

University of South Bohemia
Faculty of Science



Patterns of vegetation diversity
in deep river valleys of the Bohemian Massif

David Zelený

Ph.D. Thesis

(reduced version for web presentation)

Supervisor: doc. RNDr. Milan Chytrý, Ph.D.
Faculty of Science, Masaryk University, Brno

České Budějovice/Brno
2008

Zelený, D., 2008: Patterns of vegetation diversity in deep river valleys of the Bohemian Massif. Ph.D. Thesis, in English. - 126 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Vegetation in deep river valleys of the Bohemian Massif was studied from two viewpoints: from local perspective, trying to untangle effects of environmental factors on patterns of vegetation and species richness within the valleys, and from landscape perspective, putting species richness of topographically heterogeneous valleys into the context of surrounding homogeneous landscape.

Key-words:

landscape topographical heterogeneity, local species richness, spatial mass effect, species habitat specialization, vegetation-environment relationships.

Financial support:

Work on the thesis was supported by FRVŠ grant project 1838/2003 G4, financial funds of the Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia and the long-term research plan MSM 0021622416 (Masaryk University, Brno).

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

June 30, 2008

David Zelený

Preface

Czech scientists have a compulsive need for describing special landscape features as “the landscape phenomenon”. As a result, Czech scientific literature is rich for terms such as hill phenomenon, karst phenomenon, serpentine, loess, vulcanite or scree phenomenon and also phenomenon of frost hollows. Whenever there is some part of landscape somehow special, it gets its own name. For people abroad this may sound as a strange hobby, but in the context of the Czech landscape it seems to have perfect sense. Unless you are lucky or you know exactly where to go, travelling across Czech may give you the feeling that general landscape here is flat or at most softly undulating agriculture plain, alternating with areas of forest plantations. In such conditions, whatever is “different” is also “special”, so why not to produce a special term for that?

One of these “specialties” are deeply incised river valleys, commonly referred to as “the river phenomenon”. If you come from a country with mountainous and rugged landscape, you won’t feel that these valleys deserve such an attention - they are actually not so deep, not so large and not so wild compared to some of their colleagues in other parts of the world. However, in the context of the Czech landscape they are unique, and you don’t need to be an experienced scientist to recognize that. Deep river valleys are perfect place for trip, holidays or just a short escape from the rush of everyday live. My own experience with them started many years ago, when I frequently went for one or more day trip to valleys in the western Moravia, and not knowing why, these places attracted me to come back again and again. That’s why later I didn’t hesitate to choose vegetation of river valleys as the topic of my study and spent several years climbing up and down the valley slopes in several places of Czech. In this thesis, I will try to convince you at several places that it is important to study deep river valleys, because they are “the main source of the topographical heterogeneity in the middle elevations of the Czech Republic”, or that “there are no quantitative studies that test the predictions of the ‘river phenomenon’ concept”. All this is true, but - in reality, the main reason, why I studied deep river valleys, is because I like them and I enjoyed. That’s it!

Contents

General introduction	1
Paper 1	13
<i>Environmental control of the vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif</i>	
Zelený, D. & Chytrý, M. (2007) <i>Preslia</i> , 79 , 205–222	
Paper 2	17
<i>Pattern of species richness in the topographically complex landscape of deep river valleys in the Bohemian Massif</i>	
Zelený, D. & Chytrý, M., manuscript	
Paper 3	21
<i>Pattern of plant species richness along the gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift?</i>	
Zelený, D., Li, C.-F. & Chytrý, M., submitted manuscript	
Paper 4	25
<i>Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007)</i>	
Zelený, D. (2008) <i>Journal of Ecology</i> , in press	
General conclusions	29
Český souhrn	31
Acknowledgments	41
Curriculum vitae	43

General introduction

Vegetation-environment relationships

The main aim of studies dealing with vegetation-environment relationships is to reveal underlying ecological processes, resulting in appearance of given vegetation pattern in nature. Descriptive studies can untangle only correlative, i.e. not necessarily causal links in these relationships, as the latter are domain of experimental studies designed to separate the effect of the given environmental factor from the others. Still, inference based on descriptive studies is valuable, as it brings important insights into the potential processes. One of the most influential revolutions in vegetation ecology during the last century was development of direct and indirect ordination analysis (Whittaker 1956, Bray & Curtis 1957). Vegetation ecologists got a tool, allowing them to quantify the gradient-related patterns in vegetation, which are observed in the field but difficult to formulate in a non-verbal way. Fast development of computation power has resulted into today's situation when ordination analysis has become a standard for studies dealing with description of vegetation-environment relationships. However, there are still methodological challenges waiting to be solved, and recent state resembles situation of a wanderer at the crossroad: where to go, further or back? If going back, there are traditional ordination methods such as DCA or CCA, heavily used, but suffering from (for some people) not acceptable drawbacks, such as "lolly paper effect" in case of DCA, producing triangle or diamond shape of DCA ordination diagram as a result of detrending (Oksanen et al. 2006), or the fact that all ordination analyses assume bell-shaped response of species along gradients, even if this is in contrast to prevalence of asymmetric species response curves in real vegetation (Oksanen & Minchin 2002), or finally that most of ordination analyses perform poorly in case of very long ecological gradients (De'ath 1999). If going further, there are methods partly covered by fog, not commonly

used and not accessible in readily available software packages, such as non-metric multidimensional scaling (NMDS, Minchin 1987), promising nonparametric alternative to DCA (but see Hirst & Jackson 2007 for disagreement), or hot news such as fuzzy set ordinations (FSO, Roberts 2008). However, I believe that recent development and growing use of open source projects, mainly the R program (R Development Core Team 2008), may bring these methods to everyday use.

Environmental variables may be classified into direct, indirect and resource gradients (Austin & Smith 1989). Direct variables are those having direct effect on plant growth, such as temperature, soil pH and other soil characteristics. Some of them are relatively easy to measure (pH) and their effect may be directly attributed to some kind of ecological processes (for effect of pH on plants, see Tyler 2003). Indirect variables, such as altitude and other topographical variables, have no direct effect on plant growth, and their importance results from their correlation with some kind of direct or resource variable (e.g. in case of altitude is correlated to moisture, temperature or soil pH; slope and aspect are good surrogates for habitat irradiation). Resource variables are those consumed by plants, such as light or nutrients (e.g. nitrogen and phosphorus). Light conditions can be measured rather easily by several more or less precise methods: single estimate of canopy cover in forest can give rather good information about availability of light for the undergrowth, and this can be further improved for example by analysis of canopy photography using fish-eye lenses or by direct measurement using LyCor sensors. In contrast, measuring availability of nutrients in soil is not an easy task, as it has been shown that results of soil analysis for basic chemical compounds do not have to mirror real uptake and desire of plants for these compounds (e.g. Van Duren & Pegtel 2000); promising solution of this problem seems to be bioassay experiments, when selected phytometer is grown in the greenhouse conditions in collected soil samples and consequent chemical analysis of its tissue gives estimate of real nutrient potential of given stand (for grassland vegetation types see Köhler et al. 2001 or Wesche et al. 2007). Alternative solution in case that measured variables are missing is using some kind of species indicator values, e.g. Ellenberg values for basic ecological gradients such as moisture, nutrients, soil reaction, light, continentality and temperature (EIVs; Ellenberg et al. 1992) frequently used mainly by European vegetation scientists. Some of them proved to be useful surrogates of measured environmental factors (Schaffers & Sýkora 2000; Diekmann 2003), even if their application requires particular attention due to potential circularity in reasoning.

Local diversity patterns

Why there are more species here than there? This question is a traditional part of introductions to textbooks dealing with biodiversity, and its answer consists of a broad range of different theories and explanations (for such review, see e.g. Palmer 1994). But what is actually the reason we should care about diversity? In the middle of the last century, the argument was relatively simple, as one of the main paradigms ruling vegetation ecology of that time stated that “diversity begets stability” (see Ives 2005 for a thorough review). It implied that if something is more diverse, it is also more stable and hence less vulnerable to the damage by human activities. However, while earlier theoretical studies seemed to match this intuitive view (MacArthur 1955, Elton 1958), later studies, including experimental ones, failed to support it by reliable evidence. Nowadays, it seems that this paradigm is death. The focus of diversity studies shifted from pointing up the diversity hotspots to searching for underlying mechanisms, which are responsible for creating existing diversity patterns. It has been recognized that processes maintaining diversity are scale dependent (Levin 1992), and the scale issue is also reflected in the focus of individual studies, ranging from microscale, often subjected to manipulative experiments, up to large scale studies examining macroecological processes. Diversity pattern at the mesoscale level are subject of numerous local descriptive studies, which can reveal only correlative, not causal relationships between diversity and environment and inference based on these studies is often of local validity only. However, because experiments at the mesoscale are extremely difficult to perform, such studies are still useful, as they offer an opportunity to test, if the pattern observed in real natural situation is explicable by set of available hypothesis; if it is not, then such studies draw attention to discrepancies between theory and reality.

Similarly to ordinations techniques mentioned above, important step in the development of analytical tools for diversity modeling was introduction of methods such as Generalized Linear Models (GLM; McCullagh & Nelder 1989), Generalized Additive Models (GAM; Hastie & Tibshirani 1990) or Classification and Regression Trees (CART; Breiman et al. 1984). Another important development is the change in paradigms of modeling itself, from the original search for the only “true model”, best explaining collected data, to modeling based on the multimodal inference and information theory, mainly the measure called Akaike’s information criterion (AIC; Akaike 1973). This approach views modeling as “exercise in the approximation of the explainable information in the empirical data, in the context of the data being a sample from some well-defined

population or process” (Burnham & Anderson 2002). From this view, it is not so important to accept a single model with the best combination of predictors yielding the best explanatory power, because modeling itself is the way how to get deeper insight into the data structure. Again, availability of suitable software is essential for such developments.

Diversity and landscape topographical heterogeneity

Heterogeneity is considered to be one of the main drivers of biological diversity (Wiens 1976; Ricklefs 1977; Grime 1979; Tilman 1982; Huston 1994). Its importance is scale dependent, supposed to be highest at the mesoscale level (Sarr et al. 2005). Biodiversity at a particular site is expected to be affected by two aspects of environmental heterogeneity (Dufour et al. 2006): (1) the range of environmental variability influencing the number of available habitat types within the target site (“within-patch heterogeneity”) and (2) spatial configuration of habitats in the landscape surrounding the site (“patch-surrounding heterogeneity”). The first (within-patch) aspect of environmental heterogeneity is well established in ecological theory, both in equilibrium and non-equilibrium models (Sarr et al. 2005). Equilibrium models predict that heterogeneity increases the capacity for richness due to higher niche separation in more heterogeneous environment, enabling coexistence of more species (Tilman 1982, 1994). Non-equilibrium models connect the importance of heterogeneity to other processes, e.g. the increase of spatial variability due to disturbances (Naiman et al. 1993; Pollock et al. 1998). While numerous studies focused “within-patch” aspect of environmental heterogeneity considering various scales and taxonomic groups (e.g. Vivian-Smith 1997; Burnett et al. 1998; Lundholm & Larson 2003), the second aspect, considering spatial context of the patch, still lacks robust theoretical background and remains relatively untouched by both field and theoretical studies (Gabriel et al. 2005; Mayer et al. 2005; Dufour 2006; Kumar et al. 2006).

Species richness of plots surrounded by a heterogeneous landscape seems to be mediated by the combination of processes linked to regional species pool and dispersal limitation. First, in localities that encompass a greater range in local conditions, either because they are larger or because they are more heterogeneous for a given size, more opportunities exist for the establishment of species from the regional pool (Freestone & Harrison 2006), resulting into increase of local species pool (for definition of regional and local species pool, see Zobel et al. 1998). Second, larger local species pool can affect the within-patch alpha diversity via spatial mass effect or vicinism (Shmida &

Ellner 1984; Cantero et al. 1999) – species can grow in a less favorable habitat due to the input of propagules from a nearby, more favorable habitat. Metapopulation ecology puts this process into the framework of more general sink-source dynamic, with source population in favourable and sink population in not favourable habitats (Shmida & Ellner 1984; Pulliam 1988; review by Dias 1996). Close vicinity of various habitats close to each other may increase the role of spatial mass effect in determining local species richness in heterogeneous landscapes. The spatial mass effect is known to be an important determinant of species composition of successional communities (e.g. Novák & Konvička 2006), however, it seems that it may play important role also in the established communities (Cantero et al. 1999). Openness of community to enrichment by species via spatial mass effect may be dependent also on local environmental factors, e.g. productivity (Freestone & Harrison 2006).

Weak point of landscape scale diversity studies is availability of good-quality data, covering sufficient spatial range and available for various vegetation types. In this case, data compiled in large vegetation databases (such as the Czech National Phytosociological Database, Chytrý & Rafajová 2003) plays important role as a source of large amount of vegetation data. However, as recognized already by Mueller-Dombois & Ellenberg (1974), information about actual species richness in these data may be significantly biased due to mostly subjective design of sampling. Together with the fact that phytosociological relevés are not random samples and hence they cannot be treated by any statistical test of significance, this was the main argument put forward by Lájér (2007) against the use of these data for diversity-related studies. Still, I believe that if we use wise analytical approaches and shift our focus from testing null hypotheses to searching for diversity patterns, phytosociological data are valuable material for inference about diversity at the landscape scale. And realistically, there are, at least recently, no better data sets.

Deep river valleys as a model for study of vegetation diversity patterns

In the middle elevations of the Czech Republic, deeply incised river valleys form distinct geomorphological feature, with steep slopes and sharp upper edges contrasting to the otherwise flat or softly undulating surrounding landscape. Most of these valleys are of late Tertiary and early Quaternary origin, when the uplift of the Bohemian Massif resulted into increased erosion power of rivers (Kopecký 1996). Geomorphology of

these valleys was further shaped during Pleistocene periods of glaciation, when intensive frost weathering occurred as a result of periglacial climate (Kopecký 1996). Main abiotic features of these valleys are related to rugged topography and specific microclimatic conditions: steep slopes with exposed rocky outcrops, diversity of landform shapes, variability in slope aspect with sharp contrast between warm south and cold north facing slopes, and also frequent temperature inversions, resulting from the valley shape and pronouncing the contrast between cold and wet valley bottom and dry continental upper valley edges. Important biotic consequences of these features are (1) high diversity concentrated in these valleys due to concentration of various, often ecologically contrasting habitats, (2) occurrence of relict species, reflecting the role of valleys as a refuge during glacial and postglacial period, (3) function of river valley as migration corridors between mountains and lowlands, with migration of both downstream and upstream direction (the latter facilitated due to the frequent occurrence of suitable dry and warm habitats within the valleys in higher altitude), and finally also (4) conservation of vegetation less affected by human activities in hardly accessible sections of the valleys. Specific features of the vegetation pattern in these valleys were summarized under the heading “river phenomenon” in the descriptions provided by Czech vegetation scientists in the 1960’s (Blažková 1964; Jeník & Slavíková 1964).

Concentration of strong ecological gradients within limited space of the valley together with the fact, that these valleys are the main source of the topographical heterogeneity in the middle elevations of the Czech Republic, makes them an interesting model for studies searching for environmental correlates of vegetation and plant diversity patterns at the landscape scale.

Outline of the thesis

This thesis tries to describe the vegetation of deep river valleys from two different viewpoints: from local perspective, trying to untangle effects of environmental factors on pattern of vegetation and species richness within the valleys, and from landscape perspective, putting species richness of topographically heterogeneous valleys into the context of surrounding homogeneous landscape. Thesis consists of four papers – three case studies and one methodological study; one of them is already published, one is in press, one is submitted and one is a manuscript. These are the main questions covered by individual papers:

1. What is the relationship between species composition of vegetation and the main ecological gradients in deep river valleys?
2. Which environmental factors are the best predictors of the local species richness in these valleys and how can be diversity-environment relationship influenced by differences in regional species pool?
3. What is the effect of landscape topographical heterogeneity on the local species richness and which ecological processes may cause this effect?

Paper 1 (published in *Preslia*) brings quantitative description of the vegetation-environment relationships in deep river valleys, using data from two areas differing markedly in both climatic and floristic characteristics. Performance of two main groups of environmental variables, topographical and soil, as explanatory variables in models describing the vegetation patterns in these valleys is assessed by set of canonical correspondence analyses. Link between particular environmental variables and main ecological gradients is analyzed by correlation analysis with Ellenberg indicator values. New method was invented for analysis of joint effect of two environmental variables on vegetation, in this case of aspect and the height above river valley.

Paper 2 (manuscript) analyze the pattern of local species richness within two deep river valleys and its environmental correlates. Using General Linear Models, we built two sets of models, one using only spatial variables and aiming to arrive to spatially explicit model of species richness within the valley, and the second using ecological (topographical and soil) variables. Similarities and dissimilarities between the two valleys are interpreted in terms of local ecological processes and differences in composition of regional species pools. Local species richness is compared to the size of regional species pool for individual forest habitat types, using published estimates of species pool for particular habitat types, based on data from large vegetation database and modified by expert knowledge.

Paper 3 (submitted manuscript) tries to answer a more ambitious, general question: does the species richness change along the gradient of landscape topographical heterogeneity between heterogeneous river valleys and homogeneous surroundings? Observed pattern is interpreted as a result of fragmentation, spatial mass effect and alternatively also shift in habitat ecological conditions and processes related to the patterns of species richness along environmental gradients. Ratio of habitat generalists and specialists is used as an indication of spatial mass effect.

Paper 4 (*Journal of Ecology*, in press) describes correction of the method used for the assessment of species habitat specialization. The method was invented by Fridley et al. (2007) and is based on co-occurrence data from large vegetation databases. However, I found that the original algorithm does not give reliable estimates of habitat specialization, as the used additive measure of beta diversity is affected by the size of the species pool. I proposed correction of this method, supported by results of both simulated and real data analyses. Corrected version of the algorithm was used in Paper 3 for estimation of species habitat specialization.

References

- Akaike, H. (1973) Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. *Second International Symposium on Information Theory* (eds B. N. Petrov & F. Csaki), pp. 267–281. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Austin, M.P. & Smith, T.M. (1989) A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, **83**, 35–47.
- Blažková, D. (1964) Rozčlenění vegetace na údolních svazích v oblasti Orlické nádrže [Pattern of distribution of plant communities in the area of Orлік reservoir]. *Vegetační problémy při budování vodních děl [Vegetation issues related to the construction of water reservoirs]* (ed J. Jeník), pp. 21–37. NČSAV, Praha.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**, 325–349.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olshen, R.A. & Stone, C.J. (1984) *Classification and regression trees*. Wadsworth International Group, Belmont.
- Burnett, M.R., August, P.V., Brown, J.H. & Killingbeck K.T. (1998) The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. I. A patch-scale perspective. *Conservation Biology*, **12**, 363–370.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd edition. Springer, USA.
- Cantero, J.J., Pärtel, M. & Zobel, M. (1999) Is species richness dependent on the neighbouring stands? An analysis of the community patterns in mountain grasslands of central Argentina. *Oikos*, **87**, 346–354.
- Chytrý, M. & Rafajová, M. (2003) Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia*, **75**, 1–15.
- De'ath, G. (1999) Extended dissimilarity: a method of robust estimation of ecological distances from high beta diversity data. *Plant Ecology*, **144**, 191–199.
- Dias, P.C. (1996) Sources and sink in population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 326–330.

- Diekmann, M. (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 493–506.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A. & Buttler, A. (2006) Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography*, **29**, 573–584.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1–258.
- Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Freestone, A.L. & Harrison, S. (2006) Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity. *Ecology Letters*, **9**, 95–102.
- Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M. & Peet, R.K. (2007) Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology*, **95**, 707–722.
- Gabriel, D., Thies, C. & Tscharnke, T. (2005) Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **7**, 85–93.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- Hirst, C.N. & Jackson, D.A. (2007) Reconstructing community relationships: the impact of sampling error, ordination approach, and gradient length. *Diversity and Distributions*, **13**, 361–371.
- Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: the Coexistence of Species in Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ives, A.R. (2005) Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. *Ecological paradigms lost: routes of theory changes*. (eds K. Cuddington & B.E. Beisner). Elsevier Academic Press, USA.
- Jeník, J. & Slavíková, J. (1964) Střední Vltava a její přehrady z hlediska geobotanického [Middle tracts of the Vltava river and its dams from geobotanical aspects]. *Vegetační problémy při budování vodních děl [Vegetation issues related to the construction of water reservoirs]* (ed J. Jeník), pp. 67–100. NČSAV, Praha.
- Köhler, B., Ryser, P., Güsewell, S. & Gigon, A. (2001) Nutrient availability and limitation in traditionally mown and in abandoned limestone grasslands: a bioassay experiment. *Plant and Soil*, **230**, 323–332.
- Kopecký, A. (1996) The part played by denudation in forming the relief of the Bohemian Massif. *Seismicity, neotectonics and recent dynamics with special regard to the Territory of Czech Republic* (eds A. Kopecký, L. Loyda & P. Vyskočil), pp. 55–75. VÚGTK, Zdiby.
- Kumar, S., Stohlgren, T.J. & Chong, W. (2006) Spatial heterogeneity influences native and nonna-

- tive plant species richness. *Ecology*, **87**, 3186–3199.
- Lájer, K. (2007) Statistical tests as inappropriate tools for data analysis performed on non-random samples of plant communities. *Folia Geobotanica*, **42**, 115–122.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in Ecology: the Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology*, **73**, 1943–1967.
- Lundholm, J.T. & Larson, D.W. (2003) Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography*, **26**, 715–722.
- MacArthur, R.H. (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533–536.
- Mayer, P., Fischer, A. & Clemens, A. (2005) Environmental controls on plant species richness at different levels of spatial scale in a mountainous mixed forest. *New Research on Forest Ecosystems* (ed by A.R. Burk), pp. 75–92. Nova Publishers.
- McCullagh, P. & Nelder, P. (1989) *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London, UK.
- Minchin, P.R. (1987) An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, **69**, 89–107.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- Naiman, R.J., Decamps, H. & Pollock, M. (1993) The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, **3**, 209–212.
- Novák, J. & Konvička, M. (2006) Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering*, **26**, 113–122.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. (2002) Continuum theory revisited: what shape are species responses along environmental gradients? *Ecological Modelling*, **157**, 119–129.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P. & O'Hara, R.B. (2006) *Vegan: community ecology package version 1.6-10*. <http://cran.r-project.org/>.
- Palmer, M.W. (2004) Variation in species richness – towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**, 511–530.
- Pollock, M.M., Naiman R.J. & Hanley T.A. (1999) Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory. *Ecology*, **79**, 94–105.
- Pullian, H.R. (1988) Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist*, **132**, 652–661.
- R Development Core Team (2008) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at <http://www.R-project.org>.
- Ricklefs, R.E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, **111**, 376–381.
- Roberts, D.W. (2008) Statistical analysis of multidimensional fuzzy set ordinations. *Ecology*, **89**,

1246–1260.

- Sarr, D.A., Hibbs, D.E. & Huston, M.A. (2005) A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology*, **80**, 187–212.
- Schaffers, A. P. & Sýkora, K. V. (2000) Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 225–244.
- Shmida, A. & Ellner S. (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, **58**, 29–55.
- Taylor, G. (2003) Some ecophysiological and historical approaches to species richness and calcicole/calcifuge behavior – contribution to a debate. *Folia Geobotanica*, **38**, 419–428.
- Tilman, D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton Univ. Press.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.
- Van Duren, I.C. & Pegtel, D.M. (2000) Nutrient limitation in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. *Plant Soil*, **220**, 35–47.
- Vivian-Smith, G. (1997) Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology*, **85**, 71–82.
- Wesche, K., Nadrowski, K. & Retzer, V. (2007) Habitat engineering under dry conditions: The impact of pikas (*Ochotona pallasii*) on vegetation and site conditions in southern Mongolian steppes. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 665–674.
- Whittaker, R.H. (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, **26**, 1–80.
- Wiens, J.A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81–120.
- Zobel, M., van der Maarel, E. & Dupré, C. (1997) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, **1**, 55–66.

Paper 1

Environmental control of the vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif

David Zelený^{1,2} & Milan Chytrý¹

¹ *Department of Botany and Zoology, Masaryk University, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno, Czech Republic,*

² *Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic.*

Preslia, **79** (2007), 205–222

Environmental control of the vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif

David Zelený & Milan Chytrý

Abstract

The pattern of natural vegetation on non-calcareous soils in two deep river valleys of the Bohemian Massif (Vltava and Dyje rivers, Czech Republic) was analyzed in order to determine the main topographic and soil variables affecting the composition of the vegetation. Vegetation data together with topographic and soil variables were collected along transects down the slope from the upper edge to the bottom of the valley. The distribution of vegetation types within the valleys was described using cluster analysis and non-metric multidimensional scaling (NMDS). Effects of topographic and soil variables were compared using a set of canonical correspondence analyses (CCAs) with explanatory variable selection based on the Akaike Information Criterion (AIC). In order to describe the non-linear interaction between the two topographic variables, elevation and aspect, a new method (moving window CCA) was introduced. This method assessed the explanatory power of aspect at various elevations above the valley bottom. Results show that main vegetation coenoclines are correlated with two complex environmental gradients: the moisture–nutrient–soil reaction and light–temperature–continentality gradients. Soil variables are slightly better predictors of vegetation composition than topographic variables. Altogether, these variables explain 18.8–21.6% of the total inertia. Although soil development depends on topography, the variation jointly explained by both groups of variables is only 3.9–5.2%, indicating that each of these two groups of variables influences vegetation pattern in a different way. Variables selected by the most parsimonious model for the Vltava valley are aspect, soil pH, soil type fluvisol and soil depth. For the Dyje valley the same variables as in Vltava valley were selected except for soil depth, which was replaced by soil type cambisol. Aspect has a strong effect on vegetation on the middle slopes but not on the lower slopes of the valleys. The results of all analyses are similar between the two valleys, suggesting that similar patterns may also occur in other deep river valleys of mid-altitudes of the Bohemian Massif.

Key-words: canonical correspondence analysis, cluster analysis, deep river valleys, non-metric multidimensional scaling, moving window CCA, vegetation-environment relationships.

Paper 2

Pattern of species richness in the topographically complex landscape of deep river valleys in the Bohemian Massif

David Zelený^{1,2} & Milan Chytrý¹

¹ *Department of Botany and Zoology, Masaryk University, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno, Czech Republic,*

² *Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic.*

manuscript

Pattern of species richness in the topographically complex landscape of deep river valleys in the Bohemian Massif

David Zelený & Milan Chytrý

Abstract

Deep river valleys in the Bohemian Massif combine features of river corridors and landscapes with rugged topography, making the pattern of diversity within these valleys and processes possibly linked to this pattern more complex. We compared the pattern of local species richness within two climatically different deep river valleys in the Czech Republic and using General Linear Models we searched for the spatial and ecological (topographical and soil) variables best predicting this pattern. Additional correlation analyses used Ellenberg indicator values as surrogates for main ecological gradients and also compared local species richness with estimated size of species pool for particular forest habitat types. Spatial pattern of species richness show similarities between the valleys, with the highest richness located in the valley bottom and south or west facing upper valley edges. Models based on topographical and soil variables and correlation analysis using Ellenberg indicator values show important differences between valleys, with species richness best explained by soil pH in case of the Vltava valley and continentality in case of the Dyje valley. These differences are attributed to generally higher values of soil pH in Dyje valley as a result of warmer and dryer climate and also to differences in regional species pools between valleys.

Key-words: Akaike Information Criterion, Ellenberg indicator values, Generalized Linear Models, habitat types, species pool.

Paper 3

Pattern of plant species richness along the gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift?

David Zelený^{1,2}, Ching-Feng Li¹ & Milan Chytrý¹

¹ *Department of Botany and Zoology, Masaryk University, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno, Czech Republic,*

² *Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic.*

submitted manuscript

Pattern of plant species richness along the gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift?

David Zelený, Ching-Feng Li & Milan Chytrý

Abstract

Several processes, such as spatial mass effect and habitat fragmentation, are hypothesised to mediate the relationship between local (microsite) plant species richness and topographical heterogeneity of surrounding landscape. In topographically heterogeneous landscape with various habitats concentrated in close vicinity of each other, local species richness may be enriched for species from surrounding habitats due to the spatial mass effect (sink-source dynamic). Contrary to this, habitat fragmentation increasing with spatial heterogeneity may have negative effect on species richness. Spatial mass effect is assumed to be pronounced in communities with higher ratio of generalists, as generalists will more probably establish viable population at sink habitats. To reveal the pattern of local species richness along the gradient of landscape heterogeneity in middle elevations of the Bohemian Massif, we used 2551 vegetation plots stored in the Czech National Phytosociological Database. We developed analytical approach relating the pattern of local species richness within homogeneous vegetation groups to the gradient of landscape heterogeneity. Increase or decrease of species richness along increasing landscape heterogeneity was related to the changes in ratio of habitat generalists and specialists, and also to the changes in soil pH and nutrient availability estimated by Ellenberg indicator values. Generally, local species richness along the gradient of increasing landscape heterogeneity increases in the case of nutrient-poor vegetation types and decreases in the case of nutrient-rich vegetation types, with several exceptions. Nutrient-poor vegetation types, such as thermophilous and acidophilous oak forests, have also high proportion of habitat generalists, supporting the hypothesis that increased richness in heterogeneous landscape may be result of spatial mass effect. However, the same pattern may be alternatively explained by the shift in environmental conditions of habitat along increasing heterogeneity gradient, such as consistently increasing soil reaction and also increasing productivity of nutrient-rich vegetation types. In discussion, we weight available evidence and conclude that both set of explanation doesn't need to be mutually exclusive.

Key-words: alpha diversity, Central Europe, Ellenberg indicator values, landscape heterogeneity, soil reaction.

Paper 4

Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007)

David Zelený

Department of Botany and Zoology, Masaryk University, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno, Czech Republic, and Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic.

Journal of Ecology, in press

Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007)

David Zelený

Abstract

1. Fridley et al. (2007) introduced a technique of species habitat specialization assessment based on co-occurrence analysis of large species-plot matrixes, with a continuous metric (θ value) intended to reflect relative species niche width.

2. They used simulated data in order to demonstrate the functionality of the new method. I repeated their simulation and introduced three alternative scenarios with various patterns of species pool size along a simulated gradient. Results indicated that the co-occurrence based estimation of species niche width is dependent on the size of species pool at the position of species optima. This relationship was also revealed in an analysis of a real data set with Ellenberg indicator values as surrogates for environmental gradients.

3. I introduced a modification of the original algorithm, which corrects the effect of the species pool on the estimation of species niche width: the beta diversity measure based on additive partitioning was replaced with the multiplicative Whittaker's beta. Even after this, the method can satisfactorily recover the real pattern of species specialization only for unsaturated communities with a linear relationship between local and regional species richness.

Synthesis: This paper corrects the algorithm for co-occurrence based estimation of species specialization, introduced by Fridley et al. (2007), which was sensitive to the changes in species pool size along environmental gradients.

Key-words: additive partitioning, beta diversity, Ellenberg indicator values, generalists, habitat diversity, local-regional species richness relationship, simulation, specialists, theta value, Whittaker's beta.

General conclusions

The answers to the main questions outlined in the General introduction can be summarized in the following points:

1. Relationship between species composition of vegetation and main environmental factors within the valleys:
 - (a) vegetation in deep river valleys is structured along two main complex ecological gradients: the moisture–nutrients–soil pH and the light–temperature–continentality; the first one is related to the elevation above valley bottom, the second one is related to aspect;
 - (b) the effect of aspect is pronounced the most in the middle parts of the valley slopes, while being lowest at the shaded valley bottoms;
 - (c) among the other important topographical variables are (in addition to the elevation above valley bottom and aspect) slope and landform shape of the plot in downslope direction; among important soil variables are occurrence of Fluvisols, Cambisols and skeletal soils, soil depth and measured soil pH;
2. Relationship between local species richness and environmental variables within the valleys:
 - (a) the highest local species richness within the valley is located at the valley bottom and at the south and west facing upper edges of the valley slopes;
 - (b) soil pH is a strong predictor of species richness, but only in case of Vltava river valley with predominating acid soils with values of $\text{pH} < 4.5$; in case of Dyje valley, where the soils are generally more basic (perhaps as a result

of drier and warmer climate due to lower elevation), the effect of soil pH on species richness is negligible;

- (c) important factor related to the high local species richness in case of the Dyje valley is continentality, resulting probably from the higher proportion of continental species in regional species pool of Dyje valley due to its geographical location at the boundaries between Hercynian and Pannonian floristic district;
- (d) local species richness is positively correlated with the size of regional species pool estimated for particular habitat types (with exception of oak-hornbeam forests); this indicates that estimates of species pool size itself may be a good predictor of real local species richness;

3. Relationship between landscape topographical heterogeneity and local species richness of particular vegetation types:

- (a) generally, nutrient-poor vegetation types are more species rich in topographically heterogeneous landscape, while the opposite is true for nutrient-rich vegetation types;
- (b) nutrient-poor vegetation types (e.g. oak forests) have high proportion of habitat generalists, indicating that their higher species richness in heterogeneous landscape may be result of pronounced spatial mass effect;
- (c) the pattern of local species richness along the gradient of landscape topographical heterogeneity may be also attributed to the shifts in stand ecological conditions: at heterogeneous landscape, the stands have higher soil reaction (valid for almost all vegetation types), and also higher productivity (valid only for nutrient-rich vegetation types).

Additionally to the three case studies also one methodological study was included (Paper 4). It points up the problem of the method for estimation of species habitat specialization, as originally published by Fridley et al. (2007), showing that the result is affected by the size of species pool. Corrected version, using multiplicative beta diversity measure alternatively to the originally used additive measure, is proposed.

Český souhrn

Diverzita vegetace v hlubokých říčních údolích Českého masivu.

Pro hluboká ostře zaříznutá říční údolí, která jsou od okolních mělce zvlněných pahorkatin oddělená ostrou údolní hranou, se v české vegetační a krajinně ekologické literatuře ujal termín „říční fenomén“ (Jeník & Slavíková 1964; Blažková 1964). Ten je souhrnem následujících abiotických a biotických charakteristik: (1) různě strmé údolní svahy s vypreparovanými geologickými odkryvy dávají vyniknout fyzikálním a chemickým vlastnostem matečné horniny, která je mimo údolí často překryta několikametrovým zvětralinovým pláštěm; (2) zaklesnuté meandry mají za následek střídání svahů různých orientací, s prudkými mikroklimatickými kontrasty mezi chladnými severními a výslunnými jižními svahy; (3) převažující „V“ tvar říčních údolí má vliv na usměrnění vzdušného proudění a vytváření charakteristických teplotních inverzí; (4) údolí funguje jako migrační cesta, umožňující migraci nelesních společenstev a teplomilných druhů z nížin do vyšších nadmořských výšek a naopak sestup horských prvků do nížin; (5) údolí plnily funkci refugií pro druhy v klimaticky nepříznivých obdobích; a (6) některé úseky hlubokých údolí si díky špatné přístupnosti zachovaly vegetaci málo ovlivněnou lidskými zásahy. Shrnuto dohromady, hluboká říční údolí představují krajinný útvar s pestrou mozaikou vegetačních typů, která vznikla pod vlivem několika výrazných ekologických gradientů a díky tomu je zajímavým modelovým objektem pro studium vztahů mezi vegetací a faktory prostředí.

Cílem této práce je nahlédnout vegetaci hlubokých říčních údolí ze dvou hledisek: z lokálního hlediska, zabývajícího se popisem ekologických vazeb a prostorového uspořádání vegetace a druhové bohatosti v rámci údolí, a z krajinného hlediska, hledajícího

souvislost mezi druhovou bohatostí a gradientem topografické heterogenity, a to srovnáním druhové bohatosti jednotlivých vegetačních typů v rámci údolí a mimo ně. Dílčí studie hledají odpovědi na následující otázky:

1. Jaký je vztah mezi druhovým složením vegetace a faktory prostředí v rámci hlubokých říčních údolí?
2. Které prostorové a ekologické proměnné nejlépe vysvětlují rozložení diverzity rostlin v rámci údolí a jak je tento vztah ovlivněn velikostí a vlastnostmi species pool?
3. Jaký je vliv topografické heterogenity krajiny na lokální druhovou bohatost jednotlivých vegetačních typů a které procesy mohou být za tento vztah zodpovědné?

Studie č. 1: Vliv faktorů prostředí na vegetaci hlubokých říčních údolí Českého masivu

Cílem této studie je kvantitativní popis faktorů prostředí, které zásadním způsobem ovlivňují druhové složení a prostorové rozmístění vegetace v hlubokých říčních údolích Českého masivu s vyvinutými projevy tzv. „říčního fenoménu“. Problematika byla studována ve dvou klimaticky odlišných územích: údolí Vltavy v jižních Čechách a údolí Dyje na jižní Moravě. Data o vegetaci a proměnných prostředí byla sbírána na transektech vedených po spádnicí údolních svahů z horní hrany údolí k bázi svahu. Vegetační data byla analyzována kombinací shlukové analýzy a nepřímé ordinace (nemetrického mnohorozměrného škálování, NMDS). Vliv geomorfologických a půdních proměnných na vegetaci byl porovnáván sérií kanonických korespondenčních analýz (CCA) s metodou postupného výběru vysvětlujících proměnných založenou na Akaikeho informačním kritériu (AIC). Pro analýzu vlivu nelineárních interakcí mezi dvěmi proměnnými prostředí na vegetaci byla navržena nová metoda nazvaná „moving window CCA“. Tato metoda ukazuje, jak se mění vysvětlující síla jedné proměnné (orientace svahu) na složení vegetace se změnou druhé proměnné (výšky nad řekou). Hlavní směry variability ve vegetaci jsou v hlubokých říčních údolích korelovány s dvěma komplexními gradienty proměnných prostředí: vlhkost–živiny–půdní reakce a světlo–teplota–kontinentalita. Přímá ordinační analýza ukázala, že půdní faktory lépe korelují s druhovým složením vegetace než geomorfologie terénu, přičemž dohromady obě tyto skupiny proměnných vysvětlily 18.8-21.6% celkové variability v druhovém složení vegetace. Ačkoliv některé půdní a geomorfologické proměnné těsně korelují, množství

variability vysvětlené sdíleným vlivem obou skupin není příliš vysoké (3.9-5.2%), což znamená, že každá skupina proměnných ovlivňuje vegetaci poněkud jiným způsobem. Nejlepší (nejvíce parsimonní) model CCA pro údolí Vltavy vysvětluje druhové složení vegetace pomocí následujících faktorů: orientace svahu, půdní pH, přítomnost fluvizemě a hloubka půdy; pro údolí Dyje vypadá model podobně, jen faktor hloubka půdy je nahrazen přítomností kambizemě. „Moving windows CCA“ ukázala, že orientace svahu má na vegetaci vliv nejvíce ve střední části údolního svahu a nejméně při bázi svahu. Výsledky všech analýz ukazují výraznou shodu ve vztazích mezi vegetací a prostředím v obou říčních údolích, což naznačuje možnosti zobecnění popsaných vztahů i na další hluboká říční údolí Českého masivu.

Studie č. 2: Modelování druhové bohatosti rostlin v topograficky komplexní krajině hlubokých říčních údolí Českého masivu

Cílem této studie je popsat prostorové rozmístění druhové bohatosti rostlin v hlubokých říčních údolích a modelovat vztah druhové bohatosti k ekologickým (topografickým a půdním) proměnným prostředí. Zároveň byla provedena analýza srovnávací vztah mezi počtem druhů na jednotlivých plochách (lokální druhovou bohatostí) a odhadem velikosti species pool pro jednotlivé typy stanovišť. Pro účely této studie byly použity data z transektů vedených napříč údolními Vltavy a Dyje. Vztah mezi druhovou bohatostí vs. prostorovými nebo ekologickými vysvětlujícími proměnnými byl modelován zobecněnými lineárními modely (GLM); jednotlivé modely byly budovány postupným výběrem proměnných na základě Akaikeho informačního kritéria (AIC). Z prostorových proměnných je nejlepší relativní výška řekou, a to ve formě polynomu druhého řádu; druhou nejlepší proměnnou je orientace svahu. Druhově nejbohatší plochy se tedy v rámci údolí vyskytují při bázi údolních svahů a na jižně (Dyje) respektive západně (Vltava) orientovaných horních hranách svahů. V modelech zahrnujících ekologické proměnné vysvětlilo v případě Vltavy nejvíce variability půdní pH (47,4% celkové variability), zatímco na Dyji se pH chovalo jako velmi slabý prediktor (samo o sobě vysvětlilo 7,7% celkové variability). Pokud se půdní pH do modelů nezahrnulo, výběr proměnných byl u obou údolí do určité míry podobný (přítomnost fluvizemí a tepelný požitek plochy). Rozdílné chování druhové bohatosti ve vztahu k půdnímu pH může souviset s tím, že půdy na Vltavě jsou (zřejmě vzhledem k vyšší nadmořské výšce) obecně kyselejší, přičemž toxicita kyselých půd se obecně projevuje při $\text{pH} < 4,5$ (na Vltavě má nižší pH více než polovina ploch, na Dyji méně než třetina). Možným vysvětlením by mohl být

ale i rozdíl ve species pool jednotlivých oblastí: zatímco species pool Vltavy zahrnuje hlavně Hercynské druhy, species pool Dyje je díky geografické pozici na rozhraní Panonské a Hercynské oblasti nasycen Panonskými druhy s kontinentální tendencí. Porovnání druhové bohatosti a velikosti species pool ukázalo, že až na výjimky (dubohabřiny) platí pozitivní vztah mezi lokální druhovou bohatostí jednotlivých stanovištních typů a odhadovanou velikostí jejich species pool. Korelace druhové bohatosti a Ellenbergových indikačních hodnot potvrdila rozdíl mezi Vltavou a Dyjí – zatímco na Vltavě je druhová bohatost nejsilněji korelována s půdní reakcí, na Dyji je nejlépe korelována s kontinentalitou. Fytopografické rozdíly mezi flórami obou údolí mohou tedy překrýt lokální efekty těch ekologických faktorů, které mají obvykle zásadní vliv na druhovou bohatost (např. půdní pH).

Studie č. 3: Jsou změny v druhové bohatosti podél gradientu topografické heterogenity výsledkem prostorového mass efektu nebo posunu ekologických podmínek stanoviště?

Topografická heterogenita krajiny může mít přímý vliv na lokální druhovou bohatost jednotlivých vegetačních typů. Jedním z důsledků vysoké topografické heterogenity krajiny je nahlučení rozdílných stanovišť v těsné blízkosti. Výsledkem může být vyšší migrace rostlinných druhů mezi těmito stanovišti v rámci tzv. dynamiky propadu a zdroje: stabilní populace druhu na optimálním (zdrojovém) stanovišti může díky mass-efektu podporovat existenci nestabilních, přechodných populací na (propadových) stanovištích, na kterých by druh díky nepříhodným ekologickým podmínkám nebyl bez neustálého přísunu diaspor z okolí růst. Definujme si mikrolokalitu analogicky fytoecologickému snímku jako výsek vegetace daného biotopu o konstantní ploše. Mikrolokality v heterogenní krajině, kde jsou obklopené mozaikou různých biotopů coby potenciálních zdrojů diaspor, by mohly být díky tomuto procesu druhově bohatší než mikrolokality analogického biotopu v krajině homogenní. Opačný vliv na druhovou bohatost může mít jiný důsledek krajinné heterogenity, a tím je vysoká fragmentace jednotlivých biotopů. Teorie ostrovní biogeografie předpokládá, že čím je daný fragment biotopu menší a izolovanější, tím menší počet druhů se na něm bude vyskytovat. Celková nízká druhová bohatost daného fragmentu může negativně ovlivňovat i lokální druhovou bohatost jednotlivých mikrolokalit. V naší studii jsme použili rozsáhlý datový soubor, obsahujících 2551 fytoecologických snímků z České národní fytoecologické databáze, který zahrnuje

vegetaci různých lesních typů na gradientu topografické heterogenity krajiny, který je důsledkem výskytu hlubokých říčních údolí v jinak poměrně málo heterogenní krajině Českého masivu. Použily jsme statistickou analýzu, která umožnila popsat v rámci úzce vymezených relativně homogenních vegetačních typů vztah mezi druhovou bohatostí jednotlivých mikrolokalit (fytocenologických snímků) a topografickou heterogenitou okolní krajiny. Ukázalo se, že vztah mezi diverzitou a heterogenitou se liší podle produktivity daného vegetačního typu: oligotrofní vegetační typy (teplomilné a acidofilní doubravy) mají v heterogenní krajině systematicky vyšší druhovou bohatost než v krajině homogenní, zatímco pro eutrofní vegetační typy platí (až na výjimky) pravý opak. Zároveň s analýzou druhové bohatosti jsme se zaměřili i na poměr mezi stanovištními generalisty a specialisty v jednotlivých vegetačních typech. Publikované teoretické studie předpokládají, že vliv mass efektu je vyšší u vegetace s vyšší proporcí generalistů, kteří mají větší schopnost migrovat mezi stanovišti coby důsledek dynamiky zdroje a propadu. Naše výsledky ukazují, že vegetační typy, které jsou v heterogenní krajině druhově bohatší, mají zároveň vyšší proporci stanovištních generalistů, což je v souladu s výše zmíněným předpokladem teoretických studií. Homogenní vegetační typy, v jejichž rámci byly jednotlivé analýzy prováděny, byly definovány jako skupiny snímků shloučených na základě jejich podobnosti v druhovém složení, což garantuje podobnost v ekologických parametrech stanovišť jednotlivých snímků. I přes to se ale může stát, že v rámci této skupiny se budou stanovištní parametry jednotlivých mikrolokalit lišit, a pokud budou tyto rozdíly podél gradientu topografické heterogenity systematické, mohou mít samy o sobě za následek rozdíly v jejich druhové bohatosti. Analýza dvou proměnných prostředí, půdní reakce a produktivity (odhadované pomocí Ellenbergových indikačních hodnot), ukázala, že podobné systematické trendy se v datech skutečně vyskytují: půdní reakce je u téměř všech vegetačních typů systematicky vyšší v heterogenní než v homogenní krajině. Naopak v případě produktivity se dané trendy liší podle úživnosti stanoviště, a to tak, že jednotlivé vegetační typy se směrem do heterogenní krajiny stávají extrémnějším: oligotrofní typy jsou ještě chudší, mezotrofní a eutrofní typy se naopak směrem do heterogenní krajiny stávají ještě úživnějším. Po propojení pozorovaných rozdílů v ekologických podmínkách stanoviště se znalostí obecných vztahů mezi druhovou bohatostí a pH (pozitivní) a druhovou bohatostí a produktivitou (unimodální) se ukazuje, že odhalené trendy v druhové bohatosti podél gradientu topografické heterogenity je možné vysvětlit těmito rozdíly v ekologických podmínkách stanoviště docela dobře vysvětlit. Existují tedy dva alternativní soubory hypotéz, které

by mohly podat vysvětlení rozdílů v druhové bohatosti mikrolokality zasazené do kontextu topograficky heterogenní a homogenní krajiny.

Studie č. 4: Míra stanovištní specializace druhu stanovená na základě společného výskytu druhů ve velkých datových souborech je ovlivněna velikostí species pool: reakce na článek Fridley et al. 2007

Tato metodická studie vznikla při práci na předchozí studii (č. 3) a zabývá se korekcí metody stanovení míry stanovištní specializace druhu na základě dat z rozsáhlých vegetačních databází. Fridley et al. (2008) vytvořily efektivní metodu, která umožňuje stanovit míru, do jaké se daný druh chová jako stanovištní generalista nebo specialista. Metoda je založená na myšlence, že pokud se vegetace různých lokalit, na kterých se druh vyskytuje, navzájem výrazně liší, druh je spíše stanovištní generalista, tolerující širší spektrum ekologických podmínek. Naopak pokud se druh na různých lokalitách vyskytuje ve vegetaci stále se opakujícího druhového složení, bude se jednat o stanovištního specialisty s úzkou ekologickou nikou. Tradiční nevýhodou různých způsobů měření šířky druhové niky je nutnost vybrat ekologický gradient, ke kterému se bude šířka niky vztahovat; není ale zároveň snadné objektivně rozhodnout, podél kterého gradientu a proč by se druhová nika měla měřit. Velkou výhodou navržené metody je fakt, že je bezrozměrná a nevztahuje se přímo k žádnému z ekologických gradientů. Informaci o společném výskytu druhů na různých lokalitách je možné získat z rozsáhlých vegetačních databází, které jsou dnes často k dispozici, a výsledná míra, označovaná jako theta (θ), přímo odráží beta diverzitu druhového složení snímků obsahujících daný druh. Autoři otestovali robustnost nové metody simulačním modelem a následně ji použily v případové studii, kde vztáhli míru stanovištní specializace druhů s jejich vybranými funkčními vlastnostmi.

Při práci s touto mírou stanovištní specializace jsem došel k závěru, že metoda tak, jak ji byla původně navržena, podává zkreslený odhad reálné míry stanovištní specializace druhu. Upravené simulační modely ukazují, že vypočtené hodnoty specializace jsou ovlivněné velikostí species poolu vegetačních typů, ve kterých se daný druh vyskytuje. Pokud má druh v modelu úzkou ekologickou niku, ale vyskytuje se ve vegetaci která má velký species pool, výsledkem bude nadhodnocení simulované šířky niky tohoto druhu. Naopak, u druhů z vegetačních typů majících malý species pool tomu bude naopak. Vedle simulačního modelu ukazuje tento artefakt i analýza založená na reálných

datech: na základě datového souboru 43807 fytoecologických snímků z České národní fytoecologické databáze jsem spočítal míru specializace (θ) pro 705 druhů, a tyto hodnoty byly následně dány do souvislosti s Ellenbergovými indikačními hodnotami pro tyto druhy. Ukázalo se, že druhy v těch kategoriích jednotlivých Ellenbergových hodnot, které zahrnují větší množství druhů (větší species pool), mají na základě výpočtu míry stanovištní specializace širší niku než druhy z kategorií s malým počtem druhů. Teoretický rozbor ukázal, že podstatou problému je použití aditivní míry beta diverzity. Její nahrazení multiplikační mírou, jako je Whittakerova beta diverzita, závislost na velikosti species pool odstraňuje. I po zabudování navržené korekce do výpočetního algoritmu je daná metoda schopná odhadovat míru druhové specializace jen v případě nenasaturovaných společenstev, které mají lineární vztah mezi lokální a regionální druhovou bohatostí; empirické studie však ukazují, že nenasaturovaná společenstva se v přírodě vyskytují nejčastěji.

Obecné závěry

Odpovědi na jednotlivé otázky formulované v úvodu je možné shrnout do několika bodů:

1. vztah mezi druhovým složením vegetace a faktory prostředí:
 - (a) vegetace v hlubokých říčních údolích je strukturovaná podél dvou hlavních komplexních gradientů: gradientu vlhkosti-živin-pH a světla-teploty-kontinentality, přičemž první z těchto gradientů odpovídá výšce nad řekou a druhý orientaci svahu;
 - (b) vliv orientace svahu na složení vegetace je nejvyšší ve střední části údolního svahu, naopak nejnižší na zastíněné bázi svahu;
 - (c) mezi důležité topografické proměnné ovlivňující složení vegetace patří vedle výšky nad řekou a orientace i svažitosť a tvar plochy po svážnici; naopak mezi důležité půdní faktory patří výskyt fluvizemě, kambizemě a suťových půd, hloubka půdy a půdní pH;
2. vztah mezi lokální druhovou bohatostí a faktory prostředí:
 - (a) nejvyšší druhová bohatost v rámci říčních údolí je soustředěna při bázi údolních svahů a na jižně resp. západně orientovaných horních údolních hranách;

- (b) půdní pH je silným prediktorem druhové bohatosti, ale pouze v případě údolí Vltavy, kde převažují kyselejší půdy s hodnotami pH \leq 4.5; v údolí Dyje, které má (zřejmě díky nižší nadmořské výšce) bazičtější půdy, je vliv pH na druhovou bohatost malý;
 - (c) výrazným faktorem korelovaným s vysokou druhovou bohatostí je v případě Dyje kontinentalita, což je zřejmě důsledkem vyššího podílu kontinentálně laděných druhů ve species pool údolí Dyje díky jeho geografické poloze na rozhraní Hercynské a Pannonské fyto geografické oblasti;
 - (d) lokální druhová bohatost je pozitivně korelovaná s velikostí species pool pro jednotlivé stanovištní typy (s výjimkou dubohabřin), což ukazuje na to, že odhad velikosti species pool pro jednotlivá stanoviště může být sám o sobě dobrým prediktorem lokální druhové bohatosti;
3. vztah mezi topografickou heterogenitou krajiny a lokální druhovou bohatostí jednotlivých vegetačních typů:
- (a) obecně platí, že živinami chudé vegetační typy jsou v topograficky heterogenní krajině druhově bohatší než v topograficky homogenní krajině, zatímco u živinami bohatších vegetačních typů je tomu naopak;
 - (b) živinami chudé vegetační typy (doubavy) mají zároveň vysoké zastoupení stanovištních generalistů, což naznačuje, že jejich vyšší druhová bohatost v heterogenní krajině může být důsledkem zvýšené role prostorového mass efektu v heterogenní krajině (ten způsobuje, že druhová bohatost na daném mikrostanovišti je zvyšována přítomností druhů z okolních, ekologicky odlišných stanovišť, přičemž přetrvání těchto druhů na daném mikrostanovišti je možné jen díky intenzivnímu přísunu diaspor tohoto druhu z okolí);
 - (c) zároveň ale platí, že stanoviště daných vegetačních typů se od sebe v heterogenní a homogenní krajině liší některými ekologickými parametry, které samy o sobě mohou vysvětlit popsání rozdílů v druhové bohatosti: stanoviště v heterogenní krajině mají obecně vyšší půdní reakci (platí pro téměř všechny vegetační typy) a také vyšší produktivitu (platí pro živinami bohaté stanoviště).

Citovaná literatura

- Blažková, D. (1964) Rozčlenění vegetace na údolních svazích v oblasti Orlické nádrže. *Vegetační problémy při budování vodních děl* (ed J. Jeník), pp. 21–37. NČSAV, Praha.
- Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M. & Peet, R.K. (2007) Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology*, **95**, 707–722.
- Jeník, J. & Slavíková, J. (1964) Střední Vltava a její přehrady z hlediska geobotanického. *Vegetační problémy při budování vodních děl* (ed J. Jeník), pp. 67–100. NČSAV, Praha.

Acknowledgments

My thanks go first to my supervisor, Milan Chytrý, for having always opened doors for discussion, help and advice; I am sure that without his motivation combined with “kicking my ass”, I would not be able to finish what I started. The time of my study was schizophrenically cut into two parts, the period I spent in České Budějovice and the period I spent in Brno. The truth is that the best memories of my student life are the ones left in Budějovice, and the most energy working on this thesis I spent in Brno. Former Faculty of Biological Sciences had relaxed and family atmosphere and I am happy that I could experience that times. Special thanks go to Jan Lepš, Milan Štech and Karel Prach, great teachers, influencing my thinking about plants and vegetation: Jan Lepš was supervisor of my bachelor thesis, Milan Štech of my master thesis and Karel Prach agreed to be guarantee of my Ph.D. study. To Jan Lepš and Petr Šmilauer I’m also indebt for their statistical classes and further discussions on statistical topics, which left me equipped with useful knowledge of statistical magic. And it was also other members of the Department of Botany in our botanical villa “Na Zlaté stoce 1”, who did not make it easy for me to leave Budějovice for Brno. Many thanks go also to my friends Karel Boublík, Honza Douda and Martin & Petr Lepší for the time spent in the field and elsewhere; especially Karel helped me a lot with collecting the data and getting insights into the mysteries of phytosociology. It’s not easy to imagine great time spent in Budějovice without other my friends: Roman Hrdlička, Radka Ležalová, Tomáš Hájek, Marek Burian, Káťa Houdková-Kintrová, Tonda Volf and several others. Thanks also to Tomáš Pícek and Hana Šantrůčková for help with analysis of soil samples in their laboratory, and to Jirka Košnar who helped me a lot with determination of mosses. Brno became my second home, and I have to say that in the end it was not as hard as I originally thought. I’m happy for open and friendly atmosphere in our department, as well as stimulating discussions within our working group for vegetation

science. Special thanks go to JUICE-maker Luboš Tichý, not only because without JUICE 6.4 I can't imagine everyday life of vegetation scientist, but also for frequent discussions on various analysis-related as well as not analysis-related topics. Big thanks go also to Woody (Ching-Feng Li), not only for his help with analyzing data, field work and discussions, but also for cooking delicious (mostly :) Chinese goulash! And last but always first, I thank to my parents and grandma for their patience and continuous support during my never ending studies... this needs Czech translation: závěrem děkuji rodičům a babičce za trpělivost, se kterou mě po celou dobu mého nekonečného studia podporovali... konečně to vypadá, že končí sranda a začíná... možná ještě větší :) Díky!

Curriculum vitae

David Zelený, Mgr.

Born July 26, 1978 in Třebíč, Czech Republic

Education:

1996 – 1999: Faculty of Biological Sciences in České Budějovice, bachelor study under the supervision of prof. Jan Lepš (*Effect of biotically generated heterogeneity on the seedling recruitment in grasslands*).

1999 – 2002: Faculty of Biological Sciences in České Budějovice, master study under the supervision of Milan Štech and Milan Chytrý (*Factors influencing the vegetation in the Vltava river valley north of Zlatá Koruna, Czech Republic*).

2002 – (2008): Department of Botany, Faculty of Biological Sciences in České Budějovice, PhD study under the supervision of Milan Chytrý (Masaryk University Brno).

Work experience:

2001: participation on the project “*The influence of management changes and atmospheric deposition on the ecosystem quality in mountainous areas*” – collection and analysis of vegetation data (Dr. J. Květ, Institute of Botany, Czech Academy of Sciences);

2002: participation on the project “*Direct succession on previously arable land*”, CLUE – field work, vegetation sampling (Martin Bezemeer – NIOO, Heteren, Holland);

2001–2004: field vegetation mapping in three different parts of the Czech Republic – project NATURA 2000 (J. Wimmer – AOPK Č. Budějovice, J. Juříčka and D. Cigánek – AOPK Havlíčkův Brod);

October 2002 – February 2003: volunteer participation on the project of the New Zealand Department of Conservation, studying the browsing effect of introduced mammals on the regeneration processes of native beech forest – preparation and coordination of the local project in Rangataua forest in Tongariro National Park, establishment of experimental plots (Steve Deverell and Sean Husheer – Department of Conservation, Turangi, NZ);
2004–2005: participation on the project VISTA – *Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes* (prof. Jan Lepš, Faculty of Biological Sciences in České Budějovice);
September – November 2005: working stay in Taiwan, introduction of European vegetation survey methods in terms of *Taiwan national vegetation diversity inventory and mapping project* (invited by Forestry Bureau, COA);
September–December 2007 – working stay in Taiwan, field work as a part of the study for revealing the effect of cloud on diversity of mountain subtropical cloud forests, together with Ching-Feng Li (Masaryk University Brno).
from September 2005: research assistant at the Department of Botany, Masaryk University Brno (doc. Milan Chytrý, Masaryk University Brno).

Field experience:

except of Europe also northern Russia, Turkey, Morocco, New Zealand and Taiwan.

Research interests:

ecological processes maintaining diversity, analysis of data from large vegetation data bases, phytocoenology (mainly forest vegetation), ecology of subtropical forests, the effect of historical management on the vegetation during the postglacial period.

Publications in SCI papers:

- Zelený D.** (2008) Co-occurrence-based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007). *Journal of Ecology*, in press.
- Roleček J., Tichý L., **Zelený D.** & Chytrý M. (2008) Modified TWINSpan classification with the hierarchy respecting cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, in press.

- Zelený D.** & Chytrý M. (2007) Environmental control of vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif. *Preslia*, **79**, 205–222.
- Hájková P., Hájek M., Apostolová I., **Zelený D.** & Dítě D. (2007) Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires. *Journal of Biogeography*, **35**, 282–294.
- Hájek M., Tichý L., Schamp B.S., **Zelený D.**, Roleček J., Hájková P., Apostolová I. & Dítě D. (2007): Testing the Species Pool Hypothesis for mire vegetation: exploring the influence of pH specialists and habitat history. *Oikos*, **116**, 1311–1322.

Publications – others

- Zelený D.** (2008) Lesní vegetace v údolí Vltavy severně od Zlaté Koruny (okres Český Krumlov) [Forest vegetation in the Vltava river valley north of Zlatá Koruna (district of Český Krumlov)]. *Zprávy České Botanické Společnosti*, in press.
- Zelený D.** & Li Ch.-F. (2008) Ostrůvkovitý výskyt vegetace acidofilních úzkolistých trávníků v oblasti třebíčského žulosyenitového masivu [Patchy occurrence of dry acidophilous grasslands in the area of Třebíč's granosyenite pluton]. *Acta Rerum Naturalium*, in press.
- Zelený D.** (2008) “Taiwan? A mají tam vůbec nějaký les?” [“Taiwan? And is there any forests?”]. *Živa*, **56**, 17–19.
- Boublík K. & **Zelený D.** (2007) Plant communities of silver fir forests in southeastern Bohemia. *Tuexenia*, **27**, 73–90.
- Zelený D.** (2007) Výskyt vegetace širokolistých suchých trávníků svazu Bromion u Nové Vsi na Třebíčsku [Occurrence of broad-leaved semi-dry grasslands of the Bromion alliance close to village Nová Ves, district of Třebíč]. *Acta Rerum Naturalium*, **2**, 39–44.
- Zelený D.** (2007) Deep river valleys – one of the hot spots of biodiversity in Central Europe. *Yearly Journal of Taiwan Biodiversity Association*, **5**, 36–45 (in Chinese, translated from English by C.-F. Li).
- Zelený D.**, Šraitová D., Mašková Z. & Květ J. (2002) Management effects on a mountain meadow plant community. *Silva Gabreta*, **7**, 45–54.

Conferences:

- Zelený D.**, Li C.-F. & Chytrý M. (2008): Pattern of local plant species richness along the gradient of landscape topographic heterogeneity: result of spatial mass effect

- or shift in microsite environmental conditions? (European Vegetation Survey, 17th Workshop, Brno (Czech Republic), May 1–5 2008, oral presentation).
- Li C.-F., Tichý L., **Zelený D.** et al. (2008): Species richness pattern along the elevation gradient: is the mid-domain effect the only reason? (European Vegetation Survey, 17th Workshop, Brno (Czech Republic), May 1–5 2008, oral presentation taken by Ching-Feng Li).
- Roleček J., **Zelený D.**, Chytrý M. & Szabó A. (2008): Simple method of subset selection from large vegetation databases. (European Vegetation Survey, 17th Workshop, Brno (Czech Republic), May 1–5 2008, poster presentation held by J. Roleček).
- Veselá I., **Zelený D.**, Li C.-F. & Chytrý M. (2008): Bioassay experiment for assessment of site productivity in oak forests. (European Vegetation Survey, 17th Workshop, Brno (Czech Republic), May 1–5 2008, poster presentation held by I. Veselá).
- Zelený D.** (2007): R project: powerful tool for vegetation data analysis and visualization (The Fifth Symposium of Vegetation Diversity in Taiwan, Taipei, October 25, 2007, oral presentation).
- Zelený D.** & Chytrý M. (2007): Pattern of α - and β -diversity of vegetation in deep river valleys of Bohemia Massif (European Vegetation Survey, 16th Workshop, Rome (Italy), March 22–26 2007, poster presentation).
- Zelený D.** (2005): Formalized approaches to Central European phytosociology (Symposium of Vegetation Diversity in Taiwan, Taipei, September 9 2005, oral presentation).
- Zelený D.** (2004): Hluboká říční údolí jako objekt pro modelování vztahů vegetace a proměnných prostředí [Deep river valleys as an object for studies of vegetation-environment relationships] (conference of Czech Botanical Society in Prague, November 20–21 2004, oral presentation in Czech).