

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA BOTANIKY

studijní program: Biologie
studijní obor: Botanika



Bc. Anna Štifterová

STRUKTURA SPOLEČENSTEV A DIVERZITA
KORTIKOLNÍCH ŘAS V MIKRO- A MESOMĚŘÍTKU

*Community structure and diversity of corticolous algae
in micro- and mesoscales*

Diplomová práce

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

Praha 2012

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.

Anna Štifterová, v Praze dne 9. května 2012

PODĚKOVÁNÍ

V první řadě bych zde ráda poděkovala svému školiteli, doc. RNDr. *Jiřímu Neustupovi*, Ph.D., za vedení této diplomové práce, zaučení do problematiky studia aerofytických řas a za jeho ochotu odpovídat na mé otázky. Také Mgr. *Pavlu Škaloudovi*, Ph.D., Mgr. *Janě Veselé*, Ph.D. a *Petře Mutinové* za jejich pomoc při determinaci řas. Dále všem kolegům z algologického pracoviště PřF UK za vytváření inspirující a příjemné pracovní atmosféry.

Chtěla bych také poděkovat svým blízkým – rodině a přátelům za to, že mě vždy ve studiu podporovali a zajímali se, „jak se mají moje řasy“.

Práce byla financována grantem GAUK (2012-2013): *Struktura společenstev kortikolních řas v mikroměřítku*.



ABSTRAKT

Tato diplomová práce je zaměřena na studium ekologie společenstev aerofytických sinic a řas. V PR Březina v Českém středohoří bylo na površích borky stromů identifikováno celkem 54 morfortypů kortikolních sinic a řas, čímž byla rozpoznána vysoká diverzita těchto společenstev i v temperátní oblasti. Dominovaly zde kokální zelené řasy, především z třídy Trebouxiophyceae. V rámci studia struktury společenstva jednoho stromu měly na jeho druhové složení největší vliv temporální faktory. Jisté (avšak statisticky neprůkazné) rozdíly v alfa-diverzitě podmiňovala i výška odběrového místa na kmeni a hrubost povrchu borky. Při studiu struktury společenstev kortikolních sinic a řas ve větším měřítku, tedy mezi více stromy v rámci lesa, byl druh hostitelské dřeviny zjištěn coby dominantní faktor působící na druhové složení. Hodnota pH povrchu borky měla také průkazný vliv na druhové složení společenstva a alfa-diverzitu. Obecně vzato, na dřevinách s kyselějším povrchem borky (smrk, olše) bylo nalezeno méně druhů, a to pouze ze skupiny zelených řas. Na dřevinách s vyšším pH borky (buk, jasan, javor) bylo druhové složení nárostů bohatší. Vzhledem k dobré disperzní schopnosti těchto organismů, sledovaný *pattern* struktury společenstev v daném měřítku napovídá na silné působení deterministických procesů, ve smyslu individuálních odpovědí jednotlivých druhů na podmínky prostředí.

Klíčová slova:

Ekologie společenstev, kortikolní, řasy, pH, borka, disperze, struktura, Trebouxiophyceae.

SUMMARY

This diploma thesis was focused on the community ecology of corticolous subaerial cyanobacteria and algae. Altogether 54 morphotypes were identified on the surface of the tree bark in the Nature Reserve Březina in České středohoří Mts., Czech Republic. Compared to published data on tropical and subtropical habitats, high morphological diversity of these organisms in a temperate region was thus recognized. Coccoid green algae – most of them belonging to the class Trebouxiophyceae – dominated. In a study focused on the algae community structure at small spatial scales (such as a single tree trunk), the temporal factors were found as the most important factor influencing the species composition. The height of a sample on trunks and type of bark roughness seemed to influence the species richness, yet the differences were not significant. The alpha-diversity and species composition of corticolous algal communities among individual trees were strongly influenced by host tree species. The pH of the bark surface also had significant impact on species composition. Generally, trees with lower pH of the bark surface (alder, spruce) had lower species richness, whereas trees with more alkaline bark surface (ash, beech, maple) had higher alpha-diversity values. Considering the generally efficient dispersal ability of aeroterrestrial algae, the observed pattern of community structure in given scales suggests possible effects of deterministic processes, such as individual species sorting according to environmental conditions.

Key words:

Community ecology, corticolous, algae, pH, tree bark, dispersion, structure, Trebouxiophyceae.

OBSAH

1 PŘEDMLUVA	7
2 ÚVOD	8
2.1 AEROFYTICKÉ SINICE A ŘASY	8
2.2 SINICE A ŘASY KORTIKOLNÍ	9
2.3 CÍLE PRÁCE A HYPOTÉZY	12
2.3.1 Mikroměřítka	13
2.3.2 Mesoměřítko	13
3 MATERIÁL A METODY	14
3.1 CHARAKTERISTIKA STUDOVANÉ OBLASTI	14
3.2 METODIKA ODBĚRŮ	16
3.2.1 Mikroměřítka	16
3.2.2 Mesoměřítko	16
3.3 MĚŘENÍ PARAMETRŮ	17
3.4 ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ	18
3.4.1 Kultivace	18
3.4.2 Světelná mikroskopie a kvantifikace	18
3.5 METODY ANALÝZY DAT	19
3.5.1 Popisné statistiky	19
3.5.2 Regresní modely	19
3.5.3 Mnohorozměrné metody	20
3.5.3.1 NMDS (Non-metric multidimensional scaling)	20
3.5.3.2 Permutační MANOVA	21
4 VÝSLEDKY	22
4.1 MIKROMĚŘÍTKO	22
4.1.1 Druhové bohatství	22
4.1.2 Druhové složení společenstva kortikolních řas v mikroměřítku	25
4.1.2.1 Rozklad variability dat o druhovém složení společenstva	27
4.2 MESOMĚŘÍTKO	30
4.2.1 Druhové bohatství	30
4.2.2 β -diverzita	31
4.2.3 Rarefaction křivky	32
4.2.4 Proporce hojných a vzácných druhů	34
4.2.5 Hodnoty pH borky	35
4.2.6 Vztah pH borky stromů a počtu zde nalezených druhů	36
4.2.7 Analýzy druhového složení společenstva	37
4.2.7.1 Vizualizace dat o druhovém složení společenstva	37
4.2.7.2 Míra vlivu sledovaných faktorů na druhové složení společenstva	38
4.3 TAXONOMICKÝ POHLED NA SPOLEČENSTVA KORTIKOLNÍCH SINIC A ŘAS	39
5 DISKUZE	42
6 ZÁVĚR	49
7 LITERATURA	50
8 PŘÍLOHY	56

1 PŘEDMLUVA

Tato diplomová práce se zabývá ekologií aerofytických řas. Daná problematika byla dosud poměrně velmi málo studována a mnoho aspektů života těchto organismů zůstává skryto. Vzhledem k jejich velikosti i autotrofnímu způsobu výživy jen velmi těžce pronikáme k vazbám a vztahům, které v jejich společenstvech panují, a jejich taxonomický popis je často tím posledním, k čemu při pohledu na ně dospějeme. Přesto toto poznání může přispět k našemu porozumění mechanismům formování protistních společenstev, což bylo obecnějším cílem této práce.

Dvě částečně samostatné studie, zde zahrnuté, společně diskutované, se zaměřují na ekologii sinic a řas kortikolních, tj. rostoucích epifyticky, na površích borky stromů. První se zabývala charakterizací prostorového rozmístění sinic a řas v rámci jednoho stromu, druhá probíhala na měřítku větším, zkoumala vztah druhového složení společenstva mikrořas a druhu hostitelské dřeviny.

2 ÚVOD

„Imagine the structural complexity of a forest from a lichen's point of view. Think of treetop twigs, shady lower trunks, spindly understory trees, leaning trees, and hard, decorticate snags.“

- MCCUNE et al. (2000)

Tento citát je převzat z významné studie zabývající se strukturou společenstev epifytických lišejníků a mechů v rámci jednoho jehličnatého lesa v USA. Tato, a jí podobné práce, se snaží odpovídat na snad nejzákladnější ekologickou otázku. Jakými faktory je podmíněno námi sledované prostorové upořádání přírodních systémů? Sledovaný *pattern* rozložení jednotlivých skupin organismů (např. taxonomických úrovní, funkčních složek ekosystému apod.) v prostoru vždy odráží jejich individuální vlastnosti v interakci s daným životním prostředím. Dále je ovšem podmíněn časem, a to v nejširším slova smyslu – například od dlouhodobě probíhajících evolučních procesů, přes procesy geografického šíření jednotlivých taxonů až po krátkodobé disturbance zasahující jednotlivé populace. Není v lidských možnostech rozumět přírodním procesům v celé jejich komplexitě. Můžeme však přírodní systémy sledovat a popisovat s dostupným vybavením tak, jak se s nimi setkáváme. S tím souvisí otázka měřítka. Měřítka (*scale*), ze kterého daný jev studujeme, má zásadní vliv na *pattern*, který sledujeme (BENEDETTI-CECCHI 2001; LEIBOLD et al. 2004; WU & LOUCKS 1995; WU 2004). Někdy se hovoří i o hierarchické či fraktální povaze habitatů a tím i procesů v nich probíhajících (CADOTTE & FUKAMI 2005; KOSTYLEV & ERLANDSSON 2001), otázkou zůstává provázanost procesů jednotlivých úrovní popisu a jejich interakce, například mezi procesy na úrovni regionální a globální (GASTON & BLACKBURN 1999). Rozhodně ale platí, že je třeba dobře poznat co nejvíce možných úrovní popisu (MASSOL et al. 2011), například od lokálního rozmístění jedinců, po globální rozšíření daných druhů, abychom mohli relevantně vypovídat o obecných jevech či trendech.

2.1 Aerofytické sinice a řasy

Aerofytické sinice a řasy se vyskytují prakticky všude (HOFFMANN 1989; NIENOW 2003; RINDI et al. 2009), jejich společenstva tvoří často i makroskopicky viditelné

povlaky v povrchových vrstvách půdy a na různých jiných pevných podkladech, a to v nejrůznějších typech prostředí – nejen v biotopech s vysokou vlhkostí, ale např. i v pouštních půdních krustách, kde jejich společenstva mohou tvořit důležitý prvek v sukcesní řadě vedoucí k osídlení habitatu lišejníky a mechy (LANGHANS et al. 2009; ZHANG et al. 2009). V určitých oblastech, například polárních, mohou sehrávat velmi podstatnou roli v celkovém průtoku energie ekosystémem (MATALONI et al. 2000).

Publikované studie se zaměřují na jejich floristiku (např. GÄRTNER & STOYNEVA 2003; HANDA & NAKANO 1988; KHAIBULLINA et al. 2010; SCHLICHTLING 1975), taxonomii a fylogenezi (např. DARIENKO et al. 2010; MIKHAILIUK et al. 2008; RINDI et al. 2011), fyziologické adaptace např. k vysychání, vysoké ozáření apod. (GUSTAVS et al. 2010; HOLZINGER et al. 2011; LÜTTGE & BÜDEL 2009), dále také na jejich roli fotobiontů v lišejnících (MARINI et al. 2011; PEKSA & ŠKALOUD 2011).

Vztah aerofytických mikrořas k prostředí, například otázky ohledně jejich nároků na substrát, schopnosti šíření, či struktury jejich společenstev, zůstávají – přes jejich všudypřítomnost – doposud do značné míry opomíjeny (GONZÁLEZ GARRAZA et al. 2011; MIKHAILYUK 2008; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2010; RINDI & GUIRY 2004). Ekologické studie aerofytických řas se obvykle zaměřují na extrémní životní prostředí – pouštní krusty a polární oblasti. Déle také existují studie aplikovaného výzkumu vztahující se k biomonitoringu prostředí či k zjištění způsobů likvidace řas ze soch a různých staveb (HÄUBNER et al. 2006; HALLMANN et al. 2011; POIKOLAINEN et al. 1998; SØCHTING 1997; TOMASELLI et al. 2000).

2.2 Sinice a řasy kortikolní

Specifickou podmnožinou aerofytických společenstev jsou sinice a řasy kortikolní. Ty tvoří diverzifikovaná společenstva na povrchu borky stromů (ETTL & GÄRTNER 1995; FOERSTER 1971; HOFFMANN 1989). Kortikolní řasy se jeví jako velmi vhodné pro studium prostorové struktury protistního společenstva ve dvourozměrném prostoru, a to již od velmi malých měřítek (UHER 2008). Zdá se, že tyto kokální, sarcinoidní či vláknité řasy jsou do značné míry svázány právě s tím místem (v měřítku mm), kde se právě nacházejí, kam byly pasivně „přivátý“, možná by

se dalo hovořit o jisté analogii ke společenstvům rostlinným. Mezi stromy se totiž šíří vzduchem, v rámci stromu připadá v úvahu ještě roznášení deštěm či zoochorií. Vzhledem k tomu, že z valné většiny postrádají schopnost pohybu, a také jako primární producenti mají obecně nižší rychlost růstu než heterotrofní prvoci, vykazuje struktura jejich společenstva vlastnosti, charakterizující daný typ systému a jejich popis by tak mohl přinést velmi zajímavý a nový pohled na mechanismy strukturace protistních společenstev (LEMES DA SILVA et al. 2010; LÜTTGE & BÜDEL 2009).

Z taxonomického hlediska jsou kortikolní společenstva tvořena převážně kokálními zelenými řasami z tříd Chlorophyceae a Trebouxiophyceae (ETTL & GÄRTNER 1995; FREYSTEIN et al. 2008; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2010). Ty jsou ovšem morfologicky (pomocí světelného mikroskopu) poměrně často obtížně identifikovatelné, v ekologických studiích se proto operuje s pojmem morfotyp (používaný jako operační taxonomická jednotka – OTU). Jejich skutečná diverzita je zatím jen málo prozkoumaná (DARIENKO et al. 2010; ELIÁŠ et al. 2010; LUO et al. 2010; RINDI et al. 2011). Relativně nejvíce pozornosti bylo věnováno zeleným řasám z řádu *Trentepohliales*, jehož zástupci se na borce běžně kosmopolitně vyskytují (RINDI & GUIRY 2002; RINDI et al. 2009) a jsou považováni za jakési vlajkové druhy skupiny aerofytických řas.

Ekologické aspekty života těchto organismů byly doposud relativně málo studovány. Některé poznatky ze studií zabývajících se jinými typy společenstev aerofytických řas je jistě adekvátní zahrnout do uvažování o struktuře společenstev kortikolních. Jedná se například o jejich schopnost šíření vzduchem a vlastnosti primárních kolonizátorů (MARSHALL & CHALMERS 1997). Dále také poznatky o jejich ekofyziologických vlastnostech, například míry odolnosti k stresovým faktorům – vysychání, vysoké ozáření, teplotě, osmotickému stresu apod. (GRAY et al. 2007; GUSTAVS et al. 2010; HÄUBNER et al. 2006; LÜTTGE & BÜDEL 2009).

Ekologické studie zaměřené na diverzitu kortikolních společenstev byly doposud prováděny především v tropech (FOERSTER 1971; LEMES DA SILVA et al. 2010; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2008; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2010). Fenomén masivních změn abundancí kortikolních řas během 20. století v závislosti na znečištění prostředí je dobře zdokumentován ze Skandinávie (HÄNNINEN et al. 1993; POIKOLAINEN et al. 1998).

HEDENÅS et al. (2007) zkoumal výskyt sinic a řas (potenciálních fotobiontů lišejníků) na roztroušených jedincích topolu osika (*Populus tremula*) v jehličnatých porostech ve Švédsku. Charakteristiku tolerance ke znečištění několika vybraných morfotypů kortikolních řas pro biomonitringové účely přinesla studie FREYSTEIN et al. (2008).

Velmi cenným zdrojem informací o studovaném habitatu (borce stromů) je velké množství bryologické a lichenologické literatury, zabývající se epifytickými lišejníky a mechy. Kromě praktických, metodologických informací jsou poznatky o strukturách společenstev kortikolních mechů, a především lišejníků (s malou velikostí propagulí a přítomností fotobionta) jistě relevantním vkladem do úvah o procesech utvářejících společenstva sinic a řas ve stejném habitatu. Podstatný je také fakt, že mnoho volně žijících sinic a řas je potenciálním fotobiontem (ETTL & GÄRTNER 1995). Informace získané z bryologické a lichenologické literatury tak vedly k postulování základních otázek a hypotéz této diplomové práce.

V bryologii a lichenologii mezi nejčastěji studované faktory, podmiňující sledovanou strukturu společenstev na mesoměřítku (v rámci regionu, lesa), bezesporu patří výška odběrového místa, stáří porostu, světelné podmínky, vlhkost, teplota, rychlost větru a dostupnost živin (MARMOR et al. 2010; MCCUNE et al. 2000). Na menším měřítku také charakteristiky povrchu borky „hostitelské dřeviny“ (tzv. forofyt, *phorophyte*) – hrubost, porosita, tloušťka, míra odlupování svrchní vrstvy borky (*bark exfoliation*), a VPD (*vapor pressure deficit*), což je míra vyjadřující rychlost samovolného vysychání borky. Dále rovněž orientace odběrového místa vůči světovým stranám (BARKMAN 1958; MICHEL et al. 2011; RAMBO 2010; VALOVÁ & BIELESZOVÁ 2008).

V neposlední řadě bývá zkoumán vliv druhu hostitelské dřeviny a s ním související hodnota pH povrchu borky (HOBOM 1998; GONZÁLEZ-MANCEBO et al. 2003). Tradiční, široce přijímané dělení druhů a společenstev lišejníků na acidofyty (*acidophytes*) a nitrofyty (*nitrophytes*) odráží jejich preference k dřevinám s kyselější či naopak zásaditější borkou (VAN HERK 1999; SPIER et al. 2010). Jiná společenstva tak nacházíme na kyselější borovici než na zásaditější lípě. Podobné dělení existuje i u mechů (RAMBO 2010). Vzhledem k roli lišejníků jako významných indikátorů kvality ovzduší, existuje množství prací zkoumajících vliv změn pH borky způsobených

imise na složení společenstev epifytů (VAN HERK 2001; LARSEN et al. 2007; MARMOR & RANDLANE 2007; MARMOR et al. 2010). Ze studií zkoumajících vliv hostitelské dřeviny a hodnoty pH borky obvykle vyplývá, že společenstva epifytů se sice na různých druzích dřevin liší, avšak jednotlivé druhy lišejníků a mechů nacházíme na více dřevinách s podobnou hodnotou pH, tvoří tedy jakési asociace (EVERSMAN et al. 2002; GONZÁLEZ-MANCEBO et al. 2003; RAMBO 2010). Hodnota pH borky je tradičně považována za základní faktor určující složení společenstev epifytů. V poslední době (s rozvojem mnohorozměrných statistických metod umožňujících identifikaci míry vlivu jednotlivých faktorů na variabilitu druhového složení společenstva) se však spekuluje, zda nebyl dosud vliv druhu hostitelské dřeviny podceňován (LARSEN et al. 2007; SPIER et al. 2010).

Vliv pH byl diskutován i v souvislosti se strukturou společenstev aerofytických řas. Bývá uváděno (spolu s vlhkostí, ozářeností, teplotou a dostupností živin) jako jeden z hlavních faktorů kontrolujících rozvoj nárostů aerofytických sinic a řas (HOFFMANN 1989). Nicméně jeho vliv je obtížné zhodnotit, protože bývá korelován s dalšími faktory (GONZÁLEZ GARAZZA et al. 2011; HOFFMANN 1989; STARKS & SHUBERT 1982). U terrestrických půdních řas bylo vypořádováno, že v neutrální až zásaditější půdě se nachází více rozsivek a sinic, naopak, v kyselější silně převažují zelené řasy, které mají širší ekologickou valenci vůči pH (HOFFMANN 1989). Vliv druhu dřeviny na společenstva epifytických sinic a řas nebyl dosud prokázán (HOFFMANN 1989; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2008).

2.3 Cíle práce a hypotézy

Obecnějším cílem této diplomové práce je přispět ke znalostem o diverzitě a struktuře společenstev kortikolních sinic a řas v temperátní oblasti. Dále pak tyto nové poznatky zasadit do kontextu recentních znalostí o ekologických aspektech života aerofytických sinic a řas. Diplomová práce je rozčleněna na dva na sebe navazující podcelky, studium struktury společenstva kortikolních sinic a řas v mikroměřítku (v rámci jedné dřeviny) a mesoměřítku (v rámci lesa o ploše cca 3 ha).

2.3.1 Mikroměřítko

Cílem této části diplomové práce je zjistit, jakým způsobem jsou kortikolní sinice a řasy rozmístěny v rámci jednoho stromu. Je zde struktura jejich společenstva v prostoru a čase spíše homogenní či heterogenní? Dále pak, jaké faktory (a jejich kombinace) mohou být za sledovaný *pattern* rozložení druhů a jejich abundancí zodpovědné. A analyzovat tak vliv výšky odběru, hrubosti borky a času jednotlivých sběrů na druhové bohatství a druhové složení společenstva.

Nalezneme v nižších partiích kmene (do 1 m výšky) více druhů, jako je tomu u společenstev epifytických mechů a lišejníků (BILLINGS & DREW 1938)? Nalezneme ve spárách, kde se déle udrží vlhkost, více druhů kortikolních sinic a řas než na hladkém povrchu, kde jsou sinice a řasy více vystaveny vysychání (BARKMAN 1958, HOFFMANN 1989)? Budou se lišit počty nalezených druhů a druhové složení společenstva v závislosti na čase sběru (na jaře vs. na podzim)? Budou sledovaný *pattern* struktury společenstva sdílet oba dva studované stromy?

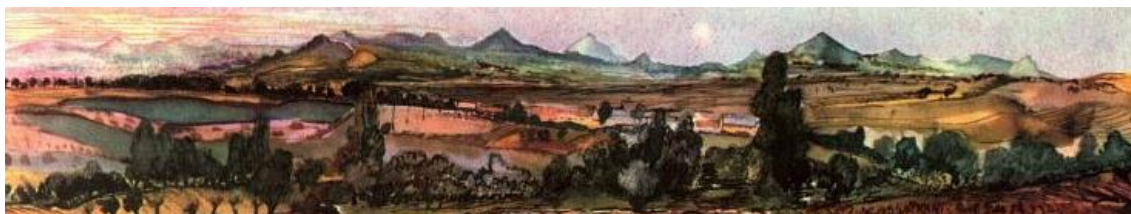
2.3.2 Mesoměřítko

Cílem této části je (s přihlédnutím k výsledkům části předchozí) pomocí klasických ekologických nástrojů popsat diverzitu a strukturu společenstva kortikolních sinic a řas na větším měřítku, v lese, zahrnujícím více hostitelských dřevin. Analyzovat míru vlivu hostitelské dřeviny, měřených hodnot pH borky těchto dřevin a vliv časových faktorů na druhové bohatství a druhové složení společenstva.

Existuje vztah mezi hodnotou pH borky stromu a počtem zde nalezených druhů? Liší se jednotlivé dřeviny co do počtu nalezených morfotypů? Jakou proporci z nich sdílí? Jaká je v těchto společenstvech proporce hojných a vzácných druhů? Je společenstvo na tomto měřítku strukturováno v čase? Reaguje složení společenstva kortikolních sinic a řas spíše na druh hostitelské dřeviny, či pH?

3 MATERIÁL A METODY

3.1 Charakteristika studované oblasti



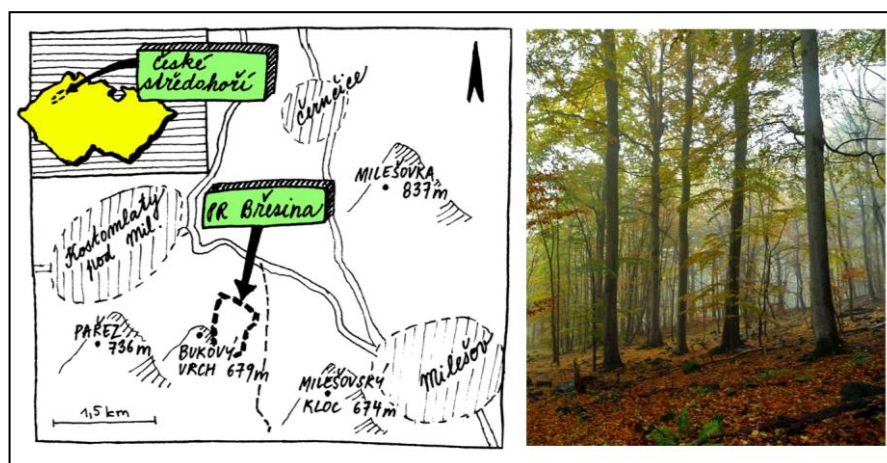
Emil Filla (1952) Nad Vojničkami, lavírovaná barevná tuš.

Sběry přírodního materiálu probíhaly v letech 2010 a 2011 v přírodní rezervaci Březina, která leží v CHKO České středohoří (1063,17 km², vyhlášena r. 1976). České středohoří se nachází v západní části severních Čech a svou nynější typickou podobu získalo ve třetihorách vulkanickou činností. Březina je součástí Milešovského středohoří, rozkládajícího se na levém břehu řeky Labe.

Milešovské středohoří je charakterizováno jako geomorfologický podcelek (DEMEK et al. 1987), respektive tato oblast tvoří z hlediska územních systémů ekologické stability ÚSES *Milešovský bioregion* v rámci hercynské podprovincie (CULEK et al. 1996). Milešovské středohoří se rozkládá na ploše 533 km², střední výšku má 331,7 m n. m. a střední sklon 6° 44'. Geologická stavba této oblasti je mimořádně složitá, je tvořena křídovými horninami s místy tektonicky vynořenými ostrůvky kyselých hornin krystalinika, na mnohých místech jsou tyto horniny proraženy a překryty terciárními neovulkanity, ty dnes nápadně vynikají v terénu jako rozsáhlé kupy erupčního materiálu. Nacházíme zde také četné tvary kryogenního zvětrávání, odnosy vulkanitů a recentní sesuvy (CULEK et al. 1996; DEMEK et al. 1987).

Celé území Milešovského středohoří leží ve srážkovém stínu, významný český geobotanik Karel DOMIN (1904) v kapitole „Poměry deštopisné a tepelné“ poukazuje na to, jak dobře zde vegetační formace společenstev cévnatých rostlin odrážejí průběh isotherm a isohyet. Nejvyšší bod Milešovka (837 m) má v 830 m jen 564 mm srážek. Průměrné roční teploty se v nižších polohách pohybují okolo 8 °C. Celá oblast tak vzhledem k členitému reliéfu tvoří bohatou klimatickou mozaiku (CULEK et al. 1996),

což se samozřejmě promítá i do diverzity vegetace, např. rozložení lesů (DOMIN 1904; KLIKA 1951). QUITT (1971) zařadil okrajové části regionu do teplé oblasti T2, střední oblasti do mírně teplé MT11 a vrcholky nad 700 m do chladné oblasti CH7, což ale CULEK et al. (1996) považuje za sporné. Z hlediska fytogeografického je tato oblast součástí mezofytika (SKALICKÝ 1988).



Obr. 3.1 PR Březina.

Přírodní rezervace Březina (11,9 ha, vyhlášena r. 1969, geografické souřadnice: $50^{\circ} 32' 53''$ N; $13^{\circ} 54' 9''$ E) leží na severovýchodním svahu pod náhorní plání Březina v nadmořské výšce cca 570 – 620 m. Nachází se zde v Českém středohoří ojedinělé rašeliniště (zřejmě vzniklé sesuvem) a zbytky staré bučiny. Na svahu suťového charakteru s bylinným podrostem se nachází vzrostlý lesní porost s převahou buků s příměsí dalších dřevin (viz dále), proto byla tato lokalita vybrána jako vhodná pro účely studia vztahu hostitelské dřeviny a složení společenstva kortikolních sinic a řas. Území Březiny spadá do klimatické oblasti MT11, kterou QUITT (1971) charakterizuje takto: „dlouhé léto, teplé a suché, přechodné období krátké s mírně teplým jarem a mírně teplým podzimem, zima je krátká, mírně teplá a velmi suchá, s krátkým trváním sněhové pokrývky“. Nicméně, místní podmínky, například severovýchodní expozice svahu a přítomnost vodní plochy, mohou zapříčinit odchylky od této kategorizace co do vlhkosti.

3.2 Metodika odběrů

Diplomová práce obsahuje dvě navazující studie s vlastní metodikou odběru vzorků v terénu.

3.2.1 Mikroměřítka

K odběru vzorků ke studiu menší prostorové škály byli vybráni dva vitální, vedle sebe (ve vzdálenosti cca 4 m) stojící jedinci buku lesního (*Fagus sylvatica*). Stromy byly označeny B1 a B2. Oba stromy měly ve výšce 150 cm průměr kmene přibližně 1 m, měly rovný růst kmene a stály v zapojeném porostu suťového svahu. Byly provedeny dva odběry, jeden v říjnu 2010 a druhý v březnu 2011. Při obou odběrech bylo z každého stromu odebráno pomocí sterilního nože 6 kousků borky, vždy o ploše 1 cm². Místa na povrchu stromu k odebrání vzorku byla vybírána náhodně, avšak s přihlédnutím k rovnoměrnému pokrytí předem vybraných proměnných, což bylo nutné pro následné statistické analýzy. Jednalo se především o výšku daného místa nad povrchem země (v rozmezí 10 cm až 210 cm), dále bylo zaznamenáno, zda je dané místo na spáře či na hladkém povrchu, což souvisí především s udržováním vlhkosti v mikrohabitatu. Také byla zaznamenána orientace místa vůči světovým stranám. Jednotlivá místa byla také vybírána tak, aby na nich nerostla viditelná stélka lišejníku či mechu. Kousky kůry byly samostatně baleny do papíru a odvezeny do laboratoře. Celkem bylo zpracováno 24 vzorků.

3.2.2 Mesoměřítko

Studium struktury společenstev kortikolních řas na větším měřítku probíhalo v prostoru Březiny na ploše lesa o rozloze cca 3 ha. Celkem byly pro tuto studii zpracovány vzorky z 32 stromů. Terénní odběry proběhly v létě 2010 a během jara a léta 2011, celkem byly 4. Pro tuto studii bylo vybráno 5 taxonů dřevin, byly vybírány s pomocí literatury (např. WOLSELEY 2005) tak, aby pokrývaly co možná nejširší gradient pH povrchu borky. Jako zásaditější byli vybráni jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a javor (*Acer* sp., jednalo se o druhy *A. platanoides* a *A. pseudoplatanus*,

vzorky z nich však nebyly odebrány rovnoměrně, proto byly pro další analýzy sloučeny na rodovou úroveň), dále opadavé dřeviny s kyselější borkou – buk lesní (*Fagus sylvatica*) a olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), dále jeden jehličnan, také s kyselou borkou – smrk ztepilý (*Picea abies*).

Borka byla z jednotlivých stromů odebírána se snahou minimalizovat vlivy těch faktorů, potenciálně působících na společenstva kortikolních řas, které nebyly předmětem studie. Všechny stromy tedy musely mít rovný růst kmene (nerozdvojený apod.), vitální vzhled a průměr kmene ve výšce 150 cm minimálně 20 cm. Rostly v zapojeném porostu. Kousky borky byly odebírány vždy ve výšce očí (cca 160 cm) náhodně okolo celého kmene a celkový povrch odebrané borky měl přibližně stejnou plochu. Navíc byly odebrány dva další kousky borky k měření pH v laboratoři.

3.3 Měření parametrů

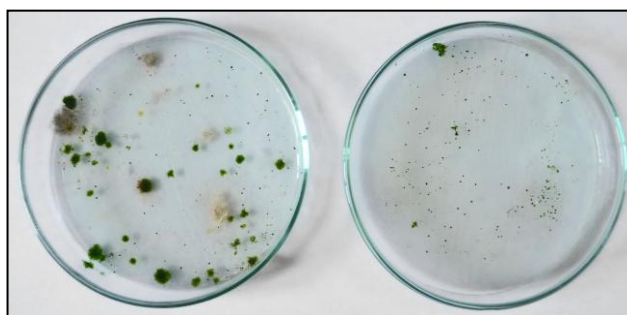
Metodika měření pH borky, tradičně používaná při studiu epifytických lišejníků a mechů, prošla v posledních dvaceti letech významným rozvojem. Dříve byl pro zjištění hodnot pH borky používán především vodní extrakt z rozdrčených štěpin borky (HOBOHM 1998; REISNER & OTS 2002). Tato metoda měla ale značnou nevýhodu v tom, že výsledná hodnota pH neodpovídala toliko pouze povrchu, ale i vnitřním částem borky. S technologickým rozvojem měřicí techniky se prosadila metoda nová, která je dnes, s menšími obměnami, široce využívána (LARSEN et al. 2007; MARMOR & RANDLANE 2007; SPIER et al. 2010 a další). Jedná se o měření pH povrchu borky pomocí elektrody s plochou membránou (FARMER et al. 1990; HOBOHM 1998; SCHMIDT et al. 2001). Pro účely této diplomové práce byla použita metodika užitá např. ve studiích MARMOR & RANDLANE (2007) a RAMBO (2010).

Pro měření pH povrchu borky byly z každého studovaného stromu odebrány 2 kousky borky ve výšce očí (160 cm), v laboratoři bylo určeno pH jejich borky pomocí WTW pH 330/SET1 s elektrodou s plochou membránou SenTix Sur. Kousky borky byly pokropeny 0,5 ml 0,1M KCl jednu minutu před začátkem měření (FARMER et al. 1990, SCHMIDT et al. 2001). Výsledná hodnota pH borky stromu, používaná v dalších analýzách, je aritmetickým průměrem takto naměřených hodnot.

3.4 Zpracování vzorků

3.4.1 Kultivace

Pro detailnější pohled na diverzitu aerofytických sinic a řas je nutná jejich kultivace na Petriho miskách s agarovým médiem (NAKANO et al. 1991; NEUSTUPA & ŠKALOUD 2010; ŠKALOUD 2009), přímé pozorování bez kultivace totiž neumožňuje zachytit tolik morfortypů a hodí se spíše k ekologickým či biomonitoringovým studiím založených na analýzách velkého počtu vzorků (např. HEDENÅS et al. 2007). Z borky byl v laboratoři sterilní jehlou jemně seškrábán řasový nárost, v Eppendorfově zkumavce byl se skleněnými balotinami rozmíchán s tekutým médiem BBM (BISCHOFF & BOLD 1963) a následně byla tato suspenze nanášena na dvě Petriho misky s 1N BBM agarovým médiem obohaceným půdním dekoktem.



Obr. 3.2 Petriho misky s narostlými mikrokoloniemi kortikolních sinic a řas. Miska vlevo se vzorkem z buku, miska vpravo ze smrku

3.4.2 Světelná mikroskopie a kvantifikace

Po 3-5 týdnech kultivace (v laboratoři při teplotě ~ 22 °C a za denního osvětlení) byly misky zpracovány. Jednotlivé mikrokolonie byly po vypíchnutí sterilní jehlou prohlíženy pod světelným mikroskopem (Olympus CX 31, resp. Olympus BX 51, který je vybaven digitálním fotoaparátem CAMEDIA C-5060 zoom), přičemž byla také provedena mikrofotografická dokumentace nalezených taxonů sinic a řas. Jednotlivé kmeny byly co nejpodrobněji určovány pomocí relevantních determinačních příruček, taxonomických monografií a publikací (DARIENKO et al. 2010;

ETTL & GÄRTNER 1995; KRIENITZ et al. 2011; MIKHAILYUK et al. 2008; RINDI et al. 2011). V některých případech byla možná identifikace až do úrovně druhu, jindy byl vzhledem k obtížné determinaci a malé prozkoumanosti daného taxonu ustaven „morfortyp“, používaný jako OTU – operační taxonomická jednotka.

Na dané misce bylo (po prohlédnutí cca sta kolonií) také určeno procentuální zastoupení mikrokolonií daného morfortypu, po vytvoření aritmetického průměru s hodnotou z druhé misky daného vzorku byla vytvořena semikvantitativní škála (0 – absence; 1 – do 10 %; 2 – 10 až 40 %; 3 – nad 40 %) pro další analýzy. Pokud bylo na zkoumané misce velmi málo kolonií (do 10), byla všem nalezeným morfortypům přiřazena hodnota 1, aby nedošlo ke zkreslení výsledků kvůli nízkým abundancím.

3.5 Metody analýzy dat

Statistické analýzy a vizualizace struktury společenstva kortikolních řas byly prováděny v programech PAST (HAMMER et al. 2001) a R-project (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011) a jeho příslušných balíčcích (vegan). Vybrané metody, používané k zásadním analýzám dat v této práci, jsou popsány níže. Další jsou zmíněny v kapitole 4.

3.5.1 Popisné statistiky

Základní popisné statistiky (aritmetický průměr, medián, zobrazení pomocí krabicových diagramů) vybraných proměnných byly spočítány a vizualizovány v programu PAST (HAMMER et al. 2001). Směrodatná odchylka σ (*standard deviation*) vyjadřuje míru variability, je kvadratickým průměrem odchylek znaku od jejich aritmetického průměru. Čím menší je, tím jsou si hodnoty v souboru podobnější.

3.5.2 Regresní modely

Regresní metody slouží ke zkoumání vztahu dvou spojených proměnných za předpokladu, že jedna z nich je závislá (vysvětlovaná) a druhá nezávislá (vysvětlující),

na rozdíl od metod korelačních, kde tento jejich vzájemný vztah nepředpokládáme. Regresní modely umožňují sestavit křivku (v případě lineární regrese přímku), která vzájemný vztah dvou proměnných popisuje (ZVÁRA 2006). Při analýze vztahu pomocí lineárně-regresních modelů byl zjištěn také korelační koeficient (a tudíž i koeficient determinace) tohoto vztahu a pomocí permutačních testů i dosažená hladina signifikance zkoumaného vztahu. Regresní přímka byla sestavena pomocí metody nejmenších čtverců. Tyto analýzy byly provedeny v programech PAST (HAMMER et al. 2001) a R-project (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011).

3.5.3 Mnohorozměrné metody

3.5.3.1 NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*)

K první explorativní analýze matice dat morfotypů kortikolních řas a sinic nalezených na jednotlivých stromech by použita metoda NMDS. Ta patří mezi rozšířené neparametrické ordinační metody (LUDWIG & REYNOLDS 1988), umožňuje analýzu dat, ve kterých lze předpokládat silně nelineární jevy (například v odpovědi na environmentální gradienty), pomocí (*rank-order*) seřazení (LUDWIG & REYNOLDS 1988). Analýzy byly provedeny v programu PAST (HAMMER et al. 2001). Prvním krokem analýzy je (automatický) výpočet zvoleného indexu similarity či distance druhového složení dvojic vzorků ve vložené matici. K analýze dat semikvantitativních byl zvolen Manhattanovský distanční index. K analýze dat binárních Jaccardův podobnostní index (LUDWIG & REYNOLDS 1988; HAMMER & HARPER 2006). S těmito indexy analýza dále počítá. Následuje uspořádání bodů (reprezentujících jednotlivé vzorky) podle zvoleného počtu os (byly zvoleny dvě osy) a pomocí Euklidovských vzdáleností isotonickou regresí tak, aby jejich vzdálenosti odrážely jejich podobnosti.

Vizuální výstup – NMDS ordinační diagram, převádějící mnohorozměrná data do dvourozměrného prostoru, sloužil k prvnímu náhledu do struktury datového souboru. Dle rozmístění jednotlivých bodů se dá v tomto případě usuzovat na podobnost druhového složení jednotlivých vzorků.

3.5.3.2 Permutační MANOVA

Permutační MANOVA (s názvem programovací funkce `adonis`) je součástí statistického balíku `vegan`, R-project (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011; OKSANEN et al. 2011). Jedná se o neparametrickou formu mnohorozměrné analýzy variance (je analogická k parametrické metodě MANOVA). Tato analýza umožňuje tzv. rozklad variability dat. Do analýz (oddíly 4.1.2.1 a 4.2.7.2) vstupovaly dva datové soubory, jeden s maticí druhového složení a druhý zahrnující proměnné. Transformace dat nebyla nutná.

Tato analýza umožňuje určit, jaký podíl ve variabilitě dat (v tomto případě druhového složení společenstva) je vysvětlen zjišťovanou proměnnou (například pH či druhem dřeviny), a pomocí permutačních testů také to, zda je tento vliv statisticky významný (signifikantní). Navíc, vhodným formulováním příkazu, můžeme též získat informaci o podílu celkové variability vysvětlené společným vlivem proměnných. Umožňuje také získat informace o čistém vlivu jedné proměnné (vliv druhu stromu po očištění vlivu pH). Tato analýza využívá podobnostní a distanční indexy, Manhattanovský distanční index pro semikvantitativní data (GOTTELI & ELLISON 2004; HAMMER & HARPER 2006) a Jaccardův index similarity pro data binární (HAMMER & HARPER 2006; MAGURRAN 2004).

Ve vyvolávacím příkazu funkce byla použita znaménka „+“ mezi proměnnými, ta určují to, že výsledné hodnoty společného vlivu budou značit korelovaný společný vliv proměnných. Znaménko „*“ by analyzovalo vliv interakcí dvou proměnných. Z výstupu této analýzy lze vyvodit koeficient determinace R^2 značící podíly vysvětlené variability.

4 VÝSLEDKY

Během prvotních úvah o tom, jakým způsobem nejlépe studovat strukturu společenstva kortikolních řas a sinic na borce stromů různých druhů v mesoměřítku (les o rozloze cca 3 ha), o které pojednává kapitola 4.2, vyvstala otázka, jak vypadá struktura společenstva v rámci jednoho stromu (tzv. mikroměřítko, kapitola 4.1). Zda jsou autotrofní nárosty (a jednotlivé morfotypy) na stromě rozmístěny homogenně, či jsou strukturovány. Pokud ano, tak jaké faktory mohou být zodpovědné za sledovanou strukturu. Tyto znalosti o rozložení kortikolních řas v mikroměřítku jsou dobrým vkladem pro lepší interpretaci jevů sledovaných na měřítku větším.

4.1 Mikroměřítko

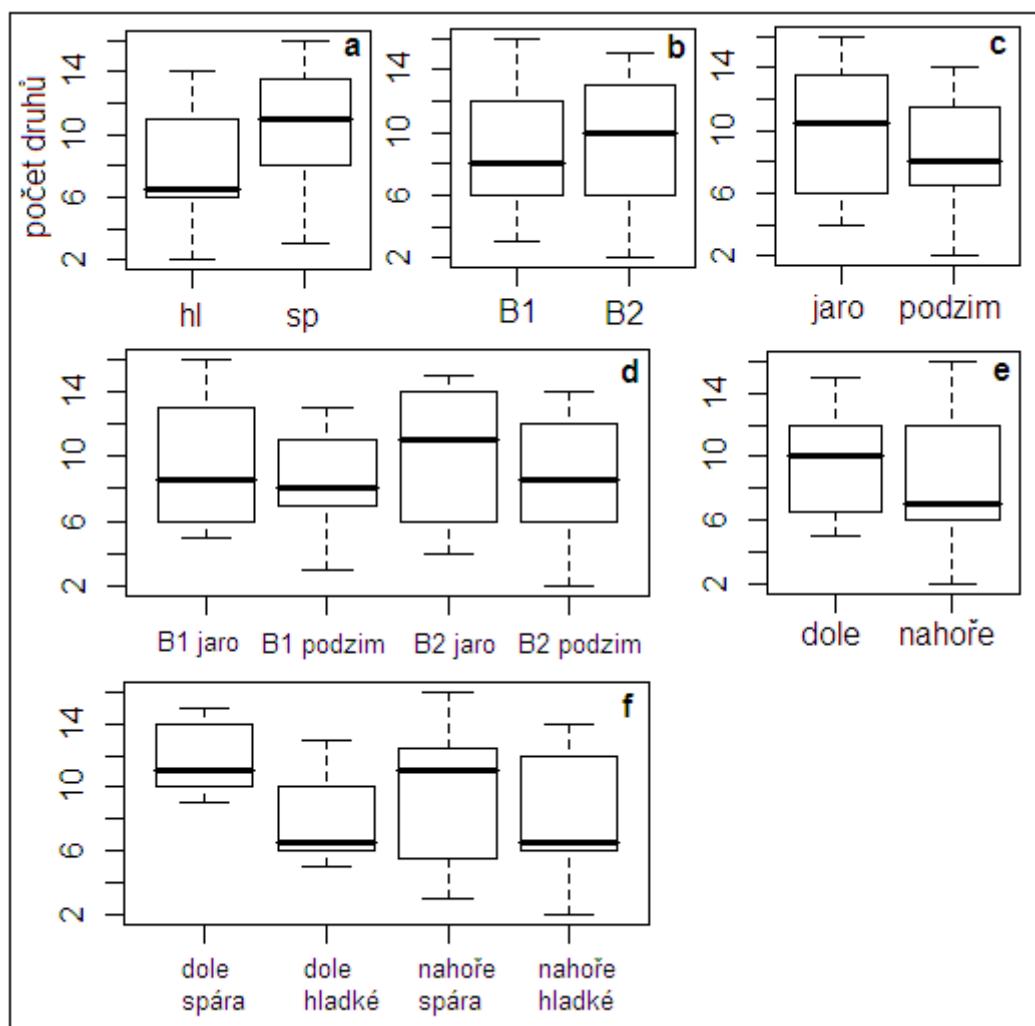
4.1.1 Druhové bohatství

Počet druhů (*species richness*), čili druhové bohatství je jednoduchou, avšak zásadní charakteristikou každého společenstva. Analýza této proměnné je tak obvykle prvním krokem při popisu ekologických systémů a díky ní získáme primární vhled do dané problematiky. Zjišťování počtu druhů s sebou nicméně nese i problémy a jejich důsledky mohou zkreslit náš pohled na dané společenstvo. Interpretace počtu druhů tak může být poměrně obtížná. Jen samo vymezení druhu je často sporné, zvláště u málo prozkoumaných taxonů, mezi něž se aerofytické řasy rozhodně řadí. Je také nutno mít na paměti problémy s nedostatečným vzorkováním (*sampling*), které má na počet nalezených druhů velký vliv, zvláště pokud jsou jednotlivé druhy ve společenstvu zastoupeny silně nerovnoměrnými početnostmi.

Celkově bylo při studiu struktury společenstev kortikolních řas v mikroměřítku nalezeno na dvou jedincích buku lesního (*Fagus sylvatica*) 31 taxonů řas (žádná sinice), viz Příloha č. 1. Sběry byly provedeny na podzim 2010 a na jaře 2011, časově předcházely studiu mesoměřítku. Ke zjištění homogenity rozložení nárostů na stromě byly odebírány kousky borky o ploše 1 cm². Celkem bylo zpracováno 24 vzorků, 12

z každého stromu, 6 na strom a sezonu. Průměrně bylo ve vzorku (tedy na ploše 1 cm²) nalezeno 9,1 morfotypů (medián = 9,5; směrodatná odchylka $\sigma = 4,0034$).

Signifikance rozdílů v počtu nalezených druhů (*species richness*) v závislosti na studovaných faktorech byla testována neparametrickým Mann-Whitneyho testem srovnávajícím mediány ve dvou skupinách, a to ve vztahu k zaznamenaným proměnným.



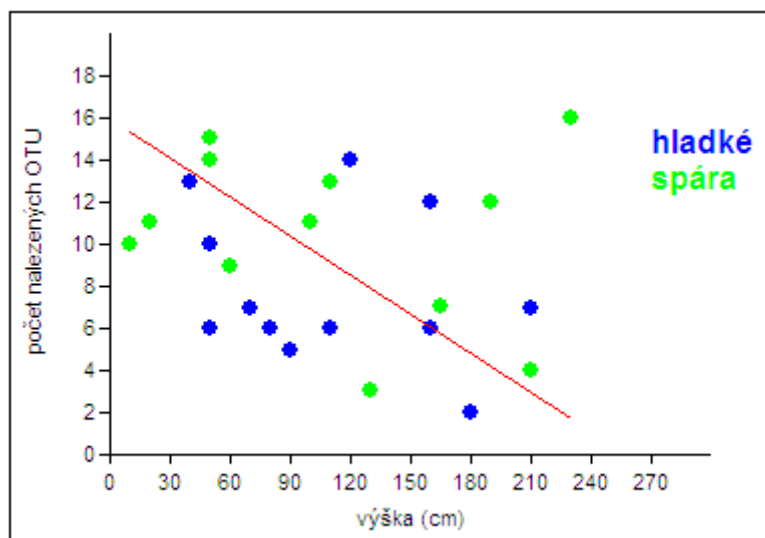
Obr. 4.1 Krabicové diagramy znázorňující počet druhů (OTU) nalezených na 1 cm² velkých kouscích borky buku ve vztahu k vybraným kategoriálním proměnným. Typ povrchu: hl – hladké, sp – spára; strom: B1 – buk 1, B2 – buk 2.

Byly to kategorie: čas, tedy jarní a podzimní odběr, dále vliv stromu, zda se lišily buk 1 a buk 2 (B1 a B2) v počtu druhů. Podobně i hladký povrch borky vs. spára. Výsledky těchto testů byly neprůkazné, dá se však předpokládat, že to může být způsobeno malým počtem vzorků, protože na krabicových diagramech znázorňujících počet druhů ve vztahu ke zmiňovaným proměnným bylo lze jisté trendy vysledovat (Obr. 4.1, a-c). Zvýšení počtu vzorků by tak mohlo vést k zamítnutí nulové hypotézy neexistence rozdílu v alfa-diverzitě mezi jednotlivými skupinami. Nápadný je například vyšší počet druhů na kouscích borky pocházejících ze spáry (Obr. 4.1, a). Ve spárách borky stromů se zřejmě díky delšímu udržení vlhkosti nachází vhodnější mikrobiotop pro růst řas, zjevné jsou na nich vysoké abundance kortikolních řas, často tvořících i makroskopicky viditelné nárosty. Je tedy možné, že by tyto příznivější podmínky mohly mít vliv i na alfa-diverzitu.

Zajímavý je také pohled na vliv výšky místa odběru na kmenech na počet nalezených druhů. Byly vytvořeny dvě kategorie – nahoře (nad 100 cm výšky od země) a dole (pod 100 cm). Hranice byla odvozena z bryologické literatury (BILLINGS & DREW 1938). Zde se totiž prokazuje, že pro složení společenstev mechů je tato výška značně určující, patrně kvůli míře působení přizemní vlhkosti a výkyvům teplot. Ve vyšších partiích kmenů buků bylo opravdu nacházeno méně morfotypů řas (Obr. 4.1, e), i když tento vztah také není statisticky průkazný.

Při zhodnocení společného vlivu kategorií výšky a typu povrchu (Obr. 4.1, f), z krabicových diagramů a v nich znázorněných mediánů vyplývá, že dominantní vliv na rozložení počtu druhů má typ povrchu, méně již kategorie výšky na stromě. Skupiny vzorků ze spáry i z hladkého povrchu rozdělené dle výšky mají dokonce stejný medián (spára – 11 nalezených druhů; hladký povrch – 6,5 nalezených druhů). Při testování těchto skupin byl pouze rozdíl skupin vzorků dole, spára x dole, hladký povrch na hranici signifikance (Mann-Whitneyho test, $p = 0,061$).

Závislost počtu nalezených druhů na výšce (jako spojité proměnné) byla zkoumána pomocí regresních modelů (lineárních a kvadratických), na datech z obou stromů i z každého zvlášť. I když křivky naznačovaly mírný pokles počtu nalezených OTU s rostoucí výškou, p-hodnoty byly nesignifikantní (Obr. 4.2, $r = -0,19$).

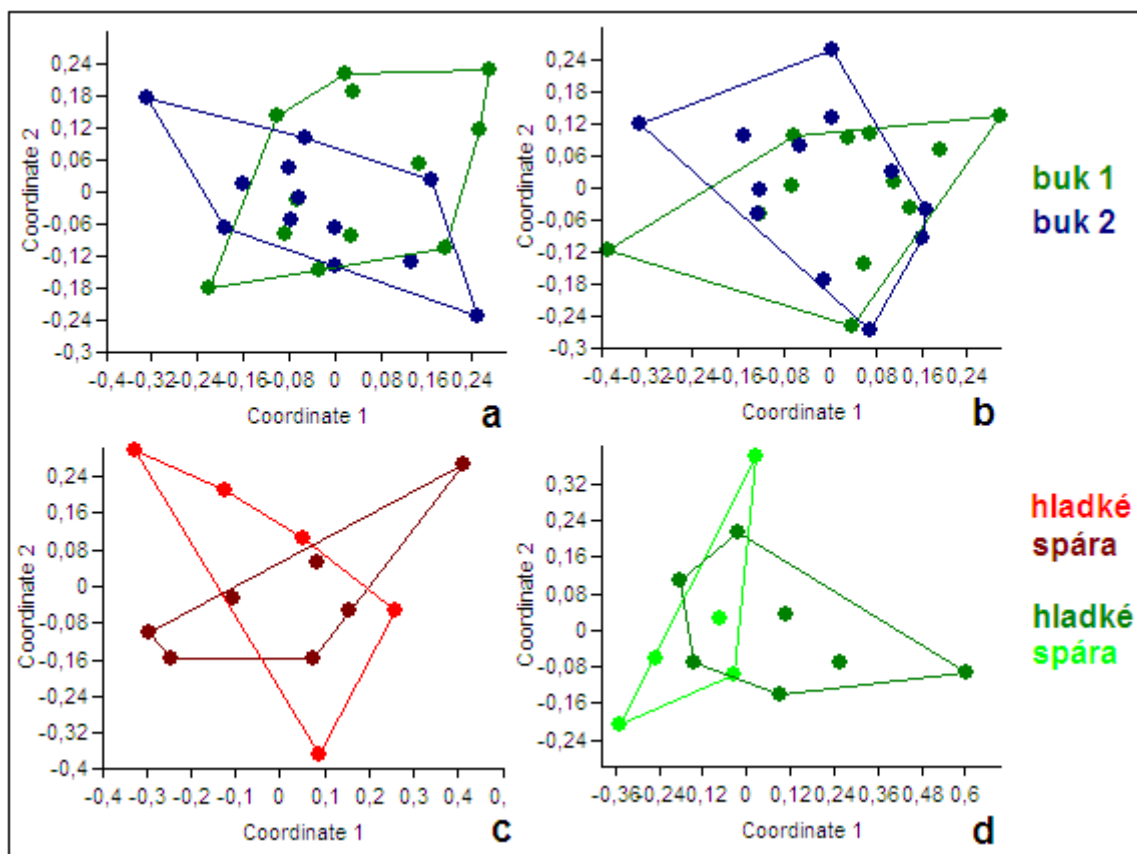


Obr. 4.2 Závislost mezi výškou odběru a počtem nalezených OTU.

Z doposud získaných dat tedy nelze jednoznačně potvrdit tento fenomén. Obdobně tomu bylo i u zkoumání závislosti počtu nalezených OTU na výšce v rámci skupin rozdělených dle typu povrchu. Co se týče vztahu počtu nalezených druhů a orientace místa sběru vůči světovým stranám, krabicové diagramy žádný výraznější trend neodhalily.

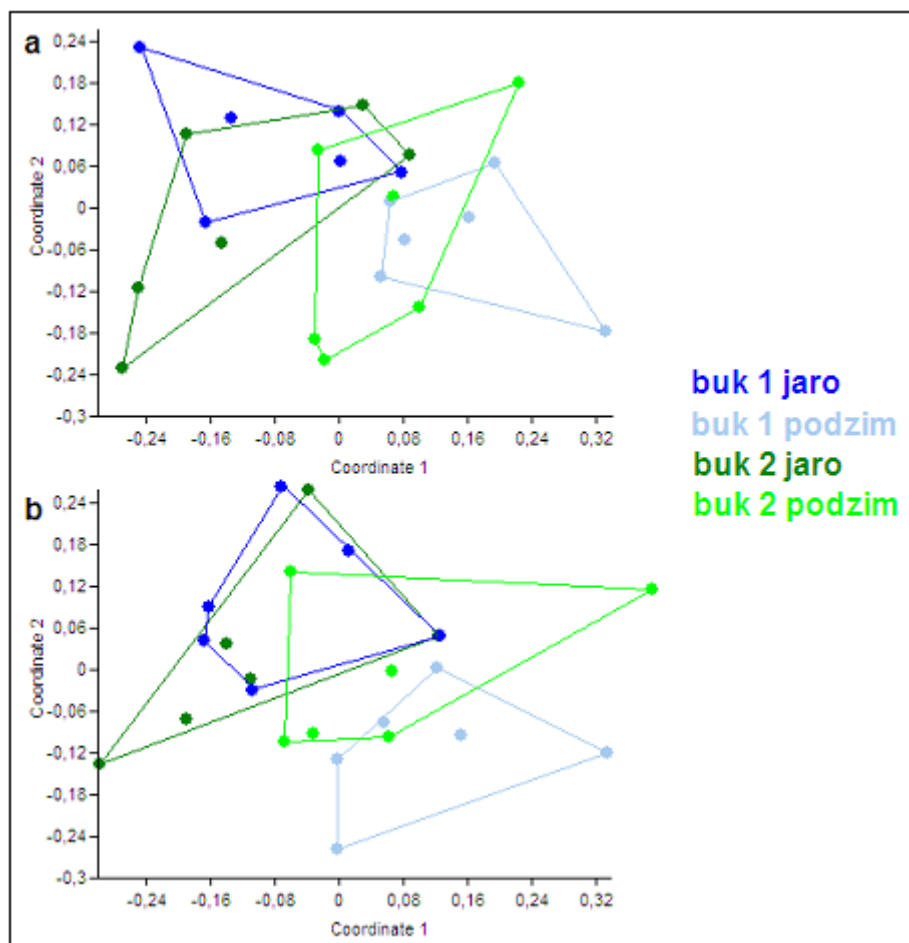
4.1.2 Druhové složení společenstva kortikolních řas v mikroměřítku

K první explorativní analýze a vizualizaci struktury mnohorozměrných dat o výskytu morfotypů kortikolních řas ve 24 vzorcích borky byla použita metoda NMDS. Analýzy byly zaměřeny na faktory strom, typ povrchu (Obr. 4.3) a čas odběru (Obr. 4.4). Druhové složení autotrofních nárostů na dvou bucích se do značné míry překrývá (sdílí spolu 21 OTU z celkového počtu 31 nalezených), tento překryv však rozhodně není absolutní (Obr. 4.3, a – b). Vliv typu povrchu (hladký vs. spára) je podobný, ve spáře i na hladkém povrchu nacházíme podobné druhové složení, jednotlivé skupiny se však v mnohorozměrném prostoru překrývají pouze částečně (Obr. 4.3, c – d).



Obr. 4.3 NMDS ordinační diagramy druhového složení nárostů kortikolních řas v mikroměřítku. a – oddělené skupiny buk 1, buk 2, analýza semikvantitativních dat, použit index Manhattan, Kruskal's stress = 0,2588; b – oddělené skupiny buk 1, buk 2, analýza binárních dat, index Jaccard, Kruskal's stress = 0,2283; c – data z buku 1, oddělené skupiny dle povrchu, analýza binárních dat, index Jaccard, Kruskal's stress = 0,243; d – data z buku 2, oddělené skupiny dle povrchu, analýza binárních dat, index Jaccard, Kruskal's stress = 0,1539.

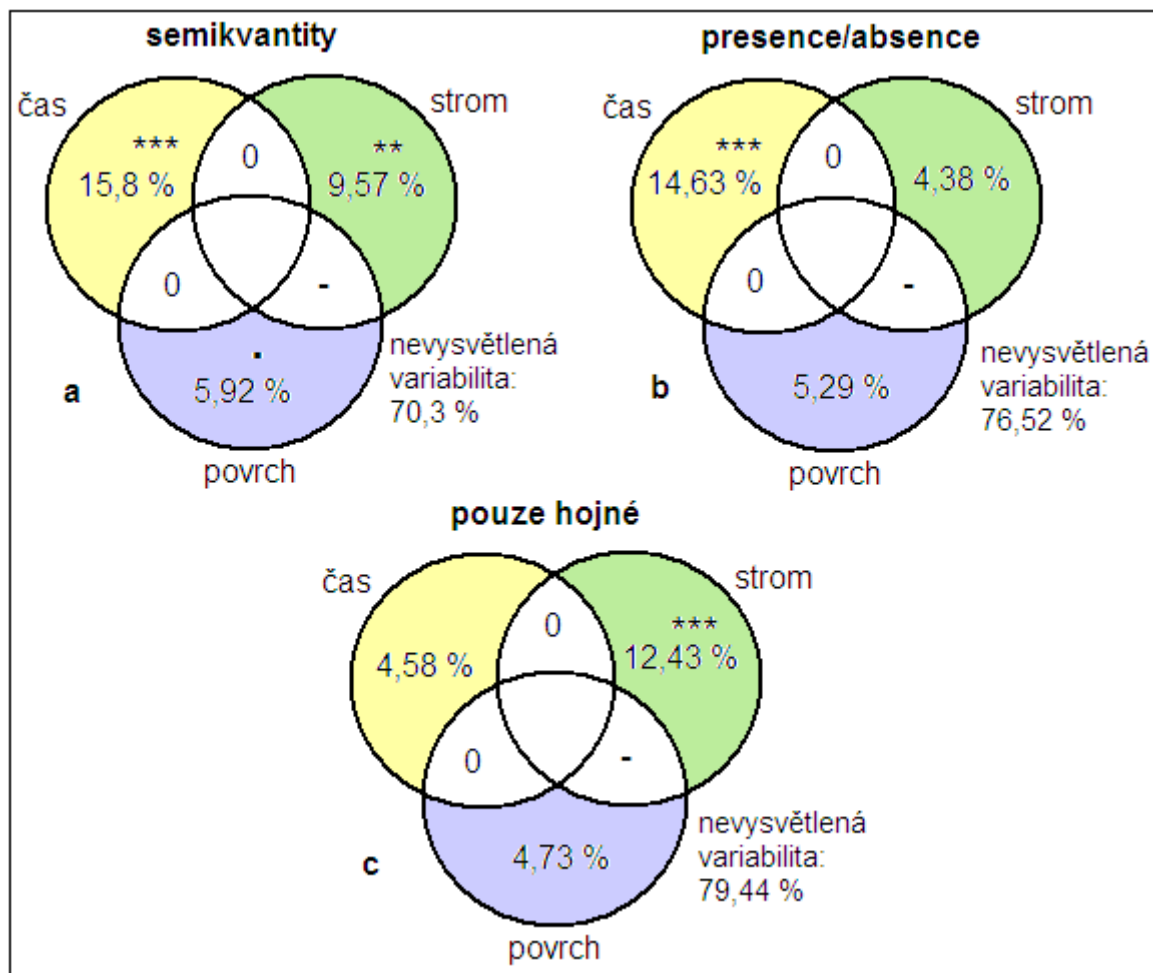
Zajímavým a částečně překvapujícím zjištěním byl z diagramů lehce rozpoznatelný vliv času (tedy sezony odběru) na druhové složení (Obr. 4.4). Zdá se tedy, že to, jaké řasy na studovaných stromech (stejněho druhu, blízko stojících) nalezneme, závisí ve značné míře na čase odběru, druhové složení na obou stromech v čase reagovalo podobně. To by napovídalo tomu, že společenstvo kortikolních řas má u obou hostitelských stromů jakousi společnou dynamiku v čase.



Obr. 4.4 NMDS ordinační diagramy zobrazující rozložení vzorků rozdělených dle faktorů strom a sezona. a – data semikvantitativní, index Manhattan, Kruskal's stress = 0,2585; b – data binární, index Jaccard, Kruskal's stress = 0,2281.

4.1.2.1 Rozklad variability dat o druhovém složení společenstva

K analýze matice výskytu jednotlivých morfotypů (Příloha č. 1) ve vztahu k dalším proměnným (buk 1 x 2, typ povrchu, čas sběru) byla použita permutační MANOVA implementovaná funkcí `adonis` (package `vegan`, R-project (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011, OKSANEN et al. 2011)). Jedná se o neparametrickou formu mnohorozměrné analýzy variance (blíže je popsána v oddílu 3.5.3.2). Byl zkoumán čistý vliv proměnných a korelovaný společný vliv proměnných na druhové složení společenstev kortikolních řas v mikroměřítku (Obr. 4.5).



Obr. 4.5 Zobrazena jsou procenta variability vysvětlené danými proměnnými a jejich korelovaným společným vlivem, hvězdičky značí hladiny signifikance. • $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.
a – semikvant. data, Manhattanovský distanční index; b – binární data, použit Jaccardův index similarity;
c – analýza hojných výskytů, Jaccardův index similarity.

Byly provedeny tři analýzy. První s použitím semikvantitativních dat, druhá analyzovala matici s binárními daty – presence/absence. Třetí byla provedena na matici dat (0/1) upravené tak, že obsahovala pouze hojné výskyty. Z matice byly odstraněny údaje o nálezech málo abundantních a byly zahrnuty pouze nálezy, které byly ve vzorku zastoupeny více než 10 % (hodnoty 2 a 3 na semikvantitativní škále).

Typ povrchu (hladký a spára) neměl prokazatelný vliv na druhové složení kortikolních řas, u semikvantitativních dat byl však jeho vliv na hranici signifikance (téměř 6 % vysvětlené variability; $p = 0,087$). Z toho se dá usuzovat, že typ povrchu sice nijak dramaticky neovlivňuje rozložení jednotlivých druhů řas na stromě, avšak

může ovlivňovat jejich abundance, což potvrzuje intuitivní očekávání, že ve vlhčích mikrobiotopech v jinak poměrně extrémním prostředí povrchu borky budou mít řasy vyšší rychlost růstu. U analýzy dat zahrnujících informaci o abundancích řas byl dále prokázán signifikantní vliv stromu (téměř 10 %). S tím koresponduje i jeho průkaznost při analýze hojných nálezů, zdá se tedy, že vliv stromu (samozřejmě v rámci jedné dřeviny a na daném měřítku) spočívá více v rozdílnostech abundancí jednotlivých OTU řas než jen v jejich čisté presenci a absenci.

Nejvyšší podíly variability v druhovém složení v analýzách neredukované matice však vysvětloval faktor data odběru (cca 15 %). Podobně jako u NMDS ordinačních diagramů se tedy čas zdá být podstatným faktorem v dynamice společenstev kortikolních řas na tomto měřítku. Při zpracovávání těchto vzorků jsem si povšimla nápadného rozdílu v abundanci lehce morfologicky rozpoznatelné řasy *Dictyochloropsis irregularis* mezi podzimem a jarem. Zatímco na podzim byla velmi hojná ve většině vzorků, na jaře sice byla také přítomná, ale méně a v nižších abundancích. Její vliv potvrdila i analýza SIMPER (*Similarity Percentage*), provedená v programu PAST (HAMMER et al. 2001). Tato analýza dokázala určit, jakou měrou se na sledovaném podílu variability vysvětlené daným faktorem (časem) podílely jednotlivé morfotypy. Při analýze semikvantitativních dat (po korekci málo abundantních misek) se opravdu jako nejvyšší projevil vliv kokální zelené řasy *Dictyochloropsis irregularis* (10 %), dále také řas *Chloroidium* cf. *saccharophilum* (9 %) a *Coccomyxa* sp. 1. (8 %).

Z tohoto rozkladu variability vyplývá, že větší vliv na druhové složení společenstva kortikolních řas v tomto měřítku mají faktory časové, zatímco faktory prostorové jsou důležité méně. Nedá se ovšem vyloučit to, že sledovaný *pattern* může být částečně podmíněn i sběrem a zpracováním vzorků, nemluvě o celkově poměrně nízkém počtu vzorků, zapříčiněném metodickou náročností jejich zpracování.

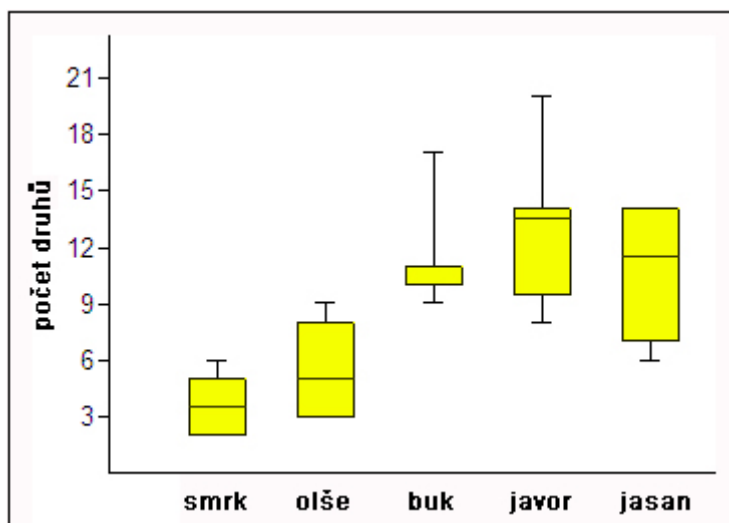
4.2 Mesoměřítko

4.2.1 Druhové bohatství

Byly zpracovány vzorky borky z 32 stromů (buk – 6; jasan – 6; javor – 8; olše – 6; smrk – 6). Při studiu společenstev kortikolních sinic a řas na různých druzích hostitelských stromů bylo celkem identifikováno 47 morfotypů řas a sinic (Příloha č. 2). Jejich množství na jednom stromě se pohybovalo v rozpětí jednoho řádu, od 2 (na smrku) do 20 morfotypů (na javoru). Průměrně bylo na jednom stromě (ve vzorku) nalezeno 9 morfotypů (Obr. 4.6, Tab. 4.1).

Tab. 4.1 *Popisné statistiky počtu nalezených OTU ve vzorcích.*

strom	minimální hodnota	maximální hodnota	aritmetický průměr	medián	směrodatná odchylka
buk	9	17	11,17	10	2,93
jasan	6	14	10,67	11,5	3,44
javor	8	20	12,75	13,5	3,81
olše	3	9	5,5	5	2,51
smrk	2	6	3,67	3,5	1,63

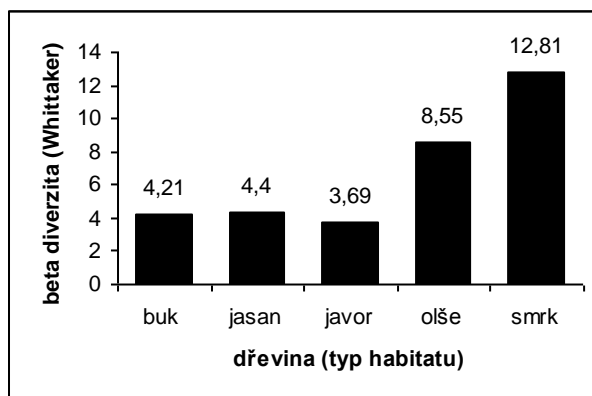


Obr. 4.6 *Krábové diagramy zobrazující počty druhů ve vzorcích jednotlivých dřevin.*

Statistická průkaznost rozdílu v alfa-diverzitě mezi jednotlivými dřevinami byla zkoumána neparametrickým Mann-Whitneyho testem (zkoumajícím shodu mediánů ve dvou skupinách). Signifikantně (na hladině $p < 0,05$) se od sebe lišil smrk od buku, jasanu a javoru. Dále olše od buku, jasanu a javoru.

4.2.2 β -diverzita

Pokud se díváme na společenstvo kortikolních řas v mesoměřítku (les) jako na strukturovaný systém, za jednotlivé habitaty můžeme považovat jednotlivé hostitelské dřeviny. Vzhledem k absenci dat o absolutních abundancích jednotlivých druhů (a tím i o dominanci a *evenness* společenstev) není možné analyzovat strukturu společenstva pomocí srovnání klasických indexů diverzity (Shannonův, Simpsonův, ale též Menhinickův, atd.). K analýze podílu společných druhů v různých habitatech (např. na různých dřevinách) se dají využít indexy similarity, pro binární data např. index Jaccardův či Sørensenův (SOUTHWOOD & HENDERSON 2000), jejich samostatná analýza by však nepřinesla mnoho nových informací k analýzám mnohorozměrným, kde jsou využity (viz dále oddíl 4.2.7), nemluvě o jejich obtížné interpretaci (LUDWIG & REYNOLDS 1988).



4.7 Hodnoty Whittakerova indexu beta-diverzity vzorků jednotlivých dřevin.

Tradičním způsobem měření beta-diverzity (a tím i heterogenity) je výpočet Whittakerova indexu beta-diverzity (WHITTAKER 1960).

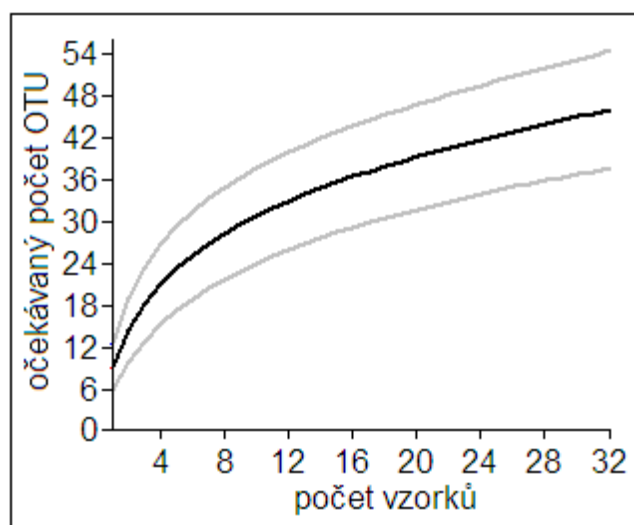
$$\beta_w = S/\alpha$$

kde S = celkový počet druhů v systému, α = průměrný počet druhů ve vzorku.

Předpokládá stejnou velikost vzorků (MAGURRAN 2004). Nejvyšší hodnotu Whittakerovy beta-diverzity má smrk a následně olše, u ostatních tří dřevin je 3-4x nižší (Obr. 4.7).

4.2.3 Rarefaction křivky

Vztah mezi počtem zpracovaných vzorků a počtem nalezených druhů (OTU) byl zkoumán sestrojením *rarefaction* křivky, která je extrapolací *species accumulation curve* (MAGURRAN 2004) v programu PAST (HAMMER et al. 2001), který využívá analytický postup „Mao tau“ z COLWELL et al. (2004). Ze sklonu této křivky (Obr. 4.8 a Obr. 4.9) lze odvodit, zda se při daném počtu vzorků již blíží k asymptotě, potenciálně maximálnímu (tedy celkovému) počtu druhů na dané lokalitě nebo zda je stále v rychlé fázi růstu a s každým dalším vzorkem přibývá více nových druhů (OTU).

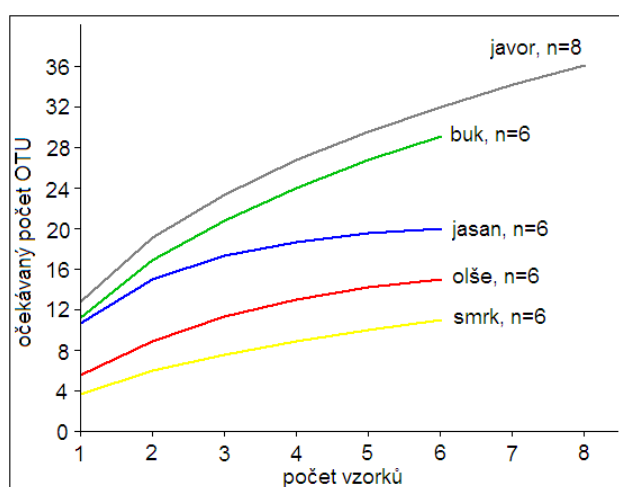


Obr. 4.8 *Rarefaction* křivka sestavená pro všechny vzorky ($n=32$); černě, její 95% intervaly spolehlivosti šedě.

Při pohledu na společenstvo kortikolních sinic a řas (ze všech dřevin zároveň) je zřejmé, že při celkovém počtu 32 zpracovaných vzorků již křivka není strmá, počet

druhů roste pomaleji. Avšak není ani příliš plochá, neblíží se asymptotě (Obr. 4.8). Nicméně, vzhledem k poměrně malému počtu vzorků, je obtížné odhadovat celkový počet druhů (*species pool*). Výsledky ale naznačují, že společenstva kortikolních sinic a řas jsou bohatá a že další výzkum přinese nález dalších druhů / morfotypů. Z výsledků také vyplývá, že společenstvo je na lokalitě v tomto měřítku strukturováno, v jednom vzorku typicky nenalezneme všechny morfotypy.

Sestrojení *rarefaction* křivky pro jednotlivé dřeviny odhalilo, jak se trendy v rychlostech přibývání dalších druhů s množstvím zpracovaných vzorků od sebe liší na různých hostitelských dřevinách (Obr. 4.9).



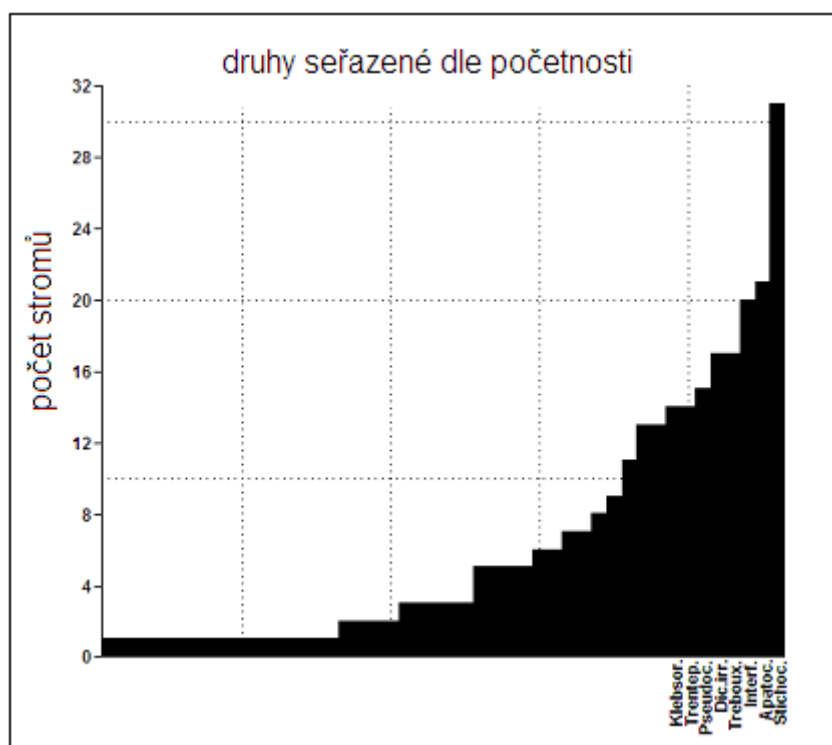
Obr. 4.9 *Rarefaction* křivky sestavené pro jednotlivé dřeviny.

Výsledky vzhledem k malému počtu prozkoumaných stromů nejsou příliš robustní, přesto z nich vyplývají zajímavé skutečnosti. Dřeviny se dají pomocně rozdělit na dvě skupiny. První je skupina, jejíž křivka se v daném počtu zpracovaných vzorků ještě příliš nezpomaluje, stále má poměrně strmý sklon. Sem by spadal javor a buk. Další výzkum těchto dřevin by nám pravděpodobně přinesl další nové morfotypy (i když u sběrné skupiny javoru je toto očekávání diskutabilní). Druhou skupinou by byly dřeviny, jejichž sklon je při počtu vzorků $n = 6$ již poměrně asymptotický, olše a smrk, kde by další výzkum už pravděpodobně tolik dalších morfotypů nepřinesl. Toto dělení samozřejmě souvisí s průměrným počtem morfotypů na strom či dřevinu. Zajímavý je pohled na křivku náležející jasanu. Ta v počáteční fázi růstu odráží

chování skupiny první, záhy však rychle zpomaluje a je plošší i než skupina druhá. Interpretace tohoto jevu je poměrně obtížná, může odrážet specifické vlastnosti borky jasanu, ale i prostorové či časové parametry sběru.

4.2.4 Proporce hojných a vzácných druhů

Informace o struktuře společenstva přinese i pohled na proporce vzácných a hojných druhů. Ve společenstvech kortikolních řas je vysledovatelný obecný ekologický jev – jen málo z nalezených druhů (OTU) je hojných. Většina je vzácných, v tomto případě cca 35 % nalezených morfotypů bylo nalezeno pouze jednou (50 % morfotypů maximálně třikrát). Nejhojněji nalezanou řasou je *Stichococcus* cf. *bacillaris*, byl nalezen v 31 z 32 vzorků.



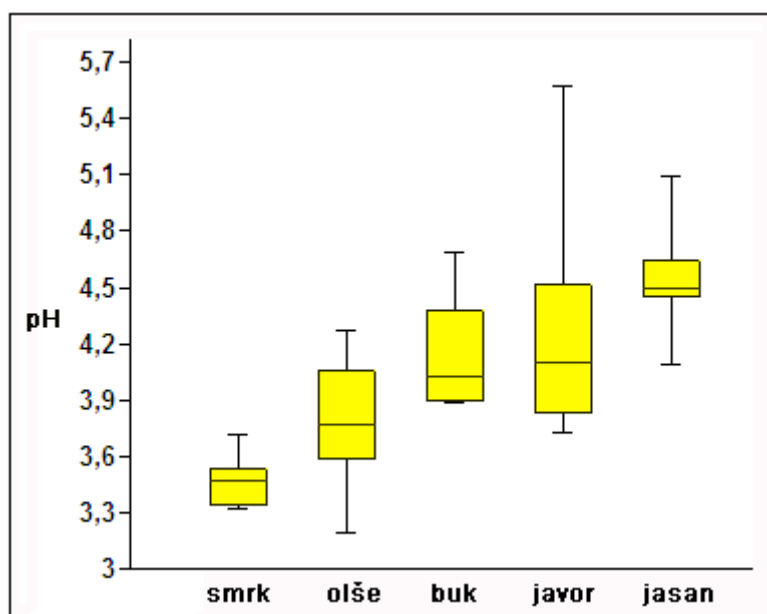
Obr. 4.10 Výška sloupců histogramu znázorňuje počet vzorků, ve kterých byl daný taxon nalezen.

Ve více než 50 % vzorcích bylo nalezeno pouze 5 taxonů. Mezi hojné taxony patří (od nejhojnějšího): *Apatococcus* cf. *lobatus*; *Interfilum terricola*; *Trebouxia* sp.;

Dictyochloropsis irregularis; *Pseudococcomyxa* sp.; *Trentepohlia* sp. a *Klebsormidium* cf. *flaccidum* (Obr. 4.10). Ty byly nalezeny ve více než cca 45 % vzorků.

4.2.5 Hodnoty pH borky

Naměřené hodnoty pH (Obr. 4.11, Tab. 4.2) u jednotlivých dřevin dobře odpovídají údajům z literatury – například smrk (jako obecně všechny konifery) má borku kyselou, naopak jasan borku zásaditější (WOLSELEY 2005). Rozptyl hodnot pH jednotlivých dřevin obvykle výrazněji nepřesáhl 1, výjimkou jsou hodnoty u javoru, který je ale sběrnou kategorií pro dva druhy dřevin (viz výše).



Obr. 4.11 Krabicové diagramy zobrazující hodnoty pH naměřené ve vzorcích jednotlivých dřevin.

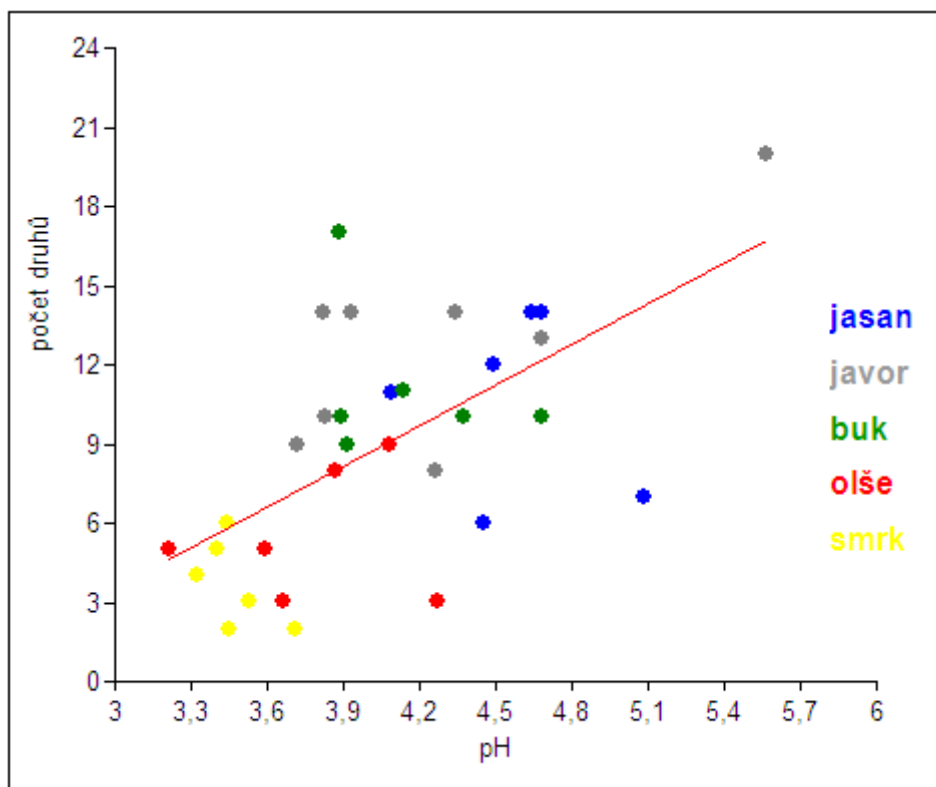
Statistická průkaznost rozdílu hodnot pH borky mezi jednotlivými dřevinami byla zkoumána neparametrickým Mann-Whitneyho testem (zkoumajícím shodu mediánů ve dvou skupinách). Signifikantně (na hladině $p < 0,05$) se lišil smrk od buku, javoru a jasanu. Dále olše od jasanu.

Tab. 4.2 Popisné statistiky proměnné pH borky.

strom	minimální hodnota	maximální hodnota	aritmetický průměr	medián	směrodatná odchylka
buk	3,88	4,68	4,14	4,02	0,32
jasan	4,09	4,64	4,54	4,49	0,32
javor	3,72	5,56	4,26	4,1	0,62
olše	3,19	4,27	3,78	3,77	0,38
smrk	3,32	3,71	3,47	3,47	0,14

4.2.6 Vztah pH borky stromů a počtu zde nalezených druhů

K prozkoumání závislosti počtu nalezených morfotypů sinic a řas na pH povrchu borky byla použita metoda lineární regrese ($r = 0,607$; $R^2 = 0,37$; $p < 0,001$).



Obr. 4.12 Lineární regrese vztahu pH borky stromu a počtu zde nalezených morfotypů kortikolních sinic a řas.

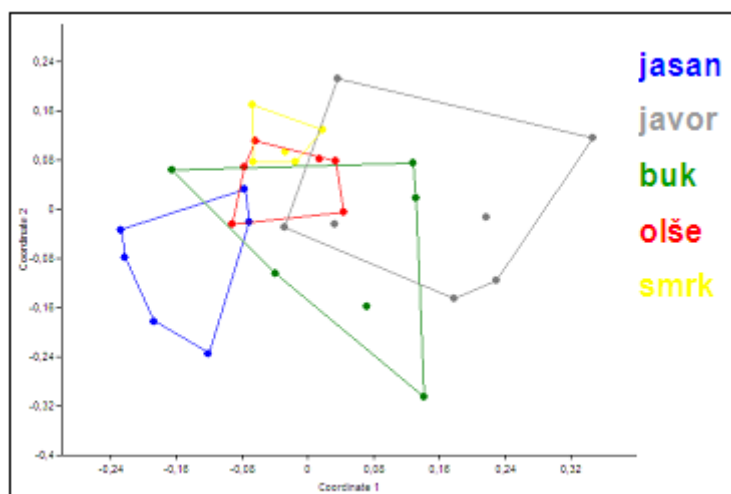
Je tedy zřejmé, že s rostoucím pH borcky se napříč druhy dřevin zvyšuje i počet nalezených druhů (Obr. 4.12). Velice podobně vycházel tento vztah i po zlogaritmování proměnné počet druhů ($r = 0,567$; $R^2 = 0,32$; $p < 0,001$). Při hledání nelineární závislosti polynomu druhého stupně (kvadratická regrese) se p hodnota mírně zvýšila (ale stále byla signifikantní), proto se zdá, že lineární model je vhodný a dostačující k vysvětlení tohoto vztahu.

Byly provedeny také analýzy vztahu pH a počtu nalezených OTU v rámci jednotlivých dřevin, výsledky však nebyly signifikantní.

4.2.7 Analýzy druhového složení společenstva

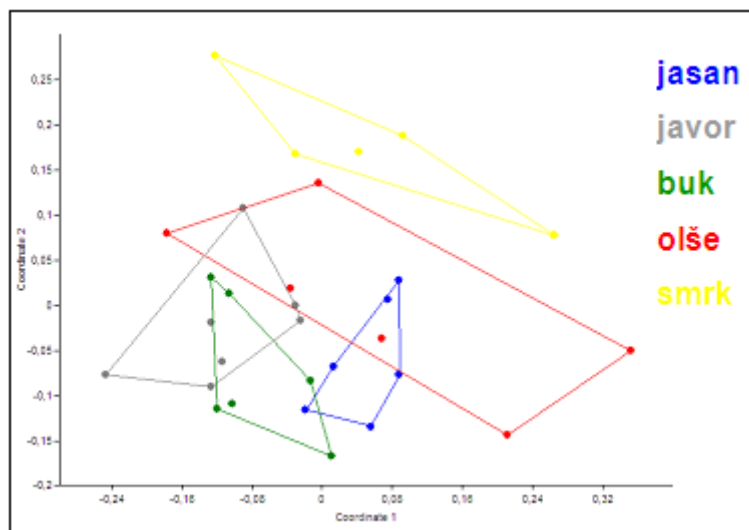
4.2.7.1 Vizualizace dat o druhovém složení společenstva

K první explorativní analýze a vizualizaci struktury mnohorozměrných dat o výskytu morfotypů kortikolních sinic a řas na 31 stromech byla použita metoda NMDS (více viz oddíl 3.5.3.1). Pro odlehlost z ní byl vyloučen strom J7. Její hlavní výstupy, ordinační diagramy, ilustrují, že jednotlivé dřeviny tvoří víceméně koherentní shluky, což implikuje, že druhové složení (a případně abundance) mikrořasových nárostů není náhodné a mezi dřevinami se může lišit (Obr. 4.13, Obr. 4.14).



Obr. 4.13 NMDS ordinační diagram druhového složení nárostů na jednotlivých stromech. Analýza semikvantitativních dat, použit Manhattanovský distanční index. Dřeviny se liší barvami. Kruskal's stress=0,2317.

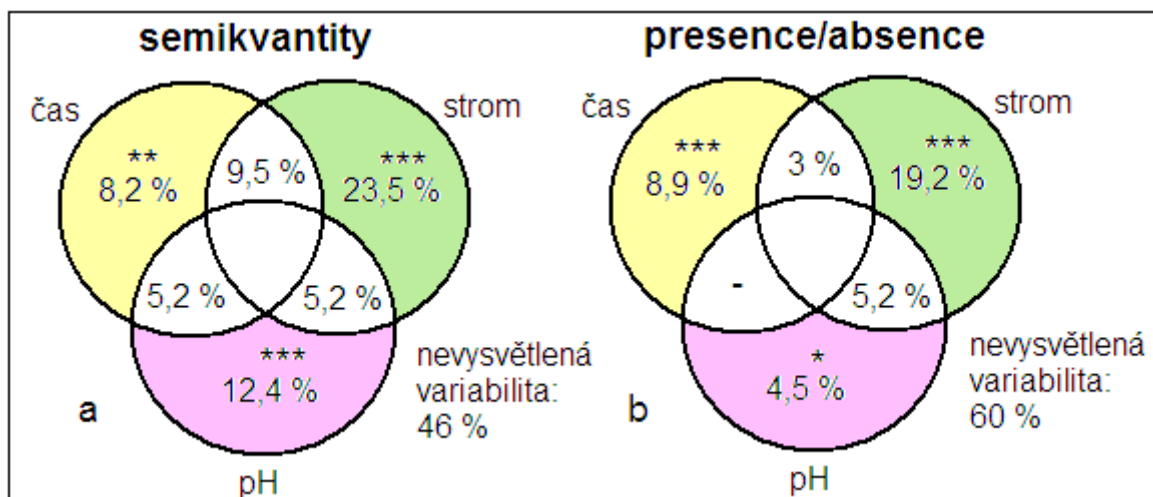
Kyselejší dřeviny (olše a smrk) jsou obvykle mírně oddělené. Většinou se shluky částečně překrývají, pouze smrk v analýze binárních dat tvoří samostatnou, oddělenou skupinu.



Obr. 4.14 NMDS ordinační diagram druhového složení nárostů na jednotlivých stromech. Analýza binárních dat (presence/absence), použit Jaccardův index similarity. Dřeviny se liší barvami. Kruskal's stress=0,2689.

4.2.7.2 Míra vlivu sledovaných faktorů na druhové složení společenstva

K analýze matice výskytu jednotlivých morfotypů (Příloha č. 2) ve vztahu k dalším proměnným (druh stromu, hodnota pH borky stromu, čas sběru) byla použita permutační MANOVA implementovaná funkcí adonis; vegan – Oksanen et al. (2011), R-project (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011). Jedná se o neparametrickou formu mnohorozměrné analýzy variance (blíže je popsána v oddílu 3.5.3.2). Byl zkoumán čistý vliv proměnných a korelovaný společný vliv proměnných (ne jejich interakce) na druhové složení společenstev kortikolních řas. Byly provedeny dvě analýzy, jedna s použitím semikvitatativních dat, druhá analyzovala matici s binárními daty – presence/absence. Všechny tři zkoumané proměnné mají statisticky významný vliv na druhové složení společenstva (Obr. 4.15). Vliv časových faktorů je zřejmý, ale obtížně interpretovatelný, podobně jako u analýzy mikroměřítka.



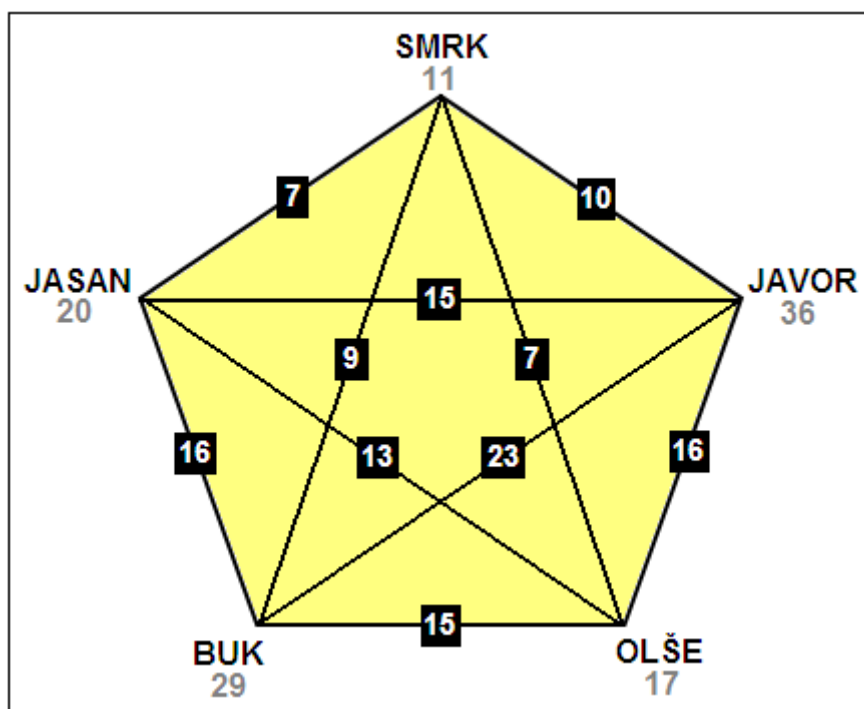
Obr. 4.15 Zobrazena jsou procenta variability vysvětlené danými proměnnými a jejich korelovaným společným vlivem, hvězdičky značí hladiny signifikance. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.
 a – semikvant. data, Manhattanovský distanční index; b – binární data, použit Jaccardův index similarity.

Zásadním zjištěním je, že samotný vliv hostitelské dřeviny má na druhové složení nárostových řas významnější vliv než pH borky (i když to samo o sobě má také signifikantní vliv). Zdá se tedy, že druh stromu (i po očištění od vlivu pH) je hlavním strukturujícím faktorem v druhovém složení společenstev kortikolních řas na tomto měřítku. Zajímavé je také porovnání výsledků při použití semikvantitativních a binárních dat. Model pracující se semikvantitativními daty, tedy zahrnujícím i informaci o relativních abundančních poměrech jednotlivých druhů ve společenstvu, vysvětlil celkem o 14 % více variability. Zřejmý byl zejména nárůst podílu variability v druhovém složení vysvětlené variabilitou pH (12,4 %) oproti binárním datům (4,5 %). Z toho se dá vyvodit, že pH nepodmiňovalo ani tak absolutní přítomnost konkrétního druhu ve vzorcích, jako spíše to, zda a do jaké míry se daná řasa je schopná namnožit.

4.3 Taxonomický pohled na společenstva kortikolních sinic a řas

Z výsledků analýz dat o druhovém složení kortikolních společenstev v mesoměřítku (oddíl 4.2.7.2), tedy zjištění významného vlivu hostitelské dřeviny (forofytu), vyplynula otázka kolik morfotypů hostí jednotlivé dřeviny (Obr. 4.16) a jaké je u nich zastoupení jednotlivých taxonomických skupin (Obr. 4.17).

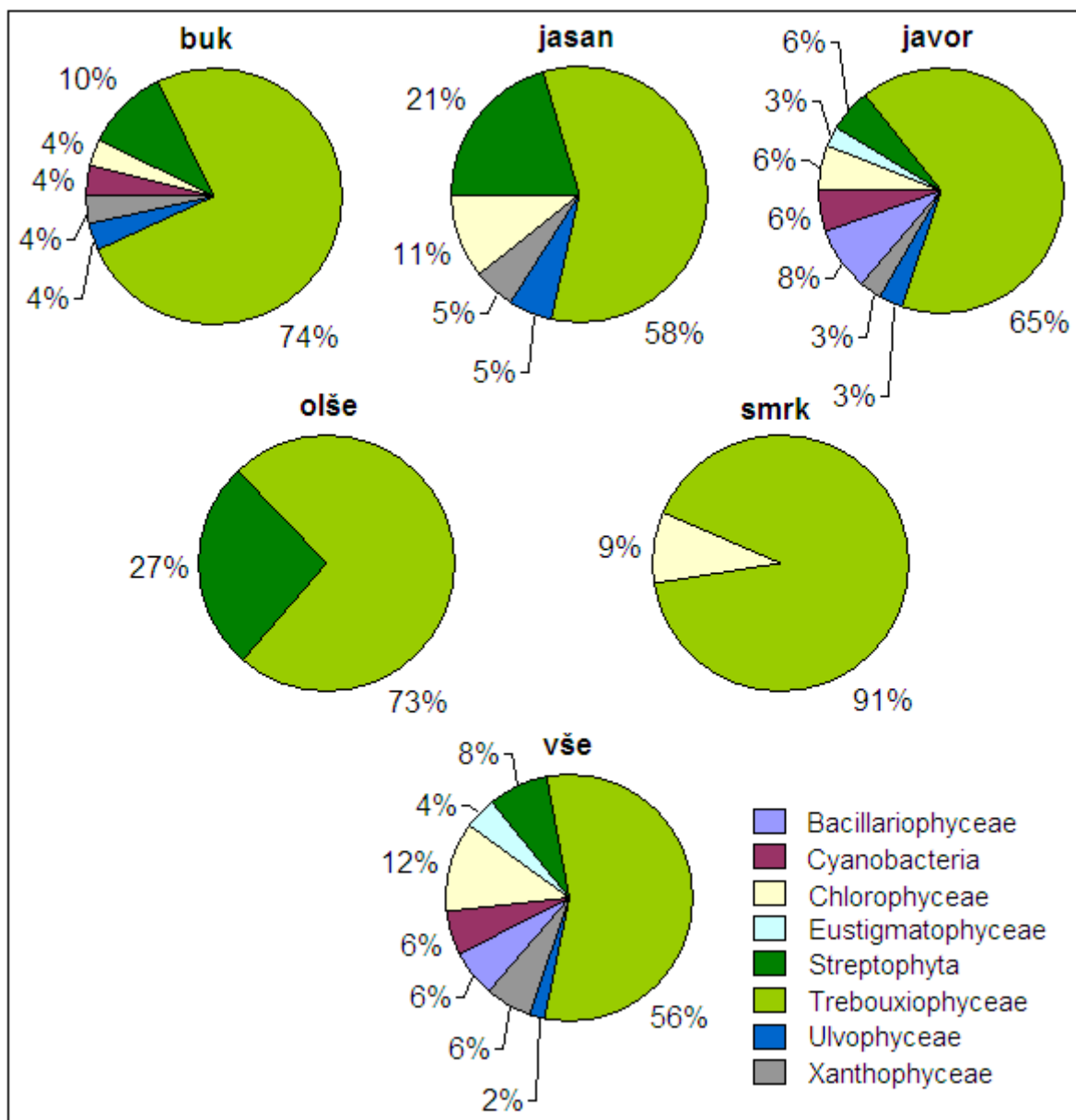
Obecně vzato, celkový počet morfotypů nalezených v rámci dřeviny odráží i průměrné počty morfotypů nalezených ve vzorku. Nejvíce OTU bylo nalezeno na javoru – 36; dále buk – 29; jasan – 20; olše 17; smrk – 11 (Obr. 4.16).



Obr. 4.16 Počty nalezených (šedě) a vzájemně sdílených morfotypů (černé čtverečky) u dřevin zkoumaných při studiu mesoměřítka.

Zařazení do zvolených taxonomických skupin proběhlo na základě databáze *Algaebase* (GUIRY & GUIRY 2012). U několika nalezených morfotypů nicméně nebylo možné ani toto hrubé zařazení, ty byly z datasetu vyřazeny.

Prvním krokem bylo analyzovat všechny morfotypy nalezené v PR Březina (54 OTU), Obr. 4.17 dole. Většina nalezených OTU jsou zelené řasy (76 %), v rámci nich dominuje oddělení Chlorophyta (70 % z celkového počtu nalezených), a to především třída Trebouxiophyceae (56 % z celkového počtu nalezených). Další skupiny jsou zastupeny méně (Obr. 4.17).



Obr. 4.17 Proporce zastoupení různých taxonomických skupin ve studovaných společenstvech kortikolních sinic a řas. V rámci jednotlivých dřevin v mesoměřítku, dole v rámci všech nalezených OTU.

Na olši a na smrku byly nalezeny pouze zelené řasy. Sinice pouze na javoru a buku, rozsivky pouze na javoru. Významný, často i makroskopicky viditelný rod *Trentepohlia* (Ulvophyceae) se vyskytoval na buku, javoru a jasanu. Sledovaný *pattern* rozložení jednotlivých taxonomických skupin na dřevinách jasně odráží vliv druhu dřeviny, respektive pH borky.

5 DISKUZE

Celkový počet morfotypů kortikolních sinic a řas nalezených na území PR Březina (54 OTU – 51 řas, 3 sinice) naznačuje, že diverzita mikroskopických autotrofních nárostů na površích borky stromů je i v temperátní oblasti značná. Ve vzorku (při studiu mikro- a mesoměřítka) bylo průměrně identifikováno 9,1; respektive 9 morfotypů. Toto zjištění nekoresponduje s dosud publikovanými odhady diverzity v temperátní oblasti. Ze studií doposud se zabývajících diverzitou kortikolních řas v temperátních a subtropických oblastech vyplývá průměrný počet nalezených morfotypů ve vzorku 1,7 – 5,9 (MIKHAILYUK 1999, 2001; NAKANO et al. 2001, převzato z NEUSTUPA & ŠKALOUD 2008). Sledované hodnoty jsou blíže k těm zjištěným v tropických oblastech. NEUSTUPA & ŠKALOUD (2008) našli při studiu vlivu ozáření na společenstva ve vzorku průměrně 4,8 a 7,8 morfotypů pro místa v zapojeném, respektive nezapojeném porostu horského tropického lesa. NEUSTUPA & ŠKALOUD (2010) identifikovali 8,9 a 7,1 morfotypů na vzorcích z povrchu borky, respektive povrchu holého dřeva rozkládajících se kmenů v nížinném tropickém lese. Celková alfa-diverzita zjištěná v těchto studiích byla 28, respektive 57 nalezených taxonů sinic a řas. Zjištěné výsledky, s přihlédnutím k metodické podobnosti těchto studií, nasvědčují tomu, že v temperátní oblasti nalézáme obdobně diverzifikovaná společenstva kortikolních sinic a řas. Obecně vyšší počty nalézáných druhů mohou být také podmíněny tím, že tato diplomová práce byla (na rozdíl od dosavadních studií z temperátu) koncipována tak, aby vzorky byly rovnoměrně odebírány z více druhů dřevin pokrývajících pro epifyty podstatný faktor prostředí, pH povrchu borky. To vedlo k tomu, že byla zachycena vyšší diverzita, která by při studiu např. vzorků pouze z jedné dřeviny zůstala skryta.

Mezi dominantní taxony (při studii mesoměřítka nalezené ve více než 50 % vzorků) patří: *Stichococcus* cf. *bacillaris*, *Apatococcus* cf. *lobatus*, *Interfilum terricola*, *Trebouxia* sp., a *Dictyochloropsis irregularis*. Všechny tyto řasy jsou kosmopolitní a vyskytují se v nejrůznějších aero-terestrických habitatech (ETTL & GÄRTNER 1995, KHAIBULLINA et al. 2010, RINDI et al. 2009, RINDI et al. 2011), což potvrzuje známý ekologický jev, kdy lokálně abundantní taxony mají většinou geograficky rozsáhlé

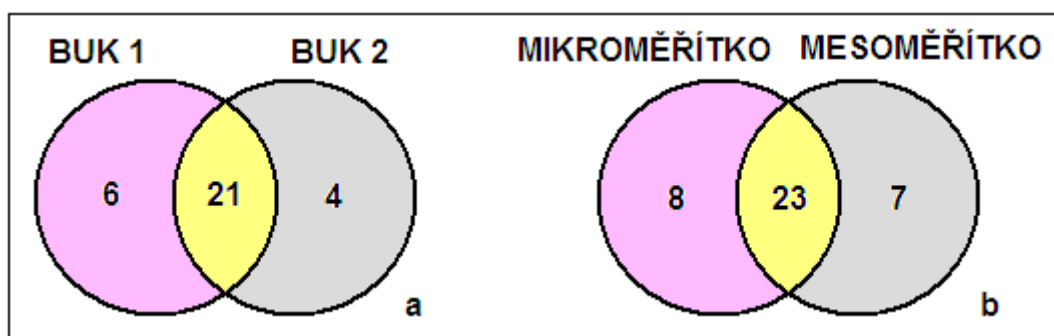
rozšíření (ŮSTMAN et al. 2010). Hojný výskyt rodu *Apatococcus*, zelené sarcinoidní řasy z třídy Trebouxiophyceae a nízký počet nalezených sinic je charakteristický pro temperátní oblasti (HALLMANN et al. 2011, NEUSTUPA & ŠKALOUD 2010, RINDI & GUIRY 2004, RINDI et al. 2009).

Na všech studovaných dřevinách byly nalezeny *Apatococcus* cf. *lobatus*, *Coccomyxa* sp. 2, *Chloroidium* cf. *ellipsoidium*, *Pseudococcomyxa* sp. a *Stichococcus* cf. *bacillaris*. Tyto řasy, všechny spadající do třídy Trebouxiophyceae, tedy vykazují širokou ekologickou valenci vůči hodnotě pH povrchu borky i vůči dalším faktorům působícím v souvislosti s druhem dřeviny (hrubost borky, porosita apod.), což odpovídá podobnému *pattern* sledovanému u půdních zelených řas (HOFFMANN 1989). Další obecně hojné řasy byly nalezeny na všech dřevinách kromě nejkyselějšího smrku (*Dictyochloropsis* cf. *reticulata*, *Interfilum terricola*, *Klebsormidium* cf. *flaccidum*, *Myrmecia* sp. 1 a Radiococcaceae sp. 1). Na ostatních dřevinách nalézány byly, to naznačuje, že jejich růst může být limitován nízkým pH borky smrku. Naopak většina druhů nalezených pouze na jedné dřevině byla identifikována z borky zásaditějšího javoru. Pouze na jedné dřevině bylo (v rámci studia mesoměřítko) nalezeno 21 OTU – 45 % z celkového počtu nalezených OTU, z toho hostil javor 12, buk 4, jasan 3, olše 1 a smrk 1. Všechny nalezené rozsivky byly nalezeny na javoru. Hodnota pH byla již mnohokrát rozpoznána jako faktor určující strukturu nejrůznějších typů společenstev řas, působí jak na alfa-diverzitu, tak na druhové složení společenstev (např. GREENWOOD & LOWE 2006). S tím souvisí objev pozitivní lineární závislosti počtu nalezených druhů (*species richness*) kortikolních sinic a řas a hodnoty pH borky dřeviny a signifikantní vliv pH na druhové složení společenstva.

Ve společenstvech aerofytických sinic a řas můžeme předpokládat šíření především vzduchem (BROADY 1979). V rámci stromu připadá v úvahu ještě působení deště a zoochorie. To znamená, že jsou řasy unášeny vzdušnými proudy, a to ve zvýšené míře v déle trvajícím suchém počasí (MARSHALL & CHALMERS 1997) a mohou opět „přistát“ na kmenech jiných. Tím pádem dochází (v závislosti na rozložení jednotlivých stromů v prostoru, terénní expozici a převládajícím směru větru) k neustálé homogenizaci společenstva. Dá se předpokládat, že studovaná společenstva nejsou limitována co do schopnosti šíření (*not dispersal-limited*) a na všech površích

borky dochází k rovnoměrnému přísunu nových „promíchaných“ buněk a vláken sinic a řas.

Tomuto jevu odpovídá i srovnání počtu nalezených OTU v rámci studia mikroměřítko vs. mesoměřítko. Při detailnějším provzorkování (mikroměřítko) bylo na jednom jedinci buku lesního nalezeno 27, respektive 25 morfotypů. Při studiu mesoměřítko bylo na všech bucích celkem identifikováno 30 OTU. Při zkombinování obou přístupů se celková diverzita vyšplhá na 38 morfotypů kortikolních sinic a řas nalezených na buku. K tomuto číslu přispěly oba dva přístupy srovnatelně, při studiu mikroměřítko bylo nalezeno 8 morfotypů neidentifikovaných při studiu mesoměřítko. Sedm morfotypů bylo na bucích nalezeno pouze při plošné studii (Obr. 5.1).



Obr. 5.1 Srovnání celkového počtu nalezených morfotypů v rámci studia mikroměřítko a mesoměřítko. a – počty OTU nalezených na buku 1,2; b – počty OTU nalezených na buku v rámci studia mikroměřítko a mesoměřítko.

Na bucích bylo tedy kombinovanými metodami nalezeno celkem 73 % ze všech nalezených morfotypů. Dá se předpokládat, že další vzorkování by nakonec mohlo odhalit, že na jediném stromě se vyskytuje valná většina morfotypů vyskytujících se na dané lokalitě. To napovídá na velmi dobrou schopnost disperze sinic a řas (v daném prostorovém měřítku). Odhalené trendy v mesoměřítku (jak v alfa-diverzitě jednotlivých vzorků, tak ve druhovém složení) však hovoří o něčem jiném – daný design odběrů si kladl za cíl sledovat spíše rozdíly v dominantách (i pomocí semikvantit), a zde byla strukturace společenstev signifikantně prokázána. Snížení podílu vlivu pH mezi analýzou semikvantit a presencí/absencí (12,4 %, resp. 4,5 % vysvětlené variability) také nasvědčuje tomu, že pH ovlivňuje schopnost řas se na dané dřevině namnožit.

Sledovaný *pattern* struktury společenstev prokazuje, že zde zákonitě musí existovat faktory, které společenstvo rozrůžňují poté, co jednotlivé „propagule“ dosednou na povrch borky stromu. Různé kmeny sinic a řas mají odlišné schopnosti vzdorovat stresovým podmínkám, které pro ně např. nízké pH borky rozhodně představuje. U aerofytických řas bylo experimentálně zjištěno, že jednotlivé kmeny (druhy) reagují různým způsobem na různé environmentální proměnné, např. vlhkost, ozáření, teplotu, délku vyschnutí apod. a jejich rychlosti růstu nejsou stejné (HÄUBNER et al. 2006, LÜTTGE & BÜDEL 2009). *Stichococcus* sp. je znám rychlým růstem, naopak *Apatococcus* sp. roste pomalu. Rychlosti růstu aerofytických řas se liší i pro kultivaci v tekutém vs. agarovém mediu. Zajímavý je také fakt, že mnoho aeroterestrických řas potřebuje k aktivnímu populačnímu růstu vodu v tekutém stavu či 100% vzdušnou vlhkost (GUSTAVS et al. 2010). Obecně lze považovat borku stromu (v temperátu) za prostředí silně vystavené vlivu vysychání, při dešti zachytí výrazně méně vlhkosti než okolní půda (BARKMAN 1958). LÜTTGE & BÜDEL (2009) dokonce nalezené rozdíly ve vlastnostech společenstev obývajících různé typy borky nazývají „ekofyziologickými nikami“ ve kterých společenstva řas rozdílně odpovídají na dlouhodobější vyschnutí.

Sledovaný *pattern* rozložení počtu nalezených druhů ve vzorku, ale také celkové alfa-diverzity na jednotlivých dřevinách naznačuje, že stresový faktor nízkého pH zdola lokálně omezuje na sledované lokalitě obecně vysokou diverzitu kortikolních sinic a řas. Na kyselém smrku nalézáme v podstatě pouze generalisty, ubikvisty. Jako by rostoucí hodnota pH a další (možná s ním korelované) vlastnosti borky jednotlivých dřevin byly jakýmsi environmentálním sítem se stále se zvětšujícími velikostmi ok. To určuje, který druh, se svými vlastními adaptacemi a rychlostmi růstu, bude schopen na daném místě růst (viz Obr. 4.17).

Otázkou je, jaké mechanismy mohou stát za udržováním natolik diverzifikovaného společenstva, nemluvě o tom, že skutečná diverzita je vyšší než zde zachycená – vzhledem ke konvergenci habitu kortikolních řas (kokální stélka apod.) a kryptické povaze jejich druhů (LUO et al. 2010). Při prvním pohledu se totiž jednotlivé složky společenstva kortikolních sinic a řas mohou zdát funkčně redundantní. Proč tedy na dané lokalitě (nebo alespoň v rámci 1 cm² povrchu borky, jak byl studována

při studiu mikroměřítku) nepřevládne jeden nebo několik málo genotypů s nejvyšší rychlostí růstu? Zdá se, že na danou otázku po udržování koexistence druhů nelze odpovědět výhradně aplikací neutrálních modelů, ty vyžadují předpoklad ekologické ekvivalence druhů (na stejné trofické úrovni), a to až do úrovně jedinců – *per capita* (HUBBEL 2001, 2006). Faktem je, že u aerofytických řas rozhodně nepředpokládáme omezenou schopnost šíření, obzvlášť na tomto studovaném měřítku – v rámci lesa či dokonce stromu (MARSHALL & CHALMERS 1997). Nezbývá tedy než zvážit možný vliv deterministických procesů. Adaptace sledovaných organismů na prostředí, jejich rozdílné odpovědi na změny prostředí – roli ekologických nik, které by skrze „rozčleňování n-rozměrného ekologického prostoru“ umožňovaly koexistenci (*coexistence*) či spoluvýskyt (*co-occurrence*) složek společenstva kortikolních sinic a řas (HORNER-DEVINE et al. 2007; LEIBOLD & MCPEEK 2006). Problémem ovšem je to, že tradiční ekologické koncepty byly postulovány pro organismy s diametrálně odlišnými životními projevy, než mají aerofytické sinice a mikrořasy, totiž typicky pro obratlovce či rostliny. Výrazně vyšší schopnost šíření, kratší generační doba – tvorba spor a rozpadavost, velmi časná absence pohlavního rozmnožování, častá absence pohybu a malá velikost – tudíž přímá závislost na tom místě, kde „přisedly“ k povrchu borky. Tyto vlastnosti je zároveň předurčují k obývání i tak extrémního prostředí, jako je povrch borky stromů – v podstatě neustálé vystavení vysychání, vysoké ozáření, různým chemismům borky různých dřevin, nebezpečí „splachu“ při dešti z tohoto povrchu na zem. V průběhu evolučního času (*historical effects*) tak byly různé „generace“ sinic a řas vystaveny nejrůznějším typům prostředí, pravděpodobně proto u nich dnes nacházíme velmi širokou valenci k přežití při různých stresových podmínkách (GUSTAVS et al. 2010, HOFFMANN 1989). Samotné neustálé vystavení stresu by mohlo u těchto organismů částečně vysvětlovat udržování jejich relativně vysoké místní diverzity. Sinice a řasy se zde nikdy nejsou schopny namnožit do tak velkých abundancí, že by masivně docházelo k mezidruhové kompetici o prostor, navíc pokud by byly místní podmínky tak příznivé, že by se namnožit mohly, dá se předpokládat, že by v takto příznivých mikrohabitatech došlo k rozvoji lišejníků a mechů.

To by znamenalo, že „propagule“ sinice a řasy, která na povrchu borky „přistane“, má vzhledem ke své a priori zřejmé adaptibilitě relativně dobrou šanci se

na daném místě uchytit a v závislosti na místních podmínkách se zde dále pomalu namnožit, při delším suchém období kolonizovat další povrchy, než opět dojde při dešti ke splachu povrchu borky, při kterém je pravděpodobně většina buněk splavena do spár či na zem (BARKMAN 1958).

Mezidruhová kompetice je však v pojetí některých ekologů základním požadavkem pro vznik ekologických nik jako prostředku proti kompetitivnímu vyloučení (HUBBEL 2006). Její omezená míra by mohla naznačovat i možnost významnějšího vlivu stochastických neutrálních procesů, sledovaný *pattern* rozložení abundancí však potvrzuje významný vliv druhu forofytu a pH. Mohlo by zde tedy docházet k rozrůžňování podle gradientu prostředí. Například rozsivky a sinice mají v terestrickém prostředí afinitu k neutrálnímu či zásaditému pH (HOFFMANN 1989). Dalšími faktory, eventuálně odpovědnými za sledovanou strukturu společenstev, mohou být například selektivní *grazing* od měkkýšů a členovců obývajících povrch borky (ERDMANN et al. 2007), dále také existence jistých *trade-offs* např. mezi velikostí (teoreticky ovlivňující schopnost disperze a pravděpodobnost pozření herbivory) a rychlostí růstu jednotlivých druhů řas.

Je však nutné vzít v potaz, že ve složitých systémech biotických společenstev vždy působí mnoho stochastických i deterministicky podmíněných procesů naráz (LEIBOLD & MCPEEK 2006).

Zajímavý je také na obou studovaných měřících zachycený vliv času na druhové složení společenstev kortikolních sinic a řas. HOFFMANN (1989) shrnuje dosavadní znalosti o vlivu času na společenstva půdních řas tak, že dosud nebyly prokázány změny v druhovém složení s časem, a dochází pouze k výkyvům abundancí jednotlivých druhů sinic či řas. Změny v druhovém složení byly samozřejmě zaznamenány při studiu sukcesních kolonizačních řad v různých biotopech (např. ZHANG et al. 2009). Analýzy rozkladu podílů vysvětlené variability společenstev kortikolních sinic a řas ve vzrostlém lese PR Březina na dvou studovaných měřících však potvrdily signifikantní vliv času na presence/absence jednotlivých OTU. Tento výsledek by mohl poukazovat na existenci jistých výkyvů v abundancích (danou metodikou vždy zachytíme spíše dominanty) jednotlivých druhů kortikolních řas v závislosti na podmínkách prostředí (např. některý kmen poroste rychleji v létě, jiný

v zimě) či na procesy šíření závislé na hustotě (*density dependent*). Nicméně, tento jev si zaslouží bližší prozkoumání, studium mikroměřítko nyní pokračuje další sezonou.

Z výsledků této diplomové práce také vyplývá, že diverzita hostitelských dřevin přispívá k udržení vysoké místní diverzity společenstev kortikolních sinic a řas. Ty se sice v tomto měřítku lehce šíří, ale pouze na některých, typicky zásaditějších, dřevinách může dojít k jejich růstu, kterým je ovšem podmíněna kolonizace dalších stromů. Velkoplošné monokulturní porosty jehličnanů (s obecně kyselou borkou) by tak mohly nepříznivě působit na diverzitu kortikolních sinic a řas ve sledovaném, ale možná i větším měřítku (HEDENÅS et al. 2007; CADOTTE & FUKAMI 2005) skrze omezování působení *source-sink effect*, tj. *mass effect* (CADOTTE & FUKAMI 2005; SCHMIDA & ELLNER 1984) který popisuje udržitelnost diverzity místních populací pomocí neustálého přísunu nových imigrantů.

6 ZÁVĚR

„Our perception of events provides us with only a low-dimensional slice through a high-dimensional cake.“

- LEVIN (1992)

Společenstva kortikolních sinic a řas jsou na úrovni sledovaných měřítek strukturována. V měřítku menším, v rámci stromu, je čas hlavním faktorem ovlivňujícím to, jaké druhy zde nalezneme. Zdá se také, že na různých místech stromu můžeme nalézat různý počet druhů – více v hrubých spárách než na hladkém povrchu, více blíž k zemi, než nad 1 m. Signifikantní rozdíl v druhovém složení mezi dvěma stromy (stejného druhu), při analýze zahrnující informace o relativních abundancích řas, napovídá, že na dvou stromech, i když vedle sebe stojících, nacházíme jiné poměrné zastoupení kortikolních řas.

Významnější strukturovanost společenstva byla však zaznamenána na měřítku větším – v rámci lesa. Hodnota pH borky silně koreluje s alfa-diverzitou kortikolních sinic a řas na jednotlivých stromech. Se zvyšujícím se pH borky se zvyšuje i počet nalezených druhů. Naproti tomu druh hostitelské dřeviny se prokázal jako základní faktor určující druhové složení společenstva (i po očištění od vlivu pH), pH samotné má na druhové složení také signifikantní vliv. I na tomto měřítku byl zachycen vliv času, otázkou zůstávají mechanismy tento jev podmiňující.

Na dřevinách se zásaditějším povrchem borky nacházíme společenstva druhově bohatší, zároveň také taxonomicky různorodější. Vzhledem k dobré disperzní schopnosti studovaných organismů, sledovaný *pattern* struktury společenstev v daném měřítku napovídá na silné působení deterministických procesů, ve smyslu individuálních odpovědí jednotlivých druhů na podmínky prostředí, např. různé míry odolnosti vůči stresu způsobenému nízkým pH povrchu borky.

7 LITERATURA

- BARKMAN, J. J. (1958): Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – Van Gorcum, Assen, 628 pp.
- BENEDETTI-CECCHI, L. (2001): Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. – *Marine Ecology* 215, 79-92.
- BILLINGS, W. D. & DREW, W. B. (1938): Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophyte communities. – *American Midland Naturalist* 20, 302-330.
- BISCHOFF H. & BOLD H. C. (1963): Phycological Studies IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. – *University of Texas Publications* 6318, 1-95.
- BROADY, P. A. (1979): Wind dispersal of terrestrial algae of Signy Island, South Orkney Islands. – *British Antarctic Survey Bulletin* 48, 99-102.
- CADOTTE, M. W. & FUKAMI, T. (2005): Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. – *Ecology Letters* 8, 548-557.
- COLWELL, R. K., MAO, C. X. & CHANG, J. (2004): Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. – *Ecology* 85, 2717-2727.
- CULEK, M., ed. (1996): Biogeografické členění České Republiky. – Enigma, Praha, 347 pp.
- DARIENKO, T., GUSTAVS, T., MUDIMU, O., MENENDEZ, C. R., SCHUMANN, R., KARSTEN, U., FRIEDL, T. & PRÖSCHOLD, T. (2010): *Chloroidium*, a common terrestrial green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). – *European Journal of Phycology* 45, 79-95.
- DEMEK, J., ed. (1987): Hory a nížiny, zeměpisný lexikon ČSR. – Academia, Praha, 584 pp.
- DOMIN, K. (1904): České středohoří, studie fyto geografická. – Jubilejní fond Královské české společnosti nauk, Praha, 248 pp.
- ELIÁŠ, M., NĚMCOVÁ, Y., ŠKALOUD, P., NEUSTUPA, J., KAUFNEROVA, V. & ŠEJNOHOVÁ, L. (2010): *Hylodesmus singaporensis* gen. et sp. nov., a new autosporic subaerial green alga (Scenedesmaceae, Chlorophyta) from Singapore. – *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 60, 1224-1235.
- ERDMANN, G., OTTE, V., LANGEL, R., SCHEU, S. & MARAUN, M. (2007): The trophic structure of bark-living oribatid mite communities analysed with stable isotopes (¹⁵N, ¹³C) indicates strong niche differentiation. – *Experiments in Applied Acarology* 41, 1-10.
- ETTL, H. & GÄRTNER, G. (1995): Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. – Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 721 pp.
- EVERTSMAN, S., WETMORE, C. M., GLEW, K. & BENNETT, J.P. (2002): Patterns of lichen diversity in Yellowstone National Park. – *The Bryologist* 105, 27-42.
- FARMER, A. M., BATES, J. W. & BELL, J. N. B. (1990): A comparison of methods for the measurement of bark pH. – *The Lichenologist* 22, 191-194.
- FOERSTER, J. W. (1971): The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 14. The algae of Pico del Oeste. – *Journal of Arnold Arboretum* 52, 86-109.

- FREYSTEIN, K., SALISCH, M. & REISSER, W. (2008): Algal biofilms on tree bark to monitor airborne pollutants. – *Biologia* 63, 866-872.
- GÄRTNER, G. & STOYNEVA, M. P. (2003): First study of aerophytic cryptogams on monuments in Bulgaria. – *Bericht des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins Innsbruck* 90, 73-82.
- GASTON, K. J. & BLACKBURN, T. M. (1999): A critique for macroecology. – *Oikos* 84, 353-368.
- GONZÁLEZ GARRAZA, G. G., MATALONI, G., FERMANI, P. & VINOCUR, A. (2011): Ecology of algal communities of different soil types from Cierva Point, Antarctic Peninsula. – *Polar Biology* 34, 339-351.
- GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., LOSADA-LIMA, A. & MCALISTER, S. (2003): Host specificity of epiphyte bryophyte communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). – *The Bryologist* 106, 383-394.
- GOTTELI, N. J. & ELLISON, A. M. (2004): A primer of Ecological Statistics. – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 510 pp.
- GRAY, D. W., LEWIS, A. L. & CARDON, Z. G. (2007): Photosynthetic recovery following dessication of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. – *Plant, Cell and Environment* 30, 1240-1255.
- GREENWOOD, J. L. & LOWE, R. L. (2006): The effects of pH on a periphyton community in an acidic wetland, USA. – *Hydrobiologia* 561, 71-82.
- GUIRY, M. D. & GUIRY, G. M. (2012): *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 30 April 2012.
- GUSTAVS, L., EGGERT, A., MICHALIK, D. & KARSTEN, U. (2010): Physiological and biochemical responses of green microalgae from different habitats to osmotic and matrix stress. – *Protoplasma* 243, 3-14.
- HALLMANN, CH., RÜDRICH, J., ENSELEIT, M., FRIEDL, T. & HOPPERT, M. (2011): Microbial diversity on a marble monument: a case study. – *Environmental Earth Sciences* 63, 1701-1711.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. (2001): PAST – Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4, 9 pp.
- HAMMER, Ø. & HARPER, D. A. T. (2006): Paleontological Data Analysis. – Blackwell Publishing, Oxford. 351pp.
- HANDA, S. & NAKANO, T. (1988): Some corticolous algae from Miyajima Island, western Japan. – *Nova Hedwigia* 46, 165-186.
- HÄNNINEN, O., RUUSKANEN, J. & OKSANEN, J. (1993): A method for facilitating the use of algae growing on tree trunks as bioindicators of air quality. – *Environmental Monitoring and Assessment* 28, 215-220.
- HÄUBNER, N., SCHUMANN, R. & KARSTEN, U. (2006): Aeroterrestrial microalgae growing in biofilms on Facades – Response to temperature and water stress. – *Microbial Ecology* 51, 285-293.
- HEDENÅS, H., BLOMBERG, P. & ERICSON, L. (2007): Significance of old aspen (*Populus tremula*) trees for the occurrence of lichen photobionts. – *Biological Conservation* 135, 380-387.
- VAN HERK, C. M. (1999): Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands. – *The Lichenologist* 31, 9-20.

- VAN HERK, C. M. (2001): Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time. – *The Lichenologist* 33, 419-442.
- HOBOHM, C. (1998): Epiphytische Kryptogamen und pH-Wert, ein Beitrag zur ökologischen Charakterisierung von Borkenoberflächen. – *Herzogia* 13, 107-111.
- HOFF MANN, L. (1989): Algae of terrestrial habitats. – *The Botanical Review* 55, 77-105.
- HOLZINGER, A., LUTZ, C. & KARSTEN, U. (2011): Desiccation stress causes structural and ultrastructural alternations in the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (Klebsomidiophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust. – *Journal of Phycology* 47, 591-602.
- HORNER-DEVINE, M. C., SILVER, J. M., LEIBOLD, M. A., BOHANNAN, B. J. M., COLWELL, R. K., FUHRMAN, J. A., GREEN, J. L., KUSKE, C. R., MARTINY, J. B. H., MUYZER, G., ØVREÅS, L., REYSENBACH, A. & SMITH, V. H. (2007): A comparison of taxon co-occurrence patterns from macro- and microorganisms. – *Ecology* 88, 1345-1353.
- HUBBEL, S. P. (2001): The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – Princeton University Press, Princeton, 375 pp.
- HUBBEL, S. P. (2006): Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. – *Ecology* 87, 1387-1398.
- KHAIBULLINA, L. S., GAYSINA, L. A., JOHANSEN, J. R. & KRAUTOVÁ, M. (2010): Examination of the terrestrial algae of the Great Smoky Mountains National Park, USA. – *Fottea* 10, 201-215.
- KLIKA, J. (1951): Fytocoenologická studie lesních společenstev Českého středohoří. – *Rozpravy české akademie roč. LXI, č. 15*.
- KOSTYLEV, V. & ERLANDSSON, J. (2001): A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds. – *Marine Biology* 139, 497-506.
- KRIENITZ, L., BOCK, C., DADHEECH, P. K. & PRÖSCHOLD, T. (2011): Taxonomic reassessment of the genus *Mychonastes* (Chlorophyceae, Chlorophyta) including the description of eight new species. – *Phycologia* 50, 89-106.
- LANGHANS, T. M., STORM, CH. & SCHWABE, A. (2009): Community assembly of biological soil crusts of different successional stages in a temperate sand ecosystem, as assessed by direct determination and enrichment techniques. – *Microbial Ecology* 58, 394-407.
- LARSEN, R. S., BELL, J. N. B., JAMES, P. W., CHIMONIDES, P. J., RUMSEY, F. J., TREMPER, A. & PURVIS, O. W. (2007): Lichen and bryophyte distribution on oak in London in relation to air pollution and bark acidity. – *Environmental Pollution* 146, 332-340.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. (2004): The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. – *Ecology Letters* 7, 601-613.
- LEIBOLD M. A. & MCPEEK M. A. (2006): Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. – *Ecology* 87, 1399-1410.
- LEMES DA SILVA, N. M., BRANCO, L. H. Z. & NECCHI-JÚNIOR, O. (2010): Corticolous green algae from tropical forest remnants in the northwest region of São Paulo State, Brazil. – *Revista Brasileira de Botânica* 33, 215-226.
- LEVIN, S. A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. – *Ecology* 73, 1943-1967.

- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. (1988): *Statistical Ecology. – A primer methods and computing.* – John Wiley & Sons, Inc., 337 pp.
- LUO, W., PRÖSCHOLD, T., BOCK, C. & KRIENITZ, L. (2010): Generic concept in *Chlorella*-related coccoid green algae (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). – *Plant Biology* 12, 545-553.
- LÜTTGE, U. & BÜDEL, B. (2009): Resurrection kinetics of photosynthesis in desiccation-tolerant terrestrial green algae (Chlorophyta) on tree bark. – *Plant Biology* 12, 437-444.
- MAGURRAN, A. E. (2004): *Measuring biological diversity.* – Blackwell Science, Malden, 256 pp.
- MARINI, L., NASCIMBENE, J. & NIMIS, P. L. (2011): Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness – Photobiont-dependent response to climate and forest structure. – *Science of The Total Environment* 409, 4381-4386.
- MARSHALL, W. A. & CHALMERS, M. O. (1997): Airborne dispersal of antarctic terrestrial algae and cyanobacteria. – *Ecography* 20, 585-594.
- MARMOR, L. & RANDLANE, T. (2007): Effects of road traffic on bark pH and epiphytic lichens in Tallinn. – *Folia Cryptogamica Estonica* 43, 23-37.
- MARMOR, L., TÖRRA, T. & RANDLANE, T. (2010): The vertical gradient of bark pH and epiphytic macrolichen biota in relation to alkaline air pollution. – *Ecological Indicators* 10, 1137-1143.
- MASSOL, F., GRAVEL, D., MOUQUET, N., CADOTTE, M. W., FUKAMI, T. & LEIBOLD, M. A. (2011): Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. – *Ecology Letters* 14, 313-323.
- MATALONI, G., TELL, G. & WYNN-WILLIAMS, D. D. (2000): Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic peninsula). – *Polar Biology* 23, 205-211.
- MCCUNE, B., ROSENRETER, R., PONZETTI, J. M. & SHAW, D. C. (2000): Epiphyte habitats in an old conifer forest in western Washington, U.S.A. – *The Bryologist* 130, 417-427.
- MICHEL, A. K., WINTER, S. & ANDREAS, L. (2011): The effect of tree dimension on diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). – *Canadian Journal of Forest Research* 41, 300-308.
- MIKHAILYUK, T. I. (1999): Eusuberial algae of Kaniv Nature Reserve (Ukraine). – *Ukrainski botaniceski zhurnal* 56, 507-513.
- MIKHAILYUK, T. I., TSARENKO, P. M., NEVO, E. & WASSER, S. P. (2001): Additions to the study of aerophytic eucaryotic algae of Israel. – *International Journal on Algae* 3, 19-39.
- MIKHAILYUK, T. I. (2008): Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine). – *Biologia* 63, 824-830.
- MIKHAILYUK, T. I., SLUIMAN, H. J., MASSALSKI, A., MUDIMU, O., DEMCHENKO, E. M., KONDRATYUK, S. Y. & FRIEDL, T. (2008): New streptophyte green algae from terrestrial habitats and an assessment of the genus *Interfilum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). – *Journal of Phycology* 44, 1586-1603.
- NAKANO, T., HANDA, S. & TAKESHITA, S. (2001): Some corticolous algae from the Taishaku-kyô Gorge, western Japan. – *Nova Hedwigia* 52, 427-451.
- NIENOW, J. A. (2003): Subaerial Communities. In: *Encyclopedia of Environmental Microbiology.* – John Wiley & sons, New York.

- NEUSTUPA, J. & ŠKALOUD, P. (2008): Diversity of subaerial algae and cyanobacteria on tree bark in tropical mountain habitats. – *Biologia* 63, 806-812.
- NEUSTUPA, J. & ŠKALOUD, P. (2010): Diversity of subaerial algae and cyanobacteria growing on bark and wood in the lowland tropical forests of Singapore. – *Plant Ecology and Evolution* 143, 51-62.
- OKSANEN, J., BLANCHET, G. F., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R. B. (2011): Vegan: Community Ecology Package. R package version 117-8. <http://CRANR-project.org/package=vegan>.
- ÖSTMAN, Ö., DRAKARE, S., KRITZBERG, E. S., LANGENHEDER, S., LOGUE, J. B. & LIDSTRÖM, E. S. (2010): Regional invariance among microbial communities. – *Ecology Letters* 13, 118-127.
- PEKSA, O. & ŠKALOUD, P. (2011): Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). – *Molecular Ecology* 20, 3936-3948.
- POIKOLAINEN, J., LIPPO, H., HONGISTO, M., KUBIN, E., MIKKOLA, K. & LINDGREN, M. (1998): On the abundance of epiphytic green algae in relation to the nitrogen concentrations of biomonitors and nitrogen deposition in Finland. – *Environmental Pollution* 102, 85-92.
- QUITT, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. – Academia, Brno, 73 pp.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011): R: A Language and Environment for Statistical Computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- RAMBO, T. R. (2010): Structure and composition of corticolous epiphyte communities in Sierra Nevada old-growth mixed-conifer forest. – *The Bryologist* 113, 55-71.
- REISNER, V. & OTS, K. (2002): Bark pH of Scots pine in industrial areas of Lääne- and Ida-Viru counties. – *Forestry Science* XXXVI, 62-71.
- RINDI, F. & GUIRY, M. D. (2002): Diversity, life history and ecology of *Trentepohlia* and *Printzina* (Trentepohliales, Chlorophyta) in urban habitats in Western Ireland. – *Journal of Phycology* 38, 39-54.
- RINDI, F. & GUIRY, M. D. (2004): Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe. – *Phycologia* 43, 225-235.
- RINDI, F., ALLALI, H. A., LAM, D. W. & LOPÉZ-BAUTISTA, J. M. (2009): An overview of the biodiversity and biogeography of terrestrial green algae. – In: Biodiversity Hotspots, Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, New York.
- RINDI, F., MIKHAILYUK, T. I., SLUIMAN, H. J., FRIEDL, T. & LOPÉZ-BAUTISTA, J. M. (2011): Phylogenetic relationships in *Interfilum* and *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58, 218-231.
- SCHLICHTLING, H. E. (1975): Some subaerial algae from Ireland. – *British Phycological Journal* 10, 257-261.
- SCHMIDA, A. & ELLNER, S. P. (1984): Coexistence of plant species with similar niches. – *Vegetatio* 58, 29-55.
- SCHMIDT, J., KRICKE, R. & FEIGE, G. B. (2001): Measurements of bark pH with a modified flathead electrode. – *The Lichenologist* 33, 456-460.
- SKALICKÝ V. (1988): Regionálně fytogeografické členění. – In: Květena České socialistické republiky, Academia, Praha.

- SOUTHWOOD, T. R. E. & HENDERSON, P. A. (2000): Ecological Methods. Third edition. – Blackwell Science, Oxford, 575 pp.
- SØCHTING, U. (1997): Epiphyllic cover on spruce needles in Denmark. – *Annales Botanici Fennici* 34, 157-164.
- SPIER, L., VAN DOBBEN, H. & VAN DORT, K. (2010): Is bark pH more important than tree species in determining the composition of nitrophytic or acidophytic lichen floras? – *Environmental Pollution* 158, 3607-3611.
- STARKS, T. L. & SHUBERT, L. E. (1982): Colonization and succession of algae and soil-algal interactions associated with disturbed areas. – *Journal of Phycology* 18, 99-107.
- ŠKALOUD, P. (2009): Species composition and diversity of aero-terrestrial algae and cyanobacteria of the Boreč Hill ventaroles. – *Fottea* 9, 65-80.
- TOMASELLI, L., LAMENTI, G., BOSCO, M. & TIANO, P. (2000): Biodiversity of photosynthetic microorganisms dwelling on stone monuments. – *International Biodeterioration & Biodegradation* 46, 251-258.
- UHER, B. (2008): Spatial distribution of cyanobacteria and algae from the tombstone in a historic cemetery in Bratislava, Slovakia. – *Fottea* 9, 81-92.
- VALOVÁ, M. & BIELESZOVÁ, S. (2008): Interspecific variations of bark's water storage capacity of chosen types of trees and the dependence on occurrence of epiphytic mosses. – *GeoScience Engineering* LIV, 45-51.
- WHITTAKER, R. H. (1960): Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – *Ecological Monographs* 30, 279-338.
- WOLSELEY, P. A. (2005): Appendix III: Lichen sampling protocols. In: LEITH, I. D., VAN DIJK, N., PITCAIRN, C. E. R., WOLSELEY, P. A., WHITFIELD, C. P. & SUTTON, M. A.: Biomonitoring methods for assessing the impacts of nitrogen pollution: refinement and testing. – JNCC Report 386, ISSN 0963 8901.
- WU, J. G. & LOUCKS, O. L. (1995): From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. – *Quarterly Review of Biology* 70, 439-466.
- WU, J. G. (2004): Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. – *Landscape Ecology* 19, 125-138.
- ZHANG, B., ZHANG, Y., ZHAO, J., WU, N., CHEN, R. & ZHANG, J. (2009): Microalgal species variation at different succesional stages in biological soil crusts of the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. – *Biology and Fertility of Soils* 45, 539-547.
- ZVÁRA, K. (2006): Biostatistika. – Karolinum, Praha, 213 pp.

8 PŘÍLOHY

SEZNAM PŘÍLOH:

Příloha č. 1

Tabulka zobrazující druhy / morfotypy kortikolních řas nalezené na buku 1 a 2 v rámci studia mikroměřítká.

Příloha č. 2

Tabulka zobrazující druhy / morfotypy kortikolních řas a sinic nalezené na jednotlivých stromech.

Příloha č. 3

Tabulka zobrazující proměnné zkoumané při studiu mikroměřítká.

Příloha č. 4

Tabulka zobrazující proměnné zkoumané při studiu mesoměřítká.

Příloha č. 5 - 7

Morfotypy kortikolních sinic a řas.

Príloha č. 2 Tabulka zobrazujúca druhy/ morfológie kortikálnych rias a siníc nájdené na jednotlivých drevinách. B – buk; Ja – jasan; J – javor; O – olše; S – smrk.

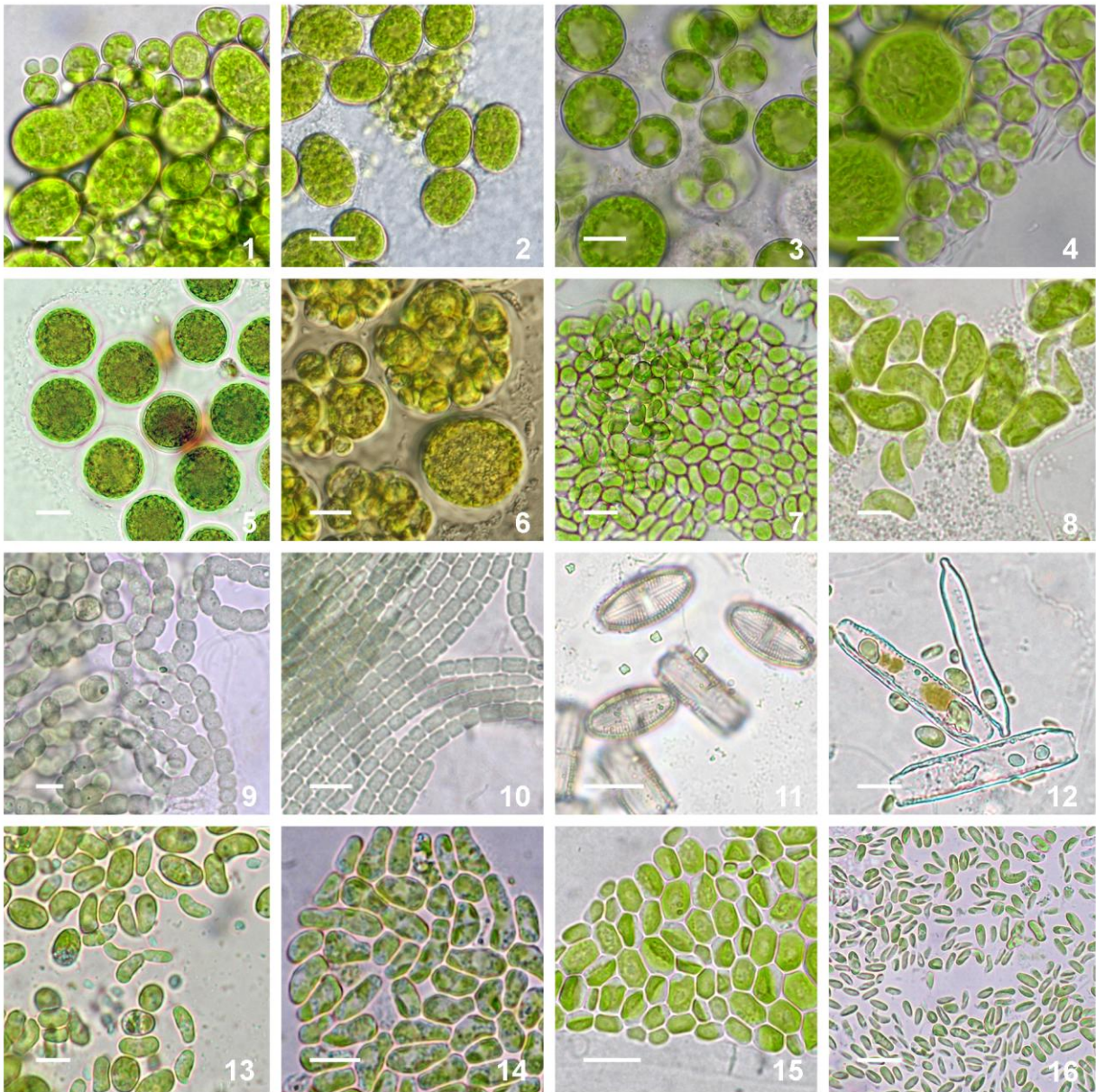
	B1	B2	B3	B4	B5	B6	Ja1	Ja2	Ja3	Ja4	Ja5	Ja6	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	O1	O2	O3	O4	O5	O6	S1	S2	S3	S4	S5	S6
<i>Apatococcus</i> sp.	1	2		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1			1	1			2	1				1	2	1	1	1		
<i>Bacillariophyceae</i> sp.1																				1												
<i>Botrydiopsis</i> cf. <i>constricta</i>																				1												
<i>Coccomyxa</i> sp.1				1									2																		1	
<i>Coccomyxa</i> sp. 2					1	2	1	1	1		1	1		1							1		2			1					2	1
<i>Coccomyxa</i> sp. 3				1																												
cf. <i>Coleochlamys</i> sp.							1																									
Cyanobacteria sp.1			1																													
Cyanobacteria cf. <i>Nostoc</i>																				1												
Cyanobacteria cf. <i>Phormidium</i>																				1												
<i>Dictyochloropsis irregularis</i>	1		2	1	1	1	1	1	1	1			2	2		2		1		1			1	1		1						
<i>Dictyochloropsis</i> cf. <i>reticulata</i>	1	2							1				1	1	1					1	1	1										
<i>Dictyochloropsis</i> cf. <i>splendida</i>				1																1												
<i>Diplosphaera chodatii</i>			1		1			1	2	1		3						1	1	2	1										1	
<i>Desmococcus</i> sp.						1							2			1	1			1												
<i>Chlorella</i> sp. 1	1																															
<i>Chlorella</i> sp. 2		2											1		2																	
<i>Chlorella vulgaris</i> „clade“					1	1							1			2								1								
<i>Chloroidium</i> cf. <i>angusto-ellipsoideum</i>	1																	1											1			
<i>Chloroidium</i> cf. <i>ellipsoideum</i>							1	1	1	2								1					1				2				1	
<i>Chloroidium</i> cf. <i>saccharophilum</i>				1				1	1							1	1												1			
<i>Chlorokybus</i> sp.									1	1																						
<i>Elliptochloris bilobata</i>				2																	1	1										
Eustigmatophyceae sp.																		1														
<i>Hantzschia amphioxys</i>																					1											
<i>Interfilum terricola</i>		1	1	1	1	2	2		2	2	3	1	1	1	1	1	1	1	2	1		1				2						
<i>Interfilum massjukiae</i>						1	1	3	1	1	1																					
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>flaccidum</i>	1	1	1	1	2				1	1			1		3	1		1	1	1		1										
cf. <i>Leptosira</i> sp.									1	1		1																				
<i>Lobosphaera</i> cf. <i>tirolensis</i>																1				1												
<i>Luticola mutica</i>															1																	
<i>Myrmecia</i> sp. 1				1		1	1			1						1				1			1									
<i>Myrmecia</i> sp. 2				1											1	1					1					1						
<i>Myrmecia</i> sp. 3															1						1											
<i>Myrmecia</i> sp. 4																				1												
<i>Pseudococcomyxa</i> sp.		1	1	1						1			1	1	1	2				1	1	3	3			1	3	2				
Radiococcaceae sp. 1	1	1						1	1		1		1		1	1	1				1	1	1		2							
Radiococcaceae sp. 2																								1								
Radiococcaceae sp. 3																																
<i>Stichococcus</i> cf. <i>bacillaris</i>	3	2	2	2	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	2	3	2	1	3	3	3	3	3	3	3		3	3
<i>Stichococcus</i> cf. <i>minutus</i>															1																	
cf. <i>Tetracystis</i> sp.																																
<i>Trebouxia</i> sp.	1	1	1	1		1							1	1		1	1	1	1	1		1		1				1		1	1	
<i>Trentepohlia</i> sp.	1	1	1	1	1		1			1		1	1	1	1	1				1	1								1	1	1	
<i>Watanabea reniformis</i>				2																												
<i>Xanthonema</i> sp.			1	1	1		1	1																								
morfológ 1 (výrazný pyrenoid)				1			1	1		1						1										1	1					

Příloha č. 3 *Tabulka s daty. Proměnné zaznamenané pro jednotlivé plošky borky v rámci studia mikroměřítká na dvou jedincích buku. Strom, čas odběru, výška od země, typ povrchu – hladké x spára, počet zde nalezených morfotypů.*

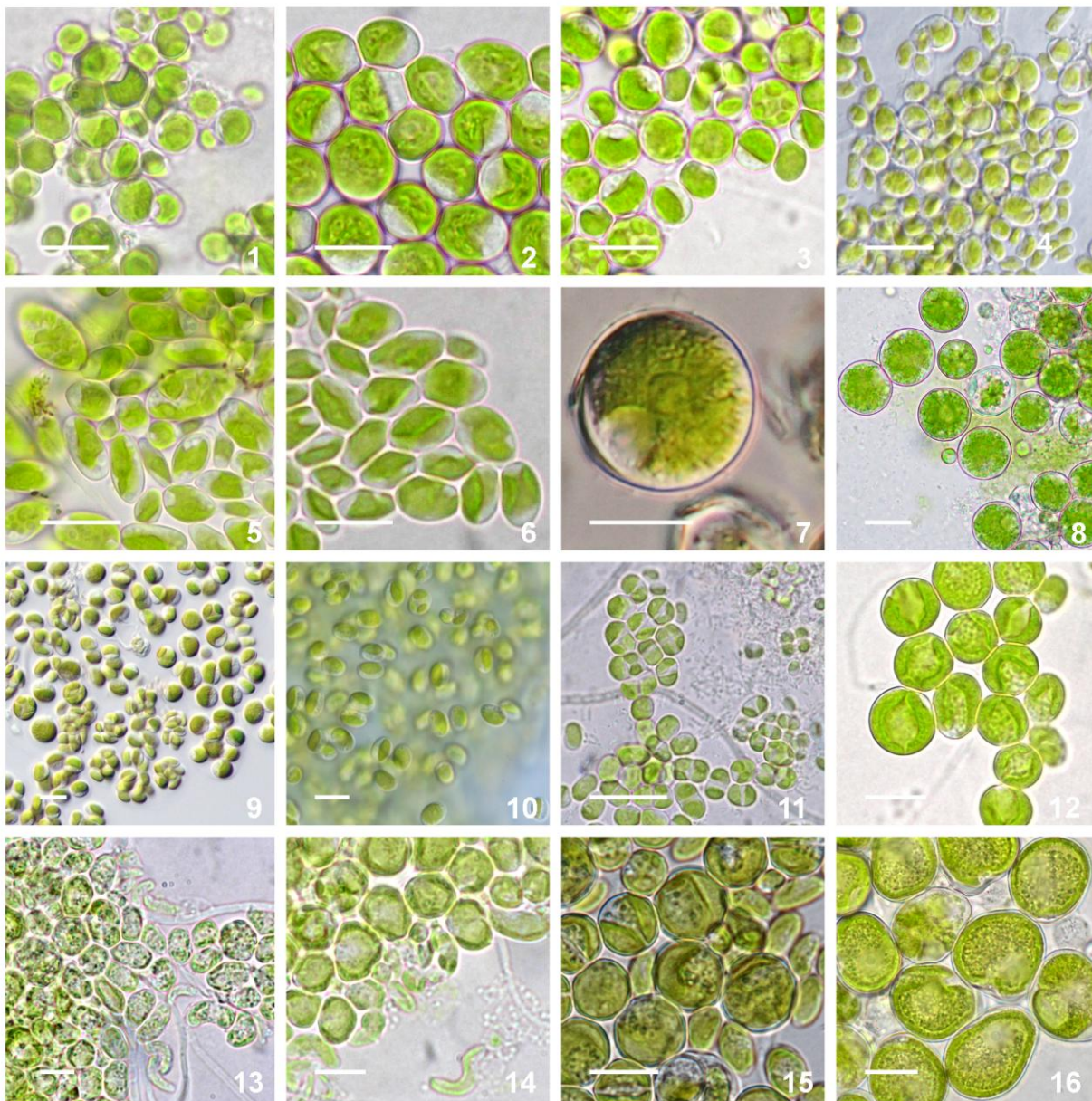
místo	buk	čas	výška od země (cm)	povrch	počet nalezených morfotypů
B1-1	1	podzim	40	hl	13
B1-2	1	podzim	60	sp	9
B1-3	1	podzim	100	sp	11
B1-4	1	podzim	130	sp	3
B1-5	1	podzim	165	sp	7
B1-6	1	podzim	210	hl	7
B2-1	2	podzim	50	sp	14
B2-2	2	podzim	70	hl	7
B2-3	2	podzim	50	hl	10
B2-4	2	podzim	190	sp	12
B2-5	2	podzim	180	hl	2
B2-6	2	podzim	110	hl	6
B2-7	2	jaro	50	sp	15
B2-8	2	jaro	210	sp	4
B2-9	2	jaro	10	sp	11
B2-10	2	jaro	80	hl	6
B2-11	2	jaro	120	hl	14
B2-12	2	jaro	160	hl	12
B1-7	1	jaro	20	sp	11
B1-8	1	jaro	110	sp	13
B1-9	1	jaro	230	sp	16
B1-10	1	jaro	50	hl	6
B1-11	1	jaro	160	hl	6
B1-12	1	jaro	90	hl	5

Příloha č. 4 *Tabulka s daty. Zobrazuje proměnné zjištěné pro studium společenstev kortikolních sinic a řas v mesoměřítku.*

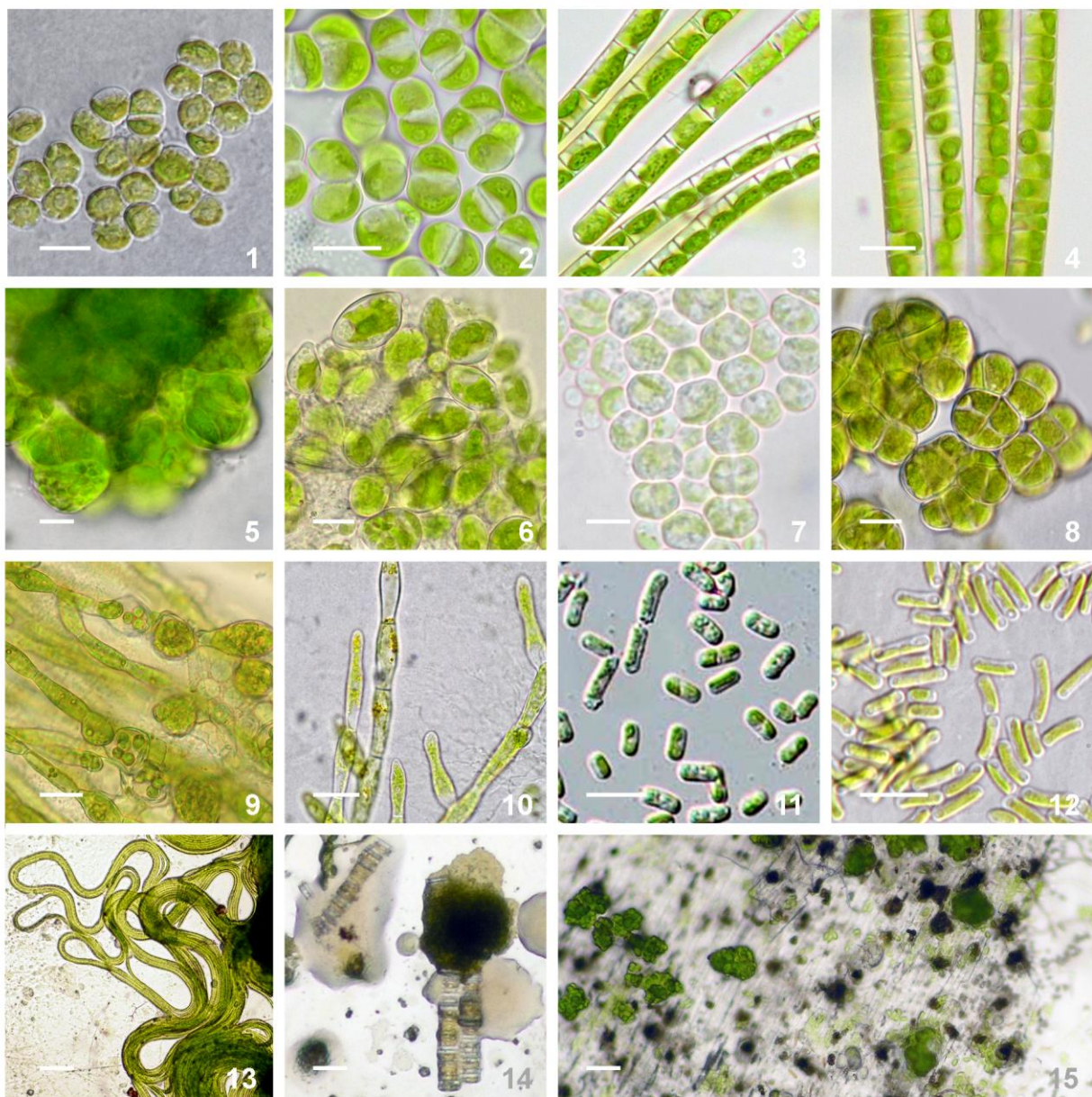
číslo stromu	čas odběru	druh dřeviny	pH
1	4	jasan	4,49
2	4	jasan	4,09
3	4	jasan	4,64
4	4	jasan	4,68
5	4	jasan	4,45
6	4	jasan	5,08
7	4	buk	4,37
8	4	buk	3,91
9	4	olše	4,27
10	4	olše	3,87
11	3	smrk	3,45
12	3	smrk	3,71
13	3	olše	3,66
14	3	olše	3,59
15	3	javor	3,83
16	3	javor	4,26
17	3	javor	5,56
18	3	javor	4,34
19	2	smrk	3,4
20	2	buk	3,88
21	2	javor	3,82
22	2	javor	3,93
23	2	smrk	3,53
24	2	javor	3,72
25	2	buk	4,13
26	2	javor	4,68
27	1	buk	3,89
28	1	buk	4,68
29	1	olše	3,21
30	1	olše	4,08
31	1	smrk	3,32
32	1	smrk	3,44



Příloha č. 5 Nalezené morfotypy kortikolních sinic a řas. 1, 2 – *Dictyochloropsis irregularis*; 3 – *Dictyochloropsis* cf. *reticulata*; 4 – *Dictyochloropsis* cf. *splendida*; 5, 6 – *Botrydiopsis* cf. *constricta*; 7 – *Coccomyxa* sp. 2; 8 – *Coccomyxa* sp. 3; 9 – Cyanobacteria sp. (cf. *Nostoc*); 10 – Cyanobacteria sp. (cf. *Phormidium*); 11 – *Luticola mutica*; 12 – *Hantzschia amphioxys*; 13 – cf. *Nephrodiella* sp.; 14 – *Xanthonema* sp.; 15 – morfotyp 2 „cylindrická“; 16 – *Pseudococcomyxa* sp.; měřítko 10 μ m.



Příloha č. 6 Nalezené morfotypy kortikolních řas. 1 – *Chlorella* sp. 1; 2 – *Chlorella vulgaris* „clade“;
 3 – *Watanabea* cf. *reniformis*; 4 – *Chloroidium* cf. *angusto-ellipsoideum*; 5 – *Chloroidium* cf.
ellipsoideum; 6 – *Chloroidium* cf. *saccharophilum*; 7, 8 – *Trebouxia* sp., 9, 10 – Radiococcaceae sp. 1;
 11 – *Diplosphaera chodatii*; 12 – *Myrmecia* sp. 1; 13, 14 – *Myrmecia* sp. 2; 15 – *Myrmecia* sp. 3;
 16 – *Myrmecia* sp. 4; měřítko 10 μ m.



Příloha č. 7 Nalezené morfotypy kortikolních řas. 1 – *Interfilum terricola*; 2 – *Interfilum massjukiae*; 3, 4 – *Klebsormidium* cf. *flaccidum*; 5 – cf. *Leptosira*; 6 – cf. *Coleochlamys*; 7 – morfotyp 1 „světlá“; 8 – *Apatococcus* sp.; 9, 10 – *Trentepohlia* sp.; 11, 12 – *Stichococcus* cf. *bacillaris*; 13 – kolonie rodu *Klebsormidium* na agarové plotně; 14 – nárosty rozsivky *Hantzschia amphioxys* na agarové plotně; sarcinoidní stélky rodu *Apatococcus*; měřítko 1-12 10 μm , 13-15 100 μm .

SEZNAM ZKRATEK

cf.

Z latinského *confer*, značí nejednoznačné určení taxonu.

sp.

Z latinského *species*, značí druh z určeného rodu či vyšší taxonomické jednotky.