



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

**Diverzita lesních pramenišť na gradientu nadmořské výšky
v západních Čechách**

Diversity of forest spring communities in dependence on altitudinal gradient in
western Bohemia

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Autor diplomové práce: Bc. Jakub Englmaier

Vedoucí diplomové práce: Ing. Karel Boublík, Ph.D.

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Jakub Englmaier

Ochrana přírody

Název práce

Diverzita lesních prameniští na gradientu nadmořské výšky v západních Čechách

Název anglicky

Diversity of forest spring communities in dependence on altitudinal gradient in western Bohemia

Cíle práce

Cílem práce je zjistit, jak se mění diverzita a složení rostlinných společenstev na lesních prameništích s přibývajícím nadmořskou výškou.

Metodika

Na gradientu nadmořské výšky od pahorkatiny do hor ve vybraném území západních Čech zapsat fytoecologické snímky na lesních prameništích. Pomocí statistických metod zjistit, zda se mění diverzita a skladba rostlinných společenstev s altitudinálním gradientem.

Doporučený rozsah práce

20-30 stran + přílohy (např. tabulky fytoocenologických snímků)

Klíčová slova

cévnaté rostliny, diverzita, fytoocenologický snímek, nadmořská výška

Doporučené zdroje informací

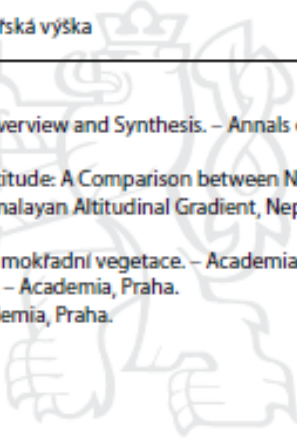
Diamond J. (1988): Factors Controlling Species Diversity: Overview and Synthesis. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 117-129.

Grytnes J. A. et Vetas O. R. (2002): Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. – *The American Naturalist* 159: 294-304.

Chytrý M. (ed.) (2011): *Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace.* – Academia, Praha.

Kubát K. et al. (eds) (2002): *Klíč ke květeně České republiky.* – Academia, Praha.

Moravec J. (1994): *Fytoocenologie. Nauka o vegetaci.* – Academia, Praha.



Předběžný termín obhajoby

2014/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Karel Boublík, 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 20. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením Ing. Karla Boublika, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne

.....

Poděkování

Rád bych poděkoval především svému vedoucímu Ing. Karlu Boublíkovi, Ph.D. za odborné vedení a cenné rady při zpracování. Dále bych rád poděkoval kolegům Ing. Petru Chajmovi a Bc. Michalovi Kynclovi za rady při zpracování statistických analýz. Dále AOPK ČR v Plzni za poskytnutí dat z mapování vegetace, Ing. Lucii Zemanové za pomoc při určování mechorostů, Ing. Miliči Solskému za zapůjčení měřicí techniky. Největší dík pak patří mojí rodině za podporu v průběhu celého studia nejen na vysoké škole.

Abstrakt

Již předchozí studie prokázaly vliv gradientu nadmořské výšky na složení a druhovou bohatost vegetace. K těmto změnám dochází prostřednictvím měnící se acidity. Ta má zásadní vliv na dostupnost základních živin a uvolňování fyto toxických prvků. Na tyto změny reaguje prameništní vegetace změnou druhového složení v závislosti na toleranci jednotlivých druhů, ale také poklesem diverzity v prostředí s větší aciditou, což souvisí s převahou species pool kalcikolních druhů na našem území. Cílem této práce je pomocí fyto cenologických snímků vybraných lokalit zaznamenat, popsat a vysvětlit změny v diverzitě lesních prameništů svazu *Caricion remotae* Kastner 1941 v západních Čechách ve vztahu ke gradientu nadmořské výšky, případně poukázat na vztahy mezi ostatními parametry prostředí, nadmořskou výškou a druhovou diverzitou a variabilitou prameništní vegetace. Za tímto účelem byly na celkem 61 studovaných lokalitách vyhotoveny fyto cenologické snímky a zaznamenány následující parametry prostředí: pH, konduktivita, teplota vody, sklon, pokryvnost stromového patra a údaje o složení nadrostu. Zaznamenán byl pokles druhové diverzity prameništů na gradientu nadmořské výšky od pahorkatin do hor v rozsahu cca 400 – 1200 m. n. m. Na tomto gradientu také docházelo ke změně složení vegetace prameništů. Podle předpokladu jsem také prokázal silnou závislost jednotlivých fyzikálních a chemických parametrů prostředí, zejména pH, na nadmořské výšce. Trend poklesu druhové diverzity na nadmořské výšce však byl poměrně slabě průkazný. Zaznamenal jsem také velké odchylky v početnostech druhů v rámci podobných nadmořských výšek, což poukazuje na unikátnost každé jednotlivé lokality, jejíž druhovou bohatost spíše než vliv gradientu nadmořské výšky, ovlivňuje celá řada biotických i abiotických faktorů, které se vzájemně ovlivňují v prostoru a čase. Klíčovým faktorem pro biodiverzitu i druhovou variabilitu se pak zdá být heterogenita prostředí. Na většině studovaných lokalit převládaly cévnaté rostliny, které často dosahovaly vysokých pokryvností na úkor mechorostů. Se zvyšující se nadmořskou výškou se však pokryvnosti mechorostů zvyšovaly. Druhovým složením se studovaná lesní prameniště nijak zásadně neliší od lesních prameništů, která jsou popisována z našeho území. Zaznamenal jsem zde jak typické prameništní druhy, tak druhy okolních fyto cenóz tolerující zejména vlhkost, zástin a časté disturbance. Z fyto cenologického hlediska jsem na lokalitách zaznamenal všechny tři asociace svazu *Caricion remotae* Kastner 1941. Často popisovaný vliv světelného režimu na složení vegetace se v rámci mé práce neprokázal.

Klíčová slova: cévnaté rostliny, diverzita, fyto cenologický snímek, nadmořská výška

Abstract

Previous studies have shown the influence of altitudinal gradient on the composition and species richness of vegetation. These changes occur through changing acidity. This has a major impact on the availability of essential nutrients and release of phytotoxic elements. Responding to these changes, the spring vegetation changes in species composition depending on the tolerance of individual species, but also a decrease in diversity in environments with higher acidity, which is associated with the prevalence of *species pool* calcicolous species in our country. Aim of this work is to record, describe and explain the changes in diversity of forest springs *Caricion remotae* Kastner 1941 in western Bohemia region in relation to the altitudinal gradient, or point out the relationships between the other parameters of the environment, altitude and species diversity and variability of spring vegetation. For this purpose, total of 61 studied locations have been drafted relevés and recorded the following environmental parameters: pH, conductivity, water temperature, slope, tree layer coverage and data on the composition of tree layer. There was a decline in species diversity of springs on the altitudinal gradient from hills to mountains in range of 400 - 1200 m above the sea level. At this gradient is also altering the composition in the vegetation of springs. As expected, I also showed a strong dependence of various physical and chemical environmental parameters, particularly pH, on the altitude. However, trend of decreasing species diversity at altitude gradient was relatively weakly significant. I have noticed also large variations in the abundance of species within similar altitudes, which points to the uniqueness of each site, where the species richness rather than the influence of altitudinal gradient, is affected by many biotic and abiotic factors that interact in space and time. A key factor for biodiversity and species variability seems to be the heterogeneity of the environment. On most studied sites prevailed vascular plants, which often reached high abundances at the expense of bryophytes. However, with increasing altitude cover of bryophytes increased. Species composition was studied forest spring witch is not substantively different from forest springs described for our country. I have noticed here as typical spring species and species of surrounding phytocenosis tolerant especially moisture, shading and frequent disturbances. I note all of three associations of *Caricion remotae* Kastner 1941. Often described influence of light regime on vegetation composition in the context of my work did not proved.

Key words: vascular plants, diversity, altitude, phytosociological celevé

Obsah

1. Úvod.....	9
1.1. Faktory ovlivňující složení a diverzitu vegetace pramenišť	10
1.1.1. Fyzikální a chemické parametry.....	10
1.1.2. Světlo.....	11
1.1.3. Ostatní faktory	12
1.2. Výzkum pramenišť v ČR	13
2. Cíl práce.....	13
3. Metodika.....	14
3.1. Sběr dat.....	14
3.1.1. Výběr lokalit	14
3.1.2. Fytocenologické snímky	14
3.2. Zpracování dat a statistické analýzy.....	15
3.3. Popis studovaného území.....	16
3.3.1. Klima.....	16
3.3.2. Geologické a geomorfologické poměry	17
3.3.3. Půdní poměry	17
3.3.4. Hydrologické a hydrogeologické poměry	18
3.3.5. Fytogeografické poměry a vegetační poměry	18
4. Výsledky	19
4.1. Závislost diverzity na proměnných prostředí.....	20
4.2. Druhová variabilita lesních pramenišť	22
5. Diskuse	26
5.1. Možné nedostatky	30
6. Závěr.....	30
7. Literatura.....	33

Příloha č. 1 – Fytocenologické snímky a hlavičková data

Příloha č. 2 – Seznam druhů zobrazených v CCA analýze

Příloha č. 3 – Mapové výstupy

Příloha č. 4 – Fotodokumentace lokalit

1. Úvod

Lesní prameniště představují semiterestrické ekosystémy typické svojí nízkou dynamikou a malou rozlohou (Chytrý et al., 2011), jejichž charakter ovlivňují zejména dlouhodobé ekologické procesy a biochemické vztahy (Strohbach et al., 2009). Prameniště obvykle vznikají na vývěrech podzemní vody v okolí pramenných stružek od pahorkatin do hor (Chytrý et al., 2011). Lesní prameniště zde často nacházíme ve formě tzv. helokrénů, jež jsou typické slabým průsakem v místě, kde voda vyvěrá na povrch, a kde se vytvářejí bahnitě mokřady (Strohbach et al., 2009). Přírodní prostředí lesních pramenišť helokrénního typu je silně heterogenní a to jak v prostoru tak i čase (Simon et al., 2008). Díky své ekologické stálosti však představuje habitat pro stenoekní druhy, tzv. krenofily nebo krenobionty, které se nikde jinde v okolní krajině nevyskytují (Audorff et al., 2011). Kvalita prameništní vody je úzce spjata se stavem povodí a zde probíhajícími procesy. Z toho důvodu mohou prameniště představovat indikátory narušení zalesněných povodí (Beierkuhnlein & Durka, 1993). Při změně podmínek prostředí, zejména chemizmu prameništní vody, na to nejdříve reagují krenobionti, krenofilové a ostatní stenoekní druhy (Zollhöfer et al., 2000). Na tyto změny nejcitlivěji reagují nepohyblivé skupiny organismů jako například rostliny, které tím pádem představují ideální indikátory změn na biochemické úrovni (Audorff et al., 2011). V dnešní době, kdy je většina ekosystémů střední Evropy do jisté míry silně ovlivněna, řízena nebo dotvářena činností člověka, představují prameniště zcela specifický ekosystém, neboť se jim člověk v krajině díky jejich charakteru, nízké využitelnosti a ostrůvkovitému maloplošnému výskytu přirozeně vyhýbal. To je jednou z příčin, proč se zde vyskytují velmi cenná společenstva, jejichž složení ovlivňují převážně přirozené procesy (Strohbach et al., 2009). Význam pramenišť dále spočívá v tom, že v dnešních kulturních lesích střední Evropy, mohou tato společenstva plnit funkci refugií pro druhy vázané na původní lesní porosty jako např. bučiny a dubohabřiny (Hájek & Hájková, 2002). Prameniště také hrají významnou roli v procesech transformace rostlinné hmoty na detrit v pramenných částech toků. Například v oligotrofních povodích Šumavského podhůří představují prameniště nutričně významný zdroj detritu pro heterogenní ekosystémy s výskytem evropsky významných populací perlorodky říční (Simon et al., 2008). Vzhledem ke své rozloze a významu, jsou proto lesní prameniště považovány za tzv. „klíčový biotop“ (Heino et al., 2005).

V současnosti jsou prameniště zároveň jedním z nejohroženějších biotopů v celé Evropě. Mezi největší příčiny ohrožení patří antropogenní činnosti, jako je odvodnění, mechanické narušení, zejména v průběhu nešetrné lesní těžby, zachycení do studní, dále pokles vydatnosti pramene, či eutrofizace (Chytrý et al.,

2011). Prameniště jsou často ovlivněna i intenzivní průmyslovou činností, která způsobuje acidifikaci lokalit projevující se snížením pH vody (Jiroušek et al., 2011), ale i postupnou změnou druhového složení vegetace. Důkladná znalost faktorů, které ovlivňují rozvoj každého jednotlivého společenstva, je proto jedním z předpokladů pro stanovení vhodného managementu (Sekulová et al., 2011).

1.1.Faktory ovlivňující složení a diverzitu vegetace pramenišť

1.1.1. Fyzikální a chemické parametry

Druhovou skladbu pramenišť odrážejí vlastnosti daného stanoviště, které ovšem neovlivňují toto složení přímo, ale skrze fyzikální a chemické parametry vody (Audorff et al., 2011). Chemismus je závislý na typu podloží a srážkách, které způsobují okyselení sírany a nitráty (Hadač, 1983). Základní chemické parametry tvoří pH, konduktivita a množství živin. Dostupnost živin a gradient acidity jsou považovány za hlavní chemické faktory ovlivňující složení vegetace lesních pramenišť ve střední Evropě (Beierkuhnlein, 1994; Hájek et al., 2002; Hájková et al., 2008). Významnou roli hraje soubor geochemických vlastností souvisejících s aciditou, zejména pak pufrací kapacita, která se mění s typem horniny a půdy (Audorff et al., 2011). Pufrací kapacita je dále ovlivněna dobou zdržení vody, která je závislá na sklonu svahu. Stohlbach et al. (2009) uvádějí jako hlavní a zásadní chemický parametr ovlivňující složení vegetace zejména pH. Významnou roli v tom hraje obsah fyto toxických kovů Al, Mn a Cd a hlavních rostlinných živin Mg a Ca. Koncentrace Ca, Mg, Al, Mn jsou nejdůležitějšími faktory reprezentujícími složení vegetace, které jsou spjaté s gradientem acidity. Bylo zjištěno, že tyto prvky se uvolňují během pufrace při různých pH, přičemž Al, Mn a Cd v kyselém a Ca a Mg v zásaditém prostředí (Audorff et al., 2011). Další významný parametr úzce spjatý s chemismem vody je její teplota (Háková & Hájek in Chytrý et al., 2011), neboť s narůstající teplotou se pH zvyšuje. Důležitým faktorem je také obsah kyslíku ve vodě, který se s narůstající teplotou rovněž zvyšuje a což pozitivně reaguje i hodnota pH. Teplota vody se pak na vydatnějších pramenech příliš nemění a často odpovídá průměrné roční teplotě vzduchu (Hadač, 1981). Na méně vydatnějších prameništích může docházet k poměrně velkým výkyvům v teplotě vody, avšak podle Sofrona a Vondráčka (1986) nemají tyto výkyvy zásadní vliv na složení vegetace pramenišť.

Velkou vypovídací hodnotu ve vztahu k chemismu prameništní vody mají prostorové vztahy, a to zejména nadmořská výška (Strohbach et al., 2009, Hájková & Hájek, 2007). Toto tvrzení podporuje i skutečnost, že nejvíce vlastností stanoviště koreluje právě s nadmořskou výškou. Mění se charakter podloží, což ovlivňuje půdní vlastnosti, jako je typ půdy, její hloubku a pufrací kapacitu. Stejně tak se mění

klimatické parametry. Množství srážek se zvyšuje, mění se charakter srážek a teplota klesá. S nadmořskou výškou se také snižuje hustota nadrostu a mění se jeho složení, zvyšuje se podíl jehličnanů a snižuje se naopak podíl listnáčů. Jak je známo opad jehličnanů vykazuje okyselující efekt. Z toho vyplývá, že typ podloží, klimatické parametry a charakter stromového patra, tedy současně komponenty, které jsou ovlivněny nadmořskou výškou, jsou také spojeny s chemismem prameniště. Audorff et al. (2011) uvádějí, že ke změně hydrochemických parametrů může docházet i na gradientu zeměpisné délky. Stejně tak druhová diverzita se obecně od rovniců k pólům snižuje (Jeffries, 1997).

Chemismus prameniště vody je nejen hlavním ukazatelem celkové druhové skladby, ale i druhové bohatosti lokality (Sekulová et al., 2011). Jak druhové bohatství, tak diverzita ve smyslu vyrovnanosti společenstva pozitivně koreluje s pH půdního roztoku. Na úrovni středoevropské vegetace se toto tvrzení opírá o výsledky např. Chytrého et al. (2003) nebo Schustera & Diekmanna (2003). Pro růst rostlin jsou obecně příznivější zásadité podmínky (Peet et al., 2003), neboť při nárůstu pH se zvyšuje počet relativně vzácných druhů, ale dominantní druhy kyselých půd se zde vyskytují stále, jen s menší abundancí (Walker et al., 1994). To je vysvětlováno odlišným regionálním vývojem *species pool* cévnatých rostlin ve Střední Evropě, kde *pool* kalcikolních druhů, tj. druhů upřednostňujících zásadité podmínky, výrazně přesahuje *pool* kalcifugních, což je v ostrém kontrastu s převahou kyselých půd v tomto regionu (Ewald, 2003). Pärtel (2002) uvádí, že existuje pozitivní vztah mezi diverzitou a pH v mírných oblastech s evolučními centry na půdách s vysokým pH. Velikost *species pool* na regionální úrovni pozitivně koreluje s druhovou diverzitou na úrovni jednotlivých snímků. Tudiž lokální společenstva na bazických půdách mohou být druhově bohatší než ty co se vyskytují na kyselejších půdách.

1.1.2. Světlo

Charakter vegetace ovlivňuje další zásadní parametr, kterým je míra osvětlení (Chytrý et al., 2001), a jeho sezonní dostupnost, která je ovlivněná sklonem, pokryvností stromového patra a proporcionální plochou opadavých stromů (Stohlbach et al., 2009). Beierkuhnlein & Gräsle (1998) uvádějí, že pokud je relativní světelný přísun ve srovnání s okolní nezastíněnou vegetací menší než 5 %, dominují druhy *Chrysosplenium oppositifolium* a *Cardamine amara*, které nejčastěji nalézáme na prameništích v bučinách. Tyto druhy díky mírnému celoročnímu klimatu využívají světlo během jara a podzimu, a v létě jsou tolerantní k zastínění. Pokud je osvětlení mezi 5 – 10 % dominuje *Impatiens noli-tangere*, druh typický pro prameniště smrčin a smíšených lesů. Tento SR-stratég využívá rozsah osvětlení už nevýhodný pro vytrvalé druhy. Při relativní míře osvětlení nad 10 % dominují

vytrvalé druhy jako je *Chaerophyllum hirsutum* a ostatní druhy, které mají zásobní orgány, což jim umožňuje na jaře rychle vyrůst a zastínit ostatní druhy. Tyto druhy opět nejčastěji nacházíme na prameništích ve smrčinách nebo smíšených lesích.

1.1.3. Ostatní faktory

Druhová bohatost a složení vegetace prameniště je dále ovlivněna vlastnostmi a druhovým složením sousedních stanovišť. V tomto smyslu je jako příklad uváděn efekt tzv. *vicinismu*, neboli výskyt druhů mimo jejich ekologické optimum, který je umožněn šířením diaspor z okolních biotopů (Kraus, 2010). U pramenišť pozorujeme rozdílný efekt *vicinismu*, neboť je zde na jednu stranu patrný silný vliv okolní vegetace, na stranu druhou však prameniště představují v určitém slova smyslu extrémní biotop (vysoké pH, nedostatek živin, trvalé zamokření, fluktuace vody), což snižuje možnost dlouhodobého přežívání druhů okolních stanovišť (Hettenbergerová, 2006). A právě extremita podmínek a časté disturbance jsou jedním z hlavních faktorů, které ovlivňují kompetiční vztahy, které jsou na biotické úrovni považovány za jeden z hlavních faktorů ovlivňujících diverzitu a složení společenstev (Townsend et al., 2010). Mnoho studií také poukazuje na fakt, že množství druhů ve společenstvu je největší, když je intenzita, frekvence, nebo trvání disturbance průměrné. To je vysvětlováno principem *trade-off* mezi kompeticí a disperzní schopností (Roxburgh, 2004). Disturbance snižují denzitu kompetujících druhů, což vytváří příležitosti pro kompetičně slabší druhy. Průměrné disturbance zajišťují koexistenci obou skupin, neboť dominantní druhy nemohou osídlit všechny zdroje, což dává prostor k rozvoji pionýrských druhů. Podobná závislost je potom prokázána i ve vztahu diverzity a predace (herbivorie) (Emlen, 1973). Často je také uváděna ve vztahu k druhové bohatosti souvislost s produktivitou společenstva. Tento trend vyjadřuje unimodální závislost, která je v ekologii označována jako tzv. „*humpback model*“, kdy druhová bohatost roste k určité mezní hranici produktivity a následně za touto hranicí klesá (Rosenzweig & Abramsky, 1993). Heterogenita prostředí je dalším z hlavních faktorů, které ovlivňují diverzitu rostlin (Nováková, 2014). Důležitým faktorem je zde právě sklon svahu, neboť lokality s prudším sklonem mají větší heterogenitu mikrostanovišť například díky výskytu sutí, rychlejší odtok a častější výskyt disturbance v podobě odplavování organického sedimentu (Sekulová et al., 2011). Na některých méně vydatných prameništích také dochází ke kolísání hladiny vody, což může ovlivňovat koncentrace jak jednotlivých živin, tak fyto toxických prvků. Ačkoliv Strohbach et al. (2009) uvádějí, že složení společenstev je ovlivňováno celoročními hydrochemickými faktory vody spíše než krátkodobými extrémními podmínkami, mohou sezónní fluktuace vody a sklon svahu spolu s rychleji proudící vodou zapříčiňovat výskyt některých stres-tolerantních druhů, jako je například *Petasites albus* (Fajmonová, 1990). Nezastupitelnou úlohu zde sehrávají

také prostorové vztahy, jako je velikost, případně vzdálenost mezi samotnými prameništi, která ovlivňuje šíření semen jednotlivých druhů rostlin adaptovaných na tyto podmínky. V této souvislosti jsou často zmiňovány rozdíly v disperzní schopnosti jednotlivých druhů, které jsou závislé na geografické vzdálenosti mezi jednotlivými lokalitami (Audorff et al., 2011).

1.2. Výzkum pramenišť v ČR

Nejlépe zachovalá a prostudovaná prameniště jsou v horských oblastech střední a severní Evropy (Effmertová, 2005). Studiu společenstev pramenišť v České republice se ve svých pracích do této chvíle zabývalo jen několik málo autorů, kteří se navíc zaměřovali především na subalpínský a alpínský vegetační stupeň (Hadač, 1983). Důvodem opomíjení výzkumu pramenišť nižších poloh je pravděpodobně jejich ostrůvkovitý výskyt a menší floristická atraktivita v porovnání s rašeliništi (Myšková, 2009). Od nás je z nedávné doby znám detailní výzkum vegetace pramenišť a prameništích rašelinišť zejména z Karpat (Hájek et al., 2002), (Kraus, 2010), Třeboňska (Navrátilová et al., 2006) a Orlických hor (Myšková, 2009). O prameništích v montánním stupni se zmiňuje Novosadbová (1999). V západních Čechách byl téměř veškerý výzkum vegetace pramenišť zaměřen na západočeskou zřidelní oblast (Laburdová, 2011), například na lokality NPR Soos, PR Děvín, PR Smradoch (Lederer & Chocholoušková, 1998, Zahradnický & Mackovičín, 2004). Práci z části zaměřenou na vegetaci lesních pramenišť uvádí Laburdová (2011), avšak ta se zaměřuje spíše na vápnitá prameniště. O vegetaci lesních pramenišť bez tvorby pěnovců na území západních Čech se zmiňuje Sofron a Vondráček (1986). Předmětem jejich zájmu byly prameny Královského hvozdu na Šumavě. Ačkoliv lze některé další údaje o složení vegetace pramenišť vyčíst ze souhrnného mapování biotopů prováděného AOPK ČR v rámci projektu NATURA 2000, studiu vegetace lesních nevápničných pramenišť bez tvorby pěnovců v západních Čechách v kolinním a submontánním stupni se doposud zatím nikdo důkladně nevěnoval.

2. Cíl práce

Cílem této práce je pomocí fytoocenologických snímků vybraných lokalit zaznamenat, popsat a vysvětlit změny v diverzitě lesních pramenišť svazu *Caricion remotae* Kastner 1941 v západních Čechách ve vztahu ke gradientu nadmořské výšky, případně poukázat na vztahy mezi ostatními parametry prostředí, nadmořskou výškou a druhovou diverzitou a variabilitou prameništích vegetace. Za tímto účelem byly na studovaných lokalitách zaznamenány následující parametry

prostředí: pH, konduktivita, teplota vody, sklon, pokryvnost stromového patra a údaje o složení nadrostu.

3. Metodika

3.1.Sběr dat

3.1.1. Výběr lokalit

Lokality pro zpracování diplomové práce jsem vybíral na základě dat z mapování vegetace v rámci projektu NATURA 2000 ve formě podkladové mapy s vyznačením lokalit s pramenišní vegetací získaných na AOPK v Plzni, dále na základě vlastní analýzy. Obojí jsem zpracoval v prostředí Arc GIS 9.3 (ESRI, 2008). Analýza obsahovala předem vyhotovený digitální model terénu, získaný z vrstevnic pro dané území, s vyznačenou hypsometrickou křivkou po 50 metrech. Na základě této křivky jsem dále vyhotovil liniovou vrstvu, kterou jsem volil tak, aby co možná nejpřesněji kopírovala výškový gradient studovaného území, resp. aby procházela jak pahorkatinami, vrchovinami tak horami studovaného území. Do analýzy dále vstupovala vrstva *land use*, získaná z geoportal.cenia.cz a liniová vrstva nejjemnějšího členění vodních toků ČR, získaná z datového portálu VÚV TGM v Praze (heis.vuv.cz). Jednotlivé lokality jsem volil podél této linie (v reálném měřítku cca do 10 km) a zároveň tak, aby odpovídaly daným nárokům, tedy aby se jednalo o lesní prameniště. Mapy s vyznačením lokalit jsou součástí přílohy č. 3. V neposlední řadě jsem pak vycházel ze zkušeností vlastních a často i místního obyvatelstva. Ze souboru navštívených lokalit, jsem nakonec vybral ty, na kterých bylo možné zapsat homogenní vegetační snímek (Moravec, 1994).

3.1.2. Fytocenologické snímky

Na každé vhodné lokalitě jsem vyhotovil fytocenologický snímek o velikosti 3x3 m. Pro určení pokryvnosti jsem využil sedmičlennou kombinovanou BraunBlanquetovu stupnici dominance a abundance (Moravec, 2004). Dále jsem zaznamenával jednotlivé druhy stromů, které vyrůstaly uvnitř a v bezprostřední blízkosti fytocenologického snímku. Ve středu každého snímku jsem zaznamenal pomocí přístroje GPS (Garmin Oregon 550) zeměpisné souřadnice (S-JTSK Křovák EastNorth) a nadmořskou výšku. Pro každou lokalitu jsem dále zjistil informace o geologickém podloží a klimatických podmínkách (geoportal.cenia.cz). V okolí vývěru pramene jsem odebral vzorky vody, které jsem následně přefiltroval přes filtrační tkaninu. Z odebraných vzorků vody jsem zjišťoval hodnotu pH pomocí přístroje GMH

3530 Greisinger a konduktivitu v $\mu\text{S}/\text{cm}$ konduktometrem GMH 3410 Greisinger. V případě, že hodnota pH byla nižší než 5,5, tak jsem z naměřené konduktivity odečetl část způsobenou vodíkovými ionty podle vzorce, který uvádí Sjörs (1950).

3.2. Zpracování dat a statistické analýzy

Názvy cévnatých rostlin jsem sjednotil podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al., 2002) a názvy mechorostů podle on-line klíče Mechorosty České republiky (Kučera [ed.], 2009). Všechny fytoocenologické snímky jsem poté zadal do programu Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée, 2001) a následně exportoval do programu Juice (Tichý, 2002). Zařazení fytoocenologických snímků do jednotlivých asociací jsem provedl na základě formálních definic nebo pomocí expertního systému v programu Juice. Fytoocenologické snímky jsou uvedeny v příloze č. 1.

Pro další zpracování dat jsem využil vícerozměrnou statistiku v programu Canoco (Ter Braak & Šmilauer, 2004). Podobnost jednotlivých lokalit jsem zkoumal metodou DCA (detrendovaná korespondenční analýza). Dále jsem zjišťoval statistickou průkaznost vlivu jednotlivých proměnných na vegetaci metodou CCA (kanonická korespondenční analýza) pomocí Monte Carlo permutačního testu (počet permutací 999, hladina významnosti 0,05). Průkazné proměnné jsem vybíral metodou forward selection.

Jednorozměrné analýzy jsem provedl v programu R+ (R Core Team, 2012), kde jsem nejdříve testoval normalitu proměnných pomocí Shapiro-Wilkova testu. Nulovou hypotézu o normalitě dat jsem zamítl na hladině významnosti 0,05. Dále jsem zjišťoval korelace mezi vybranými parametry prostředí pomocí neparametrického Spearmanova korelačního koeficientu. Jako silně korelované se jevily faktory nadmořská výška, elektrická konduktivita (E_c), půdní reakce (pH) a teplota vody (viz. výsledky tabulka č. 2). Proto jsem se dále rozhodl zkoumat statistickou průkaznost jen pro jeden z těchto faktorů, který mě nejvíce zajímal, a to nadmořskou výšku.

Dále jsem pomocí lineárního modelu regrese zjišťoval statistickou průkaznost jednotlivých prediktorů (nadmořská výška, nadrost, pokryvnost stromového patra, sklon) s vysvětlovanou proměnnou (počtem druhů) a následně počtem pouze cévnatých rostlin v jednotlivých snímcích. Tutéž analýzu jsem opakoval, ovšem jako vysvětlovanou proměnnou jsem použil hodnoty Shannonova indexu druhové diverzity pro jednotlivé snímky získané z programu Juice a přepočítané na tzv. *number equivalent* podle vztahu, který uvádí Jost (2006). Ve

všech případech bylo minimálního adekvátního modelu dosaženo pomocí backward nebo forward selection.

Všechny výsledné mapové výstupy jsem vyhotovil v prostředí Arc GIS 9.3 (Esri, 2008).

3.3. Popis studovaného území

3.3.1. Klima

V porovnání s klimatem ostatních částí ČR zde více převládají oceánické vlivy, což znamená menší rozdíly teplot mezi létem a zimou a částečně vyrovnanější chod srážek, zejména v horských polohách. Podnebí je dále ovlivněno konfigurací terénu a návětrnými či závětrnými efekty Šumavy a Českého lesa.

Studované území lze dle Quitta (1971) z hlediska klimatu rozdělit do dvou klimatických oblastí – mírně teplé a chladné a dále do několika podoblastí. Lokality v nejvyšších partiích Šumavských plání v okolí Prášil se nacházejí v chladných klimatických oblastech CH4 (chladnější) a CH6 (mírně chladná). Vrcholové partie Šumavy patří navíc mezi nejdeštivější oblasti ČR. Na Šumavských pláních se vyskytují ve většině roku inverze a byly zde naměřeny nejnižší teploty v rámci našeho území vůbec. Níže položené lokality poblíž Hartmanic náleží do klimatické oblasti CH7. Mírně teplá oblast se nachází v nejnižších polohách a zasahuje až do středních poloh kolinního a submontánního stupně studovaného území. Z geomorfologického hlediska se jedná o pánevní oblasti a pahorkatiny. Fytochorion Plánický hřeben náleží klimatickým oblastem MT3, MT5 a MT7. Holoubkovské podbrdsko spadá podle tohoto členění do nejteplejší oblasti studovaného území MT10 a MT11. Dvě lokality, vyskytující se v Brdech, se nacházejí podle tohoto členění v klimatické oblasti MT3. Klimatická mapa je součástí přílohy č. 3.

Tab.č.1. Klimatické charakteristiky klimatických oblastí studovaného území dle Quitta (1971).

oblast	CH4	CH6	CH7	MT3	MT5	MT7	MT10	MT11
srážky 4-10 (mm)	600-700		500-600	350-450		400-450	400-450	350-400
teplota °C (červenec)	12-14		15-16	16-17		16-17	17-18	
teplota °C (leden)	-4 - -7		-3 - -4	-2 - -5		-2 - -3	-2 - -3	

3.3.2. Geologické a geomorfologické poměry

Z geologického hlediska se studované území řadí k Českému masivu, konkrétně pak ke dvěma strukturálně geologickým jednotkám. Sever studovaného území patří do Středočeské oblasti, konkrétně do regionu Barrandien. Podloží je zde tvořeno zejména drobnými, prachovci, břidlicemi, bazalten, tufy a silicity. Ty jsou v okolí vodních toků obklopeny kvartérními písčitohlinitými nebo hlinitopísčitymi sedimenty. Jižní část studovaného území (jižně od obce Nepomuk) řadíme pod Moldanubikum. V nižších nadmořských výškách okolo obcí Nepomuk, Neurazy a Kolinec je podloží tvořeno magmatity v moldanubiku - granitem, granodioritem, rulou, pararulou a migmatitem. V nejnižší části studovaného území v okolí obcí Velhartic, Hartmanic a Prášil je podloží tvořeno metamorfními horninami - pararulou, migmatity, kvarcity a erlany. V blízkosti vodních toků se opět objevují písčitohlinité nebo hlinitopísčité, kamenité nebo hlinitokamenité kvartérní sedimenty.

Nejnižší položenou část území tvoří Plzeňská kotlina, strukturálně denudační sníženina s výraznou radiální dostředivou říční sítí. Jižním směrem od Plzeňské kotliny má georeliéf větší výškové rozdíly a povrch se zde stále výrazněji zdvihá, s výjimkou Klatovské pánve, k Šumavskému podhůří, výrazně rozčleněnému erozí řek až k hornatinám Šumavy. Centrální část Šumavy je typická rozsáhlou částí zarovnaných povrchů, které se nazývají Šumavské pláně. Jedná se o holorovinu, která byla rozlámána a tektonikou vyzdvižena.

Z geomorfologického hlediska spadají nejvýše položená prameniště v okolí Prášil, Hartmanic a Velhartic do Šumavské subprovincie, oblasti Šumavská hornatina, a do dvou geomorfologických celků Šumava a Šumavské podhůří. Nižší položená prameniště v okolí Neuraz a Plánice se vyskytují na území Česko-moravské subprovincie, oblast Středočeská pahorkatina, geomorfologického celku Blatenská pahorkatina. Dvě lokality (č. 51 a 52) spadají do Poberounské subprovincie, oblast Brdská, geomorfologického celku Brdská vrchovina. Nejnižší položené lokality poblíž obcí Chocenice a Štáhlavy spadají do oblasti Plzeňská pahorkatina, geomorfologického celku Švihovská vrchovina.

3.3.3. Půdní poměry

Půdy na lokalitách v nejvyšších nadmořských výškách v okolí Prášil a Hartmanic jsou tvořeny podzoly nebo kryptopodzoly. Směrem do nížin v okolí Velhartic se vyskytují převážně dystické kambizemě případně pararendziny. Subvávající nadmořskou výškou se tyto půdy dále mění na kyselé a modální

kambizemě na lokalitách poblíž obcí Neurazy, Chocenice a Štáhlavy. Pedologická mapa je vyobrazena v příloze č. 3. V podkladu prameništů převažuje humolit, který místy tvoří vrstvu hlubokou až jeden metr. Písek a štěrk se uplatňuje jen méně.

3.3.4. Hydrologické a hydrogeologické poměry

Z hydrologického hlediska náleží většina území k úmoří Severního moře, povodí Labe s hlavními řekami Vltavou a Otavou. Území je možno charakterizovat jako celek s poměrně monotónními hydrogeologickými poměry, kde převládá převážně puklinová propustnost. Průlinové zvodnění se zdroji podzemní vody je převážně jen lokálního významu. Pramenní vývěry se vyskytují převážně ve dnech terénních depresí, v horských oblastech bývají vázány na místa s výraznými změnami sklonu terénu. Hladina zvodnění bývá volná nebo mírně napjatá v různé hloubce pod (resp. výšce nad) terénem v závislosti na hydrologické situaci v dané lokalitě, morfologii terénu a propustnosti hornin. Kolísání hladiny podzemní vody a vydatnosti pramenů je charakterizováno víceméně pravidelně se opakujícím ročním cyklem s maximy v jarních (popř. letních) měsících.

3.3.5. Fytogeografické poměry a vegetační poměry

Z fytogeografického hlediska se zkoumané lokality nacházejí ve fytochorionech Holoubkovské podbrdsko, Plzeňská pahorkatina, Brdy, Plánický hřeben a Šumavské pláně (viz. mapa fytogeografické členění příloha č. 3).

Větší část studovaného území se nachází na území Českomoravského mezofytika (Holoubkovské Podbrdsko, Plzeňská pahorkatina, Plánický hřeben). Zde by byla potenciální lesní vegetace tvořena převážně opadavým listnatým lesem – bikovou nebo jedlovou doubravou či bučinou s kyčelnicí devítilistou. Směrem do hor by se vegetace postupně měnila na smíšené porosty – metlicové jedliny. V horách, které se vyskytují na území Českého oreofytika (Brdy, Šumavské pláně) by se podle mapy potenciální přirozené vegetace vyskytovaly převážně smíšené nebo jehličnaté porosty tvořené smrkovými bučinami a podmáčenými rohozcovými smrčínami, v nejvyšších partiích pak třtinovými smrčínami.

V současnosti se na většině studovaných lokalit vyskytují převážně smíšené kulturní lesy s převahou smrku, ke kterému jsou nejčastěji přimíseny vlhkomilné dřeviny jako jasan ztepilý, olše lepkavá, vrba jíva, topol osika nebo ostatní běžné dřeviny jako dub zimní, bříza bělokorá, modřín opadavý, bez černý a buk lesní. Ve

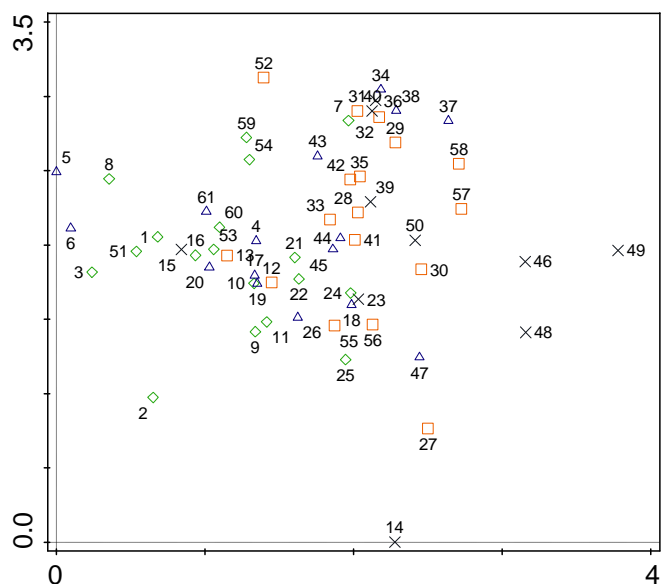
vyšších polohách, případně na stanovištích s větším podílem skeletu, se dále přidává javor klen. Ve vyšších polohách Šumavy se smíšené porosty postupně mění na převážně smrkové monokultury.

Z vegetace se v okolí vodních vývěrů nejčastěji vyskytují fragmenty nevápnitých lesních prameništ' svazu *Caricion remotae*, jehož druhové složení nebývá příliš pestré, zato poměrně stálé (blatouch bahenní – *Caltha palustris*, řeřišnice hořká – *Cardamine amara*, mokřýš vstřícnoлистý – *Chrysosplenium oppositifolium*). Na sezónně zaplavovaných půdách a v okolí lesních prameništ' se vyskytují olšové luhy tzv. ptačincové olšiny svazu *Alnion incanae* případně mokřadní olšiny svazu *Alnion glutinosae*. Dominantu zde tvoří olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), doplněná střemchou (*Prunus padus*) a jasanem (*Fraxinus excelsior*). Ve vyšších polohách se místo střemchy vyskytuje javor klen (*Acer pseudoplatanus*) v tzv. udatnových olšinách, např. v nižších polohách Šumavy. V horských polohách Šumavy je pak olše lepkavá vystřídána olší šedou (*Alnus incana*). Jako dominantu se zde často vyskytuje devěsíl bílý (*Petasites albus*), který může v mrazových kotlinách sestupovat až k okolí Plzně. Složení i bohatost bylinného patra olšin je zde velmi variabilní (mapř. krabilice chlupatá – *Chaerophyllum hirsutum*, mokřýš střídavolistý – *Chrysosplenium alternifolium*, mokřýš vstřícnoлистý – *Ch. oppositifolium*, blatouch bahenní – *Caltha palustris*, škarda bahenní – *Crepis paludosa*, přeslička lesní – *Equisetum silvaticum*, vrbina hajní – *Lysimachia nemorum*).

Tato část byla zpracována podle knihy Příroda Plzeňského kraje (Břicháček a kol., 2004) a Plánu péče o NP Šumava (Zenklová E., 2013).

4. Výsledky

Větší část studovaných prameništ' se na základě analýzy DCA jevila až na výjimky jako vegetačně podobná. Ze studovaných prameništ' se výrazněji odlišovala například prameništ' č. 14 – Polánka, prameništ' ve smrkové monokultuře bez charakteristické vegetace, téměř celé zarostlé rákosem *Phragmites australis* a 49, 48 – Prášily, lokality v nejvyšších partiích Šumavy v mrtvém smrkovém porostu s převážně rašelinným vrchovištním charakterem s převahou rašelínků *Sphagnum* sp. Z výsledků analýzy je patrné, že jednotlivé prameništ'ní asociace se mezi sebou dosti prolínají.



Obr. č. 1. Ordinační diagram DCA pro lokality všech studovaných pramenišť.

Vysvětlivky: □ asociace *Cardamino amarae - Chrysosplenietum alternifolii*; ◇ *Caricetum remotae*; △ *Pellio epiphyllae - Chrysosplenium oppositifolii*; × jiné (*Chaerophyllo hirsuti – Calthetum palustris*, *Chaerophyllo hirsuti – Filipenduletum ulmariae*, *Vaccinio uliginosi – Picetum abietis*).

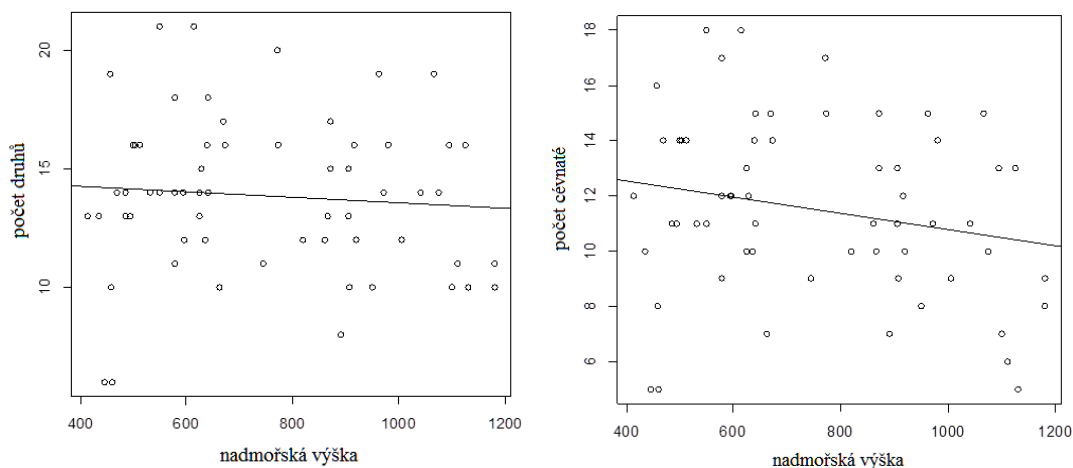
Tab.č. 2. Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu pro jednotlivé faktory prostředí. Faktory pH, Ec a teplota silně negativně korelují s nadmořskou výškou a zároveň pozitivně korelují mezi sebou. Nejsilnější vztah byl prokázán mezi nadmořskou výškou a konduktivitou (***) - $p < 0,001$.

	pH	Ec	teplota	nadm.výška
pH	1	0.682677 ***	0.576265 ***	-0.6028794 ***
Ec	0.682677 ***	1	0.692125 ***	-0.7923568 ***
teplota	0.576265 ***	0.692125 ***	1	-0.7303042 ***
nadm.vyska	-0.60288 ***	-0.79236 ***	-0.7303 ***	1

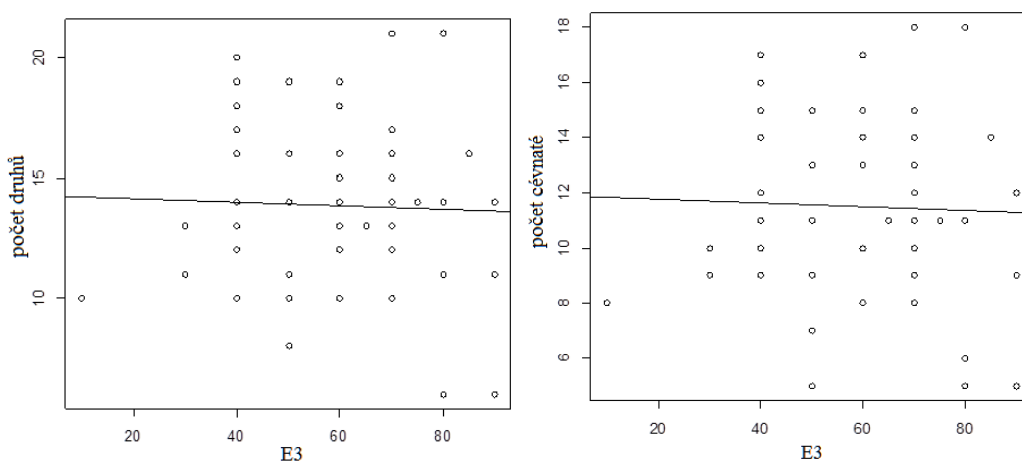
4.1. Závislost diverzity na proměnných prostředí

Lineární regresní model s postupným výběrem a s použitím druhové bohatosti snímků jako vysvětlované proměnné prokázal pozitivní závislost druhové bohatosti na nadmořské výšce ($t = -2,681$, $p < 0,01$) (viz obr. č. 2) a pokryvnosti stromového patra ($t = -2,612$, $p < 0,05$) (viz obr. č. 4) a vzájemné interakci obou faktorů ($t = 2,541$, $p < 0,05$). Závislost na proměnné nadrost a sklon svahu nebyla nalezena. Tento model přitom vysvětlil 11,2 % variability.

Podobný lineární regresní model s postupným výběrem a s použitím druhové bohatosti cévnatých rostlin ve snímčích jako vysvětlované proměnné prokázal pozitivní závislost na nadmořské výšce ($t = -3,199, p < 0,01$) (viz obr. č. 3), pokryvnosti stromového patra E_3 ($t = -2,814, p < 0,01$) (viz obr. č. 5), vzájemné interakci obou faktorů ($t = 2,822, p < 0,01$) a interakci listnatého nadrostu a nadmořské výšky ($t = -2,178, p < 0,05$). Pomocí tohoto modelu se podařilo vysvětlit 27,3 % variability.

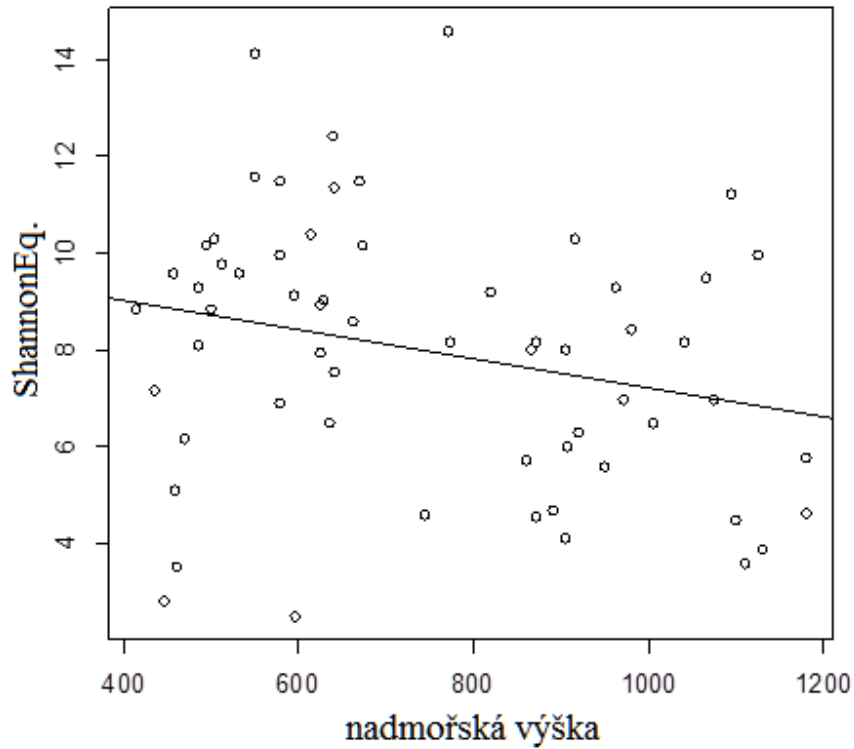


Obr. č. 2 a č. 3. Závislost počtu druhů (vlevo) a počtu cévnatých rostlin (vpravo) na nadmořské výšce. Počty druhů jednotlivých lokalit se s narůstající nadmořskou výškou snižují



Obr. č. 4 a č. 5. Závislost počtu druhů (vlevo) a počtu cévnatých rostlin (vpravo) a pokryvnosti stromového patra (E_3).

Mnohonásobná regrese s použitím Shannonova indexu druhové diverzity pro jednotlivé snímky jako vysvětlované proměnné našla pozitivní závislost pro faktor nadmořská výška ($t = -2,060, p < 0,05$). Pro ostatní z výše uvedených faktorů nebyla pozitivní závislost prokázána. Tento model přitom vysvětlil přibližně 20 % variability.



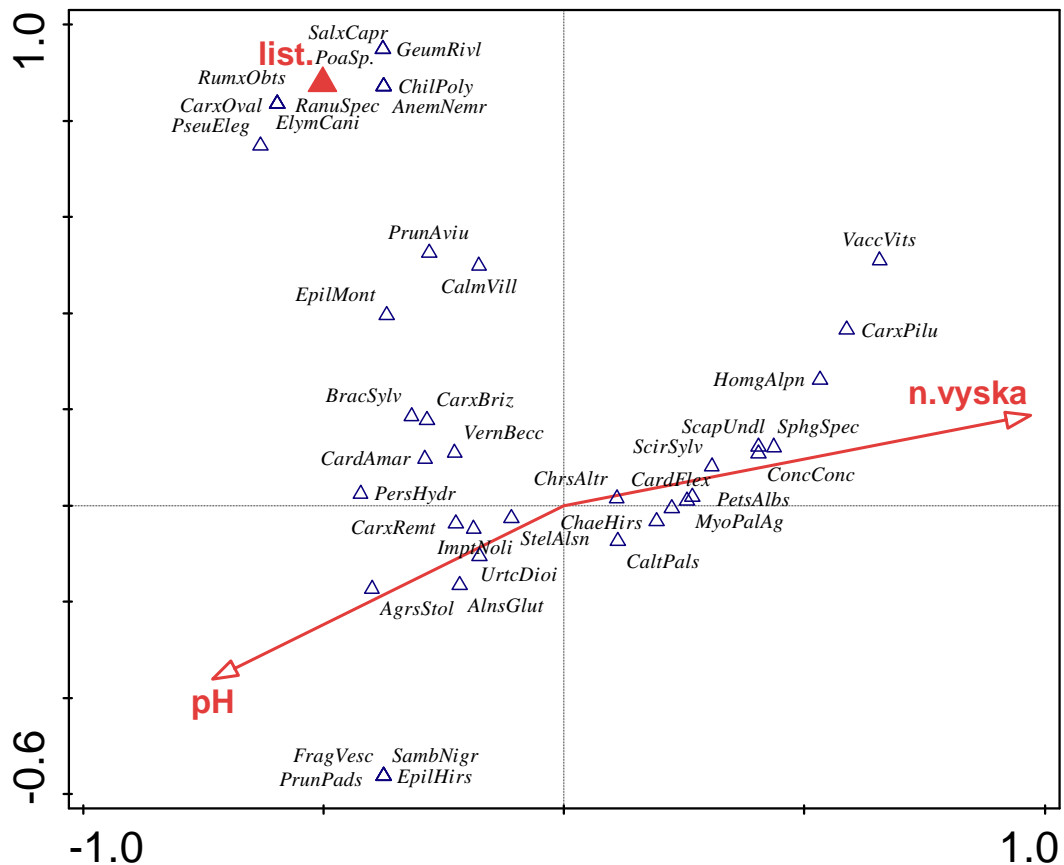
Obr.č. 6 Závislost Shannonova indexu diverzity na nadmořské výšce.

4.2.Druhová variabilita lesních pramenišť

Na složení vegetace studovaných pramenišť měla podle výsledků analýzy CCA průkazný vliv nadmořská výška, pH prameništění vody a charakter nadrostu, resp. pouze listnatý nadrost (viz tab. č. 3). Závislost ostatních faktorů (konduktivita, teplota, sklon svahu, pokryvnost stromového patra, smíšený a jehličnatý nadrost) nebyla průkazná.

Tab.č. 3. Průkaznost proměnných v analýze CCA testovaná metodou forward selection.

Faktor	Variabilita (%)	Podíl na vysv.variabilitě (%)	pseudo-F	P
pH	3.9	21.8	2.1	0.001
n.vyska	3.5	19.9	2	0.001
list.nadrost	2.7	15.4	1.5	0.05



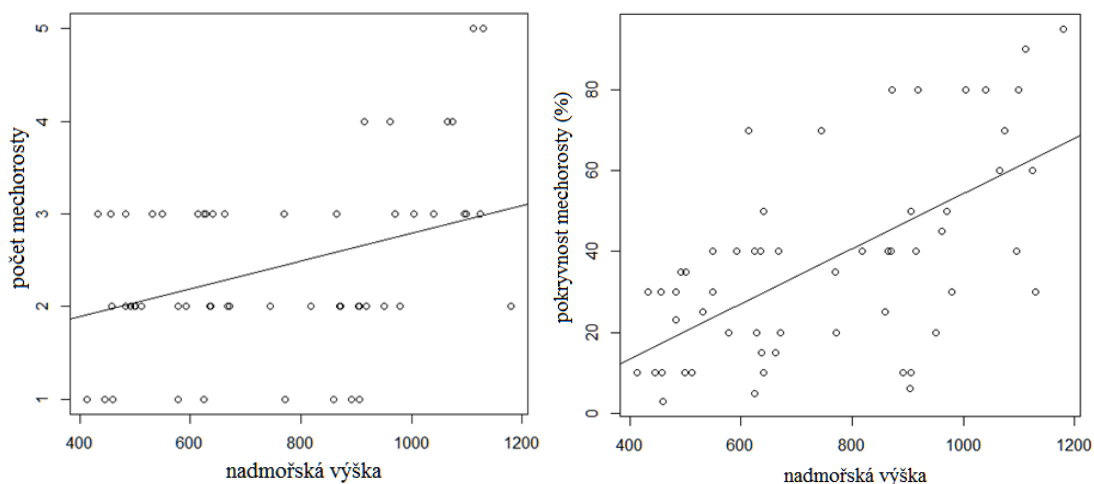
Obr. č. 7. Ordinační diagram analýzy CCA s vyobrazením všech druhů s váhou 10 – 100% a průkazné proměnné. Výsledky analýzy jsou uvedeny v tabulce č. 3. Zkratky druhů viz. příloha č. 2.

Z ordinačního diagramu (obr. č. 7) jsou patrná různá optima některých druhů vyšších rostlin na gradientu nadmořské výšky a pH. Zde je také patrná negativní korelace obou těchto faktorů. Na základě složení vegetace a formálních definic, které uvádí Chytrý et al. (2011) by se většina snímků dala zařadit do svazu *Caricion remotae* Kastner 1941 (lesní prameniště bez tvorby pěnovců), a to převážně do dvou asociací, které se u nás v rámci tohoto svazu vyskytují. Do asociace *Caricetum remotae* Kastner 1941, by se daly zařadit snímky, kde tvoří dominantu zejména ostřice řídkoklasá (*Carex remota*), která má optimum výskytu v nižších nadmořských výškách (viz. obr. č. 7), doplněná nejčastěji druhy *Veronica beccabunga*, *Impatiens noli-tangere*, *Chrysosplenium alterniflorum*, *Crepis paludosa*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Lysimachia nummularia*, *Stellaria nemorum* a mechy *Plagiomnium affine* a *Plagiomnium undulatum*. Stanoviště, kde se vyskytuje nejčastěji jako dominanta druh *Chrysosplenium alternifolium*, doplněný druhy *Cardamine amara*, *Caltha palustris*, *Impatiens noli-tangere*, *Lysimachia* sp., *Oxalis acetosella*, *Petasites albus* přibližně odpovídají asociaci *Cardamino amarae-Chrysosplenietum alternifolii* Mass 1959. Optimum výskytu druhu *Chrysosplenium alternifolium* se nachází o něco výše

než optimum druhu *Carex remota*, a to zhruba ve střední části výškového gradientu. V rámci nevápnitých lesních prameništ se u nás vzácně vyskytuje ještě asociace *Pellio epiphyllae - Chrysosplenium oppositifolii* Mass 1959, kde se jako dominantní druh vyskytuje mokryš vstřícnolistý *Chrysosplenium oppositifolium*. Tento druh jsem jako dominantu zaznamenal pouze na třech lokalitách na Kochánovských pláních v podhůří Šumavy v nadmořských výškách okolo 850 m. n. m. Častěji jsem tento druh zaznamenal současně s příbuzným mokryšem střídavolistým *Chrysosplenium alternifolium*.

Z ordinačního diagramu je patrný i vliv listnatého nadrostu na skladbu bylinného patra, který preferovaly taxony jako např. *Anemone nemorosa*, *Ranunculus* sp., *Rumex obtusifolium*, *Poa* sp., *Geum rivale*, *Epilobium montanum*.

Na všech studovaných lokalitách byl ve větší či menší míře patrný přesah druhů z okolních stanovišť. Míra ovlivnění okolní vegetací byla dosti závislá na lokalizaci samotného prameniště. V některých případech se prameniště nevyskytovala ve zcela zapojených lesních celcích a navazovala na porosty olšin v nižších nadmořských výškách, případně na horské vlhké louky ve vyšších nadmořských výškách, např. na lokalitách, které se vyskytovaly poblíž Kepel na Šumavských pláních (snímky č. 36, 37, 38 a 40). Tyto porosty byly oproti ostatním prameništům charakteristické nižší pokryvností stromového patra (do 50%) a kromě typických prameništních druhů zde často také dominovali druhy jako např. *Filipendula ulmaria*, *Chaerophyllum hirsutum* nebo *Ajuga reptans*, *Impatiens noli-tangere*, *Impatiens parviflora*. S narůstající nadmořskou výškou se zvyšovalo zastoupení mechorostů a jätrovek (viz. obr. č. 8) jako např. *Scapania undulata*, *Marchantia polymorpha* a *Conocephalum conicum* a rašeliníků *Sphagnum* sp., jejichž přítomnost a nárůst pokryvnosti (viz. obr. č. 9) s nadmořskou výškou také indikoval nárůst acidity směrem do vrcholových partií Šumavy. Početnost jednotlivých druhů mechorostů však byla obecně velmi nízká. Nejčastěji se zde vyskytovalo od jednoho do pěti druhů mechorostů. V nejvyšších nadmořských výškách měli své optimum druhy snášející kyselé prostředí, jako *Carex pilulifera*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Homogyne alpina* a *Scirpus sylvaticus*



Obr. č. 8 a 9. Závislost počtu mechorostů na nadmořské výšce (vlevo) a Závislost pokryvnosti mechového patra na nadmořské výšce. $R = 0.5827345$, $p\text{-value} = 1.283e-06$.

V rámci všech studovaných lokalit jsem zaznamenal celkem 122 druhů vyšších rostlin, z toho 20 druhů mechorostů a 102 druhů cévnatých rostlin z čehož bylo 11 druhů dřevin (stromů a keřů). Na studovaných lokalitách jsem našel některé ohrožené druhy cévnatých rostlin a mechorostů uvedené v červeném seznamu cévnatých rostlin ČR (Danihelka et al., 2012) a červeném seznamu mechorostů (Kučera & Váňa, 2005) uvedené v tab. č. 4.

Tab. č. 4. Seznam zaznamenaných zvláště chráněných druhů mechorostů a cévnatých rostlin.

	kategorie	druh	lokality
cévnaté rostliny	C3	<i>Lycopodium clavatum</i> §3	Prášily (NP Šumava), K poledníku
	C4	<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	Neurazy(polesí U jezevčín); Ujčín; Velhartice (Hanzalova louka); Velhartice (PR Borek); Prášily (NP Šumava)
		<i>Dactylorhiza fuchsii</i> §3	Prášily (NP Šumava), U Formergu; Hlavňovice, pramen Orlovské svodnice
		<i>Knautia maxima</i>	Hartmanice (PR Zežulka); Dobrá Voda (NP Šumava)
mechorosty	EN	<i>Jungermannia confertissima</i> (C2a)	Prášily (NP Šumava), Dřevěná hůl
	VU	<i>Jungermannia caespitica</i> (C2a)	Prášily (NP Šumava), U Formergu

Vysvětlivky:

C3 taxony ohrožené, **C4** taxony vzácnější vyžadující pozornost, některé druhy cévnatých rostlin jsou chráněny i vyhláškou MŽP 395/1992 Sb.: **§3** taxony Ohrožené

5. Diskuse

Ačkoli se pomocí lineárního regresního modelu podařilo prokázat lineární závislost druhové diverzity na nadmořské výšce, je zaznamenaný trend velmi slabě patrný, zejména pokud vezmu v potaz jak mechorosty, tak cévnaté rostliny. To si vysvětluji tím, že početnosti mechorostů vykazovaly s narůstající nadmořskou výškou opačný trend oproti cévnatým rostlinám a jejich početnost se s narůstající nadmořskou výškou zvyšovala. O něco patrnější se proto zdá být tento trend, pokud vezmu v potaz pouze početnosti cévnatých rostlin. Podobný trend, avšak s menšími odchylkami jsem zaznamenal, když jsem druhovou bohatost nahradil Shannonovým indexem diverzity. Ten může mít podle mého názoru větší prediktivní sílu, neboť vyjadřuje diverzitu ve smyslu vyrovnanosti společenstva (Townsend et al., 2010). Tím může částečně dojít k odfiltrování části diverzity, která je způsobena výskytem vzácných nebo méně frekventovaných druhů, a tím pádem k částečnému odfiltrování vlivu okolní vegetace. Mnoho prací, zabývajících se změnou diverzity vegetace na gradientu nadmořské výšky, poukazuje na lineární (Grytnes, 2003), častěji však na unimodální závislost tzv. „*humpback model*“, kdy druhová bohatost dosahuje vrcholu ve střední části výškového gradientu (Zapata, 2003). To v rámci střeoevropské vegetace potvrzují například Bruun et al. (2006), ti se však ve své práci zaměřují na alpskou vegetaci nad horní hranicí lesa. Tato závislost je u rostlin vysvětlována snižujícím se *species pool* a snižující se intenzitou kompetice a primární produktivity s narůstající nadmořskou výškou (Bruun et al., 2006). Tento scénář nastává v nížinách, kde je velká produktivita, a *species pool* je větší, ale lokální diverzita je částečně limitována kompetičním vyloučením. Ve středních nadmořských výškách je sice *species pool* menší, je zde však převážen menší mírou kompetičního vyloučení, proto má zde diverzita své maximum. Ve vyšších nadmořských výškách pak klesá velikost *species pool* a s ním i druhová bohatost (Bruun et al., 2006). Chování diverzity se může navíc napříč jednotlivými taxony lišit, a to jak na úrovni nízkých a středních nadmořských výšek, tak na regionální i nadregionální úrovni. V rámci střeoevropské vegetace se vztahem v diverzitě lesních nevápnitých prameništ na výškovém gradientu doposud nikdo nezabýval. Určitá závislost se však dá odvodit, pokud se zaměřím na půdní reakci, pro kterou je tento vztah popisován. Neboť jak jsem prokázal, pH silně koreluje s nadmořskou výškou (viz. výsledky). Grime (1973) například popisuje tento typ závislosti pro druhy cévnatých rostlin na gradientu pH od 3,1 do 7,5. Přičemž nejvyšších hodnot diverzity je dosaženo v rozsahu pH od 6,1 do 6,5. Audorff et al. (2009) na základě dat z mapování prameništní vegetace ve střední Evropě a na základě výběru 24 prameništních druhů jako např. *Carex remota*, *Chrysosplenium alterniflorum*, *Calamagrostis villosa*, sestavili potenciální a reálnou *species pool* křivku pro tyto druhy ve vztahu k pH. Ti zaznamenali nárůst diverzity ze zásaditého prostředí na hodnoty pH okolo 7, kde měla diverzita své optimum. V rozmezí hodnot pH 7 – 5,8

diverzita mírně klesá nebo je téměř totožná, a následně při hodnotách $\text{pH} < 5,5$ dochází k jejímu rapidnímu poklesu. Chytrý et al. (2003) však dále poukazují na existenci různých typů závislostí druhové bohatosti na pH na lokální úrovni pro různé typy středoevropské vegetace. To je vysvětlováno tím, že každé jednotlivé stanoviště v moderní krajině hostí specifický *species pool*, který se liší ve své evoluční a migrační historii (Chytrý et al., 2003). Pozitivní lineární závislost zde byla prokázána mezi nárůstem pH a druhovou diverzitou v rámci listnatých lesů, naproti tomu unimodální závislost v rámci slatinišť a přechodových rašelinišť. V rámci rozsahu pH jsou však lesní prameniště blíže opadavým listnatým lesům, oproti slatiništím a přechodovým rašeliništím, kde je patrný velký rozsah pH . Pro opadavé lesy byl navíc stejný pozitivní vztah druhové bohatosti na pH potvrzen například z jižního Švédska (Brunet et al., 1997), Belgie (Dumortier et al., 2002), ale také v rámci jehličnatých lesů, například z Rakouských Alp (Exner et al., 2002), mokřadů v centrálním Švédsku (Gunnarson et al., 2000) nebo chudých slatinišť v západních Karpatech (Hájková & Hájek, 2003). Stejný trend v rámci našeho území zaznamenala Laburdová (2011), kdy s rostoucím pH se zvyšuje i počet druhů cévnatých rostlin. To vysvětluje tím, že studovaná prameniště jsou na poněkud kratším gradientu pH (chybí zde vápnitá prameniště), než ty lokality na kterých prokázali unimodální závislost počtu druhů cévnatých rostlin na gradientu pH v rozmezí mezi 5 – 8 Hájková & Hájek (2003). Stejně tak Dupré (2002) uvádí, že toto měření může být ovlivněno tím, že ke snímkování dochází v rámci krátkého gradientu pH , který se nachází v určité části pH /kalcium gradientu. Přesnost měření se také zvyšuje s větším množstvím snímkových lokalit. Například Chytrý et al. (2003) pro odhad lineární závislosti mezi diverzitou a pH v rámci listnatých lesů na území České republiky použili soubor, který obsahoval celkem 2473 snímkových ploch. Pro určení unimodální závislosti v rámci vegetace slatinišť a přechodových rašelinišť pak použili téměř 400 snímkových ploch z České národní fytoecologické databáze. Pro co nejpřesnější odhad závislosti by bylo proto nutné provést výrazně větší počet měření a zaměřit se pokud možno na co nejširší možnou škálu výškového gradientu, respektive pH , která je v rámci lesních nevápnitých pramenišť omezená. To co může dále ovlivňovat odhad závislosti je nestálost některých faktorů, které změnou v čase ovlivňují podmínky stanovišť (Nováková, 2014). V rámci mé práce však nebyl vztah pH a diverzity prozkoumán, právě kvůli silné korelaci tohoto faktoru s nadmořskou výškou, čímž by došlo ke zkreslení výsledků lineárního modelu, a proto ho nemohu potvrdit ani vyvrátit. V rámci své práce jsem však zaznamenal nejvyšší, ale zároveň i nejnižší početnosti druhů v rozsahu pH mezi 6,3 – 7,3. To může být dáno i tím, že největší podíl měření byl právě v tomto rozsahu, neboť s nadmořskou výškou docházelo jen k minimálním změnám v naměřených hodnotách pH a k výraznému poklesu docházelo až ve vyšších nadmořských výškách okolo 1000 m. n. m. Z grafů závislostí jsou dále patrné velké výkyvy v početnostech druhů v rámci podobných nadmořských výšek. Podobné výkyvy v druhové bohatosti na gradientu nadmořské

výšky zaznamenali Grytnes (2003) a Bruun et al. (2006) a na gradientu pH pak například i Chytrý et al. (2003). To poukazuje na to, že každá jednotlivá lokalita je svým způsobem unikátní a její bohatost je spíše než na určitém gradientu (nadmořská výška, pH) závislá na mnoha dalších faktorech, jež zde byly popsány a na jejich vzájemné interakci v prostoru a v čase. Pokud však bereme lokality jako celek v rámci tohoto gradientu, je vliv nadmořské výšky (resp. pH) na druhovou diverzitu nezpochybnitelný.

Na prameništích jsem zaznamenal v průměru 14 druhů vyšších rostlin na lokalitu (minimum 6, maximum 21). Početnosti, které jsem zaznamenal, se zhruba shodují s počty druhů, které uvádí Hájková & Hájek in Chytrý (2011). Ti popisují trochu odlišné početnosti v rámci jednotlivých asociací. V rámci asociace *Caricetum remotae* a *Cardamino - Chrysosplenietum alternifolii* se vyskytuje obvykle 10 – 20 druhů cévnatých a pouze 1 – 3 resp. 1 - 6 druhů mechorostů na plochách 1 – 50 m² resp. 4 – 25 m². Druhová bohatost je nejnižší u asociace *Pellio ephiphyllae - Chrysosplenietum oppositifolium*, kde bylo na stejně velkých plochách zaznamenáno kolem 10 druhů cévnatých a 1 – 3 druhy mechorostů. Podobné průměrné počty druhů zaznamenal při výzkumu oligotrofních prameniští na Slovensku Valachovič (1999). Ten uvádí v průměru 15 druhů vyšších rostlin v rámci asociace *Caricetum remotae* a 16 druhů pro asociaci *Cardamino - Chrysosplenietum alternifolii*. Jak oba autoři shodně uvádějí, všechny asociace v rámci svazu *Caricion remotae* se vyznačují nízkou diverzitou a pokryvností mechového patra, které je zde soustředěno převážně na mrtvé dřevo a kameny (Hájková & Hájek in Chytrý, 2011). Výraznější pokryvnosti mechorostů jsem zaznamenal až s narůstající nadmořskou výškou. Malé zastoupení mechorostů a jejich nízkou pokryvnost si vysvětlují velmi vysokou pokryvností bylinného patra, které mnohdy vykazovalo vícevrstevnou strukturu, kterou popisuje Hájková & Hájek in Chytrý (2011) nebo přítomností trvale tekoucí vody. Nárůst pokryvnosti mechorostů s nadmořskou výškou může být zapříčiněn vyšší skeletovitostí substrátu. Se zvyšujícím se sklonem svahů ve vyšších nadmořských výškách a rychlejším prouděním vody, dochází k odnosu jemnozrnného materiálu a na lokalitách tak převládá štěrkovitý a kamenitý substrát, který vyhovuje převážně mechorostům (Valachovič, 2001).

Na diverzitu studovaných lokalit měla vliv i pokryvnost stromového patra resp. množství světla procházejícího korunovým zápojem. Tato závislost je však velmi málo průkazná a navíc není její věrohodnost podpořena výsledky dalších studií. Určitá závislost mezi diverzitou rostlin a korunovým zápojem byla zaznamenána jen v rámci tropických oblastí (Nadcarni, 1994), a není ji tedy možné vztáhnout na středoevropskou vegetaci. Nezpochybnitelný je naopak efekt pokryvnosti stromového patra na světelný režim, který ovlivňuje složení společenstev prameništní vegetace (Chytrý et al., 2001), což je podrobněji rozebráno v úvodu této práce. Tento vztah se ovšem v rámci mé práce nepotvrdil.

To může být způsobeno nepřesným odhadem pokrývnosti stromového patra. Pro přesné určení je zapotřebí vyhotovit sférické fotografie stromového patra, které je nutné následně analyzovat tak, jak uvádí například Laburdová (2011). Ta zjistila v rámci svého výzkumu lesních pramenišť pozitivní vztah mezi korunovým zápojem a pokrývností a početností mechorostů, ten však není v této práci dále komentován a i zde je tato závislost velmi slabě průkazná.

Z výsledků je dále patrné, že nadmořská výška vysvětlovala v rámci studovaných lesních pramenišť jen malý podíl variability v druhové diverzitě a druhové kompozici. Největší podíl variability v druhové diverzitě (cca 20%) byl zaznamenán při použití Shannonova indexu druhové diverzity. V rámci druhové variability vysvětlovala nadmořská výška ještě méně; jen cca 3,5 % variability. Ale i v kombinaci s dalšími faktory se podařilo průkazně vysvětlit jen malý podíl variability. Pomocí faktorů nadmořské výšky, pH a listnatého nadrostu se podařilo vysvětlit přibližně jen 10 % variability ve složení prameništní vegetace. V jiné studii zabývající se lesními prameništi ve střední Evropě, kterou publikovali Audorff et al. (2011) se podařilo pomocí 18 proměnných prostředí, zahrnujících soubor fyzikálních a chemických parametrů prostředí, odpovídajících za aciditu lokalit, která je v těsném vztahu s nadmořskou výškou, vysvětlit pouze 18,8 % variability ve složení vegetace lesních pramenišť. Stejně nízkou prediktivní sílu těchto faktorů prostředí zaznamenali ve svém výzkumu i Spitale et al. (2012), kde tyto faktory vysvětlovaly méně než 17 % z celkové variability. Schweiger & Beierkuhnlein (2014) byli na základě výběru deseti relevantních abiotických faktorů prostředí včetně teploty prameništní vody, která má podle jejich názoru velký vypořádací potenciál, schopni vysvětlit celkem 35% celkové druhové variability. Z toho vyplývá, že diverzita a druhové složení vegetace lesních nevápničných pramenišť nejen v západních Čechách závisí z větší části na ostatních faktorech, které nejsou bezprostředně spojené s nadmořskou výškou. Významný vliv má jistě světelný režim, neboť množství dostupného světla ovlivňuje složení bylinného patra, a to zejména výskyt dominantních druhů, avšak jak uvádí Beierkuhnlein & Gräsele (1998) nemá tento faktor větší vliv než míra acidity. Významným faktorem, vysvětlujícím velkou část nevysvětlené variability je jistě i vliv okolní vegetace (Kraus, 2010). Schweiger & Beierkuhnlein (2014) uvádí, že velký význam by mohly mít interspecifické rozdíly v disperzních schopnostech jednotlivých druhů a vliv geografické vzdálenosti mezi jednotlivými lokalitami. Ti však ve své studii pomocí faktoru geografické vzdálenosti vysvětlili pouze 7,1 % variability v porovnání s výsledky Audorffa et al. (2011), jimž se podařilo pomocí stejného faktoru vysvětlit pouze 3,6 % celkové variability. Tento významný faktor přesto nemůže odpovídat na velkou část nevysvětlené variability, která připadá na biotické interakce (Schweiger & Beierkuhnlein, 2014). Vždy se však bude jednat o celou řadu faktorů, které svým spolupůsobením ovlivňují heterogenitu prostředí, která se v tomto smyslu zdá být klíčovým faktorem jak pro diverzitu, tak složení prameništní vegetace. Prostředí s větší heterogenitou obvykle

hostí větší množství mikrostanovišť, což pozitivně ovlivňuje jak druhovou diverzitu, tak druhovou variabilitu (Lundholm, 2009). Významný vliv ve vztahu k heterogenitě má podle mého názoru charakter disturbancí a vodní režim na prameništi. Vodní režim je nejvíce ovlivňován vydatností pramene, případně množstvím a charakterem vývěrů, ale také sklonem svahu a tvarem terénu. Častým zdrojem disturbancí může být člověk při provádění lesnických prací, ale mnohem častěji lesní zvěř, která má významný vliv, neboť svojí činností (rozdupáváním, rozrýváním, rozválením, případně spásáním) ovlivňuje jak charakter prameniště, tak kompetiční vztahy mezi druhy (Shelton et al., 2014).

5.1. Možné nedostatky

Heterogenita pramenišť v prostoru a čase představuje vážný metodický problém při jejich popisu (Simon et al., 2008). K ovlivnění dat změřených chemických a fyzikálních parametrů vody mohlo dojít díky nedostatečné standardizaci, neboť kvalita vody se při průsaku několika metry husté vegetace může měnit (Audorff, 2011). To je problém zejména těch lokalit, kde není přesně patrné místo vývěru, případně pokud je vývěrů několik nebo jsou tato místa kryta souvislou vrstvou vegetace. V některých případech také nebylo možné odebrat žádný vzorek vody pro analýzu kvůli nedostatečné vydatnosti pramene. Přesnost měření může být také ovlivněna aktuálními povětrnostními podmínkami, jako je déšť nebo naopak sucho. Chemické parametry vývěru (pH a E_c) jsou sice relativně stabilní, ale ve vlastním tělese prameniště kolísají v závislosti na aktuálním přítoku vody ze srážek. Vydatnost méně vydatných pramenů také může během roku dosti kolísat. Stejně tak silně kolísá teplota vody v povrchové vrstvě u méně zastíněných pramenišť v závislosti na osvitu a lokálním příronu vody z vývěru. To se v mém případě projevilo v poměrně vysokých změřených teplotách prameništní vody. Pro přesnější odhad teploty by proto bylo možná vhodné snímkové lokality navštívit v zimním měsíci ještě jednou, kdy je také na prameništích menší pokrývnost vegetace a je možné lépe určit přesné místo vývěru. To však neřeší problém méně vydatných pramenišť.

6. Závěr

Již předchozí studie poukázaly na vliv gradientu nadmořské výšky na složení a druhovou bohatost vegetace, k níž dochází skrze měnící se aciditu. Acidita zásadním způsobem ovlivňuje dostupnost základních živin a uvolňování fytotoxických prvků. Na tyto změny reaguje prameništní vegetace změnou

druhového složení v závislosti na toleranci jednotlivých druhů, ale také poklesem diverzity v prostředí s větší aciditou, což souvisí s převahou species pool kalcikolních druhů na našem území.

To částečně potvrzují i výsledky mé práce, kde jsem v rámci mapování vegetace lesních nevápnitých pramenišť západních Čech zaznamenal monotónní trend v poklesu druhové diverzity vyšších rostlin na gradientu nadmořské výšky od pahorkatin do hor v rozsahu cca 400 – 1200 m. n. m. Podle předpokladu jsem také prokázal silnou závislost jednotlivých fyzikálních a chemických parametrů prostředí, zejména pH, na nadmořské výšce. Trend poklesu druhové diverzity na nadmořské výšce však byl poměrně slabě průkazný a to jak při využití početnosti druhů, tak diverzity ve smyslu vyrovnanosti společenstva. Navíc jsem zaznamenal velké odchylky v početnostech druhů v rámci podobných nadmořských výšek. To poukazuje na unikátnost každé jednotlivé lokality, jejíž druhovou bohatost spíše než vliv gradientu nadmořské výšky, ovlivňuje celá řada biotických i abiotických faktorů, které se vzájemně ovlivňují v prostoru a čase. Klíčovým faktorem pro biodiverzitu i druhovou variabilitu se pak zdá být heterogenita prostředí, která je výsledkem vzájemného spolupůsobení těchto faktorů. Heterogenita pramenišť se však také ukázala z metodického hlediska jako poměrně závažný problém. Na gradientu nadmořské výšky a pH docházelo i ke změně druhového složení, kde jsem zaznamenal různá optima některých druhů vyšších rostlin na tomto gradientu. V souladu s tvrzením ostatních autorů se ukázalo, že lesní nevápnitá prameniště jsou co do počtu druhů poměrně chudým společenstvem. Na většině studovaných lokalit převládaly především cévnaté rostliny, které často dosahovaly vysokých pokryvností na úkor mechorostů. Se zvyšující se nadmořskou výškou a skeletovitostí půdy se však pokryvnosti mechorostů zvyšovaly. Druhovým složením se studovaná lesní prameniště nijak zásadně neliší od lesních pramenišť, která jsou popisována z našeho území. Zaznamenal jsem zde jak typické prameništní druhy, tak druhy okolních fytocenóz tolerující zejména vlhkost, zástin a časté disturbance. Často popisovaný vliv světelného režimu na složení vegetace se v rámci mé práce neprokázal.

Počet druhů vyskytujících se na lokalitě je dnes důležitým kritériem pro hodnocení kvality biotopu. Tento počet se často mění v závislosti na změně podmínek stanoviště. Přirozeně nízkou diverzitu zaznamenáváme na extrémních stanovištích, kde několik málo dominantních druhů, adaptovaných na podmínky prostředí nebo druhů s širokou ekologickou amplitudou kompetičně vítězí nad ostatními. Lesní prameniště svým způsobem představují v kontextu lesa extrémní stanoviště, proto je jejich bohatost v porovnání s okolní vegetací podstatně nižší, to je však dáno i malou rozlohou, která může hostit jen omezený počet druhů. Význam pramenišť je však o to větší, neboť se zde vyskytují druhy, které jinde v okolní

krajině nenajdeme, a které by dost možná z dnes již z větší části člověkem
pozměněné krajiny vymizely.

7. Literatura

- AUDORFF V., KAPFER J., BEIERKUHNEIN C., 2011: The role of hydrological and spatial factors for the vegetation of Central European springs.
- AUDORFF V., BEIERKUHNEIN C., ZANG CH., 2009: Is the delineation of niche attributes a matter of spatial scale? *Journal of Biogeography* 15: 212–218.
- BEIERKUHNEIN C., GRASLE W., 1998: The influence of light regime and water chemistry on the structure of forest spring vegetation In: Botosaneanu L. (ed.), *Crenobiology*: 9–22, Backhuys Publishers, Leden.
- BEIERKUHNEIN C., DURKA W., 1993: Beurteilung von Stoffausträgern immissionsbelasteter Waldökosysteme Nordostbayerns durch Quellwasseranalysen. *Forstwiss. Centralbl.* 112: 225–239.
- BRUNET J., FALKENGREN-GRERUP U., RÜHLING A., TYLER G., 1997: Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *Journal of Vegetation Science* 8: 329–336.
- BRUUN H. H., MOEN J., VIRTANEN R., GRYTNES J. A., OKSANEN L., ANGERBJORN A., 2006: Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17 (1): 37–46.
- BŘICHÁČEK J., (eds.), 2004: Příroda plzeňského kraje. Krajský úřad Plzeňského kraje. Plzeň. 171s.
- DANIHELKA J., CHRTEK J. Jr., KAPLAN Z., 2012: Checklist of vascular plants of the Czech Republic. *Preslia* 84: 647–811.
- 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. *Forest Ecology Management* 158: 85–102.
- DUPRÉ C., WESSBERG C., DIEKMANN M., 2002: Species richness in deciduous forests: Effects of species pools and environmental variables. *Journal of Vegetation Science* 13: 505–516.
- EFFMERTOVA J., 2005: Vegetace rašelinných a mokřadních luk VVP Boletce. Ms. Bc. Pr. Kat. Bot. Přírod. Fak. MU Brno
- EMLEN J. M., 1973: *Ecology: An Evolutionary Approach*. Addison-Wesley. Reading. Mass. USA
- ESRI, 2008: ArcGIS 9.3 software. Redlands, California, USA.
- EWALD J., 2002: A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices. *Journal of Vegetation Science* 13: 191–198.
- EXNER A., WILLNER W., GRABHERR G., 2002: *Picea abies* and *Abies alba* forests of the Austrian Alps: numerical classification and ordination. *Folia Geobot.* 37: 383–402.
- FAJMANOVA E., 1990: Fytocenózy svazu *Cardaminion amarae* Maas 1959 v Javorníkoch. *Biológia (Bratislava)* 46: 57–61.
- GRIME J. P., 1973: Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151–167.
- GRYTNES J. A., 2003: Species – richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 291 – 300.

- HADAČ E., 1983: A survey of plant communities of springs and mountains brooks in Czechoslovakia. *Folia Geobot. Phytotax.* 18: 339–353.
- HADAČ E., 1981: Rostlinná společenstva pramenišť. *Zpr. Čs. Bot. Spol., Mater.* 2: 58–60
- HÁJEK J., KUČERA J., 2002: Orlické hory. In: FALTYSOVÁ H., MACKOVIČIN P., SEDLÁČEK M. (eds.): Chráněná území ČR 5. Královéhradecko: 273–315. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Ekocentrum Brno. Praha.
- HÁJEK M., HEKERA P., HÁJKOVÁ P., 2002: Spring fen vegetation and water chemistry in the Western Carpathian flysch zone. *Folia Geobotanica* 37: 205–224.
- HÁJEK M., HÁJKOVÁ P., 2007: Hlavní typy rašelinišť z botanického hlediska. *Zprávy České Botanické Společnosti* 22: 19–28.
- HÁJKOVÁ P., HÁJEK M., APOSTOLOVÁ I., ZELENÝ D., DÍTĚ D., 2008: Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires. *Journal of Biogeography* 35: 282–294.
- HÁJKOVÁ P., HÁJEK M., 2011: Caricion remotae Kastner 1941 In: CHYTRÝ M. (ed): Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace. Academia. Praha: 582 – 596.
- HEINO J., PAAVOLA R., VIRTANEN R., MUOTKA T., 2005: Searching for biodiversity indicators in running waters: Do bryophytes, macroinvertebrates, and fish show congruent diversity patterns? *Biodiv. Cons.* 14: 415–428.
- HENNEKENS S. M., SCHAMINÉE J. H. J., 2001: TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589–591.
- HETTENBERGEROVÁ E., 2006: Vliv kontaktních fytocenóz na druhové složení prameništích slatinišť - Diplomová práce. ÚBZ PŘF MU, Brno.
- CHYTRÝ M., KUČERA T., KOČÍ M., GRULICH V., LUSTYK P. [eds.] 2010: Katalog biotopů České republiky, 2.vyd., Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- CHYTRÝ M., KUČERA T., KOČÍ M. (eds.), 2001: Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- CHYTRÝ M., TICHÝ L., ROLEČEK J., 2003: Local and regional patterns of species richness in Central European vegetation types along the pH/calcium gradient. *Folia Geobotanica* 38: 429 – 442.
- JEFFRIES M. J., 1997: Biodiversity and conservation. Routledge, London, 208 s.
- JIROUŠEK M., HÁJEK M., BRAGAZZA L., 2011: Nutrient stoichiometry in *Sphagnum* along a nitrogen deposition gradient in highly polluted region of Central-East Europe. *Environmental Pollution* 159: 585–590.
- JOST L., 2006: Entropy and diversity. *Oikos* 113: 110–116.
- KRAUS J., 2010: Vegetace lesních pramenišť Bílých Karpat a její vztah k druhovému složení okolí - Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Ústav botaniky a zoologie, Masarykova univerzita v Brně. Brno. 75s.
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J.jun., KAPLAN Z., KIRSCHNER J., ŠTĚPÁNEK J., 2002: Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.
- KUČERA J. [ed.], 2009: Mechorosty české republiky, on line klíče, popisy a ilustrace, online: <http://botanika.prf.jcu.cz/bryoweb/klic/index.php>
- LABURDOVA J., 2012: Vztah vegetace pramenišť západočeské zřídelní oblasti k chemismu prostředí - Diplomová práce. Masarykova univerzita v Brně. Přírodovědecká fakulta ústav Botaniky a Zoologie.
- MORAVEC J., 1994: *Fytocenologie*. Academia, Praha.

- MYŠKOVÁ J, 2009: Prameništní vegetace Orlických hor a její sezonní dynamika mechového patra - Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta ústav Botaniky a Zoologie. Masarykova univerzita v Brně.
- NADKARNI M. N., 1994: Diversity of Species and Interactions in the Upper Tree Canopy of Forest Ecosystems. *American Zoology* 34: 70-78.
- NAVRÁTILOVÁ J., NAVRÁTIL J., HÁJEK M., 2006: Relationships between environmental factors and vegetation in nutrient-enriched fens at fishpond margins. *Folia Geobotanica* 41: 353–376.
- NOVÁKOVÁ Z., 2014: Vztah diverzity rostlin a diverzity biotopů v CHKO Křivoklátsko - Bakalářská práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie. Přírodovědecká fakulta UK. Praha.
- PÄRTEL M., 2002: Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology* 83: 2361–2366.
- PEET R. K., CHRISTENSEN N. L., 1980: Hardwood forest vegetation of the North Carolina piedmont. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 69: 14–39.
- ROSENZWEIG M. L., ABRAMSKY Z., 1993: How are diversity and productivity related In: RICKLEFS R. E., SCHULTER D., (Eds.), 1993: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press. Chicago, Ill, USA
- ROXBURGH S. H., SHEA K., WILSON J. B., 2004: The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species koexistence. *Ecology* 85 (2): 359–371.
- SEKULOVÁ L., HÁJEK M., HÁJKOVÁ P., MIKULÁŠKOVÁ E., ROZBROJOVÁ Z., 2011: Alpine wetlands in the West Carpathians: vegetation survey and vegetation-environment relationships. *Preslia* 83: 1-24.
- SHELTON A. L., HENNING A. J., SCHULTZ P., CLAY K., 2014: Effects of mundant white-tailed deer on vegetation, animals, mycorrhizal fungi and soils. *Forest Ecology and Management* 320: 39-49.
- SCHUSTER B., DIEKMANN M., 2003: Changes in species density along the soil pH gradient – Evidence from German plant communities. *Folia Geobotanica* 38: 367 –379.
- SCHWEIGER A. H., BEIERKUHNEIN C., 2014: Water temperature and acidity regime shape dominance and beta-diversity patterns in the plant communities of springs. *Frontiers of Biogeography* 6(3): 132 – 143.
- SIMON O., KUBÍKOVÁ L., DORT B., FRICOVÁ K., 2008: Prameništní komplexy v Šumaském podhůří jako počátek detritových řetězců povodí s výskytem perlorodky říční (*Margatitifera margaritifera* L.). Posterové sdělení. Výzkum v ochraně přírody. 9. – 12. září 2008. Olomouc.
- SJÖRS H., 1950: On the Relation between Vegetation and electrolytes in north swedish mire waters. *Oikos* 2: 241–258.
- SOFRON J., VONDRÁČEK M., 1986: Vegetace pramenů Královského hvozdu na Šumavě. *Zpr. Západočes. Kraje. Přír.*: 32-33.
- SPITALE D., LEIRA M., ANGELI N., CANTONATI M, 2012: Environmental classification of springs of the Italian Alps and its consistency across multiple taxonomic groups. In: CANTONATI M., FÜREDER L., JÜTTNER I., COX E.J. (Eds.). *Ecology of Springs*. *Freshwater Science* 31: 563-574.

- STROHBACH M., AUDORFF V., BEIERKUHLEIN C, 2009: Drivers of species composition in siliceous spring ecosystems: groundwater hydrochemistry, catchment traits or spatial factors? *J. Limnol.* 68: 375-384.
- TER BRAAK C. J. F., ŠMILAUER P., 2002: CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, USA.
- TICHÝ L., 2002: JUICE, software for vegetaion classificaton. *Journal of vegetation science* 13: 451–453.
- TOWNSEND C. R., BEGON M., HARPER J. L., 2010: Základy ekologie. Univerzita palackého v Olomouci, Olomouc, 505 s.
- VALACHOVIČ M. (ed.), 2001: Rastlinné spoločenstvá Slovenska 3. Vegetácia mokradí. Veda, Bratislava, 435 pp.
- WALKER D. A., BOCKHEIM J. G., CHAPIN F. S., EUGSTERW I., NELSON F. E., PING C. L., 2001: Calcium-rich tundra, wildlife, and the "Mammoth Steppe". *Quatern. Sci. Rev.* 20: 149–163.
- ZAHRADNICKÝ J., MACKOVČIN P., 2004: Chráněná území ČR. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- ZAPATA F. A., GASTON K. J., CHOWN S. L., 2003: Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology* 72 (4): 677–690.
- ZOLLHOFER J. M., BRUNKE M. GONSER T., 2000: A typology of springs in Switzerland integrating habitat variables and fauna. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 121: 349-376.

Příloha č. 1

č. snímku	počet druhů	nadmořská výška (m.n.m)	nadrost	pH	Ec (μs)	E ₃ (%)	Teplota (°C)	ShannonEq	Orientace (°)	Sklon (°)	GPS (S - JTSK)	
1	13	434	SM	7,08	144	60	13,8	7,170676		0	13.5284	49.6823
2	6	446	SM	5,9	199,7	80	14,7	2,801066		0	13.5353	49.6804
3	10	458	L	7,86	287	70	20,3	5,103875		0	13.5541	49.683
4	19	456	SM	6,2	207	40	18,1	9,583089		0	13.5685	49.4867
5	14	468	L	7,33	184	60	16,1	6,171858	202	5	13.5935	49.6749
6	13	414	SM	6,6	207	70	11,8	8,846306		0	13.5499	49.6751
7	5	460	SM	7,1	440	90	14,5	3,490343		0	13.5529	49.4923
8	14	500	SM	7,2	135	40	19	8,846306	45	10	13.5433	49.5517
9	16	502	L	6,8	209	60	19,5	10,27794	45	10	13.5441	49.5486
10	14	512	SM	6,6	175,1	70	18,7	9,77668		0	13.5425	49.5486
11	13	484	SM	6,29	127	70	13,9	8,084915	360	8	13.5495	49.4464
12	18	550	SM			80		14,15404		0	13.571	49.438
13	14	578	SM	6,67	225	90	17,5	11,47304	45	8	13.5481	49.4269
14	10	595	J	6,76	117	40	12,5	2,484323	45	10	13.5493	49.4241
15	11	578	SM	7,75	318	90	15,8	6,88951	225	10	13.5237	49.4188
16	11	635	SM	7,35	132	60	13,2	6,488296	360	8	13.531	49.4315
17	12	593	SM	7,15	266	90	13,5	9,115716	45	10	13.3917	49.2805
18	20	614	SM	7,45	190	70	13,1	10,38124	315	6	13.4243	49.279
19	17	641	L	6,83	113,2	40	18,7	11,35888	315	7	13.4278	49.2788
20	18	578	SM	7,26	257	60	20,3	9,974182	315	4	13.4513	49.3156
21	15	638	SM	6,43	141	85	11,2	12,4286	45	4	13.4775	49.3167
22	13	624	SM	6,81	109,2	60	19,6	7,924823	360	6	13.4833	49.3183
23	20	770	J	7,05	98,5	40	13,5	14,58509	45	7	13.4026	49.2565
24	15	772	SM	6,39	102,5	40	12,7	8,16617	45	7	13.4026	49.2565
25	17	668	SM	6,98	184,2	70	20,5	11,47304	360	9	13.4047	49.2601
26	12	640	SM			50		7,538325	45	6	13.4053	49.2642
27	11	1005	SM	6,01	48,5	70	13,8	6,488296	90	9	13.3678	49.1184
28	16	980	SM	6,5	39	60	13	8,414867	90	9	13.3696	49.1178
29	14	1041	J	5,97	81,5	80	10,4	8,16617	45	10	13.3635	49.1196
30	17	1066	J	6,3	48,5	60	8,3	9,487736	45	9	13.3625	49.1193
31	14	1075	J	5,11	48,5	40	10,8	6,958751	45	6	13.358	49.1197
32	10	1130	SM	4,41	29,1	50	8,2	3,857426	45	5	13.35	49.1172
33	12	904	SM			40		4,095955	180	6	13.3748	49.12799
34	8	891	SM	6,99	88,5	50	12,2	4,66459	135	10	13.3706	49.1881
35	16	915	J	6,82	128,5	40	8,5	10,27794	135	10	13.3702	49.1861
36	10	906	SM			40		5,989452	45	11	13.3717	49.1826
37	10	950	J	6,74	62,6	60	11,2	5,584528	135	5	13.3681	49.1783
38	14	970	J	6,3	53,8	50	10,4	6,958751	360	4	13.3702	49.1769
39	13	865	SM	6,71	130,7	30	14,3	8,004469	90	8	13.355	49.2141
40	12	919	SM	6,45	31,5	40	10,9	6,296538		0	13.3514	49.1799
41	15	870	SM	5,61	63,3	60	13,4	8,16617	45	13	13.3868	49.1764
42	12	860	J	6,15	42	40	10,3	5,697343	45	10	13.398	49.1723
43	17	871	SM	6,95	48,5	40	13,3	4,526731	45	13	13.4156	49.1659
44	11	744	SM	6,9	83,3	50	12,6	4,572225	45	6	13.4242	49.1675
45	12	819	SM			70		9,207331	45	13	13.4228	49.1632
46	10	1100	SM	6,01	65,5	50	12,4	4,481689	270	7	13.3825	49.0809
47	11	1111	J	5,16	47	80	11,1	3,560853	315	7	13.3841	49.0768
48	10	1180	J	3,4	47,5	30	9,9	4,618177	315	11	13.389	49.0724
49	10	1180	J			10		5,754603	315	10	13.388	49.0683
50	18	962	SM	6,25	192	50	12,7	9,299866	135	10	13.3699	49.0994
51	10	662	L	7,34	246	50	14,4	8,584858		0	13.7791	49.5937
52	13	624	SM	7,21	232	60	13,5	8,935213		0	13.726	49.567
53	13	493	J	7,63	286	65	15,9	10,17567	45	10	13.6026	49.598
54	13	628	SM	7,16	212	70	13,8	9,025013		0	13.4288	49.3732
55	14	672	SM	7,01	198	60	13,4	10,17567	180	7	13.4012	49.2425
56	15	905	J	6,89	87	60	12,1	8,004469	90	7	13.4406	49.1488
57	15	1095	SM	5,47	76	70	9,7	11,24586		0	13.3593	49.0974
58	16	1125	SM	5,02	46	50	8,9	9,974182		0	13.3401	49.1017
59	13	484	SM	7,33	234	70	15,2	9,299866	270	6	13.4713	49.54084
60	12	532	SM	7,12	198	75	14,5	9,583089		0	13.4828	49.52923
61	14	550	SM	7,01	176	80	13,1	11,58835		0	13.4827	49.51735

Příloha č. 2

Druhy zobrazené v ordinačním diagramu na obr. č. 7:

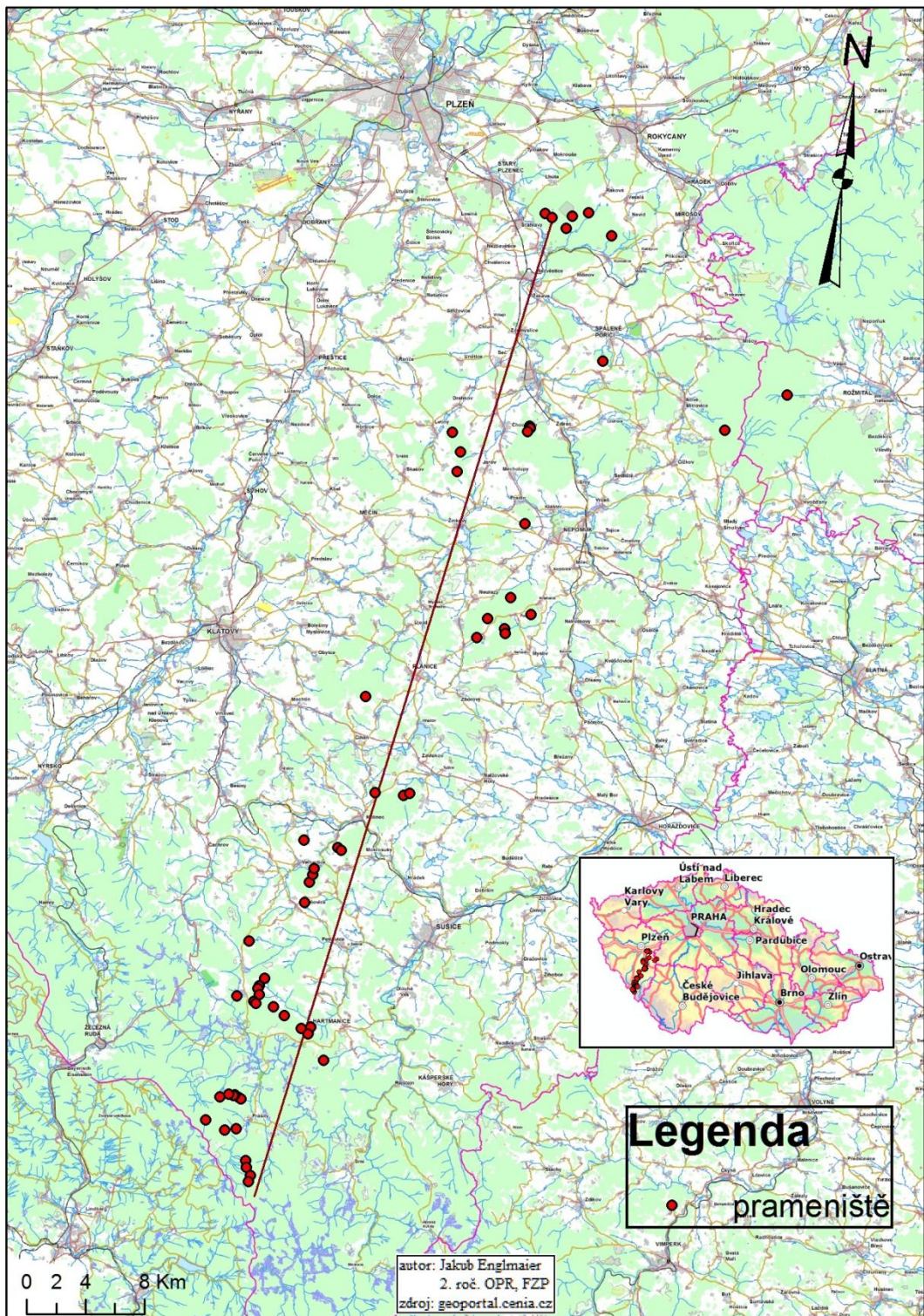
a) mechorosty

<i>PseaEle</i>	Pseudotaxiphillum elegans	<i>ConcConc</i>	Conocephalum conicum
<i>Sphg-Sp.</i>	Sphagnum sp.	<i>ChilPoly</i>	Chiloscyphus polyanthos
<i>ScapUnd</i>	Scapania undulata		

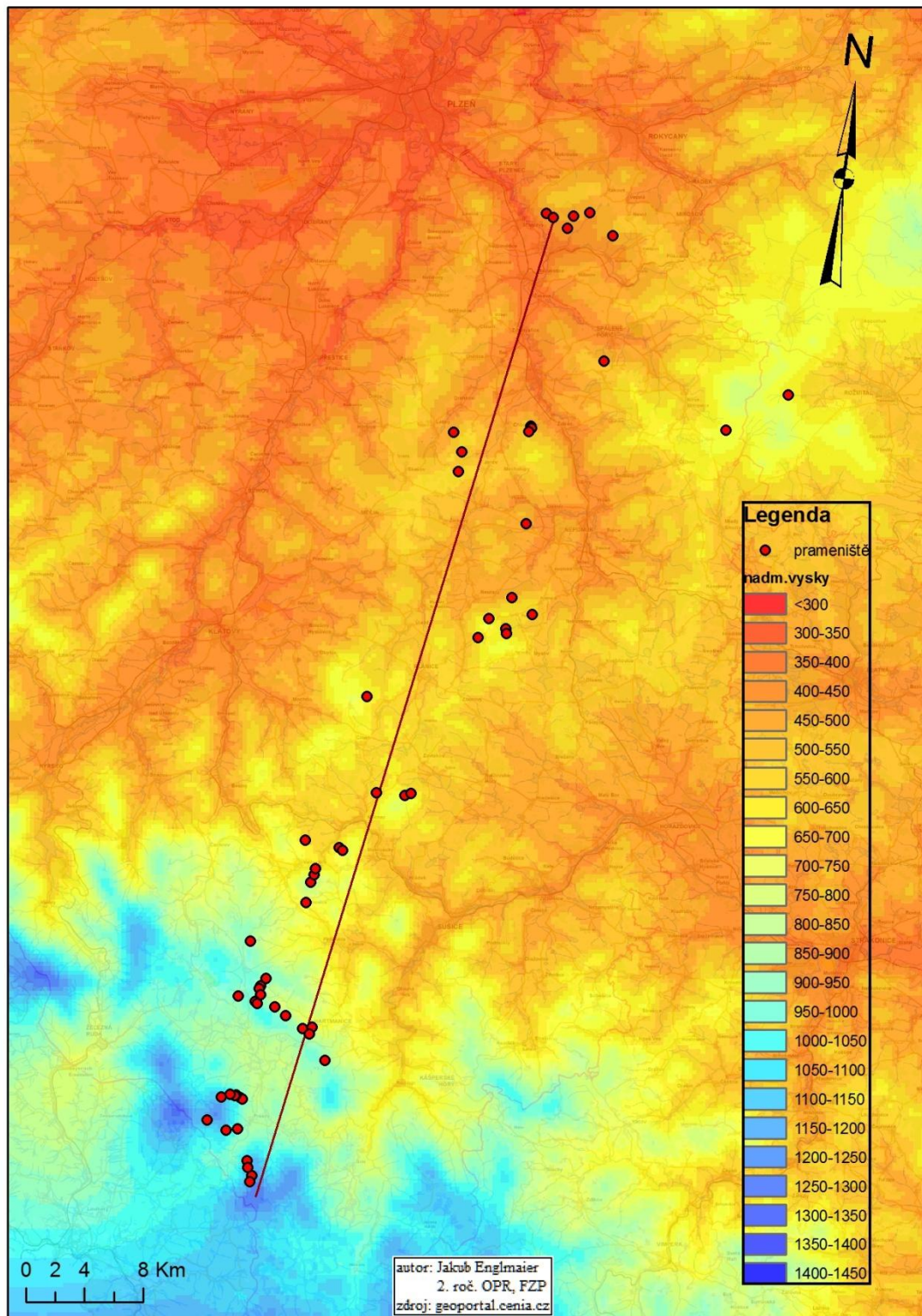
b) cévnaté rostliny

<i>AlnsGlut</i>	Alnus glutinosa	<i>CardFlex</i>	Cardamine flexuosa
<i>AgrsStol</i>	Agrostis stolonifera	<i>ScirSylv</i>	Scirpus sylvaticus
<i>UrtcDioi</i>	Urtica dioica	<i>MyoPalAg</i>	Myosotis palustris
<i>CarxRemt</i>	Carex remota	<i>PetsAlbs</i>	Petasites albus
<i>PersHydr</i>	Persicaria hydropiper	<i>HomgAlpn</i>	Homogyne alpina
<i>ImptNoli</i>	Impatiens noli-tangere	<i>CarePil</i>	Carex pilulifera
<i>StelAlsn</i>	Stellaria alsine	<i>VaccVits</i>	Vaccinium vitis-idaea
<i>CardAmar</i>	Cardamine amara	<i>Ranu-Sp.</i>	Ranunculus sp.
<i>VeroBec</i>	Veronica beccabunga	<i>ElymCan</i>	Elymus caninus
<i>BracSylv</i>	Brachypodium sylvaticum	<i>RumxObts</i>	Rumex obtusifolius
<i>EpilMont</i>	Epilobium montanum	<i>SalxCapr</i>	Salix capraea
<i>PrunsAviu</i>	Prunus avium	<i>GeumRiv</i>	Geum rivale
<i>CalmVill</i>	Calamagrostis villosa	<i>FragVesc</i>	Fragaria vesca
<i>ChaeHirs</i>	Chaerophyllum hirstutum	<i>EpilHirs</i>	Epilobium hirsutum
<i>ChrsAltr</i>	Chrysosplenium alternifolium	<i>CaltPals</i>	Caltha palustris
<i>SambNigr</i>	Sambucus nigra	<i>CarxBris</i>	Carex brisoides
<i>PrunsPads</i>	Prunus padus	<i>AnemNem</i>	Anemone nemorosa
<i>CarxPilu</i>	Carex pilulifera	<i>PoaSp.</i>	Poa sp.

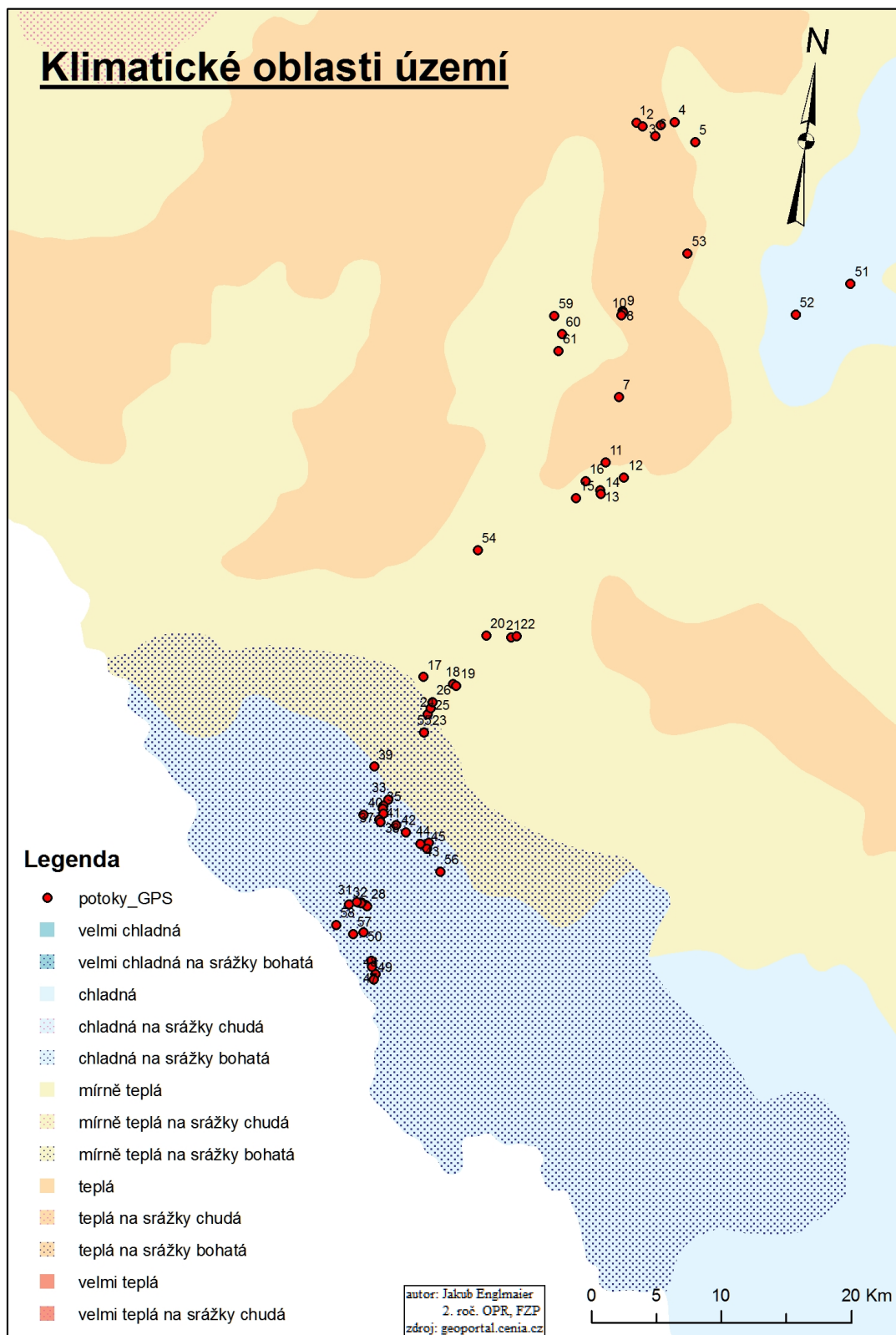
Mapa lokalit



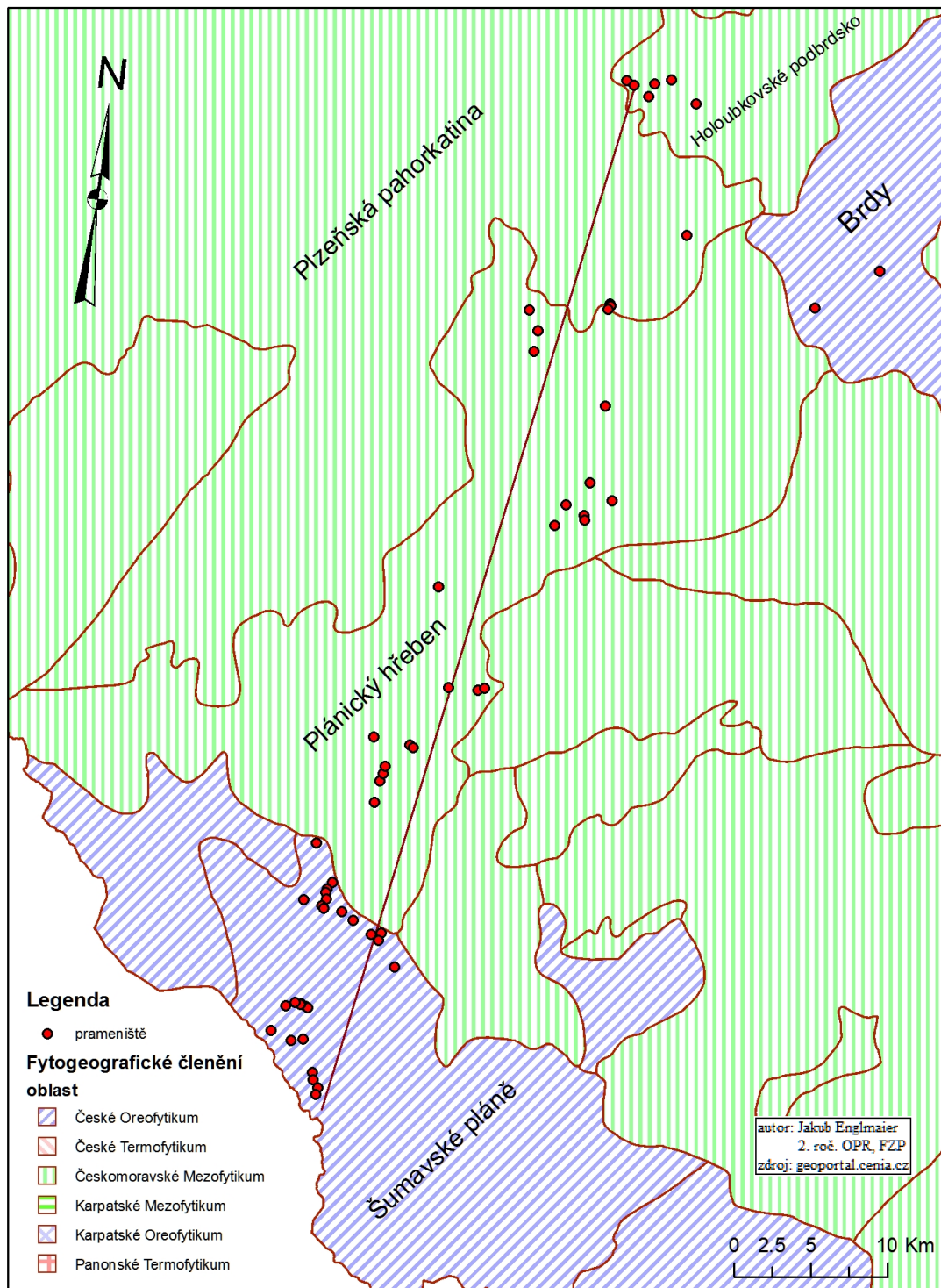
Mapa lokalit na gradientu nadm. výšky



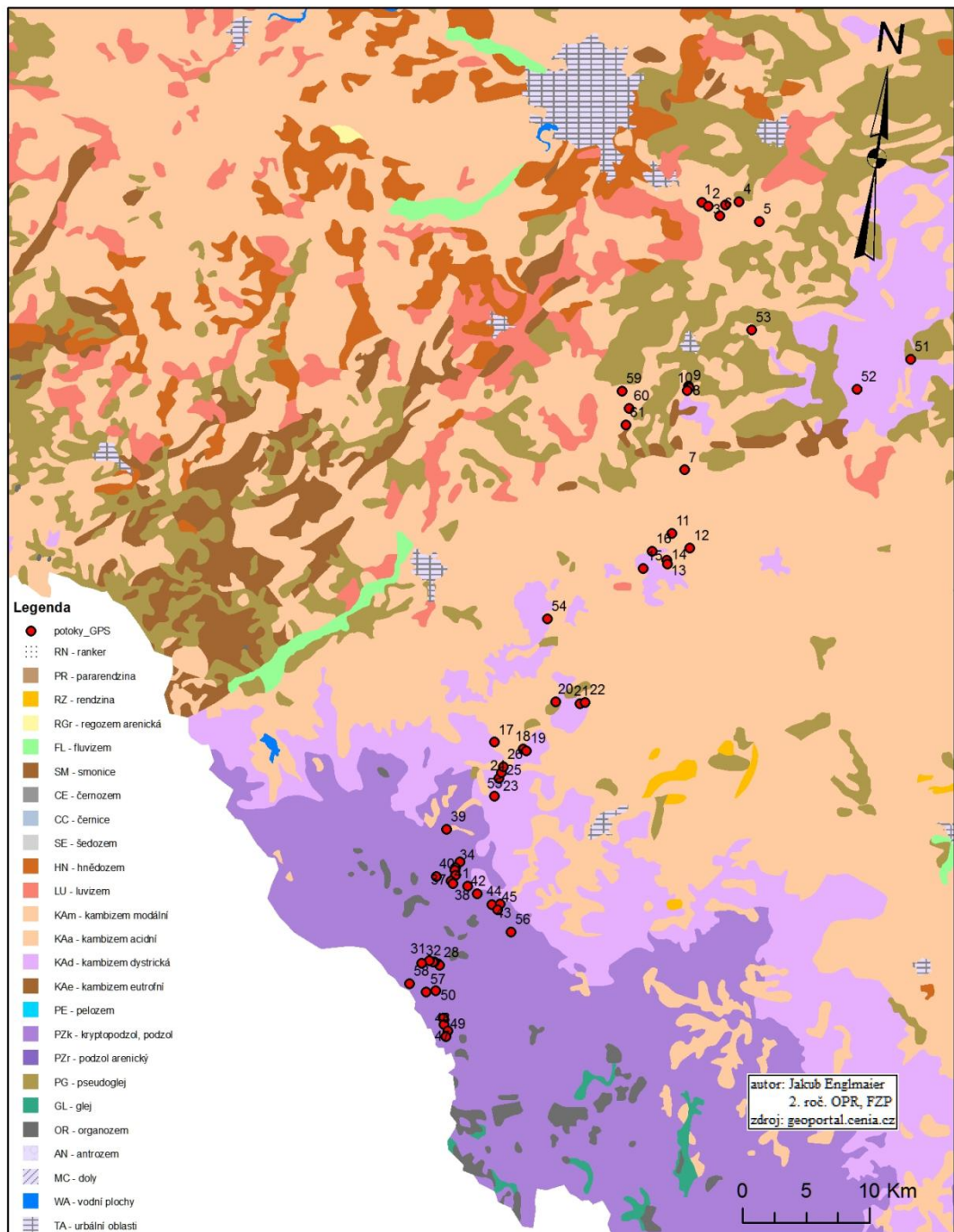
Příloha č. 3



Fytogeografické členění území



Pedologická charakteristika území



Příloha č. 4



Foto č. 1. Typické prameniště v nižší nadmořské výšce s dominantní ostřicí řídkoklasou (*Carex remota*). Štáhlavy.



Foto č. 2. Prameniště ve smrkové monokultuře s typickou vícevrstevnou strukturou a s dominantním mokřýšem střídavolistým (*Chrysosplenium alternifolium*) v nižším a blatouchem bahenním (*Caltha palustris*) ve vyšším bylinném patře. Velhartice.



Foto č. 3. Prameniště ve smrkové monokultuře s mokřýšem střídavolistým (*Chrysosplenium alternifolium*) a dobře vyvinutým mechovým patrem. Kochánov.



Foto č. 4. Prameniště přecházející do olšového luhu svazu *Alnion glutinosae* s dominantními druhy *Chaerophyllum hirsutum* a *Filipendula ulmaria* a *Caltha palustris*. Kochánov.



Foto č. 5. Typické prameniště vyšších poloh ve smrkovém porostu s typickými dominantami *Petasites albus*, *Caltha palustris* a druhy sítin *Juncus* sp. Prášíly, NP Šumava.



Foto č. 6. Prameniště ve vrcholových partiích Šumavy s převahou rašeliníků *Sphagnum* sp., bez typické vegetace a s nízkou pokrývností cévnatých rostlin. Prášíly, NP Šumava.