

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA
V PRAZE**

**Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie a životního prostředí**

Studijní program: Inženýrská ekologie
Obor: Aplikovaná ekologie

Význam proměnlivosti stanoviště pro variabilitu a diverzitu
vegetace mokřadních olšin

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Diplomant: Michal Kudrlička

Vedoucí práce: Ing. Jan Douda, Ph. D.

Praha 2011



Česká zemědělská univerzita v Praze

Katedra: ekologie

Fakulta životního prostředí

Školní rok: 2009/2010

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE (PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

pro: Michala Kudrličku

obor: Aplikovaná ekologie

Název tématu: **Význam proměnlivosti stanoviště pro variabilitu a diverzitu
vegetace mokřadních olšin**

Název tématu v anglickém jazyce: **The role of habitat heterogeneity for variability and
diversity of alder carr**

Zásady pro vypracování:

Vegetační variabilitu mokřadních lesů ovlivňují na jedné straně faktory, které působí na široké prostorové škále (např. nadmořská výška, historie porostů, fragmentace krajiny, klimatické a geologické podmínky a sukcesní stádium; Turner et al. 2004, Fernández-Aláez C. et al. 2005). Na druhé straně pestrost vegetační mozaiky konkrétního porostu ovlivňují faktory působící na jemném prostorovém měřítku (např. půdní podmínky, světelné podmínky, výška hladiny podzemní vody, disturbance a záplavový režim; Duncan 1993, Battaglia et al. 2000, Jones et al. 1998). Vegetace mokřadních lesů je v porovnání s jinými lesy mnohem více heterogenní zejména díky vysoce diverzifikovanému a specificky utvářenému reliéfu, který je tvořen systémem kopečků a sníženin (Battaglia et al. 2000, Huenneke et Sharitz 1986, Collins et Battaglia 2002). Tato společenstva proto nabízí unikátní možnost studovat vliv mikrostanovištní heterogenity na vegetační variabilitu na velmi jemném prostorovém měřítku.

Hlavním cílem diplomové práce je zjistit vliv faktorů prostředí na variabilitu vegetace mokřadních olšin na jemné prostorové škále (tzn. v rámci porostu).

Metodika diplomové práce bude následující. Jako lokalita studia byla vybrána PR Vrbenské rybníky v jižních Čechách v blízkosti Českých Budějovic. Představuje nejrozsáhlejší komplex mokřadních olšin v České republice (75 ha). V rámci studijní plochy budou náhodně a s náhodnou orientací umístěny transekty s deseti poli o velikosti 60 x 60 cm. V rámci každého pole bude zaznamenáno zastoupení druhů cévnatých rostlin a mechorostů. V rámci každého pole budou zjištěny následující faktory prostředí.



Rozsah grafických prací: podle zvážení
Rozsah průvodní zprávy: okolo 30 stran
Seznam odborné literatury:

Battaglia L. L., Foré S. 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.

Collins B.S. & Battaglia L.L. (2002): Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental canopy gaps. *For. Ecol. Manag.* 155: 279-290.

Duncan R. P. (1993): Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 1993: 403-416.

Fernández-Aláez C., Fernández-Aláez M. & García-Criado F. (2005): Spatial distribution pattern of the riparian vegetation in a basin in the NW Spain. *Plant Ecology* 179: 31-42.

Huenneke L. F. & Sharitz R. R. (1986): Microsite abundance and distribution of woody seedlings in a South Carolina cypress-tupelo swamp. *Am. Midl. Nat.* 115: 328-335.

Jones R. H. & Sharitz R. R. (1998): Survival and growth of woody plant seedlings in the understory of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology* 86: 574-587.

Moravec J. et al. (1994): *Fytocenologie*. Academia, Praha.

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

van der Maarel E. (2005): *Vegetation Ecology*. Blackwell Publishing.

Vedoucí diplomové práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.
Datum zadání diplomové práce: 21.10. 2009
Termín odevzdání diplomové práce: 30.4. 2010

Prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.
Vedoucí katedry



Prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.
Děkan

V Praze dne

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Význam proměnlivosti stanoviště pro variabilitu a diverzitu vegetace mokřadních olšin“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph. D. Zároveň stvrzuji, že jsem všechny použité literární prameny a publikace uvedl v seznamu použité literatury.

V Černošicích dne 22.4. 2011.....Michal Kudrlička

Poděkování

Rád bych na tomto místě poděkoval především svému vedoucímu diplomové práce Ing. Janu Doudovi, Ph. D. za jeho trpělivost a vstřícnost. Další dík patří Bohu, mé rodině, přátelům, prostě všem, kteří mi věřili a podporovali mne. Díky.

Abstrakt

Abiotické faktory prostředí se mění velice jemně a podle gradientů. Vlivem těchto faktorů, které mohou ovlivňovat rostlinný porost na malém měřítku, jsem se zabýval. Konkrétně mě zajímalo, jaký vliv má na druhové složení jednotlivých mikrostanišť množství dopadajícího slunečního záření, výška hladiny podzemní vody a pH půdy. Výzkum probíhal na mokřadní olšině v PR Vrbenské rybníky u Českých Budějovic (ČR). Vzhledem k specifickému vývoji mokřadní olšiny, při němž vzniká často diverzifikovaný reliéf, bylo také mým úkolem zhodnotit vliv této prostorové heterogenity na vegetační variabilitu. Všechny zmíněné aspekty jsem pak zhodnotil v rámci celé lokality a také jak se liší mezi jednotlivě zkoumanými náhodně vybranými transektly.

Mnohorozměrné statistické analýzy ukázaly hladinu podzemní vody jako nejzásadnější faktor ovlivňující variabilitu vegetace mokřadní olšiny. Heterogenita reliéfu má také významný vliv. V rámci transektů se pak role těchto dvou faktorů obrací a v menším měřítku hraje hlavní roli heterogenita reliéfu. Vliv osvitů a pH byl oproti těmto dvěma proměnným prostředí nižší. V rámci transektů se pak nepodařilo prokázat vůbec.

Výsledky obecně ukazují na to, že vliv faktorů prostředí mohou působit i na velice jemné škále a ovlivňovat tak podél svých gradientů diverzitu a variabilitu rostlinstva mokřadních lesů.

Klíčová slova: mokřadní olšina, vegetační variabilita, heterogenita, stanoviště, mikroreliéf, pH, světlo, hladina vody, gradient

Abstract

Abiotic factors change very slightly along gradients. I studied influence of these factors which may affect local vegetation. Concretely I was interested in how the diversity is affected by solar irradiation intensity, high of groundwater level and soil pH. Investigation proceeded in wet Alder carr forest of Nature reserve Vrbenské rybníky, near České Budějovice (Czech Republic). Regarding specific progression of wetland forest with frequently occurrence of elevation or again depression of surface there was my aim also to review impact of this spatial heterogeneity. I evaluate these aspects within whole locality and also how it differs among every concrete random chosen survey transect.

The multivariate statistical analysis generated results that show the height of the water level as the most crucial factor affecting the variability of the vegetation in wet Alder carr. Heterogeneity of relief also has important implications. In transects there are the roles of these two factors in turn due a smaller scale. There plays major role relief heterogeneity. Effect of pH and canopy were compared to these two major environmental variables below. The influence by canopy cover and pH in transects is unable to prove even at all.

The outcomes show at environmental factors influence can interact in very fine-scale and affect by its gradients plant species diversity and variability in location.

Key words: wet Alder carr, vegetation variability, habitat heterogeneity, microrelief, pH, light, water level, gradient

Obsah

1. Úvod	11
2. Cíle práce	13
3. Literární rešerše	14
3.1 Faktory prostředí a jejich vliv na vegetaci	15
3.1.1 Prostorová heterogenita prostředí a vegetační variabilita	15
3.1.2 Vliv pH na růst rostlin a jejich variabilitu	16
3.1.3 Vliv proměnlivosti světelných podmínek na variabilitu vegetace	17
3.1.4 Vliv výšky hladiny podzemní vody na růst rostlin a vegetační variabilitu	19
3.2 Mokřadní les a jeho charakteristiky	20
3.2.1 Mokřadní olšina	21
4. Metodika práce	24
4.1 Studijní plocha	24
4.2 Sběr dat v terénu	25
4.2.1 Vegetační výzkum	26
4.2.2 Fotografování zápoje stromového patra (osvit, canopy)	26
4.2.3 Měření terénu a HPV	28
4.2.4 Odebírání vzorků půdy (pH)	28
4.3 Zpracování sebraných dat	28
4.3.1 Vegetační snímky	28
4.3.2 Hemisférické fotografie stromového zápoje	29

4.3.3	Měření pH půdy	32
4.3.4	Hodnoty hladiny podzemní vody	32
4.3.5	Heterogenita reliéfu	32
4.4	Analýzy mnohorozměrných dat	32
4.4.1	Nepřímá analýza druhových dat	33
4.4.2	Zjištění průkaznosti vlivu faktorů prostředí na druhové složení vegetace	34
4.4.3	Celkový efekt faktorů prostředí	35
4.4.4	Čistý efekt faktorů prostředí	35
5.	Výsledky	37
5.1	Vystižení hlavní složky variability (nepřímá ordinace)	37
5.2	Korelace os a faktorů prostředí	39
5.3	Testování proměnných prostředí	39
5.4	Celkový efekt (Conditional effect)	42
5.5	Čistý efekt (Marginal effect)	43
5.6	Srovnání celkového a čistého efektu	44
6.	Diskuze	47
6.1	Faktory prostředí, jejich význam a škála	47
6.1.1	Vliv dopadajícího světla	47
6.1.2	Vliv pH půdy	49
6.1.3	Vliv hladina podzemní vody	50
6.1.4	Vliv heterogenity reliéfu	52
6.2	Vlivy nezahrnuté do studie	53

7. Závěr	57
8. Použitá literatura	59
9. Přílohy	66

1. Úvod

Vegetační variabilitu mokřadních lesů ovlivňují na jedné straně faktory, které působí na široké prostorové škále (např. nadmořská výška, historie porostů, fragmentace krajiny, klimatické a geologické podmínky a sukcesní stádium; Turner et al. 2004, Fernández-Aláez C. et al. 2005). Na druhé straně pestrost vegetační mozaiky konkrétního porostu ovlivňují faktory působící na jemném prostorovém měřítku (např. půdní podmínky, světelné podmínky, výška hladiny podzemní vody, disturbance a záplavový režim; Duncan 1993, Battaglia et al. 2000, Jones et al. 1998). Vegetace mokřadních lesů je v porovnání s jinými lesy mnohem více heterogenní zejména díky vysoce diverzifikovanému a specificky utvářenému reliéfu, který je tvořen systémem kopečků a sníženin (Battaglia et al. 2000, Huenneke & Sharitz 1986, Collins & Battaglia 2002). Tato společenstva proto nabízí unikátní možnost studovat vliv mikrostanovištní heterogenity na vegetační variabilitu na velmi jemném prostorovém měřítku. Mezi tyto biotopy se řadí i mokřadní olšiny, vyskytující se také v České republice.

Mokřadní olšinu tvoří dominantně porost olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) s možnou příměsí dalších dřevin (Svoboda 1957, Baar et al. 2002). V bylinném patře se pak nachází bohatá řada druhů zejména mokřadních rostlin, ale i rostlin hydrofilních či naopak druhů nevyžadujících vysokou půdní vlhkost. Růst těchto rostlin je vázán řadou faktorů prostředí. Je zřejmé, že zde určitý význam bude mít hladina podzemní vody (Hájková et al. 2004). Mokřadní olšina má navíc často velmi specifický mikroreliéf tvořený vyvýšenými kopečky z mrtvé organické hmoty (bulty) a sníženiny, ve kterých se často drží voda (šlenky) (Jeník 1980, Korpel 1989, Battaglia 2000). Tyto terénní nerovnosti jsou vysvětlovány několika teoriemi (Jeník 1980), zásadní je přitom cyklická a dynamika celého olšinného porostu (Pokorný et al. 2000). Struktuovaný reliéf může být tedy další z faktorů zajišťujících vegetační variabilitu (Moser 2007, Økland 2008). Díky specifické topografii je i zde možné předpokládat vztah mikroreliéfu a prostorové heterogenity, podobně jako v travních společenstvech (Pihlgren 2005) či vápencových škrapech v krasových oblastech (Lundholm & Larson 2003).

Mimoto v tomto jemném měřítku mohou mít na vegetační variabilitu vliv i osvit/zástin, respektive množství slunečního záření pronikající skrz zápoj stromového patra (Canham 1988, Collins & Battaglia 2002). Další výzkumy (např. Pärtel 2002, Chytrý 2007) uvádějí zase jako jeden z vlivů na druhovou diverzitu podobných stanovišť hodnotu pH půdy, měnící se podle gradientu.

Co se týče zkoumání zásadních lokálních vlivů na vegetační variabilitu mokřadních olšin, bylo zatím uskutečněno poměrně málo výzkumů. Zatím žádný však nebral v potaz více proměnných zároveň včetně vztahů mezi nimi.

Smyslem této práce je posoudit vliv zmíněných faktorů prostředí (pH, osvit, hladina podzemní vody a prostorová heterogenita) na variabilitu vegetace mokřadní olšiny a to jak v celoplošném, tak i podrobnějším měřítku. Tím získáme lepší přehled o fungování tohoto vzácného a pestrého ekosystému a znalosti takto získané můžeme použít k jeho ochraně a zachování.

2. Cíle práce

Cílem mé diplomové práce je:

1. Pomocí dat získaných z terénu zhodnotit vliv faktorů prostředí (tj. heterogenity terénu, hladiny podzemní vody, pH a světelných podmínek) na vegetační variabilitu v mokřadní olšině
2. Porovnat vlivy těchto faktorů v rámci celého porostu zkoumané plochy mezi jednotlivými porosty (na škále lokality)
3. Porovnat míru těchto vlivů v rámci jednotlivých porostů na lokalitě (na škále porostu)

3. Literární rešerše

Proměnlivost prostředí hraje ústřední roli pro jeho osídlení různými rostlinnými druhy a dává možnost uchycení rozmanitým formám s rozdílnými nároky. Díky tomu je hlavním předpokladem druhové diverzity. V homogenním prostředí by nebylo zapotřebí vytvářet tolik různých adaptací na přírodní podmínky, tolik snahy o co nejlepší využití zdrojů a tolik konkurenčních strategií. V tropickém lese, který je jakousi ikonou nejvyšší možné diverzity, se může tolik druhů uplatnit jen díky disturbancím, změnám prostředí (Tilman 1999). Druhy s nejlepší schopností adaptace by měly již dávno nahradit druhy ostatní, ale proces nahrazování díky konkurenci je neustále narušován a zastavován. V různorodém prostředí, kde místa poskytují různé podmínky k růstu, či byly vytvořeny v jiném čase, se může konkurenční vyloučení velice zpomalit nebo k němu nemusí dojít vůbec (Bell et al. 2000). Proto může na jednom stanovišti spoluexistovat tolik různých druhů v jednom čase.

Poslední dobou se vědci zaměřují nejen na srovnávání vegetací různých stanovišť mezi sebou, ale více i na rozdíly variability v rámci lokalit a stanovišť na jemnějším měřítku (Battaglia et al. 2000). I uvnitř jedné zdánlivě homogenní plochy se totiž nacházejí rozdílná mikrostanoviště, na kterých působí různé faktory a jejich gradienty (např. postupně se měnící pH půdy, prohlubně s vyšší hladinou podzemní vody, vyvýšeniny s příhodnějšími světelnými podmínkami aj.). Farley a Fitter (1999) například uvádějí změny v dostupnosti živin listnatého lesa na škále 2 m², u některých živin pak dokonce jen 20 cm². Økland et al. (2008) pak na 1 m² našel korelaci mezi výskytem mechorostů a diverzitou mikroreliefu. Mimo abiotické faktory se navíc stanoviště různých měřítek mohou lišit i svou druhovou diverzitou a vztahy mezi druhy. Na maloplošných stanovištích se, např. u travin, se vzrůstající diverzitou původních druhů nezvyšuje diverzita exotických druhů, tak jak je tomu ve větších měřítcích (Davies et al. 2005). Přesto i tady je diverzita korelována s proměnnými prostředí a jejich heterogenitou. Tato heterogenita se pak může odrážet na variabilitě vegetace na stanovišti.

V mé diplomové práci se chci zabývat vlivem několika faktorů na diverzitu a variabilitu vegetace v škálách malého měřítku. Jako studijní plochu jsem si zvolil mokřadní les, konkrétně mokřadní olšinu.

3.1 Faktory prostředí a jejich vliv na vegetaci

3.1.1 Prostorová heterogenita prostředí a vegetační variabilita

Mnoho autorů studií se shoduje v tom, že heterogenita terénu má velký vliv na rostlinstvo daného území (Bell et al. 2000, Brose 2001, Kellogg 2003, Peach & Zedler 2006, Vivian-Smith 1997). Významně koreluje s druhovou diverzitou a bohatostí druhů. Reliéf stanoviště diverzifikuje povrch a zajišťuje rostlinám různé podmínky k životu. Tyto podmínky, v závislosti na terénu, se mohou měnit i na velmi malé škále. Konkrétně u mokřadních lesů uvádí Økland et al. (2008) změny v druhové diverzitě na škále pouhého 1 m².

Peach a Zedler (2006) uvádějí příklady z cizích studií na jehličnatých mokřadních lesích, slaniskách, ostřicových lukách či příbřežní vegetaci, kde byl prokázán vliv mikroreliefu menšího než 0,5 m na druhovou bohatost stanoviště.

Mikrorelief vytváří různorodé specifické podmínky na malých plochách, kde se může uchytit jen několik druhů. Například vrcholky kopečků či dna propadlin a šlenků. Battaglia et al. (2000) ve své studii porovnávající podmínky výskytu dvou druhů stromů (*Quercus michauxii* a *Liquidambar styraciflua*) na jednom stanovišti zjistil vyšší úspěšnost uchycení, růstu a přežití obou druhů na vystouplých kopečcích, zatímco ve sníženinách bylo uchycení semenáčků nižší a úmrtnost vyšší. V roce 2002 pak Collins a Battaglia (Collins & Battaglia 2002) provedli podobný pokus v dubovém lese s žaludy a semenáčky pouze dubu (*Quercus michauxii*). Zjistili, že nejvyšší uchycení a regenerace mladých dubů nebylo v centrech mezer zápoje s nejvyšším dopadajícím světlem, ale spíše na okrajích těchto mezer. Větší váhu než lepší světelné podmínky měla právě topografie a růst semen na kopečcích.

Vznik mikroreliefu nastává většinou narušením povrchu vlivem fyzických sil (voda, vítr, propad či výkyvy teplot) nebo zapříčiněním organismů (nárůst vegetace, odumřelá těla, vývraty) (Peterson & Billings 1980).

Jednou z příčin větší diverzity a druhové bohatosti na heterogenních plochách oproti stanovištím homogenním je větší plocha povrchu. Například Peach a Zedler (2006) uvádí rozdíl mezi dvěma takovými plochami až 40%. Tím stanoviště umožňuje osídlení více jedinců a druhů na jednotku plochy.

Prostorová heterogenita tedy může mít vliv na výskyt a přežívání různých druhů rostlin a vytvářet pro ně na malém měřítku různá mikrostanoviště, čímž se zvyšuje variabilita vegetace.

3.1.2 Vliv pH na růst rostlin a jejich variabilitu

pH půdy je přírodní podmínka, která může mít velký vliv na distribuci a abundanci organismů (Begon et al. 2006). Půdy se rozdělují podle svého pH mezi zásadité ($\text{pH} > 7$), kyselé ($\text{pH} < 7$) a půdy neutrální s pH okolo 7. Zásadité půdy jsou zejména v sušších oblastech, kde nedochází k vymývání živin. Jsou tedy zpravidla bohatší. Naopak ve vlhčích prostředích, kde je nadbytek vody, která z území odtéká, se tvoří půdy kyselé, s nízkým pH. Podle toho se také rozdělují rostliny na těchto půdách rostoucí na acidofilní (kalcifobní) – tedy vyžadující či schopné růstu v prostředí s nižším pH půdy, a bazofilní (kalcifilní) – rostoucí na podkladu vyšším pH, zpravidla s dostatkem vápníku (Šebánek 1983).

pH má silný vliv na početnost organismů a také nepřímé účinky na dostupnost živin a koncentraci toxických látek. Těmi jsou zejména H^+ a OH^- ionty. V kyselých minerálních půdách se pod hodnotou pH 4,0 až 4,5 koncentrují i některé ionty (Al^{3+} , Mn^{2+} , Fe^{3+}), které jsou pro většinu rostlin v tak velké míře toxické. Nízké pH také přímo narušuje osmoregulaci, aktivitu enzymů nebo výměnu plynů mezi respiračními povrchy. U většiny cévnatých rostlin se protoplasma jejich kořenových buněk poškozuje při hodnotách pH nižších než 3 (silně kyselé) a vyšších než 9 (zásadité). Jen málo druhů je schopno růstu a reprodukce při pH nižším než 4,5 (Begon et al. 2006).

Protože je pH integračním parametrem pro všeobecný chemický stav půdy a protože je snadno měřitelné, mnoho studií se snaží vztáhnout distribuci rostlin k půdní kyselosti (Bruelheide & Udelhoven 2005). Vztah gradientu pH k vegetaci ukazují např. studie Hájkové et al. (2004) na Karpatských prameništích. Pärtel (2002) dokonce tvrdí, že vztah pH půdy a vegetace je dán evolucí. Po srovnání 85 studií z celého světa našel pozitivní vztah druhové bohatosti rostlin k půdám s vyšším pH a naopak negativní vztah mezi druhovou bohatostí v regionech s nižším pH. Bruelheide a Udelhoven (2005) na podkladě dalších studií uvádějí, že pH půdy být velice variabilní i v malých měřících. Farley a Fitter (1999) ve své studii v listnatém lese zjistili variabilitu pH i v čase, když se měnilo v průběhu roku, byť jen nepatrně. Z toho vyplývá, že hodnota pH a její proměnlivost by mohla ovlivňovat vegetaci i na malé škále.

3.1.3 Vliv proměnlivosti světelných podmínek na variabilitu vegetace

Dopad slunečních paprsků na zemský povrch je pro rostliny životně důležitý. Nejen díky tepelnému záření, ale především pro aktivaci fotosyntetického procesu v jejich zelených částech. Ne celé světelné spektrum je využitelné – hlavní vliv má světlo viditelné, pro rostliny pak fotosynteticky aktivní záření (PAR - photosynthetically active radiation). PAR záření se nachází v místech, kde je energie nejhustší (průměrně 43% intenzity slunečního záření) a je dostatečně silné k transportu elektronů při fotosyntéze, na druhou stranu ovšem dost slabé na to, aby poškodilo biologické molekuly (Valladares 2003).

Nejen přímé paprsky dopadající na plochu listů jsou důležité. Zejména na stanovištích zastíněných (nejčastěji pod vyšší vegetací) je důležité i světlo difusní a odražené. Jednotlivé druhy rostlin mají celkově rozdílné nároky na přísun světla a energie ze slunce. Rozlišujeme rostliny stínomilné (sciafyty), rostliny naopak světlo milné (heliofyty), které zastínění nesnášejí a pak rostliny, kterým nevadí ani osvětlení ani stín (heliosciafyty). Tyto rostliny jsou ale méně časté než specialisté (Begon et al. 2003). Některé druhy rostlin a dřevin snesou alespoň po určitou dobu značné zastínění, aniž by to negativně ovlivnilo jejich vývoj a přežívání (např. olše, tis). To je vhodné zejména na biotopech s vysokou vegetací, například

v lesních porostech. Zde se musí ostatní rostliny, ale i nové generace stromů, přizpůsobit a vystačit si pouze s tím podílem světelných paprsků, které proniknou až k jejich listům skrz stromový zápoj. Řada druhů nezačne svůj růst a musejí vyčkávat, dokud se v zápoji neobjeví mezera a nedostane se jim tak dostatek světla.

Trvalé zastínění může být pro rostlinu velice stresující. Reaguje změnami tvaru a velikosti listů, struktury a funkce chloroplastů, hustotou stomat, aj. Podle jejich typu a povahy se tyto adaptace můžou odehrát třeba během jednoho či dvou dnů, někdy nejpozději během týdne. S těmito adaptacemi se pak rostliny mohou vyhnout stresu a optimálně se adaptovat na změnu vnějších podmínek prostředí (Lichtenthaler 1996). Naopak nadbytek světla a přímý osvit může být stresorem, zejména pro některé stínomilné druhy. Při nadměrném ozáření dochází k nadbytečné výrobě energie fotosyntézou, která pak ohrožuje další procesy. Přitom rostlinu neohrožují jen viditelné paprsky, působící nadbytečnou fotosyntézu, ale také škodlivé UV záření. Listy se tak mohou na přímém slunci spálit (Begon et al. 2003, Šebánek 1983).

Podle Pearcyho (1999) je sluneční energie, mezi faktory působícími na rostliny, faktorem tím prostorově a časově nejrozmanitějším. Její dosažitelnost je jedním ze základních příčin konkurenčního boje u rostlin. V soutěži o světlo mohou rostliny uspět se dvěma strategiemi. Rychle rostoucí druhy s velkými výhony zachycující velké množství světla mohou osídlit otevřenou plochu a vyprodukovat tak stín, který omezí konkurenceschopnost sousedů. Na druhou stranu pomaleji rostoucí druhy s vysokou schopností efektivně využívat světlo, a rostoucí i za snížených světelných podmínek, mohou přežít vedle či dokonce pod svými sousedy (Perry & Galatowitsch 2004).

Vliv světla na vegetaci je závislý na časové variaci světelných podmínek. Krátkodobé kolísání světelné intenzity je velice důležité pro rostliny žijící pod stromovým zápojem. V bylinném patře se světelné podmínky pro menší druhy typicky zhoršují během vegetační sezony společně s růstem vyšších dominantních druhů, které jim stíní (Edelkraut & Gusewell 2006).

Světlo je často nejvíce limitujícím faktorem pro růst rostlinných druhů v lesním porostu (Canham 1988). Proto jsou místa, kam dopadají skrz listoví stromového patra sluneční paprsky ohnisky pro obnovu lesa (Collins & Battaglia 2002). Právě na osvětlených místech, kde se z nějakého důvodu otevře stromový zápoj (např. vývrat starého stromu při bouři), se naskytuje možnost pro světlomilné rostliny a semenáčky stromů. To je mimo jiné také příčinou jarního aspektu rostlin v listnatých lesích, kde jinak panuje světelný deficit. Právě nerovnoměrný dopad světla na povrch proto může hrát důležitou roli pro rozmístění vegetace a druhovou variabilitu na lesním stanovišti.

3.1.4 Vliv výšky hladiny podzemní vody na růst rostlin a vegetační variabilitu

Rostliny ke svému životu bezpodmínečně potřebují vodu. Tu ve většině případů získávají kořeny z půdy a spolu s ní pak i rozpuštěné minerální látky, které jim umožňují přežít. Nedostatek vody znamená pro rostlinu citlivý stres. Sucho působí na rostliny jako škodlivý činitel přímo i nepřímo. Podle Šebánka (1983) začíná metabolické (nepřímé) poškození suchem uzavíráním stomat, které má za příčinu snížení příjmu oxidu uhličitého a omezení fotosyntézy. Dochází také ke zvýšení dýchání a celkově pak snížení obsahu sušiny. Bílkoviny se po delším působení sucha začínají rozkládat, takže se objevuje nadměrné množství aminokyselin. Ty se lokalizují především ve vegetačních vrcholech. Přímé škodlivé působení nedostatku vody se projevuje v dehydrataci pletiv, jež postupně odumírají, zvláště tehdy, když je vysychání rychlé. V jarních a podzimních měsících způsobuje sucho nepravidelné vzcházení rostlin. Vyschlá půda brzdí tvorbu adventivních kořenů, a tím možnost příjmu vody rostlinami z hlubších vrstev půdy (Šebánek 1983).

V mokřadních společenstvech ovšem bývá problém opačný. Díky vysoké hladině podzemní vody a nasycenosti půdních kapilár působí na rostliny stres z nadbytku vody. Nadbytek vody v půdě totiž může být pro rostliny téměř stejně tak škodlivý, jako její nedostatek. Fyziologicky se to projevuje tak, že se ucpáním půdních kapilár a pórů vodou zamezuje přístupu vzduchu do půdy a kořenům

chybí kyslík. V zamokřené půdě bez přístupu vzduchu neprobíhají oxidační procesy a hromadí se oxid uhličitý, jenž způsobuje hynutí rostlin. Některé rostliny se přizpůsobily stavu „rozbahněnosti“ půdy. Jejich kořeny jsou na toxické látce bahna necitlivé. Mimoto jim zvláštní anatomická stavba kořenů umožňuje dýchání. Kyslík, který vzniká při fotosyntéze, se dostává totiž do mezibuněčných dutin kořenů rostliny a ta jej dále využívá (Šebánek 1983). Například olše toto řeší často obdobou chůdovitých kořenů a mykorhizou s nitrofilními bakteriemi (Mc Vean 1956 a,b).

Výška vodní hladiny pod povrchem, nebo i nad ním, ovlivňuje u rostlin již samotné uchycení semen a průběh klíčení (Kellogg 2003). Jako faktor bývá často kolísavá a podle Hájkové et al. (2004) jde o nejzásadnější faktor vysvětlující vegetační variabilitu na chudších slatinách a rašeliništích. Kolísání vodní hladiny snáší rostlinné druhy různě, díky strukturám svých kořenů (Hájková & Hájek 2004). Důležité je, zda vodní hladina na lokalitě vystupuje i nad povrch a trvaleji zaplavuje půdu. To působí negativně na většinu druhů a snižuje množství druhů na stanovišti (Kellogg 2003, Novoplansky & Goldberg 2001). Naopak některé druhy trvalejší zamokřené vítají a umožňují jim přežít v konkurenci suchomilnějších rostlin. Tím se na ploše může zvýšit diverzita, jelikož se změnou půdních a chemických podmínek po záplavách dojde k omezení konkurence suchomilnějších druhů, které tak pomaleji vytlačují stávající druhy a dochází ke koexistenci. Díky disturbanci plochy po záplavě může dojít i imigraci dalších druhů (Pollock et al. 1998). Záleží pak na trvání a opakování záplav. Výška hladiny podzemní vody, která bývá hraniční mezi vegetací mezofilní a hydrofilní, se pohybuje mezi 20 a 30 centimetry pod povrchem (Runhaar et al. 1997).

3.2 Mokřadní les a jeho charakteristiky

Mokřadní lesy se vyskytují téměř po celém světě, od tropického pásma až k pásmu boreálnímu. Může se jednat o mangrovové pobřežní porosty v tropických oblastech, zaplavované lužní lesy podél vodních toků či rašelinné jehličnaté lesy ve Skandinávii. Vznikaly na podmáčených půdách s vysokou hladinou podzemní

vody či přímo v místech občasně či trvale zaplavených. Co mají společného je jejich druhová bohatost a heterogenita podmínek prostředí.

V České republice se vyskytují mokřadní lesy ve formě tvrdého či měkkého luhu. Podle katalogu biotopů ČR sem patří pod označením L2 - Lužní lesy, konkrétně L2.1 Horské olšiny s olší šedou (*Alnus incana*), L2.2 Údolní jasanovo-olšové luhy, L2.3 Tvrdé luhy nížinných řek, L2.4 Měkké luhy nížinných řek. Samostatný biotop potom tvoří mokřadní olšiny s označením L1 (Chytrý et al. 2001).

3.2.1 Mokřadní olšina

Mokřadních olšiny se zařazovaly na základě seskupení mnoha dřívějších studií do svazu *Alnion glutinosae*, řádu *Alnetalia glutinosae* a třídy *Querco-Fagetea*. Nazývají se tak vlhkomilná společenstva s dominancí *Alnus glutinosa* a příměsí *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior* a *Sorbus aucuparia*. Podle dnešního fytoocenologického zařazení se jedná o třídu *Alnetea glutinosae*, svaz *Alnion glutinosae* Malcuit 1929 a asociaci *Carici acutiformis-Alnetum glutinosae* Scamoni 1935 (Neuhäuslová 2003).

Mokřadní olšiny rostou na silně podmáčených a zamokřených rovinách nebo terénních sníženinách. Osidlují tedy říčních nivy, prameniště, břehy a okraje vodních nádrží a vodních toků, slatiniště a podobná stanoviště. Půdy zde se během roku vyskytují dlouhodoběji pod vodní hladinou nebo v její úrovni. Jsou proto těžké, plně saturované vodou bez přístupu vzduchu. Častá je vrstva slatiny nebo rozkládající se organické hmoty.

V České republice se mokřadní olšiny vyskytují nerovnoměrně po celém území, převážně v nížinách a pahorkatinách do nadmořské výšky 400 m.n.m. Nejvíce se jich objevuje v jihočeských pánvích, Plzeňsku a Křivoklátsku, na Dokesku, v severovýchodních Čechách a v moravských říčních úvalech (Chytrý et al. 2001).

Mokřadní olšinu tvoří téměř čistý a světlý porost olše lepkavé (*Alnus glutinosa*), občas se slabou příměsí břízy pýřité (*Betula pubescens*). Olše (*Alnus*

glutinosa), je silně světlomilný druh, a to hlavně v dospělosti, kdy vykazuje jen malou konkurenční schopnost při zastínění. Ze sušších stanovišť bývá vytěšňována konkurenčně silnějšími dřevinami (Tapper 1996). Naopak výmladky dovedou snášet dobře zastínění a čekají na zánik starých stromů (okolo 80 let), kdy dojde k prosvětlení stanoviště a ony je mohou nahradit (Mc Vean 1956 a,b). Toto se týká i vegetativních výmladků, rostoucích souběžně s mateřským kmenem. Generativně olše zmlazuje v mokřadech hůře, děje se tak především v sušších periodách (Korpel 1989). Olše lepkavá dokáže růst a přežít na téměř extrémních stanovištích s vysokým stupněm zamokření; snáší stojaté i tekoucí zaplavení (Mc Vean 1956 a,b). To je příčinou toho, proč vytváří v mokřadech často téměř čisté porosty. Na sušších místech se může objevit například borovice lesní (*Pinus silvestris*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), bříza pýřitá (*Betula pubescens*) či jilm habrolistý (*Ulmus minor*). Listový opad olše je příznivý k tvorbě a obohacování půdy. K tomu přispívá také vázání vzdušného dusíku kořenovými hlízkami olše (Musil & Möllerová 2005). Kořeny olše jsou vázané na mykorhizu s nitrofilními houbami. Na tuto vazbu pak má nepříznivý vliv eutrofizace prostředí a vysušování půdy (Baar et al. 2002).

Keřové patro mokřadních olšin nebývá příliš rozvinuté a objevují se v něm nejčastěji *Frangula alnus*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia* nebo *Prunus padus*.

V některých vyvinutých porostech se vytvořil zvláštní kopečkovitý mikrorelief s vyvýšeninami u bází kmenů stromů a naopak sníženinami, které bývají zaplněné vodou. To má za následek divezifikaci bylinného patra. Vyvýšenější místa osidlují relativně suchomilné druhy (např. *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Impatiens noli-tangere* aj.), zatímco v zamokřených sníženinách se vyskytují zejména trávy, ostřice (*Carex acutiformis*, *C. elata*, *C. elongata* aj.) a další bahenní nebo vodní rostliny (*Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Lemna minor*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Peucedanum palustre*, *Viola palustris* a další). Složení bylinného porostu se však může měnit podle bohatosti půdy na živiny. Na málo výživných půdách dominují acidofilní druhy, např. *Carex elongata*, *Carex vesicaria*, *Calamagrostis canescens*, *Peucedanum palustre*, *Potentilla palustris*

apod. Na půdách mezotrofních až eutrofních dominuje *Carex acutiformis* nebo *C. riparia*, zatímco oligotrofní druhy ustupují (Chytrý et al. 2001, Moravec 1994).

V mechovém patře většinou figurují acidofilní mechy (*Polytrichum commune*, *Sphagnum palustre* a *S. squarrosum*). Objevit se mohou také *Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium affine*, *P. undulatum*, *Plagiothecium denticulatum* a další (Chytrý et al. 2001, Moravec 1994).

Olšiny mohou vznikat buď po zarůstání hladiny vodní vegetací, nebo zabahňováním minerálních či rašelinných půd vysokou spodní vodou. Tvoří velice pestrý a bohatý ekosystém (Svoboda 1957, Baar et al. 2002). Jeník (1980) se ve své studii zabývá vývojem slatinné olšiny a popisuje zde vývojová stádia olšiny jako neobyčejně dynamický ekosystém s cyklickým procesem čtyř fází – nástupu, výstavby, zralosti a ústupu. V 1. fázi semenáčky olše klíčí z náletů v ostřicovém a vrbovém slatiništi a přibývá slatiny. Ve fázi 2 olšová tyčovina přechází v hustší zápoj a podmínky slatiniště se mění, objevují se stínomilnější druhy (např. mechů) a slatina stagnuje. 3. fáze je fází zralosti porostu, kde se kmenovina stabilizuje, slatina se rozkládá a terén se začíná měnit ve vyvýšeniny a prohlubně a 4. fáze značí dožívání přestárých stromů, které se vyvracejí a rozkládají, zápoj je prolomen, slatina se dál rozkládá a do osvětlených prohlubní se vrací slatinné druhy.

Tento vývoj může mít za následek ono specifické rozložení povrchu mokřadní olšiny. Díky systému bultů a sníženin vzniká pod stromovým zápojem heterogenní mikrorelief, který nabízí rozmanité podmínky pro různé druhy rostlin, od vodních až po druhy vlhkých luk. Díky tomuto je ideálním prostředím pro zkoumání vlivů proměnných na variabilitu vegetace bylinného a mechového patra.

4. Metodika práce

4.1 Studijní plocha

Pro mou práci byla vybrána lokalita v PR Vrbenské rybníky u Českých Budějovic, konkrétně plocha v okolí rybníku Černiš. PR Vrbenské rybníky je soustavou čtyř středně velkých rybníků (Černiš, Starý Vrbenský, Nový Vrbenský a Domin) založených již v 2. polovině 15. století na severozápadním okraji Českých Budějovic. Rozkládá se na ploše 245,8 ha a její založení se datuje k 1. 4. 1990. Předmětem ochrany jsou zde vzácná stanoviště (mokřadní olšina), vzácné druhy rostlin (např. šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*), stolítek přeslenatý (*Myriophyllum verticillatum*), početná populace kapradě hřebenité (*Dryopteris cristata*), četný výskyt mnoha druhů motýlů a jedná se také o významné hnízdiště vodních a mokřadních ptáků. Rezervace je zároveň i evropsky významnou lokalitou (Brinke & Šebestian 2009).

Průměrná roční teplota se v oblasti pohybuje okolo 8°C. Roční úhrn srážek bývá kolem 600 mm s maximem v měsíci červnu (www.chmi.cz). Klimaticky je území řazeno do mírně teplé oblasti (MT 11), přičemž jde o jednu z nejteplejších částí jižních Čech. V oblasti převažují západní větry, pro zimní období jsou typické teplotní inverze s nízkými teplotami. (Brinke & Šebestian 2009)

Vrbenské rybníky se rozkládají v oblasti s geologickým podkladem křídových vrstev a terciérních sedimentů. Nejhlubší vrstvy horninového podloží jsou tvořeny 200–300 m mocnými pískovci a jílovci klikovského souvrství překrytými uloženinami mydlovarského souvrství z jílu a písků. Půdní pokryv je tvořen převážně pseudoglejemi. Z hlediska geomorfologického členění náleží území do Českobudějovické pánve. Rovinatý až mírně zvlňný reliéf se vyznačuje minimální výškovou členitostí, nejvyšší a nejnižší bod území se nacházejí v rozmezí 375–426 m n. m. (Brinke & Šebestian 2009).

Zkoumaná plocha měla rozlohu přibližně 75 ha. Jedná se o jedinečný rozsáhlý komplex mokřadních olšin rozkládající u jižního břehu rybníka Černiš (přibližný střed plochy: N 49°00'00'', E 014°25'50'') (Brinke & Šebestian 2009). Okolí tvoří, kromě rybníku na severu, zejména pole (Z a J). Na východě přechází

olšina postupně v jiné druhy porostu, ohraničené již okrajovou zástavbou města České Budějovice. V těsné blízkosti výzkumné plochy se nachází bažantnice.

Tato mokřadní olšina je jednou z nejrozlehlejších v celé České republice, a proto byla také vybrána pro mou diplomovou práci. Terén je rovinný, nadmořská výška se pohybuje mezi 379 a 384 m.n.m.. Pokrývá ho slatina s dospělým stromovým zápojem, kde dominantním druhem ve stromovém patře je olše lepkavá (*Alnus glutinosa*). Jako příměs se zde nacházejí jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), dub letní (*Quercus robur*) a v křovinném patře také střemcha obecná (*Prunus padus*) a krušina olšinná (*Frangula alnus*). Významné zastoupení v bylinném patře mají zejména ostřice (*Carex* sp.) a rákos obecný (*Phragmites australis*), častý je také výskyt metlice trsnaté (*Deschampsia caespitosa*) a netýkavky nedůtklivé (*Impatiens noli-tangere*). V mechovém patře převažují baňatka obecná (*Brachythecium rutabulum*) a měřík trsnatý (*Mnium hornum*).

4.2 Sběr dat v terénu

Sběr dat na lokalitě probíhal od 7. do 18. července 2008. Pro pokrytí pokud možno co nejvíce aspektů a gradientů bylo náhodným výběrem pomocí souřadnic GPS vybráno 100 transektů s náhodnou orientací, aby se předešlo umělému ovlivnění výsledných naměřených hodnot. Například tím, že by se vědomě vybíraly pouze transekty přístupné, jdoucí od břehu (tedy snažící se přímo vystihnout nějaký gradient), nebo se vyhýbali zamokřenějším místům. Některé vymodelované transekty se tak ovšem nacházely přímo na hladině rybníka a bylo nutné je z výzkumu vynechat. I kvůli časové a pracovní náročnosti nakonec zbylo 73 transektů, které byly zkoumány a data zpracována. Ty, jež se nalézaly pod vodní hladinou, ale v rámci vnitřního mokřadního lesa, nebyly vynechány a byly změřeny. Proto se některé transekty značně svou skladbou odlišují od jiných. Hladina podzemní vody, terén a osvit byli v rámci výzkumné plochy zdáli dosti proměnlivé.

Délka transektů byla stanovena na 12 metrů a to proto, aby jejich délka nebyla vůči jemnému prostorovému měřítku zbytečně dlouhá, ale zároveň poskytovala dostatek prostoru k vystižení případného gradientu. Každý transekt

byl pak rozdělen do 10 čtverců 60x60 centimetrů. Mezi čtverci byla vždy mezera 60 cm, aby při menším počtu ploch byla reprezentativně zachycena variabilita ve vegetaci a faktorech prostředí v rámci porostů. Celkem bylo získáno 730 vzorků.

Transekty vybrané náhodně počítačem byly nalezeny pomocí souřadnic běžným GPS přijímačem, který určil výchozí bod (začátek transektu) a směr (ve stupních), kterým transekt povede. Poté byl pomocí kolíků a dvou provazů vytyčen transekt (šířka 0,6 a délka 12 metrů). Provazy byly barvou označeny po 60 centimetrech, tedy vizuálně znázorňovaly zkoumané čtvercové plochy transektu. Pro ještě lepší orientaci a přehlednost byl každý zkoumaný čtverec označen dřevěným kolíkem ve svém středu.

4.2.1 Vegetační výzkum

Prvním krokem výzkumu byla vegetační analýza čtverců v transektech.

Hodnocena byla pokryvnost jednotlivých druhů ve čtvercích. Tyto pokryvnosti byly odhadovány opticky v procentech. Pro lepší vyjádření pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin sloužila ručně vyrobená mřížka s oky 10x10 cm. Dominance druhů se pak určovala pomocí Braun-Blanquetovy stupnice abundance a dominance (r, +, 1, 2, 3, 4, 5) v jednotlivých polích mřížky.

Zaznamenány byly všechny druhy rostliny ve třech patrech – mechovém (9), bylinném (6) a křovinném (5) (do 1 m výšky). Křovinné patro nebylo hojně zastoupené; většinou se jednalo o mladé olše, krušiny a jasany. Rostlinné druhy byly určovány přímo v terénu; některé mechorosty byly sebrány do papírových obalů a určeny až v laboratoři. Nomenklatura mechorostů a cévnatých rostlin je v diplomové práci sjednocena podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002).

4.2.2 Fotografování zápoje stromového patra (osvit, canopy)

Pro vyhodnocování množství světla dopadajícího na každý zkoumaný čtverec v transektu bylo použito fotoaparátu Nikon se speciálním objektivem „fisheye“, který zachycuje své okolí v rozmezí 180° (Frazer et al. 2001). Existují i

jiné přístroje, vyrobené speciálně pro účely snímkování stromového zápoje (LICOR, Hamahatsu), nicméně ty jsou finančně nákladnější a hemisférické snímky se ukázaly být dostatečně přesnou metodou (Engelbrecht & Herz 2001, Zhang et al. 2005).

Objektiv byl namířen kolmo k obloze v ose se středem příslušného čtverce. Jím vytvořené hemisférické fotografie pak zachycují veškeré listy a jiné překážky, zabraňující dopadu slunečního světla na konkrétní bod (čtverec).

Kvůli vyrovnaní terénních změn a stabilizaci fotoaparátu byl použit tříramenný nastavitelný stativ s podložkou. Tak mohl být přístroj stabilizován vždy ve stejné výšce nad terénem a to 140 cm. Tato výška byla stanovena zejména proto, aby byla manipulace s fotoaparátem na stativu snadná a nedocházelo ke zkreslení zastíněním ostatní vegetací (zejména rákosiny), které jako takové nebrání průniku světla skrz stromové patro (Makovcová 2008). Zabránilo se tak (ve většině případů) i případnému nechtěnému znehodnocení snímku výskytem osob v okolí. Podle Robinsona a McCarthyho z podobného výzkumu v dubovém lese se množství dopadajícího světla na porost zásadně nemění od 30 do 150 centimetrů nad povrchem (Robinson & McCarthy 1999).

Důležitou pomůckou pro správné nastavení fotoaparátu byla dvojitá vodováha, pomocí které byl přístroj vždy ve vodorovné poloze tak, aby byl objektiv kolmo k obloze a fotil jen zápoj stromového patra. Důležitý byl také směr nastavení fotoaparátu, který byl pro lepší přehlednost nastaven pomocí kompasu vždy na sever (podélná osa). Vzniklé snímky tak měly stejnou orientaci.

Fotografování probíhalo během dopoledních a odpoledních hodin, jelikož přímé slunce může ovlivnit negativně rozlišení listoví od oblohy. Nejvhodnější počasí proto bylo polojasné a bez dešťových srážek. Při dešti bylo nutné fotoaparát uschovat, aby nedošlo k jeho poškození. Kapky na objektivu by taktéž negativně ovlivnily výsledek. Nebyl použit blesk a samotné fotografování probíhalo samospouští a v automatickém režimu.

4.2.3 Měření terénu a HPV

Měření výšky hladiny podzemní vody, tedy rozdíl mezi její hladinou a výškou terénu nad ní, bylo stanoveno vykopáním zemnic sondy vždy na začátku každého transektu. Po vykopání dostatečně hluboké sondy a ustálení hladiny podzemní vody byla nad hladinu vztyčena měrná lať s výškou 1 metr. Ta sloužila jako základní bod určování výšky terénu nad HPV. Každý čtverec byl měřen v pěti bodech – ve svých rozích a středu – s výškou vztaženou k měrné lati. Od hodnot byla pak odečtena délka lati a tak byla získána reálná výška terénu a tím také hloubka HPV.

4.2.4 Odebírání vzorků půdy (pH)

Jako poslední byly na jednotlivých plochách odebírány vzorky půdy. Důvodem bylo narušení porostu, tedy znesnadnění ostatních měření. Odběr probíhal z hloubky 10 až 30 cm pod povrchem do mikrotenových sáčků. Jednotlivé sáčky byly očíslovány specifickým číslem podle čísla transektu a pořadím čtverce. Odebírané množství se pohybovalo odhadem podle váhy (okolo 200 g) a zvodnění půdy, aby po vysušení zbylo dostatečné množství půdy potřebné k analýze.

4.3 Zpracování sebraných dat

4.3.1 Vegetační snímky

Vegetační snímky z jednotlivých čtverců byly přepsány z terénních zápisků do počítačového programu TURBOVEG (Hennekens & Schaminée 2001). Zde je pro každý rostlinný druh, který se na ploše vyskytl, řádek se zastoupením v jednotlivých snímcích (čtvercích) v podobě Braun-Blanquet stupnice abundance a dominance (r, +, 1, 2, 3, 4, 5) (Moravec et al. 1994).

Pro další zpracování snímků byl zvolen program Juice (Tichy & Holt 2006). Tato aplikace slouží k úpravě, třídění a zpracování ekologických tabulkových dat.

Některé druhy byly zastoupeny jen velice málo a vyskytovaly se třeba pouze na jednom či dvou snímcích. Sem se pak mohly dostat i nedopatřením a nereprezentují dobře celkovou plochu. Z tohoto důvodu a také kvůli přehlednosti byly takové druhy vyřazeny a ponechány jen ty, které mají zastoupení početnější a vyskytují se na deseti a více snímcích. Celkem bylo do analýzy zařazeno 45 druhů rostlin.

Takto upravená druhová data mohla být z programu Juice vyexportována (ve formátu CC!) a převedena do formátu .DTA (přes pomocný program CanoMerge), aby se dále dala použít a analyzovat v programu CANOCO (Lepš & Šmilauer 2000).

4.3.2 Hemisférické fotografie stromového zápoje

Jelikož fotografie byly pořizovány analogovým fotoaparátem, nejprve muselo přijít jejich vyvolání a převedení do digitální podoby (formát jpg.). Aby z těchto fotografií mohl být získán potřebný údaj o osvit, musely být nejdříve převedeny na černo-bílý snímek. Jen tehdy je posléze mohl program (GAP) zhodnotit na základě rozdílu mezi bílými (obloha, světlo) a černými (plocha stínících listů, zástin). Právě hodnota plochy černých pixelů na fotografii v procentech pak udává míru osvit.

K převedení fotografií z barevných na černobílé byl zvolen program Sidelook (Nobis & Hunziker 2005). Zde je nejprve potřeba fotografie překopírovat (záložka *Copy*), aby se s ní dalo následně pracovat.

Pro co nejvhodnější rozdělení pixelů mezi černé, představující plochu listoví a kmenů způsobující zástin, a bílé, znamenající prostupující sluneční světlo a osvit bylinného patra, byl zvolen v tabulce SIDELOOK - *Threshold: channel blue, modus edge value* a po dokončení této funkce tlačítko *MAX*.

Channel je barevná šablona, která nastavuje rozdělení stupně šedi na základě světelných podmínek (přímý sluneční svit, zataženo, oblačno...) v době pořízení fotografie. *Channel blue* (modrou šablonu) byl zvolen na doporučení dalších autorů, kteří ve svých analýzách s programem Sidelook pracovali.

Argumentují zejména osvědčeností a nejpřesnějším rozdělení pixelů (Lee et al. 1983, Frazer et al. 2001, Makovcová 2008).

Modus potom funkcí *edge value* rozdělí barevné schéma šedi do histogramu.

Nakonec se tlačítkem *MAX* posunul maximální kontrast do oblasti s nejvyšší hodnotou histogramu (Makovcová 2008).

Po potvrzení vznikla černobílá fotografie stromového zápoje.

Dále byly fotografie zápoje zpracovávány softwarovým programem Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999, Frazer et al. 2001, Chytrý 2007). I tento program umožňuje obdobu funkce Treshold, nicméně ne v tak citlivém nastavení. Na rozdíl od programu Sidelook však nabízí program Gap Light Analyzer (dále jen GLA) funkci kruhového oříznutí snímku, které jsem potřeboval. Každý snímek zápoje převedený na černobílou fotografii bylo tedy nejprve třeba oříznout. To proto, že samotná hemisférická fotografie má kruhový tvar, kdežto formát fotky je obdélníkový. Tak vznikly na fotografiích černé okraje, které by další analýzu negativně ovlivňovaly. Černá barva, tedy hodnota stínu, by pak byla nepoměrně vyšší než ve skutečnosti. Přes záložku *Configure* byla zvolena funkce *Imagine registration* a manuálně nastaven obrys vybrané oblasti kruhové fotografie (radius 1015). Výhoda spočívá v tom, že se nastavený formát (kruhový obrys) ukládá a dá se použít pro každou další fotografii (zaškrtnutím *Fix Registration For Next Image -> Apply*). První registraci ovšem musela být nastavena na zkušební barevné fotografii, tedy původní vyfocené. Důvod byl zřejmý – u černobílé fotografie tvořil viditelný okraj již většinou porost, který bylo nutný také do analýzy zahrnout. Jinak by fotografie nepokrývala požadovaných 180°.

Na druhou stranu se kruhové hemisférické fotografie nenacházely vždy na stejném místě fotografie vyvolané – obdélníkové. To bylo způsobeno vyvoláním klasického filmu z optické zrcadlovky a převedením do digitální podoby. Snímky tedy bylo nutné opticky kontrolovat, zda se nenacházejí mimo zvolený obrys. K tomu naštěstí docházelo jen zřídka, protože u všech černobílých fotografií kopíroval okraj černý „prstenec“ vegetace. Ten byl natolik široký, že jej případný

posun fotografie stejně nepřekročil a celková plocha černé/bílé (zástinu/osvitu) se tak nezměnila.

Po dokončení registrace (*Apply*) se vedle původního okna s fotografií objeví nové s její kopíí (*Working Image*). Zde pak program pracoval pouze s mnou vybranou oblastí.

Dalším krokem bylo nastavení konfigurace (*Configure -> Edit configuration*). Zde byla do záložky *Image* zapsána orientace fotografie, která byla u všech nastavená k severnímu magnetickému pólu (*Image – Registration : Magnetic North*), do záložky *Site* zeměpisné souřadnice (*Site – Location - Latitude: 48:59:50 North, Longitude 014:25:50 East*), a doba růstové (vegetační) sezony do záložky *Resolution* (*Resolution – Suntrack – Growing Season Start Date: April 1, Growing Season End Date: October 1*). Ostatní hodnoty byly po zvážení nechány přednastavené.

Takto upravená konfiguraci byla uložena ve formátu SCN (*Setup Configuration File*) pro další použití. Napříště už pak místo opětovného nastavování konfigurace stačilo otevřít konfiguraci uloženou pomocí *Configure -> Load Configuration*.

Aby program mohl začít počítat, bylo ještě zapotřebí nechat proběhnout funkci *Threshold*, tedy převést obrázek na černobílý. To už bylo nicméně dokonaleji provedeno v programu Sidelook a tak *Threshold* v GTA jen potvrdit tlačítkem OK (Makovcová 2008).

Posledním krokem je konečný výpočet. Ten se spouští v záložce *Calculate – Run Calculation*. Z nabízené dvojice bylo vybráno *Canopy Structure and Transmitted Gap Light*, tedy detailnější analýza pro případný pozdější rozbor, a vše bylo potvrzeno tlačítkem *Calculate*. Nejdůležitější pro další analýzy je hodnota *% Canopy Openness*, která udává procentuální podíl bílých pixelů, tedy plochu osvitu.

Výslednou tabulku byla zkopírována a uložena do připravené tabulky v programu Microsoft Excel.

4.3.3 Měření pH půdy

Vzorky půdy byly nejprve důkladně vysušeny a poté převezeny do laboratoře KVHEM FŽP v Kostelci nad Černými lesy. Zde byly ponechány vyluhovat v destilované vodě kvůli přípravě k potenciometrii. Poté se z roztoku za pomoci stolního digitálního pH-metru (Hanna pH211) odečetlo pH každého vzorku. pH bylo měřeno jako pH-H₂O skleněnou elektrodou dle ISO/DIS 10390. Naměřené hodnoty byly zaokrouhleny na dvě desetinná místa a zapsány do souhrnné tabulky faktorů v programu Microsoft Excel.

4.3.4 Hodnoty hladiny podzemní vody

Hodnoty naměřené v terénu byly zapsány a pak převedeny na jedinou hodnotu, která charakterizovala její průměrnou výšku pro každou zkoumanou plochu. Poté byly zapsány společně s ostatními údaji o pH a procentech pronikajícího slunečního záření do souhrnné tabulky faktorů v programu Microsoft Excel.

4.3.5 Heterogenita reliéfu

Heterogenitu reliéfu není tak snadné vystihnout a popsat jen jedním údajem. Její hodnota byla nakonec stanovena tak, že z pěti hodnot měřených bodů v rozích a středu každého čtverce byl vypočítán maximální výškový rozdíl.

4.4 Analýzy mnohorozměrných dat

K analýze všech získaných dat, faktorů prostředí i druhovém složení a zastoupení rostlin, posloužil program Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Smilauer 2002). Canoco je speciální a flexibilní program pro analýzu fytoecologických a ekologických dat.

Do programu Canoco se dají pohodlně importovat data v několika formátech, přes pomocné programy WCanoImp (tabulková data) a CanoMerge

(převedení všech dat do formátu .DTA přímo použitelným programem Canoco). V mém případě to byla druhová data z programu (Juice) a tabulky .txt s naměřenými hodnotami prostředí pro každý ze 730 čtverců – pH, osvit (canopy), heterogenita (heterog) a hladina podzemní vody (HPV).

4.4.1 Nepřímá analýza druhových dat

Pro prvotní orientaci v datech jsem zvolil nepřímou gradientovou analýzu (DCA - detrendovaná korespondenční analýza). Zde byla použita druhová data importovaná z programu Juice (viz. výše). Zvolil jsem metodu detrendování po segmentech a transformaci *square-root* pro eliminování dominance druhů (Douda 2008).

Předpokládal jsem unimodální odpověď druhů na faktory prostředí, což následná analýza DCA potvrdila. Nejdelší gradient byl na první ose 5,168 a do analýzy tak vstupuje heterogenní soubor dat (Lepš & Šmilauer 2000, Herben & Münzbergová 2001).

Z výsledků DCA analýzy bylo také možné zjistit, jak jsou faktory prostředí korelovány mezi sebou. Korelaci jsem provedl výpočtem v programu Microsoft Excel (Herben & Münzbergová 2001).

Analýzu jsem ještě jednou zopakoval, tentokrát s přidáním pasivních proměnných prostředí pro znázornění vztahů na diagramu. Stalo se tak zaškrtnutím *Supplementary environment data available* (v Available Data) a při následném výběru dat k analýze (*Data files*) nahráním dat prostředí do řádku *Supplementary environment data file name*. Z těchto doplňujících dat jsem pak vybral jen čtyři faktory, které mě zajímají - osvit, HPV, heterogenita a pH (*Options - Data editing choices -> DELETE Suppl. Env. Vars., Delete supplementary environment variables*).

Výstupem byly dva diagramy vytvořené pomocným programem CanoDraw. Zde jsem přes záložku Create -> Simple ordination plot vytvořil graf rozmístění druhů na prvních dvou osách významnosti. Druhý graf jsem vytvořil pomocí

Create -> Biplots and join plots -> Species and suppl. variables a znázorňuje stejný graf s viditelnými pasivně promítnutými faktory prostředí.

4.4.2 Zjištění průkaznosti vlivu faktorů prostředí na druhové složení vegetace

Pro porovnání vlivů jednotlivých faktorů na vegetaci jsem zvolil přímou analýzu CCA (kanonická korespondenční analýza) (Lepš & Šmilauer 2000).

Nejprve jsem testoval všechny faktory prostředí (osvit, hladinu podzemní vody, heterogenitu a pH) najednou pomocí *forward selection*, jestli mají průkazný vliv na vegetaci v rámci celého porostu.

Do analýzy vstupují jak druhová data, tak data prostředí. Opět jsem zvolil *square-root* transformaci a tu pak dodržoval i u všech následných analýz. Faktory prostředí bylo nutné oddělit od ostatních nabízených položek, které musejí být vymazány (*Delete Environmental Variables*). Dále jsem zvolil manuální selekci pomocí Monte Carlo testu s 999 permutacemi. Tento randomizační test zamíchá hodnotami prostředí a přiřadí je k snímkům zcela náhodně. Tím se zruší vztah mezi nimi. Hodnoty neovlivněné jakýmkoli vztahy se pak srovnají se skutečně vypočtenými hodnotami a toto srovnání ukáže, zda je vztah mezi snímky a proměnnými prostředí vyšší než aby mohl být náhodný (Herben & Münzbergová 2001). Ostatní nastavení zůstalo podle původní šablony.

Při vlastní analýze jsem pak testoval jeden faktor po druhém (*Test Variable*), opsal z tabulky pravděpodobnosti a po otestování je zahrnul do již vysvětlených proměnných (*Include Variable*). Funkcí *Forward selection* jsem pak do analýzy postupně vybral proměnnou, která vysvětlovala nejvíce variability, a otestoval jsem jí randomizačním testem. Poté jsem tuto proměnnou zahrnul mezi kovariáty a pokračoval stejně s druhou nejsilnější proměnnou, až do otestování všech. Takto se vybírá podskupina proměnných, které budou pravděpodobně dávat vysvětlení veškeré možné variability.

Následně jsem stejně otestoval vliv faktorů i na úrovni transektů. Analýza CCA byla provedena stejným způsobem s podobným nastavením. Jen byly do

výpočtů zahrnuty ještě identifikátory jednotlivých transektů (73) jako kovariáty aby se oddělil efekt jednotlivých transektů. Opět jsem zvolil Monte Carlo permutační test s 999 opakováními. V záložce *Permutation Type* jsem ale zvolil namísto přednastaveného *Unrestricted permutation* pole *Restricted for spatial or temporal structure or split-plot design*, v další záložce *Split-plot* a nakonec *Number of split-plots* číslo 10. Důvodem je rozdělení vzorků prostředí podle deseti ploch, tedy na jednotlivé transekty. V poslední záložce jsem ještě nastavil v poli *Whole-plot level* – *No permutation* a v poli *Split-plot level* – *Freely exchangeable*. Analýza probíhala stejně jako u testování pro celou plochu.

V CanoDraw jsem pak vytvořil dva diagramy odpovídající odpovědi druhů na faktory v rámci plochy a mezi transekty (Create -> Simply ordination plot -> Species and environmental variables).

4.4.3 Celkový efekt faktorů prostředí

Celkový efekt (*Conditional effect*) faktorů na variabilitu vegetace byl zjišťován opět zvlášť pro celou plochu a zvlášť mezi transekty. Ukazuje na to, jak důležitou roli hraje každý z faktorů ve srovnání s ostatními. Analýzy CCA probíhaly opět identicky jako u zjišťování průkaznosti (viz. 4.4.2) jen s tím rozdílem, že byla vybrána vždy jen jedna proměnná prostředí (zbylé proměnné byly vymazány) a ta byla otestována. Z testu pak byla opsána signifikance (p), F, a v tabulce s výsledky pak hodnota *Sum of all canonical* a *Total inertia* (u všech stejná). Vydělením těchto dvou čísel vznikla hodnota celkového efektu každého testovaného faktoru.

4.4.4 Čistý efekt faktorů prostředí

Čistý efekt (*Marginal effect*) by měl vyjádřit, jaký podíl na vysvětlení variability mají jednotlivé faktory, když se separují vlivy těch ostatních. Jako v předcházejícím případě se testuje opět analýzou CCA. V tomto případě je ovšem nutné do výpočtů vždy zahrnout kovariáty v podobě dat prostředí. Testuje se opět každý faktor samostatně, zbylé tři faktory se ovšem použijí jako kovariáty.

V případě výpočtu čistého efektu mezi transekty se zase do kovariát ještě zahrnou čísla transektů.

Znáhodnění zde opět probíhá Monte Carlo permutačním testem jako v minulých analýzách (Herben & Münzbergová 2001). Tentokrát jsem však žádnou selekci neoznačil (*Do not use forward selection* v záložce *Forward selection of environmental variables*) a v záložce *Global permutation test* označil *Significance of canonical axes together* s 999 permutacemi.

Další nastavení již proběhlo stejně jako u výpočtů celkového efektu jak pro celkovou plochu, tak v rámci transektů. Po analýze (*Analyze*) jsem z výsledkového okna opět opsal hodnoty p , F a *Sum of all canonical*. Hodnota *Total inertia* byla opět pro všechny výpočty stejná.

Konečným výstupem pak jsou dva grafy vytvořené programem Microsoft Excel. První ukazuje srovnání čistého a celkového efektu faktorů prostředí na celé ploše a druhý mezi transekty.

5. Výsledky

5.1 Vystižení hlavní složky variability (nepřímá ordinace)

Prvním krokem bylo vypočítat nepřímou ordinační analýzu DCA. Ta postihuje hlavní složku variability v druhovém složení, nicméně nemusí zahrnovat tu část variability, kterou postihují data o prostředí (Lepš & Šmilauer 2000).

Analýza zjistila 16% vysvětlené variability první s druhou osou (Tab. 1). Tabulka 1 s výpočtem nepřímé ordinace také ukazuje na délku gradientu, která je na prvních dvou osách větší než 4, proto je předpoklad unimodální odpovědi druhů na místě (Herben & Münzbergová 2001).

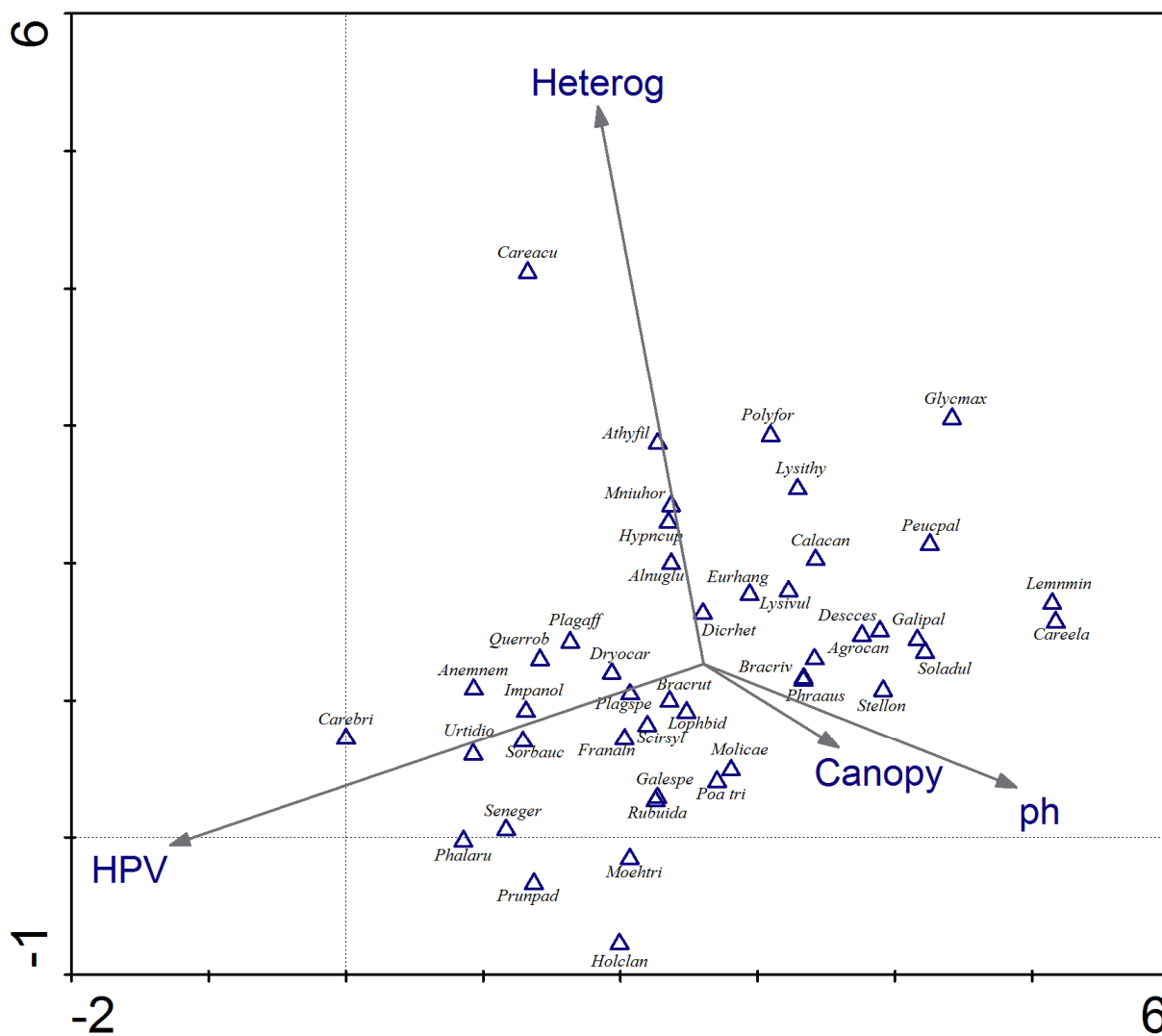
Axes		1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	:	0.621	0.526	0.340	0.246	7.147
Lengths of gradient	:	5.168	4.119	3.861	3.376	
Cumulative percentage variance of species data	:	8.7	16.0	20.8	24.3	
Sum of all eigenvalues						7.147

Tab. 1: Výsledky DCA v programu Canoco

Tato analýza slouží spíše k představě rozdělení druhů v prostoru, jak vzdálené jsou si svými nároky, zda tvoří nějaké skupiny či se některé druhy podle výskytu ve snímcích jasně oddělují od ostatních (Obr. 1).

Obrázek 1 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 objevují *Carex acutiformis*, *Carex brizoides*, *Holcus lanatus*, dvojice *Lemna minor* s *Carex elata* či *Glyceria maxima*. Z tohoto grafu bez zahrnutí dat prostředí ještě nelze vyvozovat zásadní závěry, nicméně např. *Lemna minor* i *Carex elata* jsou rostliny silně závislé na vodě, tedy lze předpokládat, že blíže k nim bude hladina podzemní vody vyšší. *Carex brizoides* na druhé straně tak náročná jako tyto druhy na vodu není. Mechy *Mnium hornum* a *Hypnum cupressiforme* se ukazují být závislými zejména na heterogenitě

povrchu, jelikož většinou rostly na padlých kmenech nebo vyvýšených kořenech olší a tak se dostávaly nad úroveň ostatní vegetace. Semenačky *Alnus glutinosa* taktéž vyhledávají vyšší místa nad terénem a osidlují tak heterogennější stanoviště. *Molinia caerulea* a *Phragmites australis* by mohli nejvíce reagovat na světelné podmínky a k pH se jeví nejbližší vztah *Stellaria longifolia* a *Phragmites australis*.



Obr. 1: Analýza DCA druhových dat s promítnutím faktorů prostředí. Zkratky viz. příloha 5.

5.2 Korelace os a faktorů prostředí

Jednotlivé měřené faktory se mezi sebou významně nekorelují, což znamená, že by se navzájem neměly ovlivňovat a zkreslovat svůj vliv na variabilitu vegetace. Nejvíce korelované jsou hodnoty pH a hladiny podzemní vody, které se korelují negativně z 27% (Tab. 2).

	Osvit	HPV	Heterogenita	pH
Osvit		-0.09	-0.11	0.11
HPV	-0.09		0.07	-0.27
Heterogenita	-0.11	0.07		-0.01
pH	0.11	-0.27	-0.01	

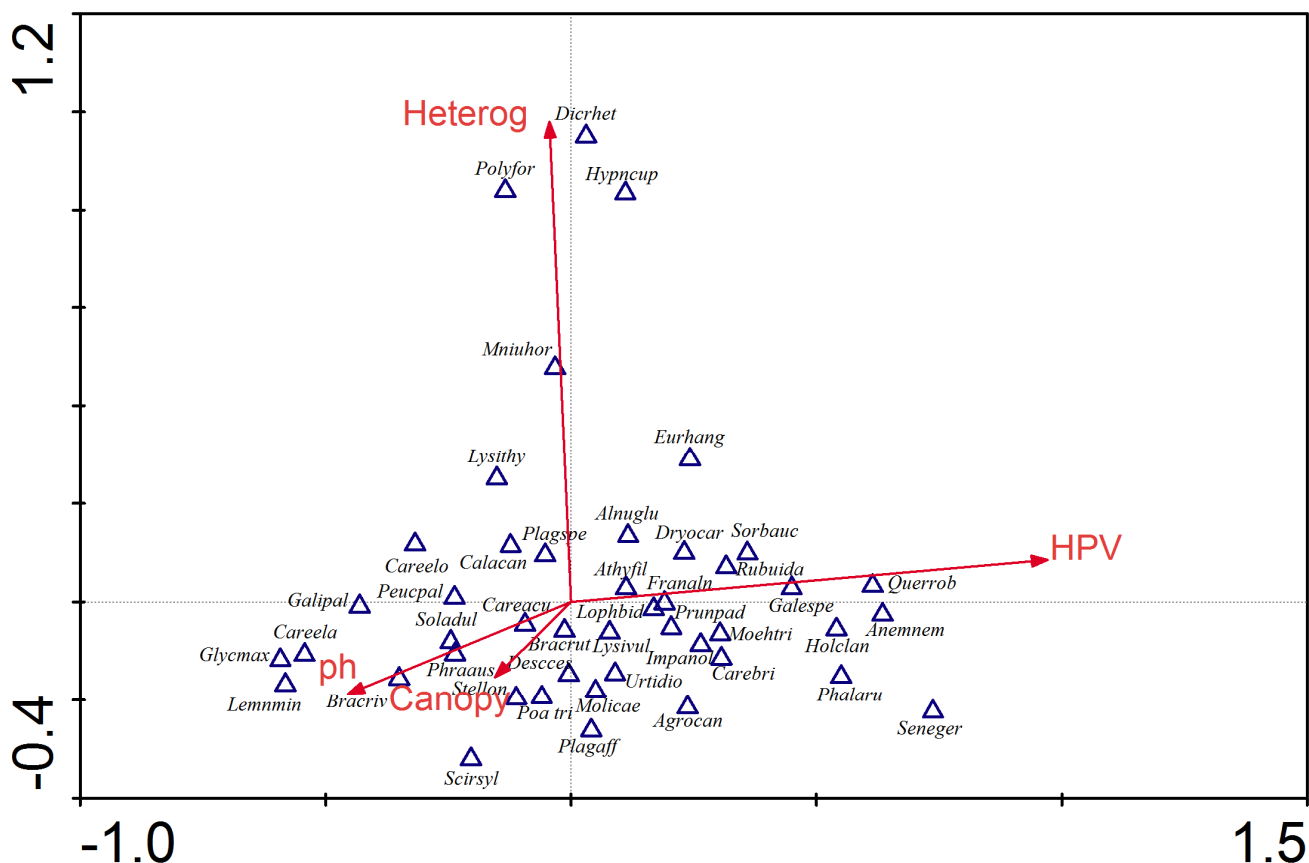
Tab. 2: Korelace mezi faktory prostředí

5.3 Testování proměnných prostředí

K otestování významnosti jednotlivých faktorů jsem použil přímou ordinační analýzu CCA (viz. metodika). V rámci celé plochy vysvětlují první dvě osy ordinace 7,58 % variability (Tab. 3). Všechny čtyři zkoumané faktory pak na ní mají podle analýzy průkazný vliv ($p = 0,001$).

Axes		1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	:	0.332	0.152	0.037	0.022	7.147
Species-environment correlations	:	0.779	0.683	0.340	0.314	
Cumulative percentage variance						
of species data	:	4.6	6.8	7.3	7.6	
of species-environment relation:		61.1	89.1	96.0	100.0	
Sum of all eigenvalues						7.147
Sum of all canonical eigenvalues						0.542

Tab. 3: Výsledky CCA z programu Canoco



Obr. 2: Analýza CCA – Vliv faktorů prostředí na lokalitě. Zkratky viz. příloha 1.

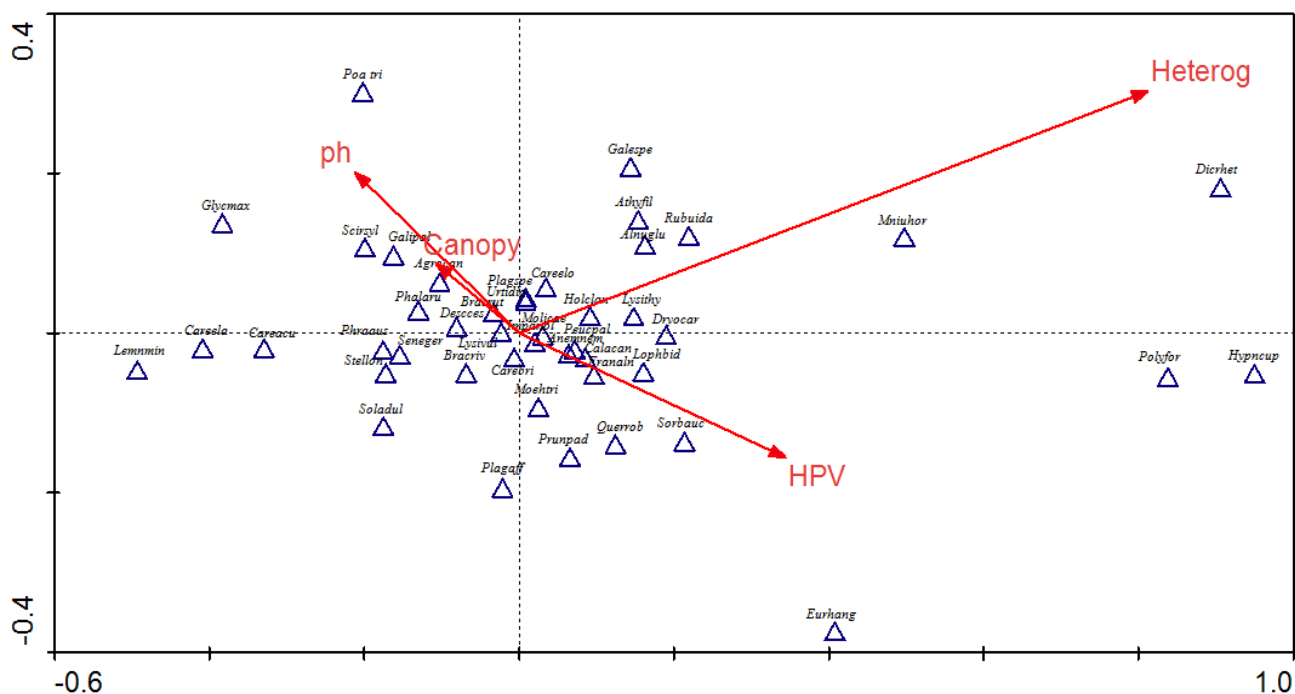
Na obrázku 2, vytvořeném v programu CanoDraw, je patrné rozložení druhů podle jednotlivých faktorů a dvou os v rámci celé plochy. Rozložení druhů je poměrně rovnoměrné okolo první osy. Je patrné, že hladina podzemní vody je nejvíce (pozitivně) korelována s první osou, zatímco heterogenita se velice blíží ose druhé (opět s pozitivní korelací).

Z reakcí druhů bych zmínil nápadné inklinování mechů *Mnium hornum*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranella heteromalla* a *Polytrichum formosum* k faktoru heterogenity. Gradient podzemní vody okupuje na jedné straně *Lemna minor* s *Glyceria maxima* při vysokém zamokření (hladina blízko povrchu) a na druhé straně suchomilnější *Senecio germanicus* a *Quercus robur*. Podobně tyto druhy reagují i na pH. Nejvíce nahuštěné druhy bez výraznějších maxim jsou pak u gradientu osvitů.

Přímou ordinační analýzou CCA jsem také vypočítal vliv faktorů prostředí na variabilitu vegetace v rámci transektů. Zde první dvě osy ordinace vysvětlují 2,61 % variability (Tab. 4).

Axes		1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	:	0.166	0.010	0.008	0.003	7.147
Species-environment correlations	:	0.779	0.337	0.300	0.206	
Cumulative percentage variance						
of species data	:	4.5	4.7	4.9	5.0	
of species-environment relation:		89.0	94.2	98.3	100.0	
Sum of all eigenvalues						3.724
Sum of all canonical eigenvalues						0.187

Tab. 4: Výsledky CCA s kovariáty v programu Canoco



Obr. 3: Analýza CCA s kovariáty: Vliv faktorů na variabilitu v rámci transektů. Zkratky viz. příloha

Na obrázku 3, vytvořeném v programu CanoDraw, je patrné rozložení druhů podle jednotlivých faktorů a dvou os v rámci transektů. Oproti grafu z celé plochy je vidět posun os i sklonu a směru jednotlivých faktorů. Je zřejmé, že na úrovni transektů se význam vlivu faktorů na růst jednotlivých druhů a celkovou variabilitu nepatrně vegetace liší. Stejně jako u celé plochy je zde vidět jasný vztah již uvedených mechů k faktoru heterogenity povrchu. Dřeviny *Quercus robur*, *Prunus padus* a *Sorbus aucuparia* opět inklinují k sušším stanovištím. Hodnoty druhů jsou však v obrázku více rozptýlené a šipky faktorů velice podobně orientované, což znesnadňuje určení samostatných vlivů na druhy než v případě celé obrázku celé lokality.

Analýza s kovariáty ovšem odhalila, že v rámci transektů není vliv osvitu (Canopy; $P = 0,750$) a pH ($P = 0,019$) průkazný. Heterogenita a hladina podzemní vody pak určující jsou ($P = 0,001$).

5.4 Celkový efekt (*Conditional effect*)

Celkový efekt v tomto případě označuje, jaké mají jednotlivé faktory prostředí vliv na variabilitu vegetace, aniž by se vzaly v potaz efekty ostatních faktorů.

V tabulkách 5 a 6 jsou uvedeny vypočítané hodnoty pro jednotlivé proměnné prostředí. V tabulce 5 jsou zaznamenány výsledky pro celou zkoumanou plochu mokřadní olšiny, v tabulce 6 pak hodnoty faktorů v rámci transektů. Druhou významnou hodnotou je poměr all canonical/total inertia, který udává relativní vliv jednotlivých faktorů prostředí na celkovou variabilitu vegetace.

	F	P	All canonicial	All canon./total inertia (%)
Osvit	4.578	0.001	0.045	0.63
HPV	33.527	0.001	0.315	4.41
Heterog	15.308	0.001	0.147	2.06
pH	9.507	0.001	0.092	1.29

Tab. 5: Celkový efekt faktorů prostředí v rámci celé plochy

	F	P	All canonicial	All canon./total inertia (%)
Osvit	2.178	0.003	0.012	0.17
HPV	24.481	0.001	0.134	1.87
Heterog	26.893	0.001	0.147	2.06
pH	3.511	0.001	0.020	0.28

Tab. 6: Celkový efekt faktorů prostředí v rámci transektů

5.5 Čistý efekt (*Marginal effect*)

Čistým efektem je míněn samostatný vliv každého jednotlivého faktoru prostředí, separovaný od vlivů ostatních faktorů, které jsou zahrnuty do analýzy jako kovariáty.

Stejně jako u celkového efektu jsou v tabulkách 7 a 8 zapsány vypočítané hodnoty pro všechny měřené proměnné prostředí jak v rámci celé plochy, tak v rámci transektů. Oproti celé ploše nevyšel v rámci transektů signifikantní efekt osvitu a pH.

	F	P	All canoncial	All canon./total inertia (%)
Osvit	3.956	0.001	0.036	0.50
HPV	28.946	0.001	0.264	3.69
Heterog	16.439	0.001	0.150	2.10
pH	4.54	0.001	0.041	0.57

Tab. 7: Čistý efekt faktorů prostředí v rámci celé plochy

	F	P	All canocial	All canon./total inertia (%)
Osvit	1.286	0.130	0.007	0.10
HPV	4.956	0.001	0.027	0.38
Heterog	7.284	0.001	0.039	0.55
pH	0.888	0.667	0.005	0.07

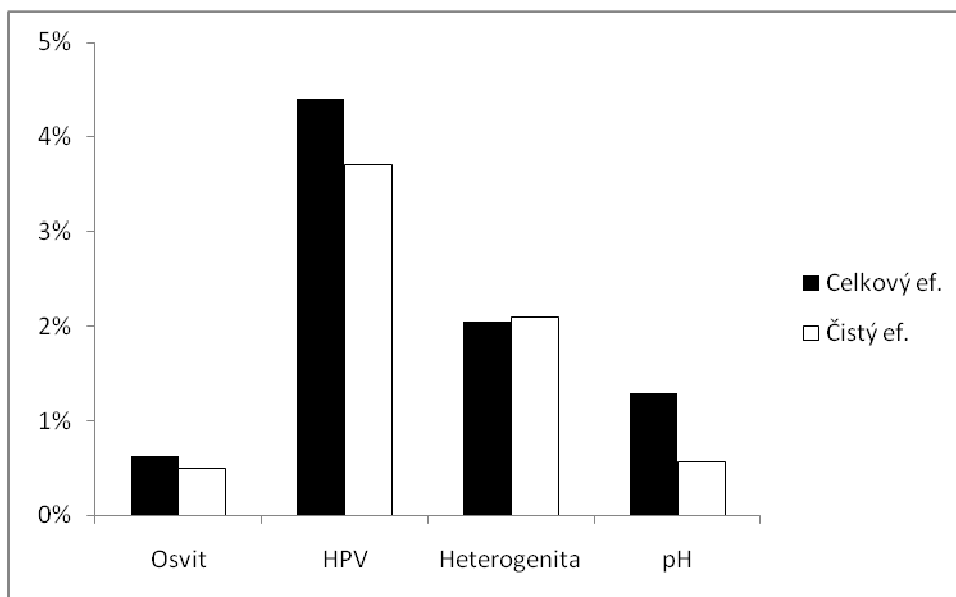
Tab. 8: Čistý efekt faktorů prostředí v rámci transektů (šedě neprůkazné hodnoty)

5.6 Srovnání celkového a čistého efektu

Největší vliv na variabilitu v rámci celé plochy vegetace má hladina podzemní vody (Obr. 4). Její samostatný vliv (čistý efekt) je oproti faktorům ostatním také nejvyšší, 4,4% vysvětlené variability. Druhý největší podíl vysvětlené variability má heterogenita povrchu 2,06%. Zde je však čistý efekt vyšší než vliv v rámci všech měřených faktorů současně – 2,1%.

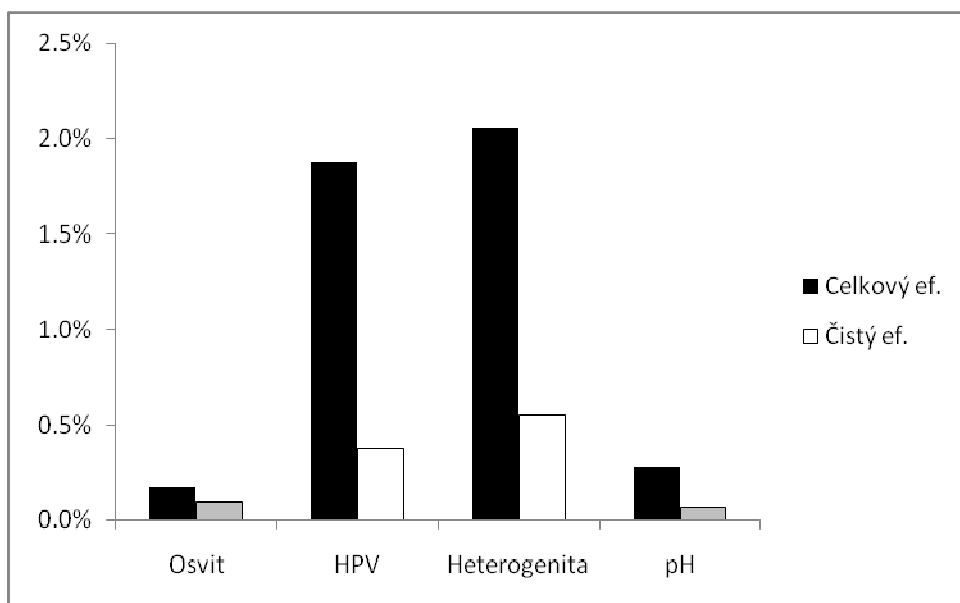
Osvit plochy (0,63%) a pH (1,29%) se naopak ukazují jen jako poměrně méně významné proměnné prostředí v celoplošné škále. Jejich čistý vliv (osvit

0,50%, pH 0,57%) je pak porovnání s významem heterogenity prostředí a hladinou podzemní vody ještě nižší. U pH je dokonce čistý efekt méně než poloviční oproti efektu celkovému, což značí, že samotné pH v měřítku celé zkoumané lokality ovlivňuje variabilitu vegetace jen nepatrně či je korelován s dalšími faktory.



Obr. 4: Srovnání celkového a čistého vlivu jednotlivých faktorů prostředí na vegetaci v rámci celé plochy

Porovnání významu celkových a čistých efektů zkoumaných faktorů prostředí v rámci transektů, ukazuje odlišný výsledek (Obr. 5). Hlavní vliv na variabilitu má heterogenita povrchu a to jak v celkovém (2,06%), tak i čistém efektu (0,55%). Jen o málo méně významným faktorem je výška hladiny podzemní vody (1,87% celkového a 0,38% čistého efektu). Rozdíl mezi těmito dvěma proměnnými není tak veliký jako v rámci celé plochy. Mezi čistými efekty jsou rozdíly poměrově vyšší než u celkových. Vliv pH a osvit se nepodařilo prokázat vůbec. Čistý efekt HPV a heterogenity je mnohem menší než jejich celkový efekt.



Obr. 5: Poměr celkového ku čistému efektu jednotlivých faktorů prostředí v rámci transektů (pozn. Šedá barva čistého efektu u osvitů a pH značí neprůkaznost hodnoty – $P > 0,01$)

6. Diskuse

6.1 Faktory prostředí, jejich význam a škála

6.1.1 Vliv dopadajícího světla

Ačkoli některé studie lesních a mokřadních společenstev ukazovaly světlo jako jeden ze základních faktorů příčiny vegetační variability, v mé práci byl nakonec vliv světla dopadajícího na povrch omezený (< 1% vysvětlené variability). Na malé škále se nepodařilo prokázat vliv osvětlení vůbec. Možné příčiny hledám adaptací místních druhů na zástín (Kellogg 2003) a příliš malých ploch osvětlení (Anderson & Leopold 2002). Anderson a Leopold (2002) ve své studii z mokřadních lesů uvádějí závislost velikosti mezer ve stromovém zápoji, respektive osvětlené plochy na povrchu mokřadu, s druhovou bohatostí vegetace na dané ploše. Zatímco malé osvětlené plošky nevykazovaly významný rozdíl od ploch zastíněných, vyšší diverzita a druhová bohatost byly zjištěny u větších ploch dopadajícího slunečního záření. Větší množství přímých slunečních paprsků se v bylinném patře zkoumané mokřadní olšiny může objevit jen při náhodné disturbanci plochy a porušení stromového zápoje – nejčastěji po pádu vzrostlého stromu. Více než přímo dopadající světlo se tak rostliny pravděpodobně soustředí na využití světla disperzního (Edelkraut & Güsewell 2006).

Kotowski a van Diggelen (2004) tvrdí, že relativní důležitost intenzity světla pro distribuci druhů na slatiništi je složité zhodnotit, zvláště když může reagovat s jinými faktory ovlivňujícími kompozici slatiniště, jako pH a vodní hladina.

Edelkraut a Güsewell (2006) zase poukazují na to, že některé studie sice neukázaly průkazný vliv světla, tyto výzkumy však většinou trvaly pouze do jednoho roku (Dalling et al. 1998). Naopak dlouhodobější studie (Keddy 1989; Leps 1999) většinou vliv světla potvrdily. Prováděli tříletý pokus se zastíněním devíti druhů trav a ostřic. Přes trvalé zastínění v prvním roce změny nenastaly, až v druhém roce se snížila diverzita a ve třetím roce celková biomasa všech druhů, nejvíce pak u ostřic (Edelkraut & Güsewell 2006). I Perry a Galatowitsch (2004)

při pokusu s porovnáním dlouhodobého zastínění dvou druhů zjistili, že *Phalaris arundinacea* snesl omezení světelných podmínek lépe než *Carex hystericina* a v přímé konkurenci dominoval. Trvalý stín však dlouhodobě druhům škodil.

Z výsledků, byť ne zcela průkazných, se ukazuje vliv světla důležitým pro některé druhy mechů (*Brachythecium rivulare* a *Mnium hornum* na opačných stranách gradientu). I přes zmíněný negativní vliv trvalého zastínění (Edelkraut & Güsewell 2006) ostřice (*Carex*) na gradient světla nijak silně nereagovaly (nejsilněji *Carex elata*). Naopak prosvětlené plochy preferovali *Stellaria longifolia* či *Agrostis canina*.

Světelné podmínky se nicméně mění jak v průběhu dne (větrem rozkolísané koruny olší mohou zapříčinit větší či menší osvětlení; sluneční záření tak může dopadnout i na místa, kam je jinak za klidného stavu stín), tak hlavně v průběhu vegetační sezony (Canham 1988). Jistou roli na neprůkaznosti vlivu u transektů tedy může mít i doba výzkumu. Jiné světelné podmínky mohou panovat na lokalitě během jara, kdy docházelo ke klíčení rostlin a jejich vývoji. Stromové patro olší bez listů nebylo tak husté a umožňovalo dostatečný přísun přímých slunečních paprsků.

Dopad slunečních paprsků by mohlo být důležitým faktorem v jarních měsících, kdy dochází ke klíčení semen většiny mokřadních druhů. Kellogg (2003) však uvádí, že zástin neměl velký význam na klíčení mokřadních rostlin, protože většina zdejších druhů je na něj adaptovaná. Dopad světla nicméně mohl ovlivnit teplotu, která je pro dormanci a klíčení důležitá.

Jistým omezením spolehlivosti získaných dat stromového zápoje je umístění fotoaparátu. Je téměř nemožné zachytit s ním skutečný obraz zástinu pro každou rostlinu (přístroj by musel být umístěn přímo na povrchu zkoumané plochy). Přitom vyšší dominantní druhy (např. *Phalaris arundinacea*, *Dryopteris carthusiana* nebo *Impatiens noli-tangere*) nepochybně ubírají svou velkou listovou plochou značné množství světla rostlinám menšího vzrůstu.

Zkoumal jsem i hypotézu, že u některých transektů mohlo dojít k situaci, kdy se celý nacházel v místech bez korunního zápoje, a tedy rostliny na celé jeho ploše měly stejný přísun světla. Tím by mohlo dojít k ovlivnění výsledků mezi

transekty. V získaných data a na fotografiích jsem nicméně takové transekty nenašel. Maximálně u dvou se objevila větší mezera v zápoji, nezahrnující však více než 50% plochy fotografií. Téměř všechny transekty se nacházely pod uzavřeným stromovým zápojem; rozdíl mezi nejvíce a nejméně osvětlenou plochou byl 33%, tedy pouze třetina z celkového množství světla měla prokázat vliv tohoto faktoru.

6.1.2 Vliv pH půdy

Naměřené pH půdních vzorků neprokázalo očekávaný význam pro variabilitu vegetace na úrovni transektů. U vzorků půdy z transektů se pohybovalo pH mezi 2 až 5,5; průměrná hodnota činila 3,3 pH, což jsou extrémně nízké hodnoty. Takto kyselé podmínky ($\text{pH} > 3$) špatně snáší většina rostlinných druhů (Farley & Fitter 1999, Begon et al. 2006).

Zdá se, že škála pro tento faktor byla nastavena až příliš jemně a rostliny v malém měřítku na změny v hodnotách pH podle gradientu příliš nereagují. Je to zřejmě dáno i tím, že se jedná o téměř extrémní podmínky, kde všechny druhy musejí zvládat až limitní hodnoty a takové změny „k lepšímu“ jejich variabilitu tolik neovlivňují. Stejně se vyjadřuje Kellogg (2003) ve svém pokusu vlivu faktorů na klíčení rostlin v mokřadech, kde ze stejného důvodu uvádí vliv pH na klíčení rostlin v těchto podmínkách za nepravděpodobný. Naopak Hájková et al. (2004) považuje pH za jeden z nejdůležitějších faktorů pro charakterizování vegetačního typu v mokřadech. Studie se však zabývala spíše slatinami a rašeliništi bez stromového patra. Zároveň z jejich výzkumů vychází pH jako jedna z časově nejstálejších proměnných. Oproti tomu Farley a Fitter (1999) zaznamenali v rámci půd listnatých lesů časovou variabilitu pH a jeho změny v průběhu roku. I zde však podle výsledků nebyly změny dramatické (pH bylo v rozmezí 2,9 a 3,4, přičemž většina vzorků měla hodnotu 3,1 či 3,2). Lze se tedy domnívat, že námi naměřené vzorky jsou dostatečně reprezentativní a jen málo ovlivněné změnami v průběhu roku a vegetační sezony.

Naše vzorky potvrzují, že se pH mění i na velice jemné škále. V rámci jednoho transektu se měnilo např. i o dva stupně mezi plochami vzdálených

přibližně 2,5 metru. Takto vysoká variabilita na podrobném měřítku je, zdá se, častá (Bruelheide & Udelhoven 2005). Vysokou variabilitu v rámci malého měřítka potvrzuje i studie Nykvista a Skyllberga (1989), která udává i větší rozdíly v pH v měřítku centimetrů než mezi místy vzdálenými desítky metrů.

V rámci celé plochy se již podařilo vliv pH prokázat (1,3% celkového a 0,6% čistého efektu na variabilitu), byť ne jako zásadní faktor vůči variabilitě vegetace. Vztah pH k vegetaci se tedy v závislosti na měřítku mění. Vliv faktoru působícího na celé ploše se může lišit od působení v malém měřítku (Hájková et al. 2004). Podobně malý vliv pH na vegetační variabilitu zaznamenal např. Bruelheide a Udelhoven (2005).

Na opačných koncích gradientu se opět nacházejí vodní *Lemna minor* s dalšími hygropyty proti dřevinám (*Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Alnus glutinosa*) a mechům (*Mnium hornum*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranella heteromalla* a *Polytrichum formosum*). Může se jednat i o částečný vliv korelace pH s vodní hladinou.

6.1.3 Vliv hladina podzemní vody

Největší význam v rámci celé zkoumané mokřadní olšiny měla hydrologie (4,4% celkového efektu, 3,7% čistého efektu). I podle dalších studií je hladina podzemní vody jedním z nejzásadnějších faktorů ovlivňující klíčení a růst mokřadních druhů (Hájková et al. 2004, Laine et al. 2007, Økland 2008). Naměřené hodnoty hladiny vody na studované lokalitě kolísaly od 110 centimetrů pod povrchem u nejsušších míst, až po 14 centimetrů nad povrchem u plně či částečně zaplavených transektů. Přitom Kellogg (2003) udává změněné podmínky pro klíčení rostlin už při méně rozdílných výškách. I to nahrává vyšší vegetační variabilitě v rámci celé lokality.

Kellogg (2003) zkoumal mimo jiné i vliv tohoto faktoru na klíčení mokřadních rostlin. Při třech úrovních vodní hladiny (+2, -1 a -4 cm od povrchu) udává úlohu vodních podmínek pro klíčení jako zásadní faktor. Podobný experiment dokázal, že při vyšší hladině podzemní vody jsou zvýhodněny semena

mokřadních travních společenstev (Bekker et al. 1998). To odpovídá námi zjištěné druhé nejvyšší vysvětlené variabilitě mezi zkoumanými faktory u transektů, v rámci kterých se hladina příliš neměnila. Zatímco celkový efekt činil 1,9 %, separovaný vliv vodní hladiny odhalil pouze 0,4% vysvětlené variability. To může být dáno zjištěnou korelací (-0,27) s pH půdy.

Hájková et al. (2004) považuje výšku vodní hladiny jako zásadní faktor vysvětlující vegetační variabilitu na živinově chudších slatiništích a rašeliništích - mimo jiné i díky různorodého mikroreliefu s mozaikou vyvýšenin a propadlin zde našla silnou korelaci právě mezi vodní hladinou, pH a vegetací. V další studii pak Hájková a Hájek (2004) odhalili závislost rašelinných mechorostů pouze na jednom gradientu spojeným s pH a maximální výškou vodní hladiny, zatímco u cévnatých rostlin byly zjištěny gradienty s vlivem na vegetační složení tři: kolísání vodní hladiny, pH a konduktivita a závislost na mocnosti rašelinné vrstvy. Naopak u mokřadů bohatších na živiny uvádějí při výraznějším poklesu vodní hladiny (pod 30 cm) možnost kompletního odvodnění vrchní vrstvy půdy, způsobující postupné nahrazování hydrofilních druhů mezofilními. U extrémně bohatých mokřadů se pak vegetace posouvá k typické vegetaci zamokřených luk (Hájková & Hájek 2004). Podobně Runhaar et al. (1997) ve své studii uvádí, že hraniční hodnota průměrné hladiny vody, která rozhoduje o dominanci hygrofytů či mezofytů na stanovišti je na jaře 20 – 30 centimetrů pod povrchem. Průměrná výška hladiny vody se na studijní ploše mokřadní olšiny pohybovala právě okolo 30 centimetrů pod povrchem. I v rámci naší lokality se proto objevují jak druhy mokřadní (např. *Lemna minor*, *Glyceria maxima* či *Carex acutiformis*) tak i druhy typické spíše pro vlhké louky (*Holcus lanatus*, *Impatiens noli-tangere* nebo *Anemone nemorosa*). Takto heterogenní podmínky zajišťují vyšší vegetační variabilitu.

Hladina podzemní vody je nicméně silně kolísavý faktor (Hájková et al. 2004), závislý na momentální nasycenosti půdy díky dešťovým srážkám, počasí a vlivu vodního režimu v krajině. Naše zkoumaná lokalita se nacházela v těsné blízkosti rybníka, který může udržovat uměle vyšší hladinu podzemní vody. Proto naměřené hodnoty nemusí odpovídat běžné průměrné výšce hladiny během roku a nevypovídá nic o jejím kolísání v průběhu vegetační sezony. Přitom významný

vliv na vegetaci má i doba a opakování záplavy povrchu. Při dlouhodobějším zaplavení by měla variabilita a diverzita na ploše klesat, zatímco krátkodobější záplavy a disturbance má na diverzitu pozitivní vliv (Kellogg 2003, Novoplansky & Goldberg 2001). Podrobnější výzkum by si žádala opakovaná měření.

6.1.4 Vliv heterogenity reliéfu

Rozdíly výšek mikroreliéfů zkoumaných ploch 60x60 cm se pohybovaly od 0 (rovná plocha, zejména vodní hladina) až po 82 centimetrů (většinou padlý kmen, vývrat aj.). V průměru se však hodnoty pohybovaly jen okolo 11 cm, což značí spíše rovinný terén celé zkoumané lokality. Hodnoty heterogenity terénu nejvíce ze všech faktorů (+0,36) korelovaly s celkovým počtem rostlinných druhů zaznamenaných na plochách. U mechů byla míra korelace dokonce 0,56. To nasvědčuje pozorovanému faktu, že mechorosty rostly často na padlých kmenech, pařezech a větvích, které vystupovaly nad terén.

Topografie povrchu na malé škále několika centimetrů se ukázala jako určující faktor pro vysvětlenou variabilitu zejména na úrovni transektů (2,1% vysvětlené variability celkového a 0,6% čistého efektu). Na celé ploše se celkový efekt oproti transektům nemění (2,06%), avšak čistý efekt se zvyšuje a dosahuje téměř stejné hodnoty (2,10%).

Obdobnou studii provedl Økland et al. (2008) na norských mokřadních lesích, převážně s jehličnatými stromy. Studoval mikroreliéf 150 ploch o rozloze 1 m² rozděleném na 16 menších čtverců (celkem tedy 2400 mikrostanovišť). Došel k závěrům, že mikroreliéf se vzrůstajícími hodnotami koresponduje s výskytem druhů zejména mechů a játrovek. U cévnatých rostlin byl pak mikroreliéf slabším ukazatelem druhové variability a bohatosti. To se potvrdilo i v mé studii, kde cévnaté rostliny většinou reagovaly na mikroterénní heterogenitu spíše slaběji, zatímco druhy mechů (*Mnium hornum*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranella heteromalla*, *Polytrichum formosum*) výrazně inklinovaly k horní hranici gradientu heterogenity povrchu (opakem rod *Plagiothecium*). Na zkoumané lokalitě z cévnatých rostlin na vliv heterogenity povrchu nejvíce reagovaly druhy *Lysimachia thyrsoflora*, *Carex elongata*, *Calamagrostis canescens* či *Dryopteris*

carthusiana ; na opačném konci gradientu se pak díky své závislosti na rovné vodní hladině objevily druhy jako *Lemna minor*, *Scirpus sylvaticus* a *Agrostis canina*. Také Beatty (1984) uvádí specifické rozmístění zkoumaných druhů na mikroreliéfu v podrostu listnatého lesa (javor, buk, jedlovec). Z 19 druhů jich 8 preferovalo vyvýšenější místa na kopečcích, 6 druhů se vyskytovalo převážně ve sníženinách a zbylých 5 na nediverzifikovaném povrchu. Autorka to dává do souvislosti s vlastnostmi půdy, kde na kopečcích byla půda sušší, méně živinově bohatá a měla méně organických složek.

Vliv mikroreliéfu na variabilitu se týká i stromů, jak dokazuje např. Chimner a Hart (1996) u tují (*Thuja occidentalis*) a Battaglia et al. (2000) u dubů (*Quercus michauxii*). V obou případech se stromy více objevovaly na vyvýšenějších místech v rámci plochy, většinou ve vztahu k hladině podzemní vody. Chimner a Hart (1996) uvádějí, že zatímco 95% tují se vyrůstalo na vyvýšeninách v řádech centimetrů, spodní polohy okupovaly křoviny, převážně vrby. I Vivian-Smith (1997) prokázala upřednostňování vyvýšenin v rámci mikroreliéfu u dřevnatých trvalek. V našem případě se stejný efekt projevil nejvíce u mladých olší (*Alnus glutinosa*). U dalších druhů dřevin (*Prunus padus*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Fangula alnus*) se efekt projevil spíše v závislosti na vodní hladině.

Očekával jsem, že heterogenita povrchu bude faktorem silně korelovaným s výškou hladiny podzemní vody, nicméně to se neprokázalo (korelace hodnot pouze 0,07). Někteří autoři ve svých studiích interakci těchto faktorů na jiných lokalitách přímo či nepřímo zjistili (Anderson & Leopold 2002). Další otázkou je, do jaké míry heterogenita mikroreliéfu mokřadního lesa interaguje s dalšími faktory, jako je teplota, množství živin či konkurence dalších druhů (Beatty 1984).

6.2 Vlivy nezahrnuté do studie

Vzhledem k nízké vysvětlené variabilitě zkoumaných proměnných se nabízí otázka, jaké další faktory mohou být příčinou diverzity a variability vegetace zkoumané mokřadní olšiny. Určujícím vlivem, který nebyl v mé studii postižen, je zřejmě např. množství a distribuce živin (Wedin & Tilman 1993, Wijesinghe

2005). Farley a Fitter (1999) dokazují různorodý vliv živin (NH_4 , P, NO_3) i na škále 20ti centimetrů.

Díky omezeným zdrojům pak budou hrát roli v proměnlivé diverzitě a variabilitě mezidruhové vztahy, zejména konkurence. Zatímco neprostorové modely předpovídají, že žádní konzumenti nemohou koexistovat v rovnováze, protože jsou limitováni zdroji, jednoduchý model, který zahrnuje konkurenci sousedících jedinců a náhodnou disperzi mezi místy, předpovídá stabilní koexistenci s potenciálně neomezeným množstvím druhů na zdroj. Soužití vyžaduje podobnost limitů a dvou- až třicestné trade-off mezi schopností konkurence, kolonizace a dlouhověkosti (Tilman 1994). Tento model může vysvětlit umožnění druhové diverzity i na lokalitách s limitní proměnnou prostředím. Z faktorů mokřadní olšiny se jako limitní zdroj jeví dostupnost slunečního záření, ikdyž se podařilo prokázat jen jeho malý vliv na stávající vegetaci. Sousedící rostliny si vzájemně konkurují na dvou úrovních – nadzemní (především konkurence o světlo – vyšší stonky, plocha listů) a podzemní (boj o vodu a živiny - kořenová soustava). Twolan-Strutt a Keddy (1996) tyto dvě konkurence zkoumali na mokřadech mezi druhy *Lythrum salicaria* a *Carex crinita*. Došli k závěru, že mezi dvěma mokřady s různou úživností se podzemní konkurence neměnila, zatímco v nadzemní se zvyšovala společně s gradientem produktivity. K podobnému závěru došel i Cahill (2003) při srovnání konkurencí travin. Zdá se, že na mokřadech převažuje konkurence nadzemní. Přestože tedy vliv osvitů na zkoumané lokalitě nebyl průkazný, může zde tento faktor působit jako zdroj konkurence a tedy ovlivňovat druhovou variabilitu druhotně. K tomuto předpokladu však chybí více dat.

Kromě abiotických faktorů na lokalitě a mezidruhových vztahů ve společenstvu ovlivňuje lokální diverzitu tzv. local pool (soubor druhů vyskytujících se v okolí daného společenstva a schopných přežít v něm) a ještě diverzita regionální (Pärtel 1996, Loreau 2000). Regionální a historické procesy, stejně jako ojedinělé události, ovlivňují strukturu lokálního společenstva (Ricklefs 1987). Při náhodné distrubanci stanoviště se otevírá prostor pro imigraci nových druhů z širšího okolí (regional species pool). Výskyt rostlinných druhů na zkoumaném území může být podle teorie saturování lokální diverzity diverzitou

lokální a regionální podporován a dotován, což by zkreslovalo jejich přirozené rozšíření a přítomnost v transektech (Loreau 2000). Výhodu by pak měly druhy hojně se vyskytující v okolí zkoumané plochy, či rostliny se snadným šířením, na úkor druhů vázaných čistě na konkrétní biotop a lokalitu. Podmínkou je ovšem přítomnost nově vytvořených podmínek k osídlení či vymření jiného druhu (Tilman 1993).

Imigrace a rozšíření rostlinného druhu na lokalitě může probíhat dvěma způsoby – pomocí šíření semen a klonálně. U semen si rostliny volí z jednoho trade-off – buď mnoho malých semen, která se snadno, dále a s větší disperzí šíří (Levine & Rees 2001). Také tolik nepodléhají např. konzumaci živočichů. Naopak velká semena mají výhodu v lepší konkurenceschopnosti, např. v podmínkách silného zastínění (Westoby et al. 1992). Přesto tvoří většina druhů cévnatých rostlin mokřadní olšiny malá a početná semena. Tyto druhy jsou obecně hojnější a více rozšířené, protože mají větší šanci kolonizovat nová, neosídlená místa ve větším počtu (Levine & Rees 2001).

Druhým způsobem šíření je klonalita. Právě ta může mít vliv na přítomnost některých druhů jinak se na lokalitě nevyskytujících. Pomocí klonálních ramet se rostliny jednak mohou dostávat na vzdálenější místa a osidlovat je a pak také tvořit trsy, které zvyšují odolnost jedince (Klimešová et al. 1997, Gough 2002). Typickým zástupcem invazního druhu s klony je *Phalaris arundinacea*, vyskytující se hojně i na zkoumané lokalitě. Dominance pokryvnosti téměř všech ploch, na kterých se vyskytl, napovídá o úspěšnosti klonálního šíření v prostředí mokřadní olšiny. Jeho invazivní růst uvádějí i další autoři, především na vlhkých a zastíněných místech, kde mohou být klony dotovány i při nedostatku zdrojů (Mauer & Zedler 2002, Adams & Galatowitsch 2005). Vytvářením kolonií klonů se pak zásadně snižuje variabilita vegetace.

Určitou roli, která v mé práci nebyla zohledněna, může hrát ještě historické rozšíření druhů (Zobel 1992). Vliv historického rozšíření a osídlení rostlinných druhů může působit na heterogenitu v rámci zkoumané plochy, malý až nepatrný vliv bych pak přisuzoval tomuto faktoru v měřítku jednotlivých transektů. Jedná se zejména o směr šíření druhů, nebo naopak jejich ústupu kvůli příhodným/nepříhodným podmínkám a dlouhodobým změnám klimatu (Ragel &

Diniz-Filho 2005). Takovýto faktor, respektive jeho měření, modelování a zařazení mezi ostatní faktory, by vyžadoval další a podrobné a obtížné zkoumání.

7. Závěr

Práce zkoumala vliv čtyř proměnných faktorů – heterogenity reliéfu, hladiny podzemní vody, pH půdy a dopadu světla - na variabilitu vegetace na příkladě mokřadního lesa. Porovnání vlivů pak proběhlo na dvou úrovních.

Na škále celé lokality výsledky ukázaly, že nejvíce variability vysvětlují data hladiny podzemní vody (4,4%); po vyjmutí všech ostatních faktorů, které mohly ve výpočtech hodnotu ovlivnit, se ukázal čistý efekt hladiny podzemní vody lehce nižší (3,7%). Není překvapením, že právě tento faktor hraje v mokřadním lese největší roli. Vzhledem k průměrné výšce hladiny vody okolo 30 cm pod povrchem se jedná o mezní hodnoty pro výskyt několika skupin rostlin, které se na lokalitě mohou potkat a vytvořit variabilní porost.

Se sestupujícím významem se za hydrologií umístila heterogenita povrchu (2,1% celkového efektu; 2,1% čistého efektu) a s větším odstupem pak pH (1,3% c.e.; 0,6% č.e.) a osvit (0,6% c.e.; 0,1% č.e.). Mikroreliéf tedy také prokázal poměrně silnou pozici při vysvětlování procesů mezi vegetací. Díky heterogenním podmínkám na povrchu mokřadní olšiny se blízko sebe vyskytují rostliny opačných nároků. Naopak míra dopadajícího světla skrz stromový zápoj zaostala za očekáváním. Světelné podmínky vysvětlily nejméně variability ze všech faktorů. Přitom právě světlo je v bylinném patře zřejmě nejméně dostupným zdrojem, o který by druhy měly vést konkurenční boj. Ani pH půdy nehrálo významnou roli v porovnání s hladinou podzemní vody a heterogenitou reliéfu.

Na škále porostu, respektive jednotlivých zkoumaných transektů, je pořadí s výjimkou prvních dvou faktorů stejné. Nejvíce variability vegetace, jak v celkovém, tak v čistém efektu, ukázala heterogenita povrchu (2,1% c.e.; 0,6% č.e.). Přestože heterogenita mikroreliéfu zkoumané olšiny nebyla tolik diverzifikována jako je tomu u mokřadů s přítomností větších bultů a vyvýšených trsů ostřic a rašeliníků, vysvětlená variabilita tohoto faktoru byla na úrovni transektů ze všech proměnných nejvyšší. Druhý nejvyšší podíl na vysvětlené

variabilitě měla hladina podzemní vody, která se i na menší škále projevila jako určující faktor. Zato vliv osvitů a pH půdy se prokázat nepodařilo.

Přestože se podařilo prokázat vliv všech faktorů na vegetaci na celé ploše a alespoň dvou faktorů (heterogenita, HPV) na jemné škále porostů, jsou vypočítané hodnoty nečekaně nízké. To nastoluje otázku, jaké další proměnné mají zásadnější vliv na vegetaci v zkoumané mokřadní olšině. Hypotéz je několik, nejpravděpodobněji se jeví množství a dostupnost živin a mezidruhové vztahy. Tyto hypotézy by však musely být dále a podrobně zkoumány.

8. Použitá literatura

- Adams C. R. & Galatowitsch S. M. (2005): *Phalaris arundinacea* (reed canary grass): Rapid growth and growth pattern in conditions approximating newly restored wetlands. *Ecoscience* 12 (4): 569-573.
- Anderson K. L. & Leopold D. J. (2002): The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *Journal of the Botanical Society* 129 (3): 238-250.
- Baar J., Bastiaans T., van de Coevering M. A. & Roelofs J. G. (2002): Ectomycorrhizal root development in wet Alder carr forests in response to desiccation and eutrophication. *Mycorrhiza* 12 (3): 147-51.
- Barthelmes A., Gerloff D., de Klerk P. & Joosten H. (2010): Short-Term Vegetation Dynamics of *Alnus* Dominated Peatlands: a High Resolution Palaeoecological Case Study from Western Pomerania (NE Germany). *Folia Geobotanica* 45 (3): 279-302.
- Battaglia L. L., Foré S. 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.
- Beatty S. W. (1984): Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65 (5): 1406-1419.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. (2003): *Essentials of ecology*. Blackwell Publishing. USA. 530 s.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. (2006): *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. USA, 738 s.
- Bell G., Lechowicz M. J. & Waterway M. J. (2000): Environmental heterogeneity and species diversity of forest sedges. *Journal of Ecology* 88: 67-87.
- Bekker R. M., Oomes M. J. M. & Bakke J. P. (1998): The impact of groundwater level on soil seed bank survival. *Seed Science Research* 8: 399-404.
- Brinke T. & Šebestian J. (2009): Českobudějovické rybníky. Významné ptačí území roku 2009 – navržená ptačí oblast soustavy Natura 2000. Česká společnost ornitologická. ČR
- Brose U. (2001): Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetlands in east-German farmland. – *Ecography* 24: 722–730.
- Bruelheide H. & Udelhoven P. (2005): Correspondence of the fine-scale spatial variation in soil chemistry and the herb layer vegetation in beech forests. *Forest Ecology and Management* 210: 205–223.
- Cahill J. F. Jr (2003): Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. *Journal of Ecology* 91: 532–540.

- Canham C. D. (1988). An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634-1638.
- Collins B. S. & Battaglia L. L. (2002): Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental canopy gaps. *For. Ecol. Manag.* 155: 279–290.
- Dalling J. W., Hubbell S. P. & Silveira K. (1998): Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674–689.
- Davies K. F., Cheeson P., Harrison S., Inouye B. D., Melbourne B. A. & Rice K. J. (2005): Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. *Ecology* 86 (6): 1602–1610.
- Douda J. (2008): Formalized classification of the vegetation of alder carr and floodplain forests in the Czech Republic. *Preslia* 80: 199–224.
- Duncan R. P. (1993): Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest. south Westland New Zealand. *Journal of Ecology* 1993: 403-416.
- Edelkraut K. A. & Güsewell S. (2006): Progressive effects of shading on experimental wetland communities over three years. *Plant Ecology* 183: 315-327.
- Engelbrecht B. M. J. & Herz H. M. (2001): Evaluation of Different Methods to Estimate Understorey Light Conditions in Tropical Forests. *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 17 No. 2: 207-224.
- Farley R. A. & Fitter A. H. (1999): Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* 87: 688–696.
- Fernández-Aláez C., Fernández-Aláez M. & García-Criado F. (2005): Spatial distribution pattern of the riparian vegetation in a basin in the NW Spain. *Plant Ecology* 179: 31-42.
- Frazer G. W., Canham C. D. & Lertzman K. P. (1999): Gap light analyzer (GLA) Version 2.0. Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby British Columbia and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, USA. New York.
- Frazer G. W., Fournier R. A., Trofymow J. A. & Hall R. J. (2001): A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 249-263.
- Gough L., Goldberg D. E., Hershock Ch., Pauliukonis N. & Petru M. (2002): Investigating the community consequences of competition among clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15: 547–563.
- Grime J. L. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley. UK. Chichester.
- Hájková P. & Hájek M. (2004): Bryophyte and vascular plant responses to Base-richness and water level gradients in western Carpathian sphagnum-rich mires. *Folia Geobotanica* 39: 335–351.

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

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

Herben T. & Münzbergová Z. (2001): Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část I. Data o druhovém složení. Katedra botaniky PřF UK. Praha. 91 s.

Huenneke L. F. & Sharitz R. R. (1986): Microsite abundance and distribution of woody seedlings in a South Carolina cypress-tupelo swamp. *Am. Midl. Nat.* 115: 328-335.

Chimner R. A. & Hert J. B. (1996): Hydrology and microtopography effects on northern white-cedar regeneration in Michigan's Upper Peninsula. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 389-393.

Chytrý M. (2007): Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 668-678.

Chytrý M., Kučera T. & Kočí M. (ed.) (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.

Jeník J. (1980): Struktura slatinné olšiny (*Carici elongatae-Alnetum*) v regresivní fázi. In: Zborn. ref. z 3-go zjazdu Slov. Bot. Spol. při SAV. Zvolen. SAV. Bratislava. 53-57.

Jones R. H. & Sharitz R. R. (1998): Survival and growth of woody plant seedlings in the understory of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology* 86: 574-587.

Keddy P.A. (1989): Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. *Can. J. Bot.* 67: 708–716.

Kellogg H., Bridgham S.D. & 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.

Kirman L., Mitchell R. J., Helton R. C. & Drew M. B. (2001): Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem. *American Journal of Botany* 88(11): 2119–2128.

Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R. & van Groenendael J. (1997): Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. - In: H. de Kroon et J. van Groenendael [eds.]: *The ecology and evolution of clonal plants*. - Backhuys Publishers. Leiden. The Netherlands: 1-29.

Klimeš L., Pokorný P. & Klimešová J. (2000): Structure and dynamics of a floodplain alder carr during the late Holocene. *Proceedings IAVS Symposium*. 316-320.

Korpeľ Š. (1989): *Pralesy Slovenska*. Veda. Vydavateľstvo slovenskej akadémie vied. Bratislava.

Kotowski W. & van Diggelen H. (2004): Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science* 15: 583-594.

Kubát K. et al. (2002): Klíč k úplné květeně České republiky. Academia. Praha. 928 s.

Laine A., Byrne K. A., Kiely G. & Tuittila E-S. (2007): Patterns in Vegetation and CO₂ Dynamics along a Water Level Gradient in a Lowland Blanket Bog. *Ecosystems* Vol. 10: 890-905.

Lee Y. J., Alfaro R. I. & Van Sickle G. A. (1983): Tree-crown defoliation measurement from digitalized photographs. *Journal of Canadian Forest Research*. 13: 956-961.

Lepš J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in wet meadow copy. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230.

Lepš J. & Šmilauer P. (2000): Mnohorozměrná analýza ekologických dat. Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. České Budějovice.

Levine J. M. & Rees M. (2001): Coexistence and Relative Abundance in Annual Plant Assemblages: The Roles of Competition and Colonization. *The American Naturalist* Vol. 160 No. 4: 452-467.

Lichtenthaler H. K. (1996): Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Plant Physiology* 148: 4-14.

Loreau M. (2000): Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.

Lundholm J. T. & Larson D. W. (2003): Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography* 26: 715-722.

Makovcová P. (2008): Relativní význam světla jako determinanty druhového složení dubových lesů. Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta MU. Brno.

Maurer D. A. & Zedler J. B. (2002): Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and clonal growth. *Oecologia*. Vol. 131 No. 2: 279-288

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

Mc Vean D. N. (1956b): Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. IV. Root system. *J. Ecology* 44: 219-224.

Moser K., Ahn Ch. & Noe G. (2007): Characterization of microtopography and its influence on vegetation patterns in created wetlands. *Wetlands*. Vol. 27, No. 4: 1081-1097.

Moravec J. et al. (1994): Fytocenologie. Academia. Praha.

- Musil I. & Möllerová J. (2005): Listnaté dřeviny 1 (Lesnická dendrologie). ČZU v Praze. Praha. 82 s.
- Neuhäuslová Z. (2003): Přehled vegetace České republiky. Svazek 4. Vrbotopolové luhy a bažinné olšiny a vrbiny. Academia. Praha.
- Nobis M. & Hunziker U. (2005): Automatic thresholding for hemispherical canopy photographs based on edge detection. *Agricultural and forest meteorology* 128: 243-250.
- Novoplansky A. & Goldberg D. E. (2001): Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* 12: 199-208.
- Nykvist N. & Skyllberg U. (1989): The spatial variation of pH in the mor layer of some coniferous forest stands in Northern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 4: 3–11.
- Økland R. H., Rydgren K. & Økland T. (2008): Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* Vol. 19 (1): 67–74.
- Pärtel M. (2002): Local Plant Diversity Patterns and Evolutionary History at the Regional Scale. *Ecology* 83: 2361-2366.
- Pärtel M., Zobel M., Zobel K. & van der Maarel E. (1996). The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- Peach M. & Zedler J. B. (2006): How tussock structure sedge meadow vegetation. *Wetlands*. Vol. 26 No. 2: 322–335.
- Pearcy R. W. (1999): Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire F., Valladares F (eds) *Handbook of functional plant ecology*. New York: 269-314.
- Perry L. G. & Galatowitsch S. M. (2004): The influence of light availability on competition between *Phalaris arundinacea* and a native wetland sedge. *Plant Ecology* 170: 73–81.
- Peterson K. M. & Billings W. D. (1980): Tundra Vegetational Patterns and Succession in Relation to Microtopography near Atkasook, Alaska. *Arctic and Alpine Research*. Vol. 12 No. 4: 473-482.
- Pihlgren A. (2005): Vascular plants and small-scale spatial heterogeneity in semi-natural grasslands. *Introductory Research Essay*. SLU Uppsala. 21 s.
- Pokorný P., Klimešová J. & Klimeš L. (2000) Late holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr: A case study from eastern Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 35: 43-58.
- Pollock M. M., Naiman R. J. & Hanley T. A. (1998): Plant species richness in riparian wetlands—A test of biodiversity theory. *Ecology* 79(1): 94–105.
- Procházka S. (1998): *Fyziologie rostlin*. Academia. Praha. 484 s.

- Rangel T. F. L. V. B. & Diniz-Filho J. A. F. (2005): Ane evolution tolerance model explaining spatial patterns in species richness under environmental gradients and geometric constraints. *Ecography* 28: 253-263.
- Ricklefs R. E. (1987): Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science, New Series*. Vol. 235 No. 4785: 167-171.
- Robinson S. A. & McCarthy B. C. (1999): Potential factors affecting the estimation of light availability using hemispherical photography in oak forest understories. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126 (4): 344-349.
- Roscher Ch. (2005): Overyielding in experimental grassland communities – irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8: 419–429.
- Runhaar, J., Witte J.P.M. & Verburg P.H., 1997. Ground-water level, moisture supply, and vegetation in The Netherlands. *Wetlands* 17: 528-538.
- Schuster B. & Diekmann M. (2003): Changes in species density along the soil pH gradient — evidence from German plant communities. *Folia Geobotanica* 38 (4): 367-379.
- Svoboda P. (1957): Lesní dřeviny a jejich porosty. část 3. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 457 s.
- Šebánek J. (1983): Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství. Praha.
- Tapper P. G. (1996): Tree dynamics in successional *Alnus-Fraxinus* woodland. *Ecography* 19: 237-244.
- Taylor D. R., Aarssen L. W. & Loehle C. (1990): On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58:239-250.
- 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. NY.
- Tichy L. & Holt J. (2006): JUICE - program for management, analysis and classification of ecological data. Masarykova Univerzita v Brně. 103 s.
- Tilman D. (1993): Species richness of experimental productivity gradient: How important is colonization limitation? *Ecology* 74 (8): 2179-2191.
- Tilman D. (1994): Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75 (1): 2-16.
- Tilman D. (1999): Diversity by default. *Science* Vol. 283: 495-496.
- Turner M. G., Gergel S. E., Dixon M. D. & Miller J. R. (2004): Distribution and abundance of trees in floodplain forests of the Wisconsin River: Environmental influences at different scales. *Journal of Vegetation Science* 15: 729-738.
- Twolan-Strutt L. & Keddy P. A. (1996): Above- and Belowground Competition Intensity in Two Contrasting Wetland Plant Communities. *Ecology* Vol. 77 No. 1: 259-270

Valladares F. (2003): Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. Progress in Botany, Vol. 64: 439-471.

Vivian-Smith G. (1997): Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. The Journal of Ecology Vol. 85 No. 1: 71-82.

Wedin D. & Tilman D. (1993): Competition among grasses along a nitrogen gradient: Initial conditions and mechanisms of competition. Ecological Monographs 63 (2): 199-229.

Westoby M., Leishman M. & Lord J. (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences 351: 1309–1318.

Wijesinghe D. K., John E. A. & Hutchings M.J. (2005): Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. Journal of Ecology 93: 99–112.

Zhang Y., Chen J. M. & Miller J. R. (2005): Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation, Agricultural and Forest Meteorology 133: 166–181.

Zobel M. (1992): Plant species coexistence: The role of historical, evolutionary and ecological factors. Oikos 65: 314-320.

Internetové zdroje:

Ústřední seznam ochrany přírody, PR Vrbenské rybníky
http://drusop.nature.cz/ost/chrobjekty/zchru/brow.php?SHOW_ONE=1&ID=1389#dc

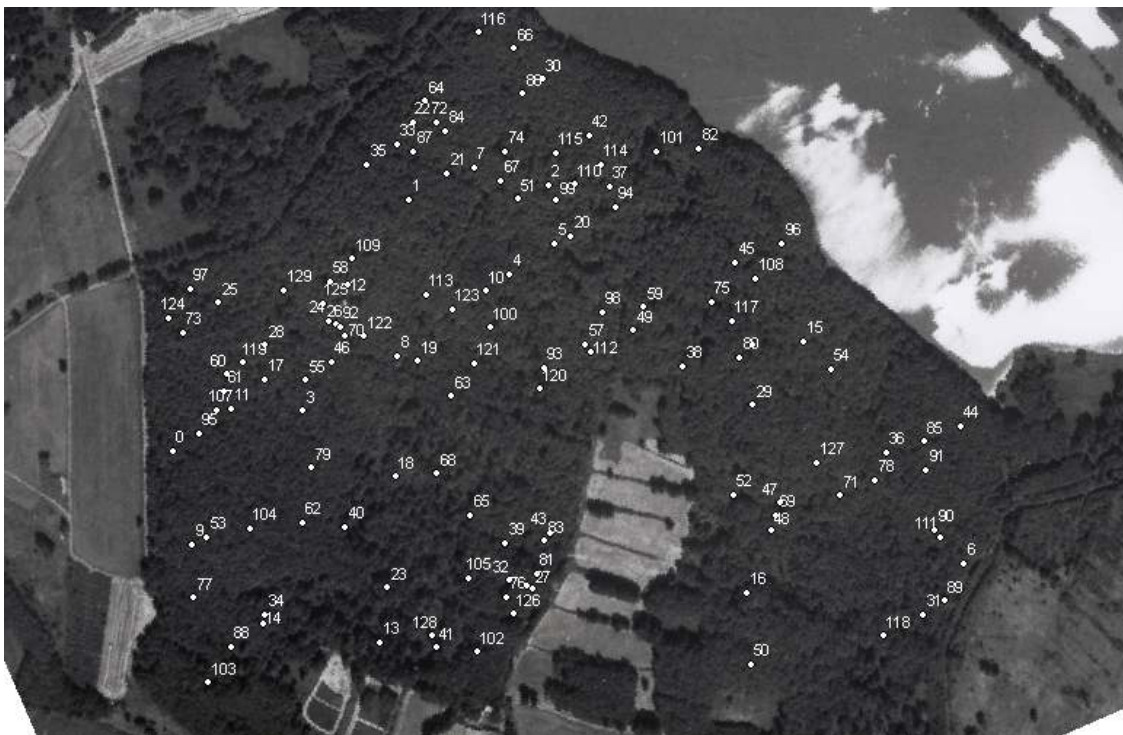
ČHMU, Dlouhodobé normály klimatických hodnot za období 1961–1990
<http://www.chmi.cz/meteo/ok/okdata12.html#uhrnsr>

9. Přílohy

Příloha 1: Seznam druhů rostlin a jejich zkratk

Agrocan	<i>Agrostis canina</i>
Alnuglu	<i>Alnus glutinosa</i>
Anemnem	<i>Anemone nemorosa</i>
Athyfil	<i>Athyrium filix-femina</i>
Bracriv	<i>Brachythecium rivulare</i>
Bracrut	<i>Brachythecium rutabulum</i>
Calacan	<i>Calamagrostis canescens</i>
Careacu	<i>Carex acutiformis</i>
Carebri	<i>Carex brizoides</i>
Careela	<i>Carex elata</i>
Careelo	<i>Carex elongata</i>
Descces	<i>Deschampsia cespitosa</i>
Dicrhet	<i>Dicranella heteromalla</i>
Dryocar	<i>Dryopteris carthusiana</i>
Eurhang	<i>Eurhynchium angustirete</i>
Franaln	<i>Frangula alnus</i>
Galespe	<i>Galeopsis species</i>
Galipal	<i>Galium palustre agg.</i>
Glycmax	<i>Glyceria maxima</i>
Holclan	<i>Holcus lanatus</i>
Hypncup	<i>Hypnum cupressiforme</i>
Impanol	<i>Impatiens noli-tangere</i>
Lemnmin	<i>Lemna minor</i>
Lophbid	<i>Lophocolea bidentata</i>
Lysithy	<i>Lysimachia thyrsoflora</i>
Lysivul	<i>Lysimachia vulgaris</i>
Mniuhor	<i>Mnium hornum</i>
Moehtri	<i>Moehringia trinervia</i>
Molicae	<i>Molinia caerulea</i>
Peucpal	<i>Peucedanum palustre</i>
Phalaru	<i>Phalaris arundinacea</i>
Phraaus	<i>Phragmites australis</i>
Plagaff	<i>Plagiomnium affine</i>
Plagspe	<i>Plagiothecium species</i>
Poa tri	<i>Poa trivialis</i>
Polyfor	<i>Polytrichum formosum</i>
Prunpad	<i>Prunus padus</i>
Querrob	<i>Quercus robur</i>
Rubuida	<i>Rubus idaeus</i>
Scirsyl	<i>Scirpus sylvaticus</i>
Seneger	<i>Senecio germanicus</i>
Soladul	<i>Solanum dulcamara</i>
Sorbauc	<i>Sorbus aucuparia</i>
Stellon	<i>Stellaria longifolia</i>
Urtidio	<i>Urtica dioica</i>

Příloha 2: Plán rozmístění transektů na zkoumané ploše



Příloha 3: Ukázka hemisférické fotografie stromového zápoje před a po zpracování



Příloha 4: Statistika druhů vybraných pro analýzy, Juice

Species 45		Freq.	Med. Cover		Max. Cover	Aver. Rich.
<i>Agrostis canina</i>	Agr	20	3.00	1	10.00	6
<i>Alnus glutinosa</i>	Aln	38	1.00	r	8.00	7
<i>Anemone nemorosa</i>	Ane	46	2.00	+	7.00	6
<i>Athyrium filix-femina</i>	Ath	11	6.00	2	12.00	8
<i>Brachythecium rivulare</i>	Bra	10	3.00	1	10.00	7
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bra	357	4.00	2	32.00	6
<i>Calamagrostis canescens</i>	Cal	132	10.00	2	36.00	7
<i>Carex acutiformis</i>	Car	27	10.00	2	36.00	5
<i>Carex brisoides</i>	Car	130	36.00	3	36.00	3
<i>Carex elata</i>	Car	111	30.00	3	36.00	5
<i>Carex elongata</i>	Car	242	13.00	2	36.00	7
<i>Deschampsia cespitosa</i>	Des	193	15.00	2	36.00	6
<i>Dicranella heteromalla</i>	Dic	18	3.00	1	8.00	8
<i>Dryopteris carthusiana</i>	Dry	331	12.00	2	36.00	7
<i>Eurhynchium angustirete</i>	Eur	22	5.00	2	36.00	8
<i>Franula alnus</i>	Fra	135	2.00	+	28.00	7
<i>Galeopsis species</i>	Gal	10	3.00	1	6.00	7
<i>Galium palustre aqq.</i>	Gal	105	4.00	2	33.00	7
<i>Glyceria maxima</i>	Gly	36	18.00	2	36.00	5
<i>Holcus lanatus</i>	Hol	17	13.00	2	36.00	8
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hyp	100	6.00	2	30.00	7
<i>Impatiens noli-tanquere</i>	Imp	296	9.00	2	36.00	6
<i>Lemna minor</i>	Lem	111	8.00	2	36.00	5
<i>Lophocolea bidentata</i>	Lop	60	1.00	r	9.00	8
<i>Lysimachia thyrsoiflora</i>	Lys	105	5.00	2	20.00	6
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Lys	137	4.00	2	26.00	7
<i>Mnium hornum</i>	Mni	192	4.00	2	27.00	7
<i>Moehringia trinervia</i>	Moe	41	3.00	1	18.00	8
<i>Molinia caerulea</i>	Mol	12	16.00	2	32.00	6
<i>Peucedanum palustre</i>	Peu	37	3.00	1	19.00	7
<i>Phalaris arundinacea</i>	Pha	128	30.00	3	36.00	5
<i>Phragmites australis</i>	Phr	300	20.00	2	36.00	6
<i>Plagiomnium affine</i>	Pla	15	2.00	+	6.00	8
<i>Plagiothecium species</i>	Pla	41	2.00	+	10.00	7
<i>Poa trivialis</i>	Poa	24	9.00	2	36.00	8
<i>Polytrichum formosum</i>	Pol	31	2.00	+	9.00	8
<i>Prunus padus</i>	Pru	24	2.00	+	15.00	6
<i>Quercus robur</i>	Que	11	2.00	+	20.00	8
<i>Rubus idaeus</i>	Rub	12	5.00	2	15.00	8
<i>Scirpus sylvaticus</i>	Sci	21	33.00	3	36.00	5
<i>Senecio germanicus</i>	Sen	44	4.00	2	18.00	6
<i>Solanum dulcamara</i>	Sol	12	4.00	2	13.00	7
<i>Sorbus aucuparia</i>	Sor	66	3.00	1	16.00	6
<i>Stellaria longifolia</i>	Ste	19	5.00	2	16.00	8
<i>Urtica dioica</i>	Urt	68	5.00	2	25.00	6

Příloha 5: Fytocenologické snímky, Juice

