

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Pylové produktivity střeoevropských dřevin:
předpoklady pro sběr dat**

Relative pollen productivity estimates of main tree taxa
of Central Europe: assumption for data collection

Bakalářská práce

Pavčina Šourková

Vedoucí práce: Mgr. Vojtěch Abraham

Praha 2012

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Vojtěchu Abrahamovi za vedení mé práce, cenné rady a trpělivost. Dále děkuji své rodině a přátelům, zvláště mé tetě Aleně za výpomoc s překladem abstraktu práce, Aničce za vynikající korekturu ☺, Adéle za pomoc a trpělivost při formátování a také Martinovi za podporu ve chvílích, kdy jí bylo třeba.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci na téma Pylové produktivity středoevropských dřevin: předpoklady pro sběr dat zpracovala samostatně, a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu

V , dne.....

Podpis:

Pavλίna Šourková

Abstrakt:

Kvantitativní rekonstrukce vegetace z fosilních pylových dat umožňují poznat historický vývoj rostlinstva daného území, a tak v jisté míře i klimatických změn. Parametry (tzv. pylové produktivity) potřebné pro převod pylových dat do vegetačních lze získat kalibrací z moderních vzorků. Na základě principu aktualismu je předpokládána stálost těchto parametrů v čase. Pylové produktivity nicméně nejsou vlivem klimatických podmínek stále v prostoru a pro každý region je třeba odhadovat je zvlášť. Pomocí procentuálních dat recentního pylu a vegetace je možné odhadnout relativní pylové produktivity (pollen productivity estimates; PPE). Relativní pylové produktivity jsou vztaženy k referenčnímu taxonu, který má hodnotu 1 a abundanci vegetace vyjádřené jednotkami obsahu. Relativní pylové produktivity jsou odhadovány tzv. ERV-modely. Vegetační data je nutné před vstupem do ERV-modelů zvážit vzdáleností, aby byl postihnut fakt, že vzdálenější rostliny přispívají do vzorku menším množstvím pylu než ty bližší. V současnosti je nejvíce vyhovujícím vážením Prentice-Sugita model disperze a depozice pylu, který bere v úvahu i různé disperzní schopnosti pylových zrn odlišných taxonů a některé klimatické parametry. Znalost PPE hlavních dřevin pro region České Republiky, ve kterou vyústí navazující diplomová práce, umožní lépe rekonstruovat vývoj vegetace v krajině v minulých dobách.

Klíčová slova: ERV-model (Extended R-value model), Prentice-Sugita model, kvantitativní rekonstrukce, pylová analýza

Abstract:

Quantitative reconstruction of vegetation from fossil pollen data makes it possible to learn about historical development of the flora of a particular area and, thus, to a certain degree about the climate changes as well. Parameters (the so-called pollen productivities) needed in order to convert the pollen data into the vegetation data can be acquired by calibration from modern samples. The constancy of these parameters in time is assumed on the basis of the principle of uniformitarianism. Due to climatic conditions, however, pollen productivities are not constant in space and must be estimated for each region separately. The pollen and vegetation percentage data can be used to carry out relative pollen productivity estimates (PPE). The relative pollen productivities are related to a reference taxon, which has a value of 1 and vegetation abundance expressed by content units. Relative pollen productivities are estimated by means of the so-called ERV models. Before entering the ERV models, the vegetation data must be weighed by the distance in order to take into account the fact that the more remote plants contribute to the sample with a smaller quantity of pollen than the nearer ones. It is the Prentice-Sugita model of pollen dispersion and disposition that is currently the most appropriate weighing method as it also takes into consideration various dispersion capacities of pollen grains of different taxons and some climatic parameters. The knowledge of principal tree species of the Czech Republic, which will be the result of following Master thesis, will facilitate the reconstruction of the vegetation development of the landscape in past times.

Keywords: ERV-model (Extended R-value model), Prentice-Sugita model, quantitative reconstruction, pollen analyses

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Základní předpoklady kvantitativní palynologie.....	3
3	Prentice-Sugita model.....	6
3.1	Obecná charakteristika	6
3.2	Další metody vážení vegetace.....	6
3.3	Prentice-Sugita model a Suttonovy rovnice.....	7
3.4	Předpoklady Prentice-Sugita modelu	9
3.5	Výška vegetace a podoba sedimentační pánve	9
3.6	Vítr jako hlavní prostředek disperze pylu.....	10
4	Extended R-value model (ERV-model).....	13
4.1	R-value model a stručná charakteristika ERV-modelu	13
4.2	Fagerlindův efekt.....	14
4.3	Submodely ERV-modelu.....	15
4.3.1	Submodel 1	16
4.3.2	Submodel 2	17
4.3.3	Submodel 3	18
4.4	Metody počítání parametrů v ERV-modelech	19
4.4.1	Problematika referenčního taxonu	20
4.5	RSAP (Relevant Source Area of Pollen).....	21
4.5.1	Metody určení RSAP.....	22
4.5.2	POLLSCAPE a HUMPOL	23
4.5.3	Faktory ovlivňující velikost RSAP	24
4.6	Předpoklad neměnnosti pylových produktivit	25
4.7	Metody sběru dat.....	26
4.8	Použití PPE	27
4.8.1	Landscape Reconstruction Algorithm (LRA).....	28
4.8.2	Metoda mnohonásobných scénářů	28
5	Pár slov o diplomové práci.....	29
5.1	Cíle práce	29
5.2	Výběr lokality	29
5.3	Metodika sběru a zpracování dat.....	29
6	Závěr	30
7	Slovník anglických zkratk	31
8	Seznam citované literatury.....	32

1 Úvod

Minulé interglaciály se v jistých směrech podobají současnému trendu vývoje klimatu. Poznání vývoje vegetace v minulosti by nám proto mohlo dát mnohé odpovědi na otázky týkající se současné živé debaty na téma globálních klimatických změn. Dalšími obory, které by mohly rekonstrukce vegetace obohatit svými poznatky, jsou např. archeologie nebo enviromentalistika (Broström et al. 2008). K poznání vegetačních změn se používá především metoda pylové analýzy, která posuzuje fosilní pylové vzorky. Tato metoda využívá skutečnosti, že povrch pylového zrna (ale např. i tvar a velikost) je charakteristický pro každý taxon a navíc je mimořádně odolný, takže ve vhodném sedimentu zůstává uchován i miliony let, a současně není poškozen ani chemickými postupy používanými při získávání pylových zrn ze sedimentu (web 1). Výsledkem pylové analýzy je procentuální vyhodnocení pylového spektra, tj. souboru pylových zrn, které se pod mikroskopem determinují a počítají, a následné vytvoření pylového diagramu. S procentuálními daty je možné pomocí různých metod odhadnout složení a strukturu minulých vegetačních uskupení.

Sugita (2007a) dělí veškeré používané metody na metody statistické, metody indikátorových druhů a metody, o které jde v této práci především, metody používající korekční faktory, založené na modelech. Mezi statistické metody patří multivariátní techniky (multivariate techniques), převodní funkce (transfer functions) a techniky moderních analogií (modern analogue techniques; MAT). Snaží se najít podobnost mezi fosilními a moderními pylovými spektry a přiřadit k těm fosilním takovou vegetaci, která by jim odpovídala nejlépe. Metoda indikátorových druhů se snaží o rekonstrukci prostředí pomocí specifických druhů ve fosilních pylových spektrech. V této metodě je využíváno znalostí ekologie současných druhů. Korekční metody předpokládají stálost funkčního vztahu mezi abundancí pylu a vegetace. Proto když získáme funkční parametry ze souborů moderních pylových a vegetačních dat, bude možné je použít pro převod fosilních pylových dat do abundance vegetace v minulosti. Zatímco např. metoda moderních analogií nebo metody indikátorových druhů jsou metodami spíše kvalitativními, korekční metody jsou metodami kvantitativními. Cílem kvantitativní rekonstrukce minulé vegetace, o které se palynologové snaží již od počátku existence oboru, je tedy určit abundance rostlinných taxonů v minulých dobách. Díky své flexibilitě jsou korekční metody vhodnější pro kvantitativní rekonstrukce vegetace než ty výše zmíněné (Sugita 2007a) a jsou v současnosti pravděpodobně nejvíce rozvíjené.

Abychom získali parametry vztahu mezi pylem a vegetací v minulosti, je třeba tento vztah kalibrovat na datech, která máme k dispozici - povrchových vzorcích pylu a vegetačních

datech, získaných vlastním mapováním nebo z lesnických map. Tyto klíčové parametry, kterými se má práce zabývat, se nazývají pylové produktivity. Protože máme nejčastěji k dispozici pouze procentuální pylová data, používají se relativní pylové produktivity, neboli PPE (pollen productivity estimate). Relativní pylové produktivity jsou vztaheny k vybranému referenčnímu taxonu, kterému je přiřazena hodnota 1.

Pro oblast České Republiky byly zatím publikovány PPE jen pro některé dřeviny např. *Pinus*, *Quercus* a *Tilia* (Abraham, Kozáková 2012). Modely, které slouží k poznání vývoje vegetace, však vyžadují znalost PPE všech místních klíčových druhů. Pokud bychom chtěli rekonstruovat vegetaci z fosilních pylových záznamů nalezených na území ČR, museli bychom se spoléhat na PPE, která jsou vypočtena pro oblasti s jinými podmínkami prostředí (např. Skandinávie, Švýcarsko). Díky PPE vypočteným pro naše území bude možné lépe porozumět poměrům, které zde vládly v minulosti. Dalším důvodem ke zpracování tohoto tématu je dlouhotrvající celoevropský výzkum zabývající se PPE. Pylové produktivity se liší mezi regiony v závislosti na abiotických i biotických podmínkách prostředí (Broström et al. 2008). Při použití shodných metod vzorkování v terénu a zpracování dat bude možné PPE mezi sebou porovnávat a získat tak lepší představu o faktorech, které mají na variabilitu pylových produktivit vliv.

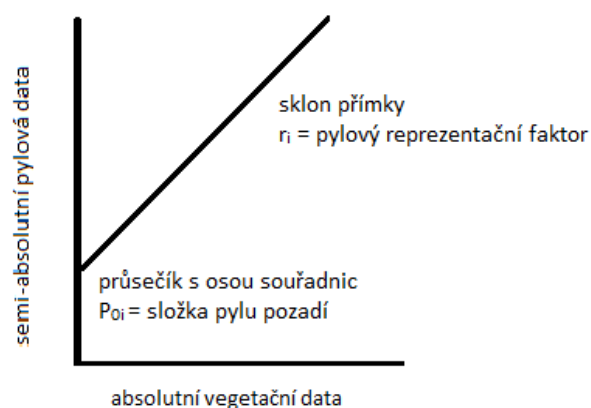
Cílem této práce je shrnout dosud publikované poznatky o relativních pylových produktivitách. Shromáždit předpoklady pro ERV-modely a předpoklady pro modely popisující šíření pylu od zdrojové rostliny a jeho ukládání do vzorku, a pomocí těchto informací navrhnout metody vzorkování v modelovém území. Poslední zmíněný bod je teoretickou přípravou mé diplomové práce.

2 Základní předpoklady kvantitativní palynologie

Za počátek existence pylové analýzy je považován rok 1916, kdy Lennart von Post, švédský geolog, poprvé sestavil pylový diagram ze vzorků pylů uložených v rašelině. Stejněho roku, na shromáždění skandinávských přírodovědců v Oslu, vznesl H. Hesselman po jeho přednášce na toto téma otázku, která zůstala nezodpovězena ještě po mnoho let. Zajímalo ho, jak lze rozlišit pyl, který byl do vzorku transportován z blízké vegetace netypického stanoviště, od pylu, který měl původ ve vzdálenějších lesích. Význam této otázky spočívá v připuštění možnosti, že pyl uložený do sedimentu je ovlivněn spíše lokálními podmínkami než regionálním klimatem (Davis 2000). Další jeho připomínka se týkala faktu, že se pylové produktivity a disperzní vlastnosti jednotlivých taxonů liší. Přestože mnoho palynologů intuitivně rozumělo vztahu mezi uloženým pylem a okolní vegetací, teprve šedesátá léta minulého století přinesla první pokusy o formalizaci tohoto vztahu matematicky (Sjögren et al. 2010).

Základní předpoklad, který je společný všem přírodním vědám s přesahem do historie, je princip aktualismu, který říká, že procesy, které probíhají dnes, probíhaly stejným způsobem i v minulých dobách. Pro potřeby pylových analytiků to znamená, že i základní vlastnosti rostlin, pylových zrn a mechanismy jejich disperze a depozice se v čase nemění. Dalším důležitým předpokladem je fakt, že existuje stálý funkční vztah mezi abundancí pylu a vegetace, a že lze získat funkční parametry (tj. pylové produktivity), pomocí kterých je možné převést fosilní pylová data do abundance vegetace v minulosti.

V roce 1970 S. Andersen navrhl model, založený na empirické studii, který pylovým a vegetačním datům připisuje lineární vztah. Předpoklad lineárního vztahu se objevil už dříve (Davis 1963), ale Andersen ho ověřil v praxi a zpřesnil přidáním parametru pylového pozadí (část absolutního pylového spadu, která přichází zpoza území, ve kterém se provádí mapování vegetace za účelem kalibrace s pylovými daty), viz kapitola 4.1 R-value model. Pokud vztah vyjádříme graficky (obr. 1), r_i je sklon přímky vyjadřující parametr pylové produktivity a P_{0i} je průsečík s osou souřadnic, jehož hodnota značí míru pylu pozadí. Na osách x a y jsou vyneseny hodnoty pylových a vegetačních dat.



obr. 1 Vztah pylu a vegetace pro taxon i podle Andersenova lineárního modelu (1970).

Andersen používal semi-absolutní pylová a absolutní vegetační data. Jeho pylové produktivity jsou tedy vyjádřeny pomocí absolutních počtů – APP (Absolute Pollen Productivity). Data pro APP se získávají prostřednictvím ročních pylových pastí a jejich sběr je časově náročnější, protože se mezi jednotlivými roky liší, a pouze pylový spad z několika let může zajistit spolehlivé odhady APP. Absolutní pylové produktivity jsou v některých směrech výhodnějším parametrem, hlavně z důvodu jednoduššího převodu pylových dat do vegetačních (Sjögren et al. 2008). Pyloví analytici však v současné době stále dávají přednost relativním produktivitám, ačkoli je u nich nutno linearitu upravovat (viz kapitola 4 ERV-model), protože APP mají také mnohé nevýhody. Dají se aplikovat jen na odhad absolutního pylového spadu (pollen accumulation rate; PAR), (Gaillard et al. 2008). To může být složité, protože správné odhadnutí PAR vyžaduje důvěryhodnou chronologii fosilního pylového záznamu a přidání indikátor do pylových vzorků, a dále se mezi jednotlivými lokalitami značně liší (Davis 1973 podle Gaillard et al. 2008)*. Ať už se jedná o odhad APP nebo PPE, pro vztah uloženého pylu a okolní vegetace vždy platí elementární rovnice kvantitativní palynologie. Elementární rovnici kvantitativní palynologie lze tedy popsat jako lineární rovnici:

$$y_{ik} = \alpha_i \psi_{ik} + \omega_{ik} \quad \text{rovnice (1)}$$

y_{ik} vyjadřuje pylovou depoziční rychlost (absolutní pylový spad) taxonu i na lokalitě k (počet pylových zrn/jednotka plochy/jednotka času). ψ_{ik} je absolutní abundance taxonu ve vegetaci vyjádřená např. pomocí basal area (plocha průřezu kmene v prsní výšce) v rámci oblasti snímkování vegetace o poloměru Z_C , která obklopuje lokalitu k . α_i je pylová produktivita taxonu i (počet pylových zrn/jednotka rostlinné abundance/jednotka času) a ω_i představuje absolutní pylový spad pocházejícího zpoza oblasti mapované vegetace Z_C (např. Jackson,

Kearsley 1998). Ψ_{ik} jsou vegetační data, již „opravená“ některým způsobem vážení vegetace. Vážení dat je důležitou úpravou, která vyjadřuje fakt, že vzdálenější rostliny ovlivňují složení pylového vzorku méně než ty bližší.

Nejjednodušší způsoby vážení se týkají pouze vzdálenosti vegetace od místa sběru pylového vzorku. Složitější bere v úvahu i disperzní vlastnosti pylových zrn jednotlivých taxonů a klimatické parametry, což řeší Prentice-Sugita model (viz kapitola 3).

Abundanci vegetace ($\Psi_{i,k}$) a výpočet pylového pozadí ($\omega_{i,k}$) lze popsat rovnicemi:

$$\psi_{i,k} \equiv \int_R^{Z_C} X_{ik}(z) g_i(z) dz \quad \text{rovnice (2)}$$

$$\omega_{i,k} \equiv \alpha_i \int_{Z_C}^{\infty} X_{ik}(z) g_i(z) dz \quad \text{rovnice (3)}$$

kde R je poloměr sedimentační pánve, Z_C poloměr oblasti mapované vegetace, $X_{ik}(z)$ je průměrná abundance vegetace ve vzdálenosti z a $g_i(z)$ je funkce, pomocí které je vegetace vážena.

Člen $g_i(z)$ se liší v závislosti na typu vážení. Pokud vážení provádíme jen pomocí vzdálenosti (d), bude člen $g_i(z)$ vyjádřen jako $1/d$ nebo $1/d^2$ (podrobněji viz kapitola 3.2 Další způsoby vážení). Rovnici pro výpočet $g_i(z)$, která zahrnuje disperzní vlastnosti pylových zrn a klimatické parametry, uvádím v kapitole 3 Prentice-Sugita model, jehož základ tvoří.

Výslednou rovnici lze vyjádřit:

$$y_{ik} = \alpha_i \int_R^{Z_C} x_{ik}(z) g_i(z) dz + \omega_{ik} \quad \text{rovnice (4)}$$

3 Prentice-Sugita model

3.1 Obecná charakteristika

Prentice-Sugita model představuje způsob vážení vegetace, který je relativně nejsložitější, protože zohledňuje jak vzdálenost mezi rostlinou a místem odběru vzorku, tak schopnost transportu pylových zrn různých taxonů (Sugita 1994). Model ošetřuje problémy, které jsou způsobeny schopností pylu transportovat se na dlouhé vzdálenosti a rozdíly v pylových produktivitách a disperzních vlastnostech jednotlivých taxonů (např. Jackson, Lyford 1999).

Model popisuje funkční vztah mezi pylovým spadem a faktory, které jej ovlivňují: pylovou disperzí, vzdáleností zdrojových rostlin, velikostí sedimentační pánve a klimatickými faktory (Prentice 1985, Sugita 1994). Pylová zrna jsou uvolňována do atmosféry. Některé se uloží blízko svého zdroje, jiné jsou transportovány dále. Množství pylu, které zůstává po uvolnění ve vzduchu, klesá se vzdáleností od zdroje. Tento pokles může být předpovězen pomocí Suttonových rovnic (Sutton 1953 podle Soepboer 2007)*. Pomocí Prentice-Sugita modelu můžeme na základě okolní vegetace simulovat složení pylového spektra uloženého do sedimentu v pánvích různých velikostí (Prentice 1985). Model je pravděpodobně v současné době nejrozšířenějším tohoto typu (Bunting, Middleton 2005).

Prentice-Sugita model je složen ze dvou částí, které jsou přizpůsobeny různým depozičním podmínkám. Prenticeův model je vhodný pro popis vztahu mezi vegetací a pylem uloženým v rašeliništi, mokřadu nebo mechovém polštáři, kde je horizontální pohyb pylu po uložení zanedbatelný (Prentice 1985). Sugita (1993) na tento model navázal a upravil ho, aby vystihoval způsob, jakým se pyl ukládá po celém povrchu jezera (jiné vodní plochy), ve kterém je promícháván. Modely mají podobnou funkční strukturu a stejné předpoklady, a proto je lze vnímat jako jeden celek, Prentice-Sugita model (Gaillard et al. 2008).

3.2 Další metody vážení vegetace

Další metody berou v úvahu jen vzdálenost mezi zdrojovou rostlinou a odebraným pylovým vzorkem (d). Stejnou váhu mají rostliny, které se nacházejí v podobné vzdálenosti od krajů sedimentační pánve. Tato vzdálenost je obvykle vyjádřena prstenci v koncentrických kruzích (viz obr. 11). Prstence mohou mít definovanou různou šířku (Jackson, Kearsley 1998). Vegetace je vážena vydělením abundance rostlin vzdáleností d (Prentice, Webb 1986) nebo kvadrátem vzdálenosti d^2 (Calcote 1995; Jackson, Kearsley 1998). Tím způsobem v podstatě nadhodnocují bližší vegetaci. Calcote (1995) ukázal, že vážení vegetace $1/d^2$ poskytuje v případě zalesněného území na severu USA dobrou aproximaci Prenticeova

modelu. Broström et al. (2004) ve své studii pylových produktivit (PPE) v kulturní krajině jižního Švédska navrhli, že je Prenticeův model nejlepší způsob vážení vegetace pro získání PPE pomocí ERV-modelů (viz kapitola 4 ERV-modely). Výběr metody vážení vegetace tedy pravděpodobně závisí na struktuře a typu dané vegetace.

3.3 Prentice-Sugita model a Suttonovy rovnice

Suttonovy rovnice byly při vytváření modelů pylové disperze a depozice použity již několikrát (Tauber 1963 podle Prentice 1985*; Kabailiene 1969 podle Prentice 1985*; Prentice 1985). Rovnice popisují masové chování drobných částic uvolněných z povrchu země nebo nad zemí a rozptýlených vířivou difuzí za normálních denních podmínek (Prentice 1985). Jsou obecně přijímány jako vhodná aproximace pro pylovou disperzi na střední vzdálenosti (Sjögren et al. 2008). Původní využití těchto rovnic bylo v oblasti výzkumu znečištění vzduchu a předpovídání koncentrace částic v různých vzdálenostech od bodového zdroje.

V Prenticeově modelu vážíme vegetaci pomocí pylové disperzní a depoziční funkce $g_i(z)$ založené na Suttonově rovnici disperze drobných částic z přízemního zdroje:

$$g_i(z) = b_i \gamma z^{r-1} e^{-b_i z^r} \quad \text{rovnice (5)}$$

$g_i(z)$ značí proporcii pylu taxonu i , uloženého ve vzdálenosti z , relativně k celkovému množství pylu uvolněnému ze zdroje.

b_i je pro neutrální atmosférické podmínky definováno jako $75,2 v_g/u$ a lze jej spočítat:

$$b_i = \frac{4v_{g_i}}{nu\sqrt{\pi}C_z} \quad \text{rovnice (6)}$$

v_g je taxon-specifická depoziční rychlost pylového zrna. Depoziční rychlost je brána jako ekvivalentní rychlosti spadu (Nielsen 2004). U pylových zrn se hodnoty rychlosti spadu obvykle pohybují v rozmezí 0,02-0,1-(0,4)m/s. Čím těžší je pylové zrno, tím větší je v_g (Chamberlain 1975 podle Prentice 1985)*. Rychlost spadu může být empiricky změřena (např. Eisenhut 1961 podle Gaillard et al. 2008)* nebo spočítána podle Stokesova pravidla (např. Broström et al. 2004). u je rychlost větru vztahující se k větru nad korunami, jemuž je připsána rychlost 2-6 m/s (Tauber 1965 podle Prentice 1985)*. n značí bezrozměrný turbulentní faktor a C_z koeficient difuze. Poslední dva faktory jsou za neutrálních atmosférických podmínek považovány za konstantní a Sutton určil jejich hodnoty: $n \sim 0,25$ a $C_z \sim 0,12 m^{1/8}$. Neutrální podmínky jsou takové, ve kterých je dosaženo stability vertikálního teplotního gradientu (pokles $\sim 1^\circ C/ 100m$) a stoupající nebo klesající masa vzduchu nepodstupuje žádné tepelné výměny se svým okolím. Jsou nejběžnější za zamračených dnů a za nocí se silnými, vytrvalými větry, kde je turbulence nízká díky nedostatku vzestupných sil

(Jackson, Lyford 1999). Jackson a Lyford (1999) argumentovali, že předpoklad neutrálních podmínek může mít na vážení vegetace značný vliv, protože podmínky většinou neutrální nejsou. Sugita (Gaillard et al. 2008) však pomocí simulací ukazuje, že model poskytuje uspokojivé výsledky i s parametry nestabilních atmosférických podmínek.

Prentice-Sugita model simuluje pylový spad pomocí rovnice kvantitativní palynologie (rovnice 4) na základě znalosti PPE a spadových rychlostí (v_g) všech taxonů přítomných ve vegetaci.

tab. 1 (Sugita 1999) Příklad spadových rychlostí a PPE pro některé stromové taxony.

Plant taxa	Fall speed of pollen (m sec ⁻¹)	Pollen productivity relative to <i>Juniperus</i>
<i>Juniperus</i> spp. (represented by <i>Chamaecyparis lawsoniana</i>)	0.016	1.00
<i>Pinus sylvestris</i>	0.031	2.74
<i>Picea abies</i>	0.056	0.85
<i>Alnus glutinosa</i>	0.021	2.03
<i>Betula</i> spp. (<i>B. pubescens</i> + <i>B. pendula</i>)	0.024	4.29
<i>Carpinus betulus</i>	0.042	1.23
<i>Quercus robur</i>	0.035	3.65
<i>Fraxinus excelsior</i>	0.022	0.32
<i>Fagus sylvatica</i>	0.057	3.23
<i>Ulmus glabra</i>	0.032	0.61
<i>Tilia cordata</i>	0.032	0.39

Sugita (1993) navrhl svůj model z důvodu popisu redistribuce a promíchání pylu mezi jeho uložením na hladinu jezera a klesnutím na dno do sedimentu. Efekt většího příspěvku pylu z bezprostřední blízkosti břehů malých jezer připsal většímu poměru mezi obvodem a povrchem jezera. Pro odhad průměrné pylové depozice pro celý povrch jezera definuje Sugita (1993) disperzní a depoziční funkci $g_i(z)$ takto:

$$g_i(z) \equiv 2 \cdot \left[\int_{z-R}^{z+R} \int_{-\sqrt{R^2-(x-z)^2}}^{\sqrt{R^2-(x-z)^2}} \int_0^x \frac{2 \cdot v_{g_i}}{\pi \cdot C_T \cdot C_R \cdot u \cdot (x-x^*)^{2-n}} \cdot e^{\frac{4u_{g_i} \cdot (x-x^*)^{n/2}}{n \cdot \pi \cdot C_T \cdot \sqrt{\pi}}} \cdot e^{\frac{(y-\sqrt{x^* \cdot (2z-x^*)^2})}{C_T^2 \cdot (x-x^*)^{2-n}}} \cdot dx^* \cdot dy \cdot dx \right]$$

rovnice (7)

Tento model je také nazýván modelem prstencového zdroje (Ring Source model; RS model), ve kterém jsou zdrojové rostliny vyjádřeny jako sled koncentrických kruhů okolo každého vzorkovacího místa (Sugita et al. 1999).

3.4 Předpoklady Prentice-Sugita modelu

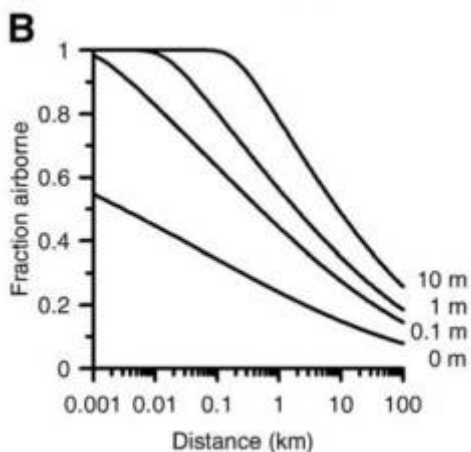
Prentice-Sugita model funguje podle následujících předpokladů (Sugita 1994; Hellman et al. 2009; Gaillard et al. 2008):

1. sedimentační pánev je kruhový otvor v korunách vegetace, která má uniformní výšku
2. disperze pylu se děje všemi směry rovnoměrně
3. dominantní prostředky pylového transportu jsou vítr nad korunami a gravitační síla
4. pylová produktivita je pro každý taxon konstantní a PPE je jejím přesným odhadem
5. prostorová distribuce každého taxonu je vyjádřena jako funkce vzdálenosti od středu sedimentační pánve (nehledě na umístění v rámci prstence v dané vzdálenosti)
6. depozice pylu může být modelována jako funkce sedimentační rychlosti částice, atmosferických podmínek a vzdálenosti od zdrojové rostliny jako algoritmus založený na difuzním modelu malých částic z přízemního zdroje (Sutton 1953 podle Prentice 1985)*.

Problémy modelu samozřejmě vychází z jeho předpokladů, protože některé se od reálné skutečnosti často liší.

3.5 Výška vegetace a podoba sedimentační pánve

Co se týče uzavřených lesních porostů, Prentice díky svému pozorování předpokládal, že k uvolňování pylu dochází na úrovni korun stromů, které pyl z velké části zachycují a klesají tak k zemi gravitační silou. Protože je v tomto případě rychlost gravitační síly zanedbatelná, analogizoval tuto depozici s depozicí na povrchu země (Jackson, Lyford 1999), a tak je výška vegetace předpokládána jako nulová. Rostliny představují „přízemní“ (ground-level) bodové zdroje, ze kterých se pyl kontinuálně uvolňuje v oblaku podoby kouřové vlečky (původní práce pracuje se zdroji znečištění). Nicméně, jak Jackson a Lyford (1999) poznamenávají, stromy by logicky měly být definovány spíše jako „vyvýšené zdroje“ (elevated sources), protože vyjádření korun stromů jako neprostupné vrstvy jim připadá příliš zjednodušené. Výsledky pro přízemní a vyvýšené zdroje jsou však rozdílné. Vyvýšené zdroje vykazují tzv. skokovou vzdálenost (skip distance). To znamená, že nejvyšší koncentrace částic se usazuje v určité vzdálenosti od zdroje, zatímco přízemní zdroje začínají usazovat částice okamžitě po svém uvolnění (Prentice 1985).



obr. 2 Ukázka skokové vzdálenosti v závislosti na výšce zdrojové rostliny (Sjögren et al. 2007).

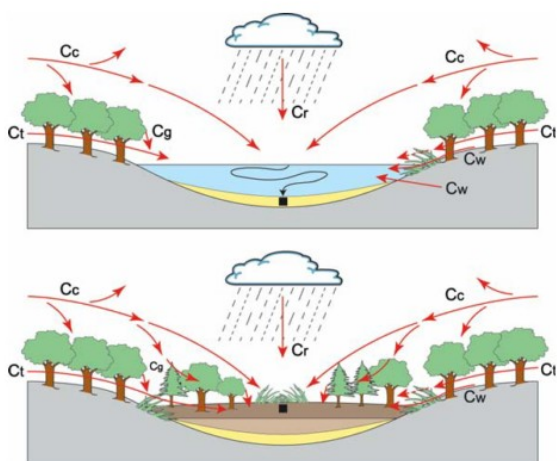
Podle dosud získaných empirických výsledků (např. Jansenn 1966) bylo zjištěno, že největší množství pylu se nachází v nejbližším okolí rostliny, která jej uvolňuje. Prenticův model s parametrem výšky zdroje tedy nepočítá. Je mu to však někdy vytýkáno (Jackson, Lyford 1999), protože může docházet k nereálně vysoké pylové depozici na prvních pár metrech od zdrojové rostliny (Sjögren et al. 2008). Pravděpodobně záleží i na otevřenosti krajiny. Pylová depozice ze stromů v otevřené krajině se zjevně monotónně zmenšuje se vzdáleností od zdroje (např. Wang 1960; podle Prentice 1985)* a není zde žádná skoková vzdálenost. Tato problematika ještě není zcela vyřešena a je třeba dalších výzkumů. V současnosti se někdy používá kompromisů. Např. Sjögren et al. (2008) navrhuji použít malou výšku zdrojové rostliny (1m), která vykazuje mírnou skokovou vzdálenost a poskytuje realističtější disperzní funkci pro delší vzdálenosti.

Sedimentační pánve je kruhového tvaru, bez pokryvu odečítaných rostlin, nebo takového, který neprodukuje pyl, a vegetace je odečítána až od kraje pánve. Takovou pánví je myšleno jezero (jiná vodní plocha), mechový polštář nebo rašeliniště. Také je to zkreslení – pánve může mít zcela jiný tvar a např. na rašeliništi mohou růst taxony, které ve skutečnosti pyl produkují (např. *Calluna*, *Betula nana*). U krajů jezera to může být např. *Phragmites*, který navíc patří do čeledi Poaceae a jeho pyl není od ostatních příslušníků čeledi rozlišitelný.

3.6 Vítr jako hlavní prostředek disperze pylu

Prenticův model předpokládá, že všechny pyl, který se dostává na lokalitu, pochází z atmosféry (neuvažuje jakoukoli redepozici z blízkosti středu pánve). V Sugitově modelu pro depozici pylu na celé ploše pánve, který je určený pro jezera, se počítá s větší reprezentací vegetace rostoucí blízko kraje pánve, protože pyl je redeponován z břehů do středu a kompletně promícháván (Jackson, Lyford 1999).

Ze všech možných typů pylového transportu představených Tauberem (1965 podle Prentice 1985)* vybral Prentice pro svůj model dva, které nejlépe odpovídají transportu a depozici pylu, jak je aproximuje rovnice (5). Pro lepší orientaci viz obr. 3. C_g (gravitační síla) je dominantní pro depozici na vzorkovacích místech pylu pod uzavřenými korunami a C_c (proudění nad korunami) pro sedimentační pánve v lese. C_c má podle Taubera (Tauber 1965 podle Prentice 1985)* rychlost $2-6\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, obvykle stanovena na $3\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ (např. Hellman 2008b; Sugita 2007b). C_t (proudění mezi kmeny) má podle některých prací větší význam v malých pánvích v lese, které C_c „přefoukne“ (Tauber 1967a,b podle Prentice 1985)*, ale podle jiných autorů (Currier, Knapp 1974 podle Prentice 1985)* zde také převažuje C_c . Příspěvek C_r (pylový spad se srážkami) tvoří pouze 10-20% pylového spadu, ale pro velká jezera může být jeho význam větší (Berglund 1973 podle Prentice 1985)*. Pyl z C_w (příspěvek řek nebo splachu z okolních břehů) je podle Taubera (1977 podle Prentice 1985)* důležitý jen v některých jezerech. Podle Wilmshurst a McGlone (2005b) je však význam C_w poměrně velký, zvláště v oblastech časté eroze půdy, kde se splachem do jezer dostává korodovaný pyl z hlubších vrstev půdního profilu.



obr. 3 Ilustrace popisující složky pylového transportu pro sedimentaci v jezeře (horní část) a na rašeliništi (dolní část), podle Taubera (1965) (Bunting 2007).

Podle modelu probíhá disperze pylu větrem všemi směry rovnoměrně. Je jasné, že ve skutečnosti to tak ve většině případů být nemůže. Empirické studie ukazují, že depozice pylu kolem odděleného porostu vegetace často není symetrická (např. Janssen 1984 podle Bunting, Middleton 2005). Bunting a Middleton (2005) aj. předpokládají, že alespoň část této asymetrické depozice způsobuje proudění větrů, které v období květu rostlin převažuje. Nerovnoměrná depozice má podobu kapky, která je protažená na závětrné straně porostu.

Pomocí programu HUMPOL (viz kapitola 4.5.2) simulují použitím větrné růžice depozici pylu, která se podobá empiricky sledované.

Dalším faktorem, který ovlivňuje prostorové měřítko, na kterém pylový spad odráží vegetaci je pravděpodobně topografie krajiny (Bunting et al. 2008). Prentice-Sugita model předpokládá plochou krajinu a tak složitější povětrnostní podmínky v hornatějších oblastech představují pro model zátěž. Bunting et al. (2008) jako první aproximaci navrhuje efekt topografie na proudění vzduchu vyjádřit měnící se větrnou růžicí. Tento problém ještě není příliš prozkoumán a je potřeba dalších studií na téma vlivu topografie na disperzi a depozici pylu.

4 Extended R-value model (ERV-model)

4.1 R-value model a stručná charakteristika ERV-modelu

Extended R-value model (dále ERV-model) patří mezi korekční metody. Nejvýznamnějším průkopníkem těchto modelů byla Margaret Davis, která poprvé jasně definovala kvantitativní postup převodu pylových procentuálních dat do dat relativní abundance dřevin (Davis 1963 podle Prentice 1985)*. Tímto převodním faktorem jsou R-hodnoty, po kterých je model pojmenován. R-hodnota vyjadřuje relativní pylovou produktivitu taxonu, která je pro každý taxon specifická (Davis 1963 podle Parsons, Prentice 1981)*. Můžeme ji spočítat podle následující rovnice:

$$R_i \equiv \frac{\frac{p_{ik}}{v_{ik}}}{\frac{p_{ref.k}}{v_{ref.k}}} \quad \text{rovnice (8)}$$

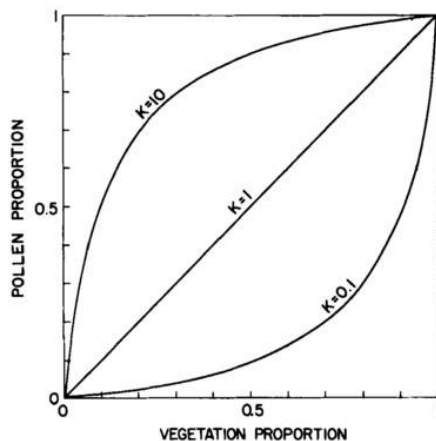
, kde p_{ik} je procentuální zastoupení pylu taxonu i na lokalitě k a v_{ik} je odpovídající proporce taxonu i ve vegetaci, která obklopuje lokalitu k . $p_{ref.k}$ a $v_{ref.k}$ se vztahují k referenčnímu taxonu, kterým býval vybrán taxon ve vegetaci nejběžnější.

Hlavním problémem R-value modelu bylo podcenění významu příspěvku pylu pozadí. Absence parametru pylu pozadí, který se v jednotlivých regionech liší, způsobuje rozdíly i v R-hodnotách (Gaillard et al. 2008), které se potom mezi regiony nedají porovnávat (Parsons, Prentice 1981). Navíc R-value metoda předpokládá pevně stanovený radius oblasti snímkové vegetace, a proto přítomnost pylu jiného taxonu než se v oblasti vyskytuje, může vést k získání nekonečných R-hodnot (Parsons, Prentice 1981). Potíže s touto ranou kalibrační metodou negativně ovlivnily smýšlení mnoha paleoekologů. Zájem o rekonstrukce prostředí na základě modelů poněkud opadl (Gaillard et al. 2008) a spíše byly využívány jiné metody (viz úvod).

ERV-model byl vyvinut v 80. letech minulého století, aby překonal problém nelinearity procentuálních pylových a vegetačních dat (viz následující kapitola Fagerlindův efekt) a spolehlivě odhadl parametr, který je nezbytný pro konverzi fosilních pylových dat do dat vegetačních - parametr pylové produktivity. Vegetační data, která v modelu používáme, musí být vážena buďto jen vzdáleností, nebo současně vzdáleností a disperzí podle Prentice-Sugita modelu. ERV-modely mohou být použity jak pro empirická, tak i simulovaná pylová a vegetační data, pokud je vybráno a studováno více lokalit (Broström, Sugita 2005).

4.2 Fagerlindův efekt

Data, která obvykle máme k dispozici, nejsou absolutní. Nejčastěji používáme data, která jsou, co se sběru týče, nejlépe dostupná - procentuální data pylu a vegetace. Problémem je, že vztah mezi procentuálními vegetačními a pylovými daty už lineární být nemusí. Zvláště v systému tří a více taxonů pylová procenta každého jednoho taxonu nezávisí jen na jeho vlastní abundanci, ale i na abundanci ostatních taxonů, což způsobí nelinearitu vztahu pylových a vegetačních procent. Vliv této konverze absolutní-relativní data se nazývá Fagerlindův efekt (Fagerlind 1952 podle Prentice, Webb 1986)*.



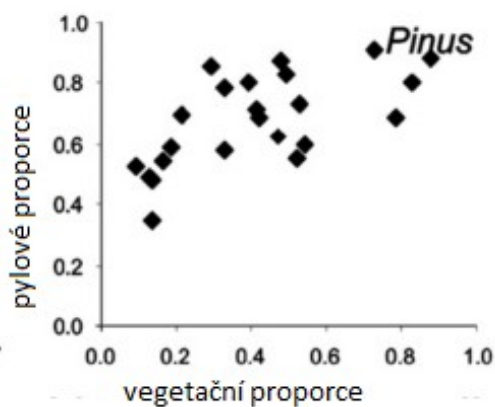
obr. 4 (Prentice, Webb 1986) ilustruje Fagerlindův efekt v situaci pro dva taxony, kde $K = \alpha_1/\alpha_2$

Křivky, kdy je $K = 10$ nebo 0.1 , na obr. 4 ukazují nelineární vztah. Pokud bychom chtěli modelovat situaci se třemi a více druhy na lokalitě, vztah nebude tak přímočarý, protože odchylky v abundancích ostatních taxonů mohou přispívat k rozptylu hodnot a vypadat jak „šum“ (Prentice, Webb 1986).

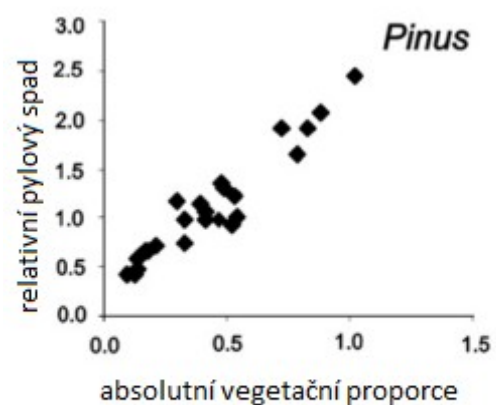
Ačkoli Webb (1981) ukazuje, že pro vegetaci, ve které je α -diverzita poměrně vysoká, je Fagerlindův efekt teoreticky zanedbatelný a lze použít lineárních modelů, tato interpretace může být v zalesněné krajině s nízkým počtem stromových taxonů zavádějící (Prentice, Webb 1986). V současné krajině monokultur navíc podle všeho není jednoduché takovéto složení vegetace nalézt. Pokud se ve vegetaci vyskytuje dominantní taxon, lineární regrese nedá spolehlivé odhady pylových produktivit, protože data budou mezi sebou závislejší a vztah pylu a vegetace nebude lineární. Webb et al. (1981) také poprvé zdůraznili potřebu zachytit při modelování vztahu pylu a vegetace jak „pyl ve vzorku pohlíží na vegetaci“ („pollen sample's view of the vegetation“) kvůli faktu, že vzdálenější rostliny ovlivňují složení pylového vzorku méně než ty bližší. Mimo to, po aplikaci ERV-modelů na Webbova data (1981) bylo potvrzeno, že lineární modely se sice dají dobře použít jako první aproximace

procentuálního vztahu pylu a vegetace, ale ERV-modely poskytují lepší odhady parametrů (Prentice, Webb 1986). ERV-modely opravují tento efekt na lineární vztah, který je nutný získat pro odhad pylových produktivit.

Přeškálování os grafu pomocí faktorů závislých na lokalitě (site dependent factor; site specific term) linearizuje vztah taxonů. Faktor specifity stanoviště (site-dependent factor; site specific term) hraje v modelování Fagerlindova efektu důležitou roli (Jackson et al. 1995). Jak lze vyčíst např. z rovnice (11), faktor specifity stanoviště f_k se bude lišit v závislosti na pylových produktivitách, abundanci vegetace všech taxonů, popřípadě parametru pylového pozadí (pokud nemá dostatečně malou hodnotu) na lokalitě k . Pylová procenta daného taxonu tak nebudou lineárně závislá jen na vegetačních procentech téhož taxonu, ale i na pylových procentech všech ostatních taxonů na lokalitě k , které mohou mít odlišnou pylovou produktivitu (α_j), (Prentice, Webb 1986). Například, pokud se na lokalitě vyskytuje v malém množství jeden druh s nízkou pylovou produktivitou (α_i) a více hojných druhů s vysokou pylovou produktivitou (α_j), faktor f_k bude nízký a z rovnice (10) tedy vyplývá, že pylová procenta taxonu i budou ještě nižší, než by byla, kdyby závisela jen na vegetačních procentech příslušného taxonu. Fagerlindův efekt je tak způsoben různými hodnotami f_k na různých stanovištích s odlišnou vegetací (Prentice, Webb 1986).



obr. 5 (Räsänen 2007)



obr. 6 (Räsänen 2007)

Obr. 5 zobrazuje graf závislosti procentuálních pylových a vegetačních dat, tedy dat zatím neupravených. Na obr. 6 vidíme data upravená ERV-modelem 3. V modelu 3 jsou upravována pylová data. Rozdíl v linearitě/nelinearitě je dobře patrný.

4.3 Submodely ERV-modelu

ERV-model obsahuje tři submodely, které lze jednotlivě použít k odhadu lineárního vztahu mezi pylem a vegetací, a které by měly dávat srovnatelné výsledky pro jakýkoli soubor

dat, pokud jsou splněny určité předpoklady (Jackson, Kearsy 1998). Kromě obecných předpokladů popsanych v kapitole 2 jsou to dále: neměnnost parametru pylového pozadí v prostoru a předpoklad, že pylové pozadí představuje jen velmi malou část celkového uložení pylu na dané lokalitě (Jackson et al. 1995).

Submodely 1 a 2 byly vytvořené Prenticem a Parsonsem (Parsons, Prentice 1981; Prentice, Parsons 1983), zatímco submodel 3 je novější a byl vyvinutý Sugitou (Sugita 1994). Tři ERV-submodely se liší ve svých předpokladech, které se týkají parametru pylového pozadí a charakteru vegetačních dat. ERV-submodel 1 a 2 jsou navrhnuté pro soubory dat, ve kterých jsou pylová i vegetační data vyjádřena v procentech. ERV-model 3 naproti tomu používá pylová procentuální data a absolutní vegetační data (proporce daného taxonu v oblasti snímkování, ve které jsou zahrnuty i plochy, které neprodukují žádný pyl), (Sugita nepubl. podle Abraham, Kozáková 2012) a také konstantní uložení pylu pozadí je v absolutních jednotkách, což dělá interpretaci parametrů přímější oproti modelům 1 a 2 (Sugita 1994).

Pro všechny modely platí, že předpoklady o pylovém pozadí jsou spolehlivé a jejich výsledky srovnatelné, dokud je jeho hodnota velmi malá relativně k celkovému pylovému uložení (Jackson, Kearsley 1998). Co se týče linearitu dat k jednotlivým modelům, pro každý model je třeba některá data upravit pomocí faktoru specifity stanoviště f_k . Pro model 1 se upravují vegetační data, zatímco pro model 2 a 3 pylová data (Prentice, Webb 1986; Sugita 1994), viz rovnice (9-18).

4.3.1 Submodel 1

ERV-model 1 předpokládá, že hodnota pylového pozadí pro daný taxon je konstantní, pokud je vyjádřena jako procentuální část z celkového pylového spadu y_k (Prentice, Parsons 1983).

$$\frac{\omega_i}{y_k} = z_i \quad \text{rovnice (9)}$$

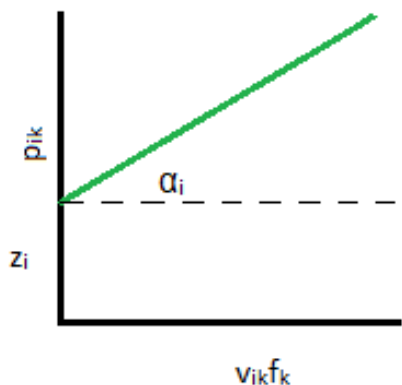
Dosazením tohoto členu do obecné rovnice ERV-modelu 1 získáme:

$$p_{ik} = \alpha_i v_{ik} f_k + z_i \quad \text{rovnice (10)}$$

, přičemž p_{ik} zastupuje pylová procentuální data taxonu i na lokalitě k a v_{ik} vzdálenostně zváženou procentuální abundanci vegetace taxonu i na lokalitě k . Faktor specifity stanoviště je definován jako:

$$f_k = \frac{1 - \sum_{j=1}^i z_j}{\sum_{j=1}^i (\alpha_j v_{jk})} \quad \text{rovnice (11)}$$

p_{ik} a v_{ik} jsou pak lineárně závislé podle grafu na obr. 7:



obr. 7 ERV-model 1

4.3.2 Submodel 2

ERV-model 2 předpokládá, že hodnota druhově specifického pylového pozadí je konstantní, pokud je vyjádřen relativně k celkové rostlinné abundanci (Prentice, Parsons 1983).

$$\frac{\omega_i}{x_k} = z_i \quad \text{rovnice (12)}$$

Dosazením do rovnice ERV-modelu 2 získáme:

$$p_{ik} = \frac{(\alpha_i v_{ik} + z_i)}{f_k} \quad \text{rovnice (13)}$$

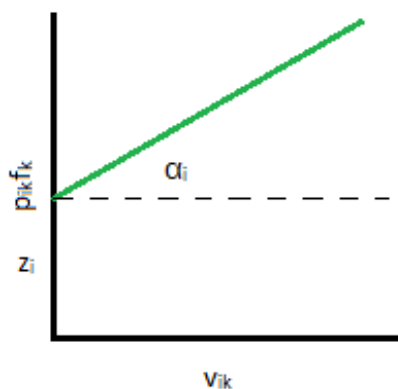
Faktor specifity stanoviště je definován jako

$$f_k = \sum (\alpha_j v_{jk} + z_j) \quad \text{rovnice (14)}$$

Rovnice (13) a (14) jsou v původním zdroji (Prentice, Webb 1986) uvedeny chybně, použila jsem tedy zdrojů z pozdějších let (Bunting nepubl.), (Soepboer 2007)

Lineární závislost p_{ik} a v_{ik} podle rovnice (15) a grafu na obr. 8 je:

$$p_{ik} f_k = \alpha_i v_{ik} + z_i \quad \text{rovnice (15)}$$



obr. 8 ERV-model 2

4.3.3 Submodel 3

ERV-model 3 používá zvážená absolutní vegetační data (Ψ_{ik}) a procentuální pylová (p_{ik}). Pylové pozadí je vztaženo k vegetaci, a proto je i člen pylového pozadí (ω_i) vyjádřen v absolutních jednotkách. Pylové pozadí je, podle předpokladu, konstantní, a tak není vyžadována žádná transformace na z_i , jako u předešlých 2 modelů.

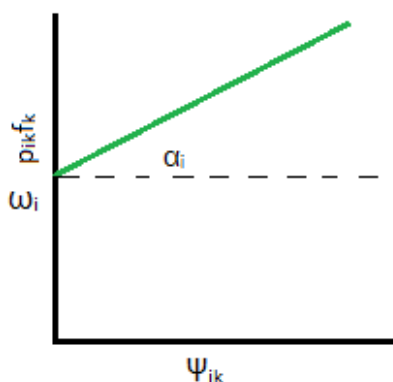
$$p_{ik} = \frac{\alpha_i \psi_{ik} + \omega_i}{f_k} \quad \text{rovnice (16)}$$

Faktor specifity stanoviště je zde vyjádřen jako:

$$f_k = \sum_1^l (\alpha_j \psi_{jk} + \omega_j) \quad \text{rovnice (17)}$$

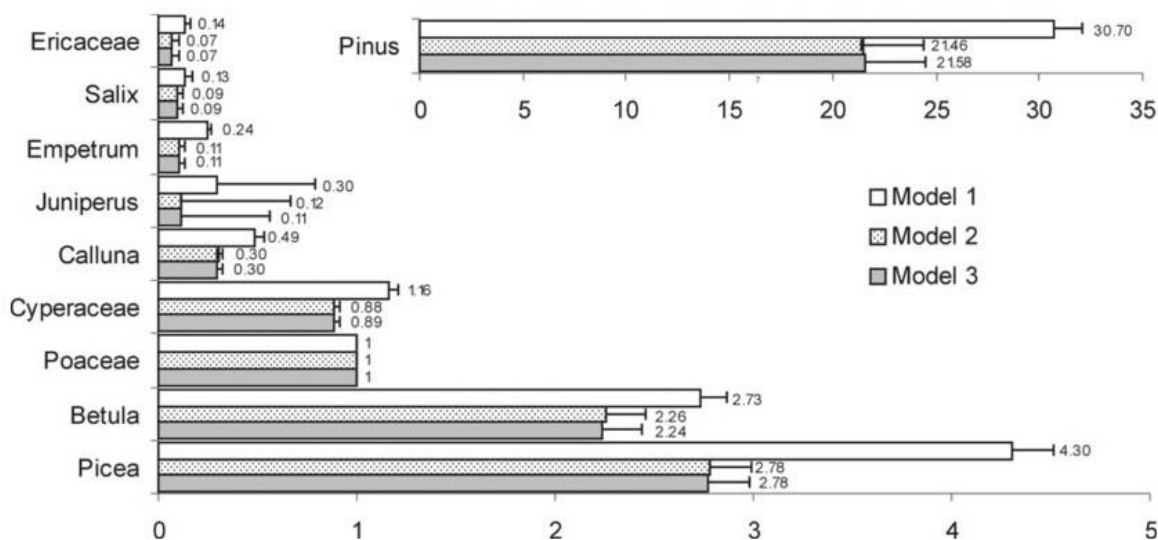
Pro názornost opět rovnice (18) a graf závislosti na obr. 9:

$$p_{ik} f_k = \alpha_i \psi_{ik} + \omega_i \quad \text{rovnice (18)}$$



obr. 9 ERV-model 3

Opravená data vykazují lepší lineární vztah mezi pylovými a vegetačními daty než data neopravená (Prentice, Webb 1986), viz obr. 5 a 6. Pokud máme k dispozici příslušná data, doporučuje se použít všechny tři submodely a srovnat výsledky, což může poskytnout lepší míru kvality odhadnutých pylových produktivit (Broström et al. 2008). Submodel 3 by mohl být užitečný pro studie prováděné na malém měřítku, kde je možné přímé a přesné měření abundance vegetace obklopující místo sběru vzorku (Sugita 1994). Předpoklady o pylovém pozadí modelů 1 a 2 s sebou přináší jistá omezení. Velké rozdíly v pylových produktivitách mezi taxony a rozdíly ve vegetačním složení mezi lokalitami mohou zatížit odhady modelu 1, zatímco velké rozdíly v celkové abundanci vegetace by mohly ovlivnit model 2 (Prentice, Parsons 1983).



obr. 10 Srovnání výsledných PPE vypočítaných třemi 3 ERV-submodely (von Stedingk et al. 2008).

tab. 2 Pro lepší orientaci mezi termíny vegetačních dat uvádím tabulku.

vegetační data	popis termínu
vegetační proporce	procentuální data vegetačního pokryvu nasbírané v terénu
vážené vegetační proporce	procentuální data vážená Prentice-Sugita modelem
upravené vegetační proporce	procentuální data vážená a upravená faktorem specifičnosti lokality v některém z ERV-modelů

4.4 Metody počítání parametrů v ERV-modelech

ERV-modely odhadují současně parametry pylové produktivity (α) a pylu pozadí (z ; ω) s použitím pylových počtů a abundance vegetace. Protože model obsahuje dvakrát více neznámých než rovnic, nelze tyto rovnice řešit algebraicky. Rovnice se tedy řeší iterativně pomocí metody maximální věrohodnosti (Parsons, Prentice 1985). Metoda maximální věrohodnosti předpokládá, že všechny pylové taxony v souboru dat sledují stejnou pravděpodobnostní funkci, a že je tato funkce známá (Bunting et al. 2004). Touto funkcí je multinomické rozdělení pylových procentuálních dat (Prentice, Parsons 1983). S tímto předpokladem lze pravděpodobnost výskytu každého taxonu vyčíst z distribuční křivky pravděpodobnostního grafu. Likelihood function score se spočítá vynásobením pravděpodobností pro každý bod pod grafem distribuční funkce (Bunting et al. 2004).

Maximální hodnota křivky likelihood function score parametrů je odhadována hledáním minima její negativní logaritmické věrohodnostní funkce (Parsons, Prentice 1981). To znamená, že ačkoli se běžně používá termín likelihood function score (skóra maximální

věrohodnosti), ve skutečnosti ERV-modely počítají negativní hodnotu podpůrné funkce (support function) pro multinomickou distribuční funkci, a ne skutečnou skóru maximální věrohodnosti (Edwards 1972 podle Parsons, Prentice 1981)*. Proto čím menší bude skóra, tím lepší bude goodness of fit (Broström, Sugita 2005). Pro zjednodušení výpočtu minimální hodnoty je použito logaritmů. Jak už bylo řečeno, ERV-modely řeší rovnici o 2 neznámých (α a z) a proto musí používat iterativní metody. Ty spočívají v tom, že program musí dosazovat různé hodnoty a zpětně porovnávat a opravovat výsledky (Calcote 1995). K takovým výpočtům je potřeba použít počítačových programů, které jsou pro běžné stolní počítače dostupné od 90. let minulého století. Vývoj těchto programů značně zjednodušil analýzu nasbíraných dat. Příkladem může být `erv_v6` od S. Sugity (Mazier et al. 2005). PPE jsou počítány podle toho submodelu, který poskytne skóru maximální věrohodnosti s nejnižší hodnotou. Pro důvěryhodné odhady PPE je také třeba mít dostatečný rozptyl hodnot jak pro pylová, tak pro vegetační data, aby jimi bylo možné proložit takovou přímkou, která pravdivě zobrazí lineární vztah.

4.4.1 Problematika referenčního taxonu

Relativní pylové produktivity jsou odhadovány ERV-modely vzhledem k tzv. referenčnímu taxonu. Referenční taxon by tak měl mít vhodné vlastnosti, aby negativně neovlivňoval odhady pylových produktivit a umožňoval je porovnávat mezi regiony. Výběr správného referenčního taxonu není zcela triviální záležitost a pravděpodobně neexistuje ideální taxon, který by měl všechny požadované vlastnosti. Referenční taxon by měl být poměrně široce rozšířený a jeho produkce pylu by měla být průměrná. Dále by měl mít široký rozptyl hodnot jak v pylovém záznamu, tak i ve vegetaci, neboli soubory dat by měly obsahovat jak nízké, tak vysoké hodnoty (Broström et al. 2008). Těmto vlastnostem dobře odpovídá čeleď Poaceae, která je často využívána pro studie obsahující bylinné taxony (např. Broström et al. 2004). Poaceae jako referenční taxon má i své nevýhody. Zahrnuje v sobě velké množství rodů a druhů, jejichž složení se mezi regiony často liší a i jednotlivé rody a druhy mohou mít rozdílné pylové produktivity. I přes tyto nevýhody je čeleď Poaceae doposud považována za nejpraktičtější referenční taxon (Broström et al. 2004).

Využívají se samozřejmě i jiné taxony, které splňují výše uvedené požadavky, např. Soepboer et al. (2007) použili *Fraxinus excelsior* nebo Calcote (1995) ve své studii pylových produktivit dřevin ze dvou oblastí v USA taxony *Tsuga* a *Quercus*. Pro srovnání odhadů pylových produktivit mezi regiony pak hodnoty přepočítal vůči jednomu taxonu. Nicméně pro srovnávání výsledků mezi regiony se doporučuje použít stejný referenční taxon (Broström et al. 2008).

4.5 RSAP (Relevant Source Area of Pollen)

Pylová zrna jsou velmi drobné částice, které mohou cestovat pomocí větru na kilometry daleko, a proto definovat zdrojovou oblast pylu uloženého v sedimentu je poměrně složitá záležitost (Gaillard et al. 2008). Protože jsou ale ekologické jevy závislé na škále, je třeba ji jasně definovat, aby rekonstrukce vegetace založené na pylových vzorcích poskytovaly požadovanou výpovědní hodnotu (Davis 2000). Za předpokladu, že rozmístění taxonů je ve vegetaci rovnoměrné, lze spočítat tzv. charakteristický radius, ze kterého pochází určité procentuální množství pylu (Sugita 1993). Charakteristický radius je ovlivněn převážně velikostí sedimentační pánve a rozdílnými disperzními vlastnostmi pylových zrn různých taxonů v tom smyslu, že čím je větší pánve a lepší disperzní schopnosti, tím větší je charakteristický radius (Sugita 1993).

RSAP je užitečný koncept pro určení prostorového měřítka v jakém pyl „snímá“ vegetaci v heterogenním prostředí (Sugita 1994). V současné době je nejpropracovanějším a nejvíce přijímaným. Sugita (1994) definuje RSAP jako vzdálenost, za kterou se vztah uloženého pylu a vzdálenostně vážené abundance vegetace dále nezlepšuje. Vychází z předpokladu, že rostliny, které jsou od místa uložení pylu dále, mají na pyl ve vzorku menší vliv než rostliny umístěné blíže. Korelace mezi pylovým uložením a vzdálenostně váženou abundancí vegetace by měla s rostoucí vzdáleností dosáhnout asymptoty. Pokud jsou data sbírána v oblastech s podobným typem a strukturou vegetace, za touto vzdáleností již nedostaneme žádnou důležitou informaci o vztahu mezi pylem a vegetací (Sugita 1994). Jakákoli větší oblast je tedy zaznamenána uloženým pylem jako homogenní pozadí (Calcote 1995). Pylový spad přicházející zpoza RSAP je pro podobně velké pánve také podobný. To znamená, že rozdíly v pylovém spadu mezi podobně velkými pánvemi v oblasti s podobnou strukturou vegetace odráží rozdíly vegetace v rámci RSAP pro jednotlivé pánve (Sugita 1994, 2007b). Nejspolehlivější odhady pylových produktivit (PPE) jsou získány srovnáním pylových a vegetačních dat, které byly nasbírány v oblasti velikostí podobné RSAP (Bunting et al. 2004; Hellman et al. 2009). Definice správné velikosti RSAP nám tedy umožní odečíst správné PPE.

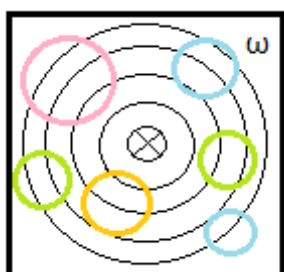
Určení RSAP je také jedním z prvních kroků, které je třeba udělat před začátkem kvantitativních rekonstrukcí minulé vegetace v lokálním měřítku (Sugita 2007a,b). Faktory ovlivňující velikost RSAP a metodami její určení se budu zabývat v následujících podkapitolách.

4.5.1 Metody určení RSAP

Nejčastěji používaným kritériem pro odhadnutí RSAP je goodness of fit vztahu pylu a vzdáleností vážené vegetace.

Goodness of fit

Pro určení RSAP se používá, stejně jako pro počítání parametrů pylové produktivity a pylového pozadí, metody maximum likelihood (metody maximální věrohodnosti). Goodness of fit je vyjádřena křivkou likelihood function score (Parsons, Prentice 1981). Likelihood function scores jsou počítány pro vegetaci v různých vzdálenostech od místa uložení pylu a následně srovnávány. Metoda je koncipována pro jeden soubor pylových dat (vzorek) a větší množství souborů vegetačních dat, která jsou reprezentována abundancí vegetace v prstencích, které se postupně vzdalují od místa sběru vzorku.

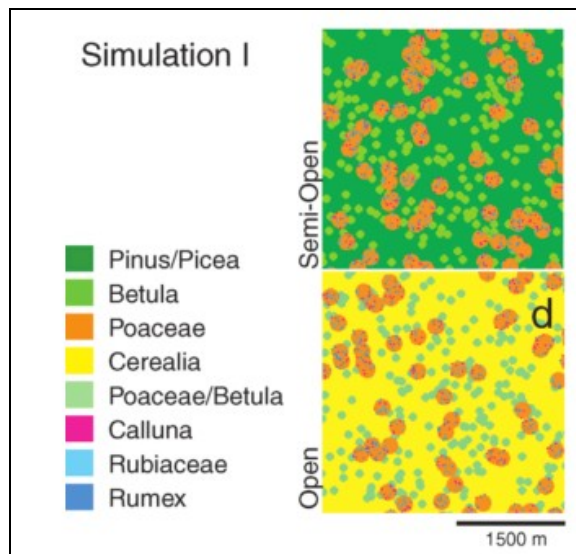


obr. 11 Znárodnění rozčlenění vegetace do prstenců podle vzdálenosti od místa sběru vzorku

Protože pyl v sedimentační pánvi by měl být záznamem vzdálenostně vážené vegetace, s rostoucí vzdáleností likelihood function score klesá, až dosáhne asymptoty (Sugita 1994). Od tohoto okamžiku již lepší goodness of fit nezískáme a daná vzdálenost určuje hranici RSAP. Kromě metody maximální věrohodnosti se dá použít i metoda lineární regrese (např. Bradshaw, Webb 1985). Stejně jako křivka likelihood function score, r^2 dosahuje asymptoty ve vzdálenosti, kde se vztah mezi pylem a vegetací dále nezlepšuje (Sugita 1994).

Dokud nebyla k dispozici žádná standardní metoda stanovení vzdálenosti, ve které křivka dosahuje asymptoty, používalo se jen vizuální identifikace z grafu (např. Broström 2005). Protože je tato metoda subjektivní, byl navržen objektivní postup založený na lineární regresi nazvaný metoda pohyblivého okna (moving window linear regression method), (Gaillard et al. 2008). V této práci je popsána Sugitou jako metoda, která v rámci pohyblivého okna prokládá lineární regresi bodům vztahu mezi likelihood function score a vzdáleností definované velikostí pohyblivého okna, a zkouší, zda je sklon statisticky odlišný od nuly. Vzdálenost, kdy tomu tak již není ($P > 0,05$), je definována jako RSAP.

V praxi se buďto před snímkováním vegetace nebo poté pro srovnání určuje RSAP pomocí simulačních modelů, do nichž je možné vložit zjednodušené „mapy“ krajiny a které pomocí Prentice-Sugita modelu vypočítají velikost RSAP. Takové simulační programy jsou např. POLLSCAPE (Sugita 1993, 1994) nebo HUMPOL (Bunting, Middleton 2005).



obr. 12 Ilustrace zobrazení vegetace v simulačním programu POLLSCAPE (Broström, Sugita 2005).

4.5.2 POLLSCAPE a HUMPOL

Počítačové programy určené pro simulaci disperze a depozice pylu byly navrhovány od 90. let minulého století. V současnosti nejvíce používané jsou programy POLLSCAPE (Sugita 1994) a HUMPOL (Bunting, Middleton 2005). Oba programy POLLSCAPE a HUMPOL (HULL Method of POLLen simulation) obsahují Prentice-Sugita (Prentice, 1985; Sugita 1993) model disperze a depozice pylu a mají tedy i stejné předpoklady pro správné fungování (viz kapitola 3). Používají odhady pylových produktivit (PPE) a data vegetační abundance a distribuce k výpočtu zdrojové oblasti pylu (RSAP) a simulaci složení pylového uskupení uloženého do sedimentu v heterogenní krajině (Gaillard et al. 2008). Vegetace může být v programu přímo simulována pomocí jednoduché mapky nebo je možné vložit mapu reálnou. Další kroky zahrnují extrakci vegetačních dat, které mají vztah k pylovým datům, simulaci pylového spadu a odhad RSAP s použitím ERV-modelů.

Užitečnost simulačních programů spočívá v možnosti oddělení a změn různých faktorů, které ovlivňují vztah pylu a vegetace a zjištění jejich významu (Bunting et al. 2004). Důležitým zjištěním byl např. fakt, že velké sedimentační pánve (velká jezera) odráží mnohem menší rozdíly v pylovém uložení mezi jednotlivými lokalitami než malé pánve, a to i přesto, že vegetace je heterogenní (Sugita 1994).

4.5.3 Faktory ovlivňující velikost RSAP

Pro určení velikosti RSAP je nezbytné porozumět faktorům, které ji ovlivňují. Domněnka, že existuje vztah přímé úměrnosti mezi velikostí sedimentační pánve a velikostí zdrojové oblasti pylu (Jacobson, Bradshaw 1981 podle Davis 2000)* byla potvrzena empirickými studii (např. Bradshaw, Webb 1985). Rozdílné velikosti sedimentačních pánví v jednom souboru dat, pro který určujeme RSAP, mohou tedy negativně ovlivňovat hodnoty PPE. Podle Sugity (1994), který použil simulačních metod, lze bias způsobený rozdílnými velikostmi pánví redukovat výběrem pánví podobné velikosti. Pro malé pánve v zalesněné krajině ($R=2$ m) odhadl velikost RSAP 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. Dále navrhl, že způsob, jakým pyl odráží okolní vegetaci, závisí na struktuře vegetace v krajině, ale jen do jisté míry. Výsledky jeho simulací ukazují, že pylová data z velkých jezer ($R=750$ m) vykazují nízkou variabilitu mezi jednotlivými lokalitami, i když je vegetace heterogenní. To znamená, že rozdíly v pylovém uložení mezi pánvemi malé velikosti odráží rozdíly ve vegetaci v lokálním měřítku (Sugita 1994, 1998, 2007b). Těchto poznatků Sugita využil v koncepci LRA (Landscape Reconstruction Algorithm), (2007a,b), viz kapitola 4.8.1. Další Sugitovi poznatky ze simulací (1994) se týkají velikosti plošek (patches) vegetace v heterogenní krajině. Ukazují, že pokud se v krajině vyskytují plošky větší než je sedimentační pánve, pylová data se mezi jednotlivými lokalitami liší, a pomocí těchto rozdílností můžeme v krajině lépe rozpoznat heterogenitu, než když jsou plošky výrazně menší než pánve.

Bunting et al. (2004) zkoumali vliv dalších faktorů na velikost RSAP. Pomocí počítačových simulací zjistili, že nejdůležitější faktory ovlivňující velikost RSAP je prostorová struktura vegetace, konkrétně distribuce plošek různé vegetace v krajině a jejich velikost a druhové složení různých typů porostů. Mírný vliv na velikost RSAP měla přítomnost vzácného taxonu v krajině a žádný vliv nebyl zjištěn při změně pylové produktivity nebo spadové rychlosti jednoho taxonu. Srovnáním velikostí RSAP v simulovaných „otevřených“ a „polootevřených“ krajinách při ponechání konstantní velikosti sedimentační pánví Sugita (1999) zjistil, že výsledky jsou pro oba typy krajin srovnatelné. V zalesněných krajinách je hodnota RSAP podstatně menší (Calcote 1995). V dalších simulacích byly měněny velikosti plošek vegetačních společenstev v krajinné mozaice blízko míst sběr pylu, což mělo velký vliv na odhady RSAP. Dokonce když celkové složení vegetace v krajině bylo ponecháno stejné, menší plošky společenstev blízké místům sběru pylu vedly k menším velikostem RSAP (Broström 2005).

4.6 Předpoklad neměnnosti pylových produktivit

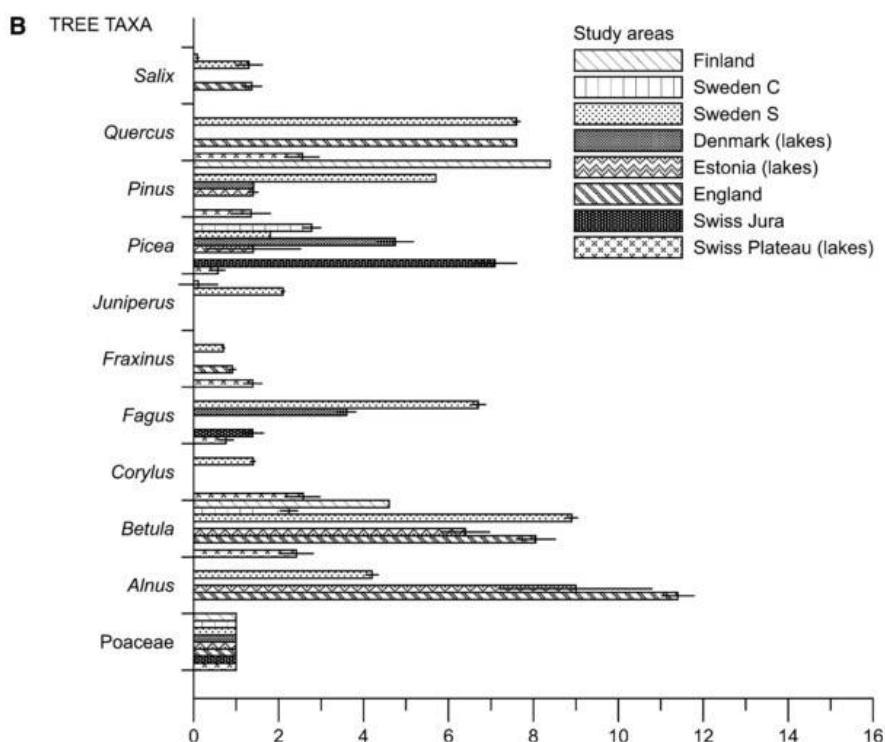
Předpoklady neměnnosti parametrů pylových produktivit jednotlivých rostlinných taxonů v prostoru a čase jsou rozhodující pro správný odhad těchto parametrů a obzvláště pro jejich aplikaci na fosilní data (Jackson et al. 1995). Předpoklad stálosti pylových produktivit v čase se řídí principem aktualismu a ačkoli nelze nijak dokázat, závisí na něm celý koncept kalibračních metod. Nicméně je známo, že se pylové produktivity stanoveného taxonu v rozdílných prostředích mohou lišit. Broström et al. (2008) se domnívají, že hlavní vliv na variabilitu pylových produktivit rostlin z lokalit v různých částech Evropy mají rozdílné klimatické podmínky. Bylo také zjištěno, že pylové produktivity jsou ovlivněny teplotou, a to konkrétně letními teplotami roku předcházejícímu dozrání a uvolnění pylu, jak ukázali například Autio a Hicks (2004) na datech ze severního Finska. Je tedy velmi pravděpodobné, že hodnoty pylových produktivit závisí na klimatických podmínkách. Pro užití ERV-modelu nemá tento fakt velký význam, jelikož studie odhadů pylových produktivit nedosahují takového měřítka, na jakém je změna hodnot v důsledku klimatických změn patrná. Nicméně pro přesnost studií rekonstrukce vegetace konkrétního regionu je třeba mít k dispozici odhady pylových produktivit rostlin vypočítané vždy pro daný region.

Mezi další faktory, které souvisí s klimatem, patří umístění studovaných dřevin u hranic areálu svého výskytu, kde jim nepříznivé podmínky brání optimální produkci pylu (Hicks 2001). Vliv klimatických podmínek na snížení pylové produktivity se také může projevit jako změna růstových forem rostlin. Zakrslé formy by mohly nést méně reprodukčních orgánů než klasické formy v příznivějších oblastech, a také kratší doba kvetení může snížit počet květů na jednotlivých rostlinách (von Stedingk et al. 2008). Na druhou stranu, pokud by všechny taxony „trpěly“ nepříznivým klimatem stejně, tento fakt by se na odhadech relativních produktivit neměl projevit, protože i referenční taxon, ke kterému relativní pylové produktivity vztahujeme, by produkoval méně pylu. Zdá se však, že Poaceae, které lze považovat za standardní referenční taxon, jsou horšími podmínkami ovlivněny méně než taxony dřevin, jak zjistili von Stedingk et al. (2008) při studiu pylových produktivit na ekotonu lesa a tundry ve Skandinávských horách. Dalším faktorem, který může ovlivňovat pylové produktivity je fakt, že řada druhů v těchto podmínkách má tendence více se rozmnožovat nepohlavně (von Stedingk et al. 2008).

Odchyly v pylových produktivitách mohou být také způsobeny rozdíly v rodech, druzích a poddruzích, ze kterých se skládají pylové taxony. Nejen, že se pylové produktivity liší mezi jednotlivými taxony, jejichž přesnou identitu nemůžeme podle pylových zrn rozpoznat, ale i různé oblasti jsou obývány odlišnými druhy určitého rodu nebo poddruhy

určitého druhu. To znamená, že naše odhady pylových produktivit (PPE) mohou být založeny na pylových produktivitách různých druhů, které se v závislosti na regionu liší (Broström et al. 2008). Tomuto problému je pravděpodobně těžké se vyhnout, můžeme ho zmírnit například vhodným výběrem lokalit (omezením zastoupení více příbuzných taxonů na lokalitách) a pečlivým snímkováním vegetace.

Dalším faktorem, který má vliv na produkci pylu dřevin, je struktura vegetace. Je známo, že mnoho druhů kvete méně v uzavřeném lese než v otevřenější vegetaci, např. *Corylus avelana* nebo *Juniperus communis* (Broström et al. 2008). Na pylovou produkci bylin může mít vliv i management krajiny, například pastva (Groenman-van Waateringe 1993).



obr. 13 Srovnání PPE dřevin z různých částí Evropy (Broström et al. 2008).

Obr. 13 ukazuje graf srovnávající odhady pylových produktivit (PPE) pro 10 dřevin v 8 různých oblastech Evropy. Je patrné, že se PPE některých taxonů značně liší (*Fagus*, *Betula*) zatímco jiné (*Salix*, *Fraxinus*) mají podobné hodnoty. Referenčním taxonem jsou Poaceae.

4.7 Metody sběru dat

Odlíšné metody snímkování vegetace mohou být důvodem rozdílných odhadů pylových produktivit (Bunting, Hjelle 2010). Různé studie používají pro získání vegetačních dat různé metody, např. pro bylinné taxony metodu kořenové frekvence (Hjelle 1998), metodu odhadů pokryvnosti vegetace v čtverci 1 m² (Bunting 2003) nebo metodu „chození v kruzích“ (Broström et al. 2004), ve které se odhaduje pokryvnost vegetace v soustředných prstencích

kolem místa odběru pylového vzorku. V případě odhadování PPE dřevin ve velkých lesních oblastech jsou užitečné vegetační mapy nebo lesnická inventární data, které obsahují informaci o hustotě porostu (např. Räsänen et al. 2007). Další možnost získání informace o vegetaci velkých lesních celků je užití leteckých snímků (např. Soepboer et al. 2007). Přesnost snímkování vegetace pomocí map a leteckých snímků vždy záleží na rozlišení. S ohledem na větší příspěvky pylu stromů z menší vzdálenosti od místa sběru vzorků (Sugita 1994) by nejbližší vegetace měla být snímkována co nejpřesněji (např. Broström 2004). Kvůli porovnání hodnot PPE mezi regiony by měly být metody snímkování v podobných typech vegetace také podobné.

K sběru moderních pylových vzorků se používá několik typů prostředí, která uchovají pylová zrna z několika sezon. V Evropě se využívá hlavně mechových polštářů a sedimentů jezer. Ačkoli by měly být PPE z mechových polštářů a jezerních sedimentů srovnatelné, protože modely používané pro vzdálenostní vážení vegetace (Prentice 1985; Sugita 1993) zohledňují různou tafonomii, vždy tomu tak není (Broström et al. 2008). Např. je známo, že pylová spektra z mechových polštářů jsou více ovlivněna lokální vegetací než regionální (Prentice 1985; Sugita 1994). Studie srovnávající vzorky pylu z mechových polštářů, povrchů půdy a jezerních sedimentů (Wilmshurst, McGlone 2005) prováděná na Novém Zélandě ukázala, že mechové polštáře zachycují pyl ze vzduchu a deště, zatímco jezerní sedimenty mohou kromě stejných zdrojů obsahovat i pyl sekundárně spláchnutý z erodovaných půd a litorálních sedimentů. Pyl z půdních vzorků je převážně korodovaný a převažují zde odolnější zrna a proto pro studium vztahu pylu a vegetace není příliš vhodný (Wilmshurst, McGlone 2005). Rozdílné zdroje, transportní cesty a podmínky zachování pylu podmiňují různá složení pylových spekter, která by mohla ovlivnit hodnoty PPE.

Díky informacím ze studií používajících pylové pasti je známo, že existuje meziroční variabilita v produkci pylu (Hicks 2001). Pro odhady pylových produktivit je však třeba získat průměrné hodnoty. I když byly mechové polštáře považovány za prostředí, které obsahuje pyl z více let, Räsänen et al. (2004) zjistili, že mech uchovává pyl přibližně 1-2 roky starý. Podle Broström et al. (2008) jsou jezerní sedimenty prostředím, které spíše uchovává pyl po delší časový úsek než mechové polštáře. Nicméně v krajinách, kde nejsou podobně velká jezera nebo vodní plochy běžným jevem je třeba s touto informací počítat nebo se pokusit zajistit jiné prostředí depozice pylu s delší periodou uchování.

4.8 Použití PPE

Ačkoli ERV-modely účinně počítají převodní faktory pylových produktivit již přibližně 15 let, počítačové modely rekonstrukce minulé vegetace jsou záležitostí poměrně

novou (Sugita 2007a,b; Bunting et al. 2007, 2008). Až do doby vzniku LRA (Sugita 2007a,b) nebylo jasné jak stanovit parametr konstantního pylového pozadí pro minulou vegetaci, protože je závislý na složení regionální vegetace, která se mění v čase ať vlivem klimatu nebo lidského faktoru.

4.8.1 Landscape Reconstruction Algorithm (LRA)

Sugita (2007a,b) využil poznatku o převaze a konstantnosti pylového pozadí z několika velkých jezer při vývoji modelového rámce rekonstrukce vegetace nazvaného algoritmus rekonstrukce krajiny (Landscape Reconstruction Algorithm; LRA). Ten zahrnuje dva modely, které na sebe navazují. Jsou to REVEALS (Regional Estimates of Vegetation Abundance of Large Sites, neboli regionální odhady vegetační abundance z velkých lokalit) a LOVE (Local Vegetation Estimates, neboli odhady lokální vegetace). REVEALS rekonstruuje složení regionální vegetace o velikosti oblasti 10^4 - 10^5 km² pomocí pylu z velkých jezer. Druhým krokem je použití modelu LOVE, který je schopen rekonstruovat složení lokální vegetace pro oblasti menší než 10^4 km².

4.8.2 Metoda mnohonásobných scénářů

(Multiple Scenario Approach; MSA) vyvinutá Bunting et al. (2007, 2008) používá kombinaci různých metod (techniky práce s GIS, modelování pylové disperze a depozice, metody moderních analogů) k rekonstrukci mnoha scénářů minulé vegetace z pylových fosilních vzorků (Gaillard et al. 2008). Díky oběma těmto modelům jsme blíže poznání vývoje vegetace v holocénu a možnostem hodnotit např. vliv člověka na krajinu v dobách, pro které již nemáme písemné podklady.

5 Pár slov o diplomové práci

5.1 Cíle práce

Hlavním cílem mé diplomové práce je spočítání relativních pylových produktivit (PPE) pro výběr hlavních středoevropských dřevin. Důvodem je nedostatek těchto dat pro území ČR a nutnost znalosti PPE lokálních druhů pro modelování minulé vegetace. Dalším cílem je srovnání získaných PPE s výsledky z jiných regionů a zemí. Mezi dřeviny, na které bych se chtěla zaměřit, patří např. jilm (*Ulmus*), jedle (*Abies*) nebo olše (*Alnus*).

5.2 Výběr lokality

Na základě zpracované bakalářské práce bylo určeno několik kritérií, která by zájmová oblast měla splňovat. Podle těchto kritérií pak byla vybrána oblast pro mou práci nejvhodnější. V dané oblasti by měla být relativně vysoká diverzita dřevin, především těch, na které se zaměřuji a jejich abundance by měla v různých částech oblasti vykazovat jistý rozptyl, což je důležité pro správný odhad parametrů v ERV-modelech. Oblast by měla být dostatečně rozsáhlým lesním celkem, aby se jednotlivé lokality sběru vegetačních dat neprotínaly. Dalším kritériem je přístup k lesnickým datům a mapám, které mi výrazně usnadní práci s vegetačními daty. Oblast by také neměla být výrazně geomorfologicky členitá, abych mohla použít vážení dat Prentice-Sugita modelem. Oblastí, která splňuje všechny tyto požadavky a kde budu odebírat pylová a vegetační data pro mou diplomovou práci, je CHKO Křivoklátsko.

5.3 Metodika sběru a zpracování dat

Místa sběru vzorků určím stratifikovaně náhodným výběrem pomocí GIS. Budou vybrány z míst, kde se požadované dřeviny nachází v dostatečném množství. Vegetační data získám jak prací v terénu, tak i použitím lesnických map a záznamů. Je třeba je sbírat s ohledem na pozdější vzdálenostní vážení, a proto již při sběru zaznamenávat vzdálenost rostlin a porostů od místa sběru pylu. Pylové vzorky odeberu na určených místech s mechovým polštářem. Následně budou vzorky laboratorně upraveny, aby se daly dobře určit do taxonu. Pylová zrna budu počítat pod světelným mikroskopem a určovat do pylových taxonů. Vegetační a pylová data je třeba zvážit pomocí rovnic Prentice-Sugita modelu disperze a depozice pylu v programu HUMPOL. Tento program také využiji pro simulaci pylového spadu z vegetační mapy zájmové oblasti, který použiji pro validaci spočítaných hodnot PPE. Pro výpočet PPE použiji jednotlivé submodely ERV-modelu, které by v případě dobře určené oblasti sběru vegetačních dat měly dávat srovnatelné výsledky.

6 Závěr

Během posledních 20 let zaznamenala oblast kvantitativních rekonstrukcí minulé vegetace relativně rychlý rozvoj. Ten mohl proběhnout jak díky současnému vývoji výpočetní techniky, tak i novým teoretickým pracím (LRA, MSA) a množství dat získaných experimentálními studii v různých částech světa. Mezi tato data patří také relativní pylové produktivity.

V této práci byly stručně shrnuty publikované poznatky o relativních pylových produktivitách (PPE) a faktorech, které je ovlivňují. Pro pochopení procesu odhadu PPE byly krátce popsány modely (Prentice-Sugita model, ERV-model), které se na získání výsledných PPE podílejí a byly uvedeny hlavní předpoklady jejich správného fungování.

Zmíněné modely jsou v současné době nejlepšími nástroji k odhadu PPE, ale stále je třeba počítat s omezeními, která jejich předpoklady přináší. Předpoklady Prentice-Sugita modelu např. komplikují odhad PPE v oblastech se složitější topografií terénu, neřeší rozdílnou tafonomii pylových zrn různých taxonů a nepočítají s jiným transportním médiem pylu než s větrem nad korunami stromů. Je proto třeba ještě dalších prací týkajících se těchto témat.

Tato bakalářská práce je teoretickým podkladem pro mou diplomovou práci. Měla by sloužit jako vodítko ke správnému výběru lokality, metodice sběru dat a jejich analýze. Současně však může být stručným shrnutím dané problematiky pro ty, kteří se jí nechtějí zabývat příliš do hloubky. Práce tak může přispět k lepšímu pochopení významu relativních pylových produktivit a zvýšenému zájmu o kvantitativní rekonstrukce vegetace.

7 Slovník anglických zkratek

Zkratka	Význam v angličtině	Význam v češtině
APP	Absolute Pollen Productivity	absolutní pylová produktivita
ERV-model	Extended R-value model	rozšířený model R-hodnot
HUMPOL	HULL Method of POLLen simulation	Hullská metoda pylové simulace
LOVE	LOcal Vegetation Estimates	odhady lokální vegetace
LRA	Landscape Reconstruction Algorithm	algoritmus rekonstrukce krajiny
MAT	Modern Analogue Technique	technika moderních analogií
MSA	Multiple Scenarion Approach	metoda mnohonásobných scénářů
PAR	Pollen Accumulation Rate	pylová akumulční rychlost
PPE	Pollen Productivity Estimate	odhady pylové produktivity
REVEALS	Regional Estimates of VEgetation Abundance from Large Sites	regionální odhady abundance vegetace z velkých lokalit
RSAP	Relevant Source Area of Pollen	relevantní zdrojová oblast pylu

8 Seznam citované literatury

- Abraham, V., & Kozáková, R. (2012). Relative pollen productivity estimates in the modern agricultural landscape of Central Bohemia (Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 179, 1-12.
- Andersen, S. (1970). The relative pollen productivity and representation of north European trees, and correction factors for tree pollen spectra. *Danmarks Geologiske Undersøgelse Række II*, 96, 1-99.
- Autio, J., & Hicks, S. (2004). Annual variations in pollen deposition and meteorological conditions on the fell Aakenustunturi in northern Finland: Potential for using fossil pollen as a climate proxy. *Grana*, 43(1), 31-47.
- Berglund, B. E. (1973). Pollen dispersal and deposition in an area of south-eastern Sweden – Some preliminary results. In “Quaternary Plant Ecology” (H. J. B. Birks and R. J. West. Eds.), 117-129. Blackwell, Oxford.*
- Bradshaw, R. H. W., & Webb, T. I. (1985). Relationships between Contemporary Pollen and Vegetation Data from Wisconsin and Michigan, USA. *Ecological Society of America*, 66(3), 721-737.
- Broström, A., Nielsen, A. B., Gaillard, M.-J., Hjelle, K., Mazier, F., Binney, H., Bunting, J., et al. (2008). Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 461-478.
- Broström, A., Sugita, S., & Gaillard, M. - J. (2004). Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 3, 368-381.
- Broström, A., Sugita, S., Gaillard, M.-J., & Pilesjö, P. (2005). Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 15(2), 252-262.
- Bunting, J. M. (2003). Pollen-vegetation relationships in non-arboreal moorland taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125(3-4), 285-298.
- Bunting, J. M., & Hjelle, K. L. (2010). Effect of vegetation data collection strategies on estimates of relevant source area of pollen (RSAP) and relative pollen productivity estimates (relative PPE) for non-arboreal taxa. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 365-374.
- Bunting, J. M., & Middleton, R. (2005). Modelling pollen dispersal and deposition using HUMPOL software, including simulating windroses and irregular lakes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 134(3-4), 185-196.
- Bunting, J. M., Twiddle, C. L., & Middleton, R. (2008). Using models of pollen dispersal and deposition in hilly landscapes: Some possible approaches. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 77-91.
- Bunting, J. M., Twiddle, C. L., & Middleton, R. (2008). Using models of pollen dispersal and deposition in hilly landscapes: Some possible approaches. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 77-91.
- Bunting, M. J. (2007). Pollen in wetlands: using simulations of pollen dispersal and deposition to better interpret the pollen signal. *Biodiversity and Conservation*, 17(9), 2079-2096.
- Calcote, R. (1995). Pollen Source Area and Pollen Productivity: Evidence from Forest Hollows. *Journal of Ecology*, 83(4), 591-602.
- Currier, P. J., & Kapp, R. O. (1974). Local and regional pollen rain components at Davis Lake, Montcalm County, Michigan. *Michigan Academicum* 7, 211-225.*
- Davis MB, Brubacker LB (1973) Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnology and Oceanography*, 18, 635–646.*
- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K--Understanding the Source Area of Pollen in Sediments. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences*, 28(1), 1-18.

- Davis, M. B. (1963). On the theory of pollen analysis. *Am. J. Sci.* 261, 897–912.*
- Edwards, A. W. F. (1972) Likelihood. An account of statistical concept of likelihood and its application to scientific inference. Cambridge University Press, London, 235.*
- Eisenhut, G. (1961). Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume (translated into English by Jackson ST, Jaumann P 1989). Parey, HamburgS*
- Gaillard, M.-J., Sugita, S., Bunting, M. J., Middleton, R., Broström, A., Caseldine, C., Giesecke, T., et al. (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*, 17(5), 419-443.
- Groenman-van Waateringe, W. (1993). The effects of grazing on the pollen production of grasses. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2(3), 157-162.*
- Hellman, S. E. V., Gaillard, M.-J., Broström, A., & Sugita, S. (2008). Effects of the sampling design and selection of parameter values on pollen-based quantitative reconstructions of regional vegetation: a case study in southern Sweden using the REVEALS model. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 445-459.
- Hellman, S., Bunting, M. J., & Gaillard, M. (2009). Relevant Source Area of Pollen in patchy cultural landscapes and signals of anthropogenic landscape disturbance in the pollen record : A simulation approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153(3-4), 245-258.
- Hellman, S., Bunting, M. J., & Gaillard, M. (2009). Relevant Source Area of Pollen in patchy cultural landscapes and signals of anthropogenic landscape disturbance in the pollen record : A simulation approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153(3-4), 245-258
- Hicks, S. (2001). The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117(1-3), 1-29.
- Hjelle, K. L. (1998). Vegetation History and Archaeobotany Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7(2), 79-96.
- Chamberlain, A. C. (1975). The movement of particles in plant communities. In “Vegetation and the atmosphere” (J. L. Monteith. Ed.), 1, 155-203. Academic Press, New York/ London.*
- Jackson, S. T., Webb, T., Prentice, I. C., & Hansen, J. E. (1995). Exploration and calibration of pollen/vegetation relationships: a PC program for the extended R-value models. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(3-4), 365-374.
- Jackson, S. T., & Kearsley, J. B. (1998). Quantitative composition of local forest representation in forest-floor pollen assemblages. *Journal of Ecology*, 86(3), 474-490.
- Jackson, S. T., & Lyford, M. E. (1999). Pollen Dispersal Models in Quaternary Plant Ecology : Assumptions , Parameters , and Prescriptions. *The Botanical Review*, 65(1), 39-75.
- Jacobson, G. L., & Bradshaw, R. H. W. (1981). The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*, 16, 80-96.*
- Janssen C.R. (1966). Recent Pollen Spectra from the Deciduous and Coniferous-Deciduous Forests of Northeastern Minnesota : A Study in Pollen Dispersal. *Ecology*, 47(5), 804-825.
- Janssen, C.R. (1984). Modern pollen assemblages and vegetation in the Myrtle Lake Peatland, Minnesota. *Ecol. Monogr.* 54, 213–252.*

- Kabailiene, M. V. (1969). Formirovanie pyl'tsevykh spektrov i metody vosstanovleniya paleorastitel'nosti (English summary: On formation of pollen spectra and restoration of vegetation). *Ministerstvo Geologii SSSR, Institut Geologii (Vil'nyus) Trudy* 11, 1-148.*
- Mazier, F., Broström, A., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Vittoz, P., & Buttler, A. (2008). Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 479-495.
- Nielsen, A. B., Møller, P. F., Giesecke, T., Stavngaard, B., Fontana, S. L., & Bradshaw, R. H. W. (2010). The effect of climate conditions on inter-annual flowering variability monitored by pollen traps below the canopy in Draved Forest, Denmark. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 309-323.
- Parsons, R. W., & Prentice, I. C. (1981). Statistical approaches to R-values and the pollen-vegetation relationship. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 32(2-3), 127-152.
- Prentice, I. C. (1985). Pollen Representation, Source Area, and Basin Size: Toward Unified Theory of Pollen Analysis. *Quaternary Research*, 23, 76-86.
- Prentice, I. C., & Parsons, R. W. (1983). Maximum Likelihood Linear Calibration of Pollen Spectra in Terms of Forest Composition. *Biometrics*, 39(4), 1051-1057.
- Prentice, I. C., & Webb, T. I. (1986). Pollen percentages, tree abundances and the Fagerlind effect. *Journal of Quaternary Science*, 1(1), 35-43.
- Räsänen, S., Hicks, S., & Odgaard, B. V. (2004). Pollen deposition in mosses and in a modified "Tauber trap" from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(1-2), 103-116.
- Räsänen, S., Suutari, H., & Nielsen, A. B. (2007). A step further towards quantitative reconstruction of past vegetation in Fennoscandian boreal forests: Pollen productivity estimates for six dominant taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146(1-4), 208-220.
- Sjögren, P., Connor, S. E., & Knaap, W. O. (2010). The development of composite dispersal functions for estimating absolute pollen productivity in the Swiss Alps. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 341-349.
- Sjögren, P., van der Knaap, W. O., Huusko, A., & van Leeuwen, J. F. N. (2008). Pollen productivity, dispersal, and correction factors for major tree taxa in the Swiss Alps based on pollen-trap results. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 152(3-4), 200-210.
- Soepboer, W. (2007). The modelling of past land cover - A Swiss case study. Utrecht, 2007. Dizertační práce. Utrecht University. Faculty of Science. Institute of Environmental Biology. Vedoucí práce A.F. Lotter.
- Sugita, S. (1993). A Model of Pollen Source Area for an Entire Lake Surface. *Quaternary Research*, 39(2), 239-244.
- Sugita, S. (1994). Pollen Representation of Vegetation in Quaternary Sediments: Theory and Method in Patchy Vegetation. *Journal of Ecology*, 82(4), 881-897.
- Sugita, S. (2007). Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene*, 17(2), 229-241.
- Sugita, S. (2007). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene*, 17(2), 229-241.
- Sugita, S., Gaillard, M.-J., & Broström, A. (1999). Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9(4), 409-421.

Sutton, O. G., (1953). *Micrometeorology: a study of physical processes in the lowest layers of Earth's atmosphere*. New York, McGraw-Hill.*

Tauber H. (1967a). Differential pollen dispersion and filtration. In "*Quaternary Palaeoecology*"(E.G. Cushing nad H.E. Wright. Eds.) 131-141. Yale Univ. Press, New Haven. Conn.*

Tauber, H. (1965). Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse (Afhandlinger), Række II, 89*, 1-69.*

von Stedingk, H., Fyfe, R. M., & Allard, A. (2008). Pollen productivity estimates from the forest-tundra ecotone in west-central Sweden: implications for vegetation reconstruction at the limits of the boreal forest. *The Holocene, 18*(2), 323-332.

Wang, C. W., Perry, T. O., & Johnson, A. G. (1960) Pollen dispersion of slash pine (*Pinus Elliotii* Engelm.) with special reference to seed orchard management. *Silvae Genetica 9*, 78-86.*

Webb, T., Howe, S. E., Bradshaw, R. H. W., & Heide, K. M. (1981). Estimating plant abundances from pollen percentages: The use of regression analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology, 34*(3-4), 269-300.

Wilmschurst, J. M., & McGlone, M. S. (2008). Corroded Pollen and Spores as Indicators of Changing Lake Sediment Sources and Catchment Disturbance. *Journal of Paleolimnology, 34*(4), 503-517.

Wilmschurst, J. M., & McGlone, M. S. (2008). Origin of pollen and spores in surface lake sediments: Comparison of modern palynomorph assemblages in moss cushions, surface soils and surface lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology, 136*(1-2), 1-15.

Internetové zdroje

web 1: Vlasta Jankovská (1997). Pylová analýza [online, cit. 9.5.2012]. Dostupné z <http://www.archeologicke.misto.cz/clanky/jankovska/analyza.htm>

* značí sekundárně citované zdroje