

Biologická fakulta Jihočeské univerzity České Budějovice



Magisterská diplomová práce

**ODRAZ GRADIENTŮ PROSTŘEDÍ VE VEGETACI
MĚŘÍTKO A PROSTOROVÉ USPOŘÁDÁNÍ**

1999

**Vypracovala: Milena Haraštová
Vedoucí práce: Dr. Petr Šmilauer**

Prohlašuji, že jsem předkládanou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

České Budějovice, 25. dubna 1999

A handwritten signature in blue ink, reading "Milena Hlaváčková". The signature is written over a horizontal dotted line.

OBSAH

1. Úvod	4
1.1. Gradient a gradientová analýza	4
1.2. Škála a pattern	5
1.3. Cíle práce	5
2. Metody	7
2.1. Studované území a lokality	7
2.2. Sběr dat	8
2.2.1. Vegetační data	8
2.2.2. Vlastnosti prostředí	9
2.3. Statistické zpracování dat	11
2.3.1. Sběr dat a statistické zpracování	12
2.3.2. Detaily statistického zpracování řešených problémů	12
2.3.2.1. Interpretace významných gradientů prostředí	12
2.3.2.2. Preference druhů ve vztahu ke gradientům prostředí v závislosti na škále	13
2.3.2.3. Hledání prostorové heterogenity společenstva	15
3. Výsledky	16
3.1. Interpretace významných gradientů prostředí	16
3.1.1. Gradienty nalezené na různých úrovních (škálách)	16
3.1.2. Srovnání umístění lokalit Ohrazení a Zvíkov na identifikovaných gradientech prostředí	18
3.1.3. Srovnání gradientů nalezených na lokalitách Ohrazení a Zvíkov	18
3.1.3.1. Ohrazení	18
3.1.3.2. Zvíkov	20
3.1.3.3. Ohrazení versus Zvíkov	21
3.2. Preference druhů ve vztahu ke gradientům prostředí v závislosti na škále	22
3.3. Hledání prostorové heterogenity společenstva	23
4. Diskuze	25
4.1. Interpretace významných gradientů prostředí	25
4.1.1. Gradienty nalezené na různých úrovních (škálách)	25
4.1.2. Ohrazení versus Zvíkov	26
4.1.3. Vhodnost použitých metod sběru dat k řešení daného problému	27
4.1.4. Použití Ellenbergových indikačních hodnot	28
4.2. Preference druhů ve vztahu ke gradientům prostředí v závislosti na škále	28
4.3. Hledání prostorové heterogenity společenstva	29
5. Závěr	31
6. Slovníček	32
7. Literatura	34
Poděkování	
Obrázky	

1. ÚVOD

1.1. Gradient a gradientová analýza

Na louce rostou kytky. Na první pohled to vypadá, že si rostou, kde se jim zachce, že v jejich rozmístění nelze najít žádný řád. Při druhém pohledu, pohledu přes brýle zkušenosti, zjistíme, že třeba takovou mateřídoušku nikdy nenajdeme v místech, kde by musela stát po kolena ve vodě a naopak, že třeba takový blatouch se bez dostatečně vysoké hladiny podzemní vody cítí jako ryba na suchu, vypadá neduživě, postupně chřadne a nemá dostatek sil čelit neustálým útokům ze strany kompetitorů. Je důležité najít si to své správné místo. Soutěžit, bojovat, uzavírat koalice, jednostranně zneužívat nebo oboustranně obchodovat, dělat kompromisy. A potažmo tuto „know-how“ o správném místě předat dál.

Ale teď už vážně. Na louce rostou rostliny. Každý druh reaguje na působení ekologických faktorů. Každý reaguje jinak, jeho meze tolerance, kdy ještě je a kdy už není schopen růstu, se liší. A proto se každý druh vyskytuje jen v určitém, pro něj charakteristickém rozsahu podmínek prostředí. Tam, kde jsou podmínky prostředí pro daný druh optimální, má tento největší pokryvnost. Takovému „správnému místu“, čili uplatnění druhu v přírodě je definováno Ellenbergem jako realizovaná nika (MORAVEC 1989).

Ekologické faktory, abiotické i biotické, samozřejmě nejsou konstantní. Mění se a kombinují v prostoru a čase, navíc spolu mohou interagovat. Vytváří tak určitý mnohorozměrný prostor gradientů ekologických faktorů, komplexní gradienty prostředí. Myšlenka mnohorozměrnosti vegetačního krytu se poprvé objevila v Ramenského práci z roku 1924 (MORAVEC 1989) jako jedno z pravidel, jimiž vymezil pojem reálného vegetačního kontinua.

Z předchozího tedy vyplývá, že složení rostlinných společenstev se mění podél gradientů prostředí. Tuto změnu vegetace lze chápat opět jako gradient, a to gradient ve složení společenstev – coenoklinu (WHITTAKER 1970). K interpretaci vztahu coenokliny ke gradientům prostředí slouží gradientová analýza *sensu lato*. Přímá gradientová analýza, kdy hledáme závislost ve složení společenstev na měřených charakteristikách prostředí, je historicky starší a její základy byly položeny Ramenským (RAMENSKY 1930). Avšak teprve v 50. letech, díky rychlému rozvoji počítačů, došlo k uplatnění v celé její šíři (viz např. WHITTAKER 1967, GAUCH 1982). Nepřímá gradientová analýza nám umožňuje pouze nalézt gradient největší (zatím neznámo čím způsobené) variability ve složení společenstev (WHITTAKER 1967). V současné době dochází k velmi rychlému rozvoji mnohorozměrných metod, především ordinačních. TER BRAAK & PRENTICE (1996) dělí metody gradientové analýzy dle základních matematických přístupů na regresi (přímá gradientová analýza), kalibraci, ordinaci (nepřímá gradientová analýza) a ordinaci s omezením.

Ordinační metody mohou být použity nejen k hledání gradientů prostředí, ale i k popisu prostorového rozmístění (patternu) vegetace (KENT & BALLARD 1988, PALMER 1993), viz níže.

1. 2. Škála a pattern

Jedním z nejvýznačnějších rysů nově formované vědy je uvědomění, že na různých úrovních (škálách) jsou vidět různé fenomény, a že žádná pozorovací úroveň by neměla být pokládána za vyjimečnou (KRAHULEC & LEPŠ 1989). Mezi klíčové otázky, jež jsou studovány současnými ekology, bezesporu patří problémy patternu a škály (LEVIN 1992, Schneider 1994). Existuje mnoho metod, které nám umožňují popsat jak se mění prostorové uspořádání druhů (patternu) v závislosti na studované úrovni (škále). Uvedme pár příkladů: nejmodernější je metoda vycházející z teorie fraktálů (např. SCHEURING & RIEDI 1994, PALMER 1988), často užívané jsou metody založené na informačních teoretických modelech (JUNÁSZ-NAGY & PODANI 1983), dále můžeme jmenovat metody semivariogramů a korrelogramů testující existenci prostorových autokorelací (např. SOKAL & ODEON 1978a,b), jejichž podrobný přehled podávají LEGENDRE & FORTIN (1989).

Jednou z nejstarších metod určených ke studiu prostorového rozmístění populace je bezesporu dimenzionální analýza. Základní myšlenky dimenzionální analýzy (pattern analysis) jsou shrnuty v KERSHAW (1973) a GREIG-SMITH (1964, 1979). První aplikace této metody byly omezeny na popis prostorového uspořádání jednoho druhu, popřípadě bylo analyzováno více druhů odděleně. KERSHAW (1960) sice vylepšil metodu tak, aby se dala aplikovat na dva druhy současně a byl tak podchycen jejich vzájemný vztah (zavedením analýzy kovariance), studujeme-li však zákonitosti z pohledu rostlinného společenstva jako celku, je analýza zkoumající vztah dvou druhů neuspokojivá. Díky rychlému rozvoji ordinačních metod byly navrženy metody k popisu prostorového rozmístění celých společenstev (např. BOUXIN & GAUTIER 1982, GALIANO 1983, GIBSON & GREIGH-SMITH 1986, DALE & ZBIGNIEWICZ 1995).

Stručný přehled metod analýzy patternu odrážející jejich postupný vývoj najdeme také v DAI & VAN DER MAAREL (1997).

1.3. Cíle práce

Předkládaná práce se zaměřuje na problematiku gradientů prostředí a jejich odraz v rostlinném společenstvu. Jsou testovány hypotézy o uspořádání (SHIPLEY & KEDY 1987), které lze testovat pomocí pozorovaných zákonitostí ve struktuře vegetace, jde o přístup ke studiu vegetace „shora“.

Při hledání a interpretaci gradientů práce vychází jednak ze samotných vegetačních dat, z tabelovaných indikačních hodnot a také z měřených půdních charakteristik. Výchozí data byla sbírána na dvou hierarchických úrovních (škálách): krajina, lokalita a různými způsoby: pomocí fytoecologických snímků a bodovou metodou (point-quadrat). To nabízí nejenom možnost interpretovat gradienty z materiálů získaných na různých hladinách prostorového rozlišení, ale i možnost pokusit se odpovědět na zajímavou otázku: nezávisí náš úsudek o zákonitostech ve struktuře vegetace na velikosti onoho okna, jímž zvědavě nahlížíme na společenstva rostlin? Když se podíváme z velkého okna uvidíme tentýž obraz, jako když vykukneme z vikýře? Na tyto otázky se pokouší odpovědět druhá část práce. A konečně, v třetí části práce je předvedena aplikace dimenzionální analýzy (pattern analysis) na data sebraná bodovou metodou na transektech. Opět jde o problém úrovně pohledu a prostorového uspořádání vegetace.

Hlavním nástrojem používaným ve všech třech případech jsou metody gradientové analýzy, jež jsou součástí statistického balíku Canoco for Windows, ver. 4.0 (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998).

Cíle práce (shrnutí)

1. Interpretovat významné gradienty prostředí
 - srovnat odlišnosti a snadnost interpretace gradientů studovaných na různých úrovních (škálách)
 - srovnat pozice dvou studovaných lokalit ve vztahu k nalezeným gradientům prostředí
 - srovnat gradienty nalezené na dvou studovaných lokalitách
2. Zjistit, zda se preference druhů ve vztahu ke gradientům prostředí, které se projevují na detailnější škále, odráží také v jejich preferencích na škálách větších.
3. Pokusit se najít výraznější zrno heterogenity v měřítku centimetrů až metrů, které by ukazovalo na výraznější vliv gradientů prostředí na této škále.

2. METODY

2.1. Studované území a lokality

Lišovský práh

Předkládaná práce byla zaměřena na luční vegetaci oblasti Lišovského prahu, východně od Českých Budějovic (viz Obr. 1). Lišovský práh byl vymapován jako samostatná jednotka v rámci geomorfologického členění České republiky (BALATKA ET AL. 1971). Tvoří výrazný předěl mezi pánví Českobudějovickou a Třeboňskou. Makrorelief studovaného území není příliš výrazný, ráz krajiny je pahorkovitý a mírně zvlněný s relativními výškovými rozdíly 50-100 m (DEMEK ET AL. 1965). Geologický podklad je tvořen krystalinikem moldanubika, jež náleží k Českému masívu (ČECH ET AL. 1962, 1964). Jde o kulturní krajinu, která je zemědělsky využívána. Co se týče klimatu, patří Lišovský práh do klimatické oblasti mírně vlhké, mírně teplé, s průměrnou roční teplotou 7 °C a průměrnými ročními srážkami 650 mm (ANONYMUS 1958).

Podle fytogeografického členění spadá studovaná oblast do mezofytika, fytogeografického okresu Jihočeská pahorkatina (HEJNÝ & SLAVÍK 1988). Lišovský práh byl detailně prostudován po stránce floristické, např. KUČEROVÁ (1976), KUČERA (1962-1968) a GAZDA (1970).

Stěžejní část dat byla získána na lokalitách Ohrazení a Zvíkov.

Ohrazení

Jedná se o nehnojenou, vlhkou, místy podmáčenou (vysoká hladina podzemní vody), druhově bohatou louku. Geologický podklad tvoří moldanubikum, jednotvárná série - biotické pararuly migmatické až arterity (ČECH ET AL. 1962). Z floristicko-cenologického hlediska ji lze zařadit do svazu *Molinion* (asociace *Molinietum caeruleae*), navíc se zde vyskytují druhy indikující přechod ke svazu *Violion caninae*. Lokalita se nachází asi 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic (48° 57' severní šířky, 14° 36' východní délky) v nadmořské výšce 505 m n.m.

Zvíkov

Jedná se o nehnojenou, sušší louku, na mírném svahu se západní expozicí, druhově bohatou, každým rokem sečenou. Geologický podklad tvoří moldanubikum, granulitový komplex – - pyroxenické až amfibolické granulity a příbuzné horniny (ČECH ET AL. 1962). Nelze jednoznačně rozhodnout, ke kterému syntaxonu louku zařadit. Převažují zde diagnostické druhy svazu *Arrhenatherion* i druhy jako např. *Danthonia decumbens*, *Viola canina* či *Scorzonera humilis* indikující svaz *Violion caninae*. Lokalita se nachází asi 10 km severovýchodně od Českých Budějovic (48° 59' severní šířky, 14° 37' východní délky) v nadmořské výšce 500-505 m n.m.

2.2. Sběr dat

Nomenklatura taxonů je uvedena podle ROTHMALER (1994), druhy chybějící v předchozím jsou uvedeny podle DOSTÁL (1954). Nomenklatura syntaxonů je uvedena podle MORAVEC (1995). Tabulky s primárními daty jsou na přiložené disketě (zapsány v programu Microsoft Excel 97). Zde lze najít klíč k osmipísmenným zkratkám druhů, které byly užity pro grafické znázornění.

Pro jednodušší orientaci v získaných datech viz Obr. 2.

2.2.1. Vegetační data

Vegetační data byla sebrána na dvou úrovních (škálách), jednak na úrovni krajiny, jednak na úrovni lokalit. Dále byly užity dvě odlišné metody sběru dat, a to fytocenologické snímky a bodová metoda (point-quadrat). V případě fytocenologických snímků byly pokryvnosti jednotlivých druhů odhadovány pomocí sedmičlenné kombinované stupnice abundance a dominance podle Braun-Blanqueta s dělením stupně dva (PRACH 1994).

Louky - úroveň krajiny

V okolí lokalit Ohrazení a Zvíkov na ploše cca 50 km² bylo dle základních map České republiky 1:10 000 (ANONYMUS 1994) identifikováno 182 luk. Do výčtu byly zahrnuty jak louky zemědělsky intenzivně využívané, tak louky menší rozlohy, obhospodařované extenzivně, i louky zjevně neobhospodařované, které degradují sekundární sukcesí k lesu. Z nich bylo náhodně vybráno 30 luk (viz Obr. 1), na nichž bylo v období od 27. května do 1. června 1998 pořízeno 36 fytocenologických snímků o velikosti 4 x 4 m. Dvacet čtyři luk je reprezentováno jedním snímkem. Výjimku tvoří šest luk, kde kvůli různorodosti ve způsobu obhospodařování v rámci jedné louky byly pořízeny snímky dva.

Snímky – úroveň lokality – úroveň rostlinného společenstva studijní plochy Ohrazení a Zvíkov

Na daných lokalitách byly pořízeny fytocenologické snímky o velikosti 2 x 2 m, uspořádané v síti tak, aby pokryly studovaná stanoviště.

Lokalita	OHRAZENÍ	ZVÍKOV
Počet snímků	63	78
Počet zaznamenaných druhů	93	97
Datum sběru dat	5.- 7. června 1998	2.- 4. června 1997
Viz obrázek	Obr. 3	Obr. 4

Transekty – úroveň lokalita – úroveň s největším prostorovým rozlišením

Na této úrovni byly detailně zkoumány gradienty identifikované analýzami provedenými s fytoecologickými snímky sebranými na jednotlivých lokalitách. Data na transektech 1m širokých byla získána bodovou metodou (point-quadrat) (MORAVEC ET AL. 1994), průměr jehly 3 mm, síť vpichů 10 x 20 cm (1 řada = 10 vpichů, vzdálenost mezi řadami = 20 cm). Pro dané účely a časovou náročnost této metody byl zaznamenán vždy jen první zásah při jednom spuštění jehly do porostu. Data byla zapsána v procentech, kdy součet deseti vpichů odpovídá 100 %. Problémy nadhodnocování druhů s tenkými a dlouhými listy uváděné v KUBÍKOVÁ & REJMÁNEK (1973) nejsou pro dané účely důležité.

Lokalita	OHRAZENÍ		ZVÍKOV	
	T1oh	T2 oh	T1 zv	T2 zv
Transekt				
Délka v metrech	58	32	25	21
Počet vpichů	2 910	1 610	1 260	1 060
Počet zaznamenaných druhů	47	47	39	48
Datum sběru dat	21. června 1998	20. června 1998	8. června 1997	13. června 1997
Viz obrázek	Obr. 5		Obr. 6	

2.2.2. Vlastnosti prostředí

Odběr půdních vzorků

Půdní vzorky o objemu cca 300 cm³ byly odebrány pomocí půdní sondy (průměr = 5 cm, výška = 15 cm), uloženy do polyetylénových sáčků a zhomogenizovány.

Na lokalitě Zvíkov byly vzorky odebrány v síti (8 x 3 a 7 x 3) na obou transektech (T1zv, T2 zv). Naproti tomu na lokalitě Ohrazení bylo uspořádání odběru určeno výsledkem ordinační analýzy provedené s daty získanými metodou point-quadrat. Na základě rychlosti změny druhového složení (v závislosti na pozici snímků na transektu) byl transekt rozdělen do devíti úseků s obdobnou mírou β diverzity (viz Obr. 7). Z každého úseku bylo poté odebráno pět půdních sond. Vzorky byly odebrány pouze na transektu T1oh.

Půdní vzorky byly použity ke stanovení půdní vlhkosti (W_{hm}), aktivní půdní reakce (pH), dostupného fosforu (P_v+P_k , P_v), vodorozpuštěných forem dusičnanů (NO_3-N) a amoniakálního dusíku (NH_4-N), celkového dusíku (N_{tot}) a celkového uhlíku (C_{tot}).

Lokalita	OHRAZENÍ		ZVÍKOV	
	T1oh		T1 zv	T2 zv
Transekt				
Počet odebraných vzorků	45 (9x5)		24 (8x3)	21 (7x3)
Stanoveno	W_{hm} , $P_v+P_k^*$, P_v^* , N_{tot}^* , C_{tot}^*		W_{hm} , pH, P_v+P_k , P_v , NO_3-N , NH_4-N , N_{tot}^* , C_{tot}^*	
Datum odběru	8. září 1998		14. května 1998	14. května 1998
Uspořádání odběru viz obrázek	Obr. 3, Obr. 7		Obr. 4	

* K analýzám byly použity směsné vzorky (Ohrazení – 9 vzorků, Zvíkov – 8 a 7 vzorků)

1. Stanovení půdní vlhkosti (W_{hm})

Byla použita vážková (gravimetrická) metoda (HRAŠKO 1962), kdy se vlhkost stanovuje na základě vážení vlhkého (5 g) a vysušeného (při 105 °C) půdního vzorku. Protože ke stanovení byly použity porušené vzorky, byla půdní vlhkost vyjádřena pouze v hmotnostních procentech (TESAŘOVÁ 1989).

2. Stanovení aktivní půdní reakce (pH)

Stanoveno v laboratoři potenciometricky dvoubodovou kalibrací s technickými pufrů a s kombinovanou elektrodou (SenTix 22) a pHmetrem (pH 538 WTW) při 20 °C.

3. Stanovení přístupného (P_v+P_k) a vodorozpustného fosforu (P_v)

Zpracoval Ing. J. Kalčík, ÚPB AVČR České Budějovice

Vzorek na vzduchu usušené půdy a upravené na jemnozem (síto o průměru ok 1 mm) byl třepán 2 hodiny s destilovanou vodou, pro stanovení přístupného fosforu navíc s přidáním katexu (OSTION KS 0809) (MACHÁČEK 1986). Po zfiltrování byl ve výluhu stanoven obsah přístupného a vodorozpustného fosforu metodou MURPHY & RILEY (1962) v modifikaci WATANABE & OLSEN (1965). Hodnoty přístupného a vodorozpustného fosforu jsou udány v miligramech na kilogram půdy.

4. Stanovení vodorozpustných forem dusičnanů (NO_3-N) a amoniakálního dusíku (NH_4-N)

Provedeno v laboratoři BÚ AVČR Třeboň

Protože minerální formy dusíku podléhají četným biologickým přeměnám (ÚLEHLOVÁ 1987), byly vzorky zpracovány hned druhý den po odběru. Půdní vzorek (10 g) byl třepán 1 hodinu s 50 ml destilované vody. Po centrifugaci (70 min, 2200 otáček, při 20 °C) byl podtlakově filtrován membránovým filtrem (Millipore 0,45 μ m). Obsahy dusičnanů a amoniakálního dusíku byly stanoveny průtokovou injekční analýzou (SHAW ET AL. 1988) se spektrofotometrickou detekcí (FIA Analyser 5020 a Spectrofotometer 5023 Tecator). Obsah dusičnanů byl stanoven nepřímo po redukci na dusitany Jonesovým reduktorem s granulemi kadmia. Po reakci dusitanu se sulfanylamidem a N-naftyletylen diaminem byla měřena intenzita vzniklé sloučeniny azobarviva při vlnové délce 540 nm. Obsah amoniakálního dusíku byl stanoven po difúzi dialyzačním modulem (FIA Tecator) indofenolovou metodou se spektrofotometrickou koncovkou při vlnové délce 630 nm. Hodnoty obou měřených forem dusíku jsou udány v mikrogramech na litr výluhu.

5. Stanovení celkového dusíku (N_{tot}), celkového uhlíku (C_{tot}) a poměru C:N

Zpracoval M. Škoda, BÚ AVČR Průhonice

Vysušený půdní vzorek umletý < 0,1 mm byl navážen do cínové lodičky (navážka 10-30 mg) a poté aplikován do automatického analyzátoru CHN Rapid fy Heraeus. Hodnoty celkového dusíku a celkového uhlíku jsou vyjádřeny jako procentuální podíl dané složky v navážce.

Odběr a stanovení biomasy

Biomasa byla stanovena destruktivní váhovou metodou (JAKRLOVÁ 1987). Na ploškách o velikosti 50 x 50 cm byla veškerá biomasa odštířena těsně u povrchu půdy, v laboratoři roztržena na jednoděložné a dvouděložné (živé části nebyly oddělovány od stařiny) a poté v papírových sáčcích sušena v elektrické sušárně při 85 °C. Sušina byla zvážena na laboratorních vahách s přesností na 0,1 g.

Lokalita	OHRAZENÍ	ZVÍKOV	
Transekt	T1oh	T1 zv	T2 zv
Počet odebraných plošek	22	16	14
Datum odběru	15.-16. září 1998	9. června 1998	10. června 1998
Uspořádání odběru viz obrázek	Obr. 3	Obr. 4	

2.3. Statistické zpracování dat

Na konci práce je k dispozici slovníček použitých termínů a výklad statistických metod.

Pro statistické zpracování byla data fytoecnologických snímků, při sběru zaznamenaná pomocí Braun-Blanquetovy kombinované stupnice, převedena na procenta (PRACH 1994).

K vyhodnocení bylo použito počítačového programu Canoco for Windows, ver. 4.0 (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998). Matice dat byly nejprve zapsány v programu Microsoft Excel 97. Poté byly exportovány pomocí programu WcanoImp for Windows ver. 1.1 (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998) do datových formátů pro program Canoco. Při rozhodování, jestli na daná data aplikovat metodu předpokládající buď lineární anebo unimodální vztah druhů k ordinačním osám, byla vždy provedena zkusná metoda DCA s volbou detrending by segments. Pokud byl rozsah pozic snímků na první ordinační ose (length of gradient) menší nebo roven 3,0, byla použita metoda lineární, pokud větší, metoda založená na unimodálním modelu (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998). Dále bylo užito snížení váhy druhů, které se ve snímcích vyskytovaly jen ojedinele (v metodách založených na váženém průměrování: DCA, CCA a CA - TER BRAAK & ŠMILAUER 1998). V přímých gradientových analýzách byla statistická významnost vlivu vysvětlujících proměnných odhadována pomocí Monte-Carlo permutačního testu, vždy 999 permutací (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998). Před provedením přímých analýz, kdy bylo k dispozici více vysvětlujících proměnných byl užít výběr proměnných, tzv. forward selection of environmental variables. Signifikance jednotlivých proměnných při forward selection byla opět testována Monte-Carlo permutačním testem s 999 permutacemi (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998).

Regresní analýza byla provedena v programu STATISTICA for Windows (ANONYMUS 1996).

Ke grafickému znázornění výsledků ordinačních analýz byl použit program CANODRAW, ver. 3.0 (ŠMILAUER 1992), konečné úpravy ordinačních diagramů byly provedeny v programu CanoPost (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998). Dále byly použity programy S-PLUS, ver. 4.5 (S-PLUS 1997), Microsoft Excel 97 a k vytvoření krabicových diagramů (Box & Whisker Plots) program STATISTICA for Windows (ANONYMUS 1996).

2.3.1. Sběr dat a statistické zpracování

Již při samotném sběru dat byla dílčí data statisticky zpracována a výsledky těchto exploračních analýz využity ke sběru dat dalších:

1. Fytocenologické snímky z lokalit Ohrazení a Zvíkov byly podrobeny nepřímé analýze (PCA_{kov}) a na základě grafických výstupů (viz Obr. 5 a Obr. 6) bylo poté navrženo umístění jednotlivých transektů.
2. Data transektu 1 sebraná metodou point-quadrat na lokalitě Ohrazení byla zpracována nepřímou analýzou (DCA) a na základě rychlosti změny druhového složení bylo navrženo uspořádání odběru půdních sond (viz Obr. 7).

2.3.2. Detaily statistického zpracování řešených problémů

2.3.2.1. INTERPRETACE VÝZNAMNÝCH GRADIENTŮ PROSTŘEDÍ

Vegetační data

Druhová data sebraná na třech úrovních rozlišení „louky < snímky < transekty“, byla zpracována nepřímou gradientovou analýzou, DCA nebo PCA_{kov} . Aby byla v maximální míře využita všechna dostupná data, byla tato data v rámci jednotlivých úrovní (snímky, transekty) zpracována nejenom zvlášť, ale i dohromady (pro úroveň snímky: zvlášť Ohrazení, zvlášť Zvíkov, dohromady Ohrazení a Zvíkov, pro úroveň transekty: zvlášť transekt T1, zvlášť T2, sloučená data obou transektů z lokality Ohrazení, sloučená z lokality Zvíkov a sloučená data všech čtyř transektů obou lokalit). Pro grafické znázornění výsledků analýzy provedené s daty sloučených transektů z obou lokalit (T1 oh + T2 oh + T1 zv + T2 zv) byly jednotlivé řady vpichů sloučeny po 1 metru.

K identifikaci gradientů na úrovni transekty byly využity tabelované indikační hodnoty pro vlhkost a dusík, které byly převzaty z ELLENBERG (1988). Pro přímé analýzy (CCA) byly jako druhová data použity transponované matice (druhy = snímky) a jako vysvětlující proměnné Ellenbergova čísla pro vlhkost a dusík.

Datům sebraným na transektech byla věnována hlavní pozornost při hodnocení vlivu měřených chemických, fyzikálních a biotických proměnných (viz dále).

Půdní charakteristiky a biomasa

Charakteristiky prostředí jako primární data

Protože jednotlivé charakteristiky prostředí nebyly na shodné škále (proměnné měřeny v různých jednotkách), data byla centrována a standardizována. Měřené charakteristiky prostředí byly nejprve podrobeny explorační nepřímé analýze PCA_{kor} , aby byly odhaleny vztahy mezi jednotlivými proměnnými.

Dále byla s daty z lokality Ohrazení (data pouze pro transekt T1) provedena přímá analýza (RDA_{kor}), kdy byly charakteristiky prostředí zadány opět jako primární data a zkoumán jejich vztah k pozici na transektu.

Charakteristiky prostředí jako vysvětlující proměnné pro vegetační data

Vegetační data musela být upravena tak, aby velikosti snímků odpovídaly uspořádání odběru charakteristik prostředí. Jednotlivé řady vpichů (snímky) byly sloučeny průměrováním pokryvností druhů tak, aby jejich velikost odpovídala vzdálenostem, ve kterých byla sebrána data o prostředí (půdní charakteristiky a biomasa). Uspořádání odběru viz kapitola Sběr dat a obrázky Obr. 3, Obr. 4 a Obr. 7.

Ohrazení (data pouze pro transekt T1)

Protože půdní charakteristiky a data o biomase byly odebrány v jiném uspořádání, bylo nutno připravit dvě odlišné matice druhových dat:

1. půdní charakteristiky

Počet snímků: 9 (snímky sloučeny po různých počtech tak, aby jejich velikost odpovídala velikosti úseků, na nichž byly odebrány půdní sondy)

2. biomasa

Počet snímků: 22 (snímky sloučeny po 12, velikost snímku 1 x 2,5 m)

Zvíkov (data pro oba transekt T1 + T2 zpracovávána společně)

1. půdní charakteristiky a biomasa

Počet snímků: 15 (snímky sloučeny po 15, velikost snímku 1 x 3 m)

Pozn.: Data o biomase odebraná na ploškách A a B jsou zprůměrována ($(A+B)/2$)

S takto připravenými daty byly provedeny přímé analýzy (RDA_{kor}). Pro data ze Zvíkova byla navíc jako covariable zadána proměnná: příslušnost k transektu (T1 x T2) a provedena parciální analýza s touto proměnnou. Protože jednotlivé proměnné nebyly na shodné škále (proměnné měřeny v různých jednotkách), data byla centrována a standardizována.

2.3.2.2. PREFERENCE DRUHŮ VE VZTAHU KE GRADIENTŮM PROSTŘEDÍ V ZÁVISLOSTI NA ŠKÁLE

Hlavní myšlenka při srovnávání preferencí druhů na různých hierarchických úrovních byla následující: Použít preference druhů vůči gradientům prostředí získané na jemnější škále (úroveň lokalita) jako vysvětlující proměnné pro data z hrubší škály (úroveň krajina).

Poté stanovit míru korelace mezi odpověďmi druhů na gradient prostředí detekovanými na jemnější a na hrubší škále. Sledovat, který z gradientů prostředí se dá najít na obou škálách, který pouze na úrovních s větším prostorovým rozlišením. Sledovat, zda v datech sebraných na různých škálách vykazují druhy tytéž preference ve vztahu ke gradientům prostředí.

Nejprve byly sestaveny seznamy společných druhů pro srovnávané úrovně a porovnány pokryvnosti společných a odlišných druhů v datových maticích, aby se zjistilo, zda jsou informace v porovnávaných úrovních vyvážené a zda budou následně prováděné analýzy podávat adekvátní výsledky.

Vztah druhů ke gradientům prostředí byl kvantifikován pomocí analýz:

1. pouze s vegetačními daty
2. s použitím měřených půdních charakteristik

Postup byl následovný: z výsledků analýz pro nižší úroveň byla získána skóre druhů na první, druhé, třetí a čtvrté ordinační ose. Poté byla provedena přímá analýza (CCA) s druhovými daty vyšší úrovně a vysvětlujícími proměnnými (skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV.). Matice druhových dat bylo nutné transponovat (druhy = snímky).

Byly porovnávány preference druhů na následujících úrovních:

1. Vegetační data

Vysvětlující proměnné (skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV.) byly získány z výsledků nepřímých analýz (DCA). Poté s nimi byly provedeny přímé analýzy (CCA).

Nižší úroveň (lokalita)

DCA analýzy s daty:

1. snímky (Oh + Zv) ⇒
 2. transekty (T1oh + T2oh + T1zv + T2zv) ⇒

z nich získány vysvětlující proměnné
(skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV.)

Vyšší úroveň (krajina)

CCA analýzy s daty:
(druhová data)

1. louky +
 2. louky +

snímky (Oh + Zv)
 transekty (T1oh + T2oh + T1zv + T2zv)

2. použití měřených půdních charakteristik

Vysvětlující proměnné pro analýzy dat vyšší úrovně (skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV.) byly získány z výsledků přímé analýzy (RDA_{kor}). V této analýze byly vysvětlujícími proměnnými vybrané půdní charakteristiky (dostupný fosfor, celkový dusík, celkový uhlík, jejich poměr C: N a poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku P: N) a jako druhová data byla použita vegetační data sebraná na transektech na lokalitách Ohrazení a Zvíkov. Poté byla provedena přímá analýza (CCA).

Nižší úroveň (lokalita)

(RDA analýza s daty)

1. transekty (T1oh + T1zv + T2 zv) ⇒

z ní získány vysvětlující proměnné
(skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV.)

Vyšší úroveň (krajina)

CCA analýzy s daty:
(druhová data)

1. louky +

transekty (T1oh + T1zv + T2zv)

2.3.2.3. HLEDÁNÍ PROSTOROVÉ HETEROGENITY SPOLEČENSTVA

Dimenzionální analýza (Pattern analysis)

Princip metody

Dimenzionální analýza nám umožňuje nalézt zákonitosti v prostorovém uspořádání druhů nebo společenstva. Výchozí data vypadají tak, že máme různé kvantitativní znaky charakterizující druhy, např. počty individuí, pokryvnosti nebo frekvence pro jednotlivé snímky (základní velikost bloku, $B = 1$). Poté jednotlivé snímky slučujeme do bloků větších velikostí a hledáme, jak se mění intenzita shlukování (prostorového uspořádání) v závislosti na velikosti bloku. Velikost bloku je přitom onou velikostí shluku, který se pak snažíme ekologicky interpretovat. Nejčastěji používanou statistikou pro vyjádření intenzity shlukování je průměrný čtverec (MS, mean square) nebo variance (V) (např. LEPŠ 1987 a 1990A, ZELENÁ 1987).

Použití ordinační analýzy

Ke zpracování byla užitá data z lokality Ohrazení, sebraná na transektech (T1 + T2) metodou point-quadrat. K hledání změn v prostorovém uspořádání rostlinného společenstva byla použita metoda pro mnohorozměrná data, ordinace. Jako statistika pro vyjádření intenzity shlukování byla použita délka gradientu (Length of gradient) udávaná v jednotkách

β diverzity (S.D.), která je jedním z výstupů nepřímé gradientové analýzy DCA. Délka gradientu vyjadřuje, jak moc se mění druhové složení podél gradientu prostředí (je mírou variability v datech), a proto se dá předpokládat, že dojde-li k její změně, je tato změna odrazem změn v heterogenitě společenstva. V principu je délka gradientu obdobná statistikám počítaným pomocí hierarchické analýzy variance* (průměrný čtverec či variance). Čím jsou si snímky nepodobnější ve svém druhovém složení, tím delší je gradient. Jinak řečeno, náhlý vzrůst délky gradientu indikuje zvýšenou heterogenitu v prostorovém uspořádání vegetace.

Ke spojování za sebou jdoucích snímků (1 snímek = 1 řada vpichů, vzdálenost mezi snímky je 20 cm) do bloků rostoucí velikosti (po 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 20, 25) byl použit program napsaný P. Šmilauerem. Příklad: při spojování snímků do bloku o velikosti 3 byly pokryvnosti druhů ve snímcích číslo jedna, dva a tři zprůměrovány. Je zřejmé, že s rostoucí velikostí bloku se zmenšuje počet snímků v datové matici. Proto byly připraveny různé varianty datových matic vyřazením náhodných snímků. Pro velikost bloku 2, 3, 4 dvě varianty (a, b), pro velikost bloku 5, 6, 7 tři varianty (a, b, c) a pro velikost bloku 8, 9, 10, 15, 20, 25 varianty čtyři (a, b, c, d). S takto připravenými daty (40 datových matic) byly provedeny následující analýzy:

1. DCA (40 analýz)

Dále byly provedeny analýzy, kdy byla zadáním proměnných pozice na transektu a příslušnost k transektu T1 x T2 jako covariables odfiltrována z dat variabilita způsobená těmito proměnnými:

2. Parciální DCA_{Cov} (10 analýz: pouze s variantou a) bloků velikosti 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 15, 20 a 25)

Protože výsledky neukázaly téměř žádný interpretovatelný výsledek, byla data upravena tak, aby datové matice pro bloky různé velikosti obsahovaly stejný počet snímků ($n=18$), který byl dán počtem snímků pro velikost bloku 25. Přebytné snímky byly vyřazeny náhodně. Poté byly provedeny opět analýzy:

3. DCA_{n=18} (10 analýz: pouze s variantou a) bloků velikosti 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 15, 20 a 25)

*Nejde o klasickou analýzu variance, spíše jde o aplikaci analýzy variance na daný problém (MEAD 1974).

3. VÝSLEDKY

3.1. INTERPRETACE VÝZNAMNÝCH GRADIENTŮ PROSTŘEDÍ

3.1.1. Gradienty nalezené na různých úrovních (škálách)

Výsledky nepřímých analýz (DCA) a gradienty interpretované z ordinačních diagramů (Obr. 8-10) viz Tab. 1.

Tabulka 1

ÚROVEŇ	DATA	DĚLKA GRADIENTU (S.D.)		PROCENTO VYSVĚTLENÉ VARIABILITY (KUMULATIVNÍ %)				OBRAZEK
		INTERPRETOVANÝ GRADIENT						
		I.	II.	I.	II.	III.	IV.	
KRAJINA	Fs	3,4	1,8	19,1	24,4	28,7	31,5	Obr. 8
				vlhkost x živiny	živiny	živiny?	S-strategie?	
LOKALITA (oh + zv)	Fs	4	3	14	19,9	23,4	26	Obr. 9
				vlhkost	živiny	?	?	
	P-q	7,7	3,4	12,1	16	19,4	22,4	Obr. 10
				vlhkost	živiny	?	?	

Fs – data fytoecologických snímků, P-q – data sebraná na transektech metodou point-quadrat (oh + zv) – použita sloučená data z lokalit Ohrazení a Zvíkov

Úroveň krajiny (louky na území Lišovského prahu)

Data fytoecologických snímků

Výsledky nepřímé analýzy (DCA) ukazují, že první čtyři ordinační osy vysvětlují 31,5 % celkové variability v druhových datech, z toho je 24,4 % variability vysvětleno první a druhou ordinační osou.

Podél první ordinační osy ve směru zleva doprava lze sledovat kombinovaný gradient klesající vlhkosti a zvyšující se nabídky živin (viz Obr. 8). Druhy jako např. *Molinia caerulea*, *Cirsium palustre*, *Angelica sylvestris*, *Agrostis capillaris* a *Juncus conglomeratus* preferují vlhkostně příznivá stanoviště s vysokou hladinou podzemní vody, jež často vykazuje kolísavý režim během roku. Tyto druhy nejsou náročné na obsah živin v půdě. Na opačném konci gradientu lze najít druhy jako např. *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *Ranunculus repens* či *Rumex obtusifolius*, jež patří také mezi druhy vlhkomilné, spíše mezofytní, mají však větší požadavky na obsah živin v půdě. Promítneme-li změnu v druhovém složení do rozložení jednotlivých luk, můžeme interpretovat zachycený gradient následovně: druhy neobhospodařovaných luk, oligotrofních a podmáčených, druhy extenzivně obhospodařovaných luk, mezofytních a mezotrofních a druhy luk obhospodařovaných intenzivně, hnojených. (Pozn.: přiřazení jednotlivých luk do kategorií dle typu obhospodařování je založeno na subjektivním úsudku po dvou návštěvách každé louky)

Druhá ordinační osa vysvětluje navíc pouze 5,3 % celkové variability v druhových datech. Přesto zde můžeme odhadnout gradient zvyšující se nabídky živin ve směru shora dolů (viz Obr. 8). Na živiny nenáročné druhy jako jsou např. *Anthoxanthum odoratum*, *Trifolium dubium*, *Plantago lanceolata* a *Luzula campestris* najdeme v horní části ordinačního diagramu, jejich protějšky preferující úživnější stanoviště např. *Lathyrus pratensis*, *Rumex crispus*, *R. obtusifolius* a *Trifolium hybridum* ve spodní části ordinačního prostoru.

Rozmístění druhů podél třetí (4,3 %) a čtvrté (2,8 %) ordinační osy není prezentováno ordinačním diagramem. Variabilita vysvětlená třetí osou odpovídá zřejmě opět gradientu živin. Podél čtvrté osy došlo k výraznému oddělení druhů *Leontodon autumnalis*, *Potentilla anserina*, *Rumex acetosella*, *Bellis perennis* a *Cynosurus cristatus*, jež patří mezi S-strategie. Stres způsobující faktor přitom může být například časté kosení nebo sešlap.

Úroveň lokalit (Ohrazení a Zvíkov)

1. Data fytoocenologických snímků

Výsledky nepřímé analýzy (DCA) ukazují, že první čtyři osy vysvětlují 26 % variability v druhových datech, přitom první osa spolu s druhou vysvětlují 19,9 %. Gradienty byly odhadovány z ordinačního diagramu, viz Obr. 9.

První ordinační osa vysvětluje 14 % variability. V ordinačním diagramu lze vidět zřetelné oddělení snímků z lokalit Ohrazení a Zvíkov. Promítneme-li do ordinačního prostoru druhy, vidíme, že podél první osy ve směru zleva doprava probíhá gradient vlhkosti. Druhy tolerantní k vysoké hladině podzemní vody, např. *Carex panicea*, *Juncus conglomeratus*, *Selinum carvifolia*, *Lysimachia vulgaris*, *Molinia caerulea* a *Angelica sylvestris* spíše preferují oligotrofní, podmáčená stanoviště (lokalita Ohrazení), naproti tomu *Poa pratensis*, *Achillea millefolium*, *Carex hirta* či *Galium boreale* preferují sušší a mezotrofnější stanoviště (lokalita Zvíkov).

Druhá ordinační osa vysvětluje 5,9 % variability, která je z větší části způsobená daty ze Zvíkova. Z rozložení optim jednotlivých druhů lze odhadnout gradient živin. *Alopecurus pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Arrhenatherum elatius* a *Cirsium arvense* patří k mezotrofním druhům, jejich protějšky v ordinačním prostoru *Holcus lanatus*, *Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis* a *Achillea millefolium* jsou, co se týče živin, relativně méně náročné.

2. Data sebraná na transektech metodou point-quadrat

Z výsledků nepřímé analýzy (DCA) prezentovaných v ordinačním diagramu (viz Obr. 10) je zřejmé, že nalezené gradienty prostředí se shodují s gradienty interpretovanými z dat fytoocenologických snímků. První ordinační osa vysvětluje 12,1 % variability dat. Z pozic druhů podél ní můžeme opět odečíst gradient vlhkosti, který zleva doprava slábne. Dále vidíme, že na tomto gradientu došlo k výraznému oddělení studovaných lokalit.

Druhá ordinační osa vysvětluje navíc sice jen 3,9 % variability, lze však detekovat, stejně jako z výsledků předchozí analýzy, gradient živin, jejichž nabídka se zvyšuje ve směru zdola nahoru.

Srovnáme-li délky gradientů v Tab. 1 můžeme konstatovat, že data s větším prostorovým rozlišením zachycují větší míru změny v druhovém složení (β diverzitu). Vysvětlená variabilita v druhových datech se s detailnějším sběrem snižuje.

3.1.2. Srovnání umístění lokalit Ohrazení a Zvíkov na identifikovaných gradientech prostředí

Z ordinačních diagramů Obr. 8, Obr. 9 a Obr. 10 lze vysledovat rozdíly v poloze lokalit Ohrazení a Zvíkov na odhadnutých gradientech prostředí. Nejlépe jsou ilustrovány ordinačním diagramem na Obr. 9. Největší variabilita v druhových datech je způsobena gradientem vlhkosti (první ordinační osa). Lokalita Ohrazení je vlhčí než Zvíkov. Variabilita v druhových datech zachycená druhou osou a interpretovaná jako gradient živin je způsobena především daty ze Zvíkova (β diverzita = 3 S.D.).

3.1.3. Srovnání gradientů nalezených na lokalitách Ohrazení a Zvíkov

Výsledky nepřímých (PCA_{kov} , DCA) a přímých analýz (RDA_{kor}) jsou shrnuty v Tab. 2.

Tabulka 2

	D A T A	A N A L Ý Z A	LOKALITA				OBRAZEK
			OHRAZENÍ		ZVÍKOV		
			PROCENTO VYSVĚTLENÉ VARIABILITY (KUMULATIVNÍ %)				
			GRADIENT				
			I.	II.	I.	II.	
Vegetační data	Fs	PCA_{kov}	20	29,6	19,6	32,5	Obr. 11 x 16
			vlhkost x živiny	?	živiny	vlhkost	
	P-q	DCA	9,8	15,4	10,3	15,8	Obr. 13a x 17a
			W x N _(Ell)	diverzita	W, N _(Ell)	?	
Charakteristiky prostředí	P-q	RDA_{kor}	50,1	70,9	22,9	42	Obr. 15 x 19
			vlhkost, C, N x P	-	C, N	vlhkost x P, C:N	

Fs – data fytoecologických snímků, P-q – data sebraná na transektech metodou point-quadrat
 C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku a dusíku, N – celkový dusík, P – dostupný fosfor,
 W a N_(Ell) – Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost a dusík
 x – gradienty mají protichůdný směr v ordinačním diagramu

3.1.3.1. Ohrazení

1. Data fytoecologických snímků

Výsledky nepřímé analýzy (PCA_{kov}) ukazují, že první čtyři ordinační osy vysvětlují 43,8 % celkové variability v druhových datech, z toho je 29,6 % variability vysvětleno první a druhou ordinační osou. Gradienty prostředí byly odhadovány z ordinačního diagramu, viz Obr. 11.

Na první ordinační ose (20 % vysvětlené variability) lze odhadovat kombinovaný gradient vlhkosti a živin. Podél první ordinační osy, ve směru zleva doprava vlhkost klesá, dostupnost živin stoupá. Na levé straně ordinačního diagramu lze nalézt druhy vlhkomilné, nenáročné na obsah živin v půdě, např. *Carex panicea*, *Myosotis palustris*, *Juncus conglomeratus*, *Selinum carvifolia* a *Lysimachia vulgaris*. Vpravo potom najdeme druhy: *Veronica chamaedrys*, *Alopecurus pratensis* a *Poa trivialis*, které preferují relativně ještě dosti vlhká, hlavně však úživnější stanoviště. Gradient sleduje směr pole → louka, viz Obr. 5. Druhá ordinační osa vysvětluje pouze 9,6 % variability. Nalezený gradient nelze interpretovat.

Umístění transektů na lokalitách bylo navrženo podle výstupů analýz provedených s fytoecologickými snímky (viz kap. Statistické zpracování dat, pěkně to ilustrují obrázky Obr. 5 a Obr. 6). Z toho mj. vyplývá, že gradient na transektu T2 by měl odpovídat gradientu zachycenému II. ordinační osou analýzy s fytoecologickými snímky. Protože se nepodařilo interpretovat příčinu variability zachycenou II. ordinační osou, byla provedena analýza (DCA) s vegetačními daty sebranými na transektu T2.

Bohužel, ani z výsledku této analýzy nebylo z pozic druhů v ordinačním diagramu možno vyčíst, čím je variabilita způsobena. Proto byla provedena přímá analýza (CCA), kde byla jako vysvětlující proměnná zadána pozice jednotlivých snímků na transektu (snímek = řada vpichů). Z výsledků byly získány koeficienty diverzity N_2 pro snímky (HILL 1973). Poté byla provedena regresní analýza. Byla nalezena lineární závislost mezi druhovou diverzitou a pozicí na transektu, $P < 0.001$ (viz Obr. 12).

2. Data sebraná na transektech metodou point-quadrat

Vegetační data

Výsledky nepřímé analýzy (DCA) ukazují, že první čtyři ordinační osy vysvětlují pouze 24,3 % variability v druhových datech, z toho 15,4 % variability vysvětlují první dvě ordinační osy. Z ordinačního diagramu Obr. 13a je vidět, že oba transekty, co se týče jejich druhového složení, jsou si velmi podobné.

Použití indikačních hodnot Ellenberga

Ellenbergova čísla vysvětlují na prvních dvou osách 5,4 % celkové variability v druhových datech ($P=0,001$). Vztahy jednotlivých druhů k proměnným vyjadřujícím nároky druhů na vlhkost a dusík jsou prezentovány v ordinačním diagramu Obr. 13b.

Promítneme-li si druhy se zjištěnými nároky na vlhkost a dusík z Obr. 13b do ordinačního prostoru Obr. 13a, vidíme, že pozice druhů na první ordinační ose odráží gradient vlhkosti kombinovaný s gradientem nabídky dusíku. Nalezené gradienty prostředí se tedy shodují s gradienty interpretovanými z dat fytoecologických snímků. Na levé straně ordinačního diagramu najdeme druhy náročné na obsah dusíku v půdě např. *Alopecurus pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Festuca rubra* a *Agrostis capillaris*, ve směru doprava ubývá na dusík náročných druhů, které jsou naopak vlhkomilnější, např. *Lysimachia vulgaris*, *Viola palustris* či *Agrostis canina*.

Půdní charakteristiky a biomasa

Charakteristiky prostředí jako primární data

První dvě ordinační osy nepřímé analýzy (PCA_{kor}) vysvětlují 95,9 % celkové variability v datech. Výsledky přímé analýzy (RDA_{kor}) ukazují, že velká část této variability - 71,8 %, se dá vysvětlit proměnnou pozice na transektu ($P=0,001$). V ordinačním diagramu Obr. 14 jsou promítnuty vztahy mezi jednotlivými měřenými charakteristikami prostředí a zároveň jejich závislosti na vysvětlující proměnné pozice na transektu. Směrem od pole ubývá množství dostupného fosforu a přibývá množství celkového dusíku. S rostoucí vlhkostí se zvyšuje množství biomasy. S vlhkostí je také korelováno množství celkového dusíku a uhlíku.

Charakteristiky prostředí jako vysvětlující proměnné pro vegetační data

První dvě ordinační osy přímé analýzy (RDA_{kor}) vysvětlují 70,9 % celkové variability v druhových datech, charakteristiky prostředí 75,6 % variability na těchto osách ($P=0,008$). Graficky jsou výsledky prezentovány v ordinačním diagramu Obr. 15.

Druhy jako např. *Agrostis capillaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Poa pratensis* a *Alopecurus pratensis* jsou kladně korelovány s gradientem dostupného fosforu. V místech, kde je fosforu nedostatek, která jsou však příznivá co se týče vlhkosti a množství celkového uhlíku a dusíku

nalezneme např. druhy: *Selinum carvifolia*, *Viola palustris*, *Juncus effusus* či *Lysimachia vulgaris*. Za povšimnutí stojí úzká korelace stařiny s proměnnými týkajícími se množství celkového uhlíku v půdě. *Deschampsia cespitosa*, *Potentilla erecta*, *Angelica sylvestris* a *Juncus conglomeratus* nejsou korelovány s žádnou vysvětlující proměnnou.

3.1.3.2. Zvíkov

1. Data fytoecenologických snímků

Výsledky nepřímé analýzy (PCA_{kov}) ukazují, že první čtyři ordinační osy vysvětlují 44,2 % celkové variability v druhových datech, z toho je 32,5 % variability vysvětleno první a druhou ordinační osou. Gradienty prostředí byly odhadovány z ordinačního diagramu, viz Obr. 16.

19,6 % variability je vysvětleno první ordinační osou, nalezený gradient lze přisoudit změně v dostupnosti živin. Na pravé straně nalezneme druhy na živiny bohatých stanovišť: *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Cirsium arvense*, *Heracleum sphondylium* a *Rumex obtusifolius*. Naproti tomu *Briza media*, *Centaurea jacea*, *Achillea millefolium* či *Luzula campestris* patří mezi druhy rostoucí i na relativně neúživných stanovištích.

Druhá ordinační osa přispívá k vysvětlení variability docela vysokým podílem 12,9 %. Druhy promítnuté ve spodní části diagramu, např. *Rumex acetosa*, *Agrostis capillaris*, *Holcus lanatus* a *Sanguisorba officinalis*, jsou vlhkomilnější než jejich protějšky, k nimž patří např. *Koeleria pyramidata*, *Lychnis viscaria*, *Galium verum* a *Agropyron repens*. Odhadovaný gradient může být tedy pojmenován vlhkost. Z obrázku Obr. 6 je zřejmé, že gradienty zachycené první a druhou osou mají tutéž polohu, sledují svah od pole dolů. Zřejmě jde o vliv hnojeného pole a lokálního pedologického gradientu.

2. Data sebraná na transektech metodou point-quadrat

Vegetační data

Výsledky nepřímé analýzy (DCA) ukazují, že první čtyři ordinační osy vysvětlují 25,1 % variability v druhových datech, z toho 15,8 % variability vysvětlují první dvě ordinační osy. Z ordinačního diagramu Obr. 17a je vidět, že pozice transektů na první ordinační ose se trochu liší (asi 1 S.D.). Na zvíkovské lokalitě jsou si tedy jednotlivé transekty ve svém druhovém složení méně podobnější než na Ohrazení. Tato skutečnost může být interpretována tak, že je zde větší mozaikovitost stanovišť.

Použití indikačních hodnot Ellenberga

Ellenbergova čísla vysvětlují na prvních dvou osách 7,3 % celkové variability v druhových datech (P=0,001). Vztahy jednotlivých druhů k proměnným vyjadřujícím nároky na vlhkost a dusík jsou prezentovány v ordinačním diagramu Obr. 17b.

Promítneme-li si druhy se zjištěnými nároky na vlhkost a dusík z ordinačního diagramu obr. 17b do ordinačního prostoru v Obr. 17a, vidíme, že pozice druhů na první ordinační ose odráží gradient vlhkosti kombinovaný s gradientem nabídky dusíku.

Nalezené gradienty prostředí se tedy shodují s gradienty interpretovanými z dat fytoecenologických snímků. *Deschampsia cespitosa*, *Rumex acetosa*, *Arrhenatherum elatius* a *Alopecurus pratensis* se vyznačují vyššími požadavky na vlhkost i dusík. Na opačném konci gradientu mají se nacházet např. *Knautia arvensis*, *Briza media*, *Carex caryophylla* nebo *Trifolium montanum*. Z pozic transektů promítnutých do ordinačního prostoru je zřejmé, že na transektu T1 bylo zaznamenáno více vlhkomilnějších a dusíkomilnějších druhů.

Půdní charakteristiky a biomasa

Charakteristiky prostředí jako primární data

První dvě ordinační osy přímé analýzy (PCA_{kor}) vysvětlují, ve srovnání s výsledky z lokality Ohrazení, jen 57,5 % celkové variability v druhových datech. V ordinačním diagramu Obr. 18 lze sledovat následující vztahy mezi měřenými charakteristikami: vlhkost, proměnné charakterizující biomasu a obsah amoniakálního dusíku jsou spolu úzce korelovány. Dále jsou spolu korelovány půdní charakteristiky dusíku (celkový dusík a dusičnany), celkového uhlíku a pH. S druhou ordinační osou jsou korelovány proměnné množství celkového fosforu a poměry fosforu ku dusíku (amoniakálnímu a celkovému).

Charakteristiky prostředí jako vysvětlující proměnné pro vegetační data

První dvě ordinační osy přímé (RDA_{kor}) vysvětlují 42 % celkové variability v druhových datech, charakteristiky prostředí 68,2 % variability na těchto osách ($P=0,005$). Graficky jsou výsledky prezentovány v ordinačním diagramu, viz Obr. 19.

V místech, kde je nedostatek dusíku a vlhkosti rostou druhy jako např. *Nardus stricta*, *Leontodon autumnalis*, *Cerastium holosteoides* a *Betonica officinalis*. *Poa pratensis* a *Alopecurus pratensis* rostou na vlhkostně příznivých stanovištích. *Achillea millefolium*, *Potentilla erecta* a *Agropyron repens* rostou v místech s vysokou nabídkou dostupného fosforu. Tam, kde je dostatek celkového dusíku a uhlíku najdeme druhy jako např. *Lathyrus pratensis*, *Sanguisorba officinalis* a *Trisetum flavescens*. Promítneme-li do ordinačního prostoru transektu, vidíme, že transekt T1 byl umístěn na gradientu nabídky fosforu. Naproti tomu na gradientu vlhkosti a nabídky celkového dusíku a uhlíku byl umístěn transekt T2.

3.1.3.3. Ohrazení versus Zvíkov

V Tab. 3 jsou shrnuty průměrné hodnoty vybraných charakteristik prostředí, které byly naměřeny na lokalitách Ohrazení a Zvíkov. Lokalita Ohrazení je mnohem vlhčí než Zvíkov, to se odráží i ve větším množství biomasy a potažmo i ve větším množství celkového uhlíku v půdě. Naproti tomu na Zvíkově jsou mnohem větší rozdíly v nabídce fosforu a dusíku (P:N). Odlišnosti lokalit jsou také prezentovány pomocí krabicových diagramů (Box & Whisker Plots) na Obr. 20a-20f.

Tabulka 3

CHARAKTERISTIKY PROSTŘEDÍ	LOKALITA	
	OHRAZENÍ	ZVÍKOV
	Průměr (S.E.)	
Vlhkost (hmotnostní %)	102,8 (15,22)	24 (4,94)
Dostupný fosfor ($mg \cdot kg^{-1}$)	28 (7,89)	31 (5,07)
Celkový dusík (%)	0,6 (9,94)	0,4 (6,23)
Celkový uhlík (%)	6,7 (9,34)	3,8 (6,02)
C:N	11 (8,9)	10 (5,63)
P:N	47,5 (7,94)	82 (6,16)
Biomasa ($g \cdot m^{-2}$)	556,8 (8,31)	322,4 (3,76)

3.2. PREFERENCE DRUHŮ VE VZTAHU KE GRADIENTŮM PROSTŘEDÍ V ZÁVISLOSTI NA ŠKÁLE

Ve fytoecnologických snímcích sebraných na loukách a lokalitách je 80 druhů společných, což je 81 % ze všech druhů zaznamenaných na loukách. Data sebraná na transektech mají s daty sebranými na loukách společných 64 druhů, což je 65 % ze všech druhů zaznamenaných na loukách. Výsledky ordinačních analýz (DCA, RDA_{kor} , CCA) jsou shrnuty v Tab. 4. Jejich grafickou prezentaci najdeme v ordinačních diagramech, viz Obr. 21, Obr. 22, Obr. 23a, Obr. 23b.

Tabulka 4

DATA	ORDINAČNÍ ANALÝZA			OBRÁZEK (srovnej s)
	CCA		DCA * nebo RDA_{kor} **	
	SIGNIFIKANTNÍ PROMĚNNÉ (SKÓRE)	PROCENTA VYSVĚTLENÉ VARIABILITY V DRUHOVÝCH DATECH		
Snímky (Fs)	(I.,III.,IV.,II.)	15,6 (4 osy)	26* (4osy)	Obr. 21 (Obr. 9*)
Transekty (P-q)	(I.)	7,9 (1.osa)	12,1* (1.osa)	Obr. 22 (Obr. 10*)
	(I.,III., IV.)	16,4 (3 osy)	31,9** (1.+3.+4. osa)	Obr. 23b (Obr. 23a**)

Fs – data fytoecnologických snímků, P-q – data sebraná na transektech metodou point-quadrat
oh – Ohrazení, zv – Zvíkov,

* vegetační data, s nimiž byly provedeny nepřímé analýzy DCA

** použití půdních charakteristik jako vysvětlujících proměnných, provedeny přímé analýzy (RDA_{kor})
(Pozn.: Pořadí signifikantních proměnných skóre je uvedeno podle klesající vysvětlovací síly)

1. Vegetační data

Použijeme-li k vysvětlení variability na úrovni krajiny data sebraná na lokalitách metodou fytoecnologických snímků, mají všechny čtyři proměnné signifikantní vliv ($P=0,001$), použijeme-li data sebraná na transektech metodou point-quadrat, má signifikantní vliv pouze proměnná skóre I. ($P=0,001$). V ordinačním diagramu Obr. 9 znázorňujícím výsledky nepřímé analýzy (DCA) se snímky z Ohrazení a Zvíkova vidíme, že rozmístění druhů podél první ordinační osy odráží gradient vlhkosti, podél druhé osy gradient živin. Zadáme-li tato skóre druhů na jednotlivých osách jako vysvětlující proměnné pro data sebraná na úrovni krajiny, vidíme z pozic druhů v ordinačním diagramu Obr. 21, že proměnná skóre I. odpovídá opět gradientu vlhkosti a proměnná skóre II. opět gradientu živin. Prostor ordinačního diagramu lze tedy rozdělit na čtyři kvadranty, v nichž jsou kombinovány vlhkost a živiny (viz Obr. 21). Horním levým kvadrantem lze charakterizovat jako „suchý a eutrofní“, horním pravým jako „vlhký a eutrofní“, dolním levým jako „suchý a oligotrofní“ a konečně pravým dolním jako „vlhký a oligotrofní“. Proměnné skóre druhů z III. ordinační osy a skóre druhů ze IV. osy jsou korelovány s proměnnou skóre II (viz kap. Diskuze).

Srovnáme-li ordinační diagramy Obr. 10 (výstup DCA analýzy s daty transektů) a Obr. 22, i zde můžeme konstatovat, že preference druhů ke gradientu prostředí interpretovaného jako gradient vlhkosti, jsou pro odlišné úrovně shodné.

2. použití měřených půdních charakteristik

Data přímé analýzy (RDA_{kor}) z lokalit Ohrazení a Zvíkov poskytnou pro vyšší úroveň tři signifikantní proměnné (skóre I., III. a IV., $P=0,001$). V ordinačním prostoru na Obr. 23a vidíme, že preference druhů rozmístěných podél druhé ordinační osy se vztahují ke gradientu nabídky dostupného fosforu, že však většina druhů není s tímto gradientem ve vztahu. Nutno poznamenat, že ze souboru všech vysvětlujících proměnných zadaných do analýzy měla proměnná obsah dostupného fosforu nejméně průkazný vliv (Forward selection: $P = 0,05$). Ostatní proměnné jsou korelovány s první ordinační osou a z jejich vzájemných korelací můžeme odvodit gradient, v němž se kombinuje nabídka fosforu a vlhkost spojená s obsahem celkového uhlíku a dusíku.

Promítneme-li vztahy druhů k půdním charakteristikám z ordinačního diagramu Obr. 23a do ordinačního prostoru v Obr. 23b vidíme, že preference druhů na úrovni krajiny odpovídají preferencím nalezeným na lokalitách. Proměnná skóre III. a skóre IV. jsou přitom korelovány s proměnnou skóre I. Obě však přispívají k vysvětlení variability druhových dat malým podílem, pouze (skóre I. = 12,2 %, skóre III. = 2,2 % a skóre IV. = 2 %).

3.3. HLEDÁNÍ PROSTOROVÉ HETEROGENITY SPOLEČENSTVA

Výsledky provedených analýz jsou shrnuty v Tab. 5. Nejprve byla provedena analýza DCA. Její výsledky ukazují, že délka gradientu má se zvětšující se velikostí bloku klesající trend (viz graf Obr. 24). Na škále 80 centimetrů (blok o velikosti 4) dochází k výraznějšímu poklesu délky gradientu, tzn. že snímky o velikosti 80 centimetrů jsou si svým druhovým složením nejpodobnější. Na škále 4 metrů (blok o velikosti 20) lze sledovat slabý vzestup délky gradientu indikující zdroj heterogenity (shlukovitost) ve společenstvu. Procento vysvětlené variability vzrůstá. Zatímco na škále 20 centimetrů (blok o velikosti 1) je první ordinační osou vysvětleno pouze 9,8 % celkové variability v druhových datech, u snímků sdružených po jednom metru (blok o velikosti 5) je to asi 15,5 % a na úrovni pěti metrů (blok o velikosti 25) dokonce v průměru 26,5 % vysvětlené variability. Výsledky parciální analýzy DCA s covariables pozice a transekt, kdy byl odfiltrován předem zřejmý vliv umístění snímků na transektu a příslušnost jednotlivých snímků k transektům ($T1 \times T2$), ukázaly stejný trend v délce gradientu a vysvětlené variabilitě. Jak bylo očekáváno, nabývá délka gradientu i procento vysvětlené variability nižších hodnot.

K ověření, zda tento trend klesající délky gradientu a stoupající vysvětlené variability není způsoben pouze odlišným počtem snímků (např. pro blok o velikosti 1 bylo v datové matici 452 snímků, pro $B = 8$ už jen 56 snímků a pro $B = 25$ pouze 18 snímků) byly provedeny analýzy DCA s vyrovnaným počtem snímků. V Obr. 24 lze vidět, že trend změny délky gradientu v závislosti na velikosti bloku je obdobný u všech tří analýz, a že nejzajímavější změny v intenzitě shlukovitosti ukazuje křivka znázorňující výsledky DCA s vyrovnaným počtem snímků. Na škále 20, 60, 100 a 140 centimetrů vykazuje vegetace více heterogenní pattern, než na škále 40 a 80 centimetrů.

Tabulka 5

VELIKOST BLOKU	ORDINAČNÍ ANALÝZA					
	DCA 1		DCA 2 Cov1 = pozice Cov2 = transekt		DCA 3 vyrovnaný počet snímků (n=18)	
	S.D.	%	S.D.	%	S.D.	%
1 (20 cm)	3,739	9,8	2,601	7,3	3,341	12,4
2 a (40 cm)	3,549	12,3	2,595	9,2	2,693	13,1
b	3,450	11,9				
3 a (60 cm)	3,326	13,5	2,541	10,1	3,400	15,5
b	3,313	13,6				
4 a (80 cm)	2,288	14,4	2,124	10	2,759	15,2
b	3,221	14,7				
5 a (1m)	2,946	15,2	2,450	11,5	3,112	17,3
b	3,132	15,6				
c	3,222	15,5				
6 a (1.2 m)	3,137	16,2				
b	3,143	16				
c	2,932	16,3				
7 a (1.4 m)	2,911	17,3	2,148	12,1	3,064	18,4
b	2,739	17,2				
c	2,843	17,3				
8 a (1.6 m)	2,881	17,7				
b	2,842	18,2				
c	2,786	18,1				
d	2,799	18				
9 a (1.8 m)	2,779	18,7	1,988	13,8	2,668	18,9
b	2,782	18,6				
c	2,771	18,6				
d	2,813	18,2				
10 a (2 m)	2,711	18,8				
b	2,716	19,4				
c	2,877	19,4				
d	2,844	19,8				
15 a (3 m)	2,525	21,8	1,813	16,5	2,451	22
b	2,644	22,1				
c	2,574	21,7				
d	2,563	22,1				
20 a (4 m)	2,932	24,2	1,863	17,7	2,503	24,9
b	2,706	24,4				
c	2,674	25,1				
d	2,637	24,5				
25 a (5 m)	2,709	25,7	1,667	21,3	2,322	26,2
b	2,611	27				
c	2,591	26,6				
d	2,584	26,9				

Cov – covariable

S.D. – délka gradientu uvedená v jednotkách β diverzity (standard deviation)

% - celková variabilita v druhových datech vysvětlená první ordinační osou

4. DISKUZE

4.1. INTERPRETACE VÝZNAMNÝCH GRADIENTŮ PROSTŘEDÍ

4.1.1. Gradienty nalezené na různých úrovních (škálách)

Při hledání významných gradientů prostředí z dat sebraných na různých úrovních (louka > lokalita) v kombinaci s různými úrovněmi prostorového rozlišení sběru dat (point-quadrat > fytocenologický snímek) byly s vegetačními daty provedeny analýzy DCA. Vlhkost a nabídka živin jsou dva významné gradienty, které byly interpretovány z druhového složení luční vegetace. AUSTIN (1980) dělí gradienty prostředí do tří hraničních typů: na nepřímé, přímé a gradienty zdrojů (resource gradients). Vlhkost i nabídka živin jsou nezbytnými zdroji pro růst rostlin, jedná se tedy o gradienty zdrojů. Nepřímé gradienty se na studované škále neprojeví.

Gradienty na vyšší úrovni se lépe pojmenovávají, rozdíly mezi druhy jsou jasnější. Dá se předpokládat, že data zahrnující více lokalit budou ve svém druhovém složení odrážet variabilitu těchto různých biotopů. Na úrovni krajiny byly z druhového složení interpretovány čtyři gradienty, zatímco na úrovni lokalit pouze gradienty dva (viz Tab. 1). Protože umístění transektů bylo navrženo podle výstupů analýz se snímky, nalezené gradienty obou datových souborů by si měly odpovídat. Na základě analýz s daty fytocenologických snímků a s daty sebranými na transektech můžeme konstatovat, že nalezené gradienty jsou opravdu shodné (viz Tab. 1).

V druhovém složení luční vegetace Lišovského prahu byl nalezen na první ordinační ose kombinovaný gradient vlhkosti a dostupnosti živin. Po promítnutí jednotlivých luk podél tohoto gradientu byl interpretován jakožto gradient odrážející způsob obhospodařování: neobhospodařované louky (oligotrofní a podmáčené), extenzivně obhospodařované louky (mezofytní a mezotrofní) a intenzivně obhospodařované (zemědělské, hnojené a sušší) (viz Obr. 8). Tento odhadovaný gradient potvrzují i další postřehy. Na loukách číslo 18 a 164 byly pořízeny dva snímky (a, b), protože byly rozděleny na dvě části s odlišným obhospodařováním. Louky 164b a 18b byly vlhčí oproti variantám 164a, 18a (subjektivní ohodnocení). Jejich pozice v ordinačním diagramu tomu odpovídají. To, že se intenzivně obhospodařované louky nachází na sušším konci gradientu, i přesto, že se zde vyskytují druhy relativně vlhkomilné, může být způsobeno hnojením dusíkem, které stimuluje růst druhů a pakliže jsou tyto navíc náročné i na vodu, dochází k tzv. biologickému odvodnění (RYCHNOVSKÁ ET AL. 1985).

Ekologické gradienty jsou zřídka tvořeny jedním faktorem, spíše by měly být považovány za „komplexní gradienty“ (WHITTAKER 1967). WILSON & MOHLER (1983) zdůrazňují, že podstatou ekologických gradientů rostlinných společenstev je změna v druhovém složení. Ta je totiž nejlepším odrazem komplexních gradientů prostředí. WHITTAKER (1965) zmiňuje nutnost odlišovat β diverzitu, změnu druhového složení podél gradientu, od α diverzity, druhové bohatosti v rámci jednoho snímku. Škálování ekologických gradientů, separaci podél os analýzy DCA, v jednotkách β diverzity navrhnul ØKLAND (1986). Informace o β diverzitě je v předkládané práci často používána. Ve výsledcích analýzy DCA je uvedena pod „Length of gradient“ (délka gradientu).

Z výsledků analýz provedených s cílem najít významné gradienty prostředí z dat sebraných na různých škálách vyplývá, že čím větší je prostorové rozlišení sebraných dat (transekty > snímky > louka), tím větší míru změny v druhovém složení tato data zachycují (viz Tab. 1).

4.1.2. Ohrazení versus Zvíkov

Lokalita Ohrazení je mnohem vlhčí (prům. vlhkost = 102,8 hmotn. %) než lokalita Zvíkov (prům. vlhkost = 24 hmotn. %), což se odráží i ve větším množství naměřené biomasy: na Ohrazení bylo odebráno v průměru $0,56 \text{ kg.m}^{-2}$, na Zvíkově pouze $0,32 \text{ kg.m}^{-2}$ (viz také Obr. 20a, Obr. 20c). Se stoupající vlhkostí stanoviště stoupá i obsah celkového uhlíku v půdě (RYCHNOVSKÁ ET AL. 1985). Luční společenstva Českobudějovické a Třeboňské pánve, které přiléhají k oblasti Lišovského prahu studovala BLAŽKOVÁ (1966, 1973). Zaznamenala, že obsah celkového dusíku i celkového uhlíku dosahuje zvláště nízkých hodnot (v průměru $N_{\text{tot}} = 0,3 \%$ a $C_{\text{tot}} = 2,2 \%$) v nepatrně humózních půdách as. *Arrhenatheretum elatioris* (sv. *Arrhenatherion*), zatímco v lučních společenstvech as. *Juncus-Molinietum caeruleae* (sv. *Molinion*) je jejich obsah vyšší (v průměru $N_{\text{tot}} = 0,7 \%$ a $C_{\text{tot}} = 7,1 \%$). Na méně vlhkostně příznivější lokalitě Zvíkov (sv. *Arrhenatherion*) je celkového dusíku i celkového uhlíku v půdě méně (v průměru $N_{\text{tot}} = 0,4 \%$ a $C_{\text{tot}} = 3,8 \%$) než na vlhčí, místy až podmáčené lokalitě Ohrazení (sv. *Molinion*), (v průměru $N_{\text{tot}} = 0,6 \%$ a $C_{\text{tot}} = 6,7 \%$), rozdíly viz také v Obr. 20b a Obr. 20d.

Poměr C:N vyjadřuje přibližnou hodnotu kvality humusu a charakteristiku humifikačních procesů (BEDRNA 1989). Je-li hodnota tohoto poměru větší než 10, indikuje slabou mineralizaci odumřelé organické hmoty. Na lokalitě Ohrazení se hodnoty poměru C:N pohybují v rozmezí 10,4 - 12 (C:N = 12 na silně podmáčených stanovištích), na lokalitě Zvíkov 9,5 - 11. I když se lokality v této charakteristice mnoho neliší, můžeme konstatovat, že o něco rychlejší rozklad organické hmoty probíhá v půdě na lokalitě Zvíkov.

V průměrném obsahu dostupného fosforu se studované lokality neliší (Ohrazení - 28 mg.kg^{-1} , Zvíkov - 31 mg.kg^{-1}) (viz Obr. 20e). Zjištěné hodnoty jsou dosti vysoké. KALČÍK & ŠANTRŮČKOVÁ (1994) uvádějí pro neobhospodařované louky obsah dostupného fosforu 9 mg.kg^{-1} , BLAŽKOVÁ (1966) do 7 mg.kg^{-1} , vzácněji 14 mg.kg^{-1} . Zvýšený obsah dostupných forem fosforu lze vysvětlit vlivem minerálního hnojení fosforečnými hnojivy (SCHWAB & KULIYNGYONG 1989). Na Ohrazení byl nalezen gradient snižující se nabídky dostupného fosforu ve směru od pole do louky (viz Obr. 14). V tomto případě můžeme předpokládat, že zvýšený obsah dostupného fosforu je způsoben hnojením přilehlého pole. Na lokalitě Zvíkov je trend gradientu nabídky dostupného fosforu opačný (viz Obr. 19). Promítneme-li si umístění transektu T1, který vystihoval směr pole → louka na gradient dostupného fosforu, zjistíme, že nabídka fosforu je nízká u pole a směrem do louky se zvyšuje (viz také Obr 25b). Jednu z možných příčin můžeme hledat v malé hloubce půdního profilu a obnaženém podloží, jež může být bohaté na fosfor.

Na lokalitě Ohrazení byl z vegetačních dat interpretován kombinovaný gradient vlhkosti a živin (viz Tab. 2). Výsledky přímé analýzy ukazují, že gradient vágně interpretovaný jako gradient živin odpovídá gradientu nabídky dostupného fosforu (viz Obr. 14 a Obr. 15). Ellenbergova čísla ukazují, že může jít i o gradient nabídky minerálního dusíku, bohužel obsah dusičnanů ani amonných iontů nebyl na této lokalitě stanoven. Při použití charakteristik prostředí se také ukázalo, že v případě gradientu vlhkosti se jedná o komplexnější gradient spojený s výškou hladiny podzemní vody. Na velmi podmáčených stanovištích je velký obsah organické hmoty v půdě (viz Obr. 15). V nejvlhčím období roku zde hladina podzemní vody vystupuje až nad povrch půdy a v anaerobních podmínkách dochází k nedokonalému rozkladu organické hmoty. O nízké biologické aktivitě probíhající v těchto místech vypovídá poměr organických forem uhlíku a dusíku (C:N = 12).

Na lokalitě Zvíkov nebyl nalezen tak jednoznačný trend ve změně stanovištních podmínek. Všimněme si hodnot variability v druhových datech vysvětlené pomocí prvních dvou ordinačních os v Tab. 2 (výsledky analýzy PCA). V datech ze Zvíkova je variabilita rozložena mezi dvě osy stejnoměrněji (I. = 19,6 % a II. = 12,9 %), zatímco v datech z Ohrazení je soustředěna především na první ordinační osu (I. = 20 % a II. = 9,6 %). Názorněji je tato skutečnost zachycena v Obr. 10. (Jak už bylo několikrát zmiňováno, umístění jednotlivých transektů odpovídá variabilitě v druhovém složení zachycené na prvních dvou ordinačních osách z výstupů analýzy PCA.) Na Obr. 10 vidíme, že transekty z Ohrazení jsou si ve svém druhovém složení podobnější, než-li transekty ze Zvíkova. Totéž lze vidět srovnáme-li Obr. 13a a Obr. 17a.

Na Ohrazení je hlavním faktorem vlhkost (hladina podzemní vody), která je příčinou vzniku dalších gradientů (dekompozice odumřelé biomasy, dostupnost živin), a společně pak vytvářejí komplexnější gradient. Interpretace gradientu podél druhé ordinační osy nebyla snadná (viz Tab. 2, PCA). Nakonec byl na transektu T2 nalezen gradient druhové diverzity. Podíváme-li se na umístění tohoto transektu (viz Obr. 25a), vidíme jednu z možných příčin: přechod společenstva do ekotonu. Na Zvíkově jsou zřejmě gradienty faktorů kratší, jednotlivé faktory jsou si více rovnocenné (žádný není dostatečně silný na to, aby se jednoznačně projevil v druhovém složení), mají různé směry a prolínají se. To se odráží v mozaikovitosti vegetace.

Hlavní příčinou gradientů nalezených na Zvíkově je inklinace louky, která se svažuje směrem od pole. Z vegetačních dat byly interpretovány dva gradienty: vlhkost a nabídka živin (viz Tab. 2). Upřesnění těchto gradientů poskytly analýzy s indikačními hodnotami a měřenými půdními charakteristikami. Výsledky analýzy s půdními charakteristikami ukazují, že gradient sledující směr pole → louka odpovídá gradientům klesající vlhkosti a stoupající nabídky dostupného fosforu (viz Obr. 19, transekt T1). Ellenbergova čísla ukazují, že může jít i o gradient klesající nabídky minerálního dusíku. Obsah dusičnanů i amonných iontů byl sice stanoven, avšak jejich vliv na druhové složení nebyl průkazný. Umístění transektu T2 také zčásti zachycuje gradient vlhkosti související s gradientem obsahu celkového uhlíku a dusíku (viz Obr. 19, transekt T2). Gradienty směrem k remízku vyznívají (viz Obr. 25b). Dále byl na transektu T2 nalezen gradient poměru C:N, který graduje v opačném směru, kdy na okraji louky, v ekotonu u remízku dosahuje nejvyšších hodnot – C:N = 10,6 (průměrná hodnota pro snímky 13, 14 a 15). V těchto místech je tedy mineralizace organické hmoty méně intenzivní, což dokládá i malý obsah dusičnanů a amoniakálního dusíku (viz Obr. 18), zato je zde velký obsah dostupného fosforu.

4.1.3. Vhodnost použitých metod sběru dat k řešení daného problému

Strategie sběru dat je důležitá nejen pro omezení výdajů, ale také pro získání interpretovatelných dat (JONGMANN ET AL. 1987). V případě, kdy je cíl studia založen na podobnostech v druhovém složení společenstva, navrhuje KUBÍKOVÁ & REJMÁNEK (1973) semikvantitativní metodu fytoocenologických snímků, metodu point-quadrat doporučují použít spíše při studiu prostorové struktury.

Data sebraná pomocí těchto dvou odlišných metod byla v předkládané práci použita ke stejnému cíli: k hledání gradientů prostředí založeném na interpretaci z podobností v druhovém složení společenstva. Výsledky analýz vegetačních dat potvrzují nevhodnost metody point-quadrat k daným účelům.

Variabilita vysvětlená v datech fytoocenologických snímků je dvojnásobná oproti variabilitě vysvětlené v datech získaných metodou point-quadrat (viz Tab. 2). Proto se gradienty z ordinačních diagramů dat sebraných pomocí metody point-quadrat mnohem hůře interpretují. Příčinu lze hledat v tom, že velká část variability těchto dat odpovídá pravděpodobně variabilitě způsobené prostorovým uspořádáním druhů. Vegetace je nahlížena z příliš malé vzdálenosti. Pěkné přirovnání můžeme uvést na příkladu impresionistického obrazu. Když stojíme nalepeni nosem přímo u obrazu, jsme schopni rozeznat jen plno barevných bodů (dobře prostorově odlišených), když trochu poodstoupíme, barevné body se začínou slévat do mnohobarevných skvrn a začínáme tušit nějaké objekty. Co je na obrazu namalováno rozpoznáme teprve tehdy, když si stoupneme dostatečně daleko.

4.1.4. Použití Ellenbergových indikačních hodnot

Ellenbergovy tabulované hodnoty jsou často fytoocenology používány při charakterizaci vlhkostních poměrů stanoviště jako tzv. „Ellenbergova metoda“ (BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ 1987). Počátkem 80. let začala být používána přímá gradientová analýza, a to především jako tzv. „ekologická analýza“, v níž bylo využíváno tabelovaných indikačních hodnot pro usnadnění interpretace floristických rozdílů mezi společenstvy (Jurko et al. - viz MUCINA 1985). Problémy použití indikačních hodnot v přímé gradientové analýze při klasifikaci společenstev diskutuje KLIMEŠ (1987). Kritizuje její ovlivnitelnost subjektivním přístupem uživatele a doporučuje její použití pouze na dostatečně širokých gradientech prostředí a spíše jen pro názorné grafické vyjádření jednoduchých vztahů mezi vegetací a prostředím.

V předkládané práci byla použita Ellenbergova čísla jako pomoc při interpretaci výsledků nepřímé gradientové analýzy. Šlo zde jen o to, ilustrovat další z možností jejich využití. Mnohem zajímavější problém by byl, pokusit se srovnat interpretace gradientů z přímých měření půdních charakteristik s interpretacemi při použití tabelovaných hodnot. Bohužel pro nedostatek času nebylo řešení tohoto problému do práce zahrnuto.

4.2. PREFERENCE DRUHŮ VE VZTAHU KE GRADIENTŮM PROSTŘEDÍ V ZÁVISLOSTI NA ŠKÁLE

Pomocí použití metody ordinační analýzy bylo zjištěno, že preference druhů ke gradientům prostředí na nižší škále rámcově odpovídají preferencím na škále vyšší. Uvědomíme-li si, že gradienty, které jsme našli na nižší úrovni a posléze použili jako vysvětlující proměnné pro úroveň vyšší, zachycují největší část variability v datech, odpovídají vlastně hlavnímu vlivu prostředí na uspořádání druhů, není zjištěná skutečnost nijak překvapivá.

Mnohem zajímavější je sledovat, které z gradientů (proměnných, jednotlivých ordinačních os) mají průkazný vliv, vysvětlujeme-li pomocí nich variabilitu druhových dat vyšší úrovně. Když použijeme data sebraná ve formě fytoocenologických snímků, shledáme, že gradienty zachycené na všech čtyřech ordinačních osách se odráží ve vegetaci i na vyšší úrovni. Avšak, když použijeme data sebraná metodou point-quadrat, tedy data s jemnějším prostorovým rozlišením, zjistíme, že průkazný je pouze gradient na první ose. Data sebraná na úrovni s větším prostorovým rozlišením byla sbírána na základě ordinačních analýz s fytoocenologickými snímky tak, aby zachytila hlavní gradienty prostředí. Ty jsou samozřejmě promítnuty na první ordinační ose. Zbývající gradienty zachycují možná spíše prostorovou variabilitu (viz kap. Vhodnost použitých metod sběru dat k řešení daného problému).

Když použijeme proměnné skóre z přímé analýzy (RDA_{kor}), je vliv gradientu druhé osy (nabídka dostupného fosforu) nesignifikantní (viz Tab. 4). Srovnáním rozmístění druhů v ordinačních diagramech (viz Obr. 23a, Obr. 23b) zjistíme, že tento gradient je na vyšší škále promítnut na první ose společně s gradientem vlhkosti (viz Obr. 23b).

Zatímco v datech nižší úrovně byly gradienty jednotlivých os nezávislé, na úrovni vyšší jsou spolu kladně korelovány (viz Obr. 21 a Obr. 23b). Proč tomu tak je? Znamená to, že v druhových datech vyšší úrovně je informace o variabilitě nižší úrovně nadbytečná? Dá se předpokládat, že variabilita nižší úrovně je rozdělená do více „frakcí“ (rozložena na víc ordinačních os) možná díky většímu prostorovému rozlišení dat. Tyto „frakce“ jsou na vyšší úrovni spojeny do jediné, komplexnější. Hlavní slovo přitom má variabilita způsobená nejvýznamnějším faktorem prostředí.

Jak už bylo řečeno výše, vegetační data sebraná metodou point-quadrat poskytla pro data vyšší úrovně pouze jeden gradient (proměnnou) s průkazným vlivem (skóre I.). Ten byl interpretován jako gradient vlhkosti. Převážnou část variability zachycenou tímto gradientem mají na svědomí vegetační data z lokality Ohrazení (viz Obr. 10). Proměnné s největší vysvětlovací silou u zbylých dvou analýz odpovídají vždy gradientu zachycenému první ordinační osou (CCA v Tab. 4), jež byl v obou případech interpretován jako gradient vlhkosti. Preference druhů na vyšší úrovni se tedy vztahují především ke gradientu vlhkosti a jak upřesňují měřené charakteristiky jsou s tímto gradientem spojeny gradienty obsahu celkového dusíku a uhlíku a charakteristika biologické aktivity dekompozitorů (C:N). Závěrem lze konstatovat, že z vyšší úrovně se nahlížené vztahy jeví komplexněji.

Problémem závislosti korelací vegetace a charakteristik prostředí v závislosti na velikosti studované škály se zabýval REED ET AL. (1993). Předpoklad, že ty charakteristiky prostředí, které vykazují nejužší korelace s druhovým složením (faktory prostředí s největším vlivem), by měly být podobné na všech studovaných úrovních, nebyl ověřen, a to díky nevhodnosti sebraných dat k jeho testování. Přeformulujeme-li hypotézu tak, aby odpovídala problému studovanému v předkládané práci, bude znít: Ty gradienty, které se v druhovém složení odrážejí nejlépe, by měly být nalezeny na obou studovaných úrovních. Výsledky diskutované v předchozích odstavcích tuto hypotézu podporují.

4.3. HLEDÁNÍ PROSTOROVÉ HETEROGENITY SPOLEČENSTVA

K hledání prostorové heterogenity (patternu) rostlinného společenstva byla využita informace o délce gradientu, kterou poskytují výsledky nepřímé analýzy, DCA. Ukázalo se, že tato charakteristika není příliš vhodná k detekování heterogenity. Se zvětšující se velikostí snímků dochází ke klesajícímu trendu v délce gradientu a zvyšujícímu se trendu ve variabilitě vysvětlené na první ordinační ose. ØKLAND ET. AL. (1990) zjistil, že délka gradientu (β diverzita) neustále roste se snižující se velikostí snímku. Proto ani nebudou získané výsledky detailněji interpretovány. Za zmínku stojí snad jen ta skutečnost, že relativně největší změny v intenzitě shlukovitosti byly zachyceny výsledky analýzy s vyrovnaným počtem snímků, a to především na škále do jednoho metru. Příčinu shlukovitosti v tomto malém měřítku by jsme měli hledat nejspíš v kompetici mezi druhy (tzv. social pattern) nebo ve způsobu rozšiřování druhů (tzv. morphological pattern). Vliv faktorů prostředí (tzv. environmental pattern) se projevuje především na větších škálách (LEPŠ 1990B). Na škále 60 centimetrů byla detekována výraznější míra shlukovitosti (viz Obr. 24). Tento zdroj heterogenity pravděpodobně odpovídá trsům dominantní trávy *Molinia caerulea*.

Ve většině prací, které se zabývají prostorovým uspořádáním rostlinných společenstev, jsou využívány ordinační metody pouze k získání „primárních dat“ pro samotnou dimenzionální analýzu (pattern analysis). Postup je následovný: data jsou zpracována ordinační analýzou, z výsledků jsou získána skóre snímků na ordinačních osách a ta jsou poté podrobena dimenzionální analýze. Např. MASLOV (1990) použil kombinaci nepřímé analýzy PCA s hierarchickou analýzou variance, GALIANO (1983) korespondenční analýzu RA v kombinaci s lokální analýzou variance. Velmi komplexní studii prostorového uspořádání společenstva publikovali GIBSON & GREIG-SMITH (1986). K dispozici měli jak vegetační data, tak půdní charakteristiky zaznamenané na transektech. S nimi provedli ordinační analýzy (DCA s vegetačními daty a PCA s proměnnými prostředí), poté skóre snímků na první a druhé ordinační podrobili lokální analýze variance a zároveň korelační analýze s měřenou mikrotopografií terénu.

Na odlišných škálách najdeme odlišné příčiny prostorové heterogenity. Zkoumáme-li prostorové rozmístění rostlinného společenstva jako celku, dá se předpokládat, že nalezneme více než jednu škálu patternu. DALE & ZBIGNIEWICZ (1995) zdůrazňují, že použití pouze první ordinační osy k hledání heterogenity společenstva není dostačující, neboť neodráží všechny škály.

Protože analýza patternu s využitím délky gradientu první ordinační osy DCA neposkytla uspokojivé výsledky, měla by se další pátrání po prostorových vztazích ubírat po cestách již vyšlapaných: z nepřímé ordinační analýzy získat skóre snímků (nejlépe z prvních čtyř ordinačních os) a pak podrobit dimenzionální analýze. LEPŠ (1990A) doporučuje analýzu T3LQV (Three Term Local Quadrat Variance), avšak poznamenává, že její výsledky nelze statisticky testovat. DAI & VANDER MAAREL (1997) navrhli novou metodu PASFRAN (Patch Size Frequency Analysis), která i testuje signifikantnost výsledků pomocí Monte-Carlo permutačního testu.

5. ZÁVĚR

Významné gradienty prostředí odrážející se v luční vegetaci Lišovského prahu jsou vlhkost a nabídka živin. Z dat sebraných na vyšší škále se gradienty lépe interpretují.

Metoda point-quadrat je nevhodná pro hledání gradientů prostředí založeném na interpretaci z podobností v druhovém složení. Data sebraná touto metodou obsahují nadbytek informací vztahujících se spíše k prostorové variabilitě.

Lokalita Ohrazení se je mnohem vlhčí a oligotrofnější než lokalita Zvíkov. Gradienty na Ohrazení mají jeden výrazný trend. Hlavním gradientem je vlhkost (hladina podzemní vody), která je příčinou vzniku dalších gradientů: množství biomasy, dekompozice odumřelé biomasy a dostupnost živin. Vliv přilehlého pole se projevuje ve zvýšeném obsahu dostupného fosforu. Na Zvíkově není tak jednoznačný trend ve změně stanovištních podmínek, zachycené gradienty jsou kratší a mají různé směry. To se odráží ve větší mozaikovitosti vegetace. Důležitý vliv na tvorbu gradientů má svahovitost louky. Na Zvíkově byly nalezeny především gradienty vlhkosti a nabídky dostupného fosforu. Zvýšený obsah fosforu přitom nesouvisí s vlivem hnojeného pole, ale je nejspíše důsledkem malé hloubky půdního profilu a obnaženého podloží. K ověření této hypotézy je nutné provedení pedologického průzkumu.

Preference druhů ke gradientům prostředí zjištěné na nižší škále jsou rámcově shodné s preferencemi druhů na škále vyšší. Shodnost preferencí se týká především faktorů prostředí, jejichž gradienty jsou nejdelší (vlhkost). Na vyšší škále vztahy mezi druhy odrážejí komplexnější gradienty.

Délka gradientu je jako statistika pro vyjádření intenzity shlukovitosti nevhodná. Proto by k hledání zdrojů heterogenity měly být použity osvědčené postupy kombinující ordinační analýzy s některou z metod analýzy patternu.

6. SLOVNÍČEK

CCA (Canonical Correspondence Analysis) = kanonická korespondenční analýza

Přímá gradientová analýza (ordinace s omezením), založená na unimodálním modelu odpovědi druhu na gradient prostředí.

DCA (Detrended Correspondence Analysis) = trendu zbavená korespondenční analýza

Nepřímá gradientová analýza (ordinace), založená na unimodálním modelu odpovědi druhu na gradient prostředí.

PCA (Principal Components Analysis) = analýza hlavních komponent

Nepřímá gradientová analýza (ordinace), založená na lineárním modelu odpovědi druhu na gradient prostředí.

PCA na kovarianční matici druhů (PCA_{kov})

PCA založená na matici kovariačních koeficientů.

RDA (Redundancy Analysis)

Přímá gradientová analýza (ordinace s omezením), založená na lineárním modelu odpovědi druhu na gradient prostředí.

RDA na korelační matici druhů (RDA_{kor})

RDA založená na matici korelačních koeficientů.

Lineární model odpovědi druhu

Model, který předpokládá lineární vzrůst nebo pokles početnosti druhu podél gradientu prostředí.

Unimodální model odpovědi druhu (Gaussovský model)

Model, který předpokládá, že druh má na gradientu určité optimum, zde je jeho početnost nejvyšší. Se vzrůstající vzdáleností od tohoto optima (na obě strany) početnost druhu klesá.

β diverzita

Změna druhového složení podél gradientu prostředí.

Covariable = „koproměnná“

Vysvětlující proměnná, jejíž vliv nás nezajímá a chceme jej odfiltrvat.

Délka gradientu = Length of gradient

Jeden z údajů v tabulce výsledků DCA analýzy. Vyjadřuje míru změny v druhovém složení podél gradientu prostředí (β diverzitu). Udávána v S.D. jednotkách.

Forward selection of environmental variables = postupný výběr vysvětlujících proměnných

Tato volba nám umožňuje ze základního souboru vysvětlujících proměnných, které máme k dispozici, vybrat ty, jež vysvětlí variabilitu v druhových datech nejlépe. Provádí se před provedením přímé analýzy. Signifikantnost vlivu jednotlivých proměnných je testována Monte-Carlo permutačním testem.

Monte-Carlo permutační test

Typ permutačního testu určený k testování hypotéz o vlivu vysvětlujících proměnných. Princip spočívá v tom, že mnohokrát (tolikrát kolik zadáme permutací) vytváří z dat znáhodněným prohazováním nové vysvětlující proměnné a počítá z nich ordinaci. Detaily viz TER BRAAK & ŠMILAUER (1998).

Ordinance = řazení

Obecné označení metod nepřímé gradientové analýzy, které řadí jednotlivé snímky na ordinačních osách, jež jsou určeny druhovým složením společenstev. Ordinační osy jsou hypotetické proměnné navrženy tak, aby závislost druhů na nich byla co nejtěsnější.

Ordinance s omezením (Constrained ordination) = řazení s omezením

Obecné označení metod přímé gradientové analýzy, které také řadí jednotlivé snímky na ordinačních osách, jež jsou určeny druhovým složením společenstev, ale s tím omezením, aby tyto hypotetické proměnné byly zároveň co nejtěsněji korelovány a naměřenými charakteristikami prostředí (vysvětlujícími proměnnými).

Parciální ordinace (Partial ordination)

Metoda gradientové analýzy, kdy zadáním vysvětlujících proměnných tzv. covariables, ze souboru odfiltrujeme část variability, kterou tyto proměnné vysvětlují a která nás nezajímá.

Pattern = prostorové uspořádání, rozmístění (patrnost)

Point quadrat = bodová metoda sběru dat

Standard - deviation units (S.D. units) = míra vyjadřující změnu v druhovém složení

(β diverzitu) podél gradientu prostředí. Navrhli GAUCH & WHITTAKER (1972). Za předpokladu platnosti Gaussova modelu je vztah S.D. jednotky k obratu druhů podél gradientu následovný: druh se objeví, dosáhne svého optima a zmizí v rozsahu 4 S.D. jednotek (HILL & GAUCH 1980). Přeskálování gradientu do S.D. jednotek poskytuje ordinací metoda DCA, v tabulce výsledků tento údaj najdeme pod názvem Lengths of gradient.

Škála = úroveň, měřítko pohledu

7. LITERATURA

- ANONYMUS (1994): Základní mapa České republiky 1:10 000. Listy: 32-22-04, 32-22-05, 32-22-09, 32-22-10, 32-22-14, 32-22-15. Český úřad zeměměřičský a katastrální.
- ANONYMUS (1996): STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.
- AUSTIN M.P. (1980): Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42: 11-21.
- BALATKA B. ET AL. (1971): Regionální členění reliéfu ČSR 1:500 000. Geografický ústav ČSAV, Brno.
- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. (1987): Indikační posouzení vlhkostních poměrů stanovišť- Ellenbergova metoda. – In: RYCHNOVSKÁ M. [eds.]: Metody studia travinných ekosystémů. Academia, Praha. 9-13.
- BEDRNA Z. (1987): Metody chemického výzkumu půd. – In: DYKÝJOVÁ D. ET AL. [eds.]: Metody studia ekosystémů. Academia, Praha. 206-227.
- BLAŽKOVÁ D. (1966): Geobotanická studie luk Budějovické a Třeboňské pánve. – Ms. (Kandid. Pr. Knih. BÚ AVČR Průhonice u Prahy).
- BLAŽKOVÁ D. (1973): Pflanzensoziologische Studie über die Wiesen der Südböhmischen Becken. Academia, Praha. 170 pp.
- BOUXIN G. & GAUTIER N. (1982): Pattern analysis in Belgian limestone grasslands. *Vegetatio* 49: 65-83.
- ČECH V. ET AL. (1962): Vysvětlivky k přehledné geologické mapě ČSSR 1:200 000. List M-33-XXVII České Budějovice. Praha.
- ČECH V. ET AL. (1964): Geologická mapa ČSSR, mapa předčtvrtohorních útvarů 1:200 000. List M-33-XXVII České Budějovice. Praha.
- DAI X. & VAN DER MAAREL E. (1997): Transect-based patch size frequency analysis. *J. Veg. Sci.* 8: 865-872.
- DALE M.R.T. & ZBIGNIEWICZ M.W. (1995): The evaluation of multi-species pattern. *J. Veg. Sci.* 6: 391-398.
- DEMEK J. ET AL. (1965): Geomorfologie Českých zemí. NČSAV, Praha.
- DOSTÁL J. (1958): Klíč k úplné květeně ČSR. Praha. pp. 1-982.
- ELLENBERG H. (1988): Vegetation ecology of central Europe. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 731 pp.
- GALIANO E.F. (1983): Detection of multi-species patterns in plant population. *Vegetatio* 53: 129-138.
- GAUCH H.G., JR. (1982): Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GAUCH H.G., JR. & WHITTAKER R.H. (1972): Coenocline simulation. *Ecology* 53: 446-451.
- GAZDA J. (1970): Příspěvek ke květeně jižních Čech 2. *Sborn. jihočes. Muz. Čes. Budějovice, Přír. Vědy* 10: 31-40.
- GIBSON D.J. & GREIG-SMITH P. (1986): Community pattern analysis: A method for quantifying community mosaic structure. *Vegetatio* 66: 41-47.
- GREIG-SMITH P. (1964): Quantitative plant ecology. Butterworths, London. 2nd ed. 256 pp.
- GREIG-SMITH P. (1979): Pattern in vegetation. *J.Ecol.* 67: 755-779.
- HEJNÝ S. & SLAVÍK B. [eds.] (1988): Květena České socialistické republiky 1. Academia, Praha.

- HILL M. O. (1973): Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- HILL M.O. & GAUCH H.G., JR. (1980): Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- HRAŠKO J. (1962): Rozbory pôd. SVPL, Bratislava.
- JAKRLOVÁ J. (1987): Destruktivní stanovení biomasy. – In: DYKYJOVÁ D. ET AL. [eds.]: Metody studia ekosystémů. Academia, Praha. 56-64.
- JONGMANN R.H., TER BRAAK C.J.F. & VAN TONGEREN O.F.R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen.
- JUNÁSZ-NAGY P. & PODANI J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51: 129-140.
- KALČÍK J. & ŠANTRŮČKOVÁ H. (1994): Profilová distribuce forem půdního fosforu v závislosti na stupni antropopogenního ovlivnění. *Rostl. Vědy*. 40: 305-314.
- KENT M. & BALLARD J. (1988): Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio* 78: 109-124.
- KERSHAW K.A. (1960): The detection of pattern and association. *J. Ecol.* 48: 233-242.
- KERSHAW K.A. (1973): Quantitative and dynamic plant ecology. Arnold, London. 2nd ed. 308 pp.
- KLIMEŠ L. (1987): Použití tabelovaných indikačních hodnot v gradientové analýze vegetace. *Preslia*: 15-24.
- KRAHULEC F. & LEPŠ J. (1989): Fytocenologie a současná věda o vegetaci. *Preslia* 61: 227-244.
- KUČERA S. (1962-1968): Kartotéka záznamů o rozšíření rostlin v jižních Čechách. Ms. Depon.: Jihočeské muzeum, České Budějovice.
- KUČEROVÁ J. (1976): Rozbor floristicko-fytogeografických poměrů Lišovského prahu a jižní části Táborské pahorkatiny v jižních Čechách. *Sborn. jihočes. Muz. Čes. Budějovice, Přír. Vědy* 14 (1974), suppl. 1: 1-224.
- KUBÍKOVÁ J. & REJMÁNEK M. (1973): Poznámky k některým kvantitativním metodám studia struktury rostlinných společenstev. *Preslia* 45: 154-164.
- LEGENDRE P. & FORTIN M.-J. (1989): Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LEPŠ J. (1987): Analýza prostorového rozmístění populace. – In: DYKYJOVÁ D. ET AL. [eds.]: Metody studia ekosystémů. Academia, Praha. 249-267.
- LEPŠ J. (1990A): Comparison of transect methods for the analysis of spatial pattern. – In: KRAHULEC F., AGNEW S., WILLEMS J.H. [eds.]: Spatial processes in plant communities. Academia, Praha. 71-82.
- LEPŠ J. (1990B): Can underlying mechanisms be deduced from observation patterns? – In: KRAHULEC F., AGNEW S., WILLEMS J.H. [eds.]: Spatial processes in plant communities. Academia, Praha. 1-11.
- LEVIN S.A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- MACHÁČEK V. (1986): Ověření nové metody ke stanovení rychlosti uvolňování fosforu z půdy. *Rostl. Vědy*. 32: 473-480.
- MASLOV A.A. (1990): Multi-scaled and multi-species pattern analysis in boreal forest communities. - In: KRAHULEC F., AGNEW S., WILLEMS J.H. [eds.]: Spatial processes in plant communities. Academia, Praha. 83-88.

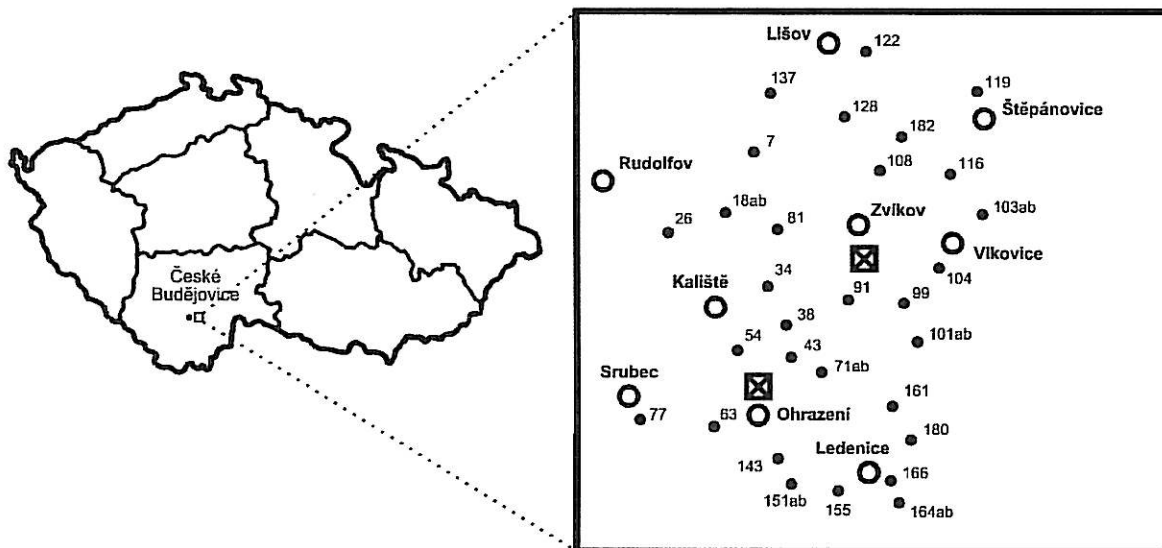
- MEAD R. (1974): A test for spatial pattern at several scales using data for a grid of continuous quadrats. *Biometrics* 30: 295-307.
- MORAVEC J. (1989): Organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace. *Preslia* 61: 21-41.
- MORAVEC J. ET AL. (1994): Fytocenologie. Academia, Praha.
- MORAVEC J. ET AL. (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. Red List of Plant Communities of the Czech Republic and Their Endangerment. Severočeskou přírodou. Litoměřice.
- MUCINA L. (1985): Používat' či nepoužívat' Ellenbergove indikačné hodnoty? *Biológia* 40: 511-516.
- MURPHY J. & RILEY J.P. (1962): A modified single solution method for the determination of phosphates in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27: 31-36.
- ØKLAND R.H. (1986): Rescaling of ecological gradients. I. Calculation of ecological distance between vegetation stands by means of their floristic composition. *Nord. J. Bot.* 6: 651-650.
- ØKLAND R.H., EILERTSEN O. & ØKLAND T. (1990): On relationship between sample plot size and beta diversity in boreal coniferous forests. *Vegetatio* 87: 187-192.
- PALMER M.W. (1988): Fractal geometry: A tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75: 91-102.
- PALMER M.W. (1993): Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- PRACH K. (1994): Monitorování změn vegetace. Metody a principy. Český ústav ochrany přírody, Praha.
- RAMENSKY L.G. (1930): Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. *Beitr. Biol. Pfl.* 18: 269-304.
- REED R.A., PEET R.K., PALMER M.W. & WHITE P.S. (1993): Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland. *J. Veg. Sci.* 4: 329-340.
- ROTHMAMALER W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. Gustav Fischer Jena, Stuttgart.
- RYCHNOVSKÁ M., BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E., ÚLEHLOVÁ B. ET PELIKÁN J. (1985): Ekologie lučních porostů. Academia, Praha. 291 pp.
- RYCHNOVSKÁ M. (1987): Metody studia travinných ekosystémů. Academia, Praha. 267 pp.
- SHAW A., KARLSSON CH. & MÖLLER J. (1988): An introduction to the use of flow injection analysis. Tecator AB, Sweden. 72pp.
- SHIPLEY B. & KEDY P.A. (1987): The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypothesis. *Vegetatio* 69: 47-55.
- SCHEURING I. & RIEDI R.H. (1994): Application of multifractals to the analysis of vegetation pattern. *J. Veg. Sci.* 5: 489-495.
- SCHNEIDER D.C. (1994): Quantitative ecology. Spatial and temporal scaling. Academic Press, Inc. 395 pp.
- SCHWAB A.P. & KULIYNGYONG S. (1989): Changes in phosphate activities and availability indexes with depth after 40 years of fertilization. *Soil Sci.* 3: 179-186.
- SOKAL R.R. & ODEN N.L. (1978A): Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 199-228.

- SOKAL R.R. & ODEN N.L. (1978B): Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four implications of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 229-249.
- S-PLUS User's Guide (1997): Data Analysis Products Division, MathSoft, Seattle, USA. 620 pp.
- TER BRAAK C.J.F. & PRENTICE I.C. (1988): A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-317.
- TER BRAAK C.J.F. & ŠMILAUER P. (1998): CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). – Microcomputer Power, Ithaca, USA. 352 pp.
- TESAŘOVÁ M. (1989): Metody fyzikálního výzkumu půd. – In: DYKYJOVÁ D. ET AL. [eds.]: Metody studia ekosystémů. Academia, Praha. 196-206.
- ÚLEHLOVÁ B. (1987): Stanovení obsahu různých forem dusíku v půdě. – In: DYKYJOVÁ D. ET AL. [eds.]: Metody studia ekosystémů. Academia, Praha. 218-225.
- WATANABE F.S. & OLSEN S.R. (1965): Test of ascorbic acid method for determining phosphates in water and sodium bicarbonate extracts from soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29: 677-680.
- WHITTAKER R.H. (1965): Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- WHITTAKER R.H. (1967): Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42: 207-264.
- WHITTAKER R.H. (1970): Communities and ecosystems. London.
- WILSON M.V. & MOHLER C.L. (1983): Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio* 54: 129-141.
- ZELENÁ V. (1987): Horizontální struktura porostu - zjištění typu disperze a velikosti zdrojů heterogenity. – In: RYCHNOVSKÁ M. [eds.]: Metody studia travinných ekosystémů. Academia, Praha. 23-33.

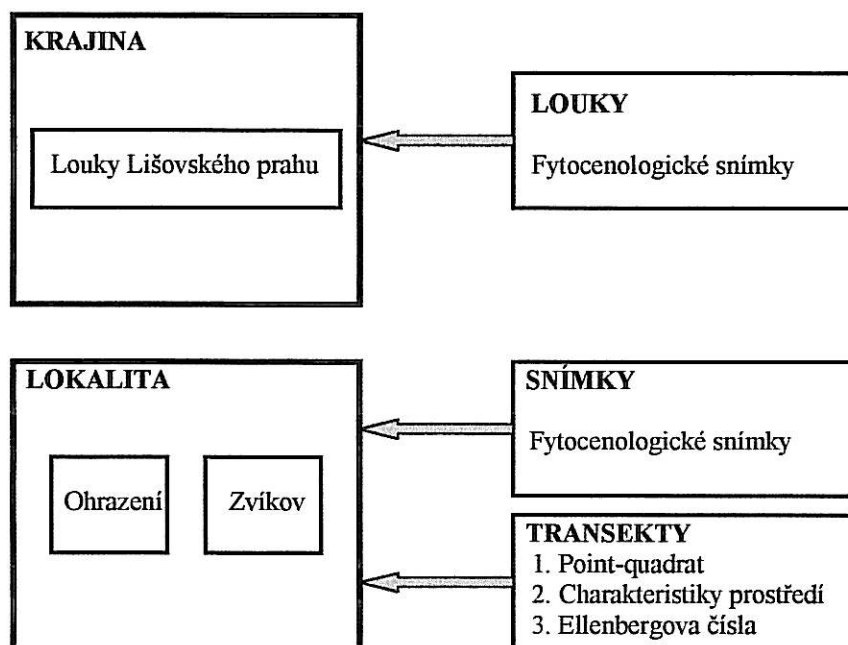
PODĚKOVÁNÍ

Pakliže je zač, poděkovat se sluší. Děkuji všem, kteří mi jakkoli pomohli s touto prací, ať už to byla pomoc při sběru dat v terénu, při analýzování půdních vzorků v laboratoři, či pomoc při samotném úmorném statistickém zpracování dat. Z houfu bezejmených bych chtěla poděkovat alespoň těm, které jsem obtěžovala nejvíce. Děkuji Ti, můj školiteli Petře, za tvou pevnou ruku, jež jsi nade mnou držel, a která mne dovedla až do cíle. Děkuji ti především za to, že jsi mne zasvětil do tajů programu Canoco, pomohl při sběru dat, že sis vždy našel čas (a že ho nebylo málo), za rady a povzbuzující optimismus. Dále bych chtěla poděkovat Otovi Rauchovi, Jiřímu Kalčíkovi a Miroslavu Škodovi za zpracování půdních vzorků. Lud'kovi Berecovi, jež mne doprovázel na cestách při průzkumu Lišovského prahu. Děkuji i vám, moji rodičové, za finanční podporu, jež jste mi poskytovali po dobu mého předlouhého studia. Za morální podporu děkuji všem z klubu K1 a za nemorální podporu Romanu Sobotkovi. A nakonec děkuji svému počítači za to, že pracoval tak, jak jsem pískala a i přesto, že jsem ho svým workholismem nelidsky přetěžovala, že vydržel a nezhroutil se.

OBRÁZKY

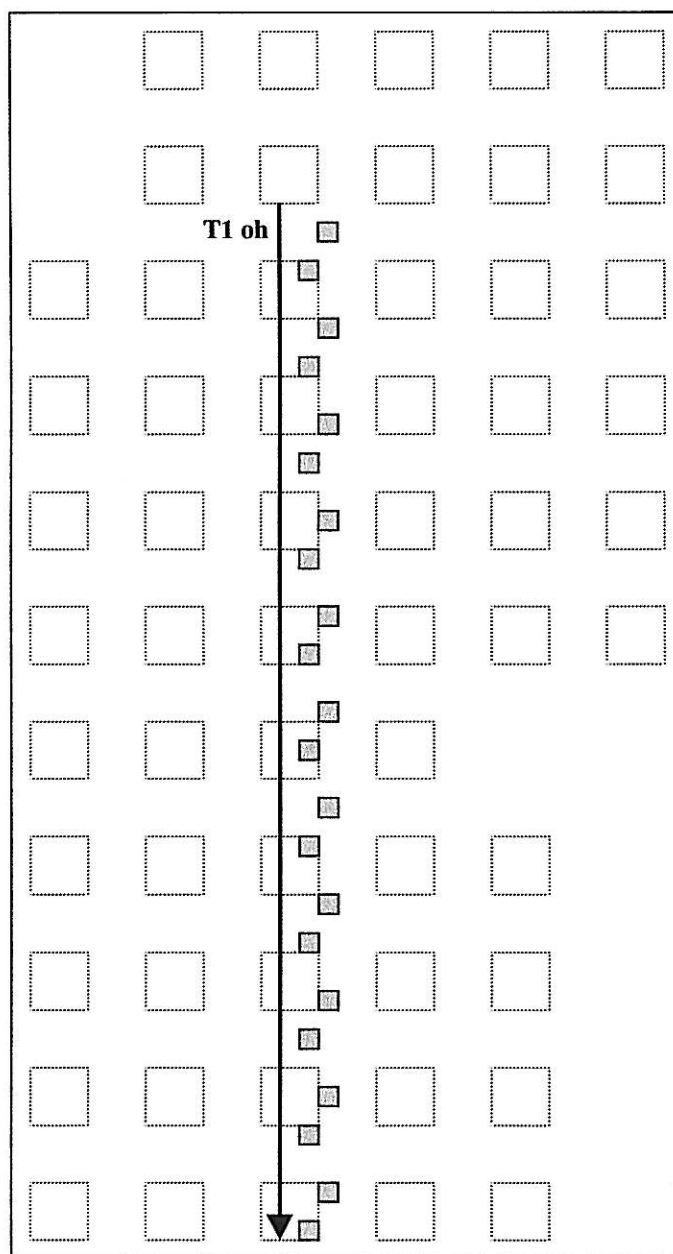


Obrázek 1. Schematické znázornění studovaných lučních lokalit oblasti Lišovského prahu.
 ☒ - lokality Ohrazení a Zvíkov.



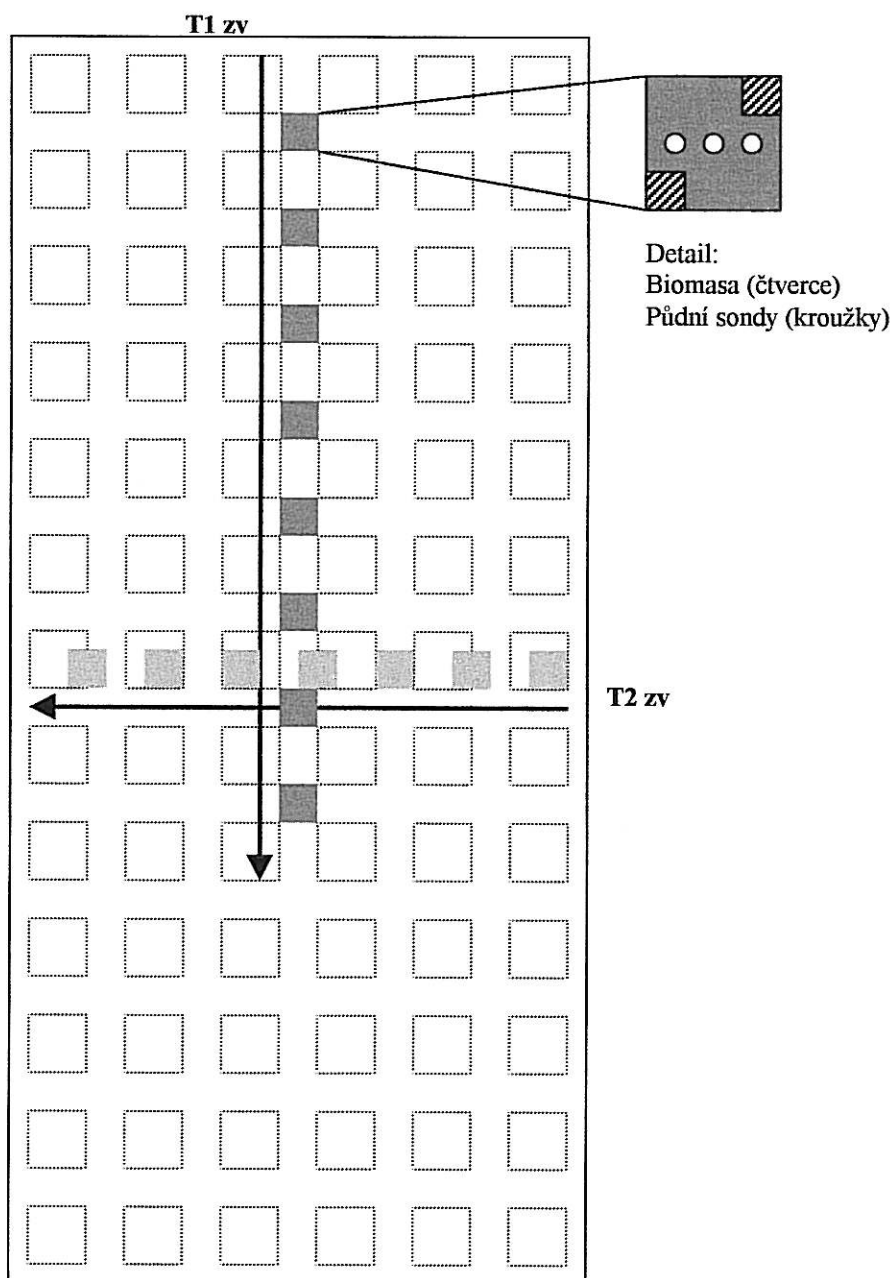
Obrázek 2. Schematické znázornění dat sebraných na dvou úrovních (krajina x lokalita).
 Pro zpracování byla užita vegetační data, data o vlastnostech prostředí a tabelované indikační hodnoty.

OHRAZENÍ

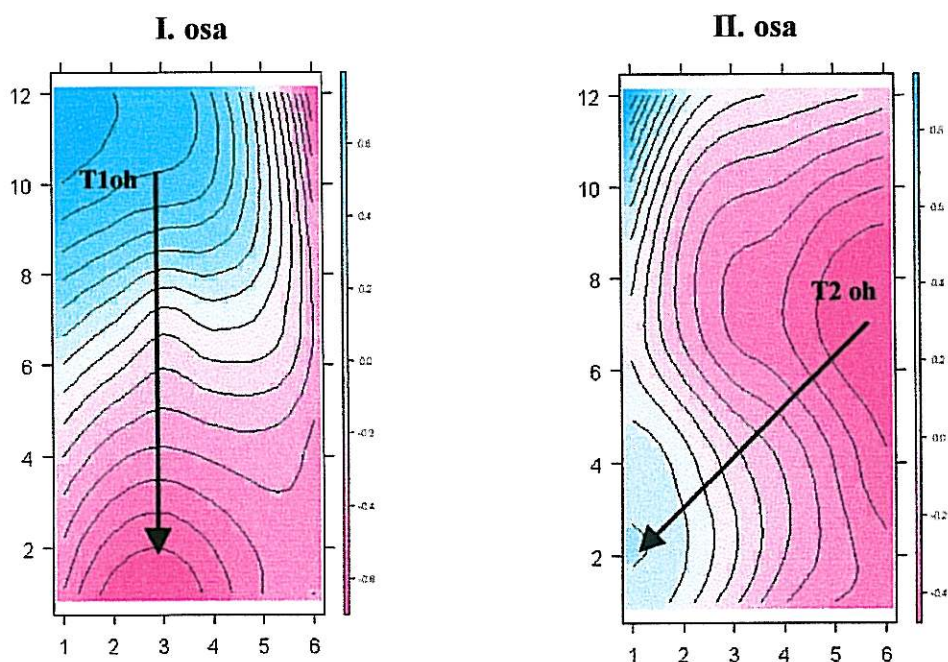


Obrázek 3. Schematické znázornění uspořádání odběru fytoocenologických snímků (čtverce s přerušovanou čarou) a biomasy (šedé čtverce) na lokalitě Ohrazení. Promítnuto umístění transektu T1 oh.

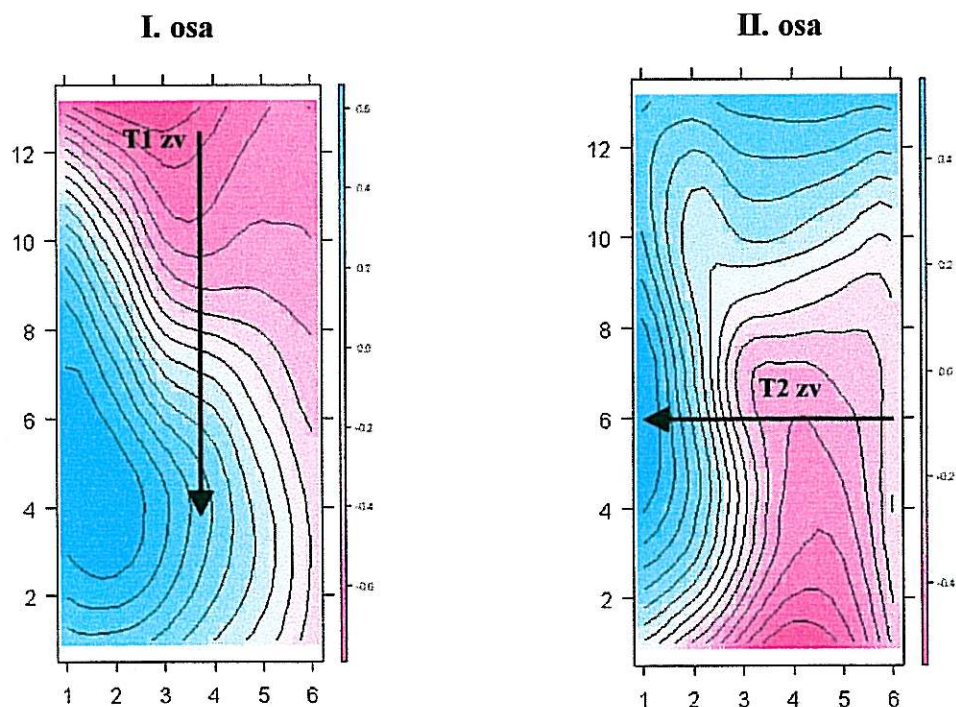
ZVÍKOV



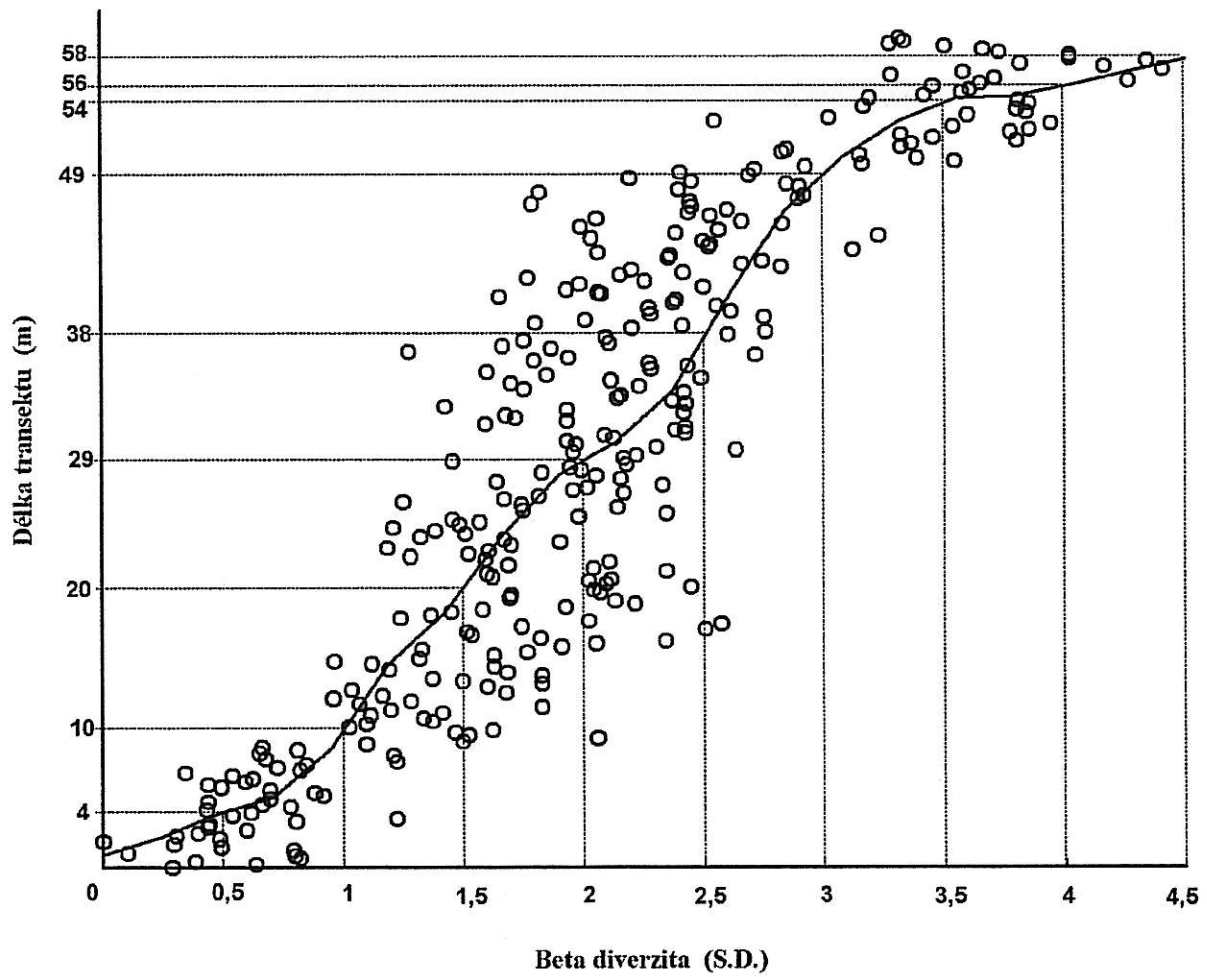
Obrázek 4. Schematické znázornění uspořádání odběru fytoecenologických snímků (čtverce s přerušovanou čarou) , půdních sond a biomasy (šedé čtverce) na lokalitě Zvíkov. Promítnuta umístění transektu T1 zv a T2 zv.



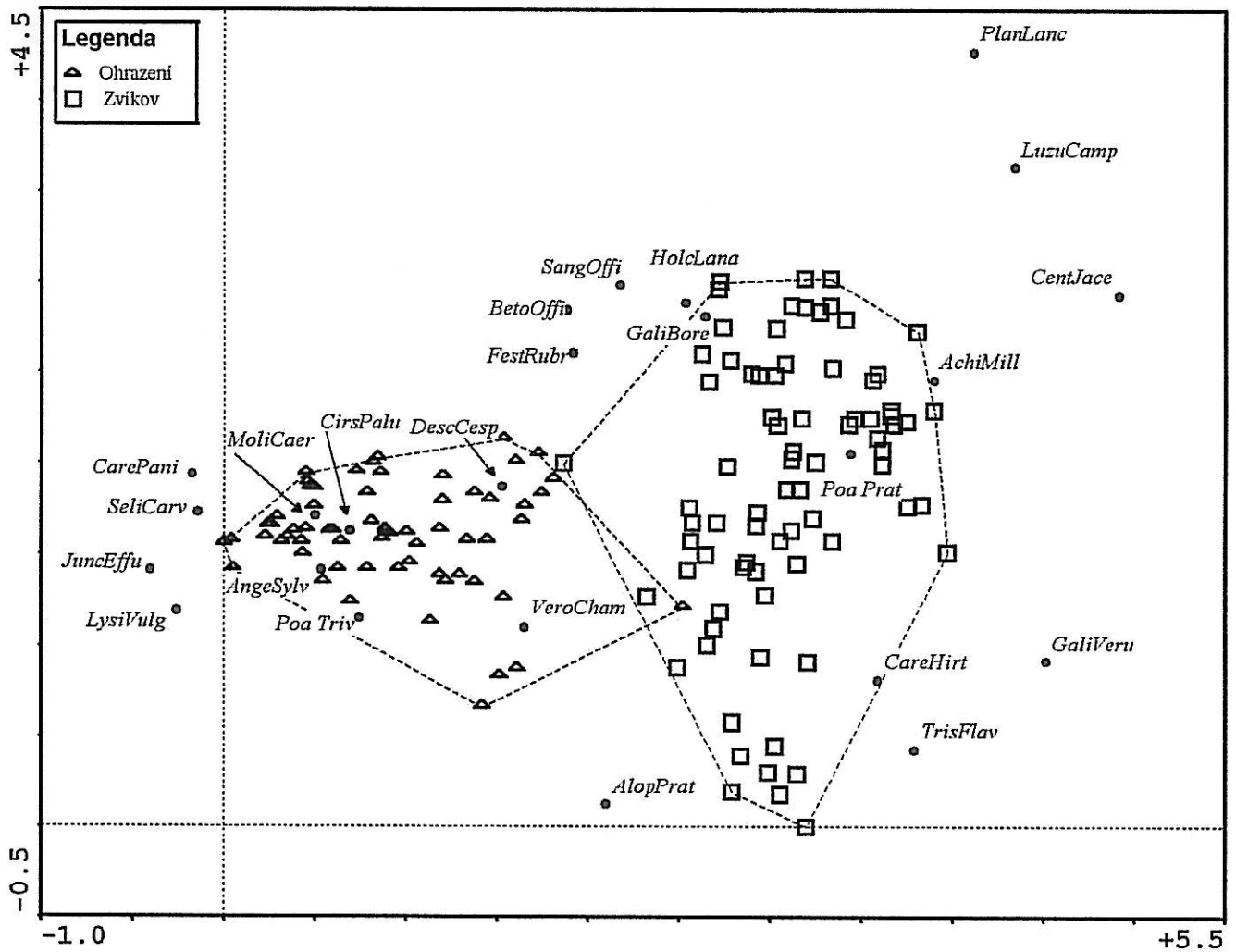
Obrázek 5. Gradienty změn v druhovém složení zachycené I. a II. ordinační osou na lokalitě Ohrazení. (Obrázek je nakreslen na základě výsledků nepřímé analýzy PCA s daty fytoocenologických snímků). Promítnuta umístění transektů T1 oh a T2 oh.



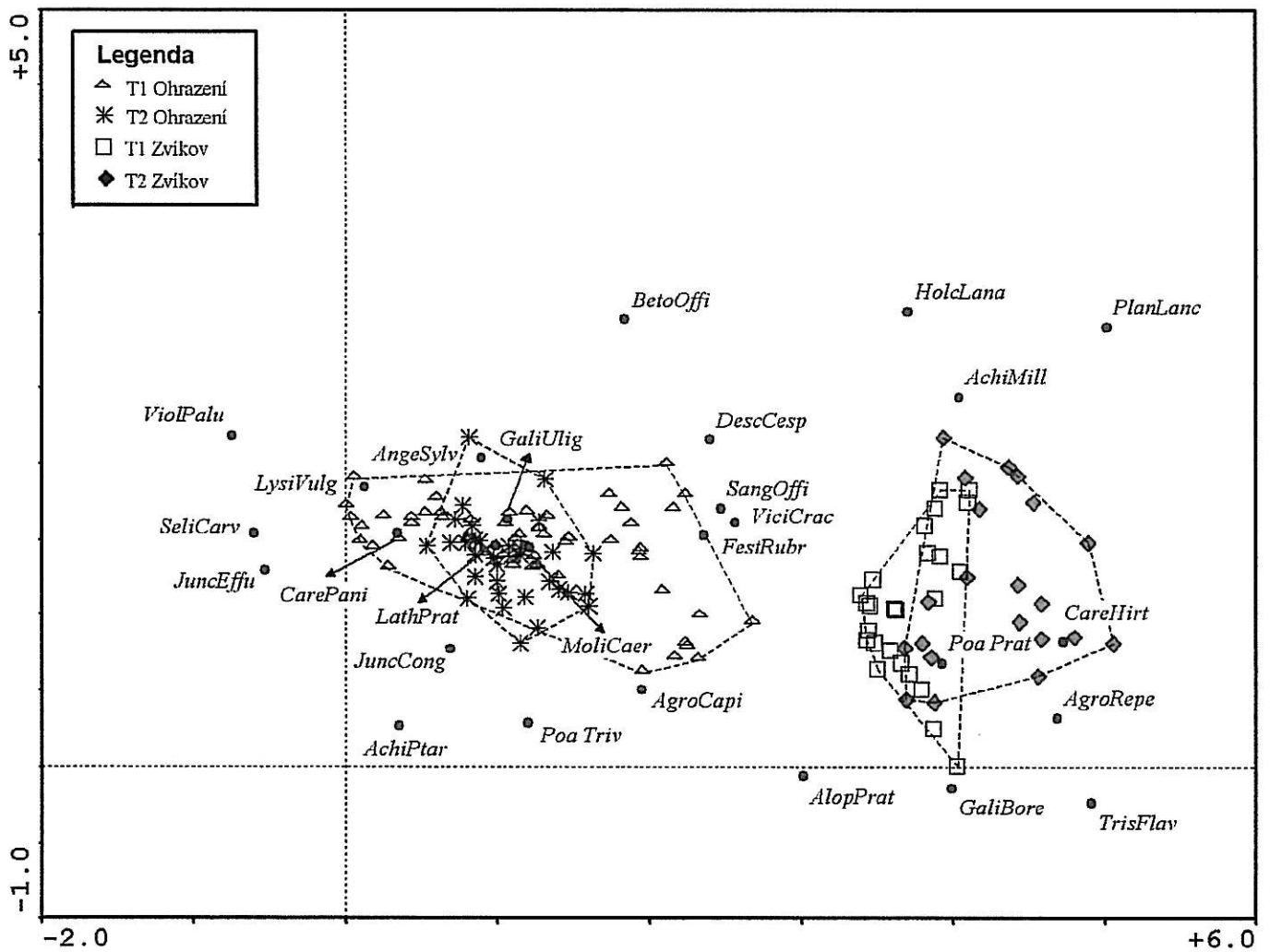
Obrázek 6. Gradienty změn v druhovém složení zachycené I. a II. ordinační osou na lokalitě Zvíkov. (Obrázek je nakreslen na základě výsledků nepřímé analýzy PCA s daty fytoocenologických snímků). Promítnuta umístění transektů T1 zv a T2 zv.



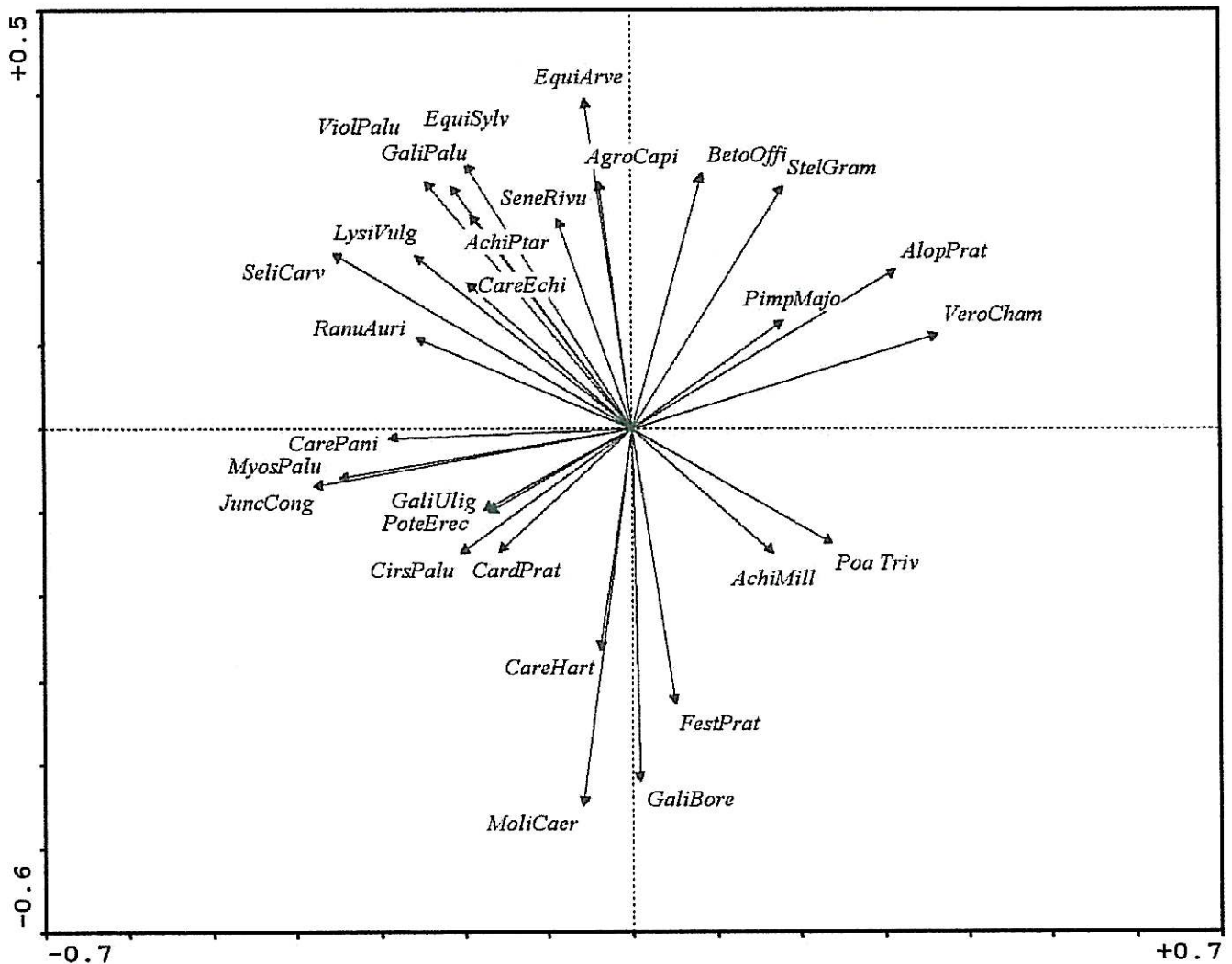
Obrázek 7. Závislost rychlosti změny druhového složení snímků (β diverzita) na pozici těchto snímků na transektu. Rozdělení transektu dlouhého 58 metrů do devíti úseků, které mají stejnou míru β diverzity (0,5 S.D.).



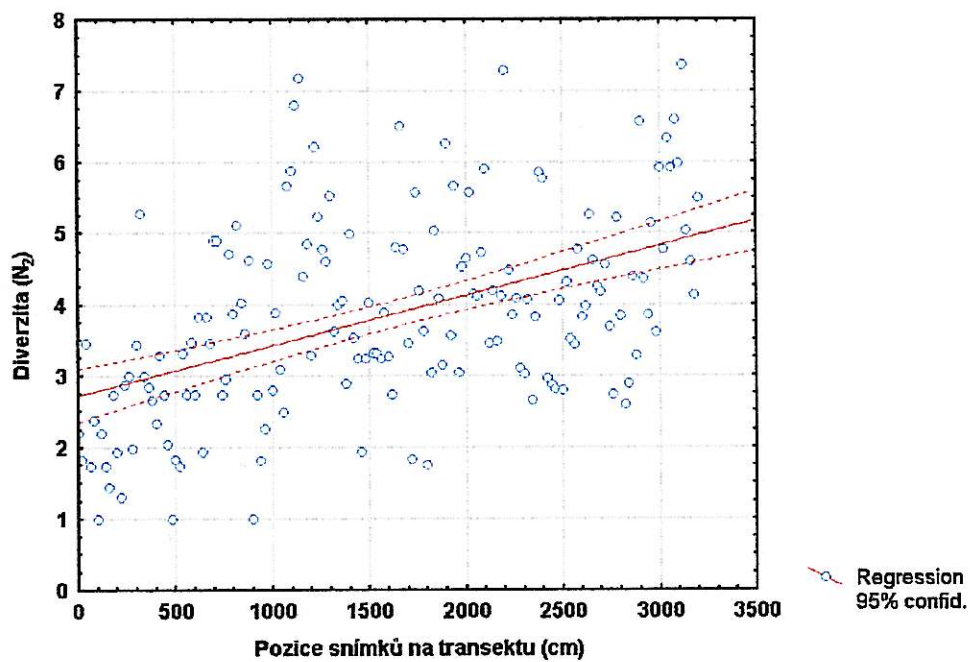
Obrázek 9. DCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů a snímků z lokalit Ohrazení a Zvíkov ve vztahu k první a druhé ordinační ose.



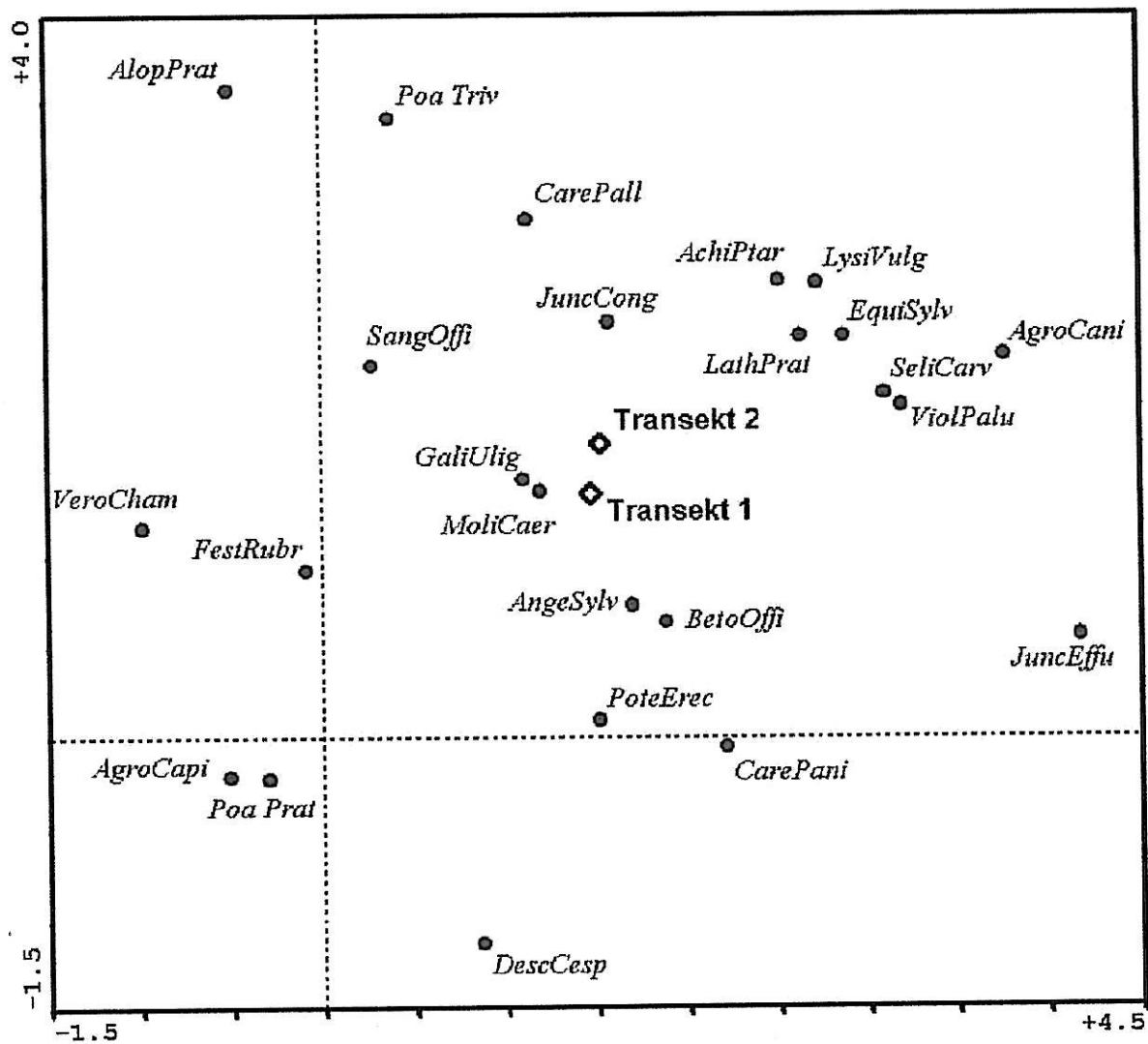
Obrázek 10. DCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů a jednotlivých transektů z lokalit Ohrazení a Zvíkov ve vztahu k první a druhé ordinační ose. T1 – transekt 1, T2 – transekt 2.



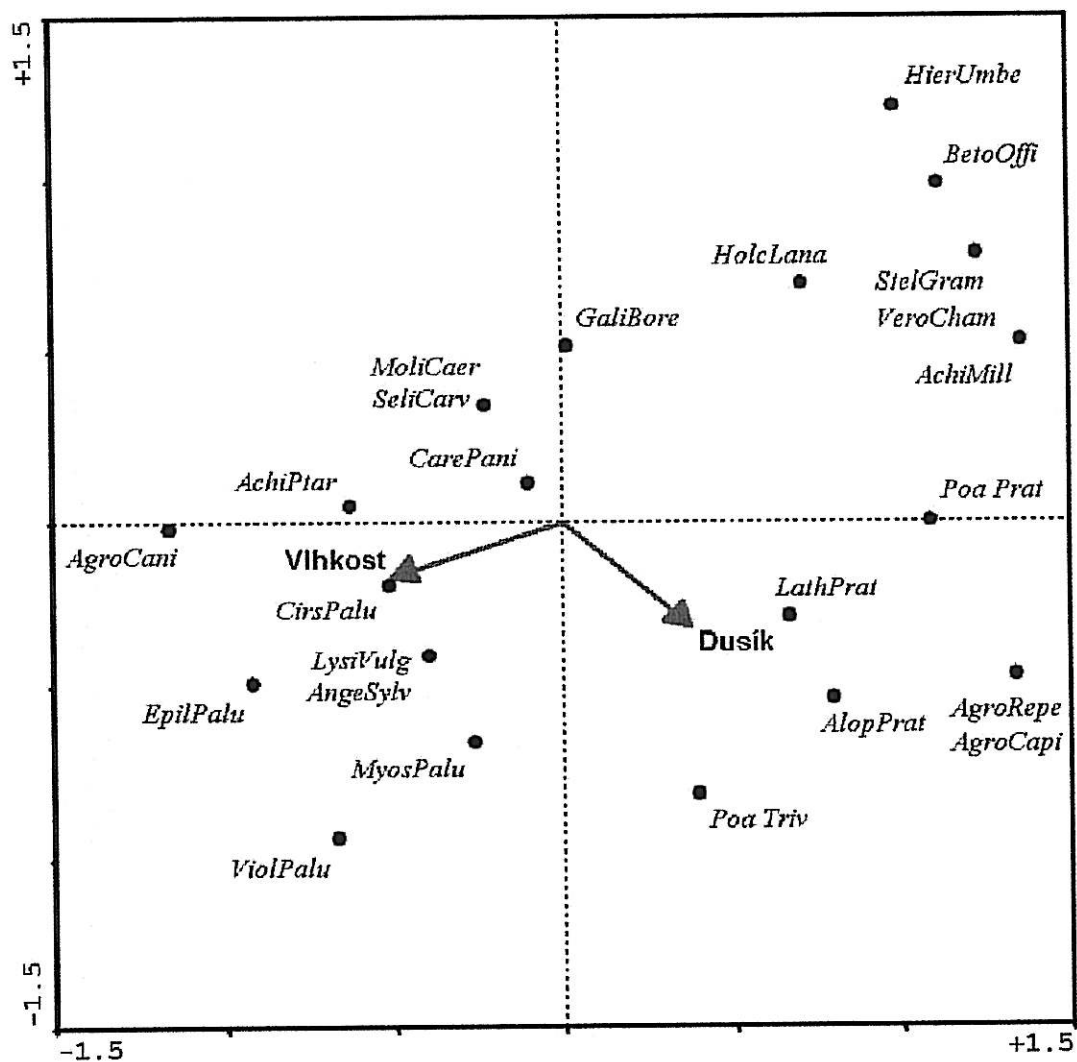
Obrázek 11. PCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích z lokality Ohrazení ve vztahu k první a druhé ordinační ose.



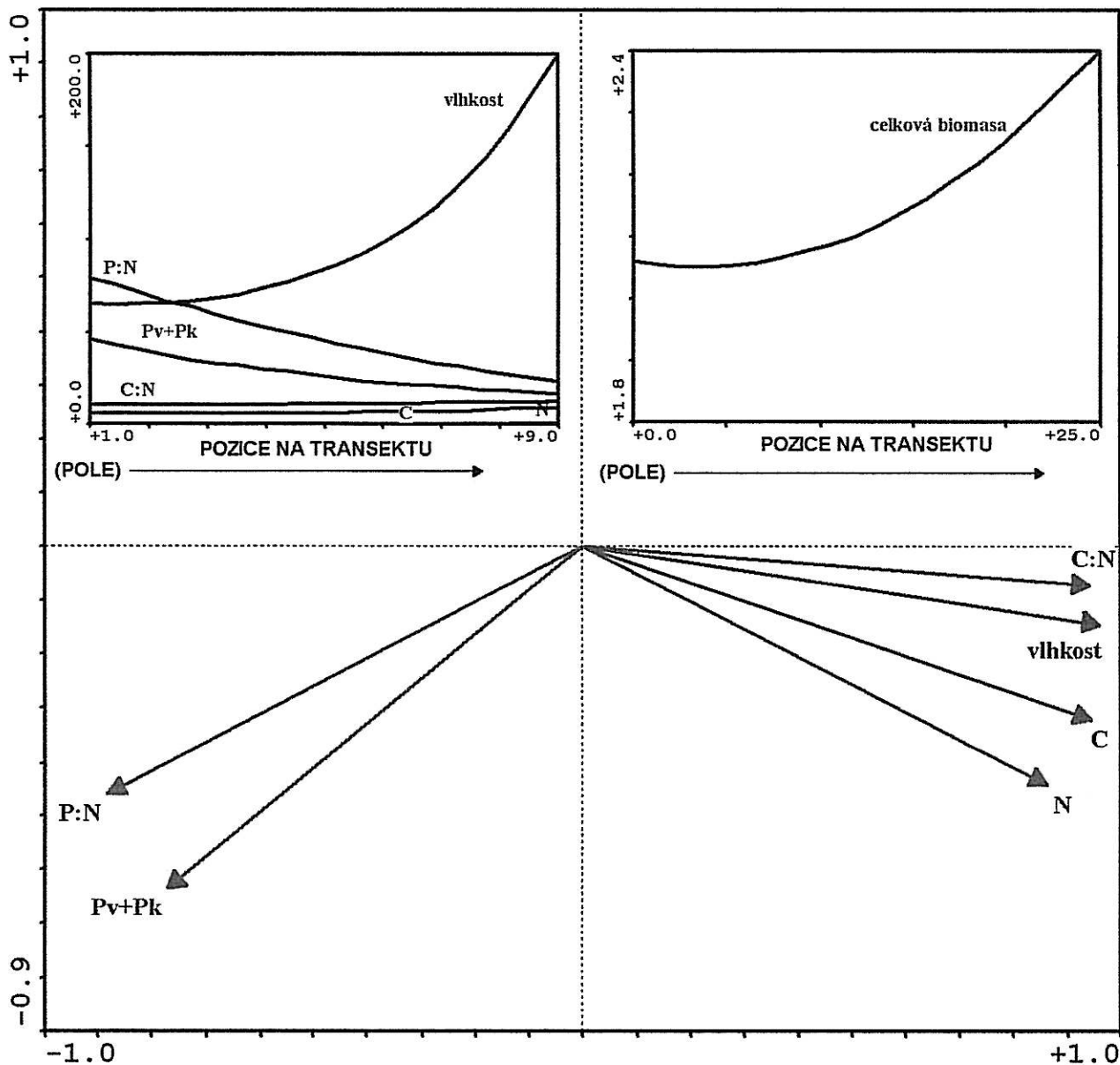
Obrázek 12. Závislost druhové diverzity snímků (N_2) na pozici těchto snímků na transektu T2 z lokality Ohrazení. $Diverzita = 2,72 + 0,0007 * Pozice$, $r = 0,48$, ($P < 0,001$).



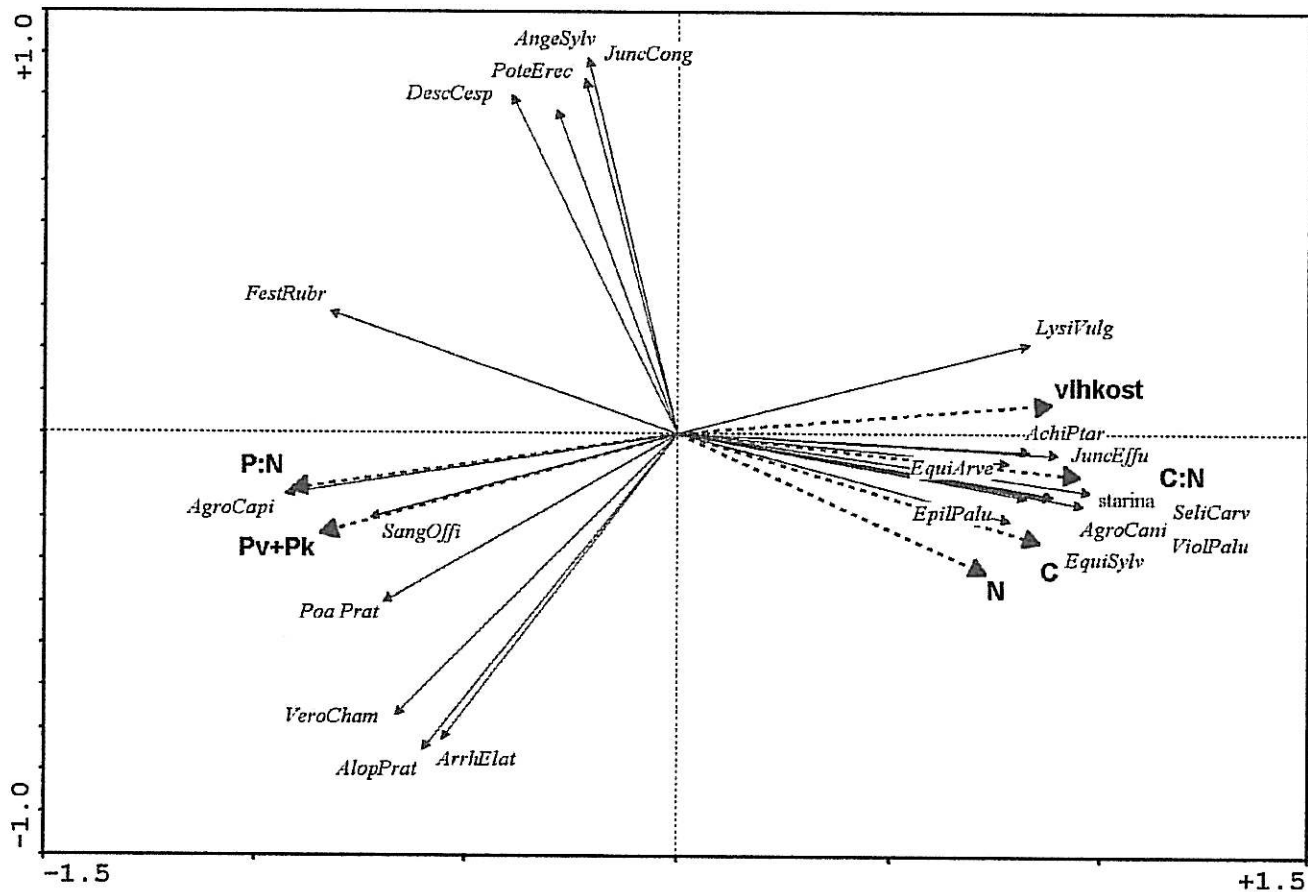
Obrázek 13a. DCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných na transektech na lokalitě Ohrazení ve vztahu k první a druhé ordinační ose. Do ordinačního prostoru jsou promítnuty pozice transektů T1 a T2.



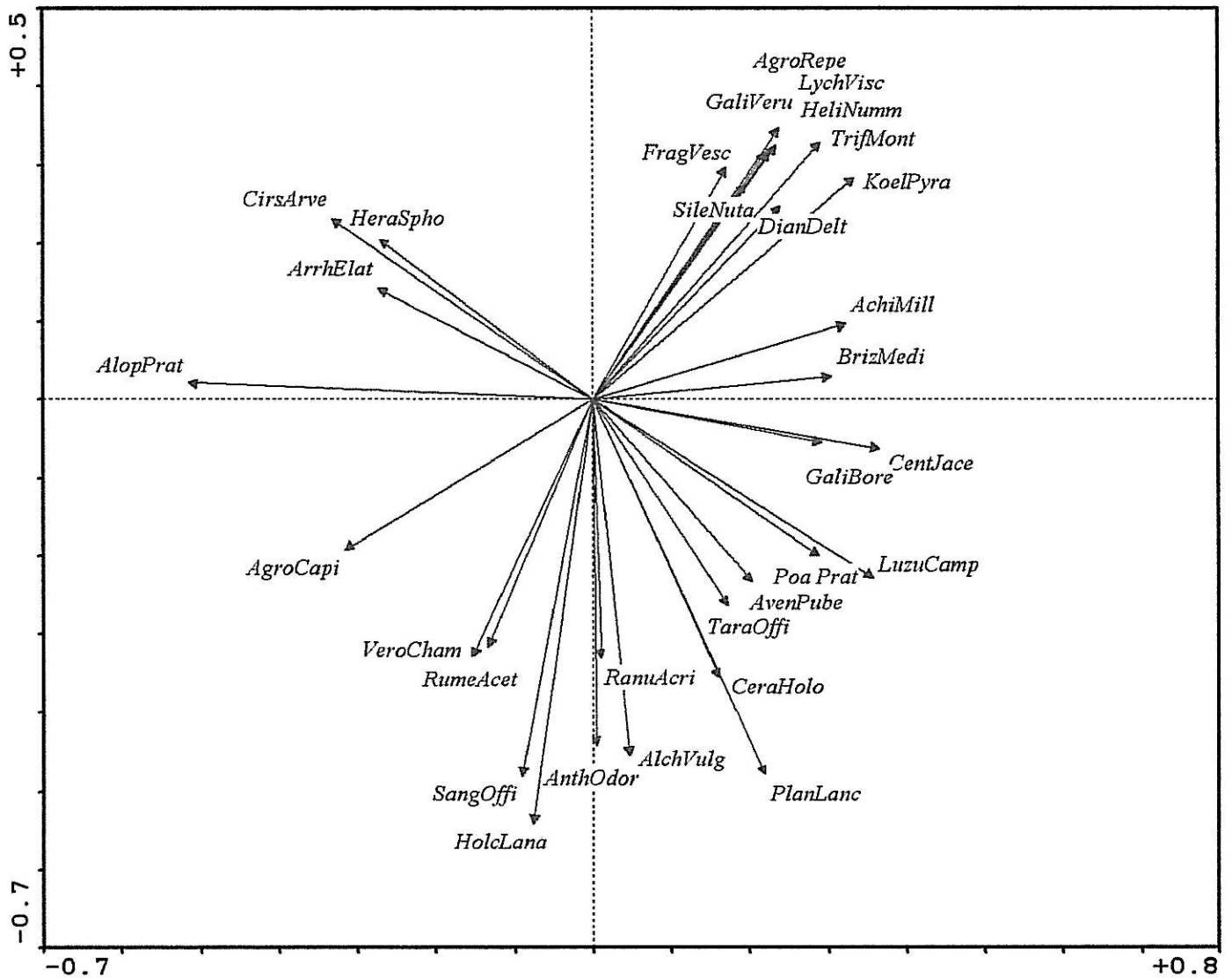
Obrázek 13b. CCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných na transektech ve vztahu k proměnným vyjadřujícím jejich nároky na vlhkost a nabídku dusíku (Ellenbergovy indikační hodnoty), $P=0,001$.



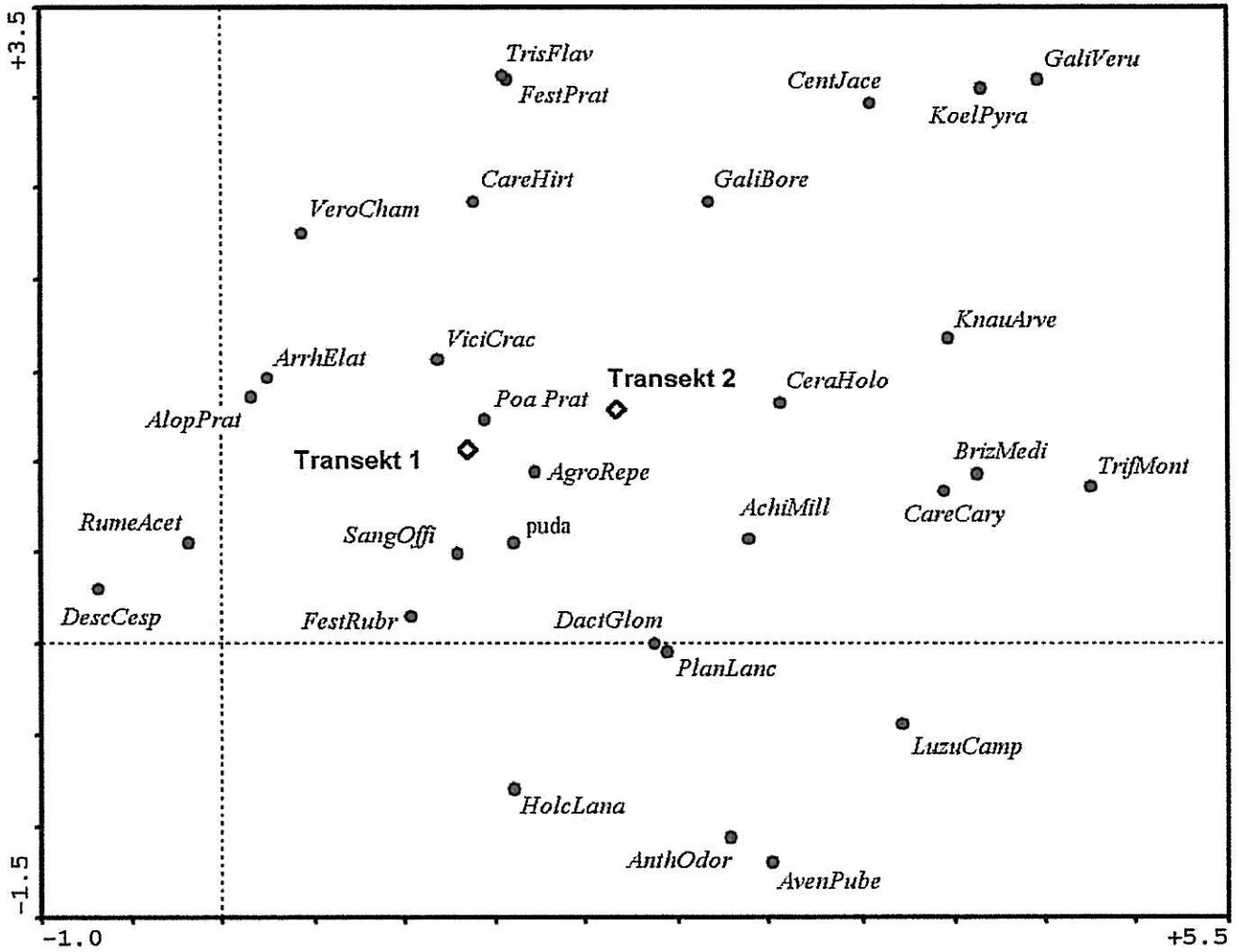
Obrázek 14. PCA ordinační diagram znázorňující vztahy mezi charakteristikami prostředí, měřeními na transektu T1 na lokalitě Ohrazení. Vloženy jsou grafy znázorňující závislosti charakteristik prostředí na pozici na transektu (GLM, loess). Měřitko pozice na transektu odpovídá uspořádání sběru dat. Celková biomasa ($P=0,004$), C – celkový uhlík ($P=0,008$), C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku ($P=0,005$), N – celkový dusík ($P=0,02$), Pv+Pk – dostupný fosfor ($P=0,001$), P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku ($P=0,001$), vlhkost ($P=0,001$).



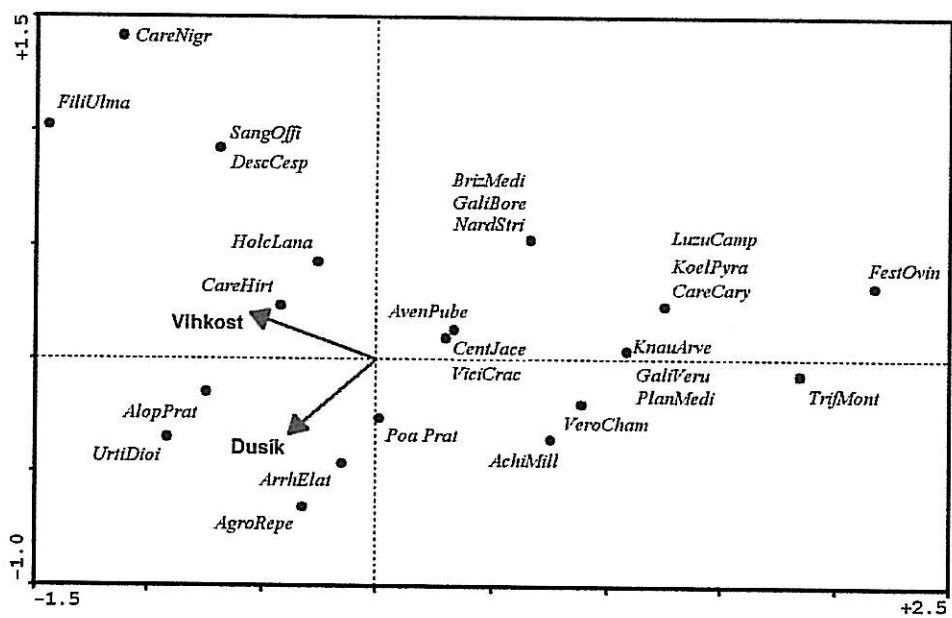
Obrázek 15. RDA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů ve vztahu k charakteristikám prostředí měřeným na transektu T1 na lokalitě Ohrazení: Celková biomasa, C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku, N – celkový dusík, Pv+Pk – dostupný fosfor, P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku, vlhkost, ($P=0,008$).



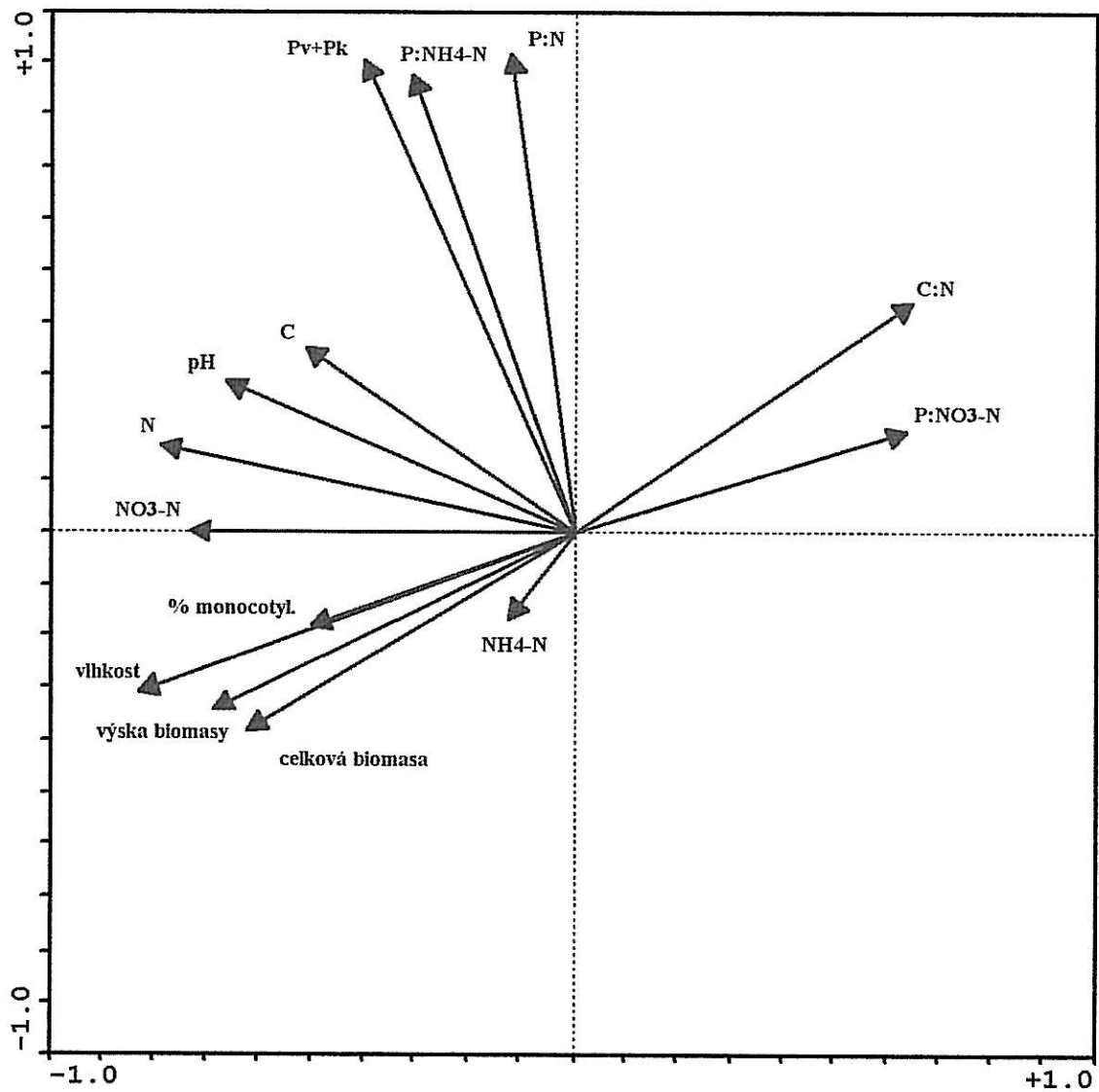
Obrázek 16. PCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích z lokality Zvíkov ve vztahu k první a druhé ordinační ose.



Obrázek 17a. DCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných na transektech na lokalitě Zvíkov ve vztahu k první a druhé ordinační ose. Do ordinačního prostoru jsou promítnuty pozice transektů T1 a T2.

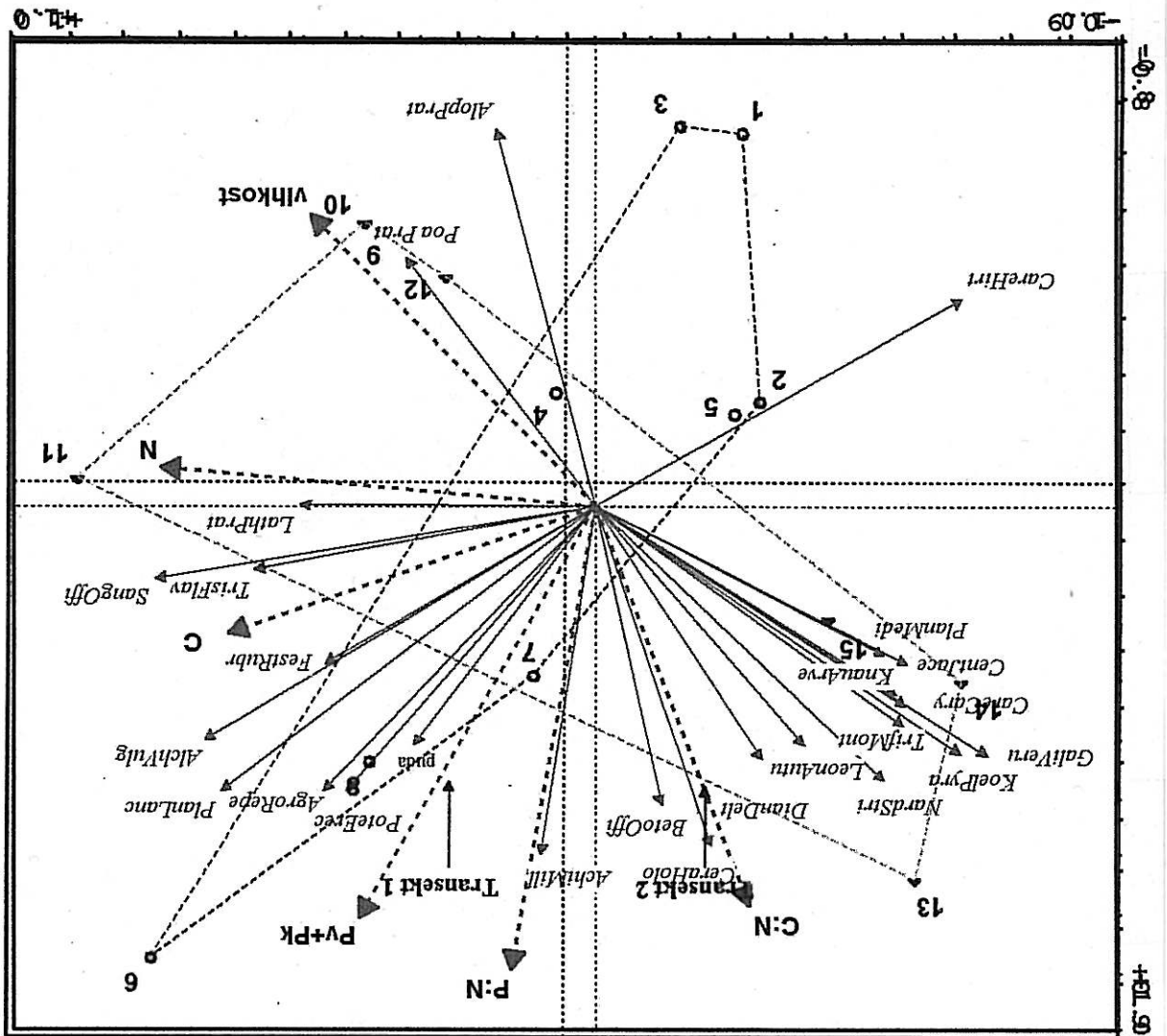


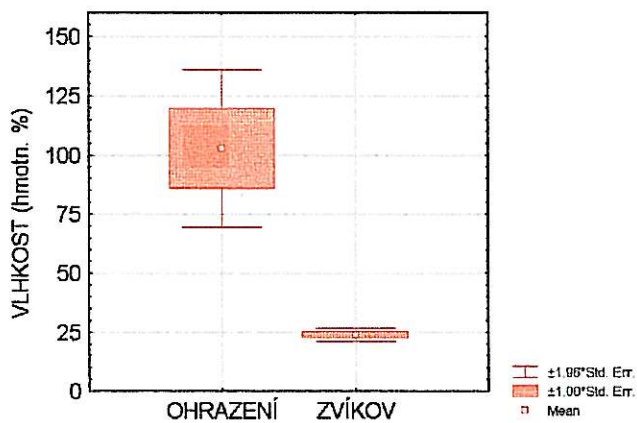
Obrázek 17b. CCA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů zaznamenaných na transektech ve vztahu k proměnným vyjadřujícím jejich nároky na vlhkost a nabídku dusíku (Ellenbergovy indikační hodnoty), $P=0,001$.



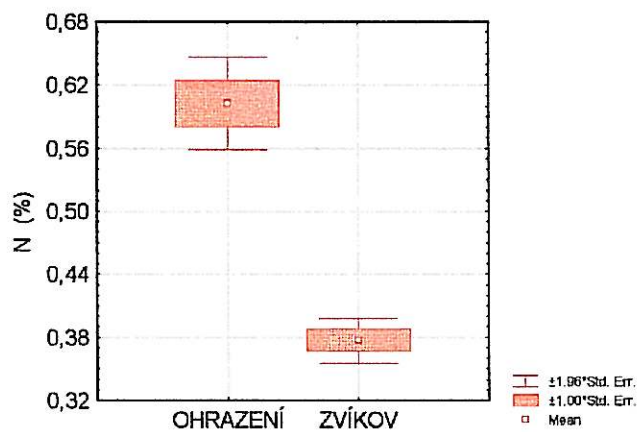
Obrázek 18. PCA ordinační diagram znázorňující vztahy mezi charakteristikami prostředí, měřenými na transektech T1 a T2 na lokalitě Zvíkov. C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku, N – celkový dusík, NH₄-N – amoniakální dusík, NO₃-N – dusičnany, pH – půdní reakce, Pv+Pk – dostupný fosfor, P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku, P:NH₄-N - poměr dostupného fosforu k amoniakálnímu dusíku, P:NO₃-N - poměr dostupného fosforu k dusičnanům, % monocotyl. – procentuální zastoupení biomasy jednoděložných.

Obrazek 19. RDA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů ve vztahu k charakteristikám prostředí měřeným na transektu T1 a T2 na lokalitě Zvíkov: Celková biomasa, C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku, N – celkový dusík, P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku, P+Pk – dostupný fosfor, P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku, vlhkost (P=0,005). Do ordinačního prostoru jsou promítnuty pozice snímků transektů T1 a T2.

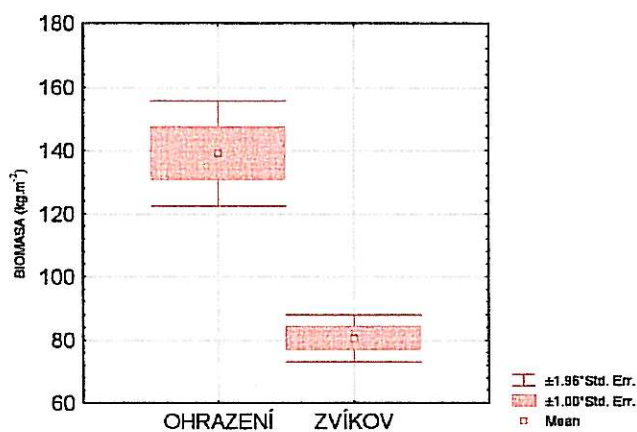




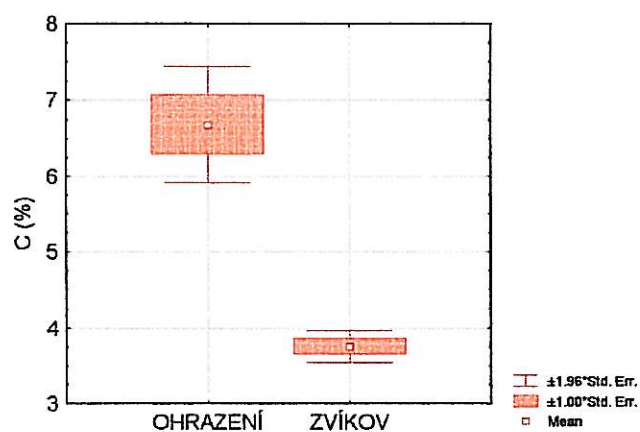
Obr. 20a



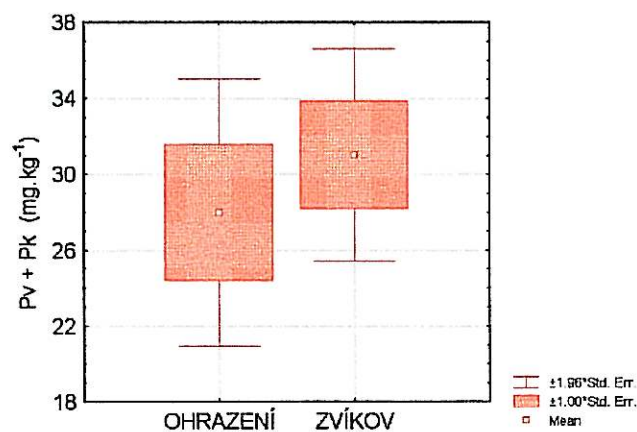
Obr. 20b



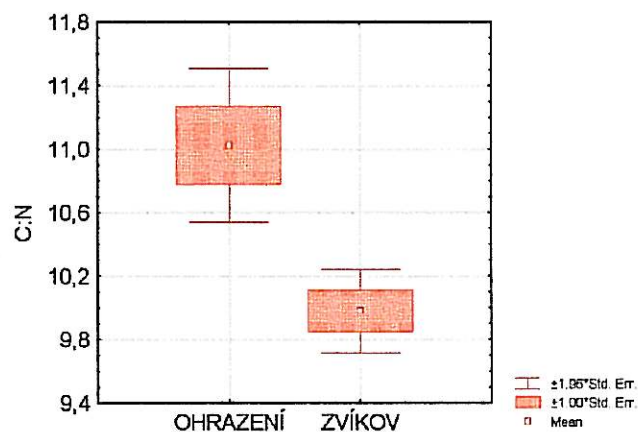
Obr. 20c



Obr. 20d

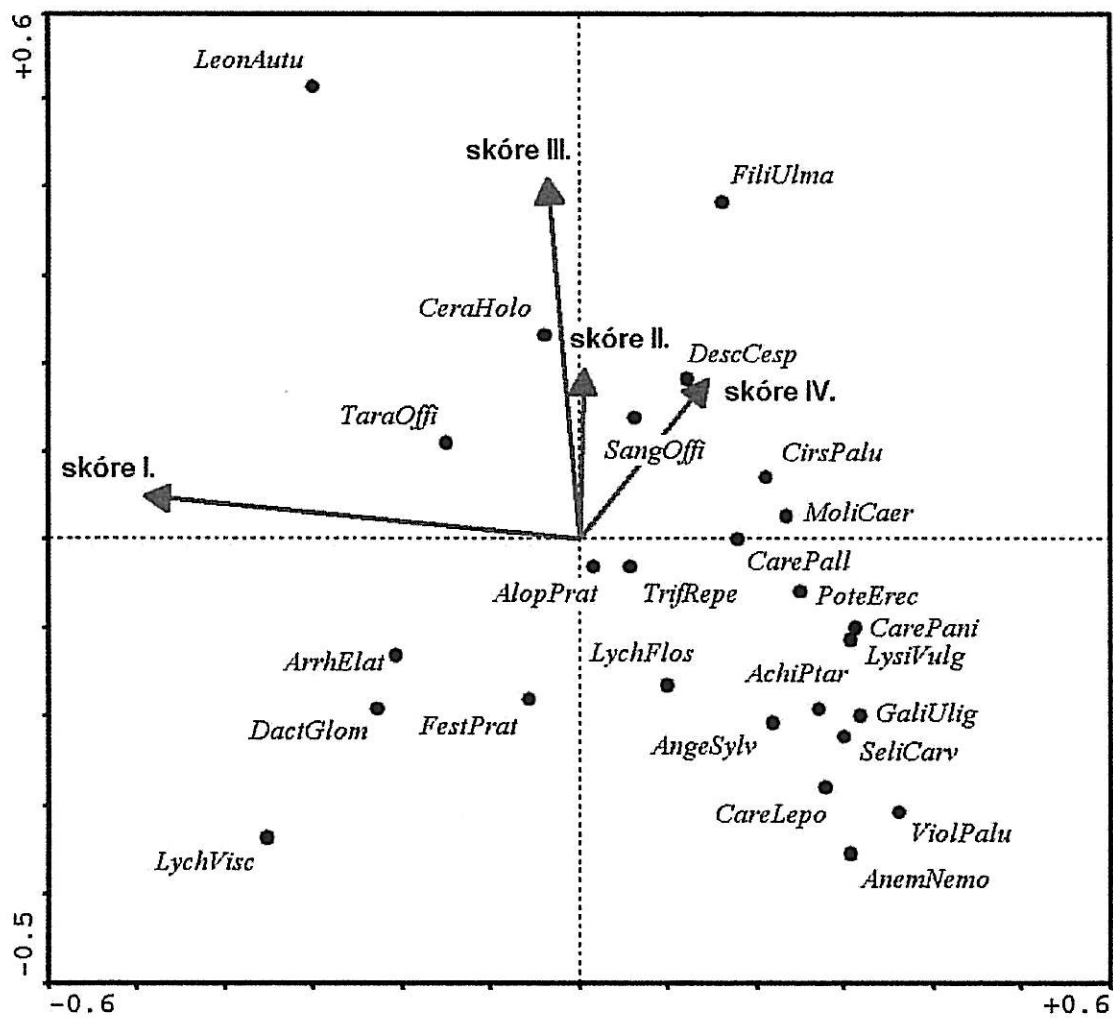


Obr. 20e

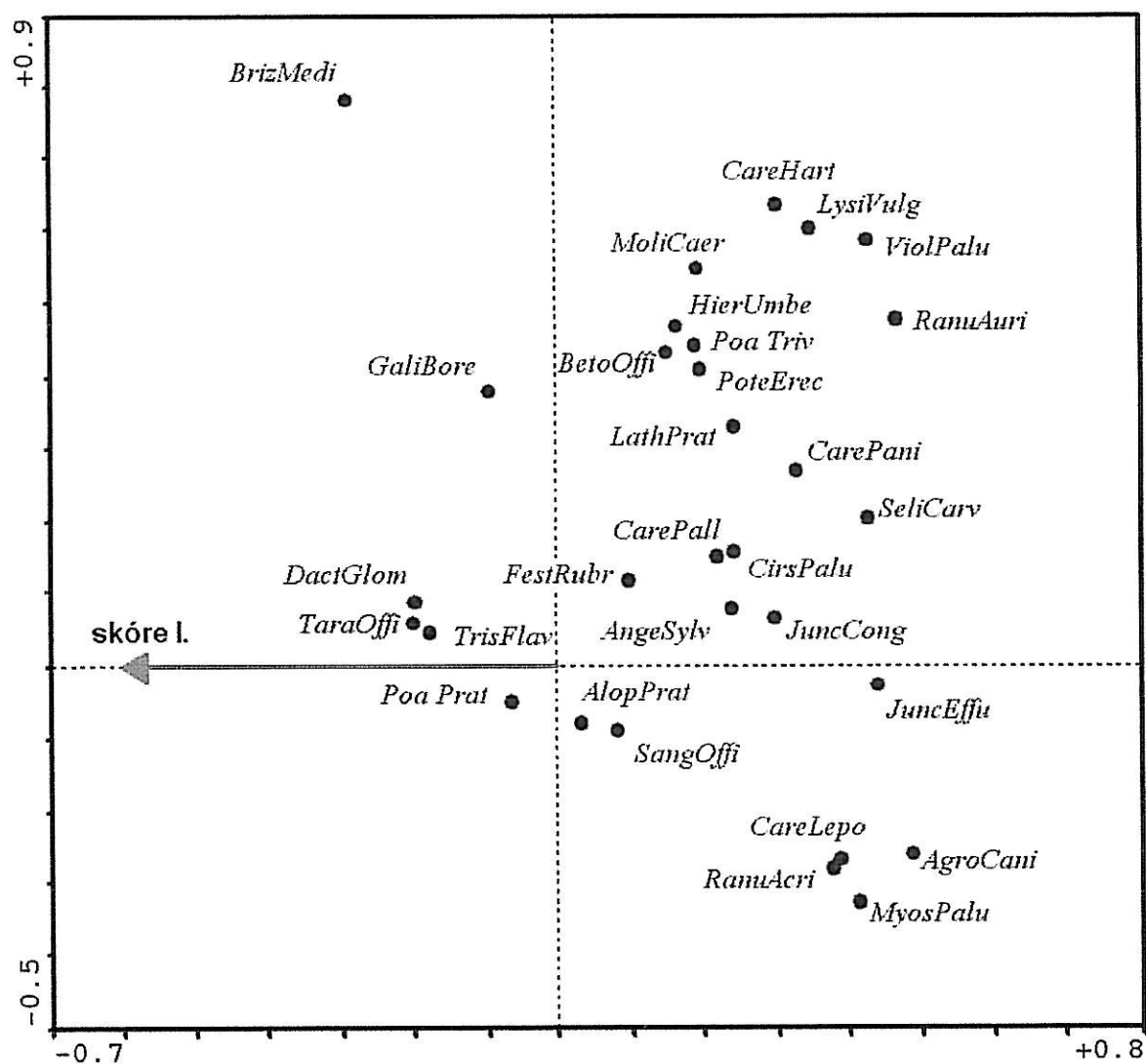


Obr. 20f

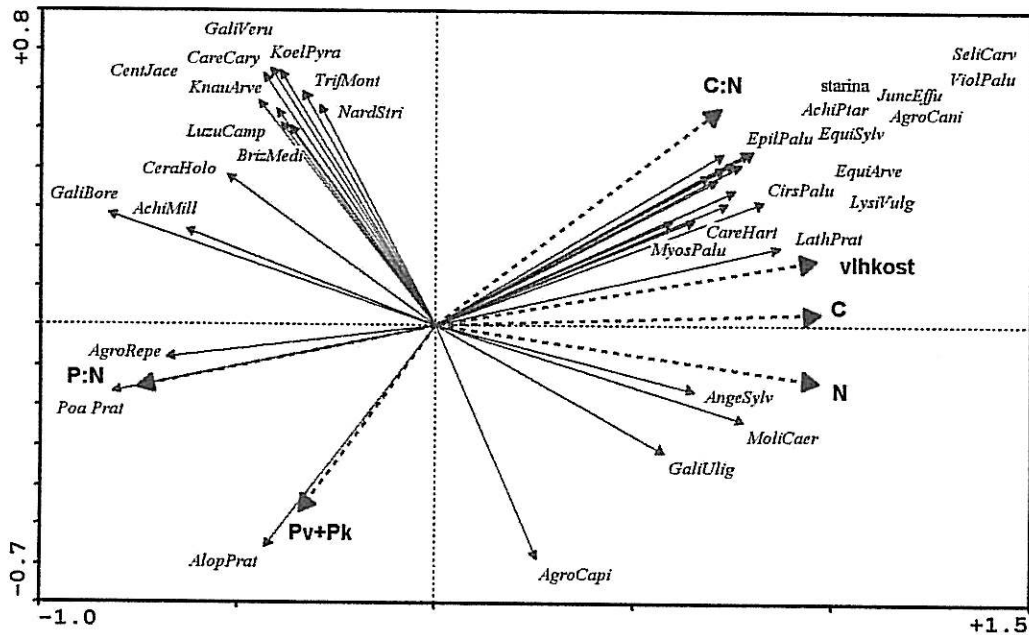
Obrázek 20a-20f. Krabicové diagramy (Box & Whisker Plots) znázorňující rozdíly mezi lokalitami Ohrazení a Zvíkov ve vybraných charakteristikách prostředí.



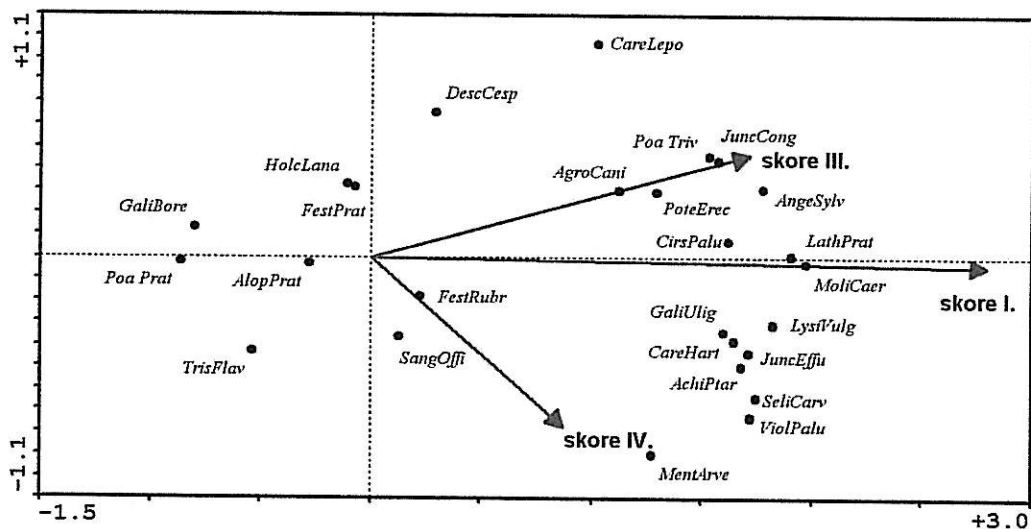
Obrázek 21. CCA ordinační diagram znázorňující vztah druhů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích na loukách k proměnným skóre I., skóre II., skóre III., a skóre IV., ($P=0,001$). Proměnné byly získány z výsledku nepřímé analýzy (DCA) s daty sebranými ve formě fytoocenologických snímků na lokalitách Ohrazení a Zvíkov.



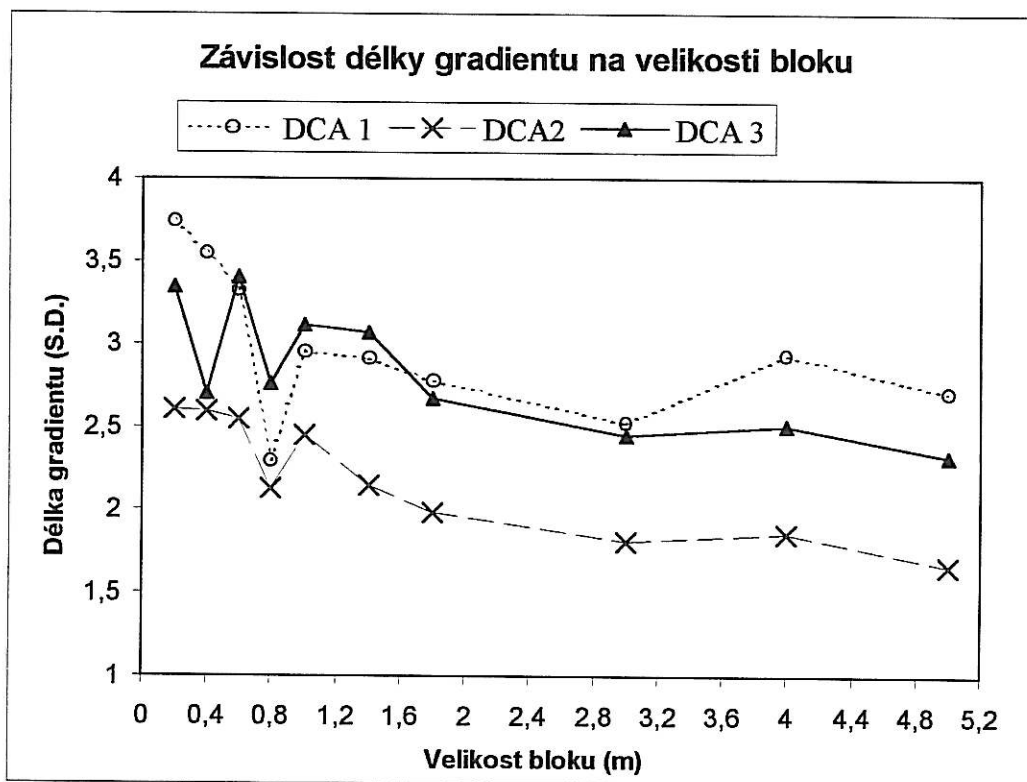
Obrázek 22. CCA ordinační diagram znázorňující vztah druhů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích na loukách k proměnné skóre I., ($P=0,001$). Proměnná byla získána z výsledku nepřímé analýzy (DCA) s daty sebranými metodou point-quadrat na lokalitách Ohrazení a Zvíkov.



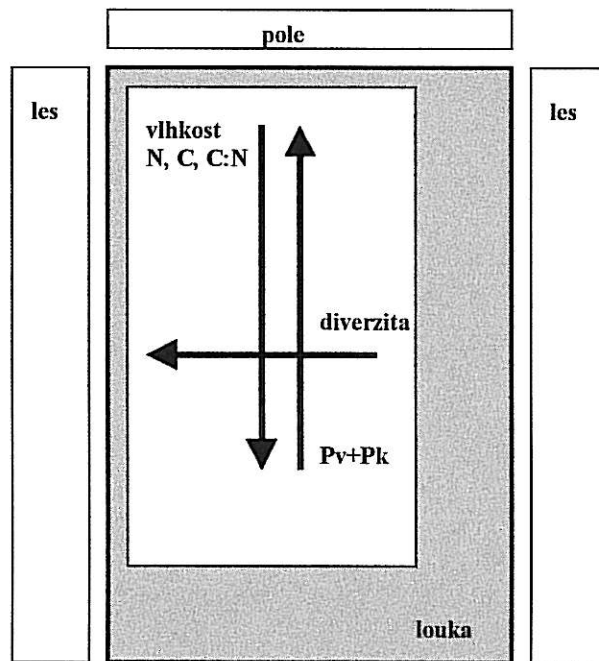
Obrázek 23a. RDA ordinační diagram znázorňující rozmístění druhů ve vztahu k charakteristikám prostředí měřeným na transektu T1 na lokalitě Ohrazení a transektech T1 a T2 na lokalitě Zvíkov: C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku, N – celkový dusík, P_v+P_k – dostupný fosfor, P:N – poměr dostupného fosforu k celkovému dusíku, vlhkost, (P=0,001).



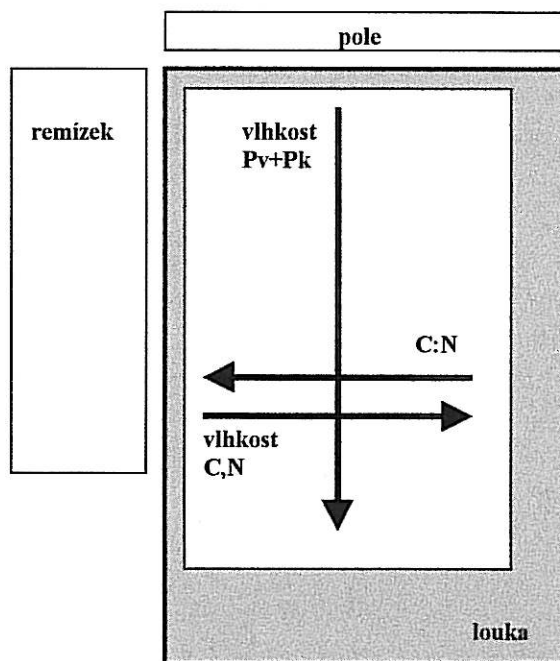
Obrázek 23b. CCA ordinační diagram znázorňující vztah druhů zaznamenaných ve fytoecologických snímcích na loukách k proměnným skóre I., skóre III. a skóre IV., (P=0,001). Proměnné pochází z výsledku přímé analýzy (RDA) s vegetačními daty sebranými metodou point-quadrat a měřeními půdními charakteristikami na lokalitách Ohrazení a Zvíkov.



Obrázek 24. Závislost délky gradientu (vyjadřuje míru β diverzity) na velikosti bloku sloučených snímků. DCA 1 – nepřímá analýza, DCA 2 - nepřímá analýza s odfiltrováním vlivu proměnných (covariables) pozice na transektu a příslušnost k transektu, DCA 3 - nepřímá analýza s vyrovnaným počtem snímků pro bloky všech velikostí. Body v grafu jsou spojeny pouze pro lepší orientaci při srovnávání výsledků jednotlivých analýz



OHRAZENÍ



ZVÍKOV

Obrázek 25ab. Schematické znázornění gradientů nalezených na lokalitách Ohrazení a Zvíkov. C – celkový uhlík, C:N – poměr celkového uhlíku k celkovému dusíku, N – celkový dusík, Pv+Pk – dostupný fosfor.