

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Alice Moravcová

Pozůstatek lesa z přelomu glaciálu a holocénu:
dendroekologická a palaeobotanická rekonstrukce

Vedoucí práce: Ing. Pavel Šamonil Ph. D.

Konzultant: Doc. Petr Pokorný Ph. D.

Praha 2015



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

V Praze 12. 8. 2015

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli za jeho trpělivost a podporu, který si i přes své velké časové vytížení našel čas a poskytl cenné komentáře ke vznikající práci. Dále bych chtěla poděkovat za přínosné rady svému konzultantovi, který mě navedl ke zpracování tohoto velmi zajímavého tématu. Velké díky za poskytnutí materiálního zabezpečení této práce patří Výzkumnému ústavu Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, díky čemuž jsem mohla navštívit univerzitu v Göttingenu a diskutovat problematiku této práce s předním dendrochronologem Hansem Hubertem Leuschnerem. Hubertovi patří velké poděkování za spoustu času, který se mnou a mými vzorky strávil, za mnohé dendrochronologické triky, kterých mě naučil, a za podnětné nápady k diskuzi. Členům Modré kočky, zvláště Ivaně Vašíčkové a Petře Doleželové, bych ráda poděkovala za příjemné pracovní prostředí a za plodné diskuze během sběru a vyhodnocování dendrochronologických dat. Velké díky patří také Pavle Žáčkové za velkou pomoc při analýze rostlinných makrozbytků. Děkuji také Honzovi Novákovi za poskytnuté výsledky xylotomické analýzy. Dále bych chtěla poděkovat panu Hnízdilovi a jeho firmě za bezúplatné poskytnutí těžké techniky potřebné pro odběr vzorků na makrozbytkovou analýzu. Poděkování patří také všem, kteří se zúčastnili práce v terénu. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat svým rodičům a blízkým za velkou podporu, kterou mi během mého studia poskytovali.

Abstrakt

Pozůstatek lesa, který je tvořen subfossilními stromy borovice lesní, pohřbený ve vrstvách rašelinných sedimentů na severním okraji CHKO Křivoklátska ve středních Čechách představuje pro území České republiky zcela unikátní nález. Přináší nové možnosti pro rekonstrukci palaeoenvironmentálních a s ním spojených klimatických změn v průběhu pozdního glaciálu a časného holocénu.

K datování subfossilních stromů bylo využito metody dendrochronologie a radiokarbonového datování. Na základě výsledků radiokarbonového datování lze určit existenci lesního porostu do období přibližně 12000 – 10300 cal yr BP. Výsledky dendrochronologického datování poskytly dvě kontinuální časově neukotvené chronologie. Chronologie RD4, která je dlouhá 200 let, pochází z mladšího dryasu. Chronologie RD6, dlouhá 300 let, pochází z období preboreálu.

Letokruhová analýza přinesla poznatky o růstové dynamice lesního porostu. Hydrologický režim byl identifikován jako hlavní disturbanční faktor, který ovlivňoval růst stromů. Dokládají to synchronní fáze poklesů v růstu u synchronizovaných letokruhových sérií. Vysoká hladina spodní vody byla i hlavním příčinou jejich zániku, což nasvědčují výsledky makrozbytkové analýzy. Působení hydrologického režimu bylo do značné míry ovlivňováno mikrostanovištními rozdíly v topografii, což je příčinou nízké úspěšnosti křížového datování. Dalšími významnými disturbančními faktory byly požáry. Celkem bylo zaznamenáno 29 požárových jizev na kmenech 23 stromů.

Makrozbytková analýza profilu umožnila zrekonstruovat environmentální změny probíhající na rašeliništi ve větším detailu. V mladším dryasu byl povrch rašeliniště značně heterogenní. Rostly zde mokřadní druhy společně s prvními generacemi stromů. V preboreálu měl lesní porost dominantní postavení a mokřadní vegetace ustoupila, což může souviset se zlepšením klimatických podmínek. V přechodové fázi mezi boreálem a atlantikem došlo k převratné změně ve složení vegetačního krytu. Lesní porost byl nahrazen mokřadním společenstvem a stromy v důsledku zvýšení hladiny spodní vody odumřely. Zvýšená hladina vody patrně souvisela se zvlhčením klimatu na začátku období atlantiku.

Klíčová slova: dendrochronologie, palaeobotanika, střední Čechy, borovice lesní, disturbance, oheň

Abstract

The remains from a sub-fossil pine forest buried in layers of peat deposits at the northern edge of the CHKO Křivoklátsko in the Central Bohemia is completely unique findings for the area of the Czech Republic. It offers new opportunities for palaeoenvironmental reconstruction and related climate changes during the Late Glacial and early Holocene epoch.

The methods of dendrochronology and radiocarbon dating were used to date subfossil trees. The results of radiocarbon dating determined the existence of the forest in the period approximately 12,000 to 10,300 cal yr BP. The dendrochronological analyses revealed two continuous floating chronologies. The chronology RD4, which is long 200 years, originates from the Younger Dryas. The chronology RD6, 300 years long, originates from the Preboreal.

The growth dynamics of the forest were reconstructed on the basis of the tree-ring analysis. Hydrological regime has been identified as a major disturbancy factor that influenced the growth of trees. This has been evident from synchronous phase depressions in the growth of synchronized tree-ring series. The high water table was the main cause of their extinction. This was in concordance with the results of macrofossils analyses. The effect of hydrological regime was largely influenced by microsite differences in topography, causing a low success of the crossdating. The fire represented another important disturbance factor that influenced growth dynamics of trees. In total 29 fire scars were recorded on the surface of 23 trees.

Macrofossils analysis of profile allowed to reconstruct environmental changes in the peat bog in greater detail . During the Younger Dryas, the surface of the wetland was heterogeneous. There were growing wetland species along with the first generations of trees. The forest was dominant in the Preboreal and wetland vegetation retreated, that may be associated with warmer climatic conditions. The major change in vegetation composition occurred during the transition phase between Boreal and Atlantic. Forest vegetation was replaced by wetland communities and trees died due to increased water table. The probable cause is higher humidity of climate at the beginning of the Atlantic.

Key words: dendrochronology, palaeobotany, central Bohemia, Scots pine, disturbance, fire

Obsah

Abstrakt.....	3
1. Úvod.....	6
2. Popis studované lokality.....	8
2.1 Geomorfologie a geologie.....	9
2.2 Klima	9
2.3 Vegetace.....	9
2.4 Historie paleobotanických výzkumů v okolí studované lokality.....	11
3. Metodika.....	14
3.1 Dendrochronologická část.....	14
3.1.1 Sběr dat v terénu.....	14
3.1.2 Laboratorní analýzy.....	14
3.1.3 Radiokarbonové datování.....	15
3.1.4 Zpracování dat.....	16
3.1.4.1 Tvorba stanovištní chronologie.....	16
3.1.4.2 Charakteristiky letokruhových sérií a chronologií	17
3.2 Palaeobotanická část.....	17
3.2.1 Sběr dat v terénu.....	17
3.2.2 Vzorkování profilu.....	18
3.2.3 Makrozbytková analýza.....	18
3.2.4 Ztráta žíháním	19
3.2.5 Radiokarbonové datování.....	19
3.2.6 Zpracování a vizualizace dat.....	19
4. Výsledky.....	20
4.1 Dendrochronologická analýza.....	20
4.1.1 Zachovalost vzorků	20
4.1.2 Radiokarbonové a křížové datování	20
4.1.2 Stanovištní chronologie RD4	28
4.1.3 Stanovištní chronologie RD6.....	30
4.1.4 Požárové události.....	33
4.2 Analýza rostlinných makrozbytků.....	35
4.2.1 Stratigrafický popis profilu Rynholec 2.....	35
4.2.2 Výsledná radiokarbonová data a jejich kalibrace.....	35
4.2.3 Makrozbytková analýza profilu Rynholec 2.....	37
5. Diskuze.....	40
5.1 Datování nálezu subfosilních stromů.....	40
5.2 Dynamika lesního porostu	42
5.3 Postglaciální vývoj vegetace	49
6. Závěr.....	55
Seznam citované literatury.....	57
Přílohy.....	67

1. Úvod

Pro studium environmentálních změn prostředí v minulosti jsou vhodné takové typy sedimentů, kde díky anoxickým podmínkám, dochází k akumulaci organického materiálu. V těchto sedimentech se uchovávají tělní části rostlin i živočichů. Na základě znalosti jejich současných ekologických nároků lze zpětně rekonstruovat přírodní podmínky prostředí v minulosti, které dané společenstvo strukturovaly (Birks & Ammann 2000, Dudová et al. 2013). Jedním z takových přírodních archivů jsou rašeliniště.

Nejhojnějšími nálezy v rašelinných sedimentech jsou díky své extrémní odolnosti pylová zrna (Faegri & Iversen 1989). Identifikace pylových zrn je však značně limitována. Mnohá pylová zrna lze determinovat pouze na úroveň čeledě. Ekologicky významné druhy tak nemusejí být vůbec zaznamenány. Oproti tomu rostlinné makrozbytky (semena, jehlice, větší uhlíkové partikule) poskytují mnohem přesnější taxonomické rozlišení. Ve srovnání s pylovými zrny se hůře šíří a mají tendenci uchovávat se v blízkosti svého zdroje, tedy mateřské rostliny. Díky tomu odrážejí charakter lokální vegetace a s ním i paleoklimatické podmínky, které danou vegetaci utvářely (Birks & Birks 2000). Značná nevýhoda obou výše zmíněných tzv. proxy dat tkví v poněkud hrubém časovém rozlišení, které je dáno nepřesností radiokarbonového datování. V důsledku toho lze rekonstruovat paleoenvironmentální podmínky a průběh jejich změn s časovým rozlišením v řádech stovek, v ideálním případě desítek let. Bezesporu časově nejpřesnější svědectví o variabilitě přírodních podmínek v minulosti podávají stromy prostřednictvím šířek svých letokruhů, které vytvářejí v průběhu každého roku. Jakýkoliv faktor prostředí, který ať už přímo či nepřímo nějakým způsobem limitoval růst stromu, je v letokruhu zaznamenán (Speer 2010). Velmi citlivými indikátory změn environmentálních podmínek jsou obzvláště stromy, které žijí na hranici svého ekologického rozšíření. Taková extrémní prostředí představují i rašeliniště.

Nálezy subfossilních stromů pohřbených v rašeliništích jsou hojné především v oceánicky laděných státech Evropy, kde jsou příznivé klimatické podmínky pro jejich vývoj. Bohaté nálezy stromů pocházejí z Irska (Pilcher 1995), Velké Británie (Moir et al. 2010), Nizozemska (Sass-Klaassen & Hanraets 2006), Německa

(Leuschner et al. 2007, Eckstein et al. 2011), z Litvy (Pukiéne 2003, Vitas 2009) a Švédska (Gunnarson 2003, Edvardsson et al. 2012a). Podle těchto výzkumů byl hlavním faktorem, který ovlivňoval růst a populační dynamiku zkoumaných lesních porostů, hydrologický režim řízený variabilitou klimatu. Subfosilní stromy pohřbené v rašeliništích jsou tak cennými proxy daty, které lze využít pro rekonstrukci environmentálních změn potažmo klimatických proměnných v minulosti, jejichž značný potenciál spočívá v jejich jemném časovém rozlišení na úrovni jednotlivých let.

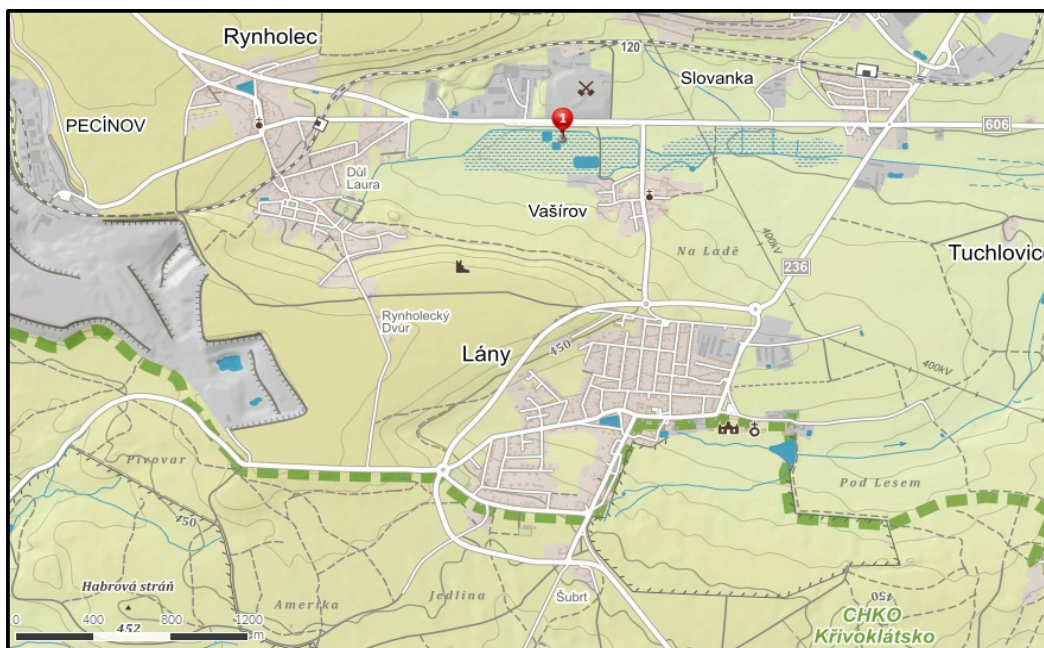
Doposud nebyly publikovány žádné práce, které by dokládaly výskyt těchto významných přírodních archivů i na území České republiky. Nová možnost pro jejich studium vyvstala teprve před několika lety. Ve středních Čechách mezi obcemi Rynholec a Vašírov byl po odtěžení přibližně 4 metrů rašelinného sedimentu odkryt les tvořený téměř 300 jedinci subfosilních stromů. Výzkum tohoto lesního porostu prostřednictvím dendrochronologických technik je hlavním předmětem práce. Za tímto účelem bylo na lokalitě odebráno bezmála 120 stromů a současně také 1 m hluboký profil pro analýzu rostlinných makrozbytků, která umožnila zpřesnit průběh lokálního vývoje rašeliniště potažmo lesního porostu.

Cílem předkládané diplomové práce je zodpovězení následujících otázek:

- Jaké časové období představují nálezy subfosilních stromů? Jsou k dispozici dostatečně dlouhé chronologie, které by umožnily určit jejich přesný kalendářní věk ?
- Jaké je druhové složení lesního porostu? Lze detekovat disturbanční faktory, které řídily jeho růstovou dynamiku? Jaká je pravděpodobná příčina jeho zániku?
- Jak probíhal postglaciální vývoj vegetace na rašeliništi? Je možné na základě výskytu specifických druhů rekonstruovat ekologické poměry na rašeliništi?

2. Popis studované lokality

Rašeliniště mezi obcemi Rynholec a Vašírov se nachází ve středních Čechách v kladenském okrese na severním okraji CHKO Křivoklátska vzdáleném zhruba 35 km severozápadním směrem od Prahy v nadmořské výšce 467 m.n.m. v údolí Tuchlovického potoka (Obr. 1).



Obr. 1: Poloha zkoumaného rašeliniště (<http://www.mapy.cz>).

Rašelinné ložisko se táhne podél Tuchlovického potoka v délce 6 km až po jeho ústí do Loděnického potoka. Vznikalo pod vlivem pramenů se zvýšenou mineralizací vod (Ložek 2011).

Výzkum je soustředěn do části ložiska, kde probíhala od počátku 80. let těžba rašeliny pro zahrádkářské a lázeňské účely, která zhruba před 18ti lety ustala. Dodnes zde z nedotěžených rašelinných vrstev vystupují na povrch pařezy a padlé kmeny stromů, zakonzervované díky extrémně kyselému prostředí s vysokým obsahem síry. Plocha těžené části rašeliniště je přibližně obdélníkového tvaru o délce 540 m a šířce 170 metrů.

2.1 Geomorfologie a geologie

Studovaná lokalita se rozprostírá na hranici dvou geomorfologických celků - Klíčavská a Řevničovská pahorkatina. Klíčavská pahorkatina je tvořena z proterozoických břidlic a drob s vložkami spilitů a žil křemenného porfyru. Řevničovská je složena převážně z cenomanských pískovců a spodnoturonských opuk, v jejichž podloží vystupují permokarbonské slepence a jílovce (Demek 1987). Podloží pískovců a nepropustných jílů, které zasahují v mělkých depresích a při potocích blíže k povrchu umožnilo ojediněle vznik mnoha bažinných a slatinných sedimentů a mokřadních biotopů.

2.2 Klima

Lokalita klimatologicky spadá do území MT11 (Quitt 1971), tedy do mírně teplé a mírně suché oblasti středních Čech. Konček (1968) ho řadí do mírně teplé a suché oblasti okrsku B2. Podle naměřených teplot na nejbližší meteorologické stanice v Lánech je průměrná roční teplota vzduchu 6,9°C. Srážky jsou ovlivněny srážkovým stínem Krušných hor. Jejich průměrný roční úhrn zaznamenaný na nedaleké stanici Ruda je 545 mm. Během vegetačního období vykazuje region výrazný srážkový deficit (Vesecký et al. 1961).

2.3 Vegetace

Fytogeograficky náleží zájmové území do mezofytika, které zahrnuje vegetaci temperátního pásma ve středoevropských podmínkách kontinentality. Zřejmě významnější vliv než makroklimatické podmínky má na charakter lokální vegetace vzdušné proudění z Rakovnické pahorkatiny a Džbánu.

Podle celorepublikové studie Neuhäuslové (1998) lze obecně říci, že studovaná lokalita náleží do oblasti s potencionální přirozenou vegetací černýšových dubohabřin - *Melampyro nemorosi-Carpinetum*. V tomto teoretickém konstruktu dominují dub zimní (*Quercus petraea*) a habr (*Carpinus betulus*), s vedlejším zastoupením lípy (*Tilia cordata*), dubu letního (*Quercus robur*) a stanovištně náročnějších listnatých stromů – jasan (*Fraxinus excelsior*), klen (*Acer pseudoplatanus*), mléč (*Acer platanoides*), třešeň

(*Cerasus avium*). Ve vyšších nebo inverzních polohách se též objevuje buk (*Fagus sylvatica*) a jedle (*Abies alba*). Bylinné patro tvoří mezofilní druhy, především byliny - *Melampyrum nemorosum*, *Hepatica nobilis*, *Galium sylvaticum*, *Campanula persicifolia* aj.), méně často trávy - *Festuca heterophylla*, *Poa nemoralis*.



Obr. 2: Pohled na odtěžené rašeliniště

Druhové složení vegetace vyskytující se přímo na odtěženém rašeliništi je vcelku chudé (Obr.2). Ačkoliv těžba rašeliny ustala před bezmála dvaceti lety, což představuje dostatečně dlouhé období pro rozvoj sukcese (Konvalinková 2010), většina odtěžené plochy je stále neobsazena rostlinami. Podle Salonena (1987) mají půdní vlastnosti majoritní vliv na klíčení semen a následné uchycení semenáčků. Nízký objem rostlinné biomasy i nízká druhová diverzita na odtěženém ložisku jsou pravděpodobně způsobeny extrémně kyselým substrátem. Mimo ostrůvkovité výskyty jednotlivých rostlin je kompaktní rostlinné společenstvo pouze v těsné blízkosti odvodňovacího příkopu napojeného na koryto potoka. Voda v příkopu protéká napříč rašeliništěm a extrémně kyselý substrát na okrajích toku „zředuje“. V tomto společenstvu rostou mokřadní druhy rostlin z třídy *Phragmito-Magnocaricetea* (Obr. 3), jako jsou orobince a rákosy. Přítomnost rákosu obecného (*Phragmites australis*) a orobince široolistého, (*Typha latifolia*) indikuje eutrofizaci rašeliniště způsobenou splachy z nedalekých polí. V hustém porostu rákosin se vyskytuje v menší míře také ostřice latnatá (*Carex paniculata*) vyžadující podmáčená a úživná stanoviště. Na okraji rákosového porostu

směrem do centra rašeliniště, roste chřastice (*Phalaris arundinacea*) a několik druhů sítin (*Juncus effusus*, *J. inflexus*, *J. bufonius* a *J. articulatus*). Neodtěžená část ložiska, kde je hladina vody hlouběji zaklesnutá, je zarostlá březoborovým lesem s dominancí břízy bělokoré (*Betula pendula*) a borovice (*Pinus sylvestris*, *P. rotundata*) a vedlejším zastoupením olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a několika druhů vrb (*Salix* sp.). Uměle zde byl rovněž vysazen smrk ztepilý (*Picea abies*).



Obr. 3: Vegetace rostoucí na odtěženém rašeliništi: *Juncus effusus* (vlevo), *Typha latifolia* (vpravo)

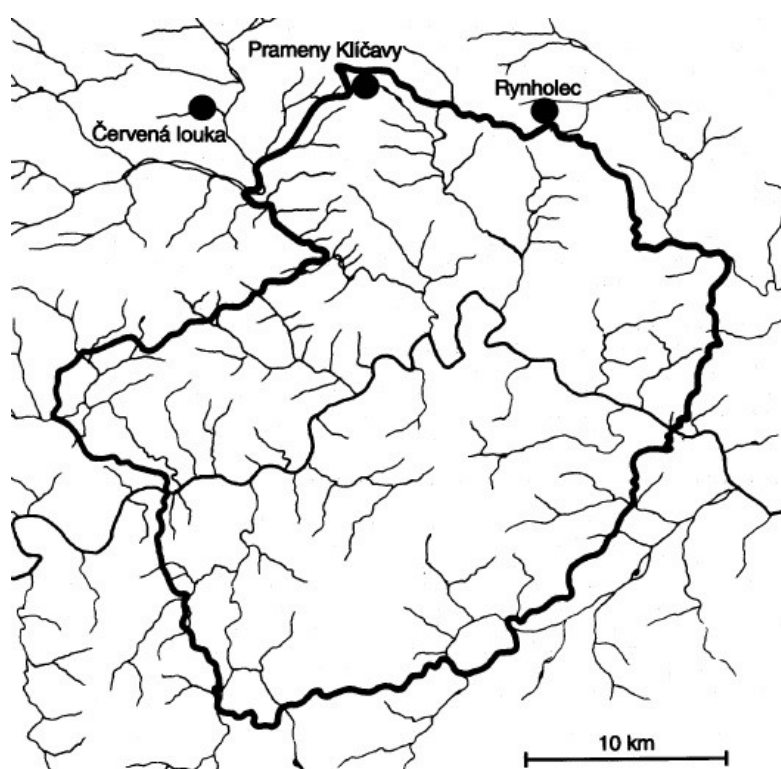
2.4 Historie paleobotanických výzkumů v okolí studované lokality

V okolí Křivoklátska nacházíme jen velmi málo lokalit vhodných pro paleobotanické studie. Zdejší klimatické, edafické i orografické podmínky nejsou příznivé pro vznik a vývoj rašelinišť (Sitenský 1891 in Břízová 1999). Mokřadní sedimenty vhodné pro paleobotanické analýzy jsou soustředěny do severního a severozápadního okraje CHKO Křivoklátska (Obr. 4).

V blízkosti zkoumaného rašeliniště u Rynholce započali paleoekologické výzkumy již v první polovině 20. století. Rudolph (1929) a Puchmajerová (1948 in Rybníčková & Rybníček 1999) palynologicky zpracovali lokality Červená louka u Olešné a Sušilka u Třtice. Použitá metodika je z dnešního pohledu zastaralá. Například Puchmajerová (1948) během pylové analýzy určovala jen pylová zrna dřevin a to maximálně 100 pylových zrn na vzorek, což je z hlediska dnešního výzkumu, který více akcentuje statistické zpracování dat, nedostatečné.

Další práce vznikly v souvislosti s výzkumem vegetačního krytu BR a CHKO

Křivoklátsko (Kolbek 1999). Rybníček a Rybníčková (1999) zpracovali 2 profily – rašeliniště na pramenech říčky Klíčavy a rašeliniště Červená louka u Olešné. Oba zpracované profily vykazují sedimentační anomálie v podobě stratigrafických hiátů, způsobených zřejmě přirozeně vzniklými, po osídlení i uměle založenými požáry a klimaticky podmíněným vysycháním rašelinišť. Z toho důvodu je zachycený vývoj vegetace nesouvislý. Středoholocénní a mladoholocénní sedimenty zcela chybí. Nejstarší sedimenty byly biostratigraficky, tedy ne zcela nezávisle, datovány do období pozdního glaciálu a nejmladší spadají do mladšího subatlantiku.



Obr. 4: Hranice CHKO a BR Křivoklátsko s vyznačenými lokalitami paleobotanického výzkumu (převzato z Kolbek 1999)

Další výzkumy byly prováděny přímo na rašelinném ložisku u Rynholce (Břízová 1999, Pokorný 2003, 2011). Profil, který zkoumala Břízová (1999), byl odebrán přímo z části ložiska, kde probíhala těžba. Zachycuje časové období pozdního glaciálu a časného holocénu. Záznam mladších období holocénu se nedochoval, neboť byla svrchní část profilu skryta během těžby rašeliny. Pozoruhodné je, že autorka klade výskyt klimaticky náročnějších dřevin jako je *Ulmus* sp. a *Corylus* sp. do pozdního

glaciálu (mladšího dryasu) a další náročné dřeviny *Quercus* sp., *Tilia* sp., *Sorbus* sp., *Cornus mas* do samého počátku holocénu - preboreálu. Tyto dřeviny se ovšem začínají u nás běžně šířit až později v období boreálu (např. Ložek 2007). Interpretace Břízové (1999) revidoval Pokorný (2003). Získal 5 metrů mocný profil lokalizovaný mimo těžené ložisko cca 200 metrů od profilu zpracovaného Břízovou. Unikátnost tohoto záznamu tkví v tom, že zachycuje kontinuální vývoj vegetace od pozdního glaciálu téměř až po současnost, aniž by byl narušen stratigrafickými hiáty zapříčiněnými například požáry nebo těžbou rašeliny. Navíc je jako jediný z výše zmíněných profilů radiokarbonově datovaný, což umožňuje jeho v celku spolehlivé chronostratigrafické členění. Porovnáním obou palynologických diagramů došel Pokorný (2003) k závěru, že relativní datování pylového spektra Břízovou (1999), založené jen na základě biostratigrafického členění (Firbas 1949 in Břízová 1999), je sporné. Celá původní chronologie je pravděpodobně posunuta dále do minulosti a období interpretované autorkou jako pozdní glaciál by mělo náležet časnému holocénu. Spojité křivky pylových zrn klimaticky náročnějších druhů jako je *Corylus* sp. *Ulmus* sp. v pozdním glaciálu by byly velkou anomálií a mohly by být přímým důkazem o lokálních refugiích. V závěru své práce charakterizuje Pokorný (2003) holocénní vývoj vegetačního krytu v okolí studované lokality jako konzervativní s tendencemi uchovávat relikty z předchozích vývojových období a to až do nástupu vrcholného středověku. Možné příčiny tohoto trendu vysvětluje absencí lidského vlivu a lesními požáry.

3. Metodika

3.1 Dendrochronologická část

3.1.1 Sběr dat v terénu

V letech 2011 a 2014 bylo na lokalitě Rynholec odebráno celkem 116 subfossilních stromů ve formě kruhových výřezů z ležících kmenů, vývratů a pařezů (přirozeně degradované báze kmenů *in situ*). Z více než 300 dříve detekovaných bází stromů (Hulík 2008), byly vybrány takové vzorky, které nebyly v pokročilém stádiu rozkladu, a byly potencionálně vhodné pro dendrochronologickou analýzu. Před vlastním odběrem bylo každému jedinci přiřazeno číslo podle geodetického plánu (Hulík 2008). Nově nalezení jedinci, kteří chyběli v práci Hulíka (2008) byly prostorově zaměřeni pomocí FieldMapu (<http://www.fieldmap.cz>). Následně byla motorovou pilou zarovnána přirozeně degradovaná báze pařezů. Ležící stromy a vývraty byly v rašelině odkryty rýčem a přeříznuty v radiálním směru motorovou pilou asi 0,5 metrů nad bází kmene. Čistý řez byl následně vysušen horkovzdušnou pistolí a poté zalit syntetickou pryskyřicí. Po zaschnutí pryskyřice byl níže k bázi kmene veden další radiální řez, který oddělil vzorek. Očíslované vzorky byly zabaleny do folie, přepraveny na Oddělení ekologie lesa VÚKOZ (Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví) do Brna, kde byly dále sušeny a fixovány pryskyřicí.

3.1.2 Laboratorní analýzy

Vzorky fixované pryskyřicí byly skladovány v chladu a suchu. Těsně před letokruhovou analýzou byla epoxidová pryskyřice z jedné strany odstraněna a vzorky byly vybroušeny na ruční brusce s konečnou zrnitostí brusného papíru 400. Následně byl povrch vzorků v závislosti na tvrdosti materiálu seříznut buď skalpelem (vzorky se zbytky epoxidové pryskyřicí) nebo žiletkou (nahnílé části vzorku). Na vyhlazený seříznutý povrch vzorku byl aplikován křídový prášek, který proniká do buněk dřeva a znatelně tak zviditelňuje hranice letokruhů.

Okraje mnohých vzorků byly nahnílé a obsahovaly množství prasklin. Nahnílé okraje jsou velmi měkké a křehké a obtížně se seřezávají žiletkou. Hniloba značně

stěžovala provedení příčného řezu v jedné rovině bez poškození stěn buněk ve dřevě. Z toho důvodu byly vzorky nejdříve saturovány vodou a zmrazeny v mrazícím boxu. Tímto postupem se značně zvýšila tvrdost nahnílého materiálu a usnadnila se tak práce se seřezáváním jejich povrchu. Přítomné praskliny byly zafixovány svorkami (Obr. 5).

Letokruhové série jednotlivých stromů byly měřeny v dendrochronologické laboratoři Odboru ekologie lesa VÚKOZ na speciálním měřicím stole se šroubovým mechanismem a impulsometrem s přesností na 0,01 mm, který

zaznamenává velikost posunu desky stolu, a tím i šířku letokruhu. Tloušťka jednotlivých letokruhů byla zaznamenána do programu PAST 4 (SCIEM 2007), který je s tímto měřicím stolem propojen. Část měření byla provedena také na oddělení Palynologie und Klimadynamik Albrecht von Haller Institut für Pflanzenwissenschaften von Haller, na univerzitě v Göttingenu.

Měření bylo provedeno ve směru od středu kmene k jeho okraji. Byla vždy měřena nejkratší vzdálenost mezi letokruhy. Všechny vzorky byly měřeny alespoň ve dvou směrech, aby se odhalily vklíněné letokruhy a eliminovaly případné chyby vzniklé při měření. U vzorků, kde se vyskytovalo hodně prasklin a nebylo jisté, že některý letokruh nechybí, byly měřeny další přídatné směry, které prasklinami zasaženy nebyly. Ty byly následně použity pro kontrolu problematických míst. Během měření byly zaznamenávány anomálie v anatomii dřeva, například letokruhy s požárovými jizvami.

3.1.3 Radiokarbonové datování

Na Ústav jaderné fyziky Akademie věd České republiky byly v roce 2015 poslány vzorky na datování metodou AMS (Accelerator Mass Spectrometry). Hlavním



Obr. 5: Nahnílý okraj vzorku, před úpravou (nahore), po úpravě (dole).

kritériem pro jejich výběr byla zejména prokázaná synchronicita letokruhových sérií s dalšími vzorky a to z důvodu, aby bylo možné alespoň rámcově v čase ukotvit sestavené letokruhové skupiny. Preferenčně byly vybrány vzorky, které nevykazovaly abnormální růst jako je např. excentricita kmene a dále ty, které neobsahovaly interpretačně obtížné, extrémně úzké série letokruhů. Celkem bylo odebráno 30 vzorků z 15ti kmenů (z každého kmene po dvou vzorcích). Pokud to šířka letokruhů dovozovala, byl vzorek tvořen jediným letokruhem, pokud byly přírůsty příliš malé, byly odebrány 2, maximálně 3 letokruhy pro datování. Byl poznamenán rok vzniku každého odebraného letokruhu.

Výsledná radiokarbonová data určují atmosférický poměr $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$. Množství ^{14}C v atmosféře ovšem není v průběhu let konstantní. Z toho důvodu je pro výpočet kalendářního roku nezbytná jejich kalibrace. Pro kalibraci byla použita kalibrační křivka IntCal13 (Reimer 2013). U vzorků se známým časovým rozptylem bylo využito metody wiggle matching ke zpřesnění nejistoty datování (Galimberti et al. 2004).

3.1.4 Zpracování dat

3.1.4.1 Tvorba stanovištní chronologie

K vyhodnocení podobnosti mezi letokruhovými sériemi byly využity dva statistické testy - koeficient souběžnosti „*Gleichlaeufigkeit*“ (GLK), který vyjadřuje v kolika procentech případů dochází ke stejnému přírůstkovému trendu dvou sérií (Eckstein & Bauch 1969 in Speer 2010) a Studentův t-test (Baillie & Pilcher 1973). Tento statistický postup společně s vizuálním zhodnocením podobnosti dvou letokruhových sérií se běžně v dendrochronologické praxi využívá a označuje se jako metoda křížového datování.

V prvním kroku byly porovnány letokruhové série pocházející z jednoho stromu. Pokud mezi nimi byl na určitých místech patrný nesoulad (např. v některé sérii letokruh chyběl) byl vzorek překontrolován a nalezená chyba následně opravena. V některých případech však nebylo možné synchronizovat směry z jednoho samého jedince vůbec. O této problematice je zmínka dále v kapitole Výsledky (4.1.2) a Diskuze (5.2).

V dalším kroku byly prostřednictvím křížového datování hodnoceny podobnosti

letokruhových sérií mezi různými stromy. Pokud mezi nimi existovala dostatečná shoda, hodnota t-testu dosahovala alespoň 3,5 (např. Moir et al. 2010) a křivky byly vizuálně srovnatelné, byly aritmeticky zprůměrovány. Průměry synchronizovaných sérií daly vzniknout chronologiím.

3.1.4.2 Charakteristiky letokruhových sérií a chronologií

V programu ARSTAN (Cook 1985) byly pro každou letokruhovou sérii a chronologii spočítány průměrné šířky letokruhu, autokorelace 1. řádu a průměrná senzitivita. Autokorelace 1. řádu vyjadřuje, jak moc je ovlivněna tvorba letokruhu určitého roku růstovými podmínkami roku předešlého (Fritts 1976). Průměrná senzitivita měří meziroční variability letokruhové série. Pokud by měly všechny letokruhy stejnou šířku, byla by senzitivita nulová (Speer 2010).

Za účelem testování spolehlivosti vytvořených chronologií byly vypočteny hodnoty průběžné mezisériové korelace letokruhových sérií (rbar) a vyjádřeného populačního signálu (EPS, „expressed population signal“), který udává jak moc se vytvořená chronologie podobá hypotetické ideální chronologii reprezentující dané stanoviště (Cook & Kairiukstis 1990). Pro výpočet rbar a EPS byly využity intervaly o délce 30ti let s překryvem 15ti let. V programu COFECHA (Holmes 1983) byl také spočítán Pearsenův korelační koeficient.

3.2 Palaeobotanická část

3.2.1 Sběr dat v terénu

Profil Rynholec 2 byl odebrán v březnu 2013 na místě (N 50°8'15.716'', E 13°56'33.793'') vzdáleném přibližně 50 metrů od nálezů nejbližších subfossilních stromů (Obr. 6), kde byla pomocí bagru vykopána jáma hluboká ca 2,5 m. Místo výkopu bylo vybráno při předchozí návštěvě, během níž byla provedena sondáž, která potvrdila nenarušený vývoj profilu a současně přítomnost vrstvy obsahující relikty studovaného lesa. Z čela profilu byl odebrán neporušený profil sedimentů do dvou plechových krabic o rozměrech 50x10x10 cm.



Obr. 6: Mapa zkoumaného rašeliniště (žlutá hvězda značí místo odběru rašelinného sedimentu, červené šipky místa nálezů stromů in situ, modrá šipka lokalizace profilu zpracovaného Pokorným (<https://google.cz/maps>).

3.2.2 Vzorkování profilu

Odebraný profil byl v laboratoři pečlivě očištěn a následně z něj byly do upravených injekčních stříkaček odebrány vzorky po 1,5 cm na pylovou analýzu. Zbytek profilu byl rozřezán po 5 cm na analýzu rostlinných makrozbytků a ztrátu žiháním. Během vzorkování profilu byly také odebrány makrozbytky na radiokarbonové datování.

3.2.3 Makrozbytková analýza

Vzorky byly skladovány v chladničce při teplotě 4°C, aby se zabránilo množení bakterií a plísní. Objem vzorků na makrozbytkovou analýzu byl měřen metodou vytěsněním vody v odměrném válci. Pro každý vzorek bylo odebráno 50 ml sedimentu. Následně byly vzorky proplaveny pod tekoucí vodou přes síto o velikosti 200 µm.

Z proplavených vzorků byly pod binolupou se zvětšením 12x determinovány jak vegetativní a generativní části rostlin, které převažovaly, tak i uhlíky, zbytky těl hmyzu a sklerocia mykorhizních hub. Pro určení rostlinných makrozbytků byla použita srovnávací literatura (Berggren 1969, Velichkevich & Zastawniak 2006, Cappars et al. 2006). Nomenklatura rostlinných druhů v této práci byla sjednocena podle Kubáta et al. (2002).

3.2.4 Ztráta žiháním

Ztráta žiháním (LOI – loss on ignition) je metoda, která umožňuje odhadnout množství organické hmoty v sedimentu (Heiri et al. 2001).

Nejdříve byly vzorky sedimentu vysušeny v sušárně po dobu 24 hodin při teplotě 105°C (DW₁₀₅). Keramické kelímky byly žihány do konstantní hmotnosti po dobu 30 minut při teplotě 300°C a po vychladnutí v exsikátoru byly zváženy. Do vyžiháných kelímků byly přidány vysušené vzorky sedimentu, které byly následně žihány po dobu 4 hodin při teplotě 550°C. Po vychladnutí vzorků v exsikátoru se opět zvážily (DW₅₅₀). Jednoduchým výpočtem bylo následně stanoveno procentuální množství organické hmoty: $LOI_{550} = ((DW_{105} - DW_{550}) / DW_{105}) * 100$

3.2.5 Radiokarbonové datování

Pro radiokarbonové datování AMS metodou byly odebrány vzorky sedimentu o šířce 1 cm rovnoměrně rozmístěné podél celé délce profilu, které byly následně proplaveny stejným způsobem jako vzorky pro makrozbytkovou analýzu. Z proplavených vzorků byly vypreparovány rostlinné makrozbytky. Celkem 4 vzorky rostlinných částí o hmotnosti přibližně 1 g byly odeslány na datování do Radiokarbonové laboratoři v Poznani (Poznan Radiocarbon Laboratory, Poland).

Kalibrace byla provedena v programu R s využitím skriptu *Clam 2.2* (Blaauw 2010). Pro kalibraci byla použita kalibrační křivka IntCal13 (Reimer et al 2013). V programu *Clam 2.2* (Blaauw 2010) byl vytvořen *depth-age* model, který umožňuje prostřednictvím zvolené funkce odhadnout kalendářní věk pro jednotlivé vrstvy sedimentu a odhadnout rychlost sedimentace zkoumaného záznamu. Průběh funkce byl zvolen jako lineární interpolace.

3.2.6 Zpracování a vizualizace dat

Nálezy makrozbytků byly modelovány pomocí klastrové analýzy v programu Psimpoll a Polpal. Výsledky klastrových analýz byly značně rozdílné a nepřinesly uspokojivé závěry. Z toho důvodu byly signifikantní zóny vylišeny na základě výskytu počtu makrozbytků, který se zdál být lepším indikátorem environmentálních změn.

Výsledky byly vizualizovány v programu TILIA 1.7.16 (Grimm 2011).

4. Výsledky

4.1 Dendrochronologická analýza

4.1.1 Zachovalost vzorků

Kvalita studovaného materiálu nebyla zdaleka optimální pro dendrochronologickou analýzu. Nízký stupeň zachování mohl být zapříčiněn špatnými tafonomickými podmínkami v průběhu ukládání vzorků v rašeliništi. Další možností, která přichází v úvahu, jsou oxidační procesy, které na stromy začaly negativně působit po jejich odkrytí během těžby rašeliny.

Ve snaze získat co nejvíce informací z letokruhových sérií bylo navzdory špatnému zachování materiálu změřeno všech 116 odebraných jedinců. Pouze 68 z nich mělo zachovaný střed. U zbylých 48 jedinců se střed nezachoval nebo byl natolik rozlámáný a ztrouchnivělý, že nebylo možné pokračovat v kontinuálním měření ve směru od středu k borce kmene, aniž by nehrozila ztráta několika letokruhů. V takových případech byla středová část měřena zvlášť a nebyla využita pro křížové datování. Co se týče uchování informace o zániku stromu je situace bohužel ještě o něco nepříznivější. Podkorní letokruh byl identifikován jen u šesti jedinců. Těmi jsou stromy s identifikačním číslem a podkorním letokruhem:

MT0117 (letní), 81 (letní), MT01104 (jarní), MT01121 (jarní), 166 (jarní), 200 (jarní)

U žádného z analyzovaných vzorků nebylo možné rozlišit jádrové a bělové dřevo, které se v mnohých studiích subfossilního materiálu používá pro odhanutí počtu nezachovaných letokruhů ve středu a na okraji kmene (např. Leuschner 2007, Eckstein 2011).

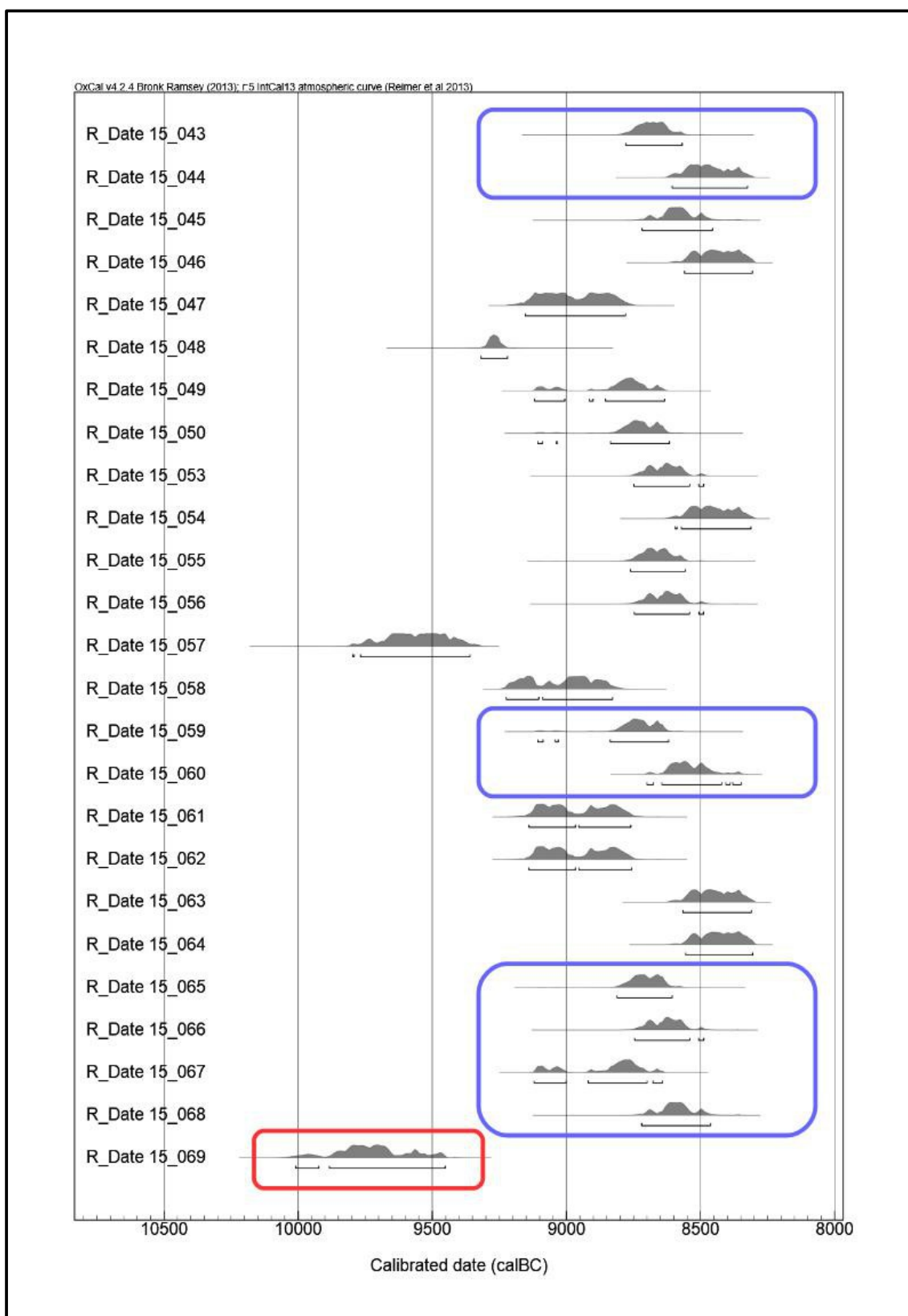
4.1.2 Radiokarbonové a křížové datování

Výsledky radiokarbonového datování jsou uvedeny v Tabulce 1. Skupinový diagram porovnávající křivky hustot pravděpodobnosti kalibrovaného stáří jednotlivých vzorků je zobrazen na Obrázku 7. Podle výsledků radiokarbonového datování rostly datované stromy na rašeliništi v období přibližně 11719 – 10263 cal yr BP, v průběhu

mladšího dryasu a preboreálu (Starkel et al. 2013). Dominantní postavení na lokalitě měly podle rozložení křivek hustot pravděpodobnosti v období preboreálním. Toto tvrzení je ovšem zapotřebí podložit ještě dalšími analýzami, neboť nebyly všechny stromy, které jsou k dispozici, radiokarbonově datovány. Rozbor rostlinných makrozbytků se jeví jako ideální prostředek pro ověření tohoto závěru.

lab. kód	popis vzorku	stáří ¹⁴ C BP	stáří kalibrované (BP)	stáří kalibrované (BC)	P (%)
15_043	116-1-18,19	9400 ± 43	10730 – 10519	8780 – 8569	95
15_044	116-1-169,170,171	9250 ± 43	10556 – 10257	8606 – 8325	95
15_045	138-1-25	9324 ± 42	10668 – 10406	8718 – 8456	95
15_046	138-1-145,146	9226 ± 42	10510 – 10257	8560 – 8307	95
15_047	188-1-10	9568 ± 43	11105 – 10730	9155 – 8780	95
15_048	188-1-56	9798 ± 43	11269 – 11170	9319 – 9220	95
15_049	41-1-74	9477 ± 42	11069 – 10957 10805 – 10584	9119 – 9007 8855 – 8634	17 78
15_050	41-1-13,14,15	9443 ± 42	10786 – 10567	8836 – 8617	94
15_053	104-1-11,12,13	9358 ± 41	10700 – 10491	8750 – 8541	93
15_054	104-1-82	9240 ± 41	10522 – 10263	8572 – 8313	95
15_055	147-1-52,52	9381 ± 41	10711 – 10508	8761 – 8558	95
15_056	147-1-99,100,101	9356 ± 41	10697 – 10492	8747 – 8542	93
15_057	168-2-25,26,27	10017 ± 42	11719 – 11310	9769 – 9360	95
15_058	168-2-223	9622 ± 42	11175 – 10778	9225 – 8828	95
15_059	181-1-27,28	9446 ± 42	10787 – 10569	8837 – 8619	94
15_060	181-1-145,146	9299 ± 42	10595 – 10372	8645 – 8422	89
15_061	120-1-3,4	9546 ± 42	11090 – 10710	9140 – 8760	96
15_062	120-1-74,75,76	9544 ± 42	11090 – 10708	9140 – 8758	96
15_063	200-1-25,26	9235 ± 41	10517 – 10261	8567 – 8311	95
15_064	200-1-80,81	9221 ± 42	10506 – 10256	8556 – 8306	95
15_065	137-1-19,20	9424 ± 42	10762 – 10556	8812 – 8606	95
15_066	137-1-171,172	9354 ± 41	10696 – 10491	8746 – 8541	93
15_067	X14-1-35,36	9491 ± 42	11071 – 10593	9121 – 8643	98
15_068	X14-1-219,220,221	9329 ± 42	10670 – 10413	8720 – 8463	95
15_069	X8-1-28,29	10094 ± 42	11959 – 11403	10009 – 9453	96

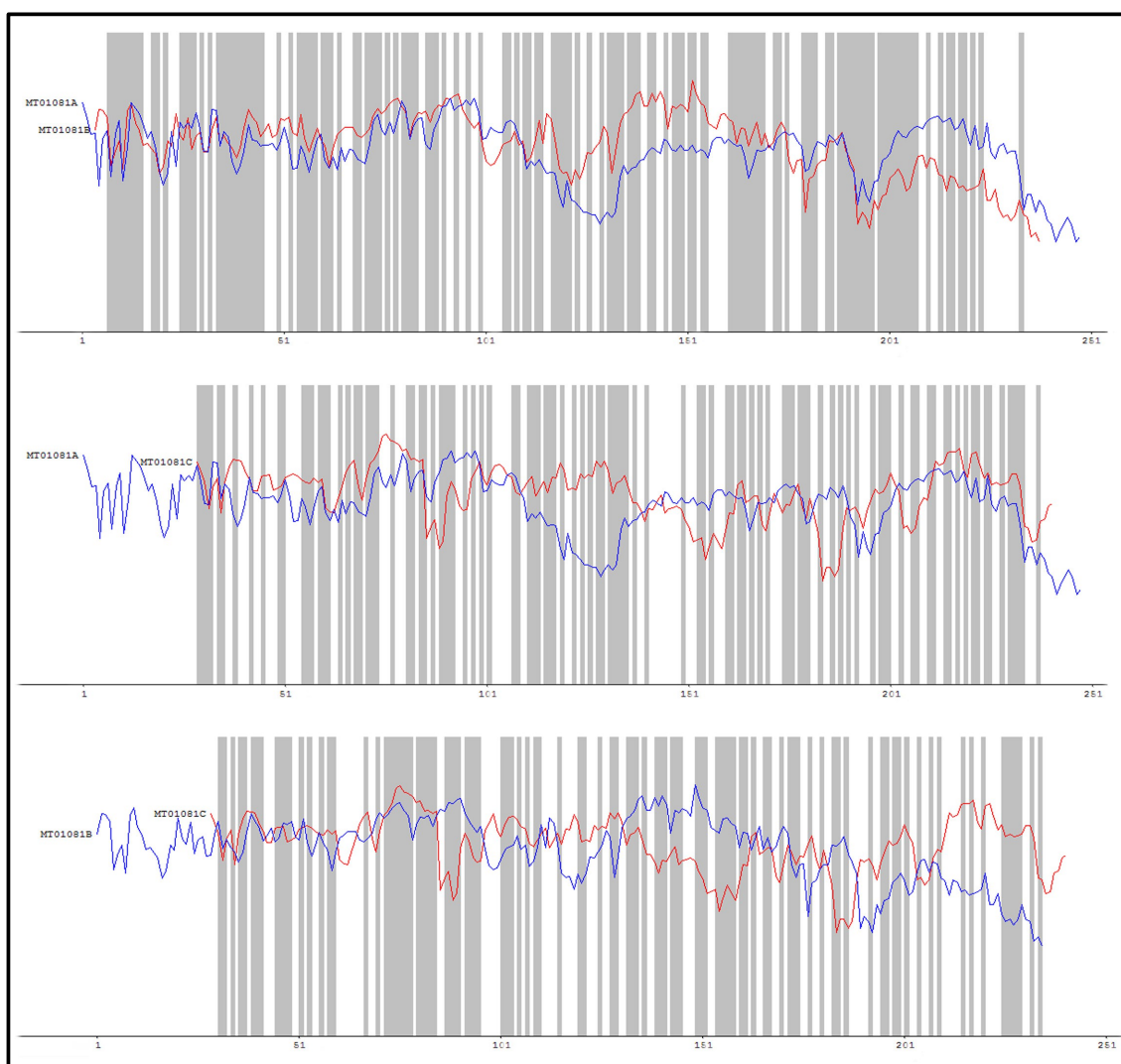
Tab. 1: Výsledky radiokarbonového datování jednotlivých vzorků.



Obr. 7: Skupinový diagram porovnávající křivky hustot pravděpodobnosti kalibrovaného stáří vzorků stromů. Barevně jsou rozlišeny vzorky kompilující chronologii RD4 (červeně) a RD6 (modře).

Křížové datování kmenů z Rynholce je velmi komplikované. Stromy vykazují vysokou růstovou variabilitu a to dokonce i v rámci jednoho kmene.

Obrázek 2 znázorňuje naměřené letokruhové série z kmene č. MT01081. Na tomto jedinci byl měřen radiální přírůst ve 3 směrech: A, B, C (Obr. 8). Směry A a B jsou vzájemně uspokojivě synchronní. Studentův t-test (TBP) nabývá hodnoty 7,12 a koeficient souběžnosti (GLK) dosahuje hodnoty 61,5 a to na hladině významnosti $p = 0.01$. Oproti tomu směr C začínající až 29. letokruhem (střed v tomto směru nebylo možné změřit (viz. Obr. 9), nevykazuje žádnou statistickou ani vizuální míru podobnosti s ostatními směry A a B.



Obr. 8: Ukázka problematické synchronizace letokruhových sérií z jednoho kmene (č. MT01067), na ose x jsou znázorněny zlogaritmované letokruhové série, osa y představuje relativní časovou osu, šrafované je vyznačena míra koeficientu souběžnosti (pokud by nebylo pozadí šrafované, ale celé šedé, znamenalo by to, že série jsou souběžné na 100%).



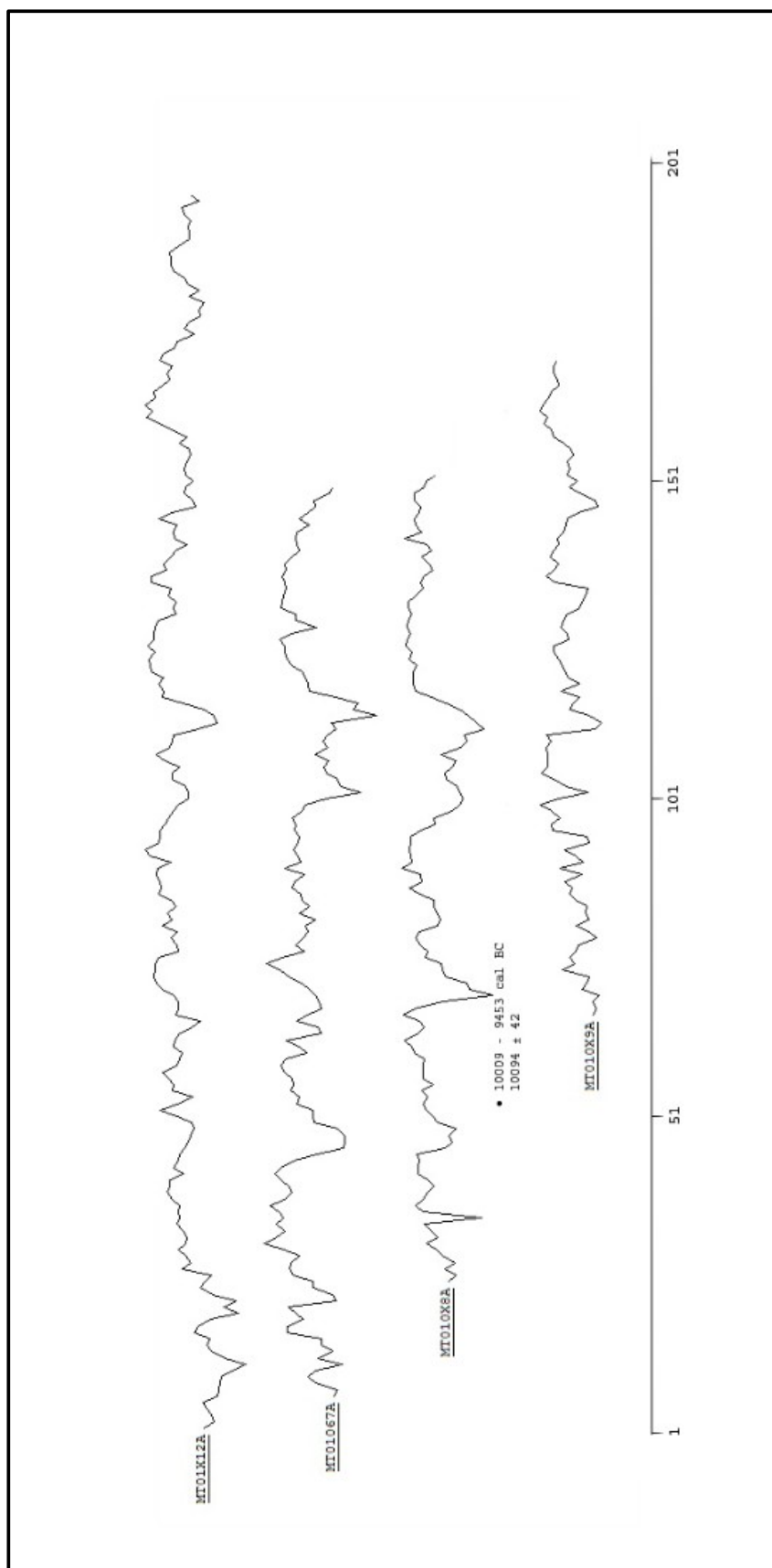
Obr. 9: Vzorek MT01067 s vyznačenými směry měření A,B,C.

Úspěšnost křížového datování mezi jednotlivými stromy byla pouze 15%. Z celkového počtu 116ti stromů se podařilo křížově datovat jen 13 jedinců. Z jejich letokruhových sérií byly vytvořeny dvě stanovištní chronologie.

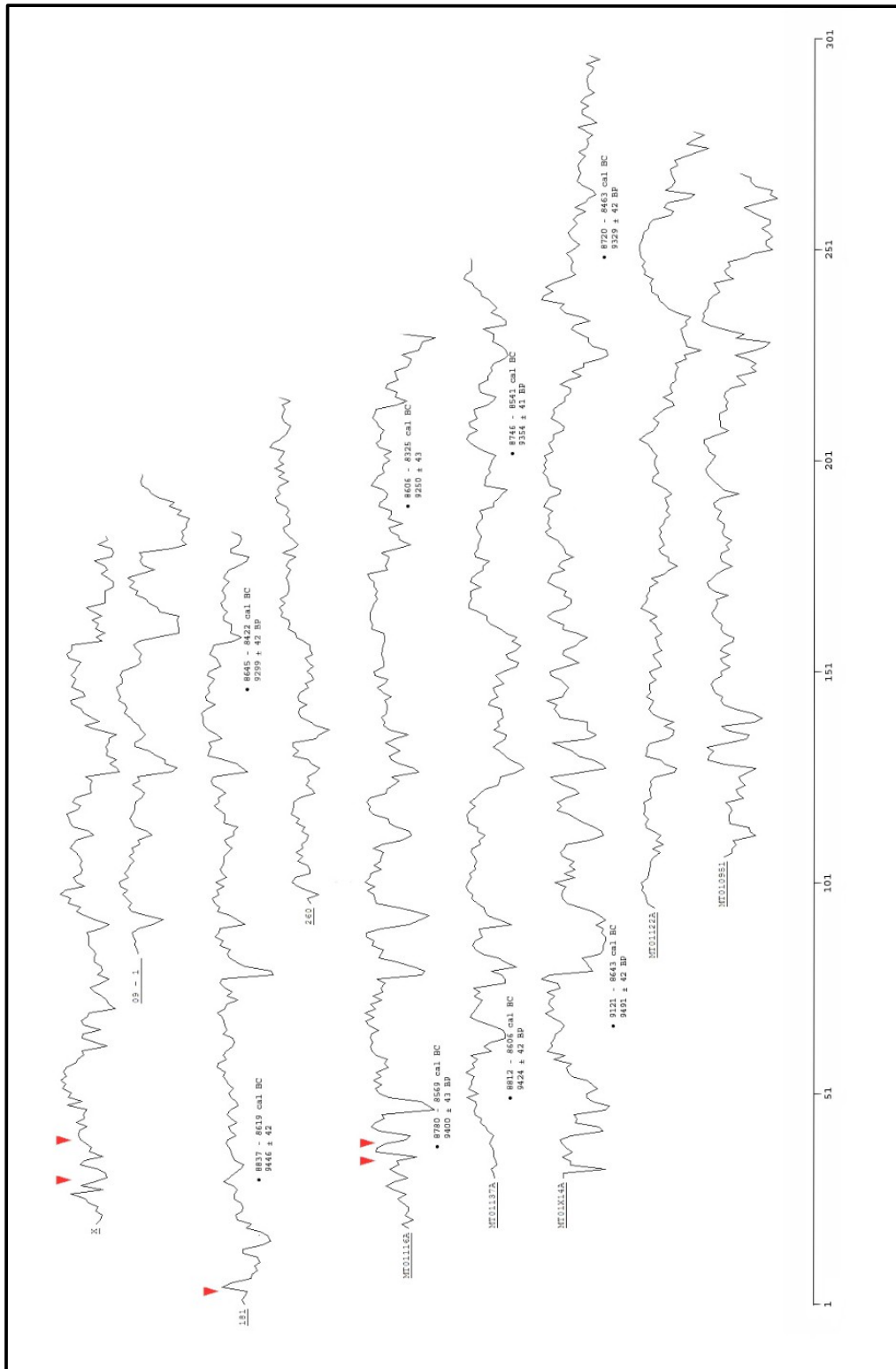
První vytvořená chronologie s pracovním názvem RD4 je zobrazena na Obrázku 10. Chronologie byla zkomponována ze 4 vzorků a rozprostírá se na časové škále 195 let. Z této chronologie byl radiokarbonově datován jen jeden vzorek. Výsledná kalibrovaná radiokarbonová data kladou existenci této chronologie do období přibližně 11959 - 11403 cal yr BP, tedy do konce mladšího dryasu a začátku holocénu, preboreálu (Starkel et al. 2013).

Druhá chronologie RD6 je vyobrazena na Obrázku 11. Celkem se skládá z devíti letokruhových sérií a je dlouhá 297 let. Z této chronologie máme k dispozici 8 radiokarbonových dat ze čtyř jedinců. Podle kalibrovaných radiokarbonových dat zaujímá tato chronologie časové období přibližně 11071 - 10275 cal yr BP, spadá tedy do preboreálu (Starkel et al. 2013).

Na základě radiokarbonového datování a za předpokladu správného křížového datování lze učinit závěr, že stromy tvořící chronologii RD4 rostly na lokalitě minimálně o 300 let dříve než stromy tvořící chronologii RD6.



Obr. 10: Naměřené letokruhové série 4 stromů, jejichž společný průměr tvoří chronologii RD4. Na ose x jsou zobrazena zlogaritizovaná data, na ose y relativní časová řada.. Zobrazeny jsou výsledky ^{14}C datování z konkrétního letokruhu.



Obr. 11: Naměřené letokruhové série 9 stromů, jejichž společný průměr tvoří chronologii RD6. Na ose x jsou zobrazena zlogaritmovaná data, na ose y časová řada. Zobrazeny jsou výsledky 14C datování z konkrétního letokruhu. Červené šipky značí požáry.

Tabulky 2 a 3 shrnují míru podobnosti porovnávaných letokruhových sérií a to na základě Studentova t-testu (TBP) a míry souběžnosti (GLK). Z tabulky je patrné, že ne všechny letokruhové série vykazují statisticky významnou souběžnost a to ani na nejnižší statistické hladině významnosti $p = 0.05$. Nicméně vizuálním porovnáním křivek jsme společně s H. H. Leuschnerem dospěli k závěru, že tyto série můžeme křížově datovat mezi sebou avšak pouze přibližně se 70 % jistotou.

	X	9	181	260	MT01116A	MT01137A	MT01X14A	MT01122A
9	TBP: 3,27 Gl: 63,00 ##							
181	TBP: 2,00 Gl: 46,30	TBP: 4,21 Gl: 56,90						
260	TBP: 0,51 Gl: 52,30	TBP: 2,51 Gl: 54,40	TBP: 3,87 Gl: 63,50 ##					
MT01116A	TBP: 3,23 Gl: 64,30 ###	TBP: 5,73 Gl: 59,10 #	TBP: 6,12 Gl: 59,60 ##	TBP: 4,28 Gl: 66,90 ###				
MT01137A	TBP: 2,95 Gl: 55,60	TBP: 4,08 Gl: 57,80 #	TBP: 1,12 Gl: 53,90	TBP: 0,14 Gl: 51,20	TBP: 2,43 Gl: 59,00 ##			
MT01X14A	TBP: 2,68 Gl: 58,20 #	TBP: 4,77 Gl: 62,20 ##	TBP: 4,36 Gl: 57,80 #	TBP: 4,96 Gl: 61,20 ##	TBP: 4,47 Gl: 62,90 ###	TBP: 1,72 Gl: 55,30		
MT01122A	TBP: 4,50 G: 61,80 #	TBP: 4,44 Gl: 54,80	TBP: 4,94 Gl: 59,40 #	TBP: 4,13 GL: 58,30 #	TBP: 5,23 Gl: 61,30 ##	TBP: 4,30 Gl: 59,00 #	TBP: 4,91 Gl: 51,40	
MT010951	TBP: 4,18 Gl: 61,00 #	TBP: 2,46 Gl: 56,50	TBP: 3,17 Gl: 48,10	TBP: 1,89 Gl: 57,70	TBP: 2,49 Gl: 61,20 ##	TBP: 1,86 Gl: 52,40	TBP: 3,03 Gl: 54,00	TBP: 3,50 Gl: 53,10

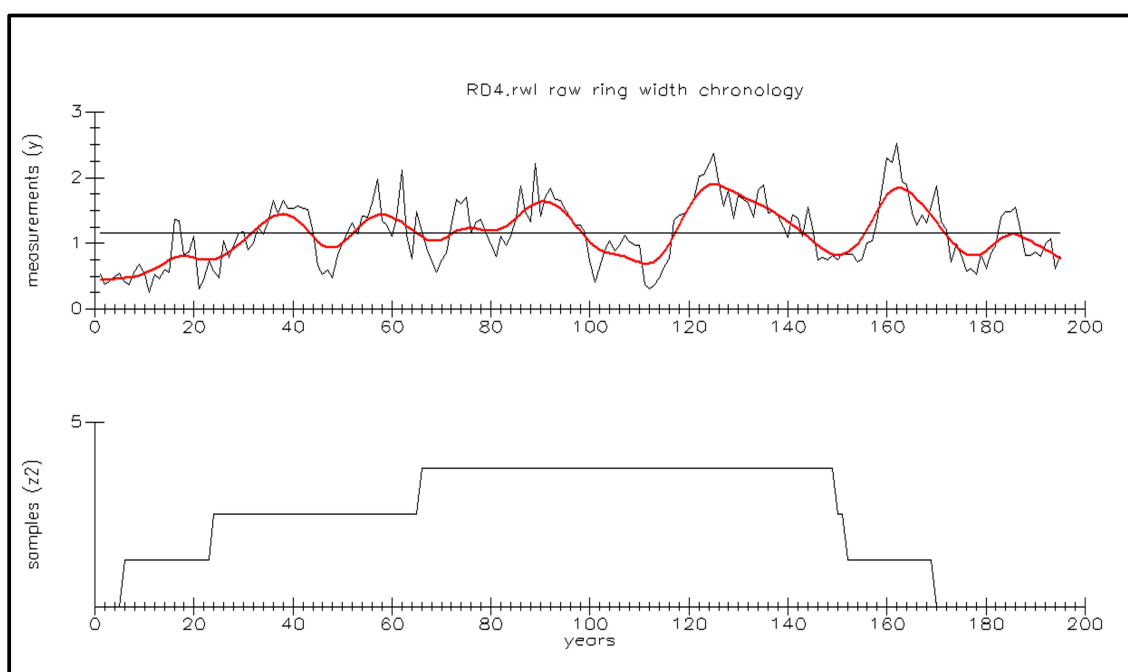
Tabulka 2: Míra podobnosti všech letokruhových sérií z chronologie RD6. Žlutě jsou zvýrazněny statisticky významné souběžnosti na hladině $p = 0.05$ (#), $p = 0.1$ (##), $p = 0.01$ (###).

	MT01X12A	MT0167A	MT01X8A
MT01067A	TBP: 2,61 Gl: 64,90 ###		
MT010X8A	TBP: 3,02 Gl: 70,70 ###	TBP: 3,14 Gl: 73,00 ###	
MT010X9A	TBP: 5,07 Gl: 56,30	TBP: 2,18 Gl: 58,90	TBP: 1,40 Gl: 57,00

Tabulka 3: Míra podobnosti všech letokruhových sérií z chronologie RD4. Žlutě jsou zvýrazněny statisticky významné souběžnosti na hladině $p = 0.05$ (#), $p = 0.1$ (##), $p = 0.01$ (###).

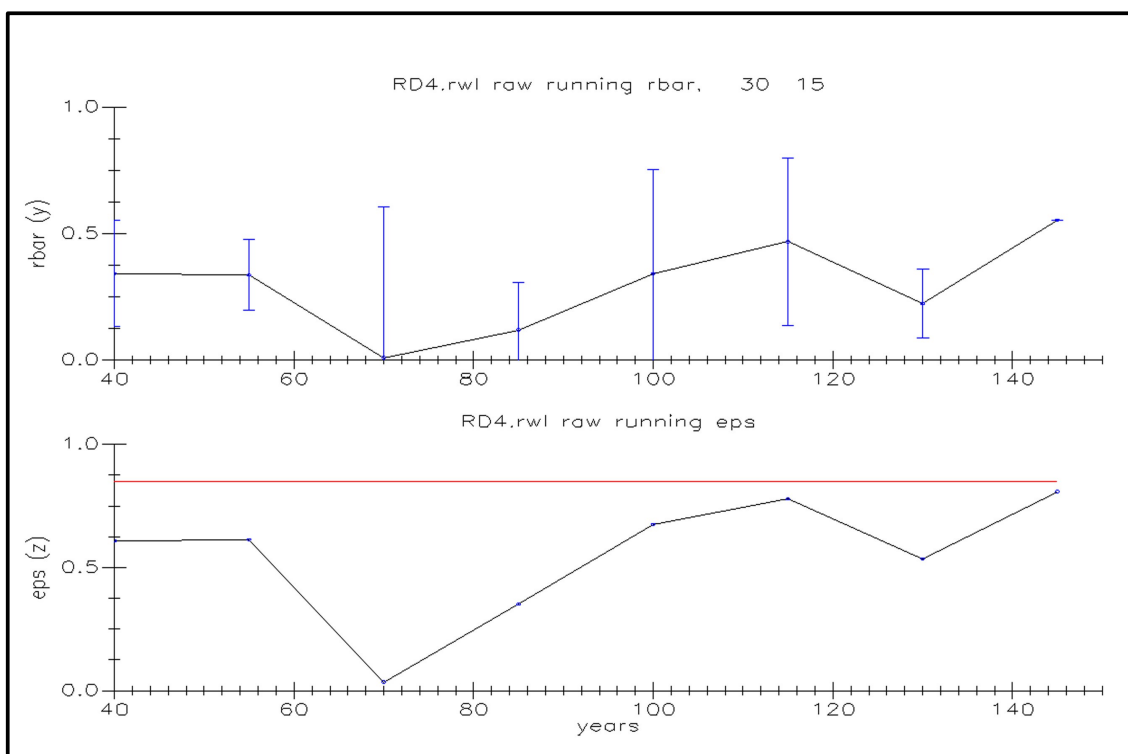
4.1.2 Stanovištní chronologie RD4

V horní části Obrázku 12 je znázorněna průměrná křivka všech naměřených sérií tvořící chronologii RD4. Z ní jsou patrné fáze růstové deprese přibližně mezi 0. – 30. rokem, 45. - 50. rokem, 100. - 115. rokem, 145. - 155. rokem. Přibližně od 175. roku začíná poslední fáze poklesu růstu, která setrvává až do konce chronologie. Ve spodní části Obrázku 12 je zobrazen počet sérií, které se v daném časovém období překrývají. Všechny 4 série tvořící chronologii RD4 se překrývají pouze přibližně v úseku 65. až 155. roku chronologie RD4.



Obr. 12: Stanovištní chronologie zkomponovaná z průměrů naměřených letokruhových sérií (nahore), počet letokruhových sérií tvořící chronologii RD4 v daných úsecích (dole).

Na Obrázku 13 jsou zobrazeny výsledky testování spolehlivosti sestavené chronologie RD4 v daných časových úsecích. Výsledky mezisériové korelace (r_{bar}) jsou znázorněny nahore, *expressed population signal* (EPS) dole. Z Obrázku 7 je patrné, že chronologii RD4 nelze považovat za zcela spolehlivou. Minimální hodnoty $EPS = 0,85$ (vyznačeny červenou čarou), které bývají považovány za dostatečné pro potvrzení spolehlivosti chronologie (např. Edvardsson et al. 2014), nedosahuje chronologie RD4 v žádném časovém úseku.



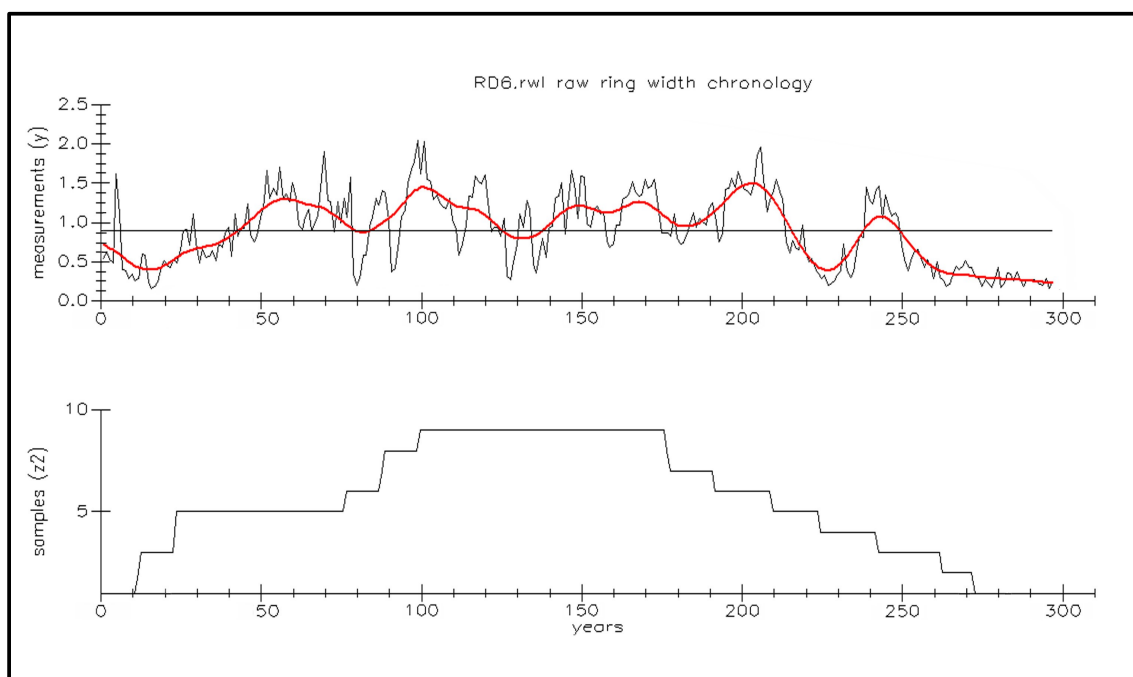
Obr. 13: Výsledky testování spolehlivosti chronologie RD4

Základní popisné statistiky dílčích sérií chronologie RD4 shrnuje Tabulka 4. Průměrné stáří stromů, které tvoří tuto chronologii, je přibližně 143 let. Minimální stáří nejmladšího jedince je 104 let (č. MT010X9), oproti tomu nejstarší jedinec má 195 let (č. MT01X12). Průměrná šířka letokruhů všech stromů je 1,19 mm. Nejužší letokruhy má nejmladší jedinec (vzorek č. MT010X9). Průměrná šířka jeho letokruhů dosahuje 0,84 mm. Naopak v průměru nejširší letokruhy má vzorek č. MT01067. Průměrná šířka jeho letokruhů činí 1,38 mm.

Pearsonův korelační koeficient nevykazuje statisticky významné korelace mezi letokruhovými sériemi. Jeho průměrná hodnota ze všech sérií na hladině významnosti $p = 0.01$ činí pouhých 0,36. Citlivost letokruhových sérií se pohybuje v rozmezí 0,23 – 0,27. Nejcitlivější je série č. MT010X9. Její senzitivita dosahuje hodnoty 0,27. Autokorelace 1. řádu všech sérií je vysoká. Její hodnoty se nacházejí v rozmezí 0,74 – 0,84.

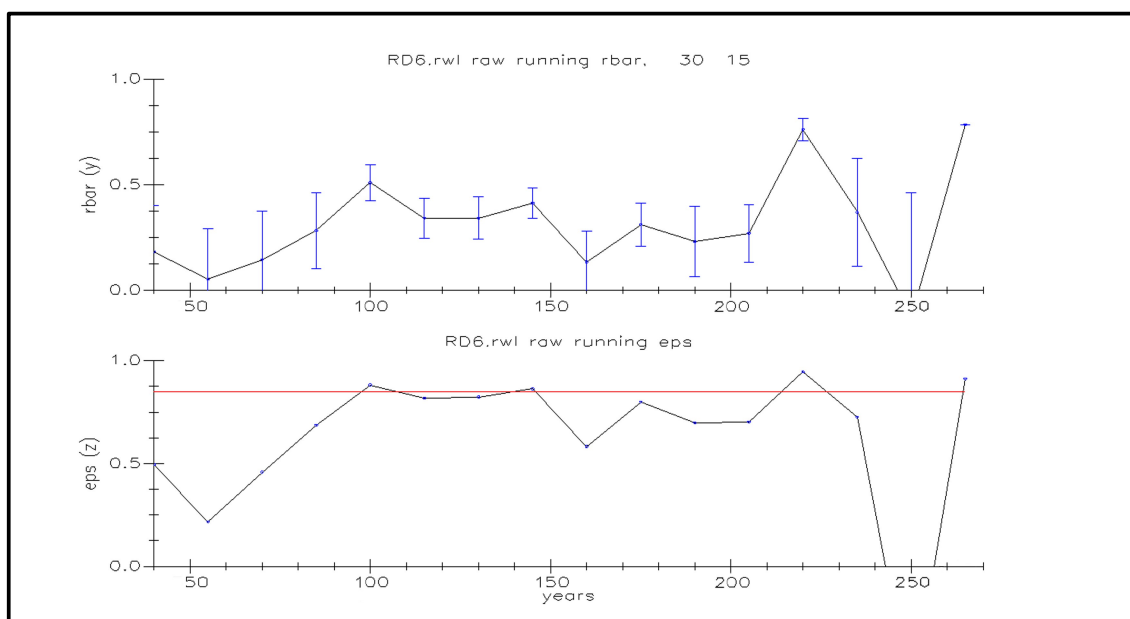
4.1.3 Stanovištní chronologie RD6

V horní části Obrázku 14 je znázorněna průměrná křivka všech naměřených letokruhových sérií tvořící chronologii RD6. Z ní jsou patrné tři fáze růstové deprese, mezi 0. – 40. rokem, 220. - 240. rokem a poslední fáze začínající zhruba 250. rokem, která přetrvává až do konce chronologie. Na spodní části Obrázku 14 je zobrazen počet sérií, které se v daném časovém období překrývají. Všechny 9 sérií tvořící chronologii RD6 se překrývají pouze přibližně v úseku 100. až 170. roku chronologie RD6.



Obr. 14: Stanovištní chronologie RD6 zkomponovaná z průměrů naměřených letokruhových sérií (nahore), počet letokruhových sérií tvořící chronologii RD6 (dole).

Na Obrázku 15 jsou zobrazeny výsledky testování spolehlivosti sestavené chronologie RD6 v daných časových úsecích. Výsledky mezisériové korelace (r_{bar}) jsou znázorněny nahoře, *expressed population signal* (EPS) dole. Z Obrázku 15 je patrné, že chronologii RD6 také nelze považovat za zcela spolehlivou. Minimální hodnoty $EPS = 0,85$ (vyznačeny červenou čarou), které bývají považovány za dostatečné pro potvrzení spolehlivosti chronologie (např. Edvardsson et al. 2014), dosahuje chronologie jen v krátkých úsecích a to přibližně 100., 145. a 220. roku.



Obr. 15: Výsledky testování spolehlivosti chronologie RD6.

Základní popisné statistiky chronologie RD6 shrnuje Tabulka 5. Průměrné stáří stromů, které tvoří tuto chronologii, je přibližně 181 let. Minimální stáří nejmladšího jedince je 115 let (vzorek č. 9), oproti tomu nejstarší jedinec má 267 let (č. MT01X14). Průměrná šířka letokruhů je 1,10 mm. V průměru má nejužší letokruhy nejstarší jedinec (č. MT01X14). Průměrná šířka jeho letokruhů dosahuje 0,75 mm. Naopak v průměru nejširší letokruhy má vzorek č. 181 a nejmladší vzorek č. 9. Průměrná šířka jejich letokruhů činí: pro vzorek č. 181 - 1,43 mm, pro č. 9 - 1,40 mm. Pearsonův korelační koeficient nevykazuje statisticky významné korelace mezi letokruhovými sériemi. Jeho průměrná hodnota ze všech sérií na hladině významnosti $p = 0.01$ činí pouhých 0,37. Citlivost letokruhových sérií se pohybuje v rozmezí 0,24 – 0,37. Nejcitlivější je série č. MT01095. Její senzitivita dosahuje hodnoty 0,37. Autokorelace 1. řádu je u všech sérií vysoká. Její hodnoty se nacházejí v rozmezí 0,74 – 0,89.

ID vzorku	Věk	Průměrná šířka letokruhu (mm/rok)	Pearsonův korelační koeficient	Senzitivita	Autokorelace
MT01X12	195	1,33	0,37	0,24	0,84
MT01067	144	1,38	0,32	0,23	0,76
MT010X8	128	1,21	0,25	0,26	0,79
MT010X9	104	0,84	0,38	0,27	0,74
průměr RD4	143	1,19	0,33	0,25	0,78

Tab. 4: Popisné statistiky letokruhových sérií z chronologie RD4

ID vzorku	Věk	Průměrná šířka letokruhu (mm/rok)	Pearsonův korelační koeficient	Senzitivita	Autokorelace
X	164	0,95	0,28	0,33	0,76
9	115	1,40	0,59	0,27	0,89
181	184	1,43	0,38	0,27	0,84
260	121	1,28	0,32	0,25	0,82
MT01116	213	1,24	0,39	0,34	0,74
MT01137	219	0,87	0,24	0,25	0,84
MT01X14	267	0,75	0,30	0,33	0,80
MT01122	185	1,16	0,40	0,24	0,88
MT01095	163	0,83	0,22	0,37	0,80
průměr RD6	181	1,10	0,35	0,29	0,82

Tab. 5: Popisné statistiky letokruhových sérií z chronologie RD6

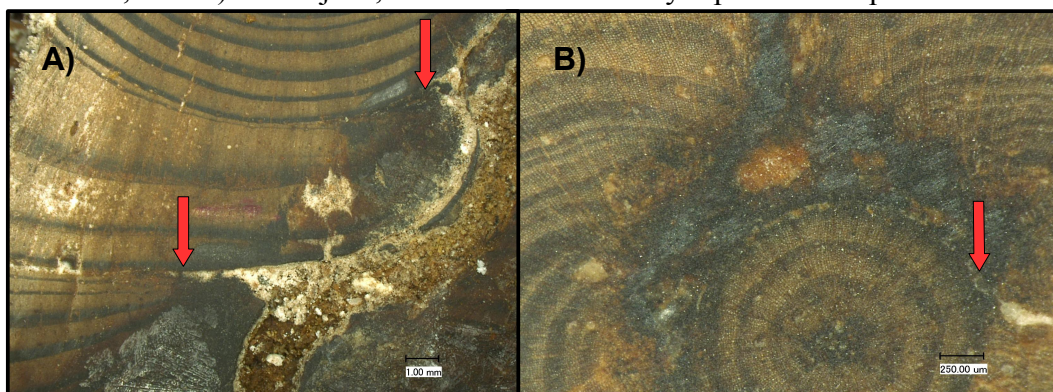
4.1.4 Požárové události

Záznamy o požárech (zasažený strom a jeho stáří v době požáru, počet jizev, časový interval mezi požáry, šířka letokruhu s jizvou a šířky dvou letokruhů bezprostředně následující letokruh s jizvou) shrnuje Tabulka 6.

Celkem bylo zaznamenáno 29 zavalených jizev na povrchu 23 kmenů, které indikují výskyt požárů. Stromy byly v době zásahu v průměru 18 let staré. Medián se od průměru v zásadě nelišil, podle jeho výpočtu dosahovaly stromy 17ti let. Nejmladší ohněm poškozený jedinec měl pouze 2 roky (obr.10), oproti tomu nejstarší byl zasažen ve svých 76 letech (č. MT01121).

Ve většině případech byla na jednom kmeni detekována jedna požárová jizva. U 4 jedinců byly zaznamenány jizvy dvě. U těchto stromů byl zkoumán časový interval mezi jednotlivými událostmi. Podle výpočtu mediánu docházelo k požárům na lokalitě přibližně každých 12 let, podle aritmetického průměru 18 let. Nejkratší interval mezi událostmi byl 4 roky (č. MT01116). Naopak nejdelší prodleva činila 44 let (č. 124).

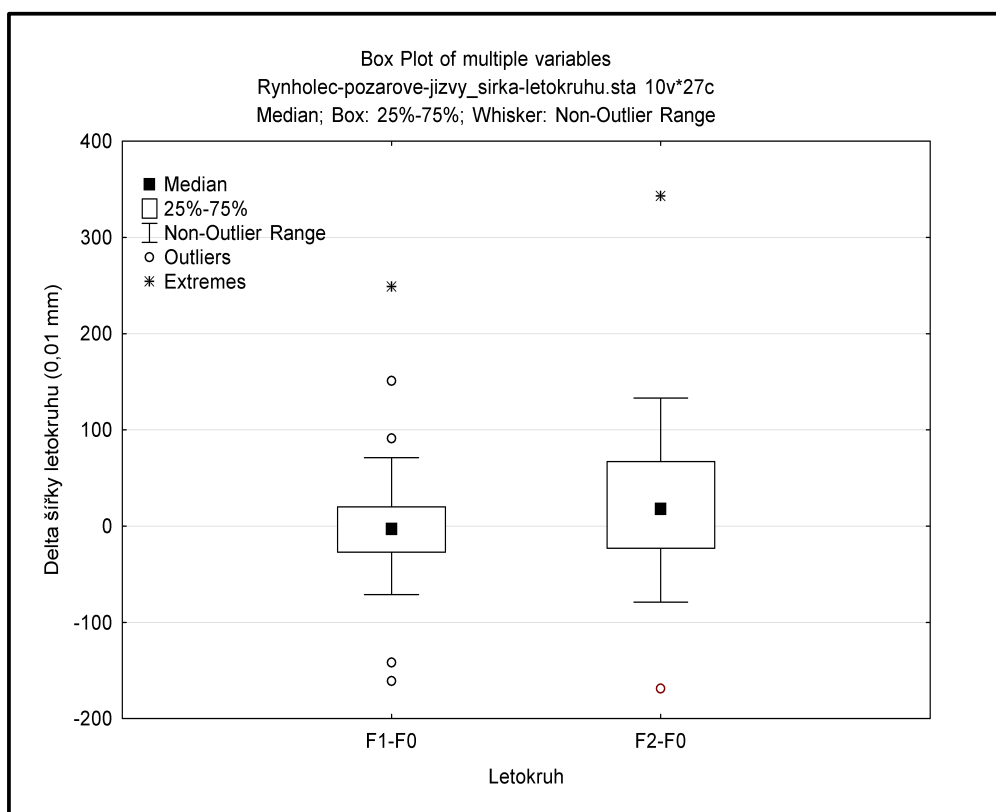
O vysoce frekventovaném výskytu požárů na lokalitě svědčí také jizvy zaznamenané v chronologii RD6 (Obr. 11). Na základě vizualizace požárových událostí zaznamenaných v letokruhových sériích této chronologie lze dospět k závěru, že lesní porost mohl být zasažen požáry dokonce v každém roce, o čemž svědčí jizvy zaznamenané u vzorku č. MT010X a MT01116. Podle analýzy jizev činily časové intervaly mezi požáry 1, 3 a 6 let. Doposud není možné považovat tento závěr za definitivní a to z toho důvodu, že spolehlivost sestavené chronologie je velmi nízká (viz Obr. 15, Tab. 5) a není jisté, že křížové datování bylo provedeno správně.



Obr. 16: A) Vzorek č. MT01116 se dvěma požárovými jizvami (17. a 21. letokruh)
B) vzorek č. MT01X11 s jednou požárovou jizvou (2. letokruh).

Intenzita požárů byla pravděpodobně nízká. Nízkou intezitu požáru dokládají kmeny č. MT01X11 a MT01181. Strom č. MT01X11 byl zasažen ohněm v pouhých 2 letech (Obr. 16), kmen č. MT01181 ve 3 letech. Oba stromy se dokázaly s požárem vypořádat a dále pokračovat v kambiálním růstu.

U všech letokruhových sérií s výskytem požárových jizev bylo testováno, zda letokruhy bezprostředně následující letokruh zasažený požárem vykazuje růstové uvolnění. K analýze byl využit Wilcoxonův párový test na hladině významnosti $p = 0.05$. Na Rynholci se statisticky nepotvrdil pozitivní růstový přírůstek po požáru (Obr. 17). Nicméně více jak polovina zasažených jedinců pozitivní nárůst vykazovala. Tento trend byl nejvíce patrný u v pořadí druhého letokruhu za požárovou jizvou.



Obr. 17: Krabicové grafy vyjadřující rozdíl mezi letokruhem s požárovou jizvou (F) a letokruhem následující jizvu (F1, F2).

4.2 Analýza rostlinných makrozbytků

4.2.1 Stratigrafický popis profilu Rynholec 2

Stratigrafie profilu byla po celé své hloubce prakticky neměnná. Sediment byl tvořen homogenní černou slatinou. Na bázi v hloubce 100 – 95 cm se vyskytovala jílovitá slatina, na kterou nasedala z celého profilu jediná opticky rozlišitelná světlá vrstvička jemného jílu. V hloubce mezi 85 – 35 cm bylo zakonzervováno velké množství kousků dřeva a větviček. Na bázi byla slatina značně rozložená s vysokým obsahem huminových kyselin. Ve vcholové části profilu (ca horních 20cm) byl sediment rozložený o něco méně, o čemž svědčí také dobře zachované rostlinné makrozbytky.

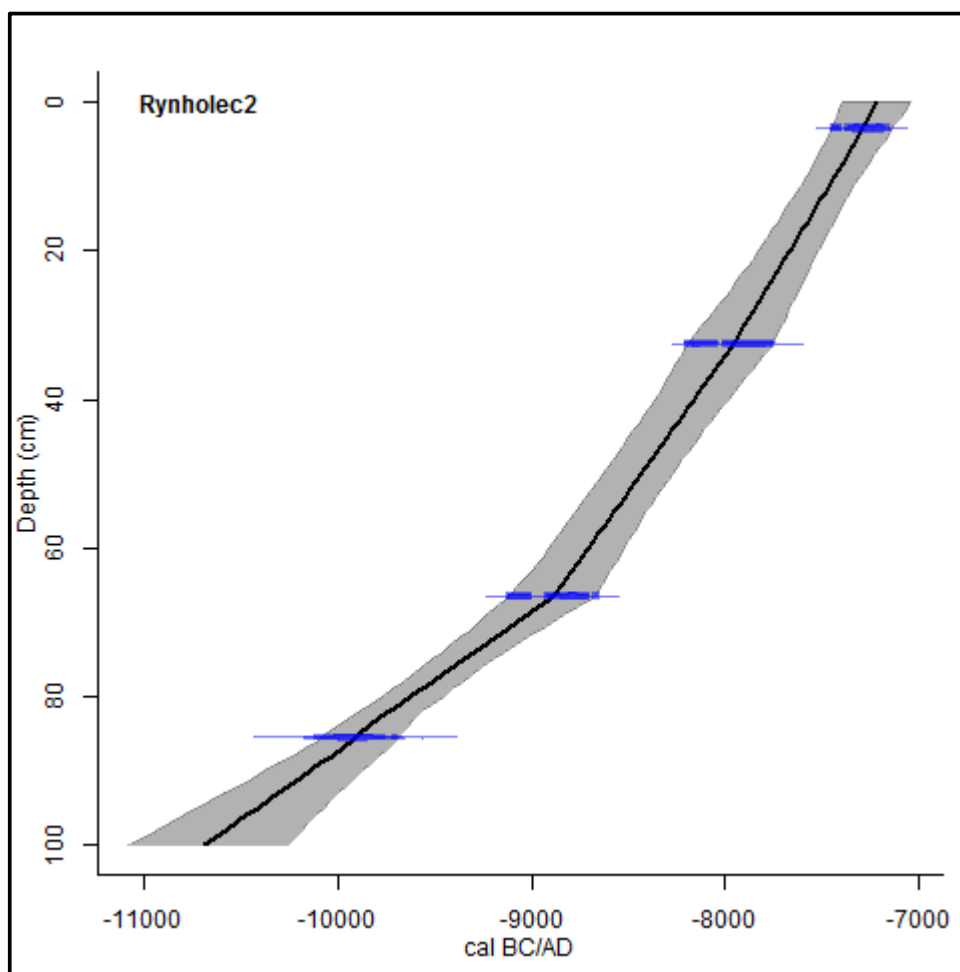
4.2.2 Výsledná radiokarbonová data a jejich kalibrace

Výsledky radiokarbonového datování a jejich kalibrované stáří jsou zobrazeny v Tabulce 7. Stáří báze profilu bylo extrapolováno přibližně na 12641 cal yr BP. Počátek sedimentace spadá do přechodného období mezi stadiálem posledního glaciálu mladším dryasem a začátkem holocénu - preboreálem. Vrcholová část profilu byla datována do doby přibližně 9160 cal yr BP a představuje období atlantiku (Starkel et al. 2013). Mladší vrstvy se nezachovaly, jelikož byly odstraněny během těžby rašeliny.

lab. kód	hloubka	materiál	stáří ¹⁴ C BP	stáří kalibrované (BP)	stáří kalibrované (BC/AD)
Poz-56242	3-4	plody <i>Cladium mariscus</i> semena <i>Menyanthes trifoliata</i>	8250 ± 40	9088 – 9394	7138 – 7444
Poz-56241	32-33	nažky a šupiny <i>Betula</i> sp. semeno <i>Menyanthes trifoliata</i> semeno <i>Pinus/Picea</i>	8820 ± 50	9715 – 10127	7765 - 8177
Poz-56243	66-67	semena <i>Carex</i> cf. <i>vesicaria</i> nažky <i>Betula</i> sp.	9500 ± 50	10645 – 11047	8695 – 9097
Poz-56305	85-86	lodyžky mechu semena <i>Carex</i> sp.	10180 ± 50	11648 – 12026	9698 – 10076

Tab. 7: Výsledky radiokarbonového datování

Na základě *depth age* modelu byla odhadnuta sedimentační rychlost zkoumaného profilu (Obr. 18). Z počátku byla sedimentační rychlost pomalejší, 1 cm rašeliny vznikal přibližně 55 let. V hloubce kolem 67 cm se sedimentace zrychluje, tvorba 1 cm rašeliny trvala 27 let. Ve svrchní části profilu od 31 cm hloubky byl průběh sedimentace ještě o něco rychlejší, 1 cm rašeliny vznikal 23 let.



Obr. 18: *Depth-age* model, průběh křivky byl zvolen jako lineární interpolace.

4.2.3 Makrozbytková analýza profilu Rynholec 2

Výsledky makrozbytkové analýzy a LOI jsou zobrazeny na Obrázku 19. Na základě radiokarbonového datování je na obrázku vyznačeno přibližné období výskytu stromů.

Zóna LMAZ 1: 100-70 cm (12608 – 11028 cal yr BP)

V této zóně dominovaly břízy. Vyskytovaly se zde nejen břízy stromové ale i keřovité břízy. Byly determinovány plody *Betula pendula/pubescens* a *Betula nana/humilis* a podpůrné šupiny *Betula pubescens* a *Betula humilis*. Bylo nalezeno jedno semeno borovice (*Pinus* sp.) a dále stromové jizvy (místo na větvičce, kde byl před opadem upevněn list) a pupeny. Z bylinných druhů byly přítomny mokřadní rostliny *Carex rostrata*, *Carex pseudocyperus*, *Schoenoplectus* sp., *Comarum palustre* a *Eriophorum vaginatum*. Zaznamenan byl i sporadický výskyt sklerócií *Cenoccocum geophilum*. Ze zástupců hmyzí říše se v profilu vyskytovala pupária dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*) a dále neurčené tělní fragmenty hmyzu. Ve svrchní části této zóny byly přítomny také lístky rašeliníku. Obsah organické hmoty na bázi profilu byl přibližně 20 %. Od hloubky 95 cm se obsah organiky zvyšoval a dosahoval až 50%.

Zóna LMAZ 2: 70-45 cm (11028 – 10241 cal yr BP)

V této zóně převažovala sklerócia houby *Cenoccocum geophiluma* a pupária dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*). Byl zaznamenan i výskyt dřevin a to *Betula pendula/pubescens* a *Betula humilis* avšak v mnohem menší míře než v předešlé zóně. Vyskytovaly se zde i stromové jizvy. Z bylin byly přítomny ostřice (*Carex rostrata* a *Carex diandra*). Ve spodní části zóny se vyskytovaly lístky rašeliníku. Ve srovnání s předešlou zónou LMAZ 1 byl patrný výrazný úbytek celkového počtu rostlinných makrozbytků. Tento úbytek by mohl souviset s nepříznivými tafonomickými podmínkami. V hloubce 45 – 50 cm nebyly přítomny žádné rostlinné makrozbytky až na jednu výjimku. V této vrstvě byla nalezena neobvykle dobře zachovalá jehlice smrku (*Picea* sp.). Tento nález poukazuje na možnou kontaminaci recentním materiálem. Obsah organické hmoty se napříč touto zónou nepatrně zvyšoval. Na bázi byl obsah organiky kolem 50%, ve střední části pak dosahoval 60%.

Zóna LMAZ 3: 45-30 cm (10241 – 9839 cal yr BP)

Z dřevin v této zóně dominovaly opět břízy (*Betula pendula/pubescens*, *Betula pubescens* a *Betula humilis*). Z bylinných druhů se vyskytovaly orobince (*Typha latifolia/angustifolia*) a trávy (*Poaceae*). Dále byly přítomny diaspory ostřic (*Carex diandra*, *Carex pseudocyperus*) a sporangia mechorostů (*Bryophyta*). V menší míře byly opět zaznamenány nálezy sklerocií *Cenococcum geophilum* a pupárií řádu *Diptera*, které směrem k přechodové vrstvě se zónou LMAZ 4 postupně ubývají. V této zóně se vyskytovalo největší množství zaznamenaných tělních částí hmyzu. V zóně byly přítomny uhlíky o velikosti 2-10 mm. Obsah organické hmoty se pohyboval kolem 60%.

Zóna LMAZ 4: 30-0 cm (9839 – 9185 cal yr BP)

Na bázi této zóny byly stále přítomny břízy (*Betula pendula/pubescens*) avšak jejich výskyt směrem k vrcholu zóny doznívá. V nejsvrchnější části profilu již nebyly břízy zaznamenány vůbec. Dominantu této zóny tvoří mařice pilovitá (*Cladium mariscus*). Z bylinných druhů se zde vyskytovaly mokřadní taxony *Carex diandra*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum vaginatum*, *Stellaria graminea* a *Filipendula/Ranunculus*. Ve vrstvách této zóny byly přítomny uhlíky o velikosti 2-10 mm. Obsah organické hmoty postupně narůstal a to z 60% na bázi zóny na 80% v její vrcholové části.

5. Diskuze

5.1 Datování nálezu subfossilních stromů

Jaké časové období představují nálezy subfossilních stromů? Jsou k dispozici dostatečně dlouhé chronologie, které by umožnily určit jejich přesný kalendářní věk?

Absolutní datování, které by umožnilo přisoudit přesné kalendářní stáří všem stromům, zatím nebylo úspěšné. Hlavní příčinou, je komplikované křížové datování, které doposud přineslo jen minimální výsledky. Časové období, kdy na rašeliništi stromy žily, tak lze jen přibližně odhadnout na základě výsledků radiokarbonového datování. Ty kladou existenci lesního porostu do poměrně dlouhého časového intervalu 11959 – 10256 cal yr BP, který na rašeliništi patrně přetrvával dlouhých 1700 let. Během tohoto období se na lokalitě vystřídalo několik lesních populací, na což poukazují i dosavadní výsledky křížového datování.

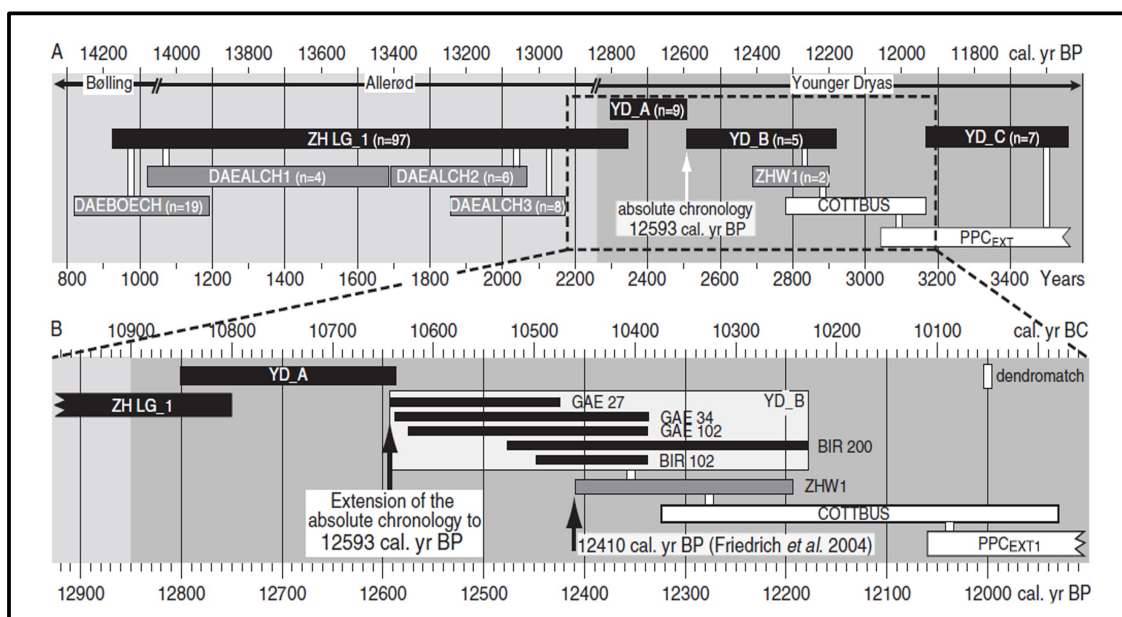
Pro absolutní datování vzorků dřeva je nezbytná srovnávací standardní chronologie, tzv. standarda. Standardní chronologie vzniká postupným překrýváním letokruhových sekvencí směrem do minulosti. Pro zajištění spolehlivosti takové chronologie je potřeba mít dostatečné množství vzájemně se překrývajících synchronních letokruhových sérií. Hodnoty všech překrývajících se sérií se následně zprůměrují, čímž se maximalizuje společný klimatický signál pro konkrétní časové období a současně se tím minimalizuje vliv lokálních podmínek prostředí na růst stromů (Rybniček 2003).

Nejdelší kontinuální standardní chronologie vytvořená v České republice je chronologie dubu CZGES 2005. Data použitá k sestavení této chronologie pocházejí ze subfossilních kmenů, archeologických nalezišť, dřevěných konstrukcí historických objektů a stále žijících stromů dubu rozmístěných po celém území ČR. Chronologie byla sestavena ze 191 letokruhových sérií a pokrývá časovou periodu 462 – 2004 AD (Rybniček et al. 2008). Chronologie CZGES 2005 byla o pár let později prodloužena o další nálezy subfossilních kmenů pohřbených v říčních náplavech řeky Moravy a jejích přítoků, což dalo vzniknout nové chronologii CZGES 2010.

Nová chronologie CZGES 2010 je tvořena 496 letokruhovými sériemi a pokrývá časové období 4682 BC - 2006 AD. Prozatím se ovšem nepodařilo zaplnit chronologii CZGES 2010 letokruhovými sériemi po celé své časové ose. Chronologie tak zatím zůstává diskontinuální (Kolář et al. 2011).

Podle výsledků radiokarbonového datování a na základě výše zmíněných údajů je zřejmé, že pro určení absolutního stáří stromů, není možné použít chronologie sestavené v ČR. Ve střední Evropě naštěstí existují dostatečně dlouhé standardy, které by mohly být potencionálně využity pro absolutní datování vzorků dřev z Rynholce.

Nejstarší standardní kontinuální chronologie pokrývá období celého holocénu a zasahuje až do mladšího dryasu do roku 12594 cal BP (Becker 1993, Spurk et al. 1998, Friedrich et al. 2004, Schaub et al. 2008a, Kaiser et al. 2012). Mladší úsek chronologie je kompilován z letokruhových sérií dubů nalezených v říčních sedimentech. Duby se ovšem začaly ve střední Evropě šířit až během boreálu, cca 10200 cal yr BP (Lang 1994 in Eckstein 2009). Z důvodu prodloužení chronologie hlouběji do minulosti bylo nutné propojit dubové chronologie s chronologiemi borovic, jejichž výskyt během pozdního glaciálu ve střední Evropě dokládají jejich subfosilními nálezy (Friedrich et al. 2001b). Úspěšné mezidruhové propojení letokruhových sérií umožnilo sestavit doposud nejdelší kontinuální chronologii na světě (Schaub et al. 2008a, Kaiser et al. 2012).



Obr. 20: Nejstarší evropské chronologie (převzato Schaub 2008a)

Kolář et al (2012) testovali, jak moc se shoduje česká chronologie CZGES 2010 s chronologiemi evropskými. Nejvyšší shody dosahovala CZGES 2010 s chronologiemi ze střední Evropy, především z Německa a Rakouska, kde jsou klimatické podmínky srovnatelné s těmi u nás, (vyjma oblasti severozápadního Německa, kde převládá oceáničtější klima).

V dohledné době by mohl být letokruhovým sériím z Rynholce přiřazen kalendářní věk. Předpokladem pro absolutní datování stromů je sestavení spolehlivé stanovištní chronologie. Taková chronologie by měla zahrnovat letokruhové série z alespoň 15ti stromů, což by umožnilo extrahovat společný klimatický signál a eliminovat tak lokální vlivy prostředí, které do značné míry ovlivňovaly růst stromů (Leuschner per. Comm.).

Výsledky testování spolehlivosti doposud sestavených chronologií RD4 a RD6 (EPS, rbar) nejsou zatím uspokojivé. Patrně to souvisí s nízkým počtem vzorků. Dalším možným vysvětlením je, že v chronologii převažuje signál jednotlivých stromů nad signálem celého lesního porostu (Speer 2010). To by mohlo indikovat značnou mikrostanovištní variabilitu stanoviště, která vedla k odlišným růstovým reakcím stromů na změny environmentálních podmínek.

5.2 Dynamika lesního porostu

Jaké je druhové složení lesního porostu ? Lze detekovat disturbanční faktory, které řídily jeho růstovou dynamiku? Jaká je pravděpodobná příčina jeho zániku?

Druhové složení zkoumaného lesního porostu je tvořeno borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) (Novák pers. comm.). Borovice lesní je pionýrská dřevina s širokou ekologickou amplitudou, která nesnese zastínění. Její konkurenční schopnosti jsou velmi nízké a na optimálních stanovištích bývá potlačena konkurenčně silnějšími druhy dřevin. Dominantní postavení má borovice pouze na extrémních stanovištích jakými jsou skalní výchozy, serpentinity či rašeliniště (Chytrý 2012). Některé studie dokládají, že uchycení porostu borovic na stanovišti a jeho průběžná obnova jsou úzce spjaty

s disturbančními faktory (Bauerochse et al. 2006, Eckstein et al. 2009, Zackrisson 1977, Novák et al. 2012). Z dosavadních výsledků je patrné, že se na řízení dynamiky a utváření struktury lesního porostu z Rynholce podílelo hned několik disturbančních faktorů:

Hydrologický režim

Stromy, které rostou na extrémních stanovištích, jakými jsou i rašeliniště, jsou citlivými indikátory změn ekologických podmínek prostředí a jejich růst odráží variabilitu lokálního klimatu. Vliv vnitrodruhové kompetice je na takových stanovištích zanedbatelný (Fritts 1976). Růstová dynamika stromů na rašeliništích je řízena převážně hydrologickým režimem, především hloubkou a kolísáním hladiny spodní vody (Boggie 1972).

Navzdory tomu, že výsledky z Rynholce jsou bohužel prozatím jen skrovné, leccos lze usuzovat ze samotného nálezu stromů pohřbených v rašeliništi. V době, kdy stromy začaly kolonizovat stanoviště, nemohla být hladina spodní vody příliš vysoko, jelikož semena borovice nejsou schopna vyklíčit v zamokřené substrátu (McVean 1963). Navíc vysoká hladina spodní vody generuje anoxické prostředí, v jehož důsledku jsou živiny hůře dostupné. Nedostatek živin limituje růst stromů a může také zabránit v kolonizaci rašeliniště (Mighal 2004). Chytrý (2012) uvádí, že borovice rostou na rašeliništích, kde dosahuje hladina spodní vody hloubky maximálně 30 cm pod půdní povrch. Je tedy dosti pravděpodobné, že pokud ne celý povrch rašeliniště, tak přinejmenším malé ostrůvky povrchových vrstev rašeliny, musely být dostatečně suché na to, aby zde mohly stromy vyrůst.

Mnohé studie dokládají, že pohřbené subfosilní stromy v rašelinných sedimentech mohou být přímými indikátory relativně teplého a suchého klimatu v minulosti. Příznivé klimatické podmínky vedly ke snížení hladiny spodní vody, což mělo pozitivní vliv na uchycení semenáčků a založení nové lesní populace (Leuschner et al. 2002, Eckstein et al. 2009, Edvardsson et al. 2012a, Edvardsson et al. 2012b).

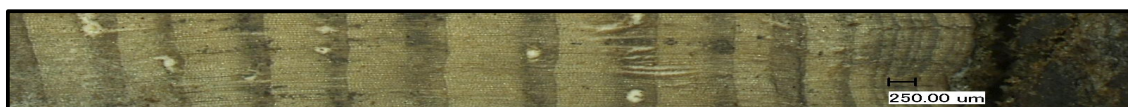
Z výsledků radiokarbonového a křížového datování vyplývá, že v době přibližně 11959 - 11403 cal yr BP, přechodového období mezi mladším dryasem a preboreálem (Starkel et al. 2013), se na Rynholci uchytila první populace stromů. Podle výsledků křížového datování přežívala populace RD4 na rašeliništi přibližně 200 let a následně

zahynula pravděpodobně v důsledku dočasného zvýšení spodní hladiny vody, které by mohl indikovat dočasný nárůst nálezů semen *Carex rostrata* v sedimentárním záznamu.

Krátce poté se na rašeliništi uchycují další stromy, pro které máme doklady jen v podobě radiokarbonových dat, jelikož se tyto stromy prozatím nepodařilo úspěšně křížově datovat a zpřesnit tak časové období jejich výskytu. Jejich uchycení na stanovišti by teoreticky mohlo souviset s úhynem populace RD4. V důsledku zániku stromů dochází k podstatnému prosvětlení stanoviště, což může následně podporovat kolonizaci stanoviště světlomilnými borovicemi. Takové synchronní fáze odumírání předešlé generace (*dying off*) a klíčení stromů nové populace (*germination*), tzv. GDO fáze, jsou zdokumentovány v mnoha studiích (Leuschner et al. 2000, Leuschner et al. 2002, Leuschner et al. 2007, Eckstein et al. 2009, Eckstein et al. 2010). Z důvodu nízké úspěšnosti křížového datování a velkého časového rozptylu radiokarbonových dat nemůžeme s jistotou potvrdit, že k podobným trendům v populační dynamice docházelo i na Rynholci. Na druhou stranu velký časový rozptyl mezi stromy (přibližně 1700 let), svědčí o tom, že zde rostlo několik lesních populací. Průběh populační dynamiky stromů řízený hydrologickým režimem, jakožto hlavním disturbančním faktorem, tak nelze zcela vyloučit.

Populace RD6 rostla na rašeliništi v době přibližně 11071 – 10256 cal yr BP, tedy v období preboreálu (Starkel et al. 2013) a přežívala zde přibližně 300 let. Zahynula pravděpodobně také v důsledku zvýšení hladiny spodní vody, což je v souladu s výsledky makrozbytkové analýzy.

Závěry ohledně zániku stromů se mohou zdát zavádějící, jelikož se podkorní letokruh zachoval jen u šesti jedinců. Všechny stromy s podkorním letokruhem až na jednu výjimku (vzorek č. MT01081) vykazují v koncové fázi života stresové podmínky prostředí vyjádřené extrémně úzkými letokruhy (Obr. 21).



Obr. 21: Okraj kmene MT01104 včetně podkorního letokruhu.

U čtyř jedinců byl podkorní letokruh tvořen jarním dřevem. U zbylých dvou byl tvořen pouze jednou vrstvou buněk dřeva letního. Z toho lze soudit, že úhyn stromů mohl

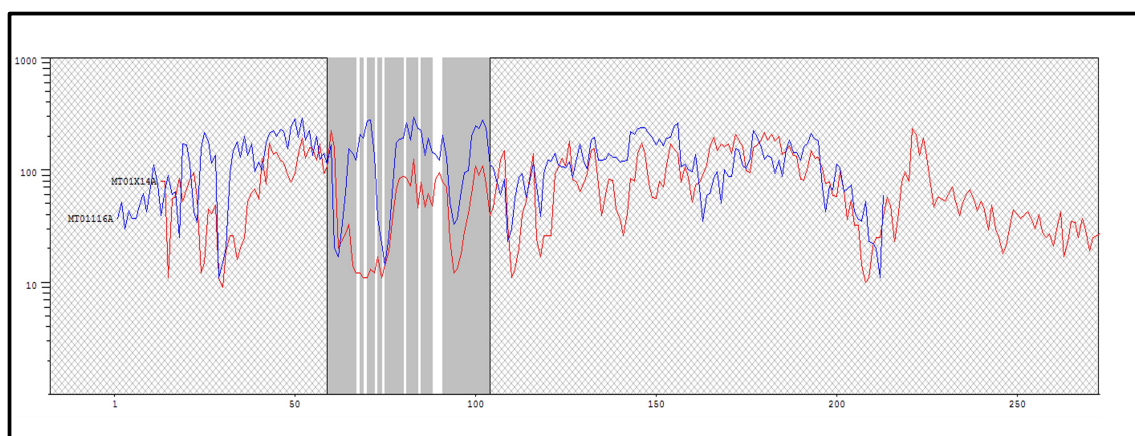
souviset s jarními záplavami, které přispěly k podstatnému zvýšení spodní hladiny vody. Zvýšená hladina vody se stala pro stromy natolik limitujícím faktorem, že se s extrémními podmínkami zamokřeného rašeliniště nedokázaly již déle vyrovnat a v důsledku paludifikace uhynuly. Ačkoliv přesný průběh zániku populací RD4 a RD6 a také ostatních stromů není možné rekonstruovat, skutečnost, že se v sedimentu zachovaly, zřetelně dokládá zvýšenou vodní hladinu (Gunnarson & Rydin 1999, Moir et al. 2010). Zvýšená hladina spodní vody vytváří anoxické podmínky, které zabraňují mikrobiálnímu rozkladu dřevní hmoty. Pokud by tedy stromy nezahynuly v důsledku zavodnění lokality, nemohly by se v sedimentu zakonzervovat.

Další doklady o významném vlivu hydrologických podmínek na růst stromů lze vyčíst z morfologie kmene a kořenového systému (Bauerochse 2006, Leuschner 2007, Eckstein 2009). Borovice, které rostou na minerálních půdách, mají rovný kmen a jejich kořenový systém je tvořen jedním hlavním kořenem, který zasahuje hluboko do půdy. Oproti tomu v silně podmáčeném substrátu je kmen borovice ohnutý, hlavní kořen je značně redukovaný a vytvářejí se mělké adventivní kořeny (Schweingruber 2007). Na Rynholci nebyla morfologie kořenového systému a ani kmenů během odběru vzorků nijak systematicky hodnocena. Nicméně ze zbylých pařezů a kmenů, které jsou stále na lokalitě přítomny, je patrné, že některé stromy rostly v zavodněném prostředí. Dokládá to jejich mělký kořenový systém tvořený množstvím adventivních kořenů (Obr. 22).



Obr. 22: Fotodokumentace kořenového systému

Na úrovni dlouhodobé variability růstových trendů vykazují obě chronologie RD4 i RD6 několik synchronních fází růstových depresí, které jsou pravděpodobně způsobeny zvýšenou hladinou spodní vody. Oproti tomu vysokofrekvenční variabilita letokruhových sérií dokládá, že růstová reakce se mezi stromy liší, o čemž svědčí i nízké hodnoty mezisériových korelačních koeficientů. Důvodem nízké korelace mezi letokruhovými sériemi jsou mikrostanovištní rozdíly v topografii a s ní spojené rozdíly v saturaci povrchových vrstvách rašeliny (Gunnarson & Rydin 1998). Na Obrázku 4 jsou znázorněny letokruhové série vzorku MT01X14 a MT01116 z chronologie RD6. Mezi 60. – 105. letokruhem na relativní časové ose vykazují vysokou jak vizuální tak i statistickou významnou míru podobnosti (TBP:4,62, Glk:80,4 p=0.01). V ostatních úsecích odrážejí letokruhové série podobný dlouhodobý trend, avšak jejich vysokofrekvenční růstová odezva je značně odlišná. To by mohlo být způsobeno právě mikrostanovištními rozdíly v topografii.



Obr. 23: Variabilita letokruhových sérií MT01X14 a MT01116

Vysokofrekvenční variabilita letokruhových sérií byla zaznamenána také v rámci jednoho stromu. S největší pravděpodobností souvisí s výskytem reakčního dřeva, které vzniká působením mechanického stresu (Schweingruber 2007, Speer 2010). Nestabilní substrát rašeliniště pravděpodobně vedl k ohýbání kmenů, které se snažily stromy kompenzovat tvorbou reakčního dřeva.

Růstová dynamika stromů na Rynholci byla podle doposavadních výsledků řízena především hydrologickým režimem. Moderní studie dokládají, že růstové reakce stromů na rašeliništích ve srovnání s těmi, které rostou na minerálním podloží, vykazují

slabší odpověď na variabilitu klimatických proměnných neboť je jejich růstová odezva současně řízena i variabilitou hladiny vodního sloupce (Freléchoux et al. 2000, Linderholm 2001, Linderholm et al. 2002). Slabá odpověď na klimatické podmínky společně s mikrostanovištní variabilitou povrchu rašeliniště jsou nejspíš hlavní příčinou malé úspěšnosti křížového datování a s ním související nízké spolehlivosti chronologií a mezisériových korelací.

Větrná disturbance

V úvahu přichází další faktor, který mohl mít vliv na dynamiku lesního porostu a způsobit zánik některých stromů, větrná disturbance. Jak již bylo výše zmíněno, stromy, které rostou na rašeliništích, tvoří mělký kořenový systém a jsou tudíž velmi náchylné na větrné události (Schweingruber 2007, Eckstein et al. 2009). Převážná většina stromů z Rynholce se zachovala *in situ* ve formě pařezů. Přibližně 15% z nich se v rašeliništi uchovalo ve formě ležících vývrátů, u kterých byl zachován kořenový systém a velká část kmene (Obr. 24). Tyto stromy mohly zahynout v důsledku větrné vichřice.



Obr. 24: Padlý strom se zachovanou částí kořenového systému i kmene

Vichřice ovšem nemusela být primární příčinou úhynu těchto jedinců. Je možné, že stromy ztratily stabilitu a vitalitu z důvodu výrazného zvýšení hladiny spodní vody na lokalitě, což následně vedlo k jejich zániku (Bauerochse et al. 2006).

Požáry

Oheň je významným disturbančním faktorem, který zachovává druhovou diverzitu a udržuje dlouhodobou stabilitu lesních ekosystémů (Zackrisson 1977, Bradshaw & Zackrisson 1990, Lageard et al. 2000, Niklasson et al. 2010, Novák et al. 2012).

O frekventovaném výskytu požárů na lokalitě svědčí požárové jizvy, tzv. *fire scar*. Ohněm poškozené místo na stromě je potenciaální branou pro vstup patogenů. Činností kambia dochází k tvorbě ochranného pletiva, tzv. kalus, které vytvořením jizvy poškozené místo zacelí (Schweingruber 1989). Analýza požárových jizev umožňuje určit přesný kalendářní rok, kdy se požár na dané lokalitě vyskytoval, což ji činí jednou z nejpřesnějších datovacích metod pro rekonstrukci požárových událostí v minulosti. Přítomnost uhlíků v různých typech sedimentárních záznamů jsou pouze nepřímým důkazem výskytu požáru, jelikož se uhlíkové partikule šíří na dlouhé vzdálenosti (Patterson et al. 1987). Oproti tomu požárové jizvy jsou jasným dokladem působení požáru *in situ*. Analýza jizev navíc umožňuje rekonstruovat i frekvenci a intenzitu požárů (Bradshaw & Zackrisson 1990, Chambers et al. 1997, Clear et al. 2014).

Požárové jizvy byly zaznamenány u bezmála 30% odebraných stromů. Je tedy patrné, že oheň byl jedním z hlavních disturbančních faktorů, který ovlivňoval růstovou dynamiku lesního porostu. U stromů, které byly zasaženy několika požáry, byl hodnocen časový interval mezi jednotlivými událostmi. Z těchto intervalů byl následně spočítán medián, který vedl k závěru, že k požárům docházelo na lokalitě přibližně každých 12 let. Synchronizované letokruhové série kompilující chronologii RD6 naznačují, že frekvence požárových událostí mohla být ještě mnohem vyšší. Mezi sériemi MT010X a MT01116 byl zaznamenán časový interval mezi požáry, který činil pouhý 1 rok. Tento závěr nemusí být ovšem zcela přesný a je zapotřebí brát v úvahu další faktory. Stromy, které jsou poškozeny ohněm po vegetační sezóně již netvoří dřevní buňky, které by začaly jizvu zarůstat. K tomuto procesu dochází až na jaře v následující sezóně. Zpožděné zarůstání jizvy tak může vést k nepřesnosti v datování požárových událostí (McBride 1983).

Většina ohněm zasažených stromů dosahovala v době požáru juvenilního stáří. Nejmladší jedinec měl pouhé dva roky. To může svědčit o tom, že požáry měly

ploškovitý charakter a jejich intenzita byla nízká. Další možné vysvětlení je, že požáry zasáhly jen koruny stromů a plameny nesestoupily tak nízko, aby zasáhly mladé jedince malého vzrůstu (Eckstein et al. 2009).

Požáry mají pozitivní vliv na růst stromů, které oheň přežily. Prosvětlují porost, čímž snižují vliv vnitrodruhové kompetice, a urychlují recyklaci živin v půdě (Fritts 1976). Mnohé studie subfossilních borovic z rašelinišť dokládají, že po požáru vskutku došlo k následnému růstovému uvolnění (Chambers et al. 1997, Eckstein et al. 2009, Lageard et al. 2010).

Podle vzoru (Lageard et al. 2010) bylo testováno, zda také stromy z Rynholce vykazují po požárové události růstové uvolnění. To se nepodařilo statisticky prokázat, ačkoliv více jak polovina stromů růstové uvolnění vykazovala. Může to být dáno tím, že jiný disturbanční faktor, pravděpodobně již několikrát zmiňovaný hydrologický režim, společně s významnou mikrostanovištní variabilitou měl majoritní vliv na růstovou dynamiku stromů.

5.3 Postglaciální vývoj vegetace

Jak probíhal postglaciální vývoj vegetace na rašeliništi? Je možné na základě výskytu specifických druhů rekonstruovat ekologické poměry na rašeliništi?

Následující kapitola pojednává o nástinu postglaciálního vývoje vegetace rašeliniště počínajícího mladším dyasem a konče atlantikem. Diskutovány jsou výsledky makrozbytkové i dendrochronologické analýzy, které jsou předmětem této práce, společně s výsledky pylové analýzy profilu lokalizovaného přibližně 300 metrů od nálezů subfossilních stromů, který zpracoval Pokorný (2003). Chronostratigrafické členění postglaciálního vývoje bylo zvoleno podle Starkel et al. (2013).

Mladší dryas (ca 12 600 – 11 500 cal yr BP)

Sedimentace zkoumaného profilu započala kolem 12600 cal yr BP a spadá do období chladného výkyvu poslední doby ledové, mladšího dryasu. V analyzovaném sedimentu je na základě extrapolace radiokarbonových dat toto období reprezentováno

hloubkou 100 – 80 cm. Sediment je tvořen slatinou. Báze má jílovitý charakter a obsahuje značné množství pyritových inkrustací. Přítomnost pyritu poukazuje na to, že by se mohlo jednat o sirnoželezitou slatinu (Dohnal et al. 1965). Nízký podíl organické hmoty na bázi profilu dokládají i výsledky LOI. Organická složka představuje pouhých 20%. Obsah organické hmoty směrem k vrcholu sedimentu nárůstá (60%) a jílovitá slatina přechází ve slatinu ostřicovou, ve které jsou patrné drobné úlomky dřev.

Mladší dryas je charakteristický náhlým a prudkým ochlazením klimatu, které trvalo téměř tisíc let a značně ovlivnilo chod celé severní polokoule. Rekonstruované průměrné červencové teploty dosahovaly v té době 12°C (Isarin & Bohncke 1999). Navzdory chladné oscilace mnohé studie dokládají, že se již během koncové fáze posledního glaciálu začíná na území střední Evropy šířit lesní vegetace. Potvrzují to například nálezy subfosilního borového lesa z Reichwaldu čítající na 1800 stromů (Friedrich et al. 2001b).

Podle výsledků pylové analýzy dominovaly na lokalitě borovice a břízy. Lokální výskyt borovice potvrzují i nálezy stromů. Nejstarší jedinec byl datován do období přibližně 11959 – 11403 cal yr BP. Během tohoto období však patrně neměly borovice na stanovišti velké zastoupení. K dispozici máme pouze jedno radiokarbonové datum stromu, které dokládá její lokální výskyt během konce mladšího dryasu. Na tento radiokarbonově datovaný strom byly prostřednictvím křížového datování časově ukotveni další tři jedinci, ale výsledky datování nepotvrzují výskyt dalších jedinců na lokalitě. Lesní porost byl patrně řídký. To dokládají také výsledky pylové analýzy. Na lokalitě byly hojně zastoupeny světlomilné taxony jako jsou *Artemisia*, *Cichoroideae*, *Chenopodiaceae* a *Cruciferae*. V pylovém diagramu jsou také zastoupeny i taxony, které indikují vlhkomilná společenstva, *Filipendula* a *Cyperaceae*. Vlhká stanoviště indikují i nálezy makrozbytků, ve kterých dominuje *Carex rostrata*. Tento druh ostřice roste na oligotrofních až mezotrofních rašeliništích s hladinou vody při povrchu půdy nebo i těsně nad ní. Nesnáší eutrofizaci ani silné kolísání vodního režimu (Řepka & Grulich 2014). Živinami chudé a kyselé stanoviště s pH 5.5 – 7.3 indikují také druhy *Eriophorum vaginatum* a *Comarum palustre* (Ingrouille 1995). Z dřevin byly v sedimentu nalezeny ve velmi nízkém počtu plody bříz (*Betula pendula/pubescens*, *Betula nana/hunilis*) a jedno semeno borovice (*Pinus* sp.).

Vegetace rašeliniště měla patrně ostrůvkovitý charakter v podobě malých kopečků a mělkých prohlubní. Vyvýšená terestrická místa, tzv. bulvy, představovala ideální stanoviště pro uchycení stromů a to díky tomu, že udržují optimální teplotu a vlhkost pro klíčení semen (Ohlson & Zackrisson 1992). Bulvy byly kolonizovány prvními populacemi borovic a bříz. V zatopených prohlubních, tzv. šlencích, se vyskytovala slatinotvorná vegetace reprezentována taxony vyžadující vysokou hladinu spodní vody.

Preboreál (ca 11500 – 10200 cal yr BP)

Stratigrafický záznam reprezentuje počátek holocénu (preboreál) v hloubce 80 – 45 cm. Sediment je tvořen rozloženou slatinou s 60% podílem organické hmoty, ve které je zachováno velké množství větších větviček a dřevních částí.

Začátek holocénu je charakteristický rapidním oteplením klimatu (Ralska-Jasiewiczowa et al. 2003). Rekonstruované průměrné červencové teploty dosahovaly 14°C (Samartin et al. 2012). V souvislosti se zlepšením klimatických podmínek dochází ke kontinuálnímu šíření lesního společenstva a společně s ním k ústupu světlomilné vegetace (Ložek 2007).

Expanze lesního porostu je patrná i na Rynholci. Většina radiokarbonově datovaných stromů časově odpovídá právě období preboreálu. Přítomnost lesního porostu dokládají také bohaté nálezy sklerocií *Cenococcum geophilum*. Jedná se o ektomykorhizní houbu, která je typická pro lesní porosty (Fernandeza et al. 2013). Některé studie zmiňují, že se vyskytuje i na vysychajících rašeliništích (Feurdean & Bennike 2008).

Kořeny stromů snižují vlhkost povrchových vrstev rašeliny (Boggie 1972). Zvýšené teploty charakteristické pro toto období mohly vést k urychlení evapotranspirace, čímž mohly stromy významně přispět k vysušování povrchu rašeliniště. To by vysvětlovalo pokles nálezů *Carex rostrata* v sedimentu, která pro svůj růst vysokou hladinu spodní vody vyžaduje (Řepka & Grulich 2014). *Carex rostrata* je světlomilný druh, který sice může růst v polostínu, ale nikoliv v zástínu. K jejímu úbytku tak mohlo dojít rovněž v důsledku zapojení stromového patra.

Nálezy subfosilních stromů a množství větviček zachovaných v sedimentu

svědčí o tom, že během tohoto období měly borovice na stanovišti vůdčí postavení. Zarážející je, že během rozboru zkoumaného profilu nebyla nalezena žádná semena borovic (až na jednu výjimku v mladším dryasu). Možným důvodem absence semen borovice by mohla být jejich predace. Některé studie (Nystrand & Granström 2000) dokládají pozitivní korelaci mezi predací semen *Pinus sylvestris* a výskytem specifických druhů střevlíků, kteří tato semena požírají. Ve vrstvách sedimentu, které reprezentují období existence lesa na lokalitě, se vyskytují fragmenty tělních částí brouků. Mohlo by se jednat o střevlíky, ale jelikož se zachovaly pouze zlomky není možné s jistotou určit, který druh tyto nálezy reprezentují (Jůzová, pers.comm.).

V přechodové zóně s boreálem (45-50 cm) se vyskytuje hiát. Hiát pravděpodobně souvisí s dominantní rolí lesního porostu na rašeliništi a jeho vlivu na půdní horizont. Kořeny stromů provzdušňují organický substrát, čímž dochází k jeho mineralizaci a následnému rozkladu zbytků organismů v něm uchovaných (Pokorný 2000), což také mohlo vést k absenci makrozbytkových nálezů borovice. Jediný nález, který zůstal v této vrstvě zachován, je jehlice smrku. Jehlice je ovšem velmi dobře zachovalá, což svědčí o recentní kontaminaci (Žáčková, pers. comm.).

Boreál (ca 10200 – 9600 cal yr BP)

Boreální období zachycuje sediment přibližně v hloubce 45 – 20 cm. Sediment tvoří rozložená slatina s kouskami dřeva, jejichž výskyt směrem k vrcholu zóny doznívá. Podíl organické hmoty tvoří 60%.

Kontinuální křivky v pylovém záznamu dokládají, že během boreálu stále dominuje borovice a do oblasti se dále šíří také náročnější dřeviny společenstva tzv. smíšených doubrav *Quercetum mixtum* (*Tilia* sp., *Quercus* sp., *Ulmus* sp., *Fraxinus* sp.). Pro oblast centrální Evropy je běžné, že během boreálu dochází k nahrazení borových lesů společenstvem listnatých lesů (Friedrich et al. 2004). Výsledky makrozbytkové analýzy však lokální výskyt těchto dřevin nepotvrzují. Nálezy stromů vypovídají o dominantním zastoupení borovice na rašeliništi. V úvahu přichází několik možností, které by mohly dominantní postavení borovice na rašeliništi vysvětlit.

Jednou z nich může být zamokřený substrát rašeliniště. Extrémní povrch rašeliniště významně ovlivněný kulminací hladiny spodní vody nebyl příznivý

pro obsazení stanoviště živinově náročnějšími druhy listnatých lesů, které by jinak na optimálním stanovišti kompetičně slabou, ale ekologicky plastickou borovici vytlačily.

Další možnou příčinou vůdčího postavení borovice na lokalitě by mohly být požárové disturbance. Například studie Nováka et al. (2012) vysvětlují kontinuální výskyt borových lesů od časného holocénu až po dnešek na Dokesku jako cyklickou sukcesii, která je udržována požárovou dynamikou. Lokální požáry na lokalitě v tomto období dokládají jak makroskopické uhlíky v sedimentu tak i požárové jizvy zaznamenané na stromech. Dalším dokladem o významné vlivu požárů na strukturu vegetace je relativně nízké zastoupení lísky v pylovém diagramu, která v jiných sedimentárních záznamech obvykle dosahuje svého boreálního maxima (Pokorný 2003) a to z důvodu, že krajina v době boreálu měla otevřený charakter, což umožnilo světlomilné *Corylus* sp. prosadit se ve vegetaci.

Ve druhé polovině tohoto období dochází k významným změnám ve druhovém složení vegetačního krytu. Dochází k úhynu posledních borovic, které doposud obývaly nehostinné a extrémní prostředí rašeliniště. S tím souvisí i absence sklerocií mykorhizní houby *Cenococcum geophilum*, která indikuje přítomnost lesního porostu (Fernandez et al. 2013). K úhynu stromů došlo pravděpodobně v důsledku zvlhčení klimatu, které vedlo k podstatnému zvýšení hladiny. Zvýšenou hladinu vody na rašeliništi indikují také nálezy taxonů reprezentující mokřadní společenstvo. V této části sedimentu dominují taxony, které vyžadují vysokou hladinu spodní vody, jako je *Typha latifolia/angustifolia*, *Carex diandra*, *Carex pseudocyperus*. Tyto taxony jsou typické pro mezotrofní až eutrofní slatinné mokřady (Řepka & Grulich 2014). V porovnání s mladším dryasem, kdy převažovaly oligotrofní druhy, došlo v tomto období k navýšení obsahu živin v půdě. Eutrofizace stanoviště by mohla souviset s frekventovaným výskytem požárů na lokalitě, které se významně podílejí na recyklaci živin v půdě (Certini 2005). Výskyt požárů dokládají uhlíky nalezené v sedimentu i požárové jizvy na kmenech stromů, které v předešlém období mladšího dryasu zaznamenané nebyly.

Atlantik (ca 9600 - 8400 cal yr BP)

Pro toto období je charakteristické teplé a vlhké klima s vyrovnaným klimatickým chodem oceánského typu. Podle různých ukazatelů byly teploty v průběhu vegetačního období o 2-3°C vyšší než dnes (Ložek 2007).

Příznivé klimatické podmínky vedly k dominantnímu postavení společenstva smíšených doubrav v regionální vegetaci, o čemž svědčí výsledky pylové analýzy. Podle analýzy rostlinných makrozbytků měla lokální vegetace rašeliniště odlišný charakter.

Období atlantiku je ve stratigrafickém záznamu zachyceno v nejsvrchnější části neodtěžených vrstev rašeliny (přibližně 20 cm). V těchto vrstvách nebyly zaznamenány žádné mega- ani makrofosilní evidence, které by dokládaly lokální výskyt lesního porostu. Sporadické nálezy plodů *Betula pendula/pubescens* vedou k závěru, že na rašeliništi sice ještě přežívaly břízy, které snesou podmaččenější substrát než borovice (Chytrý 2012), jejich výskyt ovšem směrem k vrcholu sedimentu doznívá.

V sedimentu byla hojně zastoupena semena *Cladium mariscus* (mařice pilovitá), která indikuje vysokou hladinu spodní vody. Mařice pilovitá vyžaduje pro svůj růst trvalé zamokření. Hladina spodní vody nesmí klesnout pod 15 cm, ačkoliv během letního období snáší i krátkodobý pokles hladiny (Conway 1942). *Cladium mariscus* je světlomilný druh s širokou ekologickou amplitudou. Těžištěm jejího výskytu jsou vápníkem bohaté mokřady (Galka & Tobolski 2012). Nejedná se o striktně bazofilní druh, ale spíše vyžaduje soli inhibující dostupnost ostatních živin (Bernardová 2009, Pokorný 2010).

Ve vrcholové části sedimentu se objevují nálezy semen *Menyanthes trifoliata*. Tento druh roste na trvale zamokřených stanovištích, kde dosahuje hladina spodní vody až k substrátu nebo i těsně nad ním (Hewett 1964).

Výsledky makrozbytkové analýzy dokládají, že během atlantiku dominovalo ve vegetaci mokřadní slatinotvorné společenstvo reprezentované druhy *Cladium mariscus*, *Menyanthes trifoliata* a *Carex diandra*. Patrně to souvisí s již výše zmíněným zvlhčením klimatu, které vedlo ke značnému zavodnění rašeliniště.

6. Závěr

Nálezy subfossilních stromů v rašelinném sedimentu umožnily prostřednictvím radiokarbonového a křížového datování určit přibližné časové období výskytu lesního porostu na Rynholci. Analýzou šířek letokruhů a jejich růstových anomálií bylo možné nastínit disturbanční historii a zjistit potencionální příčinu zániku stromů. Sedimentární záznam odebraný v těsné blízkosti nalezených stromů poskytl obraz o průběhu postglaciálního vývoje rašeliniště. Tento záznam zasahoval pouze do období atlantiku, jelikož byly mladší vrstvy rašeliny odtěženy. Propojení obou metod umožnilo zpřesnit rekonstrukci vývoje vegetačního krytu a změn ekologických podmínek na rašeliništi v časovém období od mladšího dryasu až po atlantik.

První stromy z chronologie RD4 začaly kolonizovat rašeliniště v časovém rozmezí přibližně 12000 – 11400 cal yr BP. Podle výsledků křížového datování přežila populace RD4 na lokalitě 200 let. K expanzi lesního porostu došlo o přibližně 300 let později 11000 – 10300 cal yr BP, o čemž svědčí radiokarbonově datované stromy z chronologie RD6 a další jedinci.

Hlavní disturbanční faktor, který řídil růstovou dynamiku stromů byl s největší pravděpodobností hydrologický režim, který byl do značné míry ovlivňován mikrostanovištními rozdíly v topografii. Frekventovaný výskyt požárů byl identifikován jako další významný faktor, který se podílel na vývoji zkoumaného lesního porostu. Celkem bylo zaznamenáno 29 požárových událostí v podobě jizev na kmenech 23 stromů. Pravděpodobná příčina zániku stromů byla zvýšená hladina spodní vody na rašeliništi. Dokládá to stresová reakce v koncové fázi života stromů se zachovaným podkorním letokruhem. V souladu s tímto závěrem jsou i výsledky makrozbytkové analýzy.

V průběhu mladšího dryasu se postupně začal akumulovat slatinný sediment a krátce poté bylo rašeliniště kolonizováno prvními borovicemi a břízami. Povrch rašeliniště byl v té době zřejmě značně heterogenní. Vyvýšená sušší místa kolonizovaly stromy, oproti tomu na vlhčích místech rostly mokřadní druhy reprezentované zástupci *Carex rostrata*, *Eriophorum vaginatum*, *Comarum palustre*.

Preboreální období bylo charakteristické dominantním postavením *Pinus*

sylvestris a ústupem mokřadní vegetace. Změna ve vegetačním krytu byla pravděpodobně způsobena dočasným snížením vodní hladiny a částečným vyschnutím povrchových vrstev rašeliny v důsledku oteplení.

Začátkem boreálu mělo lesní společenstvo na rašeliništi stále vůdčí postavení, které postupem času doznívá. Pro toto období byl charakteristický frekventovaný výskyt požárů. Dokládají to, nálezy makroskopických uhlíků v sedimentu i požárové jizvy na stromech. Ve druhé polovině boreálu došlo k převratným změnám ve druhovém složení. Poslední stromy uhynuly a dominantního postavení na rašeliništi se ujala mokřadní vegetace (*Typha latifolia/angustifolia*, *Carex diandra*, *Carex pseudocyperus*). Úhyn stromů tak patrně souvisel se zvýšením spodní hladiny vody.

Poslední zachované vrstvy rašeliny zachycovaly období atlantiku. V té době dominovalo na rašeliništi mokřadní společenstvo. V sedimentu byly zaznamenány druhy, které indikují vysokou hladinu spodní vody (*Carex diandra*, *Cladium mariscus*, *Menyanthes trifoliata*). Zavodnění rašeliniště pravděpodobně souviselo se zvlhčením klimatu, které je pro toto období typické.

Seznam citované literatury

- Baillie, D. M., Pilcher, J. R. (1973): A simple cross-dating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33, s. 7 - 14.
- Bauerochse, A., Leuschner, B., Leuschner, H. H., (2006): Moorhölzer und Archäologie-umweltgeschichtliche und siedlungsarchäologische Befunde. *Berichte zur Denkmalpflege in Niedersachsen* 26, s. 40 - 45.
- Becker, B. (1993): An 11,000-year German oak and pine dendrochronology for radiocarbon calibration. *Radiocarbon* 35 (1), s. 201–13.
- Berggren, G. (1969): Atlas of Seeds and Small Fruits of Northwest-European Plant Species (Sweden, Norway, Denmark, East Fennoscandia and Iceland) with Morphological Descriptions. Swedish National Science Research Council, Stockholm.
- Bernardová, A. (2009): Paleoekologická studie prameniště v centru starosídelní oblasti. Diplomová práce. Depon in: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Birks, H. H., Ammann, B. (2000): Two terrestrial records of rapid climatic change during the glacial - Holocene transition (14,000 - 9,000 calendar years B.P.) from Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, s. 1390 - 1394.
- Birks, H. H., Birks, H. J. B. (2000): Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of biogeography*, 27(1), s. 31 - 35.
- Blaauw, M. (2010): Methods and code for “classical” age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, 5(5), s. 512 - 518.
- Boggie R. (1972): Effect of water-table height on root development of *Pinus contorta* on deep peat in Scotland. *Oikos* 23, s. 304 - 312.
- Bradshaw, R. H. W., Zackrisson, O., 1990. A two thousand year eastern Finland from the fifteenth century AD - the poshistory of a northern Swedish boreal forest stand. *Journal of Vegetation Science* 1, s. 519 – 528.
- Břízová, E. (1999): Počátky pozdněglaciální a holocénní vegetace u Rynholce. In: Kolbek, J. et al. (ed.), *Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko*. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. Academia, Praha, s. 27-34.
- Cappers, R. T. J., Bekker, R. M., Jans, J. E. A. (2006): *Digitale Zadenatlas van*

- Nederland. Groningen Archaeological Studies, Vol. 4. Barkhuis Publishing & Groningen University Library.
- Certini, G. (2005): Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143, s. 1-10.
- Chambers, F.M., Lageard, J.G.A., Boswijk, G., Thomas, P.A., Edwards, K.J., Hillam, J., (1997): Dating prehistoric bog-fires in northern England to calendar years by long-distance cross-matching of pine chronologies. *Journal of Quaternary Science* 12, s. 253 - 256.
- Chytrý, M. (2012): Vegetation of the Czech Republic: diversity, ecology, history and dynamics. *Preslia* 84, s. 427–504.
- Clear, J. L., Molinari, Ch., Bradshaw, R. H. W. (2014): Holocene fire in Fennoscandia and Denmark. *International Journal of Wildland Fire* 23, 781 – 789.
- Conway, V. M. (1942): *Cladium mariscus*. *The Journal of Ecology*, 30(1), 211-216.
- Cook E. R. (1985): A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Dissertation, The University of Arizona, Tucson, s. 171.
- Cook, E. R., Kairiukstis, L. A. (1990): Methods of dendrochronology: applications in the environmental science. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, s. 146.
- Demek, J. (1987, ed.): Hory a nížiny. Zeměpisný lexikon ČSR. Academia, Praha, s. 77 – 78.
- Dohnal, Z., Kunst, M., Mejstřík, V., Raučina, Š., Vydra, V. (1965): Československá rašeliniště a slatiniště. Československá akademie věd, s. 19.
- Dudová, L., Hájková, P., Buchtová, H., Opravilová, V. (2013): Formation, succession and landscape history of Central-European summit raised bogs: A multiproxy study from the Hrubý Jeseník Mountains. *The Holocene*, 23(2), s. 230 - 242.
- Eckstein, D., Bauch, J. (1969): Beitrag zur rationalisierung eines dendrochronologischen verfahrens und zur Analyse seiner aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliche Centralblatt* 88, 230–250.
- Eckstein, J., Leuschner, H.H., Bauerochse, A., Sass-Klaassen, U. (2009): Subfossil bog-pine horizons document climate and ecosystem changes during the Mid-Holocene. *Dendrochronologia* 27, s. 129–146.*

- Eckstein, J., Leuschner, H.H., Giesecke, T., Shumilovskikh, L., Bauerochse, A. (2010): Dendroecological investigations at Venner Moor (northwest Germany) document climatedriven woodland dynamics and mire development in the period 2450– 2050 BC. *The Holocene* 20, s. 231–244.
- Edvardsson, J., Leuschner, H. H., Linderson, H., Linderholm, H. W., Hammarlund, D. (2012a): South Swedish bog pines as indicators of Mid-Holocene climate variability. *Dendrochronologia* 30, s. 93 - 103.
- Edvardsson, J., Linderson, H., Rundgren, M., Hammarlund, D. (2012b) Holocene peatland development and hydrological variability inferred from bog-pine dendrochronology and peat stratigraphy - A case study from southern Sweden. *Journal of Quaternary Science* 27, s. 553 – 563.
- Edvardsson, J., Poska, A., Van der Putten, N., Rundgren, M., Linderson, H., Hammarlund, D. (2014): Late-Holocene expansion of a South Swedish peatland and its impact on marginal ecosystems: Evidence from dendrochronology, peat stratigraphy and palaeobotanical data. *The Holocene* 24(4), s. 466 – 476.
- Faegri, K., Iversen, J. (1989): (Fourth Edition by K. Faegri, P.E. Kaland, and K. Krzywinski) Textbook of Pollen Analysis. John Wiley & Sons New York, s. 44.
- Fernandez, CH. W., McCormack, M. L., Hild, J. M., Pritchard, S. G., Koide, R. T. (2013): On the persistence of Cenococcum geophilum ectomycorrhizas and its implications for forest carbon and nutrient cycles. *Soil Biology and Biochemistry* 65, s. 141 – 143.
- Firbas, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich Alpen. Fischer Verlag, Jena. *
- Freléhoux, F., Buttler, A., Schweingruber, F. H., Gobat, J.-M. (2000): Stand structure, invasion and growth dynamics of bog pine (*Pinus uncinata* var. *rotundata*) in relation to peat cutting and drainage in the Jura Mountains, Switzerland, *Canadian Journal of Forest Research* 30, s. 1114–1126.
- Friedrich, M., Knipping, M., von der Kroft, P., Renno, A., Ullrich, O., Vollbrecht, J. (2001b): Ein Wald am Ende der letzten Eiszeit. Untersuchungen zur Besiedelungs-, Landschafts- und Vegetationsentwicklung an einem verlandeten See im Tagebau Reichwalde, Niederschlesischer Oberlausitzkreis.

Arbeits- und Forschungsberichte zur sächsischen Bodendenkmalpflege 43,
s. 21 – 94.

- Friedrich, M., Remmele, S., Kromer, B., Hofmann, J., Spurk, M., Kaiser, K.F., Orsel, C., Küppers, M. (2004): The 12,460 year Hohenheim oak and pine tree-ring chronology from Central Europe - a unique annual record for radiocarbon calibration and paleo-environment reconstructions. *Radiocarbon* 46 (3), s. 1111 – 1122.
- Fritts H. C. (1976): *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, New York, San Francisco, s. 27.
- Galimberti, M., Ramsey, C. B., Manning, S. W. (2004): Wiggle match dating of tree-ring sequences. *Radiocarbon* (46), s. 917 – 924.
- Gałka, M., & Tobolski, K. (2012). Palaeoecological studies on the decline of *Cladium mariscus* (Cyperaceae) in NE Poland. *Annales Botanici Fennici* 49(5), s. 305 – 318.
- Grimm, E. C. (2011): TILIA 1.7. 16. Illinois state museum, Springfield.
- Gunnarsson, U., Rydin, H. (1998): Demography and recruitment of Scots pine on raised bog in eastern Sweden and relationship to microhabitat differentiation. *Wetlands* 18, s. 133– 141.
- Gunnarson, B. E. (1999): A 200-Year Tree-Ring Chronology of Pine from a Raised Bog in Sweden: Implication for Climate Change? *Geografiska Annaler* 81 (3), s. 421 – 430.
- Gunnarson, B. E., Borgmark, A., Wastegård, S. (2003): Holocene humidity fluctuations in Sweden inferred from dendrochronology and peat stratigraphy. *Boreas* 32, s. 347 - 360.
- Heiri, O., Lotter, A. F., Lemcke, G. (2001): Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 25(1), s. 101 - 110.
- Hewett, D. G. (1964): *Menyanthes Trifoliata* L. *Journal of Ecology* 52 (3), s. 723 – 735.
- Isarin, R. F., Bohncke, S. J. (1999). Mean July temperatures during the Younger Dryas in northwestern and central Europe as inferred from climate indicator plant species. *Quaternary Research*, 51(2), s. 158 - 173.

- Holmes, R.L. (1983): Computer-assisted quality control in tree-ring data and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43, s. 69–78.
- Hulík, L. (2008): Virtuální rekonstrukce archeologické lokality. Bakalářská práce.
- Ingrouille, M. (1995): Historical Ecology of the British Flora. Chapman and Hall, s. 150.
- Isarin, R. F., & Bohncke, S. J. (1999). Mean July temperatures during the Younger Dryas in northwestern and central Europe as inferred from climate indicator plant species. *Quaternary Research*, 51(2), s. 158 - 173.
- Kaiser, K., F., Friedrich, M., Miramont, C., Kromer, B., Sgier, M., Schaub, M., Boeren, I., Remmele, S., Talamo, S., Guibal, F., Sivan, O. (2012): Challenging process to make the Lateglacial tree-ring chronologies from Europe absolute - an inventory. *Quaternary Science Reviews* 36, s. 78 – 90.
- Kolář, T., Rybníček, M. (2011): Dendrochronological and radiocarbon dating of subfossil wood from the Morava river basin. *Geochronometria* 38(2), s.155-161.
- Kolář, T., Kyncl, T., Rybníček, M. (2012): Oak chronology development in the Czech Republic and its teleconnection on a European scale. *Dendrochronologia* 30, s. 243-248.
- Kolbek, J. a kolektiv (ed.) (1999): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. Academia, Praha, s. 7.
- Konček, M. (1968): Charakteristika klimatických oblastí. In: Československá vlastivěda I, Praha, Příroda 1 s. 523 – 531.
- Konvalinková, P., Prach, K. (2010): Spontaneous succession of vegetation in mined peatlands: a multi-site study. *Preslia* 82, s. 423 – 435.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirschner, J., Štěpánek J. (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.
- Lageard, J. G. A., Thomas, P. A., Chambers, F. M. (2010): Using fire scars and growth release in subfossil Scots pine to reconstruct prehistoric fires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164, s. 87–99.
- Lang, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. G. Fischer, Jena, s. 462. *
- Leuschner, H.H., Spurk, M., Baillie, M., Jansma, E. (2000): Stand Dynamics of Prehistoric Oak Forests Derived from Dendrochronologically Dated Subfossil

- Trunks from Bogs and Riverine Sediments in Europe. *GeoLines*, s. 118 - 121.
- Leuschner, H.H., Sass-Klaassen, U., Jansma, E., Baillie, M.G.L., Spurk, M. (2002): Subfossil European bog oaks: population dynamics and long-term growth depressions as indicators of changes of changes in the Holocene hydro-regime and climate. *The Holocene* 12, s.695-706.
- Leuschner, H.H., Bauerochse, A. & Metzler, A. (2007): Environmental change, bog history and human impact around 2900 B.C. in NW Germany – preliminary results from a dendroecological study of a sub-fossil pine woodland at Campemoor, Duřmmer Basin. *Vegetation History and Archaeobotany* 16, s. 183 – 195.
- Linderholm, H. W., Moberg, A., Grudd, H. (2002): Peatland pines as climate indicators? - A regional comparison of the climatic influence on Scots pine growth in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 32, s. 1400 – 1410.
- Linderholm, H. W. (2001): Climate influence on Scots pine growth on dry and wet soils in the central Scandinavian mountains, interpreted from tree-ring widths. *Silvia Fennica* 35, s. 415 - 424.
- Lořek, V. (2007): Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán.
- Lořek, V., Źák, K. (2011): Sedimenty terciéru a kvartéru a geomorfologický vývoj na Křivoklátsku. *Bohemia centralis* 31, Praha, s. 49 – 94.
- McBride, J. R. (1983): Analysis of tree rings and fire scars to establish fire history. *Tree-ring bulletin* 43, s. 51 – 67.
- McVean, D.N. (1963): Ecology of Scots pine in the Scottish Highlands. *Journal of Ecology* 51, s. 671 - 686 .
- Mighall, T.M. Lagueard, J.G.A. Chambers, F.M. Field, M.H. Mahi, P. (2004): Mineral deficiency and the presence of *Pinus sylvestris* on mires during the midto late Holocene: palaeoecological data from Cadogan's Bog, Mizen Peninsula, Co. Cork, southwest Ireland. *The Holocene* 14, s. 95 – 109.
- Moir, A. K., Leroy, S. A. G., Brown, D., Collins, P. E. F. (2010): Dendrochronological evidence for a lower water-table on peatland around 3200 - 3000 BC from subfossil pine in northern Scotland. *The Holocene* 20(6), s. 931 – 942.
- Neuhäuslová, Z., Blařková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek,

- J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Sádlo, J. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, s. 341.
- Niklasson, M., Zin, E., Zielonka, T., Feijen, M., Korczyk, A.F., Churski, M., Samojlik, T., Jedrzejewska, B., Gutowski, J. M., Brzeziecki B. (2010): A 350-year tree-ring fire record from Białowieza Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology* 98, s. 1319 – 1329.
- Novák, J., Sádlo, J., Svobodová-Svitavská, H. (2012): Unusual vegetation stability in a lowland pine forest area (Doksy region, Czech Republic). *The Holocene*, s. 1 - 9.
- Nystrand, O., Gränstrom, A. (2000): Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedlings in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging. *Journal of Applied Ecology* 3, s. 449 – 463.
- Ohlson, M., Zackrisson, O. (1992): Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 22, s. 1869 – 1877.
- Patterson, W. A., Edwards, K. J., Maguire D. J. (1987): Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quaternary Science Review* 6, s. 3-23.
- Pilcher, J. R., Baillie, M. G. L., Brown, D. M., McCormac, F. G., MacSweeney, P. B., McLawrence, A. S. (1995): Dendrochronology of subfossil pine in the north of Ireland. *Journal of Ecology* 83, s. 665 - 672.
- Pokorný, P., Klimešová, J., Klimeš, L. (2000): Late holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr: A case study from eastern Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 35, s. 43 – 58.
- Pokorný, P. (2003): Rynholec: Nová sonda do postglaciálního vývoje vegetace na severním pomezí Křivoklátska. In: Kolbek, J. *et al.* (ed.), Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 3. Společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů. Academia, Praha, s. 11-18.
- Pokorný, P., Sádlo, J., & Bernardová, A. (2010). Holocene history of *Cladium mariscus* (L.) Pohl in the Czech Republic. Implications for species population dynamics and palaeoecology. *Acta Palaeobotanica*, 50(1), s. 65 - 76.
- Pokorný, P. (2011): Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí.

- Dokořán, Praha, s. 159 – 160.
- Puchmajerová, M. (1948): Rašeliniště na Rakovnicku. Praha, s. 78 – 95. *
- Pukiene, R. (2003): Sub-fossil oak timbers from the Mid Holocene as an evidence for Lithuanian forest history. *Baltic Forestry* 9(2):71–75.
- Quitt, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. Academia, *Studia Geographica* 16, GÚ ČSAV v Brně, s. 73.
- Ralska-Jasiewiczowa, M., Goslar T., Rózański, K., Wacnik, A., Czernik, J., Chóst, L. (2003): Very fast environmental changes at the Pleistocene/Holocene boundary, recorded in laminated sediments of Lake Gościa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193, s. 225 - 247.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., Buck, C. E., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T. J., Hoffmann, D. L., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kaiser, K. F., Kromer, B., Manning, S. W., Niu, M., Reimer, R. W., Richards, D. A., Scott, E. M., Southon, J. R., Staff, R. A., Turney, C. S. M., van der Plicht, J. (2013): IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55(4), s. 1869 – 1887.
- Rudolph, K. (1929): Die bisherigen Ergebnisse der botanischen Mooruntersuchungen in Böhmen. Dresden, s. 1 – 180.
- Rybníčková, E., Rybníček, K. (1999): Pylové analýzy ze severozápadní části Křivoklátska. In: Kolbek, J. et al. (ed.), *Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva*. Academia, Praha, s. 17-26.
- Rybníček, M. (2003): Sestavení dendrochronologických standardu pro mesto Brno. Diplomová práce. Depo in: MZLU v Brně.
- Rybníček, M., Kyncl, T., Gryc, V., Přemyslovská, E., Vavřík, H., (2008): Building of the oak standard chronology for the Czech Republic. In: Elferts, D., Brumelis, G., Gartner, H., Helle, G., Schleser, G. (Eds.), *TRACE-Tree Rings in Archaeology Climatology and Ecology*, vol. 6. Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2007. Riga, Latvia. GeoForschungZentrum Potsdam, Potsdam, s. 128–134.

- Řepka, R., Grulich, V. (2014): Ostřice České republiky, Praha: Lesnická práce.
- Salonen, V. (1987): Relationship between the seed rain and establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarctic ecology* 19, s. 171 – 174.
- Samartin, S., Heiri, O., Vescovi, E., Brook, S. J., Tinner, W. (2013): Lateglacial and early Holocene summer temperatures in the southern Swiss Alps reconstructed using fossil chironomids. *Journal of Quaternary Science* 27(3), s. 279 - 289.
- Sass-Klassen, U., Hanraets, E. (2006): Woodlands in the past—The excavation of wetland woods at Zwolle-Sadshagen (the Netherlands): Growth pattern and population dynamics of oak and ash. *Netherlands Journal of Geosciences* 85(1): s. 61 - 71.
- Schaub, M., Kaiser, K.F., Frank, D.C., Buentgen, U., Kromer, B., Talamo, S., (2008a): Environmental change during the Allerod and Younger Dryas reconstructed from tree-ring data. *Boreas* 37, s. 74 – 86.
- Schweingruber, F. H. (1989): Tree Rings. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, s. 206.
- Schweingruber, F. H. (2007): Wood structure and environment. Berlin, Heidelberg, New York, NY, USA: Springer-Verlag, s. 94.
- SCIEM (2007): PAST 4, Personal Analysis System for Treering Research. Available at www.sciem.com Accessed March 2012.
- Sitenský, F. (1891): Über die Torfmoore Böhmens. Praha, s. 386. *
- Speer, J. (2010): Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press, Tuscon, s. 107, 333.
- Spurk, M., Friedrich, M., Hofmann, J., Remmele, S., Frenzel, B., Leuschner, H. H., Kromer, B. (1998): Revisions and extensions of the Hohenheim oak and pine chronologies - new evidence about the timing of the Younger Dryas/Preboreal transition. *Radiocarbon* 40(3), s. 1107 – 1116.
- Starkel, L., Michczyńska, D. J., Krapiec, M., Margielewski, W., Nalepka, D., Pazdur, A. (2013): Progress in the Holocene chrono-climatostratigraphy of Polish territory. *Geochronometria* 40 (1), s. 1-21.
- Velichkevich, F. Y., Zastawniak, E. (2006): Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 1—Pteridophytes and

Monocotyledons. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Vesecký, A. (1961): Podnebí Československé socialistické republiky. Tabulky. Hydrometeorologický ústav, Praha.

Vitas, A. (2009): Dendrochronological analysis of subfossil *Fraxinus* and *Quercus* wood excavated from the Kegai mire in Lithuania. *Baltic Forestry* 15(1), s. 41 - 45.

Zackrisson, O. (1977): Influences of forest fires on the northern on Swedish boreal forest. *Oikos* 29, s. 22 – 32.

Internetové zdroje

<http://www.fieldmap.cz>

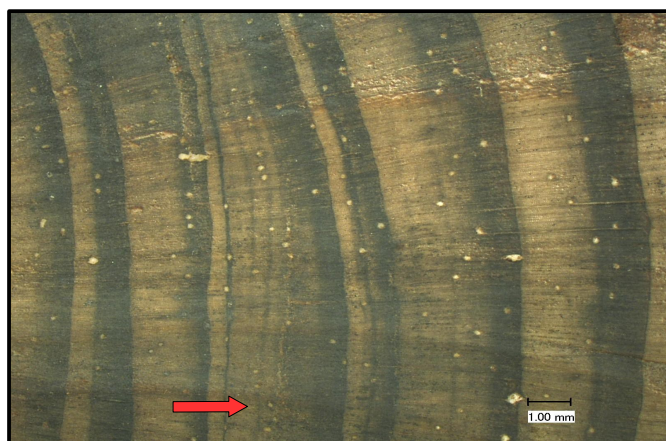
sekundární citace označeny *

Přílohy

1. Růstové anomálie ve dřevě



Vklíněné letokruhy u vzorku MT01X26 (označeny šipkou)



Hustotní fluktuace letokruhu u vzorku MT01214 (označeno šipkou)

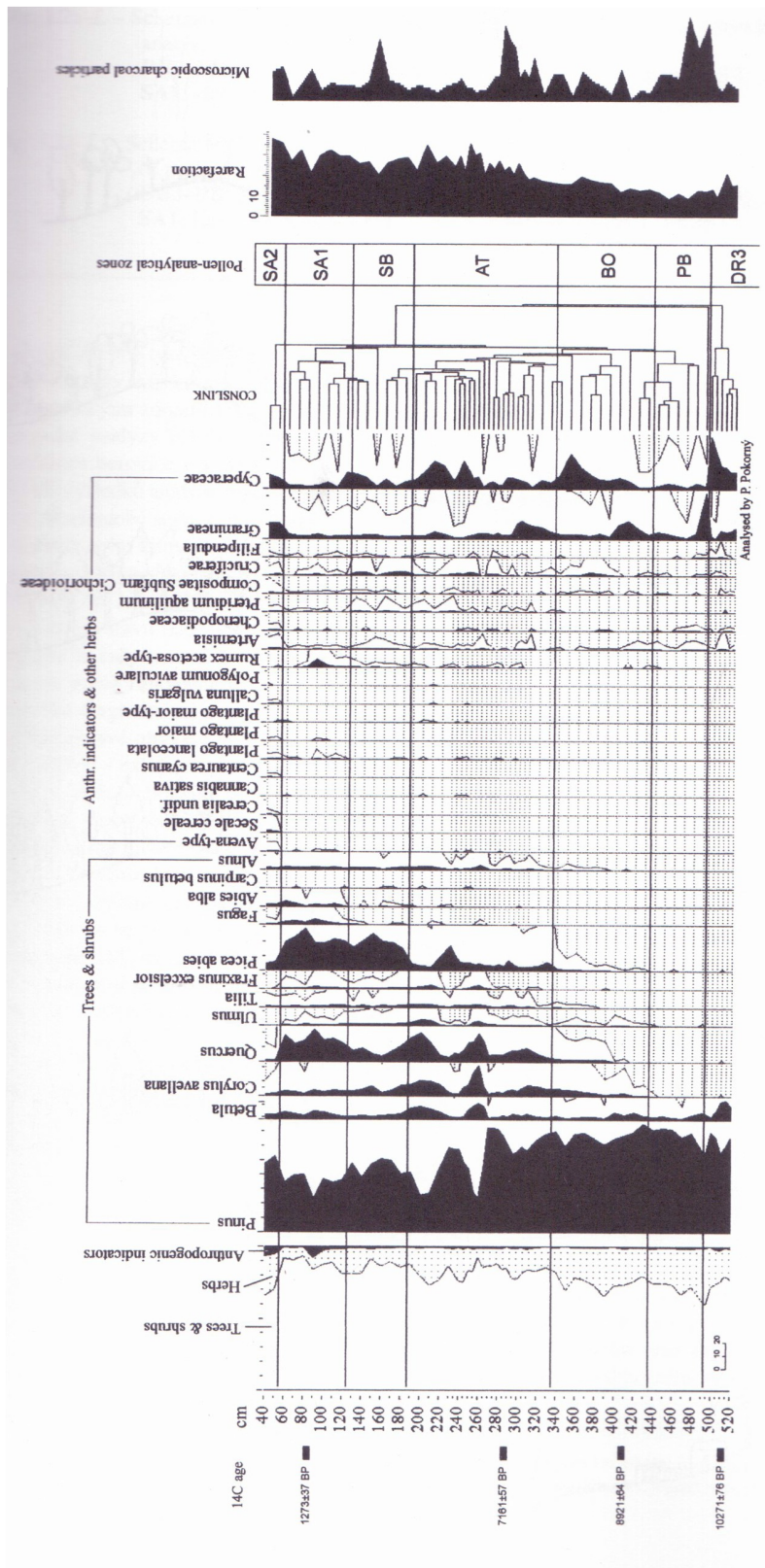


Okraj vzorku MT01204 – extrémně úzké letokruhy, nelze od sebe rozlišit jarní a letní letokruh

2. Chronostratigrafické členění zájmové časové periody (převzato z Starkel et al 2013)

Cal BP	Phases and boundaries	Observed features of PDF curves	Climate	Vegetation changes and human impact *)
14,000 – 12,650	Allerød	Rise for peat, fluvial deposits, landslides		Forested landscape. Birch-pine (<i>Betula-Pinus</i>) and pine-birch (<i>Pinus-Betula</i>) forests.
12,650	Transition	Distinct decline of PDF curve for peat, fluvial data and speleothems	Rapid cooling	Diminishing of forests landscape, opening landscape.
12,650 – 11,500	Younger Dryas	Decline for peat, fluvial deposits, lack of speleothems, rise of minerogenic horizons on landslide		Spread of heliophilous herbs (<i>Artemisia</i> , <i>Chenopodiaceae</i>) and grasses (<i>Poaceae</i>) communities. Mainly open landscape with heliophilous shrubs juniper (<i>Juniperus</i>), sea-buckthorn (<i>Hippophaë</i>), scattered larch (<i>Larix</i>) and scattered pine (<i>Pinus</i>) and birch (<i>Betula</i>) open woods. Tundra with dwarf birch (<i>Betula nana</i>) on the wet habitats.
11,500	Younger Dryas – Eoholocene transition. Boundary of first order	Slow rise for fluvial data and peat (environment needed time to register this boundary in sediments)	Rapid warming, rise of lake water level	Shrinking of open communities, invasion of trees
11,500 – 10,200	PB	High frequency of abundance of palaeochannels, first Holocene landslides	Warming, expansion of forest and peatbogs, abundance of large paleochannels	Expansion of birch and pine forests, entering of first deciduous trees (elm (<i>Ulmus</i>) and shrubs hazel (<i>Corylus</i>))
10,200	PB/BO boundary	Peak of peat formation, peat/soil covered by overbank facies and calcareous tufa, decline for abundance of palaeochannels		
10,200 – 9600	BO	Decline of fluvial activity, peat formation and tufa, rise of speleothems		
9600	Eo-Meso-Holocene transition	Distinct rise of fluvial deposits, peat formation, landslides, debris flows, calcareous tufa	Start of humid phase	Landscape forested. Development of mixed deciduous forests. Domination
9600 – 8400	AT1	Fluvial deposits, peat formation, landslides, debris flows	First phase of high frequency of extreme events; rise of lake levels	of deciduous mixed forests with elm (<i>Ulmus</i>), oak (<i>Quercus</i>), lime (<i>Tilia</i>), ash (<i>Fraxinus</i>) and hazel (<i>Corylus</i>)

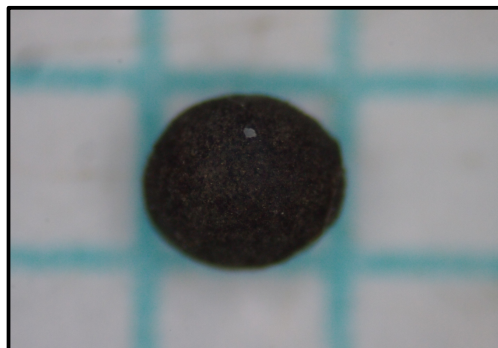
3. Pylový diagram (převzato z Pokorný 2003, in Kolbek)



4. Ukázka rostlinných makrozbytků



Carex rostrata



Cenococcum geophilum



Betula humilis



Pinus sp.



Menyanthes trifoliata



Cladium mariscus