zanedbatelné. Z dat tedy vyplývá, že tento druh preferuje spíše vlhčí prostředí, ale nevadí mu ani prostředí sušší v přechodové nebo horní úrovni kopečku. Podobným výskytem se vyznačovala i *Frangula alnus*. Tento druh byl zaznamenán jen asi v 10% sníženin, oproti tomu v prvním výškovém pásmu dosáhl 70%. O něco menší výskyt byl ve druhém výškovém pásmu. Zde dosahoval zhruba 65%. V dalších

výškových pásmech byl jeho výskyt v průměru 35%. Lze tedy říci, že krušina olšová je druh vyskytující se na celé ploše kopečku s preferencí dolní vlhké a přechodové úrovně. Dalším, vyloženě vlhkomilným druhem byl *Galium palustre*. Jeho výskyt ve sníženinách a v prvním výškovém pásmu se v obou případech blížil 70%. V druhém výškovém pásmu byl zaznamenán na pouhých 10%. Je tedy patrné, že tento druh preferuje vlhké až zamokřené prostředí. K druhům vyskytujících se téměř po celé ploše kopečku lze přiřadit i *Impatiens noli-tangere*. Od sníženin až do druhého výškového pásma včetně se v průměru vyskytovala na 30%. Ve třetím výškovém pásmu výskyt klesl na 20% a ve čtvrtém na pouhých 10%. Lze tedy říci, že se jedná o druh dolní a přechodové úrovně. Druhem, který jen těsně splnil podmínky (výskyt alespoň na 10% kopečků) byl *Iris pseudacorus*. Ten byl zaznamenán v 17% sníženin a 3% prvních pásem. Dá se tedy předpokládat, že se jedná o druh vlhkomilný. Ovšem vzhledem k nízkému výskytu to nelze říci jednoznačně. Naopak druh, který lze jednoznačně určit za vlhkomilný je *Lemna minor*. Tento druh se vyskytoval v 93% sníženin. Dá se tedy říci, že snáší trvalejší zamokření. V jiném pásmu nebyl tento druh zaznamenán. Dalším druhem s menším výskytem byl *Lycopus europaeus*. Může se jevit jako vlhkomilný, vyskytoval se pouze ve sníženinách a v prvním výškovém pásmu. Ovšem jeho výskyt byl v průměru pouhých 10%. *Lysimachia thyrsoflora* lze označit za druh dolní a přechodové úrovně. Od sníženin až do druhého výškového pásma včetně se v průměru vyskytovala na 33% kopečků. Druh byl zaznamenán i ve třetím výškovém pásmu, ale pouze na 16%. Druhým zaznamenaným druhem rodu *Lysimachia* byla *Lysimachia vulgaris*. Její výskyt opět můžeme zařadit do dolní a přechodové úrovně. Ovšem s preferencí spíše vlhčího prostředí. Výskyt ve sníženinách a v prvním výškovém pásmu byl zhruba 60%, zatímco ve druhém výškovém pásmu byl už jen necelých 30%. V dalších výškových pásmech byl její výskyt zanedbatelný. Dalším vyloženě vlhkomilným druhem byl *Peucedanum palustre*. Nejvyšší výskyt byl zaznamenán ve sníženinách a na prvním výškovém pásmu. Zde dosahoval zhruba 50%. Ve druhém a třetím pásmu dosáhl výskytu jen kolem 10%. Podobný výskyt jako smldník měl i *Phragmites australis*. Jeho nejvyšší výskyt byl zaznamenán ve sníženinách, kde dosahoval 85%. V prvním výškovém pásmu klesl jeho výskyt na 69%. V ostatních pásmech byl jeho výskyt zanedbatelný. Lze tedy s určitostí říci, že se jedná u druh preferující vlhké až mokré prostředí. Dalším méně se vyskytujícím druhem byl *Scutellaria galericulata*. Ten byl zaznamenán pouze ve sníženinách a v prvním výškovém pásmu. Jeho výskyt byl však

v průměru jen okolo 13%. Vzhledem k tak malému výskytu nelze s určitostí říci, zda preferuje vlhké prostředí, ale naznačuje to, že ano. Zhruba na 33% sníženin a prvních výškových pásmech se vyskytoval lilek potměchuť (*Solanum dulcamara*). Dále byl zaznamenán ve druhém výškovém stupni. Zde dosáhl výskytu 11%. Ve třetím výškovém pásmu byl jeho výskyt zanedbatelný, můžu tak říci, že se jedná o druh preferující spíše vlhko. Úplný opak můžeme říci o *Sorbus aucuparia*. Jeho výskyt byl sice malý (v průměru 17%), ovšem v drtivé většině případů se vyskytoval od druhého výškového pásma výše. Lze ho tedy označit za druh přechodové a horní úrovně kopečku. Poslední druhem byla *Stellaria longifolia*. Jeho výskyt nebyl taktéž velký. Nejvíce byl zaznamenán ve sníženinách a prvním výškovém pásmu. Zde dosáhl zhruba 5%. Směrem výše jeho výskyt klesal. Vzhledem k malému výskytu nelze tento druh s určitostí přiřadit do dané úrovně.

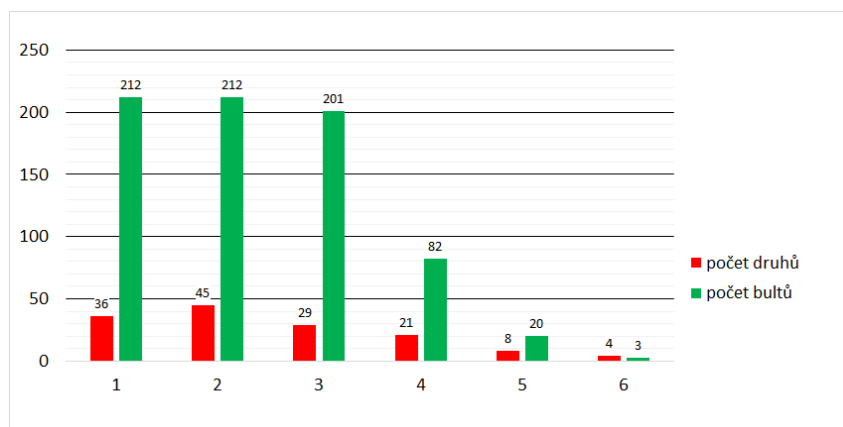
5.3 Druhové složení vegetace od sníženiny po vrchol kopečku

Následující graf (obr. č. 6) zobrazuje počet kopečků s danou úrovní a zároveň počet druhů, které se na dané úrovni vyskytovaly. Ve sníženinách v okolí kopečků byl zaznamenán výskyt 20 druhů. V prvním výškovém pásmu (do 20 cm) bylo zaznamenáno 21 druhů. Této výšky dosahovali všechny analyzované kopečky. Celkem 17 druhů bylo zaznamenáno ve druhém výškovém pásmu (20 – 40 cm). Toto pásmo obsahovalo celkem 201 kopečků. Ve třetím výškovém pásmu (40 – 60 cm), které bylo zastoupeno na 82 kopečcích, byl zaznamenán výskyt 15 druhů. Ve výšce kopečku 60 – 80 cm, tedy ve čtvrtém výškovém pásmu, bylo nalezeno 7 druhů. V posledním výškovém pásmu (80 – 100 cm) byl zaznamenán výskyt 4 druhů. Této výšky dosahovaly pouze 3 kopečky. Je tedy patrné, že s rostoucí výškou kopečku klesá počet druhů.



Obr. č. 6: Počet vybraných druhů vyskytujících se na jednotlivých úrovních kopečku.

Pro srovnání přikládám graf (obr. č. 7), který zobrazuje totéž, jen se všemi druhy, které byly na lokalitě zaznamenány. Trend, že počet druhů s výškou kopečku klesá, je zde zachovaný a potvrzuje danou hypotézu.



Obr. č. 7: Počet druhů vyskytujících se na jednotlivých úrovních kopečku.

6. Diskuse

6.1 Vliv kopečkovitého reliéfu

Z uvedených výsledků lze vyčíst, že kopečkovitý reliéf mokřadních lesů má skutečně vliv na výskyt cévnatých druhů rostlin. Samozřejmě nelze říci, že na druhové složení jednotlivých částí kopečku a přilehlých sníženin má vliv pouze výška kopečku. Jak uvádí Douda et al. (2012), vliv na výskyt druhů má i pH a s tím souvisí i výskyt živin. Dalším faktorem ovlivňujícím výskyt rostlin je dostupnost světla. Podle Edelkrauta a Güsewella to lze však pozorovat spíše na delším časovém měřítku. Mezi studovanými kopečky byl celkem velký výškový rozdíl. Některé dosahovaly výšky jen okolo 25 cm, ovšem jiné dosahovaly výšky i 85 cm od hladiny vody. To značí o velké heterogenitě prostředí (Battaglia et al. 2000) a podporuje to úvahu, že mokřadní lesy jsou vhodné pro studium druhového bohatství v závislosti na environmentálních gradientech Økland (2001).

V posledních letech dochází ke srovnávání a zkoumání rozdílů mezi, na první pohled podobnými, společenstvy. Tato společenstva se právě na první pohled mohou zdát podobná, ne-li stejná. Ovšem budeme-li tato společenstva zkoumat na jemnějším měřítku, zjistíme, že se zde nacházejí rozdílná mikrostanoviště (Økland et al. 2008). Výsledky mé práce mohou porovnávat se závěry Ute Döring-Mederake, která provedla obdobný výzkum (1987) v okolí Hannoveru (Německo). Výsledky ukazují, že většina druhů vyskytujících se v mokřadních lesích preferují určitá stanoviště a na základě toho je lze seskupit do několika skupin. V rámci stejného postupu jsem se pokusil druhy zařadit do stejných skupin, jako zmíněná Döring-Mederake, a to na druhy dolní úrovně a sníženin, druhy přechodové úrovně a druhy horní úrovně kopečku. V zařazení druhů, které se vyskytovaly jak v její tak i mé studii, jsme se celkem shodli. Konkrétně se jednalo o 8 druhů typických pro mokřadní olšiny. Zbývajících 13 druhů jsem do daných úrovní zařadil podle jejich výskytu. Dále bylo potvrzeno, že charakteristické druhy mokřadních lesů, jako je *Carex elata*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris* nebo *Calamagrostis canescens* se vyskytují spíše ve sníženinách a v dolních částech kopečku. Zatímco na vyšších místech kopečku se vyskytují druhy typické spíše pro les (Döring-Mederake 1990). Můžeme sem zařadit třeba *Sorbus aucuparia*. Je to dáno nejspíše tím, že vrcholky

kopečku jsou převážně mírně vlhké nebo dokonce suché a podle toho jsou osidlovány spíše suchomilnějšími druhy.

6.2 Druhov \acute{e} složení a diverzita vegetace od sníženiny po vrchol kopečku

Jak tvrdí Økland (2001), mikrorelief vytváří různorodé specifické podmínky na malých plochách, kde se může uchytit jen několik druhů a ovlivňuje tak jejich výskyt. Právě on provedl obdobnou studii (2008) na norských mokřadních lesích. Zkoumal mikrorelief na 150 plochách o rozloze 1m², které rozdělil na 16 menších čtverců. Jeho výsledky ukázaly, že mikrorelief se vzrůstajícími hodnotami koresponduje s výskytem druhů. Zejména tedy mechů a jätrovek, ovšem částečně i cévnatých rostlin. Například v mé studii se objevilo několik druhů vyloženě vlhkomilných. Ovšem jejich výskyt byl občas v nepatrném množství zaznamenán i ve vyšších polohách kopečku. To může být dáno právě zmíněným mikrorelieffem. Na daném kopečku mohla být nějaká sníženina nebo dutina plná vody a kolem ní se právě vyskytoval daný druh. Jedná se například o druhy *Carex elata*, *Stellaria longifolia*, *Deschampsia cespitosa* či *Lysimachia vulgaris*. Dokonce i *Phragmites australis* byl v několika případech zaznamenán na nejvyšším místě kopečku. Totéž platí i obráceně. Tudíž o druzích vyskytujících se spíše na sušších místech kopečku. Za zmínku stojí třeba *Alnus glutinosa* či *Frangula alnus*.

Ovšem tvrzení, že přechodová úroveň kopečku je zároveň druhově nejbohatší (Döring-Mederake 1987), jsem musel zamítnout. Rozdílné výsledky mohou však být dány pouze díky rozdílnému postupu při snímkování kopečku. Konkrétně já jsem kopeček rozdělil na výšková pásma po 20-ti centimetrech, zatímco Döring-Mederake rozdělila kopeček pouze na spodní, přechodovou a horní úroveň. Což se zdá být praktičtější, vzhledem k rozdílným výškám jednotlivých kopečků. Podle mých výsledků je tedy nejbohatší spodní úroveň. Ve sníženinách a v prvním výškovém pásmu bylo nalezeno více druhů než v pásmech vyšších. To mohlo být způsobeno disturbancemi v podobě záplav. Jak uvádí Pollock et al. (1998), dojde k imigraci nových druhů a následné koexistenci s těmi stávajícími. Fungoval zde trend, že s rostoucí výškou od hladiny vody, počet druhů klesal. Tím jsem se naopak shodl s Arayou et al. (2010), že skutečně dochází k segregaci rostlin podél hydrologického gradientu i na malém měřítku. Totéž uvádí ve své studii i Silvertown (2004), který ještě doplňuje, že postupem času dojde ke specializaci jednotlivých druhů na určitá

stanoviště. Půdní vlhkost a hydrologie vůbec hraje velkou roli v segregaci rostlin. Což dokazuje i Hájková et al. (2004), která považuje výšku vodní hladiny jako zásadní faktor vysvětlující variabilitu převážně na živinově chudších stanovištích, kam mokřadní olšiny většinou patří. Mimo jiné i díky různorodému mikroreliéfu tvořenému sníženinami a kopečky zde našla silnou korelaci mezi vodní hladinou, pH a vegetací. V další studii Hájková a Hájek (2004) uvádějí, že při výraznějším a časově delším poklesu vodní hladiny může dojít k odvodnění vrchní vrstvy půdy a to způsobí postupné nahrazování hydrofilních druhů mezofilními. Pokud se toto děje stále dokola, může to být příčinou, že právě spodní úroveň kopečku byla označena za druhově nejbohatší. Dále poukazují na to, že hladina vody je silně kolísavý faktor závislý hned na několika jevech, jako je aktuální nasycenost půdy, počasí či hydrologický režim krajiny. Má lokalita se nachází nedaleko hráze rybníka, je tedy možné, že na výšku hladiny má nějaký vliv ať už přímý či nepřímý.

Někteří autoři (Anderson a Leopold 2002) ve svých studiích přímo či nepřímo zjistili interakci půdní vlhkosti a heterogenity mikroreliéfu. Další otázkou zůstává, do jaké míry heterogenita mikroreliéfu v mokřadních lesích reaguje s dalšími faktory prostředí jako je teplota, konkurenceschopnost druhů či množství živin (Beatty 1984).

Jak uvádí Douđa et al. (2012), podmínky prostředí v mokřadních lesích hrají důležitou roli v třídění rostlinných druhů i na malém měřítku. Nicméně jejich distribuci lze vysvětlit i pomocí jiných prostorových procesů. Ačkoli se většina druhů šíří podél nějakého gradientu, některé druhy jsou schopny se šířit nezávisle na podmínkách prostředí. Do budoucna je tedy potřeba věnovat se oběma těmto vlivům. Spojení heterogenity prostředí a reakcí druhů na jednotlivé gradienty nám snad poskytne komplexnější pohled na soužití rostlin.

7. Závěr

Tato práce zkoumala vliv kopečkovitého reliéfu na výskyt a rozmístění cévnatých rostlin. V literární části jsem shrnul dosavadní známé poznatky o dané problematice a popsal jsem další vlivy, které s touto problematikou souvisejí. Na výskyt a rozšíření druhů, i na malém měřítku, má totiž vliv hned několik faktorů, které spolu mohou korelovat. Za nejpodstatnější se dá považovat heterogenita mikroreliéfu (v mém případě kopečkovitý reliéf mokřadních olšin). Dále pak hydrologický gradient, světelné podmínky, dostupnost živin, pH a další.

Pro výzkum jsem si vybral mokřadní olšinu. Tento typ společenstva je typický svým reliéfem, který se skládá z kopečků a sníženin. Je tedy velmi vhodný pro studium druhového bohatství v závislosti na environmentálních gradientech i na malém měřítku. Obdobný výzkum, založený na fytoecologických snímcích, proběhl v minulých letech v Německu. Jeho závěry posloužily jako základní hypotézy této práce. První hypotézou bylo, že rostliny jsou na kopečku a přilehlých sníženinách rozmístěny podél nějakého gradientu. Druhá hypotéza předpokládala, že určité druhy spolu vytvářejí shluky a vyskytují se spolu na určitých stanovištích.

Získaná data tyto hypotézy opravdu potvrdila. Druhové složení a počet druhů se mění od sníženiny po vrchol. Nejvíce druhů bylo nalezeno ve spodní části kopečku, zatímco na vrcholu kopečku jich bylo nejméně. Dílčí hypotéza, že střed kopečku bude druhově nejbohatší, byla zamítnuta. Druhá hypotéza byla taktéž potvrzena. Rostlinné druhy se na kopečku (případně ve sníženině) vyskytovaly jen v určitých místech, respektive v určité výšce od hladiny vody. Tyto druhy lze tak rozdělit do tří základních úrovní. Na druhy vyskytující se v dolní úrovni kopečku, středové nebo-li přechodové úrovní a horní úrovni kopečku. Takto jsem celkem zařadil 21 nalezených druhů.

Touto prací jsem tedy potvrdil, že na výskyt rostlinných druhů má vliv heterogenita prostředí a že jejich rozmístění není náhodné. Ovšem já jsem se zabýval pouze jedním z mnoha faktorů. Do budoucna je tedy potřeba provést komplexní výzkum, který by zahrnoval všechny ovlivňující faktory. Jen tak lze získat ten správný pohled na koexistenci rostlinných druhů.

8. Použitá literatura

- Anderson K. L. a Leopold D. J., 2002: The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *Journal of the Botanical Society* 129 (3): 238-250.
- Araya Y. N., 2005: Influence of soil-water regime on nitrogen availability and plant competition in wet-meadows. „nepublikováno“, „Dep.: Open University“
- Araya Y. N., Silvertown J., Gowing D. J., McConway K. J., Linder H. P. a Midgley G., 2010: A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist* 189: 253–258.
- Battaglia L. L., Fore S. A. a Sharitz R. R., 2000: Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 2000: 1041-1050.
- Begon M., Harper J. L. a Townsend C. R., 2003: *Essentials of ecology*. Blackwell Publisheing. USA. 530 s.
- Begon M., Harper J. L. a Townsend C. R., 2006: *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publisheing. USA, 738 s.
- Blom C. W. P. M. a Voesenek L. A. C. J., 1996: Flooding: the survival strategies of plants. *TREE* 11: 290–295.
- Brinke T. a Šebestian J., 2009: Českobudějovické rybníky. Významné ptačí území roku 2009 – navržená ptačí oblast soustavy Natura 2000. Česká společnost ornitologická. ČB
- Burton M. L. a Samuelson L. J., 2008: Influence of urbanization on riparian forest diversity and structure in the Georgia Piedmont, US. *Plant Ecol.* 195: 99–115.
- Collins B. S. a Battaglia L. L., 2002: Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental canopy gaps. *For. Ecol. Manag.* 155: 279–290.
- Douda, J., Doudová-Kochánková, J., Boublík K. a Drašnarová, A., 2012. Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 169(2), 523-534.
- De Aguiar M. A. M., Baranger M, Baptestini E. M., Kaufman L. a Bar-Yam Y., 2009: Global patterns of speciation and diversity. *Nature* 460:384–387.
- Döring-Mederake U., 1987: Zur Feinstruktur amphibischer Erlenbruchwälder: Kleinstandörtliche Differenzierung in der Bodenvegetation des Carici elongatae-Alnetum im Hannoverschen Wendland. *Teuxenia* 7: 347 – 366.

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.

Edelkraut K. A. a Güsewell S., 2006: Progressive effects of shading on experimental wetland communities over three years. *Plant Ecology* 183: 315–327.

Gregory S. V., Swanson F. J., McKee W.A. a Cummins K.W. 1991: An ecosystem perspective of riparian zones. *BioSci.* 41: 540–551.

Groffman P. M., Bain D. J., Band L. E., Belt K. T., Brush G. S., Grove J. M., Pouyat R. V., Yesilonis I. C. a Zipperer W. C., 2003: Down by the riverside: urban riparian ecology. *Front. Ecol. Environ.* 1: 315–321.

Hájková P., Wolf P. a Hájek M. 2004: Environmental factors and Carpathian spring fen vegetation: the importance of scale and temporal variation. *Ann. Bot. Fennici* 41: 249–262.

Hájková P. a Hájek M., 2004: Bryophyte and vascularplant responses to Base-richness and water level gradients in western Carpathian sphagnum-rich mires. *Folia Geobotanica* 39: 335–351.

Hubbell S. P., 2001: *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.

Huenneke L. F. a Sharitz R. R., 1986: Microsite abundance and distribution of woody seedlings in a South Carolina cypress-tupelo swamp. *American Midland Naturalist* 115: 328-335.

Huston M., 1979: A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81–101

Chase J. M. a Leibold M. A., 2003: *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.

Chesson P., 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

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

Jeník J., 1980: Struktura slatinné olšiny (*Carici elongatae-Alnetum*) v regresivní fázi. In: *Zborník referátu z 3 zjazdu Slovenské Boanické Spoločnosti při SAV*. Zvolen. SAV. Bratislava. 53-57.

Korpel' Š., 1989: *Pralesy Slovenska*. Vydavateľstvo slovenskej akadémie vied. Bratislava, 329 s.

Kellogg H., Bridgham S.D. a Leicht S. A., 2003: Effects of water level, shade and time on germination and growth of freshwater marsh plants along a simulated successional gradient. *Journal of Ecology* 91: 274-282.

Lowrance R., Todd R., Fail J. jr., Hendrickson O. jr. a Leonard R., 1984: Riparian forests as nutrient filters in agricultural watersheds. *BioSci.* 34: 374–377.

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

Martens S. N., Breshears D. D. a Meyer C. W., 2000: Spatial distributions of understory light along the grassland:forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126: 79–93.

Mc Vean D. N., 1956: Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. III. Seedling establishment. *J. Ecology* 44: 195-218.

Moffatt S. F. a McLachlan S. M., 2004: Understorey indicators of disturbance for riparian forests along an urban-rural gradient in Manitoba. *Ecol. Indicators* 4: 1–16.

Moffatt S. F., McLachlan S. M. a Kenkel N. C., 2004: Impacts of land use on riparian forest along an urban-rural gradient in southern Manitoba. *Plant Ecol.* 174: 119–135.

Moravec J., 1994: *Fytocenologie: nauka o vegetaci*. Academia, Praha, 403 s.

Musil I. a Mollerova J., 2005: *Listnaté dřeviny 1 (Lesnická dendrologie)*. ČZU v Praze. Praha. 82 s.

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

Ohlson M., Korbøl A. a Økland R. H., 2005: The macroscopic charcoal record in forested boreal peatlands in South-east Norway. *The Holocene* 16: 731-741.

Økland, R. H., Økland T. a Rydgren K., 2001: A Scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires: reply to Wheeler and Proctor. *Journal of Ecology* 89: 481-486.

Økland R. H., Rydgren K. a Økland T., 2003: Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84: 1909-1919.

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

Palmer M. W., 1994: Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 29: 511-530.

Parker G. G. a Brown M. J., 2000: Forest Canopy Stratification—Is It Useful? *The American Naturalist* 155 (4): 473–484.

Pausas, J. G. a Austin, M.P. 2001: Patterns of plant species richness in relation to different environments. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.

Perry L. G. a Galatowitsch S. M., 2004: The influence of light availability on competition between *Phalaris arundinacea* and a native wetland sedge. *Plant Ecology* 170: 73–81.

Pokorný P., 2011: *Neklidné časy: kapitoly ze společných dějin přírody a lidí*. Dokořán, Praha, 370 s.

Pokorný P., Klimešová J. a Klimeš L., 2000: Late Holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr: a case study from eastern Bohemia. *Folia Geobotanica*, 35 (1): 43-58.

Pollock M. M., Naiman R. J. a Hanley T. A., 1998: Plant species richness in riparian wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology* 79(1): 94–105.

Silvertown J., 2004: Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605–611.

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

Šebanek J. 1983: *Fyziologie rostlin*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 560 s.

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

Vacek O., 2008: Mokřadní olšiny a lužní lesy. *Nika* 9: 20 – 23.

Van Groenendael J., Ehrlén J. a Svensson B. M., 2000: Dispersal and persistence: population processes and community dynamics. *Folia Geobotanica* 35: 107-114.

Woolley J.T., 1971: Reflectance and Transmittance of Light by Leaves. *Plant Physiology* 47: 656-662.

9. Přílohy

Příloha 1: Seznam druhů rostlin a jejich zkratk

AlGlu	<i>Alnus glutinosa</i>
CalaCan	<i>Calamagrostis canescens</i>
CarDen	<i>Cardamine dentata</i>
CarEla	<i>Carex elata</i>
CarElo	<i>Carex elongata</i>
DeschCes	<i>Deschampsia cespitosa</i>
DryoCar	<i>Dryopteris carthusiana</i>
FranAl	<i>Frangula alnus</i>
GalPal	<i>Galium palustre</i>
ImpaNol	<i>Impatiens noli-tangere</i>
IrisPseu	<i>Iris pseudacorus</i>
LemMin	<i>Lemna minor</i>
LycEur	<i>Lycopus europaeus</i>
LysiThyr	<i>Lysimachia thyrsoflora</i>
LysiVul	<i>Lysimachia vulgaris</i>
PeucePal	<i>Peucedanum palustre</i>
PhragAus	<i>Phragmites australis</i>
ScutGal	<i>Scutellaria galericulata</i>
SolDul	<i>Solanum dulcamara</i>
SorbAuc	<i>Sorbus aucuparia</i>
StelLong	<i>Stellaria longifolia</i>