

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Ústav geologie a paleontologie

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geobiologie



Bc. Tomáš Radoměřský

Dlouhodobá dynamika *Ledum palustre* – testování modelu rozšíření
pomocí paleoekologických dat

*Long-term dynamics of *Ledum palustre* – testing the distribution model
with paleoecological data*

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Petr Kuneš, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou závěrečnou práci zpracoval samostatně s uvedením všech použitých informačních zdrojů a literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 8. 2016

Podpis:

Poděkování

Při této příležitosti bych chtěl poděkovat svému vedoucímu práce doc. RNDr. Petru Kunešovi, Ph.D. za odborné konzultace, ochotu a v neposlední řadě také trpělivost při vypracování této práce. Dále děkuji svému konzultantovi Mgr. Přemyslu Bobkovi za nenahraditelnou pomoc nejen v terénu, ale i během zpracování a vyhodnocování vzorků. Poděkoval bych rád i laborantce Mgr. Alici Moravcové za nevšední vstřícnost a nápomoc při laboratorní analýze vzorků. Nakonec bych chtěl poděkovat i své rodině za podporu a trpělivost.

Zadání diplomové práce

Název práce:

Dlouhodobá dynamika *Ledum palustre* – testování modelu rozšíření pomocí paleoekologických dat
Long-term dynamics of Ledum palustre – testing the distribution model with paleoecological data

Cíl práce:

Práce se zaměřuje na rojovník bahenní (*Ledum palustre*). Jejím cílem je charakterizovat dlouhodobou dynamiku populací rojovníku v NP České Švýcarsko. Pro oblast existuje predikce rozšíření stanovišť, na kterých se testuje jak recentní, tak minulé rozšíření na základě detekce *Ledum* v pylu nebo makrozbytcích z organických sedimentů. Na těchto stanovištích totiž dochází díky příhodné hydrologii k akumulaci organického materiálu, který je vhodný k řešení paleoekologie druhu.

Datum zadání: 19. 12. 2013

Jméno studenta: Bc. Tomáš Radoměřský

Podpis studenta:

Jméno vedoucího práce: doc. RNDr. Petr Kuneš, Ph.D.

Podpis vedoucího práce:

Abstrakt

Na území Národního parku České Švýcarsko se během holocénu udály značné změny vegetačního pokryvu, do jehož podoby se nejvýrazněji zapsalo středně holocenní klimatické optimum, kdy se do střední Evropy rozšířily širokolisté listnaté lesy. Tyto přeměny jsou zapříčiněny klimatickými změnami. Postupně však začalo docházet k dodnes trvajícím procesu acidifikace půdy, která způsobila další obměny složení vegetace, dokonce i extinkce řady druhů zejména v pískovcových oblastech. Navíc se v posledních staletích stupňuje vliv člověka, který víceméně původní lesy mění z hospodářských a ekonomických důvodů na jednodruhové a stejnověké porosty, což podporuje už tak klesající druhovou rozmanitost a mění relativní zastoupení druhů podrostu. Práce se zaměřuje na jediný druh, podrostový stálezelený keř rojovník bahenní (*Ledum palustre*), který se vyznačuje vyhraněnými nároky na své stanoviště a indikuje tak určitý typ stanovišť. Roste na horních, severně orientovaných hranách skal s dostatkem světla a vlhkosti. Na těchto místech dochází díky příhodné hydrologii k ukládání organického materiálu. Díky tomu je možné studovat pomocí pylu a makrozbytků paleoekologii druhu. Na základě recentních výskytů a vztahů druhu k jeho současnému prostředí byl sestaven prediktivní model rozšíření. Pro tyto potřeby byl zvolen model Maxent vycházející ze strojového učení a digitálního modelu terénu odvozeného z mnoha environmentálních proměnných. Následně se testovala přítomnost *Ledum palustre* v humusovém horizontu pomocí analýzy pylových zrn. S fosilními nálezy druhu byly korelovány informace o recentních výskytech. Výsledky pylové analýzy značí dlouhodobé přežívání světlomilného druhu na vhodných místech napříč holocénem a představuje tedy dlouhodobou stabilitu prostředí, což je však v rozporu s výraznými změnami vegetačního pokryvu. Tyto výsledky podporují myšlenku diverzifikovaného vývoje vegetace v holocénu ve značně různorodé pískovcové krajině Českého Švýcarska, která umožňuje přežít glaciálnímu reliktu *Ledum palustre*.

Klíčové pojmy: České Švýcarsko, holocén, *Ledum palustre*, klimatické změny, prediktivní model rozšíření, pylová analýza, relikv

Abstract

On the territory of the Czech Switzerland National Park took place during the Holocene significant changes in vegetation cover to the form is most enrolled medium Holocene climatic optimum when broadleaf deciduous forests expanded into Central Europe. These transformations are caused by climatic changes. However, it started the process of soil acidification to this day that caused the other variations of the vegetation composition, even the extinction a variety of species especially in sandstone areas. In addition, in the last few centuries the human impact is graduating, which more or less of the original forests changes due to agricultural and economic reasons to breed-specific and the same-aged plantations which supports the already declining species diversity and relative abundance of the undergrowth species. This work focuses on a single species, evergreen undergrowth shrub *Ledum palustre* which is characterized by strong demands on its habitat and indicates the specific habitat type. It grows on the upper north-facing edges of rocks with plenty of light and humidity. At these locations stores organic material thanks the favourable hydrology. This makes possible to study the use of pollen and macroremains the paleoecology of the species. On the basis of recent occurrences and the relationships of the species to its current environment was drawn up the predictive distribution model for the species. For these purposes was chosen the Maxent model based on the machine learning and digital terrain model derived from many environmental variables. Subsequently was tested the presence of *Ledum palustre* in humic soil horizon using the analysis of pollen grains. With fossil findings were correlated the informations about recent occurrences. The results of the pollen analysis indicate the long-term survival of the heliophyte species at suitable locations across the Holocene and suggest a long-term stability of the environment, which contrasts with significant changes in vegetation cover. These results support the idea of a diversified Holocene development of vegetation in a very diverse landscape of the Bohemian Switzerland sandstone, which allows surviving glacial relict *Ledum palustre*.

Key words: Czech Switzerland, the Holocene, *Ledum palustre*, climatic changes, predictive distribution model, pollen analysis, relict

Obsah

1. Úvod	10
2. Charakteristika Národního parku České Švýcarsko	11
2. 1. Geologie	11
2. 2. Holocén v Českém Švýcarsku	13
2. 3. Geomorfologie	14
2. 4. Pedologie	15
2. 5. Klima	16
2. 6. Hydrologie	17
2. 7. Vegetace	18
2. 7. 1. Charakteristika vegetačního pokryvu	18
2. 7. 2. Disturbance	19
2. 7. 3. Invazivní druhy	19
3. Charakteristika botanického druhu <i>Ledum palustre</i>	21
3. 1. Taxonomie	21
3. 2. Morfologie	22
3. 3. Ekologie	23
4. Prediktivní modelování výskytu druhů	25
4. 1. Modelovací vlastnosti a skupiny	26
4. 2. Postup při modelování	27
4. 2. 1. Formulace a příprava modelu	27
4. 2. 2. Statistická formulace modelu	28
4. 2. 3. Kalibrace	28
4. 2. 4. Převedení modelu do prostoru	28
4. 2. 5. Vyhodnocení použitelnosti modelu	28
4. 3. Modely pracující pouze s prezenčními daty	29
4. 3. 1. Bioklimatické obálky	30
4. 3. 2. GARP (Genetic Algorithm for Rule – set Production)	30
4. 3. 3. ENFA (Ecological Niche Factor Analysis)	31
4. 3. 4. MaxEnt (Maximum Entropy Modelling)	32
4. 4. Prezenčně – absenční modely	33
4. 4. 1. GLM (Generalized Linear Model)	33
4. 4. 2. GAM (Generalized Additive Model)	34
4. 4. 3. CART (Classification and Regression Trees)	34

5. Metodika	35
5. 1. Mapování recentního výskytu	35
5. 2. Odebírání, zpracování a metodická analýza paleoekologických vzorků	40
5. 2. 1. Výběr lokalit pro odebírání vzorků	40
5. 2. 2. Odebírání vzorků	41
5. 2. 2. 1. Vzorky odebrané z rašelinných lavic skalních hřebenů (kopané vzorky)	41
5. 2. 2. 2. Vzorky odebrané z údolí (vrtané vzorky)	42
5. 2. 3. Uchovávání vzorků	43
5. 2. 4. Zahuštění vzorků	43
5. 2. 5. Laboratorní příprava vzorků	43
5. 2. 6. Mikroskopická analýza vzorků	45
5. 2. 7. Charakteristika vybraných pylových zrn taxonomické skupiny <i>Ericaceae</i>	45
5. 2. 7. 1. Pylové zrno <i>Ledum palustre</i>	46
5. 2. 7. 2. Pylové zrno <i>Empetrum nigrum</i>	46
5. 2. 7. 3. Pylové zrno <i>Calluna vulgaris</i>	46
5. 2. 7. 4. Pylové zrno <i>Vaccinium</i> – type	47
6. Výsledky	48
6. 1. Kalibrační sada vzorků	48
6. 2. Validační sada vzorků	51
6. 2. 1. Hluboké kopané vzorky	51
6. 2. 1. 1. Mlýnská sonda 1	51
6. 2. 1. 2. Mlýnská sonda 2	54
6. 2. 2. Vrtané vzorky	58
6. 2. 2. 1. Mlýnská rokle	58
6. 2. 2. 2. Křepelčí důl	59
6. 2. 2. 3. Puklina	59
6. 2. 3. Mělké kopané vzorky	59
6. 2. 4. Všechny vzorky	60
6. 3. Prezenční distribuční model	61
7. Diskuze	67
7. 1. Stanovištní nároky druhu	67
7. 2. Ekologická nika druhu	68
7. 3. Fosilní evidence	69
8. Závěr	71
9. Seznam použité literatury	72

Seznam zkratk

AUC - (Area Under the Curve) Plocha pod křivkou

cal. BP - (Before Present) před současností, kalibrovaná data

CART - (Classification and Regression Trees) Klasifikační a regresní stromy

ČŠ - České Švýcarsko

ENFA - (Ecological Niche Factor Analysis) Analýza ekologických faktorů niky

GARP - (Genetic Algorithm for Rule – set Production) Genetický algoritmus pro vytváření pravidel

GIS - (Geographic Information System) Geografický informační systém

GLM - (Generalized Linear Model) Zobecněný lineární model

GAM - (Generalized Additive Model) Zobecněný aditivní model

LGM - (Last Glacial Maximum) maximum poslední doby ledové

MA - miliony let

MaxEnt - (Maximum Entropy Modelling) Modelování maximální entropie

MŽP - Ministerstvo životního prostředí

NP - Národní park

NPČŠ - Národní park České Švýcarsko

ROC - (Receiver Operating Characteristic) – Charakteristika operačního přijímače

1. Úvod

Pískovcové oblasti jsou charakterizovány jako ostrovy malého měřítka s dobře vyvinutým horským typem vegetace situované v krajině mesického nebo termického charakteru klimatu. Montánní vegetace se tu vyskytuje z důvodu klimatické inverze na dnech údolí, malým množstvím slunečního záření a nízkým obsahem živin (KUNEŠ ET AL. 2007). Členitý reliéf spolu s neúživným substrátem nedovolily trvalé osídlení ani stálé zemědělské využití člověkem. I z toho důvodu se dodnes zachovala unikátní krajina křídových pískovců, díky které byla její část zvaná České Švýcarsko v roce 2000 prohlášena za národní park (KOPECKÁ & VASILOVÁ 2003A).

Ve specifickém mikroklimatu inverzních poloh dochází k akumulaci organického materiálu, jež tvoří záznam paleoprostředí z minulých dob. Díky tomu lze studovat populační dynamiky různých taxonů v průběhu času.

Na území Českého Švýcarska se jako glaciální relikvium vyskytuje nevýrazný keř *Ledum palustre* jinak široce rozšířený v boreoarktických oblastech Evropy, ve střední Evropě se pak objevuje jen fragmentárně. Vyznačuje se úzkou ekologickou nikou, tedy vazbou na specifické ekologické podmínky jako světlo, vlhko a skály. Indikuje tak určitý typ stanovišť rojovníkových borů *Ledo - Pinetum* (HADINCOVÁ ET AL. 2014). Kontinuální výskyt v Českém Švýcarsku od dob glaciálu značí dlouhodobou stabilitu prostředí jeho přirozeného výskytu i přes uplynulé změny klimatu a vegetace během holocénu (BOBEK ET AL. 2015).

Pomocí terénního mapování bude na základě recentních výskytů *Ledum palustre* na menším vzorku území predikováno jeho rozšíření v celém zájmovém území. Recentní výskyt se následně porovná s paleoekologickými daty o rozšíření druhu, tedy výsledky pylové analýzy vzorků odebraných z humusového horizontu a rašelinných polštářů.

Prediktivní model rozšíření druhu pak lze využít při plánování lesnických zásahů. Ačkoli v současnosti není druh ohrožen extinkcí díky vysoké početnosti, z důvodu indikace vzácného a pro NPČŠ charakteristického rojovníkového boru může jakýkoli zásah do druhového složení stromového patra vážně poškodit tento typ vegetace. Data o potenciálním výskytu druhu podpořená pomocí výsledků pylové analýzy lze použít při revitalizaci společenstva na místech, která byla v minulosti přeměněna na smrkové kultury. Zde je vhodné směřovat druhové složení porostů zpět k tomuto vegetačnímu typu (HADINCOVÁ ET AL. 2014).

2. Charakteristika Národního parku České Švýcarsko

2. 1. Geologie

České Švýcarsko je součástí velké geologické jednotky nazývané Český masiv. Ten se člení na starší proterozoický podklad tvořený zvrásněnými a metamorfovanými horninami granodiority nacházejícími se v jihozápadní části Českého Švýcarska a mladšími paleozoickými platformními granitickými pokryvy soustředěnými přibližně v severovýchodní části Národního parku. Granity a granodiority se ukrývají v hloubkách prvních stovek metrů a většinou tvoří podloží křídly konsolidované během variské orogeneze (VALEČKA ET AL. 1996).

Pro území Českého Švýcarska je nejdůležitějším geologickým obdobím svrchní křída. Patří do oblasti České křídové pánve, jež je největší dochovanou sedimentační pánví na našem území o ploše asi 14 600 km² (CHLUPÁČ ET AL. 2011). Vznikla v době cenomanské transgrese asi před 92 Ma, kdy moře rozšiřovalo svůj areál až do doby spodního coniaku. Následný zdvihový trend asi po 12 Ma pak podle Valečky et al. (1996) způsobil ústup moře. Výplň pánve tvoří facie vápnatých jílovců a slínovců, které jsou charakteristické pro části pánve vzdálené od pobřeží s nízkým přínosem klastického materiálu a facie kvádrových pískovců typické pro oblasti s přínosem písčitého materiálu z ploché pevniny tvořící tělesa o mocnosti až několika set metrů (CHLUPÁČ ET AL. 2011). Podle Adamoviče & Kidstona (2007) jsou pro tvorbu mocných vrstev pískovců a slepenců vhodná mělká mimotropická moře na pasivních kontinentálních okrajích oproti mořím tropickým, která disponují malým množstvím zdrojového klastického materiálu a vyznačují se karbonátovou sedimentací. Kvádrové pískovce jsou svou odlučností náchylné k hluboké erozi, která dala vzniku skalním městům. Jedním z nich jsou i kvádrové pískovce Českosaského Švýcarska svrchnoturonského až coniackého stáří (CHLUPÁČ ET AL. 2011). Podrobné stratigrafické členění pískovců není možné z důvodu absence výrazných a na velkém území rozšířených horninových rozhraní, navíc se vúdčí zkameněliny objevují jen velmi skromně.

Pískovce jsou suťové sedimentární horniny, kde dominují zrna velikosti písku, tedy velikosti mezi 0,0625 a 2 mm obvykle tvořené z více než 90 % křemenem, dále jílem, zrnky živců, slíd a těžkými minerály (VALEČKA ET AL. 1996). Petrograficky jsou pískovce klasifikovány jako křemenné, běžně se však nazývají kvádrové, neboť podle puklin a vrstevních spár se rozpadají do hranolovitých bloků. Matrix, pokud je vůbec přítomna, je tvořena prachovými nebo jílovými zrny, jílovými minerály, vložkami slídy či je vytvořen sekundární cement

(ADAMOVIČ & KIDSTON 2007). Cementované horizonty vznikaly v propustných horizontech s proudícími hydrotermálními a diagenetickými fluidy a vyznačují se vysokou soudržností. Cement uzavře na místě jednotlivá zrna písku a z volného písku se tak stane tvrdý pískovec. Výsledkem cementace jsou kalcifikovaná (z CaCO_3), hematitová (z Fe_2O_3), jílová (z illitu a montmorillonitu) nebo silicifikovaná (podle McBrida (1989) z křemene, opálu a chalcedonu) konglomerátová lůžka, což má za následek tvorbu výrazně pozitivního reliéfu kontrastujícího s podkladovými necementovanými a lépe větratelnými pískovci údolního reliéfu (ADAMOVIČ & KIDSTON 2007). Fe – mineralizace je v Českém Švýcarsku výhradně hydrotermálního původu a geneticky se váže na terciérní vulkanickou aktivitu (VAŘILOVÁ 2007).

Energii prostředí obecně dobře indikují sedimentární struktury a není tomu jinak ani v křídovém moři. Tou nejčastější strukturou je šikmé zvrstvení. Toto zvrstvení vzniká při pohybu čeřin s rovnými až zvlněnými hřbítky po mořském dně (VALEČKA ET AL. 1996), které jsou prodloužené příčně ke směru proudění (ADAMOVIČ & KIDSTON 2007) a dokládají orientaci mořských proudů u dna, které byly podle Valečky et al. (1996) vyvolané cirkulací vod mezi českou pánví a okolními pánvemi, silnými bouřemi popř. dmutím.

Po ústupu křídového moře začalo docházet nejen k rozsáhlé denudaci, která odstranila sedimenty v mocnosti až několika set metrů, ale i rozsáhlým tektonickým deformacím vázaným na saxonskou tektogenezi časově shodnou s alpínským vrásněním (VALEČKA ET AL. 1996). Trend průběhu poruch tektonického původu v Českém Švýcarsku sleduje přibližně osu jihozápadně – severovýchodního směru (VAŘILOVÁ 2007), která je paralelní s oherským riftem. Důležité jsou i poruchy severozápadně – jihovýchodní orientace související se skrytou labskou zlomovou linií. Směry vodních toků i suchá údolí mají tendenci následovat tyto linie intenzivního praskání, přičemž hřebeny se tvoří na cementovaných místech nebo na magmatických horninách. Na křížení obou směrů těchto poruch se od konce křídů do začátku mladších třetihor hojně vyskytují vulkanická tělesa (CHLUPÁČ ET AL. 2011). Dnešní tvar sopečných těles však není původní, zachovaly se pouze zbytky původního vulkanického pohoří jako např. výplně přírodních drah a obnažená podpovrchová tělesa (lakolity a pně). Povrchové produkty vulkanismu, tufy a lávové výlevy byly denudací odstraněny (VALEČKA ET AL. 1996). Některá tělesa utuhla pod povrchem a byla obnažena až po odnosu nadložních sedimentů. Na území Českého Švýcarska převládají mezi vulkanity subvulkanické brekie a čedičové typy hornin.

Po konci vulkanismu před 20 Ma pokračovala v podmínkách tektonického klidu a teplého klimatu denudace. Na počátku čtvrtohor se obnovil tektonický zdvih Českého Švýcarska, který měl za následek spolu se střídáním glaciálů a interglaciálů hloubkovou říční erozi (VALEČKA ET AL. 1996). Mezi kvartérní sedimenty patří říční štěrky, z navátého prachu vznikaly sprašové hlíny a díky skalnímu říčení vznikají kamenité svahové sedimenty a kamenná moře.

2. 2. Holocén v Českém Švýcarsku

Dramatický vliv na terestrická společenstva pískovcových oblastí má i holocén. Nejvýznamnějším holocenním procesem v pískovcových oblastech je bezesporu acidifikace. Je to dlouhodobý přirozený proces, který se objevuje výhradně během teplých fází kvartérních klimatických cyklů (IVERSEN 1958, BIRKS 1986 IN POKORNÝ & KUNEŠ 2005). Příčinou těchto pedogenetických procesů, kdy dochází ke ztrátě kationtů, jsou holocenní klimatické změny. Acidifikaci dále posilují např. biotické vlivy a v neposlední řadě i člověk odstraňováním biomasy a změnou přirozené druhové skladby lesů, přičemž podle Pokorného & Kuneše (2005) jsou půdy na acidickém podloží mnohem více citlivé na ztrátu živin než půdy na vápenatých substrátech. Důsledkem acidifikace půd na pískovcovém podkladu je nedostatek živin v ekosystému, který má za následek vznik relativně chudého vegetačního krytu - způsobuje nízkou alfa diverzitu (SÝKORA & HADAČ 1984 IN KUNEŠ ET AL. 2007). Bohatý výskyt měkkýších faun v některých pískovcových oblastech Česka podle Ložka (2007) dokazuje, že v minulosti byla tato území mnohem bohatší na živiny a celkovou diverzitu než dnes.

Předpokládá se, že na konci glaciálu v subarktických podmínkách v dobách mezi 15 000 a 10 000 cal. BP byla krajina Českého Švýcarska spoře porostlá vegetací s velice nízkou pylovou produkcí a malými oligotrofními jezírky v údolích. Postupně docházelo ke kolonizaci pionýrskými dřevinami, zpravidla borovicí a břízou až postupné tvorbě zahušťující se tajgy. Zároveň se jezírka začala zazemňovat souběžně s prvotní akumulací organických sedimentů v roklích.

Během boreálu v období mezi 10 000 a 7 500 cal. BP se na území ČŠ rozšířila líska (*Corylus avellana*), následně jsou vlhčí rokle kolonizovány smrkem (*Picea abies*) a olší (*Alnus viridis*).

Klimatické optimum, tedy v době okolo 7 500 – 4 500 cal. BP, mělo zásadní vliv na složení společenstev. Rody *Pinus*, *Betula* a *Corylus* podle Kuneše et al. (2007) ustoupily na extrémní habitaty na skalách a byly nahrazeny listnatými temperátními společenstvy složenými z rodů *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus* a posléze se přidaly i *Fraxinus* a *Acer*. Postupem času začaly do ČŠ na mesické habitaty pronikat *Fagus sylvatica* a *Abies alba*, které představují konkurenci pro smrk a olši. Překvapivý je v tomto období masivní průnik habru (*Carpinus betulus*).

S příchodem subboreálu okolo 4 500 cal. BP se výrazně zvýšila kontinentalita klimatu s nejméně výrazným vlivem v nižších nadmořských výškách. V této době se zřetelněji začala projevovat probíhající acidifikace urychlená nárůstem vlivu člověka na své okolí. Expanze jedle a buku nejenže vykompetovala náročné dřeviny klimatického optima, ale i zastavila probíhající expanzi smrku (KUNEŠ ET AL. 2007).

V subatlantiku je klimaxovým společenstvem v ČŠ jedlovo – bukový porost, s příměsí smrku a habru v hlubokých údolích a na vrcholcích skalních hřebenů stále roste borovice (*Pinus sylvestris*).

V posledních staletích stoupá intervence člověka, který přeměňuje lesy na pastviny a u zachovaných lesních porostů mění druhovou skladbu s preferencí smrku na úkor buku a jedle. Ve 20. století navíc způsobí masivní invazi zavlečeného druhu borovice vejmutovky (*Pinus strobus*) v písčivých oblastech, která ještě k tomu devastuje svůj podrost (KUNEŠ ET AL. 2007).

2. 3. Geomorfologie

Národní park České Švýcarsko je reprezentován výjimečnou a unikátní krajinou přinejmenším v kontextu celé střední Evropy (MIKULÁŠ ET AL. 2007). Jeho území spadá spolu s většinou plochy Česka do geomorfologické provincie Česká vysočina, dále patří do Krušnohorské subprovincie, oblasti Krušnohorské hornatiny a geomorfologického celku Děčínské vrchoviny (BALATKA & KALVODA 2006). Ačkoli na konci třetihor byla krajina Českého Švýcarska podle Valečky et al. (1996) zvláště s velkými vertikálními rozdíly, hluboké kaňony vyhloubené říční erozí, mezi kterými dominují údolí řeky Kamenice, Křinice a Chřibské Kamenice a široká škála tvarů, které známe dnes, jsou výhradně čtvrtohorního stáří.

Podle Mikuláše (2007) bylo v Českém Švýcarsku identifikováno více než 60 typů mikroform písčitého reliéfu centimetrových až decimetrových rozměrů dělených podle jejich

původu a pojmenovaných podle morfologie. Mezi nejběžnější z nich patří skalní věže, převisy, pilíře, římsy, voštiny, skalní mísy, dutiny a brázdy. Velké tvary zastupují soutěsky, skalní stěny až 150 m vysoké a skalní města. Poblíž soutoku řek Kamenice a Chřibské Kamenice se dokonce dochovaly zbytky pleistocenních říčních teras. Výrazné vyvýšeniny vytvořilo selektivní vypreparování tvrdých vulkanitů, z nichž nejmohutnější je krajinná dominanta Růžovský vrch. Nadmořská výška celého území se pohybuje mezi 115 a 723 m n. m.

2. 4. Pedologie

Složitý, různě svažitý i geologicky různorodý reliéf v Českém Švýcarsku podmiňuje vznik pestré mozaiky půd. Četná jsou i místa, kde se půda nevytvořila dodnes. K takovým patří skalní vrcholy, hrany i příliš prudké skalní stěny, na kterých se půdní pokrýv kvůli silné erozi nedokáže udržet. Půdy vznikající na svazích jsou sice často odplavovány, ale také dotovány čerstvým půdotvorným materiálem. Zůstávají tak udržovány v iniciálních stádiích svého vývoje. Při vzniku půd záleží i na činnosti organismů, typu a množství půdotvorného materiálu, klimatu, příznivé hydrologii, chemismu apod.

Podle Mapy půdotvorných substrátů jsou nejčastějším půdotvorným substrátem na území Českého Švýcarska lehké sedimentární horniny – písky vzniklé erozí zpevněných pískovců. Často tvoří různě svažitý podklad pro tvorbu dystrických kambizemí, u kterých dochází k podzolizaci. Významnou část plochy Českého Švýcarska na zarovnaných částech reliéfu pokrývají glaciální prachovité sedimenty, z nichž se vytvořily spraše, které jsou však v současnosti odvápněné. I tak dnes často nacházejí zemědělské využití (VALEČKA ET AL. 1996). Prachovité sedimenty lze nalézt i v terénních depresích, často zamokřených, odkud nebyly vodou dodnes odplaveny a nazývají se oglejené luvizemě. Modální pseudogleje podle Mapy půd České republiky 1 : 50 000 vznikají v místech s povrchovým převlhčením. Na bodově se vyskytujících tvrdých vulkanických čedičích se většinou tvoří podklad pro svažitě a kamenitě kambizemě. Po přehrazení částí údolí a toku sesuvy a skalním řícením se vytvoří vodní nádrž, kde za nepřístupu vzduchu dochází k akumulaci organického materiálu až v několikametrových mocnostech, jež se stává záznamem podoby vegetačního krytu a dynamiky prostředí v dobách minulých.

2. 5. Klima

Podle Quittovy klasifikace patří převážná část NPČŠ do mírně teplé klimatické oblasti, klimaticky teplé oblasti odpovídá jen širší okolí řeky Kamenice, tedy území s nejnižší nadmořskou výškou. Köppenova klasifikace řadí celé území národního parku do klimatického regionu listnatých lesů mírného pásma (TOLASZ ET AL. 2007). Podle Veseckého et al. (1958) spadá oblast Českého Švýcarska do mírně teplé a mírně vlhké oblasti, jen nejnižší položené okolí řeky Kamenice odpovídá mírně teplé a mírně suché oblasti. Průměrná roční teplota vzduchu se pohybuje mezi 7 - 8 °C, na východě území ČŠ 6 - 7 °C, nicméně inverzní údolí vykazují výrazně nižší hodnoty teplot (MIKULÁŠ ET AL. 2007). Gorczyńského index termické kontinentality přisuzuje celému území Českého Švýcarska stejné hodnoty, a to 25 %, což značí poměrně výrazně oceánské podnebí.

V Pískovcových kaňonech se utvořila celá škála klimatických podmínek od studených, vlhkých a stinných údolí přes intermediální svahy až po extrémně suché, slunečné a horké skalní stěny a návrší (MIKULÁŠ ET AL. 2007). Těžší studený a vlhký vzduch se hlavně v noci akumuluje na dnech údolí a způsobuje tak reverzní teplotní stratifikaci vzduchových hmot (SKLENÁŘ ET AL. 2007). Tento jev se nazývá teplotní inverze a může být ještě umocněn během jara, kde navátý a pomalu tající sníh v kaňonech výrazně ochlazuje své okolí, kdežto vrcholy skalních hřebenů jsou většinou i během zimy bez sněhu a ledu. Pravděpodobně žádný jiný typ reliéfu kromě krasových oblastí netvoří ve vztahu k půdnímu pokryvu a distribuci vegetace tak specifické mikroklima (CÍLEK 2007). To může být charakterizováno jako mozaika odlišných mikroklimat. Hranice mezi nimi mohou být ostré a významné, a to i na malém prostoru. Mezi základní aspekty tvořící mikroklima stanoviště patří humidita, teplota, vítr a insolace.

Průměrné roční úhrny srážek se pohybují mezi 700 - 800 mm za rok, přičemž nejsušší je severozápadní část území se 650 - 700 mm. Důležitým klimatickým ukazatelem je ombrická kontinentalita a oceanita, která udává pro území Českého Švýcarska hodnoty mezi 5 a 10 %. To ukazuje na výrazně oceánský chod srážek, tedy nízkou rozkolísanost ročního chodu typickou pro pohraniční horské a podhorské oblasti Čech. Dále je podle Tolasze et al. (2007) znatelný nárůst počtu dnů se slabými srážkami (nad 0,1 mm a pod 1 mm) ve směru od západu na východ. Ve stejném směru pak i klesá počet měsíců zasažených epizodami sucha, přičemž nejvíce trpí nedostatkem srážek okolí řeky Kamenice. Sucho se zjišťuje podle vodní bilance území definované Palmerovým Z indexem. Průměrná roční vláhová bilance

stoupá v Českém Švýcarsku od západu na východ území z deficitu 100 až 50 mm na přebytek vláhy 100 až 150 mm za rok. Ukazatel výskytu sucha nereflkuje množství vody v krajině, je to srovnání prostoru a času a odvíjí se od rozdílu mezi srážkami a referenční evapotranspirací (TOLASZ ET AL. 2007).

Převládajícími větry projevujícími se na plošinách, jsou západní, avšak konfigurace reliéfu způsobuje vznik místních větrů s anomálními směry a rychlostmi (CÍLEK 2007). Krátké epizody jarních a bleskových povodní, such, bouří a silných větrů hrají svou roli při utváření silně erozivního pískovcového reliéfu.

V porovnání se zbytkem Česka vykazuje průměrný roční úhrn globálního záření na území Českého Švýcarska velice nízké hodnoty. Nízké trvání slunečního svitu je důsledkem velkého množství oblačnosti, zatažených dní se v této oblasti během roku vyskytuje v průměru přes 70 % (TOLASZ ET AL. 2007).

2. 6. Hydrologie

Území Českého Švýcarska patří do úmoří Severního moře, povodí řeky Labe, které tvoří západní hranici Národního parku. Osu západní části Českého Švýcarska tvoří pravostranný přítok Labe, řeka Kamenice, mezi jejíž hlavní pravostranné přítoky na území NPČŠ patří Suchá Bělá s levostranným přítokem Dlouhá Bělá, Koutský potok a Jetřichovická Bělá. Levostranným přítokem řeky Kamenice je Kachní potok. Významným potokem odvodňujícím severní část území Národního parku, který tvoří významnou část jeho severní hranice, je řeka Křinice. Mezi její hlavní přítoky z levé strany se řadí Jetřichovický a Červený potok a z pravé strany Vlčí potok s jeho levým přítokem Malý Vlčí potok, Brtnický potok a Bílý potok, který rovněž tvoří část severní hranice Parku. Částí východní hranice protéká Doubický potok, který je pravostranným přítokem Chřibské Kamenice. Ta je soustředěna až za jihovýchodní hranicí Českého Švýcarska a tvoří tak pravý přítok řeky Kamenice.

Výborná propustnost srážkové vody skrz podloží spolu s intenzivním tektonickým rozpraskáním vytváří na území Českého Švýcarska plný hydrogeologický cyklus (PATZELT 2007). Ve vlhčí východní části území dochází především k absorpci nejen infiltrované povrchové vody, ale v suchých obdobích i celých potoků. Naproti tomu v západní části je srážková voda soustředěna skrytými drenážemi do potoků a pramenů. Chemické složení podzemní vody na území Českého Švýcarska reflektuje geologické podloží, proto se liší obsahem chemických prvků, rozpuštěných pevných látek, pH, vodivostí atd.

2. 7. Vegetace

2. 7. 1. Charakteristika vegetačního pokryvu

Mezi taxony typické pro pískovcové oblasti patří obecně rozšířené druhy, které jsou však v okolní krajině mnohem vzácnější nebo úplně chybí, přesto je druhová diverzita těchto taxonů v jemném měřítku velice nízká, a to především u cévnatých rostlin (HERBEN ET AL. 2007). Nízká druhová rozmanitost na acidickém substrátu je typickým fenoménem evropské krajiny, což může být vysvětleno historickým vlivem: nízký rozsah areálů s acidickým substrátem v minulosti limituje celkové množství současných druhů (EWALD 2003, PALMER ET AL. 2003 IN HERBEN ET AL. 2007). Těžištěm druhové diverzity jsou okrajové habitaty. Ta závisí i na topografické diverzitě, avšak diverzita celého regionu se odvíjí především od kritéria jeho vymezení (SÁDLO ET AL. 2007).

Velká porozita pískovců způsobuje rychlé prosakování srážkové vody a tvoří tak limitující faktor sucha pro vegetaci během léta. V zimě je na skalních výchozech kvůli nedostatečnému vegetačnímu krytu limitní pro vegetaci mráz, respektive obrovské cirkadiální teplotní rozdíly, a to i během jara a podzimu (CÍLEK 2007). Běžné jsou i značné rozdíly v dostupnosti živin, což má za následek tvorbu spektra mikrohabitátů (HERBEN ET AL. 2007). Dominantním druhem skalních ostrohů je podle Chytrého et al. (2001) *Pinus sylvestris* často zakrslého vzrůstu s příměsí *Betula pendula*, a občas i *Sorbus aucuparia* a *Quercus petraea*. Keřové patro zastupují *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-iaea* a *Calluna vulgaris*. Boreální elementy jako *Ledum palustre* či *Empetrum nigrum* na skalních hranách vysoko nad dnem údolí jsou podle Mikuláše (2007) fenoménem tohoto regionu. V bylinném patře se vyskytují druhy skalních substrátů jako *Festuca pallens* a *Hieracium schmidtii*, četné mechorosty občas pokrývající převážnou část povrchu substrátu jako *Leucobryum juniperoideum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum piliferum*, *Dicranum polysetum* a na stinnějších místech se vyskytuje i rod *Sphagnum* a lišejníky především rodu *Cladonia*.

Během léta může být průměrná teplota v údolích i o 6 °C nižší než na okolních plošinách, což se v nadmořských výškách okolo 150 m podle Herbena et al. (2007) projevuje přítomností montánních a submontánních taxonů, tedy druhů vázaných na stabilní klima, jako např. *Viola biflora*, *Lycopodium annotium*, *Dentaria enneaphyllos*, *Hygrobiella laxifolia* apod. V zimě naopak průměrnou teplotu v údolích v těsné blízkosti 0 °C typickou pro oceánské až subkontinentální oblasti indikují druhy oceánského až subkontinentálního typu klimatu (MIKULÁŠ ET AL. 2007), jako např. *Juncus squarrosus*, *Galium saxatile*, *Trichomanes*

speciosum, *Luronium natans* apod. Množství sluneční insolace dopadající na jednotku povrchu půdy či skály je závislé především na vegetačním pokryvu. Stinné lesy v údolích propustí obvykle i méně než 3 % slunečního záření a tvoří tak vhodné habitaty pro výskyt široké škály mechorostů a různých druhů kapradin (CÍLEK 2007). Stromové patro v údolích většinou zastupují monokulturální lesy s *Picea abies* a příměsí *Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Pinus strobus*.

2. 7. 2. Disturbance

Velký vliv na podobu vegetačního pokryvu mají disturbance. Jedná se o proces odstraňující jedince z populací, jehož výsledkem je rejuvenace populací a ekosystémů, tedy obnovení sukcese (SÁDLO & HERBEN 2007). Frekvence a typ disturbancí se výrazně liší v závislosti na geologii, geomorfologii, vegetačním pokryvu atd. Pro pískovcové oblasti jsou typicky méně časté, zato však intenzivní disturbanční události. Nejčastějším disturbančním procesem v pískovcových oblastech je eroze písčitého materiálu a jeho odnos, přičemž část se akumuluje v údolích spolu se syrovým humusem a zbytek je odnášen vodními toky z oblasti.

Důležitou roli v pískovcových oblastech hrají požáry, které zásadně ovlivňují podobu vegetace. Zpravidla se jedná prosvětlení porostu, které otvírá místo pro růst zejména na světlo náročných semenáčků *Pinus sylvestris*. Z vrtů provedených na dnech údolí, ve kterých se vyskytují vrstvy uhlíků s různou mocností, je podle Sádla & Herbena (2007) zřejmé, že se požáry v Českém Švýcarsku opakují po celá tisíciletí a s různou intenzitou a plošným rozsahem.

Obecně mohou disturbance otevřít prostory pro různé invazivní druhy a zajistit semenáčkům v souladu s příznivými podmínkami růst a prosperitu (HADINCOVÁ ET AL. 2007).

2. 7. 3. Invazivní druhy

Podle Kuneše et al. (2007) jsou pískovcové oblasti oproti okolním krajinám více náchylné na invaze cizorodých druhů do stávajících společenstev. I přesto, že jen málokteré nepůvodní druhy se stanou invazivními, je jedním z hlavních problémů v Českém Švýcarsku invazivní druh - borovice (*Pinus strobus*), která byla uměle vysazována člověkem díky pro ni příhodnému vlhkému klimatu v údolích s vidinou rychlého nárůstu dřeva, obohacení druhové skladby lesů, jako prevence přemnožení škůdců v druhově chudých lesích atd. (HADINCOVÁ ET

AL. 2007). Jenže *Pinus strobus* je podle Mácové & Tichého (2007) výrazně kompetičně silnější než *Pinus sylvestris*. Navíc toleruje zvýšený spád dusíku, snese zastínění a má schopnost eliminovat ostatní rostlinné druhy (HÄRTEL & HADINCOVÁ 1998 IN MÁCOVÁ & TICHÝ 2007).

Od stanovení Českého Švýcarska za Národní park je snaha redukovat populaci *Pinus strobus*, potenciálně může její populace zkolabovat následkem infekce rzi (*Cronartium ribicola*), houby napadající jehlice (*Meloderma desmazieresii*) či působením parazitů (SOUKUP ET AL. 2007). Z parazitů je podle Knížka et al. (2007) nejvýznamnější *Ips amitinus*, který však kromě vejmutovky nalétá i na původní druhy. Ačkoliv je *Pinus strobus* napadána celou škálou patogenů, jejich vliv na populační dynamiku je zatím nízký. *Cronartium ribicola* sice ničí jednotlivé stromy, její mezihostitel *Ribes nigrum* se však v Českém Švýcarsku vyskytuje jen sporadicky. Velkoplošně se borovice vejmutovky zatím likvidují kácením, největší potenciál do budoucna však má podle Soukupa et al. (2007) houba *Meloderma desmazieresii* schopna decimovat populaci borovice vejmutovky na regionální úrovni.

3. Charakteristika botanického druhu *Ledum palustre*

Jedním z nejnehostinnějších míst pro život vyšších rostlin jsou rašeliniště, kde čelí vegetace řadě nepříznivých podmínek, jako např. toxickým látkám, nedostatku kyslíku a celkově anoxickému prostředí v substrátu, nízkému pH, nedostatku živin i stále rostoucímu povrchu rašeliniště. Na takovýchto místech se nalézají druhově chudá společenstva vyšších rostlin a mechorostů schopná tolerovat nepříznivé podmínky. Takové rostliny s konzervativním způsobem v získávání živin nazýváme strestolerantními strategy (GRIME 1979).

Ledum palustre, nově též *Rhododendron tomentosum*, je malý, dřevnatějící stálezelený keř rostoucí na rašelinných půdách ve střední a severní Evropě, severní Asii a v Severní Americe.

Byl používán v medicíně k léčbě různých onemocnění, jako např. revmatismu, kašle, hmyzích kousnutí a jako repelent. Kvůli obsahu toxického sesquiterpenoidu ledolu se však od jeho vnitřního užívání upouští. V současnosti se *Ledum palustre* stává středem pozornosti řady vědeckých výzkumů díky antimikrobiálním, antioxidačním a antidiabetickým vlastnostem jeho výhonků a esenciálních olejů (DAMPC & LUCZKIEWICZ 2013).

Podle vyhlášky MZP České republiky č. 395 / 1992 Sb je *Ledum palustre* vyhlášeno jako ohrožený druh kategorie C3 zvláště chráněných rostlin.

3. 1. Taxonomie

Kladistická analýza morfologických vlastností ukázala, že druhy přednostně řazené k rodu *Ledum* L. jsou ve skutečnosti subsekcí rodu *Rhododendron* L. čeledi *Ericaceae* a řádu *Ericales* (KRON & JUDD 1990, HARMAJA 1991). Nicméně další studie nepotvrdily, že by rod *Rhododendron* spolu s rodem *Ledum* tvořily monofyletickou skupinu (KURASHIGE ET AL. 2001, GAO ET AL. 2002 IN DAMPC & LUCZKIEWICZ 2013). Podle Integrovaného taxonomického informačního systému však zahrnuje druh *Rhododendron tomentosum* několik dříve popsanych taxonů jako *Ledum palustre* L., *Ledum decumbens*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Rhododendron tomentosum* ssp. *subarticum* a *Ledum palustre* var. *decumbens*.

3. 2. Morfologie

Ledum palustre je podle Hejného & Slavíka (2003) dlouhověký stálezelený plazivý až vztyčený keř s obsahem pryskyřic dorůstající výšky až 150 cm. Mladé větve a stejně tak spodní strany listů hustě pokrývají rezavé trichomy. Pohřbené větve rašelinným polštářem brzy koření a po dlouhou dobu vytrvávají jako zásobárna živin. Kořeny jsou silné a větvenité. Listy nasedají na větve střídavě, jsou tlusté, obdélníkovité, kožovitého vzhledu 2 – 5 cm dlouhé a do 0,5 cm široké, svrchu lysé, tmavozelené. Je na nich možné pozorovat některé xeromorfní znaky, jako např. silnou kutikulu, podvinuté okraje listů, průduchy vnořené pod úroveň pokožky a jehlicovitý vzhled listů. Příčina xeromorfního vzhledu rostliny rostoucí na podmáčeném substrátu se dá vysvětlit různě. Podle Schimperera (1898) se jedná pouze o fyziologickou suchost rašeliny, avšak Reader (1978) vše přisuzuje vystavení rostliny zimnímu vysychání rašelinného substrátu a způsobu přezimování. Firbas (1931) tvrdí, že se jedná o tzv. peinomorfózu, tedy příčinou je podle něj nedostatek živin. Je také možné, že je *Ledum palustre* pozůstatek tercierní tropické flóry, kdy se současný vzhled rostliny vyvinul v teplém a suchém klimatu s nedostatkem živin, kdy schopnost zadržovat vodu byla pro přežití nutností (ŠENIKOV 1953).



Obr. č. 1: Oboupohlavné květy *Ledum palustre* uspořádané do okolíku.

Zdroj: http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum_palustre.htm

Na tenkých hustě chlupatých stopkách je podle Dampcové & Luczkiewiczové (2013) shromážděno až 30 pětिलistých oboupohlavných hmyzosprašných květů do okolíků. Velikost vejčitých kališních laloků je od 5 do 8 mm a bílých korunních lístků mezi 5 až 15 mm. Kvete

v květnu a červnu. Plodem je tobolka rozdělená na 5 částí, velká 4,5 až 5,5 mm a otevírá se na bázi. Četná křídlatá semena zrají v červenci až srpnu a jsou podle Atlasu cévnatých rostlin Polska 1,7 mm dlouhá a 0,3 mm široká. Na klíčení semen *Ledum palustre* má podle výzkumu Kinzela (1915) pozitivní vliv měnící se teplota, minimální zakrytí zeminou a alespoň krátké vystavení mrazu. Podle příslušnosti k životním strategiím patří *Ledum palustre* mezi nanofanerofyty až chamaefyty (KUBÁT ET AL. 2002). Maximální stáří keříků je asi 30 let (KIRCHNER ET AL. 1937).



Obr. č. 2: Rozpukané tobolky *Ledum palustre*.

Zdroj: http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum_palustre.htm

3. 3. Ekologie

Ledum palustre roste na rašelinných půdách, vrchovištích, vřesovištích a v rašelinných borech. Patří mezi běžné druhy arktických a subarktických vegetačních typů, tedy keřovité tundry, mechové a lišejníkové tundry a boreálního lesa (DAMPC & LUCZKIEWICZ 2013). Jako boreokontinentální druh v oblastech s oceánským typem klimatu roste jen zřídka. V Česku se podle Kubáta (2002) vyskytuje nejvíce v Třeboňské pánvi a v Labských pískovcích, ojedinělé výskyty jsou i v příhraničních pohořích Čech. Na Moravě roste pouze v Hrubém Jeseníku.

Preferuje kyselou vlhčí půdu bohatou na humus podle serveru Plants For A Future na stinných, polostinných i nezastíněných stanovištích, přičemž nesnáší hluboký stín. Podle Kinzela (1915) je zvýšená vlhkost a polostín přímo základním předpokladem dobrého růstu a prosperity.

Ve střední Evropě se *Ledum palustre* řadí mezi ohrožené druhy, ne však kvůli nadměrnému sběru člověkem, ale z důvodu plošného odvodňování mokřadů, těžby rašeliny a zemědělského využití krajiny, což má za následek mineralizaci rašelinných půd a pokles množství ukládaného organického materiálu (DAMPC & LUCZKIEWICZ 2013). *Ledum palustre* dokáže přežít i požár - spálená nadzemní část je rychle nahrazena obrostem z kořenů.

Bylo prokázáno, že je rojovník dobrým indikátorem polycyklických aromatických uhlovodíků v mokřadních ekosystémech. Ačkoliv je přítomnost těchto vzdušných polutantů monitorována kvůli jejich mutagennímu a karcinogennímu vlivu na organismy, podle Malawské et al. (2002) může být jako vhodný nástroj pro biomonitoring použít právě *Ledum palustre*.



Obr. č. 3: Porost *Ledum palustre* vysoko nade dnem údolí.

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (24. 10. 2014)

4. Prediktivní modelování výskytu druhů

S rozvojem nových statistických metod a GIS zaznamenala ekologie rychlý vzestup metod prediktivního modelování výskytu druhů týkajících se geografického rozšíření druhů nebo celých populací v jejich současném prostředí. Vztahy taxonů k jejich přírodnímu prostředí jsou jádrem veškerého prediktivního modelování v ekologii, přičemž tyto modely jsou obecně založené na tom, jak přírodní faktory kontrolují rozšíření druhů a celých populací v geografickém prostoru (GUISAN & ZIMMERMANN 2000).

Protože bylo jen velmi málo druhů studováno detailně, pokud jde o jejich dynamické odpovědi na změny přírodního prostředí, modelování statické distribuce taxonů zůstává jediným přístupem pro studium možných důsledků měnícího se prostředí na rozšíření druhů v prostoru (WOODWARD & CRAMER 1996 IN GUISAN & ZIMMERMANN 2000).

Prediktivní modelování geografické distribuce druhů je podle Grahama et al. (2004) důležité pro mnohé studie v ekologii a ochraně druhů, např. při studiích šíření invazivních druhů (THUILLER ET AL. 2005), dopadů klimatických změn (THOMAS ET AL. 2004) a druhové diverzity v prostoru (GRAHAM ET AL. 2006). Se stoupající dostupností dat o výskytu druhů, hlavně z herbářových sbírek a přírodovědných muzeí, roste aktivní využívání metod pracujících pouze s daty výskytů druhů nevyužívajících absence (PHILLIPS & DUDÍK 2008).

SDM (Species Distribution Modelling) nabízí široké možnosti při studiu distribucí organismů v minulosti. Doplnuje genetické a fosilní informace a používá se k predikci potenciální distribuce druhů i posouzení poklesu ekologické segregace mezi dvěma taxony (GUISAN & THUILLER 2005). SDM reprezentuje i odhad ekologické niky druhu posuzované v rozpětí podmínek prostředí převedeném do geografického prostoru. Podle Franklina (2009) je SDM modelování odhad vztahu mezi záznamy o studovaném druhu na určitém prostoru a jistými prostorovými charakteristikami prostředí.

Proces SDM modelování zahrnuje prostorové nebo prostorově časové propojení záznamů o rozšíření druhů s potenciálními řídicími faktory, odhad a testování distribucí řízených vztahů zahrnující odhad ekologické niky, predikce vhodného stanoviště a aktuálních výskytů v prostoru v jednotném čase a v různých časových úsecích (SVENNING ET AL. 2011).

SDM projekce přepokládají, že jsou druhy v rovnováze se svými požadavky na prostředí, tedy že je jejich rozšíření primárně závislé na prostředí, nikoli na ostatních faktorech jako např. kompetici či limitaci při jejich šíření (ALBA-SÁNCHEZ ET AL. 2010). SDM

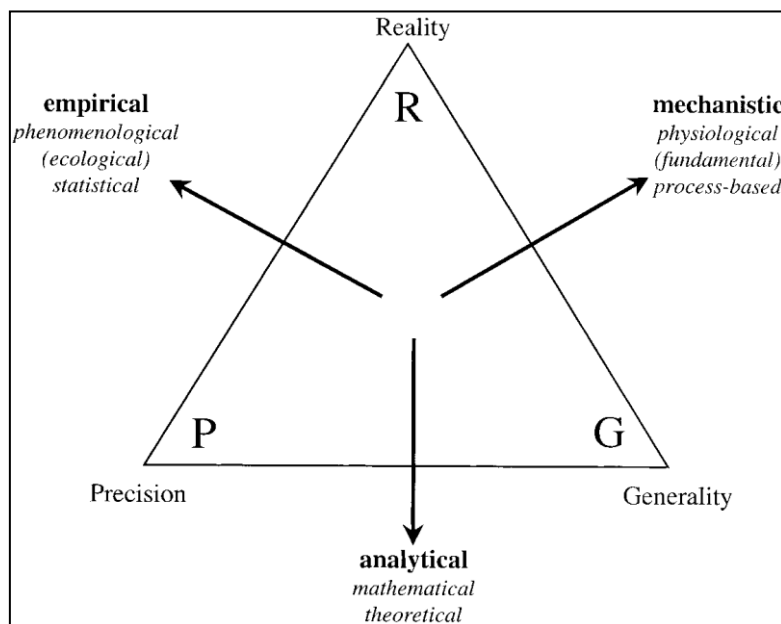
projekce mohou být využity i při tvorbě paleoekologických modelů k identifikaci minulých potenciálních distribucí organismů (MARTÍNEZ-MEYER ET AL. 2004).

Alba-Sánchez et al. (2010) navrhují využití SDM ve spojení s paleoklimatickými modely, jako např. pylovými záznamy, pro lokalizaci kvartérních refugií od LGM do současnosti. Kombinace těchto dvou přístupů umožňuje zpřesnění a detailizaci SDM metod využitých k predikci kvartérních refugií.

Podle Pearsona et al. (2006) mohou různé modelovací techniky poskytnout velice odlišné predikce, přičemž dnešní nové techniky založené pouze na prezenčních datech mají výrazně větší prediktivní přesnost než zavedené metody (ELITH ET AL.2006).

4. 1. Modelovací vlastnosti a skupiny

Každý aspekt času a prostoru nelze přesně predikovat, proto se vyberou dvě ze tří žádoucích modelovacích vlastností (všeobecnost, skutečnost, přesnost) na úkor třetí, jež je obětována (LEVINS 1966). Kombinacemi požadovaných vlastností vzniknou tři modelovací skupiny (Obr. č. 4).



Obr. č. 4: Klasifikace modelů založená na jejich vnitřních vlastnostech podle Levinse (1966).

Zdroj: Guisan & Zimmermann 2000

1. Analytická (matematická) skupina

První modelovací skupina se soustředí na všeobecnost a přesnost a byla vyvinuta za účelem predikce přesné odpovědi uvnitř zjednodušené či omezené reality.

2. Mechanistická (fyziologická, procesní) skupina

Druhá skupina preferuje všeobecnost a skutečnost před přesností. Zakládá tedy predikce na reálných vztazích příčina – důsledek, které jsou považovány za biologicky funkční (WOODWARD 1987 IN GUI SAN & ZIMMERMANN 2000).

3. Empirická (statistická) skupina

Poslední skupina obětuje všeobecnost pro přesnost a skutečnost. Od tohoto modelu se neočekává charakteristika vztahu příčina – důsledek a ani neinformuje o ekologických funkcích a mechanismech. Jejím účelem je jen kondenzace empirických skutečností (WISSEL 1992 IN GUI SAN & ZIMMERMANN 2000).

V praxi je však většinou těžké rozlišit jednotlivé typy modelů. Prediktivní modely distribuce druhů jsou podle Guisana & Zimmermanna (2000) většinou charakterizovány jako empirické.

4. 2. Postup při modelování

Mezi konkrétní aspekty tvorby modelu patří příprava modelu, statistická formulace modelu, kalibrace, převedení modelu do prostoru a vyhodnocení použitelnosti modelu. Cílem modelování není shrnutí procesů limitujících geografickou distribuci druhů, ale formulací koncepčního modelu prostřednictvím příkladů znázornit vztah (GUI SAN & ZIMMERMANN 2000).

4. 2. 1. Formulace a příprava modelu

Nejprve dochází ke stanovení základních hypotéz na základě znalostí o studovaném druhu. Následně se volí měřítko, prostorový rozměr studované oblasti, vyberou se základní proměnné prostředí, které se budou studovat a jsou zároveň pro výskyt druhu určující, sestaví se přibližný časový harmonogram průběhu práce v terénu a laboratoři a nakonec je zvolena nejvhodnější metoda pro tvorbu modelu distribuce druhu (GUI SAN & THUILLER 2005). I formulace teoreticky vhodného modelu však někdy může selhat a neposkytnout tak

uspokojivé výsledky, což může být důsledkem práce s nekvalitními daty, zvolením nevhodného prostorového rozlišení či stylem vzorkování, který nebyl pro konkrétní účel zamýšlený (GUISAN & ZIMMERMANN 2000).

4. 2. 2. Statistická formulace modelu

Pro vytvoření modelu je často možné použít několik statistických metod. Mezi nejpoužívanější metody patří podle Guisana & Zimmermanna (2000) GLM, GAM a CART. V této části postupu při modelování se pro studium distribuce druhu zvolí nejvhodnější možný algoritmus.

4. 2. 3. Kalibrace

Výsledkem tohoto kroku je nastavení matematického modelu vybraného pro konkrétní datové sady. Podle Rykiela (1996) je kalibrace odhadem a nastavením parametrů a konstant modelu za účelem zlepšení shody mezi výstupy modelu a datovým souborem. Pro zlepšení přesnosti prediktivní síly modelu je počet použitých vysvětlujících proměnných snížen na rozumný počet (HARRELL ET AL. 1996).

4. 2. 4. Převedení modelu do prostoru

Následně se vytvoří distribuční mapa potenciálních stanovišť zobrazující pravděpodobnost výskytu predikovaného druhu či zobrazení oblastí a míst, kde je možnost výskytu druhu nejpravděpodobnější.

4. 2. 5. Vyhodnocení použitelnosti modelu

Nakonec dochází k analýze prediktivní úspěšnosti modelu, tedy ke zhodnocení přesnosti predikce potenciálního výskytu druhu (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). Modely nemohou být testovány jako pravdivé nebo nepravdivé. Výsledek testování modelu by měl poskytnout dobrou a testovatelnou hypotézu příslušnou důležitým problémům (LEVINS 1966). Existují dva hlavní přístupy pro hodnocení prediktivní síly modelu. První spočívá ve využití jedné datové sady ke kalibraci a zhodnocení modelu. Druhý přístup používá dvě nezávislé datové sady, jednu ke kalibraci, tzv. tréninkovou sloužící k úpravě modelu, zatímco druhou pro zhodnocení kvality modelu, tedy evaluační (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). Každá metoda statistického modelování v ekologii má však malou výpovědní hodnotu, pokud není

otestována přesnost modelu pomocí nezávislých údajů (VERBYLA & LITAITIS 1989).

4. 3. Modely pracující pouze s prezenčními daty

Jsou to statistické techniky vytvořené pro modelování druhových distribucí, které fungují na základě dat o přítomnosti studovaného taxonu (ELITH ET AL. 2011). Použití pouze prezenčních dat je v jistém smyslu osvobození od problému s nespolehlivými záznamy o absencích druhu (JIMÉNEZ – VALVERDE ET AL. 2008 IN ELITH ET AL. 2011) z toho důvodu, že absence odráží biotické interakce, disperzní omezení a disturbance, které brání modelování potenciálních distribucí (SVENNING & SKOV 2004).

U každého výskytu studovaného taxonu se v terénu zaznamenají zeměpisné souřadnice pomocí GPS. V GIS se pak zaznamenané výskyty promítnou do vrstev s různými charakteristikami prostředí. Na základě kombinace výskytů druhu a charakteristik prostředí lze následně předpovědět, jak jsou jednotlivá stanoviště vhodná pro výskyt druhu. Velkou výhodou modelů pracujících jen s prezenčními daty je skutečnost, že nepotřebují mnoho záznamů prezencí druhu ke kvalitnímu odhadu jeho distribuce (PHILLIPS ET AL. 2006).

Modely pracující pouze s prezenčními daty mají i své nevýhody. Jestliže se plně neshoduje realizovaná nika se základní nikou, nemůžeme jakýmkoli modelovacím algoritmem přesně charakterizovat plnou základní niku druhu - nutná informace v prezenčních lokalitách jednoduše není přítomna. Např. z důvodu disturbančních událostí, které způsobily lokální extinkce v minulosti, může být druh na lokalitě nepřítomen, ačkoli je stanoviště svým souborem podmínek pro výskyt druhu vhodné, což může mít vliv na výsledky modelování. Podobný efekt mají i geografické bariéry, kvůli kterým je šíření druhu na určité areály znemožněno. Proto je potřeba místa, na kterých se druh nevyskytuje kvůli některé z geografických bariér, včas identifikovat a vyloučit je z modelovacího procesu (PHILLIPS & DUDÍK 2008). Podle Phillipse et al. (2006) nemůže být celkové rozšíření druhu pouze z prezenčních dat přesně stanoveno, a to v jakémkoli měřítku, což je základní nevýhodou práce s omezením pouze na prezenční data. Navíc nelze na vzorkování oblasti vynaložit stejné úsilí. Některá místa v krajině jsou monitorována intenzivněji než jiná, takže se může stát, že je lokalita označena pozorovatelem jako absenční, i když je druh přítomen. To má pak mnohem větší dopad na modely pracující pouze s prezenčními daty než na prezenčně – absenční modely (PHILLIPS ET AL. 2009). Řešením je, aby model kombinoval distribuci druhů s distribucí vzorkovací snahy (SOBERÓN & NAKAMURA 2009 IN ELITH ET AL. 2011).

4. 3. 1. Bioklimatické obálky

Je to základní technika pro studium rozšíření druhu. Podle Bakkenese (2002) je to metoda schopná rozpoznat stanoviště s vhodnými klimatickými podmínkami nejen pro rozšíření druhu, ale i celého společenstva. Bioklimatické obálky mohou modelovat minulé, současné i budoucí areály studovaného druhu.

Nevýhodou je, že zanedbávají důležité prediktory, které často mohou ovlivnit výskyt druhu na daném stanovišti, jako např. topografii, půdní typy či biotické interakce. Prostředí navíc považují za neměnné a nepočítají s adaptacemi. I přes tyto nedostatky však kvalitně na regionální úrovni popisují prostředí, kde zásadní roli pro distribuci druhu hraje právě podnebí (JESCHKE & STRAYER 2008).

Bioklimatické obálky lze použít pro fundamentální i realizovanou niku. Jako vstup pro fundamentální niku se používají fyziologické proměnné, ze kterých se odvozují klimatické proměnné. Pro realizovanou niku postačí data o výskytu druhu v určitém areálu a pro něj typické klimatické proměnné (PEARSON & DAWSON 2003).

Při použití bioklimatických obálek se často volí jako střed průměr proměnné a jako hranice maximální a minimální proměnná.

Tato technika nalézá dobré využití jak při hledání všech lokalit s dobrými podmínkami pro výskyt studovaného druhu, tak i při odhadu budoucích změn životního prostředí (GUISAN & ZIMMERMANN 2000).

Bioklimatické obálky se používají jako součást jiných modelů, např. BIOCLIM, který využívá průměrné klimatické hodnoty, např. teplot a srážek během určitého období a hodnotí, jak vhodná jsou stanoviště v rámci současných i budoucích scénářů. Dalším modelem pracujícím s bioklimatickými obálkami je HABITAT model používající konvexní mnohostěnné obálky. Ačkoli se oba modely liší v klasifikačním procesu, poskytují podle Guisana & Zimmermanna (2000) velice podobné výsledky. Za zmínku ještě stojí model DOMAIN využívající metrickou podobnost, kde predikovaný index vhodnosti stanovišť je dán výpočtem minimální vzdálenosti v rozměru prostředí k jakémukoli záznamu prezenze druhu (PHILLIPS ET AL. 2006).

4. 3. 2. GARP (Genetic Algorithm for Rule – set Production)

Je to program založený na genetickém algoritmu, který vytváří pro druhy modely ekologických nik. Vzniklé modely popisují abiotické podmínky prostředí, jako např.

nadmořskou výšku, teplotu, srážky atd., při kterých by měl druh udržet své populace (STOCKWELL & PETERS 1999; STOCKWELL ET AL. 2006). Jako vstup jsou použity záznamy výskytů druhu. Pak jsou v závislosti na environmentálních proměnných stanoveny potenciální hranice jeho přežití. Metoda GARP se odvíjí od evolučního procesu přírodního výběru.

4. 3. 3. ENFA (Ecological Niche Factor Analysis)

ENFA je technika prediktivního modelování zakládající se na porovnání hodnot ekologických proměnných na místě prezence určitého druhu s referenčním souborem hodnot pro celou studovanou oblast (HIRZEL ET AL. 2002). Je to aproximace ekologické niky druhu reprezentovaná základní nikou druhu jako souborem všech podmínek prostředí, které jsou nezbytné pro dlouhodobé přežití druhu a realizovanou nikou jako podmnožinou základní niky, ve které druh aktuálně žije (HUTCHINSON 1957 IN PHILLIPS ET AL. 2006). Kvůli vlivu člověka, geografickým bariérám a biotickým interakcím může být realizovaná nika menší než fundamentální nika.

Podle Basillea (2008) je ENFA vhodný nástroj k měření výběru a využití vhodného stanoviště ve velkém rozpětí ekologických podmínek a může být využit k přesnému vymezení ekologické niky druhu, na jejímž konceptu je celá technika založena. Poskytuje měření realizované niky druhu ve studované oblasti s uvažovanými rozměry prostředí (PHILLIPS ET AL. 2006). Odvíjí se od dvou základních parametrů, marginality a specializace. Marginalita identifikuje, jak se liší nika druhu od dostupných průměrných podmínek prostředí. Specializace ukazuje, jak je druh specializovaný vůči svému prostředí. Distribuce druhu založená na těchto faktorech se používá k výpočtu indexu vhodnosti stanovišť (HIRZEL ET AL. 2002).

Kritickou částí celého procesu je sběr dat. Vzorek musí být objektivní a reprezentativní pro celou populaci, proto ENFA s absenčními daty se nepracuje, nejsou tedy potřebná (HIRZEL ET AL. 2002).

Podle Hirzela et al. (2001) je ENFA robustnější metodou než klasické logistické regrese. Je to pouze deskriptivní metoda, neodvozuje tedy příčiny vztahů. Nicméně přinejmenším vyvozuje preferenční podmínky pro existenci daného druhu.

Marginalita a specializace posuzují, jaké vlastnosti prostředí mají zásadní vliv na výskyt druhu na stanovišti a jsou tedy klíčovými proměnnými pro management (BASILLE ET AL. 2008).

4. 3. 4. MaxEnt (Maximum Entropy Modelling)

Maximum entropy modelling, zkráceně MaxEnt nebo Maxent, je statistická technika speciálně navržená pro počítání potenciální geografické distribuce druhů (PHILLIPS ET AL. 2006; PHILLIPS & DUDÍK 2008). Podle Jaynese (1957) je kombinací strojového učení a principu maximální entropie. Z široké škály možných modelovacích algoritmů poskytuje jednu z nejpřesnějších predikcí (PHILLIPS & DUDÍK 2008; ELITH ET AL. 2011). Odhaduje pravděpodobnost výskytu jakéhokoliv druhu a určuje rozložení maximální entropie ze souboru záznamů o přítomnosti taxonu a z charakteristik prostředí ovlivňujících distribuci druhů podle digitálního modelu terénu (PHILLIPS ET AL. 2006). Podle Shannona (1948) je entropie charakterizována jako měřítko toho, jak moc se výběr podílí na výběru události. Maxent předpokládá to, co je známo, ale pečlivě se vyhýbá tomu, co známo není (Jaynes 1990).

Maxent pracuje pouze s prezenčními daty výskytu, která jsou tvořena jednotlivými body ve studovaném areálu, jež jsou charakterizované zeměpisnými souřadnicemi místa, kde byl druh pozorován.

Podle Elithové et al. (2011) Maxent minimalizuje relativní entropii mezi dvěma pravděpodobnostními densitami definovanými v prostorové kovarianci, přičemž je jedna odhadovaná z prezenčních dat a druhá z krajiny. Může také predikovat, jak jsou druhy vázány na podmínky prostředí proporcčně k jejich dostupnosti v krajině. Předmětem je komplex, přičemž důležitá je kvalita dat (množství a přesnost lokalizace, ekologický význam prediktorů proměnných, dostupnost informací o disturbancích, disperzní limitace a biotické interakce), metoda modelování a měřítko celé analýzy.

Ve výchozím stavu je model omezován programem na prosté funkce, jestliže je k dispozici několik vzorků. Výhodou je, že je Maxent generativní přístup spíše než diskriminativní (jako např. GLM a GAM), přičemž generativní metody mohou poskytnout lepší predikce, pokud je množství dat limitované (PHILLIPS ET AL. 2006). Obecně si je model schopen vystačit s deseti vzorky, avšak nízké množství vzorků poskytne jen omezenou informaci pro objasnění vztahů mezi druhem a jeho prostředím (BARRY & ELITH 2006; PEARSON ET AL. 2007 IN ELITH ET AL. 2011).

Nevýhodou této techniky je, že není dostatečně vyzrálá jako např. GLM a GAM, ke kterým existují příručky s metodami pro odhadování množství chyb v predikci. Pro pravděpodobnosti používá exponenciální model, který ve své podstatě není ohraničen, takže může predikovat velké množství hodnot podmínek prostředí mimo rozpětí studované

oblasti (PHILLIPS ET AL. 2006).

Požadavky Maxentu na vstupní údaje jsou nejpodobnější těm, co vyžaduje metoda ENFA, která také používá prezenční data v kombinaci s environmentálními daty.

4. 4. Prezenčně – absenční modely

Prezenčně - absenční data mohou poskytnout mnohem lepší informace o obecném rozšíření druhu než pouze prezenční data z toho důvodu, že je perfektní detekce druhu na určitém prostoru prakticky nemožná – tím se řeší hlavní problém neidentifikovatelnosti (ELITH ET AL. 2011). Co se týče vstupních dat, jsou tyto modely podstatně náročnější než modely pracující jen s prezenčními daty. Nedoporučuje se použití dat z herbářových sbírek z toho důvodu, že se jednoduše absenční data většinou nezaznamenávají, a proto je vždy lepší nasbírat nová. Při dostatečně velkém počtu záznamů podle Guisana & Zimmermanna (2000) lze získat poměrně vysoce kvalitní záznamy o distribuci druhu.

Prezenčně – absenční modely mají i své nevýhody. Především s absenčními daty je problém – nelze je získat přesně, navíc prezenční lokalita může být chybně řazena k absenční, protože druhy nemusí být nalezeny, ačkoliv jsou přítomny, což může značně ovlivnit výsledky analýz, nebo druhy skutečně nejsou přítomny, a to z historických důvodů, třebaže je stanoviště vhodné pro jejich výskyt, anebo je stanoviště skutečně nevhodné pro výskyt druhu. Absenční data jsou tedy sužována pravděpodobností detekce, takže ani prezenčně – absenční data nemohou přinést dobré odhady obecného rozšíření studovaného taxonu (ELITH ET AL. 2011). Někdy se problém s nedostatkem absenčních dat řeší použitím pouze prezenčních dat.

4. 4. 1. GLM (Generalized Linear Model)

Zobecněné lineární modely představují generalizaci klasické lineární regresní metody. Používají se k popisu vztahů mezi druhy a jejich prostředím (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). Transformace se v mnoha případech používá proto, aby bylo dosaženo přibližně normálního rozdělení pro závislé proměnné. Jsou založeny na předpokládaném vztahu přítomnosti / nepřítomnosti druhu a lineární kombinaci prediktorů prostředí (GUISAN ET AL. 2002). GLM modely nejsou optimalizovány statisticky podle metody nejmenších čtverců, ale spíše použitím metody maximální věrohodnosti, která vede k takovým hodnotám odhadu parametrů, které maximalizují pravděpodobnost získání požadované množiny dat.

4. 4. 2. GAM (Generalized Additive Model)

Zobecněné aditivní modely jsou vyznačeny větší flexibilitou než GLM a jsou jejich semiparametrickým rozšířením. Nepoužívá parametrické, ale linkovací funkce k určení vztahu mezi střední hodnotou závislé proměnné a používá vyhlazující funkci pro vysvětlující proměnné. Jsou schopné se vypořádat s nelineárními vztahy mezi závislou proměnnou a vysvětlujícími proměnnými (GUISAN ET AL. 2002).

4. 4. 3. CART (Classification and Regression Trees)

Metoda klasifikačních a regresních stromů je obdobou regresních technik a používá se k popisu vztahu mezi jednou vysvětlovanou a několika vysvětlujícími proměnnými (THUILLER ET AL. 2003). Jestliže je vysvětlovaná proměnná kvantitativní, počítá se regresní strom. O klasifikační strom jde v případě, pokud jde o kvalitativní vysvětlovanou proměnnou.

5. Metodika

5. 1. Mapování recentního výskytu

Území Národního parku České Švýcarsko bylo za účelem reprezentativního výběru zkoumaných ploch pokryto myšlenou čtvercovou sítí o straně 350 m. Tato metoda nejmenších čtverců má jistou indikační hodnotu, pokud se v jedné mapovací plošce vyskytuje jeden významný druh, v lepším případě více takových druhů společně (HADINCOVÁ ET AL. 2014). Dále byl proveden takový výběr čtverců, aby došlo k pokrytí celého gradientu faktorů prostředí, které podle terénních pozorování nejvíce ovlivňují výskyt druhu. Jde především o orientaci, zastínění korunami stromů a vlhkost stanoviště. Spojité vrstvy ekologicky relevantních faktorů pro růst druhu, jako je dostupnost světla, půdní vlhkost a teplotní bilance však na požadované úrovni rozlišení nejsou dostupné. Proto je nutné je nahradit s nimi silně korelovanými kvantitativními parametry, které jsou pak použity jako zástupné faktory k modelování niky druhu. Výběr environmentálních faktorů vztahujících se k ekologickým nárokům druhu je zásadním předpokladem pro prediktivní schopnosti modelu. Je prováděn na základě nejlepších současných znalostí o nárocích druhu. Při jejich výběru je nezbytné uplatnit znalosti o ekologických vlastnostech druhu ve studovaném území. Naopak byly vyloučeny faktory působící na velkých prostorových škálách z důvodu vysoké uniformity ve zkoumaném území jako dostupná klimatická data kvůli nízkému prostorovému rozlišení a geologické charakteristiky podloží z důvodu poměrně homogenní struktury.

Ekologická interpretace vybraných použitých environmentálních faktorů
podle Hadincové et al. (2014):

Denní příkon tepla je index tepelného požitku, který na základě morfologie terénu popisuje teplotní bilanci stanoviště a zároveň aproximuje vlhkostní režim lokality.

Vlhkostní index závislý na topografii udává potenciál zvýšené půdní vlhkosti, která je závislá na velikosti povodí dané buňky. *Ledum palustre* je vlhkomilný druh rostoucí na rašeliništích, předpokládá se tedy jeho afinita k plochám s vyšší půdní vlhkostí až zamokřeným lokalitám. Tento parametr však v pískovcovém reliéfu přehlídí vlhká stanoviště závislá na specifické morfologii terénu jako hrany skal a zachycuje jen zvýšenou vlhkost na dnech roklí. Na hranách skal vyklišuje souvislý půdní pokryv. Zde díky konvexnímu tvaru méně propustného pískovcového podloží dochází k laterálnímu pohybu vody půdními

póry až na hranu kolmé skalní stěny, která se zamokřuje.



Obr. č. 5: Recentní výskyty *Ledum palustre* byly měřeny pomocí diferenciální GPS s centimetrovou přesností.

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (7. 7. 2014)

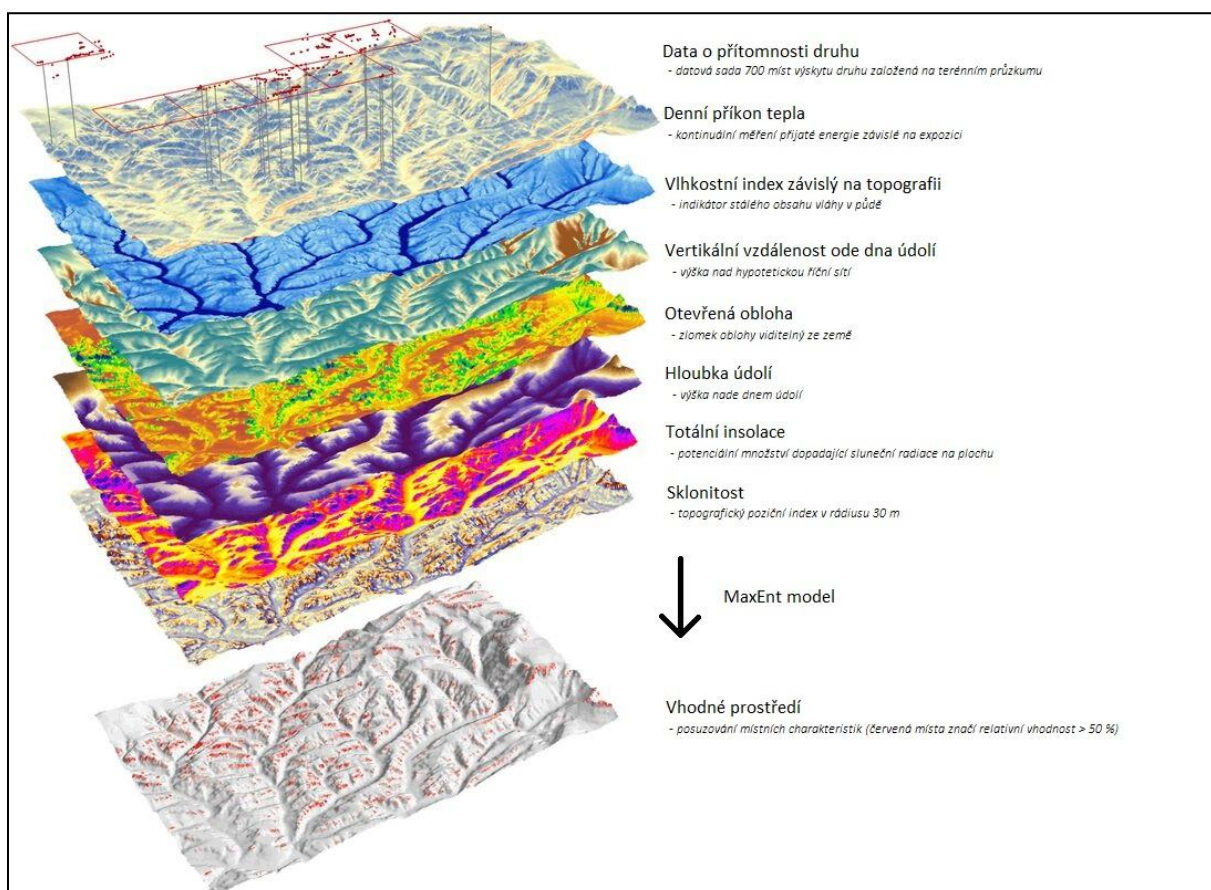
Vertikální vzdálenost ode dna údolí udává pozici bodu nad teoretickou sítí vodotečí odvodňujících dané povodí. Popisuje převýšení vzhledem ke dnu údolí, což charakterizuje, jak je daná lokalita exponovaná. Souvislost s ekologií druhu je hlavně skrze zastínění korunami stromů rostoucích v údolí, které podstatně limituje potenciální výskyt *Ledum*. U výše položených lokalit než je rozpětí stromového patra, se tedy nepředpokládá jím způsobené zastínění. Tento princip však funguje pouze u ideálně vyvinutého tvaru pískovcové rokle s plochým dnem ohraničené kolmými stěnami.

Otevřená obloha udává míru zastínění hemisféry oblohy okolním tvarem reliéfu. Nízké hodnoty jsou zapříčiněny překážkami zakrývajícími výhled na oblohu. S rostoucí výškou skal a sevřeností údolí se hodnota parametru snižuje. Ekologický význam tohoto parametru pro *Ledum* spočívá v korelaci s dostupným světlem.

Hloubka údolí popisuje možnost výskytu teplotních inverzí, které jsou pravděpodobnější ve výrazně zahloubených údolích. U rojovníku lze předpokládat určitou vazbu na chladnější klimatické podmínky, avšak vyskytuje se i v mezofytiku.

Totální insolace je množství dopadající solární radiace na daném místě, které je ovlivněno sklonem svahu, jeho orientací vůči světovým stranám, stíněním difuzního záření okolním terénem a atmosférickými charakteristikami. Nepřímo také aproximuje vlhkostní režim lokality, jelikož zvýšený přísun sluneční energie způsobuje nárůst evapotranspirace. Způsobuje tak výrazný vlhkostní gradient mezi JZ a SV orientovanými skalními hranami.

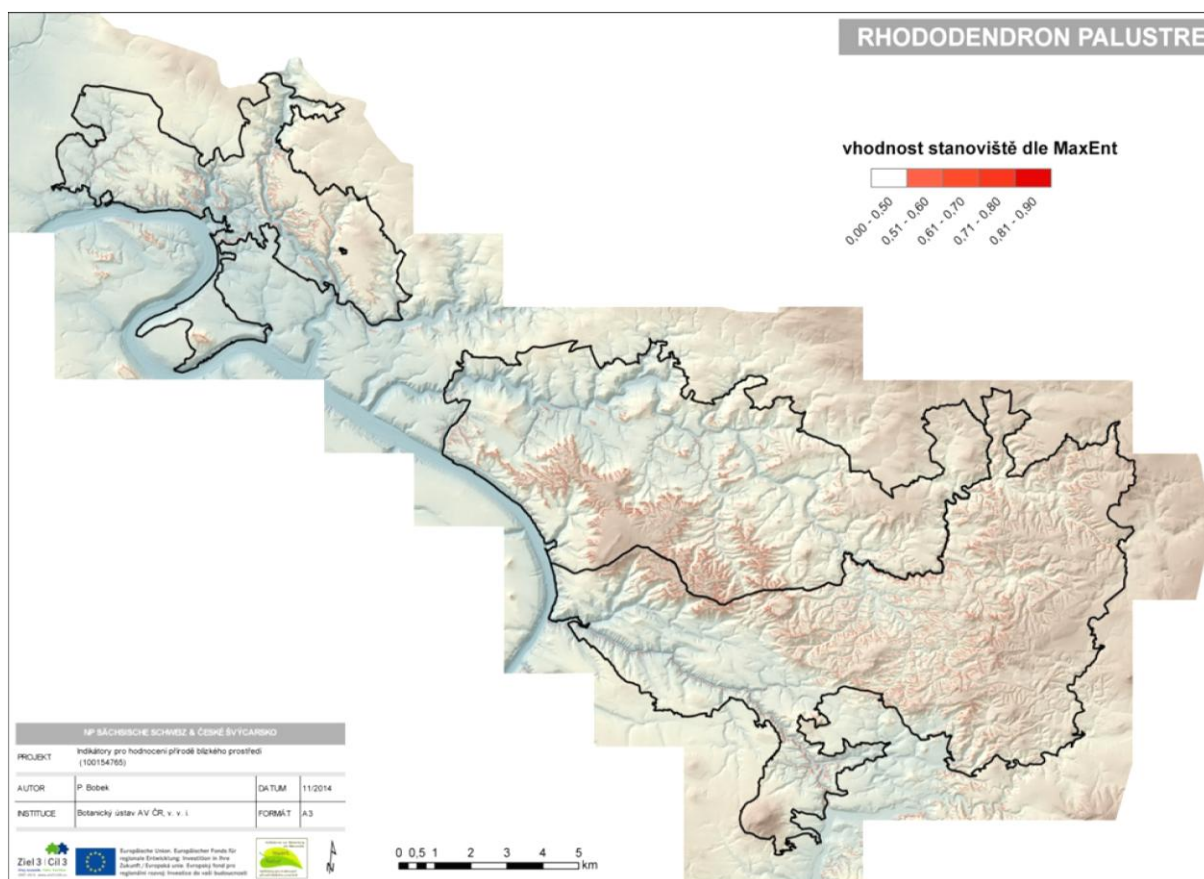
Sklonitost v rádiu 30 m je klasifikační metoda umožňující identifikaci tvarů reliéfu na základě digitálního modelu terénu. Algoritmus zjišťuje rozdíl nadmořské výšky konkrétní buňky vzhledem k průměru ve zvoleném okolí (zde čtverec 30 x 30 m). Metoda závisí na zvolené prostorové škále, přičemž při aplikaci 30 m okolí jsou v písčivcovém reliéfu dobře identifikovány skály a skalní hrany. Pozitivní hodnoty znamenají vyšší pozici nad okolním terénem a naopak. Ekologická interpretace souvisí s vlastnostmi půd, které jsou na místech s vysokým topografickým pozičním indexem mělké a písčité a koreluje tak i se současným vegetačním pokryvem s převahou *Pinus sylvestris*.



Obr. č. 6: Vstupní vrstvy modelu Maxent a výsledná vrstva.

Zdroje: ArcČR, INSPIRE, BOBEK ET AL. (2015)

Důležitý je výběr oblastí, ve kterých byla sbírána data o výskytu. Ten respektuje použitý rastr mapování 350 x 350 m. Pomocí topografické variability celého území NPČŠ byly identifikovány dva hlavní gradienty prostředí, a to nadmořská výška a míra převýšení nad dnem údolí. Čtverce byly vybrány tak, aby pokrývaly možné rozpětí hodnot.



Obr. č. 7: Vizualizace modelu Maxent podle vhodnosti stanovišť pro druh *Ledum palustre* sjednoceného pro celé přeshraniční území.

Zdroje: ArcČR, INSPIRE, sestaveno na základě projektu Ziel 3 / Cíl 3 č. 100154765 Indikátory pro hodnocení přírodního prostředí

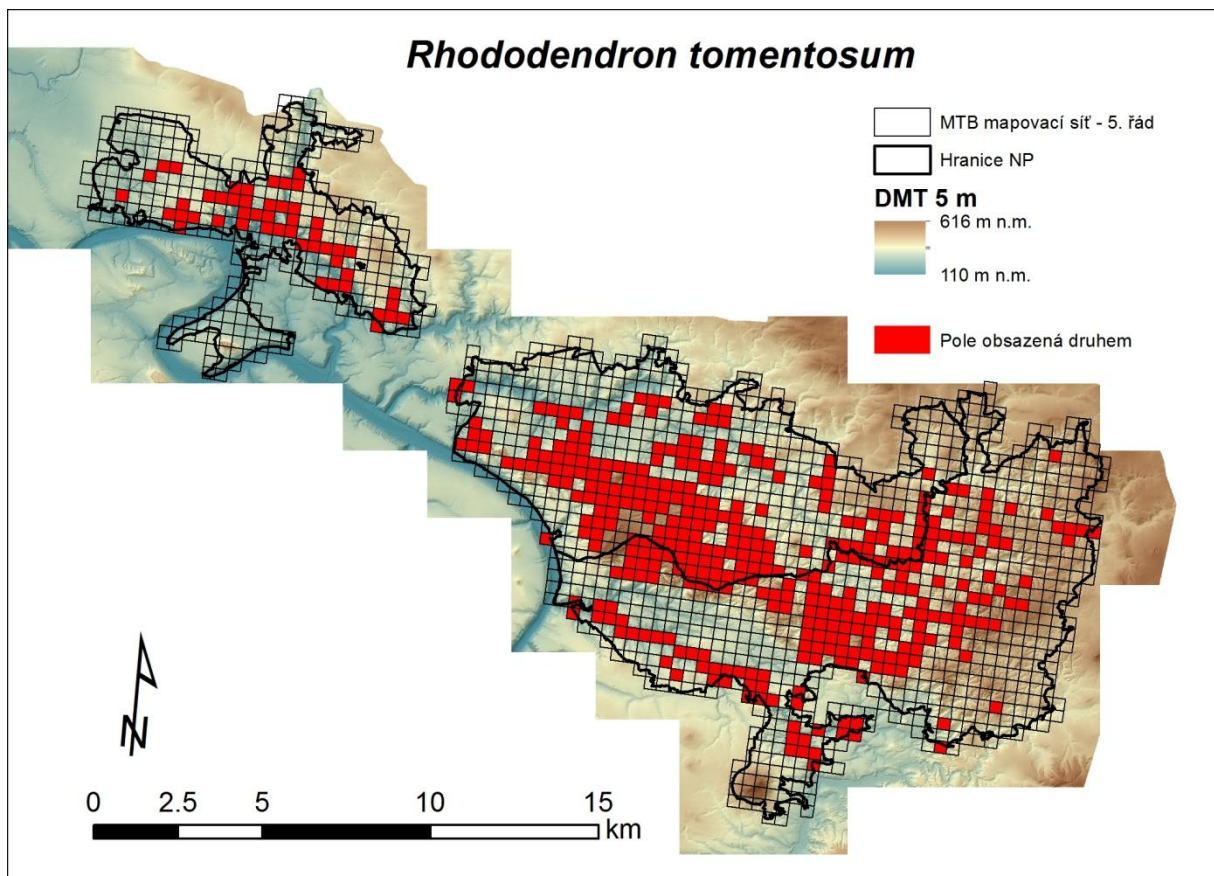
Výsledkem terénního mapování je 13 probádaných čtverců, kde bylo pomocí GPS (Obr. č. 5) zaměřeno 613 populací *Ledum palustre*, což je dostatečný základ pro tvorbu prediktivního modelu výskytu. Čtverce byly rozděleny na dva datasey o výskytu daného druhu. Jeden slouží jako kalibrace, tvoří se tedy na něm model; druhý je validační, na kterém se testuje prediktivní síla modelu.

Síla modelu byla následně zhodnocena resamplovací metodou Jackknife, která má za úkol vážit jednotlivé prediktory. Testování Jackknife probíhá tak, že jeden test probíhá stále dokola, přičemž je z testování pokaždé vyřazen jeden subjekt, který se po testování do výběru

vrátí a vyřadí se jiný. Technika probíhá do té doby, dokud se nevystřídají všechny prediktory. Cílem je porovnat důležitost jednotlivých proměnných.

Kvalita testu byla znázorněna pomocí Jackknife testu AUC hodnoty. AUC (plocha pod křivkou) počítá rozpětí hodnot, které stoupají od 0,5 po 1, přičemž čím je plocha pod křivkou větší, tím je číslo, a tedy i prediktivní přesnost modelování určité proměnné, vyšší.

Prediktivní model výskytu druhu na studovaném území jsem sám nedokázal vytvořit z důvodu ne zkušenosti s prací s modelovacím programem v praxi. Přejal jsem tedy data vypočtená zkušenějším kolegou.



Obr. č. 8: Příklad dat sítového mapování pro druh *Rhododendron tomentosum* (*Ledum palustre*) sjednoceného pro celé přeshraniční území do jednotné čtvercové sítě o hraně cca 350 m.

Zdroje: ArcČR, INSPIRE, sestaveno na základě nepublikovaných dat Handrije Härtla ze správy NPČŠ

5. 2. Odebírání, zpracování a analýza paleoekologických vzorků

5. 2. 1. Výběr lokalit pro odebírání pylových vzorků

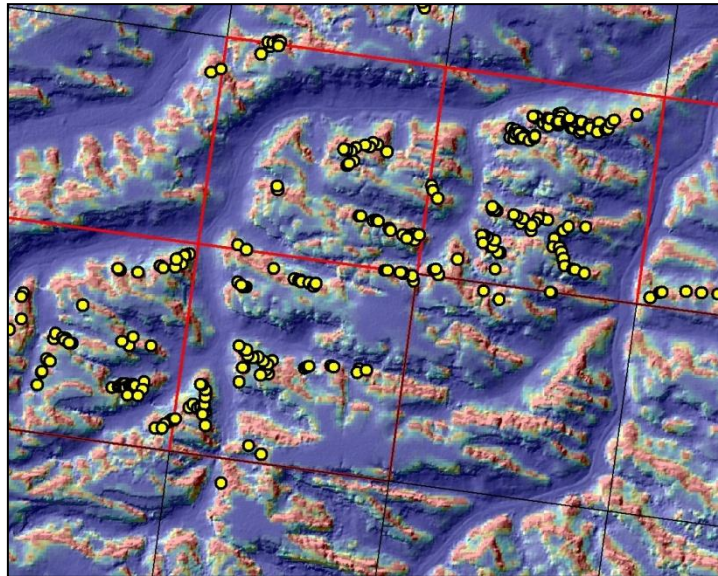
Dalším krokem je porovnání modelu s výskyty v minulosti pomocí pylové analýzy. Odběrová místa byla pečlivě volena tak, aby byl pokryt co největší gradient prostředí, proto se odebíraly vzorky ze tří typů stanovišť. Nejprve z recentních populací s předpokladem dlouhodobého výskytu na stanovišti pro ověření přítomnosti pylu. Dále z potenciálních lokalit výskytu, kde se však recentní *Ledum palustre* zpravidla nevyskytuje, z důvodu ověření přítomnosti v minulosti. Nakonec byla vybrána místa s nízkou pravděpodobností výskytu za účelem ověření druhu na daném stanovišti v minulosti.

Hluboké profily s mnoha vrstvami byly odebírány na dvou místech, které model znázorňuje červenými odstíny (Obr. č. 9) a patří tak mezi nejvhodnější pro výskyt *Ledum*. Recentní výskyt *Ledum palustre* však byl prokázán pouze v blízkosti jednoho z obou profilů.

Mělké profily byly vybírány jak na vhodných místech pro výskyt podle modelu Maxent, tak i na stanovištích s nižší pravděpodobností výskytu. Jde o svahy od západní přes severní až po východní orientace s různou výškou nade dnem údolí. Ta reflektuje zástin stanoviště, tedy obecně platí, že s rostoucí výškou nad dnem údolí klesá zástin stanoviště a roste zároveň pravděpodobnost recentního výskytu *Ledum*. Důležitá je i sklonitost – na pozvolnější svahy, kde se udrží vrstva půdy, byly vysázeny smrkové monokultury. Hustými korunami často stíní tak výrazně, že vylučují výskyt *Ledum*. I na takovýchto místech byly odebírány vzorky na pylovou analýzu.

Odběr vzorků z údolí byl prováděn na místech, které zaručovaly pokud možno kontinuální dlouhodobou sedimentaci v anoxickém prostředí s minimálními přeplachy anorganickým materiálem, tedy zpravidla ve středních částech širších údolí, kde je vliv okolních skalních stěn minimalizován a bez předpokladu výraznějšího vlivu člověka např. budováním meliorací apod.

Výrazně se pak odlišuje vzorek z pukliny, kde byla navrtána vlhčí deprese v úzké puklině mezi skalami. Zde díky zasypaným okrajům zlomu dochází k blokaci odtoku srážkové vody a akumulaci organického materiálu.



Obr. č. 9: Stanoviště pro výskyt *Ledum palustre* podle modelu Maxent (vhodná – červeně, méně vhodná – zelenožlutě, nevhodná – modře) a skutečné recentní výskyty *Ledum palustre* (žluté tečky) ve čtyřech vzorkovaných čtvercích.

Zdroje: ArcČR, INSPIRE, data získaná mapováním terénu

5. 2. 2. Odebírání vzorků

5. 2. 2. 1. Vzorky odebrané z rašelinných lavic skalních hřebenů (kopané vzorky)

Na vybrané lokalitě bylo nejprve rýčem vykopáno několik sond. Podmínkou k výběru nejvhodnější sondy pro vzorkování je přítomnost jedné a více zrašeliněných vrstev, které jsou základním předpokladem pro zachování pylových zrn. Následně byla změřena jak hloubka profilu, tak i parametry jednotlivých od sebe vizuálně rozlišitelných vrstev a vše bylo nafoceno. U vybraných profilů se odebraly všechny vrstvy z důvodu zjištění koncentrace pylových zrn a spor v jednotlivých vrstvách a hlavně detekce pylu *Ledum*. Tyto profily se zároveň vyznačovaly svou výraznou mocností v porovnání s ostatními profily (i více než 0,5 m) a větším množstvím vrstev. Z ostatních profilů byla odebrána pouze jedna, popř. dvě vrstvy. V těchto případech se jednalo o poměrně mělké profily s malým množstvím vytvořených nebo od sebe rozeznatelných vrstev. Samotné odebírání se provádělo lopatkou, odspodu, aby nedošlo ke kontaminaci okolních vzorků. Po očištění materiálu napadaného svrchu a odstranění podkladové vrstvy byla část vybrané vrstvy odebrána a vložena do plastového popsaného sáčku s názvem a parametry dané vrstvy.

5. 2. 2. 2. Vzorky odebrané z rašelinišť na dnech údolí (vrtané vzorky)

Údolní profily byly odebírány ručním žlábkovým vrtákem o průměru 60 mm v Mlýnské rokli z hloubky 100 – 300 cm a v Křepelčím dole z hloubky 100 – 200 cm. Samotné vrtání nebylo jednoduché jednak kvůli vysoké hladině podzemní vody a jednak z důvodu mnoha padlých kmenů v různých vrstvách rašeliniště. Práci komplikovaly i splachové kužely hrubozrnného písku poblíž skalních puklin – těm bylo třeba se vyhnout. Navíc různě mocné vrstvy písčitého materiálu skryté hluboko v profilu vrtákem mnohdy nebylo možné prorazit, proto bylo nutné vyvrtat řadu sond a následně vybrat tu nejvhodnější, pokud možno s co nejklidnější sedimentací organického materiálu, tedy obvykle v dostatečné vzdálenosti od skalních stěn, zpravidla v centrální části akumulčního prostoru. Obdoba vrtu v rašeliništi je vzorek ze skalní pukliny s hloubkou profilu cca 80 cm. Vyvrtané vzorky byly z vrtáku opatrně přesunuty do plastových korýtek s pravítkem a důkladně obaleny folií, aby se předešlo poškození při přepravě a kontaminaci.



Obr. č. 10: Hluboký profil Mlýnská sonda 1 na rašelinné lavici skalního hřebenu.

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (22. 4. 2015)

5. 2. 3. Uchovávání vzorků

Vzorky byly po dovozu do laboratoře uloženy do chladničky, aby se omezily rozkladné procesy. Z vrtaných profilů byly odebrány vzorky na C¹⁴ datování i vzorky přímo na laboratorní přípravu vzorků.

5. 2. 4. Zahuštění vzorků

Z důvodu velkých objemů kopaných vzorků bylo nutné provést zahuštění vzorků. Cílem tohoto procesu byla maximalizace pravděpodobnosti zachycení pylových zrn *Ledum* za současného odstranění přebytečně velkých částí biomasy i minerální složky. 1 cm³ vzorku postačující pro laboratorní přípravu vzorků se pak odebírá z kondenzovaného roztoku.

Stručný postup procesu zahušťování vzorků:

Nejprve se pro každý vzorek zvlášť připraví 10 % KOH o objemu 1 l. V odměrném válci se změří objem vzorku a cca 0,5 l se přidá do kádinky s připraveným roztokem. Po důkladném promíchání se směs nechá alespoň 1 den macerovat za pokojové teploty.

Následně se celý vzorek důkladně prosítuje přes 1 mm síto za současného zachytávání roztoku. Organický materiál na sítu se důkladně propláchne destilovanou vodou. Dojde tak k odstranění hrubé frakce. Zároveň se odstraní množství větších zrn písku usazeného na dně kádinky. Výsledný roztok se nechá dekantovat cca 2 dny. Usadí se tak hrubší frakce včetně pylových zrn.

Tmavá tekutina bez hrubších částic zbarvená fulvokyselinami se slije a z výsledného roztoku se odstraní přebytečná voda centrifugací.

5. 2. 5. Laboratorní příprava vzorků

Laboratorní příprava vzorků je nejdůležitějším komponentem v procesu přípravy pylových zrn na mikroskopovou analýzu. V souhrnu jde o odstranění všeho, co by nám mohlo komplikovat či znemožnit určování pylových zrn, tedy odstranění minerální součásti i většiny organické části vzorku. V ideálním případě by po vaření měly zůstat jen buněčné stěny pylových zrn.

Při laboratorní přípravě vzorků je důležité stále dávat pozor na druhotnou kontaminaci vzorku jak recentním pylem ze vzduchu – nutnost zavřených oken, tak případnou kontaminaci mezi jednotlivými vzorky – používat jen důkladně očištěné nástroje a nádoby.

Vzorky se mohou znečistit i vodou, proto se při proplachování používá pouze čerstvě destilovaná voda.

Stručný postup při laboratorní přípravě vzorků:

Nejprve je nutné do jednotlivých zkumavek přidat jako marker tabletu se sporami *Lycopodium* a rozpustit v 1 cm³ 37 % HCl. Každá tableta *Lycopodium* obsahuje známé množství spor. Díky tomu půjde spočítat koncentrace pylových zrn a spor v odebraném množství vzorku. Pro vaření postačí 1 cm³ vzorku, který odebíráme uříznutou injekční stříkačkou. Je nutno dbát na to, aby odebraná množství byla u každého vzorku stejná. V našem případě je ještě vhodné vzorky přesítovat přes čajové sítko, jelikož některé stále obsahují velké množství zrn písku.

Přesítované vzorky se přidají do zkumavek k rozpuštěným tabletám *Lycopodium*.

Vždy je nutno jednotlivé složky dobře promíchat. Dolijeme zkumavky 37 % HCl, jež má za úkol rozpustit karbonáty ve vzorku, pokud se tam vyskytují. Po promíchání se vzorky centrifugují zpravidla 4 minuty při 4000 ot. / min. Po slití se propláchnou vodou a znovu centrifugují. Tím se dosáhne neutralizace vzorků. Tento postup se opakuje vždy po přidání chemikálie ke vzorku.

Následně je nutné odstranit organické půdní koloidy (humínové kyseliny). Tím se dosáhne přilítím 10 % KOH do zkumavek a povařením ve vodní lázni při 90 °C na 10 minut. Po převaření je nutné vzorek znovu přecedit přes sítko a důkladně promýt, zachytíme tím větší sražené organické části.

Minerální složka vzorku se odstraní přidáním 10 ml 40 % HF a vařením ve vodní lázni při 90 °C asi 20 minut, přičemž vzorky se vaří jen po nezbytně dlouhou dobu, delším vařením s přítomností HF může dojít k poškození buněčných stěn pylových zrn. Dále je nutno vzorky promýt 10 % HCl, čímž se dosáhne odstranění koloidního SiO₂ a silicifluoridů.

Pro odstranění uhličitánů vzniklých působením kyseliny fluorovodíkové použijeme 10 ml koncentrované kyseliny octové.

Následuje acetolýza, jež má za úkol odstranit celulózu ze vzorku. Tuto metodu poprvé zavedl ve své laboratoři vědec Erdtman (1934). Nejprve se namíchá tzv. acetolyzační směs tvořená acetanhydridem a koncentrovanou kyselinou sírovou v poměru 10 : 1. Směs se následně rovnoměrně rozdělí do zkumavek pyknometrem a výsledná rozmíchaná směs se povaří 2 minuty ve vodní lázni při 90 °C. K odstranění celuloid acetátů je potřeba opět

koncentrovaná kyselina octová. Nakonec je třeba vzorky neutralizovat 10 % KOH.

Poslední krok je přidání glycerinu, směs povařit 4 minuty ve vodní lázni při 70 °C a 10 min. centrifugovat. Po slítí jsou vzorky připraveny k uskladnění i mikroskopické analýze.

5. 2. 6. Mikroskopická analýza vzorků

Úkolem bylo kvantitativně stanovit množství pylových zrn a spor v jednotlivých vzorcích a zachytit pylová zrna *Ledum*. Standardně se determinuje 500 – 1000 pylových zrn a spor v každém vzorku. Z důvodu maximalizace přesnosti taxonomické determinace a zvýšení pravděpodobnosti zachycení pylových zrn *Ledum* jsem analyzoval 3000 pylových zrn a spor v každém vzorku, avšak samotné taxonomické určení pylu jsem prováděl pouze u vybraných skupin. Ke zpřesnění informace jsem navíc rozlišoval ostatní pylová zrna (kromě *Ledum*) patřící do taxonomické skupiny *Ericaceae*. Záhy se ukázalo velice obtížné rozlišit některá pylová zrna *Ledum* od *Empetrum*. Tímto způsobem jsem začal rozlišovat 4 skupiny, do kterých jsem přiřazoval počítaná pylová zrna a spory. Do první skupiny s názvem *Ledum* na 100 % jsem řadil příkladová pylová zrna *Ledum*, o jejichž zařazení nebyly pochybnosti. Do druhé skupiny s názvem *Ledum / Empetrum* jsem zařadil pro mě nejasně určitelná a často deformovaná pylová zrna, která více či méně připomínala jak *Ledum*, tak i rod *Empetrum*. Třetí skupinu tvoří ostatní pylová zrna taxonomické skupiny *Ericaceae*, do které patří pylová zrna rodů *Vaccinium* a *Calluna*. Tato skupina se jmenuje Ostatní *Ericaceae*. Do skupiny Ostatní pylová zrna a spory byla řazena všechna pylová zrna nespádající do skupiny *Ericaceae*, a také všechny spory. Převážnou část poslední zmiňované skupiny tvoří pylová zrna *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula* a spory rodu *Sphagnum*. Spory rodu *Lycopodium* přidané do vzorků před vařením v laboratoři, důležité pro stanovení koncentrací pylových zrn a spor ve vzorcích, jsem počítal zvlášť.

5. 2. 7. Charakteristika vybraných pylových zrn taxonomické skupiny *Ericaceae*

Klíčovým předpokladem pro určení rodové příslušnosti všech pylových zrn je jejich správné rozpoznání. Každé pylové zrno nese určité charakteristické rysy, které jsou pro něj typické. Tyto rysy tvoří klíč k správnému určení pylových zrn. Pro potřeby mé práce stačí rozpoznat pylová zrna rodů *Ledum*, *Empetrum*, *Vaccinium* a *Calluna*. Všem těmto rodům je vlastní tetradní typ pylových zrn (BEUG 2004). Liší se však velikostí, tvarem, tloušťkou stěn, skulpturou i počtem a délkou kolp.

5. 2. 7. 1. Pylové zrno *Ledum palustre*

Pylové zrno *Ledum* je trojúhelníkovitého vzhledu, vnitřní stěny tetrad značně převyšují svou tloušťkou vnější stěny, jejich mocnost dosahuje podle Beuga (2004) obvykle 2 až 3,5 μm . Povrch zrna je skabrátní. Pylové zrno *Ledum* má tři kolpy, které jsou delší než např. u *Empetrum*, a to 16,3 – 24,8 μm . Velikost celého pylového zrna se pohybuje obvykle mezi 32 a 42 μm .



Obr. č. 11: Pylové zrno *Ledum palustre*. Zvětšeno 1000x

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (22. 3. 2016)

5. 2. 7. 2. Pylové zrno *Empetrum nigrum*

Pylové zrno *Empetrum* je oproti *Ledum* kulatější. Stejně jako u *Ledum* vnitřní stěny svou tloušťkou převyšují vnější stěny. Skulptura je granulátní až verukátní. Délka kolp dosahuje 11,3 – 20,5 μm . Velikost pylového zrna je 32,8 – 39,5 μm .

5. 2. 7. 3. Pylové zrno *Calluna vulgaris*

Pylové zrno *Calluna* je kulovitého tvaru se čtyřmi krátkými a širokými kolpami. Tetrády *Calluna* vždy tvoří na povrchu zrn nepravidelnou hrubě skabrátní až verukátní skulpturu. Tloušťky vnitřních a vnějších stěn jsou již oproti *Ledum* nebo *Empetrum* značně podobné. Celková velikost dosahuje 34 – 48 μm .



Obr. č. 12: Pylové zrno *Calluna vulgaris*. Zvětšeno 1000x

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (22. 3. 2016)

5. 2. 7. 4. Pylové zrno *Vaccinium* - type

Pylové zrno *Vaccinium* se vyznačuje relativně a rovnocenně tenkými stěnami a třemi delšími kolpami. Povrch zrna *Vaccinium* může být psilátní, skabrátní, jemně popraskaný až dírkovaný (Beug 2004). Velikost zrn *Vaccinium* se pohybuje od 37 do 50,5 μm .



Obr. č. 13: Pylové zrno *Vaccinium*. Zvětšeno 1000x

Zdroj: Fotografie pořízená autorem práce (22. 3. 2016)

6. Výsledky

Při modelování predikcí druhů byl použit tzv. retrospektivní proces, kdy je soubor s výskyty taxonu rozdělen na dva datasety. První skupina je kalibrační, slouží k testování a potřebnému správnému nastavení modelu. Druhá je validační, na níž se testuje prediktivní síla modelu. Následnou kalibrací modelu na fosilních datech, tedy v tomto případě prezenci pylového zrna *Ledum palustre*, můžeme poměrně přesně odhadnout rozšíření taxonu v minulosti (PEARMAN ET AL. 2008).

6. 1. Kalibrační sada vzorků

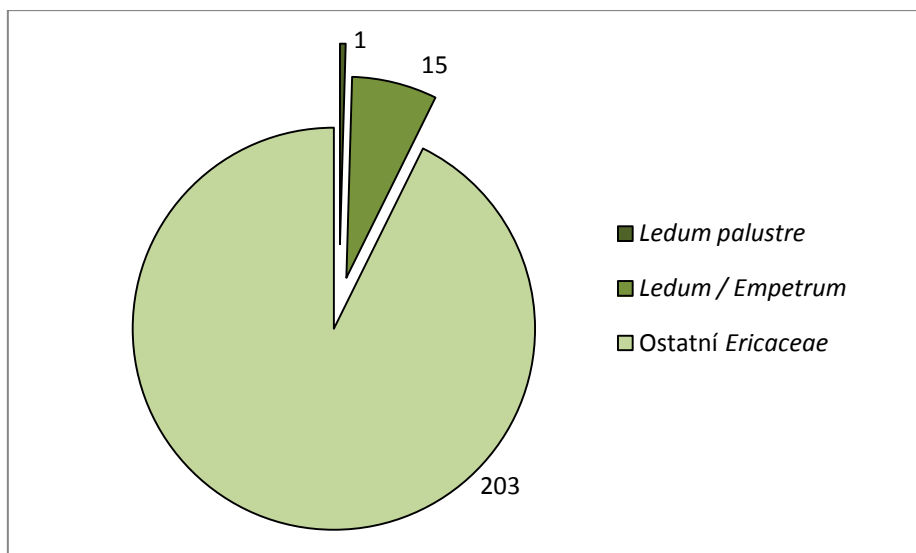
Již při odebrání jednotlivých vzorků bylo vizuálním srovnáním zřejmé, že se mezi sebou odlišují ve stupni rozložení organické hmoty. S tím v důsledku souvisí i koncentrace pylových zrn a spor ve vzorcích. Rozložený sediment odebraný v hlubších částech profilu obecně obsahuje na jednotku objemu více pylových zrn a spor než povrchový vzorek odebraný pod opadankou (Graf č. 4), kde výraznou část jeho objemu vyplňují velké nerozložené organické části, jako např. kořeny a jehlice, které pyl neobsahují. Graf č. 3 ukazuje srovnání koncentrace pylových zrn a spor z různě hlubokých vrstev při odběru z hlubokého kopaného profilu.

Ještě před laboratorní přípravou vzorků je vhodné odstranit nepylové součásti vzorků. Pokusně byly vybrány vzorky č. 4 a 8, kde se metodou zahušťování (Kap. 5. 2. 4.) ze vzorku odfiltrovaly přebytečně velké části biomasy a anorganická písčité příměs.

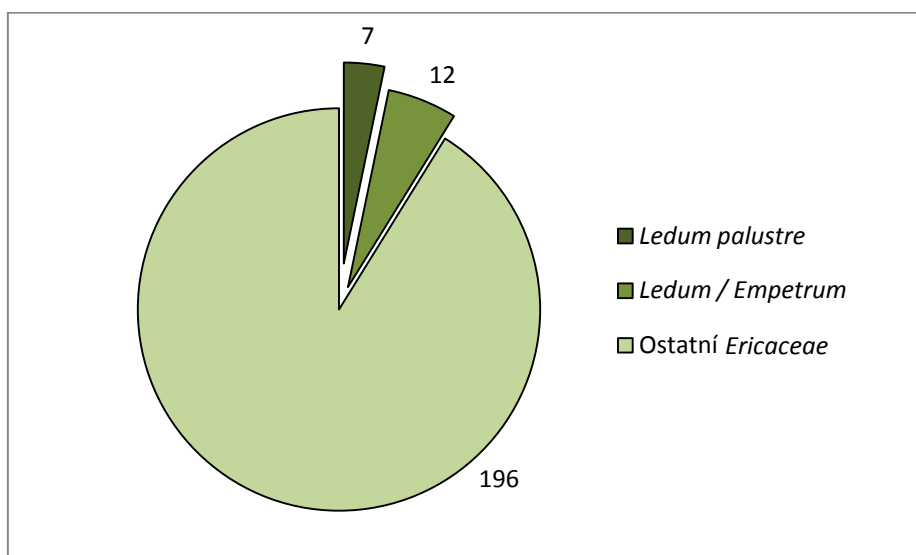
Výsledky kvantitativní pylové analýzy kalibrační sady vzorků jsou znázorněny v tabulce (Tab. č. 1). Počty pylových zrn se často dosti odlišují jak v rámci jednotlivých vzorků, tak i skupin. Stěžejní výskyt *Ledum palustre* byl prokázán zpravidla ve vzorcích odebraných v blízkosti recentních populací, nicméně u vzorku č. 8 bylo nalezeno nejméně jedno pylové zrno *Ledum* v sedimentu na stanovišti, kde se recentní populace nevyskytují, avšak model zde určitou pravděpodobnost předpokládá. U vzorků 9. a 10. byla ověřena nepřítomnost pylu *Ledum* na stanovištích, kde model výskyt recentních populací nepředpokládá. Následné zahuštění vzorku č. 8 však žádné pozitivní výsledky nepřineslo. Lepší jsou výsledky zahušťování u vzorku č. 4, kde vzrostlo množství nalezených pylových zrn *Ledum*, resp. množství dobře poznatelných pylových zrn *Ledum* pod mikroskopem, což je znázorněno v Grafu č. 2, při porovnání s tímtež nezahuštěným vzorkem (Graf č. 1).

Vzorek	Pracovní název	Sedimentologie	Stanoviště	Mikroskopická analýza				
				<i>Ledum palustre</i>	<i>Ledum / Empetrum</i>	Ostatní <i>Ericaceae</i>	Ostatní pylová zrna a spory	Celkem
1.	VZ. 1	hodně rozložená rašelina	<i>Ledum</i> opodál	0	0	32	2968	3000
2.	VZ. 2	nerozložená opadanka a <i>Sphagnum</i>	pod kvetoucími jedinci	0	0	11	2954	2965
3.	VZ. 3	středně rozložená rašelina, báze profilu	pod kvetoucími jedinci	11	0	246	1002	1259
4.	VZ. 4	hodně rozložená rašelinná vrstva, báze	pod kvetoucími jedinci	1	15	203	2781	3000
5.	VZ. 5	recentní <i>Sphagnum</i>	pod kvetoucími jedinci	1	1	7	2991	3000
6.	VZ. 6	rašelinště, hodně rozložená rašelina	pod převisem, <i>Ledum</i> ano	0	1	72	2927	3000
7.	VZ. 7	nerozložená opadanka a <i>Sphagnum</i>	pod kvetoucími jedinci	2	0	2	3093	3097
8.	VZ. 8	středně rozložená rašelina	<i>Ledum</i> chybí	1	5	88	2906	3000
9.	VZ. 9	středně rozložená rašelina	<i>Ledum</i> chybí	0	0	1	2999	3000
10.	VZ. 10	středně rozložená rašelina	<i>Ledum</i> chybí	0	0	28	2972	3000
11.	VZ. 11	vzorek č. 4, u kterého bylo provedeno zahušťování		7	12	196	2785	3000
12.	VZ. 12	vzorek č. 8, u kterého bylo provedeno zahušťování		0	2	64	2934	3000

Tab. č. 1: Kalibrační sada vzorků – odběry, charakteristika substrátu a stanoviště a mikroskopická analýza.



Graf č. 1: Výsledky analýzy pylových zrn skupiny *Ericaceae* nezahuštěného vzorku č. 4.



Graf č. 2: Výsledky analýzy pylových zrn skupiny *Ericaceae* zahuštěného vzorku č. 4.

Ačkoli zahušťování vzorků nepřineslo výrazně přesvědčivé výsledky, nejvíce se osvědčilo zejména při mikroskopické analýze, kde došlo k výraznému pročištění pozorovaného materiálu, zvláště eliminaci organických součástí i úplnému odstranění zrn písku. Díky tomu se zlepšilo hledání i určování příslušnosti jednotlivých pylových zrn, a tedy v důsledku i zpřesnění celé analýzy, což se jeví jako přínosné pro další pokračování výzkumu. Dále je lepší se zaměřit na odběr spíše starších vzorků, jelikož ve vzorcích recentního *Sphagnum* se zpravidla ani pod kvetoucími jedinci nevyskytují pylová zrna *Ledum palustre*.

6. 2. Validační sada vzorků

6. 2. 1. Hluboké kopané vzorky

Dva hluboké profily byly vykopány na rašelinných lavicích jednoho skalního hřebenu nad Mlýnskou roklí, avšak poměrně daleko od sebe. Na těchto místech jsou díky příznivé hydrologii velice vhodné podmínky pro ukládání organického materiálu. Zároveň podle modelu Maxent je na obou místech velmi vysoká pravděpodobnost výskytu recentních populací *Ledum palustre*. Profily jsou nazvány Mlýnská sonda 1 a Mlýnská sonda 2.

6. 2. 1. 1. Mlýnská sonda 1

Ačkoli podle modelu je zde vysoká pravděpodobnost výskytu recentních populací *Ledum*, terénním mapováním nebyl jeho současný výskyt prokázán, a to ani v širokém okolí mnoha desítek metrů od kopané sondy. Z hluboké sondy bylo odebráno celkem 6 vzorků z různých hloubek (Tab. č. 2). Mikroskopická analýza potvrdila přítomnost pylu *Ledum*, jenž se vyskytuje ve čtyřech hlubších vrstvách a potvrzuje tak predikci modelu Maxent (Tab. č. 3).

Pro tyto vzorky byly spočítány koncentrace pylových zrn a spor (Tab. č. 3). Koncentrace udává, jaké absolutní množství všech pylových zrn a spor se vyskytuje v 1 cm³ vzorku po odstranění nežádoucích velkých organických součástí i anorganické písčité příměsi. Graf č. 3 znázorňuje nárůst počtu pylových zrn a spor s rostoucí hloubkou od povrchu, a to až o dva řády. Je to dáno jak rostoucí kompresí organického materiálu se zvětšující se hloubkou, kde je ve stejné mocnosti zaznamenán širší časový úsek, tak i rostoucím stupněm rozložení organického materiálu, kde pylová zrna a spory nejsou zasaženy rozkladnými procesy, tudíž se jejich počet na jednotku objemu zvětšuje a roste i pravděpodobnost zachycení pylových zrn *Ledum palustre*.

S rostoucí hloubkou odběru vzorku i rostoucí relativní mírou rozložení organického sedimentu výrazně roste množství pylových zrn příslušných ke skupině *Ericaceae*. Závislost množství pylových zrn skupiny *Ericaceae* na hloubce je vidět v Grafu č. 4. Graf č. 5 znázorňuje rozložení množství všech pylových zrn skupiny *Ericaceae* v Mlýnské sondě 1, kde v hlubších částech profilu se jich nalézají relativně větší množství než v povrchových vzorcích. Tam jsou zpravidla nahrazena pylovými zrny rodů *Pinus*, *Picea*, *Betula* a spory rodu *Sphagnum*.

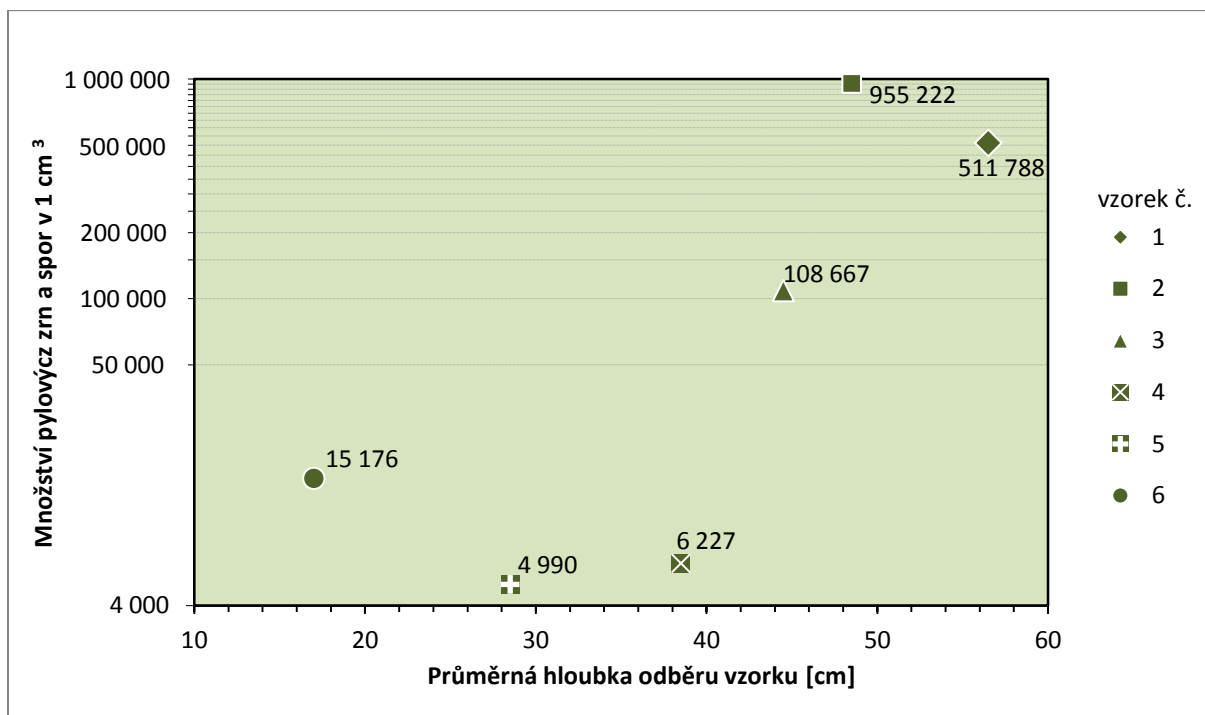
Vzorek	Pracovní název	Hloubka odběru [cm]	Sedimentologie	Stanoviště
1.	Mlýnská sonda 1	58 - 55	mramorovaná písčitojílovitá vrstva	
2.	Mlýnská sonda 1	50 - 47	tmavá humusová dobře rozložená vrstva	
3.	Mlýnská sonda 1	46 - 43	tmavohnědá středně rozložená rašelina	Ledum chybí
4.	Mlýnská sonda 1	40 - 37	světlá nerozložená rašelina	
5.	Mlýnská sonda 1	30 - 27	světlá nerozložená rašelina pod kmenem	
6.	Mlýnská sonda 1	20 - 14	čerstvá rašelina - báze rašelinného polštáře	
7.	Mlýnská sonda 2	45 - 40	hnědá rozložená rašelina	
8.	Mlýnská sonda 2	36 - 31	světlá nerozložená rašelina	
9.	Mlýnská sonda 2	26 - 22	tmavá špatně rozložená rašelina	pod kvetoucími jedinci
10.	Mlýnská sonda 2	19 - 14	nerozložená báze rašelinného bochníku	
11.	Mlýnská sonda 2	0, plocha 30 x 15 cm	recentní <i>Sphagnum</i>	
12.	Mlýnská rokle 1	cca 290	hodně rozložená tmavá rašelina	údolní vzorky, Ledum chybí
13.	Mlýnská rokle 2	cca 270	hodně rozložená tmavá blátivá rašelina	
14.	Křepelčí důl 1	192 - 190	tmavá středně rozložená rašelina - mechová slat bez jílů	údolní vzorky, Ledum chybí
15.	Křepelčí důl 2	180 - 178	tmavá dobře rozložená rašelina - slatina pod jílovou laminou	
16.	Puklina	cca 75	tmavá hodně rozložená blátivá rašelina	Ledum chybí
17.	LED 12 - 1	40 - 33	tmavá středně rozložená rašelina - mechová slat bez jílů	Ledum chybí
18.	LED 12 - 2	33 - 26	světlá nerozložená vrstva se zbytky <i>Sphagnum</i>	Ledum chybí
19.	LED 12 - 3	25 - 17	tmavá rozložená rašelina	Ledum opodál, 6 m
20.	LED 12 - 4	35 - 30	tmavá rozložená blátivá rašelina	Ledum chybí
21.	LED 12 - 5	13 - 8	tmavá středně rozložená rašelina	pod kvetoucími jedinci
22.	LED 12 - 6	32 - 27	tmavá středně rozložená rašelinná vrstva	pod kvetoucími jedinci
23.	LED 12 - 7	20 - 15	tmavá blátivá hodně rozložená rašelina	Ledum opodál
24.	LED 12 - 8	15 - 10	tmavá středně rozložená rašelina	Ledum opodál, 7 m
25.	LED 12 - 9	31 - 26	tmavá rozložená rašelinná vrstva	pod kvetoucími jedinci
26.	LED 12 - 10	33 - 28	tmavá středně rozložená rašelina	pod kvetoucími jedinci
27.	LED 12 - 11	23 - 18	tmavohnědá blátivá hodně rozložená rašelina	Ledum opodál

Tab. č. 2: Validační sada vzorků – odběry a charakteristika substrátu a stanoviště.

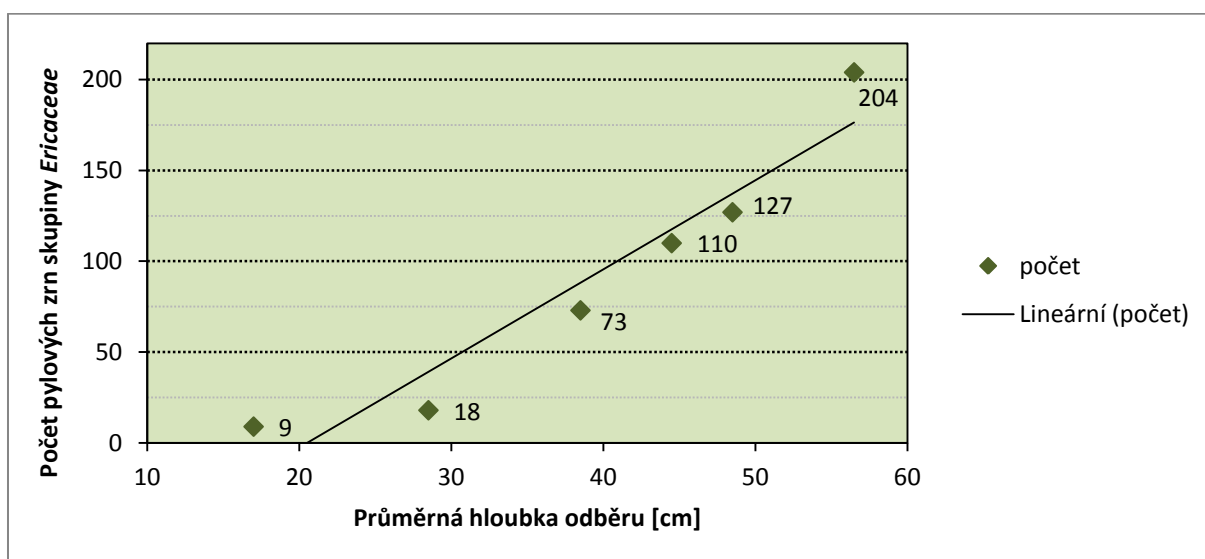
Vzorek	Mikroskopická analýza					
	Ledum palustre	Ledum / Empetrum	Ostatní Ericaceae	Ostatní pylová zrna a spory	Celkem	Koncentrace
1.	1	6	197	2796	3000	511 788
2.	1	1	125	2873	3000	955 222
3.	1	10	99	2890	3000	108 667
4.	1	17	55	2927	3000	6 227
5.	0	0	18	2982	3000	4 990
6.	0	4	5	2991	3000	15 176
7.	7	9	167	2817	3000	61 159
8.	9	9	286	2696	3000	8 227
9.	0	2	43	2955	3000	26 795
10.	0	1	14	2985	3000	11 454
11.	0	0	7	2993	3000	25 827
12.	6	24	53	2917	3000	42 065
13.	0	3	29	2968	3000	49 900
14.	0	0	3	2997	3000	99 774
15.	0	0	2	2998	3000	33 714
16.	0	8	22	2970	3000	324 250
17.	0	2	58	2940	3000	38 663
18.	0	10	438	2552	3000	27 837
19.	0	3	62	2935	3000	58 355
20.	2	0	247	2751	3000	81 397
21.	0	1	236	2763	3000	41 797
22.	0	1	76	2923	3000	61 953
23.	3	4	102	2891	3000	38 663
24.	1	3	94	2902	3000	28 786
25.	3	2	40	2955	3000	64 438
26.	0	0	40	2960	3000	28 301
27.	0	2	158	2840	3000	55 499

Tab. č. 3: Validací sada vzorků – mikroskopická analýza.

*pozn. Koncentrace udává absolutní počet pylových zrn a spor ve vzorku o objemu 1 cm³



Graf č. 3: Nárůst koncentrace pylových zrn a spor s rostoucí hloubkou odběru vzorku.

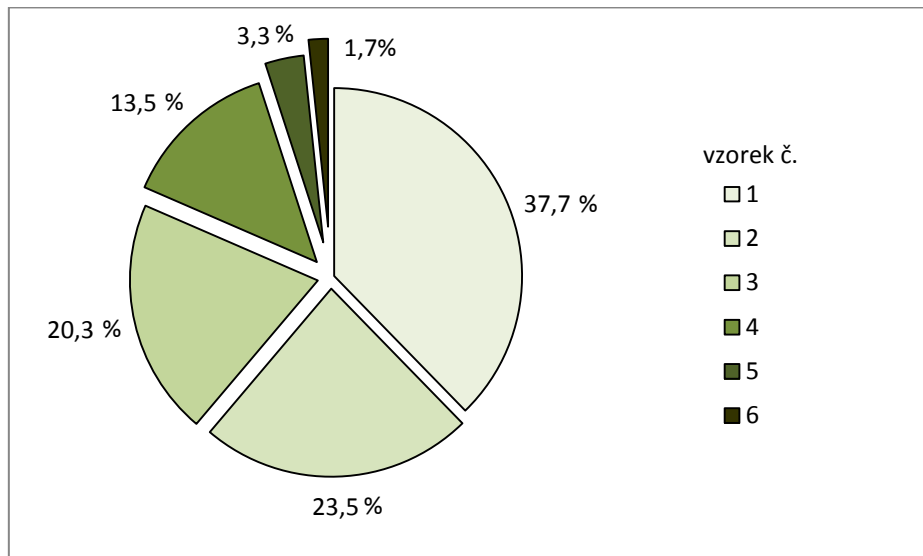


Graf č. 4: Nárůst počtu zaznamenaných pylových zrn skupiny *Ericaceae* s rostoucí hloubkou odběru vzorku

6. 2. 1. 2. Mlýnská sonda 2

Dalších pět vzorků bylo odebráno na lokalitě Mlýnská sonda 2 nad Mlýnskou roklí, kde se podařilo vykopat hluboký profil na místě, kde je podle modelu velmi vysoká pravděpodobnost výskytu recentních populací *Ledum palustre*. Terénním pozorováním skutečně byla zjištěna velká populace *Ledum* se vzrostlými kvetoucími jedinci společně

s bochníky *Sphagnum sp.* a porosty lišejníku *Cladonia sp.* v řídkém porostu *Pinus sylvestris*. Toto společenstvo lze nazývat rojovníkový bor (Obr. č. 14).



Graf č. 5: Poměrové rozložení pylových zrn skupiny *Ericaceae* mezi jednotlivými vzorky profilu Mlýnská sonda 1



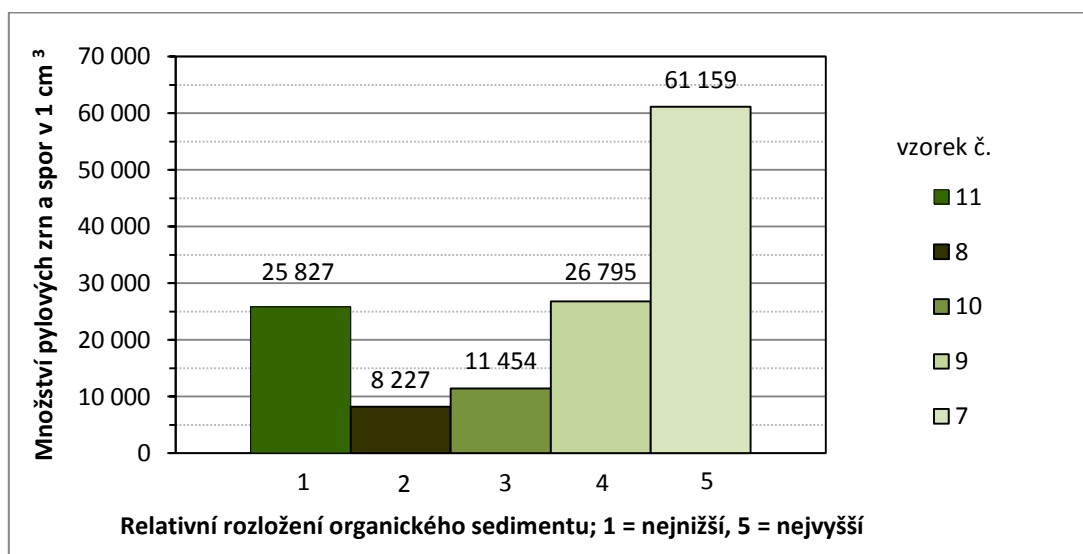
Obr. č. 14: Rojovníkový bor nad Mlýnskou roklí.

Mikroskopickou analýzou byl zjištěn pyl *Ledum palustre* pouze ve dvou nejhlubších vzorcích. Jedním z možných odůvodnění je skutečnost, že tři horní vzorky byly odebírány z části profilu, kde nebyl sediment dostatečně kompresovaný ani rozložený, zpravidla šlo o nerozložené zbytky *Sphagnum*. V tomto případě je i nižší pravděpodobnost zachycení pylových zrn *Ledum palustre*. Z odebraného povrchového vzorku rašeliníku (č. 11) rovněž

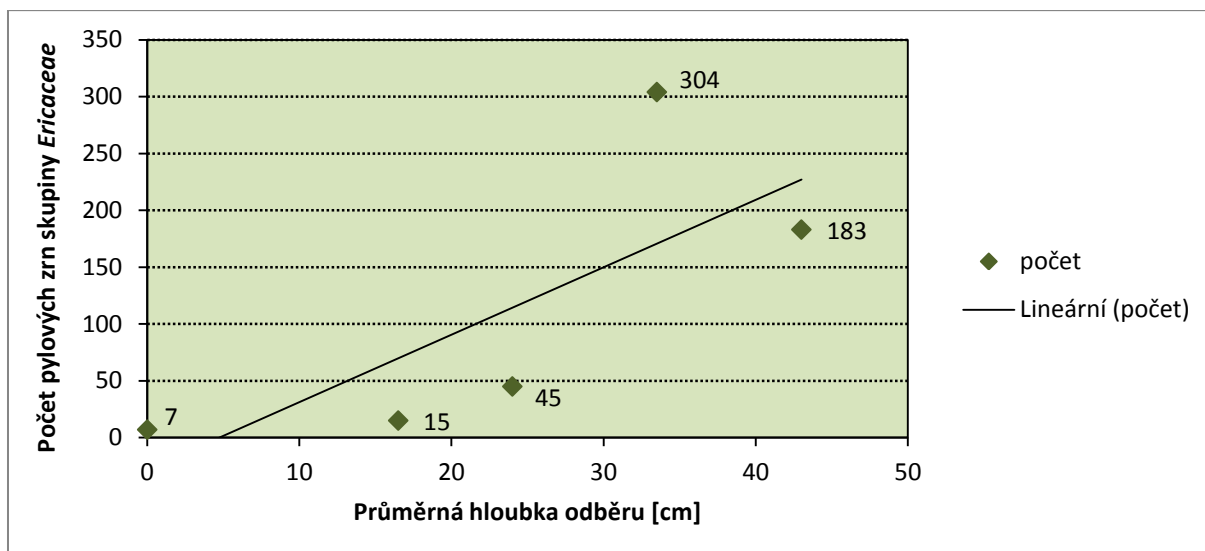
nebyl ani po procesu zahušťování vzorku pod mikroskopem jeho pyl nalezen (Tab. č. 3).

Oproti vzorkům z Mlýnské sondy 1 se ve vzorcích z Mlýnské sondy 2 nepotvrdilo, že by s rostoucí hloubkou odebraného vzorku zároveň rostla koncentrace pylových zrn, což je pravděpodobně způsobeno různorodým, spíše však poměrně nízkým stupněm rozložení organické hmoty, protože se nejspíše jedná o sediment nepříliš velkého stáří. Z Grafu č. 6 je patrné, že se stoupajícím stupněm rozložení organického sedimentu vzorků z Mlýnské sondy 2 roste koncentrace pylových zrn a spor. Vzorek č. 11 se vymyká, ač je odebrán z povrchu a stupeň jeho rozložení je nejnižší. Je to pravděpodobně důsledkem procesu zahušťování, kde byla převážná část biomasy odstraněna, pylová zrna s ostatními jemnými částmi organické hmoty byla vymyta do zahuštěného roztoku a následně odebrána na pylovou analýzu.

Se stupněm rozložení organické hmoty však nesouvisí množství pylových zrn příslušných skupině *Ericaceae*. Vzorek č. 8 se vyznačuje velkým počtem pylových zrn *Ericaceae*, i když jeho stupeň rozložení je nízký a koncentrace pylových zrn jsou také nízké. To se však netýká hloubky odběru vzorků. Graf č. 7 popisuje kladný vztah mezi rostoucí hloubkou odběru vzorku a nárůstem množství pylových zrn náležejících skupině *Ericaceae*.

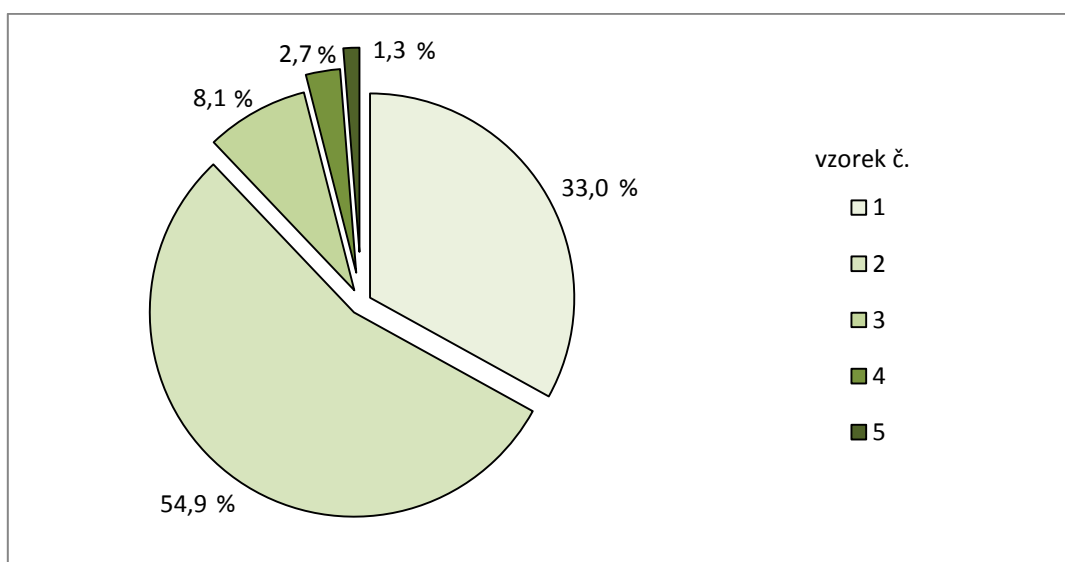


Graf č. 6: Nárůst množství pylových zrn a spor s rostoucím rozložením organického sedimentu.



Graf č. 7: Nárůst počtu zaznamenaných pylových zrn skupiny *Ericaceae* s rostoucí hloubkou odběru vzorku.

Graf č. 8 zobrazuje relativní rozložení množství pylových zrn skupiny *Ericaceae* mezi pěti jednotlivými vzorky z Mlýnské sondy 2. Je patrné, že dva nejhlubší vzorky, kde se také mimo jiné vyskytuje pyl *Ledum*, obsahují téměř 88 % všech pylových zrn patřících do skupiny *Ericaceae* nalezených pod mikroskopem z profilu Mlýnská sonda 2.



Graf č. 8: Poměrové rozložení pylových zrn skupiny *Ericaceae* mezi jednotlivými vzorky profilu Mlýnská sonda 2.

6. 2. 2. Vrtané vzorky

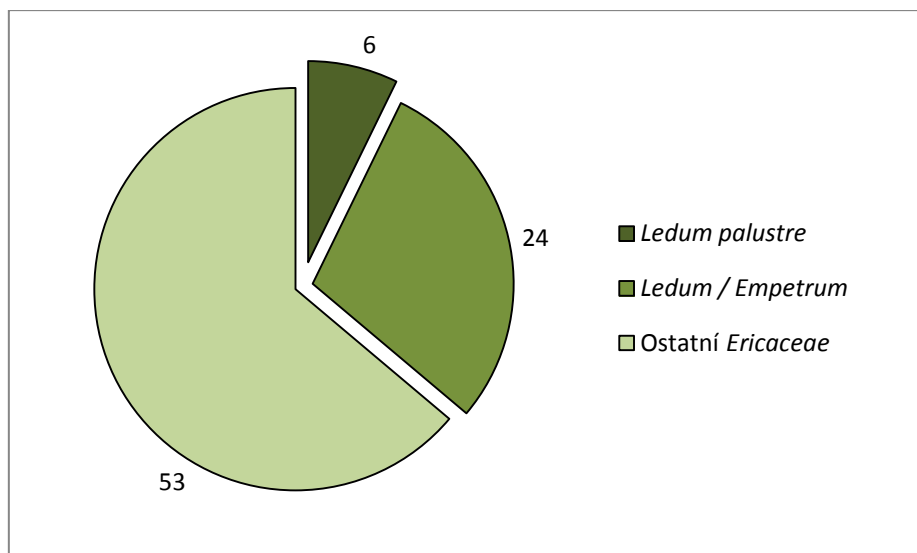
Tyto vzorky byly odebrány na třech místech, v Mlýnské rokli, Křepelčím dole a v Puklině. Jedná se o hloubkové vrty vrtákem do sedimentu, kde byly odebrány dvě vrstvy z vyvrtaného profilu v Mlýnské rokli, dvě v Křepelčím dole a jedna v Puklině. U těchto vzorků nebylo nutné provádět zahušťování z důvodu malých objemů i díky vysokému stupni rozložení organických zbytků (Tab. č. 2). Odebrané vzorky byly v laboratoři rovnou připravovány s přidaným *Lycopodium* a stejně jako ostatní vzorky následně analyzovány pod mikroskopem.

Datování vzorků bohužel nepřineslo uspokojivé výsledky, zřejmě byly kontaminovány recentním materiálem. Proto byly porovnány s jinými, datovanými profily z Českého Švýcarska s názvy Pravčický důl a Eustach, u nichž se vzorkovací interval pohybuje většinou mezi 2 - 5 cm. Samozřejmě záleží na rychlosti akumulace i hiátech, takže se stáří stejně hlubokých vrstev v Mlýnské rokli může výrazně lišit. Datace na základě hloubky by byla možná pouze v případě, že by si odpovídala celá pylová spektra, což však z těchto dat nelze tvrdit.

6. 2. 2. 1. Mlýnská rokle

Jde o dva vzorky odebrané z hloubek 270 cm a 290 cm z jednoho vyvrtaného profilu v Mlýnské rokli (Tab. č. 2). Ačkoli se na dně údolí *Ledum palustre* nevyskytuje, přímo nad roklí se nalézají rojovníkový bor s velkou populací kvetoucích jedinců. V sedimentu tedy lze očekávat pyl *Ledum palustre*.

V hlubším ze vzorků byl následně mikroskopickou analýzou tento předpoklad potvrzen, kde bylo nalezeno nejméně šest pylových zrn *Ledum* (Graf č. 9). U mělkého vzorku nebyla pylová zrna *Ledum* s jistotou rozpoznána a obecně se zde vyskytuje výrazně méně tetrad patřících skupině *Ericaceae*. Koncentrace pylových zrn a spor je však vyšší než u předchozího vzorku (Tab. č. 3).



Graf č. 9: Výsledky počítání pylových zrn skupiny *Ericaceae* údolního vzorku č. 12.

6. 2. 2. 2. Křepelčí důl

V Křepelčím dole byly rovněž odebrány dva vzorky, a to z rozmezí hloubek 190 - 192 cm a 178 - 180 cm. Nikde na okrajích rokle se v současnosti populace *Ledum* nevyskytují. Mikroskopická analýza vyvrátila přítomnost *Ledum palustre*, přičemž i množství pylových zrn příslušných skupině *Ericaceae* je velice nízký. I podle vizuálně srovnaného pylového spektra je zřejmé, že se oba tyto vzorky nápadně liší od vzorků z Mlýnské rokle. Koncentrace pylových zrn a spor je u vzorku č. 15 třetinová oproti vzorku č. 14 (Tab. č. 3.).

6. 2. 2. 3. Puklina

Vzorek z mělčího vrtu v Puklině se liší od čtyř předchozích zejména hloubkou odběru - je relativně mělko odebíraný, a to v hloubce 75 cm. Na lokalitě se *Ledum* nevyskytuje, model Maxent ani nepředpokládá jeho recentní výskyt. Pylová analýza ani zde nepotvrdila přítomnost *Ledum palustre* a shoduje se s modelem, množství ostatních tetrad také není příliš vysoké, avšak koncentrace pylových zrn a spor je zde velice vysoká (Tab. č. 3).

6. 2. 3. Mělké kopané vzorky

Jde o posledních jedenáct vzorků odebíraných z mělkého kopaného profilu (Tab. č. 2) a podobá se odběrům z kalibrační sady vzorků. Lokality odbírání vzorků byly vytipovány zpravidla na různých hřebenech daleko od sebe na místech s vyšší pravděpodobností výskytu recentních populací *Ledum palustre* podle modelu Maxent, avšak jeho skutečný současný

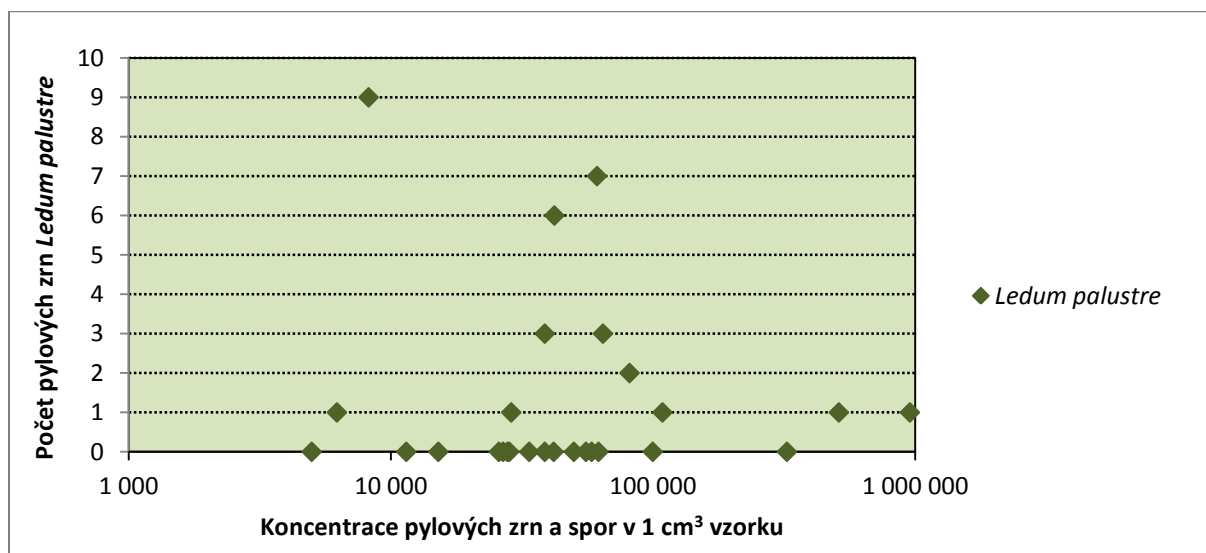
výskyt nebyl zaznamenán u všech vzorků (viz: Tab. č. 3).

Koncentrace pylových zrn a spor se už u těchto vzorků neliší řádově, ale jen početně. Množství tetrad je nejvyšší u vzorků s vyšším stupněm rozkladu organického materiálu (Tab. č. 2 a 3), kde je v důsledku zaznamenán větší časový úsek a roste tedy pravděpodobnost zachycení pylových zrn *Ledum*. Z tabulky 2 a 3 však není patrná jakákoli souvislost.

Ledum bylo nalezeno pouze u čtyř z těchto 11 vzorků, přičemž jedna sonda byla kopána pod kvetoucími jedinci (vz. 25), dvě, kde *Ledum* rostlo opodál (vz. 23 a 24) a ve vzorku 20 byla nalezena dvě pylová zrna *Ledum palustre*, ačkoli se na stanovišti v recentní jedinci nevyskytují (Tab. č. 3). U dalších vzorků je výskyt pylu *Ledum* sporný, šlo o hůře identifikovatelná a deformovaná pylová zrna, která s velkou pravděpodobností nepatří rojovníku. Zajímavé je, že vzorek č. 26 neobsahuje pyl *Ledum* ani sporná pylová zrna, ačkoli byl odebrán přímo pod kvetoucími jedinci.

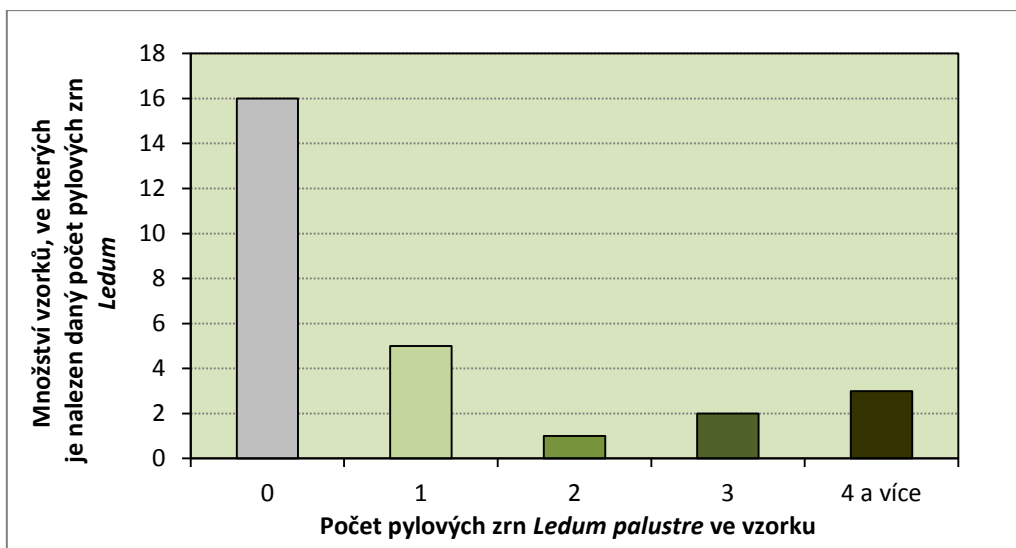
6. 2. 4. Všechny vzorky

Z Grafu č. 10 je patrné, že mezi 27 analyzovanými vzorky není zřejmý jakýkoli vztah mezi koncentrací pylových zrn a spor a počtem nalezených pylových zrn *Ledum palustre*.



Graf č. 10: Vztah mezi koncentrací pylových zrn a spor ve vzorku a počtem nalezených pylových zrn *Ledum palustre*.

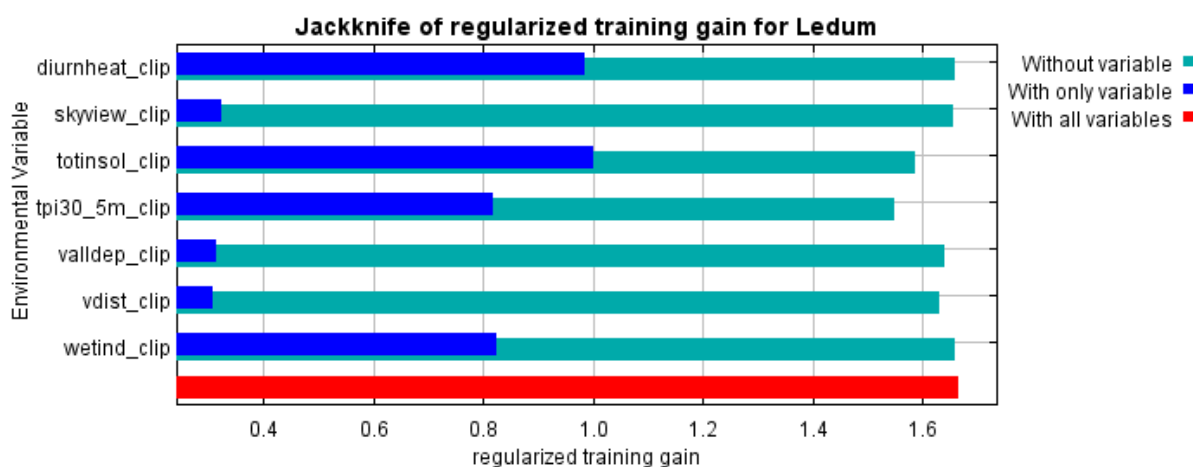
Z Grafu č. 11 lze vyčíst, že v 16 z 27 vzorků nebylo nalezeno ani jedno pylové zrno *Ledum*. Vzorky, kde se nachází jejich relativně větší počet, jsou jen ojedinělé.



Graf č. 11: Vztah mezi počtem pylových zrn *Ledum* a množstvím vzorků, ve kterých byly pylovou analýzou dané počty prokázány.

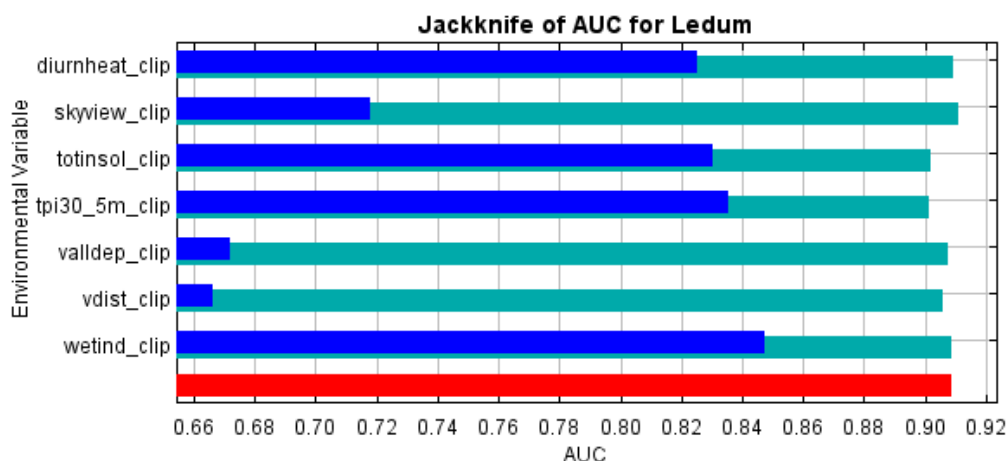
6. 3. Prezenční distribuční model

Použitý modelovací přístup spoléhá na robustní metodu Maxent, která se zabývá pouze prezenčními daty (ELITH ET AL. 2011; PHILLIPS ET AL. 2006). Na základě prezenčních dat výskytu *Ledum palustre* ve vybraných částech Národního parku České Švýcarsko byl vytvořen prediktivní model jeho rozšíření pro celé území. Výhodou je, že pro správné fungování a kvalitní predikci není u těchto modelů nutné sbírat velké množství dat na rozdíl od prezenčně – absenčních modelů (PHILLIPS ET AL. 2006). Celkem bylo pro tvorbu modelu použito 613 recentních populací rojovníku. Model byl hodnocen pomocí metody AUC stanovující přesnost modelovací techniky, která přesáhla 90 %.



Obr. č. 15: Jackknife test ukazující důležitost proměnných.

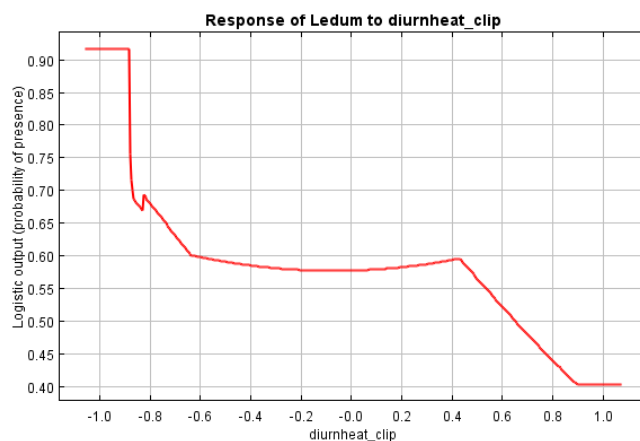
Největší vliv na přítomnost *Ledum palustre* na určitém stanovišti má podle Jackknife testu totální insolace a denní příkon tepla (Obr. č. 15). Velkým vlivem se ještě vyznačuje topografický vlhkostní index a sklonitost. Naopak výrazně zaostávají proměnné hloubka údolí, otevřená obloha a vertikální vzdálenost ode dna údolí.



Obr. č. 16: Jackknife test znázorňující prediktivní přesnost modelování.

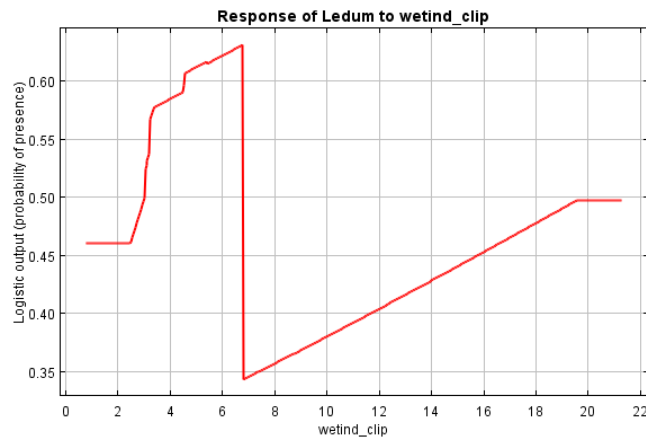
Prediktivní přesnost modelování jednotlivých i všech proměnných znázorňuje Jackknife test (Obr. č. 16), která je celkově 0,9086, přičemž maximální možná hodnota AUC je 0,926; v praxi však testy tuto hodnotu překračují. Je zřejmé, že prediktivní přesnost modelu Maxent je velice vysoká. Porovnáním jednotlivých proměnných je nejvyšší prediktivní přesnost u vlhkostního indexu, nejnižší pak u vertikální vzdálenosti ode dna údolí.

Na Obr. č. 6 jsou znázorněny jednotlivé vstupní vrstvy modelu a na Obr. č. 15 jejich vliv na výskyt druhu. Charakteristiky odpovědi druhu vůči jednotlivým proměnným zobrazují Obr. č. 17 – 23.



Obr. č. 17: Křivka odpovědi druhu vůči dennímu příkonu tepla.

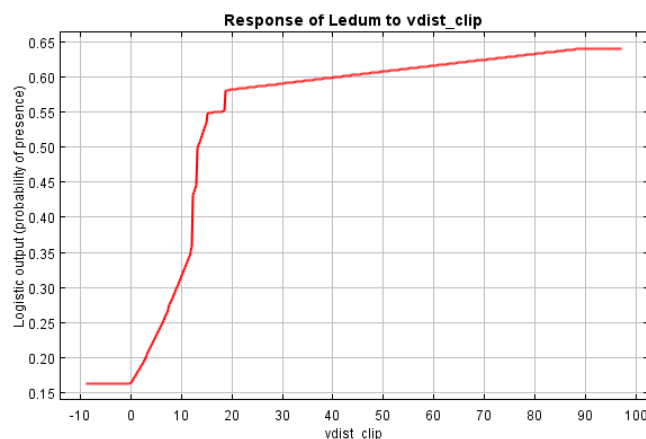
Z Obr. č. 17 je patrné, že s rostoucím denním příkonem tepla klesá pravděpodobnost výskytu *Ledum palustre* na stanovišti.



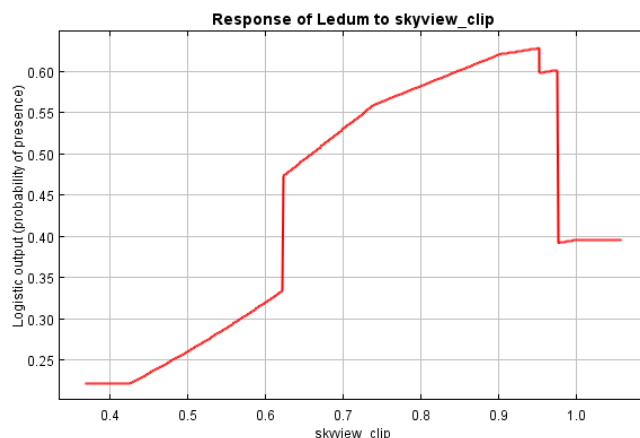
Obr. č. 18: Křivka odpovědi druhu vůči vlhkostnímu indexu závislému na topografii.

Podle Obr. č. 18 je nejvyšší pravděpodobnost výskytu druhu při vlhkostním indexu č. 7, přičemž reakce na kvantitativně znázorněnou vlhkost je nereprezentativní důvodů popsaných v kap. 5. 1.

Obr. č. 19 ukazuje nárůst pravděpodobnosti prezenze druhu s rostoucí vertikální vzdáleností ode dna údolí. Nárůst pravděpodobnosti výskytu *Ledum* s rostoucím poměrem otevřené oblohy vůči zastíněné je znázorněn na Obr. č. 20, kde na slunných místech opět pravděpodobnost výskytu rychle klesá.

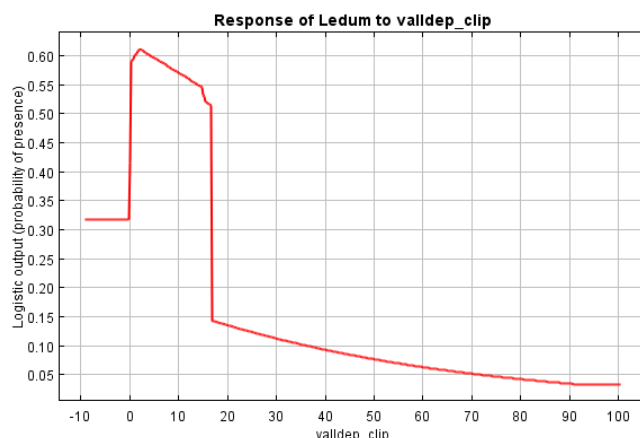


Obr. č. 19: Křivka odpovědi druhu vůči vertikální vzdálenosti ode dna údolí.



Obr. č. 20: Křivka odpovědi druhu vůči otevřené obloze.

Na nejvyšších místech je nejvyšší pravděpodobnost výskytu druhu. Čím blíže ke dnu údolí je stanoviště položeno, tím menší je pravděpodobnost výskytu druhu (Obr. č. 21).

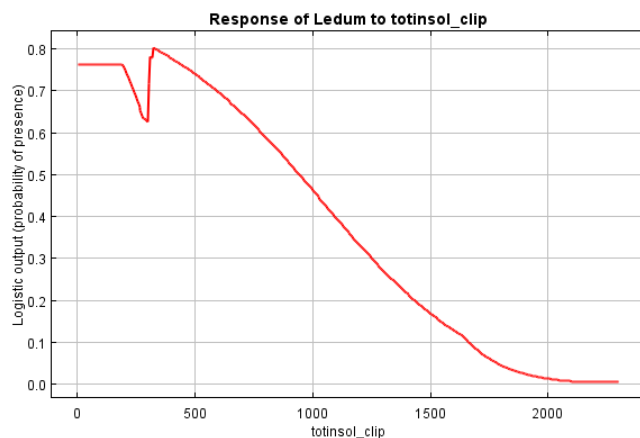


Obr. č. 21: Křivka odpovědi druhu vůči hloubce údolí.

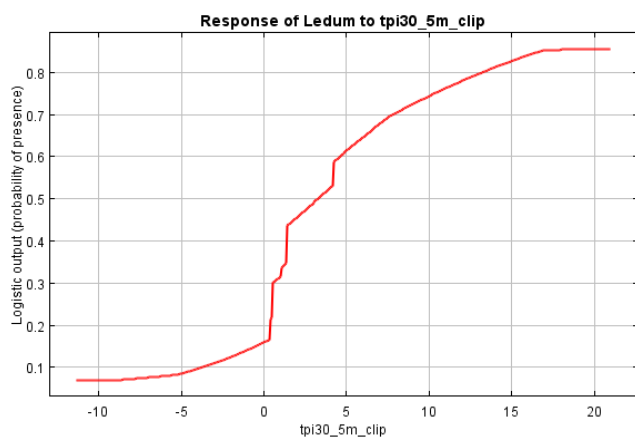
Z Obr. č. 22 je patrné, jak s rostoucím množstvím přijaté sluneční radiace zemským povrchem pozvolně klesá pravděpodobnost přítomnosti druhu.

Na Obr. č. 23 je charakterizován nárůst pravděpodobnosti výskytu *Ledum* s rostoucí sklonitostí zemského povrchu.

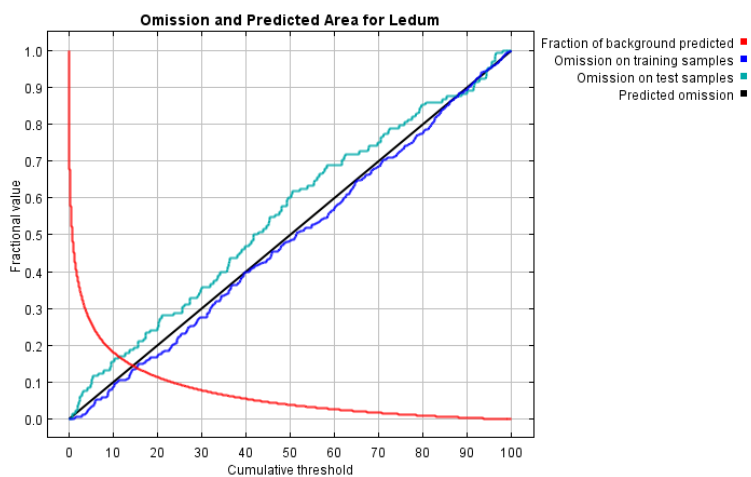
Obr. č. 24 ukazuje poměr vynechané a predikované oblasti jako funkci kumulativní prahové hodnoty. Podíl vynechání je vypočten pro obě sady dat záznamů o přítomnosti druhu a měl by být blízko predikovanému opomenutí kvůli definici kumulativní prahové hodnoty.



Obr. č. 22: Křivka odpovědi druhu vůči totální insolaci.

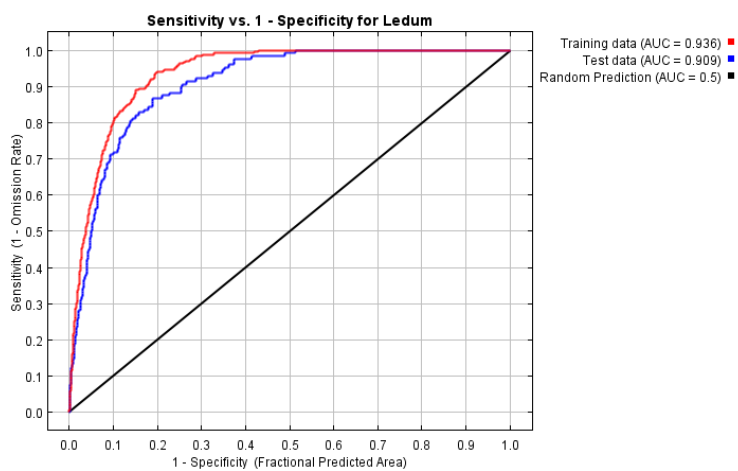


Obr. č. 23: Křivka odpovědi druhu vůči sklonitosti.



Obr. č. 21: Provedení modelu – poměr vynechané a predikované oblasti.

Na Obr. č. 22 je znázorněna ROC metoda. Je to nástroj pro hodnocení a optimalizaci testu ukazujícího vztah mezi specifitou a senzitivitou. Znázorňuje hodnoty AUC, přičemž obě sady dat vykazují hodnoty vyšší než 0,9.



Obr. č. 22: Znázornění ROC metody.

7. Diskuze

7. 1. Stanovištní nároky druhu

Pro modelování byla použita vrstva o prezencích druhu a dalších 7 vrstev (Obr. č. 6). Je to denní příkon tepla, kdy jde o měření přijaté energie závislé na expozici, vlhkostní index závislý na topografii, vertikální vzdálenost ode dna údolí, podíl otevřené oblohy, hloubka údolí, totální insolace a sklonitost.

Nelze si nepovšimnout, že recentní výskyt *Ledum palustre* je vázán na severně orientovaná místa. Expozice byla vyjádřena pomocí měření přijaté sluneční energie na jednotku plochy. Severní expozice vykazují nízké hodnoty přijaté energie, zatímco jižní expozice vysoké. S rostoucími hodnotami přijaté sluneční radiace klesá pravděpodobnost výskytu rojovníku.

Indikátor stálého obsahu vláh v půdě, tzv. vlhkostní index, je nejvyšší v hlubokých údolích, kam voda rychle stéká a akumuluje se, přičemž nejnižší hodnoty jsou zaznamenány na vysokých skalních stěnách s minimální možností retence vody v mělkém nebo chybějícím půdním pokryvu. I zde jsou však malé plochy rašelinných lavic se zamokřenými místy. Některá z nich jsou příhodná pro existenci populace rojovníku.

Vertikální vzdálenost ode dna údolí udává výšku nad hypotetickou říční sítí. S rostoucí výškou roste pravděpodobnost výskytu recentní populace *Ledum*.

Terénním pozorováním bylo sledováno, že je rojovník citlivý na zastínění, jež bylo znázorněno pomocí vrstvy otevřené oblohy. Ta vyjadřuje procentuální množství otevřené oblohy viditelné ze zemského povrchu. S klesajícím zastíněním roste pravděpodobnost výskytu druhu. Při překročení určité meze oslunění však pravděpodobnost rychle klesá z toho důvodu, že velké množství sluneční radiace má negativní vliv na vlhkost stanoviště.

Vrstva výšky nad dnem údolí byla do modelu začleněna proto, že se rojovník vyhýbá místům nízko nad dnem údolí kvůli zastínění korunami stromů. Výše položená místa, kam koruny stromů z údolí nedosahují, zaručují dostatek potřebného světla a roste tedy pravděpodobnost výskytu druhu.

Totální insolace vyjadřuje potenciální množství dopadající sluneční radiace na jednotku plochy. Poskytuje energii potřebnou k odpařování vody na stanovišti. S rostoucím množstvím dopadajícího přímého slunečního záření na plochu kontinuálně klesá pravděpodobnost výskytu *Ledum palustre*.

Sklonitost byla vypočítána jako topografický poziční index, tedy rozdíl mezi nejvýše a nejnižše položeným místem, a to v rádiu 30 m. Čím větší je průměrná sklonitost stanoviště, tím větší je pravděpodobnost výskytu druhu.

Na základě kombinace výskytů druhu a charakteristik prostředí model předpověděl, do jaké míry jsou jednotlivá stanoviště příhodná pro výskyt druhu. Výsledky modelování hovoří o tom, že největší vliv na přítomnost druhu na určitém stanovišti má expozice a totální insolace. Nejvyšší pravděpodobnost výskytu rojovníku je tedy na severně orientovaných expozicích s co nejmenším množstvím dopadajícího přímého slunečního záření přispívajícího k vysušování stanoviště. Dále má určující vliv na výskyt druhu sklonitost a vlhkostní index. Naopak charakteristiky jako vertikální vzdálenost ode dna údolí, hloubka údolí a zlomek oblohy viditelný ze země se ukázaly mít jen nízký vliv na distribuci druhu v Českém Švýcarsku.

7. 2. Ekologická nika druhu

Základní nika druhu je primárně funkcí fyziologických vlastností a omezení daných variabilitou ekosystému, skutečná nika však dále zahrnuje biotické interakce a konkurenční vyloučení (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). Oddělení obou typů nik je důležité kvůli rozlišení, zda je modelová distribuce predikovaná z teoretických fyziologických omezení nebo spíše založená na terénních pozorováních.

Ledum palustre má ostrovní charakter areálu. Území ČŠ se navíc vyskytuje nedaleko jeho jižní hranice. Podle Rychnovské & Úlehlové (1975) se na hranici areálu, kde je výskyt druhu omezen na relativně úzkou ekologickou niku, spíše mohou projevit charakteristické vlastnosti druhu, jež určují jeho výskyt v celém areálu. Na okrajích ekologických nik druhů je kladen velký důraz na vztah biotických a abiotických faktorů. V mnoha ekologických úrovních se výskyt druhů na okrajích jejich nik jeví ve směru od fyzicky stresujícího faktoru po biologicky stresující, jako např. gradient nadmořské výšky (BROWN ET AL. 1996). Fyzikální limity jsou obecně způsobeny fyziologickými a environmentálními omezeními.

Druhy se spíše specializují na určité kombinace podmínek prostředí než na každou z podmínek nezávisle (HIRZEL ET AL. 2002). To platí i u rojovníku, pro jehož výskyt nejpríhodnější kombinací podmínek jsou severně orientované vlhčí sklonité svahy, na které dopadá minimum přímého slunečního záření. Soubor stanovištních nároků rojovníku odpovídá vyrovnanějším mikroklimatickým podmínkám, kde jsou oproti jižním osluněným svahům výrazně menší a pozvolněji probíhající nárůsty a poklesy teplot a zároveň relativní

vlhkosti vzduchu během dne a noci. Absence druhu na potenciálně příhodném stanovišti ještě nemusí nutně znamenat, že stanoviště a podmínky nedostačují nárokům taxonu. Druhy totiž často neobsazují i vhodná stanoviště, jejich expanze v některých případech může být nějakým vlivem bráněná (HIRZEL ET AL. 2002).

7. 3. Fosilní evidence

V Českém Švýcarsku bylo nejprve odebráno 10 vzorků velkých objemů na pylovou analýzu, kde u dvou z nich bylo provedeno pokusné zahušťování. Následně bylo odebráno 27 vzorků ze široké škály míst z důvodu pokrytí co nejširšího gradientu podmínek prostředí.

Přestože byly v terénu odebírány velké objemy vzorků z důvodu maximalizace pravděpodobnosti nalezení pylových zrn rojovníku, výsledky ukazují, že jeho zachycení je větší problém, než se předpokládalo. Ve více než polovině vzorků *Ledum* nebylo nalezeno. Překvapující je, že se jeho pyl někdy nevyskytuje ani v recentních vzorcích z rašelinných polštářů přímo pod kvetoucími jedinci. Úspěšnost při hledání rojovníku roste u více rozložených vzorků z hlubších částí profilu, kde jsou pylová zrna a spory zkondenzované, při odběru stejné vrstvy se tedy analyzuje výrazně širší časové rozpětí než z povrchových vzorků. Nepřítomnost pylových zrn *Ledum palustre* však ještě neznámá, že by se v minulosti druh na lokalitě nevyskytoval. Podle Alba-Sáncheze et al. (2010) se často minulá rozšíření některých taxonů podceňují kvůli tomu, že jsou ve fosilním záznamu zastoupeny jen minimálně.

Ačkoli samotné zahušťování vzorků nepřineslo lepší výsledky mikroskopické analýzy, proces určování jednotlivých pylových zrn a spor pod mikroskopem se tím podařilo zlepšit a urychlit díky odstranění významného množství nežádoucí příměsi. Většinu objemu recentních vzorků tvoří stélky *Sphagnum* a velké části opadanky. Tyto vzorky celkově obsahují nízké množství pylu, jehož depozice byla krátkodobá a hledání jednotlivých pylových zrn je tedy pod mikroskopem zdlouhavé. Díky zahušťování se vzorek zkondenzoval, čímž se problém malého množství pylových zrn a spor vyřešil.

Podařilo se dokázat, že koncentrace pylových zrn a spor roste nejen s hloubkou, ale i s rostoucím stupněm rozkladu organického sedimentu. Není tomu však u všech profilů. Při rostoucím rozložení ubývá množství organických zbytků kromě pylových zrn, která se nerozkládají. Dochází tedy k růstu koncentrace pylových zrn a spor na jednotku objemu. S tím by se měla zvýšit i šance zachycení pylových zrn rojovníku. Podle výsledků pylové analýzy je

však zřejmé, že výskyt pylových zrn *Ledum* v těchto vzorcích je na koncentraci pylových zrn a spor nezávislý.

Na místech, kde je podle modelu nízká pravděpodobnost výskytu rojovníku, nebyly nalezeny recentní populace ani jeho pyl ve fosilním záznamu. Na třech stanovištích, kde se v současnosti nikde v okolí nevyskytují jedinci rojovníku, avšak podle modelu je zde určitá pravděpodobnost jejich výskytu, byl prokázán minulý výskyt jeho populací. Zvláště důležitý je objev rojovníku v pylovém záznamu z Mlýnské sondy 1. Ačkoli je zde podle modelu velice vysoká pravděpodobnost přítomnosti populace *Ledum*, její dlouhodobé přežívání bylo v nedávné minulosti ukončeno. Příčinou je zřejmě intenzifikace lesního hospodaření, kdy od konce 18. století zaváděly šlechtické velkostatky intenzivní plánovité hospodaření v lesích, které spočívalo v holosečné těžbě s následným vysazováním nejprve *Pinus sylvestris*, následně *Picea abies*, dále se nejvíce osvědčily nepůvodní dřeviny jako *Larix decidua* a *Pinus strobus* (KAČMAR 2013). Přirozené smíšené lesy tak zůstaly jen na nejprudších svazích a skalách. Většinou byly změněny na stejnověké jednodruhové výsadby s převahou smrků. Ty navíc výrazně stíní svými hustými korunami, v důsledku mohou vyloučit přítomnost některých na světlo náročných podrostových rostlin, jako např. *Ledum palustre*.

Přítomnost pylu byla studována pylovou analýzou vzorků odebraných přímo pod kvetoucími jedinci. V některých vzorcích však nebyla nalezena pylová zrna *Ledum* zřejmě kvůli problému s jejich zachycením. U mnohých byla prokázána jejich přítomnost, obzvláště důležité jsou nálezy pylu *Ledum* v hlubokých kopaných vzorcích a vrtaném profilu z Mlýnské rokle. Jeho přítomnost naznačuje dlouhodobou existenci stanovišť vhodných pro přežití rojovníku, např. rojovníkového boru nad Mlýnskou roklí. To potvrzují i výsledky antrakologických analýz, ačkoli jsou s výsledky pylových analýz v rozporu.

V období středního holocénu byla vědci pylovou analýzou prokázána přítomnost smíšených a listnatých lesů. Druhové složení souborů půdních uhlíků však přineslo zjištění, že ve vzorcích odpovídajících holocennímu lesnímu optimu chybí náročné listnáče a převládá *Pinus sylvestris* a acidofilní podrostové keříky (BOBEK 2013). Rozpor je vysvětlován mozaikovitým charakterem porostů v členitém pískovcovém reliéfu a cyklickým vlivem požárů na exponovaných stanovištích, které blokovaly expanzi na oheň citlivějších druhů listnatých dřevin, jež byly ze společenstva vyloučeny (TINNER ET AL. 2000 IN BOBEK 2013). Díky tomu bylo zaručeno přežití *Ledum palustre* v Českém Švýcarsku nejen během středního holocénu.

8. Závěr

Výsledky modelu s 90 % pravděpodobností hovoří o tom, že recentní populace *Ledum palustre* jsou soustředěné díky svým vyhraněným nárokům na stanoviště s určitou kombinací podmínek. Nejvhodnějšími místy pro výskyt rojovníku v Českém Švýcarsku jsou severně orientovaná sklonitá vlhká místa vysoko nad dnem údolí, nad korunami stromů rostoucích v údolí, s vyšším podílem otevřené oblohy přímo nad stanovištěm, avšak s minimálním množstvím dopadajícího přímého slunečního záření, přičemž analýza váhy jednotlivých faktorů jasně ukázala, že největší množství nezávislé informace do modelu vnáší parametr dopadajícího přímého slunečního záření.

Pylová analýza potvrdila přítomnost *Ledum palustre* ve fosilním záznamu na stanovištích, která model označil jako vhodná pro výskyt druhu, a to nejen v blízkosti recentních populací, ale i na místech bez současného výskytu druhu. Poměrně nedávné vymizení druhu ze stanovišť s potenciálně vhodnými podmínkami je patrně zapříčiněno intervencí člověka, který v posledních staletích mění složení přirozených smíšených lesních porostů na stejnověké kultury především *Picea abies*. Jeho husté koruny a často i semenáčky zastiňují tato stanoviště a postupně tak redukuje množství současných populací rojovníku.

Výsledky pylové analýzy svědčí o dlouhodobém přežívání populací *Ledum palustre* na vhodných místech pro jeho výskyt. Díky specifickým podmínkám těchto stanovišť spolu s opakovanými požárovými disturbancemi dochází ke kontinuálnímu přetrvávání porostů s dominancí *Pinus sylvestris* během celého holocénu (BOBEK 2013). Dlouhodobá přítomnost takovýchto stanovišť reliktního charakteru v Českém Švýcarsku je pro samotnou existenci glaciálního reliktu *Ledum palustre* klíčová.

9. Seznam použité literatury

ADAMOVIČ, J., KIDSTON, J. (2007): *Sandstones and their attributes*. s. 13 – 33. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

ALBA-SÁNCHEZ, F., LÓPEZ-SÁEZ, J. A., BENITO-DE PANDO, B., LINARES, J. C., NIETO-LUGILDE, D., LÓPEZ-MERINO, L. (2010): *Past and present potential distribution of the Iberian Abies species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models*. Diversity and distributions, 16, s. 214 – 228.

BAKKENES, M., ALKEMADE, J. R. M., IHLE, F., LEEMANS, R., LATOUR, J. B. (2002): *Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050*. Global Change Biology, 8, s. 390 – 407.

BALATKA, B., KALVODA, J. (2006): *Geomorfologické členění reliéfu Čech*. Kartografie Praha, Praha, 79 s.

BARRY, S. C., ELITH, J. (2006): *Error and uncertainty in habitat models*. Journal of applied ecology, 43, s. 413 – 423.

BASILLE, M., CALENGE, C., MARBOUTIN, É., ANDERSEN, R., GAILLARD, J. M. (2008): *Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological – niche factor analysis*. Ecological Modelling, 211, s. 233 – 240.

BEUG, H. J. (2004): *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 542 s.

BIRKS, H. J. B. (1986): *Late Quarternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe*. In: BERGLUND, B. E. [eds.]: *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley and Sons, Chinchester and New York, s. 3 – 65.

BOBEK, P. (2013): *Dlouhodobý vliv požárů na složení vegetace*. s. 225 – 241. In: CSAPLOVICS, E., SEILER, U., WILD, J.: *Historický vývoj lesa v Českosaském Švýcarsku*. Dresden, s. 223 – 421.

BOBEK, P., RADOMĚŘSKÝ, T., KUNEŠ, P. (2015): *Using species distribution models to identify relict habitat types: a case study of *Rhododendron tomentosum* in the Elbe sandstone area*. Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic & Faculty of Science, Charles University in Prague, Prague.

BROWN, J. H., STEVENS, G. C., KAUFMAN, D. M. (1996): *The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27, s. 597 – 623.

CÍLEK, V. (2007): *Climate, microclimate and paleoclimate of sandstone areas of Central and Northern Bohemia (Czech Republic)*. s. 97 – 103. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

DAMPC, A., LUCKIEWICZ, M. (2013): *Rhododendron tomentosum (Ledum palustre). A review of traditional use based on current research*. *Fitoterapia*, Gdansk, 85, s. 130 – 143.

ELITH, J. et al. (2006): *Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data*. *Ecography*, 29, s. 129 – 151.

ELITH, J., PHILLIPS, S. J., HASTIE, T., DUDÍK, M., EN CHEE, Y., YATES, C. J. (2011): *A statistical explanation of MaxEnt for ecologists*. *Diversity and Distributions*, 17, s. 43 – 57.

ERDTMAN, G. (1934): *Über die Verwendung von Essigsäureanhydrid bei Pollen-Untersuchungen*. *Sven. bot. tidskr.*, 28, s. 354 – 358.

EWALD, J. (2003): *The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the central European flora?* *Folia Geobotanica*, 38, s. 357 – 366.

FIRBAS, F. (1931): Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. Wiss. Bot., 74, s. 459 – 696.

FRANKLIN, J. (2009): *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

GAO, L. M., LI, D. Z., ZHANG, C. Q. JANG, J. B. (2002): *Intragenetic and sectional relationships in the genus Rhododendron (Ericaceae) inferred from ITS sequence data*. Acta. Bot. Sin., 44, s. 1351 – 1356.

GRAHAM, C. H. et al. (2004): *New developments in museum – based informatics and applications in biodiversity analysis*. Trends in Ecology and Evolution, 19, s. 497 – 503.

GRAHAM, C. H. et al. (2006): *Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna*. Proceedings of National Academy of Sciences USA, 103, s. 632 – 636.

GRIME, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chinchester.

GUISAN, A., EDWARDS, T. C., HASTIE, T. (2002): *Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene*. Ecological Modelling, 157, s. 89 – 100.

GUISAN, A., THUILLER, W. (2005): *Predicting species distribution: offering more than simple habitat models*. Ecology letters, 8, s. 993 – 1009.

GUISAN, A., ZIMMERMANN, N. E. (2000): *Predictive habitat distribution models in ecology*. Ecological Modelling, 135, s. 147 – 186.

HADINCOVÁ, V., BOBEK, P., WILD, J. (2014): *Indikační druhy cévnatých rostlin – přírodní společenstva*. s. 91 – 98. In: CSAPLOVICS, E., SEILER, U., WILD, J., WINTER, S.: *Indikátory pro hodnocení přírodě blízkého prostředí. Závěrečná zpráva a výsledky projektu*. Cíl 3, 136 s.

HADINCOVÁ, V., KÖHNLEINOVÁ, I., MAREŠOVÁ, J. (2007): *Invasive behavior of white pine (Pinus strobus) in Sandstone areas in the Czech Republic*. s. 219 – 224. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

HADINCOVÁ, V., MANDÁK, B., BÍMOVÁ, K., MAHELKA, V. (2007): *Plant invasions in sandstone areas of the Czech Republic*. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

HARMAJA, H. (1991): *Taxonomic notes on Rhododendron subsection Ledum (Ledum, Ericaceae), with a key to its species*. Annales Botanici Fennici, 28, s. 171 – 173.

HARRELL, F. E., LEE, K. L., MARK, D. B. (1996): *Multivariable prognostic models: Issues in developing models, evaluating assumptions and adequacy, and measuring and reducing errors*. Statistic in Medicine, 15, s. 361 – 387.

HÄRTEL, H., HADINCOVÁ, V. (1998): *Invasion of white pine (Pinus strobus L.) into the vegetation of the Elbsandsteingebirge (Czech Republic / Germany)*. In: SYNGE, H., AKEROYD, J. [eds.]: *Planta europa Proceedings*. Uppsala and London, s. 251 – 255.

HEJNÝ, S., SLAVÍK, B. (2003): *Květena České republiky 2*. Academia, Praha, 540 s.

HERBEN, T., HÄRTEL, H., TRÝZNA, M., MARKOVÁ, I. (2007): *Biota in sandstone habitats: sandstones as ecological islands*. s. 141 – 143. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

HIRZEL, A. H., HELFER, V., METRAL, F. (2001): *Assessing habitat – suitability models with a virtual species*. Ecological Modelling, 145, s. 111 – 121.

HIRZEL, A. H., HAUSSER, J., CHESSSEL, D., PERRIN, N. (2002): *Ecological – Niche Factor Analysis: How to compute habitat – suitability maps without absence data?* Ecology, 83, s. 2027 – 2036.

HUTCHINSON, G. E. (1957): *Concluding remarks*. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, s. 415 – 427.

CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J., STRÁNÍK, Z. (2011): *Geologická minulost České republiky*. Academia, Praha, 437 s.

CHYTRÝ, M., KUČERA, T., KOČÍ, M. [eds.], (2001): *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 304 s.

IVERSEN, J. (1958): *The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa*. Upsala Universiteit Arssk, 6, s. 210 – 215.

JAYNES, E. T. (1957): *Information theory and statistical mechanics*. Physical Review, 106, s. 620 – 630.

JAYNES, E. T. (1990): *Notes on present status and future prospects*. In: GRANDY, W. T., SCHICK, L. H. [eds.]: *Maximum Entropy and Bayesian Methods*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, s. 1 – 13.

JESCHKE, J. M., STRAYER, D. L. (2008): *Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species*. Annals of the New York Academy of Sciences, 1134, s. 1 – 24.

JIMENÉZ – VALVERDE, A., LOBO, J. M., HORTAL, J. (2008): *Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling*. Diversity and distributions, 14, s. 885 – 890.

KAČMAR, M. (2013): *Historické lesní hospodářské plány a mapy dnešního Národního parku České Švýcarsko*. s. 297 – 343. In: CSAPLOVICS, E., SEILER, U., WILD, J.: *Historický vývoj lesa v Českosaském Švýcarsku*. Dresden, s. 223 – 421.

KINZEL, W. (1915): *Über die Keimung einiger Baum und Gehölz samen*. Naturwissenschaftlichen Zeitschrift für Forst um Landwirtschaft, 13, s. 129 – 159.

KIRCHNER, O. et al. (1932): *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas ed 4*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 17 / 3.

KNÍŽEK, M., TRÝZNA, M., KLITSCH, M. (2007): *Bark beetles on white pine (Pinus strobus) in the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic)*. s. 240 – 243. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

KOPECKÁ, V., VASILOVÁ, D. [eds.], (2003a): *Seznam zvláště chráněných území ČR. (List of special protected areas in the Czech Republic)*. AOPK ČR, Praha, 535 s.

KRON, K. A., JUDD, W. S. (1990): *Phylogenetic relationships within the Rhodoreae (Ericaceae) with specific comments on the placement of Ledum*. *Systematic Botany*, 15, s. 57 – 68.

KUBÁT, K., HROUDA, L., CHRTEK, J., KAPLAN, Z., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. [eds.], (2002): *Klíč ke květeně České republiky. [Key to the Flora of the Czech Republic]*. Academia, Praha, 928 s.

KUNEŠ, P., POKORNÝ, P., JANKOVSKÁ, V. (2007): *Post-glacial vegetation development in sandstone areas of the Czech Republic*. s. 244 – 257. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

KURASHIGE, Y., ETOH, J. I., HANDA, T., TAKAYANAGI, K., YUKAWA, T. (2001): *Sectional relationships in the genus Rhododendron (Ericaceae): evidence from mat K and tm K intron sequences*. *Plant Syst. Evol.*, 228, s. 1 – 14.

LEVINS, R. (1966): *The strategy of model building in population ecology*. *American Scientist* 54, s. 421 – 431.

LOŽEK, V. (2007): *Environmental history of the Bohemian Cretaceous sandstone areas in the light of changes in molluscan fauna (Czech Republic)*. s. 258 – 264. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia Praha, 494 s.

MÁCOVÁ, M., TICHÝ, T. (2007): *Dendroclimatological comparison of the alien invasive Pinus strobus and native Pinus sylvestris growing on ecological and geographical gradients in the Czech Republic*. s. 224 – 229. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

MALAWSKA, M., BOJAKOWSKA, I., WILKOMIRSKI, B. (2002): *Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in peat and plants from selected peat – bogs in the north – east of Poland*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 165, 6, s. 686 – 691.

MARTÍNEZ-MEYER, E., PETERSON, A. T., HARGROVE, W. W. (2004): *Ecological niche as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity*. *Global Ecology and Biogeography*, 13, s. 305 – 314.

MCBRIDE, E., F. (1989): *Quartz cement in sandstones: A review*. *Earth Sci. Rev.*, 26, s. 69 – 112.

MIKULÁŠ, R. (2007): *Microforms of the Sandstone relief*. s. 66 – 75. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

MIKULÁŠ, R., ADAMOVIČ, J., HÄRTEL, H., BENDA, P., TRÝZNA, M., KUČEROVÁ, L. (2007): *Elbe Sandstones*. s. 326 – 328. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

PALMER, M. W., AREVALO, J. R., COBO, M. D., EARLS, P. G. (2003): *Species richness and soil reaction in a northeastern Oklahoma landscape*. *Folia Geobotanica*, 38, s. 381 – 389.

PATZELT, Z. (2007): *Groundwater chemistry of the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic)*. s. 93 – 96. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

PEARMAN, P. B., RANDIN, C. F., BROENNIMANN, O., VITTOZ, P., KNAAP, W. O., ENGLER, R., LAY, G. L., ZIMMERMANN, N. E., GUISAN, A. (2008): *Prediction of plant species distributions across six millennia*. Ecology letters, 11, s. 357 – 369.

PEARSON, R. G., DAWSON, T. P. (2003): *Predicting the impact of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelope models useful?* Global Ecology and Biogeography, 12, s. 361 – 371.

PEARSON, R. G. et al. (2006): *Model – based uncertainty in species range prediction*. Journal of Biogeography, 33, s. 1704 – 1711.

PEARSON, R. G., RAXWORTHY, C. J., NAKAMURA, M., TOWNSEND PETERSON, A. (2007): *Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar*. Journal of Biogeography, 34, s. 102 – 117.

PHILLIPS, S. J., ANDERSON, R. P., SCHAPIRE, R. E. (2006): *Maximum entropy modeling of species geographic distributions*. Ecological Modeling, 190, s. 231 – 259.

PHILLIPS, S. J., DUDÍK, M. (2008): *Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation*. Ecography, 31, s. 161 – 175.

PHILLIPS, S. J., DUDÍK, M., ELITH, J., GRAHAM, C. H., LEHMANN, A., LEATHWICK, J., FERRIER, S. (2009): *Sample selection bias and presence – only distribution models: implications for background and pseudo – absence data*. Ecological applications, 19, s. 181 – 197.

POKORNÝ, P., KUNEŠ, P. (2005): *Holocene acidification process recorded in three pollen profiles from Czech sandstone and river terrace environments*. Ferrantia, č. 44, s. 107 – 112.

QUANTE, M. (2010): *The Changing Climate: Past, Present, Future*. In *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. Springer – Verlag Berlin Heidelberg. s. 9 – 56.

READER, R. J. (1978): *Contribution of overwintering leaves to the growth of free broad – leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family*. Can. J. Bot., 56, s. 1248 – 1261.

RYCHNOVSKÁ, M., ÚLEHLOVÁ, B. (1975): *Autökologische studie der tschechoslowakischen Stipa – Arten*. Vegetace ČSSR, Praha, A8: 1 – 170.

RYKIEL, E. J. (1996): *Testing ecological models: the meaning of validation*. Ecological Modelling, 90, s. 229 – 244.

SÁDLO, J., HÄRTEL, H., MARKOVÁ, I. (2007): *Diversity of flora and vegetation of the sandstone areas in the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic/Germany/Poland)*. s. 161 – 176. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

SÁDLO, J., HERBEN, T. (2007): *Disturbance, denudation/accumulation dynamics and vegetation patterns in sandstone regions*. s. 205 – 212. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

SHANNON, C. E. (1948): *A mathematical theory of communication*. Bell. Syst. Tech. J., 27, s. 379 – 423, 623 – 656.

SCHIMPER, A. F. W. (1898): *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford, 839 s.

SKLENÁŘ, P., KARLÍK, P., KOUBEK, T., SCHARFFOVÁ, K., KŘIVÁNEK, M., SUCHARA, I. (2007): *Temperature inversion in the sandstone valley of the Křinice River (Bohemian Switzerland National Park): winter measurements (Czech Republic)*. s. 104 – 109. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

SOBERÓN, J., NAKAMURA, M. (2009): *Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 106, s. 19 644 – 19 650.

SOUKUP, F., PEŠKOVÁ, V., KUČEROVÁ, L. (2007): *Phytopathology of white pine (Pinus strobus), as invasive species in the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic)*. s. 238 – 239. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.

STOCKWELL, D. R. B., BEACH, J. H., STEWART, A., VORONTSOV, G., VIEGLAIS, D., PEREIRA, R. S. (2006): *The use of the GARP genetic algorithm and internet grid computing in the Lifemapper Word atlas of species biodiversity*. *Ecological Modelling*, 195, s. 139 – 145.

STOCKWELL, D. R. B., PETERS, D. (1999): *The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction*. *International Journal of Geographical Information Science*. 13, s. 143 – 158.

SVENNING, J. C., FLOJGAARD, C., MARSKE, K. A., NÓGUES – BRAVO, D., NORMAND, S. (2011): *Applications of species distribution modeling to paleobiology*. *Quaternary Science Reviews*, s. 1 – 18.

SVENNING, J. C., SKOV, F. (2004): *Limited filling of the potential range in European tree species*. *Ecology Letters*, 7, s. 565 – 573.

SÝKORA, T., HADAČ, E. (1984): *Příspěvek k fyto geografii Adršpašsko – Teplických skal (Contribution to the phytogeography of the Adršpašsko – teplické skály Cliffs)*. *Preslia*, Praha, 56, s. 359 – 376.

ŠENIKOV, A. P. (1953): *Ekologie rostlin*. Praha, 314 s.

TINNER, W., CONEDERA, M., GOBET, E., HUBSCHMID, P., WEHRLI, M., AMMANN, B. (2000): *A palaeoecological attempt to classify fire sensitivity of trees in the southern Alps*. *Holocene*, 10, s. 565 – 574.

VALEČKA, J., COUBAL, M., HENTSCHEL, W., KADLEC, J., OPLETAL, M., SHRBENÝ, O. (1996): *České Švýcarsko – Geologická a přírodovědná mapa 1 : 25 000*. Český geologický ústav, Praha.

- VAŘILOVÁ, Z. (2007): *Occurrence of Fe – mineralization in sandstones of the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic)*. s. 25 – 33. In: HÄRTEL, H., CÍLEK, V., HERBEN, T., JACKSON, A., WILLIAMS, R. [eds.]: *Sandstone Landscapes*. Academia, Praha, 494 s.
- VERBYLA, D. L., LITAITIS, J. A. (1989): *Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models*. *Environmental Management*, 13, s. 783 – 787.
- VESECKÝ, A. et al. (1958): *Atlas podnebí Československé republiky*. Ústřední správa geodézie a kartografie, Praha.
- THOMAS, C. D. et al. (2004): *Extinction risk from climate change*. *Nature*, 427, s. 145 – 148.
- THUILLER, W., ARAÚJO, M. B., LAVOREL, S. (2003): *Generalized models vs. classification tree analysis: predicting spatial distributions of plant species at different scales*. *Journal of Vegetation Science*, 14, s. 669 – 680.
- THUILLER, W. et al. (2005): *Niche – based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale*. *Global Change Biology*, 11, s. 2234 – 2250.
- TOLASZ, R. et al. (2007): *Atlas podnebí Česka*. ČHMÚ & Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 255 s.
- WARD, G., HASTIE, T., BARRY, S. C., ELITH, J., LEATHWICK, J. R. (2009): *Presence – only data and the EM algorithm*. *Biometrics*, 65, s. 554 – 563.
- WISSEL, C. (1992): *Aims and limits of ecological modeling exemplified by island theory*. *Ecological Modelling*, 63, s. 1 – 12.
- WOODWARD, F. I. (1987): *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, 174 s.

WOODWARD, F. I., CRAMER, W. (1996): *Plant functional types and climatic change: introduction*. Journal of Vegetation Science, 7, s. 306 – 308.

Atlas of vascular plants of Poland. *Ledum palustre* L., bagno zwyczajne:

<http://www.atlas-roslin.pl>

[cit. 6. 7. 2016]

Integrated Taxonomic Information System. *Rhododendron tomentosum* (Harmaja):

<http://www.itis.gov>

[cit. 6. 7. 2016]

Mapové aplikace České geologické služby – půdní mapa 1 : 50 000:

<http://mapy.geology.cz>

[cit. 7. 6. 2016]

Plants For A Future – Earth, Plants, People. *Ledum palustre* L.

<http://www.pfaf.org>

[cit. 6. 7. 2016]