

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Pavel Suk

Primární sukcese – metody studia a možnosti pylové analýzy

Primary Succession – study methods
and pollen analysis opportunities

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Vojtěch Abraham, Ph.D.

Praha 2017

Prohlášení:

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

V Praze, dne 24. 8. 2017

Pavel Suk

Podpis:

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat svému školiteli RNDr. Vojtěchu Abrahamovi, Ph.D. za cenné rady, ochotu, trpělivost a čas, který mi věnoval. Děkuji také své rodině, která mě po celou dobu mého studia i psaní této práce všestranně podporovala. V neposlední řadě chci poděkovat Petře, že tu pro mě byla.

Abstrakt

Práce se zaměřuje na hlavní metody studia primární sukcese. Srovnává jejich výhody a nevýhody, škály jejich použití a výstupy, které přinášejí. Kvůli trvání sukcesního vývoje řádově ve stovkách let se mimo přímých metod studia v reálném čase často používá i nepřímá metoda – substituce prostoru za čas, využívající takzvané chronosekvence – společenstva různého sukcesního stáří tvořící sukcesní řadu. Nedodržení kritického předpokladu stejné trajektorie vývoje těchto společenstev vede často k nesprávným závěrům o průběhu sukcese. Práce představuje na příkladech tento problém a způsoby, jak mu předcházet a nabízí alternativní metodu – pylovou analýzu. Ta je v průměru používána pro větší prostorové i časové škály, částečně se ale se substitucí prostoru za čas škálově překrývá. Práce uvádí biasy pylové analýzy a způsoby jejich řešení/omezení a představuje opuštěné, částečně zatopené lomy jako vhodné prostředí pro použití této metody ke studiu sukcese na rychle rostlém limnickém sedimentu.

Klíčová slova: paleoekologie, pylová analýza, vegetační sukcese, substituce prostoru za čas, chronosekvence, opuštěné lomy

Abstract

This thesis focuses on the main study methods of primary succession. It compares their advantages and disadvantages, the scales of usage and the outputs they bring. Due to the duration of a succession development (in hundreds of years), indirect approach – space-for-time substitution using chronosequences (sites that differ only in age and make up succession series) is often used instead of direct study methods. Breach of the the critical assumption that all sites follow the same trajectory may lead to false conclusions about the successional development. This thesis presents examples showing this problem, ways to prevent it and offers an alternative method – pollen analysis. Pollen analysis is on average used for larger spatial and temporal scales but partially overlaps scales of space-for-time substitution. The thesis presents biases of pollen analysis and ways how to solve/limit them and introduces abandoned, partially flooded quarries as a suitable environment for the use of this method to study succession inferred from rapidly growing limnic sediment.

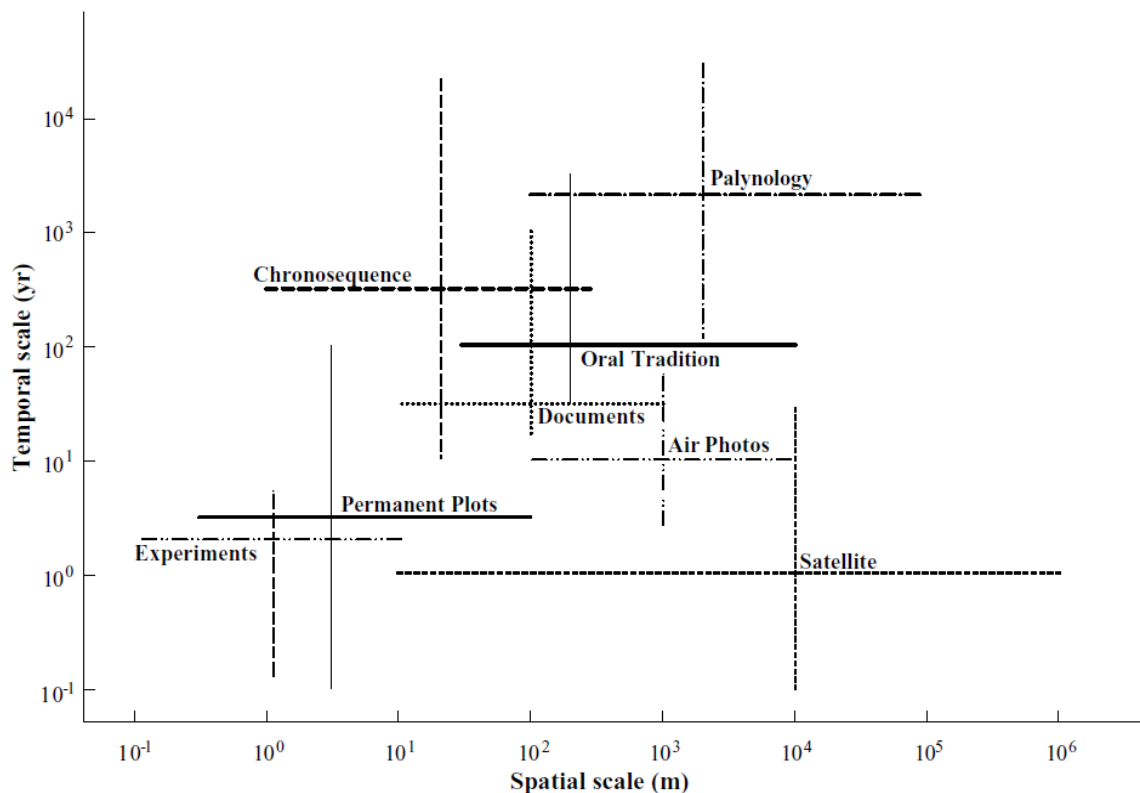
Key words: palaeoecology, pollen analysis, vegetation succession, space-for-time substitution, chronosequence, abandoned quarries

Obsah

1	Úvod	5
2	Sukcese obecně	7
3	Příklady primární sukcese.....	8
3.1	Primární sukcese na vulkanickém substrátu	8
3.2	Primární sukcese na substrátu po ústupu ledovce	10
3.3	Primární sukcese na písččných dunách	10
4	Metody studia sukcese	12
4.1	Manipulativní pokusy	12
4.2	Trvalé plochy	12
4.3	Substituce prostoru za čas.....	13
4.3.1	Příklady problematických studií	14
4.3.1.1	Sukcese na tillu po ústupu ledovce	14
4.3.1.2	Sukcese na písččných dunách.....	16
4.3.2	Shrnutí a Možnosti řešení	17
4.4	Pylová analýza	18
4.4.1	Biasy pylové analýzy.....	19
4.4.1.1	Pylové produktivity.....	20
4.4.1.2	Fagerlindův efekt	20
4.4.1.3	Zdrojová oblast pylu, disperze a vážení vegetace	20
4.4.1.4	Časové rozlišení.....	22
4.4.1.5	Taxonomické rozlišení	23
4.4.1.6	Zachování pylových zrn	25
4.4.2	Pracnost a časová náročnost	25
5	Obnova těžbou narušených lokalit	26
5.1	Spontánní sukcese v lomech	26
6	Pár slov o mé diplomové práci.....	28
7	Závěr.....	31
8	Seznam literatury.....	33

1 Úvod

Sukcese vegetace je dlouhodobý, mnohaletý proces (desítky, resp. stovky let), což je ale nepříjemnou komplikací pro jeho studium. Z tohoto důvodu se používají kromě přímého pozorování v reálném čase i jiné metody, které pokrývají delší časový úsek v rámci jedné studie. Ty jsou ovšem spojeny s určitými předpoklady, omezeními, nevýhodami a limity pro jejich použití. Nejpoužívanější metodou je substituce prostoru za čas využívající takzvané chronosekvence – společenstva různého sukcesního stáří tvořící sukcesní řadu. Kritickým předpokladem je shodný vývoj společenstev, stejnou rychlostí (postupný přechod mladších ve starší), působením stejných faktorů. Nedodržení předpokladů metody vedlo často k nesprávným závěrům o průběhu sukcese (Johnson a Miyanishi 2008). Nabízí se proto otázka použití jiné metody, která umožňuje nahlédnout vývoj vegetace v minulosti. Takovou metodou je pylová analýza. Ta je sice v průměru používána pro větší prostorové i časové škály, rozsah použití se však v těchto charakteristikách se substitucí prostoru za čas částečně překrývá, jak znázorňuje Graf 1.



Graf 1: Prostorové a časové škály studia primární sukcese. Linie vyjadřují normálně používaný rozsah pro jednotlivé metody. Tam, kde se kříží je použití nejčastější. Upraveno z Prentice (1992), Převzato z (Lawrence a Del Moral 2003)

Využití pylových dat jako proxy vegetace s sebou ale také nese biasy, nevýhody a omezení. V posledních desetiletích byly objeveny způsoby, jak některé biasy překonat, resp. omezit, což s sebou přináší lepší časové a prostorové rozlišení (Hicks 2003), tím pádem přesnější výsledky a potenciálně možnost použití metody pro kratší časové a menší prostorové škály. Jedním z předpokladů použití metody je přítomnost materiálu vhodného pro pylovou analýzu na lokalitě, kterou chceme studovat.

Tento předpoklad dobře splňují opuštěné těžební prostory, u kterých došlo k zatopení terénních depresí, zvláště lomy. Ty se v některých oblastech nacházejí rozestry v krajině velmi četně (Chuman 2008), na dně poskytují vhodné sedimentační prostředí, a díky malé velikosti vodní plochy jejich pylový záznam dobře zachycuje lokální vegetaci (např. pro vodní plochu s poloměrem 50 m je relativní zdrojová oblast pylu okruh asi 300-400 m) (Sugita 1994). Lomy byly a jsou v ČR navíc intenzivně vegetačně studovány (Řehounek et al. 2015) a pokud jsou zanechány spontánní sukcesi, mohou být biologicky zajímavé a sloužit jako refugia ohrožených druhů (Prach et al. 2011). Z těchto důvodů budou právě v minulosti těžbou narušené, později částečně zaplavené a spontánnímu vývoji ponechané lokality předmětem studia sukcese pomocí pylové analýzy v mé diplomové práci.

Cílem rešerše a obsahem následujících kapitol je tedy hlavně: popis metod studia primární sukcese a její příklady (studie, které tyto metody využívají), představení substituce prostoru za čas jako dominantní metody pro studium sukcese na delších časových škálách, problémů, které jí provázejí, studií, které touto metodou došly k nesprávným závěrům a jak toto nebezpečí minimalizovat. Představení pylové analýzy jako alternativní metody, rozebrání s ní spojených biasů a možností jejich překonání/omezení. Popis charakteristik těžbou narušených lokalit a sukcese, která v nich probíhá a pár slov o navazující diplomové práci.

2 Sukcese obecně

Sukcese je jedním z nejstarších a nejvíce zobecnovaných konceptů v ekologii (E. A. Johnson 1979; Pickett et al. 2009). Slovy jedné z mnoha definic se jedná o „nesezónní, směřovaný a spojitý proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů v určitém místě“ (Begon et al. 1997). Můžeme ji dělit na degradační, alogenní a autogenní, primární a sekundární.

Degradační sukcese se týká rozkladu odumřelé organické hmoty heterotrofními organismy. V poměrně krátkém časovém úseku (měsíců až let) dochází ke střídání jednotlivých druhů v závislosti na změnách struktury a dostupnosti postupně se vyčerpávajících nebo naopak nově vznikajících zdrojů. Celý proces končí úplnou mineralizací organické hmoty a zánikem společenstva (Begon et al. 1997).

Při alogenní sukcesi dochází k výměně druhů kvůli vnějšími vlivy zapříčiněným geofyzikálně-chemickým změnám. Dobrým příkladem je naplavování bahna v deltách řek, kde dochází k přírůstku až o 1 cm za rok. S postupným zvyšováním úrovně terénu oproti hladině moře dochází i k výměně druhů, jejichž rozšíření je limitováno odolností vůči zaplavení brakickou vodou při přílivu (Ranwell 1974).

Autogenní sukcese je zapříčiněna biologickými procesy, které modifikují podmínky prostředí a dostupnost zdrojů (světla, minerálních živin, vody atd.). Podle charakteru stanoviště ji můžeme dělit na primární a sekundární. Primární sukcese probíhá na holém neoživeném substrátu. Přírozeně se může jednat například o výlevy láv (části okolí sopek, sopečné ostrovy), oblasti obnažené po ústupu ledovce (např. Ledovcový záliv) nebo nově vzniklé písčné přesypy (např. u Michiganského jezera). Sekundární sukcese je v současné biosféře podstatně častější. Probíhá na místech, kde sice došlo (působením disturbance) k narušení nebo úplnému odstranění vegetace, ale byla zachována půda včetně semenné banky (např. lesní paseky, opuštěná pole, spáleniště) (Moravec 1969; Begon et al. 1997). K obnažení surového substrátu dochází poměrně velkou měrou vlivem člověka, především při důlních činnostech (doly, lomy, výsypky atd.). V těchto případech jde ovšem málokdy o učebnicové příklady primární sukcese, protože lomy i výsypky často obsahují skrývku se zbytky půd a navětralou horninou. Takový substrát lépe zadržuje vodu, obsahuje živiny, částečně i diaspory. Sukcese na těchto místech je tedy přechodem mezi sukcesí primární a sekundární (Chuman 2008).

3 Příklady primární sukcese

3.1 Primární sukcese na vulkanickém substrátu

Příkladem primární sukcese na vulkanickém substrátu je ostrov Mijakedžima asi 180 km jižně od Tokia. Primární sukcese lesa teplého mírného pásu zde byla studována jako sekvence čtyř různě starých vulkanických substrátů (16, 37, 125 a přes 800 let). Holý lávový substrát je nejprve kolonizován *Alnus sieboldiana*. Tento keř až malý strom do 12 m vzrůstu obohacuje půdu o dusík, který fixuje ze vzduchu, čímž facilituje kolonizaci *Prunus speciosa* a *Machilus thunbergii* (již klimaxový strom). Postupně dochází k ústupu *Alnus sieboldiana* a *Prunus speciosa* (kvůli neschopnosti těchto druhů zmlazovat v zástinu pod porostem) a kolonizaci *Castanopsis sieboldii* jenž nakonec, pravděpodobně díky své dlouhověkosti, převažuje nad *Machilus thunbergii* (Kamijo et al. 2002).

Jiný přístup ke studiu primární sukcese byl využíván na Hoře St. Helens po erupci v roce 1980. Na rozdíl od ostrova Mijakedžima zdejší studie nevyužívají několik erupcí, které se liší svým stářím, ale unikátní možnost sledovat sukcesní vývoj v reálném čase, od erupce až do současnosti. Tato lokalita je zajímavá především tím, že velmi intenzivní studium průběhu zdejší sukcese s využitím trvalých ploch a experimentálních metod (jako jsou například výsevy semen nebo přihnojování, více viz kapitola 4 Metody studia sukcese) umožňuje poznat nejdůležitější faktory prostředí a mechanismy, které se zde uplatňují.

Kvůli nepříznivým podmínkám většiny stanovišť (především vysychání povrchových vrstev substrátu během suché letní periody výrazně snižuje přežívání semenáčků, velmi malá dostupnost živin patrně nepředstavuje takový problém, jelikož umělé přihnojování semenáčků ovlivnilo jejich přežívání jen nepatrně) pokračuje sukcesní vývoj velmi pomalu a rostliny, které se objevují nejdříve, jsou obvykle vázány na specifická mikrostanoviště, která jim nabízejí určitou ochranu a zvýšenou dostupnost zdrojů (voda, případně minerální živiny).

Druhy rostlin, jejichž diaspory se dobře šíří (*Aster*, *Agroseris*, *Anaphalis*, *Antennaria*, *Hieracium albiflorum* a *Hieracium gracile*) obvykle postrádají schopnost se na substrátu uchytit, druhy, které by toho schopné byly (*Sitanion*, *Stipa*, *Spraguea*, *Eriogonum*, *Polygonum*, *Danthonia*) mají zase špatné disperzní schopnosti (Wood a Del Moral 1987; del Moral a Wood 1993). Míra izolace lokality spolu s různou schopností šíření semen jednotlivých druhů tedy určuje charakter počáteční vegetace. I malý nárůst vzdálenosti lokality od zdroje semen může

významně zmenšit množství druhů schopných její kolonizace, kvůli jejich špatným disperzním schopnostem (Del Moral 1998; Del Moral et al. 2005).

To podtrhuje význam role refugií. Jejich původní, přeživší druhy jsou sice pro kolonizaci bezvýznamné, ale tyto refugia poskytují lepší půdní podmínky, takže se na nich mohou uchytit a vytvořit populace pionýrské druhy. Ty jsou schopné kolonizace okolních ploch (pemza), ale vyznačující se obvykle špatnou schopností disperse na větší vzdálenosti (viz Wood a Del Moral (1987); del Moral a Wood (1993)). Svým šířením z refugií (už na relativně krátkou vzdálenost) významně urychlují sukcesí v jejich okolí. Ve větší vzdálenosti od refugií naopak převažují druhy s malými, větrem dobře šířenými semeny (Lawrence a Del Moral 2003).

Důležitý je také facilitační efekt rostlin („nurse plants“), které zachycují semena a napomáhají uchycování semenáčků (Wood a Del Moral 1987). *Lupinus lepidus*, rostlina která fixuje vzdušný dusík, facilituje kolonizaci obvykle až posmrtně, kdy za sebou zanechává volný prostor s obohacenou půdou (del Moral a Wood 1993). Její efekt je ale nejprve inhibiční (pro přežívání semenáčků) a až následně facilitační (pro růst uchycených semenáčků). Tento efekt se tedy liší v závislosti na části životního cyklu ovlivňovaných rostlin (Morris a Wood 1989).

Ohledně dalšího vývoje vegetace, Del Moral (1998) předpokládá, že vliv kompetice, který postupně vede ke konvergenci floristického složení napříč lokalitami, by mohly i do budoucna převážit náhodné efekty plynoucí z omezené schopnosti šíření. To si s časovým odstupem víceméně potvrzuje, když uvádí, že místy ke konvergenci došlo, nicméně počáteční náhodné efekty (spolu s lokálními disturbancemi a historickým vývojem) zůstávají silné a můžou výraznější konvergenci bránit (Del Moral 2009).

S postupem času (17 let po erupci) se stále zvyšovala pokryvnost, na rozdíl od druhové diverzity (Del Moral 1998). Del Moral (1998) tvrdí, že změny ve společenstvu lze očekávat až se objeví jehličnany a s nimi spojený výskyt ptáků, kteří napomohou disperzi semen. Také můžeme očekávat postupný ústup druhů vázaných na otevřená stanoviště a jejich náhradu stín snášejícími druhy. Asi o dekádu později Del Moral (2009) a Del Moral et al. (2010) popisují víceméně pokračující nárůst pokryvnosti. Nejvyšší diverzita byla v roce 2005, poté začal (v souladu s předchozím očekáváním) ústup pionýrských druhů ve prospěch druhů vytrvalých, stálezelených, spojený s jejím poklesem.

3.2 Primární sukcese na substrátu po ústupu ledovce

Primární sukcese na substrátu po ústupu ledovce byla poměrně intenzivně studována v Ledovcovém zálivu v Severní Americe. Ten představuje velkou oblast obnaženou pozoruhodně rychlým ústupem ledovce. Vyznačuje se relativně uniformním substrátem poměrně dobře známého stáří (till s vysokým obsahem karbonátů) a relativně malou diverzitou rostlin. (Bormann a Sidle 1990). Zdejší sukcesní řada je často citována jako příklad facilitativní sukcese, kdy velkou roli hrají N₂ fixující druhy rostlin: *Dryas drummondii* a především *Alnus sinuata*, které vylepšují stanovištní podmínky.

Sukcese lesa probíhá přibližně v tomto sledu: *Dryas drummondii*-*Salix* → *Alnus sinuata*-*Populus trichocarpa* → *Picea sitchensis*-*Alnus sinuata*-*Populus trichocarpa* → *Picea sitchensis*-*Tsuga heterophylla*-*T. mertensiana*, přičemž olše, která dominuje na nedávno obnažených místech je nahrazena smrkem sitkou po asi 80 letech (Bormann a Sidle 1990; Begon et al. 1997). Pod olšovým porostem se mění půdní reakce a dochází k akumulaci dusíku a organického uhlíku. V průběhu 35–50 let dochází v nejsvrchnějších horizontech k poklesu pH z 8,0 na méně než 5,0 a půdní profil pod padesátiletým porostem olše obsahuje 0,3 kg dusíku a téměř 4,0 kg organického uhlíku na čtvereční metr (Crocker a Major 1955). Tyto změny umožňují, aby se prosadily náročnější druhy dřevin, kterým následně olše v kompetici podléhá (Cooper 1923; Reiners et al. 1971; Connell a Slatyer 1977).

Interpretace pozorovaných společenstev jako takovéto chronosekvence, kde je sukcese řízena facilitací je ovšem zjednodušená a nesprávná, o čemž pojednává kapitola 4.3.1.1 Sukcese na tillu po ústupu ledovce.

3.3 Primární sukcese na písečných dunách

Písečné pobřežní duny byly jedním z vůbec prvních systémů, jehož sukcese byla podrobně studována. Velmi často citovaná studie je Cowles (1899), který zkoumal vegetaci na písečných dunách podél jižního břehu Michiganského jezera.

Jejich vznik je spojen s koncem posledního glaciálu. Před asi 12 000 lety se díky oteplení klimatu a ústupu ledovce zformovalo z tavných vod ledovcové jezero Chicago. Tento předchůdce dnešního Michiganského jezera měl přibližně stejný tvar, ovšem vyšší úroveň hladiny. Tím pádem toto jezero zabíralo větší plochu a v jižní části, kde se dnes nacházejí pobřežní duny, zasahovalo asi o 16 km dále do vnitrozemí. Jeho hladina se ve třech fázích

postupně snížila až na dnešní úroveň, které dosáhla asi před 2000 lety. Každá fáze rychlého poklesu hladiny za sebou zanechala bývalou pláž a sérii dun (Hill 1974).

Na základě vegetace rostoucí na sérii písčých dun různého stáří byla odvozena sekvence vegetačního vývoje, která je jako poměrně jednoduchá sukcesní řada jednoletek (např. *Cakile edentula*), na písek vázaných trav (především *Ammophila breviligulata*), topolů (*Populus deltoides*), borovic (*Pinus strobus* a *P. banksiana*) a dubů (*Quercus velutina*) prezentována v řadě učebnic ekologie (Johnson a Miyanishi 2008). Vývoj vegetace na písčých dunách je (stejně jako ten na sopečném substrátu a substrátu po ústupu ledovce) také udáván za příklad a doklad facilitačního modelu sukcese, kdy pionýrské druhy stabilizují dunu a mění stanovištní podmínky, čímž umožňují kolonizaci náročnějších druhů (Olson 1958; Connell a Slatyer 1977).

Existuje ovšem řada empirických důkazů, že takto prezentovaná sukcesní řada je silně zjednodušená a nesprávná. Stejně tak je možné zpochybnit facilitaci pozdějších druhů dřívějšími (Miyanishi a Johnson 2007; Johnson a Miyanishi 2008). Více viz kapitola 4.3.1.2 Sukcese na písčých dunách.

4 Metody studia sukcese

4.1 Manipulativní pokusy

Za účelem studia mechanismů, které řídí sukcesi je vhodné používat manipulativní experimenty. Při nich lze provádět výsevy semen (Novák a Prach 2010; Wood a Del Moral 1987), vysazování (Morris a Wood 1989) nebo naopak odstraňování (Wardle a Zackrisson 2005; St John et al. 2012) rostlin či přidávat (Wood a Del Moral 1987) nebo ubírat (imobilizovat) živiny. Díky tomu lze blíže poznat interakce nebo faktory ovlivňující sukcesní vývoj.

4.2 Trvalé plochy

Nejlepším způsobem studia sukcesního vývoje vegetace je přímé pozorování změn na trvalých plochách (Lawrence a Del Moral 2003). Výhodou je vysoké rozlišení, jak v prostoru, tak v čase. To umožňuje podrobně popsat vývoj vegetace na konkrétní lokalitě včetně takových detailů, jako je například prostorové rozmístění rostlin po ploše (preferenční kolonizace urč. mikrostanovišť atd.) nebo vztahy mezi nimi (facilitace, inhibice). Také lze studovat vliv faktorů prostředí (dostupnosti živin, světla atd., k tomu je vhodné současné použití s manipulativními experimenty) a efekty okolní krajiny (vliv izolace, fragmentace, semenného deště atd.) působící na vyvíjející se rostlinné společenstvo.

Tento způsob studia se dobře hodí pro iniciální fáze sukcesního vývoje, kdy jsou vegetační změny rychlejší (Prach et al. 1993). Nejlepší je studovat sukcesi od jejího počátku, jako v případě Hory St. Helens (viz kapitola 3.1 Primární sukcese na vulkanickém substrátu), kde je od výbuchu v roce 1980 už téměř čtyřicetiletá řada. Takové příležitosti jsou ale vzácné.

Výhodou je nízké riziko vyvození nesprávných závěrů o sukcesním vývoji (Johnson a Miyanishi 2008). Nevýhodou je, že jsme takto schopni postihnout jen tak dlouhý časový úsek sukcese, jako je trvání studie, respektive série studií. Z tohoto důvodu se pro časové škály desítek, stovek, či tisíců let musí používat jiné metody.

4.3 Substitute prostoru za čas

Když není možné (především z důvodu dlouhého časového trvání – změny v řádu desítek, stovek až tisíců let) použít přímá pozorování, je často používána nepřímá metoda – substitute prostoru za čas (space-for-time substitution). Tento přístup využívá takzvané chronosekvence, kdy je lokalita rozdělena na části (společenstva), lišící se svým stářím (tím, po jakou dobu zde probíhá sukcese). Jednotlivá společenstva mají reprezentovat řadu sukcesních stádií, k jaké bychom dospěli při pozorování nejmladší části po dobu, o jakou se liší od té nejstarší (Walker, Lawrence R., del Moral 2003; Pickett 1989).

Tento přístup je pro studium sukcese velmi dlouho (už Cowles (1899)) a velmi často (Pickett 1989; Johnson a Miyanishi 2008) využíván. Johnson a Miyanishi (2008) obdrželi 249 výsledků pro vyhledávání „chronosequence AND succession“ na Web of Science, při rozpětí let 2000–2007. Já jsem pro stejné časové období při stejných parametrech vyhledávání obdržel 264 výsledků. Pro stejně dlouhé období v letech 2009–2016 dokonce 655, což rozhodně nesvědčí o ústupu od používání této metody, spíše naopak.

Výhodou je, že substitute prostoru za čas umožňuje nahlédnout dlouhé sukcesní řady v rámci jedné studie (čímž může být také nápomocná ke generování hypotéz o sukcesním vývoji). Naopak nevýhodou metody je, že neposkytuje dostatečný detail pro odhalení mechanismů řídicích sukcesi a především to, že její správné použití vyžaduje splnění velkého množství obtížně nebo ne zcela dokonale splnitelných předpokladů. Kritickým předpokladem všech studií založených na chronosekvencích je, že starší společenstva ve svém vývoji prošla sérií sukcesních stádií, která odpovídají společenstvům mladším (Pickett 1989; Miyanishi a Johnson 2007). Pokud se společenstva na různě starých stanovištích vyvíjela odlišnými cestami nebo odlišnou rychlostí, pak rozdíly mezi nimi neodrážejí změny probíhající v čase při vývoji jakéhokoliv z nich. Závěry vyvozené z takovéto domnělé chronosekvence pak můžou být zcela zavádějící (Fastie 1995).

Problém odlišné historie stanovišť různého stáří (Pickett 1989; Fastie 1995) může být způsoben mnoha faktory: počátek sukcese v rámci odlišné sezóny (liší se teplota, vlhkost, semenné roky atd.), změna klimatu v průběhu času (globálně zvýšení teploty během 20. století o cca 0,6 °C, nárůst obsahu oxidu uhličitého a oxidů dusíku v atmosféře atd. (IPCC 2001)), odlišné složení substrátu, rozdíly v krajinném kontextu a topografii, nebo náhodné události. Všechny tyto skutečnosti ovlivňují kolonizaci stanovišť (intenzitu, druhové složení, přežívání)

a interakce, což může vést k rozdílným výsledkům sukcese (Matthews a Whittaker 1987; Lawrence a Del Moral 2003).

Většina článků ovšem dodržení zmíněných předpokladů buď vůbec netestuje, nebo se spokojí s tím, že všechna stanoviště sdílí podobný substrát nebo topografickou polohu. Nesplnění těchto předpokladů je ale velmi závažné a může vést ke zjednodušeným a nesprávným závěrům, jak ukazují následující příklady (Fastie 1995; Johnson a Miyanishi 2008).

4.3.1 Příklady problematických studií

Jako příklady studia primární sukcese s nesprávnými závěry kvůli použití chronosekvencí, jsem vybral Ledovcový záliv a písečné duny u Michiganského jezera. Oba jsou rozebrány v samostatných kapitolách 3.2 Primární sukcese na substrátu po ústupu ledovce a 3.3 Primární sukcese na písečných dunách. Obě lokality jsou studovány velmi dlouho a intenzivně a jsou často udávány jako klasické příklady v učebnicích.

4.3.1.1 Sukcese na tillu po ústupu ledovce

V kapitole 3.2 Primární sukcese na substrátu po ústupu ledovce je prezentován klasický pohled na sukcesi v Ledovcovém zálivu v podobě deterministického modelu postupného střídání jednotlivých společenstev (směsí dřevin) v rámci chronosekvence, kdy kolonizace novým druhem je umožněná předchozí facilitací. Jako doklad sukcese založené na facilitaci je brána studie vývoje půd (Crocker a Major 1955) např. v Begon et al. (1997), která popisuje modifikaci půdních podmínek působením olší a tím umožněnou následnou kolonizaci smrku. Tato studie byla ovšem sama založena na substituci prostoru za čas.

Chapin et al. (1994) studoval klíčení semen a semenáčky. Dospěl k závěru, že vegetace každého sukcesního stadia inhibuje klíčení jak olše, tak smrku, přičemž odebrání povrchové vrstvy opadanky zlepšilo klíčení a přežívání semenáčků (zvláště u olše). Ačkoli čistý efekt solitérních olší na poblíž přesazené smrkové semenáčky byl facilitativní, olše také inhibuje jejich růst přes kompetici o živiny v půdě. Facilitační efekt olše na smrk může být také způsoben usnadněním vytvoření ektomykorhizy. Půdy pionýrských stanovišť totiž zpravidla postrádají mykorhizní houby. Nejsilnější facilitační efekt olše na smrk nastává ovšem až v okamžiku, kdy semenáčky, do té doby rostoucí pod zapojeným olšovým porostem, olši předrůstají a na přísun světla reagují zvýšeným tloušťkovým přírůstem.

Tento efekt uvolnění pozoroval také Fastie (1995), který studoval vývoj stanovišť pomocí dendrochronologie. Zjistil, že tři nejstarší stanoviště se liší od všech ostatních. Na mladších stanovištích měly smrky napřed úzké, nahuštěné letokruhy (rostly pod zápojem olše) a následně letokruhy širší vlivem vyššího přísunu světla poté, co předrostly olši. Na starších stanovištích nejsou patrné známky takového potlačení a uvolnění. Smrk se tam tedy zmlazoval na volné ploše, nikoli až po olši.

Faktor, který se zdá být pro rozdíly ve vývoji stanovišť rozhodující je vzdálenost od zdroje semen (dospělých, plodících stromů patřících dřevin). Zatímco u nejstarších stanovišť byla vzdálenost od refugií plodících smrků pouze 1,2–4,0 km, u mladších stanovišť byla 7,5–34,0 km a pokud bychom uvažovali pouze plochy s alespoň deseti plodícími stromy na hektar, pak dokonce 23–27 km. Mladší plochy byly proto kolonizovány malými semeny olší, vrb a topolů s lepší schopností šíření (Fastie 1995), děšť semen olše a smrku byl v pionýrském stádiu zanedbatelný (Chapin et al. 1994).

Olše (*Alnus sinuata*) byla navíc důležitou dřevinou až na místech obnažených po roce 1840 a *Populus trichocarpa* na místech obnažených po roce 1900. Průběh sukcese těchto různých stanovišť je odlišný a netvoří jednu chronosekvenci, ze které by bylo možné odvozovat zobecnění o zákonitostech dlouhodobého vývoje (Fastie 1995). Sukcesi určují vlastnosti druhů a nedá se vysvětlit jediným faktorem nebo mechanismem (facilitací) (Chapin et al. 1994).

Zajímavé je, že Begon et al. (1997) sám upozorňuje, že: „zda jednotlivá společenstva rozmístěná v prostoru skutečně představují různá stadia sukcese, musíme posuzovat velmi opatrně.“ V dalším odstavci ovšem navazuje příkladem Ledovcového zálivu, kde sice uvádí, že: „vrcholová vegetace sukcese samozřejmě závisí na místních podmínkách“, a že „na méně odvodňovaných svazích nemusí sukcese vždy vrcholit smrkovo-tsugovým lesem“, jinak ovšem prezentuje zcela nekriticky různá společenstva jako chronosekvenci ukazující sukcesní řadu, kde „jednou ze základních sil řídících tuto sukcesi je proměna půdních podmínek, vyvolaná raně kolonizujícími organismy“ (*Dryas, Alnus*).

4.3.1.2 Sukcese na písčných dunách

V kapitole 3.3 Primární sukcese na písčných dunách je prezentován klasický pohled na vývoj vegetace pobřežních písčných dun u jižního pobřeží Michiganského jezera. Ten je založen na hypotéze, že společenstva dun tvoří chronosekvenci, kdy druhy společenstev starších stanovišť úspěšně kolonizují pouze společenstvo jim v chronosekvenci předcházející, které svým působením facilituje jejich příchod. Takto postupně dochází ke změně stanovištních podmínek (světelných a půdních) a k vývoji směrem od pionýrských společenstev k mezofilnímu klimaxovému lesu. Vývoj je deterministický, na všech lokalitách se postupem času střídají stejné fáze. Hlavními řídicími faktory jsou čas, který určuje, v jaké fázi sukcesního vývoje se lokalita nachází a klima, určující podobu klimaxového společenstva. Ostatní faktory jsou neprávem přehlíženy jako nedůležité, ačkoli, jak dokládají četné studie, mohou hrát zásadní roli (Miyanishi a Johnson 2007).

Nahrazování druhů v sukcesní řadě probíhá jinak, než prezentuje klasický model (*Cakile edentula* → *Ammophila breviligulata* → *Populus deltoides* → *Pinus strobus* a *P. banksiana* → *Quercus velutina*). *Cakile edentula* roste především na holém písku pláží, poblíž břehu, kde dochází na podzim a v brzkém jaře k pravidelným disturbancím vysokými vlnami. Ty jsou tímto druhem také využívány jako hlavní způsob šíření semen (Payne a Maun 1981). Vytrvalá *Ammophila breviligulata* naproti tomu roste na plážích mimo dosah vln a v dunách. Habitaty těchto druhů jsou od sebe tedy odděleny prostorově, nikoli časově (Miyanishi a Johnson 2007). *Populus deltoides* se zase generativně šíří jen na vlhká místa, nikoli na plochy porostlé *Ammophila breviligulata*. Zároveň díky svému rychlému růstu do výšky a adventivním kořenům semenáčky dobře odolávají ukládání písku, takže lze najít vzrostlé topoly na dunách, ačkoli by semenáčky na (v povrchových vrstvách) tak suchém místě nepřežily (Poulson 1999 podle Miyanishi a Johnson 2007).

Klíčení semen a přežívání semenáčků středně a pozdně sukcesních druhů, jako jsou *Juniperus communis*, *Pinus strobus* nebo *Quercus rubra* na mladých (30 let) dunách, kde roste *Ammophila breviligulata* je úspěšné, navzdory nepříliš vyvinuté půdě. Šíření těchto druhů limitují jiné faktory, především dostupnost a disperze semen, predace semen, nebo jejich vysušení a usychání semenáčků (Lichter 2000). Vývoj půd (díky působení sukcesně mladších společenstev) tedy v tomto případě nelze považovat za rozhodující faktor brzdící sukcesí.

Rychlost sukcese závisí na řadě faktorů, jako je dostupnost semen a jejich disperze a predace, nebo počasí. Tyto faktory jsou v čase dosti proměnlivé a jejich kombinace může ústít v epizodické uchycování rostlin, například *Ammophila breviligulata* (Huiskes 1977) nebo *Pinus strobus* a *Pinus resinosa* (Lichter 2000). Jednotlivé lokality se potom samozřejmě liší počátečními podmínkami pro kolonizaci a tím pádem i její úspěšností.

Faktor, který je v tradičním schématu zcela přehlížen jsou disturbance. Přitom vichřice, požáry, gradace hmyzích herbivorů, pastva, sešlap nebo odnos a ukládání písku působením vln či větru mohou hrát zásadní roli, navracet společenstvo do ranějších sukcesních stadií, tvořit mozaikovitou strukturu v krajině a zvyšovat diverzitu (Reice 1994). Silný vliv eolického transportu písku při východním pobřeží Michiganského jezera dokládají vrstvy fosilních půd z pozdního Holocénu (posledních 1500 let) pohřbené pískem v rámci dun (Loope a Arbogast 2000).

Z textu výše plyne, že klasická interpretace průběhu sukcese dun je zjednodušující a problematická. Miyanishi a Johnson (2007) uvádí, že ačkoli jsou si autoři učebnic ekologie zpravidla problémů vědomi, hlavním důvodem, proč tato interpretace přetrvává může být absence konceptu, který by ji nahradil. Dominantním faktorem prostředí, alespoň u mladších dun je eolický transport písku. Ten je sice ovlivněn vegetací, ale spíše v tom smyslu, že vegetace, která zpomaluje vítr tak způsobuje vypadávání zrn písku a růst duny, než že by ji zpevňovala a facilitovala kolonizaci druhů méně odolných vůči sedimentaci písku.

Navrhují proto rámec využívající poznatky z geomorfologie, o vývoji dun, a znalosti fyziologických a populačních vlastností rostlin. Model spojující sedimentaci a erozi písku na příslušných stanovištích s odolností rostlin vůči těmto vlivům, Dech a Maun (2005) ostatně popisují silnou závislost složení rostlinného společenstva na míře sedimentace písku v daném místě, by tak mohl lépe vypovídat o vegetačním vývoji.

4.3.2 Shrnutí a Možnosti řešení

Je patrné, že sukcesní vývoj lokalit může být daleko složitější než jednoduchá, stále stejná řada za sebou se v čase opakujících společenstev. O vztahu již etablovaných a nově příchozích druhů Connell a Slatyer (1977) předpokládají, že facilitační model sukcese (nutnost vylepšení podmínek stanoviště ranějšími sukcesními druhy před kolonizací druhů náročnějšími) se bude uplatňovat především při primární sukcesí, kde substrát ještě nebyl ovlivněn činností

organismů. Naopak při sukcesi sekundární by ranější druhy měly na kolonizaci druhů náročnějších působit neutrálně nebo jí brzdit.

Z příkladů primární sukcese, které jsem uvedl lze za odpovídající facilitačnímu modelu považovat pouze příklady ze sopečného substrátu (ale *Lupinus* komplexní efekt), na tillu nebo písčích byl přes poměrně drsné podmínky vliv spíše neutrální, komplexní nebo negativní model zde z důvodu schopnosti později sukcesních druhů kolonizovat nepřipravený substrát neplatí.

Použití chronosekvencí je relativně nejvhodnější, když je vývoj společenstev konvergentní, mají nízkou biodiverzitu, druhy se rychle střídají a četnost i intenzita disturbancí jsou malé. Naopak pro druhově bohatá silně disturbovaná společenstva s pomalým divergentním vývojem je použití nejméně vhodné (Walker et al. 2010).

Zmíněné příklady jasně ukazují riziko použití substituce prostoru za čas. Opakovaně došlo k „pospojování“ společenstev do jedné chronosekvence, za předpokladu jejich konvergentního, deterministického vývoje, řízeného dominantním faktorem – časem (klíma konstantní, uplatnění facilitace a zanedbání ostatních faktorů), a na základě takové představy k vyvození mylných závěrů (Johnson a Miyanishi 2008). To ukazuje na nutnost důkladného zkoumání faktorů, které ovlivňují sukcesi, historie konkrétních stanovišť, vlastností jednotlivých druhů (Matthews a Whittaker 1987). Nezbytné je připuštění si rizik, která plynou z prostorové (jiné okolí, geologické, půdní nebo topografické prostředí) a časové (jiné klíma, počáteční rok sukcese, náhodné jevy) odlišnosti stanovišť a testování vlivu těchto faktorů.

Za tímto účelem je nanejvýš vhodné kombinovat chronosekvence s dalšími metodami (Lawrence a Del Moral 2003). Johnson a Miyanishi (2008) doporučují současné použití trvalých ploch, jak to dělá například Prach et al. (2013), experimenty mohou vyvrátit neověřené a mylné předpoklady o fungování společenstva (Lichter 2000) a dendrochronologie (Fastie 1995) nebo pylová analýza (Jackson et al. 1988) zase mylné představy o historickém vývoji.

4.4 Pylová analýza

Pylová analýza je paleoekologická metoda, využívající zástupná data (proxy data) – složení a zastoupení pylových zrn, případně dalších palynomorf, jako jsou spory nižších rostlin, hub, pozůstatky řas, sinic nebo bezobratlých (Jankovská a Komárek 2000; Van Geel 2002; Smol 2008), jako zdroj informace o vlastnostech prostředí v minulosti. Jejím základem jsou tři vlastnosti pylových zrn:

- 1) Pylová zrna různých rostlinných taxonů jsou od sebe odlišitelná na základě jejich morfologie
- 2) Díky odolnému sporopoleninu obsaženému v exině vydrží ve vhodném prostředí morfologické struktury pylových zrn nepoškozené po tisíce až miliony let
- 3) Odolnost sporopoleninové vrstvy umožňuje razantní chemickou preparaci, takže je možné separovat pylová zrna z organických i anorganických sedimentů (Jankovská 1997).

Vhodným materiálem pro pylovou analýzu jsou chronologicky ukládané sedimenty rašelinišť, limnické sedimenty, případně půdy nebo antropogenní sedimenty (např. jímky). Po odběru vzorků z profilu dochází k razantní chemické preparaci pylových zrn ze sedimentu a následně k jejich determinaci a počítání pod mikroskopem – z každého vzorku získáme tzv. pylové spektrum. Chronologicky seřazená, procenticky vyhodnocená a graficky znázorněná pylová spektra tvoří pylový diagram. Jeho interpretace je finálním výstupem pylové analýzy (Jankovská 1997).

Pomocí pylové analýzy můžeme zjistit řadu informací o minulosti. Například: složení vegetace a její vývoj v minulosti (McLeod a MacDonald 1997) vývoj klimatu (Davis et al. 2003), vliv člověka na krajinu a způsob jejího využívání (Gauthier et al. 2010; Kozáková et al. 2015; Hjelle et al. 2012; Sköld et al. 2010), epizodické události, jako je např. náhlý populační pokles způsobený patogenem (Allison et al. 1986), geografický původ medu používaného ve středověku v Belgii ke slazení (Deforce 2010) nebo nám může pomoci při paleolimnologických studiích (Karst a Smol 2000).

4.4.1 Biasy pylové analýzy

Pylová analýza je klíčová metoda pro studium parametrů prostředí v minulosti. Poskytuje ale pouze zástupná (proxy) data, což s sebou nese řadu omezení, nevýhod a systematických chyb. Zvláště pokud chceme provádět kvantitativní, nikoli pouze kvalitativní rekonstrukce (zajímá nás kromě druhového složení i zastoupení druhů) je potřeba rozumět vztahu pylových dat jako proxy a parametrů prostředí (vegetace, využívání krajiny, klima), které reprezentuje a biasy pylové analýzy překonat nebo alespoň omezit. Pozn.: rozsáhlou problematiku pylových produktivit, disperze, vážení vegetace, velikosti sedimentační pánve a zdrojové oblasti pylu řešila podrobně Pavlína Šourková resp. Fořtová ve své bakalářské (Šourková 2012) a diplomové (Fořtová 2016) práci, bude jí zde tedy věnován menší prostor.

4.4.1.1 Pylové produktivity

Různé druhy se liší v množství jimi produkovaného pylu. Anemogamní rostliny typicky produkují větší množství pylu než rostliny entomogamní. Množství pylu urč. taxonu v pylovém záznamu tedy proporcčně neodpovídá jeho abundanci ve vegetaci. Pro kvantitativní rekonstrukce vegetace je proto nutné znát pylové produktivity jednotlivých taxonů. Nejčastěji se používají relativní pylové produktivity – PPEs (pollen productivity estimates) z procentuálních pylových dat. Ty jsou vztaženy k referenčnímu taxonu s hodnotou 1, který by měl být široce rozšířen, aby šly pylové produktivity z různých oblastí vzájemně porovnávat, měl by být průměrný z hlediska pylové produkce, s velkým rozptylem hodnot, jak ve vegetaci, tak v pylovém záznamu. Pro studie zahrnující byliny se nejčastěji používají Poaceae (Broström et al. 2004, 2008).

PPEs můžeme získat na základě moderních vzorků pylu z pylových polštářů nebo pylových pastí a vegetačních dat (Davis et al. 2013). Pylové produktivity ovšem závisí na podmínkách prostředí (klíma, oslunění atd.) a mezi regiony se liší. To přináší otázky ohledně pylového taxonu Poaceae, který zahrnuje více druhů, jejichž výskyt v krajině není rovnoměrný a pylové produkce se mohou lišit (Broström et al. 2008). Když zkoumáme minulost, vždy předpokládáme, že platí princip aktualismu – pylové produktivity by měly být v minulosti pro příslušné druhy stejné jako dnes, nicméně nebylo stejné klíma a s ním se mohly měnit i pylové produktivity, byť ve stejném regionu.

4.4.1.2 Fagerlindův efekt

Vlivem použití procentuálních (relativních) vegetačních a pylových dat vzniká problém nelinearity vztahu mezi abundancí vegetace a pylovým záznamem. Pylový záznam taxonu není ovlivněn jen jeho vlastní abundancí ve vegetaci, ale i abundancí taxonů ostatních. Dochází ještě k většímu podhodnocení taxonů s malou produkcí pylu, a naopak nadhodnocení taxonů s produkcí vysokou. Tento jev se nazývá Fagerlindův efekt (Prentice a Webb 1986).

4.4.1.3 Zdrojová oblast pylu, disperze a vážení vegetace

Definovat zdrojovou oblast pylu je základní problém pylové analýzy (Seppä a Bennett 2003). Vzhledem k tomu, že drobné částice jako jsou pylová zrna se mohou šířit větrem kilometry daleko a navíc se pylová zrna různých druhů liší svou velikostí a disperzní schopností, je tento problém i poměrně komplikovaný (Gaillard et al. 2008). Jeho řešení

je ovšem nezbytné k tomu, aby vegetační rekonstrukce provedené na základě pylové analýzy dávaly smysl, protože ekologické jevy jsou škálově závislé (Davis 2000).

K určení prostorového měřítka, v jakém pyl „snímá“ vegetaci v heterogenním prostředí, slouží koncept relevantní zdrojové oblasti pylu (RSAP = relevant source area of pollen) (Sugita 1994). Ta je definována jako oblast, za kterou se dále nezlepšuje korelace mezi uloženým pylem a vzdálenostně váženou abundancí vegetace (viz následující odstavec). Vzhledem k tomu, že rostliny přispívají svým pylem do záznamu vahou podle své vzdálenosti, je už za určitou hranicí informační příspěvek vegetace minimální. Tuto vzdálenost simuloval Sugita (1994) v umělé krajině pro lesní světliny ($r = 2$ m) na 50-100 m, pro malá jezera ($r = 50$ m) na 300-400 m a pro středně velká jezera ($r = 250$ m) na 600-800 m. Ačkoli z tohoto území pochází podle modelu jen 30-45 % uloženého pylu, je tato část za předpokladu stálého pylového pozadí dostatečná k odvození složení lokální vegetace. Výsledky simulací dále ukazují, malou variabilitu ve složení pylu pro velká jezera ($r = 750$ m) i při heterogenní vegetaci (Sugita 1994). Rozdíly v uloženém pylu mezi malými pánvemi tudíž odráží lokální rozdíly vegetace. Tato zjištění využil Sugita později při konstrukci modelu pro rekonstrukci vegetace – LRA (Landscape Reconstruction Algorithm) (Sugita 2007a, 2007b) viz dále.

Vážení vegetace

Při interpretaci pylového záznamu je potřeba si uvědomit, že množství pylu, kterým rostliny přispívají závisí na jejich vzdálenosti (čím vzdálenější, tím méně přispívají). K zohlednění této skutečnosti slouží vážení vegetace. Sofistikovaným způsobem, který zohledňuje kromě vzdálenosti uvažuje i disperzní vlastnosti pylových zrn, je Prentice-Sugita model (Prentice 1985; Sugita 1993). Původně Prentice (1985) navrhl model vhodný pro rašeliniště nebo mokřady, kdy po uložení můžeme zanedbat horizontální pohyb pylových zrn. Sugita (1993) ho následně upravil pro vodní plochy, kde dochází k promíchávání a následně uložení do sedimentu na dno.

Prentice-Sugita model musí být jako každý model oproti reálné situaci zjednodušující, například předpokládá, že sedimentační pánve je kruhový otvor v korunách vegetace uniformní výšky, disperze směru je ve všech směrech rovnoměrná a dominantním prostředkem disperze pylu je nad korunami stromů vítr a pod nimi gravitace. V reálném světě nebudou tyto předpoklady zcela splněny, tvar sedimentační pánve nebude kruhový, výška korun bude různá,

určitý směr větru bude převažovat (v našich podmínkách zpravidla SZ) a pyl může být transportován také například vodou (Sugita 1994; Gaillard et al. 2008).

Kvůli transportu pomocí vody by například aluviální sedimenty neměly být používány pro palynologické studie, protože v nich obsažený pyl může být spláchnut z velké dálky proti proudu a jeho složení spíše odráží způsob sedimentace (velikostní frakci) než okolní vegetaci (Fall 1987). Naproti tomu zatopené bývalé lomy mnohdy přítoky vůbec nemají, takže jsou jejich sedimenty vhodné pro palynologické studie, protože neobsahují tuto nežádoucí, vodou dopravenou složku pylu.

Výše zmíněné biasy (kromě pylu transportovaného vodou) řeší model pro rekonstrukci vegetace – LRA (Landscape Reconstruction Algorithm). Ten se skládá ze dvou částí. REVEALS (Regional Estimate of VEgetation Abundance from Large Sites) odhaduje složení regionální vegetace na základě pylových dat z velkých lokalit (jezer) (Sugita 2007a). Druhou složkou je LOVE (Local VEgetation Estimates), ten na základě „spočítaných“ profilů z malých pánví, jejich RSAP, PPEs pro jednotlivé taxony a regionálního složení vegetace, které je výstupem předchozího modelu odhaduje složení lokální vegetace (Sugita 2007b). Tyto modely by šly teoreticky využít pro mé zájmové lokality v kombinaci s nedalekým rybníkem Velké Dářko, který by jakožto velká sedimentační pánev zachycoval regionální složku pylu. Problém ovšem představuje nestejně dlouhý sediment a mělo by také být použito více lokalit „velkých jezer“ – 2-5.

4.4.1.4 Časové rozlišení

Kvůli zodpovězení otázky po délce časového úseku, který představuje část sedimentu je významným přínosem pro paleoekologické studie možnost datování pomocí radioizotopů. Nejběžnější je radiokarbonová metoda využívající radioaktivní izotop uhlíku ^{14}C (poločas rozpadu 5730 ± 40 let). Ten vzniká v atmosféře z izotopu dusíku ^{14}N vlivem kosmického záření a je přítomen v poměrně stálém poměru vůči stabilním izotopu ^{12}C . Obsažen v CO_2 je přijímán rostlinami a vstupuje do potravního řetězce. Za života organismu koncentrace v jeho těle odpovídá prostředí. Po jeho smrti se vlivem radioaktivního rozpadu postupně snižuje, čehož se využívá pro datování. Tato metoda je vhodná pro vzorky do cca 40 000 let stáří (Smol 2008). Pro vzorky mladší cca 200 let je problematická vlivem spalování fosilních paliv a jaderných testů, které ovlivnily koncentrace ^{14}C v atmosféře.

K datování mladších sedimentů do cca 150 let stáří lze použít nestabilní izotop olova ^{210}Pb (poločas rozpadu 22,26 let). Ten vzniká radioaktivním rozpadem radonu ^{222}Rn v atmosféře, odkud je přenášen na zemský povrch a akumuluje se v sedimentech., kde postupně dochází k jeho rozpadu na stabilní izotop ^{206}Pb . Předpokládá se stálost spadu ^{210}Pb na povrch sedimentu a jeho imobilita v sedimentu. Lze použít k datování v podstatě všech sedimentů, které přirůstají, např. limnických (Smol 2008; Appleby a Oldfield 1992 podle Adamová 1994).

Pro lepší časové rozlišení je potřeba volit rychle rostlé sedimenty a použít husté vzorkování jádra – méně než po 1 cm (Hicks 2003). Po odatování vzorků následuje sestavení modelu závislosti věku na hloubce (age–depth model). Tato křivka může vypadat vlivem změn v rychlosti sedimentace různě. Přesnost modelu závisí na hustotě odatovaných vzorků v rámci profilu a použitém modelu. K zjištění přesnosti různých technik lze využít např. varvity – vrstevnaté sedimenty u kterých lze rozlišit jednotlivé roky (Telford et al. 2004).

4.4.1.5 Taxonomické rozlišení

Slabou stránkou pylové analýzy je nízké taxonomické rozlišení (Seppä a Bennett 2003). Často nejsme schopni na základě morfologie pylových zrn odlišit jednotlivé druhy, ale pouze jejich skupiny či rody, nebo je situace ještě horší, jako například u čeledí Poaceae nebo Cyperaceae. Jedním z možných postupů v našich středoevropských podmínkách je kombinovat dva nejpoužívanější klíče Beug 2004 a Punt 1974-2009 (Beug 2004; Punt et al. 1974-2009; Abraham 2014) a pro určování pylových zrn do pylových typů používat vždy ten, který pro danou skupinu nabízí jemnější rozlišení (užší pylové typy). Tento přístup sice poskytuje o něco lepší výsledky než při použití jednoho klíče, ale problém špatného taxonomického rozlišení a nestejnocennosti pylových typů, kdy některé představují pouze jeden druh a jiné podstatně širší skupinu druhů, nevyřeší. Perspektivní může být použití pokročilých metod světelné mikroskopie nebo analýz DNA pylových zrn (Seppä a Bennett 2003).

Rozlišení tradiční světelné mikroskopie je limitováno difrakcí světla (na překážkách, které jsou velikostně srovnatelné s vlnovou délkou světla, dochází k jeho ohybu, tím pádem není hranice světlo/tma ostrá, protože část světla dopadá i za objekt) asi na 250 nm. Jemnější morfologické znaky jsou proto pod klasickým světelným mikroskopem nepozorovatelné. Lepší rozlišení poskytuje skenovací elektronová mikroskopie, ta ovšem vyžaduje složitou přípravu vzorků a je nepraktická. Pokročilé metody světelné mikroskopie, jako je konfokální mikroskopie, resp. nejmodernější metody superrezoluční světelné mikroskopie kombinují

vysoké rozlišení mikroskopie elektronové s praktičností klasické mikroskopie světelné. Pomocí těchto metod je možné pozorovat detaily povrchu pylových zrn a vytvářet 3D modely. Můžeme tak rozlišit podobná zrna různých druhů v rámci problematických skupin, jako jsou například trávy (Salih et al. 1997; Sivaguru et al. 2012, 2016).

Nikoli morfologicky, ale pomocí analýz DNA obsažené v pylových zrnech by mělo být možné od sebe rozlišit jednotlivé druhy, teoreticky i populace. Takové informace by bylo možné kromě taxonomie využít ke zmapování genetické diverzity, evoluce genomu, popisu šíření druhů např. po skončení posledního glaciálu (Parducci et al. 2005) nebo rozlišení pylu z místního a vzdáleného zdroje. DNA sice časem degraduje, což ztěžuje analýzy a časový rozsah proveditelnosti do minulosti je omezený, ale měl by pokrývat poslední interglaciál (Bennett a Parducci 2006) a podařilo se extrahovat DNA z pylových zrn starých 150 000 let (Suyama et al. 1996) Používanou metodou je například „DNA barcoding“ – metoda využívající krátké genetické markery pro taxonomické zařazení (Hebert et al. 2003), aplikovatelná na fosilní pyl (Bell et al. 2016).

Analýzy fosilní sedimentární DNA (sedimentary ancient DNA – *sedaDNA*) jsou využívány zpravidla pro doplnění jiných paleoekologických metod jako je pylová nebo makrozbytková analýza (determinovány jsou makroskopické zbytky rostlin uložené v sedimentu, oproti pylové analýze mají lokálnější původ). Výsledky těchto metod se překrývají jen částečně, proto je dobré je kombinovat a získat tak lepší záznam minulosti. Analýzy *sedaDNA* sice odhalily oproti pylové nebo makrozbytkové analýze méně taxonů, přinesly ale informaci o těch, které jsou pylovou analýzou obtížně zjistitelné například kvůli jejich morfologické nerozlišitelnosti, malé pylové produkci nebo malému zastoupení ve společenstvu (Winther Pedersen et al. 2013; Parducci et al. 2015). Pro zpřesnění a rozšíření výsledků *sedaDNA* je klíčový rozvoj používaných metod analýz DNA a například doplnění o použití druhově specifických primerů (Parducci et al. 2013; Bell et al. 2016).

Ke zlepšení představy o paleoenviromentálních podmínkách lze využít nepylové palynomorfy. Jejich využití není snad kvůli chybějícím jednoduchým klíčům, zvyšování časové náročnosti studie, potřebě odborníků nebo neseznámenosti palynologů s jejich přínosy příliš časté. Nicméně například sinice vypovídají o nedostatku dusíku nebo přidaném fosforu – vliv člověka, spory urč. druhů hub o požárech, hnojení nebo erozi, u parazitických hub zase o přítomnosti jejich hostitele atd. (Jankovská a Komárek 2000; Van Geel 2002; Smol 2008).

4.4.1.6 Zachování pylových zrn

Ač je exina pylových zrn díky sporopoleninu velmi odolná, může být narušena řadou faktorů – chemickou oxidací, mechanicky, vysokou teplotou nebo působením mikroorganismů. Její tloušťka, tvar (povrch), obsah a chemické vlastnosti sporopoleninu a tím pádem i odolnost a míra zachování pylových zrn se mezi taxony liší. Například olše a líska mají odolná pylová zrna (Havinga 1967), naopak zastoupení modřínu (*Larix*) je vždy velmi podhodnoceno kvůli malé pylové produkci (Jankovská 1997) a špatné schopnosti pylových zrn přetrvávat v sedimentech vlivem velmi tenké exiny (Neishtadt 1957 podle Blokhina a Bondarenko 2011). Rozdíly ve schopnostech přetrvávání pylových zrn by měly být uvažovány při vegetačních rekonstrukcích (Li et al. 2009).

4.4.2 Pracnost a časová náročnost

Postup určování a počítání pylových zrn pod světelným mikroskopem se od počátku metody (1916) principiálně nezměnil. Je to časově náročná práce, která navíc vyžaduje, aby ji prováděl odborník, který dokáže pylová zrna spolehlivě determinovat. Logickým vyústěním jsou snahy o automatizaci tohoto procesu. Základním předpokladem použitelnosti automatického určovacího a počítacího systému je spolehlivé určení/rozlišení dostatečného počtu pylových typů (Stillman a Flenley 1996; Holt a Bennett 2014). Stillman a Flenley (1996) předpokládají, že pro úspěšné použití metody v kvarterní paleoekologii je potřeba rozlišení alespoň čtyřiceti pylových typů, čehož tehdejší studie zdaleka nedosahovaly (6 pylových typů s 98,4% přesností). Novější studie již dosahují lepších výsledků: 13 pylových typů se 100% úspěšností (Li et al. 2004), 17 pylových typů s přesností 96.49% (Ticay-Rivas et al. 2011) nebo dokonce 30 pylových typů s 86.94% přesností (Daood et al. 2016), stále ale nedosahují potřebných čtyřiceti druhů. I tak se nabízí určité aplikace. Například Tcheng et al. (2016) dokázali ve své studii rozlišit podobná pylová zrna *Picea mariana* a *Picea glauca* (druhy se liší svojí ekologií a proto je rozlišení jejich pylu důležité pro paleoklimatické rekonstrukce) s 83.61% úspěšností, což je srovnatelné s výsledkem odborníka.

Vzhledem k rychlému pokroku lze očekávat, že v příštích desetiletích dosáhnou automatické systémy potřebného rozlišení a budou moci být prakticky využívány paleoekologickými studiemi (Holt a Bennett 2014). Významně urychlí pylovou analýzu, umožní počítat vyšší pylové sumy, ve více vzorcích, na vícero stanovištích a s větší rozlišovací schopností a objektivitou (Stillman a Flenley 1996).

5 Obnova těžbou narušených lokalit

Celosvětově bylo těžebními aktivitami přímo ovlivněno kolem 1 % povrchu souše (Walker 1999). V České Republice to je okolo 0,8 % státní rozlohy (Prach et al. 2011). Těžba má dramatické dopady na životní prostředí od degradace až destrukce přírodních ekosystémů po negativní vliv na lidské zdraví prostřednictvím znečištění vzduchu a vod (Palmer et al. 2010). Silně degradované nebo zničené přírodní ekosystémy ztratily svou biodiverzitu a většinu ekosystémových služeb a jejich obnova je dlouhodobý proces (Prach a Tolvanen 2016). Problematické člověkem narušených míst a jejich obnovy se věnuje poměrně mladá vědecká disciplína – ekologie obnovy, někdy též z angličtiny (restoration ecology) překládaná jako restaurační ekologie. Nejjednodušším a nejlevnějším způsobem obnovy je využití spontánní sukcese (Řehounek et al. 2015). Spontánní sukcesí ponechané lokality mají vyšší přírodní hodnotu než lokality technicky rekultivované a mohou sloužit jako refugia pro vzácné druhy (Prach a Pyšek 2001). O tom svědčí i jedna z mých zájmových lokalit – Ranská jezírka, která je přírodní rezervací. Studium spontánní sukcese je v české vědě oblíbenou disciplínou, takže máme velké množství dat z řady kamenolomů, což je zájmové prostředí mé budoucí diplomové práce.

5.1 Spontánní sukcese v lomech

Faktory ovlivňující průběh sukcese v lomech a její charakter shrnula poměrně nedávno ve své bakalářské práci například Kutáková (2011) a v prostředí podobném mým zájmovým lokalitám se tímto tématem zabývali např. Chuman (2008) ve své dizertační práci nebo (Trnková et al. 2010; Prach et al. 2013; Chuman 2015). Podrobný rozbor tohoto tématu není předmětem této práce, proto pouze stručně shrnu nejdůležitější zjištění.

Faktory, které mají na sukcesí největší vliv jsou: vlhkost půdy a hladina spodní vody, okolní vegetace (Prach et al. 2015) – pozitivní je, pokud jsou v okolí cenná společenstva (Novák a Konvička 2006), makroklima, množství dusíku a půdní textura. Dále velikost narušené lokality, pH a obsah organické hmoty a fosforu (Řehouneková a Prach 2006a, 2006b)

V granodioritových lomech a na výsypkách na Skutečsku je sukcese rychlá a pokryvnost vegetace může dosáhnout 100 % v rámci 10-15 let (Chuman 2015). Ve většině případů vede sukcese k lesu a to v horizontu asi 20 let, na velmi suchých nebo velmi mokrých místech jsou dřeviny potlačeny a tvoří se otevřené vegetační formace (Prach et al. 2013, 2014). Jiná studie

uvádí podobné výsledky: spontánní sukcese vede ke smíšenému lesu (kromě mokrých míst) a obnova cílové vegetace v lomech spontánní sukcesí nastává v rámci asi 25 let. Zjištění, že na všech stanovištích uvnitř lomu byl sukcesní vývoj velmi podobný a rozdíl ve složení druhů mezi nimi byl statisticky neprůkazný (Trnková et al. 2010) je navíc pozitivní zprávou pro mou budoucí diplomovou práci. Podle Pracha et al. (2016) směřuje sukcese k potenciální přirozené vegetaci a předpokládaný čas nutný k jejímu dosažení byl pro primární sukcesí kolem 180 let na základě prezenze/absence druhů a 200 let na základě pokryvnosti.

6 Pár slov o mé diplomové práci

Cílem diplomové práce bude zachycení sukcesního vývoje vegetace dvou lokalit – Srní a Ranská jezírka – pomocí pylové analýzy limnického sedimentu. Důvodem jsou chybějící palynologické studie tohoto tématu. Důvodem volby těchto konkrétních lokalit bylo úspěšné odebrání kvalitního jádra. Obě lokality jsou bývalým těžebním prostorem, který byl v minulosti opuštěn a zanechán víceméně spontánnímu vývoji. V terénních depresích vytvořených těžební činnostmi vznikly vodní plochy. Jemnozrnný sediment z jejich dna bude využit jako přírodní archiv vegetačních změn v okolí sedimentačních nádrží a zkoumán pomocí pylové analýzy. Ze dna byla odebrána jádra o délce 30 cm (Srní) a 29 cm (Ranská jezírka). Očekávané vzorkování je po 1 cm. K datování bude použit nestabilní izotop olova ^{210}Pb – více viz kapitola 4.4.1.4. Časové rozlišení.

Lokalita Srní se nachází asi 300 metrů na jihovýchod od stejnojmenné obce. Jde o nečinný, zatopený lom (ID 30 286) o rozloze přibližně 1 ha, kde se v minulosti těžila takzvaná hlinecká žula. Těžba započala někdy mezi lety 1890-1900 a v 60 letech 20. století byla ukončena. Došlo k postupnému zatopení těžební jámy a zarůstání okolí lomu. Do konce 90. let působil nad lomem kovošrot. Od té doby až do současnosti je lom využíván jako koupaliště a základna pro potápěče. Od r. 2011 až do současnosti probíhají za účelem úpravy okolí lomu k rekreačnímu a sportovnímu užívání práce spočívající v odstraňování náletových dřevin, drcení hald odpadního kamene, terénních úprav, zatravnění, výsadbě dřevin atd. (Šenk Pavel 2017).

Nachází se v nadmořské výšce 635 m. n. m. Spadá do mírně teplé klimatické oblasti MT3 (Quitt 1971 podle AOPK ČR 2012). Z geologického hlediska jde o součást železnohorského plutonického komplexu (region), horninou podloží je drobně až středně zrnitý biotitický až amfibol-biotitický granodiorit (ČGS nedatováno). Prostor bývalého lomu není v půdní mapě 1 : 50 000 zvláště vymapován, je mu přiřazena kambizem slabě oglejená, půdní typ jeho okolí, což je možné považovat za nepřesnost půdní mapy (ČGS 2012). Okolo lomu je asi 100 m široký pás náletových dřevin, kde mohla probíhat sukcese (v posledních letech úpravy viz výše), v okruhu 400 m převažují ve východním a severovýchodním směru vysoké (hospodářský tvar) smrkové lesy s příměsí buku/javoru/třešně olše, jasanu a modřínu o jedné stáži, s vysokým zakmeněním 9 nebo 10 (ÚHÚL 2015), v ostatních směrech pole. Podle mapy potenciální přirozené vegetace by se zde přirozeně nacházely bučiny s kyčelnicí devítilistou (Neuhäuslová

et al. 1997 podle AOPK ČR 2012b)a podle geobotanické mapy bikové bučiny (Mikyška 1972 podle AOPK ČR 2012b).

Lokalita Ranská jezírka se nachází ve stejnojmenné přírodní rezervaci a evropsky významné lokalitě v CHKO Žďárské vrchy, asi 3 km jižně od obce Staré Ransko. Rezervace byla vyhlášena roku 1990 a zaujímá plochu 27,21 ha. Leží v nadmořské výšce 630-644 m. n. m. Spadá do chladné klimatické oblasti CH7 (Quitt 1971 podle AOPK ČR 2012). Z geologického hlediska jde o migmatity v bohemiku (region), horninami podloží jsou serpentinizovaný peridotit, dunit, olivinická gabra a troktolity, místy se sulfidickým zrudněním. Ty jsou překryty svrchnokřídovými zvětralinami se sekundárními ložisky železných limonitových rud (ČGS nedatováno; Jirková et al. 2012; AOPK ČR - Regionální pracoviště Správa CHKO Žďárské vrchy nedatováno). V okolí jezírek se podle půdní mapy 1 : 50000 nachází glej modální, v širším okolí pararendzina oglejená a pseudoglej modální (ČGS 2012). V místech těžby byly půdy značně narušeny a vznikla tak kultizem haldová (AOPK ČR - Regionální pracoviště Správa CHKO Žďárské vrchy nedatováno). V okruhu 400 m se nachází převážně vysoký (hospodářský tvar) smrkový les s příměsí borovice, buku/javoru/ třešně, jedle a olše o jedné etáži a zakmenění 7-10 (ÚHÚL 2015). Podle mapy potenciální přirozené vegetace by se zde přirozeně nacházely bučiny s kyčelnicí devítilistou (Neuhäuslová et al. 1997 podle AOPK ČR 2012b)a podle geobotanické mapy bikové bučiny (Mikyška 1972 podle AOPK ČR 2012b).

Jde o soustavu prohlubní a vyvýšenin (hald), jakožto pozůstatek po těžbě železných limonitových rud, která probíhala od 2. poloviny 14. století, nejintenzivněji v 18. století a ve století 19. byla ukončena. V místě terénních depresí vzniklo několik jezírek. To, ze kterého byl učiněn odběr má rozlohu přibližně 0,5 ha. Po průzkumu rud barevných kovů z roku 1958 byla v roce 1960 těsně za hranicí dnešní rezervace otevřena štola, kde probíhala těžba až do roku 1989. Pak bylo území ponecháno vlastnímu vývoji, ale dřevinná skladba lesa byla pozměněna ve prospěch smrku (Gutzerová 2011). Oblast rezervace a přilehlé území severovýchodním směrem jsou zaneseny v mapě vlivů důlní činnosti jako poddolovaná územní plocha zabírající asi 1,25 · 0,75 km (ID 3245 a 3254) po těžbě železné rudy, měděné rudy a polymetalických rud, s projevy, jako jsou haldy, propadliny a otevřená ústí (ČGS 2017).

Očekávané výsledky a možná úskalí

Očekávaným výsledkem je zachycení sukcesního vývoje, který by měl v souladu s výsledky z podobného prostředí (Chuman 2008; Trnková et al. 2010; Prach et al. 2013, 2014) poměrně rychle směřovat k lesu. Zvláště na lokalitě Srní by, vzhledem k blízkosti polí, mohly být zachyceny změny v zemědělském hospodaření, které proběhly v minulém století (scelování pozemků, změna složení plodin). Absolutní pylový spad ($\text{influx} = \text{počet zrn} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$) by měl nejprve stoupat (zvyšování pokryvnosti vegetace a etablování pionýrských dřevin s vysokou produkcí pylu – líska, bříza, borovice), dál záleží na složení stromového společenstva.

Rizikem je možnost špatného dochování odebraného sedimentu, který by mohl zachycovat jen určitou část vývoje (např. bez iniciálních fází) nebo být promíchaný např. činností ryb nebo potápěčů (Srní). Dále hrozí, že místa v rámci těžebního prostoru byla narušena a ponechána spontánnímu vývoji v různých letech, takže ve stejný okamžik budou v jiných fázích sukcese (Chuman 2008) a smíchá se signál z různě starých společenstev (nerozlišíme směs druhů od mozaiky společenstev) a záznam o mladších společenstvech bude zkreslený. Také víme, že v okolí sedimentačních nádrží nebyl vývoj vždy nerušený, ale probíhaly určité zásahy (odstranění náletových dřevin, těžba...). Pokud budeme o těchto proběhlých událostech vědět a mít je datované, mohlo by být zajímavé pozorovat, jak se projeví v pylovém záznamu. Události, o kterých není záznam a projevíly by se v pylovém záznamu bychom si museli jen domýšlet.

7 Závěr

Metody využívané ke studiu sukcese se mezi sebou liší v časových a prostorových škálách vhodných pro jejich použití, v informaci, kterou o sukcesním vývoji poskytují (a to jak kvalitativně, tak kvantitativně) a ve své časové náročnosti. Manipulativní experimenty mohou odhalit faktory určující vegetační vývoj na dané lokalitě a jejich relativní významnost, nebo podstatu interakcí a vztahů ve společenstvu. Operují na malých prostorových i časových škálách. Trvalé plochy poskytují velmi podrobné informace o sukcesním vývoji, s velkým prostorovým i časovým rozlišením a nízkým rizikem vyvození nesprávných závěrů. Nevýhodou je zachycení jen tak dlouhého úseku sukcesního vývoje, jako je trvání série studií na dané lokalitě.

Velmi často využívanou metodou je použití substituce prostoru za čas. Chronosekvence sice umožňuje nahlédnout dlouhodobý, stovky let trvající sukcesní vývoj v rámci jedné studie, ale pro správné použití této metody musí být bezpodmínečně odhaleno a splněno množství předpokladů. Sukcesní vývoj na všech lokalitách musí probíhat za stejných podmínek a sledovat stejnou trajektorii. Některé předpoklady jsou z principu nesplnitelné, protože podmínky prostředí, jako je klima nebo množství dostupných semen v dané sezóně se v čase mění, koncept nepočítá s náhodnými vlivy nebo disturbancemi. Podcenění vlivu neodhalených nebo zanedbaných odlišností mezi lokalitami v rámci chronosekvence pak může vést ke zjednodušujícím a nesprávným závěrům o průběhu sukcese, jak ukazují příklady problematických studií obsažené v této práci. Toto riziko lze omezit souběžným použitím dalších metod (trvalé plochy, experimenty atd.).

Alternativní metodou by mohla být pylová analýza. Jelikož se mi nepodařilo najít žádné práce, které by vegetační sukcesi na (pro paleoekologii) poměrně krátké časové škále do cca 200 let a v lokálním měřítku pomocí pylové analýzy studovaly, svědčí to o nevyužívání tohoto přístupu. Jediná práce, kterou jsem našel a zabývala se přímo sukcesí na základě pylové analýzy (ne vývojem vegetace od posledního glaciálu, jako řada prací) byl Birks (1980a), který studoval sukcesi na morénách. Použil zároveň pylovou analýzu (1220 let do minulosti) a snímky recentní vegetace (Birks 1980b) a došel ke stejným závěrům. Důvodem malého zájmu by mohly být biasy pylové analýzy, které s sebou nesou špatné prostorové, časové a taxonomické rozlišení. V posledních desetiletích se však podařilo většinu z nich alespoň omezit, takže můžeme získat přesnější data, provádět kvalitativní rekonstrukce, otevírá se možnost použití metody pro

jemnější škály. Velkými přínosy v tomto směru jsou: radioizotopové datování, stanovení relativních pylových produktivit pro jednotlivé taxony a modely vážení vegetace. Velkým problémem zůstává špatné taxonomické rozlišení, které většinou nedosahuje úrovně druhu a pylová diverzita tak neodpovídá diverzitě vegetace. V tomto směru se jeví jako perspektivní rychlý rozvoj pokročilých mikroskopických technik a analýz DNA. Dalším problémem je pracnost metody, omezující množství provedených analýz. Řešením by v budoucnu mohla představovat automatizace determinace a počítání pylu.

Tato rešerše vytváří teoretické zázemí pro mou budoucí diplomovou práci o sukcesi v lomech studovanou metodou pylové analýzy. Opuštěné a částečně zaplavené lomy jsou velmi vhodným prostředím, protože kombinují sukcesní vývoj probíhající v okolí zaplaveného prostoru s dobrým sedimentačním prostředím nádrže. Od pylové analýzy nemůžeme kvůli hrubému rozlišení čekat odhalení takových detailů, jako mohou poskytnout experimentální studie nebo trvalé plochy, které by přispěly k objasnění mechanismů sukcese, nicméně to nedokáží ani chronosekvence a vzhledem k absenci podobných studií by výsledky mohly být zajímavé i tím, co všechno budeme na jejich základě schopni odhalit a co nikoli, jako zkouška rozlišení a uplatnitelnosti metody pro další použití v této oblasti.

8 Seznam literatury

- ABRAHAM, Vojtěch, 2014. Převodník palynologické nomenklatury podle Beuga (2004) do typů podle Punta et al. (1974 - 2009). 2014.
- ADAMOVIČ, Marie, 1994. Principy a metodika datování sedimentů akumulovaných od počátku průmyslové revoluce pomocí ²¹⁰Pb. Zprávy o geologických výzkumech [online]. **28**, 9–10 [vid. 2017-08-12]. Dostupné z: <http://www.geology.cz/img/zpravyvyzkum/fulltext/1994-3.pdf>
- ALLISON, Taber D., Robert E. MOELLER a Margaret Bryan DAVIS, 1986. Pollen in Laminated Sediments Provides Evidence For a Mid-Holocene Forest Pathogen. Ecology [online]. **67**(4), 1101–1105 [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: doi:10.2307/1939835
- AOPK ČR, 2012a. Přírodní poměry - Klimatické oblasti [online] [vid. 2017-08-14]. Dostupné z: <http://mapy.nature.cz/>
- AOPK ČR, 2012b. Přírodní poměry - Potenciální vegetace [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: <http://mapy.nature.cz/>
- AOPK ČR - REGIONÁLNÍ PRACOVIŠTĚ SPRÁVA CHKO ŽĎÁRSKÉ VRCHY, nedatováno. Přírodní rezervace Ranská jezírka [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: <http://zdarskevrchy.ochranaprirody.cz/zakladni-udaje-o-chko/zvlaste-chranena-uzemi/prirodni-rezervace-ranska-jezirka/>
- APPLEBY, P.G. a Frank OLDFIELD, 1992. Application of Lead-210 to sedimentation studies. In: Uranium-series Disequilibrium: Applications to Earth, Marine, and Environmental Sciences [online]. 2. vyd. Oxford: Clarendon Press, s. 731–783 [vid. 2017-08-13]. ISBN 019854278X. Dostupné z: https://inis.iaea.org/search/search.aspx?orig_q=RN:25066379 *
- BEGON, M., J. L. HARPER a C. R. TOWSEND, 1997. Ekologie: jedinci, populace a spoločenstva. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého.
- BELL, Karen L, Natasha DE VERE, Alexander KELLER, Rodney T RICHARDSON, Annemarie GOUS, Kevin S BURGESS a Berry J BROSI, 2016. Pollen DNA barcoding: current applications and future prospects. Genome [online]. **59**(9), 629–640 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1139/gen-2015-0200
- BENNETT, K. D. a L. PARDUCCI, 2006. DNA from pollen: principles and potential. The Holocene [online]. **16**(8), 1031–1034 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1177/0959683606069383
- BEUG, H. J., 2004. Leitfaden der Pollenbestimmung in Mitteleuropa und angrenzenden Gebiete [online]. München: Verlag Friedrich Pfeil. ISBN 3 89937 043 0. Dostupné z: doi:10.1002/jqs.915
- BIRKS, H.J.B., 1980a. Modern pollen assemblages and vegetational history of the moraines of the Klutlan Glacier and its surroundings, Yukon Territory, Canada. Quaternary Research [online]. **14**(1), 101–129. ISSN 00335894. Dostupné z: doi:10.1016/0033-5894(80)90009-5
- BIRKS, H.J.B., 1980b. The Present Flora and Vegetation of the Moraines of the Klutlan Glacier, Yukon Territory, Canada - a Study in Plant Succession. Quaternary Research [online]. **14**, 60–86. ISSN 00335894. Dostupné z: doi:10.1016/0033-5894(80)90007-1

- BLOKHINA, Nadezhda I a Olesya V BONDARENKO, 2011. Fossil plant assemblages from the Pliocene of southern Primory'e Region (Russian Far East): implications for reconstruction of plant communities and their environments. *Acta Palaeobotanica* [online]. **51**(1), 19–37 [vid. 2017-08-17]. Dostupné z: <http://www.biosoil.ru/files/00010095.pdf>
- BORMANN, B. T. a R. C. SIDLE, 1990. Changes in Productivity and Distribution of Nutrients in a Chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. *Journal of Ecology* [online]. **78**(3), 561–578 [vid. 2017-04-30]. ISSN 0022-0477. Dostupné z: doi:10.2307/2260884
- BROSTRÖM, Anna, Anne Brigitte NIELSEN, Marie-José GAILLARD, Kari HJELLE, Florence MAZIER, Heather BINNEY, Jane BUNTING, Ralph FYFE, Viveca MELTSOV, Anneli POSKA, Satu RÄSÄNEN, Welmoed SOEPBOER, Henrik VON STEDINGK, Henna SUUTARI a Shinya SUGITA, 2008. Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Vegetation History and Archaeobotany* [online]. B.m.: Springer Verlag, **17**(5), 461–478 [vid. 2017-08-17]. Dostupné z: https://hal.archives-ouvertes.fr/file/index/docid/958029/filename/2008_Brostrom.etal.pdf
- BROSTRÖM, Anna, Shinya SUGITA a Marie-José GAILLARD, 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene* [online]. B.m.: Sage Publications Sage CA: Thousand Oaks, CA, 27. 4., **14**(3), 368–381 [vid. 2017-08-20]. Dostupné z: doi:10.1191/0959683604hl713rp
- CONNELL, Joseph H. a Ralph O. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* [online]. **111**(982), 1119–1144 [vid. 2017-05-03]. Dostupné z: doi:10.1086/283241
- COOPER, William Skinner, 1923. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: The present vegetation cycle. *Ecology* [online]. **4**(3), 223–246 [vid. 2017-05-01]. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1929047
- COWLES, Henry Ch., 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* [online]. **27**(2) [vid. 2017-04-25]. Dostupné z: doi:10.1086/327796
- CROCKER, Robert L. a Jack MAJOR, 1955. Soil Development in Relation to Vegetation and Surface Age at Glacier Bay, Alaska. *Journal of Ecology* [online]. **43**(2), 427–448 [vid. 2017-07-23]. Dostupné z: doi:10.2307/2257005
- ČGS, 2012. Půdní mapa 1 : 50 000 [online] [vid. 2017-08-13]. Dostupné z: <http://mapy.geology.cz/pudy>
- ČGS, 2017. Vlivy důlní činnosti [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: <http://mapy.geology.cz/GISViewer/?mapProjectId=1>
- ČGS, nedatováno. Geologická mapa 1 : 25 000 [online] [vid. 2017-08-13]. Dostupné z: http://mapy.geology.cz/geocr_25/
- DAOOD, Amar, Eraldo RIBEIRO a Mark BUSH, 2016. Pollen Recognition Using Multi-Layer Feature Decomposition. *Proceedings of the International Florida Artificial Intelligence Research*

- Society Conference (FLAIRS) [online]. (2004), 26–31. Dostupné z: <http://www.aaai.org/ocs/index.php/FLAIRS/FLAIRS16/paper/view/12954>
- DAVIS, B. A. S., S. BREWER, A. C. STEVENSON a J. GUIOT, 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews* [online]. **22**(15–17), 1701–1716. Dostupné z: [doi:10.1016/S0277-3791\(03\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(03)00173-2)
- DAVIS, Basil A S, Marco ZANON, Pamella COLLINS, Achille MAURI, Johan BAKKER, Doris BARBONI, Alexandra BARTHELMES, Celia BEAUDOUIN, Anne E BJUNE, Elissaveta BOZILOVA, Richard H W BRADSHAW, Barbara A BRAYSHAY, Simon BREWER, Elisabetta BRUGIAPAGLIA, Jane BUNTING, Simon E CONNOR, Jacques-Louis DE BEAULIEU, Kevin EDWARDS, Ana EJARQUE, Patricia FALL, Assunta FLORENZANO, Ralph FYFE, Didier GALOP, Marco GIARDINI, Thomas GIESECKE, Michael J GRANT, Jöel GUIOT, Susanne JAHNS, Vlasta JANKOVSKÁ, Stephen JUGGINS, Marina KAHRMANN, Monika KARPIŃSKA-KOŁACZEK, Piotr KOŁACZEK, Norbert KÜHL, Petr KUNESŠ, Elena G LAPTEVA, Suzanne A G LEROY, Michelle LEYDET, José GUIOT, José Antonio LÓPEZ SÁEZ, Alessia MASI, Isabelle MATTHIAS, Florence MAZIER, Vivika MELTSOV, Maria Anna MERCURI, Yannick MIRAS, Fraser J. G. MITCHELL, Jesse L. MORRIS, Filipa NAUGHTON, Anne B. NIELSEN, Elena NOVENKO, Bent ODGAARD, Elena ORTU, Mette V. OVERBALLE-PETERSEN, PARDOE HEATHER S., Silvia M. PEGLAR, Irena A. PIDEK, Laura SADORI, Heikki SEPPÄ, Elena SEVEROVA, Helen SHAW, Joanna ŚWIĘTA-MUSZNICKA, Martin THEUERKAUF, Spassimir TONKOV, Siim VESKI, W. O. VAN DER KNAAP, Jacqueline F. N. VAN LEEUWEN, Jessie WOODBRIDGE, Marcelina ZIMNY a Jed O. KAPLAN, 2013. The European Modern Pollen Database (EMPD) project. *Vegetation history and archaeobotany* [online]. **22**(6), 521–530 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: [doi:10.1007/s00334-012-0388-5](https://doi.org/10.1007/s00334-012-0388-5)
- DAVIS, M. B., 2000. Palynology After Y2K — Understanding the Source Area of Pollen in Sediments. *Annual Review Earth Planetary Science* [online]. **28**(1), 1–18. Dostupné z: [doi:10.1146/annurev.earth.28.1.1](https://doi.org/10.1146/annurev.earth.28.1.1)
- DEFORCE, Koen, 2010. Pollen analysis of 15th century cesspits from the palace of the dukes of Burgundy in Bruges (Belgium): evidence for the use of honey from the western Mediterranean. *Journal of Archaeological Science* [online]. **37**(2), 337–342 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: [doi:10.1016/j.jas.2009.09.045](https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.09.045)
- DECH, Jeffery P. a M. Anwar MAUN, 2005. Zonation of vegetation along a burial gradient on the leeward slopes of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* [online]. **83**(2), 227–236 [vid. 2017-08-02]. ISSN 0008-4026. Dostupné z: [doi:10.1139/b04-163](https://doi.org/10.1139/b04-163)
- DEL MORAL, Roger, 1998. Early succession on lahars spawned by Mouns St. Helens. *American Journal of Botany* [online]. **85**(6), 820–828 [vid. 2017-05-06]. Dostupné z: [doi:10.2307/2446417](https://doi.org/10.2307/2446417)
- DEL MORAL, Roger, 2009. Increasing deterministic control of primary succession on Mount St. Helens, Washington. *Journal of Vegetation Science* [online]. **20**(6), 1145–1154 [vid. 2017-05-07]. Dostupné z: [doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01113.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01113.x)

- DEL MORAL, Roger, Jason M SAURA a Jennifer N EMENEGGER, 2010. Primary succession trajectories on a barren plain, Mount St. Helens, Washington. *Journal of Vegetation Science* [online]. **21**(5), 857–867 [vid. 2017-05-07]. Dostupné z: doi:10.1
- DEL MORAL, Roger a David M. WOOD, 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science* [online]. B.m.: Opulus Press Uppsala, **4**(2), 223–234 [vid. 2017-05-06]. Dostupné z: doi:10.2307/3236108
- DEL MORAL, Roger, David M WOOD a Jonathanh TITUS, 2005. Proximity , Microsites , and Biotic Interactions During Early Succession. In: *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens* [online]. New York: Springer [vid. 2017-05-08]. Dostupné z: doi:10.1007/0-387-28150-9_7
- FALL, P. L., 1987. Pollen Taphonomy in a Canyon Stream. *Quarternary research* [online]. **28**(3), 393–406. Dostupné z: doi:10.1016/0033-5894(87)90006-8
- FASTIE, Christopher L., 1995. Causes and Ecosystem Consequences of Multiple Pathways of Primary Succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* [online]. **76**(6), 1899–1916 [vid. 2017-05-04]. Dostupné z: doi:10.2307/1940722
- FOŘTOVÁ, Pavlína, 2016. Relativní pylové produktivity hlavních středoevropských dřevin v modelovém území Křivoklátsko, Diplomová práce [online]. B.m. Univerzita Karlova v Praze. Dostupné z: https://dspace.cuni.cz/bitstream/handle/20.500.11956/75648/DPTX_2012_1_11310_0_392409_0_130440.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- GAILLARD, Marie-José, Shinya SUGITA, Jane BUNTING, Richard MIDDLETON, Anna BROSTROM, Christopher CASELDINE, Thomas GIESECKE, Sofie E. V. HELLMAN, Sheila HICKS, Kari HJELLE, Catharine LANGDON, Anne-Birgitte NIELSEN, Anneli POSKA, Henrik VON STEDINGK, Sim VESKI a POLLANDCAL MEMBERS, 2008. The use of modelling and simulation approach in reconstructing past landscapes from fossil pollen data: a review and results from the POLLANDCAL network. *Vegetation History and Archaeobotany* [online]. B.m.: Springer Verlag, **17**(5), 419–443 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1007/s00334-008-0169-3
- GAUTHIER, Emilie, Vincent BICHET, Charly MASSA, Christophe PETIT, Boris VANNIÈRE a Hervé RICHARD, 2010. Pollen and non-pollen palynomorph evidence of medieval farming activities in southwestern Greenland. *Vegetation History and Archaeobotany* [online]. **19**(5–6), 427–438 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1007/s00334-010-0251-5
- GUTZEROVÁ, Naděžda, 2011. Žďárské vrchy, Ranská jezírka – přírodní rezervace [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: <http://botany.cz/cs/ranska-jezirka/>
- HAVINGA, A. J., 1967. Palynology and pollen preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* [online]. **2**(1–4), 81–98. ISSN 00346667. Dostupné z: doi:10.1016/0034-6667(67)90138-8
- HEBERT, Paul D N., Alina CYWINSKA, Shelley L. BALL a Jeremy R. DEWAARD, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* [online]. **270**(1512), 313–321 [vid. 2017-08-16]. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2002.2218

- HICKS, Sheila, 2003. Towards better temporal, spatial and ecological resolution in palaeoecological reconstructions: the role of pollen monitoring. In: Spassimir TONKOV, ed. Aspects of Palynology and Palaeoecology - Festschrift in honour of Elissaveta Bozilova. Sofia: Pensoft, s. 281. ISBN 9546421790.
- HILL, John R., 1974. The Indiana Dunes – Legacy of Sand [online]. [vid. 2017-05-05]. Dostupné z: <https://scholarworks.iu.edu/dspace/bitstream/handle/2022/12982/The Indiana Dunes-Legacy of Sand Rev.pdf?sequence=4&isAllowed=y>
- HJELLE, K. L., T. SOLEM, L. S. HALVORSEN a L. I. ÅSTVEIT, 2012. Human impact and landscape utilization from the Mesolithic to medieval time traced by high spatial resolution pollen analysis and numerical methods. *Journal of Archaeological Science* [online]. **39**(5), 1368–1379 [vid. 2017-05-11]. Dostupné z: doi:10.1016/j.ja.2012.08.373
- HOLT, K. A. a K. D. BENNETT, 2014. Principles and methods for automated palynology. *New Phytologist* [online]. **203**(3), 735–742. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.12848
- HUISKES, A. H. L., 1977. The natural establishment of *Ammophila arenaria* from seed. *Oikos* [online]. **29**(1), 133–136 [vid. 2017-08-01]. Dostupné z: doi:10.2307/3543303
- CHAPIN, F. Stuart, Lawrence R. WALKER, Christopher L. FASTIE a Lewis C. SHARMAN, 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* [online]. **64**(2), 149–175 [vid. 2017-05-01]. ISSN 00129615. Dostupné z: doi:10.2307/2937039
- CHUMAN, Tomáš, 2008. Přírozená obnova těžebních tvarů: Sukcese vegetace vývoj půd na příkladu granodioritových lomů na Skutečsku, Dizertační práce [online]. B.m. [vid. 2017-08-14]. Univerzita Karlova v Praze. Dostupné z: https://dspace.cuni.cz/bitstream/handle/20.500.11956/2588/IPTX_2001_2_11310_MDISE001_167131_0_112831.pdf?sequence=1
- CHUMAN, Tomáš, 2015. Restoration practices used on post mining sites and industrial deposits in the Czech Republic with an example of natural restoration of granodiorite quarries and spoil heaps. *Journal of Landscape Ecology* [online]. **8**(2), 29–46 [vid. 2017-08-14]. Dostupné z: doi:10.1515/jlecol-2015-0007
- IPCC, 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis [online]. [vid. 2017-04-29]. Dostupné z: doi:10.1256/004316502320517344
- JACKSON, Stephen T., Richard P. FUTYMA a Douglas A. WILCOX, 1988. A paleoecological test of a classical hydrosere in the Lake Michigan Dunes. *Ecology* [online]. **69**(4), 928–936. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/1941248
- JANKOVSKÁ, Vlasta, 1997. Možnosti využití pylové analýzy. Lesnická práce [online]. B.m.: Ministerstvo zemědělství a lesního hospodářství ve státním zemědělském nakladatelství, **10**, 366–367 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: http://lmda.silvarium.cz/search/i.jsp?pid=uuid:17f63f3c-1e0e-47a3-90ed-6c99df079585#periodical-periodicalvolume-periodicalitem-page_uuid:a398f476-c560-11e4-ac60-001b63bd97ba

- JANKOVSKÁ, Vlasta a Jiří KOMÁREK, 2000. Indicative Value of Pediastrum and Other Coccal Green Algae in Palaeoecology. *Folia Geobotanica* [online]. **35**(1), 59–82 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1007/BF02803087
- JIRKOVÁ, Pavlína, David BURIÁNEK a Petr RAMBOUSEK, 2012. Geologické lokality - Ranská Jezírka [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: [http://lokality.geology.cz/d.pl?item=7&id=1818&Okres=HB&vyb=1&text=Lokality v okresu](http://lokality.geology.cz/d.pl?item=7&id=1818&Okres=HB&vyb=1&text=Lokality%20v%20okresu)
- JOHNSON, Edward A., 1979. Review: Succession an Unfinished Revolution. *Ecology* [online]. **60**(1), 238–240 [vid. 2017-04-23]. Dostupné z: doi:10.2307/1936484
- JOHNSON, Edward A. a Kiyoko MIYANISHI, 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* [online]. **11**(5), 419–431. ISSN 1461023X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x
- KAMIJO, Takashi, Kanehiro KITAYAMA, Aya SUGAWARA, Shinya URUSHIMICHI a Kanako SASAI, 2002. Primary succession of the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima, Japan. *Folia Geobotanica* [online]. **37**(1), 71–91 [vid. 2017-04-28]. Dostupné z: doi:10.1007/BF02803192
- KARST, Tammy L. a John P. SMOL, 2000. Paleolimnological evidence of limnetic nutrient concentration equilibrium in a shallow, macrophyte-dominated lake. *Aquatic Sciences* [online]. **62**(1), 20–38 [vid. 2017-08-18]. Dostupné z: doi:10.1007/s000270050073
- KOZÁKOVÁ, Radka, Petr POKORNÝ, Vladimír PEŠA, Alžběta DANIELISOVÁ, Katarína ČULÁKOVÁ a Helena SVITAVSKÁ SVOBODOVÁ, 2015. Prehistoric human impact in the mountains of Bohemia. Do pollen and archaeological data support the traditional scenario of a prehistoric “wilderness”? *Review of Paleobotany and Palynology* [online]. **220**, 29–43 [vid. 2017-05-11]. Dostupné z: doi:10.1016/j.revpalbo.2015.04.008
- KUŤÁKOVÁ, Eliška, 2011. Faktory ovlivňující průběh primární sukcese v lomech, Bakalářská práce [online]. B.m. Univerzita Karlova v Praze. Dostupné z: https://dspace.cuni.cz/bitstream/handle/20.500.11956/36538/BPTX_2010_1__0_260910_0_95689.pdf?sequence=1
- LAWRENCE, Walker R. a Roger DEL MORAL, 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. 1. vyd. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 978-0-511-06328-2.
- LI, P., W. J. TRELOAR, J. R. FLENLEY a L. EMPSON, 2004. Towards automation of palynology 2: the use of texture measures and neural network analysis for automated identification of optical images of pollen grains. *JOURNAL OF QUATERNARY SCIENCE J. Quaternary Sci* [online]. **19**(19), 755–762 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1002/jqs.874
- LI, Yuecong, Qinghai XU, Liyan ZHANG, Xueli WANG, Xianyong CAO a Xiaolan YANG, 2009. Modern pollen assemblages of the forest communities and their relationships with vegetation and climate in northern China. *Journal of Geographical Sciences* [online]. **19**(6), 643–659 [vid. 2017-08-17]. ISSN 1009637X. Dostupné z: doi:10.1007/s11442-009-0643-6
- LICHTER, John, 2000. Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of Ecology* [online]. **88**(5), 825–839. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00503.x

- LOOPE, Walter L. a Alan F. ARBOGAST, 2000. Dominance of an 150-Year Cycle of Sand-Supply Change in Late Holocene Dune-Building along the Eastern Shore of Lake Michigan. *Quaternary research* [online]. **54**(3), 414–422 [vid. 2017-08-02]. Dostupné z: doi:10.1006/qres.2000.2168
- MATTHEWS, John A. a Robert J. WHITTAKER, 1987. Vegetation Succession on the Storbreen Glacier Foreland, Jotunheimen, Norway: A Review. *Arctic and Alpine Research* [online]. **19**(4), 385–395. ISSN 00040851. Dostupné z: doi:10.2307/1551403
- MCLEOD, T. Katherine a Glen M. MACDONALD, 1997. Postglacial Range Expansion and Population Growth of *Picea mariana*, *Picea glauca* and *Pinus banksiana* in the Western Interior of Canada. *Journal of Biogeography* [online]. **24**(6), 865–881. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2699.1997.00151.x
- MIKYŠKA, R. et al., 1972. Geobotanická mapa ČSSR: 1. České země. 1. vyd. Praha: Academia a Kartografické nakladatelství. *
- MIYANISHI, Kiyoko a Edward A. JOHNSON, 2007. Coastal Dune Succession and the Reality of Dune Processes. In: *Plant Disturbance Ecology: the Process and the Response* [online]. s. 249–282. Dostupné z: doi:10.1016/B978-0-12-088778-1.50010-8
- MORAVEC, Jaroslav, 1969. Succession of Plant Communities and Soil Development. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* [online]. **4**(2), 133–164 [vid. 2017-08-14]. Dostupné z: doi:10.1007/BF02854599
- MORRIS, William F. a David M. WOOD, 1989. The Role of Lupine in Succession on Mount St. Helens: Facilitation or Inhibition? *Ecology* [online]. **70**(3), 697–703 [vid. 2017-05-06]. Dostupné z: doi:10.2307/1940220
- NEISHTADT, M. I., 1957. *Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene (History of forests and paleogeography of the Soviet Union in the Holocene)*. Moscow: AKAD. *
- NEUHÄUSLOVÁ, Z., J. MORAVEC, M. CHYTRÝ, J. SÁDLO, K. RYBNÍČEK, J. KOLBEK a J. JIRÁSEK, 1997. *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky 1 : 500 000*. 1997. Průhonice: Botanický ústav AV ČR. *
- NOVÁK, Jan a Martin KONVIČKA, 2006. Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering* [online]. **26**(2), 113–122 [vid. 2017-04-21]. ISSN 09258574. Dostupné z: doi:10.1016/j.ecoleng.2005.06.008
- NOVÁK, Jan a Karel PRACH, 2010. Artificial sowing of endangered dry grassland species into disused basalt quarries. *Flora* [online]. **205**(205), 179–183 [vid. 2017-04-21]. Dostupné z: doi:10.1016/j.flora.2009.03.003
- OLSON, Jerry S, 1958. Rates of Succession and Soil Changes on Southern Lake Michigan Sand Dunes. *Botanical Gazette* [online]. **119**(3), 125–170 [vid. 2017-05-05]. Dostupné z: doi:10.1086/335973
- PALMER, M. A., E. S. BERNHARDT, W. H. SCHLESINGER, K. N. ESHLEMAN, E. FOUFOULA-GEORGIU, M. S. HENDRYX, A. D. LEMLY, G. E. LIKENS, O. L. LOUCKS, M. E. POWER, P. S. WHITE a P. R. WILCOCK, 2010. Mountaintop Mining Consequences. *Science* [online]. **327**(5962), 148–149 [vid. 2017-04-28]. Dostupné z: doi:10.1126/science.1180543

- PARDUCCI, L., Y. SUYAMA, M. LASCoux a K. D. BENETT, 2005. Ancient DNA from pollen: a genetic record of population history in Scots pine. *Molecular Ecology* [online]. B.m.: Blackwell Science Ltd, 1. 8., **14**(9), 2873–2882 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02644.x
- PARDUCCI, Laura, Irina MATETOVICI, Sonia L. FONTANA, K. D. BENNETT, Yoshihisa SUYAMA, James HAILE, Kurt H. KJÆR, Nicolaj K. LARSEN, Andreas D. DROUZAS a Eske WILLERSLEV, 2013. Molecular- and pollen-based vegetation analysis in lake sediments from central Scandinavia. *Molecular Ecology* [online]. **22**(13), 3511–3524 [vid. 2017-08-16]. ISSN 09621083. Dostupné z: doi:10.1111/mec.12298
- PARDUCCI, Laura, M. VALIRANTA, J. Sakari SALONEN, Tiina RONKAINEN, Irina MATETOVICI, Sonia L. FONTANA, Tiina ESKOLA, Pertti SARALA a Yoshihisa SUYAMA, 2015. Proxy comparison in ancient peat sediments: pollen, macrofossil and plant DNA. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* [online]. **370**(1660), 20130382 [vid. 2017-08-16]. ISSN 1471-2970. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.2013.0382
- PAYNE, Anita M. a M a MAUN, 1981. Dispersal and floating ability of dimorphic fruit segments of *Cakile edentula* var. *lacustris*. *Canadian Journal of Botany* [online]. **59**(12), 2595–2602. Dostupné z: doi:10.1139/b81-311
- PICKETT, S. T. A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: *Long-term studies in ecology* [online]. New York: Springer, s. 110–135 [vid. 2017-05-06]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/profile/STA_Pickett/publication/230604214_Long-Term_Studies_in_Ecology/links/0046352174d3a77b6a000000/Long-Term-Studies-in-Ecology.pdf
- PICKETT, S. T. A., M. L. CADENASSO a S. J. MEINERS, 2009. Ever since Clements : From Succession to Vegetation Dynamics and Understanding to Intervention. *Applied Vegetation Science* [online]. **12**(1), 9–21. Dostupné z: doi:10.1111/j.1654-109X.2009.01019.x
- POULSON, Thomas L., 1999. Autogenic, allogenic, and individualistic mechanisms of dune succession at Miller, Indiana. *Natural Areas Journal* [online]. B.m.: Natural Areas Association, **19**(2), 172–176 [vid. 2017-08-21]. ISSN 08858608. *
- PRACH, Karel, Petra KAREŠOVÁ, Alena JÍROVÁ, Helena DVOŘÁKOVÁ, Petra KONVALINKOVÁ a Klára ŘEHOUNKOVÁ, 2015. Do not neglect surroundings in restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* [online]. **23**(3), 310–314. ISSN 1526100X. Dostupné z: doi:10.1111/rec.12189
- PRACH, Karel, Kamila LENCOVÁ, Klára ŘEHOUNKOVÁ, Helena DVOŘÁKOVÁ, Alena JÍROVÁ, Petra KONVALINKOVÁ, Ondřej MUDRÁK, Jan NOVÁK a Romana TRNKOVÁ, 2013. Spontaneous vegetation succession at different central European mining sites: A comparison across seres. *Environmental Science and Pollution Research* [online]. **20**(11), 7680–7685. ISSN 09441344. Dostupné z: doi:10.1007/s11356-013-1563-7
- PRACH, Karel, Petr PYŠEK a Petr ŠMILAUER, 1993. On the rate of succession. *Oikos* [online]. **66**(2), 343–346 [vid. 2017-05-08]. Dostupné z: doi:10.2307/3544823

- PRACH, Karel, Klára ŘEHOUNKOVÁ, Kamila LENCOVÁ, Alena JÍROVÁ, Petra KONVALINKOVÁ, Ondřej MUDRÁK, Vojtěch ŠTUDENT, Zdeněk VANĚČEK, Lubomír TICHÝ, Petr PETŘÍK, Petr ŠMILAUER a Petr PYŠEK, 2014. Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. *Applied Vegetation Science* [online]. **17**(2), 193–200 [vid. 2017-04-28]. Dostupné z: doi:10.1111/avsc.12064
- PRACH, Karel, Klára ŘEHOUNKOVÁ, Jiří ŘEHOUNEK a Petra KONVALINKOVÁ, 2011. Ecological Restoration of Central European Mining Sites: A Summary of a Multi-site Analysis. *Landscape Research* [online]. B.m.: Routledge, 17. 4., **36**(2), 263–268 [vid. 2017-04-21]. ISSN 0142-6397. Dostupné z: doi:10.1080/01426397.2010.547571
- PRACH, Karel, Lubomír TICHÝ, Kamila LENCOVÁ, Martin ADÁMEK, Tomáš KOUTECKÝ, Jiří SÁDLO, Alena BARTOŠOVÁ, Jan NOVÁK, Pavel KOVÁŘ, Alena JÍROVÁ, Petr ŠMILAUER a Klára ŘEHOUNKOVÁ, 2016. Does succession run towards potential natural vegetation? An analysis across seres. *Journal of Vegetation Science* [online]. 5., **27**(3), 515–523 [vid. 2017-04-28]. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.1111/jvs.12383
- PRACH, Karel a Anne TOLVANEN, 2016. How can we restore biodiversity and ecosystem services in mining and industrial sites? *Environmental Science and Pollution Research* [online]. B.m.: Environmental Science and Pollution Research, **23**(14), 13587–13590. ISSN 16147499. Dostupné z: doi:10.1007/s11356-016-7113-3
- PRENTICE, I. Colin, 1985. Pollen representation, source area, and basin size: Toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* [online]. **23**(1), 76–86. ISSN 10960287. Dostupné z: doi:10.1016/0033-5894(85)90073-0
- PRENTICE, I. Colin a Thompson III. WEBB, 1986. Pollen percentages, tree abundances and the Fagerlind effect. *Journal of Quaternary Science* [online]. **1**(1), 35–43. ISSN 10991417. Dostupné z: doi:10.1002/jqs.3390010105
- PUNT, W., S. BLACKMORE, P. HOEN a P. STAFFORD, 1974-2009. The Northwest European Pollen Flora. *Seriál Review of Palaeobotany and Palynology*.
- QUITT, E., 1971. Klimatické oblasti Československa. Brno: Academia, *Studia Geographica*, 16, GÚ ČSAV. *
- RANWELL, D. S., 1974. The salt marsh to tidal woodland transition. *Hydrobiological Bulletin* [online]. **8**(1–2), 139–151. Dostupné z: doi:10.1007/BF02254914
- REICE, Seth R., 1994. Nonequilibrium Determinants of Biological Community Structure. *American Scientist* [online]. **82**(5), 424–435 [vid. 2017-08-02]. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/29775279>
- REINERS, William, Ian A. WORLEY a Donald B. LAWRENCE, 1971. Plant Diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* [online]. **52**(1), 55–69 [vid. 2017-05-01]. Dostupné z: doi:10.2307/1934737
- ŘEHOUNEK, Jiří, Klára ŘEHOUNKOVÁ, Robert TROPEK a Karel PRACH, 2015. Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi [online]

- [vid. 2017-04-28]. Dostupné
z: http://www.calla.cz/data/hl_stranka/ostatni/sbornik_2_vydani_2015_web.pdf
- ŘEHOUNKOVÁ, Klára a Karel PRACH, 2006a. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: Role of local site and landscape factors. *Journal of Vegetation Science* [online]. **17**(5), 583–590 [vid. 2017-04-21]. Dostupné z: doi:10.1658/1100-9233(2006)17[583:SVSIDG]2.0.CO;2
- ŘEHOUNKOVÁ, Klára a Karel PRACH, 2006b. Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns? *Preslia* [online]. **78**(4), 469–480 [vid. 2017-05-08]. Dostupné z: <http://www.preslia.cz/P064CPra.pdf>
- SALIH, Anya, Allan S. JONES, Diana BASS a Guy COX, 1997. Confocal imaging of exine as a tool for grass pollen analysis. *Grana* [online]. **36**(4), 215–224 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1080/00173139709362610
- SEPPÄ, Heikki a K. D. BENNETT, 2003. Quaternary pollen analysis: recent progress in palaeoecology and palaeoclimatology. *Progress in Physical Geography* [online]. **27**(4), 548–579 [vid. 2017-08-11]. Dostupné z: doi:10.1191/0309133303pp394oa
- SIVAGURU, Mayandi, Luke MANDER, Glenn FRIED a Surangi W. PUNYASENA, 2012. Capturing the Surface Texture and Shape of Pollen: A Comparison of Microscopy Techniques. *PLoS ONE* [online]. B. m.: Public Library of Science, 12. 6., **7**(6), e39129 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0039129
- SIVAGURU, Mayandi, Michael A. URBAN, Glenn FRIED, Cassandra J. WESSELN, Luke MANDER a Surangi W. PUNYASENA, 2016. Comparative performance of airyscan and structured illumination superresolution microscopy in the study of the surface texture and 3D shape of pollen. *Microscopy Research and Technique* [online]. [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1002/jemt.22732
- SKÖLD, Eva, Per LAGERÅS a Björn E. BERGLUND, 2010. Temporal cultural landscape dynamics in a marginal upland area: agricultural expansions and contractions inferred from palynological evidence at Yttra Berg, southern Sweden. *Vegetation History and Archaeobotany* [online]. **19**(2), 121–136. ISSN 09396314. Dostupné z: doi:10.1007/s00334-009-0234-6
- SMOL, John P., 2008. *Pollution of Lakes and Rivers: A Paleoenvironmental Perspective* [online]. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing [vid. 2017-08-14]. ISBN 978-1-4051-5913-5. Dostupné z: http://www.jlakes.org/config/hpkx/news_category/2015-06-01/Pollutionoflakesandriversapaleoenvironmentalperspective2008.pdf
- ST JOHN, Mark G., Peter J. BELLINGHAM, Lawrence R. WALKER, Kate H. ORWIN, Karen I. BONNER, Ian A. DICKIE, Chris W. MORSE, Gregor W. YEATES a David A. WARDLE, 2012. Loss of a dominant nitrogen-fixing shrub in primary succession: consequences for plant and below-ground communities. *Journal of Ecology* [online]. **100**, 1074–1084 [vid. 2017-05-07]. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2012.02000.x
- STILLMAN, E. C. a J. R. FLENLEY, 1996. The needs and prospects for automation in palynology. *Quaternary Science Reviews* [online]. **15**(1), 1–5 [vid. 2017-08-16]. ISSN 02773791. Dostupné z: doi:10.1016/0277-3791(95)00076-3

- SUGITA, Shinya, 1993. A model of pollen source area for an entire basin. *Quaternary Research* [online]. **39**(2), 239–244. ISSN 00346667. Dostupné z: doi:10.1016/0034-6667(94)90034-5
- SUGITA, Shinya, 1994. Pollen Representation of Vegetation in Quaternary Sediments: Theory and Method in Patchy Vegetation. *Journal of Ecology* [online]. **82**(4), 881–897 [vid. 2017-08-17]. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/2261452>
- SUGITA, Shinya, 2007a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene* [online]. **17**(2), 229–241. ISSN 0959-6836. Dostupné z: doi:10.1177/0959683607075837
- SUGITA, Shinya, 2007b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene* [online]. **17**(2), 243–257. ISSN 0959-6836. Dostupné z: doi:10.1177/0959683607075838
- SUYAMA, Yoshihisa, Kimiyasu KAWAMURO, Isao KINOSHITA, Kensuke YOSHIMURA, Yoshihiko TSUMURA a Hikaru TAKAHARA, 1996. DNA sequence from a fossil pollen of *Abies* spp. from Pleistocene peat. *Genes & Genetic Systems* [online]. B.m.: The Genetics Society of Japan, **71**(3), 145–149 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1266/ggs.71.145
- ŠENK PAVEL, 2017. TOP DIVE - Lom Srní [online] [vid. 2017-08-14]. Dostupné z: <http://www.topdive.cz/lom-srni.html>
- ŠOURKOVÁ, Pavlína, 2012. Relativní pylové produktivity hlavních středoevropských dřevin - předpoklady pro sběr dat, Bakalářská práce [online]. B.m. [vid. 2017-08-17]. Karlova univerzita v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky. Dostupné z: <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/116669/>
- TELFORD, R. J., E. HEEGAARD a H. J. B. BIRKS, 2004. All age-depth models are wrong: But how badly? *Quaternary Science Reviews* [online]. **23**(1–2), 1–5. ISSN 02773791. Dostupné z: doi:10.1016/j.quascirev.2003.11.003
- TCHENG, David K., Ashwin K. NAYAK, Charless C. FOWLKES a Surangi W. PUNYASENA, 2016. Visual Recognition Software for Binary Classification and Its Application to Spruce Pollen Identification. *PLOS ONE* [online]. B.m.: John Wiley & Sons Ltd., 11. 2., **11**(2), e0148879 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0148879
- TICAY-RIVAS, Jaime R, Marcos DEL POZO-BAÑOS, Carlos M TRAVIESO, Jorge ARROYO-HERNÁNDEZ, Santiago T PÉREZ, Jesús B ALONSO a Federico MORA-MORA, 2011. Pollen Classification Based on Geometrical, Descriptors and Colour Features Using Decorrelation Stretching Method. In: Lazaros ILIADIS, Ilias MAGLOGIANNIS a Harris PAPADOPOULOS, ed. *Artificial Intelligence Applications and Innovations: 12th INNS EANN-SIG International Conference, EANN 2011 and 7th IFIP WG 12.5 International Conference, AIAI 2011, Corfu, Greece, September 15-18, 2011, Proceedings , Part II* [online]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 342–349. ISBN 978-3-642-23960-1. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-642-23960-1_41
- TRNKOVÁ, Romana, Klára ŘEHOUNKOVÁ a Karel PRACH, 2010. Spontaneous succession of vegetation on acidic bedrock in quarries in the Czech Republic. *Preslia* [online]. **82**(3), 333–343. ISSN 00327786. Dostupné

z: https://www.researchgate.net/profile/Klara_ehoukova/publication/235982492_Spontaneous_succession_of_vegetation_on_acidic_bedrock_in_quarries_in_the_Czech_Republic/links/004635190d9babca24000000.pdf

ÚHÚL, 2015. Informace o lesním hospodářství v České republice (etážovitost, zakmenění, smíšenost, hospodářský tvar, druhová skladba) [online] [vid. 2017-08-18]. Dostupné

z: <http://geoportal.uhul.cz/LHPOMap/>

VAN GEEL, Bas, 2002. Non-pollen palynomorphs. In: H. J. B. Birks & W. M. Last J. P. SMOL, ed. Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous indicators. [online]. 1. vyd. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, s. 371 [vid. 2017-08-15]. Dostupné z: doi:10.1007/0-306-47668-1

WALKER, LAWRENCE R., DEL MORAL, Roger, 2003. Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation [online]. Cambridge: Cambridge University Press [vid. 2017-05-01]. Dostupné z: https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=fkfr24g-PcKc&oi=fnd&pg=PR12&dq=Walker,+L.R.,+del+Moral,+R.,+2003.+Primary+Succession+and+Ecosystem+Rehabilitation.+Cambridge+University+Press,+Cambridge&ots=LbvK4UjVbW&sig=i4oEHjqa6kdezgl4QoCxYFv_zxM&redir_esc=y#

WALKER, Lawrence R., 1999. Ecosystems of disturbed ground [online]. B.m.: Elsevier. ISBN 0444824200. Dostupné z: doi:10.2307/3246595

WALKER, Lawrence R., David A. WARDLE, Richard D. BARDGETT a Bruce D. CLARKSON, 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* [online]. **98**(4), 725–736. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x

WARDLE, David A. a Olle ZACKRISSON, 2005. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature* [online]. **435**(7043), 806–10. Dostupné z: doi:10.1038/nature03611

WINTHER PEDERSEN, Mikkel, Aurélien GINOLHAC, Ludovic ORLANDO, Jesper OLSEN, Kenneth ANDERSEN, Jakob HOLM, Svend FUNDER, Eske WILLERSLEV a Kurt H. KJAER, 2013. A comparative study of ancient environmental DNA to pollen and microfossils from lake sediments reveals taxonomic overlap and additional plant taxa. *Quaternary Science Reviews* [online]. **75**, 161–168 [vid. 2017-08-16]. Dostupné z: doi:10.1016/j.quascirev.2013.06.006

WOOD, David M. a Roger DEL MORAL, 1987. Mechanisms of Early Primary Succession in Subalpine Habitats on Mount St. Helens. *Ecology* [online]. **68**(4), 780–790 [vid. 2017-05-06]. Dostupné z: doi:10.2307/1938349

Sekundární citace jsou označeny *.