

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Studium fytolitového spektra současné vegetace v severovýchodní Africe a testování
potenciálu fytolitové analýzy pro paleoekologii**

*Phytolith spectra of the recent vegetation in north-east Africa: testing the potential of
phytolith analysis for palaeoecology*

Diplomová práce

Kristýna Kuncová

Vedoucí práce: Mgr. Adéla Pokorná

Konzultant: Mgr. Petr Pokorný, Ph.D.

Praha 2016

Prohlašuji tímto, že jsem předloženou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Praze dne 13. 8. 2016

.....
Kristýna Kuncová

Abstrakt

Fytolity vznikají v rostlině nasáváním kyseliny křemičité v půdním roztoku, který je transpiračním proudem rozváděn po rostlině a současně akumulován v různých částech rostliny. Poté co se rostlina nebo některé její části rozloží, fytolity jsou uvolněny do půdy ve formě specifických morfotypů. Půdní fytolitová spektra tedy mají potenciál rozlišit vegetaci. Fytolity se používají především kvůli své vysoké odolnosti – dobře se zachovávají se v širokém spektru prostředí, a to i v aridních podmínkách, které nejsou vhodné pro zachování pylu a makrozbytků.

Analýza půdních fytolitových spekter ve spojení se studiem moderní vegetace nabízí možnost jak lépe interpretovat poznatky o paleovegetaci v severovýchodní Africe. K interpretaci se často používají indexy, které kalibrují vztah vegetace a půdní fytolitová spektra. Pomocí poměrů morfotypů se vyjadřuje míra pokryvnosti stromového patra, aridity a také poměr C3 a C4 trav (Barboni et al. 1999). V této práci se také zabýváme porovnáním půdních fytolitových spekter jednak na dlouhém klimatickém gradientu sahajícím od polopouštních stepí po vysokostébelnou savanu, ale také na lokální variabilitu ve fytolitovém spektru v porovnání s vegetací a srovnávací sbírkou.

Motivačním rámcem pro tuto diplomovou práci je interdisciplinární výzkum na lokalitě Sabaloka v Severním Súdánu zaměřený na přechod období mezolitu a neolitu okolo 5 000 BC a na klimatické změny, které tento přechod provázely. V tomto období se polopouštní vegetace na Sabaloce pravděpodobně podobala jižněji položené savaně. Tato práce je v úzkém vztahu s archeologickým výzkumem Českého egyptologického ústavu (Suková & Cílek 2012, Suková et al. 2014).

Klíčová slova: fytolitová analýza, gradienty prostředí, recentní vegetace, Afrika

Abstract

Phytoliths are mostly formed by groundwater silica carried upwards in a plant's vascular system and consequently accumulated in different parts of the plant. After the plant's death, the phytoliths shaped in specific morphotypes are released into the soil. Phytolith assemblages found in the soil can therefore provide information on the previous vegetation cover. The use of phytoliths as a paleoecological tool is based on their high stability in a broad spectrum of environments, even in arid conditions which are usually not suitable for preservation of pollen grains and plant macro-remains.

Analysis of surface phytolith assemblages linked to the parallel study of modern vegetation is offering a good opportunity to refine our knowledge of paleoecosystems of NE Africa by evaluating the interpretation value of the fossil data. Modern phytolith assemblages are usually interpreted by using their phytolith ratio to estimate the density of tree cover, the aridity, and the proportion of C3 and C4 grasses (Barboni et al. 1999). Here we show a comparison of soil phytolith assemblages on a 400 km long climatic gradient reaching from semidesert to short grass savanna. And we also show local variability in phytolith assemblages at one of localities in comparison with grass reference collection.

This master thesis is partly based on preliminary results of a broader study of paleoenvironment in Central Sudan on a Mesolithic/Neolithic transition around 5000 BC based on a suggestion that in that time climatic conditions resembled those in the savanna. The investigation in broader perspective is in a close connection with ongoing prehistoric research of the Czech Institute of Egyptology at Jebel Sabaloka (Suková & Cílek 2012, Suková et al. 2014).

Key words: phytolith analysis, environmental gradients, recent vegetation, Africa

Poděkování

Děkuji hlavně svojí školitelce, Adélce Pokorné, za to že se mnou vždy sdílí nadšení, ale také za to, že mi pomáhá, i když nemusí, a že mi nikdy doopravdy nevyčetla můj zběsilý styl dokončování (čehokoliv). Bez ní by mě moje práce zdaleka tolik netěšila.

Děkuji Honzovi Hoškovi, protože hlavně díky němu můžu dělat, co mě baví. A také jen s ním mi to dává smysl. Bez něj bych školu jen těžko dokončila. Také děkuji svojí mámě, bez které bych školu nikdy nemohla začít. Díky lidem z geobotaniky za zájem o moje téma a konkrétně pak Zdeňkovi Janovskému a Martinu Weiserovi za rady ke zpracování výsledků. Děkuji Petrovi Pokornému za fytolitový diagram. A také děkuji všem Hoškovým za jejich nadšené otázky a hlavně za podporu vždy a za všech okolností.

Obsah

1	Úvod	7
1.1.	Jak a kde vznikají fytolity?	8
1.2.	Jaký je vztah fytolitů k taxonům? Fytolitové morfolity a nomenklatura.....	9
1.3.	Hledání vztahu fytolitového spektra a vegetace	11
1.3.1.	Mohou samotné fytolity říci něco o podmínkách prostředí?.....	13
1.3.2.	Transport fytolitů v krajině	13
1.4.	Cíle práce	14
2.	Popis studované oblasti.....	15
3.	Metodika	19
3.1.	Terénní část	19
3.1.1.	Snímkování vegetace	19
3.1.2.	Odběr vzorků půdy na fytolity a semennou banku a rostlin pro srovnávací sbírku.....	20
3.2.	Laboratorní část.....	21
3.2.1.	Zpracování půdních vzorků na analýzu semenné banky	21
3.2.2.	Zpracování fytolitových půdních vzorků.....	21
3.2.3.	Zpracování fytolitové referenční sbírky.....	23
3.3.	Klasifikace použitých morfolity a tvorba vlastních morfolitykových kritérií	24
3.4.	Analýza dat	25
4	Výsledky.....	28
4.1.	Studium vegetace na Sabaloce.....	28
4.2.	Fytolitová srovnávací sbírka	33
4.2.1.	Popis morfolityků vybraných druhů srovnávací sbírky	33
4.2.2.	Taxonomický potenciál fytolitových <i>krátkých buněk</i>	34
4.3.	Půdní fytolitová spektra	37
4.3.1.	Odras gradientu vlhkosti v půdním fytolitovém spektru na Sabaloce	41
5	Diskuse.....	46
5.1.	Schopnost fytolitů odrážet prostředí	46
5.2.	Lokální variabilita fytolitového spektra	49
6	Závěr	52
7	Použitá literatura	54
8	Přílohy.....	61

1 Úvod

Fytolity jsou křemičité částice biogenního původu, které se po odumření rostlinných tkání mohou zachovat v sedimentu, a to včetně facií, kde jiné zbytky biologického původu (pyly, rostlinné makrozbytky, plži aj.) chybí, nebo se vyskytují jen velmi vzácně (Piperno 2006). Fytolitová analýza je proto vhodnou “doplňkovou“ metodou zejména v paleoekologickém a archeobotanickém výzkumu (Piperno 2006).

Jedním dechem je však třeba dodat, že aplikace tohoto poměrně nového přístupu v paleoenvironmentálních výzkumech naráží v současnosti na řadu limitů, a to především metodických. Na rozdíl od analýzy makrozbytků (semen) či pylu, kde lze jednotlivé nálezy poměrně spolehlivě systematicky zařadit (Firbas 1949), ve fytolitové analýze je situace značně komplikována faktem, že jeden rostlinný druh obsahuje více typů fytolitů a jeden typ fytolitu se vyskytuje u více druhů (Rovner 1976).

Obecně by se dalo říci, že v současnosti jsou dva hlavní přístupy k použití fytolitů pro rekonstrukci minulosti: 1) hledání vztahu mezi konkrétními taxony a fytolity a 2) výzkum půdního fytolitového spektra a jeho příslušnost k rostlinnému společenstvu nebo podmínkám prostředí, bez nároku na znalost přímého vztahu mezi fytolity a druhy. V této práci se budu zabývat tím, jak lze tyto dva přístupy propojit.

Těžištěm práce je diskuse subfossilního fytolitového záznamu odebraného z půd, tedy z nestratifikovaného archívu, v kterém je fytolitová skladba zprůměrovaná v čase i v prostoru a neodráží tedy nutně floristické složení vegetace (Stromberg 2004). Pochopení vztahu mezi vegetací a dochovaným půdním fytolitovým spektrem (včetně procesů, které tento vztah ovlivňují) je však naprosto klíčová pro správnou interpretaci subfossilního fytolitového záznamu. Jednou z hlavních otázek, které jsem v předkládané práci řešila, tedy byla: Jsou fytolity, které se zachovávají v půdě, a fytolity z vegetace rostoucí nad ní dva srovnatelné soubory, nebo je potřeba k nim přistupovat jednotlivě a kalibrovat je jeden proti druhému? Modelovým územím pro uskutečnění této práce byla polopouštní oblast severního Súdánu v severovýchodní Africe – relativně otevřená krajina s řídkou vegetací a malým počtem druhů.

1. 1. Jak a kde vznikají fytolity?

Fytolity vznikají ukládáním půdního roztoku kyseliny křemičité (H_2SiO_3) v rostlinných pletivech (např. Prychid et al. 2004). Půdní roztok je rozváděn vodivými pletivy (xylémem) transpiračním proudem po celé rostlině; proniká buněčnými membránami a křemík, který je v tomto roztoku obsažen, se ukládá v mezibuněčných prostorech, přímo v buňkách a také v buněčných stěnách. Zde vzniká biogenní opál A (polymer $SiO_2 \cdot nH_2O$) (např. Carnelli et al 2001). Mechanismus ukládání křemíku v pletivech není doposud objasněn. Pravděpodobně však nejde jen o náhodný proces způsobený pasivním rozvodem půdního roztoku transpirací, ale je z velké části podmíněn geneticky - u rýže byl nalezen gen (*Lsil*), který podmiňuje transport roztoku kyseliny křemičité po rostlině (Ma a Yamaji 2006).

Fytolity produkuje velké množství rostlin od kapradin a přesliček (Klein a Geis 1978) přes nahosemenné (Bozarth 1992) až ke krytosemenným rostlinám (Piperno 2006). Zdaleka ne u všech rostlin se ale fytolity vyskytují. Produkce fytolitů je konzistentní napříč příbuznými taxony, bez ohledu na to, v jakém biomu rostliny rostou (např. Piperno 1988). Největšími producenty fytolitů jsou zástupci řádu Poales, ale i jiné řády jednoděložných jako palmy, zázvory, banány (Prychid et al. 2004) a čeledi blízké jako orchideje (Piperno 2006) a také vodní makrofyta (Shoelynck et al. 2012)

Méně, ale stále ještě ve velkém množství, produkují fytolity čeledi *Cucurbitaceae* (např. Piperno 2006). Za nízké producenty jsou považována čeledi *Urticaceae*, *Euphorbiaceae* (Mercader et al. 2010), *Asteraceae* (Katz et al. 2013, 2014) a některé stromy jako např. *Fagus sylvatica* nebo *Picea abies* (Bozarth 1992, Hodson et al. 2005, Piperno 2006).

Silicifikují především epidermální buňky listů, květů, ale i semen a plodů (Piperno 1988, Mullholand 1993), dále i chlupy na listech, vodivé cévy (Postek 1981). Menší množství fytolitů se objevuje ve dřevě a v kůře (Piperno 2006).

Fytolity plní v rostlině především opěrnou funkci, slouží ale i jako ochrana proti herbivorům a v různých publikacích se také zvažuje úloha křemíku v boji s bakteriálními a houbovými patogeny (Stromberg et al. 2011, Cooke a Leisham 2011).

Produkce fytolitů závisí na podmínkách prostředí, ve kterých rostlina roste (Piperno et al. 2006). Množství fytolitů se zvyšuje úměrně koncentraci kyseliny křemičité v roztoku (např. Jones a Handreck 1965). Rostliny navíc akumulují křemík ve zvýšené míře v humidnějších podmínkách a také v kyselém prostředí (Piperno 1988). Variabilita v produkci fytolitů u jedinců stejného druhu je jevem, který byl zdokumentován pouze u typických fytolitových producentů. U některých taxonů pletiva nesilicifikují nikdy, např. u kaktusů. Naopak u typických producentů (např. čeledi *Poaceae*) fytolity vznikají, i když je koncentrace kyseliny

křemičité v roztoku velice nízká (Piperno 2006). Je důležité, že rozdíly ve fytoolitové produktivitě u jedinců stejného druhu se týkají především tvarově nespecifických buněk, které se nepoužívají k determinaci taxonu. Jsou to například buňky v epidermis trav, které způsobují svinutí listu jako obranu před ztrátami vody. Ty silicifikují více u rostlin v aridních podmínkách s vysokým výparem, kde rostlina hodně transpiruje a zároveň má kořeny ponořené ve vodě, například rýže (Sangster a Parry 1969). Produkce fytoolitů u trav by se měla zvyšovat s okusem (Soininen et al. 2013). Rostliny by měly produkovat více fytoolitů také s přibývajícím věkem. Tato hypotéza je však zatím spíše nepodložená (Piperno 2006). U mnoha rostlin bylo velké množství fytoolitů zaznamenáno již v časných stádiích růstu (Piperno et al. 2002).

Poté co rostlina nebo nějaká její část uhyne, fytoolity se spolu s opadem dostanou do půdy a jako anorganické částice (*fyto- lithos* = rostlinný kámen) zde přetrvávají nesrovnatně déle než organická hmota (např. Piperno 2006). Jsou známy případy fytoolitů dochovaných z pozdní křídy v dinosauřích koprolitech (Prasad et al. 2005). Vzhledem k tomu, že fytoolity přetrvávají v širokém spektru geochemických podmínek (Piperno et al. 2006), jejich výzkum našel uplatnění zejména v archeobotanice a paleoekologii. Naproti tomu v taxonomii (Palmer 1985) nebo rostlinné fyziologii (Prychid et al. 2003) je z výše uvedených důvodů využití fytoolitů značně omezené.

1. 2. Jaký je vztah fytoolitů k taxonům? Fytoolitové morfotypy a nomenklatura

V současnosti neexistuje žádný atlas se souborem fytoolitů, které se mohou vyskytnout u konkrétního druhu. Jejich determinace je proto značně obtížná a do značné míry subjektivní. Fytoolity jsou rozpoznávány jako morfotypy, které vznikají aplikací tzv. mezinárodního kódu fytoolitové nomenklatury (ICPN, Madella et al. 2005), jež používá různé znaky popisující 1) tvar (3D n. 2D), 2) strukturu povrchu n. ornamentaci, 3) anatomický původ. Názvy jsou odvozeniny z latinského základu, jako např. *Globular rugulate*, což odkazuje ke kulatému morfotypu s hrubou strukturou povrchu.

Fytoolitové morfotypy se vztahují k taxonům jen v omezené míře. Některé morfotypy se vyskytují u velké skupiny rostlin, jako např. u všech dvouděložných (Piperno 1988). Jiné morfotypy jsou typické pro čeleď, jako např. *Cucurbitaceae* (Piperno 2006), *Urticaceae*, *Euphorbiaceae* (Mercader et al. 2010) nebo *Cyperaceae* (např. Alexandre et al. 1997) a *Poaceae* (Palmer et al. 1985, Kondo et al. 1994, Twiss et al. 1969). U trav čeledi *Poaceae* se vyskytují v epidermis listů i plev tzv. *fytoolitové krátké buňky* (nebo také *silica bodies*)

(Metcalf 1960, Palmer 1981, 1983, 1985, 1986), které jsou typické pro některé podčeledi. Příslušnost konkrétních fytolitů k podčeledím Pooideae, Panicoideae a Chloridoideae byla popsána mnoha autory (Twiss et al. 1969, Mulholland 1989, Fredlund a Tieszen 1994, Kondo et al. 1994).

Vztah morfotypů k rodům a druhům je problematický. Rostlina jednoho druhu může produkovat více morfotypů (multiplicita) a jeden morfotyp se může vyskytovat u více druhů (redundance) (Rovner 1976). Tento problém byl studován především u trav, jako u hlavních producentů fytolitů, a také tato práce se bude z velké části zabírat morfotypy trav.

U trav je známá velká variabilita morfotypů uvnitř jedné rostliny: morfotypy se liší mezi listy a květenstvím, v rámci květenství se mezi sebou liší jednotlivé jeho části (pleva, plucha a pluška) a dokonce v plevě jsou jiné morfotypy na spodní a vrchní části (Ball et al. 2015). Tato vnitrodruhová variabilita (multiplicita) ale nezastírá rozdíly mezi druhy. Větším problémem je to, že stejný morfotyp se může vyskytovat u různých druhů (redundance). Objevují se sice případy morfotypů unikátních pro druhy, např. *Sorghum arundinaceum* (Randomski a Neumann 2011) nebo třeba *Panicum turgidum* (Novello et al. 2015), ty jsou však velice vzácné. Přestože jsou srovnávací sbírky trav nejvíce propracované, stále ještě nebyly podrobně studovány zdaleka všechny druhy (např. pro Evropu v podstatě neexistují srovnávací sbírky a objevuje se jen minimum publikací, např. Szabó et al. 2015) a je možné, že bude objeveno mnoho unikátních morfotypů, ale stejně tak i zpochybněna unikátnost těch již objevených. Za současného stavu poznání je proto velmi ošemetné spoléhat se při interpretaci fosilního záznamu na popsané diagnostické morfotypy (Barboni a Bremond 2009).

Nicméně lze odlišit podčeledi trav na základě kombinací fytolitů, tzv. *fytolitových spekter* (Fredlund a Tieszen 1994). Pak už záleží na tom, jak podrobně se budeme konkrétními morfotypy fytolitového spektra zabývat. Pokud jeden morfotyp rozdělíme na mnoho dalších morfotypů aplikováním dalších znakových kritérií (Lu a Liu 2003), nebo pokud budeme tyto znaky měřit (Fahmy 2007, Out et al. 2014), získáme jemnější fytolitové spektrum, které může potenciálně odlišovat nižší taxonomické kategorie až k rodům, případně i ke druhům.

Fytolitová spektra trav se mohou skládat z různých morfotypů: kombinace *dlouhých buněk* a *krátkých buněk* (Szabó et al. 2015) nebo různé kombinace *krátkých buněk* (Out et al. 2016, Fahmy 2007, Lu a Liu 2003).

Speciálním případem jsou celá silicifikovaná epidermální pletiva. Jsou to v podstatě také fytolitová spektra (kombinace *krátkých* a *dlouhých* buněk), ale morfotypy jsou spojené. Jedná se vlastně o epidermální buňky konkrétní rostliny, které byly celé silicifikované, často i

včetně průduchů. Mnoho studií se zabývá silicifikací buněk v plevách (např. Madella et al. 2013, Madella et al. 2014, Ball et al. 2015), u kterých je možné přiřadit nalezený úlomek silicifikovaných epidermálních buněk, tzv. skelet, konkrétní rostlině. Jsou tedy v zásadě dva způsoby, jak hledat vztah fosilních fytolitových spekter k taxonům trav:

1. Porovnávat celé silicifikované skelety
2. Porovnávat fytolitová spektra *krátkých* a *dlouhých* buněk

Oba přístupy mají potenciál odlišit rody a druhy trav. První přístup se často používá v archeologii. V archeologickém kontextu, kde se může nahromadit velké množství rostlinného materiálu a lze zde proto očekávat omezené množství druhů (např. konkrétních plodin a plevelů), je možné pečlivě sledovat tvary fytolitů nebo měřit jejich velikost a porovnávat je se srovnávacími sbírkami (Madella et al. 2014). Tímto způsobem se podařilo odlišit mnoho rodů a cesta je otevřená i k determinaci až do druhu (např. Madella et al. 2013, Ball et al. 2015). Podobným způsobem se porovnávají plané a domestikované formy plodiny (Ball et al. 2015). Druhý přístup má uplatnění spíše v paleoekologii. Fytolitové *krátké buňky* trav jsou obecně více silicifikované a lépe se zachovávají (Fredlund a Tieszen 1996). Silicifikované skelety se v záznamu (mimo archeologický kontext) moc nevyskytují. Navíc silicifikované skelety typické pro rody nebo druhy se vyskytují především v plevách (např. Madella et al. 2013). Ty však mají, ve srovnání s listy s vyšší biomasou, menší pravděpodobnost zachovat se ve fosilním záznamu. (Ball et al. 2015). Fytolitové *krátké* a *dlouhé buňky* trav jsou pak porovnávány v kontextu dalších fytolitů jiných rostlin.

1.3. Hledání vztahu fytolitového spektra a vegetace

Již zmiňovaná redundance (jednomu druhu nelze přiřadit jeden konkrétní morfortyp), značně komplikuje použití fytolitové analýzy na fosilní materiál. Tomuto problému je možné se částečně vyhnout vztahem *fytolitového spektra* k celé vegetaci, kdy konkrétní floristické složení není hlavním předmětem zájmu (Fredlund a Tieszen 1994). Pro tento účel vzniká řada studií, které se snaží kalibrovat vztah vegetace a půdního *fytolitového spektra*. Takovým způsobem byla rozlišena celá řada vegetačních jednotek v Africe (Barboni et al. 2007), popsána lokální dynamika teplomilné doubravy („oak savanna“) a jehličnatého lesa (s *Pseudotsuga menziesii*) v Kanadě (McCune 2013, 2015), či dlouhostébelných a krátkostébelných stepí na Velkých pláních v Americe (Fredlund a Tieszen 1994). Tento přístup umožnil také rozlišení horní hranice lesa v Himalájích (Ann et al. 2015). Podle

fytolitových spekter je možné dokonce rozpoznat půdní typy vznikající pod různou vegetací, jako např. černozem pod stepí (Peto et al. 2013).

Analyzovat půdní fytoolitová spektra lze v zásadě dvojím způsobem (Stromberg 2004):

1. Popisovat všechny morfotypy, které se ve vzorku nacházejí;
2. Popisovat jen omezenou skupinu morfotypů menších rozměrů, jejichž poměr lze použít jako index, který kalibruje vztah k vegetaci v korelaci s ekologickými parametry

Převážná studií část fytoolitových studií v Africe založena na druhém přístupu, tedy na kalibraci indexů a jejich využití v interpretaci fosilního záznamu (Diester-Haass et al. 1973, Alexandre et al. 1997, Barboni et al. 1999, Bremond et al. 2005a,b). Práce, které by zkoumaly celé půdní spektrum fytoolitů je nesrovnatelně méně (Runge 1999, Mercader 2000, Albert 2006, Neumann 2009). Indexy se zakládají na poměru fytoolitových morfotypů, které se vyskytují u konkrétních taxonů nebo skupin taxonů. Výsledné hodnoty indexu jsou porovnávány s aktuální vegetací a tento vztah je kalibrován na ekologickém gradientu. Doposud kalibrované indexy jsou:

Index pokryvnosti stromového a keřového patra (D/P) je založen na poměru fytoolitů dvouděložných dřevin a fytoolitů vyskytujících se u trav (Alexandre et al. 1997).

Index vodního stresu (F_s) je procentuálním vyjádřením fytoolitů, které vznikají silicifikací svěřacích buněk v epidermis trav, pokud jsou rostliny vystaveny vodnímu stresu (O'Tole a Cruz 1980). Kalibrován byl vztah indexu vodního stresu a AET/PET (aktuální/potenciální evapotranspirace) (Bremond et al. 2005b). V rámci severní Afriky by hodnota indexu F_s měla být vyšší ve vyšších nadmořských výškách s aridním klimatem. Podle Sanger a Perry (1968) je v rámci aridní oblasti silicifikace svěřacích buněk ještě vyšší, když jsou rostliny, které zde rostou, kultivovány ve vlhkých podmínkách. Lokálně vlhké podmínky v aridních oblastech mohou tedy také způsobit zvýšení indexu vodního stresu.

Index aridity (I_{ph}) je založen na poměru fytoolitů vyskytujících se u nízkostébelných trav podčeledi Chloridoideae a vysokostébelných trav podčeledi Panicoideae (Diester-Haass et al. 1973, Alexandre et al. 1997). Každá z těchto podčeledí převažuje v jiné vegetační zóně s odlišnými klimatickými podmínkami. Zástupci Chloridoideae převažují v aridnějším pásu blíže Sahary (saharské a sahelské zóně) a zástupci Panicoideae v humidnějším pásu blíže rovníku (sahelské a súdánské zóně podle White 1983).

Index klimatu (I_c) se zakládá na poměru C3/C4 trav (Twiss 1992), tedy Pooideae/Chloridoideae a Panicoideae. Vysoký index odkazuje k převaze Pooideae a chladnějším

klimatickým podmínkám (vyšším zeměpisným šířkám nebo vyšším nadmořským výškám v tropech (Tieszen et al. 1979)

1.3.1. Mohou samotné fytolity říci něco o podmínkách prostředí?

Základní morfotypy v indexech zastupují různé skupiny taxonů, nepřímo ale i ekologické podmínky, ve kterých rostliny rostou. Podčeledi trav jsou adaptované na podmínky v různých klimatických pásech (index aridity) nebo existuje vztah mezi morfotypy fytolitů a C3 nebo C4 fotosyntetickou metabolickou cestou (klimatický index) (Fredlund a Tieszen 1994, Twiss 1992). Jindy rostlina jednoduše zvyšuje produktivitu nějakého morfotypu v konkrétních podmínkách (index vodního stresu).

I při jemnějším dělení morfotypů je možné pozorovat proměnu morfotypových znaků na ekologickém gradientu. Např. u lobátního morfotypu byly nalezeny morfotypy, které jsou typické pro zástupce s různými vlhkostními nároky (Lu a Liu 2003, Barboni 2009). Dokonce byly rozpoznány proměny morfotypu na vlhkostním gradientu – suchomilnější zástupci mají delší příčku mezi laloky, zatímco vlhkomilnější druhy kratší.

Rozdíly dané podmínkami prostředí nezastírají mezidruhovou variabilitu morfotypů, které umožňují rozlišovat taxony (Lu a Liu 2003). Tyto morfologické změny by měly být podmíněny hlavně geneticky (Piperno 1988); vlivem fenotypické plasticity druhů by měly vznikat rozdíly hlavně v celkové velikosti morfotypů (Wang a Lu 1993). Elshafaey (2014) ukazuje, že morfologická kritéria pro odlišení druhů jsou stabilní, když porovnává zástupce stejného druhu rostoucí v jiných podmínkách.

1.3.2. Transport fytolitů v krajině

V paleoenvironmentálních studiích je situace komplioována faktem, že se výše zmíněná potenciální schopnost fytolitů “číst“ vegetaci nemusí nutně projevit ve fosilním záznamu. Vznik fytolitového spektra by měl být podmíněn hlavně rozkladem biomasy lokální vegetace (tzv. decay-in-place, Piperno 1988); V transportu pak hrají hlavní roli především abiotické faktory (vítr, oheň, voda), případně i herbivoři (Fredlund a Tieszen 1996).

Fytolity se v půdě hromadí dlouhodobě, třeba i stovky let (tzv. inheritance). Množství regionálních (tedy nelokálních) fytolitů může činit až 70% z celého půdního fytolitového spektra (Fredlund a Tieszen (1996).

To je také pravděpodobně základní předpoklad pro použití indexů kalibrujících vztah vegetace a fytolitového spektra na fosilní záznam. Umožňuje použití indexů pro interpretaci fytolitového spektra z jediného vzorku. Předpokládá, že fytolitové spektrum je zprůměrované

nejen v čase, ale i v prostoru. Tyto předpoklady však byly experimentálně ověřeny jen v ojedinělých případech. Vertikálním pohybem fytolitů v půdě se zabývali Fishkis et al. (2010). Na základě proplachování půdního profilu a postupného vkládání půdního makroedafonu (žížaly), zjistili že, pohyb fytolitů půdním sloupcem je minimální. Horizontálním transportem fytolitů se zabývali jen Blinnikov et al. (2013). Zjistili, že většina materiálu, který přispívá do fytolitového spektra, pochází z lokální vegetace a regionální příspěvek je mnohem nižší než 50 %. V otevřenější krajině je ale regionální příspěvek do fytolitového spektra vyšší, než v lese (Bremond et al. 2005a).

1.4. Cíle práce

Cílem této práce je posoudit různé aspekty fytolitové analýzy při rekonstrukci prostředí z fosilního záznamu, včetně využití znalosti současné vegetace a ekologie jednotlivých druhů produkujících fytolity.

Otázky, které si kladu:

1. Jaký rozlišovací potenciál má jemnější dělení fytolitových morfotypů?
2. Jak citlivé je jemnější dělení fytolitových morfotypů k proměnám vegetace na vlhkostním gradientu?
3. Jak se mění půdní fytolitové spektrum v ekologicky kontrastním prostředí na různých geografických škálách?

Pro jejich zodpovězení má velký význam poměrně podrobná vegetační studie a velké množství vzorků na lokální úrovni, stejně jako možnost srovnání na prudkém a zároveň dlouhém ekologickém gradientu. S takovýmto přístupem nebyla *fytolitová spektra* v Africe doposud studována.

2. Popis studované oblasti

Pohoří Sabaloka se nachází 80 km severně od soutoku Modrého a Bílého Nilu v oblasti tzv. šestého kataraktu (na dolním toku Nilu se termínem katarakt tradičně označovaly nesplavné přeřinaté úseky, počítaly se proti proudu, první katarakt byl v místě dnešní Asuánské přehrady, šestý katarakt byl poslední, dnes je jediný zachovaný, všechny ostatní zanikly v důsledku budování přehrad). Jedná se o poměrně výraznou, 50-100 m vysokou elevaci v jinak velmi ploché krajině středního Súdánu. Je součástí komplexu granitoidních a výlevných hornin, které byly vypreparované erozí z okolních mladších křídových (nubijských) pískovců (Almond et al. 1993). V oblasti šestého kataraktu se do tohoto komplexu zařezává Nil a vzniká tak poměrně hluboké a úzké údolí lemované nivními sedimenty. Pohoří je v důsledku průběžného výzdvihu celé oblasti rozbrázděno systémem výrazných příčných údolí (vádí) a menších roklí vyplněných koluviálními sedimenty. Tyto deprese poskytují významné útočiště fauně i flóře, neboť jsou do nich z povrchu odváděny srážky.

Jedná se o aridní oblast s ročními srážkovými úhrny 129 mm (<http://www.climatedata.eu>; meteorologická stanice Chartúm). Nejvíce srážek v průměru spadne v červenci (63 mm), nejsušším měsícem je naopak prosinec (0 mm). Průměrné roční teplota je 30.1 °C.

Nejteplejším měsícem je září (denní teplota 39°C, noční teplota 27°C), nejchladnějším prosinec (denní teplota 32°C, noční teplota 17°C). Rozdíl mezi denními a nočními teplotami během roku je v průměru 14°C. V oblasti převládá větrné proudění ze severovýchodu v důsledku vlivu intertropické zóny konvergence.

Vegetace

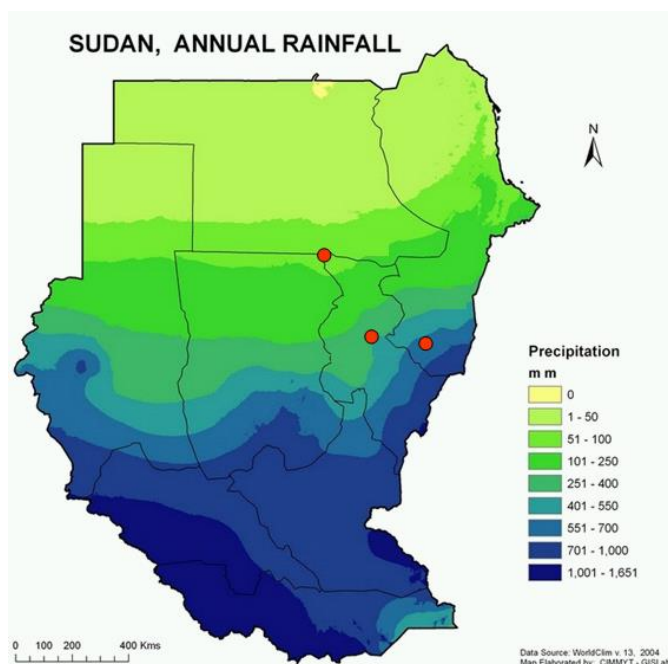
Pro Súdán, stejně jako pro celou severní Afriku, je charakteristická poměrně pravidelná pásmovitost vegetačních typů v rovnoběžkovém směru, s postupně se zvyšujícím ročním úhrnem srážek od severu k jihu. Celý sever Súdánu zhruba od 17. rovnoběžky s. š. až po hranice s Egyptem je pokryt pouští. Sabaloka leží přibližně uprostřed pásu polopouští, který se vyznačuje suchým klimatem a velmi řídkou vegetací s akáciemi. Na jih od této oblasti, zhruba podél 13. rovnoběžky s. š. se táhne pásmo tzv. sahelu (převážně nízkostébelná akáciová savana). Nejjihnější část dnešního Súdánu zasahuje do vegetačního pásu vysokostébelných savan.

Podle White (1983) oblast našeho výzkumu zasahuje do tří zón (jednotlivé lokality jsou vyznačeny na mapě, obr. 1):

Saharská zóna polopouštních nízkostébelných savan a křovin s převahou *Panicum turgidum* (Panicoideae), *Aristida sp.* (Arundinoideae) a ročním úhrnem srážek do 200 mm, (lokality Sabaloka v pásu 51-100 mm, viz mapa x.). Jedná se o hlavní oblast našeho výzkumu, kde bylo provedeno detailní vegetační snímkování a odtud pochází největší část zpracovaných fytolitových vzorků. Naopak v obou níže uvedených zónách bylo odebráno pouze několik orientačních vzorků pro ověření použitelnosti metody na velkých prostorových škálách.

Sahelská zóna akáciových nízkostébelných savan s převahou *Schoenfeldia sp.* (Chloridoideae), *Aristida sp.* (Arundinoideae) a ročním úhrnem srážek 200-500 mm (lokality Migre leží v pásu 251-400 mm).

Sudánská zóna vysokostébelných savan s převahou *Dichanthium sp.* (Panicoideae) s ročním úhrnem srážek 500-1000 mm (lokality Gedáref leží v pásu 551-700 mm) (Wyk 1979, Le Houérou 1993)



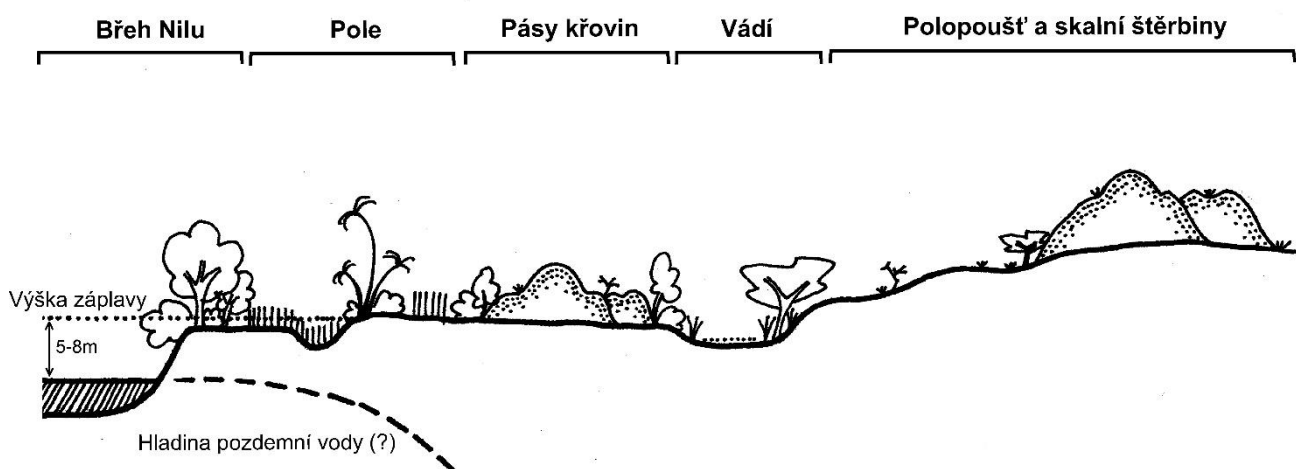
Obr. 1: Rozložení ročních srážkových úhrnů v Súdánu (zdroj: Maize Atlas by CIMMYT, Int., http://maizeatlas.cimmyt.org/country/environment_maps/SDN/0); červenými kolečky označeny oblasti, kde byly odebírány půdní vzorky na fytolitová spektra.

Současná vegetace v oblasti Sabaloky

Ačkoli místní botanikové v oblasti příležitostně působí, chybí dosud moderní synekologická studie v anglickém jazyce klasifikující vegetační typy do jednotného systému. Důležitým zdrojem informací o místní vegetaci je publikace Mahmoud-Obeid 1972, kde je rozlišeno

třináct hlavních vegetačních typů podle dominant. Na obrázku 2 je schématicky znázorněn průřez krajinou s vyznačením hlavních vegetačních formací.

Pohoří Sabaloka je na rozdíl od poměrně monotónní okolní krajiny vegetačně velmi různorodé. Tok Nilu proráží vulkanické pohoří a vytváří zde nivu, do níž směřují periodicky vysychající koryta sezónních řek (vádí). Hladina Nilu v průběhu roku kolísá zhruba o 5-8 m, s nejvyšším průtokem od srpna do října. Břežy jsou lemovány pásem husté a výrazně patrovitě vegetace, tvořené především mohutnými akáciemi (*Acacia nilotica*, *A. albida*), vzácněji dýmovými palmami (*Hyphaene thebaica*) s bohatým keřovým patrem s tamaryšky (*Tamarix nilotica*) a dalšími druhy (*Ziziphus spina-christi*, *Ricinus communis*, *Abutilon pannosum*). Je zde také velké množství lián, např. *Oxystelma bornouense* (Apocynaceae) nebo různé druhy z čeledi Cucurbitaceae. V blízkosti řeky se také vyskytují husté porosty mohutné trávy *Desmostachya bipinnata*. Bylinné patro je nejlépe vyvinuté v období po záplavách, typické jsou např. *Cyperus rotundus*, *Cynodon dactylon*, *Echinochloa colona* nebo *Solanum nigrum*.



Obr. 2 Průřez krajinou s vyznačenými hlavními vegetačními formacemi studovanými na Sabaloe

Důležitým krajínovotvorným prvkom jsou pásy křovin podél zavlažovacích kanálů a na úpatí balvanitých kopců. Tyto pásy jsou tvořeny především trnitými keři jako *Caparis decudua* (Capparaceae) a *Ziziphus spina-christi* (Rhamnaceae) nebo různými druhy menších akácií (*A. seyal*, *A. mellifera*), spolu s liánami, především *Cocculus pendulus* (Menispermaceae). Na okrajích polí a podél zavlažovacích kanálů rostou keře *Calotropis procera* (Apocynaceae) a

Indigofera oblongifolia (Fabaceae). V podrostu těchto keřů se často nacházejí různé druhy trav, např. *Cynodon dactylon*, *Echinochloa colona*, *Dichanthium annulatum* nebo *Dactyloctenium aegyptium*.

Většina plochy nivy, tedy oblast s dostatkem vláhy v důsledku záplav a dosažitelnosti spodní vody (rozšířená pomocí důmyslného zavlažovacího systému), je intenzivně zemědělsky využívána. Je proto prakticky nemožné pozorovat přirozenou vegetaci nivy, jaká zde mohla být před začátkem zemědělství. Můžeme se pouze domnívat, že výše popsané pásy křovin mohou představovat torzo původní nivní vegetace, která snad v minulosti mohla porůstat větší plochy (viz např. Hughes 1988).

Na okrajích vádí a v sušších částech krajiny roste *Acacia tortilis* s typickým deštníkovitým tvarem koruny a trnitý keř *Balanites aegyptica* (Zygophyllaceae). *Panicum turgidum*, tvořící mohutné trsy, je jednou z mála bylin, jež se udrží v korytech vádí a odolá i sezónnímu přílivu vody (korytem vádí protéká voda obvykle jen několik dní v roce, po prudké bouři, která přichází zpravidla v srpnu nebo začátkem září).

Se vzrůstající vzdáleností od Nilu se krajina prudce mění a získává polopouštní charakter s písčitém substrátem a velmi řídkou nízkou vegetací. Prakticky zde chybí stromové i keřové patro. V bylinném patře převládají efemerní druhy jako např. *Schoenefeldia gracilis*, *Stipagrostis uniplumis*, *Aristida* spp. nebo *Boerhavia* spp (Nyctaginaceae). nebo zakrslé přitisklé keříčky *Corchorus depressus* (Malvaceae). Ve štěrbinách mezi balvany přežívají jen nejodolnější vytrvalé byliny, například trnitý *Blepharis edulis* (Acanthaceae), *Forskaloea tenacissima* (Urticaceae) nebo trávy *Schoenefeldia gracilis*, *Stipagrostis uniplumis*, *Aristida adscensionis* a *Schismus barbatus*.

Historický vývoj

V nejdrsnější fázi posledního glaciálu, během tzv. posledního glaciálního maxima (21 000 – 14 000 let př. n. l.), byla oblast severní Afriky převážně aridní (Gasse 2000). Aridní podmínky pravděpodobně přetrvaly až do počátku tzv. holocenní vlhké fáze, která trvala zhruba 6 000 let (9 000 – 3 000 let př. n. l.), a po tuto dobu výrazně ovlivňovala tvář Sahary. Dnešní poušť byla tehdy pokryta vegetací a jezery (Lézine 1989).

3. Metodika

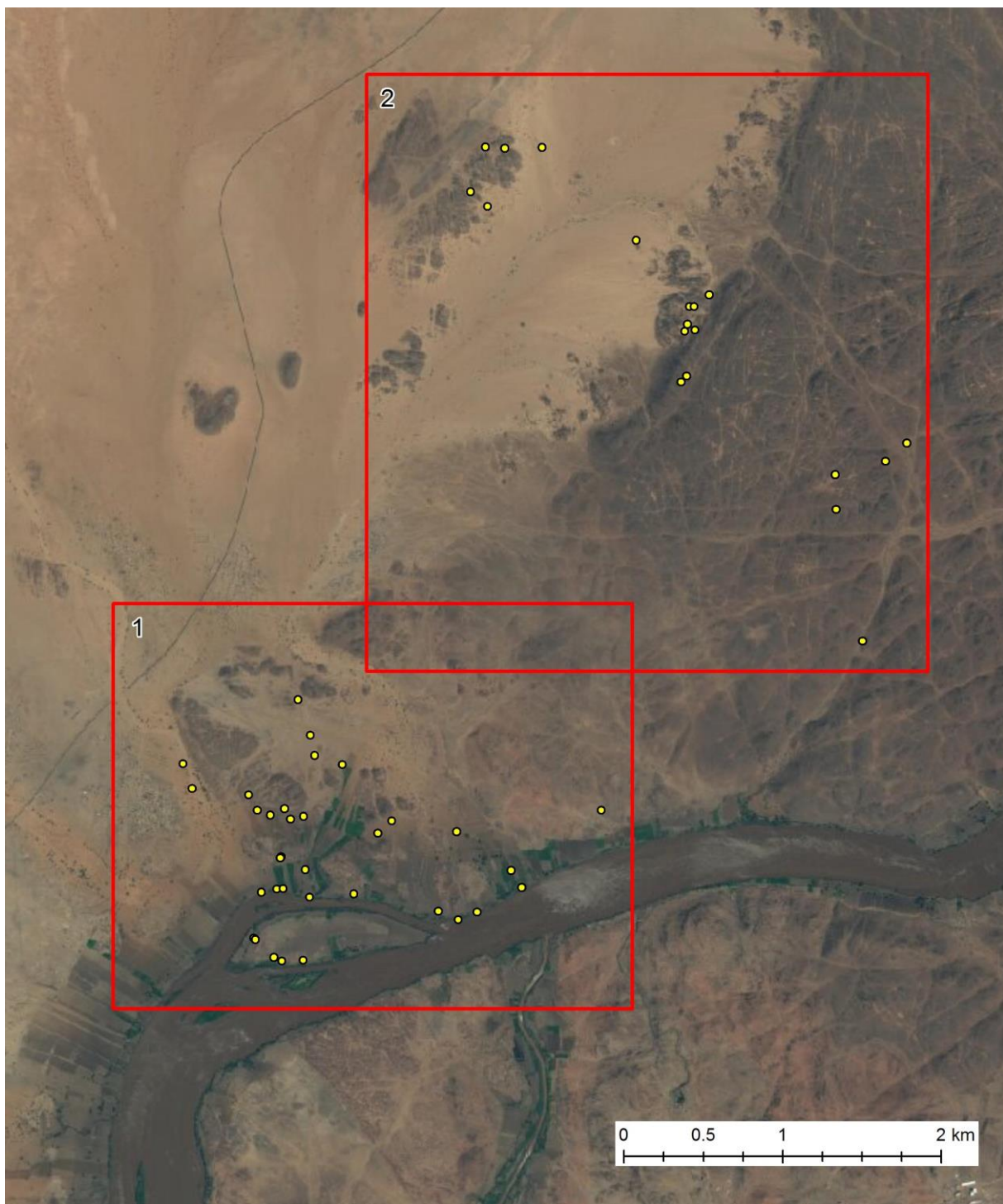
3.1. Terénní část

Terénní část práce proběhla v říjnu a listopadu 2014. Její realizace byla možná díky zázemí archeologické expedice Českého egyptologického ústavu, který v oblasti Sabaloka provádí dlouhodobý záchranný archeologický výzkum. Při pobytu na místě jsme využili provizorní terénní stanice zařízené Egyptologickým ústavem, také jsme využívali najaté terénní automobily pro přesun do vzdálenějších částí lokality. Většina času byla strávena v oblasti Sabaloka, do oblastí položených na jihu se podařilo zrealizovat pouze několikadenní expedici, jejímž hlavním cílem bylo najít přirozenou vegetaci, sebrat rostlinný materiál pro srovnávací sbírky a provést několik orientačních snímků s odběrem půdních vzorků.

V první fázi byla provedena prospekce krajiny a byly vytipovány vhodné biotopy pro sběr dat. Práce v terénu navázala na předběžný floristický průzkum A. Pokorné, který proběhl ve stejné oblasti v letech 2011 a 2012. Bylo zvoleno šest základních habitatů, které pokrývají celý gradient od břehů Nilu až po nejsušší části krajiny: břeh Nilu, pásy křovin, pole, vádí, skály a skalní štěrbiny.

3.1.1. Snímkování vegetace

Vegetační snímky na Sabalocce byly rozprostřeny na ploše zhruba 56 km², rovnoměrně mezi fyziognomicky a ekologicky homogenními habitaty. Snímků o velikosti 10 x 10 m bylo zapsáno celkem 72 v 6 habitatech. V oblasti Migre a Gedáref bylo z časových důvodů provedeno pouze několik orientačních snímků (4 Migre, 3 Gedáref). Ve všech snímcích byla zaznamenávána pokryvnost (%) stromového, keřového a bylinného patra a případně kolik procent plochy tvořila skála nebo balvany. Pro pokryvnost jednotlivých druhů byla použita semikvantitativní stupnice podle Braun-Blanqueta (1946). U každého snímku byly zaznamenány GPS souřadnice a nadmořská výška. Rozložení snímků v krajině je zaznamenáno v mapě (obr. 2). Ve vegetaci byly rozpoznávány tato stanoviště: skály a skalní štěrbiny, vádí a křovité lemy (foto viz Příloha).



Obr. 3 Rozložení vegetačních snímků na Sabaloce

3.1.2. Odběr vzorků půdy na fytolity a semennou banku a rostlin pro srovnávací sbírku
 Celkem bylo odebráno 81 vzorků na Sabaloce, z toho 72 ve vegetačních snímcích a 9 v jiných situacích (a dalších 4 v oblasti Migre a 3 v oblasti Gedáref). Z odběrů ve vegetačních snímcích bylo x na analýzu fytolitových spekter a 25 na analýzu semenné banky. Analýza

semenné banky byla zvolena jako doplňková metoda pro nezávislé posouzení toho, do jaké míry koresponduje obsah rostlinných zbytků v půdě s aktuální vegetací. Odběry na fytolitovou analýzu ve vegetačních snímcích se skládaly z 5-8 podvzorků, které byly náhodně rozprostřeny ve snímku. Pomocí lopatky byla odebrána půda včetně hrabanky do maximální hloubky 3 cm. Podvzorky byly smíchány do jediného vzorku o hmotnosti cca 300 g. Vzorky na analýzu semenné banky byly odebírány podobně, tak aby po sloučení byl celkový objem okolo 1 litru substrátu.

Pro tvorbu referenční sbírky (fytolitové i semenné) byly sbírány živé rostliny: 1. všechny dominující druhy z čeledi Poaceae, 2. jednotliví zástupci z dalších čeledí, které se na Sabaloe vyskytují. Rostliny byly sbírány náhodně (bez přímé vazby na plochy snímků) a vždy v několika jedincích. Poloha sběrů v krajině nebyla zaznamenávána.

3.2. Laboratorní část

3.2.1. Zpracování půdních vzorků na analýzu semenné banky

Vzorky půdy byly po usušení proplaveny v polních podmínkách flotací v kbelíku s vodou, plovoucí částice byly sbírány z hladiny pomocí síta o velikosti ok 0,25 mm, sediment kleslý na dno nebyl zpracováván.

Po usušení byl materiál přebrán pod stereoskopickou lupou v celém objemu. Nalezená semena a plody byly určeny podle morfologických charakteristik s použitím srovnávací sbírky vytvořené na základě terénního sběru v okolní oblasti v letech 2011-2014.

3.2.2. Zpracování fytolitových půdních vzorků

Extrakce fytolitů z půdy

Při extrakci fytolitů z půdy bylo při hledání optimálního postupu vyzkoušeno několik protokolů (Madella et al. 1998, Piperno 2008). Vzorky analyzované v této práci byly zpracovány dvěma postupy:

V prvním případě byly navážené (okolo 8 g) a proseté (síto 0,25 mm) vzorky ještě před extrakcí promyty v koncentrované HCl a HNO₃. V takto silně okyseleném prostředí by mělo dojít k efektivnější disperzi vzorku při odstraňování jílu (Zhao a Pearsall 1998). Dále byly vzorky ponechány 22 hodin v 15 ml disperzního činidla 4 % Calgonu (hexametafosfát sodný). Poté byly přelity do 50 ml válce, aby mohla být provedena gravitační sedimentace pro odstranění jílu. Od vrchu válce bylo vyznačeno 8 cm a vodou byl naplněn až po okraj. Vzorky byly ponechány přesně 1 hod. sedimentovat a poté bylo odpipetováno vrchních 8 cm sloupce vody, ve kterém byly malé částice jílu, ale větší částice včetně fytolitů již sedimentovaly na

dně. Tento proces byl opakován celkem 8krát, dokud nebyla voda ve válci průhledná. Vzorky byly přeneseny do 25 ml zkumavek a dále byla odstraněna organická hmota reakcí s 10 ml 30% roztoku H₂O₂ ve vodní lázni zahřáté na 45 °C po dobu 5 hodin. Po odstředění vzorku na centrifuze (5 min, 2000 rpm) byl supernatant odlit a stejným způsobem byly vzorky 3krát promyty destilovanou vodou. Do 15 ml zkumavek bylo nalito 3ml těžké kapaliny (SPT) zahuštěné na ρ (ró) = 2,34 g.cm⁻³. Do zkumavek byly přidány vzorky a byly důkladně promíchány pomocí vortexu. Vzorky pak byly odstředěny na centrifuze při nižších otáčkách (10 min, 1500 rpm). Fytolity s nižší hustotou než těžká kapalina (SPT), nyní jako součást supernatantu, byly přeneseny do nových 15 ml zkumavek. Zkumavky s fytolity byly až po okraj naplněny vodou. Vzorky byly odstředěny na centrifuze (5 min, 2000 rpm) a supernatant byl odlit. Takto zůstaly fytolity na dně zkumavky a byly pomocí pipety přeneseny do 3 ml zkumavek. Do vzorků byla přimíchána kapka 85% roztoku glycerinu.

V dalším postupu extrakce (následujícím podrobný protokol Rosen 1999) bylo na rozdíl od předchozí metodiky naváženo v počátku menší množství vzorku okolo 5 g a organická hmota byla odstraněna spálením v peci (2 hod., 500°C). Vzorky byly také mezi jednotlivými kroky protokolu váženy na analytických vahách.

Analýza fytolitů v půdních vzorcích

Pomocí pipety byl vzorek ve zkumavce promíchán a byla nanesa 1 kapka na podložní sklíčko. Kapka vzorku byla rovnoměrně rozetřena na ploše cca 1 cm² a překryta krycím sklíčkem. Preparát nebyl zafixován, aby bylo možné fytolity při pozorování pod mikroskopem otáčet.

Vzorky byly analyzovány pod mikroskopem Olympus BX 51 při zvětšení 400 x.

Analyzováno bylo celkem 36 vzorků. Byly pozorovány a zakreslovány všechny typy fytolitů. Na mikroskop byly instalována dvě zkřížené polarizační fólie, jedna nad objektivy, druhá nad zdrojem světla. Tímto způsobem bylo možné poměrně jednoduše oddělit biogenní opál, který je v polarizovaném světle opticky izotropní (nezháší), od křemene, který je naopak opticky anizotropní (zháší). Po základní mikroskopické dokumentaci byla vytvořena morfotypová kritéria (viz *Klasifikace použitých fytolitů a tvorba morfotypových kritérií*), podle kterých byly jednotlivé nálezy zařazeny do skupin (skórovací list viz Příloha 2). Počítání fytolitů bylo započato vždy uprostřed krycího sklíčka s posunem po polích od shora dolů, typicky bylo v jedné řadě napočítáno okolo 15 polí. Po skončení jedné řady byla počítána řada ob jednu napravo, nebo nalevo. Po třech napočítaných řadách na jedné straně byly počítány řady na druhé straně. Vzorky se lišily v počtu napočítaných řad, podle koncentrace fytolitů. Většinou

bylo pozorováno 6 až 15 řad na vzorek, tj. 90 až 225 polí. Typicky bylo napočítáno na jeden vzorek okolo 180 fytolitů.

3.2.3. Zpracování fytolitové referenční sbírky

Extrakce fytolitů z rostlin

Na fytolitovou referenční sbírku bylo zpracováno celkem 19 druhů. 14 druhů z čeledi *Poaceae*, *Hyphaene thebaica*, *Forsskalea tenasicimma*, *Aerva javanica*, *Calotropis procera*, *Sterculia sp.*.

Byl následován protokol Piperno (2006) s menšími rozdíly v postupu. Rostliny byly zbaveny nečistot a kontaminací v ultrazvukové lázni. U zástupců čeledi *Poaceae* a také u *Aerva javanica* a *Forsskalea tenasicimma* byly odděleny listy a květy, u *Calotropis procera*, *Sterculia sp.* a *Hyphaene thebaica* jen listy. Materiál byl rozstříhán na zhruba 0,5 cm kusy a na Petriho miskách byl sušen v sušárně při 65 °C po dobu 5 hodin. Poté byly jednotlivé vzorky zváženy na analytických vahách a přeneseny do zvážených keramických kelímků. Vzorky v kelímcích byly páleny při 500 °C v šamotové peci po dobu 7 hodin. Po vychladnutí pece a vzorků byly vzorky zváženy a materiál byl přenesen do 15 ml zkumavek. Vzorky ve zkumavkách byly promyty v 10 % roztoku HCl a ponechány ve vodní lázni zahřáté na 60 °C, aby byly odstraněny veškeré karbonáty. Takto byly vzorky ponechány po dobu, kdy reakce viditelně probíhala (okolo 1 hod). Poté byly vzorky odstředěny na centrifuze (3 min při 2500 rpm) a odlit supernatant s HCl. Vzorky byly promyty vodou, promíchány a znovu odstředěny. Proces promývání byl proveden asi 3x, dokud nebyl supernatant průhledný, tzn. bez zbytků HCl. Vzorky byly dále promyty 10 ml konc. HNO₃, aby byly odstraněny případné zbytky organické hmoty, která nebyla spálena. Proces promývání byl opakován stejně jako v předchozím případě. Vzorek fytolitů, který po extrakci zbyl na dně zkumavky, byl pipetou přenesen do plastových mikrozkušavek (ependorf) o objemu 3 ml a sušen přes noc při 65 °C. Do vysušených vzorků byl napipetován 85 % roztok glycerinu.

Analýza fytolitů z referenční sbírky

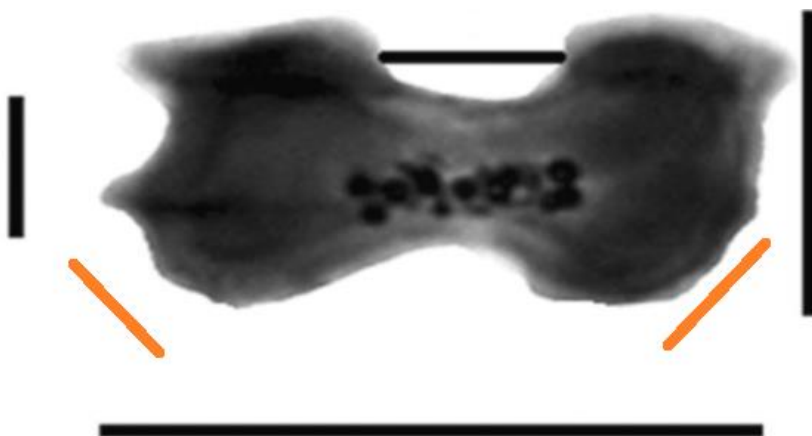
Pomocí pipety byl vzorek ve zkumavce promíchán a byla nanesena 1 kapka na podložní sklíčko. Kapka vzorku byla rovnoměrně rozetřena na ploše cca 1 cm² a překryta krycím sklíčkem. Preparát nebyl zafixován, aby bylo možné fytolity při pozorování pod mikroskopem otáčet.

Vzorky byly analyzovány při zvětšení 400 x. Analyzováno bylo celkem 19 druhů a byly pozorovány a zakreslovány všechny typy fytolitů.

U 10 vzorků (14 druhů z čeledi Poaceae) byly analyzovány speciálně fytolitové *krátké buňky*. Jednotlivé fytolity byly překreslovány a na základě pozorování byla vytvořena klasifikační kritéria (viz *Klasifikace použitých fytolitů a tvorba morfotypových kritérií*). Při analýze byly jednotlivé morfotypy *krátkých buněk* zaznamenávány do stejného skórovacího listu jako půdní vzorky (viz Příloha 2), aby byly oba soubory srovnatelné. V jednom vzorku byly fytolity počítány do sumy okolo 150. Jiné fytolity než fytolitové *krátké buňky* nebyly do sumy zahrnuty.

3.3. Klasifikace použitých morfotypů a tvorba vlastních morfotypových kritérií

Kritéria pro rozdělování morfotypů do skupin byla vytvořena kombinací fytolitové nomenklatury (Madella et al. 2005), dostupných publikací fytolitových studií z Afriky (Alexandre et al. 1997, Barboni et al. 1999, Mercader et al. 2009, Mercader et al. 2010, Neumann et al. 2009, Barboni et al. 2009, Novello et al. 2012) a fytolitové databáze (phytcoreDB). Morfotypy byly klasifikovány jen podle 2D tvaru. Všechny morfotypy zařazené do skupin, včetně jejich výskytu u taxonů, byly shrnuty v tabulce (viz Příloha 1). Pro dělení morfotypu Bilobate byla pak speciálně použita znaková kritéria částečně podle Lu a Liu (2003) a Fahmy (2007) a přidána dvě vlastní znaková kritéria navíc. Byl to 1) tvar vnějšího okraje laloku (konvexní, rovný), 2) tvar boční strany laloku (konvexní, rovný), 3) délka příčky mezi laloky (krátká, dlouhá), 3) šířka příčky mezi laloky (úzká, široká) (obr. 4).



Obr. 4 Pozorované znaky u morfortypu Bilobate. Oranžově vyznačená přidaná znaková kritéria.

3. 4. Analýza dat

Základní analýzy byly provedeny v programu R (verze 3.3.0 beta R Core Team 2013). Mnohorozměrné analýzy byly provedeny v programech CANOCO (Lepš - Šmilauer 2003) a v programu R, kde jsem pro zpracování ekologických dat použila knihovnu „vegan“ (Oksanen et al. 2013).

Mnohorozměrná analýza

Data o druhovém složení

Pro analýzu vegetačních snímků byla použita nepřímá gradientová analýza DCA (Detrended Correspondence Analysis). Pro analýzu byla použita presence/absence druhů se zanedbáním pokryvností.

Taxonomický potenciál fytolitů

Pomocí nepřímé unimodální analýzy (Detrended Correspondence Analysis) jsem znázornila, zda a jak se druhy trav z referenční sbírky podobají na základě svého morfortypového složení. Totéž jsem následně otestovala kanonickou korespondenční analýzou (Canonical Correspondence Analysis). Data jsem transformovala odmocninou.

Fytolitové složení půdních vzorků

Analyzováno bylo a) 18 půdních vzorků z lokality Sabaloka, b) 6 půdních vzorků z oblasti savan (lokality Migre, Gedáref). Data byla vizualizována v programu Tilia.

Odras gradientu vlhkosti v půdním fytolitovém spektru na Sabaloce jsem testovala kanonickou korespondenční analýzou (CCA).

Analýza rozptylu

Podobnost semenné banky

Pro vzájemné porovnání dat z vegetačních snímků a z analýzy semenné banky v odpovídajících čtvercích byl použit Jaccardův index převzatý od Podani et al. (2011).

Jac=a/n

a-počet druhů společných pro oba soubory dat (snímek a semenná banka)

n- celkový počet druhů v obou souborech dat (překrývající se druhy počítány jen jednou)

Vypočítané hodnoty Jaccardova indexu byly porovnány mezi jednotlivými habitaty.

Normalita residuí byla ověřována vizuálně Q-Q plot grafem. Rozdíly mezi skupinami byly testovány jednocestnou analýzou rozptylu ANOVA, pro post hoc comparisons byl použit Tukey test pro porovnávání průměrů.

Kalibrované indexy

K porovnání 3 oblastí (Sabaloka, Migre, Gedáref) jsem použila tyto indexy:

Index aridity:

$I_{ph} = \text{Saddle/Saddle} + \text{Bilobate} + \text{Polylobate} + \text{Cross}$

Index pokryvnosti stromového patra definovaný:

D/P=Globular rugulate/ Saddle + Bilobate + Polylob. + Cross + Acic. + C.bulliform

Index vodního stresu definovaný:

Fs=Cuneiform bulliform [%]

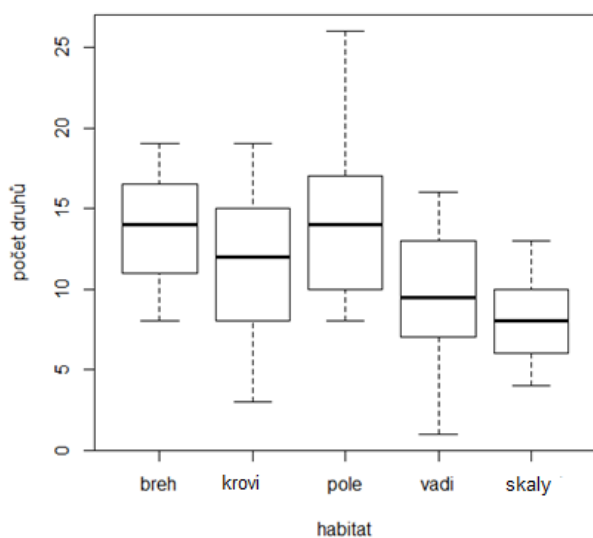
Vypočítané hodnoty Jaccardova indexu byly porovnány mezi jednotlivými habitaty.

Normalita residuí byla ověřována vizuálně Q-Q plot grafem. Rozdíly mezi skupinami byly testovány jednocestnou analýzou rozptylu ANOVA, pro post hoc comparisons byl použit Tukey test pro porovnávání průměrů.

4 Výsledky

4.1. Studium vegetace na Sabaloce

V 72 zkoumaných plochách bylo nalezeno celkem 111 taxonů rostlin. Průměrná diverzita byla 10,8 druhů na snímek. Nejvyšší diverzita byla na obdělávaných polích (v průměru 14,7), naopak nejnižší ve skalních štěrbinách (6.6) (obr. 4).

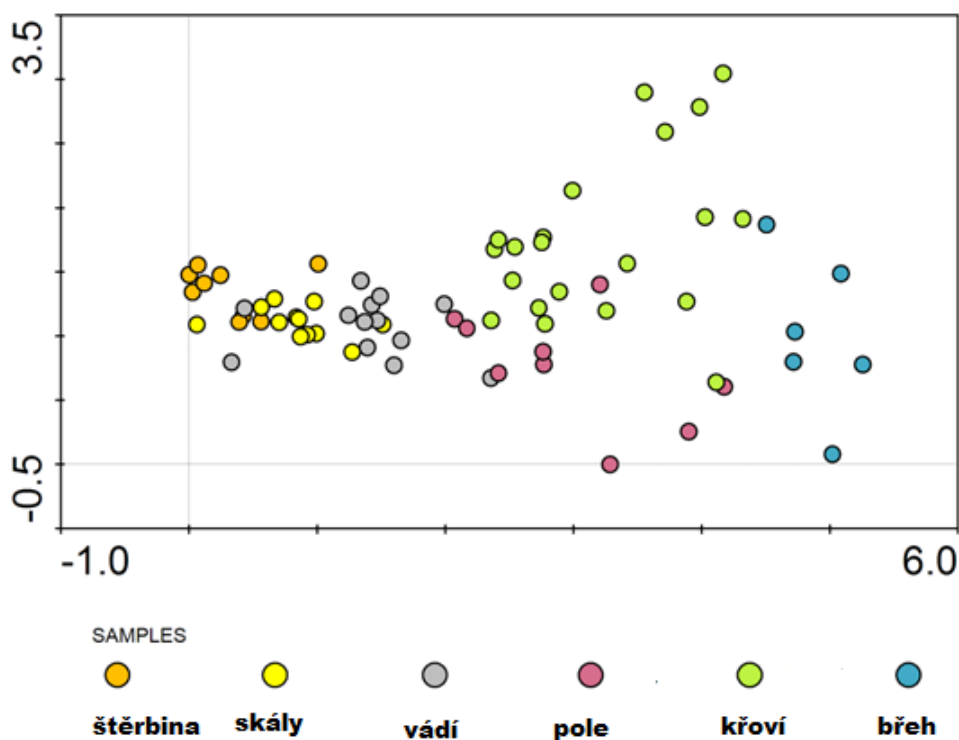


Obr. 5 Počty druhů ve snímcích z jednotlivých habitatů.

Další důležitou charakteristikou jednotlivých typů prostředí byla kromě druhové diverzity také celková pokryvnost vegetace. V nejsušších částech zkoumaného gradientu, ve skalních štěrbinách a vyschlých korytech, pokrývá vegetace zhruba jen 20% plochy snímku, zbytek je tvořen holým pískem a kameny bez vegetace. Ve vlhčí části krajiny, kterou na našem gradientu představují pole, křovité lemy a porosty na březích Nilu, je vegetace výrazně hustší a více strukturovaná.

Největší pokryvnost vegetace jsme zaznamenali na březích Nilu, kde pod hustými korunami stromů, porostlými liánami, nacházíme podrost tvořený bylinami a i keři. I křovité lemy s ojediněle vzrostlými stromy mají velmi výraznou patrovitost. Obdělávaná pole představují specifický typ stanoviště, protože jsou velmi silně ovlivněna lidskou činností.

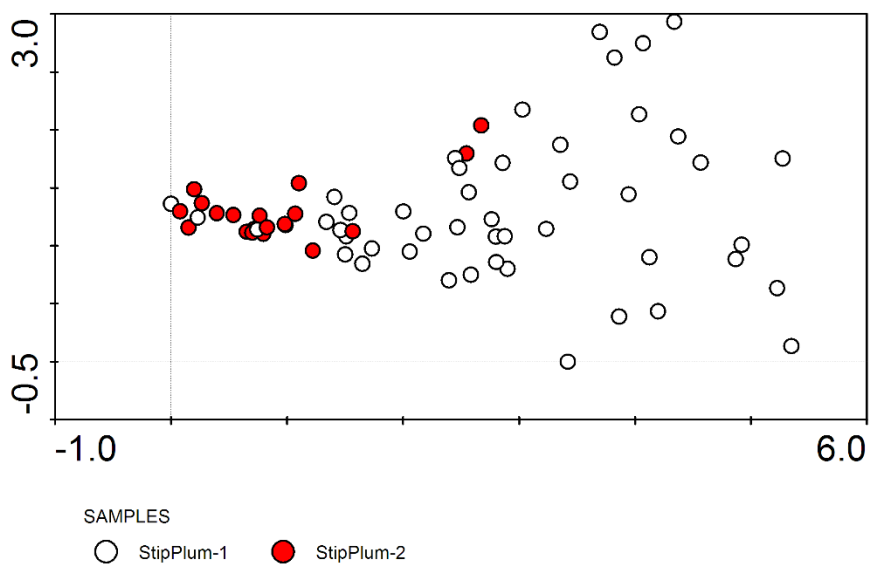
Cílem mnohorozměrné analýzy bylo ověřit, jestli složení vegetace reaguje na gradient prostředí, který byl charakterizovaný vegetačními typy vybranými na základě pozorování v terénu. Mnohorozměrná analýza vegetačních dat ukázala, že druhové složení rostlin může být použito jako indikátor prostředí. V rozložení vegetačních snímků (obr. 5) se podél první osy (DCA1) pravděpodobně promítá gradient vlhkosti. V levé části diagramu je kompaktní shluk bodů reprezentující skalní štěrbiny a skalní města. Tato stanoviště byla charakteristická velmi homogenním druhovým složením. Směrem doprava navazují snímky z vádí, které jsou alespoň sezónně obohacené tekoucí vodou. V pravé části diagramu (niva v okolí řeky) se od sebe body vzdalují, což signalizuje mnohem různorodější vegetaci v tomto typu krajiny. Na obr. 5 je vidět rozdělení snímků i podél druhé osy variability (DCA2), přičemž v horní části diagramu jsou snímky z křovitých lemů, odpovídající spíše polopřirozené vegetaci, zatímco v dolní části jsou snímky ze zavlažovaných polí. Body položené nejvíce vpravo reprezentují porosty na březích Nilu.



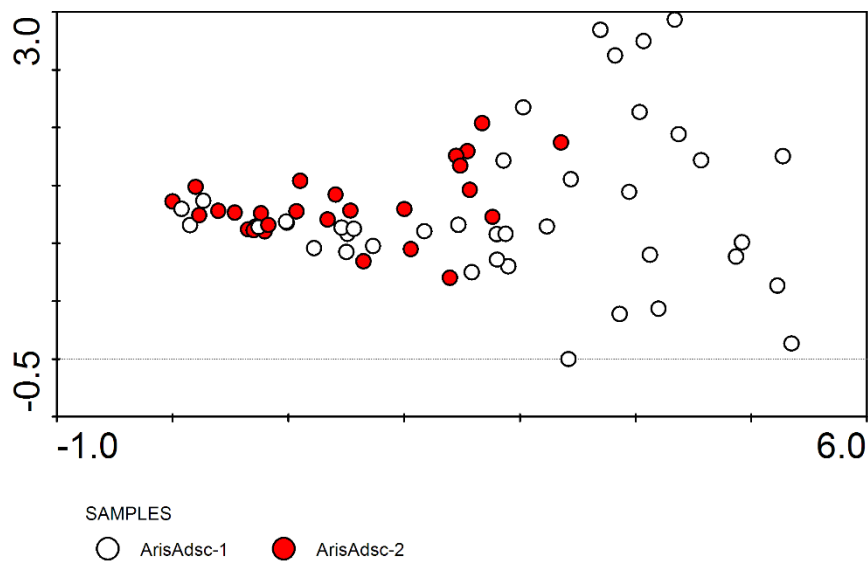
Obr. 6 Rozložení vegetačních snímků na základě druhového složení. Barevně jsou vyznačená jednotlivá stanoviště.

Z tohoto diagramu lze mimo jiné odečíst šířku ekologické niky jednotlivých druhů a jejich výskyt v rámci gradientu vlhkosti v krajině. Například *Stipagrostis uniplumis* a *Dichanthium annulatum* mají velmi úzkou ekologickou niku a rostou jen ve specifickém prostředí, a proto mohou být použity jako diagnostické druhy těchto prostředí (*S. uniplumis* ve skalách a štěrbinách a *D. annulatum* v křovitých lemech). Naopak *Aristida adscensionis* má ekologickou niku mnohem širší - roste v suché i vlhké části gradientu (ve skalách, štěrbinách, ale i v křovitých lemech), proto je jako diagnostický druh méně vhodná. Podobně i *Schismus barbatus*, který roste v suché části gradientu (ve skalách a stejně tak i ve vádí) a zasahuje místy i do křovitých lemech ve vlhké části gradientu nebo *Cynodon dactylon*, typický pro celou škálu stanovišť ve vlhké části gradientu.

A)



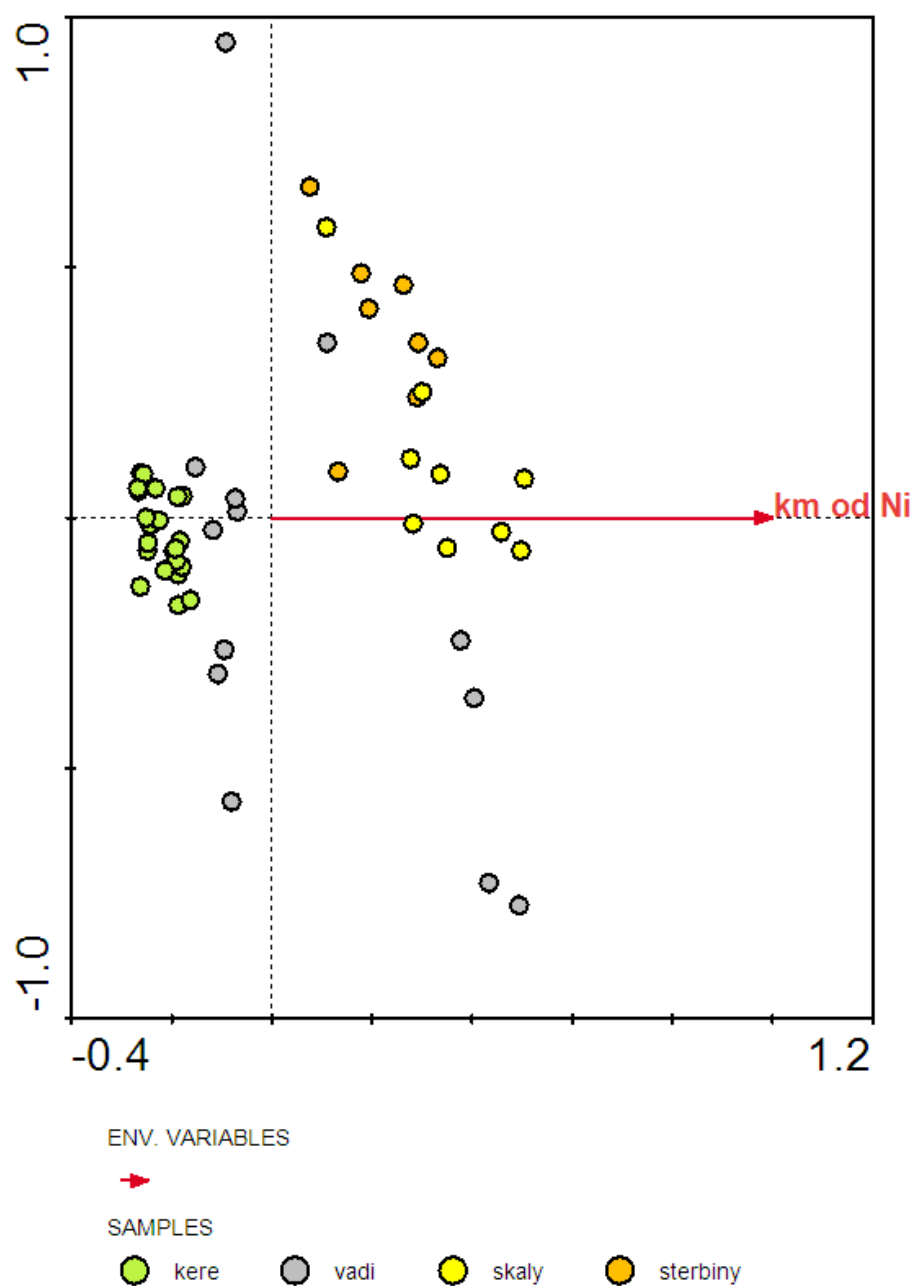
B)



Obr. 7 Výskyty druhů ve vegetačních snímcích. Nahoře *Stipagrostis uniplumis* s úzkou ekologickou valencí, dole *Aristida adscensionis* s širokou ekologickou valencí.

Jako zástupná proměnná pro gradient vlhkosti byla testována vzdálenost od Nilu.

Test vyšel průkazně ($p=0,002$). Na obr.7 je vidět, že skály a štěrbiny se oddělují v pravé části se snižujícím se gradientem vlhkosti. V levé části se oddělují křovité lemy. Vádí je zastoupeno v obou skupinách.



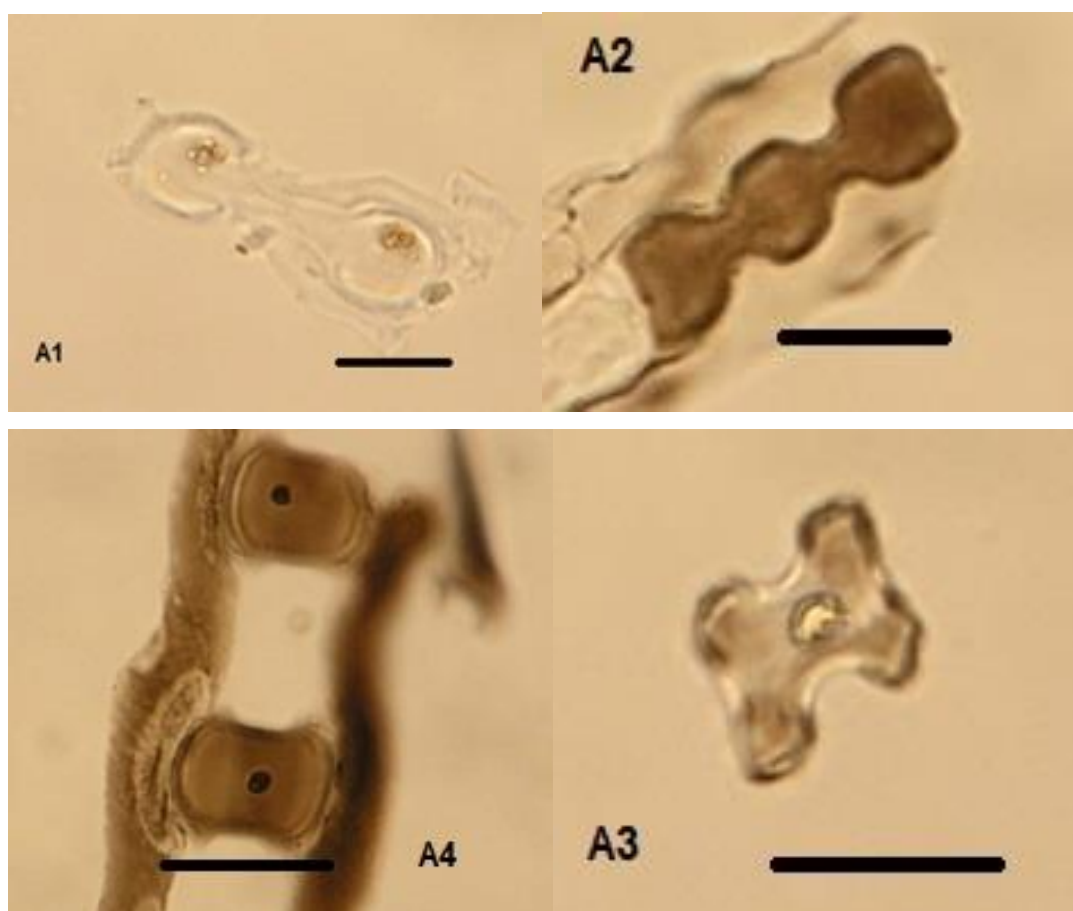
Obr. 8 Rozložení snímků na gradientu vlhkosti – šipka ukazuje vyšší vzdálenost od Nilu a tedy snižující se gradient vlhkosti.

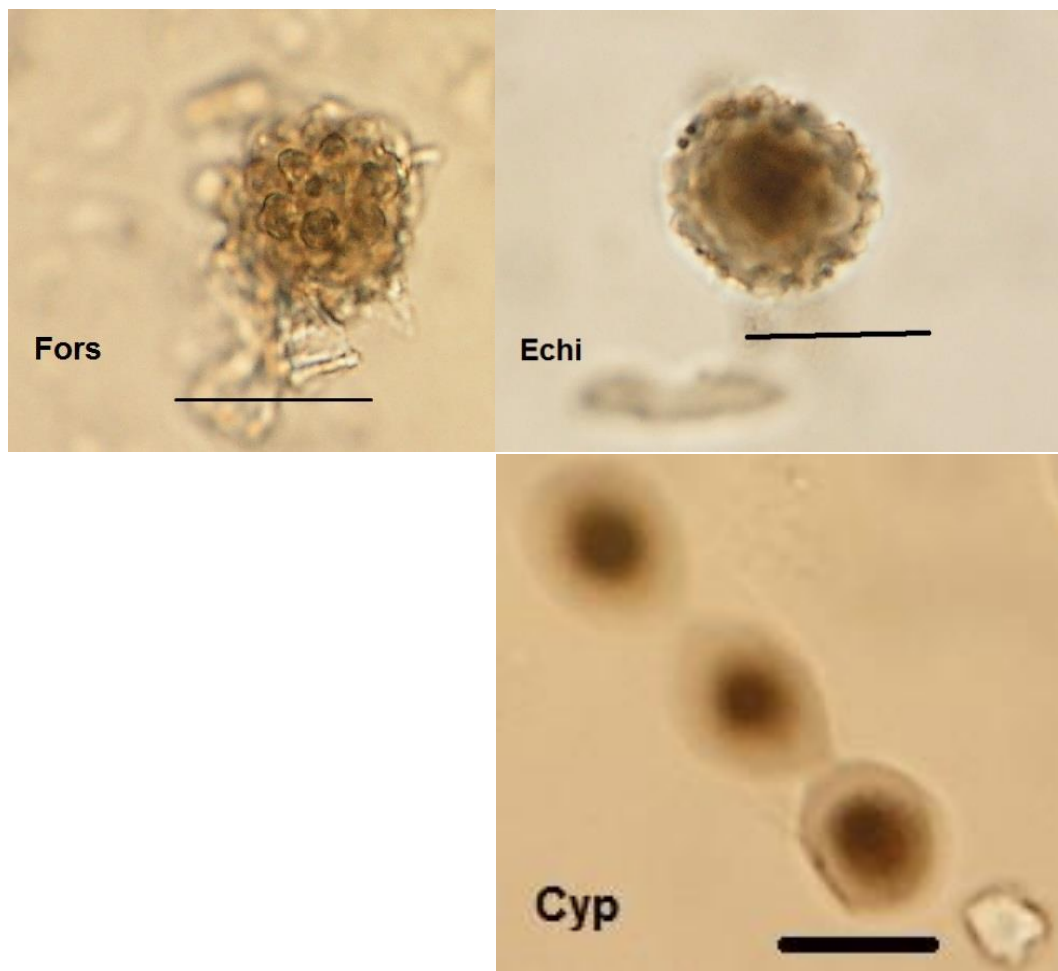
4. 2. Fytolitová srovnávací sbírka

4. 2. 1. Popis morfotypů vybraných druhů srovnávací sbírky

Fytolity byly podle očekávání nalezeny u všech druhů čeledi Poaceae, čeledi Cyperaceae, Arecaceae, dále pak u *Forsskalea tenasicima* (Urticaceae) (obr. 9). Další analyzované druhy pravděpodobně neprodukuje fytolity. U druhů *Aerva javanica* a *Calotropis procera* nebyly nalezeny žádné fytolity.

U trav byly pozorovány fytolity v listech i v plevách. U deseti druhů čeledi Poaceae jsem rozpoznala celkem 31 morfotypů krátkých buněk, vytvořených podle vlastních kritérií (viz kap. 3. 6.). Pouze u 4 druhů z 10 jsem našla morfotypy, které se nevyskytovaly u jiných druhů. U každého z 10 druhů ale nějaký morfotyp nebo kombinace morfotypů převažovala.





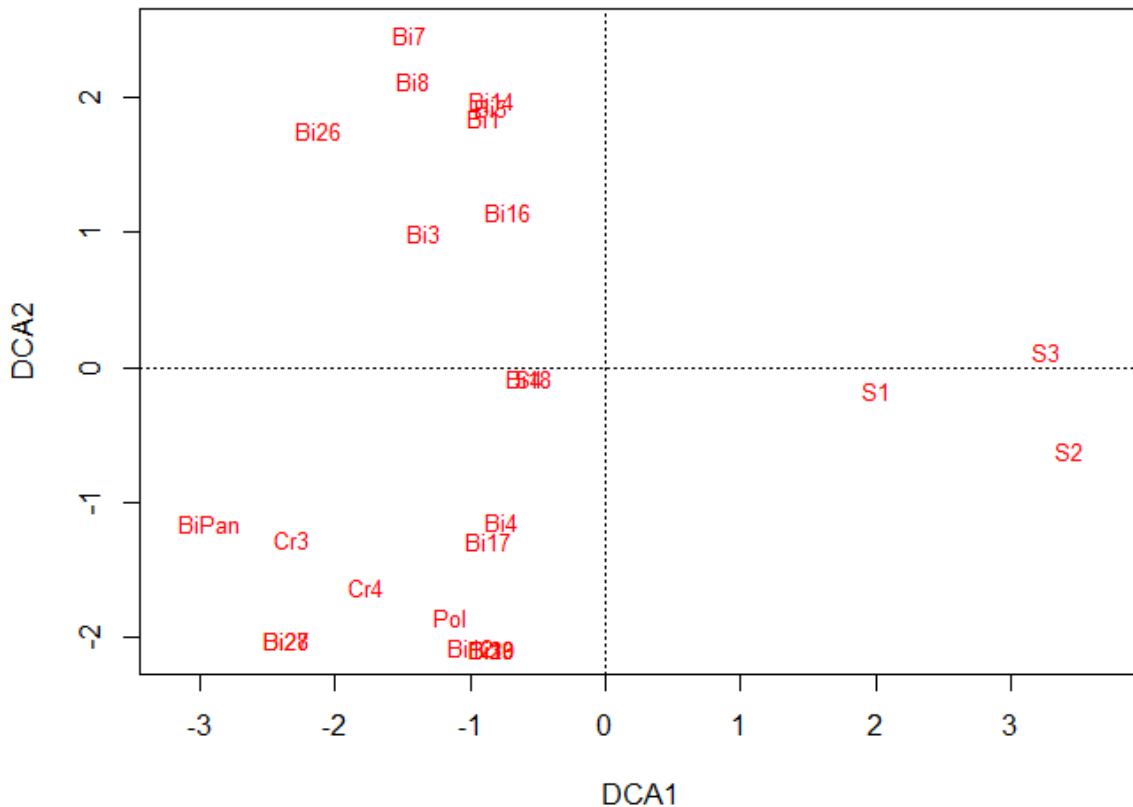
Obr. 9 Fytolitové krátké buňky: A1 Bilobate, A2 Polylobate, A3 Cross; Cyp Cyperaceae, Echi Globular echinate, Fors *Forsskaleae tenasicima*

4. 2. 2. Taxonomický potenciál fytolitových krátkých buněk

Cílem mnohorozměrné analýzy bylo zjistit, jaké morfotypy se vyskytují pospolu, a které druhy jsou si podobné fytolitovým složením.

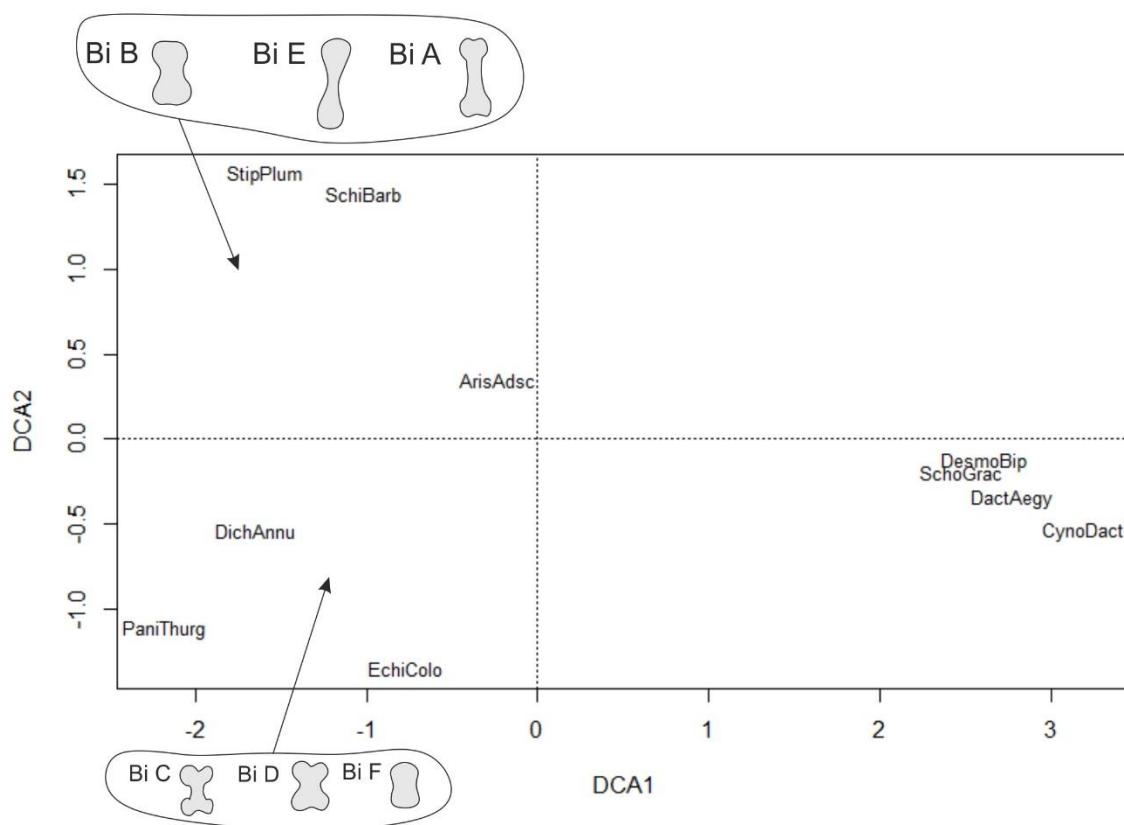
Na obr. 10 je vidět, jaké morfotypy k tomuto rozložení přispívají. Podél osy 1 lze pozorovat shluk 3 ze 4 morfotypů kategorie Saddle na pravé straně a všech ostatních kategorií (Bilobate, Cross, Polylobate) morfotypů na levé straně. Podél osy 2 lze sledovat shluky základních kategorií: Bilobate v horní části a Bilobate, Cross a Polylobate v dolní části. Rozložení

jemnějších tvarových kategorií morfotypu Bilobate podél osy 2. V horní části převažují typy s užší a kratší příčkou mezi laloky, konkávními/rovnými boky laloků a konvexními stranami laloků. V dolní části pak převažují typy s širší a kratší příčkou mezi laloky, zanořenými boky laloků a konvexními stranami laloků.



Obr. 10 Rozložení morfotypů u druhů trav ze srovnávací sbírky.

Na obr. 11 je vidět, že se podél první osy (DCA1) oddělují na pravé straně druhy, které patří do podčeledi Chloridoideae, na levé straně se oddělují druhy, které patří do podčeledi Arundinoideae, Danthoideae (zástupci dříve řazení do Arundinoideae dle Watson et al. 1985) a Panicoideae. Podél druhé osy (DCA2) se v horní části oddělují druhy podčeledi Arundinoideae a Danthoideae, v dolní části se oddělují druhy podčeledi Panicoideae.

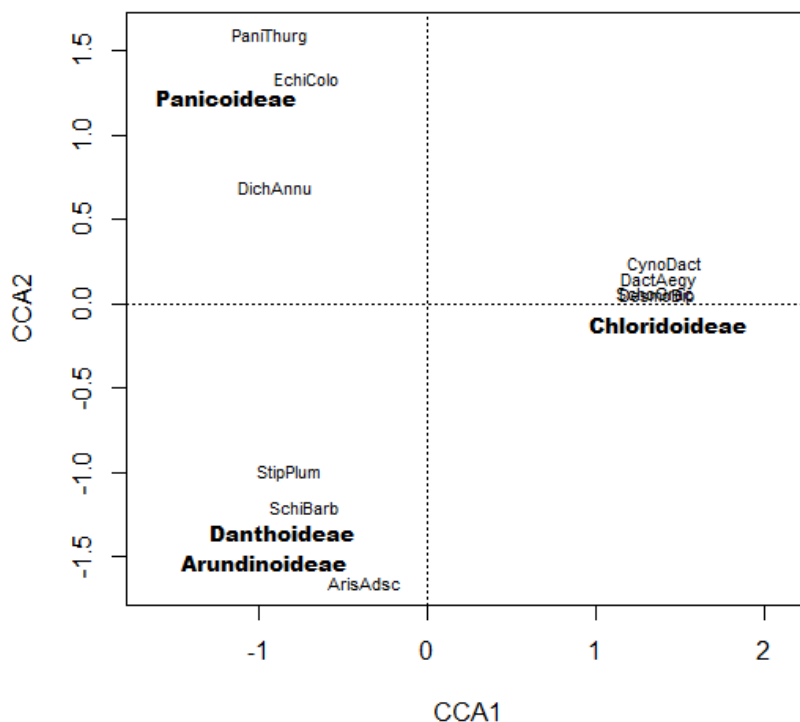


Obr. 11 Rozložení druhů na základě fytolitového složení. Idealizované obrázky zobrazují morotypy, jež vznikly sloučením nektrých znaků z předchozího obrázku

Tab. 1 Četnost morfotypů nových kategorií u druhů trav

zkratka	druh	podčeleď	BiA	BiB	BiC	BiD	BiE	BiF	Cr	Pol	S1	S2	S3	S4
	<i>Aristida</i>													
ArisAdsc	<i>adscensionis</i>	Arundinoideae	33	1	0	0	7	3	0	0	6	1	1	89
	<i>Stipagrostis</i>													
StipPlum	<i>plumosa</i>	Danthoideae	25	73	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0
SchiBarb	<i>Schismus barbatus</i>	Danthoideae	186	6	0	0	9	0	0	1	1	0	0	0
	<i>Dichanthium</i>													
DichAnnu	<i>annulatum</i>	Panicoideae	50	17	2	0	0	0	59	30	0	0	0	0
EchiColo	<i>Echinochloa colona</i>	Panicoideae	4	7	21	4	1	14	15	48	2	2	0	0
PaniThurg	<i>Panicum turgidum</i>	Panicoideae	1	0	0	0	0	52	9	0	0	0	0	0
CynoDact	<i>Cynodon dactylon</i>	Chloridoideae	0	0	0	0	0	0	0	0	6	156	0	0
	<i>Dactyloctenium</i>													
DactAegy	<i>aegypticum</i>	Chloridoideae	0	0	0	0	0	0	0	0	61	67	2	0
	<i>Desmostachya</i>													
DesmoBip	<i>bipinnata</i>	Chloridoideae	0	0	0	0	0	0	0	0	83	6	30	0
	<i>Schoenfeldia</i>													
SchoGrac	<i>gracilis</i>	Chloridoideae	0	0	0	0	0	0	0	0	146	11	11	0

Na základě rozmístění skupin morfotypů a jejich znaků jsem sloučila 31 kategorií morfotypu Bilobate do 6ti kategorií aplikováním pouze 2 ze 4 znaků (obr. x), které se zdály být na základě předchozí explorační analýzy relevantní k odlišení podčeledí. Přímou mnohorozměrnou analýzou (CCA) jsem testovala, jestli příslušnost druhu k podčeledi predikuje jeho fytochemické složení (obr. 12). Výsledek byl signifikantní ($p=0,004$).

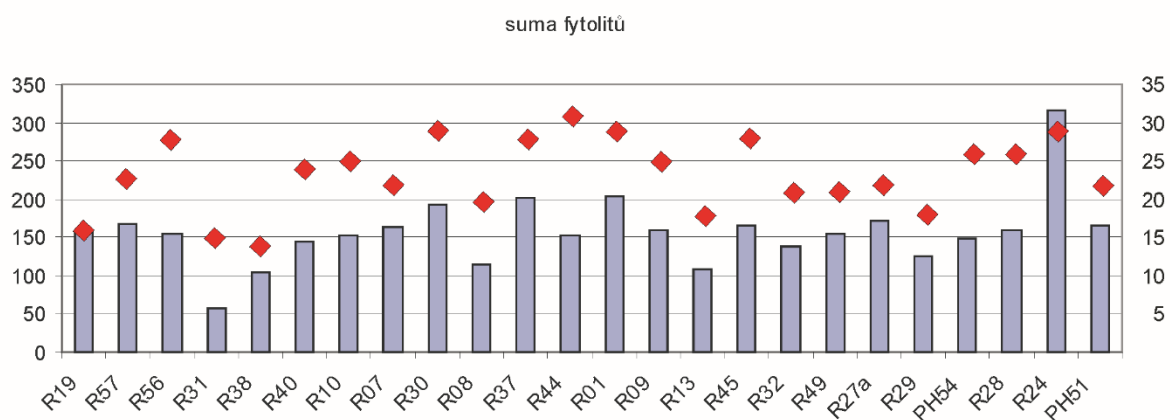


Obr. 12 Rozložení druhů na základě morfotypového složení. Test afinity podčeledi k fytochemickému spektru.

4. 3. Půdní fytochemická spektra

Pro analýzu bylo použito celkem 24 vzorků (18 z lokality Sabaloka, 6 z lokality Gedáref a Migre). Vzorky s nejnižším počtem fytochemických složek měly často i nižší diverzitu morfotypů (obr. 13). Vzorky (R31 a R38) s nízkým počtem fytochemických složek i s nízkou diverzitou pocházejí ze skalních štěrbin, další vzorek ze štěrbin (R40) byl ale relativně bohatý. Další chudý vzorek (R13) pocházel z vádí ze snímku, kde se vyskytoval jen jeden druh (*Calotropis procera*) s nízkou pokryvností, který navíc neprodukuje fytochemické složky. Zároveň vzorek (R44) s úplně nejvyšší

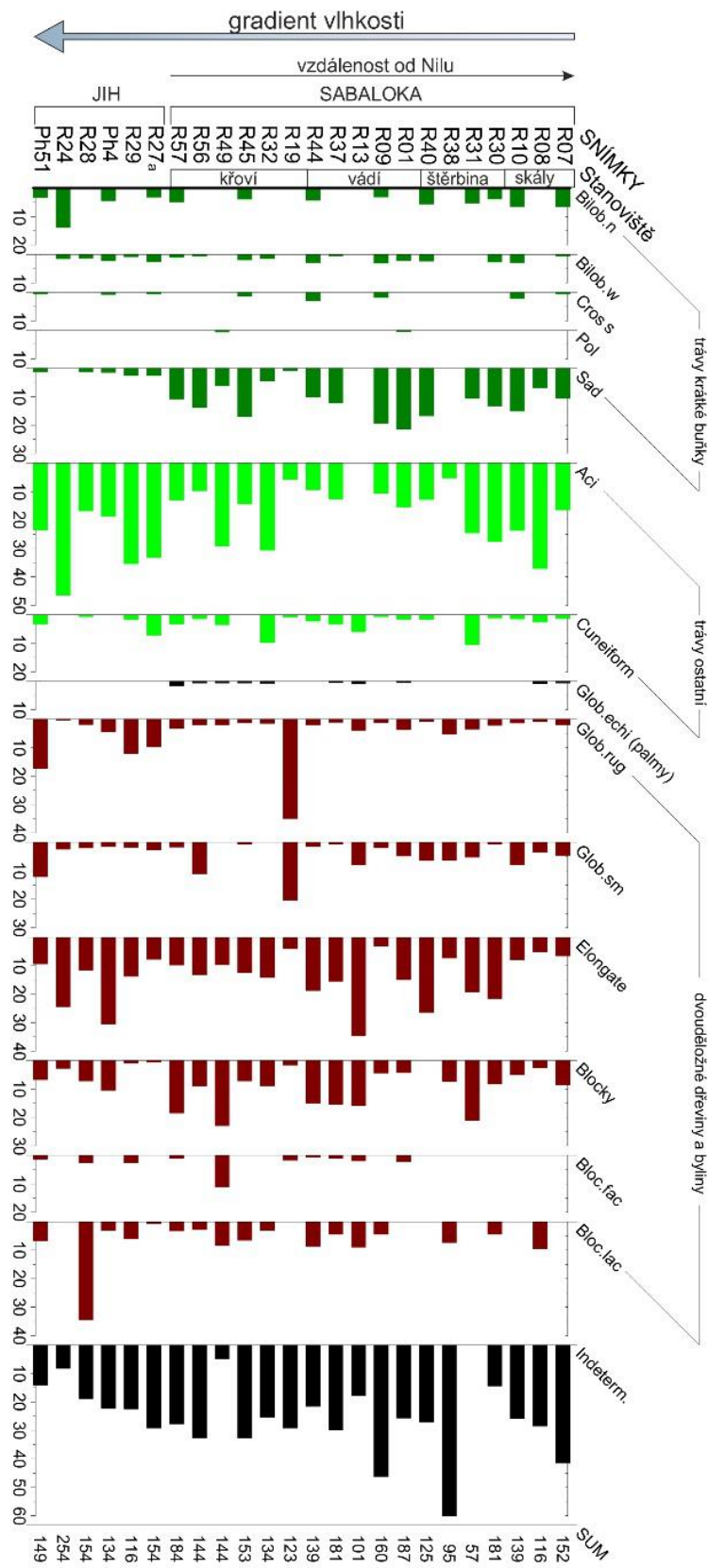
morfortypovou diverzitou a zároveň relativně nízkým množstvím fytolitů také pocházel z vadí, ale ze snímku s vyšší pokryvností trav. Vzorek (R19) ze snímku v křovitém lemu se výrazně lišil od ostatních vzorků, ale jen jedním morfortypem, obsahuje tedy poměrně vysoké množství fytolitů, ale má poměrně nízkou morfortypovou diverzitu. Vzorek (R24) s nejvyšším počtem fytolitů a zároveň s vysokou morfortypovou diverzitou pocházel ze vzorku z lokality Gedáref s výrazně vyšší pokryvností vegetace.



Obr. 13 Srovnání počtu morfortypů (sloupce a levá osa) a morfortypové diverzity (znaky a pravá osa)

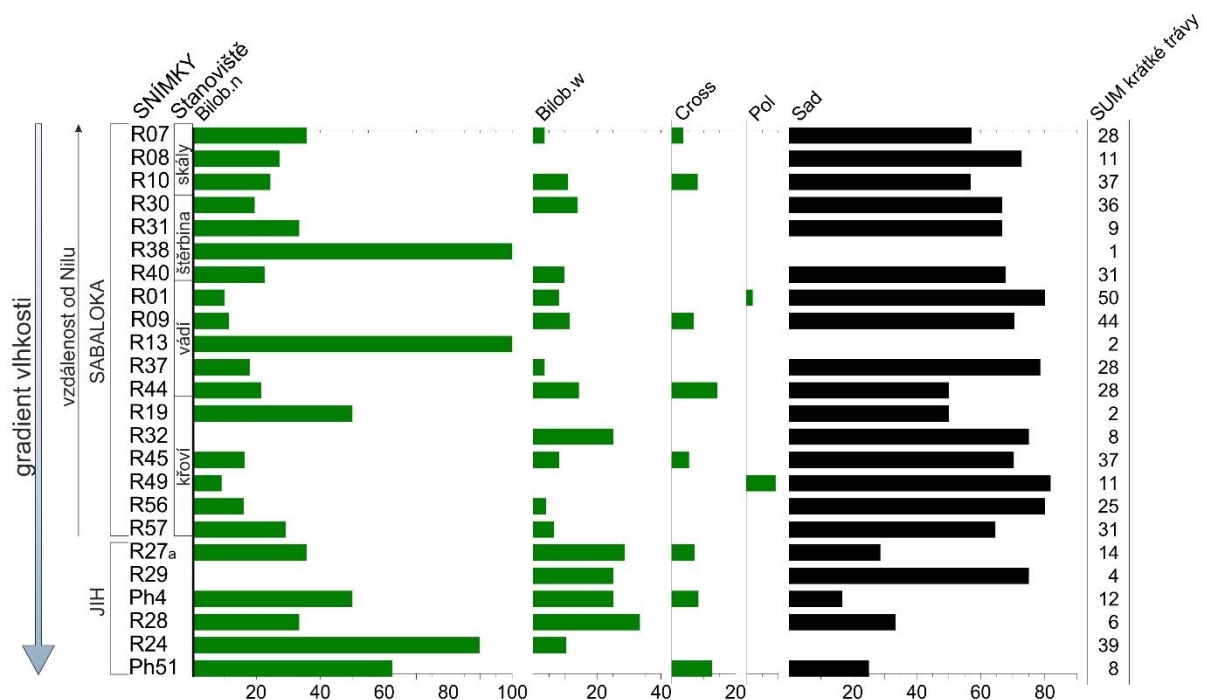
Na diagramu níže (obr. 14) je srovnání fytolitového složení všech analyzovaných půdních vzorků. V horní části diagramu jsou vzorky ze Sabaloky, v dolní části z jižních lokalit (Migre a Gedáref). V rámci Sabaloky jsou vzorky řazené podle stanovišť. Celkově tedy diagram odpovídá gradientu vlhkosti od nejsušší po nejvlhčí – na dlouhé škále (Sabaloka, Migre, Gedáref), na krátké škále (skaliny a skalní štěrbiny, vady, křovité lemy). Na dlouhé škále lze pozorovat nárůst typu Saddle v horní části diagramu ve vzorcích ze Sabaloky oproti vzorkům z jižních lokalit. V rámci Sabaloky napříč stanovišti zastoupení Saddle dále neroste na vlhkostním gradientu. Morfortyp (Acicular), který se vyskytuje u celé čeledi Poaceae, má dva vrcholy v dolní i v horní části diagramu – na Sabaloce je to ve skalách a skalních štěrbinách.

Morfotypy, které produkují palmy, jsou zastoupeny jen ve vzorcích na Sabaloce. V dolní části diagramu je relativně více vzorků s morfotypy (Globular rugulate) vyskytujících se u dřevin. Nejvyšší zastoupení morfotypu (Blocky), který se vyskytuje u všech dvouděložných rostlin, je v křovitých lemech na Sabaloce, až na jeden vzorek z lokality Migre, kde se hojně vyskytuje jiný morfotyp z této skupiny (Blocky lacutate).



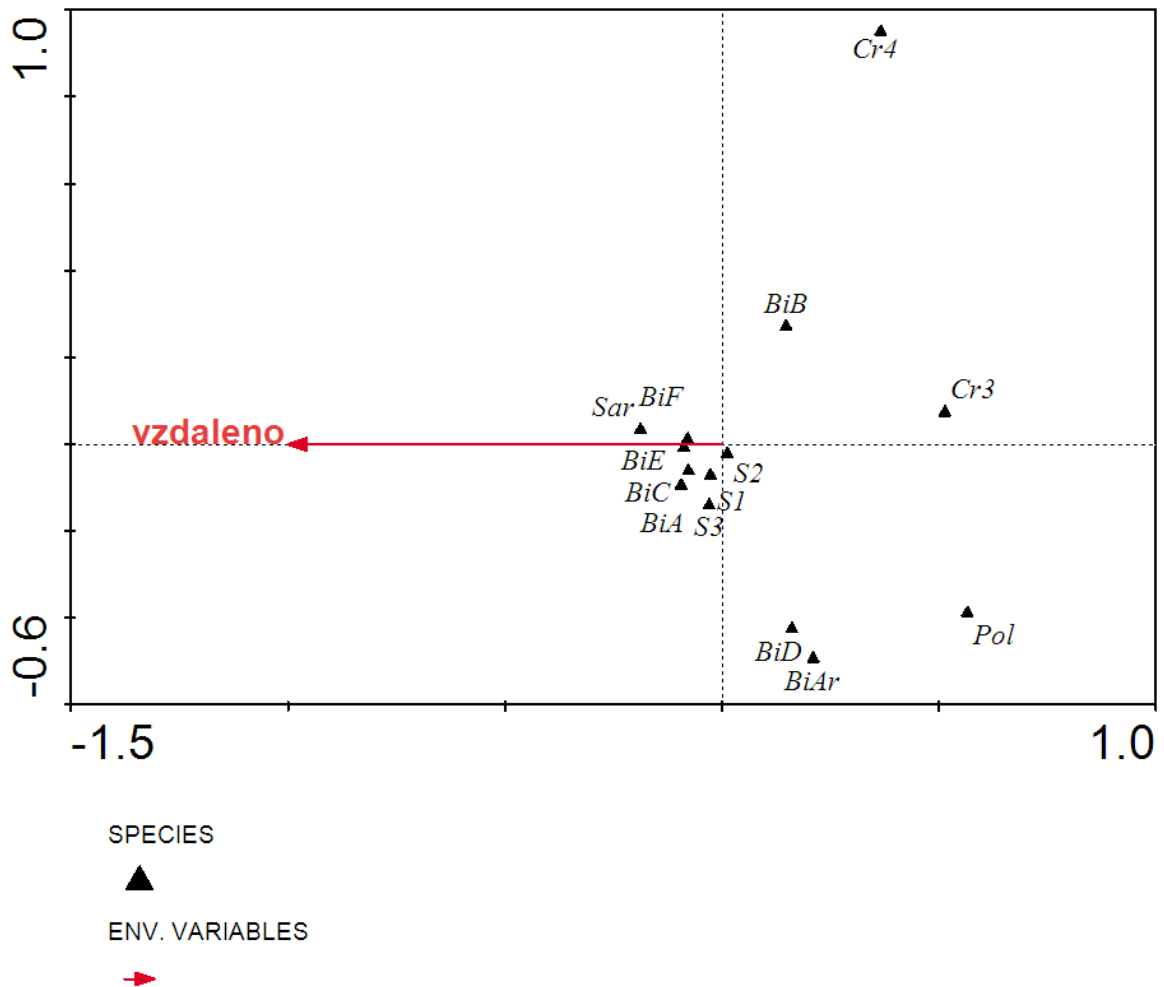
Obr. 14 Fytolitový diagram půdních fytolitových spekter – všechny základní morfotypy

V další fytolitovém diagramu (obr. 15) jsou k sobě relativně vyjádřeny pouze fytolitové krátké buňky. Bilobátní typ s úzkou příčkou mezi laloky (Bilob.n) má dva vrcholy výskytu – v nejjihnějších vzorcích na lokalitě Gedáref a ve skalách na Sabaloce. Vzorky (R38, R13, R31, R19) obsahovaly nízký počet fytolitů, nebo měly nízkou morfotypovou diverzitu (viz obr. x kvalitativní a kvantitativní srovnání). Bilobátní typ se širokou příčkou mezi laloky (Bilob.w) má vyšší zastoupení u vzorků na jižních lokalitách ve vlhčí části gradientu. Morfotyp Saddle (Sad) má na jižních lokalitách nižší zastoupení oproti všem zbylým morfotypům.



Obr. 15 Fytolitový diagram půdních fytolitových spekter – fytolitové krátké buňky

4. 3. 1. Odraz gradientu vlhkosti v půdním fytolitovém spektru na Sabaloce
 Cílem mnohorozměrné analýzy bylo zjistit, jestli je možné na základě půdního fytolitového spektra odlišit vegetaci na gradientu vlhkosti na Sabaloce.

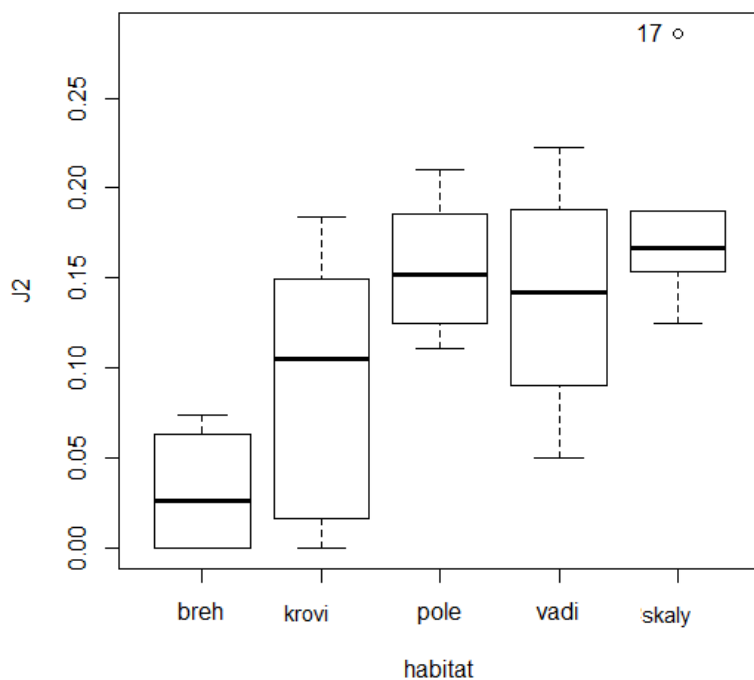


Obr. 16 Testování vzdálenosti od Nilu jako gradientu vlhkosti v půdním fytolitovém spektru

Přímou mnohorozměrnou analýzou (CCA) jsem testovala, jestli gradient vlhkosti (zastoupený vzdáleností od řeky) predikuje půdní fytolitové spektrum. Do analýzy byly zahrnuty stejné morfotypy které, jak se v předchozí analýze ze srovnávací sbírky ukázalo, mohou odlišovat podčeledi. Na obr. 16 šipka ukazuje ve směru snímků vzdalujících se od řeky. Bilobátní morfotyp s konvexním lalokem a s dlouhou a úzkou příčkou mezi laloky (BiE) přispívá ke gradientu nejvíce, v doprovodu dalších morfotypů, které se vyskytují u suchomilnějších druhů naší srovnávací sbírky. Test nevyšel signifikantně ($p=0,062$).

4. 3. 1. 1. Použití půdní semenné banky k popisu horizontálního transportu materiálu

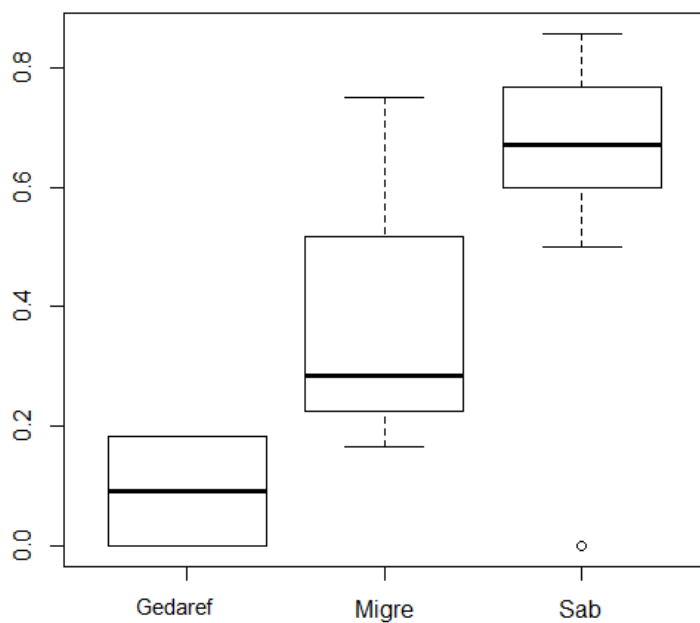
Cílem analýzy bylo zjistit, jak se odráží aktuální vegetace v půdní semenné bance. Podobnost semenné banky a vegetace byla vyjádřena Jaccardovým indexem. Nejvyšší hodnota Jaccardova indexu byla ve skalních městech, nejnižší na břehu Nilu. Signifikantně se hodnota indexu lišila jen mezi skalním městem a břehem ($p=0.0160$).



Obr. 17 Podobnost vegetace a semenné banky v jednotlivých habitatech vyjádřená Jaccardovým indexem

4. 3. 1. 2. Ověření fytofitových indexů na různých prostorových škálách

Indexy jsem vypočetla pro 24 vzorků (tab. 1, hodnoty indexů kap. 3. 7.). Jednotlivé lokality se signifikantně lišily jen v indexu aridity (obr. 18). Index aridity (*Iph*) byl nejvyšší na lokalitě Sabaloka a nejnižší na lokalitě Gedáref. Rozdíl v hodnotě indexu aridity (*Iph*) byl signifikantní mezi lokalitami Sabaloka a Migre ($p=0,0501$), Sabaloka a Gedáref ($p=0,0031$). Rozdíl v hodnotě indexu aridity mezi lokalitami Migre a Gedáref nebyl signifikantní ($p=0,2523$).



Obr. 18 Index aridity. Oblasti seřazené od nejjihnější po nejsevernější.

Tab. 1 Hodnoty indexů

Lokalita	č. vz.	D/P	Fs	Iph	Stanoviště
Sabaloka	R19	4.30	0.01	0.50	křoví
	R57	0.08	0.04	0.65	křoví
	R56	0.00	0.02	0.77	křoví
	R45	0.02	0.01	0.70	křoví
	R32	0.02	0.15	0.86	křoví
	R49	0.03	0.03	0.82	křoví
	R10	0.00	0.03	0.60	skály
	R07	0.00	0.00	0.59	skály
	R30	0.05	0.02	0.67	skály
	R08	0.25	0.03	0.73	skály
	R31	0.07	0.12	0.67	štěrbina
	R38	0.57	0.02	0.00	štěrbina

	R40	0.00	0.03	0.68	štěrbina
	R37	0.06	0.05	0.79	vádí
	R44	0.03	0.03	0.50	vádí
	R01	0.02	0.03	0.78	vádí
	R09	0.04	0.01	0.70	vádí
	R13	0.25	0.12	0.67	vádí
Migre	R28	0.09	0.03	0.29	
	R27a	0.20	0.12	0.29	
	R29	0.30	0.03	0.75	
	PH54	0.16	0.00	0.17	
Gedáref	R24	0.01	0.00	0.00	
	PH51	0.51	0.06	0.18	

U vzorků z vegetačních snímků na Sabaloce nebyly zjištěny signifikantní rozdíly v indexu aridity (*I_{ph}*) mezi stanovišti (skalní město, štěrbina, vádí, křovitý lem). Index aridity byl nepatrně vyšší ve snímcích z lemů, nejnižší naopak ve skalních městech.

5 Diskuse

5.1. Schopnost fytolitů odrážet prostředí

Vlhkostní nároky zkoumaných druhů a jejich fytolitové spektrum

V této práci bylo možné sledovat nejen druhové složení, ale i vlhkostní nároky jednotlivých druhů a proměnu jejich fytolitového spektra.

Ve své studii Barboni a Bremond (2009) posuzovali v souboru 143 druhů trav z východní Afriky afinitu jejich fytolitů k podčeledím a podmínkám prostředí - tedy, zda jsou fytolity konkrétní podčeledi dobrým indikátorem prostředí. 49 druhů trav z podčeledi Chloridoideae rozdělili např. podle vlhkostních nároků mezi helofyty:mesofyty:xerofyty v poměru 10:33:27. Ze součtu je patrné, že mnoho druhů spadá do více kategorií – vyskytují se v podmínkách s různou dostupností vody. Ve studii tedy posuzovali různé úrovně dostupnosti vláhy, které mají vliv na vegetaci:

1. Srážkový režim ovlivňující celý vegetační pás
2. Lokální dostupnost vody podmíněná hladinou podzemní vody nebo vzdáleností od vodního toku

V prvním případě jde o prostorovou převahu vybrané podčeledi – její fytogeografii, ve druhém o šíři ekologické valence jejích zástupců. Uvnitř podčeledi nepřevažují druhy, které by byly buď výhradně suchomilné, nebo vlhkomilné.

Výsledky této práce ukazují, že podčeleď nemusí nutně nést informaci o lokálním vlhkostním gradientu. Například v rámci podčeledi Chloridoideae se 3 druhy ze 4 nacházely ve vlhké části poblíž řeky, jeden druh naopak rostl ve skalách v nejsušší části gradientu. Za prvé tedy druhy neměly podobné vlhkostní nároky, za druhé byla podčeleď Chloridoideae druhově zastoupena především ve vlhké části gradientu. Podobně do podčeledi Panicoideae patří *Panicum thurgidum*, které se vyskytuje spíše v suché části gradientu, ovšem ve vádí, které je periodicky zásobené srážkovou vodou

Proměna morfotypů na ekologickém gradientu

V této práci jsme nejdříve posuzovali vztah mezi druhy, a to v minimalizovaném souboru druhů (10) čeledi Poaceae. To byla většina dominantních druhů trav na Sabaloce. Zajímalo mě, jestli je možné rozlišit všechny zastoupené podčeledi typickými morfotypy, a které morfotypové znaky je oddělují.

Jemné dělení morfotypů v našich výsledcích ukázalo, že je od sebe nejen možné odlišit druhy podčeledi Chloridoideae a Panicoideae (kteří figurují v indexu aridity), ale že lze odlišit i zástupce podčeledí Arundinoideae a Danthoideae. Zajímavé také je, že *Schismus barbatus*, který se dnes řadí do podčeledí Danthoideae, má podobné fytoity jako zástupci podčeledí Arundinoideae, do které byl řazen dříve (Watson et al. 1992). U několika druhů (*Aristida adscensionis*, *Panicum thurgidum*, *Schismus barbatus*) byly dokonce nalezeny specifické morfotypy Bilobate, které je odlišovaly od ostatních druhů, u kterých se vyskytuje bilobátní morfotyp – u všech zástupců podčeledí Panicoideae, Danthoideae a Arundinoideae. Druhy z podčeledí Chloridoideae se ode všech ostatních odlišovaly přítomností morfotypu Saddle. Kritéria, která jsem u tohoto morfotypu aplikovala, jednotlivé druhy v podčeledi Chloridoideae neoddělovaly. V literatuře se ale vyskytují další morfotyp, který má taxonomický potenciál, v této studii ale nebyl popisován, nicméně byl pozorován u *Schoenfeldia sp.* ve srovnávací sbírce (Neumann et al. 2009). V této práci jsem si totiž nekladla za hlavní cíl potvrdit příslušnost nějakého morfotypu k taxonu, ale pozorovat, jestli je v rámci této lokality možné od sebe odlišit skupiny druhů na základě jejich fytoolitových *krátkých buněk*. A také to, jestli jemné morfotypové znaky mohou potenciálně postihnout lokální vlhkostní gradient.

Mohou tedy vůbec fytoity odrážet lokální vlhkostní podmínky? Z rozložení vegetačních snímků a jejich druhového složení na vlhkostním gradientu bylo možné odečítat ekologické nároky jednotlivých druhů, které byly zároveň také analyzovány ve fytolitové srovnávací sbírce. Pokud se jednalo o druhy rostoucí převážně v suché nebo vlhké části gradientu, bylo možné jejich morfotypy propojit s podmínkami prostředí. Proměna znaků bilobátního morfotypu byla popsána např. ve studii Lu a Liu (2003) a Barboni et al. (2009). Bylo zde pozorováno, že příčka mezi laloky se zkracuje ve směru rostoucího vlhkostního gradientu. Výsledky v naší studii toto potvrzují. Zároveň bylo pozorováno, že ve směru rostoucího vlhkostního gradientu roste i šířka příčky.

Index aridity na dlouhém a krátkém gradientu

Použitý index aridity (*Iph*) měl vyšší hodnotu na nejseverněji položené lokalitě (Sabaloka) s aridním klimatem a nejnižší hodnotu na nejjižněji položené lokalitě (Gedáref) s humidnějším klimatem. Tento výsledek se shoduje s výsledky jiných studií a ukazuje, že index aridity je funkční nástroj k rekonstrukci změn klimatu, a s tím souvisejících změn ve vegetaci, na dlouhém gradientu i v severovýchodní Africe (Alexandere et al. 1997, Barboni et al. 1999, Bremond 2005b, Barboni et al. 2009).

O čem ale vlastně index aridity (*Iph*) vypovídá? Index aridity, definovaný jen základními kategoriemi morfotypů, nevystihuje lokální vlhkostní gradient. Zástupci podčeledí Chloridoideae a Panicoideae nejsou vázány výhradně na sucho nebo vlhko – v lokálních podmínkách rostou v různých prostředích – a všichni přispívají do fytolitového spektra. Použití indexu aridity, jakožto poměru základních morfotypů typických pro tyto podčeledi, k rozlišení lokálních vlhkostních poměrů je tedy problematické z těchto důvodů:

1. Do fytolitového spektra přispívají druhy s různou ekologií, např. suchomilné *Panicum turgidum* z “vlhkomilné” podčeledi Panicoideae a vlhkomilné *Desmostachya bipinnata* a *Cynodon dactylon* ze “suchomilné” podčeledi Chloridoideae
2. Do fytolitového spektra přispívají i druhy jiných podčeledí, které obsahují všechny morfotypy, které od sebe jinak odlišují podčeledi Chloridoideae a Panicoideae

Jsou tedy fytolity vhodným nástrojem jen pro rekonstrukci vegetačních změn na dlouhém gradientu a jemnější rozdíly nemohou rozlišit? Jemnější dělení morfotypů možná přináší potenciál pro rozlišení lokálních vlhkostních podmínek. Pokud by ve fosilním záznamu např. převažovaly morfotypy cross, polylobate ještě v kombinaci s bilobátním typem s krátkou příčkou mezi laloky a vnořeným bokem laloky, lze se již s velkou pravděpodobností domnívat, že pochází z vlhkomilných druhů podčeledi Panicoideae (a tedy že byly podmínky obecně vlhčí nebo se záznam skládá z lokální vlhkomilné vegetace).

Co ale z toho můžeme vyvodit pro interpretaci fosilního záznamu? A lze vůbec z prostého poměru konkrétních podčeledí vyvodit něco o klimatu a složení vegetace v minulosti? Do jaké míry je oprávněné se domnívat, že změna klimatu, např. zvýšení aktivity monzunu (Lézine 1998), které by způsobilo zvýšení pokryvnosti vegetace, by také vedlo ke změně v

poměru právě podčeledí Chloridoideae a Panicoideae – tedy k posunu současných vegetačních pásů? Index aridity odráží především poměr těchto podčeledí. Navíc ne úplně spolehlivě, protože ani samotné podčeledi Chloridoideae a Panicoideae neobsahují výlučně jen ten či onen typ, někteří jejich zástupci mají oba.

5. 2. Lokální variabilita fytolitového spektra

Fytolity neodrážejí floristické složení vegetace - mohou ale odlišit vegetační typy nebo stanoviště? Indexy ukazují, že je možné odlišit vegetační zóny (Bremond 2005a, Bremond 2005b, Barboni et al. 2007) nebo na lokální úrovni stanoviště s výrazně kontrastním prostředím (Barboni et al. 1999).

V této práci jsem se pokusila propojit více přístupů k tomuto problému. Sledovala jsem konkrétní morfotypy pro použití indexů, ale popisovala jsem i všechny další morfotypy půdního fytolitového spektra. Zaznamenány také byly téměř všechny druhy v lokální vegetaci a rozpoznáno několik typických stanovišť. Potenciálně byl rozpoznán vlhkostní gradient, na kterém se tyto druhy vyskytují. Dále byla podrobně popsána fytolitová spektra krátkých buněk u téměř všech trav, které na lokalitě dominují. Kombinací těchto přístupů jsem chtěla posoudit, na jakých prostorových škálách lze vegetaci zachytit a jestli je možné rozpoznat lokální vegetaci a vlhkostní gradient.

Výsledky této studie poukazují na to, že jemnější dělení morfotypů fytolitových krátkých buněk z materiálu z živých rostlin má potenciál číst vegetaci a prostředí v poměrně jemném rozlišení. Jak se tento potenciál ale odráží v půdním fytolitovém spektru? Jak se predikované fytolitové spektrum z rostlin liší od reálného fytolitového spektra v půdě?

Zde se potýkáme z dalším problémem, totiž že fytolity se v krajině pohybují. Otázka je, do jaké míry. Při použití indexů kalibrujících vztah environmentální proměnné a fytolitů se běžně uvažuje, že do fytolitového spektra přispívá vegetace celého regionu (Fredlund et al. 1996). Co to vlastně znamená většinou není definované, až na výjimky, jako např. 400 km² (McCune et al. 2013). To je také pravděpodobně základní předpoklad, který umožňuje použití indexů pro interpretaci fytolitového spektra z jediného vzorku. Předpokládá, že fytolitové spektrum je zprůměrované nejen v čase, ale i v prostoru.

Co to znamená pro rekonstrukci z fosilního záznamu? Podle Fredlund a Tiezsen (1996) fytolitová analýza není citlivá k lokální vegetaci a to posiluje její potenciál pro regionální rekonstrukci. Ale to, že základní morfotypy regionální vegetaci postihují, ještě nemusí nutně znamenat, že fytolity nejsou citlivé k lokální vegetaci.

Fytolitové spektrum pochází pravděpodobně z velké části z lokální vegetace (Blinnikov et al. 2013). Když se morfotypy dělí na jemnější znaky, mohou potenciálně odrážet i vegetační snímek. To znamená, že na různých úrovních dělení morfotypů mohou fytolity odrážet vegetaci regionální i lokální. Samozřejmě záleží na tom, v jak otevřené krajině se nacházíme.

Dílčí studie podobnosti vegetace a semenné banky

Studium podobnosti semenné banky a vegetace v této práci sloužila jen jako modelový systém se zanedbáním specifík semenné banky jednotlivých druhů, jako je např. počet produkovaných semen nebo dormance. Uvedené údaje ani pro většinu místních druhů nejsou k dispozici. Především ale hlavním předmětem zájmu bylo spíš zjistit, jaké druhy v semenné bance chybí nebo přebývají, a na jakých stanovištích. V tomto jednoduchém systému, kde není potřeba řešit komplikovaný vztah mezi semeny a druhy, šlo především o to, zjistit více o povaze stanovišť pro navazující fytolitovou analýzu.

Skály odrážely vegetaci nejlépe, pravděpodobně především proto, že tento habitat není přímo ovlivněn vodní erozí.

Ve vádí byla shoda vegetace a semenné banky překvapivě vysoká, zároveň ale vykazuje velký rozptyl hodnot indexu podobnosti. Jedná se o velice proměnlivý habitat, v některých místech periodicky proudí voda. Dalo by se očekávat, že se mezi sebou budou jednotlivé odběry z vegetačních snímků výrazněji lišit, a to by mělo platit i pro vzorky fytolitů.

Křovité lemy, podobně jako vádí, vycházely jako velice proměnlivé prostředí. Na jednu stranu se zde nachází množství semen odpovídajících místní vegetaci, na druhou stranu semenná banka obsahuje mnoho druhů semen, která se ve vegetaci nevyskytují. Semena se akumulují v hustém pokryvu vegetace a zřejmě nedochází k jejich odnosu, stejně tak se zde vyskytuje i materiál z jiných částí krajiny. Dalo by se čekat, že takto se zde budou akumulovat i fytolity.

Na břehu Nilu se uplatňuje opačný trend než v křovitých lemech. Roste zde vysoký počet druhů, semenná banka je oproti tomu výrazně chudší a index podobnosti je nízký. Na břehu mohou být semena odplavena řekou nebo překryta vrstvou bahna. Totéž velice

pravděpodobně platí i pro fytolity. Na základě výsledků ze semenné banky nebyly vzorky ze břehů do další analýzy fytolitového spektra zahrnuty.

Vyhledky na rekonstrukci vegetace (z lokálního půdního fytolitového spektra)

Za stávajících okolností, kdy nebylo do analýzy zahrnuto dostatečné množství vzorků, nebylo možné zodpovědět mnoho otázek, které při diplomovém výzkumu vyvstaly. Můj hlavní zájem se soustředil na lokální variabilitu v půdním fytolitovém spektru a odraz vegetace. V práci jsem testovala, jestli gradient vlhkosti (zastoupený vzdáleností od Nilu) a složení vegetace predikují půdní fytolitové spektrum. Obě analýzy vyšly neprůkazně. Nicméně na gradientu vlhkosti bylo vidět, že některé fytolitové krátké buňky mají tendenci se oddělovat ve směru ubývající vlhkosti a byly to právě ty, které se vyskytují u zástupců v sušší části gradientu. Protože byl však výsledek neprůkazný, je problematické vyvozovat jakékoliv závěry. Analyzovaných vzorků bylo velice málo, a navíc ve vzorcích nebyly počítány dostatečně vysoké sumy. Obojí pravděpodobně z důvodu špatně vyseparovaných vzorků, ve kterých je velice nesnadné odlišit některé fytolity od křemene. Problém se nepodařilo v rámci mé diplomové práce vyřešit. Pokud by se ale našel efektivnější způsob separace fytolitů ze vzorků s velkým množstvím písku, bylo by možné analyzovat 40 dalších půdních fytolitových spekter z dalších vegetačních snímků. Za takových okolností by bylo možné kromě testování predikce fytolitového spektra pomocí druhového složení ve vegetačních snímcích zahrnout i fytolitová spektra z rostlin použitím analýzy tzv. problému čtvrtého rohu (4th Corner Problem), kdy by naším „čtvrtým rohem“ bylo rozložení morfotypů analyzovaných ve srovnávací sbírce a skutečných druhů v mnohorozměrném prostoru. Z výstupu by se dalo usuzovat, zda nějaké a případně jaké fytolitové morfotypy mají potenciál odlišit společenstva druhů a to přes skutečné rozmístění fytolitových spekter v krajině.

6 Závěr

Fytolitová analýza není standardizovaná metoda, jako třeba pylová nebo makrozbytková analýza. Její použití je stále ještě ve fázi testování. V některých prostředích se ale makrozbytky a pyl nezachovávají - pro aridní oblasti je to zvláště typický problém. Testování potenciálu fytolitové analýzy právě z tohoto důvodu tvořilo hlavní motivační rámec této práce. Původním cílem byla kalibrace vztahu vegetace a fytolitů a také tvorba srovnávací sbírky.

Oba cíle se podařilo naplnit. Byla vytvořena srovnávací sbírka a podařilo se kalibrovat index aridity. Jak už to tak někdy bývá, také u zpracovávání této práce postupně vyvstalo víc otázek než odpovědí. Nicméně si nemyslím, že by z toho fytolitová analýza vyšla jen jako z nouze ctnost. Podařilo se rozlišit ohromnou variabilitu ve fytolitových spektrech *krátkých buněk* u trav, které mohou potenciálně odlišit i další podčeledi než jen Panicoideae a Chloridoideae. Byly také rozlišeny další znaky na morfotypu Bilobate, které se měnily na dlouhém i krátkém gradientu.

Nepodařilo se popsat vztah vegetace a půdního fytolitového spektra, byly ale navržen dosud nepoužitý způsob, jak se tímto druhem problému zabývat. Za další metodický výsledek bych považovala navržení postupu popisu fytolitových *krátkých buněk*. Aplikováním jednoduchých morfologických kritérií je možné fytolity postupně klasifikovat a vztahovat k nižším taxonomickým úrovním.

Tato diplomová práce byla motivována testováním vhodného nástroje pro paleoekologickou a archeobotanickou rekonstrukci na lokalitě Sabaloka v Severním Súdánu. Její realizace byla možná díky zázemí archeologické expedice Českého egyptologického ústavu, který v oblasti Sabaloka provádí dlouhodobý záchranný archeologický výzkum. Kromě recentních půdních fytolitových spekter byly odbrány i vzorky z pohřebišť post-merojského (400 n. l.) a mezolitického stáří (8200 - 5200 př. n. l.) (Suková et al. 2014). K interpretaci obou archeologických kontextů můžeme využít tuto srovnávací studii. V post-merojském období, které bylo klimatickými podmínkami podobné těm dnešním na Sabaloce, bychom se mohli zabývat lokální variabilitou, např. rozsahem křovité vegetace. V období mezolitu bylo pravděpodobně na Sabaloce mnohem vlhčí klima, toto archeologické období totiž spadá do tzv. holocení vlhké fáze, v důsledku čehož mělo dojít k posunu vegetačních pásů (Lézine 1989). Biologická evidence tohoto posunu je nedostatečná, nejčastěji se používá výskyt „savanového“ plže *Limicolaria sp.* ve fosilním záznamu ve vyšších zeměpisných šířkách.

V této práci jsme se zabývala i vzorky a druhy v oblastech (Migre a Gedáref) na jih od Sabaloky, které by mohly sloužit jako analogie pro období súdánského mezolitu.

7 Použitá literatura

Albert, R.M., Bamford, M.K., Cabanes, D., 2006. Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. *Quaternary International* 148, 78–94.

Alexandre, A., Meunier, J. D., Lézine, A.M., Vincens, A., Schwartz, D., 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 213–229.

An, X., Lu, H., Chu, G., 2015. Surface soil phytoliths as vegetation and altitude indicators: a study from the southern Himalaya. *Scientific Reports* 5, 15523.

Ball, T., Chandler-Ezell, K., Dickau, R., Duncan, N., Hart, T.C., Iriarte, J., Lentfer, C., Logan, A., Lu, H., Madella, M., Pearsall, D.M., Piperno, D.R., Rosen, A.M., Vrydaghs, L., Weisskopf, A., Zhang, J., 2015. Phytoliths as a tool for investigations of agricultural origins and dispersals around the world. *Journal of Archaeological Science*.

Ball, T., Vrydaghs, L., Mercer, T., Pearce, M., Snyder, S., Lisztes-Szabó, Z., Pető, Á., 2015. A morphometric study of variance in articulated dendritic phytolith wave lobes within selected species of *Triticeae* and *Aveneae*. *Vegetation History and Archaeobotany*, 1–13.

Barboni, D., Bremond, L., 2009. Phytoliths of East African grasses: An assessment of their environmental and taxonomic significance based on floristic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 29–41.

Barboni, D., Bonnefille, R., Alexandre, A. Meunier, J.D., 1999. Phytoliths as paleoenvironmental indicators, West Side Middle Awash Valley, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 87–100.

Barboni, D., Bremond, L., Bonnefille, R. 2007. Comparative study of modern phytolith assemblages from inter-tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 246, 454–470.

Blinnikov, M.S., Bagent, C.M., Reyerson, P.E., 2013. Phytolith assemblages and opal concentrations from modern soils differentiate temperate grasslands of controlled composition on experimental plots at Cedar Creek, Minnesota. *Quaternary International, Comprehensive Perspectives on Phytolith Studies in Quaternary Research* 287, 101–113.

Bozarth, S.R., 1992. Classification of Opal phytoliths formed in selected dicotyledons

native to the Great Plains. *Phytolith Systematics*. G. R. Rapp, Mulholland, S.C. New York, Plenum Press, 193-214.

Boyd M., 2005. Phytoliths as paleoenvironmental indicators in a dune field on the northern Great Plains *Journal of Arid Environments* 61 (3), 357–375.

Bremond, L., Alexandre, A., Hély, C., Guiot, J., 2005a. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: Calibration with Leaf Area Index along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Global and Planetary Change* 45, 277–293.

Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2005b . Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 32, 311–327.

Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2009. Definition of grassland biomes from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 35, 2039–2048.

Braun-Blanquet, J., 1946. Über den Deckungswert der Arten in den Pflanzengesellschaften der Ordnung Vaccinio-Piceetalia. *Jahresber. Naturforsch. Ges.Graubündens*, 130, 115–119.

Carnelli, A. L., Madella, M., Theurillat, J.P., 2001. Biogenic silica production in selected alpine plant species and plant communities. *Annals of Botany* 87, 425-434.

Cooke J., Leishman M.R., 2011. Is plantecology more siliceous than were alize? *Trends in Plant Science* 16, 61–68.

Diester-Haass, L., Schrader, H.J., Thiede, J., 1973. Sedimentological and Paleoclimatological Investigations of Two Pelagic Ooze Cores off Cape Barbas, North-West Africa. *Meteor Forsh-Ergebnisse* C16, 19–66.

Elshafaey A.E., 2013. Short cell phytolitha and soil phytolith assemblages in Egypt (Diploma thesis).

Fahmy, A.G.. 2007. Diversity of lobate phytoliths in grass leaves from the Sahel region, West Tropical Africa: Tribe Paniceae. *Plant Systematics and Evolution* 270, 1–23.

Fishkis, O., Ingwersen, J., Lamers, M., Denysenko, D., Streck, T., 2010. Phytolith transport in soil: a laboratory study on intact soil cores. *European Journal of Soil Science* 61, 445-455.

Firbas, F., 1949. Spät und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. *Erster Band: Allgemeine Waldgeschichte*. Fisher, Jena.

Fredlund, G., Tieszen, L.T., 1994. Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. *Journal of Biogeography* 21, 321–335.

Fredlund, G., Tieszen, L.T., 1996. Calibrating grass phytoliths assemblages in climatic

terms: application to the late Pleistocene assemblages from Kansas and Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 199–211.

Gasse, F., 2000. Hydrological changes in African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19, 189–211.

Geis, J.W., 1973. Biogenic silica in selected species of deciduous angiosperms. *Soil Science* 116, 113–130.

Hodson, M.J., White, P.J., Mead, A., Broadley, M.R., 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany* 96, 1027–1046.

Hughes, F. M. R. (1988). The ecology of African floodplain forests in semi-arid and arid zones: a review. *Journal of Biogeography*, 15(1), pp 127–140.

Katz, O., Lev-Yadun, S., Bar (Kutiel), P., 2013. Plasticity and variability in the patterns of phytolith formation in Asteraceae species along a large rainfall gradient in Israel. *Flora* 208, 438–444.

Katz O., 2014, [Beyond grasses: the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species](#) *Frontier in Plant Science*, 376.

Katz, O., Lev-Yadun, S., Bar (Kutiel) P., 2014. Do phytoliths play an anti herbivory role in south west Asian Asteraceae species and to what extent? *Flora* 209, 349–358.

Kondo, R., Childs, C. & Atkinson, I. 1994. Opal phytoliths of New Zealand. Manaaki Whenua Press, Lincoln, Canterbury New Zealand, 85.

Le Houerou, H.N., 1993. An overview of the African deserts. *Illustrated library of the*

Lézine, A.-M. (1989) Late quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary research* 32, 317–334.

Lisztes-Szabó, Z., Kovács, S., Balogh, P., Daróczy, L., Penksza, K., Pető, Á., 2015. Quantifiable differences between phytolith assemblages detected at species level: analysis of the leaves of nine *Poa* species (*Poaceae*). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 84, 369–383.

Lu, H., Liu, K., 2003. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 587–600.

Ma, J.F., Yamaji, N., 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science* 11, 392–397.

Madella, M., Alexandre, A., Ball, T., 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96, 253–260.

Madella, M., Powers-Jones, A.H., Jones, M.K., 1998. A simple method of extraction of opal phytoliths from sediments using a non-toxic heavy liquid. *Journal of Archaeological Science* 25(8), 801–803.

Madella, M., Lancelotti, C., García-Granero, J.J., 2013. Millet micro remains—an alternative approach to understand cultivation and use of critical crops in Prehistory. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8, 17–28.

Madella, M., García-Granero, J.J., Out, W.A., Ryan, P., Usai, D., 2014. Microbotanical Evidence of Domestic Cereals in Africa 7000 Years Ago. *PLOS ONE* 9, 110-177.

Mahmoud, A., Obeid, M., 1971. Ecological Studies in the Vegetation of the Sudan: I. General Features of the Vegetation of Khartoum Province 23(3/4), 153-176.

McCune J.L., Pellatt M.G., 2013. Phytoliths of southeastern Vancouver Island, Canada, and their potential use to reconstruct shifting boundaries between Douglas-fir forest and oak savannah. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol* 383–384.

McCune, J.L., Vellend, M., Pellatt, M.G., 2015. Combining phytolith analysis with historical ecology to reveal the long-term, local-scale dynamics within a savannah-forest landscape mosaic. *Biodiversity and Conservation* 24, 609–626.

Metcalf, C.R., 1960. *Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae*. London, Oxford University Press.

Mercader, J., Astudillo, F., Barkworth, M., Bennett, T., Esselmont, C., Kinyanjui, R., Grossman, D. L., Simpson, S., Walde, D., 2010. Poaceae phytoliths from the Niassa Rift, Mozambique. *Journal of Archaeological Science* 37, 1953–1967.

Mercader, J., Bennett, T., Esselmont, C., Simpson, S., 2009. Phytoliths in woody plants from the Miombo woodlands of Mozambique. *Annals of Botany* 104(1), 91–113.

Mercader, J., Runge, F., Vrydaghs, L., Doutrelepon, H., Ewango, C. E. N., Juan-Tresseras, J., 2000. Phytoliths from Archaeological Sites in the Tropical Forest of Ituri, Democratic Republic of Congo. *Quaternary Research* 54(1), 102–112.

Mulholland, S.C., 1989. Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. *Journal of Archaeological Sciences* 16, 489-511.

Neumann, K., Fahmy, A., Lespez, L., Ballouche, A. Huysecom, E., 2009. The Early Holocene palaeoenvironment of Ounjougou (Mali): Phytoliths in a multiproxy context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276, 87–106.

Novello, A., Barboni, D., Berti-Equille L., Mazur J.C., Poilecot, P., Vignaud, P., 2012. Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 178, 43-58.

Novello, A., Barboni, D., 2015. Grass inflorescence phytoliths of useful species and wild cereals from sub-Saharan Africa, *Journal of Archaeological Science* 59, 10-22.

Out, W.A., Ryan, P., García-Granero, J.J., Barastegui, J., Maritan, L., Madella, M., Usai, D., 2016. Plant exploitation in Neolithic Sudan: A review in the light of new data from the cemeteries R12 and Ghaba. *Quaternary International*. doi:10.1016/j.quaint.2015.12.066.

O'Toole, J.C. & Cruz, T.R. (1980) Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant physiology*, 65, 428–432.

Palmer, P.G., 1976. Grass cuticles: a new paleoecological tool for East African lake sediments. *Canadian Journal of Botany* 54, 1725–1734.

Palmer, P.G., Tucker, A.E., 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, I. *Smithsonian Contribution to Botany* 49. Washington 48, 84 pp.

Palmer, P.G., Tucker, A.E., 1983. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, II. *Smithsonian Contribution to Botany* 53, Washington 52, 72 pp

Palmer, P.G., Gerbeth-Jones, S., Hutchison, S., 1985. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, III. *Smithsonian Contribution to Botany* 55. Washington 98, 136 pp.

Palmer, P.G., Gerbeth-Jones, S., 1986. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, IV. *Smithsonian Contribution to Botany* 62. Washington, 86, 120 pp.

Piperno, D., 1988. *Phytolith analysis, an archaeological and geological perspective*. San Diego, Academic Press.

Piperno, D. R., 2006. *Phytoliths: A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. Oxford, AltaMira Press.

Piperno, D. R., Persall, D. M., 1998. The silica bodies of Tropical American grasses: Morphology, Taxonomy, and Implications for grass systematics and fossil phytolith identification. Washington DC: Smithsonian Institution Press, *Smithsonian Contributions to Botany*, pp. 85.

Peto, A., 2013. Studying modern soil profiles of different landscape zones in Hungary: An attempt to establish a soil-phytolith identification key. *Quaternary International* Volume 287(21), 149–161.

Postek, M.T. 1981. The Occurrence of Silica in the leaves of *Magnolia grandiflora* L. *Botanical Gazette* 142(1), 124-134.

Prasad, V., Strömberg, C.A.E., Alimohammadian, H., Shani, A., 2005. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. *Science* 310, 1177–1180.

Prychid, C. J., Rudall, P. J., Gregory, M., 2003. Systematics and Biology of Silica Bodies in Monocotyledons. *The Botanical Review* 69, 377–440.

R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL dostupné z: <http://www.R-project.org>.

Radomski, K. U., Neumann, K., 2011. Grasses and grinding stones: Inflorescence phytoliths from modern West African poaceae and archaeological stone artefacts. *Windows on the African Past: Current Approaches to African Archaeobotany*. Kiel: Africa Magna Verlag, pp 153–166.

Rosen, A. M. (1999, unpublished). Phytolith extraction protocol

Rovner, I., 1971. Potential of opal phytoliths for use in palaeoecological reconstruction. *Quaternary Research* 1, 343-359.

Rover, I., 1976. Darwin and design in phytolith systematics: morphometric methods for mitigating redundancy. In *Phytolith systematics*. Volume 1 of the series *Advances in Archaeological and Museum Science*, 253-276

Sangster, A., Wynn Parry, D., 1969. Some factors in relation to Bulliform Cell Silicification in the Grass Leaf. *Annals of Botany* 33, 315-323.

Schoelynck, J., Bal, K., Puijalón, S., Meire, P., Struyf, E., 2012. Hydrodynamically mediated macrophyte silica dynamics. *Plant Biology* 14, 997–1005.

Schoelynck, J., Müller, F., Vanderveen, F., Bal, K., Barão, L., Smis, A., 2014. Silicon vegetation interaction in multiple ecosystems: a review. *Journal of Vegetation Science Impact and Description*. 25, 301–313.

Soininen, E. M., Bråthen, K. A., Herranz Jusado, J. G., Reidinger, S., and Hartley, S. E., 2013. More

Strömberg, C.A.E., 2004. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, 239–275.

Strömberg, C. A. E., 2009. Methodological concerns for analysis of phytolith assemblages: Does count size matter? *Quaternary International* 193, 124-140.

Suková, L., Cílek, V., 2012. The landscape and archaeology of Jebel Sabaloka and the Sixth Nile Cataract, Sudan. *Interdisciplinaria Archaeologica. Natural Sciences in Archaeology* 3(2), 189–201.

Suková, L., Varadzin, L., Pokorný, P., 2014. Prehistoric research at Jebel Sabaloka, Central Sudan (2011–2014). *The Dolní Věstonice Studies*, Mikulov Anthropology Meeting 2014.

Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.

Twiss, P.C., 1992. Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths. *Advances in Archeological and Museum Science* 1, 113–128.

Twiss, P. C., Suess, E., Smith, R. M., 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America Journal* 33(1), 109–115.

Watson, L., Dallowitz, M.J., 1992. *The grass genera of the world*. Wallingford, Oxon, Centre for Agriculture and biosciences International.

White, F., 1983. *The Vegetation Map of Africa*. UNESCO, Paris, pp. 356.

Wyk, J., 1979. A general account of the grass cover of Africa. *Ecology of Grasslands and Bamboolands in the World* 1, 124–132.

Zhao, Z., Pearsall, D.M., 1998. Experiments for improving phytolith extraction from soils. *Journal of Archaeological Science* 25(6), 587–598.

8 Přílohy

Příloha 1: Tabulka druhového složení ve snímcích - zaznamenány pokryvnosti druhů

<i>Snímek</i>	R01	R02	R03	R04	R05	R06	R07	R08	R09	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16	R17
<i>typ habitatu</i>	vádí																
<i>Abutilon pannosum</i>																	
<i>Acacia mellifera</i>																	
<i>Acacia nilotica</i>																	
<i>Acacia seyal</i>																	
<i>Acacia sp.</i>																	
<i>Acacia tortilis</i>	3	3,5			3				3		0,5	0,5		4	1,5		
<i>Aerva javanica</i>	2	1	0,5	1		0,5	0,5	2	1	1	0,5			0,5	0,5	0,1	0,5
<i>Amaranthus viridis</i>																	
<i>Argemone mexicana</i>																	
<i>Aristida adscensionis</i>	1	0,5	0,5		1	2	2	1	0,5	1	0,5	0,5				0,5	
<i>Aristolochia bracteolata</i>																	
<i>Balanites aegyptiaca</i>		1									2,5	2				3,5	
<i>Basilicum polystachyon</i>																	
<i>Blepharis edulis</i>																	
<i>Boerhavia diffusa</i>	0,5	0,5				0,5	0,5			0,5				0,5			0,5
<i>Boerhavia repens</i>	0,5		0,5														
<i>Cadaba glanduosa</i>																	
<i>Callotropis procera</i>													2				
<i>Capparis decidua</i>				1													
<i>Cardiospermum halicacabum</i>																	
<i>Catunaregam nilotica</i>			0,5														
<i>Cistanche phelypaea</i>																	
<i>Citrullus colocynthis</i>																	
<i>Cleome chrysantha</i>																	
<i>Cleome scaposa</i>	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	0,5		0,5				0,5		0,5	
<i>Cleome sp_</i>																	
<i>Cleome viscosa</i>																	
<i>Cocculus pendulus</i>																	
<i>Convolvulus sp_</i>																	
<i>Corchorus depressus</i>											0,5						0,5
<i>Corchorus fascicularis</i>																	
<i>Corchorus sp_</i>																	

Corchorus tridens																			
Crotalaria sp_																			
Cucurbitaceae																			
Cynodon dactylon																			0,5
Cyperus rotundus									0,5										
Dactyloctenium aegyptium									0,1	0,5		0,5			0,5				0,5
Datura sp_																			
Desmostachya bipinnata			4																
Dichanthium annulatum																			
Eclipta prostrata																			
Echinochloa colonum																			
Euphorbia forsskaloi	0,5	0,5	0,5				0,5	0,5			0,5				0,5	0,5	0,5		
Euphorbia hirta																			
Euphorbia indica																			
Fagonia indica		0,5			0,5				0,5	0,1				0,5	0,5				
Faidherbia albida																			
Forsskaolea tenacissima							0,5												
Glinus lotoides																			
Gynandropsis gynandra																			
Heliotropium bacciferum																		0,1	0,5
Heliotropium sp_																			
Heliotropium zeylanicum	0,5	0,5						0,5		0,5									
Hibiscus esculentus																			
Hibiscus trionium																			
Hyphaene thebaica																			
Indigofera hochsteteri																			
Indigofera oblongifolia																			
Indigofera sp_			0,5																
Leptadenia hastata																			
Ludwigia sp_																			
Luffa cylindrica																			
Maerua crassifolia																			
Mimosa pigra	0,5																		
Morettia philaeana																			
Oxystelma bornouense																			

Panicum thurgidum	1				1			1	2			0,5				
Parkinsonia aculeata																
Paspalidium geminatum																
Persicaria salicifolia																
Phragmites australis																
Physalis angulata																
Piptatherum sp_																
Poac1																
Poac2																
Poac3																
Portulaca oleracea																
Rhynchosia pulverulenta																
Ricinus sp_																
Senna alexandrina	0,5	0,5			0,5				1	0,5	1	1			0,5	
Senna italica	0,5	0,5									1	1				1
Sesbania sesban																
Setaria verticillata																
Schismus barbatus		0,5			0,5	0,5	0,5	0,5						0,5	0,5	0,5
Schoenfeldia gracilis	0,5	0,5					0,5	0,5		1						
Sida alba																
Solanum dubium																
Stipagrostis plumosa	0,5		0,5			0,5	0,5	0,5		0,5						
Tamarix nilotica																
Trianthema portulacastrum																
Tribulus terrestris											0,5				0,5	0,5
Vahlia digyna																
Zaleya pentandra											0,5					
Ziziphus spina-christi																
Indeterminata:																
<i>H1</i>	0,5		0,5					0,5								
<i>H102</i>																
<i>H130</i>																
<i>H131</i>																
<i>H133</i>																
<i>H150</i>																
<i>H152</i>																
<i>H154</i>																

H155																	
H16				0,1													
H17				0,1													
H18							0,5		0,5				0,5				
H25																	0,5
H34a																	
H35																	
H4	0,5																0,5

	Snímek	R31	R32	R33	R34	R35	R36	R37	R38	R39	R40	R41	R42	R43	R44
typ habitatu		štěrbina	křoví	břeh	křoví	štěrbina	vádí	štěrbina	skály	štěrbina	vádí	křoví	vádí		
<i>Abutilon pannosum</i>			1	0,5	0,5										0,5
<i>Acacia mellifera</i>															
<i>Acacia nilotica</i>				4											5
<i>Acacia seyal</i>															
<i>Acacia sp.</i>															
<i>Acacia tortilis</i>			2		2							3		0,5	1
<i>Aerva javanica</i>			0,5		0,5		0,5	2	1		2	3			2
<i>Amaranthus viridis</i>			0,5												
<i>Argemone mexicana</i>															0,5
<i>Aristida adscensionis</i>		0,5	0,5						0,5						
<i>Aristolochia bracteolata</i>															
<i>Balanites aegyptiaca</i>			5		2									1	1
<i>Basilicum polystachyon</i>															
<i>Blepharis edulis</i>									0,5						
<i>Boerhavia diffusa</i>								0,5				0,5	0,5		0,5
<i>Boerhavia repens</i>			0,5		0,5			0,5							0,5
<i>Cadaba glanduosa</i>															
<i>Callotropis procera</i>			0,5												
<i>Capparis decidua</i>			3		2							1		1	0,5
<i>Cardiospermum halicacabum</i>					0,5										0,5
<i>Catunaregam nilotica</i>															

<i>Cistanche phelypaea</i>	0,5									
<i>Citrullus colocynthis</i>										
<i>Cleome chrysantha</i>					0,5		0,5		0,5	
<i>Cleome scaposa</i>	0,5		0,1	0,5	0,1	0,5	0,5	0,5		0,5
<i>Cleome sp_</i>									0,5	1
<i>Cleome viscosa</i>					0,1		0,5			0,1
<i>Cocculus pendulus</i>										
<i>Convolvulus sp_</i>										
<i>Corchorus depressus</i>	0,5		0,5						0,5	0,5
<i>Corchorus fascicularis</i>										0,5
<i>Corchorus sp_</i>										
<i>Corchorus tridens</i>										
<i>Crotalaria sp_</i>										
<i>Cucurbitaceae</i>			1							0,5
<i>Cynodon dactylon</i>	2		0,5							
<i>Cyperus rotundus</i>	0,5									0,5
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>										
<i>Datura sp_</i>										
<i>Desmostachya bipinnata</i>			2							3
<i>Dichanthium annulatum</i>										
<i>Eclipta prostrata</i>										
<i>Echinochloa colonum</i>			0,5							
<i>Euphorbia forsskaloi</i>			0,5	0,5		2	0,1		0,5	0,5
<i>Euphorbia hirta</i>										
<i>Euphorbia indica</i>										
<i>Fagonia indica</i>			0,5						0,5	0,5
<i>Faidherbia albida</i>										
<i>Forsskaolea tenacissima</i>	0,5			0,5				0,5		
<i>Glinus lotoides</i>										
<i>Gynandropsis gynandra</i>										
<i>Heliotropium bacciferum</i>										
<i>Heliotropium sp_</i>										

<i>Heliotropium zeylanicum</i>									
<i>Hibiscus esculentus</i>									
<i>Hibiscus trionium</i>									
<i>Hyphaene thebaica</i>									0,5
<i>Indigofera hochsteteri</i>									
<i>Indigofera oblongifolia</i>		0,5							
<i>Indigofera sp_</i>									
<i>Leptadenia hastata</i>									0,5
<i>Ludwigia sp_</i>		0,5							
<i>Luffa cylindrica</i>									
<i>Maerua crassifolia</i>									
<i>Mimosa pigra</i>									
<i>Morettia philaeana</i>									0,5 0,5
<i>Oxystelma bornouense</i>		1,5							
<i>Panicum thurgidum</i>				2	1			2	
<i>Parkinsonia aculeata</i>									
<i>Paspalidium geminatum</i>									
<i>Persicaria salicifolia</i>		0,5							
<i>Phragmites australis</i>		0,1							
<i>Physalis angulata</i>									
<i>Piptatherum sp_</i>									
<i>Poac1</i>		0,5							
<i>Poac2</i>		0,5							
<i>Poac3</i>		2							
<i>Portulaca oleracea</i>		0,5							
<i>Rhynchosia pulverulenta</i>									
<i>Ricinus sp_</i>									
<i>Senna alexandrina</i>									0,5
<i>Senna italica</i>		2							0,5
<i>Sesbania sesban</i>		2							
<i>Setaria verticillata</i>									
<i>Schismus barbatus</i>								0,5	0,5
<i>Schoenfeldia gracilis</i>	0,5			0,5	0,5	0,5	0,1	1	0,5
<i>Sida alba</i>									
<i>Solanum dubium</i>									
<i>Stipagrostis plumosa</i>			0,5		0,5		0,5	0,5	

<i>Tamarix nilotica</i>		7																	2
<i>Trianthema portulacastrum</i>																			
<i>Tribulus terrestris</i>		0,5			0,5														
<i>Vahlia digyna</i>																			
<i>Zaleya pentandra</i>					0,5														
<i>Ziziphus spina-christi</i>					2,5														
Indeterminata:																			
H1		0,5				0,5													0,1
H102					0,5														
H130																			0,5
H131																			0,1
H133																			0,5
H150																			
H152																			
H154																			
H155																			
H16																			
H17																			
H18		0,5				0,5	0,5	1	0,5			0,5		0,5	0,5				1
H25					0,5														
H34a																			
H35																			
H4		0,5																	

	Snímek	R53	R54	R55	R56	R57	R58	R59	R60	R61	R62	R63	R64	R65	R66	R67	R68	R69
typ habitatu	pole		břeh		křoví		pole	křoví	pole		křoví		pole		křoví			pole
<i>Abutilon pannosum</i>					0,5	0,5	2	1	1	4	0,5				0,5			0,5
<i>Acacia mellifera</i>											3							
<i>Acacia nilotica</i>			2	6	8,5	1		2								4		0,5
<i>Acacia seyal</i>																		
<i>Acacia sp.</i>								1				0,5		2,5			2	
<i>Acacia tortilis</i>						2		2	1									
<i>Aerva javanica</i>						1		0,5			0,5	0,5	2	0,5				
<i>Amaranthus viridis</i>		0,5					1				0,5							0,5
<i>Argemone mexicana</i>		5			0,5													0,1

<i>Aristida adscensionis</i>				0,5		0,5				0,5	1								
<i>Aristolochia bracteolata</i>																			0,5
<i>Balanites aegyptiaca</i>						2,5					3								
<i>Basilicum polystachyon</i>	0,5																		
<i>Blepharis edulis</i>						0,5													
<i>Boerhavia diffusa</i>							2		0,5	2	0,5		1						0,5
<i>Boerhavia repens</i>																			0,5
<i>Cadaba glanduosa</i>																			
<i>Callotropis procera</i>	1				1,5		1			1		1	3	1,5	2,5			2	
<i>Capparis decidua</i>							2				2	3						3	
<i>Cardiospermum halicacabum</i>						0,5													1
<i>Cardiospermum halicacabum</i>																			0,5
<i>Catunaregam nilotica</i>																			
<i>Cistanche phelypaea</i>																			
<i>Citrullus colocynthis</i>																			0,5
<i>Citrullus colocynthis</i>																			0,5
<i>Cleome chrysantha</i>																			
<i>Cleome scaposa</i>																			0,5
<i>Cleome sp_</i>																			
<i>Cleome viscosa</i>																			
<i>Cocculus pendulus</i>																			
<i>Convolvulus sp_</i>																			0,5
<i>Convolvulus sp_</i>																			0,5
<i>Corchorus depressus</i>	1						0,5							0,5	0,5				
<i>Corchorus fascicularis</i>																			
<i>Corchorus sp_</i>																			
<i>Corchorus tridens</i>																			0,5
<i>Crotalaria sp_</i>																			
<i>Cucurbitaceae</i>						0,5		0,5	0,5		4	0,5		3					1
<i>Cynodon dactylon</i>							1	1	1	0,5		2	1		0,5		1	3	2
<i>Cynodon dactylon</i>																			1
<i>Cyperus rotundus</i>	2	2	2	2						3		0,5	1			0,5	1		1
<i>Cyperus rotundus</i>																			1
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	0,5															0,1	1		0,5
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>																			
<i>Datura sp_</i>	4						0,5												
<i>Datura sp_</i>																			
<i>Desmostachya bipinnata</i>																			3
<i>Desmostachya bipinnata</i>																			2
<i>Dichanthium annulatum</i>																			1
<i>Dichanthium annulatum</i>																			4
<i>Eclipta prostrata</i>																			5
<i>Eclipta prostrata</i>																			0,1
<i>Echinochloa colonum</i>	0,5	0,5	0,5																2
<i>Echinochloa colonum</i>																			
<i>Euphorbia forsskaloi</i>	1																		
<i>Euphorbia forsskaloi</i>																			
<i>Euphorbia hirta</i>																			0,1
<i>Euphorbia hirta</i>																			0,5
<i>Euphorbia indica</i>																			0,5
<i>Euphorbia indica</i>																			1
<i>Fagonia indica</i>																			0,1
<i>Fagonia indica</i>																			

<i>Faidherbia albida</i>									
<i>Forsskaolea tenacissima</i>									
<i>Glinus lotoides</i>	0,5								
<i>Gynandropsis gynandra</i>			1		1				
<i>Heliotropium bacciferum</i>					1				
<i>Heliotropium sp_</i>	1								
<i>Heliotropium zeylanicum</i>									
<i>Hibiscus esculentus</i>									4
<i>Hibiscus trionium</i>	0,1								
<i>Hyphaene thebaica</i>		2	1				2		0,1
<i>Indigofera hochsteteri</i>									
<i>Indigofera oblongifolia</i>	1	2,5		1			2	3	2
<i>Indigofera sp_</i>									
<i>Leptadenia hastata</i>		0,5	1						0,5
<i>Ludwigia sp_</i>	1								
<i>Luffa cylindrica</i>									
<i>Maerua crassifolia</i>					3				
<i>Mimosa pigra</i>	1,5	1							
<i>Morettia philaeana</i>									
<i>Oxystelma bornouense</i>	1	1						0,1	
<i>Panicum thurgidum</i>							0,5		
<i>Parkinsonia aculeata</i>	0,1	1							0,5
<i>Paspalidium geminatum</i>	0,5	0,1							
<i>Persicaria salicifolia</i>									
<i>Phragmites australis</i>					0,5				
<i>Physalis angulata</i>									0,5
<i>Piptatherum sp_</i>	0,5		0,5						
<i>Poac1</i>									
<i>Poac2</i>									
<i>Poac3</i>									
<i>Portulaca oleracea</i>	0,1								0,5
<i>Rhynchosia pulverulenta</i>		0,5	0,5		1	1			2
<i>Ricinus sp_</i>				1		2			0,1
<i>Senna alexandrina</i>								1	
<i>Senna italica</i>		0,1	1			0,5	2	2	0,1
<i>Sesbania sesban</i>									
<i>Setaria verticillata</i>				0,5	0,5				
<i>Schismus barbatus</i>					0,5				
<i>Schoenfeldia gracilis</i>								0,5	

<i>Sida alba</i>																				0,5	
<i>Solanum dubium</i>																					
<i>Stipagrostis plumosa</i>					0,5		0,5														
<i>Tamarix nilotica</i>		5	3			1				2											
<i>Trianthema portulacastrum</i>																					0,5
<i>Tribulus terrestris</i>		0,5				2	0,5	1	1	0,5		0,5		2							
<i>Vahlia digyna</i>		0,5																			
<i>Zaleya pentandra</i>		0,5	0,5	0,1		1				2											0,5
<i>Ziziphus spina-christi</i>		2	1		1		2			5											
Indeterminata:																					
H1																					
H102																					
H130																					
H131																					
H133																					
H150		0,1	0,1																		
H152										0,5											
H154											0,5										
H155																					2
H16																					
H17																					
H18																					
H25										0,5											
H34a																					
H35																					
H4																					

Snímek R74 R75 R76 R77 R78 R79 R80

typ habitatu	štěrba	štěrba	skály	křoví			štěrba
<i>Abutilon pannosum</i>						1	
<i>Acacia mellifera</i>							
<i>Acacia nilotica</i>							
<i>Acacia seyal</i>							
<i>Acacia sp.</i>							
<i>Acacia tortilis</i>				0,5	4,5	2	

<i>Aerva javanica</i>			2	1			2
<i>Amaranthus viridis</i>							
<i>Argemone mexicana</i>							
<i>Aristida adscensionis</i>		0,5	2	0,5		0,5	0,5
<i>Aristolochia bracteolata</i>							
<i>Balanites aegyptiaca</i>				2	1		
<i>Basilicum polystachyon</i>							
<i>Blepharis edulis</i>							
<i>Boerhavia diffusa</i>			0,5	1	0,5	0,5	
<i>Boerhavia repens</i>							
<i>Cadaba glanduosa</i>							
<i>Callotropis procera</i>						2	
<i>Capparis decidua</i>				3	4	4	1
<i>Cardiospermum halicacabum</i>							
<i>Catunaregam nilotica</i>			0,1				
<i>Cistanche phelypaea</i>							
<i>Citrullus colocynthis</i>				0,5			
<i>Cleome chrysantha</i>		0,1					
<i>Cleome scaposa</i>	0,5	0,5	0,5				
<i>Cleome sp_</i>		1					
<i>Cleome viscosa</i>	0,5						
<i>Cocculus pendulus</i>				1	2	2	
<i>Convolvulus sp_</i>							
<i>Corchorus depressus</i>						0,5	
<i>Corchorus fascicularis</i>							
<i>Corchorus sp_</i>							
<i>Corchorus tridens</i>							
<i>Crotalaria sp_</i>							
<i>Cucurbitaceae</i>							
<i>Cynodon dactylon</i>				1	1	0,5	
<i>Cyperus rotundus</i>				1		2	
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>							
<i>Datura sp_</i>							
<i>Desmostachya bipinnata</i>							
<i>Dichanthium annulatum</i>					1		
<i>Eclipta prostrata</i>							
<i>Echinochloa colonum</i>							
<i>Euphorbia forsskaloi</i>			0,5	0,5		0,5	0,5

<i>Euphorbia hirta</i>							
<i>Euphorbia indica</i>							
<i>Fagonia indica</i>	1						
<i>Faidherbia albida</i>						4	
<i>Forsskaolea tenacissima</i>	0,5					0,5	1
<i>Glinus lotoides</i>							
<i>Gynandropsis gynandra</i>							
<i>Heliotropium bacciferum</i>							
<i>Heliotropium sp_</i>							
<i>Heliotropium zeylanicum</i>			0,5				
<i>Hibiscus esculentus</i>							
<i>Hibiscus trionium</i>							
<i>Hyphaene thebaica</i>							
<i>Indigofera hochsteteri</i>			0,5				
<i>Indigofera oblongifolia</i>				0,5		2	
<i>Indigofera sp_</i>							
<i>Leptadenia hastata</i>							
<i>Ludwigia sp_</i>							
<i>Luffa cylindrica</i>							
<i>Maerua crassifolia</i>			1	2			
<i>Mimosa pigra</i>							
<i>Morettia philaeana</i>		1					
<i>Oxystelma bornouense</i>							
<i>Panicum thurgidum</i>							
<i>Parkinsonia aculeata</i>							
<i>Paspalidium geminatum</i>							
<i>Persicaria salicifolia</i>							
<i>Phragmites australis</i>							
<i>Physalis angulata</i>							
<i>Piptatherum sp_</i>							
<i>Poac1</i>							
<i>Poac2</i>							
<i>Poac3</i>							
<i>Portulaca oleracea</i>							
<i>Rhynchosia pulverulenta</i>							
<i>Ricinus sp_</i>							
<i>Senna alexandrina</i>			0,5				
<i>Senna italica</i>				2	0,5	1	

<i>Sesbania sesban</i>							
<i>Setaria verticillata</i>							
<i>Schismus barbatus</i>	0,5	0,5				0,5	
<i>Schoenfeldia gracilis</i>		0,5	0,5				
<i>Sida alba</i>							
<i>Solanum dubium</i>							
<i>Stipagrostis plumosa</i>	0,5	0,5	0,5				1
<i>Tamarix nilotica</i>							
<i>Trianthema portulacastrum</i>							
<i>Tribulus terrestris</i>				0,5			
<i>Vahlia digyna</i>							
<i>Zaleya pentandra</i>							
<i>Ziziphus spina-christi</i>					1		
Indeterminata:							
H1							
H102							
H130							
H131							
H133							
H150						0,5	
H152							
H154							
H155							
H16							
H17							
H18			0,5				
H25							
H34a							
H35							
H4							

Příloha 2: Skórovací list popisovaných morfotypů a citace

SKUPINA	MORFOTYP	KÓD	VÝSKYT	CITACE
Poaceae, krátké buňky	Bi.cx.cc.long.narr	Bi1	nejčastěji produkovány u podčeledi Panicoideae	Twiss et al. 1969, Mulholland 1989, Fredlund a Tieszen 1994, Kondo et al. 1994, Neumann 2009
	Bi.cx.cc.short.narr	Bi3		
	Bi.tru.cc.long.nar	Bi23		
	Bi.tru.cc.short.nar	Bi25		
	Bi.tru.flat.long.nar	Bi27		
	Bi.tru.flat.short.na	Bi29		
	Bi.cx.cc.short.narr.rohy	Bi27		
	Bi.cx.flat.long.narr	Bi5		
	Bi.cx.flat.short.narr	Bi7		
	Bi.cx.cc.long.wide	Bi2		
	Bi.cx.cc.short.wide	Bi4		
	Bi.tru.cc.long.wid	Bi24		
	Bi.tru.cc.short.wide	Bi26		
	Bi.cx.cc.short.wide.nod	Bi28		
	Bi.cx.flat.long.wid	Bi6		
	Bi.cx.flat.short.wid	Bi8		
	Bi.cx.flat.sh.w.rohy	Bi9		
	Bi.tru.flat.long.wid	Bi28		
	Bi.tru.flat.short.wi	Bi30		
	Bi.cx.notch.long.na	Bi10		
	Bi.cx.notch.short.n	Bi12		
	Bi.trun.notch.sh.n	Bi33		
	Bi.trun.notch.long.n	Bi31		
	Bi.cx.notch.long.w	Bi11		
Bi.cx.notch.short.w	Bi13			

Poaceae, dlouhé buňky	Bi.trun.notch.long.w.	Bi32		
	Bi.trun.notch.sh.w	Bi34		
	Bi.round.long.narr	Bi14		
	Bi.round.short.narr	Bi16		
	Bi.tru.cx.long.narr	Bi19		
	Bi.tru.cx.short.nar	Bi21		
	Bi.round.long.wide	Bi15		
	Bi.round.short.wide	Bi17		
	Bi.round.short.wide.roh	Bi29		
	Bi.round.short.wide.roh.nod	Bi30		
	Bi.tru.cx.long.wid	Bi20		
	Bi.tru.cx.short.wide	Bi22		
	Bi.cx.tap.long.narr.	Bi18		
	Pol.round.sh.nar.	Pol1		
	Pol.,round.,sh.+w.	Pol2		
	Pol.,round.,l.+nar.	Pol3		
	S1.eq.	S1	nečatěji produkován u podčeledi Chloridoideae	
	S2conc<convex	S2		
	S3conc>convex	S3		
	S(Aris)	S4		
S.plat	S5			
Cross3	Cr3			
Cross4	Cr4			
Ro.round.b.				
Ro.elliptical.b.				
Ro.concave.b.				
Ro.long				

Poaceae, dlouhé buňky	Ro.wide			
	Ro.hat.top			
	Ro.horn.tow.			
	LC.psilate		dlouhé buňky trav	
	LC.psil.scrob.(trach)			
	LC.sinate			
	LC.castelate			
	LC.crenate			
	LC.dedriform			
	Acil.prickle		trichomy převážně u epidermis trav	Palmer et al. 1985; Kaplan et al. 1992, Neumann 2009
	Cun.bull.		epidermis trav	
	Glob.smooth		produkovaný u tropických dvouděložných bylin v listech a semenech (Kondo et al. 1994, Piperno 1988), ale podle některých studií i v kořenech trav (Alexandre et al. 2000)	Kondo et al. 1994, Piperno 1988,
	Cork cell			Ellis 1979, Alexander et al. 1997
Dvouděložné dřeviny	Glo.rug.		produkovaný ve dřevě tropických stromů a keřů („ligneous dicotyledons“)	Alexandre et al. 1997, Neumann 2009
	Glo.ver			
	Glo.ver/col/scro			
Palmy	Glo.echin.		produkovaný v listech palem	Runge 1999
	Glo.tygr			
Ostatní dvouděložné	Blo.lac			Mercader et al. 2009
	Blo.fac			
	Blo.par.constr.			
	Blo.cub.			

Ostatní dvouděložné	Blo.parall.					
	El.psilate					
	El.sinuate					
	El.echinate					
	Tabular.sm.					
	Tabular					
	Polyhedron					
	Cyperaceae	Papillae(Cyp)				

Příloha 3: Tabulka zastoupení druhů [%] na jednotlivých stanovištích

druh/typ habitatu	skály	štěrbina	vádí	křoví	pole	břeh
<i>Aristida adscensionis</i>	66.7	44.4	57.1	31.8	11.1	
<i>Cynodon dactylon</i>				77.3	77.8	50.0
<i>Cyperus rotundus</i>			7.1	50.0	88.9	50.0
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>			28.6	4.5	66.7	
<i>Desmostachya bipinnata</i>				22.7	11.1	33.3
<i>Dichanthium annulatum</i>				36.4		
<i>Echinochloa colona</i>				13.6	33.3	50.0
<i>Panicum thurgidum</i>	8.3	11.1	42.9		11.1	
<i>Paspalidium geminatum</i>					11.1	16.7
<i>Setaria verticillata</i>				4.5	11.1	
<i>Schismus barbatus</i>	50.0	33.3	42.9	9.1		
<i>Schoenfeldia gracilis</i>	58.3	44.4	35.7		11.1	
<i>Stipagrostis uniplumis</i>	100.0	55.6	14.3	9.1		
<i>Phragmites australis</i>				4.5		33.3
<i>Piptatherum sp.</i>				4.5	5.6	
Poac1				4.5		
Poac2				4.5		
Poac3						16.7

Příloha 4:

Tab. 2 Test vzdálenosti od Nilu jako gradientu vlhkosti

```

**** Summary ****
Axes                1      2      3      4      Total inertia
Eigenvalues          : 0.448  0.347  0.298  0.225      3.426
Species-environment correlations : 0.861  0.000  0.000  0.000
Cumulative percentage variance
  of species data    : 13.1   23.2   31.9   38.5
  of species-environment relation: 100.0   0.0   0.0   0.0

Sum of all          eigenvalues      3.426
Sum of all canonical eigenvalues      0.448
1
*** Unrestricted permutation ***

Seeds: 23239 945

**** Summary of Monte Carlo test ****

Test of significance of all canonical axes : Trace    = 0.448
                                           F-ratio   = 7.528
                                           P-value   = 0.0020

```

Tab. 3 Test afinity morfotypů k podčeledím

Permutation test for cca under reduced model				
Permutation: free				
Number of permutations: 999				
Model: cca(formula = fytol3 ~ taxonname)				
	Df	ChiSquare	F	Pr(>F)
Model	3	1.4312	2.7752	0.004 **

Residual 6 1.0314

> plot(cca.taxon1)

> cca.taxon1

Call: cca(formula = fytol3 ~ taxonname)

	Inertia	Proportion	Rank
--	---------	------------	------

Total	2.4625	1.0000	
-------	--------	--------	--

Constrained	1.4312	0.5812	3
-------------	--------	--------	---

Unconstrained	1.0314	0.4188	5
---------------	--------	--------	---

Inertia is mean squared contingency coefficient

Eigenvalues for constrained axes:

CCA1	CCA2	CCA3
------	------	------

0.8398	0.4379	0.1535
--------	--------	--------

Eigenvalues for unconstrained axes:

CA1	CA2	CA3	CA4	CA5
-----	-----	-----	-----	-----

0.3702	0.2912	0.2419	0.1072	0.0209
--------	--------	--------	--------	--------

> anova(cca.taxon1)

Permutation test for cca under reduced model

Permutation: free

Number of permutations: 999

Model: cca(formula = fytol3 ~ taxonname)

	Df	ChiSquare	F	Pr(>F)
--	----	-----------	---	--------

Model	3	1.4312	2.7752	0.002 **
-------	---	--------	--------	----------

Residual	6	1.0314		
----------	---	--------	--	--

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> summary(cca.taxon1)

Call:

cca(formula = fytol3 ~ taxonname)

Partitioning of mean squared contingency coefficient:

Inertia Proportion	
Total	2.463 1.0000
Constrained	1.431 0.5812
Unconstrained	1.031 0.4188
Eigenvalues, and their contribution to the mean squared contingency coefficient	
Importance of components:	
	CCA1 CCA2 CCA3 CA1 CA2 CA3 CA4
Eigenvalue	0.8398 0.4379 0.15350 0.3702 0.2912 0.24194 0.10719
Proportion Explained	0.3410 0.1778 0.06233 0.1503 0.1183 0.09825 0.04353
Cumulative Proportion	0.3410 0.5188 0.58117 0.7315 0.8498 0.94800 0.99153
	CA5
Eigenvalue	0.02085
Proportion Explained	0.00847
Cumulative Proportion	1.00000
Accumulated constrained eigenvalues	
Importance of components:	
	CCA1 CCA2 CCA3
Eigenvalue	0.8398 0.4379 0.1535
Proportion Explained	0.5868 0.3060 0.1072
Cumulative Proportion	0.5868 0.8928 1.0000
Scaling 2 for species and site scores	
* Species are scaled proportional to eigenvalues	
* Sites are unscaled: weighted dispersion equal on all dimensions	
Species scores	
	CCA1 CCA2 CCA3 CA1 CA2 CA3
BiA	-0.7031 -0.58013 0.591819 -0.18805 -0.0286100 0.05276
BiB	-0.6757 -0.45696 -0.324940 -0.94508 -0.0143755 0.68189
BiC	-0.8232 1.13110 -0.094124 -0.40813 -0.0668538 -0.62250
BiD	-0.8232 1.13110 -0.094124 -0.23066 -0.0161299 -0.75149
BiE	-0.6507 -1.02341 0.255619 -0.02083 -0.0022981 -0.09772

BiF	-0.7869	0.78667	-0.247905	1.71395	0.3131478	0.99267
Cr	-0.7997	0.90770	-0.193867	-0.13687	0.0008714	0.35611
Pol	-0.8162	0.95685	0.101331	-0.52092	-0.1028079	-0.47195
S1	1.0984	0.02019	0.032951	0.11889	-0.5141713	-0.05936
S2	1.1974	0.11637	0.005331	-0.08496	1.0652434	-0.20746
S3	1.1997	-0.01565	-0.056962	0.21490	-1.1049784	0.01118
S4	-0.5574	-1.39134	-1.220348	1.10737	-0.0615457	-1.32408
Site scores (weighted averages of species scores)						
	CCA1	CCA2	CCA3	CA1	CA2	CA3
row1	-0.3796	-1.65390	-2.1264221	1.107e+00	-6.155e-02	-1.324e+00
row2	-0.8239	-0.99796	0.1371574	-1.659e+00	9.221e-02	1.984e+00
row3	-0.7293	-1.20468	2.5260312	-2.314e-16	3.177e-17	1.954e-16
row4	1.4066	0.22972	0.0642344	-2.855e-01	2.732e+00	-3.178e-01
row5	1.3733	0.14272	0.0824877	-6.291e-02	5.834e-01	-7.015e-02
row6	1.3638	0.05137	0.0004827	1.791e-01	-1.674e+00	1.997e-01
row7	1.3503	0.07053	0.0789822	1.233e-01	-1.200e+00	1.372e-01
row8	-0.9028	0.69363	0.4494946	-9.832e-01	-2.312e-01	-2.045e-01
row9	-0.7126	1.33734	-0.2117916	-2.307e-01	-1.613e-02	-7.515e-01
row10	-0.9322	1.59200	-1.0328708	2.869e+00	5.740e-01	2.454e+00
Site constraints (linear combinations of constraining variables)						
	CCA1	CCA2	CCA3	CA1	CA2	CA3
row1	-0.5574	-1.3913	-1.22035	1.107e+00	-6.155e-02	-1.324e+00
row2	-0.5574	-1.3913	-1.22035	-1.659e+00	9.221e-02	1.984e+00
row3	-0.7293	-1.2047	2.52603	-2.314e-16	3.177e-17	1.954e-16
row4	1.3719	0.1191	0.05701	-2.855e-01	2.732e+00	-3.178e-01
row5	1.3719	0.1191	0.05701	-6.291e-02	5.834e-01	-7.015e-02
row6	1.3719	0.1191	0.05701	1.791e-01	-1.674e+00	1.997e-01
row7	1.3719	0.1191	0.05701	1.233e-01	-1.200e+00	1.372e-01
row8	-0.8232	1.1311	-0.09412	-9.832e-01	-2.312e-01	-2.045e-01
row9	-0.8232	1.1311	-0.09412	-2.307e-01	-1.613e-02	-7.515e-01

row10	-0.8232	1.1311	-0.09412	2.869e+00	5.740e-01	2.454e+00	
Biplot scores for constraining variables							
	CCA1	CCA2	CCA3	CA1	CA2	CA3	
taxonnameDanthoideae	-0.2522	-0.41669	0.87350	0	0	0	
taxonnameChloridoideae	0.9954	0.08733	0.04124	0	0	0	
taxonnamePanicoideae	-0.5860	0.80709	-0.06705	0	0	0	
Centroids for factor constraints							
	CCA1	CCA2	CCA3	CA1	CA2	CA3	
taxonnameArundinoideae	-0.5574	-1.3913	-1.22035	0	0	0	
taxonnameDanthoideae	-0.7293	-1.2047	2.52603	0	0	0	
taxonnameChloridoideae	1.3719	0.1191	0.05701	0	0	0	
taxonnamePanicoideae	-0.8232	1.1311	-0.09412	0	0	0	
> eigenvals(cca.taxon1) / sum(eigenvals(cca.taxon1))							
	CCA1	CCA2	CCA3	CA1	CA2	CA3	CA4
	0.3410131	0.1778246	0.0623329	0.1503162	0.1182700	0.0982476	0.0435276

Tab. 4 Test vzdálenosti od Nilu jako prediktoru pro složení půdního fytoolitového spektra

**** Summary ****

Axes	1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	0.128	0.323	0.289	0.126	1.205
Species-environment correlations	0.603	0.000	0.000	0.000	
Cumulative percentage variance					
of species data	10.6	37.4	61.4	71.9	
of species-environment relation:	100.0	0.0	0.0	0.0	
Sum of all eigenvalues					1.205
Sum of all canonical eigenvalues					0.128

1

*** Unrestricted permutation ***

Seeds: 23239 945

**** Summary of Monte Carlo test ****

Test of significance of all canonical axes	: Trace	=	0.128
	F-ratio	=	1.777
	P-value	=	0.0620

Příloha 3: Stanoviště



Vádí a skály v pozadí



Křovité lemy a pole u břehu Nilu