Geographia Moravica 2

Vegetace ve vybraných přírodě blízkých říčních úsecích jesenického podhůří ve vztahu k fluviálním procesům a tvarům

Blanka Loučková

Univerzita Palackého v Olomouci
Olomouc 2012

Geographia Moravica **2**

Vegetace ve vybraných přírodě blízkých říčních úsecích jesenického podhůří ve vztahu k fluviálním procesům a tvarům

Blanka Loučková

Univerzita Palackého v Olomouci
Olomouc 2012

Geographia Moravica 2
Vegetace ve vybraných přírodě blízkých říčních úsecích jesenického podhůří ve vztahu k fluviálním procesům a tvarům

Autor Blanka Loučková

Recenzenti doc. Ing. Jan Lacina, CSc.
(Ústav geoniky AV ČR, v. v. i., Brno)
doc. RNDr. Jaroslav Vašátko, CSc.
(Masarykova univerzita, Brno)

Redakční rada Václav Toušek (předseda), Marián Halás, Vladimír Ira, Pavel Klapka, Zdeněk Szczyrba

Výkonný redaktor Tomáš Opatrný
Odpovědný redaktor Jana Kreiselová
Technická redakce Martin Jurek

Vydala Univerzita Palackého v Olomouci
Křížkovského 8, 771 47 Olomouc
IČO 619 89 592
1. vydání
Olomouc 2012

K vydání připravila Katedra geografie Přírodovědecké fakulty UP
17. listopadu 12, 771 46 Olomouc
http://geography.upol.cz

Vytiskla EPAVA Olomouc, a.s.
Chválkovická 223/5, 779 00 Olomouc

Geographia Moravica vychází od roku 2009.
Vychází v češtině nebo v angličtině.

Publikace neprošla jazykovou úpravou.

Publikace je součástí výstupů vnitřního grantového projektu Univerzity Palackého IGA: *PrF_2011_006 Krajina jako geosystém: změny v časové a prostorové struktuře a jejich hlavní mechanismy*

© Blanka Loučková, 2012
© Univerzita Palackého v Olomouci, 2012

Neoprávněné užití tohoto díla je porušením autorských práv a může zakládat občanskoprávní, správněprávní, popř. trestněprávní odpovědnost.

ISBN 978-80-244-3250-2

Obsah

1 Úvod 5

2 Teoretická východiska pro studium biogeomorfologických zákonitostí v říčních systémech 7

2.1 Základní abiotické procesy v říčních nivách 7
2.1.1 Geomorfologické procesy: eroze, transport, akumulace 7
2.1.2 Hydrologické procesy: hydrologická spojitost v nivách 9
2.2 Ekologické zákonitosti v říčních nivách 12
2.2.1 Vegetace niv, ripariální vegetace 12
Význam ripariální vegetace 12
Hydraulické účinky ripariální vegetace 13
Adaptace vegetace na dynamické prostředí říčních niv 15
2.2.2 Disturbance v říční krajině a jejich ekologický význam, povodně 17
Význam povodní pro přirozené říční ekosystémy 17
Negativní účinky povodní na vegetaci v aktivních zónách říčních niv 18
2.2.3 Zákonitosti v rozšíření vegetace v říčních nivách 18
Přehled dosavadního výzkumu 18
Základní principy 19
2.2.4 Sukcese v říční krajině 21
Přehled dosavadního výzkumu 21
Rostlinná sukcese v kontextu dynamiky říčních niv 22
2.2.5 Biodiverzita říční krajiny 24
Přehled dosavadního výzkumu 25
Základní hypotézy 25
2.3 Management a ochrana říčních systémů 27
2.3.1 Změny v přirozeném průtokovém režimu vyvolané antropogenní činností a následné diskrepance v říčních krajinách 27
Říční ostrovy – ohrožené plochy v krajině? 28
2.3.2 Význam přirozeného průtokového režimu pro ekologické procesy v říčních ekosystémech 29

3 Studovaná oblast 31

4 Metodika 37

5 Rozšíření vegetace v říčních nivách Opavy,Černé Opavy a Branné vzhledemk fluviálním tvarům reliéfu 41

5.1 Hypotézy a cíle 41

5.2 Analýza dat 41
5.2.1 Korelace parametrů prostředí 41
5.2.2 Gradientová analýza 44
Nepřímá gradientová analýza (detrendovaná korespondenční analýza, DCA) 44
Přímá gradientová analýza (kanonická korespondenční analýza, CCA) 47
Přímá ordinace: technika postupného výběru proměnných 49
Přímá ordinace: Parciální analýza (použití kovariát) 53
Binární diskriminační analýza 54
5.2.3 Vegetace na fluviálních tvarech 56
5.3 Shrnutí a diskuze 59

6 Třísezónní monitoring vegetačního krytuna jednotlivých fluviálních tvarech Opavy deset let po extrémní povodni 63

6.1 Hypotézy 63
6.2 Analýza dat 63
6.2.1 Typy biotopů na vymezených fluviálních tvarech 63
6.2.2 Hodnocení tříletého vývoje pokryvnosti na jednotlivých biotopech 67
6.2.3 Invazní neofyty 76
6.2.4 Druhová diverzita 79
6.3 Shrnutí a diskuze 80

7 Rekolonizační procesy po extrémní povodnina příkladu řeky Branné 87

7.1 Hypotézy a cíle 87
7.2 Analýza dat 87
7.3 Shrnutí a diskuze 91

8 Závěr 95

Summary 97
Literatura 99
Rejstřík 111

1 Úvod

Říční krajiny představují ve svém přirozeném stavu druhově nejbohatší ekosystémy mírného pásma. Vyznačují se jedinečnou kombinací vodních a terestrických složek, pestrou mozaikou biotopů a vysokou druhovou diverzitou. Vodní toky, osy říčních krajin, vytvářejí síť napříč všemi kontinenty a jsou nejvýznamnějším exogenním činitelem na zemském povrchu. Eroze výše položených oblastí a následný transport sedimentů a jejich uložení v dolních částech údolí je přirozeným rysem všech říčních systémů. Odhaduje se, že prostřednictvím řek se ročně přemístí z pevniny do světových oceánů zhruba 19 miliard tun materiálu (Meybeck 1979 in Knighton 1998).

Lidstvo si bylo odedávna vědomo vysoké hodnoty říčních systémů a nivní oblasti se staly prvními osídlenými částmi krajiny. Dodnes jsou nejhustěji obydlené části planety vázány na vodní toky a jejich přilehlé oblasti. Kromě značného socioekonomického významu mají tyto „tepny krajiny" také neobyčejnou ekologickou hodnotu – řeky se svým okolím představují komplexní dynamické systémy poskytující životní prostředí velkému množství vodních i suchozemských organismů, jsou nejvýznamnějšími migračními koridory v krajině, mají významnou ochrannou a ekostabilizační funkci. Bývalá údolní dna poskytují lidstvu důkazy o klimatu Země v minulých dobách, tektonické aktivitě, o způsobu hospodaření předešlých generací v krajině. Vzhledem ke své vysoké citlivosti a četným lidským zásahům, především v podobě nadměrných regulací toků a zorňování niv, dnes patří říční systémy k nejohroženějším ekosystémům planety (Tabacchi et al. 1998). Pro svou nezastupitelnou a mimořádnou hodnotu si tyto části krajiny zasluhují mnohem větší pozornost a péči, než jaká jim byla doposud věnována.

Práce se zaměřuje na ekologické zákonitosti v říčních krajinách a zejména na vzájemné vztahy mezi vegetací a fluviální dynamikou vodních toků, jež je základním klíčem k vysoké druhové diverzitě říčních ekosystémů.

Cílem první části práce je shrnout teoretické poznatky týkající se zejména vzájemných vztahů mezi fluviálně-geomorfologickou aktivitou vodních toků a vegetací, rozšíření vegetace v říčních údolích, disturbančních a rekolonizačních procesů v nivách, druhové diverzity v říční krajině, adaptací rostlin na hydrogeomorfologické procesy v nivách. Řešeny jsou také antropogenní zásahy do přirozeného průtokového režimu řek a jejich důsledky pro ekosystémy poříčních niv.

Další cíle práce jsou následující: 1) charakterizovat hlavní faktory prostředí, které ovlivňují vegetační variabilitu ve vybraných přírodě-blízkých úsecích řek jesenického podhůří, 2) určit, jakým podílem ovlivňují rozšíření vegetace v říčních údolích fluviální procesy a tvary a prokázat případnou souvislost mezi výskytem určitých rostlinných druhů a konkrétním fluviálním tvarem, 3) popsat procesy kolonizace povodní vytvořených biotopů v průběhu deseti let a definovat, které z faktorů prostředí hrají klíčovou roli v procesech sukcese. Pozornost je věnována také hlavním trendům druhové diverzity ve zkoumaných úsecích a procesům rozšíření invazních neofytů po mimořádné disturbanci v podobě extrémní povodně v roce 1997.

Ráda bych poděkovala všem, kteří mi při práci na publikaci pomohli, zejména doc. Ing.

Janu Lacinovi, CSc. a doc. RNDr. Jaroslavu Vašátkovi, CSc. za odborné rady a připomínky. Velký dík patří rovněž profesorce Angele Gurnell z Queen Mary University of London za četné podněty a taktéž RNDr. Mojmíru Hrádkovi, CSc. Poděkování patří také mé mamince za podporu a pomoc nejen při terénním výzkumu a mému muži Martinu Loučkovi za jeho nekonečnou posilu a oporu.

2 Teoretická východiska pro studium biogeomorfologických zákonitostí v říčních systémech

2.1 Základní abiotické procesy v říčních nivách

Hydrologické a geomorfologické procesy jsou klíčovými pochody, které formují, udržují v činnosti a také destruují biotopy břehových a doprovodných porostů říčních systémů (Naiman et al. 2005, Steiger et al. 2005, Tabacchi et al. 1998). Dynamické interakce na různých časových a prostorových úrovních mezi vodním proudem, sedimentovanými částicemi a biotickým prostředím svým působením významně ovlivňují zákonitosti druhové diverzity a přispívají k vysoké ekologické hodnotě nivních společenstev (Steiger et al. 2005).

Kinetická energie tekoucí vody je klíčová pro dynamiku fluviálního systému a hydrologická spojitost odpovídá za procesy výměny mezi mozaikou ploch v říční krajině (Amoros, Bornette 2002). Vzájemné interakce mezi těmito dvěma základními účinky vody jsou hlavním zdrojem komplexity říčních krajin. Hydrologická konektivita je závislá na fluviální dynamice, což se markantně projevuje např. propojením jednotlivých ploch na povrchu nivy během vysokých povodňových průtoků. Geomorfologická činnost vodních toků (eroze, transport a akumulace) je silně determinována charakterem hydrologických procesů, zejména říčním průtokem a jeho variabilitou. Se zvyšujícím se řádem toku od pramenných úseků k ústí dochází k systematickým změnám v charakteru fluviálních procesů a následně tak i ke změnám v hydro-geomorfologických podmínkách, se kterými úzce souvisí i měnící se struktura břehových a doprovodných porostů (Gregory et al. 1991).

2.1.1 Geomorfologické procesy: eroze, transport, akumulace

Základní činností vodních toků je transport vody, sedimentů a rozpuštěných látek z pevniny do moře (Knighton 1998). Klíčové procesy – eroze, transport a akumulace – působí v povodích každé velikosti napříč všemi kontinenty a liší se pouze svou intenzitou. V povodí větších měřítek lze obvykle rozlišit tři geomorfologicky odlišné zóny podle převládající činnosti vodního toku – erozní, přenosovou a zónu sedimentace (Naiman et al. 2005).

Pásmo eroze zahrnuje většinou oblasti horních toků, pro které je typický vyšší sklon koryta (> 4 %) (Tabacchi et al. 1998). Říční koryta jsou v těchto úsecích strukturálně omezena hlubokými údolími s úzkými dny ve tvaru písmene V. Omezená možnost inundace a velký spád vodních toků, do kterých voda rychle stéká z přiléhajících strmých svahů, podmiňují vysokou kinetickou energii vodních toků, které jsou v těchto oblastech schopny přemísťovat i značně velké bloky hornin. Povodně v pásmu eroze se vyznačují mimořádnou účinností, rychlým průchodem povodňové vlny a značnou erozní i transportní intenzitou. Plošně rozsáhlejší vývoj břehových a doprovodných porostů je v těchto úsecích díky podmínkám prostředí značně omezen. Významnou roli při procesech břehové eroze hraje vegetace, která zpevňuje břehové struktury kořenovým systémem a výrazně tak zvyšuje rezistenci břehů vůči erozi (Knighton 1998).

Zóna transportu obecně koresponduje se středními úseky vodních toků. Procesy eroze a sedimentace jsou zde v dynamické rovnováze během dlouhého časového období a základní geomorfologickou činností je transport sedimentů. Koryta vodních toků jsou zde obecně stabilnější ve srovnání s erozní zónou, sklon dosahuje většinou hodnot v rozmezí 1–4 % (Tabacchi et al. 1998). V širších údolích se často vyskytují paralelní rozvětvená koryta s říčními ostrovy a meandrující úseky. Tyto podmínky umožňují vznik a vývoj širokého pásma břehových a doprovodných porostů. Transportní zóna se vyznačuje vysokou prostorovou heterogenitou s pestrou mozaikou biotopů. Vzhledem k tomu, že faktory ovlivňující transport sedimentů se po proudu mění, dochází také ke změnám ve velikosti a charakteru přenášených částic. Obecně platí, že směrem dolů po toku se přenášený substrát v důsledku větší abraze (obrušování) zaobluje a zjemňuje (Leopold et al. 1995). Svou roli zde hraje selektivní odnos, kdy jsou odnášeny pouze částice menší, než je kritická velikost pro danou hodnotu průtoku, a dále také fakt, že menší zrna jsou unášena rychleji a dále než zrna větších velikostí.

Akumulační zóna představuje část povodí, kde po dlouhé časové období míra sedimentace převyšuje jak míru eroze, tak schopnost řeky transportovat materiál (Naiman et al. 2005). Tato zóna zahrnuje především dolní úseky toků s velmi malým spádem koryta (> 1 %), s širokými údolími a s dobře vytvořenou údolní nivou (Tabacchi et al. 1998). S klesajícím spádem a se snižující se rychlostí proudění dochází k uvolňování sedimentů z vodního proudu. Z ekologického hlediska je ukládání sedimentů v příbřežních zónách nedílnou součástí přirozeného disturbančního režimu (Pickett, White 1985 in Steiger et al. 2005), která významně ovlivňuje druhové složení břehových a doprovodných společenstev a jejich druhové bohatství (Connell 1978, Gilvear et al. 2000, Salo et al. 1986). Velký význam má proces sedimentace také z hlediska ukládání biologického materiálu – semen, rozmnožovacích částic, apod. (Gurnell et al. 2001, 2002).

Nejvýznamnějším akumulačním tvarem v povodí je **údolní niva**, akumulační rovina podél vodního toku tvořená z nezpevněných sedimentů zaplavovaná při povodních (Demek 1987). Niva vzniká jak sedimentací uvnitř koryta (laterální akrecí), která souvisí s bočním posunem koryta a s ukládáním sedimentů na jesepním břehu, tak vněkorytovou sedimentací na povrchu nivy (vertikální akrecí), která nastává při vybřežení řeky z koryta a rozlitím vodního proudu do nivy. Nivy jsou z 60–80 % (Leopold et al. 1995) tvořeny procesy laterální akrece a sedimentací uvnitř koryta. Knighton (1998) uvádí ještě vyšší číslo: 90 %. Významnou roli v tomto procesu hraje vegetace, která zachytává sedimenty a zvyšuje tak míru sedimentace na povrchu nivy.

Demek (1978) rozlišuje v sedimentárních strukturách niv několik typů facií: 1) *korytovou facii*, ukládanou uvnitř zákrutů a meandrů a tvořenou zpravidla hrubšími sedimenty, zejména písku, štěrku, 2) *povodňovou facii*, která bývá charakteristicky tvořena jemnými sedimenty a která vzniká při povodních (tzv. povodňové hlíny) a 3) *facii břehových valů* a *facii mrtvých ramen*, tvořenou jemnými sedimenty a vysokým obsahem humusu, tzv. hnilokaly. V české pedologii jsou půdy vytvářející se v nivách vodních toků z povodňových sedimentů označovány termínem fluvizemě. Vyvíjí se v recentních nivách vodních toků, které jsou nebo v nedávné době byly, pod přímým vlivem záplav. Při jejich vývoji se uplatňuje především aluviální akumulace materiálu erodovaného z příslušného povodí, který bývá zpravidla obohacen organickými látkami. Jedná se o půdy se stratigrafií O – Ah nebo Ap – M – C, charakterizované pouze fluvickými znaky, vrstevnatostí a nepravidelným rozložením organických látek (> 0,5 % v celém profilu). Tvorba kambického horizontu je obtížně prokazatelná, v profilu lze nalézt i novotvary podobné argilanům, které vznikají při vsakování vody při záplavě. Zrnitost fluvizemí závisí na rychlosti vodního proudu a vzdálenosti od řečiště (Němeček 2001). Fluvizemě

se vyznačují příznivými fyzikálními vlastnostmi, nacházejí se ve větších plochách, zejména nížinách, a půdotvorný proces je periodicky přerušován akumulační činností vodního toku; braunifikace je jen obtížně prokazatelná. Mimo období občasných záplav nejsou fluvizemě ovlivňovány nadbytečnou vlhkostí. Pokud se glejový horizont nachází v hloubce menší než 1,2 m, jedná se o glejový subtyp. Podle zrnitostního složení svrchní vrstvy jsou dále definovány další subtypy: fluvizem hlinitá (typická), písčitá, jílovitá, psefitická (s převahou štěrku a oblázků). V rámci jednotlivých subtypů lze dále rozlišit jednotlivé variety, např. karbonátová, alkalická, kyselá (Klimo 1990).

2.1.2 Hydrologické procesy: hydrologická spojitost v nivách

Jak již bylo uvedeno, hydrologické procesy jsou významným faktorem, který silně ovlivňuje společenstva nivních zón prostřednictvím procesů přenosu a ukládání sedimentů. Nicméně i voda samotná (její přítomnost či absence, úroveň hladiny podzemní vody) je významným faktorem, který se podílí na procesech tvorby a fungování nivních biotopů (Naiman et al. 2005). Kapitola se soustřeďuje pouze na vybrané aspekty hydrologických procesů a jistě nepokrývá celou šíři této problematiky. Důraz je kladen zejména na hydrologickou spojitost v prostoru nivy a její dynamiku, jež ovlivňuje nivní biotopy.

Říční koridor spolu se svou nivou vytváří krajinu lineárního tvaru, jejíž rozmanité plochy se vyznačují vzájemným hydraulickým propojením povrchové a podzemní vody. (Junk et al. 1989, Malanson 1993). Tato „hydrologická spojitost" (Lehotský, Grešková 2004) hraje v říční krajině klíčovou roli pro její správné fungování a působí na čtyřech úrovních: a) podélné, b) příčné, c) vertikální a d) časové (Amoros, Bornette 2002). Podélný (longitudinální) rozměr odráží změny nastávající po délce vodního toku (horní – dolní tok), které jsou zdůrazněny v konceptu říčního kontinua[1] (Vannote et al. 1980). Příčná (laterální) spojitost vyjadřuje trvalé či občasné spojení mezi hlavním korytem a rozličnými vodními útvary na povrchu údolní nivy. Vertikální spojitost představuje výměnu mezi povrchovou a podzemní vodou infiltrovanou z říčního koryta nebo z okolních svahů. Časová složka v sobě zahrnuje změny jak krátkodobého charakteru (fluktuace v rámci jednoho roku, meziroční kolísání – výměna živin, organických látek a živých organismů) tak dlouhodobého charakteru (historické změny v měřítku desetiletí až století – ekologická sukcese, incise koryta).

Každé místo na povrchu nivy má určitou elevaci a je zaplavováno během povodně, jakmile vodní proud opouští koryto a rozlévá se v nivě (**tzv. povrchová spojitost**) (Lehotský, Grešková 2004). Povodeň lze definovat jako „přechodné výrazné zvýšení hladiny toku, způsobené náhlým zvětšením průtoků nebo dočasným zmenšením průtočnosti koryta" (Demek 1987) Pokud objem vody překročí kapacitu koryta, začne vodní proud opouštět koryto a vylévá se ze břehů. Tento mimokorytový proud (tzv. overbank flow) zaplavuje povrch nivy, resp. přilehlé svahy údolí, postihuje nejdříve nejníže položená místa a postupně se rozšiřuje do vzdálenějších úseků nivy (Lehotský, Grešková 2004). Významným faktorem, který ovlivňuje rozliv povodňové vlny v nivě, je míra nasycení půd vodou před samotnou povodňovou událostí (infiltrační kapacita povrchu nivy). Z hlediska fungování poříčních ekosystémů a společenstev definuje Naiman et al. (2005) čtyři významné charakteristiky povodní: velikost, frekvence výskytu, načasování (*timing*) a délka trvání. Velikost povodně pro daný vodní tok, udávaná ma-

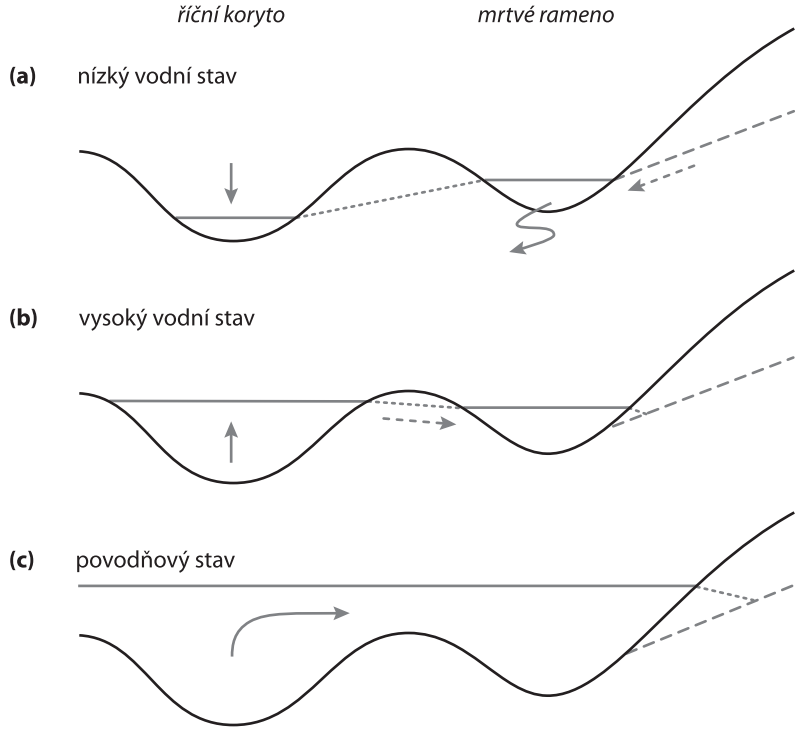
[1] Koncept říčního kontinua (Vannote et al. 1980) mj. předpokládá, že odlišné úrovně disturbance v jednotlivých říčních úsecích determinují odlišné druhové složení a diverzitu v úsecích.

Obr. 1 Zonace břehových a doprovodných porostů v nivě řeky Oldman (Alberta, Kanada) jako výsledek délky trvání zaplavování (Naiman et al. 2005).

ximálním průtokem (Q_{max}), je kromě intenzity a délky trvání srážek závislá na tvaru povodí, spádu toků a nasycenosti půd. Délka trvání inundace je vyjádřena celkovým časem, po který je místo v nivě zaplaveno, a je funkcí lokální topografie: níže položená místa situovaná většinou poblíž koryta toku jsou první, která budou zaplavena a zároveň poslední, která vyschnou, a tudíž jsou v rámci nivy místy s maximální délkou inundace (s výjimkou depresí lokalizovaných i ve větších vzdálenostech od vodního toku, které zůstávají rovněž dlouho zaplaveny). Délka trvání jednotlivých fází „mokra" a sucha velmi silně ovlivňuje charakter uspořádání vegetace v nivě (viz obr. 1).

Mimo to jsou jednotlivá tělesa v nivě více či méně spojena proudem podzemní vody (tzv. **podpovrchová spojitost**). S kolísáním říčního průtoku hlavního toku dochází i ke změnám ve výšce hladiny podzemní vody. Plošný rozsah těchto změn je závislý na míře propustnosti koryta a na šířce údolní nivy – v úzkých nivách o rozsahu řádově desítky metrů takto kolísá celý proud podzemní vody, v širších údolích již nejsou kolísáním hladiny okrajové partie ovlivňovány. V době zvýšených vodních stavů dochází k obohacování podzemní vody kolektorů bazální části nivy, zatímco během nízkých průtoků v hlavním korytě se zvýrazňuje drenážní funkce povrchového toku, který je mnohem více napájen zásobami podzemní vody (Čurda 1997).

Vodní útvary v údolních nivách (boční, stará a mrtvá ramena, periodické tůně, laguny, jezera) jsou významné prvky říční krajiny, v jejichž hydrologickém režimu hraje hydrologická spojitost zásadní roli. Mohou být buď trvale spojeny s vodním tokem, nebo jsou od říčního koryta odděleny aluviálními sedimenty v podobě agradačních valů, protipovodňových hrází nebo vyvýšených břehů (Amoros, Bornette 2002). Dle původu lze rozlišit tři typy vody zajišťující hydrologickou spojitost vodních útvarů v údolní nivě (Amoros, Bornette 2002): *(1) říční*



Obr. 2 Krátkodobá dynamika hydrologické spojitosti (upraveno podle Amoros, Bornette 2002). Kolísání hladiny podzemní vody ovlivňuje původ vody ve vodních ploše v nivě: (a) nízký vodní stav – rameno dotováno podzemní vodou infiltrovanou z okolních svahů, (b) vysoký vodní stav – rameno dotováno průsakem vody z říčního koryta, čímž se redukuje dotace podzemní vody z přiléhajících svahů, (c) povodňový stav – rameno zaplavováno vodou z povodňového proudu, jenž zalévá celý povrch nivy.

voda (tělesa mohou být protékána nepřetržitě nebo mohou být spojena s hlavním tokem pouze svým dolním okrajem nebo mohou být spojena permanentně pouze při vysokých vodních stavech a povodňových průtocích), *(2) podzemní voda pocházející z průsaku z říčního koryta*, *(3) podzemní voda infiltrovaná z okolních svahů*. Původ vody je do značné míry závislý na poloze vodního tělesa v nivě (vzdálenost k říčnímu korytu, lokální topografie) a také na změnách vodních stavů v říčním korytě (viz obr. 2).

Tento odlišný původ má zásadní význam pro nestejnou teplotu vody jednotlivých těles. Např. na Novém Zélandu byla měřena teplota periodických tůní a v rámci jednoho říčního úseku byl ve stejném časovém okamžiku naměřen 18-ti stupňový teplotní rozdíl (Mosley 1983). Chladnější tělesa zásobovaná podzemní vodou vykazují relativně konstantní teploty a často plní funkci útočišť četných organismů zejména v letních měsících (Bornette et al. 1998). V chladných vodních nádržích bylo nalezeno množství druhů běžných v chladnějších horských oblastech. Teplotní rozdíl je kromě původu vody ovlivňován také velikostí a hloubkou nádrže. Plochy zásobované podzemní vodou jsou chladnější a jejich teplota je stálejší narozdíl od ploch dotovaných vodou povrchovou, jež vykazují výrazné termické výkyvy (Tockner et al. 2000).

2.2 Ekologické zákonitosti v říčních nivách

2.2.1 Vegetace niv, ripariální vegetace

> *„Údolní niva se vyznačuje svéráznou vegetací, ovlivňovanou jednak zátopami za povodní, jednak vysokou polohou hladiny podzemní vody.“* — J. Demek 1987

Vodní toky prostřednictvím hydrologických a geomorfologických dějů velmi silně ovlivňují dynamiku rostlinných společenstev v říčních nivách (Gurnell, Petts 2002). V četných vědeckých pracích a studiích (pocházejících zejména ze severoamerického kontinentu a Velké Británie, kde je fluviální geomorfologii a biogeomorfologii věnována tradičně velká pozornost) je v souvislosti s hydro-geomorfologickými účinky vodních toků vymezována tzv. riparian area (riparian zone). Tento termín pochází z latinského riparius a znamená „přiléhající nebo patřící k říčnímu břehu“. Jedná se o přechodnou zónu mezi terestrickými a vodními ekosystémy (Naiman et al. 2005) širokou od desítek centimetrů (úzký pruh břehové vegetace v zakleslých kaňonovitých údolích) až po desítky kilometrů.

Co se týče přesného prostorového vymezení v říční krajině, není ripariální zóna zcela jednoznačně definována:

> *„Ripariální zóna je oblast na rozhraní mezi terestrickým a vodním (říčním) prostředím, utvářená pod vlivem hydrogeomorfologických procesů.“* (Gregory et al. 1991)

> *„Jako ripariální zóny lze definovat ekosystémy přiléhající k říčnímu korytu - včetně údolní nivy.“* (Malanson 1993)

> *„Termín ‚riparia‘ zahrnuje oblasti v blízkosti břehů vodních toků, které jsou zaplavovány alespoň jednou ročně.“* (Hupp, Osterkamp 1996)

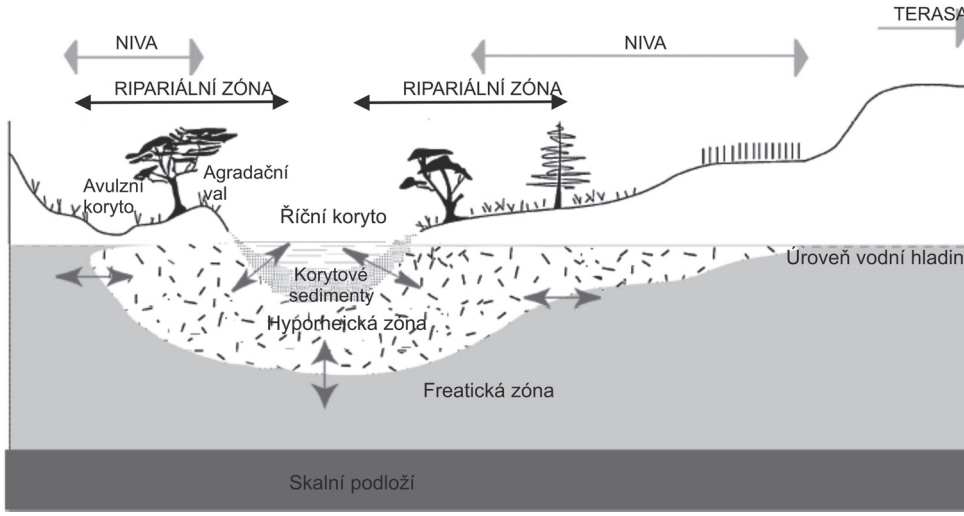
> *„Ripariální zóna představuje přechodnou zónu mezi říčním a suchozemským prostředím včetně říčních teras jakožto dřívějších údolních niv.“* Stanford et al. (1996)

Malanson (1993) upozorňuje, že použití termínu niva jako synonymum pro ripariální zónu je zavádějící, neboť tato zóna zahrnuje také fluviální tvary uvnitř říčních koryt, jako jsou např. ostrovy a štěrkové lavice. Jako ripariální vegetace (*riparian vegetation*) jsou označována rostlinná společenstva osidlující tuto zónu. Termín **ripariální vegetace**, který je dále používán v textu této práce, vychází z pojetí Naimana et al. (2000) a zahrnuje břehové a doprovodné porosty spolu s vegetací situovanou uvnitř říčních koryt na štěrkových lavicích a říčních ostrovech. Břehovými porosty se rozumí dřevinná a bylinná vegetace rostoucí na březích vodních toků až po břehovou čáru, doprovodnými porosty pak dřevinná a bylinná vegetace za břehovou čárou v bezprostřední návaznosti na břehové porosty (Kreuz 1997).

Význam ripariální vegetace

Ripariální porosty plní z hlediska říčních systémů řadu významných funkcí:

(1) významně ovlivňují geomorfologický typ koryta (Gregory 1992, Petts, Gurnell 2005, Tooth, Nanson 2000), zpevňují břehy svými kořenovými systémy a zvyšují tak jejich stabilitu (Goodson et al. 2002);



Obr. 3 Vymezení ripariální zóny podle Naimana et al. 200 (upraveno podle Steiger et al. 2005).

(2) jsou významným importérem organického materiálu (dřevní hmoty, listového opadu) do říčních koryt (Gurnell et al. 2002);
(3) zachytávají organické i minerální látky během nízkých i vysokých vodních stavů a následně je přeměňují, čímž se podílejí na koloběhu živin (Tockner et al. 1999);
(4) v zemědělských oblastech jsou přirozenými ochrannými pásmy díky schopnosti transformovat polutanty jako např. dusičnany a fosfor, ovlivňují samočistící schopnost vodního toku (Décamps et al. 2004, Peterjohn, Correll 1984);
(5) svým zástinem ovlivňují termální režim (Pusey, Arthington 2003) a primární produkci (Hill et al. 1995);
(6) v krajině jsou tyto porosty nezastupitelné zejména svou vysokou retenční funkcí (zejména rozsáhlé porosty lužních lesů) a vysokou krajinářskou hodnotou;
(7) pro živé organismy jsou biotopem a zdrojem potravy; slouží jako útočiště před přírodními a antropogenními disturbancemi, jako migrační pásy či místa reprodukce pro mnoho suchozemských i vodních druhů organismů (Décamps et al. 1987, Fustec et al. 2001, Naiman, Décamps 1997).

Hydraulické účinky ripariální vegetace

V posledních letech se zvyšuje počet výzkumů dokumentujících aktivní roli ripariální vegetace v ovlivňování hydrologických a geomorfologických procesů v říčních systémech (např. Gurnell et al. 2004, Johnson 2000, McKenney et al. 1995, Tooth, Nanson 2000, Shafroth, Auble 2005). Tabacchi et al. 2000 vymezuje tři základní okruhy vlivů ripariální vegetace na hydrologické procesy: 1) fyzikální účinek rostlin na průtokové zákonitosti, 2) vliv fyziologie rostlin na oběh vody a 3) efekt vegetace na kvalitu vody. Podle Gurnell et al. (2002) se ripariální vegetace aktivně podílí na korytotvorných procesech prostřednictvím a) biotických procesů (rozptyl semen, vegetativní regenerace, sukcese) a b) abiotických dějů (zvyšování průtočného odporu,

vyvolávání sedimentace, snižování břehové eroze). Z hlediska působení ripariální vegetace na hydrologii a geomorfologii toků patří mezi klíčové zejména následující účinky:

- ovlivňování průtokových zákonitostí (zejména směr a rychlost proudění);
- zvyšování rezistence břehů vůči erozním procesům[2];
- ovlivňování procesu depozice sedimentů a následně míry agradace a degradace;
- vlivy na morfologii koryta a říční vzor vodního toku.

Zvyšování míry odolnosti aluviálních náplavů vůči procesům eroze je základním hydraulickým efektem vegetace, zejména u náplavů tvořených jemnozrnným materiálem. Účinky tohoto působení velmi dobře dokládá příklad ze Spojených států z oblasti Colorado Plateau, kde rozsáhlá introdukce druhu *Tamarix chinensis* vyvolala v konečném důsledku až změnu v prostorové struktuře toku. Původně divočící koryto řeky Green River se snadno erodovatelnými břehy se zúžilo a zahloubilo poté, co porosty tamaryšku stabilizovaly štěrkové lavice a říční ostrovy (McKenney et al. 1995). V případě říčních systémů v chladných klimatických oblastech s převažujícím procesem agradace a s jemnozrnnými korytovými sedimenty mohou kořeny vegetace poskytnout břehům až 20 000krát větší odolnost vůči proudění než mají břehy bez vegetace a tím soustavně zamezovat laterální erozi – např. řeka Alexandra River v Kanadě (Smith 1976 in Gurnell, Petts 2002, str. 588). Huisank et al. (2002) popisuje způsob, jakým vegetace omezuje břehovou erozi a přísun sedimentů v povodí řeky Usa (Rusko), což zabraňuje tomu, aby se z tohoto meandrujícího toku stal vodní tok s divočícím říčním vzorem. Komplexní souvislosti mezi hydrologií, geomorfologií a vegetací dobře dokumentuje Johnson (1994): úpravy průtokového režimu na řece Platte River vyústily v rozsáhlou invazi vrb a topolů a kolonizace břehů těmito druhy zvýšila míru depozice sedimentů, což vyústilo v zazemnění a dramatické zúžení koryta.

Schopnost rostlin pozměňovat lokální prostředí uvnitř říčního koryta a zvyšovat míru sedimentace materiálu přenášeného vodním proudem, je předmětem mnoha výzkumů (např. Edwards et al. 1999, Francis 2006, Gurnell, Petts 2002, Johnson 2000, Kopecký 1961, Sand-Jensen 1998). Porosty vegetace uvnitř říčních koryt fungují jako fyzikální bariéra, která zpomaluje rychlost proudění, v některých případech až o 90 % ve srovnání s přilehlými oblastmi bez vegetace (Cotton et al. 2006). Zpomalení průtokové rychlosti vyvolává „vypadávání" jemnozrnného materiálu a organických částic z vodního proudu a jeho následnou depozici. Sand-Jensen (1998) uvádí, že makrofyta v dánských vodních tocích, bohatých na živiny s dostatkem rostlinstva, mohou zadržovat až 80 % veškerých sedimentů transportovaných dolů po proudu. Převrstvení hrubších částic jemnozrnným suspendovaným materiálem v prostoru štěrkových lavic přispívá také k modifikaci vlhkostních vlastností substrátu (Tabacchi et al. 2000). I vegetace v raných stádiích kolonizace významně ovlivňuje míru sedimentace. Pokud mladé semenáčky přežijí silnou povodňovou disturbanci, začnou velmi záhy zvyšovat hydraulickou drsnost koryta, snižovat průtokovou rychlost a vyvolávat vertikální a laterální akreci v břehové zóně (Gurnell, Petts 2002). Podle Johnsona (2000) mohou způsobit mladá sukcesní stádia pionýrské vegetace kolonizující aluviální náplavy až 0,5 m nárůst mocnosti štěrkových lavic během dvou let. Edwards et al. 1999 považuje interakce mezi vegetací a fluviálními procesy za základní mechanismus, udržující vysoký počet říčních ostrovů na alpské řece Tagliamento v severní Itálii: *„Dominantní druhy kolonizující štěrkové ostrovy (Salix sp.,*

[2] Může však docházet také k opačným účinkům – podemílání kořenového systému vodním proudem a následné vývraty byly opakovaně pozorovány např. na Bečvě (Lacina 2004).

Populus nigra) fungují jako tzv. ‚autogenní ekologičtí inženýři': Zachycují množství sedimentů a organických částic a udržují tak koryto vodního toku v divočící podobě s vysokou biodiverzitou. Tento proces činí z řeky Tagliamento jednu z nejzachovalejších řek Evropy" (Edwards et al. 1999, s. 141).

Ripariální vegetace díky své vysoké hydraulické drsnosti a vysokému odporu vůči proudění přispívá také k poklesu kinetické energie povodňové vlny. Podle Brena (1993) je tato „jedinečná (a prozatím málo doceněná) role" ripariálních struktur ve stanovování celkové drsnosti koryta velmi významná. Efekty rozptylování energie toku během povodní se liší podle velikosti průtoku, a také podle šířky porostů vzhledem k šířce koryta. Podle Machara (1998) lužní komplexy Litovelského Pomoraví nad Olomoucí zbrzdily povodňovou vlnu dokonce o několik hodin.

Míra působení vegetace na hydrologické a geomorfologické procesy v tocích je dána především vzájemným poměrem šířky koryta a šířky břehových a doprovodných porostů, denzitou a věkem porostů, a také ročním obdobím.

Adaptace vegetace na dynamické prostředí říčních niv

Rostlinné druhy tvořící břehové a doprovodné porosty, stejně jako druhy v aktivním korytě toku, se vyznačují četnými morfologickými a fyziologickými adaptacemi, které jim umožňují přežívat ve vysoce dynamickém a opakovaně disturbovaném prostředí. Díky těmto přizpůsobením tak např. mohou některé druhy kořenit na akumulacích dřevní hmoty, osídlovat holé minerální povrchy nebo růst ve velmi vlhkých či dokonce trvale podmáčených půdách bez přístupu kyslíku. Mnoho rostlin, jejichž životním prostředím jsou břehy vodních toků a přilehlé části, je díky specifickým adaptacím schopno vypořádat se zaplavením, převrstvením sedimenty, abrazí či dokonce destrukcí částí svých těl.

Naiman a Bilby (1998) rozlišují čtyři skupiny rostlin podle funkčních adaptací (životních strategií) na nepříznivé prostředí aktivního koryta a přiléhající nivy:

1. druhy, které produkují obrovské množství rozmnožovacích částic a kolonizují aluviální substráty;
2. druhy, které jsou schopny znovu vyrazit pomocí oddenků poté, co jejich stonky a kořeny byly vodním proudem vážně poškozeny nebo poté, co byly překryty mocnou vrstvou sedimentů;
3. druhy snášející během růstové fáze zaplavení i po dobu několika týdnů;
4. druhy, které nejsou na často disturbované prostředí adaptovány, a proto se mu raději vyhýbají.

Cévnaté rostliny vyvinuly několik mechanismů, pomocí kterých se dokázaly adaptovat na trvale **zaplavované prostředí** bez přístupu kyslíku. Nejvýznamnější z nich je speciální aerenchymatické pletivo (např. u rodů *Caltha*, *Rumex*, *Filipendula*), které umožňuje přísun kyslíku z nadzemních vzdušných částí těla rostliny (stonek, listy) k trvale zaplaveným částem (kořenům). Další adaptací na anaerobní podmínky jsou dýchací kořeny – pneumatofory, které vyrůstají nad zónou trvalého zaplavení a zajišťují dostatečný přístup vzduchu ke kořenům.

Významným stresovým momentem je zejména pro vegetační doprovod břehů **povodňová událost**. Mohutný povodňový příval ničí části rostlin prostřednictvím přenášeného materiálu nebo způsobuje vymývání půdního substrátu, ve kterém rostliny koření. Nicméně i v nepříznivých podmínkách aktivního koryta prospívá – navzdory extrémním výkyvům v průtoku – řada

druhů. Klíčovou adaptací dřevin je v tomto případě ohebný kmen (zejména u vrb a topolů), který se dokáže obratně přizpůsobit smykovému napětí vyvolanému povodňovým proudem. Množství výzkumů (např. Braatne et al. 1996, Jeník 1955, Mahoney, Rood 1992) dokládá, že pravidelné povodně mají pro šíření řady nivních druhů klíčový význam (viz níže). V oblastech, kde se po povodni uložily mocné nánosy bahna a jemných částic (jíl, prach, jemný písek) velmi úspěšně prosperují druhy, jež jsou schopny vegetativního rozmnožování pomocí klonů. Způsobilost některých druhů (zvláště čeledi *Salicaceae*) opětovně vyrůstat z fragmentů rostlinných těl (i z kompletně vyvrácených jedinců) může výrazně zvyšovat rychlost rekolonizace nových ploch. (Edwards et al. 1999, Rood et al. 2003). Velký význam při obnovování porostů nivní vegetace mají druhy produkující semena s dlouhou životností, jako např. *Agrostis*, *Carex*, *Juncus*, protože vytvářejí v půdě semenné banky a významně tak přispívají k vývoji rostlinných společenstev bez ohledu na typ nánosu (Naiman et al. 2005). Další strategií jak úspěšně kolonizovat vysoce disturbované prostředí je produkce velkého množství semen v jarních měsících, rozšiřovaných hydrochorně (vodou) a anemochorně (větrem) – např. *Salicaceae*. Tato semena mají sice krátkou životnost (několik dní až měsíc – Karrenberg et al. 2002), ale klíčí velmi rychle, bezprostředně poté, co dopadnou na vlhký substrát.

Jednou ze základních strategií nivních druhů je **„načasování" reprodukčního režimu** (především fáze uvolňování dozrálých diaspor) tak, aby korespondoval s konkrétními hodnotami průtokového režimu, zvláště pak s obdobím po jarních povodních (Jeník 1955, Boedeltje et al. 2004, Kubitzki, Ziburski 1994), kdy je k dispozici dostatek mokrých ploch, představující nejvhodnější prostředí pro úspěšné vyklíčení a následnou kolonizaci. Vysoké průtoky mají pro semena rostlin (jak hydrochorních i anemochorních) velký význam. Vytvářejí nové plochy aluviálních náplavů, které představují potenciální místa pro uložení, vyklíčení a eventuální uchycení semenných částic rostlin. Vodní proud zaplavuje mozaiku biotopů údolní nivy v různých úrovních a potenciálně tak vystavuje různé typy ploch v nivě ke kolonizaci. Vyšší vodní stavy také transportují semena hydrochorních druhů do vzdálenějších míst jak laterálně, tak longitudinálně (od osy vodního toku i po proudu) a zvyšují tak šance daného druhu, že semena budou uložena na plochách vhodných pro vyklíčení (Goodson et al. 2001). Semena anemochorních druhů jsou více omezována lokálními větrnými podmínkami, ale stejně tak jako diaspory šířené vodním proudem vyžadují nové plochy ke kolonizaci, které jsou vytvářeny fluviální činností vodního toku zejména při vyšších vodních stavech (Gurnell et al. 2004). Typickým příkladem závislosti reprodukční strategie na dynamice fluviálních procesů je topol (*Populus sp.*) (Braatne et al. 1996), jehož ochmýřené diaspory jsou rozšiřovány na dlouhé vzdálenosti větrem i vodou. Rozptyl semen je typicky v časové souvislosti s obdobím klesajícího stavu vody v řece po pravidelných jarních záplavách, které vytvářejí vlhké a holé substráty potřebné pro úspěšnou ecesi semenáčků. Životnost semen je velmi krátká (1–2 týdny), jakmile se semeno dostane do kontaktu s vodou, jeho životnost se omezuje na 2–3 dny (Braatne et al. 1996). Po velmi rapidním vyklíčení semen musí kořínky mladých rostlin „držet krok" s ustupující půdní vlhkostí, která je úzce spjata s klesajícím stavem vodní hladiny v řece. V případě, že je pokles vlhkosti náhlý, semenáčky hynou v důsledku přílišného sucha. Také starší porosty topolů prosperují z pravidelného jarního zaplavování, které zvyšuje hladinu podzemní vody.

Časová souvislost mezi konkrétním vodním stavem a obdobím uvolňování diaspor také do velké míry ovlivňuje následnou zonaci břehových porostů (Jeník 1955, Johansson, Nilsson 1993, Johansson et al. 1996, Rood et al. 2003). Semenáčky dříve rozšiřovaných semen se nacházejí na vyšších úrovních než je tomu u později distribuovaných druhů, což koresponduje s určitým konkrétním stavem vodní hladiny v řece během období rozptylu semen (Jeník 1955).

2.2.2 Disturbance v říční krajině a jejich ekologický význam, povodně

Nepředvídatelné a nenadálé vnější zásahy do společenstev – disturbance – ovlivňují zásadním způsobem jejich druhové složení, vývoj a stabilitu (van der Nat et al. 2003). Opakované disturbance snižují početnost druhů, které ve společenstvu vykazují vysokou míru dominance, a zvyšují tak biodiverzitu, protože umožňují přežívat druhům, které by v prostředí bez opakovaného narušení těmto konkurenčně zdatným jedincům podlehly. Jako zcela zásadní se jeví intenzita disturbančních procesů. Příliš nízká míra disturbance není schopna účinně zabránit početnosti dominantních druhů ve společenstvu, zatímco příliš vysoká intenzita působí totální likvidaci druhů. Pro zajištění co největší míry druhové diverzity ve společenstvu je nutná určitá střední míra disturbance (Intermediate Disturbance Hypotesis, Connel 1978 – viz dále). Hlavním účinkem disturbancí středních měřítek je tedy obecně zvyšování biodiverzity v krajině prostřednictvím 1) omezování mezidruhové konkurence (narušení populací dominantních druhů, zvýšení šance na přežití populací ostatních druhů) a 2) tvorby pestré škály různých typů prostředí (Storch, Mihulka 2000).

V případě říčních ekosystémů lze za nejvýznamnější typ disturbancí považovat povodně, kdy se vodní proud vylévá z koryta a zaplavuje povrch údolní nivy (Hughes 1997, Johnson 2000). Bendix a Hupp (2000) rozlišují dva nejvýznamnější efekty zaplavování na vegetaci říčních niv: hydrologické a geomorfologické. Hydrologické působení zahrnuje především mechanické zničení, saturaci a transport rozmnožovacích částic (semen, vegetativních rozmnožovacích částic), mezi geomorfologické účinky patří destrukce a opětovná tvorba substrátu. Povodně, které představují hlavní typ fyzikální disturbance podél říčních koridorů (Arscott et al. 2000, Hradecký 2005, Swanson et al. 1998, Tockner et al. 2000), mohou být často pouze lokálního charakteru a postihují jen část prostředí (v důsledku rozdílných elevací nad povrchem nivy jsou postiženy určitou záplavou různě vyvýšené části). Velikost povodně, frekvence výskytu, délka trvání a také její načasování (timing) řídí a ovlivňuje nejrůznější ekologické procesy (Poff et al 1997). Mimořádné povodňové průtoky modelují morfologii říčního koryta a nivy na různé prostorové úrovni a vytváří tak vysoce dynamické prostředí (van der Nat et al. 2003). Extrémní povodně jsou zásadní pro vznik pestré škály biotopů v říčním korytě i v navazující nivě (tzv. 'flood pulses' viz Junk et al. 1989). Pro říční systémy jsou však významné také malé fluktuace vodní hladiny, (tzv. 'flow pulses' viz Tockner et al. 2000). Kolísavé průtoky s nízkým magnitudem a častým výskytem sice nezpůsobují náhlé morfologické změny, nicméně jsou významné z hlediska udržování vysoké míry biodiverzity a heterogenity v říční krajině (Benke et al. 2000, Steiger et al. 2005, Tockner et al. 2000, van der Nat et al. 2003).

Význam povodní pro přirozené říční ekosystémy

V tocích s neupraveným, přirozeným průtokovým režimem následkem pravidelného zaplavování vzniká na povrchu údolní nivy v závislosti na intenzitě inundace pravidelná zonace vegetačních porostů (Hupp, Osterkamp 1996, Naiman et al. 2005). Tímto způsobem přispívají disturbance velmi podstatně ke vzniku rozmanitého prostředí, pro které je příznačná vysoká druhová diverzita. Povrch údolních niv je charakteristicky tvořen mozaikou různě starých porostů vegetace, přičemž inundace postihují vždy část této mozaiky a tak se vytvářejí nové a nové plochy, na nichž mohou začít probíhat iniciální stádia sukcese. Existuje mnoho studií, které se věnují roli disturbancí ve vývoji a udržování pestré mozaiky vegetace (např. Baker 1992, Clark 1991, White 1979). Pravidelné zaplavování může umožňovat určitým

společenstvům přetrvávat dlouhou dobu v konsistentním složení, protože opakované disturbance odkládají sukcesní změnu. Takové systémy lze označit za 'nerovnovážné' (Pickett et al. 1992) v důsledku přerušování sukcesních stádií nebo za 'quazi-nerovnovážné' (Bendix 1998), neboť zůstávají stabilní po dobu tak dlouho jak dlouho působí režim disturbance. Díky disturbancím je tedy ve společenstvech říčních systémů udržována vysoká míra biodiverzity a je tak umožněna existence rostlinných druhů raných sukcesních stádií, jenž by bez těchto pravidelných narušení nebyla možná.

Dalším významem povodňových událostí v říčních systémech je import dřevní hmoty (v angl. literatuře large woody debris, LWD, český termín plavená dřevní hmota) do říčního koryta. Dřevní hmota – většinou definovaná jako kusy dřeva v korytě o průměru větším než 10 cm a minimální délce 1 m (Gurnell et al. 2002) - hraje v procesech vodních ekosystémů velmi důležitou roli. Je nedílným prvkem v režimu přirozených říčních systémů, ovlivňujícím hydrologické, morfologické a ekologické charakteristiky vodních toků. Zvyšuje míru depozice sedimentů, čímž akceleruje tvorbu říčních ostrovů a zvyšuje tak diverzitu říčních koridorů (Edwards et al. 1999). Zvětšuje hydraulickou drsnost dna, reguluje směr i rychlost vodního proudu, je zdrojem organických i anorganických látek, slouží jako biotop vodním organismům, zvyšuje biologickou diverzitu i produktivitu (Braudrick, Grant 2001, Cordova et al. 2007, Dahlström, Nilsson 2004, Daniels 2006, Máčka, Krejčí, 2006, Opperman 2005, Piégay, Gurnell 1997, Shields et al. 2006).

Podstatným účinkem povodní je také vytváření vhodných podmínek pro uchycení semenáčků, k čemuž často dochází v místech, kde povodňový proud uložil plochy jemných aluviálních sedimentů nebo v místech, kde vysoký průtok odplavil vrstvu humusu. „Vymývání" půd v důsledku zvýšené erozní činnosti během povodní v určitých částech nivy poskytuje ekologický prostor rostlinným druhům, které jsou schopny vyklíčit pouze na holém vlhkém povrchu s absencí konkurence (Poff et al. 1997). Povodně také velkou měrou ovlivňují rekolonizační procesy přemísťováním rozmnožovacích částic rostlin na nové neosídlené plochy. K povodním adaptovaná vegetace, jež je součástí zejména břehových porostů, je udržována pravidelným zaplavováním podél říčních koridorů dokonce i v těch úsecích, kde zcela chybí říční niva (Hupp, Osterkamp 1985).

Negativní účinky povodní na vegetaci v aktivních zónách říčních niv

Příliš silný příval povodňového proudu, často v kombinaci s množstvím dřevní hmoty v říčním korytě, způsobuje destrukci rostlinných společenstev nebo erozi substrátu, ve kterém jsou rostliny zakořeněny. Jednotlivé rostlinné druhy mají různou citlivost vůči disturbancím a tudíž je proměnlivá míra zaplavení v říční nivě významným faktorem, který ovlivňuje prostorovou mozaiku druhového složení v nivě (Hupp, Osterkamp 1985).

2.2.3 Zákonitosti v rozšíření vegetace v říčních nivách

Přehled dosavadního výzkumu

Hledání souvislostí mezi vegetací podél vodních toků a faktory, které ji ovlivňují, jsou předmětem řady výzkumů. Rozšíření vegetace na podélném gradientu (pramenná oblast – ústí) detailně studoval na skandinávských řekách Nilsson (1983, 1986, 1991). Výsledky jeho prací stejně jako dalších autorů (Baker 1990, Demars, Harper 2005, Jeník 1955, Lite et al. 2005,

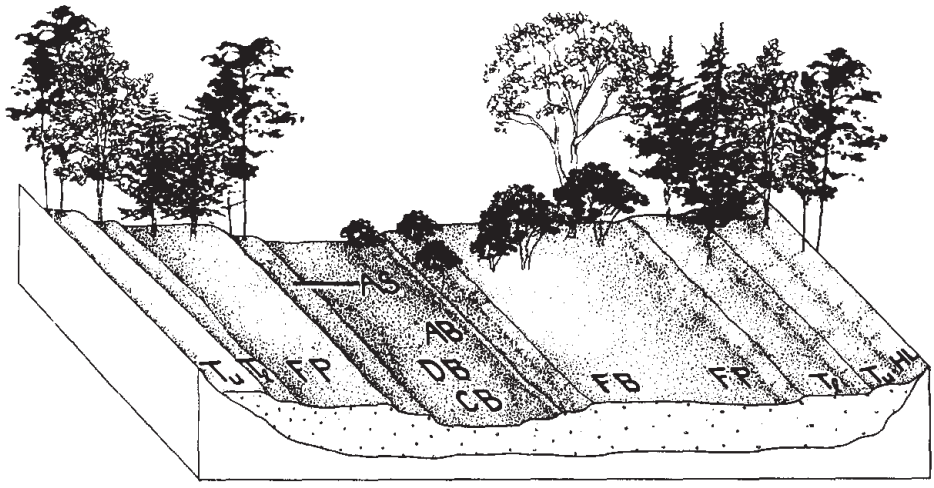
Malanson 1993, Rod, Mahoney 2000, Tabacchi et al. 1996) nasvědčují tomu, že zonace vegetace je silně ovlivňována zejména charakterem hydrologických a geomorfologických procesů v daném úseku, nadmořskou výškou a typem klimatu, sklonem koryta, mírou omezení údolního dna, geologickým složením a v neposlední řadě také zdrojem živin a mezidruhovými vztahy (kompeticí). Proměnlivost v rozšíření vegetace podél příčného gradientu pomocí transektů umístěných kolmo na osu vodního toku byla zejména v Evropě a na Severoamerickém kontinentu studována zhruba od padesátých let minulého století. Autoři studií tyto změny nejčastěji přisuzují výkyvům v *topografii terénu* (Nixon et al. 1977, Wharton 1982), dále *půdním vlastnostem*, jako jsou např. zrnitostní složení substrátu, textura, vlhkost, obsah jednotlivých organických i anorganických komponent v půdě (Nilsson et al. 1991, Robertson et al. 1978, Shelford 1954, Sigafoos 1976, Smith 1957) a v neposlední řadě také hydrologickým faktorům jako je *frekvence zaplavování* a *délka trvání inundace* (Bedinger 1971, Décamps et al. 1995, Duncan 1993, Hupp 1982, Johnson et al. 1976, Medley 1992, Yanosky 1982).

Stále více publikovaných výzkumů věnuje pozornost roli *fluviálně-geomorfologických dějů* při prostorové dynamice rostlinných společenstev na údolních dnech. Podle Huppa a Osterkampa (1985), kteří ve svém výzkumu podél Passage Creek ve Spojených státech zkoumali vegetaci na rozličných fluviálních tvarech (štěrkové lavice, břehy, niva, terasa), jsou různá rostlinná společenstva přímým výsledkem odlišných hydro-geomorfologických procesů, které na těchto typech reliéfu působí rozdílnou intenzitou. Výzkumy prováděné zejména na severoamerickém kontinentu, v Evropě a v Japonsku dokazují, že lze vysledovat určité charakteristické zákonitosti v druhové skladbě pro konkrétní fluviální procesy a tvary (Bendix, Hupp 2000, Bravard et al. 1997, Décapms et al. 1988, Gurnell, Petts 2002, Hughes 1997, Marston et al. 1995, Nagasaka, Nakamura 1999, Nakamura, Shin 2001, Tabacchi et al. 1990). Mezi další práce, které zdůrazňují klíčovou funkci fluviálně-geomorfologických procesů a tvarů zodpovědných za organizaci a prostorovou dynamiku rostlinných společenstev na údolních dnech řek, patří práce Jeníka (1955), Gurnellové a Gregoryho (1995), Steigera et al. (2005) a Huppa a Rinaldiho (2007).

Za hlavní českou publikaci lze z tohoto hlediska považovat studii Jeníka (1955), který detailně zkoumá rozšíření druhů na aluviálních náplavech řeky Belé v Tatrách v závislosti na vývoji řečiště a hydrologické periodicitě toku. Definuje tzv. „účinnou amplitudu vodního stavu" a detailně řeší nejen zonaci porostů na příčném profilu řeky, kterou doplňuje rhizologickými transekty, ale také složení vegetačních porostů na podélném profilu. Podrobnou ekologickou a fytocenologickou charakteristiku porostů *Phalaris arundinacea* na aluviálních náplavech středního toku Berounky představuje Kopecký (1961). Řeší zejména vzájemné vztahy mezi rostlinami a ekotopem, vysvětluje vliv porostů na sedimentační činnost řeky a na počáteční stádia pedogeneze. Studiem vegetace podél transektů napříč říčními údolími v prostoru NP Podyjí se zabývá Chytrý (1999), rozšíření vegetace v údolí Vltavy v závislosti na abiotických faktorech prostředí zkoumá Zelený (2002). K dalším autorům studujícím rozšíření vegetace v údolních nivách České republiky patří např. Blažková (1964), Husová (1968), Chytrý a Vicherek (1996), Lacina (2000b).

Základní principy

Rozšíření druhů a složení vegetačních porostů na dnech říčních údolí je výsledkem prostorové heterogenity, která vzniká v důsledku rozdílných hydrologických podmínek a různé intenzity disturbancí v podobě fluviálně-geomorfologických procesů (Hupp, Rinaldi 2007, Lite et al. 2005, Tabacchi et al. 1996). Zrnitost půdního substrátu, konkrétní hydrologické



Obr. 4 Charakteristická sekvence fluviálních tvarů na povrchu údolního dna: CB – dno říčního koryta, DB – štěrková lavice v korytě toku, AS – horní okraj koryta (horní povodňové koryto), AB – břeh, agradační val, FP – údolní niva, T_L – nižší terasa, T_U – vyšší terasa, HL – údolní svah (Hupp, Osterkamp 1996).

procesy operující na daném místě a topografie terénu (relativní výška nad povrchem údolní nivy) dohromady tvoří předpoklady, které následně dávají vzniknout typickým geomorfologickým tvarům, jež jsou iniciovány a následně udržovány působením fluviálních procesů. S rostoucí relativní výškou nad úrovní nivy a zvětšující se vzdáleností od říčního koryta klesá délka trvání inundací a jejich četnost. V důsledku těchto změn je možno vypozorovat na dně říčních údolí charakteristickou sekvenci fluviálních tvarů (zjednodušeně: štěrková lavice v korytě toku - povrch údolní nivy - říční terasa), jež je výsledkem rozdílných hydrologických procesů působících na konkrétním místě. V důsledku těchto změn v hydrologických podmínkách je možné vztahovat k danému fluviálnímu tvaru specifické seskupení rostlinných druhů, určitý typ vegetace (Hupp, Rinaldi 2007). Pravděpodobnost, že daný rostlinný druh osídlí konkrétní tvar reliéfu, je závislá především na dvou hlavních faktorech: 1) na vhodnosti daného místa pro vyklíčení a následné uchycení mladého semenáčku a 2) na podmínkách okolního prostředí, které umožní přetrvání mladé rostliny alespoň do reprodukčního věku (Hupp, Osterkamp 1996). Výskyt jednotlivých rostlinných druhů je rovněž limitován rezistencí druhu vůči disturbanci a stresu a snášenlivostí druhu k dalším, biotickým interakcím, jako je např. mezidruhové konkurenci. V neposlední řadě hraje také významnou roli dostupnost diaspor. Přítomnost daného rostlinného druhu na konkrétním tvaru reliéfu je nicméně významným ukazatelem specifických hydrogeogmorfologických podmínek konkrétního tvaru reliéfu. Druh vyskytující se na konkrétním typu reliéfu v údolní nivě má tedy jistou vypovídací schopnost a může být použit jako indikátor konkrétních hydrologických podmínek daného místa (Hupp, Osterkamp 1985, Hupp, Rinaldi 2007). Díky znalostem vztahů mezi vegetací a tvarem reliéfu lze rovněž vyvozovat aktuální stavy vegetačních porostů po ničivých událostech jako mimořádné povodně, sesuvy, atd. (Lacina, Kirchner 2001).

2.2.4 Sukcese v říční krajině

> *„ ... jedna skupina rostlinných druhů se uchytí a je následně nahrazována jinými skupinami rostlin dokud není dosaženo rovnovážného stádia – klimaxu ...“*
> *Clements (1916)*

Přehled dosavadního výzkumu

Procesy postupného nahrazování rostlinných společenstev jinými v průběhu času směřující k dynamické rovnováze byly již od počátku minulého století předmětem vědeckého zkoumání. Jeden z prvních podrobných popisů rostlinné sukcese představil Clements (1916), který ji označil za vysoce uspořádaný a zákonitý proces srovnatelný s ontogenezí organismu, v jehož průběhu se střídají jednotlivá společenstva jako ustálená stádia. Ačkoli byl tento pohled na změny ve struktuře rostlinných společenstev kritizován již od samého počátku, Clementsův model označovaný také jako organismální přetrvával ještě několik desetiletí a ovlivnil smýšlení mnoha rostlinných ekologů. Proti Clementsově teorii sukcese vystoupil velmi záhy Gleason (1926), který předložil individualistický koncept rostlinných společenstev, ve kterém zdůrazňoval jedinečné a originální chování jednotlivých rostlinných druhů a velký význam připisoval náhodným událostem. Drury a Nisbet (1973), autoři tzv. redukcionistického pojetí, vysvětlují procesy sukcese rozdílnou růstovou rychlostí, délkou věku a různou adaptační schopností druhů na gradienty prostředí. V druhé polovině dvacátého století byly vyvinuty různé koncepty, jejichž cílem bylo popsat proces sukcese některým z existujících matematických modelů (Usher 1979, van Hulst 1979). Významně ovlivnil studium vegetační dynamiky van der Valk (1981), který předložil kvalitativní model sukcese založený na bázi životních strategií jednotlivých druhů.

Množství prací dokumentuje procesy rostlinné sukcese v říčních nivách z nejrůznějších hledisek. Řada z nich věnuje pozornost roli fluviálně geomorfologických disturbancí – např. Baker, Walford 1995, Bornette et al. 1994, Czerepko 2008, Chiarello et al. 1998, Jones, Sharitz 1998, McDonnald 2001, Robertson, Augspurger 1999, Turner et al. 1998, Whited et al. 2007, Yin 1998. Gregory (1992) vnímá říční krajinu jako „prostorovou a časovou mozaiku hydrologicko-geomorfologických procesů“ a uvádí, že fluviální disturbance působící v poříční krajině jsou hlavním iniciátorem ekologické sukcese. Hupp (1992) považuje fluviálně-geomorfologické procesy za hlavní hybnou sílu v procesu rekolonizace ripariální zóny vegetací, která tyto procesy zpětně ovlivňuje. Yin (1998) zkoumá geomorfologické efekty rozsáhlé povodně na Mississipi v roce 1993 a konstatuje, že tato mimořádná pulzní disturbance byla startovacím mechanismem pro sukcesní vývoj vrbo-topolového luhu podél upraveného vodního toku. U nás nejstarší prací v tomto směru je studie Kliky (1936), zabývající se sukcesí vegetace na říčních náplavech v centrální části západních Karpat. Detailní rozbor sukcesních procesů na aluviálních náplavech řeky Belé v Tatrách podává Jeník (1955), který zdůrazňuje význam periodicity vodního toku a charakter řečiště. Vývoj vegetačního krytu a ucelenou fytocenologickou charakteristiku porostů *Phalaris arundinacea* na náplavech Berounky podává Kopecký (1961). Sukcesi společenstev v polabských aluviálních lukách řádu Molinietalia dokumentuje Černý (1999). Vývojem vegetačního krytu povodňového koryta Bečvy po záplavách v roce 1997 se zabývá Lacina (1999, 2000a, 2004). Vývoj měkkého luhu v nivě Bečvy iniciovaného povodní v roce 1997 studuje Klečka (2004). Sukcesi po záplavách v roce 1997 a

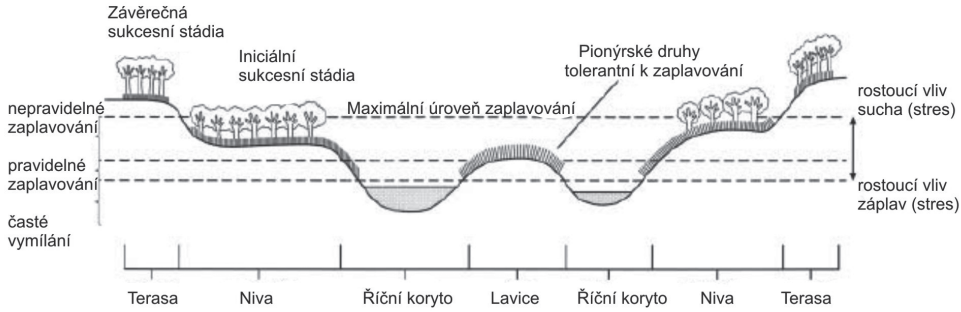
2002 v nivě Tiché Orlice popisuje Kovář et al. (1998, 2002). Rekolonizační procesy vegetace po mimořádné povodňové disturbanci jsou také hlavními tématy prací také Blažkové (2003), Janouškové (2001), Koppové (2001) a Kouteckého (2003).

Rostlinná sukcese v kontextu dynamiky říčních niv

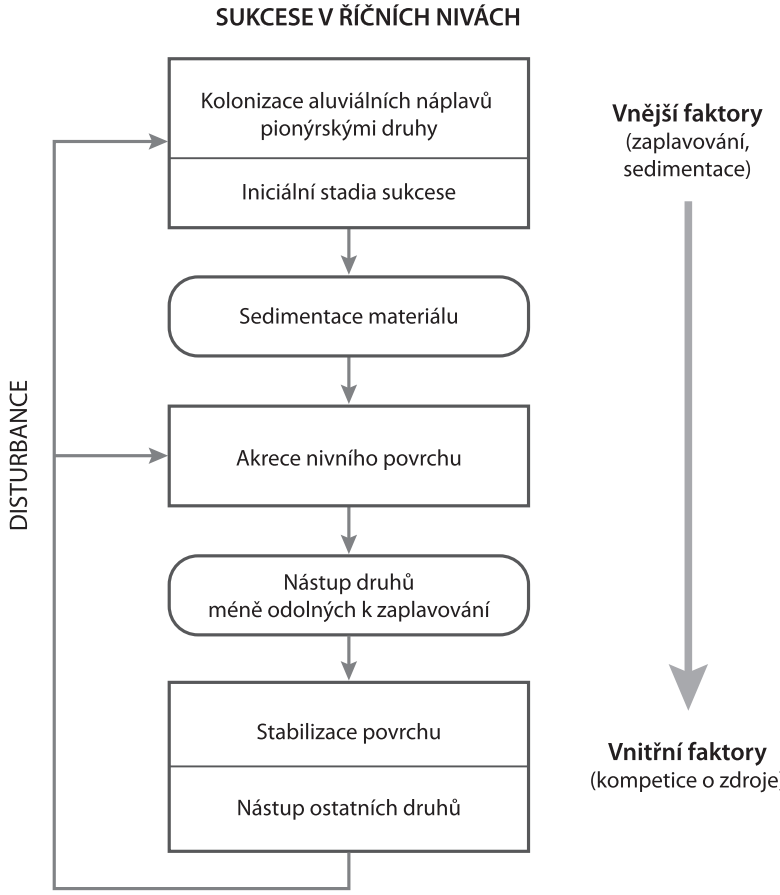
Procesy sukcese hrají podle řady autorů spolu s přirozeným hydrologickým režimem klíčovou roli v časoprostorové heterogenitě, která je základním atributem říčních krajin (Salo et al. 1986, Ward, Stanford 1995, Whited et al. 2007). Stěžejní roli v sukcesních procesech v prostoru říčních niv mají hydrologické disturbance, povodně, které svými destruktivními účinky opakovaně zmlazují starší sukcesní formace a znovu je navracejí do pionýrských stádií (Hupp 1992, Jeník 1955, Karrenberg et al. 2002, Steiger et al. 2005). Z tohoto hlediska lze povodně považovat za velmi významný faktor, který přispívá k udržování vysoké druhové diverzity v říčních krajinách. Zvýšené průtoky způsobují erozi na březích a tento erodovaný materiál je následně ukládán ve formě lavic v korytě toku, případně i po celém povrchu nivy (při vysokých povodňových průtocích). Těmito mechanismy vznikají neustále nové plochy, které jsou následně kolonizovány rostlinnými společenstvy. Akumulace nově uložených sedimentů, jež mají nízkou elevaci (štěrkové lavice), jsou osídlovány pionýrskými druhy rostlin, které dobře snáší pravidelné disturbance v podobě zaplavování. Se vzrůstající relativní výškou nivy směrem od říčního koryta a narůstajícím stabilnějším reliéfem se začíná vyskytovat větší množství druhů, které jsou méně tolerantní k zaplavování (viz obr. 5).

Obecné schéma rostlinné sukcese v prostoru ripariální zóny popisuje např. Hughes (1997) nebo Tabacchi et al. (1998). Hydrologické disturbance vytvářejí nová místa, která jsou následně kolonizována pionýrskými druhy vegetace. Tato fáze rekolonizačního procesu závisí na uspořádání terénu a vzdálenosti kolonizované plochy od zdroje rozmnožovacích částic. Podstatným faktorem je také životní strategie, která ovlivňuje zejména počáteční fáze ecese (uchycení). Po určitém časovém období zpravidla začne docházet k mezidruhové konkurenci, v důsledku které jsou konkurenčně slabší druhy vytlačeny silnějšími. S postupným nárůstem hustoty porostu jsou společenstva více odolná disturbancím s nižší intenzitou. Pravděpodobnost, že bude konkrétní biocenóza destruována, se snižuje od pionýrského stádia k vyzrálému. Pozdější stádia sukcese se vyznačují homogenními společenstvy, která jsou řízena převážně autogenními procesy, a jsou stabilizována, dokud se nevyskytne disturbance vyšší intenzity, která je potom hlavním kontrolním mechanismem pro opětovné obnovení sukcesního stádia (Tabacchi et al. 1998).

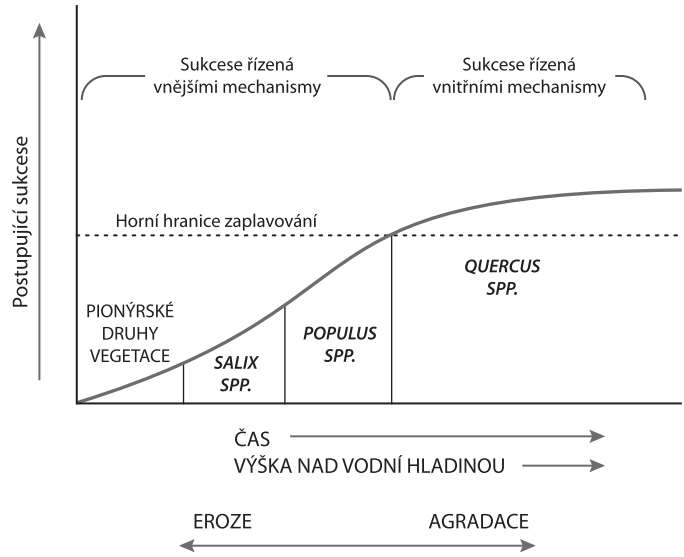
Jak již bylo uvedeno výše, rekolonizační procesy jsou závislé na sedimentaci jemnozrnného materiálu, která je urychlována přítomností vegetace. Plošky jemnozrnných sedimentů na povrchu štěrkových lavic hrají podstatnou roli vzhledem k tomu, že zadržují potřebnou vlhkost a dostupné živiny pro klíčící semena a mladé semenáčky. Konkrétní příklad úzkého vztahu mezi depozicí sedimentů a ekologickými procesy na příkladu rekolonizace štěrkových lavic popisují Kopecký (1961) nebo Girel et al. (1997). Významným druhem z tohoto hlediska je *Phalaris arundinacea*, jejíž mladá stádia vyrůstají v centrálních částech štěrkových lavic a vytváří kolem sebe plochy jemných sedimentů, na kterých se následně uchytí *Calamagrostis sp.* a *Festuca arundinacea*. Mezi těmito prvními průkopníky dochází ke zvýšené míře sedimentace a prostory jsou následně kolonizovány druhy jako je *Ranunculus repens* a *Deschampsia caespitosa*. Tyto pionýrské druhy postupně stabilizují povrch lavice pro invazi dalších dřevin, jako jsou např. *Salix* a *Populus* (Girel et al. 1997 in Richards et al. 2002). Dynamika společenstev v prostředí aktivní zóny říčního koryta (např. štěrkové lavice) je v



Obr. 5 Profil říčním koridorem; místa s různou intenzitou hydrologických disturbancí jsou kolonizována různými druhy rostlin (upraveno podle Francis 2006).



Obr. 6 Obecný model sukcese na úrovni říčních niv (upraveno podle Tabacchi et al. 1998).



Obr. 7 Vnější a vnitřní mechanismy ovlivňující sukcesi v korytě toku (upraveno podle Francis 2006).

raných fázích sukcese silně řízena zejména vnějšími faktory – hydrologickými a geomorfologickými disturbancemi, kterými jsou zejména zaplavování a depozice sedimentů. Postupně, se zvyšující se elevací fluviálního tvaru nad vodní hladinou a zvětšující se stabilitou, ke které dochází v souvislosti s postupující agradací, přebírají kontrolu nad procesy sukcese vnitřní mechanismy, vyvolané samotnou vegetací. Stabilita fluviálního tvaru je podle mnohých autorů (např. Robertson, Augspurger 1999) důležitým činitelem, který ovlivňuje charakter převažujících procesů (vnějších či vnitřních), odpovědných za řízení dynamiky rostlinných společenstev. Např. podle Francise (2006) je po dosažení určité stability reliéfu dynamika společenstev řízena převážně mezidruhovou konkurencí o zdroje. Než je dosaženo tohoto „prahu stability", jsou procesy sukcese řízeny výhradně vnějšími mechanismy – společenstva jsou nahrazována např. v důsledku změn zrnitostního složení substrátu a půdní vlhkosti, jež jsou způsobeny procesy sedimentace a zaplavování.

2.2.5 Biodiverzita říční krajiny

> *„Vysoká diverzita deštných pralesů a korálových útesů existuje jen díky tomu, že jsou tato společenstva udržována v nerovnovážném stavu" J. H. Connell (1978)*

Vysoká úroveň časové a prostorové heterogenity činí z říčních krajin jedny z druhově nejbohatších ekosystémů (Salo et al. 1986). Přirozená dynamika fluviálních procesů (periodické zaplavování, migrace koryta) má zásadní roli při udržování pestré mozaiky biotopů v rozličných sukcesních stádiích a lze ji proto považovat za základní faktor ovlivňující vysokou biodiverzitu říčních krajin (Ward et al. 2002). Významnou roli hraje také hydrologická spojitost, která je klíčová pro výměnu látek, energií a organismů mezi jednotlivými biotopy (Amoros, Bornette 2002).

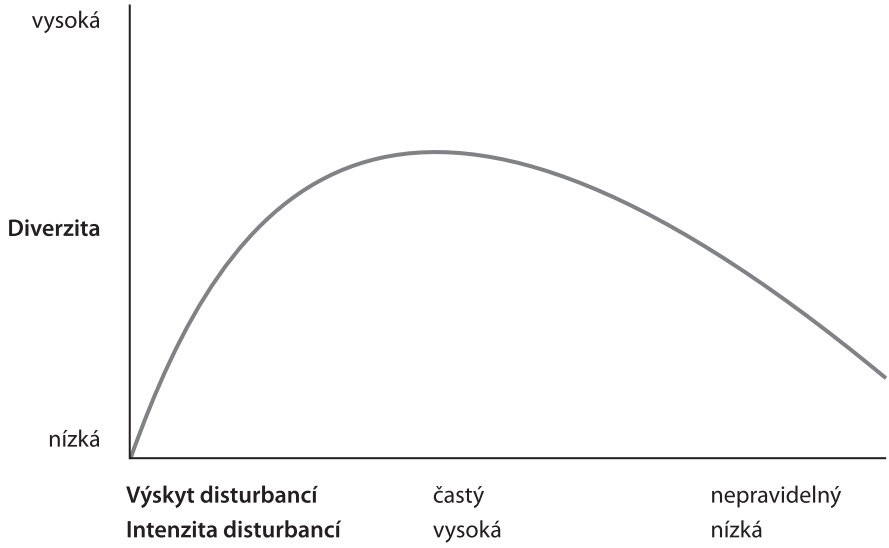
Přehled dosavadního výzkumu

Faktory ovlivňující biodiverzitu v říčních systémech, jakož i biodiverzita sama, byly předmětem četných studií již od počátku dvacátého století. Vliv biotických činitelů (typ chorie, vliv invazních druhů rostlin, životní strategie) na diverzitu nivních porostů detailně studoval na skandinávských vodních tocích Nillson et al. (1989). Účinky fluviálních disturbancí na druhovou diverzitu rostlinných populací jsou námětem celé řady výzkumů (Baker 1988, Décamps, Tabacchi 1994, Hupp 1990, Patten 1998). Bendix (1997) uvádí, že diverzita v povodí je kontrolována zejména systematickými změnami hydraulických proměnných směrem dolů po toku (hloubka proudění, spád toků a průtok), nicméně výsledné zákonitosti závisí na měřítku povodí a účinnosti povodňového režimu. Ve svém výzkumu se zabývá analýzou dvou vodních toků v Kalifornii a shledává, že diverzita narůstá směrem po toku dolů, což připisuje narůstající síle vodního toku, vyvolané lokálními podmínkami omezeného skalního dna. Rovněž Hupp (1982), který studoval druhovou bohatost podél vodních toků ve Virginii, uvádí, že diverzita vykazuje nejvyšší hodnoty v silně zaplavovaných říčních úsecích s velkým spádem. V obou těchto případech dosahuje druhová diverzita prokazatelně vyšších hodnot v úsecích s vysokými hodnotami disturbancí, než je tomu – podle Connellovy hypotézy (1978) – v místech se střední mírou disturbancí (viz níže). Tento jev autor vysvětluje tím, že střední míra je relativní pojem a je značně závislá na měřítku pozorování. Mezi další významné autory popisující druhovou diverzitu v říčních krajinách v závislosti na různých faktorech prostředí patří např.: Décamps et al. 1995 (průtokový režim), Dollar et al. 1992, Duncan 1993, Hey et al. 1994 (regulace průtoků), Hughes 1990, Kalliola, Puhakka 1988 (zrnitost půdního substrátu), Medley 1992 (vliv povodní), Salo et al. 1986 (laterální eroze), Stromberg, Patten 1991.

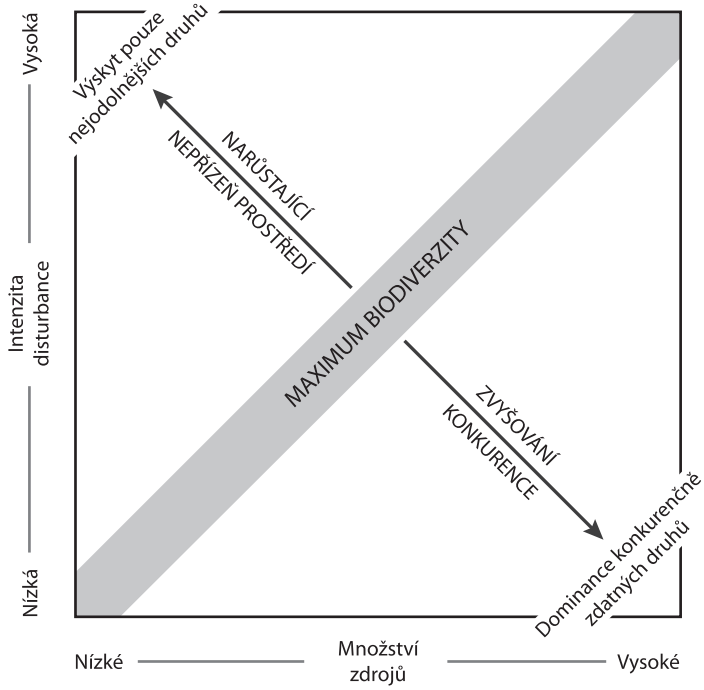
V ČR se problematice druhové diverzity v říčních údolích Dyje v NP Podyjí podrobně věnoval Chytrý (1994), faktory ovlivňující druhovou bohatost v údolí Vltavy zkoumal Zelený (2002). Vlivem reliéfu na diverzitu vegetace se zabýval také Kučera (1997). Změny diverzity v průběhu sukcese zkoumali Lepš a Štursa (1989) a Prach (1985, 1987).

Základní hypotézy

Klasickým modelem predikujícím zákonitosti druhové diverzity je **hypotéza střední míry disturbance** (Intermediate Disturbance Hypothesis, Connell 1978), vyvinutá v sedmdesátých letech americkým biologem Josephem Connellem. Tento model předpovídá nízkou míru biodiverzity v biotopech, které jsou vystaveny vysoké disturbanci, protože zde přežívá pouze úzká škála nejodolnějších druhů. Rovněž v prostředí s malým výskytem disturbance je podle této hypotézy diverzita společenstva nízká, neboť zde dochází k uniformitě biotopu a určitá konkurenčně silnější skupina druhů postupně ovládne zdroje (obr. 8). Druhová diverzita je nejvyšší na stanovištích se střední mírou disturbance, toto prostředí umožňuje koexistenci pestré škály různorodých taxonů s odlišnými životními strategiemi, jež jsou schopny tolerovat dané podmínky, přičemž žádný z taxonů neovládne plně společenstvo. Tento model byl vyvinut pro ekosystémy tropického klimatu (deštné pralesy a korálové útesy), nicméně do dnešní doby bylo provedeno velké množství výzkumů také v prostředí podmínek mírného pásma, podporujících tuto hypotézu. Např. Gregory et al. 1991 aplikoval tento model na dynamické prostředí říční nivy: „... podél transektu situovaného kolmo na koryto vodního toku je patrné, že ... nejnižší počet druhů se vyskytuje na vysoce disturbovaných akumulacích štěrkových lavic situovaných v řečišti vodního toku, nejvyšší na okrajích koryta, středně disturbovaných povodněmi. Průměrný počet druhů klesá směrem k říčním terasám, kde je výskyt pravidelných disturbancí v podobě povodní mnohem řidší ...“ (Gregory et al. 1991).



Obr. 8 Model hypotézy střední míry disturbance (upraveno podle Connel 1978).



Obr. 9 Souvislosti mezi rozsahem disturbancí, zdrojů a biodiverzitou (upraveno podle Ward et al. 1999).

Vannote et al. (1980) prokázal, že největší druhová bohatost v říčních systémech se nachází ve středních úsecích řek. Také Nilsson et al. (1989, 1991) částečně potvrdil tuto hypotézu na příkladu diverzity břehových a doprovodných porostů řek v severním Švédsku. Planty-Tabacchi et al. (1996) rovněž popisuje podobné zákonitosti v rozložení druhové diverzity v oblastech francouzských a severoamerických řek v souladu s Connellovou hypotézou. K obdobným závěrům dospěli také další autoři (Lite et al. 2005, Tabacchi et al. 1996). Existuje však i množství provedených výzkumů, které hypotézu střední disturbance nepotvrdily – zejména prováděné v povodích menších měřítek – např. Baker (1990), Bendix (1997), Hupp (1982), Nilsson et al. (1989). Dalším modelem je **model dynamické rovnováhy** (Dynamic equilibirum model, Huston 1979, 1994), podle kterého počet druhů na konkrétním místě kolísá podle míry disturbance a dostupných zdrojů. Při vysokých disturbancích je diverzita největší v prostředí, které disponuje vydatnými zdroji (vysoká míra růstu populace), zatímco při nízkých disturbancích se maximální množství druhů nachází v biotopech s řídkými zdroji. Jinak řečeno, společenstva strukturovaná zejména abiotickými faktory převládají v biotopech s vysokou mírou disturbance a nízkým počtem zdrojů, zatímco interaktivní společenstva se silnými biotickými interakcemi převládají v místech s nízkou mírou disturbance a početnými zdroji.

Biodiverzita řek napříč celou Evropou byla velmi vážně ohrožena v minulých desetiletích zejména modifikacemi říčních koryt (napřimováním a opevňováním) a změnou z tradičních postupů zemědělství k intenzivním způsobům hospodaření (meliorace, používání chemických hnojiv). Velmi silně narušila vysokou časovou a prostorovou heterogenitu vodních toků také výstavba přehrad a nádrží (Johnson 2002).

2.3 Management a ochrana říčních systémů

2.3.1 Změny v přirozeném průtokovém režimu vyvolané antropogenní činností a následné diskrepance v říčních krajinách

> *„Žádný druh na planetě Zemi neovlivnil tak podstatným způsobem stabilitu, dynamiku, a fungování ekosystémů jako člověk a žádný ekosystém na zemském povrchu není uchráněn pronikavého lidského vlivu.“ Steiger et al. 2005, s. 731*

Úpravy toků, prováděné masivně zejména v druhé polovině 20. století, zcela narušily dynamickou rovnováhu hydrologických procesů, což následně vyvolalo rozsáhlé změny ve specifických ekologických podmínkách říčních niv. Většina našich vodních toků byla nešetrně napřimována, zahlubována a upravována opevňováním břehů do nepřirozených tvarů. Tyto necitlivé zásahy, které nerespektovaly přirozenou geomorfologii toků, změnily velikost a četnost průtoků a snížily jejich přirozenou variabilitu. Došlo k zamezení povodňových rozlivů do různých částí nivy, k potlačení hydrologické konektivity, což následně negativně ovlivnilo četná nivní společenstva rostlin i živočichů. Ztráta spojení nivy s vodním tokem výrazně zasáhla do životního cyklu mnoha rostlin a způsobila postupné vysychání, neefektivní rozptyl semen, chybné klíčení, zástavu růstu až postupný zánik. Se změněnými hydrologickými podmínkami postupně zanikla celá řada rozmanitých biotopů, typických pro heterogenní poříční krajinu. Vlastní vodní tok - životodárná páteř říční krajiny - byl často zredukován jen na strohý útvar lichoběžníkovitého tvaru, na jehož březích přežívaly jen rostlinné druhy, které byly schopny přežít v tomto neměnném prostředí, postrádajícím jakékoliv přirozené změny. Že elimina-

ce povodňových rozlivů negativně ovlivnila také živočichy, dokladuje Krapu et al. (1984) in Poff et al. (1997) na případu z USA. Stabilizování průtoků na řece Platte vyvolalo rapidní kolonizaci štěrkových lavic, které vyústilo ve zúžení koryta až o 85 % během několika málo desítek let. Lavice původně sloužily jako hnízdní biotop ohroženým druhům kulík *Charadrius melodius* a rybák *Sterna antillarum*. Jeřáb *Grus canadensis*, jehož výskyt činil z řeky Platte vyhledávané místo, z těchto lokalit zcela vymizel.

Na tocích ležících pod **vodními elektrárnami** naopak vznikly v souvislosti s chodem elektráren extrémně vysoké hodnoty denních průtoků, které však nelze přirovnávat k přirozeným průtokům v říčních systémech. Jedná se o extrémně drsné disturbance a populace organismů, žijících v tomto prostředí, vykazují vysokou mortalitu v důsledku zvýšeného fyziologického stresu, který pro ně představují jak extrémně vysoké průtoky, tak následné nepřirozeně rychlé poklesy vodní hladiny. Negativní důsledky na morfologii a hydrologii řek mají také výstavby **přehradních nádrží**. Zejména podhorské a horské toky, pro které je charakteristický značný sklon dna a rozkolísanost průtoků, transportují značné množství splavenin (valouny, říční štěrk, jemné částice). Hráz přehrady tento transport splavenin přerušuje, splaveniny sedimentují na dně nádrže a pod hrází nastává značný splaveninový deficit. V důsledku toho se vodní tok začne obohacovat o splaveniny hloubkovou erozí. Tento proces je dobře patrný pod přehradní nádrží Morávka v Beskydech, kde se vodní tok zahloubil o několik metrů (z toho při povodni v r. 1997 zhruba o 1,5 m). S rostoucím zahlubováním toku se zrychluje odtok povodňových průtoků, poněvadž voda se nemůže rozlévat do inundačního pásma a dno tvořené nepropustnými vrstvami neumožňuje průsak do podzemních vod. Vodě také nekladou odpor mohutné štěrkové náplavy. Tímto procesem přehradní nádrže mohou ovlivňovat také hladinu podzemní vody, která se zahloubením toku klesá. V konečném důsledku potom může docházet k vysušování svrchních vrstev půdy, k jejich přehřívání vlivem zvýšeného tepla, k rychlejšímu rozkladu organických látek, a rovněž k ochuzování půdy o tyto látky, které jsou odtud vyplachovány do vodních toků, kde podporují eutrofizaci. Přehrady rozdělují vodní tok na dvě samostatné části a trvale tak přerušují jeho kontinuitu. Takto přehrazený tok neplní funkci spojnice v krajině (pro tok látek, informací a energií) a ztrácí schopnost plnit funkci biokoridoru. Znemožňuje vodním živočichům migraci, zamezuje kontaktu jedinců v prostorově oddělených populacích téhož druhu. Pod hrází přehrady dochází k změně chemismu i teploty vody, což může mít za následek časový posun v rozmnožování některých vodních živočichů. Dochází k nevratné změně původních ekosystémů, a to nejen ve vodním toku, ale také v bezprostředně přiléhajícím území, které je tímto tokem ovlivňováno. Konečným důsledkem je vážné narušení původního ekosystému a snížení biodiverzity celé údolní nivy. Diskuze o nejen ekonomicky, ale také o ekologicky využitelných strategiích ve vodohospodářství jsou nezbytné a měly by vyústit ve snahy o kompromisní řešení mezi technickými a ekologickými opatřeními (Buček 1997).

Říční ostrovy – ohrožené plochy v krajině?

Říční ostrovy, „samostatné útvary v rámci říčních systémů, na jejichž povrchu dominuje vegetace dřevinného charakteru“ (Ward et al. 2001), se narozdíl od štěrkových lavic, které mají vegetační kryt vyvinutý v mnohem menší míře nebo jej zcela postrádají, vyznačují vyšší mírou stability. Ward et al. (2001) vymezuje čtyři hlavní mechanismy pro tvorbu a udržování ostrovů v říčních systémech: 1) přirozený povodňový režim, 2) dostatečný zdroj sedimentů, 3) neomezené říční koryto vodního toku a 4) zdroj dřevní hmoty uvolňované do koryta. V průběhu minulých desetiletí byla většina evropských vodních toků nešetrně regulována, což následně

Obr. 10 Řeka Opava u obce Široká Niva na jaře 2007.

vyvolalo rozsáhlé změny ve specifických fluviálních a ekologických podmínkách říčních systémů. Regulace povodňových průtoků snížila intenzitu a četnost povodní, čímž se také snížil pravidelný přísun sedimentů do vodního toku, koryta byla zpevněna ve snaze zabránit boční erozi břehů. V těchto podmínkách se říční ostrovy staly takřka „ohroženým krajinným prvkem" – důkazem je např. Dunaj na území Rakouska, který čítal v minulých stoletích zhruba 2000 ostrovů, do dnešní doby se jich zachovalo pouze šest (Tockner, Stanford 2002). Cílem současných ochranných snah by nemělo být uměle vytvářet říční ostrovy, ale spíše obnovovat podmínky a ekologické procesy, které umožňují vodním tokům formovat tyto krajinné elementy "svými vlastními silami" (Ward et al. 2001).

2.3.2 Význam přirozeného průtokového režimu pro ekologické procesy v říčních ekosystémech

> *„Znovunavrácení ekologické integrity říčních ekosystémů je plně závislé na jejich přirozené dynamice"* — *N.L. Poff et al.1997*

Přirozená proměnlivost průtoků v říčním korytě vytváří a udržuje dynamické podmínky v biotopech říčního koryta a údolní nivy, které jsou nezbytné pro existenci rostlinných i živočišných druhů, jež tato stanoviště osidlují. Trvání specifického průtoku často určuje jeho význam a následné ekologické procesy. Rozdíly v toleranci k dlouhotrvajícímu zaplavení povoluje četným rostlinám, vodním bezobratlým a také rybám přetrvávat v lokalitách, ze kterých by jinak byly vytlačeny dominantním, ale méně tolerantním druhem. Načasování průtoku určité velikosti je ekologicky kritickou záležitostí, poněvadž životní cykly mnoha organismů jsou nastaveny tak, aby se průtoku dané intenzity buď zcela vyhnuly nebo z něj pro svou existenci vytěžily maximum. Přirozený průtokový rytmus v říčních korytech může být vnějším podnětem pro zahájení rozmnožovacího procesu u mnoha druhů ryb, např. střevle potoční, stejně jako pro vylíhnutí či migraci dalších vodních organismů (Trépanier et al. 1996). Podle Poffa et al. (1997) přirozené sezónní kolísání průtoků může zabraňovat úspěšnému uchycení nepůvodních druhů, které pro úspěšné dokončení rozmnožovacího cyklu a následné uchycení vyžadují odlišné průtokové podmínky. Příklad lokálního vymizení autochtonního druhu a jeho

Obr. 11 Řeka Tagliamento v severovýchodní Itálii je jednou z posledních evropských řek s vysokým stupněm hydro-geomorfologické dynamiky (foto K. Tockner 2003).

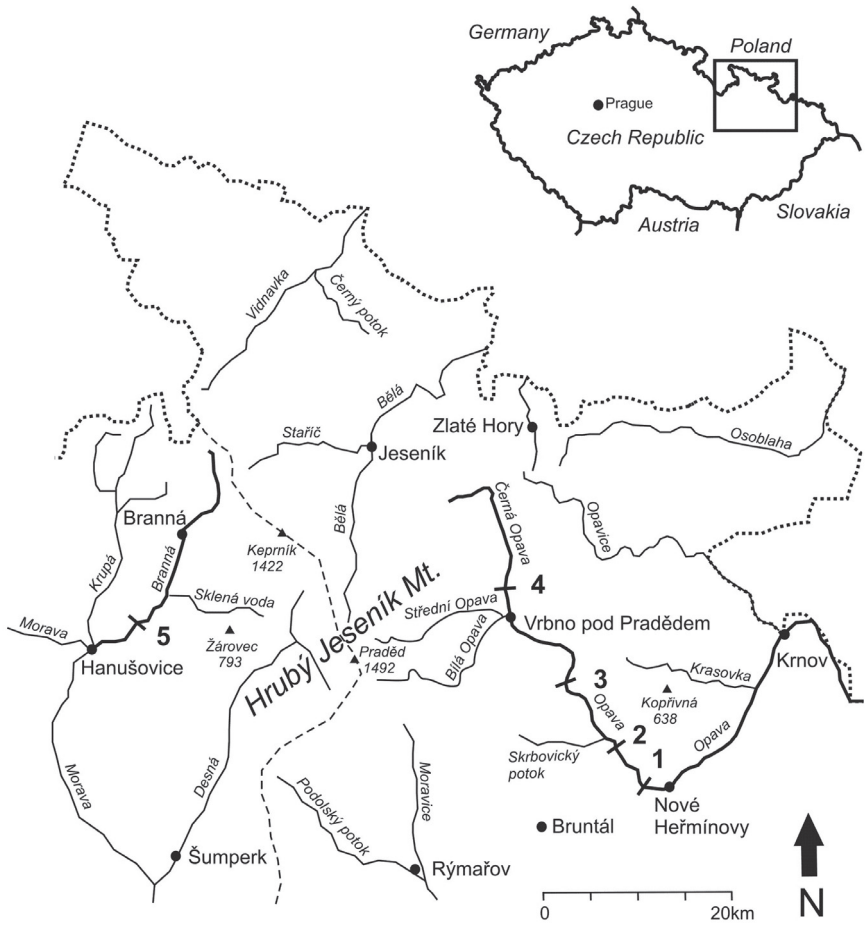
postupné nahrazení invazním druhem v důsledku změny průtokového režimu dokumentuje Meffe (1984). Na několika vodních tocích amerického středozápadu, kde bylo sezónní kolísání průtoků zregulováno výstavbou přehradní nádrže, došlo k postupnému přemnožení nepůvodní introdukované ryby *Gambusia affinis* na úkor *Poeciliopsis occidentalis*, která v tomto úseku zcela vymizela. V úsecích s přirozeným sezónním chodem průtoků přitom původní druh nadále přetrvával.

Mnoho rostlinných druhů, vyskytujících se v nivách vodních toků, má svůj životní cyklus (kvetení, disperze semen, vyklíčení, růst semenáčků) uzpůsobený na určitý specifický sezónní chod průtoků. Změny průtokových podmínek významně ovlivňují existenci topolů (*Populus sp.*), jejichž uchycení je vázáno na relativně krátkou dobu po jarních povodních, kdy jsou nejvíce k dispozici holé vlhké půdy aluviálních nánosů. Náhlý pokles vodního stavu související s ustupující vodní hladinou po jarní povodni se při fázi růstu semenáčků může stát kritickým, neboť jejich úspěšné zakořenění je na míře půdní vlhkosti úzce závislé (Mahoney, Rood 1992). Produktivita břehových porostů a lužních lesů je do velké míry ovlivněna chodem průtoků, a bylo zjištěno, že může prudce vzrůst v případě, že během růstové fáze dojde ke krátké inundaci (Molles et al. 1995 in Poff et al. 1997). Pochopení souvislostí mezi reprodukční fenologií nivních druhů a přirozeným hydrologickým režimem řeky je klíčové k tomu, aby revitalizační opatření byla úspěšná.

Zásahy člověka do průtokových režimů řek vyvolaly dalekosáhlé geomorfologické a ekologické změny nivních ekosystémů. Napřimování toků, rozsáhlé meliorace, výstavba mohutných přehradních nádrží a expanze obyvatelstva do inundačních prostorů údolních niv jsou primárními příčinami, které vedly k narušení dynamické rovnováhy říčních systémů. Neblahé dopady těchto postupů dnes zakouší i civilizace prostřednictvím ničivých povodní, jejichž intenzita a četnost v důsledku změněných podmínek narůstá. Zásadní a zcela nezbytné je chránit přirozený hydrologický cyklus řek. Opětovné dosažení přirozených průtokových poměrů a následné navrácení ekologické integrity do původního stavu by se mělo stát hlavním cílem revitalizačních opatření a výzvou pro vědce, ekology i vodohospodáře.

3 Studovaná oblast

Zájmové území je situováno v severovýchodní části České republiky, v oblasti podhůří Hrubého Jeseníku (obr. 12). Jedná se o **tři úseky na horním toku Opavy** mezi obcemi Vrbno pod Pradědem a Nové Heřmínovy, **úsek dolního toku Černé Opavy**, který je lokalizován zhruba 800 m nad obcí Mnichov asi 5 km severně od Vrbna pod Pradědem a **úsek řeky Branné** mezi osadou Potůčník a obcí Jindřichov zhruba 3 km od Hanušovic. Všechny tyto vodní toky byly silně postiženy mimořádnou povodní v červenci v roce 1997 a ve všech výše zmíněných úsecích, které jsou situovány mimo intravilán obcí, nebyly po povodni prováděny technické úpravy koryta a říční niva byla ponechána v obnoveném renaturalizovaném stavu.



Obr. 12 Vymezení studované oblasti a jednotlivých říčních úseků.

Obr. 13 Povodeň v červenci 1997 – úsek mezi obcemi Karlovice a Široká Niva (foto archív sdružení Sojka, červenec 1997).

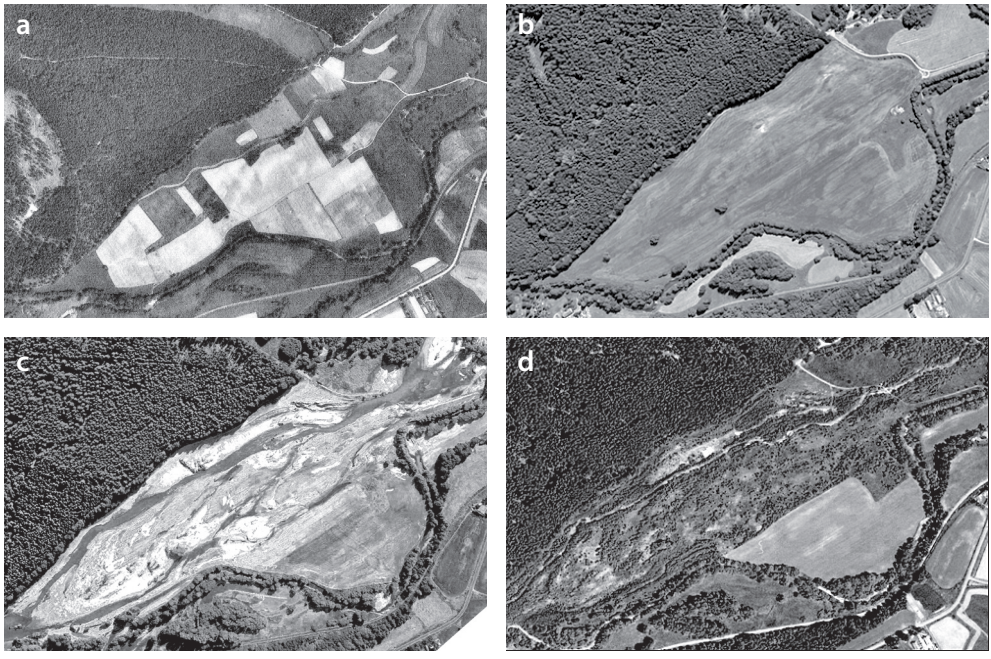
Povodeň 1997

Dlouhotrvající extrémní srážky na počátku července v roce 1997 byly příčinou vzniku mimořádné povodně, která co do velikosti postiženého území, množství srážek, hodnot kulminačních průtoků a objemů odtoku nemá na území Moravy obdobu od počátku použitelných pozorování, tj. od osmdesátých let 19.století. Extrémnost srážek potvrzují rekordní úhrny naměřené ve dnech 4. až 9. července 1997 v Moravskoslezských Beskydech (Šance 617 mm, Lysá hora 586 mm) a v Hrubém Jeseníku (Jeseník 512 mm, Rejvíz 511 mm, Videlské sedlo 501 mm). Absolutně nejvyšší jednodenní úhrn srážek byl zaznamenán 6.července na Lysé hoře (233,8 mm). Infiltrační schopnost půd v postižených povodích Moravy a Odry byla ovlivněna předchozími srážkami z konce června, čímž byla schopnost vsaku při následujících extrémních srážkových úhrnech výrazně omezena. Kombinace těchto podmínek s mimořádnou synoptickou situací dala vzniknout nebývale rychlému nárůstu ve vývoji průtoků.

Srážkový úhrn ve dnech 4. až 8. července 1997, který zformoval hlavní vlnu červencové povodně, byl 320 mm. Na řece Opavě překonával maximální průtok stoletou úroveň od horního toku až po ústí Odry, v Krnově byl překročen 700letý průtok s hodnotou 375 m^3/s (Hrádek 2000). Průměrný dlouhodobý roční průtok v hydrologické stanici Opava-Karlovice v zájmovém území (ř. km 107,5) je 2,5 m^3/s, kulminační povodňový průtok při červencové povodni činil 325 m^3/s a byl dvojnásobně vyšší než Q_{100} (Bureš 1998).

Před povodní v roce 1997 byla údolní dna studovaných říčních úseků (s výjimkou Branné) zemědělsky využívána, po mimořádné události již nejsou obdělávána a většina půdy leží „ladem“ (obr. 15a-d).

Obr. 14 Povodeň v červenci 1997 – dřevní akumulace u obce Široká Niva (foto archív sdružení Sojka, červenec 1997).



Obr. 15 a) Niva Opavy u obce Nové Heřmínovy (místo profilu č. 1) – březen 1995 (VTOPÚ Dobruška);
b) Niva Opavy u obce Nové Heřmínovy (místo profilu č. 1) – březen 1995 (VTOPÚ Dobruška);
c) Tentýž pohled těsně po povodni v srpnu 1997 (MěÚ Bruntál);
d) Tentýž pohled deset let po povodni v dubnu 2007 (ČÚZK).

Opava

Opava, levostranný přítok Odry odvodňující východní část Nízkého Jeseníku, vzniká soutokem Černé a Střední Opavy ve Vrbně pod Pradědem ve výšce 540 m n.m. a do Odry ústí po 118 km u Ostravy-Svinova ve výšce 210 m n.m. Průměrný průtok v obci Děhylov (ř. km 7,4) je 17,6 m^3/s. Mezi hlavní přítoky patří Střední a Černá Opava, Černý potok, Opavice, Moravice. V oblasti mezi obcemi Vrbno pod Pradědem a Nové Heřmínovy řeka protéká směrem od severozápadu k jihovýchodu a sleduje morfologicky výrazný úklon Krasovské vrchoviny. Údolní niva je ve zmiňované oblasti tvořena slabě až středně opracovanými štěrky a povodňovými sedimenty a má šířku 100-500 m (Czudek 1988). Významným rysem je kotlinovité rozšiřování údolního dna u obce Široká Niva (ř. km 99,500). Dolní úsek vymezeného území je charakteristický nižším sklonem koryta (5 ‰), pro horní úsek je příznačný vyšší sklon koryta (7 ‰) (Demek 1987). Geomorfologický režim vodního toku lze popsat ve smyslu kategorizace vodopisné sítě ČR jako typ C9 - *větvení zakřiveného koryta s vytvářením výsep a posun nerozvinutých meandrů v úzké údolní nivě* (Šindlar et al. 1999). Z geologického hlediska náleží zájmové území do oblasti nazývané slezský kulm. Je budováno sedimenty spodnokarbonského stáří v podloží, které jsou reprezentovány převážně břidlicemi a drobami, a kvartérními sedimenty v nadloží. Ve smyslu geobiocenologického pojetí přírodní potenciální vegetace (Buček, Lacina 2002) se studované území nachází na pomezí 4. bukového a 5. jedlobukového vegetačního stupně, což také dokazuje postupně hojnější výskyt submontánních druhů, např. *Alnus incana*, *Prenanthes purpurea*, *Aconitum napellus*. Dle biogeografického členění ČR (Culek et al. 1996) náleží zájmové území do Nízkojesenického bioregionu Hercynské podprovincie. Podle geobotanické mapy (Mikyška et al. 1968) spadá celá tato oblast nivy Opavy do jednotky „luhy a olšiny“, jako původní rostlinná společenstva jsou zde rekonstruovány olšiny podsv. *Alnenion glutinoso-incanae*. Průměrný dlouhodobý roční úhrn srážek ve sledované oblasti je 760 mm, průměrná dlouhodobá roční teplota vzduchu je 5,8 °C. Rozhodnutím Odboru životního prostředí Městského úřadu v Bruntále v dubnu v roce 1999 byly čtyři úseky říčního koryta horního toku Opavy mezi obcemi Vrbno pod Pradědem a Nové Heřmínovy vyňaty z procesu odstraňování povodňových škod a niva Opavy v nich byla ponechána v obnoveném přírodním charakteru pouze s řízenou sukcesí podle plánu péče pro navrhované chráněné území. Jedná se o úseky povodní přetvořeného a renaturalizovaného koryta mimo intravilán obcí s nejhodnotnějšími partiemi reliéfu (ř. km 90,000-91,250; 93,000-94,500; 97,865-98,900; 99,700-102,750). Z výsledků hodnocení stupně významnosti evidovaných lokalit živě meandrujících, větvících se a divočících toků z hlediska srovnání v rámci České republiky, byla řeka Opava ve výše uvedených úsecích zařazena do kategorie velmi významných s navrhovaným cílem stupně ochrany v kategorii národní přírodní památka.

Černá Opava

Černá Opava pramení v Hrubém Jeseníku v nadmořské výšce 1030 m n.m. na severozápadním svahu Orlíku a ve výšce 555 m n.m. ústí do Střední Opavy ve Vrbně pod Pradědem. Společně se Střední a Bílou Opavou tvoří zdrojnici řeky Opavy. Nejvýznamnějšími pravostrannými přítoky jsou Sokolí potok, Rudná a Suchý potok, levostrannými Hamerský a Rudný potok. Celý tok, který je součástí Chráněné krajinné oblasti Jeseníky, měří od pramene po soutok se Střední Opavou 17,9 km. Průměrný průtok u ústí je 0,83 m^3/s. Zájmovým územím je úsek dolního toku Černé Opavy s navazující nivou zhruba 800 m nad obcí Mnichov (ř. km 5,000-4,400) v místě bývalého vodního hamru (Josefský hamr). Délka sledovaného úseku je zhruba

Tab. 1 Vybrané hydrologické charakteristiky sledovaných vodních toků.

Vodní tok	Řád toku	Plocha povodí (km^2)	Délka toku (km)	Převýšení od pramene k ústí (m)	Průměrný průtok u ústí ($m^3 s^{-1}$)
Opava	II.	2 088,0	118,6	330	15,01
Černá Opava	III.	58,7	17,9	475	0,83
Branná	III.	113,3	21,6	850	1,69

Tab. 2 Hlavní morfometrické a hydrologické charakteristiky studovaných říčních transektů.

Číslo transektu	Sklon koryta (‰)	Průměrná šířka koryta (m)	Průměrná hloubka koryta (m)	Šířka nivy (m)	Nadmořská výška (m)
T1	5	6	0,40	400	400
T2	6	6	0,50	250	420
T3	7	12	0,45	200	460
T4	13,93	11	0,35	170	590
T5	15	5	0,40	180	430

0,6 km, tok zde není regulován a po červencové povodni v roce 1997, která zde projevila svou mimořádnou geomorfologickou účinnost, byl zcela ponechán ve svém přirozeném renaturalizovaném stavu. Celý úsek lze zařadit do kategorie *zcela zanedbatelné a zanedbatelné ovlivnění přírodního stavu nivy člověkem* (Šindlar et al. 1999). Úsek je mimořádný jak z hlediska krajinářského (niva s podhorskými loukami), tak z hlediska přirozené dynamiky říčního toku se spontánními sukcesními procesy. Břehové porosty se v tomto úseku nevyskytují, štěrkové lavice nově vytvořeného prvního nivního stupně přirozeně zarůstají mladými náletovými dřevinami. Plochy v nivě jsou využívány jako kosené louky (Ponczová 2003). V zájmovém úseku (ř. km 5,000-4,400) dosahuje podélný sklon koryta 13, 93 ‰, převýšení je zhruba 9 m, průměrná šířka koryta se pohybuje okolo 11 m a průměrná hloubka je zhruba 0,35 m (Ponczová 2003). Průměrná šířka nivy je 170 m. Tok lze zařadit do geomorfologického typu C9 – *větvení zakřiveného koryta s vytvářením výsep a posun nerozvinutých meandrů v úzké údolní nivě* (Šindlar et al. 1999). Geologicky je zájmová oblast budována převážně rulami, migmatity a chloritizovanými migmatity. Povodí Černé Opavy je charakteristické lesními porosty se změněnou dřevinnou skladbou. Na svazích převládají smrkové porosty, pouze ve vyšších polohách se dochovaly přírodě blízké smíšené porosty buku, jedle a smrku. Z hlediska geobiocenologické typizace se zájmová lokalita nachází v 5. jedlobukovém stupni, s občasným výskytem druhů z 6. stupně (Zlatník 1976a, Buček, Lacina 2002). Potenciálními přírodními ekosystémy jsou v nivě Černé Opavy javorové olšiny vyššího stupně (*Fraxini-alneta aceris superiora*), které jsou na vlhčích místech nahrazeny jasanovými olšinami vyššího stupně (*Fraxini-alneta superiora*). Na mladých štěrkových náplavech jsou významně zastoupeny vrbiny vrby křehké vyššího stupně (*Saliceta fragilis superiora*). Klimatické charakteristiky (průměrný dlouhodobý roční úhrn srážek, průměrná dlouhodobá roční teplota vzduchu) zájmové lokality jsou totožné s charakteristikami uváděnými pro řeku Opavu.

Branná

Branná, s celkovou délkou toku 21,6, km pramení v Hrubém Jeseníku pod vrcholem Keprník ve výšce 1250 m n.m., protéká Hanušovickou vrchovinou a ústí zleva do Moravy ve výšce 400 m n.m. v Hanušovicích. Průměrný průtok u ústí je 1,69 m^3/s (Šindlar et al. 1999b). Zájmové území představuje úsek dolního toku Branné mezi obcí Jindřichov (ř. km 5,500) a městem Hanušovice (ř. km 0,000) na území bývalého okresu Šumperk. Oblast byla katastrofálně postižena povodní v červenci v roce 1997. Pro oblast je charakteristická hustá údolní a říční síť, hluboká údolí s úzkými dny, do nichž rychle stéká voda ze silně svažitého území, dále omezené inundační prostory a velký spád vodních toků. Ve vymezeném úseku protéká vodní tok Branné S-J směrem, nabývá sklonu 15 ‰ (Šindlar et al. 1999), údolní niva zde dosahuje šířky 100–180 m. Charakter říčního koryta lze definovat jako *větvení zakřiveného koryta s vytvářením výsep nebo posun nerozvinutého meandrování koryta v úzké údolní nivě* (Šindlar et al. 1999). Z regionálně geomorfologického hlediska Branná v této části protéká Staroměstskou kotlinou, na jejímž povrchu leží hlavní evropské rozvodí. Zájmové území je budováno krystalickými horninami západního okraje *silesika moravskoslezské oblasti*, jež je tvořeno převážně fylity, svory a biotitickými ortorulami paleozoického stáří. Převažuje mírně teplé podnebí, které je ve vyšších polohách chladnější a bohatě zásobené srážkami. Průměrná dlouhodobá roční teplota vzduchu je 6,2 °C, průměrný dlouhodobý roční úhrn srážek ve sledovaném území je 820 mm. Při červencové povodni v roce 1997 během několika dní spadla v povodí více než třetina ročního průměru (Hrádek, Lacina 2003) a záplavy svou intenzitou překonaly všechny předchozí v Hanušovickém regionu. Povodňová vlna zde kulminovala již třetí den od vypuknutí extrémních srážek (7. 7.1997), což je důsledkem nevýhodné pozice regionu na hranici mezi erozní a transportní částí povodí, kde je doba mezi spadnutím srážek a nástupem povodňové vlny velmi krátká. Významnou roli hraje také návětrný efekt vysokého pohoří v okolí (Hrubý Jeseník, Králický Sněžník, Rychlebské hory), které představuje bariéru při pohybu atmosférických hmot. Srážky, vznikající za nepříznivých cirkulačních stavů, tak mohou nabýt velmi intenzivního charakteru. Dle geobiocenologické typizace se studované území nachází na pomezí 4. bukového a 5. jedlobukového vegetačního stupně (Buček, Lacina 2002). Při floristickém průzkumu prováděném v roce 1999 bylo v nivě Branné nalezeno celkem 308 taxonů cévnatých rostlin, z nichž 7 druhů patří do Červeného seznamu květeny ČR. Jako druhově nejbohatší lokality byly označeny aluviální náplavy řeky vzniklé následkem červencové povodně v roce 1997, kde bylo nalezeno celkem 146 druhů rostlin včetně řady taxonů z nejvyšších poloh Jeseníků (Šindlar et al. 1999).

4 Metodika

Data byla získávána z pěti profilů situovaných ve výše popsaných neupravených úsecích toků, jež byly vytyčeny kolmo na osu řečiště vždy v desetimetrové šíři. V rámci každého profilu vedeného napříč údolní nivou od terasy k terase byly vymezeny jednotlivé fluviální tvary (lavice, ostrov, břeh, niva, terasa) ve shodě s metodikou Baker, Walford 1995, Hupp, Osterkamp 1985, Hupp, Rinaldi 2007. V případě Opavy a Branné byly pro účely detailnějšího monitoringu vymezeny v rámci jednotlivých fluviálních tvarů také jednotlivé typy biotopů – podrobný popis viz kapitola 6.2 (Opava) a kapitola 7.2 (Branná). Vzhledem k heterogenitě prostředí nebylo možno zachovat shodný počet ploch ve všech profilech (minimální počet 9 na transektu Branné, maximum 20 na transektu Opava-Nové Heřmínovy). Také velikost jednotlivých ploch je v rámci transektu – vzhledem k rozdílné ploše biotopů říční krajiny (povodňová lada versus nátržový břeh) – různá. Šířka ploch byla konstantní a totožná s šířkou transektu (10 m), délka jednotlivých ploch se lišila v závislosti na velikosti daného biotopu od 1 m (břeh, štěrková lavice, břehová nátrž), po maximum 10 m. Celkem bylo vytyčeno 71 kontinuálně navazujících trvalých ploch, v rámci každé byly zaznamenávány údaje o vegetaci spolu s vybranými proměnnými prostředí (viz níže). Pro potřebu dalšího výzkumu byly všechny studované plochy zaměřeny GPS přístrojem.

Druhová data

Metodou fytocenologického snímkování byla vždy v letních měsících (červenec, srpen) mapována vegetace po dobu tří vegetačních sezón v letech 2005, 2006 a 2007 (na Branné v roce 2000, 2005 a 2007). U každého fytocenologického snímku byla zaznamenávána vertikální struktura vegetace (jednotlivá vegetační patra) a relativní zastoupení jednotlivých druhů v každém patře, jež bylo odhadováno pomocí Zlatníkem upravené Braun-Blanquetovy kombinované stupnice pokryvnosti a početnosti (Zlatník 1976b) se stupni -, +, 1 až +5. Sledováno bylo i mechové patro, nebylo však zahrnuto do dalších analýz. Fytocenologické snímky byly editovány v elektronické databázi Turboveg for Windows 2.59 (Hennekens 1995). Metody gradientové analýzy byly provedeny v programu Canoco for Windows 4.5 (ter Braak, Šmilauer 1998), specializovaném statistickém programu pro aplikace v ekologii společenstev (data o dominanci jednotlivých druhů byly převedeny na procentickou stupnici). Doplňující statistické analýzy byly provedeny v programu STATISTICA for Windows a SPSS 16.0.

Pro zkoumání zákonitostí rozšíření vegetace pomocí metod gradientové analýzy (kapitola 5) bylo použito celkem 71 fytocenologických snímků získaných z výzkumných ploch na transektech Opavy, Černé Opavy a Branné v roce 2007. K hodnocení tříletého monitoringu vegetace na jednotlivých fluviálních tvarech Opavy (kapitola 6) bylo analyzováno celkem 147 fytocenologických zápisů z let 2005, 2006 a 2007. Při vyhodnocování sukcesního vývoje na Branné (kapitola 7) bylo použito celkem 21 zápisů z let 2000, 2005 a 2007.

Tab. 3 Základní popisné statistiky měřených proměnných vegetace a prostředí.

Proměnná (jednotka)	Průměr	Medián	Max. hodnota	Min. hodnota	Horní kvartil	Dolní kvartil
Pokryvnost vegetace – stromové a keřové patro (%)	0,3	0,25	1,0	0,0	0,7	0,0
Pokryvnost vegetace – bylinné patro (%)	0,8	1,0	1,0	0,1	1,0	0,8
Typ fluviálního tvaru (kvalitativní proměnná; lavice, ostrov, břeh, niva, terasa)	–	–	–	–	–	–
Nadmořská výška (m)	454,6	421,0	593,0	401,0	460,0	403,0
Šířka nivy (m)	259,6	250	400	170	400	180
Velikost plochy (m^2)	55,6	50,0	100,0	10,0	100,0	20,0
Relativní výška nad dnem koryta (m)	1,4	1,3	3,6	0,1	2,0	0,7
Vzdálenost ke korytu (m)	18,5	5,0	120,0	0,1	30,0	0,5
PDSI *	8,2	8,7	8,8	2,7	8,7	8,3
Zrnitost sedimentů (kvalitativní proměnná; jíl, jíl a písek, písek, štěrk, oblázky)	–	–	–	–	–	–
Střední velikost částic (D_{50}) (mm) †	0,4	0,4	1,9	0,02	0,4	0,4
Obsah minerálního dusíku (µg/g půdy) †	0,9	0,9	2,7	0,1	0,9	0,9
Půdní enzymatická aktivita (ml O_2 / 5 g půdy) †	26,5	26,5	61,6	9,3	26,5	26,5
Půdní obsah sušiny (%) †	82,9	83,0	94,8	67,5	83,0	82,9
Půdní pH †	6,0	6,0	8,0	3,8	6,0	6,0

* Sklon a expozice byly přepočítány na sumu potenciální přímé radiace na daném místě (tzv. PDSI, Potential Direct Solar Irradiation), t.j. suma záření, která dopadne na dané místo, pokud slunce nebude stíněno mraky (Herben, Münzbergová 2003, McCune, Keon 2002).

† Charakteristiky měřené na 21 plochách.

Proměnné prostředí

K charakteristice prostředí jednotlivých ploch bylo použito 13 vysvětlujících proměnných (viz tab. 3). Nadmořská výška každé plochy byla stanovena pomocí GPS přístroje. Šířka nivy byla určována přímo v terénu, ve dvou případech byla odečtena z barevných ortofotomap měřítka 1 : 5 000, jejichž součástmi jsou zakreslené hranice údolní nivy, které poskytnul Odbor životního prostředí v Bruntále. Velikost plochy byla měřena pásmem, stejně jako vzdálenost k říčnímu korytu. Sklon každé plochy byl měřen pomocí sklonoměru. Relativní výška ploch nad dnem koryta byla měřena nivelačním přístrojem. V srpnu v roce 2007 byly pro laboratorní analýzy z 21 ploch odebrány půdní vzorky z hloubky do 25 cm. Zrnitostní analýzu a určení pH vzorků provedli pracovníci Oddělení laboratorního výzkumu geomateriálů při Ústavu geoniky AV ČR v Ostravě a pracovníci laboratoře Geologického ústavu Masarykovy univerzity v Brně. Obsah minerálního dusíku a sušiny stejně tak jako enzymatickou aktivitu půdních vzorků stanovili pracovníci v laboratoři Ústavu geologie a pedologie na MZLU v Brně. K jednotlivým fytocenologickým snímkům bylo zaznamenáváno také případné antropické ovlivnění plochy, vizuálně byla odhadována zrnitost sedimentů (pět kategorií: 1. oblázky a štěrk, 2. štěrk, 3. písek, 4. písek a jíl, 5. jíl), určován typ fluviálního tvaru.

Gradientová analýza

Cílem metod gradientové analýzy je dát do vzájemného vztahu druhovou skladbu společenstev s gradienty prostředí (naměřenými či hypotetickými). Tyto techniky poskytují dobrou vizuální prezentaci a příslušné kvantitativní shrnutí souvislostí mezi vegetací a faktory prostředí, jež její uspořádání ovlivňují (Lepš, Šmilauer 2007). Mezi nejčastěji užívané techniky gradientové analýzy patří ordinace. Úkolem nepřímých ordinačních technik (trendu zbavená korespondenční analýza DCA, analýza hlavních komponent PCA) je nalézt skryté trendy ve složení společenstev, jež mohou být následně vztahovány ke známým proměnným prostředí. Do nepřímé ordinace proto přímo vstupují pouze data o druhovém složení (tzv. vysvětlované proměnné). Naopak při přímých (také kanonických) gradientových metodách (kanonická korespondenční analýza CCA, redundanční analýza RDA) jsou do analýzy přímo zahrnuty kromě druhových dat také data o prostředí (vysvětlující proměnné, prediktory), přičemž cílem je nalézt takový gradient vzniklý kombinací vysvětlujících proměnných, který vysvětluje co největší podíl variability dat.

5 Rozšíření vegetace v říčních nivách Opavy, Černé Opavy a Branné vzhledem k fluviálním tvarům reliéfu

5.1 Hypotézy a cíle

Úkolem této části práce je prokázat vztah mezi vegetací a faktory prostředí a stanovit, které z těchto proměnných a jakým způsobem ovlivňují rozšíření rostlinných druhů a jejich společentev na údolním dně. Hlavním cílem je otestovat intenzitu vlivu fluviálních tvarů na rozšíření vegetace v říčních údolích a prokázat případnou souvislost mezi výskytem určitých rostlinných druhů a konkrétním fluviálním tvarem. Konečně pak porovnat zjištěné skutečnosti s výsledky obdobných prací českých, evropských a ostatních světových autorů.

Následující kapitola se snaží zodpovědět následující otázky:

- Které z naměřených proměnných prostředí mají největší vliv na uspořádání vegetace na údolních dnech Opavy, Černé Opavy a Branné?
- Lze označit některý z těchto faktorů za klíčový nebo se spíše jedná o spolupůsobení několika činitelů?
- Do jaké míry se na rozšíření rostlinných společenstev podílí fluviální tvary?
- Do jaké míry jsou druhy závislé na typu reliéfu narozdíl od ostatních faktorů prostředí?
- Mají hydrogeomorfologické podmínky (elevace nad dnem vodního koryta, typ fluviálního tvaru) stejně důležitou roli jako např. povaha sedimentů (zrnitost)?
- Je možné konstatovat, že určitý druh preferuje konkrétní fluviální tvar, a že jeho výskyt tedy úzce koreluje s určitým typem reliéfu?

5.2 Analýza dat

5.2.1 Korelace parametrů prostředí

Za účelem identifikovat vzájemné korelace jednotlivých parametrů prostředí (včetně charakteristik vegetace, tj. pokryvnosti bylinného a dřevinného patra) byla před vlastními analýzami provedena neparametrická metoda výpočtu Spearmanových koeficientů pořadové korelace pro hladiny významnosti $p=0{,}05$, $p=0{,}01$ a $p=0{,}001$ (Statistica for Windows 8.0). Z korelační matice mezi vegetačními proměnnými a prediktory prostředí (tab. 4) je dobře patrná vzájemná korelace pokryvnosti dřevin s geomorfologickými proměnnými a výškou nad dnem koryta. Pokryvnost stromového a keřového patra nabývá vyšších hodnot směrem k místům s rostoucí elevací nad vodním tokem, je pozitivně korelována s terasou i s břehem (vzrostlé lesní porosty na údolních svazích a terasách, porosty hustých mladých lužních lesů vzniklých z náletů v břehových partiích), naopak nejnižších hodnot dosahuje na štěrkových lavicích, které jsou charakteristické absencí stromového patra. S rostoucí velikostí sedimentů se pokryvnost dřevin snižuje, s narůstající velikostí plochy dochází jejímu zvyšování. Bylinné patro

Tab. 4 Spearmanovy korelační koeficienty mezi floristickými charakteristikami (pokryvnost dřevin a bylin) a měřenými proměnnými prostředí.

Proměnná	Pokryvnost dřevin	Pokryvnost bylin
Nadmořská výška	−0,11	−0,14
Šířka nivy	0,08	0,00
Velikost plochy	0,28 *	0,10
Relativní výška nad dnem koryta	0,30 *	0,13
Vzdálenost ke korytu	0,11	0,06
PDSI	0,12	0,36 **
Zrnitost sedimentů	−0,21 *	−0,21 *
Terasa	0,25 *	0,00
Niva	−0,04	0,23
Břeh	0,27 *	−0,10
Ostrov	−0,20	−0,09
Lavice	−0,32 **	−0,08
Střední velikost částic (D_{50})	−0,18	−0,39 ***
$N - NH_4$	0,11	−0,05
$N - NO_3$	0,14	0,20
Enzymatická aktivita	0,15	0,18
Obsah sušiny	−0,19	−0,24 *
Půdní pH	−0,23	0,13

Poznámka: *** korelace významné na hladině $p < 0.001$,
** korelace významné na hladině $p < 0.01$,
* korelace významné na hladině $p < 0.05$.

vykazuje nejvyšší hodnoty pokryvnosti na biotopech s vyššími hodnotami sumy potenciální přímé radiace a stejně jako stromové a keřové patro nižších hodnot na hrubozrnných substrátech. Dále negativně koreluje s obsahem sušiny, velmi silně pak s hodnotou D_{50}. Bylinné patro není s geomorfologickými proměnnými korelováno tak silně jako stromové a keřové.

Korelační koeficienty mezi jednotlivými naměřenými proměnnými prostředí jsou shrnuty v tab. 5. Směrem do vyšších nadmořských výšek dochází ke snižování šířky údolní nivy a ve zkoumaných územích se zvyšuje také výskyt říčních ostrovů. Rostoucí velikost plochy snímku pozitivně koreluje s relativní výškou nad dnem koryta a s rostoucí vzdáleností od vodního toku. Rovněž je patrné, že plochy největších velikostí jsou zastoupeny na fluviálních tvarech niva a terasa, nejmenší naopak zaujímají štěrkové lavice. S rostoucí vzdáleností od koryta vodního toku stejně jako s vyššími hodnotami elevace dnem koryta dochází ke zjemňování půdního substrátu (nejvyšší hodnoty na štěrkových lavicích a ostrovech, nejnižší na terasách). Vzdálenost od vodního toku poměrně silně koreluje s relativní výškou nad dnem koryta a zákonitě s posloupnou sekvencí fluviálních tvarů (lavice–ostrov–břeh–niva–terasa). Poměrně významná je i negativní korelace této proměnné s půdním pH (nejnižší hodnoty na terasách). Z korelační matice je rovněž patrné, že hodnota indexu PDSI (sumy potenciální přímé radiace) vykazuje nejnižší hodnoty na břehových biotopech, které jsou ve zkoumaných

Tab. 5 Spearmanovy korelační koeficienty mezi naměřenými proměnnými prostředí.

	Nadmořská výška	Šířka niv y	Velikost plochy	Elevace	Vzdálenost ke korytu	PDSI	Zrnitost sedimentů	Terasa	Niva	Břeh	Lavice	D_{50}	$N\text{-}NH_4$	$N\text{-}NO_3$	Enzymatická aktivita
Nadmořská výška	–														
Šířka nivy	−0,65***	–													
Velikost plochy			–												
Elevace			0,57***	–											
Vzdálenost ke korytu			0,36**	0,51***	–										
PDSI			0,28*			–									
Zrnitost sedimentů	0,32**			−0,46***	−0,40***		–								
Terasa			0,27*	0,48***	0,43***		−0,25*	–							
Niva			0,43***	0,35**	0,45***				–						
Břeh	−0,24*				−0,29*	−0,42***			−0,46***	–					
Ostrov	0,28*	−0,26*		−0,49***	−0,31**		0,25*		−0,36**	−0,35**					
Lavice			−0,31**	−0,37**			0,44***				–				
D_{50}							0,47***				0,30*	–			
$N - NH_4$								0,25*	−0,25*			−0,27*	–		
$N - NO_3$							−0,26*					−0,36**	0,41***	–	
Enzymatická aktivita					0,27*		−0,37**	0,28*				−0,57***	0,52***	0,68***	–
Obsah sušiny												0,52***		−0,31**	−0,36**
Půdní pH			−0,24*	−0,23*	−0,44***			−0,60***					−0,31**		−0,36**

Poznámka: *** korelace významné na hladině $p < 0.001$, ** korelace významné na hladině $p < 0.01$, * korelace významné na hladině $p < 0.05$.

úsecích často zastoupeny kolmými břehovými stěnami. Zrnitost substrátu je negativně korelována s obsahem dusíku a enzymatickou aktivitou, zákonitě kladně potom s hodnotou D_{50}. Z tabulky korelačních koeficientů je také patrná řada vzájemných korelací mezi pedologickými charakteristikami – např. enzymatická aktivita se zvyšuje s rostoucím obsahem minerálního dusíku (amoniakálního i dusičnanového), snižuje se s rostoucí velikostí částic a rostoucím obsahem sušiny. Patrné jsou také změny hodnot půdního pH, které negativně koreluje s rostoucí relativní výškou údolního dna – nejkyselejší půdy jsou vázány na biotopy jehličnatých lesů na terasách.

5.2.2 Gradientová analýza

Nepřímá gradientová analýza (detrendovaná korespondenční analýza, DCA)

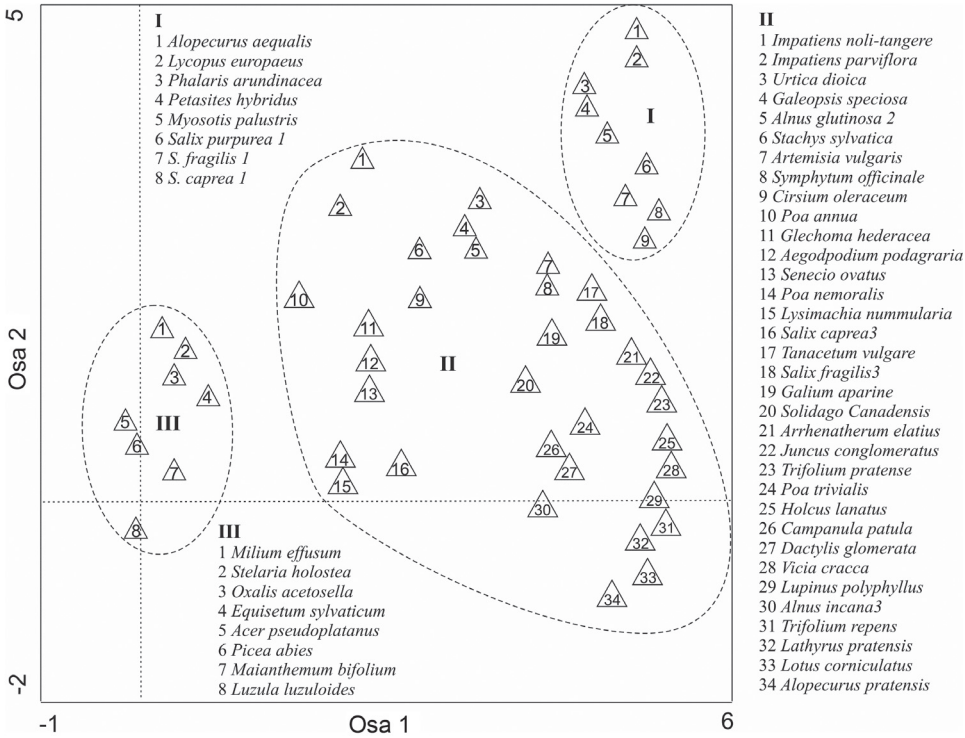
Detrendovaná korespondenční analýza (dále také jen DCA) byla provedena za účelem postihnout nejdůležitější směry variability ve floristických datech a zjistit jejich celkovou heterogenitu. Do analýzy byla kromě druhových dat zahrnuta také všechna naměřená data prostředí (tzn. i data, která byla naměřena pouze na 21 plochách – střední velikost částic (D_{50}), pH, obsah minerálního dusíku, enzymatická aktivita, obsah sušiny). Analýza byla prováděna pro druhy stromového, keřového i bylinného patra dohromady, chybějící hodnoty proměnných měřených pouze na 21 plochách byly doplněny průměry, vypočítanými z naměřených hodnot (Lepš, Šmilauer 2003). Data kategoriální povahy – fluviální tvar (terasa, niva, břeh, ostrov, lavice) byla kódována pomocí tzv. dummy proměnných (0/1).

Výsledky (tab. 6) ukazují, že první dvě osy vysvětlují dohromady 10 % celkové druhové variability (první osa cca 6,2 %, druhá osa 3,8 % variability). Obě osy spolu s osou č. 3 rovněž velmi dobře korelují s daty prostředí ($r = 0{,}862$ v případě osy 1, $r = 0{,}839$ v případě osy 2, $r = 0{,}802$ v případě osy 3). Tyto poměrně vysoké vzájemné korelace druhů s prostředím naznačují, že velká část variability floristických dat může být vztahována k souboru naměřených proměnných prostředí. Výše uvedené rovněž naznačuje, že variabilita floristických dat zřejmě není řízena pouze jedním dominantním faktorem, ale několika nejspíš vzájemně korelovanými proměnnými, projevujícími se na úrovni více ordinačních os. Celková variabilita souboru druhů, která je připsatelná dodatečným naměřeným proměnným prostředím, je rovna hodnotě 38,5 %.

Tab. 6 Výsledky nepřímé gradientové analýzy (DCA) – souhrn.

Analýza	Osy	1	2	3	4
DCA					
	Vlastní hodnoty	0,637	0,384	0,258	0,209
	Korelace druhy–prostředí	0,862	0,839	0,802	0,615
	Kumulativní procentuální variance druhových dat	6,2	10,0	12,5	14,5
	Suma vlastních hodnot		10,250 *		
	Suma vlastních hodnot všech kanonických os		3,951 (38,5 %)		

Poznámka: * celková variabilita souboru

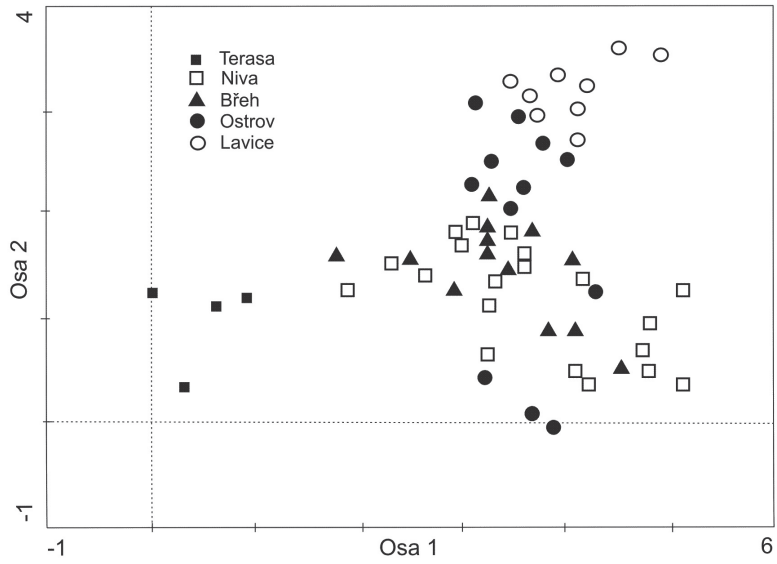


Obr. 16 DCA – skóry druhů (trojúhelníky) v prostoru 1. a 2. ordinační osy. Římské číslice se vztahují ke skupinám zmiňovaným v textu, arabské číslice označují druh ve skupině. U dřevin je uvedeno vegetační patro.

Na obr. 16 jsou zobrazeny skóry druhů v prostoru prvních dvou ordinačních os. Patrné je seskupení druhů typických pro biotopy s nízkou elevací nad vodním tokem v pravé horní části grafu (*Phalaris arundinacea, Petasites hybridus, Lycopus europaeus, Myosotis palustris, Alopecurus aequalis*) a druhů situovaných na okrajových vyvýšených částech údolí (údolní svahy, terasy) v levé části grafu (*Picea abies, Acer pseudoplatanus, Millium effusum, Oxalis acetosella, Maianthemum bifollium, Luzula luzuloides*). V centrální části grafu převažují druhy typicky se vyskytující na březích a v prostoru údolní nivy – *Stachys sylvatica, Prunus padus, Urtica dioica, Solidago canadensis, Campanula patula, Cirsium oleraceum, Dactylis glomerata*. Toto rozmístění druhů naznačuje, že první ordinační osu lze interpretovat jako gradient výšky nad dnem koryta (elevace) a potažmo také jako gradient fluviálního tvaru. Rovněž druhá ordinační osa bude patrně dobře korelována s výše zmíněnými proměnnými (vzhledem k tomu, že rozmístění druhů v grafu má směr úhlopříčky).

Výše uvedené předpoklady jsou rovněž patrné z grafu skór snímků (obr. 17), kdy DCA zřetelně oddělila snímky z relativně výše položených stanovišť (teras, seskupeny v levé spodní části grafu) a snímky situované poblíž vodních toků, zejména na štěrkových lavicích (v pravé horní části grafu).

K lepšímu objasnění nastíněných hypotéz byla pro jednotlivé proměnné prostředí provedena dodatečná korelace s prvními čtyřmi osami DCA pomocí neparametrické metody výpočtu Spearmanových korelací (tab. 7). Z korelační matice jednotlivých proměnných prostředí



Obr. 17 DCA – skóry snímků v prostoru 1. a 2. osy.

s ordinačními osami je patrné, že první osa, která shrnuje nejdůležitější směr floristické variability v souboru, je silně korelována s terasou a s elevací nad dnem koryta, s šířkou nivy a s hodnotou půdního pH. Kromě geomorfologických proměnných koreluje s první osou také řada půdních charakteristik – obsah minerálního dusíku, enzymatická aktivita, střední velikost částic (D_{50}).

První osa tedy znázorňuje gradient reliéfu – relativní výšku nad úrovní koryta a tím potažmo i typ fluviálního tvaru (terasa, niva, břeh, ostrov, lavice), které jsou s proměnnou elevace poměrně silně korelované). Zároveň také odráží změnu půdních charakteristik a rovněž velmi dobře koreluje s proměnnou šířka nivy. S druhou osou opět silně koreluje lavice, poměrně silně se projevuje negativní korelace proměnné velikost plochy. Patrná je také negativní korelace nadmořské výšky. Na úrovni třetí a čtvrté ordinační osy se silně projevila korelace fluviálního tvaru břeh. Z tabulky i samotného grafu je patrné, že některé proměnné jsou korelovány s více osami. Je to zejména proměnná fluviální tvar jakožto kategoriální proměnná, kde se pozice jednotlivých typů reliéfu projevuje zřetelně napříč grafem, a také charakteristika vzdálenost od koryta, která se projevila na úrovni druhé, třetí a čtvrté osy.

Hlavním úkolem DCA bylo nalézt nejsilnější směry variability v souboru dat, aniž by byla přímo vztahována k naměřeným proměnným prostředí. Z vysokých hodnot korelačních koeficientů s první osou i s dalšími ordinačními osami lze usuzovat, že pomocí naměřených faktorů prostředí, které byly technikou dodatečné korelace zahrnuty do analýzy, lze interpretovat floristickou variabilitu datového souboru.

Variabilita se poměrně zřetelně projevila již na úrovni první ordinační osy. Pravděpodobně nejdůležitějším faktorem prostředí, strukturující druhová data je reliéf (typ fluviálního tvaru spolu s elevací a šířkou nivy), nicméně celý soubor dat je zřejmě řízen několika navzájem korelovanými prediktory, které se projevují na úrovni os vyššího řádu. Tyto předpoklady, nastíněné nepřímou gradientovou analýzou, jsou v následujících oddílech ověřovány technikami přímé ordinace.

Tab. 7 Spearmanovy koeficienty pořadové korelace mezi naměřenými proměnnými prostředí a prvními čtyřmi osami DCA.

Proměnná prostředí	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Nadmořská výška	−0,36	−0,41 *	−0,12	0,22
Šířka nivy	0,64 ***	0,17	0,13	−0,32
Velikost plochy	−0,45 *	−0,70 ***	−0,41 *	0,32
Výška nad dnem koryta	−0,63 ***	−0,41 *	−0,46 *	0,20
Vzdálenost ke korytu	−0,33	−0,44 *	−0,39 *	0,45 *
PDSI	−0,14	−0,07	−0,06	0,45 *
Zrnitost sedimentů	0,44 *	0,04	0,20	−0,11
Terasa	−0,88 ***	−0,16	−0,25	0,30
Niva	0,30	−0,53 **	−0,41 *	0,25
Břeh	−0,01	0,37	0,62 ***	−0,70 ***
Ostrov	0,13	0,06	−0,04	0,37
Lavice	0,39 *	0,75 ***	0,04	−0,08
Střední velikost částic (D_{50})	0,51 **	0,10	0,06	0,22
Obsah N – NH_4	−0,58 **	0,06	0,15	0,10
Obsah N – NO_3	−0,49 **	0,27	−0,09	0,20
Enzymatická aktivita	−0,57 **	0,06	−0,29	0,17
Obsah sušiny	−0,02	−0,20	−0,33	0,36
Půdní pH	0,72 ***	0,11	0,14	−0,11

Poznámka: *** korelace významné na hladině $p < 0{,}001$,
** korelace významné na hladině $p < 0{,}01$,
* korelace významné na hladině $p < 0{,}05$.

Přímá gradientová analýza (kanonická korespondenční analýza, CCA)

Zatímco nepřímá gradientová analýza (DCA) hledala maximum variability ve floristických datech bez jakýchkoliv dalších podmínek, při přímé gradientové analýze (kanonická korespondenční analýza) je proměnlivost v souboru druhových dat extrahována současně s hledáním korelací naměřených proměnných prostředí. Hlavním úkolem je tedy nalézt směry variability v druhových datech, které jsou korelovány se zadanými proměnnými prostředí.

Kanonická korespondenční analýza byla provedena ve třech fázích: nejprve pro druhy stromového, keřového i bylinného patra dohromady, posléze byla provedena zvlášť pro stromové a keřové patro a zvlášť pro bylinné patro, a to metodou postupného výběru proměnných prostředí (tzv. stepwise selection). Ve třetí fázi byla vzhledem k silné korelaci proměnné fluviálního tvaru s dalšími faktory použita tzv. parciální analýza, při které byl hodnocen vliv každé naměřené proměnné zvlášť, nezávisle na ostatních a bez jejich spoluefektu.

Tab. 8 Výsledky kanonické korespondenční analýzy (CCA) pro stromové, keřové a bylinné patro.

Analýza	Osy	1	2	3	4
CCA					
Vlastní hodnoty		0,502	0,348	0,317	0,272
Korelace druhy–prostředí		0,927	0,900	0,934	0,935
Kumulativní procentuální variance druhových dat		4,9	8,3	11,4	14,0
Suma vlastních hodnot			10,250 *		
Suma vlastních hodnot všech kanonických os			2,531 (24,7 %)		

Poznámky: Kritérium F =1,759; hladina průkaznosti Monte Carlo perm. testu P = 0,002 všech kanonických os;
* celková variabilita souboru.

Do analýzy byly zahrnuty pouze ty proměnné prostředí, které byly naměřeny na všech plochách. Půdní charakteristiky naměřené pouze na 21 plochách (střední velikost částic, obsah minerálního dusíku, enzymatická aktivita, obsah sušiny a pH) nebyly pro CCA analýzu použity. Výsledky z CCA prováděné pro druhy všech pater jsou shrnuty v tab. 8. Při přechodu z nepřímé analýzy na přímou nedoznalo procento vysvětlené variability kanonickými osami příliš velkého poklesu. Celková variabilita souboru druhů, která je připsatelná naměřeným proměnným prostředí (kromě půdních charakteristik, které nebyly měřeny na všech plochách a proto nebyly do přímé analýzy zařazeny), je rovna hodnotě 24,7 %. Lze konstatovat, že proměnné D_{50}, obsah minerálního dusíku, enzymatická aktivita, obsah sušiny a pH vysvětlily zhruba 13,5 % variability druhových dat a ostatních téměř 25 % variability lze přisuzovat zbývajícím proměnným prostředí.

Hodnota variability vysvětlená první osou kanonické analýzy nedoznala příliš velkého poklesu a je poměrně blízká hodnotě variability vysvětlené první osou nepřímé analýzy (6,2 DCA a 4,9 CCA). Kumulativní procento variance vysvětlené prvními čtyřmi osami dosahuje u CCA téměř stejných hodnot jako u nekanonické analýzy (14,5 DCA, 14,0 CCA). Korelační koeficienty druhů a naměřených proměnných prostředí nabývají velmi vysokých hodnot u všech čtyř kanonických os (0,927; 0,900; 0,934 a 0,935). To vše nasvědčuje tomu, že naměřené proměnné prostředí jsou těmi, které strukturují floristická data. Proměnné prostředí byly dodatečně korelovány s prvními čtyřmi osami DCA pomocí neparametrické metody výpočtu Spearmanových korelací (tab. 9). První čtyři kanonické osy vysoce korelují s environmentálními proměnnými. Korelační koeficienty s kanonickými osami (tab. 9) ukazují, že nejsilnější vliv na floristická data na úrovni první osy má typ fluviálního tvaru terasa, následován elevací nad dnem koryta a šířkou nivy. Distribuce vegetace podél druhé osy je nejvíce ovlivňována nadmořskou výškou, následuje opět typ fluviálního tvaru (ostrov). Vliv geomorfologických proměnných na strukturu vegetace se velmi zřetelně projevuje i na úrovni třetí ordinační osy (lavice, břeh). Čtvrtá osa nejsilněji koreluje s šířkou nivy a nadmořskou výškou. Až na úrovni čtvrté kanonické osy se projevil vliv zrnitosti sedimentů na strukturaci vegetace.

Výsledky přímé gradientové analýzy posílily závěry z nepřímé analýzy. Hodnota variability vysvětlená procesem přímé korespondenční analýzy nedoznala velkého poklesu (6,2 v případě nepřímé ordinace, 4,9 v případě přímé ordinace) a také korelační koeficienty druhů a naměřených parametrů prostředí vykazovaly velmi vysoké hodnoty (tab. 8). Potvrdily se tak

Tab. 9 Spearmanovy koeficienty pořadové korelace mezi naměřenými proměnnými prostředí a prvními čtyřmi osami DCA.

Proměnná prostředí	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Nadmořská výška	0,4403	0,4947	0,0410	−0,6717
Šířka nivy	−0,4809	0,2065	0,1442	0,7548
Velikost plochy	0,3985	0,1621	−0,2849	0,0829
Výška nad dnem koryta	0,6313	−0,2077	−0,2515	0,2452
Vzdálenost ke korytu	0,4110	0,3148	0,0105	0,5644
PDSI	0,0060	−0,1329	0,0060	−0,0564
Zrnitost sedimentů	−0,2779	0,1094	0,0040	−0,5547
Terasa	0,8725	−0,1130	0,2031	0,2702
Niva	−0,1282	0,2358	−0,2327	0,2088
Břeh	−0,2071	−0,3372	−0,3041	0,1264
Ostrov	−0,0855	0,2638	0,0996	−0,5527
Lavice	−0,2048	−0,1307	0,8823	−0,1610

Poznámka: Půdní charakteristiky uvedené v tab. DCA nebyly do kanonické analýzy zahrnuty vzhledem k tomu, že byly odebrány pouze na 21 plochách z celkových 71.

závěry, že naměřené faktory prostředí jsou hlavními faktory strukturujícími vegetaci ve studovaných říčních úsecích. Při analýze vlivu faktorů společně pro stromové, keřové a bylinné patro, se jako nejdůležitější faktor ovlivňující strukturu vegetace ukázal typ fluviálního tvaru spolu s relativní výškou nad dnem koryta a šířkou nivy. Jako poměrně slabý se ukázal být efekt zrnitostního složení substrátu (projevil se až na úrovni čtvrté kanonické osy).

Vzhledem k výskytu velkého množství navzájem vysoce korelujících charakteristik prostředí v souboru dat byla v dalším postupu, při zkoumání zvlášť stromového a keřového patra a zvlášť patra bylinného, použita metoda postupné selekce. Tato metoda umožňuje postupně vybírat jednotlivé nezávislé proměnné podle jejich průkazného vlivu, a případně tak eliminovat množství navzájem vysoce korelovaných faktorů.

Přímá ordinace: technika postupného výběru proměnných

Tato technika umožňuje rozlišit, který z většího množství naměřených prediktorů významně přispívá k vysvětlení variability, a zda je dostatečně signifikantní, přičemž signifikance každé takto hodnocené proměnné je testována Monte Carlo permutačním testem. Jistý problém při metodě postupného výběru představovala kategoriální proměnná prostředí fluviální tvar, kódovaná pomocí dummy proměnných, kdy každý typ fluviálního tvaru (terasa, niva, břeh, ostrov, lavice) byl při postupném výběru uvažován jako nezávislá proměnná. Vzhledem k tomu, že tento faktor prostředí přispívá do ordinačního modelu více než jedním stupněm volnosti, nelze interpretovat příspěvek celého faktoru najednou, nicméně je umožněno zhodnotit nezávisle míru rozdílů mezi jednotlivými takto definovanými typy reliéfu. Postupným výběrem byly do modelu zahrnuty pouze proměnné, které prokázaly průkazný vliv na vysvětlení variance souboru, přičemž kritériem při výběru jednotlivých proměnných byla hladina průkaznosti $p < 0,05$ (bez použití korekce na opakované testování).

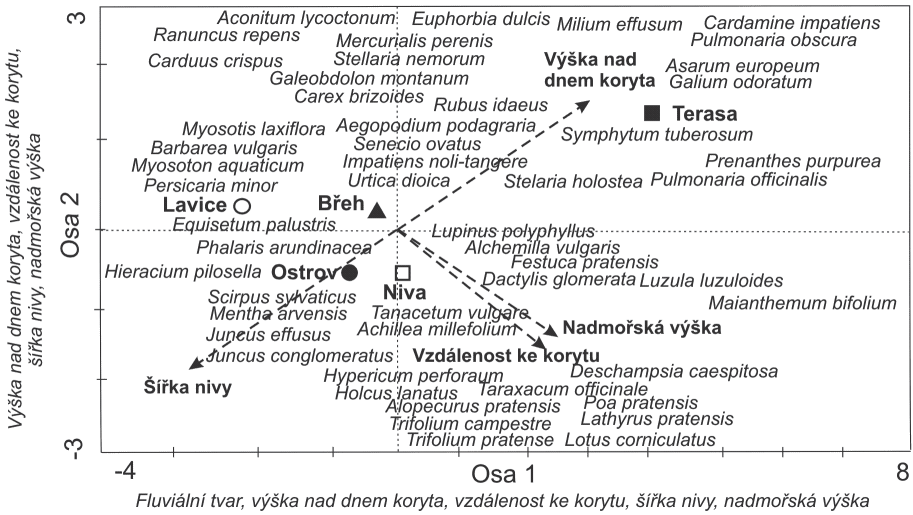
Tab. 10 Výsledky gradientové analýzy (CCA metodou postupného výběru pro bylinné patro) – souhrn.

Analýza	**Osy**	**1**	**2**	**3**	**4**
***CCA** (metoda postupného výběru)*					
Vlastní hodnoty		0,463	0,332	0,300	0,231
Korelace druhy–prostředí		0,888	0,864	0,910	0,878
Kumulativní procentuální variance druhových dat		4,8	8,3	11,4	13,9
Suma vlastních hodnot			0,562 *		
Suma vlastních hodnot všech kanonických os			1,940 (20,2 %)		

Poznámka: * celková variabilita souboru.

Tab. 11 Proměnné prostředí zahrnuté metodou postupného výběru do CCA analýzy bylinného patra s % vysvětlené variance souboru (v závorkách pořadí výběru).

Proměnná	**%**	**kumul. %**	***p*-value**	***F*-ratio**
Terasa (1)	3,25	3,25	0,002	2,67
Lavice (2)	2,85	6,10	0,002	2,24
Šířka nivy (6)	2,75	8,85	0,002	2,22
Nadmořská výška (7)	2,65	11,50	0,002	2,10
Vzdálenost ke korytu (8)	2,00	13,50	0,002	1,74
Ostrov (3)	1,80	15,30	0,012	1,45
Břeh (4)	1,70	17,00	0,018	1,35
Niva (5)	1,60	18,60	0,018	1,35
Výška nad dnem koryta (9)	1,60	**20,20**	0,038	1,36



Obr. 18 Biplot (druhy a proměnné prostředí) z CCA analýzy pro bylinné patro metodou postupného výběru (kvantitativní proměnné znázorněny jako šipky, kategoriální jako body; jejich vztah k dané ose je dán úhlem, který svírá osa s proměnnou – čím ostřejší úhel, tím vyšší korelace).

1. CCA bylinné patro (metoda postupného výběru)

Při výběru proměnných s nejprůkaznějším vlivem v případě analýzy bylinného patra je procento variability vysvětlené daným modelem rovno hodnotě 20,2 % (tab. 10). Nejvíce variability vysvětluje proměnná terasa (tab. 11) a vzhledem k tomu, že je jednou z dummy proměnných, které kódují typ fluviálního tvaru, byly do modelu zahrnuty i proměnné lavice, ostrov, niva a břeh, ačkoliv jejich průkaznost není tak vysoká. Všechny typy fluviálních tvarů vysvětlují celkem zhruba polovinu celkové variability vztahované ke zvoleným proměnným prostředí (11,2 %). Významně se z hlediska vlivu floristického složení uplatnily také proměnné šířka nivy a nadmořská výška, které vysvětlují každá cca 2,7 % variability. Vzdálenost od vodního toku a výška nad dnem koryta byly posledními prediktory, které byly do modelu zahrnuty, ostatní měřené parametry (vzdálenost plochy od vodního toku, velikost sedimentu, hodnota PDSI a velikost plochy) neměly na variabilitu druhového složení bylinného patra průkazný vliv.

Skóry druhů a snímků byly spolu s jednotlivými proměnnými vyneseny do projekčního grafu (obr. 18, zobrazeny pouze druhy a snímky s největším významem). Z diagramu je velmi dobře patrná příslušnost daného druhu k daným proměnným prostředí, zejména jednotlivým geomorfologickým faktorům. Druhy typické pro obnažené štěrkové lavice se nacházejí v levé části grafu (*Phalaris arundinacea, Barbarea vulgaris, Alopecurus aequalis, Rumex obtusifolius*) druhy vázané na údolní svahy a terasy naopak v pravé části grafu (*Luzula luzuloides, Prenanthes purpurea, Maianthemum biofolium*), ve střední části triplotu se vyskytují druhy tvořící často břehové porosty toků (*Aegopodium podagraria, Galium aparine, Urtica dioica, Stachys sylvatica*) a nivní druhy typické pro rozsáhlá povodňová lada (*Tanacetum vulgare, Holcus lanatus, Alchemilla vulgaris, Artemisia vulgaris, Hypericum maculatum*). S první kanonickou osou velmi dobře korelují již zmíněné fluviální tvary reliéfu. Ostatní proměnné zahrnuté do modelu (nadmořská výška, výšková úroveň nad vodní hladinou, vzdálenost od koryta toku, šířka nivy) korelují poměrně dobře jak s první, tak i s druhou kanonickou osou, což je patrné z ordinačního diagramu. S rostoucí vzdáleností od vodního toku ubývá vlhkomilných druhů (*Phalaris arundinacea*) a zvyšuje se výskyt druhů osídlujících sušší stanoviště (*Equisetum pratense, Vaccinium myrtillus, Festuca sp.*).

2. CCA stromové a keřové patro (metoda postupného výběru)

V případě analýzy dřevinného (stromového a keřového) patra vysvětlily proměnné zahrnuté do modelu metodou postupného výběru celkem 21,1 % celkové variability souboru (tab. 12). Nejvíce variability opět vysvětluje proměnná terasa (5,5 %), stejně jako v případě analýzy bylinného patra byly do modelu zahrnuty i proměnné lavice, ostrov, niva a břeh vzhledem k jejich charakteru kódování. Fluviální tvary vysvětlují dohromady téměř 14 % variability a ve srovnání s analýzou bylinného patra se na množství vysvětlené variability mnohem více podílí geomorfologická proměnná ostrov (tab. 13). Jako důležitý prediktor se opět projevuje šířka nivy, dále vzdálenost a nadmořská výška. Elevace plochy nad dnem koryta nebyla vzhledem k malé průkaznosti do této analýzy zahrnuta, stejně jako ostatní měřené proměnné (vzdálenost od koryta toku, velikost sedimentu, hodnota PDSI, velikost plochy).

Z ordinačního diagramu (obr. 19) je na úrovni první kanonické osy opět velmi dobře patrná sekvence jednotlivých fluviálních tvarů od středu koryta po okraj nivy (lavice–ostrov––břeh–niva–terasa). S první osou také koreluje proměnná vzdálenost od koryta vodního

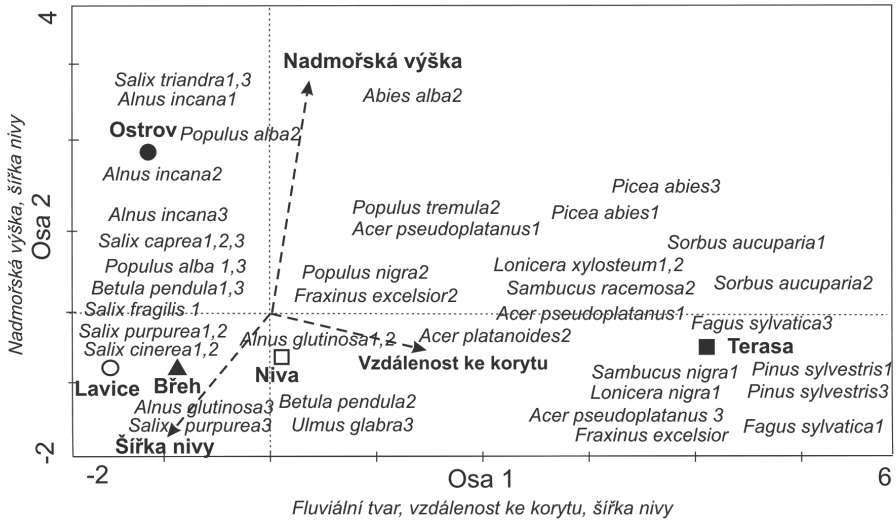
Tab. 12 Výsledky gradientové analýzy (CCA metodou postupného výběru pro stromové a keřové patro) – souhrn.

Analýza	**Osy**	**1**	**2**	**3**	**4**
***CCA** (metoda postupného výběru)*					
Vlastní hodnoty		0,656	0,393	0,337	0,304
Korelace druhy–prostředí		0,942	0,926	0,822	0,840
Kumulativní procentuální variance druhových dat		6,0	9,6	12,7	15,5
Suma vlastních hodnot			10,870 *		
Suma vlastních hodnot všech kanonických os			2,28 (21,1 %)		

Poznámka: * celková variabilita souboru.

Tab. 13 Proměnné prostředí zahrnuté metodou postupného výběru do CCA analýzy stromového a keřového patra s % vysvětlené variance souboru (v závorkách pořadí výběru).

Proměnná	**%**	**kumul. %**	***p*-value**	***F*-ratio**
Terasa (1)	5,50	5,50	0,002	3,39
Šířka nivy (6)	3,13	8,63	0,002	2,09
Lavice (2)	2,73	11,36	0,032	1,83
Ostrov (3)	2,63	13,99	0,002	1,71
Vzdálenost ke korytu (7)	2,13	16,12	0,032	1,55
Nadmořská výška (8)	1,93	18,05	0,050	1,38
Břeh (5)	1,53	19,58	0,430	1,02
Niva (4)	1,53	**21,10**	0,430	1,02



Obr. 19 Biplot (druhy a proměnné prostředí) z CCA analýzy pro stromové a keřové patro metodou postupného výběru (kvantitativní proměnné znázorněny jako šipky, kategoriální jako body; jejich vztah k dané ose je dán úhlem, který svírá osa s proměnnou – čím ostřejší úhel, tím vyšší korelace).

toku, která rovněž vyjadřuje posloupnost fluviálních tvarů. První osu lze tedy opět interpretovat jako gradient fluviálního tvaru. Z obr. 19 je rovněž patrné, které druhy preferují určitý tvar reliéfu. Na štěrkových lavicích v aktivní části řečiště mají své optimum druhy *Salix purpurea, S. cinerea, S. fragilis, S. caprea*, ostrovy jsou v zájmovém území poměrně hojně osídlovány druhy *Alnus incana, Populus alba, Salix triandra*. Břehové porosty tvoří např. *Alnus glutinosa, Salix purpurea, Prunus padus*. Ve společenstvech na povrchu nivy dominují druhy *Alnus glutinosa, Ulmus glabra, Betula pendula, Acer platanoides, Fraxinus excelsior*, rovněž se zde vyskytuje *Pinus sylvestris*. Převážně na plochy teras a na údolní svahy je vázán výskyt druhů *Fagus sylvatica, Picea abies, Pinus sylvestris, Lonicera nigra, L. xylosteum, Sambucus nigra, Sorbus aucuparia*. Pro soubor dat je důležitým faktorem také nadmořská výška, negativně korelovaná s šířkou nivy, která nejlépe koreluje s druhou hlavní osou variability.

Přímá ordinace: Parciální analýza (použití kovariát)

Při technice postupného výběru byl hodnocen splečný efekt proměnných s průkazným vlivem na variabilitu datového souboru. Vzhledem k silné korelaci proměnné fluviálního tvaru s dalšími faktory (relativní výška nad dnem koryta, vzdálenost od vodního toku), byla v dalším kroce použita technika parciální analýzy. V tomto kroce byl zhodnocen vliv každé proměnné zvlášť, nezávisle na vlivu ostatních proměnných, (ostatní proměnné byly použity jako kovaritáty), čímž bylo dosaženo „čistého" efektu testované proměnné. Řešeny byly následující otázky: jak se změní vliv proměnné typ fluviálního tvaru v případě, že bude hodnocen nezávisle na vlivu ostatních? Analýza byla provedena zvlášť pro bylinné a zvlášť pro stromové a keřové patro, analogicky jako v případě metody postupného výběru.

Tab. 14 Procento vysvětlené variance při parciální analýze bylinného patra (v závorce % variance vysvětlené při metodě postupného výběru).

Proměnná	**vysvětlená variance (%)**	***P***
Fluviální tvar (11,20)	3,1	0,002
Nadmořská výška (2,65)	3,0	0,002
Šířka nivy (2,75)	2,5	0,002
Vzdálenost ke korytu (2,00)	2,2	0,004
Výška nad dnem koryta (1,60)	1,6	0,020

Tab. 15 Procento vysvětlené variance při parciální analýze stromového a keřového patra (v závorce % variance vysvětlené při metodě postupného výběru).

Proměnná	**vysvětlená variance (%)**	***P***
Fluviální tvar (13,92)	4,7	0,002
Šířka nivy (3,13)	2,5	0,006
Vzdálenost ke korytu (2,13)	2,3	0,044
Nadmořská výška (1,93)	2,1	0,050

V případě bylinného patra je vliv fluviálních tvarů na druhové složení mnohem menší, poté co je odstraněn efekt ostatních čtyř kovariát (tab. 14). U ostatních proměnných zůstává vliv na složení vegetace signifikantní, v případě proměnné nadmořská výška a vzdálenost od vodního toku došlo dokonce ke zvýšení procenta vysvětlené variability.

Rovněž v případě parciální analýzy stromového a keřového patra pokleslo procento variability vysvětlené fluviálními tvary. Vliv proměnné šířka nivy doznal menšího poklesu, v případě proměnných vzdálenost od vodního toku a nadmořská výška došlo k nárůstu procenta vysvětlené variability (tab. 15).

V případě, že jsou ostatní průkazné proměnné použity jako kovariáty, dojde k značnému poklesu procenta vysvětlené variability faktorem fluviální tvar jak v případě bylinného, tak dřevinného patra. Vysoká vzájemná korelace klíčových geomorfologickcýh proměnných je dána vlivem nestejně působících fluviálně-geomorfologických procesů v prostoru údolního dna, kterými jsou jednotlivé fluviální tvary (od štěrkových lavic v řečišti až po terasy na bázi údolních svahů) utvářeny. Provedená analýza naznačuje, že vliv nelze připisovat fluviálním tvarům přímo, ale spíše zákonitostem, které na jejich površích působí a faktorům, které je spoluutvářejí – vzdálenost od toku, relativní výška v prostoru údolního dna a do určité vzdálenosti i zákonitosti v nestejné velikosti sedimentů, která je odrazem fluviálních disturbancí a které jsou formovány pod vlivem více či méně pravidelných povodňových událostí.

Binární diskriminační analýza

Vzhledem k relativně silnému vlivu fluviálních tvarů na strukturu vegetace, zjištěnému v předcházejících analýzách, byla na vegetační data aplikována technika binární diskriminační analýzy (Hupp, Osterkamp 1985, Hupp, Rinaldi 2007, Strahler 1978). Tato metoda byla použita za účelem podpořit výsledky gradientové analýzy a odhalit signifikantní vazby mezi druhem a specifickým typem reliéfu (lavice, ostrov, břeh, niva, terasa). V první fázi analýzy byla sestavena pro každý druh kontingenční tabulka, popisující výskyt daného druhu na určitém fluviálním tvaru (data ve formě prezence/absence), v dalším postupu pak byla frekvence výskytu převedena na hodnotu standardizovaných reziduálů. Analýza byla provedena v programu SPSS 16.0 for Windows a byla aplikována celkem na 33 druhů. Pozitivní hodnoty standardizovaných reziduálů, získaných procesem analýzy, naznačují preference výskytu daného druhu pro specifický fluviální tvar, zatímco negativní hodnoty ukazují, že daný druh se těmto typům reliéfu spíše vyhýbá. Je důležité zmínit, že pouze reziduály s absolutní hodnotou minimálně 1 jsou považovány za vyjádření významného vztahu (tab. 16).

Binární diskriminační analýza odhalila řadu vzájemných souvislostí a potvrdila tak četné závěry gradientových analýz. Analýza ukázala, že ve sledovaných úsecích se vyskytují jak druhy preferující výskyt v podmínkách daného fluviálního tvaru, tak druhy, které nevykazují nijak zvláštní afinitu k jednotlivým typům reliéfu. Z výsledků (tab. 16) je např. zřejmé, že druh *Picea abies* se pouze velmi zřídka vyskytuje na tvarech nižších než je terasa, kde je dominantním druhem. *Barbarea vulgaris* je běžným zástupcem štěrkových lavic, naproti tomu absentuje na tvarech s vyšší relativní výškou nad dnem koryta. *Alnus incana* typicky roste na říčních ostrovech, *Alnus glutinosa* se nejčastěji vyskytuje na říčních březích jako typický zástupce břehových porostů ve sledovaném území.

Tab. 16 Hodnoty standardizovaných reziduálů z binární diskriminační analýzy pro vybrané druhy ve sledovaných úsecích Opavy, Černé Opavy a Branné.

Druh	Lavice	Ostrov	Břeh	Niva	Terasa
Aegopodium podagraria	**−1,70**	**−1,90**	0,76	**1,80**	−0,30
Alnus glutinosa	**−1,09**	−0,56	**1,28**	0,22	−0,99
Alnus incana	−0,82	**3,32**	−0,30	**−1,61**	−0,75
Artemisia vulgaris	−0,29	**1,16**	−0,66	0,20	−0,73
Barbarea vulgaris	**3,47**	0,46	−0,96	−0,99	−0,46
Betula pendula	−0,77	**−1,22**	−0,11	**1,81**	−0,70
Cirsium oleraceum	**−1,07**	**−1,50**	**1,18**	**1,32**	**−1,52**
Cirsium rivulare	−0,85	−0,29	0,22	**1,10**	**−1,38**
Dactylis glomerata	**−1,20**	0,22	**−1,42**	**1,91**	−0,18
Epilobium montanum	**1,42**	0,34	0,02	−0,52	**−1,06**
Galeopsis speciosa	**−1,48**	−0,21	**1,04**	−0,49	0,86
Galium aparine	**−1,67**	0,01	0,24	**1,01**	−0,87
Impatiens parviflora	−0,93	0,76	0,67	−0,78	−0,03
Juncus conglomerates	−0,87	**−1,38**	0,73	**1,22**	−0,80
Juncus effusus	**−1,05**	−0,45	−0,01	**1,36**	−0,96
Lotus corniculatus	−0,87	−0,65	−0,47	**1,81**	−0,80
Lupinus pollyphylus	**−1,01**	−0,96	−0,37	**2,09**	−0,92
Luzula luzuloides	−0,87	**−1,52**	**−1,67**	−0,54	**2,97**
Lysimachia nummularia	**−1,05**	−0,45	0,98	0,38	−0,96
Petasites hybridus	**1,49**	0,43	0,60	0,95	**−1,66**
Phalaris arundinacea	−0,30	0,40	0,47	0,28	**−1,97**
Picea abies	−0,77	**−1,22**	−0,79	−0,18	**5,00**
Poa pratensis	**−1,01**	**−1,59**	0,15	**2,09**	−0,92
Salix caprea	**−1,05**	0,15	0,01	0,87	−0,96
Salix fragilis	**−1,09**	−0,56	0,80	0,69	−0,99
Salix purpurea	−0,58	−0,92	0,68	0,62	−0,53
Senecio ovatus	−0,96	0,26	0,56	−0,55	0,61
Solidago Canadensis	−0,92	−0,77	−0,62	**2,09**	−0,84
Stachys sylvatica	**−1,00**	−0,61	−0,20	**1,25**	−0,12
Symphytum officinale	**−1,11**	−0,44	0,45	0,90	−0,90
Tanacetum vulgare	−0,02	−0,22	0,55	0,10	−0,96
Urtica dioica	0,42	−0,73	0,47	0,03	−0,24
Vaccinium myrtillus	−0,29	−0,46	−0,56	−0,57	**3,50**

Poznámka: Pozitivní hodnoty indikují hojný výskyt druhu na daném typu reliéfu, negativní hodnoty indikují vzácný výskyt na daném tvaru. Pouze reziduály s absolutní hodnotou minimálně 1 (vyznačeny tučně) jsou považovány za signifikantní (viz Hupp, Rinaldi 2007).

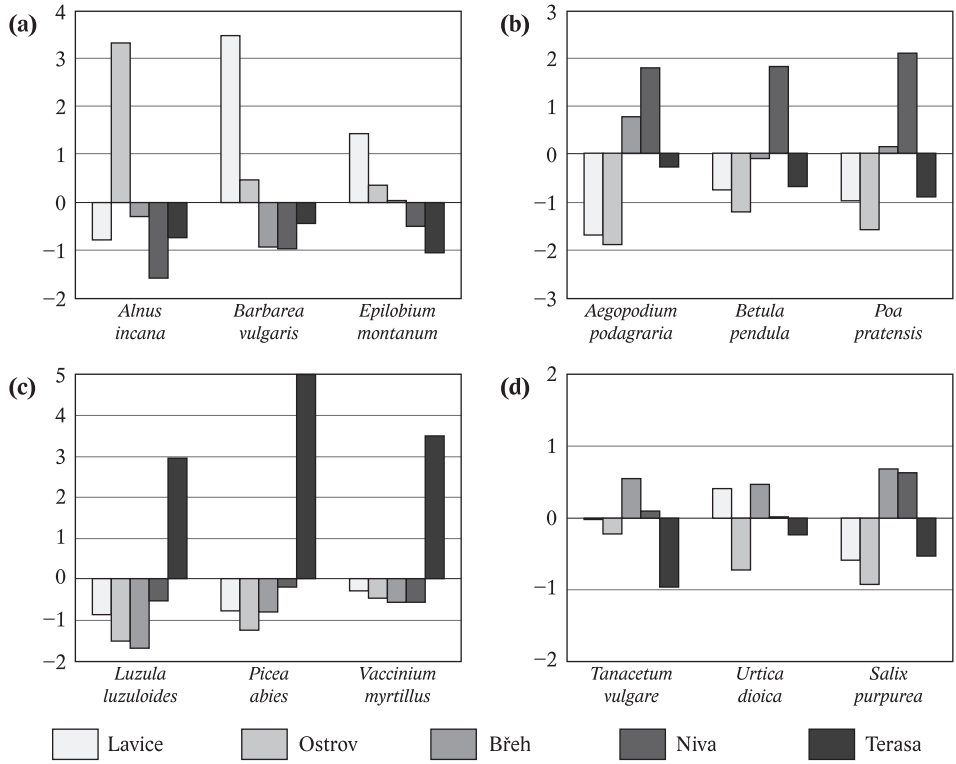
5.2.3 Vegetace na fluviálních tvarech

Výsledky provedených analýz umožnily klasifikovat vegetaci v zájmových úsecích do čtyř hlavních skupin dle vztahu k fluviálně-geomorfologickým procesům a tvarům:

- Druhy jevící zřetelnou afinitu ke specifickým fluviálně-geomorfologickým tvarům (obr. 20a–c):
  - Druhy osídlující vysoce dynamická prostředí, zejména pravidelně zaplavovaná a intenzivně disturbované lokality (lavice a ostrovy) a také pionýrské druhy a rostliny časných sukcesních stádií (hodnota více než 1 pro typ tvaru lavice a ostrov a zároveň hodnota ne vyšší než 1 pro ostatní tvary reliéfu, viz tab. 16, obr. 20a): *Alnus incana, Artemisia vulgaris, Barbarea vulgaris, Epilobium montanum, Petasites hybridus*.
  - Druhy, které se vyhýbají stanovištím s vysokou mírou fluviálně-geomorfologických disturbancí (zejména destruktivní mechanický účinek vodního proudu, časté zaplavování, snížená dostupnost živin na hrubozrnných substrátech) a osídlující relativně stabilní vyvýšené povrchy (druhy s hodnotou menší než −1 pro lavice a ostrovy a zároveň s hodnotou vyšší 1 pro tvary břeh a niva, viz tab. 16, obr. 20b): *Aegopodium podagraria, Alnus glutinosa, Betula pendula, Cirsium oleraceum, Dactylis glomerata, Galeopsis speciosa, Galium aparine, Juncus effuses, Juncus conglomeratus, Lupinus pollyphylus, Lysimachia nummularia, Poa pratensis, Stachys sylvatica*.
  - Druhy typické pro vyzrálé povrchy a relativně stabilní stanoviště (hodnoty vyšší než 2 pro tvar terasa, viz tab. 16, obr. 20c): *Luzula luzuloides, Picea abies, Vaccinium myrtillus*.
- Druhy s širokou ekologickou amplitudou, které nelze považovat za indikátory specifických tvarů reliéfu a fluviálně-geomorfologických podmínek, nicméně mohou naznačovat vliv jiného faktoru jako např. zvýšený obsah určitých živin v půdě, trvalé zamokření (ani na jednom z uvedených fluviálních tvarů nedosáhly absolutní hodnoty 1, viz tab. 16, obr. 20d): *Tanacetum vulgare, Urtica dioica, Salix purpurea, Senecio ovatus, Impatiens parviflora*.

Závěry gradientových analýz spolu s výsledky binární disriminační analýzy rovněž umožnily specifikovat složení vegetace na jednotlivých fluviálních tvarech. Stručná charakteristika tvarů spolu s typicky se vyskytujícími druhy je uvedena v následující části.

Lavice
Akumulace erodovaných oblázků a štěrků s nepravidelnou písčitou výplní v korytě vodního toku (Lehotský, Grešková 2004) jsou pod přímým mechanickým působením říčního proudu a těmto mezním podmínkám je schopno přizpůsobit se pouze malé procento rostlinných druhů. Tato krajní stanoviště osídlují zejména pionýrské druhy jako *Alopecurus aequalis, Barbarea vulgaris, Polygonum minus, Myosoton aquaticum*. Konvexní části lavic jsou již osídlovány širším spektrem rostlinných druhů: *Petasites hybridus, Alopecurus aequalis, Rumex obtusifolius, Phalaris arundinacea, Epilobium montanum*. Extrémní podmínky stanoviště (časté vymílání vodním proudem, destruktivní účinky vodního proudu, časté záplavy) nepodporuje souvislý výskyt dřevinného patra, obvyklými dřevinami osidlujícími tento fluviální tvar jsou keřové vrby – *Salix purpurea, S. cinerea*. Důležitým faktorem pro ecesi semenáčků a jejich následný vývoj je na tomto typu reliéfu přítomnost jemnozrnných písčitých překryvů, které zmírňují extremitu stanovištních podmínek.



Obr. 20 a) vybrané druhy iniciálních sukcesních stádií rostoucí na často disturbovaných stanovištích; **b)** vybrané druhy typické pro stanoviště s vysokou mírou fluviálně-geomorfologických disturbancí, preferující relativně stabilní lokality; **c)** vybrané druhy typické pro vyzrálé a stabilní povrchy bez fluviálně-geomorfologických disturbancí; **d)** druhy s širokou amplitudou, které neindikují tvar reliéfu a specifické fluviálně-geomorfologické podmínky.

Ostrov

Říční ostrovy jsou narozdíl od často přemísťovaných štěrkových lavic stabilizovanými vnitrokorytovými útvary, které nebývají zaplavovány tak často a rovněž extremita hrubozrnného substrátu je zmírněna výskytem jemně písčitého materiálu. Příznivější podmínky tak umožňují rozvoj většího počtu druhů dřevin. Ve zkoumaných úsecích je typickým zástupcem stromového a keřového patra na tomto tvaru reliéfu olše šedá (*Alnus incana*), často se vyskytuje také *Populus alba* a *Salix triandra*.

Optimální podmínky zde nachází *Phalaris arundinacea*, která ve zkoumaných úsecích často natolik dominuje, že znemožňuje souvislejší výskyt ostatních druhů typických rovněž pro tento typ reliéfu: *Petasites hybridus, Lycopus europaeus, Myosotis palustris, Alopecurus aequalis*. Zejména okraje ostrovů osidlují hygrofilní druhy, které dobře snášejí občasné zaplavení během zvýšených vodních stavů, a které zde, na místech s relativně lépe dostupnou jak podzemní, tak povrchovou vodou (narozdíl od centrálních částí ostrovů) dobře prosperují. Lepší dosažitelnost vláhy v těchto partiích je patrně rozhodujícím činitelem ovlivňujícím výskyt druhů. Na lokalitě Skrbovice (na Opavě) byl zaznamenán opakovaný výskyt pupalky dvouleté (*Oenothera biennis*).

Obr. 21 Dřevní akumulace na povrchu nivy – pozůstatky po povodni v červenci 1997. Lokalita Skrbovice, duben 2005.

Břeh

Za břeh lze považovat boční ohraničení koryta řeky od jeho dna po břehovou čáru, za kterým se nachází niva (Lehotský, Grešková 2004). Vegetační porost rostoucí na březích ve sledovaných úsecích je tvořen zejména společenstvy olší (*Alnus glutinosa*), vrb (*Salix purpurea*) a jasanů (*Fraxinus excelsior*). V nižších patrech se typicky vyskytují *Prunus padus* a *Populus tremula*. V synusii bylin dominují *Aegopodium podagraria, Lysimachia nummularia, Cirsium oleraceum, Galeopsis speciosa, Juncus conglomeratus* a *Urtica dioica*. Zejména na transektech situovaných na Černé Opavě (obr. 26) a Opavě dochází vlivem silné laterální eroze k výraznému podemílání břehů a ke vzniku poměrně rozsáhlých břehových nátrží až postupně kolmých břehových stěn. Tyto biotopy vykazují převážně absenci dřevin, z bylin toto stanoviště osidlují zejména *Phalaris arundinacea*, *Tanacetum vulgare* a *Impatiens parviflora*.

Niva

Prostor niv ve sledovaných lokalitách (s výjimkou Branné) byl v minulosti poměrně intenzivně zemědělsky využíván, lokality Nové Heřmínovy a Skrbovice dokonce ještě před povodní v roce 1997. Po této mimořádné záplavě však již nebylo zemědělské využití nivních luk obnoveno a dnes tak nejsou tyto plochy obdělávány – leží „ladem" (Hrádek, Lacina 2003). Rozsáhlé plochy těchto lad nedisponují souvislým dřevinným patrem a jsou typicky tvořeny hustými travinobylinnými společenstvy s vysokými hodnotami pokryvnosti. Nejčastěji vyskytujícími se druhy jsou ve sledovaných lokalitách *Dactylis glomerata, Galium aparine, Cirsium oleraceum, C. rivulare, Lotus corniculatus, Poa pratensis, Stachys sylvatica, Juncus effusus, Alchemilla vulgaris, Hypericum maculatum*. V prostoru nivy vykazují také vyšší procento pokryvnosti invazní neofyty *Solidago canadensis* a *Lupinus polyphyllus*. Poměrně hojným zástupcem stromového patra je *Betula pendula*, na Branné také *Ulmus glabra* a *Acer platanoides*. V profilu Nové Heřmínovy byl zaznamenán četný výskyt druhu *Pinus sylvestris*.

Obr. 22 Sejpové pahorky – doklady o intenzivním rýžování zlata na Opavě. Lokalita Pocheň, duben 2006.

Terasa

Terasy představují ve studovaném území obecně nejstarší typ fluviálního tvaru. Jedná se o stupňovité útvary na svazích říčních údolí, zbytky bývalých údolních den, která byla v další fázi prořízнuta erozní činností vodního toku. Pro tento typ stanoviště jsou charakteristické vyzrálé lesní porosty s dominancí dřevinných druhů. Zcela zde absentují nivní (*Salix sp.*, *Populus sp.* nebo *Alnus sp.*). Typickým dřevinným zástupcem patra hlavní úrovně je *Picea abies*, který zde v důsledku nevhodného lesního hospodaření převažuje. Dále je zastoupen *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus* a *Fraxinus excelsior*, ojediněle se vyskytuje *Abies alba*. Příznačnými zástupci keřového patra jsou *Lonicera nigra, L. xylosteum, Sambucus nigra, Sorbus aucuparia*. V synusii bylin se typicky vyskytuje *Luzula luzuloides, Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus, Millium effusum, Oxalis acetosella*, ve vyšších nadmořských výškách (na profilech Opava Pocheň a Černá Opava) byl zaznamenán i výskyt *Prenanthes purpurea*. Na transektu Černé Opavy byl rovněž zaznamenán výskyt montánního druhu *Festuca altissima*.

5.3 Shrnutí a diskuze

Vzájemná souvislost mezi fluviálně-geomorfologickými procesy a strukturou rostlinných společenstev v poříční krajině je námětem četných biogeografických výzkumů prováděných ve světě i u nás (např. Baker, Walford 1995, Hupp, Osterkamp 1985, Hupp, Rinaldi 2007, Jeník 1955, Karrenberg et al. 2002). Zdokumentování vlivu geomorfologických faktorů na prostorové uspořádání vegetace ve vybraných říčních segmentech řek v podhůří Hrubého Jeseníku je i dílčím cílem předkládané práce. Za účelem vzájemného srovnání zjištěných závěrů s výše uvedenými pracemi proto byly zvoleny podobné postupy. Kolmo na osu vodních toků byly vytyčeny transekty od jednoho údolního svahu k druhému a v rámci těchto profilů byly rozlišeny jednotlivé fluviální tvary – lavice, ostrov, břeh, niva, terasa (Hupp, Osterkamp 1985). Me-

todou fytocenologického snímkování byly na těchto typech reliéfu zjišťovány základní charakteristiky vegetace (pokryvnost a početnost), data o vegetaci byla následně spolu s třinácti charakteristikami prostředí analyzována základními metodami gradientové analýzy. Vzhledem k povaze vstupních dat (značné heterogenitě a vysoké diverzitě) byly zvoleny techniky předpokládající unimodální odpověď druhů na prostředí, kterými jsou detrendovaná (DCA) a kanonická korespondenční analýza (CCA).

Na počátku analýz byly jednotlivé naměřené proměnné prostředí testovány neparametrickou metodou výpočtu Spearmanových koeficientů pořadové korelace za účelem popsat jejich vzájemné vztahy. Provedené korelace jednotlivých parametrů odhalily řadu vzájemných vazeb. Nejprůkaznější korelace se projevily mezi šířkou nivy a rostoucí nadmořskou výškou, dále se projevila i řada zákonitých předem daných korelací na úrovni fluviálních tvarů: růst relativní výšky nad dnem koryta s rostoucí vzdáleností od vodnícho toku spolu se zjemňováním sedimentů do určité vzdálenosti od vodního toku. Analýza odhalila také vzájemné korelace mezi proměnnými prostředími a pokryvností vegetace. Vyšší dominancí se vyznačovaly terasy a břehy, naopak nejnižších hodnot dosahovaly štěrkové lavice v aktivních částech řečiště. Pokryvnost bylinného patra velmi dobře korelovala s velikostí sedimentů a hodnotou PDSI, zatímco v případě dřevin hrála důležitou roli také velikost plochy a její elevace.

Hlavním úkolem nepřímé ordinace bylo zjistit celkovou heterogenitu souboru a odhalit hlavní směry variability v datech. Do této analýzy byla zahrnuta všechna naměřená data prostředí, tzn. i vybrané půdní charakteristiky získávané pouze z 21 ploch. Poměrně vysoké vzájemné korelace druhů s prostředím na úrovni prvních třech ordinačních os poukázaly na fakt, že velkou část variability v souboru pravděpodobně budou vysvětlovat naměřená data a rovněž naznačily, že celý soubor dat nebude řízen pouze jedním faktorem, ale zřejmě několika navzájem korelovanými prediktory. Variabilita se projevila již na úrovni první ordinační osy, která shrnuje nejdůležitější směr variability. Nejvýraznějším faktorem strukturující vegetaci se ukázal být gradient reliéfu (typ fluviálního tvaru společně s relativní výškou), analýza zřetelně oddělila skóry druhů typicky se vyskytujících na stanovištích s relativně nízkou elevací poblíž koryta vodního toku a druhů osidlujících terasy a údolní svahy. Tato skutečnost byla dobře patrná také v případě rozboru jednotlivých snímků, kde analýza jasně odlišila plochy situované na bázi údolních svahů (terasy) a plochy z oblasti vodního toku (štěrkové lavice). S první ordinační osou kromě proměnné reliéf také silně korelovala hodnota půdního pH a šířka nivy. Skóry na druhé ordinační ose nejsilněji korelovaly s velikostí plochy a opět s typem fluviálního tvaru. Proměnné fluviální tvar a vzdálenost od koryta se projevily také na úrovni třetí a čtvrté ordinační osy, se kterými byly také poměrně silně korelovány. Nepřímá gradientová analýza tak položila základy předpokladů, které byly ověřovány v dalších krocích za použití technik přímé ordinace.

Kanonická korespondenční analýza, jejímž cílem bylo zodpovědět otázku, které z naměřených faktorů prostředí jsou klíčové, pracovala pouze s daty získanými ze všech ploch (nezahrnuty proměnné obsah minerálního dusíku, enzymatická aktivita, obsah sušiny, pH a D_{50}). Hodnota variability vysvětlená procesem přímé korespondenční analýzy nedoznala velkého poklesu (6,2 v případě nepřímé ordinace, 4,9 v případě přímé ordinace) a korelační koeficienty druhů a naměřených parametrů prostředí vykazovaly velmi vysoké hodnoty. Výsledky tak potvrdily závěry z nepřímé analýzy, že naměřené faktory prostředí jsou hlavními faktory strukturujícími vegetaci ve zkoumaných říčních segmentech. V případě, že byl analyzován vliv faktorů společně pro stromové, keřové a bylinné patro, nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím strukturu vegetace se ukázal být typ fluviálního tvaru spolu s relativní výškou nad dnem koryta a šířkou nivy. Jako poměrně slabý se ukázal být efekt zrnitostního složení substrátu (projevil se až na úrovni čtvrté kanonické osy).

V dalším kroku, kdy byly do analýz zahrnovány postupně pouze proměnné s průkazným vlivem, byly hodnoceny klíčové faktory ovlivňující strukturu vegetace zvlášť stromového a keřového patra a zvlášť bylinného patra. Mírně diskutabilní je v tomto případě výběr proměnné fluviální tvar, vzhledem k tomu, že se jedná o kategoriální proměnnou a nelze hodnotit její vliv najednou. V případě analýzy pouze bylinného patra vysvětlil typ fluviálního tvaru zhruba polovinu celkové variability (největší procento vysvětlila proměnná terasa – 3,25 %). Významný vliv na složení synusie bylin prokázaly také proměnné šířka nivy a nadmořská výška. Průkazný vliv vykázaly ještě faktory vzdálenost od vodního toku a relativní výška nad dnem koryta. Poněkud překvapivě a oproti původním předpokladům neměla na strukturu bylinného patra průkazný vliv proměnná zrnitost sedimentu a nebyla proto do modelu zahrnuta (spolu s velikostí plochy a hodnotou PDSI). Analýza stromového a keřového patra poskytla obdobné výsledky – nejvýznamnější proměnnou, která ovlivnila strukturu vegetace, zde opět byla proměnná fluviální tvar, která vysvětlila téměř 14 % variability z celkových 21,1 %. Největší podíl vykazovala proměnná terasa (5,5 %), oproti bylinnému patru vzrostl vliv proměnné ostrov. Jako důležité faktory se opět projevily proměnné šířka nivy, vzdálenost od koryta a nadmořská výška. Proměnná velikost sedimentu opět nedosáhla průkazného vlivu a nebyla proto zahrnuta do dalších analýz. Narozdíl od bylinného patra neprojevila průkazný vliv ani proměnná relativní výška nad dnem koryta opět spolu s faktory velikost plochy a hodnota PDSI.

Výsledky přímé gradientové analýzy tak odpověděly na otázku, který z naměřených faktorů je nejdůležitější z hlediska sturktury vegetace. Ukázaly, že nejvýznamnější proměnnou, která ovlivňuje prostorové rozšíření vegetace ve zkoumaných říčních úsecích Opavy, Černé Opavy a Branné, je gradient fluviálního tvaru, výsledek spolupůsobení několika dílčích faktorů. Vliv typu reliéfu se jak v případě stromového a keřového patra, tak v případě bylinného patra, uplatnil mnohem více než např. velikostní struktura sedimentů.

Tyto závěry se shodují s výsledky výzkumů prováděných v Evropě i na území Severní Ameriky. Hupp a Rinaldi (2007), kteří studovali prostorové rozšíření vegetace v Toskánsku v centrální Itálii, uvádí, že nejdůležitějším faktorem, ovlivňujícím variabilitu vegetace ve třinácti sledovaných úsecích, byl gradient fluviálního tvaru. Zdůrazňují, že v nivních ekosystémech v podmínkách mírného pásma hrají právě fluviálně-geomorfologické procesy a tvary zásadní roli ve struktuře rostlinných společenstev. Rovněž závěry výzkumu z řeky Passage Creek z oblasti severní Virginie dokazují, že rozdíly v relativní výšce jsou primárním faktorem ovlivňujícím distribuci vegetace v údolních dnech. Půdní faktory, zejména zrnitostní složení substrátu, se uplatňují až druhořadně (Hupp, Osterkamp 1985). Ke stejným závěrům dospěl také Wistendahl (1958) při svých výzkumech na řece na řece Raritan. I závěry řady dalších výzkumů prováděných v posledních deseti letech např. v Itálii, Velké Británii, Francii, Japonsku, dokladují, že rozdílná intenzita fluviálních procesů je klíčovým faktorem pro rozšíření rostlinných společenstev v říčních nivách (Décamps et al. 1988, Gurnell, Petts 2002, Hupp 2000, Marston et al. 1995, Nagasaka, Nakamura 1999, Tabacchi et al. 1998) a hrají v procesech strukturace vegetace nejvýznamnější roli.

Je důležité zdůraznit, že je to právě odlišná intenzita disturbančních procesů (zaplavování, eroze, akumulace), působící na specifických fluviálních tvarech, která má za následek rozdíly v druhovém složení vegetace, ne tvary samy o sobě. Fluviální tvary ovlivňují uspořádání vegetace na svém povrchu nepřímo, prostřednictvím frekvence výskytu povodní a délky trvání zaplavování, což jsou atributy specifické pro konkrétní fluviální tvar. Drobné rozdíly v topografii terénu na úrovni nivy jsou přímým důsledkem rozdílných hydrologických procesů operujícím na povrchu údolního dna. Různé studie tyto činitele zmiňují jako nejpodstatnější determinanty, které dále ovlivňují např. půdní vlhkost. Důraz na hydrologické faktory, které

ovlivňují zákonitosti uspořádání vegetace v prostoru údolní nivy, klade řada biogeografických a biogeomorfologických prací (Hupp 1982, Johansson, Nilsson 1993, Yanosky 1982, Yin 1998).

Problematika silné korelace proměnné fluviálního tvaru s dalšími faktory byla řešena v dalším kroku. Jakým způsobem se změní vliv nejdůležitějších proměnných (typ fluviálního tvaru) v případě, že bude hodnocen jejich vliv nezávisle na vlivu ostatních? K zodpovězení této otázky byla v následujícím posutpu použita technika parciální analýzy, při které byl testován vliv každé proměnné zvlášť, bez spoluefektu ostatních. Výsledek odpovídal předpokladům – vliv proměnné fluviální tvar doznal značného poklesu procenta vysvětlené variability při použití ostatních proměnných (zejména výška nad dnem koryta a vzdálenost od vodního toku) jako kovariát. Tento pokles nastal jak v případě stromového a keřového, tak v případě bylinného patra.

Sekvence fluviálních tvarů (od štěrkových lavic v řečišti až po terasy) je výsledkem odlišných zákonitostí působících v prostorech údolních den, jako je zejména postupně se zvyšující relativní výška nad dnem koryt, a zákonitě se snižující pravděpodobnost zaplavení. Fluviální tvary jsou formovány pod vlivem nestejně působících zákonitostí na těchto površích, a proto jsou výsledkem spolupůsobení jednotlivých faktorů, jako je relativní výška nad dnem koryta, vzdálenost od vodního toku a částečně i zrnitost sedimentů (největší na úrovni lavice, směrem od koryta toku zjemňování sedimentů).

Zajímavá byla i problematika vlivu zrnitosti sedimentů na zákonitosti uspořádání fytocenóz. Hypotéza, která panovala na počátku pozorování, vycházela z předpokladu, že jednotlivé typy reliéfu se charakteristicky vyznačují variabilitou ve velikosti sedimentů, která je přímým důsledkem „rozmachu" povodňové události na dané ploše v prostoru údolní nivy (Osterkamp, Hupp 1984). Konkrétní fluviální tvar tedy vykazuje charakteristickou zrnitost sedimentů a tato proměnná by tedy měla ovlivňovat rozšíření fytocenóz, stejně tak jako další faktory zákonitě korelované s výsktem sekvence fluviálních tvarů (relativní výška nad dnem koryta a vzdálenost od koryta). Provedená analýza dat z říčních segmentů Opavy, Černé Opavy a Branné prokázala, že zrnitostní složení sedimentů nehraje ve vybraných segmentech až zas tak podstatnou roli oproti původnímu předpokladu. Ve sledovaných segmentech se zrnitost sedimentů projevila až na úrovni čtvrté ordinační osy a výrazný vliv velikosti sedimentů na rozšíření vegetace ve sledovaných úsecích tak nebyl plně prokázán. Stejné závěry udávají také např. Hupp a Osterkamp ze svého výzkumu s Passage Creek River ze Spojených států (1985) – i zde bylo dokázáno, že zrnitost sedimentů má pro většinu druhů až sekundární význam. Větší význam výškové úrovně daného tvaru než zrnitostní složení substrátu je zmiňována také v dalších pracích (např. Hughes 1997, Steiger et al. 2005). Rozšíření fytocenóz je tak výsledkem spíše hydrologických procesů, které jsou asociovány s konkrétním tvarem reliéfu, spíše nežli s charakterem sedimentů, který ovlivňuje rozšíření vegetace až sekundárně.

Binární diskriminační analýza podpořila výsledky ordinačních metod, které naznačily, že lze výskyt určitých druhů vztahovat ke konkrétním fluviálním tvarům. Výsledky této analýzy potvrdily skutečnost, že určité rostlinné druhy vykazují předpovídatelné zákonitosti svého výskytu, korespondující s fluviálními tvary a mohou být tedy spojovány se specifickými tvary reliéfu (lavice, ostrov, břeh, niva, terasa). Na základě syntéz výsledků provedených analýz byly u jednotlivých fluviálních tvarů vytipovány základní rostlinné druhy.

Výsledky zkoumání na vybraných úsecích řek v podhůří Hrubého Jeseníku potvrdily závěry mnoha publikovaných prací s obdobnou tématikou: zákonitosti uspořádání vegetace podél říčních koridorů a fluviálně-geomorfologické procesy představují úzce spjatý ucelený systém a přítomnost daného druhu na konkrétním typu reliéfu může poskytovat informaci o hydrogeomorfologických podmínkách stanoviště.

6 Třísezónní monitoring vegetačního krytu na jednotlivých fluviálních tvarech Opavy deset let po extrémní povodni

6.1 Hypotézy

Cílem kapitoly je zachytit vývoj pokryvnosti vegetace letního aspektu v sezónách 2005, 2006 a 2007 na jednotlivých fluviálních tvarech v říčním korytě a navazující nivě Opavy po zhruba deseti letech od mimořádné povodňové události.

V kapitole jsou řešeny především tyto otázky:

- mezisezónní vývoj pokryvnosti bylinného i dřevinného patra na povodní nově zformovaných biotopech
- popis hlavních faktorů prostředí ovlivňujících pokryvnost v daném biotopu
- výskyt a vývoj populací invazních neofytů deset let po povodňové události
- vývoj pokryvnosti hlavních dominant na jednotlivých biotopech
- lokální druhová diverzita na jednotlivých biotopech

Zjištěné skutečnosti jsou konfrontovány s obdobnými výzkumy prováděnými na českých a zahraničních řekách.

6.2 Analýza dat

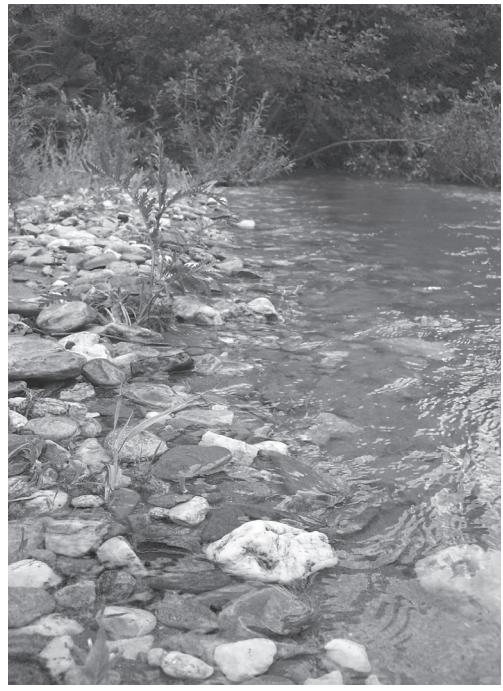
6.2.1 Typy biotopů na vymezených fluviálních tvarech

Pro účely detailnější monitoringu vegetace byly v rámci fluviálních tvarů vymezeny následující typy biotopů, na nichž bylo prováděno sledování:

Pravidelně zaplavované štěrkové lavice s nerovnoměrnou písčitou výplní s iniciálními sukcesními stádii vegetace. Štěrkové náplavy jsou biotopem lokalizovaným v nejtěsnější blízkosti aktivního toku a vyznačují se pravidelným zaplavováním v průběhu roku. V důsledku častých disturbancí v podobě mechanického působení říčního proudu, vymílání a sedimentace materiálu jsou pro tato stanoviště typická iniciální stádia sukcese (obr. 23).

Typickými druhy štěrkových lavic jsou *Alopecurus aequalis, Polygonum minus* a *Barbarea vulgaris*. Ecesi semenáčků pozitivně ovlivňují jemnozrné písčité kaly, které zmírňují extremitu podmínek.

Přeplavované okrajové části ostrovů s dominancí *Phalaris arundinacea* a s ojedinělými dřevinami jsou podobně jako štěrkové lavice pod přímým působením vodního toku, přičemž u tohoto typu biotopu se k hlavním činitelům ovlivňujícím osídlování přidává i vliv vegetačního krytu na rychlost vodního proudu a sedimentaci. Dominantním druhem osídlujícím tento biotop je *Phalaris arundinacea*.



Obr. 23 Okrajové části pravidelně zaplavovaných štěrkových lavic charakteristické iniciálními stádii sukcese na řece Opavě.

Vyvýšené centrální části ostrovů zaplavované pouze při vysokých průtocích patří ke stanovištím zaplavovaným asi jedenkrát ročně a to při zvýšení vodní hladiny v jarních měsících, v období tání sněhové pokrývky. Zásadnější roli zde proto má dostupnost podzemní vody během roku. Ve srovnání s níže situovanými okraji ostrovů se jedná o biotopy s nižší pokryvností, osídlované druhy se suchomilnější tendencí (*Oenothera biennis, Verbascum nigrum*).

Břehové nátrže a břehové stěny z převážně hlinito-písčitých sedimentů s ojedinělými semenáčky dřevin jsou specifickým typem biotopu, který podléhá vlivu několika faktorů. Jedná se zejména o výšku břehů a šířku průtočného profilu koryta v kombinaci s přítomností silné boční eroze. Podemílání břehů a vznik významných gravitačních deformací je často limitující faktor rostlinné sukcese.

Agradační valy s podílem subxerofytů a s nižší pokryvností dřevin. Protáhlé vyvýšeniny vystupující podél břehů vodního toku tvořené hrubším naplaveným materiálem (Kovář 1998) jsou v důsledku zhoršené dostupnosti podzemní vody osídlovány porosty termofytních a subxerofytních druhů. Dominantním zástupcem je rod *Festuca sp*.

Břehové porosty s dominancí *Alnus glutinosa, Salix fragilis* **a** ***Fraxinus excelsior***. Břehovými porosty, které spolu s doprovodnými porosty vytvářejí vegetační doprovod vodních toků, se rozumí dřevinný a luční porost rostoucí na březích vodních toků až po břehovou čáru (Kreuz 1997). Základní druhovou skladbu tvoří společenstva Alnus glutinosa, Salix fragilis a Fraxinus excelsior. Břehové porosty mají v říčních koridorech nezastupitelnou úlohu, zejména stabilizují koryto vodního toku zpevňováním břehů a ovlivňují samočistící schopnost vodního toku.

Obr. 24 Centrální části říčních ostrovů s dominancí *Phalaris arundinacea* zaplavované při vyšších průtocích, Opava.

Obr. 25 Porosty *Phalaris arundinacea* na štěrkopísčitých náplavech Opavy.

Obr. 26 Břehové nátrže na Černé Opavě nad Vrbnem pod Pradědem.

Obr. 27 Podemílání břehů – Opava poblíž obce Kunov.

Travinobylinná povodňová lada. Povodňovými lady rozumíme rozsáhlé plochy dříve využívané půdy, které od doby povodňové události nejsou využívány – leží „ladem" (Lacina 2004; Hrádek, Lacina 2003). Rozsáhlé plochy v rovné střední části nivy se vyznačují poměrně vyrovnaným hydrologickým režimem. Tento typ biotopu s absencí souvislého dřevinného patra je typicky tvořen hustými a vysokými travo-bylinnými porosty, které jsou schopny prorůstat vrstvami naplavených sedimentů, charakteristickými zástupci jsou *Tanacetum vulgare, Artemisia vulgaris* a *Poa pratensis*.

Porosty mladých lužních lesů z náletu. Husté porosty složené zejména z druhů *Alnus glutinosa, Salix fragilis, Salix caprea* se zformovaly v místech, kde došlo během povodně k sedimentaci povodňových hlín bohatých na živiny. Tento faktor s kombinací poměrně snadné dostupnosti vláhy (lužní lesy jsou nejčastěji situovány v ploché části nivy poblíž břehů) zapříčinil mohutný rozvoj nitrofilních a dalších na živiny náročnějších druhů v podrostu (*Urtica dioica, Stachys sylvatica*).

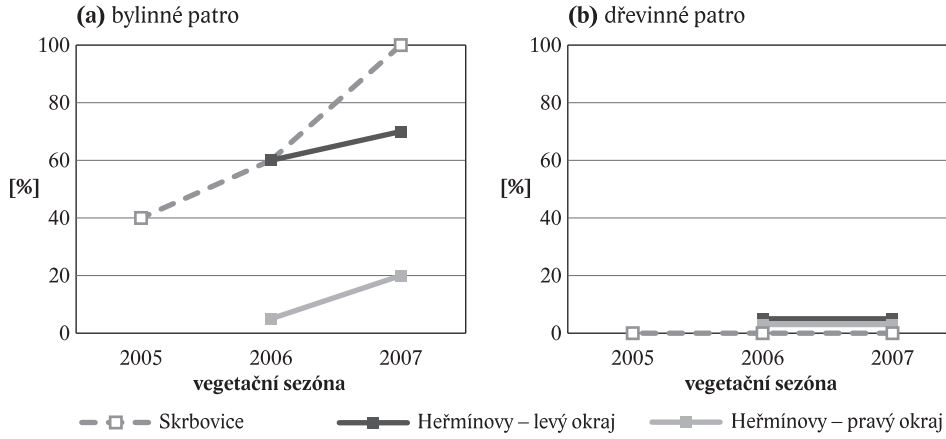
Vodní plochy s litorálním lemem. Nejčastěji se jedná o zazemňující se laguny a periodické tůňky, jejichž litorální lemy jsou živnou půdou četných vlhkomilných a mokřadních druhů, jako např. rody *Juncus sp., Scirpus sp., Typha sp*.

Smrkové monokultury na terasách s příměsí Fagus sylvatica a Abies alba. Smrkové porosty na údolních svazích představuje ve studovaném území obecně nejstarší typ biotopu. Terasy jsou zachovány v podobě izolovaných ostrůvků po obou stranách vodního toku Opavy v zájmových úsecích Skrbovice a Pocheň a narozdíl od předcházejících biotopů nebyly disturbovány povodní. V důsledku nevhodného hospodaření dominuje v synusii dřevin *Picea abies*, roztroušeně se vyskytují *Abies alba, Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus* a *Fraxinus excelsior*. Příznačnými zástupci keřového patra jsou *Lonicera nigra, L. xylosteum, Sambucus nigra,* bylinného *Luzula luzuloides, Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus, Millium effusum, Oxalis acetosella*.

6.2.2 Hodnocení tříletého vývoje pokryvnosti na jednotlivých biotopech

I. Pravidelně zaplavované štěrkové lavice s nerovnoměrnou písčitou výplní s iniciálními sukcesními stádii vegetace

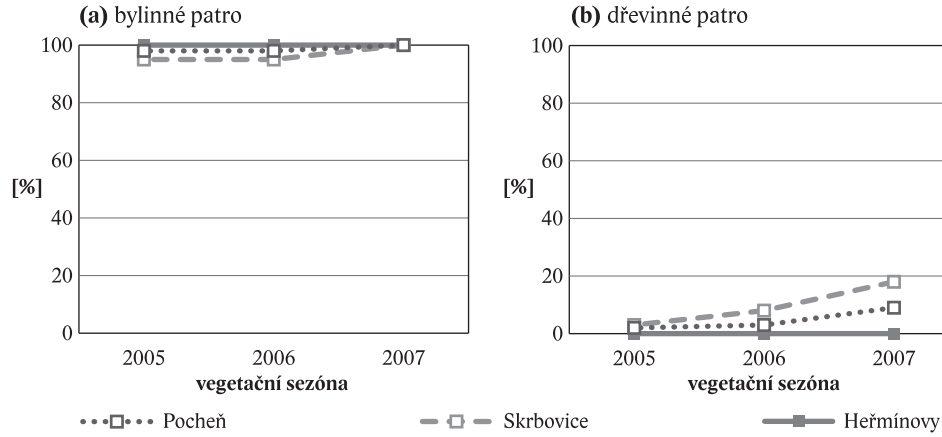
V říčním korytě Opavy byly ve sledovaných profilech monitorovány dvě štěrkové lavice. V prvním případě se jednalo o centrální lavici lemující ostrov na lokalitě Skrbovice, která se zachovala v téměř nezměněné podobě co do velikosti a tvaru po dobu tří vegetačních sezón, během kterých probíhalo pozorování. V roce 2005 pokrývalo bylinné patro 40 % plochy povrchu, dominovala *Phalaris arundinacea* (20 %), významně se uplatňovala i *Alopecurus aequalis*. Z velké části byla lavice složena z říčních oblázků s průměrnou mocností okolo 30 cm. V následujícím roce doznala zásadní změny skladba substrátu – oblázčitý podklad byl překryt vrstvou jemných písčitých sedimentů. Tímto způsobem se výrazně zmírnily extrémní podmínky stanoviště a došlo k nárůstu bylinné pokryvnosti na hodnotu 60 %. Této situace nejlépe využila *Phalaris arundinacea*, která zde, v podmínkách svého ekologického optima, vytvořila mohutný porost (40 %) na úkor ostatních druhů. Rovněž *Alopecurus aequalis* zvýšila svou pokryvnost, i když ne tak razantním způsobem. V roce 2007 byla lavice již ze 100% pokryta vegetací. Naprosto dominovala chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea*), která ovládla stanoviště a vytlačila tak ostatní druhy. Pokryvnost dřevinného patra dosahovala v průběhu tří let nulové hodnoty.



Obr. 28 Opava – štěrkové lavice. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

V druhém případě byla monitorována lavice na lokalitě Heřmínovy, která byla vytvořena vysokým průtokem v jarních měsících v roce 2006 (k dispozici je proto pouze dvousezónní pozorování). Tato boční lavice dlouhá 15 m a široká cca 3 m se svým levým okrajem svažujícím se k levému břehu koryta byla v létě 2006 ze 60 % pokryta vegetací. Dominantními druhy byly v této partii *Polygonum minus, Epilobium montanum, Tanacetum vulgare* a *Alopecurus aequalis*. Rovněž zde dobře prosperovaly *Myosoton aquaticum, Gnaphalium uliginosum* a *Barbarea vulgaris*. *Phalaris arundinacea* zde byla zaznamenána pouze v několika exemplářích. Pravý okraj lavice, svažující se do řečiště vodního toku, měl velmi nízkou hodnotu pokryvnosti – jen okolo 5 %, přičemž 2 % se na této hodnotě podílela psárka plavá (*Alopecurus aequalis*) a dalšími 2 % chrastice rákosovitá (*Phalaris arundinacea*). Druhy hojné na levém, odvráceném okraji lavice, se v těchto partiích vyskytovaly velmi sporadicky. O rok později, v létě 2007, se pokryvnost levé části lavice navýšila o 10 % (na celkových 70 %), pokryvnost na pravém okraji svažujícím se k proudnici nabývala hodnot 20 % (z toho cca 10 % *Phalaris arundinacea* a 5 % *Alopecurus aequalis*, hojněji se začaly objevovat i další druhy – např. *Petasites hybridus, Tanacetum vulgare, Artemisia vulgaris*). Dřevinné patro vykazovalo v případě této lavice velmi nízké hodnoty pokryvnosti během obou sledovaných sezón (3–5 %), příznivé podmínky zde našla pouze *Salix purpurea*.

Hlavními příčinami rozdílné hodnoty dominance v rámci jedné štěrkové lavice jsou zejména: 1. destruktivní mechanický účinek vodního proudu na okraji sousedícím přímo s vodním tokem, 2. různé zrnitostní složení substrátu – zatímco levý okraj lavice silně porostlý vegetací je tvořen říčními štěrky, s jemnozrnnou výplní písčitých sedimentů, pravý okraj se skládá z oblázků, které písčitou frakci obsahují jen výjimečně a tak jsou zde podmínky pro ecesi a následný vývoj rostlin velmi nepříznivé. Podle geobiocenologické typizace (Buček, Lacina 2002) lze z hlediska potenciální vegetace společenstva štěrkových lavic sledovaných úseků zařadit ke skupině typu geobiocénu *Saliceta fragilis superiora (4-5 B-C 5a)*, nejmladšímu stádiu vývoje nivních společenstev v pahorkatinných oblastech v nadm. výšce do 500 m n. m., typicky vázané na mladé obnažené štěrkopísčité náplavy. Jedná se o neustálená společenstva, vyvíjející se na nejmladších částech říční nivy, jejichž povrch je pravidelně přeplavován.



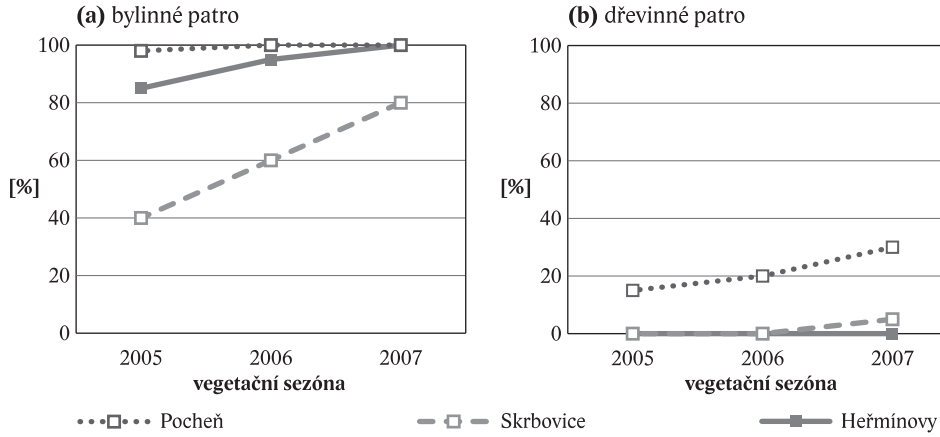
Obr. 29 Opava – okraje říčních ostrovů. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

II. Přeplavované okrajové části ostrovů s dominancí *Phalaris arundinacea* a s ojedinělými dřevinami

Okrajové části ostrovů jsou ve studovaném území biotopem s jednoznačně nejvyšší pokryvností bylinného patra. Narozdíl od svých konvexních centrálních částí, kde průměrná pokryvnost (v důsledku snížené dostupnosti vody) dosahovala ve vegetační sezóně 2007 hodnot 80–100 %, na okrajích ostrovů nabývala tato charakteristika ve stejném období hodnoty 100 %, což je nejvyšší hodnota ze všech sledovaných biotopů. Ze tříletého pozorování je patrný poměrně setrvalý trend této veličiny, příp. velmi mírný nárůst, nedochází však k žádnému výraznému zvyšování či snižování. Mezi nejčastěji se vyskytující bylinné druhy osídlující tyto zóny patří *Phalaris arundinacea*, jejíž kompetiční schopnost na těchto biotopech je natolik vysoká, že naprosto znemožňuje souvislejší výskyt ostatních bylinných druhů. V menší míře se zde také vyskytuje *Alopecurus aequalis* a sporadicky *Myosotis palustris*. Souhrnně se jedná o hygrofilní druhy, které dobře snášejí občasné zaplavení během zvýšených vodních stavů, a které zde, na místech s relativně lépe dostupnou jak podzemní, tak povrchovou tekoucí vodou (narozdíl od centrálních částí ostrovů) dobře prosperují. Lepší dosažitelnost vláhy v těchto partiích je rozhodujícím činitelem ovlivňující výskyt druhů. Dřevinná vegetace dosahuje na tomto typu stanovišť poměrně nízkých hodnot pokryvnosti (ke konci tříletého pozorování max. 20 % v případě transektu Skrbovice, na dalších lokalitách ještě méně), zaznamenány byly především vrby (*Salix fragilis, S. purpurea, S. caprea*).

III. Vyvýšené centrální části ostrovů zaplavované pouze při vysokých průtocích

Oproti okrajovým partiím jsou střední části říčních ostrovů osídleny v případě bylinného patra v menší míře, dominance dosahovala na všech třech sledovaných lokalitách na konci pozorování hodnoty 80–100 %, přičemž z tříletého pozorování jeví ve všech třech případech výrazně vzestupný trend. V případě profilu Opava-Skrbovice byl zaznamenán nárůst bylinného patra dokonce o 20 % ročně. Dominantními druhy tohoto biotopu jsou zejména *Artemisia vulgaris, Phalaris arundinacea* a *Petasites hybridus*, velmi hojně se vyskytují *Impatiens parviflora* a *Impatiens noli-tangere*, dále také *Galeopsis speciosa*, opakovaně byl zaznamenán výskyt pupalky dvouleté (*Oenothera biennis*). Příčinou menší míry dominance bylin na těchto

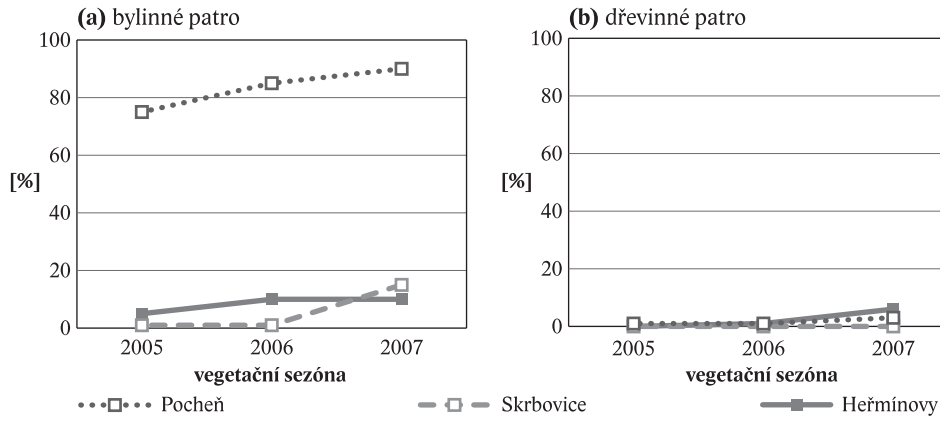


Obr. 30 Opava – centrální části ostrovů. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

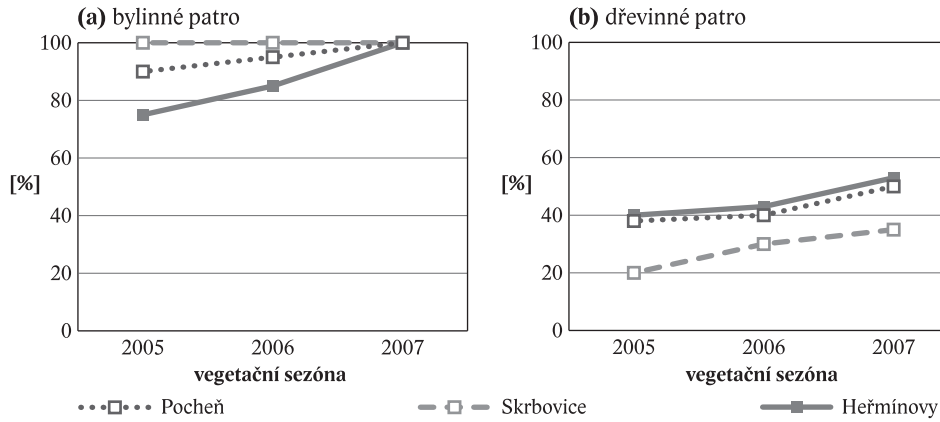
vyklenutých středních partiích, narozdíl od okrajových částí, je fakt, že s rostoucí relativní výškou obecně klesá dostupnost vláhy. Svou roli zde hraje – kromě snížené dostupnosti hladiny podzemní vody – i to, že centrální partie leží mimo vliv proudící vody v řečišti. Pokryvnost v případě dřevinného patra vykazuje stejné hodnoty jako je tomu na okrajových partiích ostrovů, dominantními druhy tohoto typu biotopu jsou kromě zástupců rodu *Salix sp.* také *Alnus incana* a *Alnus glutinosa*.

IV. Břehové nátrže a břehové stěny z převážně hlinito-písčitých sedimentů s ojedinělými semenáčky dřevin

Pokryvnost nátržových břehů a břehových stěn je ve srovnání s ostatními biotopy říčního koryta poměrně nízká. Dřeviny se zde obecně vyskytují velmi sporadicky, nejvyšší hodnota pokryvnosti (7 %) byla zaznamenána v závěrečném roce monitoringu v lokalitě Heřmínovy. Bylinné patro dosahuje průměrné hodnoty 38,3 %, přičemž v případě transektu Nové Heřmínovy a Skrbovice dokonce nebyla překročena ve všech třech vegetačních sezónách hranice 15 %. Poněkud odlišná situace je u profilu Opava-Pocheň, kde bylo v létě 2005 pokryto 75 %, v létě 2006 85 % a v létě 2007 90 % povrchu. Tuto nehomogenitu lze vysvětlit následujícím způsobem: V profilu Nové Heřmínovy úzký průtočný profil koryta v kombinaci s nízkou výškou břehů (1 m) umožňuje pouze sporadický výskyt nejodolnějších rostlinných druhů, zejména těch, které snášejí každoroční zaplavení, jenž postihuje celý průtočný profil na jaře v období tání sněhové pokrývky. Nátržové břehy v profilu Skrbovice jsou sice vyšší (2 m), nicméně díky výrazným sesuvům a změnám morfologie zejména v jarních měsících je zde rovněž znemožněno dlouhodobější osídlování vegetací. Hodnota dominance se v tomto případě po vegetační sezóny 2005 a 2006 pohybovala okolo 1 %, v roce 2007 se prudce zvýšila na hodnotu 15 %. Naproti tomu 2 metry vysoká břehová nátrž v transektu Pocheň je charakteristická absencí sesouvání, což v kombinaci s dostatečnou šířkou řečiště umožňuje vysokou pokryvnost a nerušený proces osídlování rostlinnými společenstvy v několika sezónách po sobě. Hlavními faktory podmiňující intenzitu pokryvnosti vegetace u tohoto typu reliéfu jsou proto zejména profil řečiště a prezence silné laterální eroze, která podmiňuje vznik břehových deformací.



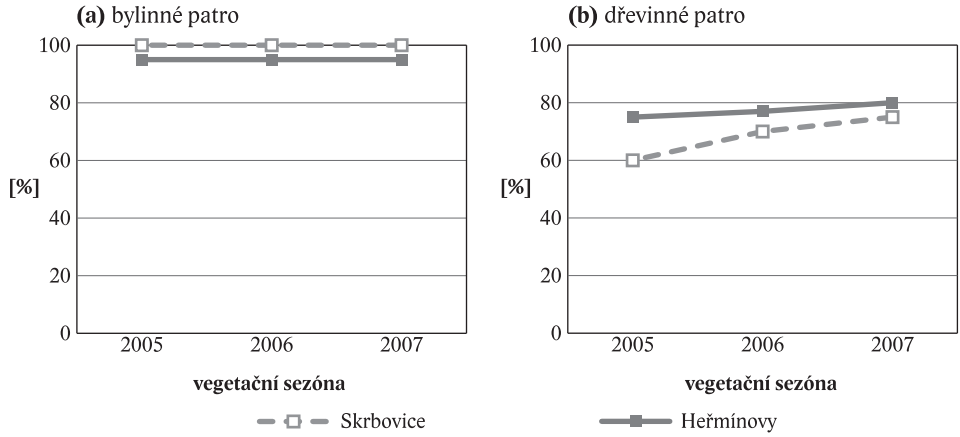
Obr. 31 Opava – břehové nátrže a stěny. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.



Obr. 32 Opava – agradační valy. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

V. Agradační valy s podílem subxerofytů a s nižší pokryvností dřevin

Tento typ biotopu je vyvinut ve všech třech profilech na toku Opavy vždy pouze na jednom břehu. V případě transektu Opava-Heřmínovy se jedná o pravobřežní vyvýšeninu s dominancí 100 % v létě 2007 (75 % v r. 2005, 85 % v r. 2006). Dominuje *Tanacetum vulgare*, velmi hojným druhem je *Mentha arvensis*, k významným druhům patří také *Gnaphalium sylvaticum* a *Lotus corniculatus*. V případě transektu Opava-Pocheň, na levobřežním agradačním valu, jeví pokryvnost vegetace obdobný trend jako na výše zmíněné lokalitě, tzn. je zde patrný pozvolný nárůst hodnoty dominance (2005-90 %, 2006-95 %, 2007-100 %). Charakteristicky se tu začínají uplatňovat submontánní druhy specifické pro 5. vegetační stupeň: *Aconitum napellus, Prenanthes purpurea*. Pravobřežní agradační val na lokalitě Opava-Skrbovice se vyznačuje stálou a vysokou hodnotou pokryvnosti (100 %). Ze zástupců stromové a keřové vegetace se na tomto typu biotopu nejvíce uplatňují vrby (*Salix purpurea, S. fragilis, S. caprea*), dále *Prunus padus, Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, Betula pendula* a *Lonicera nigra*. Stromové patro vykazuje vyšší hodnoty pokryvnosti ve srovnání s biotopy v aktivním korytě, ve srovnání s biotopy břehových porostů jsou však hodnot pokryvnosti nižší.



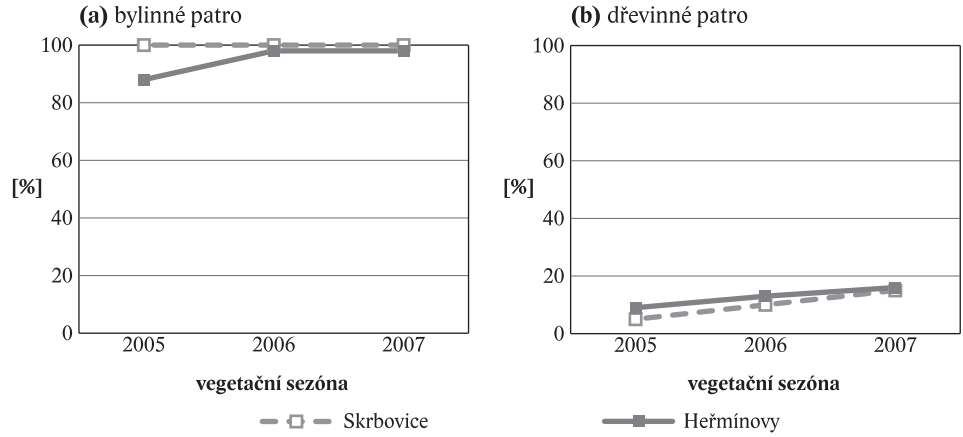
Obr. 33 Opava – břehové porosty. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

VI. Břehové porosty s dominancí *Alnus glutinosa*, *Salix fragilis* a *Fraxinus excelsior*

Pokryvnost bylinného patra dosahovala na stanovištích břehových porostů vysokých a poměrně setrvalých hodnot v průběhu celého tříletého monitoringu (95 a 100 %), stejně jako dřevinné patro, které vykazovalo mírný nárůst hodnot dominance. Z hlediska druhové početnosti se jedná o biotop s poměrně nízkým počtem druhů. Břehové porosty jsou charakteristické přítomností substrátu s vysokým obsahem dusíku a dominancí nitrofilních druhů (*Stachys sylvatica, Urtica dioica*). Tyto kompetičně zdatné druhy zde dosahují svého optima a vytvářejí mohutné porosty, čímž znemožňují ostatním méně zdatným druhům existenci. Z hlediska geobiocenologické typizace (Buček, Lacina 2002) jsou břehové porosty ve sledovaných úsecích tvořeny společenstvy jasanových olšin vyššího stupně (*Fraxini-alneta superiora, 4-5 BC-C 4-5a*), jež jsou kontaktními společenstvy vrbin vrby křehké (*Saliceta fragilis superiora, 4-5 B-C 5a*), zastoupenými v zájmovém území zejména společenstvy na štěrkových lavicích. Jasanové olšiny vyššího stupně jsou charakteristické vyvinutějšími půdami a pravidelnou účastí lesních mezofytů v synusii podrostu. Dominantním zástupcem je *Alnus glutinosa* spolu s druhy *Fraxinus excelsior* a *Salix fragilis*. Dále jsou zastoupeny *Salix caprea* a *Prunus padus*, v synusii podrostu se hojně vyskytuje *Melandrium rubrum* (*Silene dioica*), *Stellaria nemorum*, *Cirsium rivulare*, *Urtica dioica*, ojediněle také *Thalictrum aquilegiifolium*.

VII. Travinobylinná povodňová lada

V nivě Opavy jsou travinobylinná lada rozšířena zejména v těch úsecích, kde údolní niva není příliš těsně omezena okolními svahy a může tak dosahovat značného rozsahu, což se konkrétně uplatňuje v případě lokality Nové Heřmínovy: niva zde nabývá šířky až 400 m. Charakteristickým rysem tohoto biotopu je absence souvislého stromového patra se sporadickým výskytem vzrostlejších, zhruba 6–7 m vysokých dřevin, nejčastěji reprezentovaných druhy *Alnus glutinosa, Salix caprea, Salix fragilis* a *Betula pendula*. Konkrétně u lokality Opava Heřmínovy zaujímají povodňová lada rozsáhlou plochu širokou 100 m. Vyplňují rozlehlou a porůznu lehce zprohýbanou prostřední část nivy mezi oběma říčními

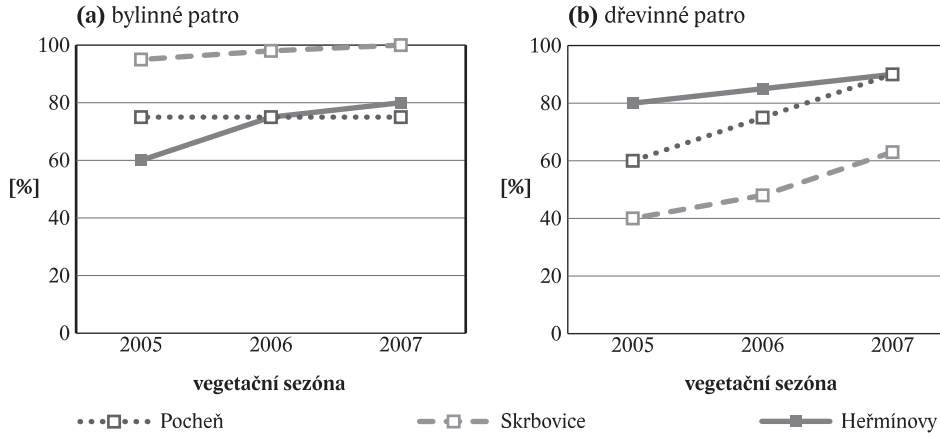


Obr. 34 Opava – povodňová lada. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

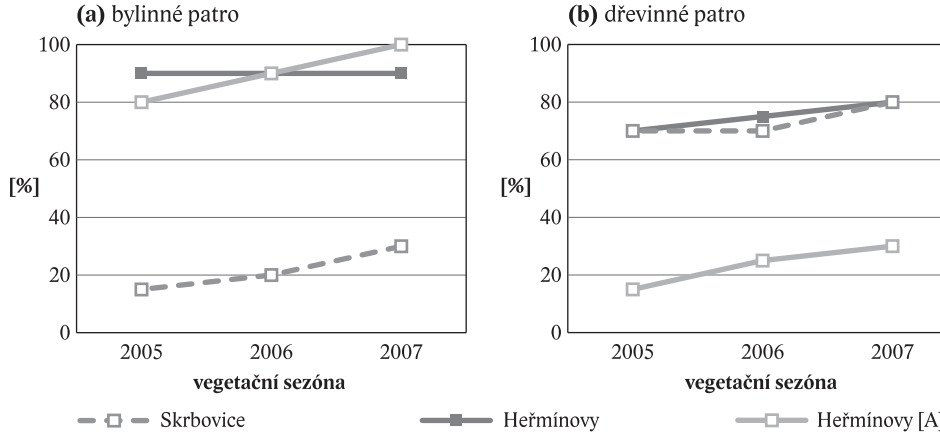
rameny. Na lokalitě Opava Skrbovice jsou přítomna v menší míře, lemují pás mladého porostu lužního lesa navazujícího na vodní tok. V případě profilu Opava Pocheň, kde již údolní niva nabývá výrazně horského rázu a je úzce sevřena úbočími lesů se lada nevyskytují vůbec. Nejhojnějšími druhy uplatňujícími se na tomto biotopu jsou *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgaris* a *Achillea millefolium*, z trav dominuje rod *Festuca sp.*, *Phalaris arundinacea* a *Poa pratensis*. Pokryvnost dosahuje většinou hodnot 95–100 %. Místy je povrch povodňových lad tvořen hrubozrnným materiálem – říčními štěrky a oblázky, které nebyly během povodně překryty jemnější frakcí. Na těchto plochách jsou možnosti retence vody velmi omezené a při oslunění zde panují mezní podmínky. V důsledku absence jemnozrnnějšího materiálu v podloží jsou osídlovány menší mírou a jeví zákonitě nižší hodnotu pokryvnosti.

VIII. Porosty mladých lužních lesů z náletu

Významnou plochu v nivě Opavy zaujímají porosty mladých lužních lesů iniciovaných katastrofickou povodní. V drtivé většině případů těsně navazují na vodní tok (Nové Heřmínovy, Pocheň), v několika případech jsou od samotného toku odděleny menší plochou povodňových lad (lokalita Skrbovice). Porosty jsou tvořeny 12 let starými jedinci zejména *Salix fragilis, Salix caprea, Salix purpurea, Alnus glutinosa*. Na lokalitě Pocheň, v 5. vegetačním stupni, se začíná významně uplatňovat *Alnus incana*. Uložení substrátu bohatého na živiny během povodňové události spolu s poměrně snadnou dostupností vláhy způsobuje, že v podrostu výrazně dominují druhy preferující vlhké půdy s bohatým obsahem dusíku – *Stachys sylvatica, Urtica dioica, Aegopodium podagraria*. Pokryvnost bylinného patra dosahuje ve srovnání s plochami povodňových lad nižších hodnot, což je způsobeno zástinem souvisle vyvinutého dřevinného patra. Na žádné z pozorovaných ploch nenabývá dominance hodnoty 100 %, průměrně se pohybuje okolo 76,5 %. Je velmi pravděpodobné, že v pravobřežním porostu nového ramene v úseku v Nových Heřmínovech našel své útočiště bobr evropský (*Castor fiber*), o čemž svědčí i okusy a pokácené mladé stromy na několika místech.



Obr. 35 Opava – lužní les. Vývoj průměrné pokryvnosti
(a) bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.



Obr. 36 Opava – vodní plochy v nivě. Vývoj průměrné pokryvnosti
(a) bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

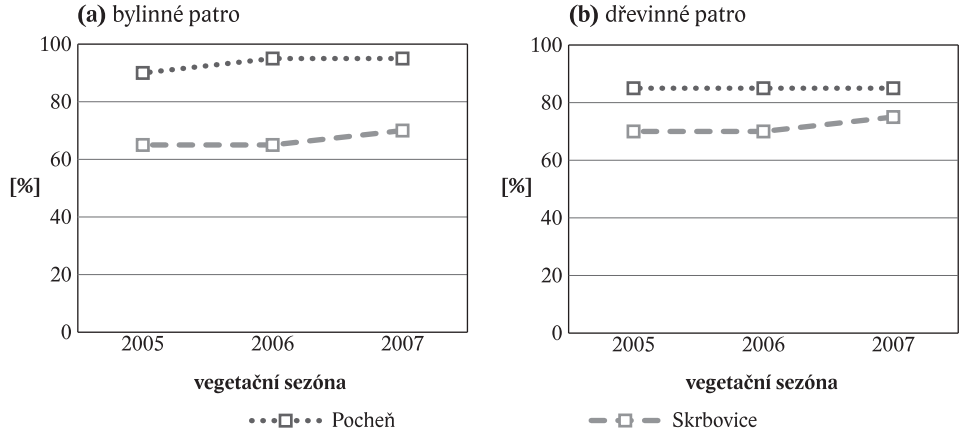
IX. Vodní plochy s litorálním lemem v nivě

Litorální lemy lagun a okraje periodických tůněk, které jsou naplňovány vodou zvláště při vyšších povodňových průtocích, patří k biotopům, osídlovaným převážně druhy s výraznou hygrofilní až hydrofilní tendencí. Tyto specifické biotopy jsou do značné míry provázané s vodním tokem svou závislostí na průběhu průtoků v říčním korytě během roku. Ve smyslu geobiocenologické typizace se ve studovaných úsecích jedná o společenstva olšin vyššího stupně (*Alneta superiora*), které se typicky vyvíjejí v mělkých depresích s trvale zamokřeným půdním profilem a se stagnující vodou v nadmořských výškách do zhruba 500 m n.m. Dřeviny se zde vyskytují spíše omezeně, na trvale zabahnělých půdách dobře prosperuje rod Alnus sp., druhově bohaté je bylinné patro zastoupené zejména rodem *Juncus* (*J. effusus, J. conglomeratus*), mezi další typické zástupce patří *Typha latifolia, Scirpus sylvaticus, Lycopus*

europaeus, Ranunculus flammula, Myosoton aquaticum. Zvláštním případem ve studovaném území je soustava zhruba 60 cm hlubokých zazemňujících se vodních ploch na lokalitě Heřmínovy, vzniklá nejspíše antropogenní činností (obr. 36 jako Heřmínovy [A]). Rozdílná míra pokryvnosti je zřejmě způsobena rozdílným kolísáním hladiny a nestejnou dotací vody z vodního toku.

X. Smrkové monokultury na terasách s příměsí *Fagus sylvatica* a *Abies alba*

Terasy jsou zachovány v podobě izolovaných ostrůvků po obou stranách vodního toku Opavy v zájmových úsecích Skrbovice a Pocheň a narozdíl od předcházejících biotopů nebyly disturbovány povodní. Potenciální vegetaci z hlediska geobiocenologické typizace (Buček, Lacina 2002) tvoří ve studovaných úsecích společenstva jedlodubových bučin (*Fageta abietino-quercina, 4AB3*, lokality Černá Opava, Skrbovice, Nové Heřmínovy) a pomístně javorových jasanových olšin vyššího stupně (*Fraxini-alneta aceris superiora, 4-5BC4(5a)*, lokalita Pocheň). V aktuální vegetaci však naprosto převládají kulturní hospodářské smrčiny s dominancí *Picea abies*, pouze ojediněle se vyskytují původní druhy (*Fagus sylvatica*, *Abies alba*), vtroušeně je zastoupen *Sorbus aucuparia*. Poměrně hojně se vyskytuje *Larix decidua*, který je v oblasti Nízkého Jeseníku rozšířen autochotonně. Opad smrkových monokultur mění půdní vlastnosti a způsobuje ústup mezotrofních druhů v podrostu a častější výskyt druhů s acidofilní tendencí. V synusii podrostu dominují zejména *Vaccinium myrtillus* a *Oxalis acetosela*. Ojediněle se vyskytuje i *Prenanthes purpurea*. Z hlediska pokryvnosti jak bylinného tak dřevinného patra se jedná o stanoviště se stálými a průměrnými hodnotami pokryvnosti dřevinného patra (průměrná pokryvnost v průběhu třísezónního monitoringu 77,5–80,0 %), v případě synusie podrostu lze hovořit ve smyslu pokryvnosti o biotopech mírně nadprůměrných (průměrná pokryvnost během sledovaných sezón 77,5–82,5 %). Během tříletého pozorování byl zaznamenán pouze velmi mírný nárůst pokryvnosti bylinného patra (cca 5 %), v případě pokryvnosti stromového patra měly hodnoty setrvalý stav, k drobnému nárůstu pokryvnosti došlo pouze na lokalitě Skrbovice. Terasy jsou vzhledem ke své pozici a vzdálenosti od vodního toku nejméně disturbovány fluviálními procesy, obecně je lze považovat za biotop se zastoupením věkově nejstarších sukcesních stádií.



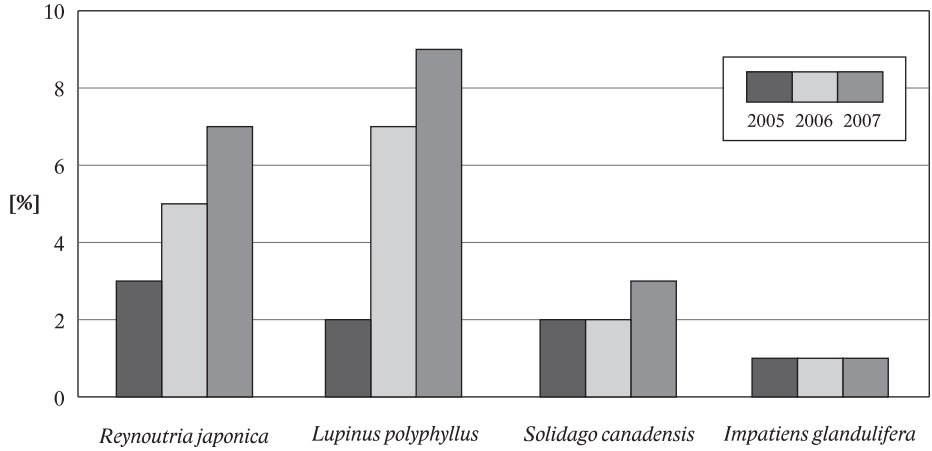
Obr. 37 Opava – smrkové monokultury na terasách. Vývoj průměrné pokryvnosti **(a)** bylinného a **(b)** dřevinného patra, 2005–2007.

6.2.3 Invazní neofyty

Výzkum vegetace říčního koryta Opavy a navazující nivy nebyl primárně zaměřen na monitoring populací invazních neofytů. Přesto jsou v tomto oddíle uvedeny základní poznatky o výskytu těchto druhů v zájmových úsecích. Ve třech sledovaných segmentech bylo nalezeno celkem sedm druhů nebezpečných invazních druhů vyšších rostlin (dle Mlíkovského, Stýbla 2006): *Conyza canadensis, Impatiens parviflora, Impatiens glandulifera, Lupinus polyphyllus, Reynoutria japonica, Robinia pseudoaccacia, Solidago canadensis*. V následujícím oddíle je věnována detailnější pozornost hlavním nebezpečným invazivním druhům – křídlatce japonské, vlčímu bobu mnoholistému, zlatobýlu kanadskému a netýkavce žláznaté.

***Reynoutria japonica* (křídlatka japonská)**
Vytrvalá bylina, do Evropy zavlečená v 19. století, masově obsazuje synantropní i přirozená stanoviště, zejména okolí vodních toků a komunikací. Původním areálem tohoto druhu je oblast východní Asie (Japonsko, Korea, Čína), sekundárně je rozšířena v Severní Americe, Evropě, Austrálii a na Novém Zélandu (Mlíkovský, Stýblo 2006). Druh se množí fragmentací oddenků a lodyh, transportem a následnou regenerací nových jedinců. Porosty křídlatky s vysokou regenerační schopností (ke vzniku nového jedince stačí úlomek o váze menší než 0,7 g) představují závažný problém zejména pro společenstva údolních niv, kde vytlačují původní druhy. Z monitoringu lokalit je patrné, že *Reynoutria japonica* je v prostoru nivy Opavy druhem osidlujícím nejpestřejší škálu stanovištních podmínek. Nejčastěji se vyskytuje v prostorách povodňových lad (průměrná hodnota pokryvnosti ve sledovaném období 2005–2007 je 12 %), poměrně často osidluje také porosty mladých lužních lesů a litorální lemy lagun a jezírek v nivách, rovněž je tento druh hojný v okrajových částech niv – na údolních svazích a terasách. Menších hodnot pokryvnosti potom nabývá na biotopech situovaných v aktivní zóně říčního koryta, které jsou vystavovány periodickému zaplavování – ostrovy, agradační valy, břehové porosty (zde pouze pokryvnost 1–2 % plochy). Podle Koncepce ekologicky vhodné péče o obnovený říční ekosystém Opavy (Bureš 1998), se před povodní v roce 1997 na území říční nivy Opavy vyskytovalo pouze několik plošně omezených porostů křídlatky. Již v září a říjnu 1997, tedy necelé 3 měsíce po povodni, se začaly především na hlinito-písčitých náplavech objevovat nové exempláře tohoto druhu, které vyrůstaly z fragmentů rozlámaných a vodou exportovaných oddenků, případně částí lodyh. Na štěrkových náplavech nebyla v tuto dobu křídlatka pozorována (Bureš 1998). V současné době, zhruba 10 let od povodňové události, je křídlatka rozšířena zejména na plochách travinobylinných popovodňových lad (zde mohutné exempláře o výšce až 3,5 m) a dále v podrostu mladých lužních lesů. Ze studia literatury a průzkumu prováděného v letech 2005–2007 vyplývá, že povodeň výrazně přispěla k šíření křídlatky, nicméně nejedná se v nivě Opavy o tak masivní formu rozšíření, která je známa z jiných českých a moravských vodních toků (např. Morávka v Beskydech). Pro sledované lokality byl charakteristický meziroční nárůst pokryvnosti porostů zhruba o 2 % ročně.

***Lupinus polyphyllus* (vlčí bob mnoholistý)**
Dvouděložná bobovitá rostlina původem ze Severní Ameriky byla na území České republiky zavlečena v 19. století. Světlomilný druh je často pěstován v zahradách jako trvalka, zplaňuje a osidluje zejména břehy vodních toků, vlhká luční a lesní stanoviště, mýtiny, okraje cest a železniční náspy. Roste především na kyselých až neutrálních půdách, jeho rozsáhlé porosty mění půdní vlastnosti (zvyšují obsah dusíku), čímž snižují lokální druhovou diverzitu. V pravidelně sečených oblastech dochází k jeho postupné extinkci. V zájmové oblasti *Lupinus*

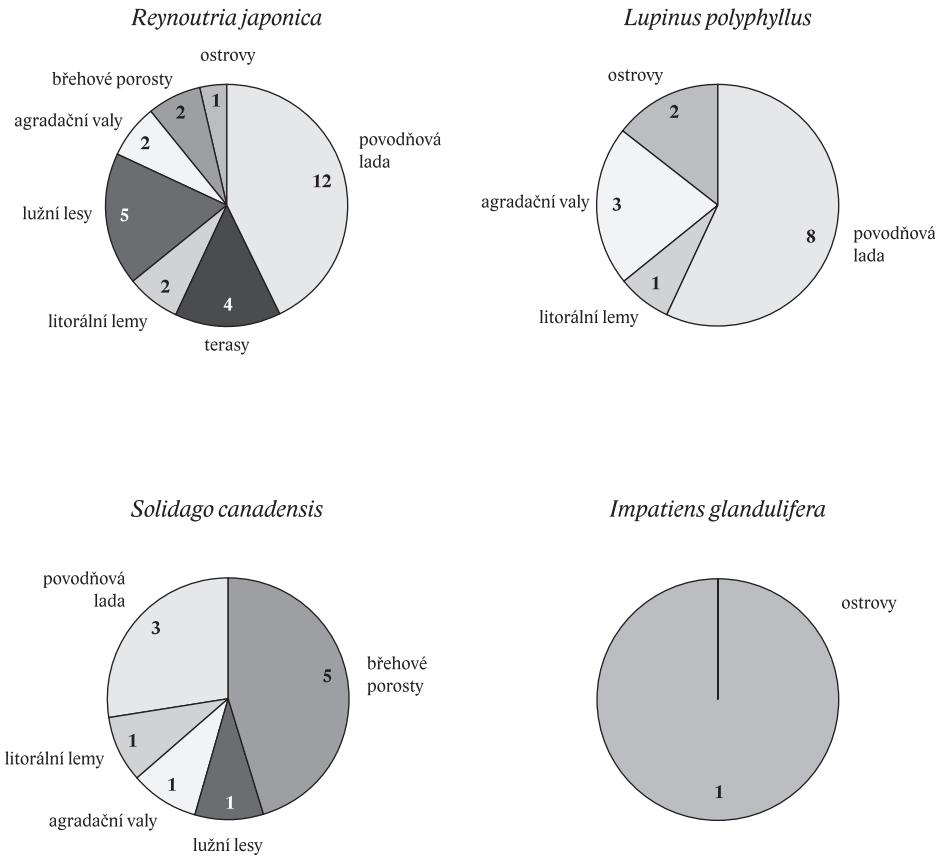


Obr. 38 Vývoj průměrné pokryvnosti jednotlivých druhů invazních neofytů na Opavě (uvažován průměr pro všechny biotopy) v období 2005–2007.

polyphyllus dosahuje nejvyšších hodnot pokryvnosti v povodňových ladech (průměrná hodnota pokryvnosti je okolo 8 %). Je rovněž častým zástupcem břehových okrajů vodních ploch v nivě (laguny, tůňky), jako i agradačních valů. Pozorován byl i výskyt na vyvýšených centrálních částech ostrovů.

***Solidago canadensis* (zlatobýl kanadský)**
Vytrvalá, až 1,5 m vysoká bylina, osídlující zejména ruderální stanoviště - náspy, rumiště, okraje komunikací, mýtiny, břehy řek. Primárním areálem je oblast Severní Ameriky, do Evropy byla rostlina zavlečena v roce 1648, v České republice byla poprvé dokumentována v roce 1838. Druh je hojně pěstován v parcích a zahradách, odkud zplaňuje, poměrně rychle kolonizuje vhodná stanoviště pomocí velkého množství nažek, stejně tak jako vegetativně oddenky. Ve sledovaných úsecích se typicky vyskytuje zejména v břehových porostech, dalším těžištěm výskytu jsou rovněž rozsáhlá povodňová lada. Zde většinou pokryvnost neofytu dosahuje průměrné hodnoty 5 %, není však vyloučeno, že na mnohých místech je pokryvnost vyšší. Menších hodnot pokryvnosti dosahuje na agradačních valech a na okrajových lemech tůní.

***Impatiens glandulifera* (netýkavka žláznatá)**
Jednoletá mohutná bylina pocházející ze západního Himálaje se v současné době vyskytuje téměř po celém území České republiky (s výjimkou horských poloh a území bez vodních toků). Vlhkomilný druh osidluje zejména polostinná, na živiny bohatá stanoviště, nejčastěji roste na březích vodních toků. Populace v České republice mají charakter velmi invazivně se šířících druhů, nejčastěji v říčních nivách. Jedná se o konkurenčně velmi zdatný druh, na našem území poprvé pěstovaný v polovině 19. století (první zplanění je datováno do r. 1896) (Mlíkovský, Stýblo 2006). *Impatiens glandulifera* je typickým neofytem vyskytujícím se ve sledovaných profilech na biotopech ostrovů, nebyla pozorována na žádných jiných stanovištích. Výskyt tohoto druhu ve všech třech profilech je však velmi sporadický a nepřesahuje hodnotu pokryvnosti 1 %, v průběhu tříletého období nedošlo k výraznému nárůstu pokryvnosti.



Obr. 39 Průměrné hodnoty pokryvnosti sledovaných invazních neofytů na jednotlivých biotopech Opavy (číselné hodnoty značí průměrnou hodnotu dominance na daném biotopu v období 2005–2007).

Lze konstatovat, že plochy povodňových lad jsou nejčastěji osídlovaným biotopem invazních neofytů, dva ze čtyř pozorovaných neofytů – *Reynoutria japonica* a *Lupinus polyphyllus* – mají těžiště svého rozšíření (největší hodnoty dominance) právě na tomto typu biotopu. Další druhy invazních neofytů nebyly v průběhu tří vegetačních sezón pozorovány. Vzhledem k tomu, že výzkum vegetace nebyl zaměřen na invazní neofyty a monitoring těchto druhů probíhal pouze ve třech profilech situovaných kolmo na osu vodního toku a v ostatních částech nivy pouze nahodile (při občasných pochůzkách), není vyloučeno, že se v povodí Opavy mohou vyskytovat i další druhy invazních neofytů. Ve srovnání s ostatními moravskými a českými vodními toky, postiženými katastrofální povodní, lze konstatovat, že výskyt těchto druhů není tak masivní. Není však vyloučeno, že bez dostatečných opatření, může dojít postupem času k tomu, že na některých místech nivy Opavy výrazně převládnou kompaktní porosty – zejména druhu *Reynoutria japonica* – nad konkurenčně méně zdatnějšími zástupci původních druhů.

6.2.4 Druhová diverzita

Podle mnoha autorů patří říční krajiny mezi ekosystémy s nejvyšší druhovou diverzitou v podmínkách mírného pásma (Naiman et al. 2005, Salo et al. 1986). Ke stanovení hodnot diverzity ve sledovaných úsecích byla použita nejjednodušší forma vyjádření diverzity – počet druhů na jednotku plochy. Hodnoty druhové diverzity byly počítány zvlášť pro jednotlivé fluviální tvary (terasa, niva, břeh, ostrov, lavice) a zvlášť pro jednotlivé biotopy rozlišené v rámci fluviálních tvarů. Vzhledem ke skutečnosti, že studované plochy nevykazovaly stejnou velikost (metodika byla záměrně zvolena tak, aby byly pokryty jednotlivé biotopy říčního koryta a navazující nivy) byl použit vztah pro transformovanou druhovou diverzitu, která je rovna počtu druhů na ploše/log velikosti plochy (viz např. Nilsson et al. 1994), čímž byla ošetřena nestejná velikost zkoumaných ploch.

Fluviální tvary
V případě fluviálních tvarů vykazuje nejvyšší hodnoty druhové početnosti údolní niva, průměrný počet druhů zde ve sledovaných úsecích dosahuje hodnoty 21,5. K poklesu průměrného počtu druhů dochází jak směrem ke korytu vodního toku (břeh 17, ostrovy 14, lavice 13), tak směrem k údolním svahům (terasy 16). Výsledky ze zkoumaných úseků v tomto případě nasvědčují, že zákonitosti druhové diverzity ve sledovaných úsecích odpovídají hypotéze střední míry disturbance, podle které se nejvyšší hodnoty druhové diverzity vyskytují v místech, kde disturbanční procesy vykazují střední intenzitu. Intenzivně a často narušované biotopy, kterými jsou v tomto případě štěrkové lavice a říční ostrovy, vykazují nejnižší průměrný počet druhů, stejně tak jako terasy, které se naopak vyznačují nízkou intenzitou disturbančních procesů. Štěrkové lavice, zaplavované každoročně v jarním období během vyšších vodních stavů, jsou osídleny pouze nejtolerantnějšími druhy, které snášejí tyto extrémní podmínky frekventovaného zaplavování. Tyto opakované disturbance snižují početnost populací a neustále na těchto stanovištích obnovují iniciální stádia sukcese. Podobně je tomu u ostrovů, respektive u jejich okrajových částí, vystavovaných každoročnímu zaplavování. Směrem od vodního toku se rozsah a četnost opakovaného vnějšího narušování (ve formě zaplavování) snižuje. V prostoru nivy dosahuje „středních" hodnot. Terasy vyvinuté na okrajových částech údolních den představují prostředí s nízkou intenzitou fluviálních disturbancí s frekvencí zaplavování řádově desítky let.

Biotopy říčního koryta a navazující nivy
Rozmanitost na druhové úrovni byla zkoumána také z hlediska konkrétních biotopů rozlišených v rámci jednotlivých fluviálních tvarů pro účely podrobnějšího monitoringu. V tomto případě nelze hypotézu střední míry disturbance (Connel 1978) jednoznačně potvrdit, nelze ji však ani vyvrátit. K biotopům s nejvyšším průměrným počtem dosažených druhů (23,9) patří ve zkoumaných lokalitách opět biotop lokalizovaný v prostoru nivy, travinobylinná povodňová lada – plochy půdy, které zůstaly po povodních zemědělsky nevyužívány. Rovněž další stanoviště lokalizované na povrchu nivy – vodní plochy (periodické tůňky a laguny), resp. jejich litorální lemy, patří k biotopům s velmi vysokou hodnotou alfa-diverzity (22,1). Velmi nízké hodnoty diverzity dosahují na sledovaných plochách biotopy říčního koryta, štěrkové lavice s nerovnoměrnou písčitou výplní s iniciálními sukcesními stádii vegetace (pouze 13,4) a okrajové části ostrovů s ojedinělými dřevinami a s dominancí *Phalaris arundinacea* (zde 12,3), kde je populační početnost druhů snížena v důsledku opakovaného zaplavování. Nejnižší míra diverzity byla zjištěna v případě porostů mladých lužních lesů iniciovaných

povodní v roce 1997 – průměrná druhová početnost zde dosáhla hodnoty pouze 11,5 druhů. Velmi nízké hodnoty byly zjištěny také v případě starých břehových porostů (13,4). Oba výše uvedené biotopy jsou charakeristické přítomností substrátu s vysokým obsahem dusíku, pro která je příznačná dominance nitrofilních druhů, zejména *Urtica dioica*. Nízké hodnoty druhové diverzity lze vysvětlit přítomností těchto konkurenčně zdatných druhů, jež zde dosahují svého optima, spolu s faktem, že pro oba typy biotopů je typické souvisle vyvinuté dřevinné patro, které brání výskytu světlomilných druhů (zejména v případě biotopu lužních lesů, kde je velmi hustě vyvinutá synusie dřevinného patra). Vyšší průměrná druhová početnost v případě břehových nátrží a břehových stěn ve zkoumaných úsecích (19,5) je způsobena zejména vysokou hodnotou na lokalitě Pocheň (zde 31), kde díky vysokým břehům (2 m) a charakteru řečiště spolu s absencí laterální eroze může docházet k vývoji rostlinných populací po několik sezón.

6.3 Shrnutí a diskuze

Mezisezónní vývoj vegetačního krytu na jednotlivých biotopech

Mimořádná fluviální disturbance v podobě ničivé povodně v červenci 1997 dala vzniknout celé řadě hodnotných biotopů dříve typických pro říční krajinu. Díky tomu, že vybrané segmenty povodní revitalizovaných koryt spolu s přiléhajícími částmi nivy zůstaly neupraveny, vznikly ideální podmínky pro sledování vývoje vegetačního krytu v říčních korytech po mimořádné disturbanci. Prací, zabývajícími se meziročními změnami pokryvnosti vegetace na povodní nově vytvořených stanovištích v souvislosti s katastrofálními záplavami v roce 1997, byla publikována řada. Zákonitosti na spojené Bečvě sledoval zejména Lacina (1999, 2000a, 2004), dále byla tato problematika řešena také v disertačních a diplomových pracích (Klečka 2004, Vatolíková 2004, Grohmanová 2006). Společným vodítkem prací těchto autorů je fakt, že katastrofální fluviální disturbance v podobě ničivé záplavy může být v extravilánech obcí z geoekologického úhlu pohledu vnímána jako pozitivní přirozený revitalizační činitel obnovující pestrou mozaiku biotopů říční krajiny, které vodohospodářskými úpravami v minulých letech zcela zanikly. Metodický postup použitý ve výše uvedených pracích (opakované fytocenologické snímkování vegetačního krytu pomocí Zlatníkem upravené kombinované stupnice pokryvnosti a početnosti v rámci transektů situovaných kolmo na osu říčního koryta a lokalizovaných na jednotlivé biotopy koryta a nivy) byl zvolen i v případě této práce s cílem následně porovnat jednotlivé aspekty vývoje vegetace (pokryvnost a dominance bylinných a dřevinných druhů, výskyt invazních neofytů) v povodní zasažených úsecích říčních niv.

Pro detailní monitoring byly v rámci studovaných fluviálních tvarů rozlišeny následující typy biotopů, korespondující do značné míry s typy biotopů vylišenými ve výše uvedených pracích: pravidelně zaplavované štěrkové lavice s nerovnoměrnou písčitou výplní s iniciálními sukcesními stádii vegetace, přeplavované okrajové části ostrovů s dominancí *Phalaris arundinacea* a s ojedinělými dřevinami, vyvýšené centrální části ostrovů zaplavováné pouze při vysokých průtocích, břehové nátrže a břehové stěny z převážně hlinito-písčitých sedimentů s ojedinělými semenáčky dřevin, břehové porosty s dominancí *Alnus glutinosa*, *Salix fragilis* a *Fraxinus excelsior*, agradační valy s podílem subxerofytů a s nižší pokryvností dřevin, porosty mladých lužních lesů z náletu, travinobylinná povodňová lada, vodní plochy s litorálním lemem v nivě a smrkové monokultury na terasách s příměsí *Fagus sylvatica* a *Abies alba*.

Na takto rozlišených biotopech byl vždy v letních měsících v letech 2005–2007 sledován mezisezónní vývoj vegetačního krytu. Výsledky ukazují na podstatné rozdíly mezi jednotli-

vými biotopy způsobené zejména rozdílným působením hydrogeomorfologických faktorů – zvláště vláhových poměrů na lokalitě (dostupnost podzemní a povrchové vody), zrnitostního složení substrátu, dále také destruktivního mechanického účinku vodního proudu. V případě vyspělých společenstev se kromě výše zmíněných vnějších, hydrogeomorfologických procesů, uplatňují také faktory vnitřní, autogenní, vyvolané vzájemnými vztahy jedinců ve společenstvech, reprezentované zejména procesy intra- a interspecifické konkurence (Francis 2006).

K biotopům s nejvyšší hodnotou mezisezónního nárůstu bylinného patra patřily ve sledovaných úsecích **pravidelně zaplavované štěrkové lavice s nerovnoměrnou písčitou výplní s iniciálními sukcesními stádii vegetace**, kde byl zaznamenán až 40% nárůst pokryvnosti mezi jednotlivými vegetačními sezónami (lokalita Skrbovice v roce 2005 – 40 %, 2006 – 60 % a 2007 – 100 %). Z hlediska výskytu dřevin se tento biotop vyznačoval velmi nízkými hodnotami pokryvnosti, až téměř absencí. Ve srovnání s ostatními biotopy vykazovaly štěrkové lavice spíše podprůměrných hodnot druhové diverzity, což je způsobeno extrémními podmínkami v podobě absence jemnozrnného substrátu a vysoké frekvence zaplavování, které jsou schopny snášet pouze vybrané druhy. Podobně jako na Bečvě (Klečka 2004) bylo i na nejmladších náplavech Opavy během tříletého monitoringu pozorováno výrazné šíření druhu *Phalaris arundinacea*. Tento druh má své optimum na aluviích, jejichž horní úroveň se nachází zhruba v rozmezí 30 cm až 1,3 m nad průměrnou letní hladinou vody v korytě (Kopecký 1961) a preferuje zejména jemné písčité substráty, nicméně v pozorovaných úsecích se velmi dobře prosadil také na lavicích tvořených oblázky a štěrky, v případě, že se zde nacházelo dostatečné množství půdní vláhy. Právě na těchto stanovištích byla v průběhu monitoringu sledována schopnost chrastice rákosovité, zmiňovaná v řadě studií zahraničních i českých autorů (Kopecký 1961, Klečka 2004, Girel et al. 1997), postupně přeměňovat životní prostředí na stanovišti ve svůj prospěch intenzivní sedimentací jemných částic z vodního sloupce a vytvářet si tak optimální životní podmínky, které postupně vedou až k naprostému ovládnutí stanoviště a znemožnění koexistence ostatních druhů. Na Opavě osidluje tento druh obzvláště okrajové části říčních ostrovů a štěrkové lavice, kde naprosto dominuje (průměrná pokryvnost na těchto biotopech dosahuje hodnoty 90 %). Závěry jsou velmi blízké těm, které publikoval Kopecký (1961) ve svém ekologickém a fytocenologickém rozboru porostů chrastice rákosovité na nejmladších náplavech Berounky, kde uvádí, že 90 % plochy fytocenologických snímků bylo pokryto právě druhem *Phalaris arundinacea*.

V rámci **říčních ostrovů** byly vzhledem k rozdílným hydrogeomorfologickým podmínkám a tudíž i charakteru bylinné synusie rozlišeny dvě zóny: 1) přeplavované okrajové části ostrovů s dominancí *Phalaris arundinacea* a s ojedinělými dřevinami, které ve sledovaných úsecích patří ke stanovištím s nejvyšší hodnotou pokryvnosti bylinného patra, nicméně z hlediska biodiverzity se jedná o biotopy s velmi nízkým počtem druhů a 2) vyvýšené centrální části ostrovů zaplavované pouze při vysokých průtocích, druhově pestřejší, s nižšími průměrnými hodnotami pokryvnosti synusie bylin. Z hlediska synusie dřevin vykazovaly oba typy biotopů shodně velmi nízké hodnoty pokryvnosti (0–5 %, výjimečně 30 % na lokalitě Pocheň). Je zde na místě otázka, jak je možné, že okrajové partie ostrovů, vystavené přímému mechanickému působení vodního proudu, vykazují maximální hodnoty pokryvnosti synusie bylin narozdíl od štěrkových lavic, situovaných v obdobných podmínkách řečiště, charakterizovaných pouze průměrnými hodnotami. Klíčovou roli zde zřejmě hraje jemnozrnný písčitý až jílovitý substrát, jenž v případě štěrkových lavic téměř chybí, na okrajových částech ostrovů je však vyvinut v mnohdy i mocných vrstvách. Stabilizované okrajové části ostrovů sice bývají zaplavovány i několikrát do roka při vyšších vodních stavech, nicméně destruktivní mechanický účinek vodního proudu, který má za následek v případě lavic přeplavování štěrků, se zde neuplatňuje

tak často. Mohutné porosty chrastice rákosovité, pro niž zde panují optimální vlhkostní podmínky, vyvolávají intenzivní sedimentaci jemného materiálu, čímž se jednak zlepšují půdní poměry a postupně také dochází ke zvyšování relativní výšky ostrovů nad vodní hladinou.

Břehová zóna byla pro detailnější účely pozorování rozdělena na tři odlišné biotopy: 1) břehové nátrže a břehové stěny z převážně hlinito-písčitých sedimentů s ojedinělými semenáčky dřevin, typické nízkou pokryvností ve srovnání s ostatními sledovanými biotopy břehové zóny, 2) agradační valy s podílem subxerofytů a s nižší pokryvností dřevin a 3) břehové porosty, vegetační doprovod vodních toků, zahrnující jak vyspělé porosty *Fraxini-alneta superiora* lemující původní říční ramena Opavy, tak mladé formace *Saliceta fragilis superiora*, vegetační doprovod nově vytvořeného říčního ramene iniciovaného mimořádnou povodňovou událostí. Břehové nátrže a svislé, tokem atakované břehové stěny se vyznačovaly velmi nízkou pokryvností jak bylinného, tak dřevinného patra po celou dobu tříletého pozorování (s výjimkou lokality Pocheň, kde v posledním roce pozorování dosahovala pokryvnost synusie bylin hodnoty 90 %). Z hlediska počtu druhů lze tento typ biotopu hodnotit jako průměrný. Obdobně jako na pozorovaných profilech na Bečvě (Vatolíková 2004) se i zde na tomto typu biotopu velmi dobře uplatňují zejména náletové a ruderální druhy (*Artemisia vulgaris, Equisetum arvense, Chenopodium album*). Pozorování dynamiky různých částí koryta v zájmových úsecích v průběhu tří let umožnilo jasně zformulovat základní zákonitosti ovlivňující míru pokryvnosti vegetace těchto biotopů: kombinace úzkého průtočného profilu koryta spolu s nízkou výškou břehů způsobuje každoroční zaplavování v období velké vodnosti v jarních měsících, které postihuje celý průtočný profil, takže dlouhodobější rekolonizace vegetací je prakticky znemožněna a zahajuje se vždy každý rok znovu (příp. přežívají pouze sporadicky nejodolnější druhy snášející záplavy). Nerušenému mezisezónnímu osidlování rostlinnými společenstvy je rovněž zabraňováno v důsledku výrazných a častých sesuvů břehů (opět často v jarních měsících, kdy k tvorbě břehových deformací přispívá také působení mrazu). Dlouhodobější proces kolonizace vegetací po několik sezón po sobě spolu s vysokým procentem pokryvnosti je umožněn v případě, že břehy vykazují dostatečnou výšku, řečiště dostatečnou šířku a nedochází k významným projevům sesouvání. Velikost průtočného profilu a náchylnost břehů k erozi se tedy jeví jako zásadní faktory ovlivňující vegetační dynamiku v případě břehových nátrží a stěn ve sledovaných úsecích.

Na počátku pozorování existoval předpoklad, že nově vytvořené břehové stěny a nátrže by mohly sloužit jako biotop ledňáčkovi říčnímu (*Alcedo atthis*) nebo břehuli říční (*Riparia riparia*), tak jako se tomu stalo např. na Bečvě u Oseku (Lacina 2000a, Vatolíková 2004). Tento předpoklad nebyl potvrzen, na řece Opavě nebyl v průběhu tří let zaznamenán ani jednou výskyt některého z výše uvedených druhů.

Biotopy břehových porostů se v průběhu sledovaného období vyznačovaly minimálními mezisezónními změnami jak z hlediska pokryvnosti, tak druhové početnosti. Synusie bylin zde dosahovala po celou dobu monitoringu neměnných velmi vysokých hodnot (95 % - 100 %), pokryvnost dřevinného patra mírně narůstala, v případě lokality Skrbovice došlo během tří let ke zvýšení o 15 %, na 75 % v posledním sledovaném roce, zejména díky nárůstu jedinců keřového patra.

Travinobylinná povodňová lada, rozsáhlé plochy dříve obdělávané půdy s absencí souvislého dřevinného patra, vykazovala v zájmových úsecích poměrně vysoké hodnoty pokryvnosti bylinného patra (95–100 %) po dobu všech tří vegetačních sezón. Z hlediska počtu druhů se jedná o biotop s nadprůměrnou hodnotou (nejvyšší průměrný počet druhů ze všech sledovaných stanovišť). Stejně jako v případě povodňových lad u Oseku nad Bečvou (Lacina 2007) se v bylinném patře poměrně hojně vyskytovaly ruderální druhy (*Artemisia vulgaris,*

Urtica dioica, Tanacetum vulgare) a zástupci dominující v zónách říčního koridoru vykazovaly menší hodnoty dominance. Pokryvnost dřevinného patra na tomto stanovišti dosahovala v posledním roce pozorování hodnoty maximálně 15 %. Místy, kde povodňové štěrky a oblázky nebyly překryty hlinitými sedimenty, se na ladech vytvořily biotopy s řadou subxerofytních druhů jako např. bělolist nejmenší (*Filago minima*), pupalka dvouletá (*Oenothera biennis*), zeměžluč lékařská (*Centaurium erythraea*), divizna černá (*Verbascum nigrum*). Jedná se o protáhlé, zhruba do 8 m široké klenuté plošiny, jejichž podloží je tvořeno převážně štěrky a oblázky do 15 cm v průměru s jemnou písčitou výplní.

Biotopem s nejvyšší pokryvností bylinného a současně i dřevinného patra jsou v pozorovaných úsecích na Opavě porosty mladých **lužních lesů** lokalizované za břehovou zónou, jejichž vznik byl iniciován z popovodňových náletů. Vzhledem ke klesající intenzitě fluviálně-geomorfologických procesů (eroze a akumulace) směrem od říčního koryta, je zde umožněn souvislý sukcesní vývoj rostlinných společenstev. V synusii dřevin dominují zejména vrby a olše (*Salix fragilis, S. caprea, S. purpurea, Alnus glutinosa, A. incana*), dřeviny dosahují úrovně III. patra a výšky až 10 m. Typickými zástupci synusie bylin jsou druhy vykazující vysoké nároky na dusík v půdě, především *Aegopodium podagraria*, *Stachys sylvatica*, *Reynoutria japonica*, častá je i ruderální *Artemisia vulgaris*. Z hlediska počtu druhů vykazoval tento typ biotopu v průběhu pozorování vzestupnou tendenci (střední hodnota 17,5 druhů v roce 2005, 23 druhů v létě 2007). Je velmi pravděpodobné, že v pravobřežním porostu lužního lesa našel své útočiště bobr evropský (*Castor fiber*), o čemž svědčí na několika místech pozorované okusy a pokácené mladé stromy.

Erozní činností vodního toku v průběhu povodňové disturbance vznikly v prostoru říčních niv **laguny a periodické tůně**, vodní plochy s litorálním lemem, propojené s aktivním tokem. Tento typ biotopů se vyskytuje ve sledovaných úsecích velmi často v porostech mladých lužních lesů a zvyšuje výrazně druhovou diverzitu (ve sledovaných úsecích se jedná o biotopy s druhou nejvyšší diverzitou z hlediska průměrného počtu druhů na ploše). Hodnota pokryvnosti jak dřevinného, tak bylinného patra se výrazně lišila na jednotlivých lokalitách, v posledním roce pozorování dosahovala v případě bylinného patra hodnoty 30–100 %, v případě dřevinného patra hodnoty 30–80 %. Zcela unikátní je soustava podmáčených terénních sníženin a sušších vyvýšenin ve střední části levobřežní nivy Opavy na lokalitě Heřmínovy. Tento intenzivně zprohýbaný reliéf zřejmě antropogenního původu se vyznačuje výskytem celé škály druhů – od subxerofytních (*Centaurium erythraea*) až po vlhkomilné (*Ranunculus flammula*). Jelikož jsou nejhlubší terénní deprese zatopeny vodou po celý rok, vytvořila se zde jedinečná soustava jezírek a zazemňujících lagun s naprostou převahou mokřadních druhů (*Juncus conglomeratus, J. effusus, Scirpus sylvaticus, Typha latifolia, Lycopus europaeus*).

Porosty smrkových monokultur na terasách s příměsí *Fagus sylvatica* a *Abies alba*, vykazovaly v průběhu tříletého pozorování téměř neměnné hodnoty pokryvnosti bylinného i dřevinného patra. Je důležité zmínit, že se jedná o biotop, který červencovou povodní v roce 1997 nebyl zasažen. Z hlediska geobiocenologické typizace se jedná ve studovaných úsecích o společenstva jedlodubových bučin (*Fageta abietino-quercina*) a pomístně javorových jasanových olšin vyššího stupně (*Fraxini-alneta aceris superiora*), jejichž druhová skladba však byla silně přeměněna ve prospěch smrku, který dominuje. Přimíšena je *Abies alba* a *Sorbus aucuparia*. Ojediněle se vyskytují starší jedinci *Fagus sylvatica*. V bylinném patře dominují *Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Senecio ovatus, Dryopteris filix-mas*. Pokryvnost bylinného patra dosahovala v závěrečném roce pozorování 70–90 %, pokryvnost dřevin dosahovala hodnot 75–85 %.

Invazní neofyty

Na třech profilech vytyčených kolmo na osu vodního toku Opavy probíhal v průběhu tří vegetačních sezón také monitoring hlavních nebezpečných zavlečených druhů vyšších rostlin. Ostatní části vodního toku a přiléhající nivy mimo tyto vytyčené transekty byly sledovány pouze při občasných obchůzkách a proto nelze s jistotou tvrdit, že zjištěné druhy jsou jedinými neofyty vyskytujícími se v povodí Opavy mezi obcemi Nové Heřmínovy a Karlovice. Data jsou proto interpretována spíše orientačně, stejně jako i vzájemná srovnání s výskytem na ostatních vodních tocích na území České republiky. Ve sledovaných profilech bylo pozorováno celkem osm druhů invazních neofytů, pozornost byla věnována zejména čtyřem z nich. Křídlatka japonská (*Reynoutria japonica*), která se před povodní v roce 1997 vyskytovala pouze velmi omezeně, se začala v území šířit již necelé tři měsíce po záplavě a to především na hlinito-písčitých náplavech (Bureš 1998). Při vlastním pozorování na třech vybraných úsecích, které probíhalo v letech 2005–2007, tedy v rozmezí osmi až deseti let od uplynutí povodňové události, bylo zjištěno, že *Reynoutria japonica* je rozšířena zejména na plochách travinobylinných povodňových lad (průměrná pokryvnost ve fytocenologických snímcích cca 12 %) a dále také v podrostu vyvíjejících se mladých lužních lesů (průměrná pokryvnost zde dosahovala 5 %). Z průzkumu prováděného v letech 2005–2007 vyplývá, že v povodí Opavy nedošlo k tak výraznému expanzivnímu šíření *Reynoutria japonica* jako je tomu např. na podbeskydském štěrkonosném toku Morávka u obce Raškovice. Nicméně je nesporné, že povodeň v roce 1997 přispěla ke zvýšení podílu tohoto invazního neofytu v nivě Opavy. Obdobně jako na spojené Bečvě (Klečka 2004), ani zde nebyl zaznamenán příbuzný druh *Reynoutria sachalinensis*. V hojnější míře byl na sledovaných segmentech zjištěn *Lupinus polyphyllus*, vyskytující se rovněž zejména na plochách lad (průměrná hodnota dominance zde dosahovala hodnoty 8 %). Tento neofyt vykazoval i nejrychlejší tempo růstu v hodnotě pokryvnosti ze všech sledovaných neofytů: 2005 – 2 %, 2006 – 7 %, 2007 – 9 %. Kromě výše zmíněných lad byl sledován také na stanovištích břehových zón (zejména na agradačních valech), dále při okrajích lagun a tůněk a pozorován byl také na konvexních částech ostrovů.

Dalším invazním neofytem, který byl ve studovaném území pozorován, byl *Solidago canadensis*, jehož těžištěm výskytu byly zejména břehové porosty. Zde se většinou neofyt vyskytoval s pokryvností v průměru okolo 5 %, v průběhu tříletého pozorování vykazoval z hlediska hodnot pokryvnosti poměrně setrvalý stav, nedocházelo k výraznějšímu šíření. Obdobné závěry uvádí i Kovář et al. (2002) z aluviálních náplavů na Tiché Orlici, kde pět let po povodni dominovaly zejména *Solidago canadensis*, *S. gigantea* a *Impatiens glandulifera* (Kovář et al. 2002).

Hygrofilní *Impatiens glandulifera* se vyskytovala velmi sporadicky, s průměrnou pokryvností okolo 1 % a to výhradně na biotopech říčních ostrovů. Narozdíl od výskytu na Bečvě, kde se šířila zejména na zastíněných biotopech starých břehových porostů a lužních lesů (Vatolíková 2004), na Opavě nebyl v průběhu tří let pozorován na žádném jiném stanovišti. Rovněž Chuman et al. (2007) uvádí výrazné rozšíření netýkavky žláznaté po jarní povodni v roce 2006 z náplavů Sázavy. Podle závěrů Matějčka (2007) je tento druh dokonce nejrozšířenějším invazním druhem na vybraných českých a moravských vodních tocích (mapováno celkem 12 vodních toků o celkové délce téměř 180 km), následuje *Solidago canadensis* a *S. gigantea*.

Jiné neofyty, jako např. *Helianthus tuberosus*, *Solidago gigantea*, které se na řadě moravských i českých řek masivně rozšířily právě po povodni v roce 1997 (Klečka 2004, Lacina 1999, 2000a, Vatolíková 2004), příp. 2002, 2006 (Chuman et al. 2007, Matějček 2007) nebyly pozorovány.

Druhová diverzita

Cílem podkapitoly bylo objasnit vliv intenzity fluviálně-geomorfologických procesů na hodnoty lokální diverzity jak na úrovni jednotlivých fluviálních tvarů, tak typů biotopů vylišených v rámci fluviálních tvarů. Řada autorů považuje hydrogeomorfologické procesy za jeden z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících biodiverzitu říčních koridorů a proto je otázka vlivu intenzity fluviálních disturbancí na hodnoty druhové diverzity v říčních koridorech námětem řady prací (např. Deiller et al. 2001, Hering et al. 2004, Hradecký 2004, Hupp, Rinaldi 2007, Poff et al. 1997). Výzkum prováděný na třech úsecích neupraveného říčního koryta a navazující nivy Opavy částečně prokázal, že opakované disturbance v říční krajině, reprezentované fluviálně-geomorfologickou činností vodního toku, zvyšují heterogenitu prostředí, zejména proto, že zamezují konkurenčně zdatnějším druhům plně ovládnout stanoviště.

Druhová početnost na jednotlivých fluviálních tvarech (lavice, ostrov, břeh, niva, terasa) vykazovala nejvyšší hodnoty v prostorách údolní nivy (21,5 druhů), směrem k údolním svahům a k aktivnímu korytu se průměrný počet druhů ku jednotce plochy snižoval (13,4 druhů pro fluviální tvar lavice). Tyto výsledky tak podpořily hypotézu střední míry disturbance, zformulovanou Connelem (1978), podle níž je druhová diverzita nejvyšší na stanovištích se střední mírou disturbance, kde se vyskytuje pestrá škála různorodých taxonů s odlišnými životními strategiemi, jež jsou schopny tolerovat dané podmínky, přičemž žádný z taxonů neovládne plně společenstvo. Nízkou míru biodiverzity mají biotopy, které jsou vystaveny vysoké disturbanci, protože zde přežívá pouze úzká škála nejodolnějších druhů, a rovněž stanoviště s nepříliš častým výskytem disturbancí, neboť zde dochází k uniformitě biotopu a určitá konkurenčně silnější skupina druhů postupně ovládne zdroje (Connel 1978).

Tyto výsledky se shodují se závěry řady studií, jejichž předmětem výzkumu byly hodnoty druhové diverzity v říčních koridorech v závislosti na fluviálních disturbancích. Např. výzkum Renöfält et al (2005) na řece Vindel v severním Švédsku potvrdil, že střední části říčních koridorů vykazují maximální úroveň druhové heterogenity díky pravidelným mírným záplavám, udržujícím vysoké hodnoty diverzity. Role environmentálních faktorů v procesech diverzity byla předmětem výzkumu také francouzských biogeografů (Bornette et al. 2001), kteří zvolili dvě prostorová měřítka. Jak na úrovni údolní nivy, tak odškrcených meandrů, se projevoval shodný trend: se zvyšující se pravděpodobností zaplavování a se snižujícím se obsahem živin v půdě se postupně do určité míry zvyšovala hodnota druhové diverzity. Říční segmenty, které nebyly předmětem častého zaplavování a vykazovaly vysoké hodnoty látek, zejména dusíku, vykazovaly nižší hodnoty diverzity. Se zvyšující se pravděpodobností účinku fluviální disturbance docházelo ke snižování konkurenční schopnosti druhů a následnému zvyšování diverzity. Poněkud odlišné závěry publikovali Hupp a Rinaldi (2007), kteří studovali hodnoty druhové diverzity na sekvenci jednotlivých fluviálních tvarů podél třinácti říčních segmentů v Toskánsku v centrální Itálii. Zde vykazovala hodnota druhové diverzity jasně lineární trend, s nejnižšími hodnotami diverzity zastoupenými na fluviálních tvarech v říčním korytě (štěrkové lavice), s nejvyššími na terasách. Autoři diskutují závěry svého výzkumu v kontextu hypotézy střední míry disturbance (Connel 1978) a domnívají se, že nejvyšší hodnoty diverzity zjištěné na terasách mohou být důsledkem pestré škály mapovaných teras (široké rozpětí nadmořských výšek a ekologických podmínek od mezotrofních stanovišť po xerické náhorní plošiny) ve srovnání s ostatními fluviálními tvary. Dalším důvodem, který uvádějí, je poměrně intenzivní antropogenní využívání teras jak v minulosti, tak v současné době, které je následkem vytvoření pestré škály biotopů od pastvin až po nejrůznější stádia opětovného zalesnění (Hupp, Rinaldi 2007, s. 27).

V České republice se problematice druhové diverzity v říčních údolích Dyje v NP Podyjí podrobně věnoval Chytrý (1994), stejnou metodikou (vytyčení transektů kolmo k toku řeky ve vybraných úsecích s přirozenou vegetací) zkoumal Zelený faktory ovlivňující druhovou bohatost v údolí Vltavy (2002). Na Vltavě byly nejvyšší hodnoty diverzity zaznamenány na dně údolí, směrem nahoru po svazích diverzita prudce klesala (lognormální vztah). Na Dyji dosahovala diverzita společenstev nejvyšších hodnot na dně údolí, druhé nejvyšší hodnoty byly sledovány na horní hraně údolí (kvadratický vztah). Tyto výsledky podporují některé z hypotéz formulovaných v teorii říčního fenoménu, podle kterých je největší druhová diverzita v údolí vázána na pobřežní ekotopy, dna bočních zářezů a ekotopy na hranách mezi zaříznutým údolím a přilehlou náhorní plošinou (Jeník, Slavíková 1964).

V případě vztahování počtu druhů k biotopům rozlišeným v rámci jednotlivých fluviálních tvarů, již nelze výsledky ze sledovaných lokalit na Opavě interpretovat tak jasně. Opět platí, že stanoviště s nejvyšší a nejnižší frekvencí disturbančních událostí vykazují nejnižší hodnoty druhové bohatosti ve shodě s hypotézou střední míry disturbance. Výjimky představují biotopy lužních lesů a břehových porostů, situované sice v oblastech se střední intenzitou fluviálních disturbancí, vykazující však velmi nízké hodnoty druhové početnosti: lužní lesy průměrně 11,5 druhů, břehové porosty obdobně nízký průměrný počet druhů jako v případě štěrkových lavic – 13,4 druhů). Tato odchylka by mohla být způsobena v případě lužních lesů faktem, že se zde ve větší míře uložily povodňové sedimenty bohaté na živiny a zejména na dusík, což mělo za následek razantní rozvoj nitrofilních druhů a následné potlačení druhů neschopných těmto konkurovat. K obdobným závěrům dospěl i Bornette et al. (2001) a další autoři (Kooijman, Bakker 1995, van Dijk, Grootjans 1993): větší obsah dusíku podporuje růst druhů vyššího vzrůstu, což má za následek vylučování menších druhů neschopných konkurence. Půdy s vysokým obsahem dusičnanů upřednostňují dominující, vyšší, většinou konkurenčně zdatné druhy.

Zkoumání přiměřené intenzity fluviálních disturbancí a druhové diverzity mohou být aplikovány při revitalizačních postupech a jsou důležité rovněž pro management říčních ekosystémů (např. Amoros 2001, Bornette et al. 1998, Day et al. 1988, Nakamura et al. 2000, Turner et al. 1993). Výsledky výzkumů publikované v řadě studií evropských i amerických biogeografů a ekologů dokladují nezbytnost disturbancí přiměřené intenzity (zaplavování, eroze, akumulace) pro vysokou druhovou diverzitu v prostorách říčních krajin (Clark 1991, Pickett, White 1985, Salo et al. 1986, Ward et al. 2002). Lokální diverzita na povrchu říčních niv vykazuje změny, které jsou odpovědí na dynamické fluviální disturbance. Je však důležité zmínit, že existuje i řada dalších faktorů vedle hydrogeomorfologických procesů, ovlivňující diverzitu na úrovni lokálního měřítka v nivách, které nebyly v této práci zkoumány, neboť by zcela nepochybně přesáhly rozsah této práce. Patří sem zejména procesy mezidruhové konkurence, které se uplatňují zejména na stanovištích se sukcesně vyspělejšími stádii, dále klimatické podmínky konkrétního vegetačního období, chod teplot a srážek v průběhu jednotlivých fenologických fází a v neposlední řadě také přísun diaspor.

7 Rekolonizační procesy po extrémní povodni na příkladu řeky Branné

7.1 Hypotézy a cíle

Cílem kapitoly je pomocí fytocenologických dat vegetačního krytu z let 2000, 2005 a 2007 zachytit hlavní rysy a trendy desetiletého sukcesního vývoje vegetace na nově vytvořených fluviálních tvarech v říčním korytě a navazující nivě Branné, které byly iniciovány mimořádnou povodňovou událostí v roce 1997. Hlavními sledovanými charakteristikami jsou dominance a abundance jednotlivých druhů. Pozornost je věnována také výskytu druhů, jejichž těžiště rozšíření leží ve vyšších nadmořských výškách, a invazním neofytům. Zjištěné výsledky jsou porovnány s výzkumy prováděnými zejména na českých řekách po povodních v roce 1997, 2002 a 2006.

Kapitola řeší následující okruhy problémů:

- Lze definovat hlavní faktory ovlivňující diferencovaný průběh rekolonizace na jednotlivých, povodní nově vytvořených biotopech, a zejména pak proměnné, které měly největší vliv na iniciální stádia sukcese?
- Jaká je rychlost rekolonizace na různých typech biotopů?
- Jaká nová rostlinná společenstva se zformovala na povodní nově vytvořených stanovištích?
- Lze potvrdit předpoklad, že došlo k přechodnému zmnožení populací druhů z vyšších nadmořských výšek, jejichž diaspory byly během povodně přeplaveny do nižších poloh povodí?
- Přispěla povodeň i na vodním toku Branné k razantnímu šíření invazních neofytů?
- Jakým způsobem se změnil v průběhu desetiletého sukcesního vývoje počet rostlinných druhů?

7.2 Analýza dat

Desetiletý sukcesní vývoj

V roce 2000, tři roky po katastrofické povodni, byl zhruba 3 km severovýchodně od Hanušovic mezi osadou Potůčník a obcí Jindřichov v místě vzniklého průvalového koryta vymezen 10 m široký profil pokrývající mozaiku nově vytvořených biotopů. V tomto úseku dosahuje niva šířky okolo 180 m, průměrná nadmořská výška je 430 m, sklon koryta 15 ‰ (Šindlar et al. 1999). Z hlediska geobiocenologického pojetí (Buček, Lacina 2002) se úsek nachází na pomezí 4. a 5. vegetačního stupně (bukový a jedlobukový).

Transekt dlouhý zhruba 100 m a situovaný kolmo na osu vodního toku pokrýval následující biotopy:

- plochou levobřežní nivu pod strmým údolním svahem, převážně štěrkovitou, s ojedinělými valouny na povrchu;
- štěrkovité dno povodňového koryta zhruba 20 m širokého, zahloubeného cca 1,5 m do ploché levobřežní nivy, s ojedinělým výskytem velkých valounů, protékané drobným vodním tokem, místy s mělkými tůňkami, s četným výskytem vlhkomilných druhů;
- mírně zprohýbanou nivu zasedimentovanou jemnými písky mezi povodňovým korytem a trvalým korytem Branné;
- krátký strmý štěrkopísčitý svah severozápadní expozice mezi plochou nivou a vodním tokem zahloubeným zhruba 2 m (druhově pestrý levobřežní břehový porost Branné s dominancí *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* a *Prunus padus*);
- vodní tok Branné;
- nepravidelně zprohýbanou pravobřežní nivu nad krátkým strmým břehem, přeplavenou pískem, místy s vyčnívajícími většími valouny (vertikálně strukturovaný pravobřežní břehový porost Branné široký cca 20 m tvořený zejména *Alnus glutinosa*, *Picea abies* a *Ulmus glabra*).

Stav v roce 2000

Levobřežní část nivy, pokrytá vrstvou štěrkovitých sedimentů, se v roce 2000 vyznačovala absencí vyvinutého stromového patra, zastoupeno bylo pouze patro keřové – dominovaly vrby (*Salix fragilis, S. caprea*), dále se vyskytovala *Betula pendula* a *Alnus incana*, sporadicky se objevovaly javory (*Acer platanoides, A. pseudoplatanus*). Z bylin převažovaly zejména běžné ruderální druhy – *Aegopodium podagraria, Artemisia vulgaris, Equisetum arvense, Rumex crispus, Scleranthus annuus*, objevily se však i druhy typické pro blízkost vodních toků (*Petasites hybridus, Phalaris arundinacea, Filipendula ulmaria, Carduus crispus*). Ojediněle se vyskytovaly také druhy s teplomilnější tendencí (např. *Verbascum nigrum*), poměrně četné byly také běžné luční druhy jako např. *Lathyrus pratensis, Lychnis flos-cuculi, Deschampsia caespitosa, Dactylis glomerata, Poa annua*. Štěrkovité dno povodňového koryta vzniklého vybřežením do levé části nivy během vzestupné fáze povodně bylo v roce 2000 z 90 % pokryto bylinným porostem s dominantním zastoupením vlhkomilných druhů – *Juncus effusus, Petasites hybridus, Poa palustris, Scirpus sylvaticus, Glyceria fluitans, Equisetum palustre*. Keřové patro s převládajícími *Alnus incana* a *Salix aurita* pokrývalo zhruba 10 % plochy. Poměrně hojně se vyskytovaly také ostatní druhy vrb (*Salix caprea, S. cinerea, S. fragilis, S. purpurea*), topoly (*Populus alba, P. nigra*) a *Alnus glutionosa*. Písčitá niva, situovaná mezi povodňovým korytem a vodním tokem Branné, byla z 50 % pokryta dřevinami, bylinné patro pokrývalo cca 90 % plochy biotopu. Druhové spektrum bylin odpovídalo zastoupení v levobřežní části nivy – vedle ruderálních druhů (*Aegopodium podagraria, Tanacetum vulgare*) se vyskytovaly i běžné luční druhy jako např. *Alopecurus pratensis, Campanula patula, Holcus lanatus*. Zastoupeny byly i druhy typicky doprovázející vodní toky – *Phalaris arundinacea, Petasites hybridus, Cirsium oleraceum, Myosoton aquaticum*. Mezi dřevinami dosahujícími výšky max. 2 m převládaly *Alnus incana* (25 %) a *Salix fragilis* (20 %). Levobřežní porost Branné, který nebyl povodní stržen, byl velmi dobře strukturován na jednotlivá patra – v horním stromovém patře převládala *Alnus glutinosa* (zhruba 55 %), v nižších patrech byly zastoupeny *Acer pseudoplatanus* a *Acer platanoides, Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior* a *Betula pendula*, keřové patro bylo tvořeno hojně jasanem (*Fraxinus excelsior*), střemchou (*Prunus padus*) a olší šedou (*Alnus incana*).

V bylinném patře (pokryvnost cca 50 %) se velmi početně vyskytovaly zejména *Aegopodium podagraria, Anemone nemorosa* a *Impatiens parviflora*. Pravý břeh vodního toku byl ze 70 % pokryt dřevinami a cca 85 % plochy pokrýval bylinný podrost. Bylinné druhy velmi dobře prosperovaly tam, kde byla niva přeplavena pískem, zatímco místa, kde vyčnívaly větší valouny, zatím nebyla osídlena vegetací. Mezi dřevinami převládala *Alnus glutinosa*, dalšími doprovodnými dřevinami byly *Picea abies* a *Ulmus glabra*. V bylinném patře dominovaly druhy *Galeobdolon montanum, Carex brizoides* a *Aegopodium podagraria*.

Stav v roce 2005

Další stav vegetačního krytu na vytyčeném profilu byl zaznamenán v roce 2005, osm let od mimořádné povodně. Plocha lad v levobřežní části nivy byla ze 30 % pokryta stromovou vegetací o průměrné výšce 4 m. Převládající dřevinou se stala Salix caprea spolu s Betula pendula, vyšší pokryvnost vykazovala také Alnus incana. V keřovém patře byl hojně přítomen Picea abies, pomístně byla vtroušena Pinus sylvestris. Bylinné patro zhruba zdvojnásobilo svou pokryvnost, dominantními se staly druhy Melilotus albus, Petasites hybridus a Tanacetum vulgare. Zastoupeno bylo ještě dalších 35 druhů, z nichž vyšší pokryvnost vykazovaly Poa pratensis, Calamagrostis epigejos, Oenothera biennis a mechorost Ceratodon purpureus. Na okraji levobřežní nivy směrem k povodňovému korytu se vegetace značně lišila od převažující části nivy, a proto zde byla vytyčena další trvalá plocha, určená k monitoringu v následujících letech. Tento okraj nivy se vyznačoval 100% pokryvností bylinného patra s dominancí druhu Petasites hybridus (až 50 %). Hojně se vyskytovaly také Phalaris arundinacea (cca 25 %) a Rubus ideaus (20 %). Dominantní dřevinou byla obdobně jako v ostatních částech levobřežní nivy Salix caprea. Průvalové povodňové koryto zůstalo i 8 let po povodni zachováno, doznalo však určitých změn v lokálních hydrologických podmínkách: okrajová část povodňového koryta směrem k levobřežní nivě s výše položeným dnem se zazemnila, čímž vznikl přechodně vysýchající okraj koryta. Tento biotop byl 8 let po povodni hustě pokryt vzrostlou stromovou vegetací (cca 60%) na rozdíl od trvale zamokřené centrální části koryta (zde pouze 20 %). Dominantními zástupci stromového patra byly v přechodně vysýchající části Alnus glutinosa, Alnus incana a Salix caprea, v trvale zamokřené části převládala Salix fragilis. Synusii podrostu v sušší - okrajové - části koryta zcela ovládl Petasites hybridus (60 %), v případě centrální zamokřené části byl kromě tohoto druhu hojný také typický zástupce stojatých a mírně tekoucích vod - Typha latifolia, dost početně se vyskytovala také Carex gracilis. Niva mezi povodňovým korytem a řečištěm Branné vykazovala 100% pokryvnost bylinného patra. V bylinném patře převládal Petasites hyybridus (25 %) spolu s Phalaris arundincea (20 %), vyšší zastoupení vykazoval také Rubus idaeus (15 %) a Aegopodium podagraria (10 %). Některé druhy zcela vymizely (např. Campanula patula, Rorippa sylvestris) a byly nahrazeny jinými (např. Galium aparine, Galeopsis speciosa) Mnohé druhy dramaticky zvýšily svou pokryvnost – např. Urtica dioica (do 1 % v roce 2000, až 25 % v roce 2005), Stachys sylvatica (pár jedinců v r. 2000, cca 5 % v roce 2005). Porost dřevin zde dosáhl pokryvnosti 65% a výšky okolo 2-3 m, přičemž dominantními se staly Alnus incana (40 %) a Salix fragilis (25 %). Porost na levém břehu říčního koryta se vyznačoval zhruba stejnou pokryvností (cca 80 %) a druhovou skladbou stromového a keřového patra jako v roce 2000, bylinná vegetace zvýšila pokryvnost zhruba o 30 % (z 50 % na 80 %) a osídlila i místa, kde z povrchu vystupovaly i sedimenty hrubšího zrna. V průběhu pětiletého vývoje došlo ke snížení počtu druhů bylin a trav z 35 na současných 21, biotop ovládly zejména Galeobdon montanum (výrazný nárůst pokryvnosti ve srovnání se stavem v r. 2000), Aegopodium podagraria a Impatiens parviflora. Ani pravobřežní porost Branné nedoznal výraznějších změn, bylinná vegetace s převahou

Obr. 40 Výrazná břehová hrana povodňového koryta Branné (duben 2009).

druhů Aegopodium podagraria, Carex brizoides, Stellaria nemorum a Galeobdolon montanum osídlila i úseky pokryté valouny a zvýšila pokryvnost na 90 %.

Stav v roce 2007

Další monitoring vegetačního krytu a stavu vývoje říčního koryta se uskutečnil přesně 10 let po povodni, v červenci v roce 2007. Lada na povrchu levobřežní nivy byla téměř ze 100 % pokryta travinobylinným porostem. Řídce osídleny zůstaly jen tu a tam plochy hrubozrnnějších sedimentů. Dominovaly druhy Tanacetum vulgare, Calamagrostis epigejos, Petasites hybridus, poměrně početně se vyskytovaly také Lotus corniculatus, Oenothera biennnis, Ceratodon purpureus, s nízkou pokryvností zůstaly zachovány i populace subxerofytů – Verbascum nigrum, Origanum vulgare. Porost dřevin s převládajícími Salix caprea a Betula pendula již dosahoval výšky téměř 4 m. Na pravém okraji nivy, v místě svažujícím se k povodňovému korytu, zcela převládl Petasites hybridus a Rubus idaeus. Vysokou pokryvnost vykazovaly také Phalaris arundinacea a Urtica dioica. Dominantní dřevinou zůstala Salix caprea. Povodňové koryto nedoznalo žádných závažnějších geomorfologických změn od roku 2005. Výše situovaná část na okraji koryta byla i nadále z cca 80 % pokryta bylinnou vegetací, přičemž druhová skladba synusie podrostu se nezměnila (dominantní Petasites hybridus), stromové patro zvýšilo svou pokryvnost zhruba o 20 % za tři roky, což znamená, že deset let po povodni bylo toto povodní nově vytvořené koryto kryto z 80 % nálety Alnus glutinosa, Alnus incana a Salix caprea (výška okolo 4 m). Trvale zamokřená centrální část průvalového koryta byla osídlena pouze ze 40 % dřevinami, přičemž zde na rozdíl od přilehlé části dominovala Salix fragilis. V synusii bylinného podrostu zcela převládl Petasites hybridus, pozorováno bylo i několik málo jedinců Impatiens-noli tangere. Vegetační kryt mírně zprohýbané nivy mezi povodňovým korytem a trvalým korytem Branné byl diferencován do dvou odlišných společenstev - cca 12 m široký pruh nivy přiléhající k nátržovému břehu povodňového koryta se vyznačoval vzrostlým

Obr. 41 Povodňové koryto Branné (duben 2009).

porostem s dominancí Alnus incana (60 %) a Salix fragilis (25%), zatímco pravá část nivy, široká 10 m, na kterou navazuje levobřežní porost Branné, se vyznačovala absencí stromovité vegetace. V případě porostu s Alnus incana dominovala v synusii podrostu Aegopodium podagraria, v lemu bez vyvinutého stromového patra převládl Petasites hybridus. Není zcela jasné, proč se v pravé části nivy nevyskytuje stromové patro, vzhledem k tomu, že substrát je zde stejného charakteru jako v případě levé části nivy – písčitá fluvizem – a rovněž výška nad dnem koryta je pro oba biotopy stejná. Jak levý, tak pravý břeh vodního toku Branné nedoznal žádných změn a pokryvnost i druhové složení obou břehových porostů (pravo- i levobřežního) zůstalo během tří let od posledního pozorování beze změn.

7.3 Shrnutí a diskuze

Extrémní povodeň v červenci v roce 1997 projevila svou mimořádnou geomorfologickou účinnost a dala vzniknout řadě erozních a akumulačních tvarů. Na řece Branné v podhůří Hrubého Jeseníku se díky této krajní disturbanci vytvořily podmínky přírodě blízkého vodního toku a naskytla se tak příležitost sledovat časoprostorové změny ve vývoji rostlinných společenstev od iniciálních stádií až po vývojově vyzrálejší fytocenózy. Desetileté sledování sukcese v povodňovém korytě Branné a přiléhající nivě nad obcí Hanušovice umožnilo formulovat řadu závěrů a srovnat je s obdobými výzkumy prováděnými po mimořádných povodních na jiných řekách nejen na území České republiky. Extrémní záplava v roce 1997 totálně destruovala původní porosty podél koryta i v navazující nivě a vytvořila holé aluviální náplavy, které bezprostředně po povodni představovaly otevřený prostor pro kolonizaci druhy jak pohřbenými povodňovým přívalem, tak diasporami obsaženými v půdě v podobě semenné banky a také diasporami připlavenými povodní z okolí.

Jednou z prvních otázek, nastíněných v začátcích pozorování, byla problematika rychlosti

regenerace vegetačního krytu. Výzkum, prováděný pomocí fytocenologického snímkování tři roky po povodni ukázal, že průměrná pokryvnost na nově vytvořených plochách dosahovala hodnoty 65 % v případě bylinného patra, 40 % v případě patra dřevinného. Rovněž bylo velmi dobře patrné, že jednotlivé biotopy jsou kolonizovány nestejnou intenzitou. Levobřežní část nivy, pokrytá převážně hrubozrnnými štěrky byla touto dobou pokryta pouze ze 30 % travobylinnou vegetací a dřeviny se vyskytovaly velmi sporadicky (zhruba 1 %, pouze zástupci V. patra). Naproti tomu šterkovité dno povodňového koryta s výše položenou hladinou podzemní vody a občasně protékajícím drobným vodním tokem vykazovalo hodnotu pokryvnosti v případě bylinného patra 90 % a poměrně dobře tu prosperovaly také dřeviny, zejména keřové vrby (Salix aurita) a Alnus incana, s pokryvností okolo 10 %. Klíčovou roli v počátečních stádiích sukcese v případě Branné sehrál zejména vlhkostní režim. Potvrdila se tak původní hypotéza, nastíněná Lacinou (1999), že proces opětovné kolonizace nově vytvořených biotopů bude probíhat diferencovaně v závislosti na hydrologických podmínkách a typu substrátu.

Ve srovnání s regenerací vegetace v nivě Sázavy po jarní povodni 2006 vykazovalo osidlování povodňového koryta Branné mnohem pomalejší tempo. Štěrkovitá aluvia na Sázavě byla již osm měsíců po povodni pokryta z 50 % vegetací a hlinito-písčité náplavy dokonce ze 75 – 100 % (Chuman et al. 2007). Příčinami vyšší rychlosti sukcese na Sázavě byla patrně nižší intenzita kinetické energie povodně, kratší délka trvání záplavy a rovněž také obnova managementu (kosení), který, jak uvádí autor, výrazně napomohl rychlé regeneraci vegetace, spolu se snadno dostupnými a bohatými zásobami živin fluvizemí. Obdobné závěry výzkumů řešící osidlování různě zrnitých substrátů po mimořádných záplavách uvádějí Henry a Amoros (1996) z oblasti Lyonu. Mimořádná povodeň na řece Rhoně na podzim v roce 1991 smetla veškerou vegetaci v prostoru bývalého říčního koryta a vytvořila mozaiku různě zrnitého substrátu (od štěrků, které byly uloženy v centrálních částech, až po jemné písky lokalizované při břehových partiích). Opětovná kolonizace začala v blízkosti břehů, které byly tvořeny jemným substrátem. Tyto nánosy jemných sedimenů mohly, podle autora, během disturbanční události posloužit jako refugia pro diaspory nebo jako regenerační niky pro semena transportovaná povodní. Rekolonizace bývalého koryta započala při okrajových částech a postupovala směrem do centrálních partií, kde se během povodně uložily hrubší sedimenty. Dva roky po povodni byl profil zcela pokryt vegetačním krytem, přičemž všechny přítomné druhy označuje autor za pionýrské, adaptované na opakované disturbance. Zajímavá je i posloupnost kolonizujících druhů z hlediska reprodukčních strategií, první druhy osidlující štěrkopísčitý náplav disponovaly šlahouny či jiným typem nadzemního vegetativního orgánu, teprve po nich se objevily druhy rozmnožující se také fragmentací stonku (Henry, Amoros 1996).

Osm let po povodni vykazovaly na Branné nejvyšší pokryvnost biotopy s relativně snadnou dostupností jak podzemní, tak povrchové vody a stanoviště s převažujícím hlinito-písčitým substrátem. Naopak na stanovištích, kde nebyly oblázčité sedimenty překryty jemnozrnějšími částicemi a kde panovaly omezené hydrické podmínky, dosahovala pokryvnost vegetace nižších hodnot. K obdobným závěrům došel i Kovář et al. (2002), který studoval vegetační sukcesi v nivě Tiché Orlice. Zde byla rozdílná rychlost osídlování aluviálních náplavů v závislosti na zrnitostním složení substrátu markantní ještě 5 let od uplynutí povodně. Náplavy s převahou písku byly pokryty souvislým zápojem již po dvou letech, zatímco na štěrkových teprve po čtyřech letech. Tento rozdíl vysvětluje nestejným obsahem rozkládajících se organických zbytků a odlišnými hydrologickými poměry. Rozdílné hydrické a trofické podmínky hrají významnou roli na Branné zřejmě i v pokročilejších stádiích sukcesního vývoje.

Zajímavý je i postupný vývoj fytocenóz v povodňovém korytě Branné z geobiocenologického hlediska. V počátečních stádiích dominovaly na obnažených aluviálních náplavech

zejména Salix caprea, S. fragilis, S. aurita, S. cinerea, z hlediska skupin typů geobiocénu se jednalo o společenstva vrbin vrby křehké Saliceta fragilis superiora, iniciální sukcesní vývojová stádia nivních společenstev typická pro holé a přeplavované štěrkopísčité náplavy. Ve stromovém patře převládaly zejména keřové vrby, dále se vyskytovala Alnus incana. V synusii bylin byly v těchto iniciálních stádiích sukcese hojně zastoupeny druhy s ruderální strategií, které v pozdějších letech již nebyly pozorovány (např. Rorippa sylvestris, Rumex crispus, Sonchus asper, Taraxacum sect Ruderalia, Crepis biennis – přítomny v roce 2000, v následujících letech nezaznamenány). Druhové složení iniciálních sukcesních stádií na Branné bylo velmi podobné skladbě porostů v ostatních profilech povodňových koryt v České republice (Lacina in Vaishar 1999).

V roce 2005, osm let od povodňové události, pokračovala diferenciace porostů a začaly se přidružovat hojněji další druhy jak ve stromovém – Fraxinus excelsior, Picea abies, Betula pendula, tak bylinném patře – Stellaria nemorum, Filipendula ulmaria, Chaerophyllum hirsutum, Stachys sylvatica, Urtica dioica, Galeobdolon montanum, Rubus idaeus. Výskyt těchto dřevin naznačuje přechod iniciálních stádií sukcese do vývojově starších a zralejších společenstev Fraxini-alneta superiora (jasanové olšiny vyššího stupně), typických pro fluvizemě s hladinou podzemní vody položenou do 1 m (Buček, Lacina, 2002). V okrajových částech nivy s větší relativní výškou nad dnem koryta, kde je významněji zastoupen rod Acer (A. pseudoplatanus, A. platanoides) by se zřejmě mohlo jednat o společenstva Fraxini-alneta aceris superiora (javorové jasanové olšiny vyššího stupně), které se vyznačují hlouběji položenou hladinou podzemní vody.

O tři roky později, v roce 2007, nedošlo ve druhovém složení společenstev k výrazným změnám. Z dřevin nejlépe prosperovaly vrby a olše, v synusii bylin dominovaly druhy s nitrofilní tendencí – Petasites hybridus, Urtica dioica, Stachys sylvatica, Galium aparine, Galeobdolon montanum, Aegopodium podagraria, vlhčí půdy na styku s povodňovým korytem úspěšně ovládla Phalaris arundinacea.

Oproti původním předpokladům nebylo na povodní nově vytvořených stanovištích na Branné zaznamenáno výrazné šíření invazních neofytů. Nelze s jistotou tvrdit, že ve sledovaném území nedošlo k výraznému výskytu těchto druhů v prvních sezónách, vzhledem k tomu, že pozorování bylo zahájeno až v roce 2000, nicméně v průběhu následných šetření byly zaregistrovány pouze tři druhy řazené mezi invazní neofyty: Conyza canadensis, Impatiens parviflora, Lupinus polyphyllus. Turanka kanadská byla pozorována ojediněle pouze na jedné lokalitě v roce 2007. Lupinus polyphyllus se vyskytoval rovněž velmi sporadicky pouze na jedné lokalitě (stejně jako Conyza canadensis v levé části nivy pokryté převážně štěrkovitým substrátem). Největší pokryvnosti dosáhl z výše uvedených druhů Impatiens parviflora. Výskyt netýkavky malokvěté byl však omezen pouze na břehové porosty lemující vodní tok Branné, nebyl zaznamenán průnik na ostatní biotopy nově zformovaného povodňového koryta. Největší hodnoty pokryvnosti byly zachyceny v prvních letech pozorování (v roce 2000 v průměru 10 %), s postupným vývojem docházelo ke snižování pokryvnosti (v roce 2007 pouze do 1 %). Ve srovnání s ostatními českými a moravskými vodními toky, kde povodeň významně přispěla k razantnímu rozšíření zavlečených druhů, tak lze hovořit o ojedinělém jevu. Např. jak uvádí Chuman et al. (2007), jarní povodeň na Sázavě výrazně napomohla rozšíření invazní Impatiens glandulifera. Zajímavé je také srovnání s aluviálními náplavy na Tiché Orlici, kde pět let po povodni převažovaly vysokobylinné porosty, v nichž dominovaly zavlečené druhy Solidago canadensis, S. gigantea a Impatiens glandulifera, přerůstané keřovým stádiem vrb (Salix triandra, S. purpurea, S. caprea) a Alnus glutinosa (Kovář et al. 2002). Rovněž na Bečvě se po červencové povodni 1997 uplatnila řada úspěšných nepůvodních druhů – nejvíce

Reynoutria japonica a Solidago gigantea (Klečka 2004). Výsledky z Branné tak příliš neodpovídají závěrům, kde podle některých autorů se obecně invazní neofyty v iniciálních stádiích povodní přeměněných koryt objevují velmi ojediněle a jejich rozvoj nastává až s postupným přechodem počátečních fytocenóz do vyspělejších vývojových stádií. Lacina (2007) uvádí, že plošně rozsáhlejší rozvoj neofytů nastal u Oseku nad Bečvou teprve v posledních 2-3 letech. Rovněž Vatolíková (2004) při svém průzkumu na Bečvě, prováděném v letech 2002-2004 pozorovala výskyt invazních neofytů v počátečních stádiích sukcese spíše roztroušeně.

Ve zkoumaném segmentu Branné byly zaznamenány dva druhy s těžištěm výskytu v horských oblastech - Veratrum album ssp. lobelianum a Aruncus vulgaris. Je docela pravděpodobné, že vzhledem k relativně blízké vzdálenosti masívu Hrubého Jeseníku, se zde v prvním vegetačním období mohlo vyskytnout více zástupců rozšířených převážně v montánních oblastech a v následujících letech již nebyly pozorovány. Výskyt druhu Lunaria rediviva zjištěného v povodňovém korytě Desné (Lacina 2004) nebyl na Branné zaznamenán. Vývoj počtu druhů v povodňovém korytě a navazující nivě Branné vykázal v průběhu pozorování klesající tencenci, korespondoval s postupnými změnami v zastoupení druhů ve společensvech v průběhu sukcese. V létě r. 2000 bylo na vytyčených plochách transektu zjištěno celkem 134 druhů vyšších rostlin, po sedmi letech v roce 2007 pouze 122 druhů. K obdobným závěrům došel i Klečka u Oseku nad Bečvou (2004). Příčinou je pravděpodobně vývoj fytocenóz v průběhu sukcese, kdy dochází k uzavírání původně otevřených společenstev.

Při srovnání závěrů výzkumu prováděného na povodňovém profilu Branné s výsledky šetření z dalších povodňových koryt v podmínkách České republiky, např. Bečvy mezi Valašským Meziříčím a Osekem nad Bečvou (Klečka 2004, Vatolíková 2004, Lacina 1999, 2000a, 2007), Tiché Orlice u Ústí nad Orlicí (Kovář et al. 2002, Janoušková 2001), Desné u Velkých Losin (Lacina 2004), Sázavy (Chuman et al. 2007), Berounky (Kopecký 1961) a lokalitami aluviálních náplavů na Belé pod Tatrami (Jeník 1955), je zde patrná řada společných zákonitostí. Mezi ně lze zařadit zejména rozdílná pokryvnost a druhové složení iniciálních fytocenóz v závislosti na zrnitosti substrátu a hydrickém režimu a formace společenstev vrbin vrby křehké v počátečních fázích sukcese. Nejmarkantnějším rozdílem je minimální výskyt nebezpečných neofytů.

8 Závěr

Vodní toky ve svém přirozeném stavu velmi silně ovlivňují dynamiku rostlinných společenstev v říčních nivách prostřednictvím hydrologických a geomorfologických dějů. Zejména vegetace v příbřežní zóně, situovaná na rozhraní mezi vodním a terestrickým prostředím, je vystavena vzájemným interakcím mezi vodním proudem, sedimentovanými částicemi a biotickým prostředím na různých časových i prostorových úrovních.

V průběhu minulého století byla většina našich vodních toků nešetrně upravována napřimováním, zahlubováním a opevňováním břehů do nepřirozených tvarů, což následně vyvolalo rozsáhlé změny ve specifických ekologických podmínkách říčních niv. Celá řada rozmanitých biotopů, typických pro heterogenní poříční krajinu, zanikla a regulacemi byl potlačen vývoj celé řady přirozených nivních ekosystémů s vysokou druhovou diverzitou a ekologickou stabilitou.

Pouze ojediněle se dnes na území České republiky nacházejí říční úseky s přirozenou dynamikou fluviálně-geomorfologických procesů. Mezi takové lze zařadit i vybrané říční segmenty Opavy, Černé Opavy a Branné, které byly předmětem studia předkládané práce.

Východiskem výzkumu ve výše zmíněných úsecích byl poznatek, že zákonitosti prostorového rozšíření vegetace podél říčních koridorů nejsou výsledkem pouze procesů vzájemných biotických interakcí (vnitro- a mezidruhové konkurence), ale zejména pravidelně se opakujících disturbancí v podobě fluviálně-geomorfologických a hydrologických procesů v říční krajině. Celá práce byla tedy orientována na problematiku vzájemných souvislostí mezi vegetací a fluviální dynamikou říčních systémů.

Jedním z vytyčených cílů bylo popsat hlavní faktory prostředí, které ovlivňují vegetační variabilitu ve všech pěti sledovaných úsecích, určit, jakým podílem ovlivňují rozšíření vegetace v říčních údolích fluviální procesy a tvary a prokázat případnou souvislost mezi výskytem určitých rostlinných druhů a konkrétním fluviálním tvarem. Analýzy ukázaly, že klíčovou proměnnou prostředí, ovlivňující strukturu vegetace stromového, keřového i bylinného patra ve zkoumaných úsecích, je typ reliéfu zformovaný pod vlivem působení fluviálně-geomorfologických procesů a potvrdily tak závěry mnohých výzkumů (např. Décamps et al. 1988, Hupp, Rinaldi 2007, Nagasaka, Nakamura 1999, Tabacchi et al. 1998).

Rovněž byla řešena problematika opětovné kolonizace po povodni nově vytvořených biotopů v průběhu deseti let. Výzkum potvrdil předpoklad a také závěry četných autorů, že proces opětovné kolonizace nově vytvořených biotopů probíhá diferencovaně v závislosti na hydrologických podmínkách a typu substrátu, a že klíčovou roli v počátečních stádiích sukcese hraje zejména vlhkostní režim (Chuman et al. 2007, Henry, Amoros, 1996, Kovář et al. 2002, Lacina 1999).

Pozornost byla věnována také nástupu a šíření invazních neofytů po mimořádné disturbanci v podobě extrémní povodně v roce 1997 na Opavě a Branné. V korytě Branné a navazující nivě byly zaznamenány tři druhy, které vykazovaly velmi nízké hodnoty pokryvnosti. Na segmentech Opavy byly zjištěny čtyři druhy nebezpečných neofytů. Při srovnání s výsledky výzkumu na ostatních českých a moravských řekách lze konstatovat, že zde povodeň nepřispěla tak silně k razantnímu rozšíření nebezpečných zavlečených druhů, jako na ostatních tocích, které byly postiženy povodněmi obdobného rozsahu.

Získané výsledky podpořily i některé z teorií o druhové diverzitě. Druhová rozmanitost na jednotlivých fluviálních tvarech vykazovala nejvyšší hodnoty na povrchu nivy, směrem k údolním svahům a ke tvarům situovaným v řečišti (ostrovy, lavice) se počet druhů snižoval. Výsledky tak podpořily hypotézu střední míry disturbance (Connel 1978), která predikuje nejvyšší hodnoty diverzity na místech se střední intenzitou disturbance, nízké hodnoty biodiverzity na lokalitách s maximální a minimální intenzitou disturbance. K totožným výsledkům dospěla řada autorů, zkoumající hodnoty druhové diverzity v říčních koridorech v závislosti na fluviálních disturbancích (Bornette et al. 2001, Renöfält et al. 2005).

Dílčím cílem bylo také zkompilovat dosavadní problematiku vzájemných interakcí fluviálních procesů a vytvořit teoretickou bázi pro zkoumanou problematiku. Shrnuty byly dosavadní poznatky týkající se zejména problematiky disturbancí, sukcese a biodiverzity v říční krajině, zákonitostí rozšíření vegetace v nivách, řešeným tématem bylo také omezování přirozeného průtokového režimu antropogenními zásahy a následné účinky pro nivní ekosystémy. Při zpracovávání této kapitoly se otevřela celá řada námětů pro další výzkum biogeomorfologických procesů a zákonitostí, kterým zatím - ve srovnání se zeměmi zejména západní Evropy - není na poli české (bio)geografie věnována taková pozornost, jakou by si možná zasluhovaly, už jen proto, že nabízí v praxi využitelné závěry, např. v procesech znovuobnovování přirozené dynamiky říčních systémů.

Cílem předkládané práce bylo přispět - byť jen částečně - k hlubšímu poznání a hodocení vzájemných vazeb mezi vegetací a fluviálně-geomorfologickými procesy v prostoru říční krajiny. Je zřejmé, že jednotlivá řešená témata by si zasloužila mnohem větší pozornost a již v průběhu zpracovávání se objevila řada postupů, jak tuto poměrně široce orientovanou tématiku prohloubit. Pro účely dalšího výzkumu se jeví jako zásadní přesně definovat fluviální tvary, např. na hydrologické bázi, což by umožnilo přesnější vzájemná srovnání s publikovanými výsledky dalších autorů (např. Hupp, Rinaldi 2007). Fytocenologické šetření by mělo pokrývat jarní i letní aspekt a pro preciznější výsledky by mělo být do analýz zahrnuto také mechové patro. Rovněž pro studium diverzity v jednotlivých částech říční krajiny by bylo velmi vhodné použít více nástrojů jako např. také Shannon-Wienerův index diverzity nebo metody regresních modelů. Velmi cenné by bylo zahrnout do výzkumů také živočišnou složku, která reaguje často citlivěji a pružněji na změny ekologických podmínek než fytocenózy (Vašátko 1995). Nabízí se rovněž další řada témat řešených velmi často v souvislosti s výzkumem v říčních nivách, např. problematika semenné banky (Goodson et al. 2002, Gurnell et al. 2004, Parker, Leck 1985), plavené dřevní hmoty (Braudrick, Grant 2001, Edwards et al. 1999, Piégay, Gurnell 1997), modelace sukcese (Baker, Walford 1995, Bornette et al. 1994, Czerepko 2008, Jones, Sharitz 1998, Yin 1998).

Interdisciplinární přístup ke studiu procesů v říční krajině je nezbytný k tomu, aby byla zachována a udržena jejich vysoká biodiverzita. Zkoumání existujících podmínek v úsecích řek s přirozenou dynamikou fluviálních procesů poskytuje cenné informace nejen pro biogeografy, geomorfology a ekology, ale také pro vodohospodáře a odborné pracovníky, kterým mohou získané poznatky sloužit jako účinný nástroj pro plánování revitalizačních strategií přesného managementu.

Jak odborná, tak laická veřejnost by si měla být vědoma vysoké hodnoty přirozených říčních ekosystémů. Pevně věřím, že je otázkou času, kdy i naše společnost docení jejich jedinečný význam a zaměří své síly na vyvinutí postupů, jak o ně co nejmoudřeji pečovat.

Summary

The publication deals with bottomland vegetation in relation to fluvial geomorphic landforms in near-natural river reaches in Hrubý and Nízký Jeseník Mountains. Field surveys were conducted in permanent plots located along transects perpendicular to a stream channel in five reaches of the Opava, Černá Opava and Branná Rivers. In each of plot, the following characteristics were collected: the percent canopy cover of each vascular plant species present (using Zlatník's scale), landform type (alluvial gravel bar, vegetated island, riverbank, floodplain, terrace), height above channel, distance to channel, sediment-size characteristics, slope, aspect and width of floodplain. In twenty-one plots also soil pH, soil enzymatic activity and dry matter content were measured. At first, vegetation data collected in 2007 (relevés from 71 study plots) were statistically analyzed using ordination methods to search for a pattern in species composition and to determine which of the measured variables are the main factors influencing the woody and herbaceous vegetation. The binary discriminant analysis was used to reveal significant association of species with specific type of fluvial landforms. The results of both direct and indirect gradient analyses suggest that the key environmental determinants of riparian vegetation variation are the fluvial-geomorphic surface, width of the floodplain, distance to the river channel and altitude. In case of herbaceous vegetation (woody and herbaceous vegetation were treated separately) also the difference in elevation above the channel bed has a significant influence on vegetation composition. The binary discriminant analysis revealed that numerous species can be associated with specific type of fluvial landforms. Herbaceous and woody plants identified along study reaches were classified into four groups according to their bottomland occurrence based on performed analysis and field investigation. The vegetation composition on dominant geomorphic surfaces (bar, island, bank, floodplain, terrace) was described. The investigation of the species richness of riparian vegetation in relation to fluvial landforms revealed clear trends in diversity along the studied reaches - species richness per site (number of species for each fluvial landform) was generally highest on the floodplain and decreased gradually to the channel bed and to the terrace. The comprehensive three-year monitoring (2005-2007) of vegetation dynamics in 49 permanent plots on three transects on the Opava River (147 relevés) is presented in second research chapter. For more detailed survey, individual habitat types were distinguished on fluvial geomorphic surfaces. The year-to-year changes in woody and herbaceous cover and in number of species on different habitat types were closely evaluated and displayed in sets of graphs. The final chapter focuses on vegetation recolonization on different habitat types after major flood disturbance (July 1997) in the course of ten years on the Branná River. In three repeat sets (2000, 2005, 2007) were obtained 21 relevés, the vegetation has been described and the successional changes were analysed. Various spatial and temporal patterns of recolonization were determined by the analysis of vegetation reestablishment on adjacent quadrats located along transects.

Literatura

Amoros, C. (2001): The Concept of Habitat Diversity Between and Within Ecosystems Applied to River Side-Arm Restoration. Environmental Management, 28, 6, 805-817.

Amoros, C., Bornette, G. (2002): Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. Freshwater Biology, 47, 761-776.

Arscott, D. B., Tockner, K., Ward, J. V. (2000): Aquatic habitat diversity along the corridor of an Alpine floodplain river (Fiume Tagliamento, Italy). Archiv für Hydrobiologie, 149, 679-704.

Baker, W. L. (1988): Size-Class Structure of Contiguous Riparian Woodlands along a Rocky Mountain River. Physical Geography, 9, l-14.

Baker, W. L. (1990): Species richness of Colorado riparian vegetation. Journal of Vegetation Science, 1, 19-124.

Baker, W. L. (1992): The Landscape Ecology of Large Disturbances in the Design and Management of Nature Reserves. Landscape Ecology, 7, 181-194.

Baker, W. L., Walford, G. M. (1995): Multiple Stable States and Models of Riparian Vegetation Succession on the Animas River, Colorado. Annals of the Association of American Geographes, 85 (2), 320-338.

Bazzaz, F. A. (1975): Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. Ecology, 56, 2, 485-488.

Bedinger, M. S. (1971): Forest species as indicators of flooding in the lower White River valley, Arkansas. United States Geological Survey Professional Paper, 750, 248-253.

Bendix, J., (1997): Flood disturbance and the distribution of riparian species diversity. The Geographical Review, 87, 468-483.

Bendix, J. (1998): Impact of a Flood on southern Californian riparian vegetation. Physical Geography, 19, 162-174.

Bendix, J., Hupp, C. J. (2000): Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. Hydrological processes, 14, 2977-2990.

Benke, A. C., Chaubey, I., Ward, M., Dunn, E. L. (2000): Flood pulse dynamics of an unregulated river floodplain in the Southeastern U.S. coastal plain. Ecology 81, 2730-2741.

Blažková, D. (1964): Rozčlenění vegetace na údolních svazích v oblasti Orlické nádrže. In: Jeník (ed.): Vegetační problémy při budování vodních děl, NČSAV, Praha, 21-37.

Blažková, D. (2003): Pobřežní vegetace řeky Berounky dva měsíce po povodni v srpnu 2002. Bohemia centralis, 26, Praha, 35-44.

Boedeltje, G., Bakker, J. P., ten Brinke, A., van Groenendael, J., Soesbergsen, M. (2004): Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. Journal of Ecology, 92, 786-796.

Bornette, G., Amoros, C., Castella C., Beffy, J. L. (1994): Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhone River channels. Vegetatio, 110, 171-184.

Bornette, G., Amoros, C., Lamouroux, N. (1998): Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. Freshwater Biology, 39, 267-283.

Bornette, G., Piegay, H., Citterio, A., Amoros, C., Godreau, V. (2001): Aquatic plant diversity in four river floodplains: a comparison at two hierarchical levels. Biodiversity and Conservation 1, 1683-1701.

Braatne, J. H., Rood, S. B., Heilman, P. E. (1996): Life history, ecology and conservation of riparian cottonwoods in North America. In Biology of Populus and its implications for management and conservation, Stettler, R. F., Bradshaw, H. D., Heilman, P. E., Hinckley, T. M. (eds). NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, 57-85.

Braudrick, C. A., Grant, G. E. (2001): Transport and deposition of large wood debris in streams: A flume experiment. Geomorphology, 41, 263-283.

Bravard, J. P., Amoros, C., Pautou, G., Bornette, G., Bournaud, M., des Chatelliers M., Gibert, J., Piery, J. L., Perrin, J. F., Tachet, H. (1997): River incision in south-east France: morphological phenomena and ecological impacts. Regulated Rivers, 13, 75-90.

Bren, L. J. (1993): Riparian zone, stream, and flood-plain issues: a review. Journal of Hydrology, 150, 277-299.

Buček, A. (1997): Povodně 1997 a hospodářské paradigma. Ochrana přírody, 52, 9, 257-258.

Buček, A., Lacina, J. (2002): Geobiocenologie II. Brno, MZLU v Brně, 240 s.

Bureš, L. (1998): Koncepce ekologicky vhodné péče o obnovený říční ekosystém Opavy v ř. km 91,400 – 110,00. Vodní zdroje Chrudim a EKOSERVIS Jeseníky, 24 s.

Clark, J. S. (1991): Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. Ecology, 72, 1119-1137.

Connell, J. H. (1978): Diversity in tropical forests and coral reefs. Science, 199, 1302-1310.

Cordova, J. M., Rosi-Marshall, E. J., Yamamuro, A. M., Lamberti, G. A. (2007): Quantity, controls and functions of large woody debris in midwestern USA streams. River Res. Applic., 23, 21-33.

Cotton, J. A., Wharton, G., Bass, A. B., Heppell, C. M., Wotton, R. S. (2006): The effects of seasonal changes to in-stream vegetation cover on patterns of flow and accumulation of sediment. Geomorphology, 77, 320-334.

Culek, M. (ed.) (1996): Biogeografické členění České republiky. Praha, ENIGMA, 347 s.

Czerepko, J. (2008): A long-term study of successional dynamics in the forest wetlands. Forest Ecology and Management 255, 3-4, 630-642.

Czudek, T. (1988): Údolí Nízkého Jeseníku. Academia, Praha, 100 s.

Černý T. (1999): Nivní louky jihovýchodního Polabí (srovnání po dvaceti letech). Diplomová práce. PřF UK, Praha, 110 s.

Čurda, J. (1997): Niva - důležitý hydrogeologický fenomén. In: Niva z multidisciplinárního pohledu, sborník příspěvků. Brno, 30-32.

Dahlström, N., Nilsson, C. (2004): Influence of Woody Debris on Channel Structure in Old Growth and Managed Forest Streams in Central Sweden. Environmental Management, 33, 3, 376-384.

Daniels, M. (2006): Distribution and dynamics of large woody debris and organic matter in a low-energy meandering stream. Geomorphology, 77, 286-298.

Day, R. T., Keddy, P. A., McNeill, J., Carleton, T. (1988): Fertility and Disturbance Gradients: A Summary Model For Riverine Marsh Vegetation. Ecology, 69, 4, 1044-1054.

Décamps, H., Joachim, J., Lauga, J. (1987): The importance for birds of the riparian woodlands within the alluvial corridor of the River Garonne. Regulated Rivers: Research and Management, 1, 301-316.

Décamps, H., Fortune, M., Gazelle, F., Pautou G. (1988): Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. Landscape Ecology, 1, 163-73.

Décamps, H., Tabacchi, E. (1994): Species richness in vegetation along river margins. In Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process, Giller. P. S., Hildrew, A. G., Raffaelli, D. G. (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1- 20.

Décamps, H., Planty-Tabacchi, A. M., Tabacchi, E. (1995): Flow regulation and invasions by plant species along riparian margins, Patterns Regul. Riv., 11, 23-33.

Décamps, H., Pinay, G., Naiman, J. R. (2004): Riparian zones: where biogeochemistry meets biodiversity in management practice. Polish Journal of Ecology, 52, 3-18.

Deiller, A. F., Walter, J. M., Trémolieres, M. (2001): Effects of flood interruption on species richness, diversity and floristic composition of woody regeneration in the upper Rhine alluvial hardwood forest. Regul. Rivers: Research and Management, 17, 393-405.

Demars, B., Harper, D. (2005): Distribution of aquatic vascular plants in lowland rivers: separating the effects of local environmental conditions, longitudinal connectivity and river basin isolation. Freshwater Biology, 50, 418-437.

Demek, J. (1987a): Obecná geomorfologie. Academia, Praha, 480 s.

Demek, J. (1987b): Zeměpisný lexikon ČSR. Hory a nížiny. Academia, Praha, 584 s.

Dollar. K. E., Pallardv. S. G., Garrett, H. G. (1992): Composition and environment of floodplain forest of northern Missouri, Can. J. For. Res., 22, 1343-1350.

Drury, W. H., Nisbet, C. T. (1973): Succession. J. Arnold Arbor., 54, 331-368.

Duncan R. P. (1993): Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. J. Ecol. 81, 403-416.

Edwards, P. J., Kollmann, J., Gurnell, A. M., Petts, G. E., Tockner, K., Ward, J. V. (1999): A conceptual model of vegetation dynamics on gravel bars of a large Alpine river. Wetlands Ecology and Management, 7, 141-153.

Francis, R. (2006): Allogenic and autogenic influences upon riparian vegetation dynamics. Area 38, 4, 453-464.

Fustec, J., Lode, T., Le Jacques, D., Cormier, J. P. (2001): Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. Freshwater Biology, 46, 1361-1371.

Gilvear, D. J., Cecil, J., Parsons, H. (2000): Channel change and vegetation diversity on a low-angle alluvial fan, River Feshie, Scotland. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 10, 53-71.

Girel, J., Garguet-Duport, B., Pautou, G. (1997): Landscape Structure and Historical Processes Along Diked European Valleys: A Case Study of the Arc/Isère Confluence (Savoie, France). Environmental Management, 21, 6, 891-907.

Gleason, H. A. (1926): The individualistic concept of the plant association. Bull. Torr. Bot. Club 53, 7-26.

Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., Veblen, T. T. (1992): Plant succession.Theory and prediction. Cambridge University Press, Cambridge, 352 s.

Goodson, J. M., Gurnell, A. M., Angold, P. G., Morrissey, I. P. (2001): Riparian seed banks: structure, process and implications for riparian management. Progress in Physical Geography, 25, 301-325.

Goodson, J. M., Gurnell, A. M., Angold, P. G., Morrissey, I. P. (2002): Riparian seed banks along the Lower River Dove, UK. Their structure and implications for riparian management. Geomorphology, 47, 45-60.

Gregory, K. J. (1992): Vegetation and river channel process interactions. In River Conservation and Management, Boon P. J., Calow, P., Petts, G. E. (eds). John Wiley and Sons, Chichester, 255-269.

Gregory, S. V., Swanson, F. J., McKee, W. A., Cummins, K. W. (1991): An ecosystem perspective of riparian zones. BioScience 41, 540-551.

Grime, J. P. (1973). Control of species density in herbaceous vegetation, J. Environ. Mgmt, 1, 151-167.

Grime, J., Hodgson, J., Hunt, R. (1988): Comparative plant ecology. 742 s.

Grohmanová, L. (2006): Návrh péče o biotopy povodňového koryta a nivy Bečvy pod Valašským Meziříčím. Diplomová práce. LDF MZLU, Brno, 65 s.

Gurnel, A. M., Gregory, K. J. (1995): Interactions between semi-natural vegetation and hydrogeomorphological processes. Geomorphology, 13, 49-69.

Gurnell, A. M., Petts, G. E., Hannah, D. M., Smith, B. P., Edwards, P. J., Kollmann, J., Ward, J. V., Tockner, K. (2001): Riparian vegetation and island formation along the gravel-bed Fiume Tagliamento, Italy. Earth Surface Processes and Landforms, 26, 31-62.

Gurnell, A. M., Petts, G. E. (2002): Island-dominated landscapes of large floodplain rivers, a European perspective. Freshwater Biology, 47, 581-600.

Gurnell, A. M., Piégay, H., Swanson, F. J., Gregory, S. V. (2002): Large wood and fluvial processes. Freshwater Biology, 47, 601-619.

Gurnell, A. M., Angold, P. G., Goodson, J. M., Morrissey, I. P., Petts, G. E., Steiger, J. (2004): Vegetation propagule dynamics and fluvial geomorphology. In Bennett, S. J., Simon, A. (eds): Riparian vegetation and fluvial geomorphology: Hydraulic, hydrologic and geotechnical interactions. Water science and application, 8. American Geophysical Union, USA, 209-210.

Hennekens, S. M. (1995): TURBOVEG. Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. User´s guide. Wageningen er University of Lancaster.

Henry, C., Amoros, C. (1996): Are the banks a source of recolonization after disturbance: an experiment on aquatic vegetation in a former channel of the Rhône River. Hydrobiologia, 330, 151-162.

Herben, T., Münzbergová, Z. (2003): Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část I. Data o druhovém složení. Přírodovědecká fakulta, UK, Praha, 118 s.

Hering, D., Gerhard, M., Manderbach, R., Reich, M. (2004): Impact of a 100-year flood on vegetation, benthic invertebrates, riparian fauna and large woody debris standing stock in an alpine floodplain. River Res. Applic., 20, 445-457.

Hey, R. D., Heritage, G. L., Patteson, M. (1994). Impact of flood on aquatic macrophytes. Regul. Riv., 9, 103-119.

Hill W. R., Ryon, M. G, Schilling, E. M. (1995): Light limitation in stream ecosystems: responses by primary producers and consumers. Ecology, 76, 1297-1309.

Hradecký, J. (2005): Disturbanční procesy a jejich vliv na dynamiku krajiny (Západní Beskydy a Podbeskydská pahorkatina). Disertační práce. PřF MU, Brno.

Hrádek, M. (2000): Geomorfologické účinky povodně 1997 na území severní Moravy a Slezska. Geografický časopis, 52, 4, GGú SAV, Bratislava, 303-321.

Hrádek, M., Lacina, J. (2003): Destructional landforms arised from extreme events in the Desná River valley and their vegetation. Moravian geographical reports, Institute of Geonics,11, 1, 2-19.

Huggett, R. J. (2003): Fundamentals of geomorphology. Routledge, London, 386 s.

Hughes, F. M. (1990): The influence of flooding regimes on forest distribution and composition in the Tana river floodplain, Kenya. J. of Appl. Ecol., 27, 475-491.
Hughes, F. M. (1997): Floodplain biogeomorphology. Progress in Physical Geography, 21, 501-529.
Huisank, M., De Moor, J. J., Kasse, C., Virtanen, T. (2002): Factors influencing periglacial morphology in the northern European Russian tundra and taiga. Earth Surface Processes and Landforms. 27, 11, 1223-1235.
Hupp, C. R. (1982): Stream-grade variation and riparian-forest ecology along Passage Creek, Virginia. Bulletin of the Torrey Botanical Club,109, 488-499.
Hupp, C. R. (1990): Vegetation patterns in relation to basin hydrogeomorphology. In Thornes, J. B. (ed): Vegetation and Erosion. Wiley, Chichester, 217-237.
Hupp, C. R. (1992): Riparian vegetation recovery patterns following stream channelization: A geomorphic perspective. Ecology, 73, 1209-1226.
Hupp, C. R. (2000): Hydrology, geomorphology and vegetation of Coastal Plain rivers in the south-eastern USA. Hydrological Processes, 14, 2991-3010.
Hupp, C. R., Osterkamp, W. R. (1985): Bottomland vegetation distribution along Passage Creek, Virginia, in relation to fluvial landforms. Ecology, 66, 670-681.
Hupp, C. R., Osterkamp, W. R. (1996): Riparian vegetation and fluvial geomorphic processes. Geomorphology, 14, 227-295.
Hupp, C. R., Rinladi, M. (2007): Riparian Vegetation Patterns in Relation to Fluvial Landforms and Channel Evolution Along Selected Rivers of Tuscany (Central Italy). Annals of the Association of American Geographers, 97 (1), 2007, 12-30.
Husová, M. (1968): Tannenmischwälder und Schuttwälder im Tal der Lužnice und oberen Moldau in Südböhmen, Tschechoslowakei. Folia Geobot.Phytotax., 3, 143-182.
Huston, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. Am. Nat., 113, 81-101.
Huston, M. A. (1994): Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, New York.
Chiarello, E., Amoros, C., Pautou, G., Jolion, J. M. (1998): Succession modeling of river floodplain landscape. Environmental Modelling and Software, 13, 75-85.
Chuman, T., Šefrna, L., Zádorová, T. (2007): Následky extrémních záplav na vegetaci a půdní kryt na příkladu nivy Sázavy. In: Langhammer, J. (ed): Změny v krajině a povodňové riziko. Sborník příspěvků semináře Povodně a změny v krajině. PřF UK, Praha, 115-119.
Chytrý, M. (1994): Lesní vegetace Národního parku Podyjí/Thayatal. Disertační práce. PřF MU, Brno, 208.
Chytrý, M., Vicherek, J. (1996): Přirozená a polopřirozená vegetace údolí řek Oslavy, Jihlavy a Rokytné. Přírod. Sborn. Západomor. Muz. v Třebíči, 22, 1-125.
Chytrý, M., Grulich, V., Tichý, L., Kouřil, M. (1999): Phytogeographical boundary between the Pannonicum and Hercynicum: a multivariate analysis of lanscape in the Podyjí/Thayatal National Park, Czech Republic/Austria. Preslia, 71, 23-41.
Janoušková, P. (2001): Ekologický význam náplavů v říční nivě. Diplomová práce. PřF UK, Praha, 107 s.
Jeník, J. (1955): Sukcese rostlin na náplavech Belé v Tatrách. Acta Universitatis Carolinae, Biologica IV. UK, Praha, 58 s.
Jeník, J., Slavíková, J. (1964): Střední Vltava a její přehrady z hlediska geobotanického. In: Jeník J. (ed.): Vegetační problémy při budování vodních děl, NČSAV, Praha, 67-100.
Johansson, M. E., Nilsson, C. (1993): Hydrochory, population dynamics and distribution of

the clonal aquatic plant Ranunculus lingua. Journal of Ecology, 81, 81-91.
Johansson, M. E., Nilsson, C., Nilsson, E. (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal? Journal of Vegetation Science, 7, 593-598.
Johnson, W. C. (1994): Woodland expansion in the Platte River, Nebraska: patterns and causes. Ecological Monographs, 46, 59-84.
Johnson, W. C. (2000): Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological processes. Hydrological Processes, 14, 3051-3074.
Johnson, W. C. (2002): Riparian vegetation diversity along regulated rivers:
contribution of novel and relict habitats. Freshwater Biology, 47, 749-759.
Johnson, W. C., Burgess, R. L., Keammerer W. R. (1976): Forest overstory vegetation and environment on the Missouri River floodplain in North Dakota. Ecological Monographs, 46, 59-84.
Jones, R., Sharitz, R. (1998): Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forest in South Carolina. Journal of Ecology, 86, 574-587.
Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E. (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. In Dodge, D. P. (ed.): Proceedings of the International Large River Symposium, Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, 110-127.
Kalliola, R., Puhakka, M. (1988): River Dynamics and Vegetation Mosaicism: A Case Study of the River Kamajohka, Northernmost Finland. Journal of Biogeography,15, 703-719.
Karrenberg, S., Edwards, P. J., Kollman, J. (2002): The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. Freshwater Biology, 47, 733-748.
Klečka, J. (2004): Změny v geobiocenózách říční nivy následkem povodně na příkladu Spojené Bečvy. Disertační práce. LDF MZLU, Brno, 65 s.
Klika, J. (1936): Sukzession der Pflanzengesellschaften auf den Fluss-Alluvionen der Westkarpathen. Berichte der schwiezerischen botan. Gesselschaft. 46, 248-354.
Klimo, E. (1990): Lesnická pedologie. MZLU, Brno, 256 s.
Knighton, D. (1998): Fluvial Forms and Processes. A new perspective. Arnold, London, 383 s.
Kooijman, A. M., Bakker, C. (1995): Species replacement in the bryophyte layer in mires: the role of water type, nutrient supply and interspecific interactions. Journal of Ecology, 83, 1-8.
Kopecký, K. (1961): Fytoekologický a fytocenologický rozbor porostů Phalarius arundinacea L. na náplavech Berounky. (Příspěvek k vlivu pobřežní vegetace na sedimentační činnost vodních toků). Rozpravy ČSAV, Řada matematických a přírodních věd, 71, 6, Nakladatelství ČSAV, Praha, 105 s.
Koppová, J. (2001): Znovuosidlování náplavů vegetací na aluviálních loukách (niva Tiché Orlice po dvousetleté záplavě r. 1997). Diplomová práce. PřF UK, Praha, 93 s.
Koutecký, P. (2003): Změny vegetace aluviálních luk po povodních (jižní Morava). Zprávy ČBS, 38, 111-115.
Kovář, P. (1998): Povodňové náplavy: otevřený biologický prostor. Živa, 84, 5, 203-204.
Kovář, P., Janoušková, P., Koppová, J., Köppl, P., Křivánek, M. (2002): Vegetační sukcese v nivě řeky pět let po záplavě. Živa, 88, 6, 253-257.
Krapu, G. L., Facey, D. E., Fritzell, E. K., Johnson, D. H. (1984): Habitat use by migrant sandhill cranes in Nebraska. Journal of Wildlife Management, 48, 407-417.
Kreuz, Z. (1997): Břehové a doprovodné porosty jako lesy zvláštního určení. Vodní hospo-

dářství, 9, 299-300.
Kubitzki, K., Ziburski, A. (1994): Seed dispersal in floodplain forests of Amazonia. Biotropica, 26, 30-43.
Kučera, T. (1997): Vliv reliéfu na diverzitu vegetace. Disertační práce, PřF UK, Praha, 128 s.
Lacina, J. (1999): Výzkum změn biocenóz a vývoje říčního koryta ve vybraných profilech Bečvy po povodni 1997. (Předběžné sdělení.) In: Vaishar, A., red.: Povodně, krajina a lidé v povodí řeky Moravy I. Brno, Regiograph, 46-52.
Lacina, J. (2000a): Adaptivní sukcese v povodňovém korytě Bečvy. In: Buriánková, J., (ed): Niva řeky Bečvy. Brno, PřF MU, 19-22.
Lacina, J. (2000b): Změny geobiocénu na příkladu nivní a pánevní krajiny severní Moravy. In: Štykar, J., Čermák, P. (eds): Geobiocenologická typizace krajiny a její aplikace. Geobiocenologické spisy, 5, Brno, MZLU, 60-63.
Lacina, J. (2004): Sukcese v povodňových korytech moravských řek na příkladu Bečvy a Desné. In: Měkotová, J. (ed): Říční krajina 2: Sborník příspěvků z konference. UP, Olomouc, 130-139.
Lacina, J. (2007): Desetiletý vývoj vegetačního krytu povodňového koryta Bečvy se zvláštním zřetelem na ekotony. In: Měkotová, J. (ed): Říční krajina 5 - Sborník příspěvků z konference. UP, Olomouc, 145-151.
Lacina, J., Kirchner, K. (2001): Hodnocení vegetačních poměrů sesuvů z hlediska potenciální i aktuální vegetace. (Výzkumná zpráva.) Ústav geoniky AV ČR Ostrava, 22 s.
Lehotský, M., Grešková, A. (2004): Hydromorfologický slovník. (Slovensko-anglický výkladový slovník hydromorfologckých termínů). SHMÚ, Bratislava, 77 s.
Leopold, L. B., Wolman, M. G., Miller, J. P. (1995): Fluvial processes in geomorphology. Dover Publications, New York, 522 s.
Lepš, J., Štursa, J. (1989): Species-area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships. Vegetatio, 83, 249-257.
Lepš, J., Šmilauer, P. (2007): Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge, 269 s.
Lite, S. J., Bagstad, K. J, Stromberg, J. C. (2005): Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. Journal of Arid Environments, 63, 785-813.
Luken, J. O. (1990): Directing Ecologiacal Succession. Chapman and Hall, London, 251 s.
Máčka, Z., Krejčí, L. (2006): Plavená dřevní hmota (spláví) v korytech vodních toků – případová studie z CHKO Litovelské Pomoraví. In: Měkotová, J. (ed): Říční krajina 4 -Sborník příspěvků z konference. UP, Olomouc, 172-182.
Mahoney, J. M., Rood, S. B. (1992): Response of a hybrid poplar to water table decline in different substrates. Forest Ecology and Management, 54, 141-156.
Machar I. (1998): Ochrana lužních lesů a olšin. AOPK, ČR, Praha, 31 s.
Malanson, G. P. (1993): Riparian Landscapes. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, Cambridge, 296 s.
Marston, R. A., Girel, J., Pautou, G., Piegay, H., Bravard, J. P., Arneson, C. (1995): Channel metamorphosis, floodplain disturbance, and vegetation development: Ain River, France. Geomorphology, 13, 121-131.
Matějček, T. (2007): Sledování výskytu invazních druhů rostlin v říčních nivách. In: Langhammer, J. (ed): Změny v krajině a povodňové riziko. Sborník příspěvků semináře Povodně a změny v krajině. PřF UK, Praha, 121-126.
McDonnald, A. (2001): Succession during the re-creation of a flood-meadow 1985-1999. Ap-

plied Vegetation Science, 4, 167-176.
McKenney, R., Jacobson, R. B., Wertheimer, R. C. (1995): Woody vegetation and channel morphogenesis in low-gradient, gravel-bed streams in the Ozark Plateaus, Missouri and Arkansas. Geomorphology, 13, 175-198.
Medley, K. E. (1992): Patterns of forest diversity along the Tana river, Kenya. J. Trop. Ecol., 8, 353-371.
Meffe, G. K. (1984): Effects of abiotic disturbance on coexistence of predator and prey fish species. Ecology, 65, 1525-1534.
Mikyška, R. et al. (1968): Geobotanická mapa ČSSR. 1. České země. - In: Vegetace ČSSR, ser. A, 2, Praha.
Mlíkovský, J., Stýblo, P. (2006): Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. Český svaz ochránců přírody, Praha, 496 s.
Molles, M. C., Crawford, C. S., Ellis, L. M. (1995): Effects of an experimental flood on litter dynamics in the Middle Rio Grande riparian ecosystem. Regulated Rivers: Research and Management, 11, 275-281.
Mosley, M. P. (1983): Variability of water temperature in the braided Ashley and Rakaia rivers. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 17, 331-342.
Nagasaka, A., Nakamura, F. (1999): The influence of landuse change on hydrology and riparian environment in a northern Japanese landscape. Landscape Ecology, 14, 543-556.
Naiman, R. J., Décamps, H. (1997): The ecology of interfaces: riparian zones. Annual Review of Ecology and Systematics, 28, 621-658.
Naiman, R. J., Bilby, R. E. (eds) (1998): River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion. Springer-Verlag, New York, 705 s.
Naiman, R. J., Bilby, R. E., Bisson, P. A. (2000): Riparian ecology and management in Pacific coastal rain forest. BioScience, 50, 996-1011.
Naiman, R. J., Décamps, H., McClain, M. E. (2005): Riparia. Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities. Elsevier Academic Press, London, 430 s.
Nakamura, F., Swanson, F., Wondzell, S. (2000): Disturbance regimes of stream and riparian systems – a disturbance-cascade perspective. Hydrol. Process., 14, 2849-2860.
Nakamura, F., Shin, N. (2001): The downstream effects of dams on the regeneration of riparian tree species in northern Japan. In: Dorava, J. M., Montgomery, D. R., Palcsak, B. B. (eds): Geomorphic processes and riverine habitat. American Geophysical Union, Washinton, DC, 173-81.
Němeček, J. (2001): Taxonomický klasifikační systém půd ČR. ČZU, Praha, 79 s.
Nicholson, A., Monk, C. D. (1974): Plant Species Diversity in Old-Field Succession on the Georgia Piedmont. Ecology, 55, 5, 1075-1085.
Nilsson, C. (1983): Frequency distributions of vascular plants in the geolittoral vegetation along two rivers in northern Sweden. Journal of Biogeography, 10, 351-369.
Nilsson, C. (1986): Changes in riparian plant community composition along two rivers in northern Sweden. Canadian Journal of Botany, 64, 589-592.
Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M., Sperens, U. (1989): Patterns of plant species richness along riverbanks. Ecology, 70, 77-74.
Nilsson, C., Grelsson, G., Dynesius, M., Johansson, M. E., Sperens, U. (1991): Small rivers behave like large rivers-effects of postglacial history on plant-species richness along riverbanks. Journal of Biogeography, 18, 533-541.

Nilsson, C., Ekblad, A., Dynesius, M., Backe, S., Gardfjel, M., Carlberg, B., Hellquiist, S. (1994): A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. The Journal of Ecology, 82, 2, 281-295.

Nixon, E. S., Willet, R. L., Cox, P. W. (1977): Woody vegetation in a virgin forest in an eastern Texas river bottomland. Catena, 42, 227-236.

Odum, E. (1971): Fundamentals of Ecology. W. B. Sanders Company. Philadelphia, 574 s.

Opperman, J. (2005): Large Woody Debris and Land Management in California´s Hardwood-Dominated Watersheds. Environmental Management, 35, 3, 266-277.

Osterkamp, W. R., Hupp, C. R. (1984): Geomorphic and vegetative characteristics along three northern Virginia streams. Geol. Soc. Am. Bull., 95, 1093-1101.

Parker, V. T., Leck, M. (1985): Relationships of Seed Banks to Plant Distribution patterns in a Freshwater Tidal Wetland. American Journal of Botany, 72, 2, 161-174.

Patten, D. T. (1998): Riparian ecosystems of semi-arid North America: diversity and human impacts. Wetlands, 18, 498-512.

Peet, R. (1978): Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity. Vegetatio, 37, 2, 65-78.

Peterjohn, W. T., Correll, D. L. (1984): Nutrient dynamics in an agricultural watershed: Observations on the role of a riparian forest. Ecology, 65, 1466-1475.

Petts, E. G., Gurnell, A. M. (2005): Dams and geomorphology: Research progress and future directions. Geomorphology, 71, 27-47.

Pickett, S. T., White, P. S. (1985): The ecology of natural disturbance and patch Dynamic. Academic Press, Orlando, Florida, USA.

Pickett, S., Parker, V. T., Fiedler, P. L. (1992): The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. In: Fidler, P. L., Jain, S. K. (eds): Conservation Biology. The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management. Chapman and Hall, New York, 65-88.

Piégay, H., Gurnell, A. M. (1997): Large woody debris and river geomorphological pattern: examples from S.E. France and S. England. Geomorphology, 19, 99-116.

Planty-Tabacchi, A. M., Tabacchi, E., Naiman, R. j., Deferrari, C., Décamps, H. (1996): Invasibility of Species-Rich Communities in Riparian Zones. Conservation Biology, 10, 2, 598-607.

Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegaard, K. L., Richter, B. D., Sparks, R. E., Stromberg, J. C. (1997): The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. BioScience, 47, 769-784.

Ponczová, R. (2003): Geomorfologická analýza řeky Černá Opava v CHKO Jeseníky. Diplomová práce. PřF UP, Olomouc, 72 s.

Prach, K. (1985): Sukcese - jeden z ústředních pojmů ekologie. Biol. listy, 50, 205-217.

Prach, K. (1987): Succession of vegetation on dump from strip coal mining, N. W.Bohemia, Czechoslovakia. Folia Geobot. Phytotax., 22, 339-354.

Pusey, B. J., Arthington, A. H. (2003): Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. Marine and Freshwater Research, 54, 1-16.

Renofält, B. M., Jansson, R, Nilsson, Ch. (2005): Spatial patterns of plant invasiveness in a riparian corridor. Landscape Ecology, 20, 165-176.

Richards, K., Brasington, J., Hughes, F. (2002): Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. Freshwater Biology, 47, 4, 559-579.

Robertson, P. A., Weaver, G. T., Cavanough, J. A. (1978): Vegetation and tree species patterns near the north terminos of the southern flood-plain forest. Ecol. Monogr., 48, 249-267.

Robertson, K. M., Augspurger, C. K. (1999): Geomorphic processes and spatial patterns of primary forest succession on the Bogue Chitto River, USA. Journal of Ecology, 87, 1052-1063.

Rod, S. B., Mahoney, J. M. (2000): Revised instream flow regulation enables cottonwood recruitment along St Mary River, Alberta, Canada. Rivers, 7, 109-127.

Rood, S. B., Gourley, C. R., Ammon, E. M., Heki, L. G., Klotz, J. R., Morrison, M. L., Mosley, D., Scoppettone, G. G., Swanson, S., Wagner, P. L. (2003): Flows for floodplain forests: a successful riparian restoration. BioScience 53, 647-656.

Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M., Coley, P. D. (1986): River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature, 322, 254-258.

Sand-Jensen, K. (1998): Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. Freshwater Biology, 39, 4, 663-679.

Shafroth, P., Auble, J. C. (2005): Control of Tamarix in the Western United States: Implications for Water Salvage, Wildlife Use, and Riparian Restoration. Environmental Management, 35, 3, 231-246.

Shelford, W. E. (1954): Some lower Mississippi Valley floodplain biotic communities: their age and elevation. Ecology, 35, 126-142.

Shields, F. D., Knight, S., Stofleth, J. (2006): Large wood addition for aquatic habitat rehabilitation in an incised, sand-bed stream, Little Topashaw Creek, Mississippi. River Res. Applic., 22, 803-817.

Sigafoos, R. S. (1964): Botanical Evidence of Floods and Flood-Plain Deposition. US Geological Survey Professional Paper, 424, 248-249.

Sigafoos, R. S. (1976): Relations among surficial material, light intensity, and sycamore seed germination along the Potomac River near Washington, D.C.U.S. Geol. Surv. J. Res., 4, 733-736.

Smith, J. H. (1957): Some factors indicative of site quality for black cottonwood. Journal of Forestry, 55, 578-580.

Smith, D. G. (1976): Effect of vegetation on lateral migration of anastomosed channels of a glacier meltwater river. Geological Society of America Bulletin, 87, 857-860.

Stanford, J. A., Ward, J. V., Liss, W. J., Frissell, C. A., Williams, R. N., Lichatowich, J. A., Coutant, C. C. (1996): A general protocol for restoration of regulated rivers. Regulated Rivers: Research and Management, 12, 391-413.

Steiger, J., Tabacchi, E., Dufour, S., Corenblit, D., Peiry, J. L. (2005): Hydrogeomorphic processes afreting riparian habitat within alluvial channel – floodplain river systems: a review for the temperate zone. River Res. Applic., 21, 719-737.

Storch, D., Mihulka, S. (2000): Úvod do současné ekologie. Portál, Praha, 160 s.

Strahler, A. H. (1978): Binary Discriminant Analysis: A New Method for Investigating Species-Environment Relationships. Ecology, 59, 1, 108-116.

Stromberg, J. C., Patten, D. T. (1991): Instream flow requirements for cottonwoods at Bishop Creek, Inyo County, California. Rivers, 2, 1-11.

Swanson, F. J., Johnson, S. L., Gregory, S. V., Acker, S. A. (1998): Flood disturbance in a forested mountain landscape. BioScience, 48, 681-689.

Šindlar, M., Huttnerová, K., Kamenický, J. (1999a): Zpracování oponentských posudků na projekty úprav toků Hučivé Desné, Merty, Bílé, Černé a Střední Opavy a Borového

potoka. Býšť, 89 s.
Šindlar, M., Huttnerová, K., Novotná, P. (1999b): Kategorizace Branné v ř. km 0,000 – 24,400 z hlediska ochrany a revitalizace ekosystému toku a jeho údolní nivy. Býšť, 57 s.
Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A. M., Décamps, H. (1990): Continuity and discontinuity of the riparian vegetation along a fluvial corridor. Landscape Ecology, 5, 9-20.
Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A. M., Salinas, J., Décamps, H. (1996): Landscape structure and diversity in riparian plant communities: a longitudinal comparative study. Regulated rivers: Research and Management, 12, 367-390.
Tabacchi E., Correll, D., Hauer, R., Pinay, G., Planty-Tabacchi, A. M., Wissmar, R. C. (1998): Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. Freshwater Biology, 40, 497-516.
Tabacchi E., Lambs, L., Guilloy, H., Planty-Tabacchi, A. M., Muller, E., Décamps, H. (2000): Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. Hydrological Processes, 14, 2959-2976.
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, NY, U.S.A.
Thorne, C. R., Hey, R. D., Newson, M. D. (1997): Applied Fluvial Geomorphology for River Engineering and Management. John Wiley and Sons, Chichester, 376 s.
Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner, N., Schiemer, F., Ward, J. (1999): Hydrological convectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). Freshwater Biology, 41, 521-535.
Tockner, K., Malard, F., Ward, J. V. (2000): An extension of the flood pulse concept. Hydrological Processes, 14, 2861-2883.
Tockner, K., Stanford, J. (2002): Riverine flood plains: present state and future trends. Environmental Conservation, 29, 3, 308-330.
Tockner, K., Ward, J., Arscott, D. B., Edwards, P., Kollmann, J., Gurnell, A. M., Petts, G. E., Maiolini, B. (2003): The Tagliamento River: A model ecosystem of European importance. Aquat. Sci., 65, 239-253.
Tooth, S., Nanson, G. C. (2000): The role of vegetation in the formation of anabranching channels in an ephemeral river, Northern plains, arid central Australia. Hydrological Processes, 14, 3099-3117.
Trépanier, S., Rodríguez, M. A., Magnan, P. (1996): Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. Journal of Fish Biology, 48, 925-936.
Turner, M., Romme, W., Gardner, R., O´Neil, R., Kratz, T. (1993): A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes. Landscape Ecology, 8, 3, 213-227.
Turner, M., Baker, W. L., Peterson, Ch. J., Peet, R. (1998): Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. Ecosystems, 1, 511-523.
Usher, M. B. (1979): Markovian approaches to ecological succession. J. Anim. Ecol., 48, 413-426.
van Hulst, R. (1979): On the dynamics of vegetation: Markov chains as models of succession. Vegetatio, 40, 111-121.
van der Maarel, E. (1988): Vegetation dynamics: patterns in time and space. Vegetatio, 77, 7-19.
van der Nat, D., Tockner, K., Edwards, P. J., Ward, J., Gurnell, A. M. (2003): Habitat change in

braided flood plains (Tagliamento, NE Italy). Freshwater Biology, 48, 1799-1812.
van der Valk, A. G. (1981): Succession in wetlands: a Gleasonian approach. Ecology, 62, 688-696.
van Dijk, H.W., Grootjans, A. P. (1993): Wet dune slack: decline and new opportunities. Hydrobiologia, 265, 281-304.
Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cumins, L. W., Sedell, J. R., Cushing, C. P. (1980): The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 37, 130-137.
Vašátko, J. (1995): Niva jako součást systému ekologické stability krajiny a její výzkum. In: Květ, R. (ed.): Niva z multidisciplinárního pohledu, sborník příspěvků. Brno, 162-163.
Vatolíková, Z. (2004): Biotopy povodňového koryta. Diplomová práce. LDF MZLU Brno, 61 s.
Večeřa, J. (2002): Jesenické zlaté stezky. PINKA, Jeseník, 126 s.
Ward, J. V., Stanford, J. A. (1995): Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. Regulated Rivers: Research and Management, 11, 105-119.
Ward J. V., Tockner K., Schiemer, F. (1999): Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. Regulated Rivers, 15, 125-139.
Ward, J. V., Tockner, K., Edwards, P. J., Kollmann, J., Bretschko, G., Gurnell, A. M., Petts, G. E., Rossaro, B. (1999): A reference river system for the Alps: the Fiume Tagliamento. Regulated Rivers, 15, 63-75.
Ward, J. V., Tockner, K., Uehlinger, U., Malard, F. (2001): Understanding natural patterns and processes in river corridors as the basis ofr effective river restoration. Regulated rivers: Research and Management, 17, 311-323.
Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D. B., Claret, C. (2002): Riverine landscape diversity. Freshwater Biology, 47, 517-539.
Wharton, C. H., Kitchens, W. M., Pendleton, E. C., Sipe, T. W. (1982): The ecology of bottomland hardwood swamps of southeast: a community profile. United States Fish and Wildlife Service, Biological Services Program, Washington, DC, USA.
White, P. S. (1979): Pattern, process and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review, 45, 229-299.
Whited, D. C., Lorang, M. S., Harner, M.J. (2007): Climate, hydrologic disturbance, and succession: drivers of floodplain pattern. Ecology, 88, 4, 940-953.
Wistendahl, W. A. (1958): The flood plain of the Raritan River, New Jersey. Ecological Monographs, 28, 129-153.
Yanosky, T. M. (1982): Effects of flooding upon woody vegetation along parts of the Potomac River flood plain. US Geological Survey Professional Paper, 1206.
Yin, Y. (1998): Flooding and forest succession in a modified stretch along the upper Mississippi River. Regulated rivers: Research and Management, 14, 217-225.
Zelený, D. (2002): Faktory ovlivňující vegetaci v údolí Vltavy severně od Zlaté koruny. Diplomová práce. BF JČU, České Budějovice, 64 s.
Zeman, O., Beneš, K. (1985): Anglicko-český geologický slovník s rejstříkem českých názvů 2. přepracované vydání, Academia, Praha, 504 s.
Zlatník, A. (1976a): Přehled skupin typů geobiocénů původně lesních a křovinných v ČSSR. (Předběžné sdělení.) Zprávy Geografického ústavu ČSAV v Brně, 13, 3/4, 55–64.
Zlatník, A. (1976b). Lesnická fytocenologie. SZN, Praha, 495 s.

Rejstřík

Acer
— *platanoides* 53, 58, 88, 93
— *pseudoplatanus* 45, 59, 67, 71, 88, 93
Aegopodium podagraria 51, 55, 56, 58, 73, 83, 88, 89, 91, 93
Agrostis 16
Alnus 59
— *glutinosa* 53–56, 58, 64, 67, 70, 72, 73, 80, 83, 88–90, 93
— *incana* 34, 53–57, 70, 73, 83, 88–93
akrece
— laterální 8, 14
— vertikální 8, 14
Anemone nemorosa 89
Artemisia vulgaris 51, 55, 56, 67– 69, 73, 82, 83, 88

Barbarea vulgaris 51, 54–56, 63, 68
Betula pendula 53, 55, 56, 58, 71, 72, 88–90, 93
Branná 31, 32, 35, 36, 37, 41, 55, 58, 61, 62, 87–94, 95
břeh 41– 44, 46–52, 54–56, 58, 59, 60, 62, 64, 67, 70, 71, 79, 80, 82, 85

Calamagrostis 22
— *epigejos* 89, 90
Caltha 15
Carex 16
— *brizoides* 89, 90
— *gracilis* 89
Cirsium
— *oleraceum* 45, 55, 56, 58, 88
— *rivulare* 55, 58, 72

Dactylis glomerata 55
Deschampsia caespitosa 22
disturbance 17, 23

Epilobium montanum 55

Festuca arundinacea 22
Filipendula 15

Galeopsis speciosa 55
Galium aparine 55
Gambusia affinis 30
Grus canadensis 28

hmota dřevní plavená 18
hypotéza střední míry disturbance 17, 25–27

Charadrius melodius 28

Impatiens parviflora 55

Juncus 16
— *conglomerates* 55
— *effusus* 55

Lotus corniculatus 55
Lupinus pollyphylus 55
Luzula luzuloides 55
Lysimachia nummularia 55

model dynamické rovnováhy 27

niva 8, 12

Opava 31
ostrov říční 28

Petasites hybridus 55
Phalaris arundinacea 19, 21, 22, 55
Picea abies 55
Poa pratensis 55

Poeciliopsis occidentalis 30
Populus 16, 22, 24, 30
— *nigra* 15
procesy
— abiotické 7, 13
— biotické 13
— geomorfologické 7
— hydrologické 9

Quercus 24

Ranunculus repens 22
riparia *viz* zóna ripariální, vegetace ripariální
Rumex 15

Salicaceae 16
Salix 14, 22, 24
— *caprea* 55
— *fragilis* 55
— *purpurea* 55
Senecio ovatus 55
Solidago canadensis 55

spojitost hydrologická 9
Stachys sylvatica 55
Sterna antillarum 28
sukcese 21–24
Symphytum officinale 55

Tamarix chinensis 14
Tanacetum vulgare 55

Urtica dioica 55

Vaccinium myrtillus 55
vegetace ripariální 12

zóna ripariální 12

Pokyny pro autory

Všeobecné
Studie jsou publikovány v češtině nebo v angličtině, případně v některém jiném světovém jazyce. Pokud je studie publikována česky, musí být doprovozena rozsáhlým anglickým (příp. i dalším cizojazyčným) résumé, a naopak. Studie jsou posuzovány nejméně dvěma nezávislými recenzenty. Rukopis se skládá z (1) titulního listu, (2) abstraktu, (3) textu, (4) seznamu literatury, (5) résumé, (6) tabulek a (7) ilustrací. Uveřejněné studie by měly splňovat nároky na monografii podle pokynů Rady pro výzkum, vývoj a inovace.

Rukopis
K přípravě rukopisu se doporučuje využití textového editoru MS Office Word. Soubory by měly být jasně a vhodně označeny (např. ToušekText.doc, ToušekFig1.tif, ToušekTable3.doc). Dodržujte prosím následující zásady:

- písmo textu je běžného typu (např. Garamond, Times) a velikosti (12 bodů) a je stejné ve všech částech rukopisu (vyjma poznámek – 10 bodů),
- používejte metrické jednotky,
- vyvarujte se nadměrného používání kapitálek a kurzívy,
- vložte tabulky a ilustrace na odpovídající místo textové části rukopisu a zároveň je dodejte i jako samostatné soubory (XLS, EPS, TIFF apod.),
- všechny tabulky a ilustrace číslujte v pořadí, v jakém se objevují v textu.

(1) Titulní list Titulní list obsahuje název studie (ne delší než 12 slov), jméno, tituly, pracovní zařazení a emailovou adresu autorů, jejich pracoviště, poštovní adresu a telefonní číslo.

(2) Abstrakt Abstrakt by měl shrnout cíl, teoreticko-metodologické přístupy a hlavní výsledky předkládané studie a neměl by přesáhnout 200 slov. Na novém řádku by mělo být uvedeno maximálně 6 klíčových slov: jedno týkající se místa, jedno tématu, jedno metod (tyto tři povinně) a tři další (volitelné). Abstrakt a klíčová slova se uvádějí povinně v anglickém jazyce.

(3) Text Text by měl být členěn do odstavců. Autoři by měli jasně označit požadovanou úroveň nadpisů. Je možné použít pouze tři úrovně nadpisů.

Rovnice by měly být číslovány arabskými číslicemi v hranatých závorkách na pravém okraji textu.

Poznámky by se měly omezit na minimum (přípustné jsou pouze poznámky pod čarou a pod tabulkami a ilustracemi).

Názvy tabulek a ilustrací jsou číslovány jako **Tabulka 4** Název, **Obrázek 1** Název atd. Názvy by měly být stručné, ale co možná nejinformativnější.

(4) Seznam literatury Citace se drží Harvardského systému a musí obsahovat pouze materiál publikovaný nebo přijatý k publikování, tj. ne „předloženo" nebo „v přípravě". Všechny položky v seznamu literatury se musí objevit v textu a opačně.
V textu se citace označí pouze příjmením autora (bez iniciál) a rokem publikování (s odkazem na stránky za dvojtečkou, pokud je to nutné): např. Toušek (1988) nebo (Toušek 1988:22). Publikace tří a více autorů by měla být citována jako Toušek et al. (2005). V seznamu literatury se však musí objevit všechna jména. Vícenásobné citace jsou uváděny chronologicky. V případě více publikací jednoho autora z jednoho roku odlište vročení písmeny a, b, c atd. (např. 2011a, 2011b atd.). Citace knihy by vždy měla obsahovat jméno nakladatele a místo publikování. Názvy časopisů by neměly být zkracovány. Citace by měly být abecedně uvedeny na konci studie takto:

Články v časopisech:
Demek, J. 1996: Catastrophic implications of global climatic change in the cold regions of Euroasia. *GeoJournal* 38 (3), 141-250.

Disertační práce:
Halás, M. 2002: *Cezhraničené väzby, cezhraničná spolupráca*. Disertační práce, Katedra humánnej geografie a demogeografie, Univerzita Komenského, Bratislava.

Knihy:
Toušek, V., Smolová, I., Fňukal, M., Jurek, M., Klapka, P. 2005: *Czech Republic: portraits of regions*. MMR, Praha.

Kapitoly v knize:
Řehák, S. 2004: Geografický potenciál pohraničí. In **Jeřábek, M., Dokoupil, J., Havlíček, M.** eds. *České pohraničí: bariéra nebo prostor zprostředkování*. Academia, Praha, 67–74.

WWW stránky:
KRNAP 2004: *Plán péče o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo*. (http://www.krnap.cz/), citováno 2005-06-23.

Ostatní publikace:
V případě pochyb uveďte prosím všechny bibliografické podrobnosti.

(5) Résumé Résumé je psáno v češtině nebo ve světovém jazyce a obsahuje název studie v příslušném jazyce. Résumé by mělo být výstižné a shrnovat cíl, metody a hlavní výsledky předkládané studie. Nemělo by obsahovat tvrzení a výsledky, které nejsou diskutovány v textu.

(6) Tabulky Tabulky nesmí obsahovat vertikální linie a pouze málo linií horizontálních. Každá tabulka by měla být diskutována v textu, ale čtenář by měl tabulku pochopit i bez odkazu na text. Tabulky by neměly opakovat výsledky prezentované jinde v rukopise (např. v grafech).

(7) Ilustrace Všechny mapy, diagramy, grafy, fotografie se označují jako obrázky. Měly by být předloženy v konečném tvaru vhodném pro reprodukci, tj. jako soubory EPS nebo TIFF s rozlišením 300 dpi. Pokud grafy připravujete v MS Office Excel, dodejte i příslušný XLS soubor. Prosím zohledněte zmenšení při volbě velikosti symbolů, písma a čar; studie jsou tištěny ve formátu B5 (163×235 mm). Názvy ilustrací neumisťujte v jejich kresbě, ale do textového popisku. Všechny mapy by měly obsahovat severku a grafické měřítko. Vyvarujte se prosím použití neobvyklých fontů.

Korektury
Autoři studie obdrží korektury e-mailem společně s recenzními posudky. Korektury strojopisu a reakce na recenze by měly být zaslány zpět e-mailem do sedmi dnů po jejich obdržení.

Kontakt

Redakční adresa
Pavel Klapka
Přírodovědecká fakulta UP
Katedra geografie
17. listopadu 12
771 46 Olomouc

Tel.: +420 585 634 591
Fax: +420 585 225 737

Email: pavel.klapka@upol.cz

http://geography.upol.cz/geographia-moravica

Práce se zabývá vzájemnými souvislostmi mezi fluviálně-geomorfologickými procesy a strukturou rostlinných společenstev ve vybraných segmentech řek Hrubého a Nízkého Jeseníku. Rozbor fytocenologických zápisů z let 2005–2007 umožnil prokázat vztah mezi vegetací a faktory prostředí, stanovit, které z proměnných a jakým způsobem ovlivňují rozšíření rostlinných druhů, charakterizovat trendy mezisezónního vývoje pokryvnosti bylinného i dřevinného patra na biotopech řeky Opavy a určit základní principy kolonizace vegetací ve vztahu k fluviálně-geomorfologickým procesům. Pozornost byla věnována také nástupu a šíření invazních neofytů a desetiletému sukcesnímu vývoji vegetace na biotopech iniciovaných mimořádnou povodní v roce 1997.

ISBN 978-80-244-3250-2