

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Andrea Hanousková**

Ombrotrofie a minerotrofie kyselých mokřadů - ekologické a environmentální indikátory  
Ombrotrophy and minerotrophy of acidic wetlands – ecological and environmental indicators

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

Praha 2016

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.5.2016

**Poděkování:**

Děkuji svému školiteli doc. RNDr. Jiřímu Neustupovi, Ph.D. za rady a připomínky při vypracovávání této práce.

## **Abstrakt**

V této práci se zaměřuji na různé aspekty dvou základních typů rašelinišť – ombrotrofních vrchovišť a minerotrofních slatinišť, jež se liší zdrojem svých vodních zásob. V případě vrchovišť pochází veškerá vlhkost pouze ze srážek, slatiniště jsou v různé míře zásobována vodou z minerální půdy. Takový koncept je založen na předpokladu, že hydrologické poměry jsou zásadní pro další vlastnosti kyselých mokřadů, především pro vegetaci, což je však předmětem diskuzí. Rozvádím proto různé gradienty rašelinišť (pH, obsah živin a minerálů) či důležité procesy (sukcese, akumulace organické hmoty) s ohledem na jejich vztah k minerotrofii a ombrotrofii a pojednávám o jejich důležitosti pro vlastnosti celého ekosystému. Ve druhé části mé práce se zaměřuji na řasová společenstva rašelinišť, která přes svoji nesmírnou diverzitu bývají opomíjenou složkou těchto ekosystémů. Struktura řasových společenstev se mění v prostoru i v čase pod vlivem různých faktorů, mezi něž patří mimo jiné i ombrotrofie a minerotrofie.

**Klíčová slova:** rašeliniště, ombrotrofie, minerotrofie, struktura společenstva, řasy na rašeliništi

## **Abstract**

In this thesis I focus on different aspects of two basic types of peatlands – ombrotrophic bogs and minerotrophic fens, that differ in the source of their water supplies. In case of the bogs, all the moisture comes from precipitation, the fens are in varying degrees supplied with water from the mineral soil and bedrock. This concept is based on the assumption that hydrological conditions are essential for other properties of acidic wetlands, especially for vegetation, which is still the subject of discussion. Therefore I mention different gradients of peatlands (pH, nutrients and minerals) and important processes (succession, accumulation of peat) with regard to their relation to minerotrophy and ombrotrophy and I discuss their importance for the entire ecosystem. In the second part of my thesis, I focus on the algal assemblages in peatlands, which despite its immense diversity often form a neglected component of these ecosystems. The structure of algal communities vary in space and time under the influence of various factors, including, among others, ombrotrophy and minerotrophy.

**Key words:** peatland, ombrotrophy, minerotrophy, structure of communities, algae in peatlands

# Obsah

1	ÚVOD.....	1
1.1	RAŠELINIŠTĚ V EKOLOGICKÉ KLASIFIKACI SLADKOVODNÍCH MOKŘADŮ .....	1
1.1.1	Voda jako základní činitel sladkovodních mokřadů.....	1
1.1.2	Klasifikace sladkovodních mokřadů .....	1
2	HYDROLOGICKÉ A EKOLOGICKÉ SOUVISLOSTI OMBROTROFIE A MINEROTROFIE.....	3
2.1	Klima jako určující faktor geografické variability rašelinišť .....	4
2.2	Indikace ombrotrofie a minerotrofie .....	5
2.3	Sukcese rašelinišť .....	5
2.4	Akumulace organického materiálu a dekompozice v rašeliništi .....	7
2.5	Původ kyselého charakteru rašeliništních vod .....	9
3	GRADIENT VEGETACE OD CHUDÝCH VRCHOVIŠŤ K BOHATÝM SLATINIŠTÍM .....	9
3.1	Rostlinné indikátory ombrotrofie a minerotrofie.....	10
3.2	Kritika konceptu ombrotrofie a minerotrofie jako určujících faktorů vegetace .....	10
3.3	Dostupnost živin na gradientu od chudých vrchovišť k bohatým slatiništím .....	11
4	ŘASOVÁ SPOLEČENSTVA RAŠELINIŠŤ .....	13
4.1	Vliv ombrotrofie/ minerotrofie a pH na řasová společenstva.....	13
4.1.1	Morfometrie a topografie tůní ve vztahu k ombrotrofii a minerotrofii a k řasové flóře rašelinišť .....	15
4.1.2	Další vlastnosti tůní ovlivňující řasová společenstva .....	16
4.2	Vliv gradientu terestrializace na řasová společenstva .....	16
4.3	Vliv prostorové vzdálenosti na řasová společenstva .....	17
4.4	Dynamika řasových společenstev rašelinišť .....	18
5	ZÁVĚR.....	20
6	SEZNAM LITERATURY .....	21

# **1 ÚVOD**

## **1.1 RAŠELINIŠTĚ V EKOLOGICKÉ KLASIFIKACI SLADKOVODNÍCH MOKŘADŮ**

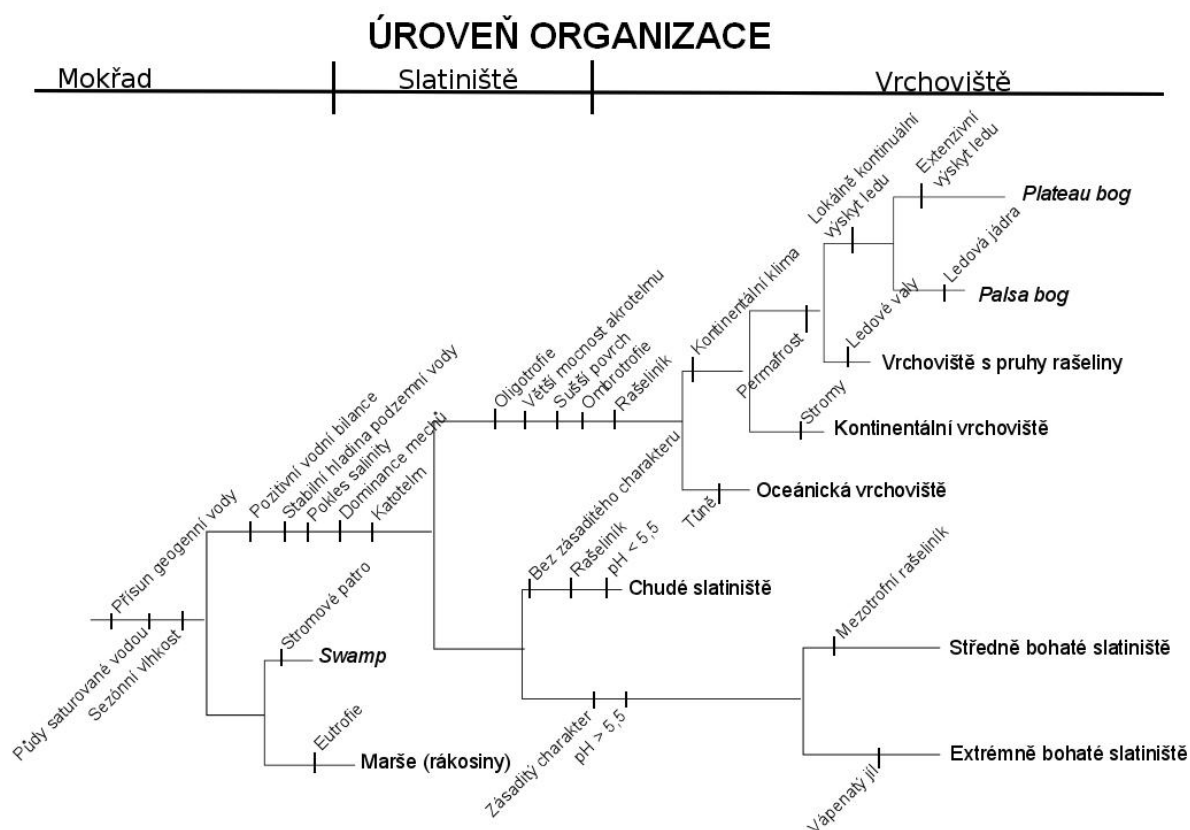
### **1.1.1 Voda jako základní činitel sladkovodních mokřadů**

Z celé řady významných charakteristik mokřadů je vlhkost zřejmě tou nejvýraznější. Voda hraje klíčovou roli při utváření těchto ekosystémů a má vliv na jejich další vlastnosti a průběh řady procesů. Většina definic zmiňuje unikátní půdy či vegetaci tolerující zamokřený substrát a naopak nepřítomnost druhů, které nejsou adaptovány na zaplavení (Mitsch & Gosselink, 1986; Wheeler, 1999). I přesto je obtížné ustanovit jednotnou definici mokřadů, což způsobuje především variabilita environmentálních podmínek. Tyto ekosystémy stojí na rozhraní souše a otevřených vod, vytvářejí gradient mezi nimi a tudíž je otázkou, kde je jejich hranice (Mitsch & Gosselink, 1986; Wheeler, 1999).

Výška hladiny podzemní vody determinující vývoj a ekologické charakteristiky mokřadů je závislá na vodních zdrojích a krajinné topografii. Obecně lze říci, že podmínky pro vznik mokřadů existují kvůli zadržování vody (např. v krajinné depresi), nebo značným zásobením vodou (např. srážkami), případně obojím. Zdrojem může být buď voda spodní, voda srážková či voda povrchová (Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006). Výška vodní hladiny vykazuje značnou variabilitu. Některé mokřady ji mají téměř konstantní, obvykle ale kolísá kvůli ztrátám či doplňování vody např. v důsledku záplav či vysychání. Rozsah a trvání těchto fluktuací mají na ekosystém značný vliv, podstatou tohoto působení je to, zda způsobuje změny ve složení vegetace či zda je vegetace víceméně stabilní. Fluktuace vodní hladiny způsobuje mimo jiné vznik minerálních půd, protože období s nízkou hladinou vody jsou příznivá pro rozklad organické hmoty. Naopak trvale zamokřená místa jsou příznivá ke vzniku a akumulaci organických půd, zejména rašeliny (Wheeler, 1999).

### **1.1.2 Klasifikace sladkovodních mokřadů**

Mokřady lze rozdělit do dvou základních skupin – na pobřežní a vnitrozemské. Vnitrozemské mokřady zahrnují několik typů eutrofních mokřadů a rašeliniště. Rozdíly mezi nimi tkví především v hydrologickém režimu a v množství dostupných živin (obr. 1) (Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006). Dochází-li k akumulaci organického materiálu, ale měnící se



Obr.1 : Kritéria definující hlavní boreální typy mokřadů  
(Vitt, 2006).

výška hladiny způsobuje mineralizaci uhlíku a dusíku, vznikají obvykle eutrofní mokřady, jako například marše (rákosiny) a swampy. Přísun živin bývá zajištěn přítékající vodou, která byla obohacena kontaktem s jinými půdami. Takzvané swampy se vyznačují stojící vodou po většinu vegetační sezóny a zapojeným keřovým či stromovým patrem (Vitt, 2006). Vodní hladina málo fluktuuje, případně jen v delším časovém horizontu, což vytváří podmínky pro stabilní vegetaci víceletých bylin. Pro swamp opadavých lesů jsou charakteristické keře a stromy menšího vzrůstu, v boreálním pásu to jsou např. rody: *Acer*, *Alnus*, *Ilex*, *Myrica*, *Nemopanthus*, *Rhus*, *Salix*. Mají vyvinuté bylinné patro, mechy nejsou příliš zastoupeny. Swamp stálezelených lesů se vyznačuje bohatým lesním zápojem, vyskytují se zde např.: *Thuja occidentalis*, *Picea mariana*, *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Pinus obovata*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*. Bylinné patro je dobře vyvinuté, diverzita mechů je značná, typickým zástupcem je *Plagiomnium* (Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006; Wheeler, 1999). Marše se vyznačují výraznými fluktuacemi výšky vodní hladiny, což umožňuje dominanci bylinných efemérních druhů, které dočasně obsazují exponovaný vlhký substrát. Mezi uvedenými typy sladkovodních mokřadů mají nejvíce dostupných živin, jsou eutrofní. Mezi

typické rody patří *Carex*, *Calamagrostis*, *Phragmites*, *Scirpus*, *Typha*. Obecně jde především o vynořené vodní rostliny kořenící v substrátu. Stromové patro chybí, mechové patro je málo vyvinuté. Vyskytují se např. v pomalu proudících řekách a potocích či při okrajích jezer a rybníků (Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006).

Pro rašeliniště je z hlediska klimatu typická pozitivní vodní bilance alespoň během vegetační sezóny, čímž je umožněna stabilizace výšky vodní hladiny. Jsou permanentně zamokřené, ale nedochází k zaplavování. Díky ustálené výšce hladiny mají bohatě vyvinuté mechové patro. Jejich primární produkce po dlouhou dobu převyšuje dekompozici, tím se vytváří organická hmota bohatá na uhlík, akumuluje se a vzniká rašelina (Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006).

## **2 HYDROLOGICKÉ A EKOLOGICKÉ SOUVISLOSTI OMBROTROFIE A MINEROTROFIE**

Základním konceptem pro ekologické odlišení kyselých mokřadů je jejich dělení dle zdrojů vody, která do nich vstupuje, na minerotrofní slatiniště (*fens*) jež jsou v kontaktu buď s povrchovými vodami či s vodou podzemní a na ombrotrofní vrchoviště (*bogs*), jež jsou izolovaná od vlivu místní podzemní vody či vody přitékající z okolního povrchu a jsou tudíž živena pouze vodou z deště a sněhu, která má nízkou koncentraci rozpuštěných iontů.

Naproti tomu voda přitékající do minerotrofního rašeliniště obsahuje větší množství rozpuštěných látek, o něž mokřad v různé míře obohacuje pod vlivem místního podloží, půdy či dle jejího relativního příspěvku oproti vodě srážkové (Ingram 1967; Rydin et al. 1999). Z topografického hlediska bývají slatiniště pánve nebo svahy o mírném sklonu, jimiž pak často protéká voda z přilehlého vrchoviště (Ingram, 1967).

Pro ombrotrofní vrchoviště je charakteristická značná mocnost akrotelmu, větší sucho na povrchu rašeliniště a dominance oligotrofních druhů rašeliníku. Velkou roli v utváření tohoto ekosystému hrají autogenní faktory. Pro jeho mikrotopografii jsou charakteristické morfologické útvary – buly, šlenky či rašelinné tůně (obr. 2). Jejich vznik ovlivňují biotické faktory a různá míra ukládání organického materiálu. S ubývajícím vlhkostí směrem do kontinentu mizí z rašelinišť tůně, které jsou charakteristické pro oceánské klima (Damman, 1977; Kuhry & Turunen, 2006; Vitt, 2006). Vlastnosti odlišující vrchoviště a slatiniště jsou shrnuty na obr. 1.





Obr. 2 : Zjednodušené schéma mikrotopografie vrchovišť s bulty, šlenky a tůněmi (Střípky ze Slavkovského lesa [online] )

## 2.1 Klima jako určující faktor geografické variability rašelinišť

Rašeliniště se vysytlují především na severní polokouli, v chladných oblastech s hojností srážek. V boreálním a subarktickém pásu souvisí výskyt jednotlivých typů rašelinišť s klimatickým gradientem - se srážkami a teplotou. Se zvyšující se kontinentalitou jsou klimatické limity více komplexní, protože množství vody na rašeliništi výrazně ovlivňuje evapotranspirace a větší sezonalita (Vitt, 2006). V chladných a zároveň vlhkých oceanických temperátních oblastech dominují ombrogenní *plateau bogs* a soligenní *blanket fens*. Díky nadbytku srážek a nízkým teplotám je umožněna akumulace rašeliny i na místech, kde topografické či geologické faktory jinak působí proti vzniku rašeliniště (např. pobřeží Norska, jih Finska, Skotsko, pobřeží Kanady). Více na sever a zároveň do vnitrozemí dominují *raised bogs* - akumulující se rašelina zaplňuje celou depresi, až převyší hladinu podzemní vody (např. jih Švédska a Finska, západní Rusko). Tato vrchoviště obvykle nemají vyvinuté stromové patro (Gorham, 1957; Mitsch & Gosselink, 1986; Rydin et al., 1999).

S gradientem kontinentality přibývá i zastoupení stromů a keřů, na povrchu vrchoviště je k dispozici méně vody s ubývajícím vlivem oceanity. Rašeliniště jsou tu často lokálního rázu. Jsou to mozaikovitě komplexy, charakteristický je výskyt jezírek a roztroušených stromů. Chybí typický hydrologický režim - jejich hydrologie je velmi variabilní. Ještě hlouběji do kontinentu vytvářejí vrchoviště a slatiniště izolované deprese či komplexy. Vrchoviště tu postrádají jezírka a jsou značně zalesněná. Dále na sever převažují rašeliniště typu *aapamire*,

tedy minerotrofní komplexy, značně variabilní v jejich chemismu a vegetaci podle lokálních půdních podmínek. Typicky utvářejí v řadách vedle sebe pruhy bultů, které jsou kolmé ke svahu rašeliniště a oddělují je jezírka (např. Fennoskandinávie nebo severozápadní Sibiř) (Damman, 1977; Mitsch & Gosselink, 1986; Vitt, 2006).

Na konci klimatického gradientu, tedy nejseverněji a nejvíce pod vlivem kontinentality a zároveň na jižní hranici tundry, najdeme komplexy výrazně ovlivněné permafrostem - *palsa mires*. Jsou to rozsáhlá území tvořená kopečky a pruhy rašeliny s permafrostem uvnitř, zahrnující také značnou plochu nezmrzlého minerotrofního slatiniště (např. severní Fennoskandinávie, Rusko, Aljaška). V subarktické lesní tundře splývají jednotlivé permafrostové ostrůvky a formují krajinu zahrnující jen málo nezmrzlé rašeliny (např. centrální Kanada nebo severozápadní Sibiř). Rašelina zde funguje jako izolační vrstva zabraňující tání půdy a dovoluje tak nejjižnější výskyt nesouvislého permafrostu (Gorham, 1957; Mitsch & Gosselink, 1986; Rydin, Sjörs, & Löfroth, 1999; Vitt, 2006).

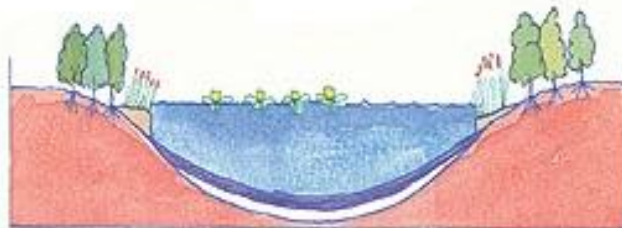
## **2.2 Indikace ombrotrofie a minerotrofie**

Do jaké míry je rašeliniště doplňováno minerogenní vodou je možné detekovat pomocí prvků, které jsou v rašeliništi nereaktivní, jako je hořčík nebo sodík, srovnáním jejich koncentrace v rašeliništní vodě oproti vodě podzemní. Tato metoda má nejlepší výsledky především na lokalitách s ostrým kontrastem ve složení povrchové vody rašeliniště a vody podzemní (Heinselman, 1970; Siegel & Glaser, 2006). Jiným parametrem pro detekci vlivu minerogenní vody je poměr množství vápníku a hořčíku v povrchové rašelině oproti množství těchto prvků v lokálních srážkách. Absolutní hodnota naměřených hodnot se může mezi různými lokalitami lišit vlivem odlišného chemismu srážek či charakterem podloží (Bragazza et al. 2005).

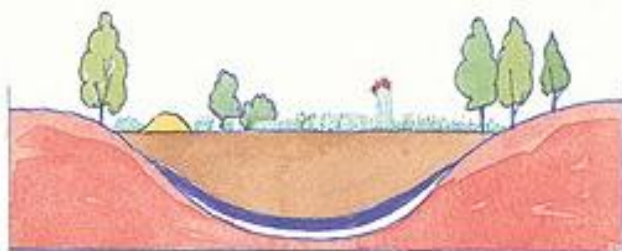
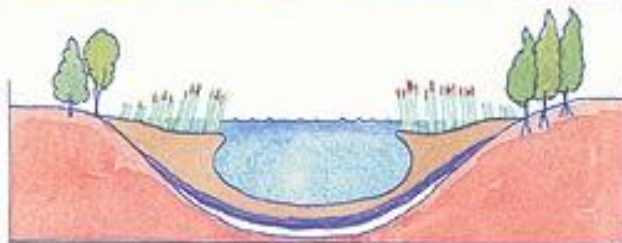
## **2.3 Sukcese rašelinišť**

Obecně rozšířená a častá je sukcese směrem od minerotrofního slatiniště k ombrotrofnímu vrchovišti, jež bývá výsledkem akumulace rašeliny zvedající povrch mokřadu, což způsobuje izolaci lokality od vlivu podzemní vody (obr. 3). Místo od místa se však tento fenomén liší mírou změny dle klimatu či jiných faktorů a ne vždy probíhá jednosměrně. Na některých

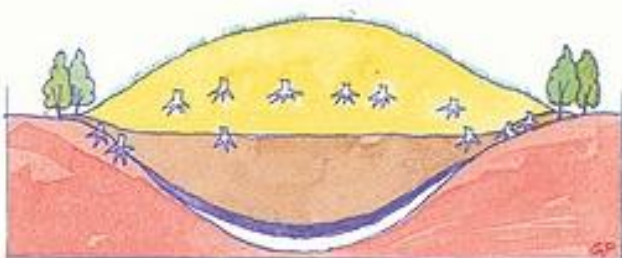
JEZERO



SLATINIŠTĚ



VRCHOVIŠTĚ



 VRCHOVIŠTNÍ RAŠELINA	 SLATINIŠTNÍ RAŠELINA	 RÁKOSOVÁ RAŠELINA	 JEZERNÍ SEDIMENT
 VODA	 PODLOŽÍ		

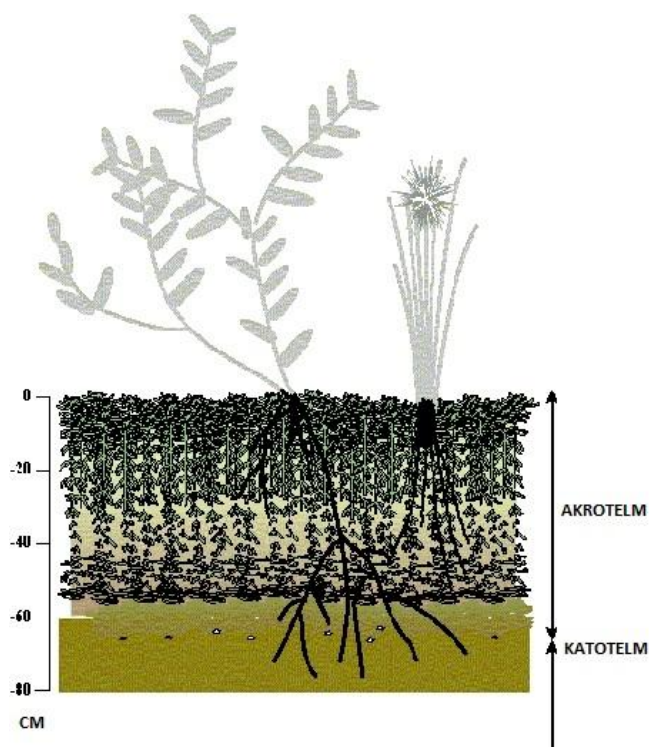
Obr. 3 : Vznik ombrotrofního vrchoviště postupným zazemněním jezera (Irish Peatland Conservation Council [online] ).

lokalitách mohou díky vlivné podzemní vodě přetrvávat bohatá slatiniště i tisíce let. Směr sukcese od slatiniště k vrchovišti může být zvrácen silným (změna klimatu) či náhlým (záplava) vnějším vlivem (Heinselman, 1970; Kuhry & Turunen, 2006). Slatiniště může dát vzniknout ombrotrofním podmínkám při změně hydrologických podmínek. Pokud se sníží dodávka vody z minerální půdy, tak se zároveň zvýší vliv srážek, což má za následek menší výkyvy hladiny vody. Rašelina se začne rychleji ukládat a tím se vystupňuje izolace vrchoviště od minerogenní vody a učiní tento stav permanentním (Malmer 2014).

## **2.4 Akumulace organického materiálu a dekompozice v rašeliništi**

Akumulace rašeliny je výsledkem nerovnováhy mezi přísunem uhlíku do ekosystému produkcí rostlin a jeho výdejem v podobě produktů dekompozice rostlinných pletiv a organické hmoty v půdě. Primární produkce rašelinišť je malá, proto je proces akumulace organické hmoty připisován především pomalému rozkladu, za kterým stojí chladno, anoxické podmínky zaplavené půdy, funkčně limitované komunity rozkladačů či substrát odolný dekompozici (Clymo, 1984; Moore et al., 2007; Siegel & Glaser, 2006). Profil rašeliniště můžeme rozdělit na dvě vrstvy (obr. 4). Horních 10-50 cm zabírá akrotelm charakteristický kyslíkatým prostředím, vysokou hydraulickou konduktivitou a měnící se zamokřeností. K rozkladu v něm dochází poměrně snadno. Tlustší a stabilnější anaerobní zóna pod akrotelmem je katotelm, ve kterém dochází k rozkladu v menší míře (Clymo, 1984). Dekompozice se s hloubkou zpomaluje pod vlivem anaerobních podmínek při saturaci vodou. Svoji roli zřejmě hraje i s hloubkou snižující se teplota (Moore et al., 2007).

Primární produktivita určuje, jaké množství materiálu vstoupí do akrotelmu, z něhož se určitá část ztratí jako CO<sub>2</sub> při dekompozici či exportem rozpuštěných organických látek při odtoku. Hloubkou a délkou setrvání kontroluje akrotelm množství organického materiálu, jež při změně hladiny podzemní vody vstoupí do katotelmu, čímž ovlivňuje míru akumulace rašeliny (Clymo, 1984). Protože dekompozice v katotelmu je vzhledem k hloubce, v jaké se odehrává, jen těžko ovlivnitelná, je pro vývoj rašeliniště důležitější, co se odehrává v akrotelmu a jaká je primární produkce nebo charakter vegetace, která přispívá svými organickými zbytky do akrotelmu (Yu, 2006).



Obr. 4: Profil rašeliniště s akrotelmem a katotelmem  
(Peatland Ecology Research Group [online] ).

Minerotrofní slatiniště a ombrotrofní vrchoviště se chovají odlišně vzhledem k akumulaci rašeliny. Na rozklad v akrotelmu má vliv vodní režim rašeliniště, čímž determinuje i míru ukládání rašeliny a tím vývoj mokřadu buď směrem k ombrotrofii či minerotrofii (Malmer 2014). Větší míra akumulace rašeliny ve vrchovišti souvisí s menší amplitudou výšky hladiny vody díky srážkám jako stabilnějšímu zdroji vody, po většinu roku je proto hladina vody blízko jejího maxima. Vrchoviště má menší produktivitu, ale zároveň menší ztráty organické hmoty z akrotelmu, protože zde panují podmínky méně přející rozkladu kvůli déle trvající saturaci vodou, navíc má akrotelm menší tloušťku než u slatiniště. Pro formaci ombrotrofních podmínek je zásadní iniciální vzestup v ukládání organického materiálu. Režim výšky hladiny vody je tak hlavním determinantem celkových ztrát hmoty v akrotelmu a tím se stává zásadním faktorem pro vznik ombrotrofních či minerotrofních podmínek a determinantem vegetace (Malmer 2014).

Větší míru rozkladu v minerotrofním slatiništi způsobuje několik faktorů. Aerobní podmínky v akrotelmu převažují delší dobu. Větší amplituda hladiny vytváří hlubší akrotelm, což poskytuje více času a prostoru pro rozkladné procesy a zřejmě i více diverzifikovanou mikrobiální komunitu. Cévnaté rostliny, které se zde vyskytují ve větší míře než na vrchovišti,

jsou v typickém případě méně odolné rozkladu než rašeliník (Moore et al. 2007; Malmer 2014). Rašeliníky sekretují látky zpomalující mikrobiální dekompozici v akrotelmu. Po smrti buněk je recyklace živin z protoplastu poměrně rychlá, naproti tomu fenolické látky v buněčných stěnách zabraňují rozložení polysacharidů i po tisíce let v hlubokých vrstvách katotelmu. (Verhoeven, Liefveld 1997)

## **2.5 Původ kyselého charakteru rašeliníštních vod**

V rašeliníštích jsou vytvářeny různě silné organické kyseliny. Vrchovištní organické kyseliny jež produkuje odumírající rašeliník a nepřítomnost neutralizujících aniontů jsou do velké míry zodpovědné za nízké pH jejich vod. Kompletní neutralizace silných organických kyselin vrchoviště odpovídá pH 4,2. Tato hodnota dobře koresponduje s hranicí vrchoviště a slatiniště v rámci množství různých regionů. Různé poměry organických kyselin a hydrogenuhličitanů, které se do mokřadu dostávají s minerogenní vodou, definují rozsahy chemismu slatinišť. Přejídné pH chudých slatinišť je zřejmě momentem neutralizace silných kyselin malým množstvím vody s anorganickými bázemi (Reeve et al., 2001; Siegel et al., 2006). Kyselost vrchoviště musí generovat vnitřní mechanismus, protože srážky v neznečištěných oblastech mají průměrně pH 5,6. Živý rašeliník přispívá uvolňováním vodíkových kationtů zřejmě jen málo, důležitější je disociace organických kyselin uvolňovaných při dekompozici. Vegetace se mezi různými typy rašeliníšť liší a může produkovat organické kyseliny o různé síle. Také podzemní voda disponuje různou kapacitou pro neutralizaci organických kyselin podle toho, kudy protékala (Siegel et al., 2006)

## **3 GRADIENT VEGETACE OD CHUDÝCH VRCHOVIŠŤ K BOHATÝM SLATINIŠTÍM**

Vegetace rašeliníšť vytváří různé typy s méně či více ostrými hranicemi, které jsou spojovány s odlišným chemismem jejich vod, především s pH a obsahem iontů (obr. 1). Toto dělení má úzkou souvislost s hranicí vlivu minerogenní vody, která je určující pro základní rozdělení na vrchoviště a slatiniště. Slatiniště se dále dělí na chudé a bohaté (poor fen, rich fen), případně na další podkategorie. Chemismus (pH či obsah vápníku) těchto vegetačních typů vykazuje značný překryv (Bragazza et al., 2005; Gorham & Janssens, 1992; Sjörs & Sjörs, 1950).

Bohatá slatiniště obvykle nacházíme na alkalickém substrátu, přitékající voda mívá dostatek bazických iontů. V těchto habitatech dominuje vegetace hnědých mechů. Chudá slatiniště vznikají spíše na slabě zásaditém substrátu, přitékající voda obsahuje méně bazických iontů a tak nedokáže zabránit vzniku značně kyselé reakce. Dominantní vegetací chudých slatinišť je rašeliník, což způsobuje jejich podobnost s vrchovišti (Sjörs & Sjors, 1950; Vitt, 2006).

### **3.1 Rostlinné indikátory ombrotrofie a minerotrofie**

Uvedený koncept klasifikace přisuzuje hydrologii roli zásadního faktoru pro typ vegetace. Proto se hranice mezi ombrotrofním vrchovištěm a minerotrofním slatiništěm tradičně neurčuje hydrologickými metodami, ale dle výskytu slatiništních indikátorů - rostlin, jež nejsou schopny tolerovat ombrotrofní podmínky. Často jsou však tyto druhy svojí indikační funkcí omezeny pouze na určitá území (Gorham & Janssens, 1992; Rydin et al., 1999; Sjörs & Sjors, 1950). Výskyt rostlinných druhů není ovlivněn fluktuacemi chemismu vody, které mohou být způsobeny například rozdíly mezi srážkami a evaporací a tak reflektuje dlouhodobý vývoj podmínek prostředí, které by se těžko dali měřit, navíc působení některých faktorů na biotu může být antagonistické či synergické (Hájek 2006).

### **3.2 Kritika konceptu ombrotrofie a minerotrofie jako určujících faktorů vegetace**

Z některých stran se ozývá kritika odůvodněná tím, že dělení dle tohoto konceptu nevytváří jasné hranice a že není spojeno s konzistentními rozdíly jak ve vegetaci, tak v chemismu vod a proto by tato klasifikace měla být opuštěna jako základní z hlediska ekologie (Wheeler & Proctor, 2000). Některá měření pH a vápníku ukazují na přirozenou hranici spíše mezi /bohatými slatiništi/ a /chudými slatiništi a vrchovišti/. Mezi chudými minerotrofními slatiništi a ombrotrofními vrchovišti je značný překryv jak floristický, tak chemický; i přes přísun minerogenní vody jsou si tyto mokřady značně podobné a vykazují velmi úzký rozsah pH (Sjörs & Gunnarsson 2002; Bragazza et al. 2005; Wheeler & Proctor 2000). To by mohlo být způsobeno dvěma různými systémy pufrů. Toto téma více rozvádím v kap. 3.5. Biosyntéza organických kyselin by tak byla důležitým mechanismem, stabilizujícím rozsah pH, který charakterizuje různé typy rašeliníšť. Vody slatinišť mají širší rozsah pH, což

poukazuje na variabilnější poměry organických kyselin a anorganických bazických sloučenin. Jejich vegetace je více rozmanitá, což vytváří rašelinu s různými vlastnostmi a humické kyseliny o různé síle (Siegel 2006).

Wheeler a Proctor (2000) navrhuji dělení na vrchoviště s  $\text{pH} < 5.0$  a nižší koncentrací  $\text{Ca}^{2+}$  a hlavních anorganických iontů  $\text{Cl}^-$  a  $\text{SO}_4^{2-}$ , z hlediska vegetace s převládajícím rašelínkem, vřesem a vápnobytnými druhy z čeledi šachorovitých, a na slatiniště s  $\text{pH} > 6.0$ , s vysokou koncentrací vápenatých kationtů a  $\text{HCO}_3^-$ , s vegetací bohatou na dvouděložné byliny a hnědé mechy. Do vrchovišť se tak zařadí jak ombrotrofní rašeliniště, tak lehce minerotrofní slatiniště. Zdroj vody jako základní určující faktor vegetace rašelinišť tím ztrácí své prvenství (Wheeler & Proctor, 2000)

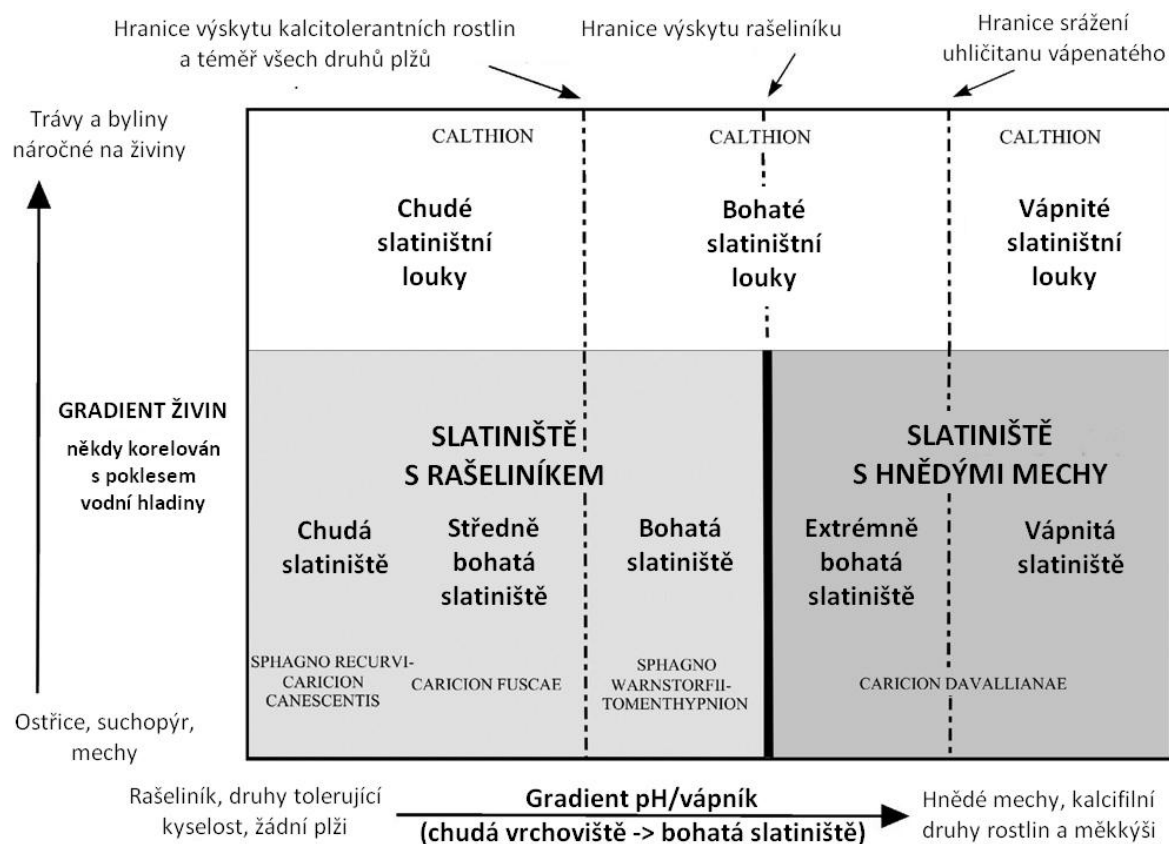
Přesto se zdá, že určování hranic ombrotrofie a minerotrofie pomocí indikačních druhů rostlin vyžadujících živiny a vyhýbajících se proto ombrotrofii je jasné a rozpoznatelné podle přinejmenším lokálních slatiništních indikačních druhů a tuto hranici podporuje i pH, alkalita či koncentrace rozpuštěných látek ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  a  $\text{SiO}_2$ ) ve vodě v pórech rašeliny (Hájek et al. 2006; Bragazza et al. 2005). Specifická struktura ekologické variability rašelinišť dle Wheelera a Proctora (2000) byla popsána z Fénoskandinávie, kde během glaciálu a holocénu došlo k erozi prakticky všeho vápenného materiálu a tamní podzemní voda je proto chudá na vápník, z tohoto důvodu se zde nevyskytuje celý gradient slatinišť, jako je tomu ve střední Evropě (obr. 5) (Hájek et al. 2006).

### **3.3 Dostupnost živin na gradientu od chudých vrchovišť k bohatým slatiništím**

Tradičně je dostupnost živin spojována s vegetačním gradientem od chudých vrchovišť k bohatým slatiništím, tedy s mírou minerogenního přítoku, s kterým se zároveň mění pH vody, alkalita, elektrická konduktivita či množství vápníku. „Chudý“ a „bohatý“ tak neodkazuje přímo na obsah živin v ekosystému, jak tomu v ekologické terminologii obvykle bývá. Předpokladem pro souvislost těchto gradientů s gradientem živin je zásadní role přítoku u minerotrofních lokalit, proto vrchoviště jsou považována za oligotrofní a slatiniště mohou být oligotrofní či mezotrofní – podle bohatosti geogenní vody na rozpuštěné látky nebo podle charakteru substrátu, kterým voda protékala. Eutrofie je charakteristická pro jiné než rašelinné



mokřady (Bragazza et al., 2005; Vitt, 2006; Walbridge & Navaratnam, 2006). Korelace těchto gradientů se však nezdá být tak jasná, především teze, že ombrotrofní stanoviště mají nedostatek živin. Přestože celkový obsah fosforu a dusíku v půdě na vrchovištích je opravdu nízký, oba prvky mají rychlý obrat. Dostupnost dusíku je větší na slatiništích díky větší objemové hmotnosti půdy, zatímco přístupnost fosforu nevykazuje jasný vztah k ombrotrofii a minerotrofii (Bridgham, Updegraff, & Pastor, 1998). Hájek (2006) pozoroval na gradientu živin posun ve vegetaci k trávám a bylinám na živiny naročným, nezávisle na gradientu ombrotrofie a minerotrofie (obr. 5) (Hájek et al., 2006).



Obr. 5: Schéma klasifikace slatinišť dle vegetace navržené pro střední Evropu, zahrnující vztahy mezi typy slatinišť, gradientem ombrotrofie/minerotrofie a živinami (Hájek et al., 2006)

## 4 ŘASOVÁ SPOLEČENSTVA RAŠELINIŠŤ

Na tomtéž rašeliništi je možné najít odlišná stanoviště s různými abiotickými podmínkami, jejichž řasová společenstva mohou být variabilní nejen co do taxonomického složení, početností populací či dynamiky společenstva, ale zjevné jsou i změny ve vlastnostech organismů z hlediska jejich morfologie. Různé studie připisují tyto rozdílnosti rozličným faktorům (Coesel 1982; Mataloni et al. 2015). Rašeliništní tůně mají různé vlastnosti z hlediska chemismu (pH, konduktivita, živiny či gradient ombrotrofie a minerotrofie) či morfometricky (velikost, hloubka) a mohou vykazovat velmi odlišné vlastnosti, i když jsou od sebe jen pár metrů vzdálené. Tato rozmanitost habitatů je stěžejní pro celkovou biodiverzitu rašeliništních společenstev (Garraza et al.; Gabriela Mataloni et al., 2015).

Dominantou řasových společenstev rašelinišť jsou obvykle rozsivky (*Bacillariophyceae*) a zelené řasy (*Chlorophyta*) z nichž velmi významnou skupinou pro rašeliniště jsou spájivky (*Conjugatophyceae*), jejichž diverzita druhů bývá velmi bohatá. Všechny jmenované taxony dosahují největší diverzity v minerotrofních podmínkách s pH téměř neutrálním (Mataloni et al. 2015; Štěpánková et al. 2008; Nováková 2002). Další významnou skupinou algoflóry rašelinišť jsou sinice (*Cyanobacteria*), především *Chroococcales* mohou vykazovat značnou druhovou bohatost a příležitostně dominovat rašeliništní tůně. Početnost sinic je podle některých výzkumů negativně korelována s pH (Mataloni & Tell, 1996).

### 4.1 Vliv ombrotrofie/ minerotrofie a pH na řasová společenstva

Značné množství studií potvrzuje pH jako nejdůležitějšího činitele variability druhového složení řasových společenstev, často společně s konduktivitou či obsahem hořčíku a vápníku, což jsou faktory spojované s gradientem ombrotrofie a minerotrofie (Mataloni et al. 2015; Štěpánková et al. 2012; Štěpánková et al. 2008; Nováková 2007). Výrazným jevem na gradientu ombrotrofie a minerotrofie je odpověď druhové rozmanitosti planktonních i bentických krásivek, které nabývají největší diverzity směrem k minerotrofním podmínkám a rostoucímu pH až do lehké kyselosti a neutralitě (Coesel 1982; Štěpánková et al. 2008; Mataloni et al. 2015). Populace většiny druhů jsou obvykle malé, což koresponduje s obecně pozorovaným jevem vysoké diverzity tvořené vzácnými druhy na habitatech limitovaných

živinami. Směrem k oligotrofii a nižšímu pH počty druhů klesají. To je obvykle přičítáno stresovým podmínkám extrémně nízkého pH (méně než 5) se špatnou dostupností živin a při pH menším než 4 také přímým vlivem vodíkových kationtů na membrány jednobuněčných organismů (Coesel 1982; Štěpánková et al. 2008).

Kromě bohatosti druhů je možné měřit biologickou diverzitu pomocí morfologické variability organismů, což přináší odlišné výsledky a dokazuje relativní důležitost kyselých horských vrchovišť v celkové morfologické diverzitě regionu (Neustupa et al., 2009). Příspěvek krásivek a rozsivek z jednotlivých vzorků k celkové morfologické variabilitě lokality nekoreluje s jejich druhovou bohatostí - míru morfologické disparity nelze předpovědět počtem druhů na lokalitě. Vysoké hodnoty morfologické disparity způsobené jedním či několika málo dominantními druhy jsou charakteristické pro ombrotrofní horská vrchoviště, navzdory jejich malé druhové diverzitě. Naopak minerotrofní slatiniště s vysokou druhovou diverzitou disponovala průměrnou či nízkou morfologickou disparitou (Neustupa et al., 2009). Souvislost s gradientem pH vykazuje také fylogenetická struktura krásivkových společenstev (vzájemná genetická příbuznost jednotlivých druhů). Pod vlivem stresu způsobeným nízkým pH se vytváří společenstva blíže příbuzných druhů, při vyšším pH je společenstvo více strukturováno kompeticí, která omezuje koexistenci blízce příbuzných druhů (Bestová, 2012).

Další vlastností, u níž je možné pozorovat změny na různých gradientech chemismu rašeliništních vod, je průměrná velikost řas, přičemž bentické rozsivky a krásivky mají odlišné odpovědi na různé faktory. Velikost krásivek je korelována s gradientem ombrotrofie-minerotrofie, pH a koncentrací vápníku (Neustupa et al., 2013). Kyselá ombrotrofní rašeliniště obývají malé buňky krásivek, to lze vysvětlit větší růstovou rychlostí a vyšším poměrem povrchu vůči objemu, jež zajišťuje efektivnější přísun živin, což je výhodné pro život v extrémních podmínkách kyselých vrchovišť. Směrem k minerotrofii se buňky zvětšují (Neustupa et al., 2013). Naproti tomu velikost bentických rozsivek není lineárně korelována s pH a jen okrajově s gradientem ombrotrofie a minerotrofie, ale je signifikantně negativně korelována s konduktivitou, vápníkem, celkovým fosforem či koncentrací železa. Vztah velikosti rozsivek s pH je unimodální, největší velikost vykazovaly v pH 5,2-5,3; při změně pH na obě strany se buňky zmenšovaly. Zmenšení buněk rozsivek v minerotrofních podmínkách by mohlo být způsobeno větší kompeticí v příznivějších podmínkách tohoto typu rašelinišť (Neustupa et al., 2013).

Vzhledem k vysoké citlivosti rašeliništních rozsivek a krásivek na hlavní chemické a fyzikální gradienty prostředí jsou tyto taxony potenciálně vhodné pro indikaci změn prostředí, jako je acidifikace či eutrofizace. Jejich relativně kratší životní cyklus a těsnější interakce s vodním prostředím je předurčuje k rychlejší reakci na změny prostředí, než je tomu u vyšších rostlin (Coesel, 2001; Hargan et al., 2015).

#### **4.1.1 Morfometrie a topografie tůní ve vztahu k ombrotrofii a minerotrofii a k řasové flóře rašelinišť**

Rašeliništní tůně se odlišují nejen ombrotrofií a minerotrofií, ale kombinací více faktorů, předně svojí morfometrikou a mikrotopografií, čímž vytvářejí variabilní prostředí pro rozmanitá společenstva řas v prostoru i v čase (Mataloni et al., 2015). Morfometrie zahrnuje hloubku či objem tůně. Vliv velikosti vodního tělesa je zřejmý ve stabilitě teploty největších tůní oproti těm menším, ve kterých se odrážejí změny teploty vzduchu. Mikrotopografie ovlivňuje povrchovou propojenost tůní a tím i výšku a stálost vodní hladiny, na které působí faktory počasí – teplota a evaporace. Mělké tůně podléhají větší evaporaci a tak se zvyšují koncentrace iontů. Za přítomnosti povrchového odtoku či přítoku je vodní hladina stálější. Mikrotopografie přes hydrologickou propojenost ovlivňuje gradient ombrotrofie a minerotrofie. Charakter jezírek a tůní se mění i v čase, během sezóny (Borics et al., 2003; Garraza et al, 2012; Mataloni, 1998).

Tůně se stejnou morfometrikou a umístěním na gradientu ombrotrofie-minerotrofie (jež přes povrchovou propojenost souvisí s jejich mikrotopografií) se podobají celkovou strukturou fytoplanktonu - diverzitou, dominantními a druhově nejbohatšími taxonomickými skupinami a zároveň souběžně prodělávají změny diverzity v čase, nezávisle na odlišnostech v druhovém složení. Konkrétní druhové složení fytoplanktonu v tůních je nepředpověditelné na základě jejich vlastností, jež se vážou na topografii či morfometriku. Avšak strategie společenstva z hlediska dominantních a nejbohatších taxonomických skupin stejně jako změny v čase je možné predikovat. Mataloni (2015) navrhuje model struktury a dynamiky fytoplanktonu na základě uvedených variabilit v interakci s variací časovou, což znázorňuje obr. 6 v kap. 4.4. (Mataloni et al., 2015)

#### 4.1.2 Další vlastnosti tůní ovlivňující řasová společenstva

Nováková (2002) rozdělila vodní tělesa nejen podle jejich morfometrie, ale také podle míry zastínění a charakteru dna na hlubší rašelinné tůně s převahou planktonních druhů zelených řas, mělké rašelinné tůně s bohatě rozvinutou algoflórou s dominancí krásivek a rozsivek, silně zastíněné tůně s velmi chudými řasovými společenstvy a hluboké tůně s písčitým dnem, které přes velké rozdíly ve složení druhů kvůli velkému rozsahu pH vykazují dominantní zastoupení rozsivek. Zastínění snižovalo počet druhů a typ dna určoval dominantní skupinu řas, algoflóra jednotlivých mikrohabitátů byla více rozmanitá, než mezi různými lokalitami (Nováková 2002).

Řasová společenstva může ovlivnit i charakter vegetace vyšších rostlin. Přítomnost vodních makrofyt vytváří variabilní mikrohabitaty, což podporuje především zastoupení krásivek, u nichž často převažuje bentický či metafytický způsob života (Borics et al., 2003; P. F. M. Coesel, 1982). Velká jezírka bez makrofyt snadno podléhají míchání vodního sloupce větrem, čímž odpadá nutnost aktivního pohybu a tak se zde mohou vyskytovat kokální zelené řasy (*Chlorophyceae*) a planktonní sinice, zejména v prostředí se slabě kyselým až neutrálním pH a vyšší koncentrací živin. Naopak makrovegetace překrývající vodní hladinu brání míchání vodního sloupce, za takových podmínek je pro plankton výhodná schopnost aktivního pohybu (Borics et al., 2003).

#### 4.2 Vliv gradientu terestrializace na řasová společenstva

Rašeliniště zahrnují množství rozmanitých mikrohabitátů, jejichž řasová společenstva se mohou významně odlišovat. Gradient terestrializace vytváří přechod z otevřených vod rašelinných tůní a jezírek do suššího okolí, které vytváří stresové podmínky vysychání. Důležitým činitelem tohoto gradientu je úroveň hladiny vody. Jednotlivé zóny jsou charakterizovány změnami v pH a konduktivitě, přičemž pH při terestrializaci klesá a konduktivita vzrůstá. Podél tohoto gradientu se mění i společenstva krásivek. Změny jsou nejvýraznější na stanovištích s minerotrofním charakterem (Coesel, 1982; Mataloni, 1998). Jezírka jsou více druhově bohatá než relativně suché okolí s kontinuální vegetační pokrývkou.

To odráží skutečnost, že většina krásivkových taxonů vyžaduje přítomnost vodního tělesa (Mataloni, 1998; Stepankova et al., 2012). Chudá společenstva sušších habitatů jsou si z hlediska dominance druhů navzájem velice podobná, takže terestrializací tůní dochází ke konvergentní sukcesi krásivkové flóry (Mataloni, 1998). Společenstva krásivek planktonu i bentosu jsou pestřejší mezi různými odběrovými místy na gradientu terestrializace, než mezi různými vrchovišti; druhové složení značně podléhá typu mikrohabitatu a fyzikálně-chemickým faktorům, které jsou s ním spojené (Stepankova et al., 2012).

### **4.3 Vliv prostorové vzdálenosti na řasová společenstva**

Hledisko prostorové vzdálenosti se zdá být méně významné, než odlišnosti v charakteru různých rašeliništních tůní. Dvě tůně v těsném sousedství, avšak jedna hluboká a druhá mělká se mohou významně lišit svojí řasovou flórou, více než jezírka vzdálená ale s podobnou morfometrikou. Variabilita prostředí způsobuje větší rozdílnosti než prostorová vzdálenost (Mataloni, 1998; Gabriela Mataloni et al., 2015). Přesto nejsou geografické faktory zanedbatelné a mohou ovlivnit druhové složení, přičemž tento efekt se liší u různých taxonů. Především velké druhy rozsivek fytobentosu se zdají být více omezeny prostorem než krásivky. Limitace pasivní disperze je výrazněji prostorově strukturuje na regionálním měřítku. U malých druhů krásivek nebyl faktor prostorové vzdálenosti prokázán vůbec (Neustupa et al., 2013).

Na velmi malém měřítku (na škále decimetrů) však čistě prostorové faktory hrají signifikantní roli ve variabilitě společenstev bentosu krásivek. Rozmanitost na takovém měřítku je spojována spíše s možnostmi disperze, kolonizací či extinkcí než s faktory prostředí. Tento jev má výraznou časovou dynamiku, zahrnující efekt období zimy, kdy prostorová autokorelace velmi klesá zřejmě vlivem meteorologických disturbancí, a silné prostorové strukturování v první půlce vegetační sezony, kdy vyšší teploty podporují růst druhů z různě velkých přezimujících populací (Neustupa, Černá, & Šťastný, 2012). Na druhou stranu Svoboda (2014) neprokázal dynamiku prostorové autokorelace v čase. Prostorová struktura krásivkových společenstev epipelonu byla signifikantně prostorově autokorelována během celé sezóny, což ukazuje na dominantní efekt prostorové vzdálenosti na malém měřítku (v rámci jednoho rašeliniště). Pravděpodobnou hypotézou pro vysvětlení tohoto jevu je výhoda časné kolonizace, kdy prvně přichozí druhy obsadí zdroje, zvyšují svoje početnosti a při

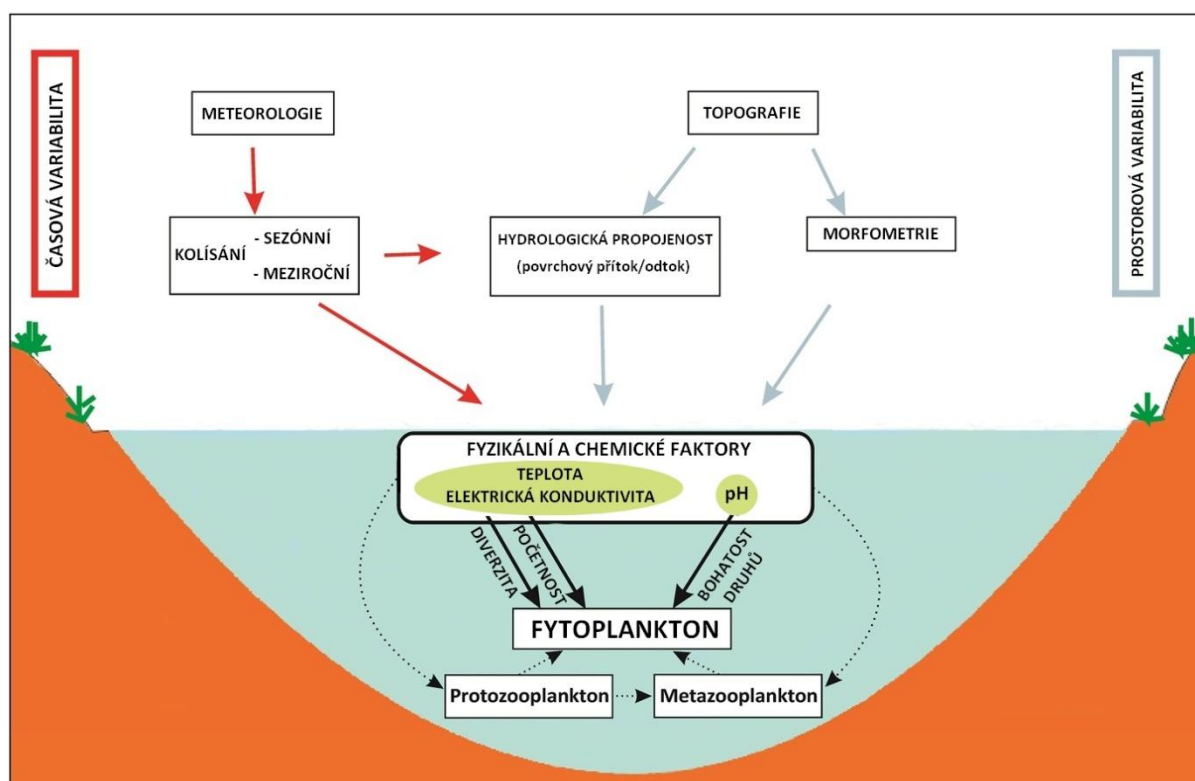
interakcích s pozdějšími kolonisty jsou kompetičně zdatnější (Svoboda, Kulichová, & Šťastný, 2013).

#### 4.4 Dynamika řasových společenstev rašelinišť

V mírném podnebném pásu dochází ke změnám ve společenstvech fytoplanktonu během sezóny. Mění se teploty a srážky interagují s morfometrií tůní. Změny se týkají jak početnosti populací, tak druhového složení společenstev (Mataloni et al., 2015). I když se druhové složení ombrotrofních mělkých tůní navzájem příliš nepodobá, jejich celková diverzita podléhá stejné časové dynamice. V létě dochází ke zvyšování početností fytoplanktonu vlivem zvyšování teploty, různé taxony vykazují silné letní vrcholy početností, což snižuje diverzitu druhů. Abiotické podmínky minerotrofních jezírek jsou v průběhu času vyrovnanější a jejich společenstva stálejší (Mataloni et al., 2015).

Dynamika fytoplanktonu v čase by mohla souviset se změnami planktonních sítí, které na jaře po tání sněhu vykazují ve všech jezírcích podobnou strukturu. Během sezóny vzrůstají změny mezi planktonním trofickým sítěmi velkých versus malých jezírek v početnostech a biomase různých trofických hladin, zřejmě díky variabilitě teploty dle morfometrie tůní. Což by mohlo ovlivnit i strukturu samotného fytoplanktonu (Quiroga et al., 2013). Mataloni (2015) zahrnuje tyto změny planktonních sítí do modelu hlavních časových a prostorových variací, které řídí strukturu a dynamiku fytoplanktonu (obr. 6).

Nováková (2007) naopak nepozorovala výrazné změny v celkovém počtu druhů horského vrchoviště během sezóny, i když druhové složení společenstev se měnilo. Pokud se projevila letní dynamika v populacích některých druhů, převládal pokles jejich početnosti (*Netrium digitus*, *Eunotia glacialis*, *Oocystis solitaria*, *Cylindrocystis brebissonii*, *Penium polymorphum*), což by mohlo korespondovat s arko-alpiským charakterem rašeliništní algoflóry. Populace dominantních taxonů byly relativně stabilní, vyskytovaly se na lokalitě po celou dobu. Menší populace z lokalit často mizely. Společenstvo jako celek nepodléhalo žádným sezonním změnám, ty byly rozpoznány jen u populací některých druhů (Nováková, 2007).



Obr. 6: Model základních faktorů, které řídí strukturu a dynamiku fytoplanktonu. Červené šipky znázorňují časovou variabilitu, světle modré šipky prostorovou variabilitu, tečkované šipky trofické vztahy (Gabriela Mataloni et al., 2015)



## 5 ZÁVĚR

Odlišnosti různých rašelinišť vyplývají z komplexu biotických i abiotických faktorů, které lze od sebe těžko oddělit. Mezi ty nejdůležitější patří zdroj vody rašeliniště spjatý s topografií lokality, výška vodní hladiny a její stálost i charakter samotné vegetace. Odlišné zdroje vody ombrotrofního vrchoviště a minerotrofního slatiniště a organické kyseliny uvolňované při dekompozici jsou důležité pro pH mokřadu, přičemž variabilita vegetace způsobuje, že produkty rozkladu mohou být různě kyselé. Na lokalitách s podložím bohatým na minerály se mohou vytvářet slatiniště s velkou škálou abiotických podmínek, podle poměru organických kyselin a přitékající vody bohaté na minerály, což je stav typický pro střední Evropu s velkou rozmanitostí od chudých slatinišť až k vápenitým slatiništím, která chybí např. ve Fénoskandinávii. Míra dekompozice v akrotelmu je důležitá pro vývoj rašeliniště, při stabilní výšce vodní hladiny se organická hmota akumuluje více a může rašeliniště izolovat od vlivu minerální půdy.

Z uvedených vztahů vyplývá provázanost jednotlivých abiotických faktorů a obtížnost určit, který z nich je pro ekosystém tím nejvíce určujícím. Rostlinné indikátory ombrotrofie a minerotrofie odrážejí tyto faktory komplexně, narozdíl od jednotlivých měření, proto by se od jejich využívání nemělo upouštět. Otevřenou otázkou je gradient dostupnosti živin na rašeliništích a její vliv na vegetaci.

V kontrastu k poměrně chudé vegetaci cévnatých rostlin vykazují společenstva řas na rašeliništích nesmírnou druhovou diverzitu. Přes tuto rozmanitost jsou v ekologii rašelinišť spíše přehlíženy. Citlivost na různé abiotické podmínky, především v případě krásivek a rozsivek, vytváří potenciál pro jejich využití v indikaci změn prostředí, na které reagují rychleji než cévnaté rostliny.

## 6 SEZNAM LITERATURY

- Bestová, H. (2012). Fylogenetická struktura společenstev krásivek The phylogenetic structure of desmid communities. Diplomová práce
- Borics, G., Tóthmérész, B., Grigorszky, I., Padisák, J., Várbíró, G., & Szabó, S. (2003). Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. *Hydrobiologia*, 502(1-3), 145–155
- Bragazza, L., Rydin, H., & Gerdol, R. (2005). Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, 177(2), 223–236
- Bridgham, S., Updegraff, K., & Pastor, J. (1998). Carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization in northern wetlands (vol 79, pg 1545, 1998). *Ecology*, 79(7), 2571–2571
- Clymo, R. S. (1984). The Limits to Peat Bog Growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 303(1117), 605–654
- Coesel, P. (2001). A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. *Biodiversity and conservation*, 10(2), 177–187
- Coesel, P. F. M. (1982). Structural Characteristics and Adaptations of Desmid Communities. *The Journal of Ecology*, 70(1), 163
- Damman, A. W. H. (1977). Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, 35(3), 137–151
- Gonzalez Garraza, G., Mataloni, G., Iturraspe, R., Lombardo, R., Camargo, S., & Quiroga, M. V. (n.d.). The limnological character of bog pools in relation to meteorological and hydrological features. *Mires and peat*, 10
- Gorham, E. (1957). The Development of Peat Lands. *The Quarterly Review of Biology*, 32(2), 145–166
- Gorham, E., & Janssens, J. A. (1992). Concepts of fen and bog re-examined in relation to bryophyte cover and the acidity of surface waters. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*
- Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P., & Dítě, D. (2006). Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 97–114
- Hargan, K. E., Ruehland, K. M., Paterson, A. M., Finkelstein, S. A., Holmquist, J. R., MacDonald, G. M., Smol, J. P. (2015). The influence of water-table depth and pH on the spatial distribution of diatom species in peatlands of the Boreal Shield and Hudson

- Plains, Canada. *Botany*, 93(2), 57–74
- Heinselman, M. L. (1970). Landscape Evolution, Peatland Types, and the Environment in the Lake Agassiz Peatlands Natural Area, Minnesota. *Ecological Monographs*, 40(2), 235–261
- Ingram, H. A. P. (1967). Problems of Hydrology and Plant Distribution in Mires. *The Journal of Ecology*, 55(3), 711
- Kuhry, P., & Turunen, J. (2006). The Postglacial Development of Boreal and Subarctic Peatlands BT - Boreal Peatland Ecosystems. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), (pp. 25–46). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Malmer, N. (n.d.). On the relations between water regime, mass accretion and formation of ombrotrophic conditions in Sphagnum mires. *Mires and peat*, 14
- Mataloni, G. (1998). Ecological studies on algal communities from Tierra del Fuego peat bogs. *Hydrobiologie*, 391(1-3), 157–171
- Mataloni, G., González Garraza, G., & Vinocur, A. (2015). Landscape-driven environmental variability largely determines abiotic characteristics and phytoplankton patterns in peat bog pools (Tierra del Fuego, Argentina). *Hydrobiologia*, 751(1), 105–125
- Mataloni, G., & Tell, G. (1996). Comparative analysis of the phytoplankton communities of a peat bog from Tierra del Fuego (Argentina). *Hydrobiologia*, 325(2), 101–112
- Mitsch, W. J., & Gosselink, J. G. (1986). *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold Company
- Moore, T. R., Bubier, J. L., & Bledzki, L. (2007). Litter Decomposition in Temperate Peatland Ecosystems: The Effect of Substrate and Site. *Ecosystems*, 10(6), 949–963
- Neustupa, J., Černá, K., & Šťastný, J. (2009). Diversity and morphological disparity of desmid assemblages in Central European peatlands. *Hydrobiologia*, 630(1), 243–256
- Neustupa, J., Černá, K., & Šťastný, J. (2012). Spatio-temporal community structure of peat bog benthic desmids on a microscale. *Aquatic Ecology*, 46(2), 229–239
- Neustupa, J., Veselá, J., & Šťastný, J. (2013). Differential cell size structure of desmids and diatoms in the phytobenthos of peatlands. *Hydrobiologia*, 709(1), 159–171
- Nováková, S. (2007). Structure and dynamics of the algal flora in subalpine mires in the Krkonoše Mountains (Giant Mountains; Czech Republic). *Nova Hedwigia*, 84(3-4), 441–458
- Quiroga, M. V., Unrein, F., González Garraza, G., Küppers, G., Lombardo, R., Marinone, M. C., ... Mataloni, G. (2013). The plankton communities from peat bog pools: structure, temporal variation and environmental factors. *Journal of Plankton Research*, 35(6), 1234–1253

- Reeve, A. S., Siegel, D. I., & Glaser, P. H. (2001). Simulating dispersive mixing in large peatlands. *Journal of Hydrology*, 242(1-2), 103–114
- Rydin, H., Sjörs, H., & Löfroth, M. (1999). 7. Mires. *Acta Phytogeographica Suecica*, 84, 91–112.
- Siegel, D. I., & Glaser, P. (2006). The Hydrology of Peatlands BT - Boreal Peatland Ecosystems. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), (pp. 289–311). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Siegel, D. I., Glaser, P. H., So, J., & Janecky, D. R. (2006). The dynamic balance between organic acids and circumneutral groundwater in a large boreal peat basin. *Journal of Hydrology*, 320(3-4), 421–431
- Sjors, H., & Gunnarsson, U. (2002). Calcium and pH in north and central Swedish mire waters. *Journal of Ecology*, 90(4), 650–657
- Sjörs, H., & Sjörs, H. (1950). On the Relation between Vegetation and Electrolytes in North Swedish Mire Waters. *Oikos*, 2(2), 241
- Svoboda, P., Kulichová, J., & Šťastný, J. (2013). Spatial and temporal community structure of desmids on a small spatial scale. *Hydrobiologia*, 722(1), 291–303
- Štěpánková, J., Hašler, P., Hladká, M., & Pouličková, A. (2012). Diversity and ecology of desmids of peat bogs in the Jeseníky Mts: spatial distribution, remarkable finds. *Fottes*, 12(1), 111–126
- Štěpánková, J., Vavrušková, J., Hašler, P., Mazalová, P., & Pouličková, A. (2008). Diversity and ecology of desmids of peat bogs in the Jizerské hory Mts. *Biologia*, 63(6), 895–900
- Vitt, D. H. (2006). Functional Characteristics and Indicators of Boreal Peatlands BT - Boreal Peatland Ecosystems. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), (pp. 9–24). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Walbridge, M. R., & Navaratnam, J. A. (2006). Phosphorous in Boreal Peatlands BT - Boreal Peatland Ecosystems. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), (pp. 231–258). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Wheeler, B. D. (1999). Water and plants in freshwater wetlands. In A. J. Baird & R. L. Wilby (Eds.), *EcoHydrology Plants and water in terrestrial and aquatic environments* (pp. 127–180). Routledge
- Wheeler, B. D., & Proctor, M. C. F. (2000b). Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology*, 88(2), 187–203
- Yu, Z. (2006). Modeling ecosystem processes and peat accumulation in boreal peatlands. *Boreal Peatland Ecosystems*, 188, 313–329

internetové zdroje:

Irish Peatland Conservation Council. Raised bogs [online] [cit. 12.5.2016]. Dostupné z:  
<http://www.ipcc.ie/a-to-z-peatlands/raised-bogs/>

Peatland Ecology Research Group (PERG). Hydrology [online] [cit. 12.5.2016]. Dostupné z:  
<http://www.gret-perg.ulaval.ca/about/peatlands/hydrology/acrotelmcatotelm/>

Střípky ze Slavkovského lesa. Vznik bultů a šlenků [online] [cit. 12.5.2016]. Dostupné z:  
<http://empepa.net/2011/04/06/stripky-ze-slavkovskeho-lesa/sl013/>