

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Praktická geobiologie



Lucie Kod'ousková

Vztah diverzity pylového spektra k diverzitě vegetace – aplikace pro studium minulosti

Relationship between pollen diversity and floristic diversity – utilization for study
of the past

Bakalářská práce

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

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, dne 16. 5. 2016

Podpis

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli doc. RNDr. Petru Kunešovi, Ph.D. za jeho trpělivost, ochotu a rady při konzultacích a v průběhu zpracování mé bakalářské práce. Dále chci poděkovat jeho kolegovi RNDr. Vojtěchu Abrahamovi, Ph.D. za cenné rady v rámci nabírání nových zkušeností při terénních výjezdech. Poděkování patří též mé rodině, a to za veškerou podporu během mého studia.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá vztahem pylové diverzity a rozmanitosti rostlin. Diverzita je komplexní veličina sestávající z počtu druhů, početností jedinců a relativní frekvence druhů, tzv. vyrovnanosti. Charakterizuje rozmanitost na úrovni druhové, genetické či v rámci společenstev. Její vztah s pylovou diverzitou je problematický zejména kvůli nedostatečné taxonomické přesnosti v palynologii, rozdílným pylovým produkcím a depozicím konkrétních druhů rostlin a velikostem porovnávaných vzorků – neboť s velikostí vzorku roste počet druhů v nich obsažených. Práce se dále zaměřuje na výzkumy, které se snažily pozitivní vztah mezi diverzitou pylu a rozmanitostí vegetace prokázat a popisuje, jaké postupy byly v těchto studiích použity. Druhá část práce je věnována metodice sběru vegetačních a pylových dat a jejich následnému zpracování.

Klíčová slova

diverzita, paleoekologie, pyl, palynologická bohatost, vyrovnanost, pylové ekvivalenty, rarefakce, Simpsonův index, Shannonův index, Hillova čísla

Abstract

This thesis deals with the relationship between palynological diversity and floristic diversity. Diversity is complex quantity, which consists of a number of species, the number of individuals and relative frequency of species known as evenness. It characterizes the diversity at the species level, genetic level or within communities. Its relationship with palynological diversity is problematic, especially because of lack of taxonomic precision in palynology, species-specific differences in pollen production and dispersal and sample size, since the number of taxa increases with sample size. The thesis also focuses on the studies which tried to prove positive correlation between palynological and floristic diversity, including techniques used. The second part describes methodology of collecting vegetational and palynological data and the treatment of samples.

Key words

diversity, palaeoecology, pollen, palynological richness, evenness, pollen equivalents, rarefaction, Simpson's index, Shannon's index, Hill numbers

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	2
3. Diverzita a její měření.....	2
3.1 Typy druhové diverzity.....	2
3.1.1 Alfa diverzita	2
3.1.2 Beta diverzita.....	3
3.1.3 Gama diverzita.....	3
3.2 Vyrovnanost.....	4
3.2.1 Růstová křivka.....	4
3.2.2 Indexy vyrovnanosti	5
4. Zkreslení fosilního záznamu.....	8
4.1 Taxonomická přesnost	8
4.2 Odchylka v produkci a depozici pylových zrn	9
4.3 Velikost vzorku.....	10
5. Další faktory ovlivňující pylovou diverzitu.....	11
5.1 Otevřenost.....	11
5.2 Mozaikovitost	11
5.3 Land-use.....	12
6. Studie a jejich úspěšnosti.....	12
7. Metodika	14
7.1 Určování floristické bohatosti.....	14
7.1.1 Datasetsy	14
7.1.2 Sběr vegetačních dat v terénu.....	14
7.2 Převod na pylové ekvivalenty.....	16
7.3 Odebírání pylových vzorků	17
7.4 Zpracování pylových vzorků	18
7.5 Identifikace pylových zrn	19
8. Diskuze a závěr	21
9. Použité zdroje a literatura.....	23

1. Úvod

Druhová diverzita rostlin na planetě Zemi se neustále mění jako následek vlivů přirozených i antropogenních. V současné době však lidé zasahují do přirozeného řádu ekosystémů daleko intenzivněji než v minulosti. Dochází ke zjevným klimatickým změnám, nárůstu množství skleníkových plynů v atmosféře a oteplování planety. Tropické deštné pralesy se kácí ve velkém. Půda je intenzivně obdělávána, nadměrně hnojena a jsou na ní pěstovány nevhodné plodiny, což vede k jejímu znehodnocování a erozi.

Zkoumání minulé diverzity a jejích změn na různých časových a prostorových škálách nám může poskytnout cenné informace o mechanismech, které ji ovlivňovaly a mohou nastítnit možnosti, jež by nám mohly pomoci ochránit diverzitu současnou, v době rychlých environmentálních změn, kterými planeta prochází (Meltsov a kol., 2013).

Významné paleoekologické informace nám může poskytnout pylový záznam v jezerních a rašelinných sedimentech (Odgaard, 2013). Na základě zkoumání pylu si můžeme udělat dobrý obrázek o tom, jak v minulosti vypadalo a jak se v průběhu věků měnilo druhové složení rostlin na planetě (Giesecke, Ammann & Brande, 2014). Podle diverzity vegetace můžeme následně určit charakter klimatu a jeho výkyvy.

Tato práce se snaží shrnout dosavadní poznatky o vztahu mezi pylovou diverzitou a diverzitou vegetace. Vztah mezi těmito rozmanitostmi je obecně problematický, důvodů je hned několik: pylová zrna a spory jsou nedostatečně taxonomicky zařazeny, každý rostlinný druh produkuje jinak velké množství zrn a liší se také jejich depozice, která je ovlivněna mnoha faktory – od míry zalesnění krajiny, přes její využití člověkem až po biotopový charakter. K nepřesnostem může dojít i v rámci zkoumání různě velkých pylových vzorků.

Pro měření vztahu mezi palynologickou diverzitou a rozmanitostí rostlin bylo vynalezeno mnoho indexů, které byly použité v moderních výzkumech. Pozitivní vztah nebyl prokázán pouze v jediném případě – ve výzkumu Goringa a kol. (2013) v Britské Kolumbii v Kanadě. Všechny ostatní studie na toto téma byly úspěšné a korelaci mezi vztahem diverzity pylu a vegetace potvrdily.

V rámci své bakalářské práce dále také nastiňuji metodiku zkoumání vztahu od sběru vegetačních a pylových dat až po jejich zpracování v laboratoři. Tyto podklady bych ráda využila pro svůj vlastní výzkum v navazující diplomové práci.

2. Cíle práce

Cílem této práce je zjistit, co bylo dosud objeveno o vztahu mezi pylovou diverzitou a diverzitou vegetace, jak byly jednotlivé postupy určování diverzity užitečné a co by se dalo do budoucna zlepšit.

3. Diverzita a její měření

Diverzita má mnoho definic, jelikož se jedná o komplexní systém, v zásadě však charakterizuje rozmanitost společenstva. Může být určena nejen na úrovni druhů, ale také genetickou variabilitou a složením ekosystému (Odgaard, 2013). Nejjednodušeji se dá vyjádřit prostým počtem druhů, tzv. druhovou bohatostí („*species richness*“), pro větší přesnost do ní však zahrnujeme i početnost jedinců jednotlivých druhů a tzv. vyrovnanost („*evenness*“) – relativní frekvenci druhů.

3.1 Typy druhové diverzity

Whittaker (1972) dělí diverzitu na několik typů.

3.1.1 Alfa diverzita

Alfa je označení pro lokální druhovou diverzitu – rozmanitost v rámci jednoho společenstva, popř. biotopu. Nejčastěji bývá vyjádřena prostým počtem druhů (Whittaker, 1972), můžeme však použít také několik indexů.

- **Index podle Oduma**

Podle Oduma (1959) se dá diverzita vystihnout vzorcem:

$$I = \frac{S}{N}$$

kde S udává počet druhů a N počet jedinců ve společenstvu. Index nabývá hodnot od nuly do jedné, přičemž nula značí monocenózu, tedy společenstvo složené pouze z jedinců jednoho druhu a hodnota jedna udává ideální společenstvo, kde bychom našli každý druh zastoupený právě jedním jedincem.

- **Shannonův index**

Shannonův index neboli Shannon-Wienerův index se používá pro zhodnocení „uspořádanosti“ společenstva, jež závisí na míře entropie. Vyjadřuje neurčitost odhadu druhu, ke kterému bude patřit náhodně vybraný jedinec ze vzorku.

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N} H'$$

Závisí na četnostech jednotlivých druhů a na jejich celkovém počtu S . Pokud budou mít všechny druhy stejnou relativní frekvenci, dosáhne index svého maxima. Na rozdíl od Simpsonova indexu klade Shannon větší důraz na druhovou bohatost (Kovář, 2000).

3.1.2 Beta diverzita

Beta – diverzita udává rozdíly ve složení druhů v daném území mezi společenstvy podél určitého gradientu, případně mezi společenstvem a jeho okolím. Pokud si jsou společenstva podobná a obsahují hodně společných druhů, je diverzita nízká, v opačném případě roste (Kovář, 2000). Dle Whittakera (1960) se dá charakterizovat jako poměr druhové diverzity celkového počtu vzorků ke vzorkům jednotlivým. Dá se vyjádřit také poměrem gama a alfa – diverzity (Whittaker, 1972).

- **Indexy similarity**

Pro výpočet můžeme použít tzv. indexy similarity – Jaccardův a Sørensenův, které jsou počítány na základě přítomnosti druhů.

$$k_j = \frac{c}{a + b - c} \times 100$$

$$k_s = \frac{2c}{a + b} \times 100$$

Jaccardův index k_j je starší, Sørensenův index k_s je novější a klade větší váhu na společné druhy. U obou indexů značí a počet druhů v 1. snímku, b počet druhů v 2. snímku a c počet společných druhů (Kovář, 2000).

3.1.3 Gama diverzita

Gama – diverzita stejně jako alfa – diverzita charakterizuje druhovou rozmanitost, ale na území většího celku, např. regionu. Dle Whittakera (1960) je gama – diverzita definována součinem alfa a beta – diverzity, neboť je ovlivněna rozmanitostí společenstva na lokální úrovni a odlišnostmi mezi místy výskytu.

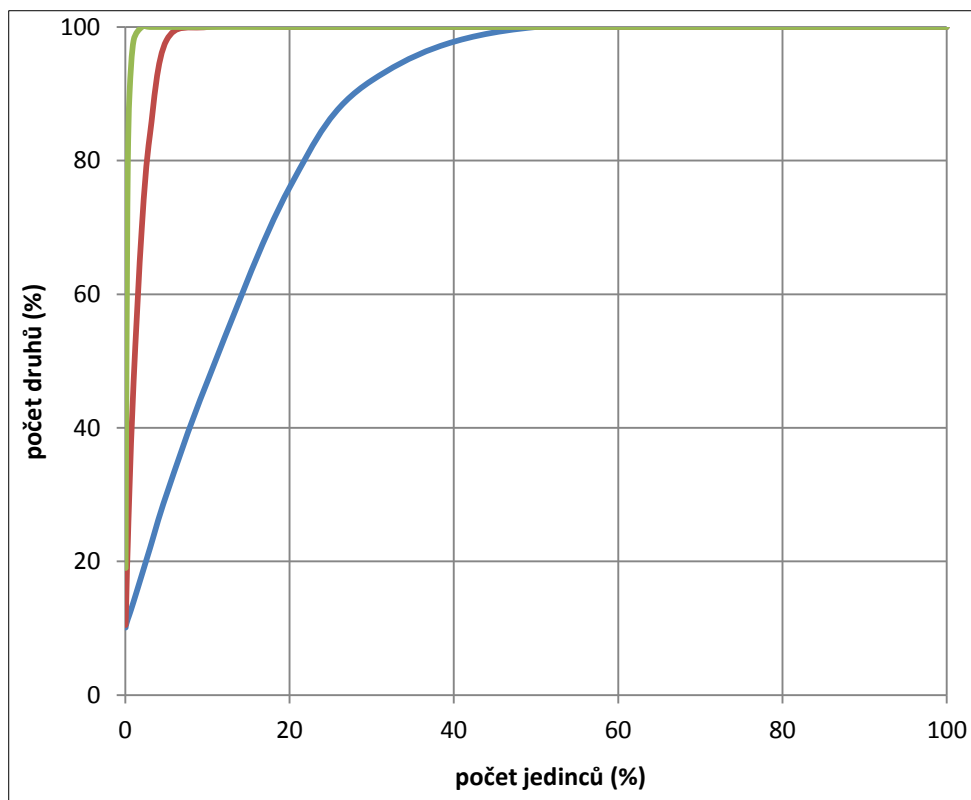
Zatímco u rostlinných makrofosilií dochází pouze k malému transportu a dokážeme podle nich určit jen alfa a beta – diverzitu, pylová zrna jsou schopna dolétnout velmi daleko a mohou odrážet velké spektrum diverzity ze širokého okolí (Odgaard, 2013).

3.2 Vyrovnanost

Jak jsem již jednou zmínila, vyrovnanost označuje relativní frekvenci druhů – tedy míru distribuce jedinců v rámci společenstva. Pokud by byl každý druh ve společenstvu zastoupen stejným počtem jedinců, jednalo by se o ideální společenstvo s maximální vyrovnaností. Pravděpodobnost, že k něčemu takovému dojde, je však malá – většinou se množství jedinců jednotlivých druhů do různě značné míry liší a vyrovnanost je tudíž menší (Odgaard, 2013).

3.2.1 Růstová křivka

S větším počtem jedinců ve vzorku roste i počet druhů. Tento vztah je znázorněn na růstové křivce. Vyrovnanost ovlivňuje sklon křivky – při vysoké vyrovnanosti stoupá křivka strmě vzhůru, pokud je vyrovnanost nízká, roste spíše pozvolna. Z toho vyplývá, že pokud dosahuje vyrovnanost maximálních hodnot, pak i v malém vzorku nalezneme zastoupeny všechny druhy. Při nízké vyrovnanosti najdeme i v poměrně velkém vzorku pouhý zlomek všech druhů, které jsou ve společenstvu zastoupeny (Odgaard, 2013).



Obr. č. 1: Růstové křivky druhů při **nízké**, **střední** a **vysoké** vyrovnanosti. Na ose x je v procentech znázorněn počet jedinců, na ose y počet druhů.

3.2.2 Indexy vyrovnanosti

Většina indexů vyrovnanosti a diverzity je postavena na relativních abundancích druhů, tedy na odhadech p_i .

$$p_i = \frac{N_i}{N}$$

N_i je množství i -tého druhu ve vzorku a $N = \sum_{i=1}^S N_i$, kde S představuje celkový počet druhů (Heip, Herman & Soetaert, 1998).

Indexů pro měření vyrovnanosti bylo vynalezeno mnoho. Podíváme se tedy na přehled těch nejpoužívanějších.

- **Simpsonův index**

Simpsonův index diverzity označuje pravděpodobnost, s jakou budou dva náhodně vybraní jedinci ze společenstva patřit k odlišným druhům. Řadí se k tzv. indexům dominance – lze jím vyjádřit poměr významu konkrétního druhu k ostatním druhům ve společenstvu (Kovář, 2000). Obecně je Simpsonův index dobrým základem pro jiné indexy vyrovnanosti (Smith & Wilson, 1996).

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (p_i)^2 = 1 - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$$

Pravděpodobnost výběru jedince nějakého druhu p_i vychází z poměru počtu jedinců n_i a celkového počtu jedinců ve společenstvu N . S udává celkový počet druhů. Index nabývá hodnot od nuly do $1 - S^{-1}$, jeho hodnota se zvyšující se diverzitou klesá (Whittaker, 1972). Index dává vysokou váhu běžným druhům a nízkou váhu druhům vzácným (Kovář, 2000).

- **$E_{1/D}$**

Smith a Wilson (1996) se pokusili o zhodnocení a výběr nejlepšího indexu. Důležité kritérium byl fakt, že index nebude záviset na druhové bohatosti, což může být problém, pokud nejsme schopni celkovou druhovou bohatost zjistit. Jako vhodný vzorec byl vybrán $E_{1/D}$, jenž má v sobě zakomponovaný Simpsonův index.

$$E_{1/D} = \frac{1/\sum_{i=1}^S p_i^2}{S}$$

$E_{1/D}$ je nezávislý na druhové bohatosti, S udává počet všech taxonů ve vzorku a p_i podíl taxonu i . Hodnota indexu se pohybuje v rozmezí od nuly (vyrovnanost je nízká) do jedné (druhy jsou maximálně rovnoměrné).

Výhoda indexu spočívá ve schopnosti dosáhnout minima, ať už je počet taxonů jakýkoliv. Dalším přínosem je právě jeho vztah k diverzitě – indexu $1/D$, který je popsán výše. Dá se říci, že $E_{1/D}$ je vylepšený index diverzity (Smith & Wilson, 1996).

- **Index podle Pielouové**

Dalším používaným indexem je míra podle Pielouové (Heip, Herman & Soetaert, 1998), která porovnává aktuální diverzitu a diverzitu nejvyšší možnou za daného počtu druhů.

$$E_p = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

H' je hodnota odvozená ze Shannonova indexu, který je popsán v předchozí kapitole. H'_{max} se rovná $\ln S$ a udává maximální možnou hodnotu H' za daných podmínek. S opět představuje celkový počet druhů.

- **Pravděpodobnost mezidruhového setkání**

Za zmínku stojí také tzv. pravděpodobnost mezidruhového setkání (probability of interspecific encounter – PIE), jejímž autorem je Hurlbert (1971).

$$\Delta_1 = 1 - \sum_{i=1}^T \left(\frac{n_i}{N}\right) \left(\frac{n_i - 1}{N - 1}\right)$$

PIE vyjadřuje pravděpodobnost, s jakou se dvě náhodně vybraná zrna budou lišit taxonem. T představuje bohatost, n_i množství i -tého taxonu a N celkové množství pylových zrn. U druhově chudých vzorků, kde je vyrovnanost nízká, se její hodnota pohybuje kolem nuly, u vzorků s velkým množstvím taxonů stoupá k jedné.

Výhodou této míry je, že není zkreslena odchylkou druhové bohatosti a velikostí vzorku (Peros & Gajewski, 2008), ohledně jejího používání však panují rozpory. V posledních deseti letech byla tato míra ve spoustě výzkumů aplikována, někteří vědci však zastávají názor, že vůbec vyrovnanost ani diverzitu nevystihuje, a že ji již Hurlbert (1971) považoval spíše za parametr druhového složení než za index (Birks a kol., 2016).

- **Indexy podle Hilla**

V sedmdesátých letech minulého století publikoval Hill (1973) svou práci, kde uvedl několik indexů vyrovnanosti, které se zdály být propracovanější a méně problémové než indexy navržené dosud. Ačkoliv nebyly přibližně 40 let používány, v současné době se stávají populárními (Birks a kol., 2016).

Jak už bylo zmíněno výše, pokud měříme diverzitu pomocí počtu jedinců, bude-li jich ve zkoumaném vzorku více, zvýší se jednoznačně i diverzita. Teorii o proporčním vztahu mezi počtem typů zrn a celkovou velikostí vzorku navrhli MacArthur a Wilson již v roce 1967.

Před Smithem a Wilsonem (1996) se právě i Hill (1973) domníval, že by vhodný index pro měření vyrovnanosti neměl být závislý na druhové bohatosti. Obecný vzorec Hillova čísla vypadá takto:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Hodnota p_i udává relativní frekvenci každého taxonu (možno spočítat způsobem popsáním na začátku kapitoly).

Hill (1973) používá ve své studii modifikované jednotky, ekvivalentní čísla, tzv. efektivní počty druhů (taxonů), které vyjadřují, kolik druhů by se doopravdy vyskytovalo ve zkoumaném vzorku, kdyby byl každý zastoupen stejným počtem jedinců (počty jedinců jednotlivých taxonů ve vzorcích jsou ve většině případů nerovnoměrné, jak již bylo zmíněno v kapitole o měření diverzity). Tento efektivní počet druhů je tedy D . Rovnice se dá obměňovat tím, že za parametr q , který charakterizuje míru závislosti na vzácnějších taxonech, dosazujeme různé hodnoty. Pokud je q rovno nule, dostáváme index N_0 , který udává celkový počet přítomných druhů. Při q rovnajícím se jedné získáváme index N_1 , který reprezentuje počet všech běžně se vyskytujících taxonů. N_1 je charakterizován exponenciálou Shannonova indexu. Zde nastává malý zádrhel, jelikož $1/(1 - q)$ nelze definovat, protože však maximum rovnice nepřekračuje hranici Shannonova indexu, nepředstavuje to větší problém. Když za q dosadíme dva, získáváme Hillovo číslo ekvivalentní inverznímu Simpsonovu indexu – N_2 , jež udává počet dominantních taxonů (Felde a kol., 2015). Hill navrhl jako vhodnou míru podíl N_2/N_1 (Birks a kol., 2016).

Vyrovnanost E je vyjádřena poměrem Hillových čísel jednotlivých diverzit, přičemž α a β se sobě navzájem nerovnaj:

$$E_{\alpha,\beta} = N_{\alpha}/N_{\beta}$$

Řada vědců se v dnešní době shoduje, že je výběr Hillových čísel z nepřeberného množství indexů a rovnic velmi dobrou volbou.

- **Rarefakce na nízký počet zrn**

Další možností je např. rarefakce na nízký počet zrn (10 – 30). Tuto metodu použili ve své studii např. Matthias, Semmler a Giesecke (2015). Při tak nesmírně velkém snížení zrn ve vzorcích může dojít k situaci, kdy početné taxony výrazně dominují nad málo zastoupenými druhy, jejichž přítomnost se ani nemusí projevit. Spíše než pro určování vyrovnanosti je však tato metoda vhodná právě pro zjišťování diverzity pylových typů. Přímo ve studii Matthias a kol. (2015) koreluje rarefakce na 8 – 20 pylových zrn s otevřeností krajiny i s mozaikovitostí, s maximem při počtu deseti zrn. O rarefakci se zmíním ještě později.

4. Zkreslení fosilního záznamu

Při určování obrazu dřívější diverzity ze vzorků musíme dávat pozor na faktory, které mohou zkreslit výsledky. Jedná se o taxonomickou přesnost, difference v pylové depozici a rozptylu a velikost pylového vzorku (Giesecke, Ammann & Brande 2014; Odgaard, 2013).

4.1 Taxonomická přesnost

Prvním faktorem je taxonomická preciznost. Vztah mezi počtem pylových taxonů ve vzorku a počtem rostlinných druhů není lineární, protože pylové typy nemohou být určeny zdaleka tak podrobně jako jednotlivé rostlinné makrofosílie (Odgaard, 2013). Výjimku tvoří vzorky obsahující velmi nízký počet pylových taxonů (Odgaard, 1999). Pylová zrna jsou rozpoznatelná na úrovni rodu (např. *Quercus*), někdy ovšem dokonce jen třídy (typicky třída Poaceae). Některé rostliny mají pylová zrna sice natolik specifická, že je lze rozeznat i na druhové úrovni, takových je však velmi málo (např. *Plantago lanceolata*) (Felde a kol., 2015). Fosilní zbytky rostlin jsme oproti pylovým zrnům schopni určit poměrně přesně. Nedostatečná taxonomická preciznost se pak projevuje na vztahu mezi pylovou diverzitou a diverzitou vegetace, respektive mezi

počtem druhů rostlin a počtem pylových typů (tzv. palynologickou bohatostí). U společenstev s nízkým počtem druhů je poměr 1 : 1, v druhově bohatých společenstvech až 2 : 1 nebo dokonce vyšší (Odgaard, 2013). Dalšími problémy jsou rozdíly v zachování pylových zrn ve vzorcích, což velmi znesnadňuje jejich porovnávání mezi lokalitami a odlišné taxonomické zařazení pylových zrn u jednotlivých autorů výzkumů (Giesecke, Ammann & Brande 2014).

Matthias, Semmler a Giesecke (2015) se však domnívají, že nedostatek taxonomické přesnosti vůbec nemusí být pro určování diverzity limitujícím faktorem. V druhově chudých společenstvech totiž můžeme namísto s palynologickou bohatostí kalkulovat s bohatostí floristickou a ve společenstvech druhově bohatých, jakým je např. tropický deštný les, je úroveň třídy pro stanovení diverzity na základě pylových typů dostačující (Jantz, Homeier & Behling, 2014).

4.2 Odchylna v produkci a depozici pylových zrn

Zjištěná data mohou být dále ovlivněna také odlišnou druhově-specifickou produkcí a depozicí pylu (Odgaard, 1999). Vycházíme z předpokladu, že počet pylových typů ve vzorku úzce souvisí s počtem vegetačních druhů v okolí jeho odebrání. Množství druhů ve vegetaci a v pylovém vzorku se však v podstatě ve všech případech liší právě díky různé produkci pylu konkrétních rostlin, způsobu opylování apod. Pylová zrna entomogamních rostlin a rostlin s nízkou pylovou disperzí bývají ve vzorku zastoupeny velmi málo. Na opačném pólu stojí např. rod *Pinus* – enormní producent s velkým rozptylem, který je schopen odebraný vzorek zcela zahltit (Felde a kol., 2015). Pokud dva rody s různou pylovou produkcí (např. rod *Tilia* a *Betula*) zaměníme, dotkne se to poměru všech pylových typů ve vzorku, zatímco index diverzity pro vegetaci zůstane stejný. Tyto rozdíly ve vyprodukovaném množství pylu negativně ovlivní vztah mezi poměrem pylových zrn zachovaných v sedimentech a množstvím rostlin v okolí studované lokality a tudíž také indexy diverzity (Giesecke, Ammann & Brande 2014). Diferenciální pylová produkce navíc snižuje pravděpodobnost nalezení nového taxonu v daném vzorku. Pokud totiž taxony s vysokou produkcí „zaplaví“ studovaný vzorek svým pylem, znesnadní tak nalezení pylových zrn, která se ve vzorku vyskytují v malém množství. Klesá tedy i palynologická bohatost.

V posledních dvou dekádách proběhlo nespočetné množství výzkumů, které se s použitím různých modelů pylového rozptylu a depozice zabývaly sledováním vztahů mezi pylem a vegetací a jejichž výsledkem jsou odhady vegetačních poměrů a relativních

pylových produktivit (PPE) pro několik evropských regionů (Broström a kol., 2008; Matthias, Semmler & Giesecke, 2015). Pro úpravu odchylky pylové produkce/depozice by mohlo být přínosné např. využití modelu POLLSCAPE (Sugita, 2013).

4.3 Velikost vzorku

Dalším faktorem je velikost pylového vzorku. S velikostí vzorku roste také počet taxonů, které se v něm nachází. Pokud tedy porovnáváme palynologickou bohatost dvou vzorků, bylo by záhodno, aby každý z nich obsahoval stejný počet zrn. Což je velmi nepraktické a obtížné na realizaci. Abychom odstranili tento nedostatek, používá se metoda tzv. rarefakce („rarefaction“), pomocí níž se spočítá, kolik pylových typů by bylo ve vzorku s nižším počtem zrn (Odgaard, 2013).

Metoda rarefakce se v paleoekologii začala používat v 80. letech 20. století (Birks & Line, 1992). S prvotním návrhem redukování velikosti vzorků na standardizovanou míru přišel Sanders (1968). Jeho návrh byl následně poupraven Hurlbertem (1971). Vzorec se dále měnil a výsledkem je rovnice, kterou navrhli Birks a Line (1992):

$$E(T_N) = \sum_{i=1}^T 1 - \left[\frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

$$= \sum_{i=1}^T 1 - \left[\frac{(N - N_i)! (N - n)!}{(N - N_i - n)! N!} \right]$$

$E(T_N)$ představuje očekávaný počet pylových taxonů ve vzorku o velikosti n , N udává velikost populace a N_i reprezentuje počet pylových zrn i -tého druhu v celkovém vzorku o velikosti n a počtu druhů S . Za celkovou velikost populace je považován zjištěný počet zrn ve vzorku, jelikož opravdovou velikost nejsme schopni zjistit a n je tedy nižší počet zrn, pro které druhovou bohatost stanovujeme. Čím více zrn ve vzorku, tím více taxonů je možno nalézt – standardizace je tedy nezbytná. Většinou se vybere vzorek s nejmenším množstvím pylu a ostatní vzorky se mu přizpůsobí a standardizují se na tutéž velikost (Peros & Gajewski, 2008).

Nutno ovšem podotknout, že rarefakci lze použít opravdu jen ke stanovení počtu taxonů v menším vzorku, ne k jejich extrapolaci ve vzorku větším (Odgaard, 2013). Llorente a Soberón (1993) navrhli v protikladu k rarefakci i extrapoláční techniky, ty ale bohužel vykazují velké chyby (Odgaard, 1999).

Hned po uvedení rarefakce do povědomí vědců v 90. letech 20. století začala být metoda hojně využívána ve spoustě výzkumů jako možný odraz floristické bohatosti (Ogaard, 1999). Birks a Line (1992) však upozorňují, že je palynologická bohatost stanovená pomocí rarefakce kromě počtu taxonů ovlivněná i vyrovnaností pylového vzorku. A pyl, který se k rarefakci používá je ovlivněný i odchylkami pylové depozice a rozptylu a nedostatečnou taxonomickou přesností (Odgaard, 1999), zmíněnými výše. Odgaard (1999) dále upozorňuje, že by rarefakční metoda mohla být zavádějící proto, že napočítaná zrna ve vzorcích jsou statisticky odpovídající a dostatečně reprezentativní a další manipulace by mohla logicky vést ke ztrátě informací. Před jejím provedením známe počty taxonů v každém vzorku, po něm však nikoliv – jediné, co nám zbývá je výsledek $E(T_N)$ (Birks a kol., 2016).

5. Další faktory ovlivňující pylovou diverzitu

5.1 Otevřenost

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících palynologickou diverzitu a bohatost je otevřenost krajiny (Matthias, Semmler & Giesecke 2015). Otevřenost se udává v procentech a charakterizuje poměr zalesněné oblasti a bezlesí. Kromě palynologické diverzity a bohatosti je také důležitým determinantem floristické bohatosti, pro jejíž rozvoj se jako nejvhodnější prostředí ukázala být spíše polootevřená krajina (Meltsov a kol., 2013).

Ve fosilních záznamech byla prokázána shoda mezi palynologickou bohatostí a celkovým zastoupením bylinného pylu indikující otevřené prostranství v zalesněné oblasti. Důvodem je např. fakt, že pyl z rostlin vyskytujících se pod stromovým patrem nemá na rozdíl od pylu produkovaného rostlinami z otevřeného prostranství šanci dolétnout až do jezera, neboť vítr mezi kmeny nedosahuje takových rychlostí (Matthias, Semmler & Giesecke, 2015). Byliny navíc neprodukují tak velké množství pylu jako stromy, proto je pravděpodobnost jejich nálezu v oblasti, kde stromové porosty dominují, velmi malá (Odgaard, 1999).

5.2 Mozaikovitost

Každá krajina se skládá z různých biotopů, které spolu sousedí, a jejich celkový počet by mohl s druhovou bohatostí úzce souviset. Diverzita je často reprezentována i touto mozaikovitostí prostředí – čím více rozličných habitatů se v krajině nachází, tím více

rostlinných druhů se zde většinou vyskytuje. Je také známo, že nejvíce druhů bývá v místech, kde přechází jeden biotop do biotopů sousedních, v tzv. ekotonech (Matthias, Semmler & Giesecke, 2015).

5.3 Land-use

Před zhruba 6000 lety začal člověk s nástupem zemědělství významně přetvářet ráz krajiny – zalesněné oblasti se prosvětlovaly a otvíraly, stromy mizely a bylinné patro se rozrostlo. Floristická diverzita bylin se v krátké době zvýšila právě díky zásahu lidského elementu (Matthias, Semmler & Giesecke, 2015). V současné době však činnost člověka krajině spíše škodí, než prospívá – v intenzivně obdělávaných oblastech se používáním nadměrného množství hnojiv diverzita snižuje a naopak je vyšší v krajině, které lidé nevěnují větší pozornost (Billeter a kol., 2008).

6. Studie a jejich úspěšnosti

Za posledních dvacet let bylo provedeno mnoho výzkumů a ověřování vztahu mezi moderní palynologickou bohatostí a rozmanitostí současné vegetace. Vědci dosáhli velmi dobrých výsledků, neboť téměř všechny výzkumy ukázaly mezi oběma zmíněnými měrami pozitivní korelaci (Birks a kol., 2016). Příklady některých výzkumů dále zmíním.

- **Estonsko**

Meltsov a kol. (2011, 2013) odebrali vzorky pro svůj výzkum ze sedimentů z 9 jezer nacházejících se v krajině jižního Estonska, která se vyznačuje velkou mozaikovitostí – na studovaném území můžeme nalézt lesy, bažiny, louky, ale také osady a s nimi se pojící obdělávaná pole. Předmětem zájmu byly změny vztahu mezi diverzitou pylu a vegetace podél gradientu od uzavřeného lesa po otevřené prostranství. Palynologická bohatost byla stanovena pomocí rarefakce na vysoký počet zrn (>1500), vyrovnanost pomocí indexu $E_{1/D}$. Při převodu vegetace na pylové ekvivalenty došlo k značnému snížení bohatosti, přesto byl však mezi palynologickou a floristickou diverzitou prokázán pozitivní vztah.

- **Ekvádor**

Jantz, Homeier a Behling (2014) zkoumali vztah diverzity pylu a rozmanitosti vegetace v tropickém horském lese (nadm. v. 1000 – 3000 m), v jižním Ekvádoru v Andách. Pomocí Sørensenova indexu byl zjištěn přesun pylových zrn v rámci altitudinálních zón. Užitím rarefakce objevili, že v tropickém lese s velmi velkou

diverzitou převážně stromových porostů, ale i nižších pater vegetace, je naprosto dostačující mít úroveň pylových zrn i rostlin v rámci třídy, aby vztah rozmanitostí přesto koreloval. Největší shoda se ukázala být v nejnižších položených oblastech pralesa.

- **Německo**

Mathiassová, Semmler a Giesecke (2015) se ve své studii pokusili zhodnotit různé indexy pylové diverzity a jejich míru zachycení aspektů rozmanitosti krajiny. Výzkum probíhal v Brandenburku na severovýchodě Německa, v krajině, která je z více než jedné třetiny zalesněná (dominuje zde hlavně *Pinus* na suchých a chudých půdách), a v níž můžeme nalézt velké množství jezer. Diverzita pylových zrn a diverzita vegetace korelovaly nejvíce při užití Shannonova indexu a rarefakce na nízký počet zrn (např. 10). Diverzita pylových typů tedy vhodně zachycuje strukturu krajiny a bohatost biotopů.

- **Norsko**

Felde a kol. (2015) si pro svůj výzkum vybrali oblast údolí Setesdal ve střední části Norska. Zaměřili se na vztah rozmanitostí podél elevačního gradientu (0 – 1318 m n. m.), do kterého byla zahrnuta zalesněná území – jižní, střední a severní boreál a část alpské zóny. Vzorky byly odebrány z 52 jezer. Diverzita, bohatost i vyrovnanost byly stanoveny pomocí Hillových čísel. Po redukci veškerých odchylek se taktéž podařilo prokázat pozitivní korelaci.

- **Kanada**

Jediná studie, která s pozitivním vztahem nesouhlasí, a ze které vyplývá, že by vyšší rozmanitost pylu mohla ukazovat na nižší diverzitu regionální vegetace, je výzkum Goringa a kol. (2013) v Britské Kolumbii v Kanadě.

Goring a kol. (2013) odhalili mezi pylovou bohatostí a bohatostí vegetace malou, ale poměrně dost statisticky významnou odchylku. Ačkoliv se autor nesnaží zpochybnit ostatní výzkumy, nemůže vzhledem ke svým závěrům pozitivní korelaci potvrdit, zdůrazňuje, že je tuto míru třeba ještě řádně prozkoumat a apeluje na ostatní vědce, aby s palynologickou bohatostí nepočítali jako se stoprocentně ověřenou měrou.

Goring a kol. (2013) nepoužívali při stanovování diverzity vegetace floristická data přímo z konkrétních lokalit, což je běžnější způsob, ale záznamy z databází. Konkrétně z databáze rostlinných společenstev Britské Kolumbie (Biogeoclimatic Ecosystem Classification Plant Database), která obsahuje data ze 48 706 vegetačních sběrných ploch o standardní rozloze 400 m² vyjma alpských, mokřadních a lučních lokalit

(po zhodnocení vzorků bylo ponecháno 14 529 ploch, zbylé byly vyloučeny z důvodu nízké kvality) a z databáze regionální bohatosti cévnatých rostlin z téže oblasti, obsahující kromě sběrných ploch i herbářové položky, seskupených do úseků o rozloze 50 × 50 km. Informace o pylových zrnech ze 167 lokalit pocházejí z databáze moderního pylu Britské Kolumbie (British Columbia Modern Pollen Database).

Záznamy o vegetaci nebyly zcela kompatibilní s palynologickými daty, bylo třeba je taxonomicky sjednotit za pomoci prostorových vyrovnávacích modelů a nově obdržené hodnoty následně porovnat. O Goringově výzkumu se zmíním ještě v další kapitole.

7. Metodika

7.1 Určování floristické bohatosti

7.1.1 Datasetsy

Názory na metodiku získávání informací o floristické bohatosti se mezi odborníky liší. Právě postup s využitím datasetů mohl být však příčinou Goringova neúspěchu při zjišťování, zda je mezi diverzitou vegetace a palynologickou bohatostí pozitivní vztah. Využití již existujících databází má beze sporu výhodu v ušetření času nutného pro výjezd do terénu a určování rostlin; kolem malých vodních ploch může mapování vegetace zabrat den, u větších dokonce delší dobu. Avšak práce s tak velkým množstvím záznamů, mnohdy zanalyzovaných před desítkami let a tedy poněkud zastaralými, s nízkým taxonomickým rozlišením, od různých terénních výzkumníků, lišících se kvantitativně i kvalitativně, zdrojovou oblastí a dalšími faktory, není jednoduchá (Birks a kol., 2016). Zasahování do taxonomie a převod pylových zrn z různých úrovní na nejnižší taxonomický ekvivalent může vést k chybám a ke špatné ekologické interpretaci dat (Goring a kol., 2013). Klasický sběr dat v terénu, který je založený na logickém postupu se v tomto případě jeví jako rozumnější a výhodnější.

7.1.2 Sběr vegetačních dat v terénu

Při mapování vegetace je důležité vhodně zvolit prostorovou škálu. Podle Sugity (1994) platí pro zdrojovou oblast pylu pravidlo, že rozlehlejší sedimentační vodní plochy zachycují větší množství pylu z širší oblasti. Pokud chceme získat informace o lokální druhové skladbě stromů, můžeme ke sběru pylu využít mech, který se nachází v prosvětlených částech lesa.

Data o vegetaci se získávají z tzv. relevantních zdrojových oblastí pylu (relevant pollen-source area - RPSA, nebo relevant source area of pollen - RSAP). Absolutní zdrojovou oblast pylu (absolute pollen-source area - ABSA), zahrnující celý zkoumaný areál, není samozřejmě nikdy možné celou vystihnout (Birks a kol., 2016). Tyto plochy se dají definovat jako nejmenší možné prostory, ze kterých jsme schopni získat co nejvíce spolehlivých a hodnotných dat, včetně funkcí pravděpodobnosti apod. (Sugita, 1994).

Na prvním místě je důležité vhodně vybrat sedimentační prostředí, na kterých se bude výzkum provádět. Jezera (či rybníky) by měly mít přibližně stejnou rozlohu, omezi se tím odchylka pylové depozice (Sugita, 1994). V logickém sledu od centra zkoumané oblasti je pak vytyčeno několik ploch, na kterých se vegetace určuje.

Pokud se jedná o lokální pylovou depozici, může být vegetace zkoumána pomocí série koncentrických prstenců s různým rádiem od centra výzkumné oblasti. Dalším způsobem je vytyčení vhodných ploch – v tomto případě např. 2×2 m, nebo 10×10 m, na kterých zmapujeme vegetaci a odebereme vzorky pylu ze svrchní vrstvy půdy či z mechových polštářů (Birks a kol., 2016).

Malá či středně velká jezera (nebo rybníky) o průměru v řádu stovek metrů a rozloze několika desítek hektarů dokážou zaznamenat pylovou depozici na úrovni regionu. V tomto případě se vzorky odebírají navrtáním sedimentu v nejhlubší části vodní nádrže (Birks a kol., 2016).

Vytyčení ploch pro následné mapování vegetace je obtížnější. Sugita (1994) se na několika modelových druzích stromů snažil ukázat, jak by bylo vhodné RPSA volit. Použil při tom modifikovaný Prenticův model. Prentice (1985) z několika možných transportů pylu protežoval mechanismus transportu větrem nad korunami stromů a vytvořil model, na základě kterého je možné odhadnout pylovou depozici uprostřed sedimentační nádrže. Sugita (1994) jej následně lehce přetransformoval tak, aby byl aplikovatelný na celou rozlohu vodní plochy (model měl pár nedostatků, byl použitelný hlavně pro mokřadní lokality a další místa, kde po depozici pylu již nenásledoval horizontální pohyb zrn) a na jeho základě odhadl následující: relativní zdrojové oblasti pylu v nezalesněných oblastech by měly být větší, než ty, jež se nacházejí pod korunami stromů. RPSA světlin o poloměru 2 m by měly být ve vzdálenosti 50 – 100 m. Zdrojové oblasti menších jezer o poloměru 50 m by se měly nacházet v rozmezí 300 – 400 m od břehů, 600 – 800 m je vzdálenost RPSA vodních ploch střední až velké velikosti (poloměr asi 250 m). Tyto modelové odhady byly už ve spoustě výzkumů uvedeny do praxe – např. pro středně velká jezera se vzdálenosti RPSA docela shodují – praktické terénní výzkumy upřesnily škálu na

400 – 1500 m. Je velmi žádoucí zvolit RPSA vhodně podle typu krajiny, neboť relevantní oblasti mohou být ovlivněny faktory, jakými jsou celková struktura a mozaikovitost vegetace, otevřenost krajiny apod. Odhady RPSA by mohly být nižší v regionech, kde nepřevažuje vzdušný přenos pylu (Birks a kol., 2016).

Kvalitní palynologická a floristická data jsou klíčem k úspěšnému provádění veškerých výzkumů (Birks a kol., 2016). Pokud máme k dispozici hodnotné záznamy z podobných sedimentačních prostředí, zařazené do nejnižší možné taxonomické úrovně, můžeme přistoupit k dalšímu bodu při zkoumání vztahu mezi pylovou diverzitou a diverzitou rostlin, kterým je převod vegetačních taxonů na tzv. pylové ekvivalenty.

7.2 Převod na pylové ekvivalenty

Vzhledem k tomu, že není v našich schopnostech rozpoznat morfologické typy pylových zrn konkrétních rostlin, je nezbytné připojit k moderním druhům zrna či spory, které rozlišitelné jsou – tzv. pylové ekvivalenty (Goring a kol., 2013). Poměr druhů rostlin a pylových ekvivalentů se obvykle pohybuje mezi hodnotami 1,5 a 2,4. Pyl některých tříd se totiž zachovává zřídka nebo vůbec (Violaceae), jiné skupiny (např. Poaceae) se zase skládají z velkého množství druhů, jejichž pyl v podstatě nelze přesně identifikovat (Birks a kol., 2016). Některé rostliny produkují víc než jeden typ pylových zrn či spor, v takových případech jsou spory seskupeny do většího celku (např. do typu *Dryopteris* patří jak *Dryopteris filix-mas* a *Dryopteris carthusiana*, tak i *Athyrium distentifolium* apod.) a přiřazeny ke korespondujícím rostlinným druhům. Nevýhodou seskupování pylu i rostlinných druhů je určitá ztráta informací a další snižování taxonomické přesnosti. Bohatost se při transformaci rostlinných druhů na pylové ekvivalenty může snížit velmi dramaticky, např. ve studii Meltsov a kol. (2011) na jihu Estonska došlo až k 60% redukci. Nutno podotknout, že i přes tak drastické snížení byla studie úspěšná a pozitivní vztah mezi floristickou a palynologickou bohatostí se podařilo prokázat.

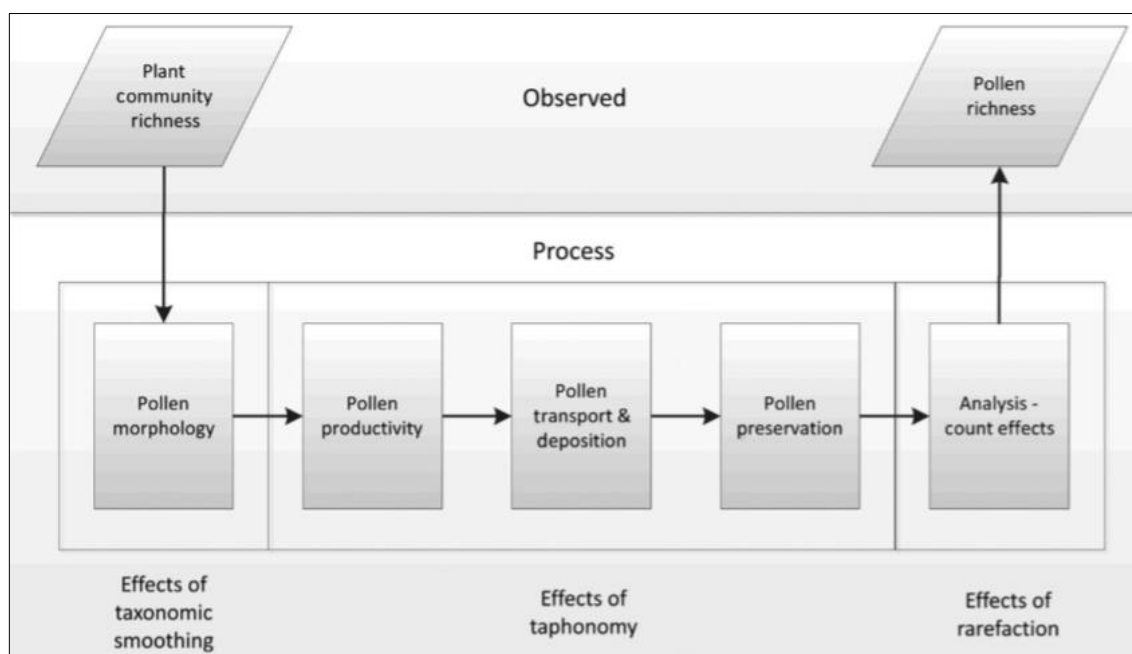
V Goringově studii (2013) se poměr druhů a pylových ekvivalentů vyšplhal na hodnotu 25,8, z čehož vyplývá, že během transformace na odpovídající typy pylu a spor nejspíš došlo k velkému snížení taxonomické přesnosti. Bylo také zjištěno, že několika stovkám rostlinných druhů chybí odpovídající pylový ekvivalent, studovaná oblast by si tedy nejspíše zasloužila řádné prostudování a určení pylových taxonů.

Jakmile vzorky zkoumá víc lidí, kteří používají různé určovací tabulky (seznamy veškerých rostlin dané oblasti s jejich pylovými ekvivalenty), často dochází k taxonomickým nepřesnostem (Birks a kol., 2016). Bylo by tedy zapotřebí sjednotit

veškeré materiály a klíče, které k určování pylových ekvivalentů slouží. Příkladem pěkných tabulek cévnatých rostlin a jejich ekvivalentů je dílo, které pro oblast Norska vytvořili Felde a kol. (2012).

7.3 Odebírání pylových vzorků

Pył se nejlépe zachovává především na místech s anaerobním nebo salinním prostředím. Pylová zrna a spory musí po svém přenosu na místo uložení odolat působení mikrobů a bezobratlých živočichů. V případě, že se zdaří, je pył zachován a okolní vegetace jej přeroste. Na rašeliništích zrna dále čelí střídavě zaplavování vodou, což zapříčiní jejich horizontální rozvrstvení a provzdušňování, které se jich výrazně nedotkne, ale způsobí dekompozici organického materiálu (Moore a kol., 1991).



Obr. č. 2: Transformace pylu v sedimentech. Každý rostlinný druh produkuje jiný morfologický typ pylových zrn, navíc v různém množství. Pył je transportován z rostliny do sedimentu, kde se ukládá a zakonzervuje. Na základě spočítaných pylových zrn různých druhů je pak sestaven celkový vzorek (Goring a kol., 2013).

Zatímco do rašelinišť je pył přenášen hlavně z lokálních zdrojů či srážkovou nebo podzemní vodou a je tedy převážně autochtonní, jezera zachycují z velké části alochtonní materiál, tedy pył a spory rostlin, které rostou za hranicemi vodní plochy (malá jezírka, jejichž průměr nepřesahuje 100 m, tvoří výjimku). Do jezer se zrna dostávají převážně vodou z přítoku. Způsob, jakým se bude pył v jezeře ukládat je ovlivněn mnoha faktory – geologií, velikostí přítoku, tvarem dna apod. I na tyto faktory je nutné brát při vzorkování ohled (Moore a kol., 1991).

Samotné odebírání pylových vzorků se tedy provádí většinou na zamokřených lokalitách s anaerobním prostředím. Pyl se získává buď z jezerních sedimentů, které jsou horizontálně laminované díky rovnoměrné sedimentaci usazenin, a které tudíž obsahují výborný palynologický záznam, nebo z mechových polštářů na rašeliništích. Příhodným mechem je např. rašeliník, který relativně rovnoměrně přirůstá a pod nímž se ukládají starší odumřelé vrstvy. Pyl se dá v neposlední řadě odebírat např. i z povrchové vrstvy půdy, tento způsob však není nejlepším řešením – v půdách se často zachovávají hlavně odolnější typy pylových zrn a záznam tak může být zkreslený.

Vzorky musíme odebírat velmi pečlivě, aby nedošlo ke kontaminaci – záleží mimo jiné i na počasí, pokud sbíráme vzorky za deště či silného větru, může být sběr jednak neefektivní a může také dojít k narušení vzorku např. samotnými dešťovými kapkami, jež mají specifické pH apod. (Moore a kol., 1991).

Na odebrání sedimentu se používají různé typy vrtáků. Co se týče mechových polštářů, nejvhodnější je využít vykrajovátko a ostrý nůž (Moore a kol., 1991). Otázkou je, zda při vzorkování mechů používat celou rostlinku – tedy zelenou část včetně již starých odumřelých hnědých částí vespod. Domnívám se, že při studii moderní diverzity je naprosto dostačující použít pouze zelené části, které vypovídají o druhové skladbě na daném území za posledních několik let. Odumřelé části použijeme v případě, že chceme znát záznam starší.

Další alternativou je aplikace pylových pastí, ty se však většinou využívají hlavně pro zjišťování obsahu pylového spadu v rámci let. Na základě výsledků je pak možné odhadnout vývoj vegetace v blízké minulosti.

Odebrané vzorky se pečlivě uloží do plastových krabiček či sáčků, musí se dbát na uchování jejich stálé vlhkosti a skladují se při nízkých teplotách v lednici (Moore a kol., 1991).

7.4 Zpracování pylových vzorků

Abychom mohli pylová zrna pod mikroskopem náležitě prozkoumat a spočítat, je nutné je nejprve z odebraných vzorků vyseparovat. Toho je možné dosáhnout pomocí některých chemických procesů. I v laboratoři se při další manipulaci se vzorky musíme vyvarovat jejich možné kontaminace, např. jiným pylem, který by se mohl ocitnout v ovzduší.

Prvním krokem je rozpuštění humusových zbytků za použití hydroxidu draselného – KOH. Pokud vzorky obsahují uhličitany, je nezbytné je odstranit za pomoci kyseliny

chlorovodíkové – HCl. Přítomné silikáty je zas nutné rozpustit v horké kyselině fluorovodíkové – HF.

Nakonec je nezbytné odstranit celulózu. Toho můžeme docílit pomocí acetylační směsi, která se skládá z anhydridu kyseliny octové a kyseliny sírové. Vzhledem k tomu, že se acetylační směs chová jako žíravina a bouřlivě reaguje s vodou, měli bychom být při manipulaci s ní velmi opatrní a určitě bychom ji neměli používat na materiál, který není suchý.

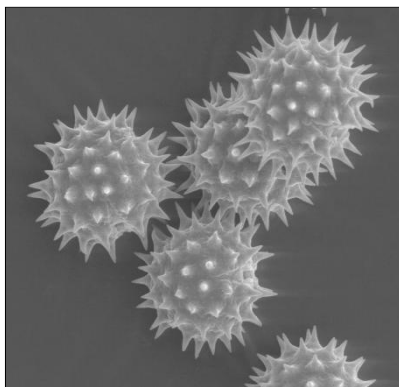
Aby byla zrna pod mikroskopem lépe viditelná, je možné je dodatečně obarvit pomocí barviv – k tomuto účelu se používá buď safranin, nebo fuchsin.

K uchování pylových zrn a k jejich upevnění na podložní sklíčko je nejlepší použít glycerin. Kromě toho, že má velmi dobré fyzikální i optické vlastnosti, je stálý za pokojových teplot. Jedinou nevýhodou je poutání vzdušné vlhkosti, což může způsobit zvětšení objemu zrn a problém s jejich určováním, zejména řídíme-li se právě velikostí. Použít lze i silikonový olej, který se vyznačuje nízkou viskozitou a na rozdíl od glycerinu nezpůsobuje bobtnání pylových zrn (Moore a kol., 1991).

7.5 Identifikace pylových zrn

Základem správné identifikace pylových zrn je kvalitní mikroskop, ukázalo se však, že pro určování pylových typů není nezbytně nutné vlastnit příliš drahé přístroje, zejména pokud jsou správně seřízené a používány.

Pro určování pylových zrn již existuje spousta pomocných klíčů. Zrna se rozpoznávají jak podle velikosti, tak podle tvaru a povrchu vnější vrstvy, tzv. exiny, která má ochrannou funkci. Je dobré všimnout si např. apertur – zeslabených míst v exině, která slouží k snazšímu proniknutí pylové láčky přes vnější obal při dopadu pylu na bliznu (Moore a kol., 1991).

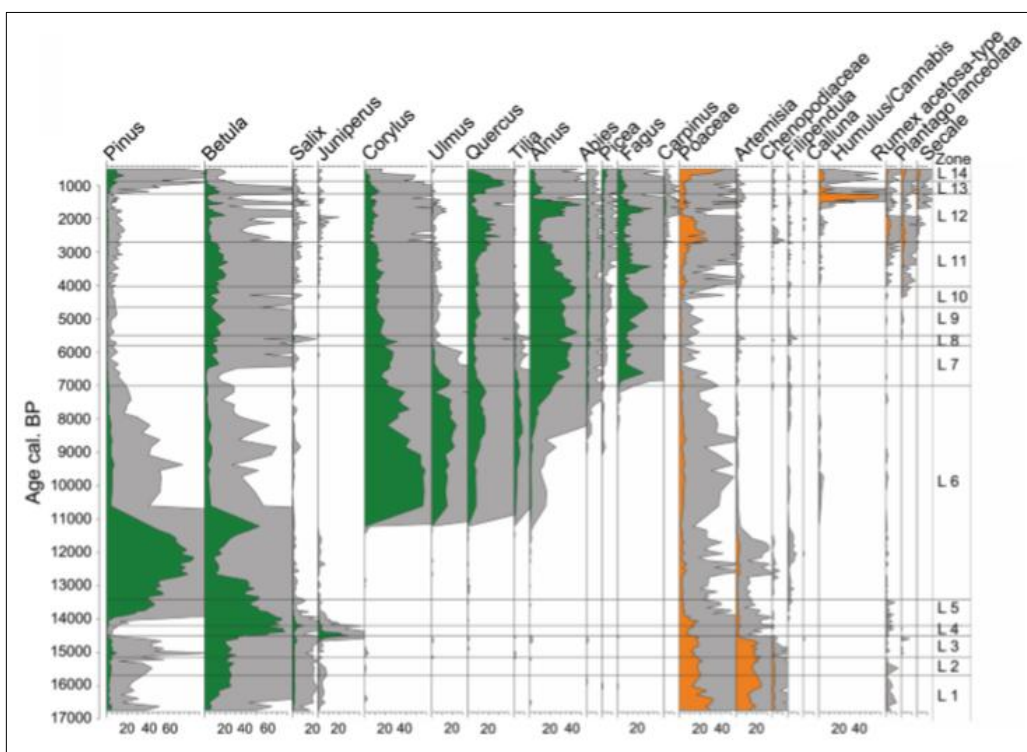


Obr. č. 3: Pylové zrna slunečnice roční (*Helianthus annuus*)

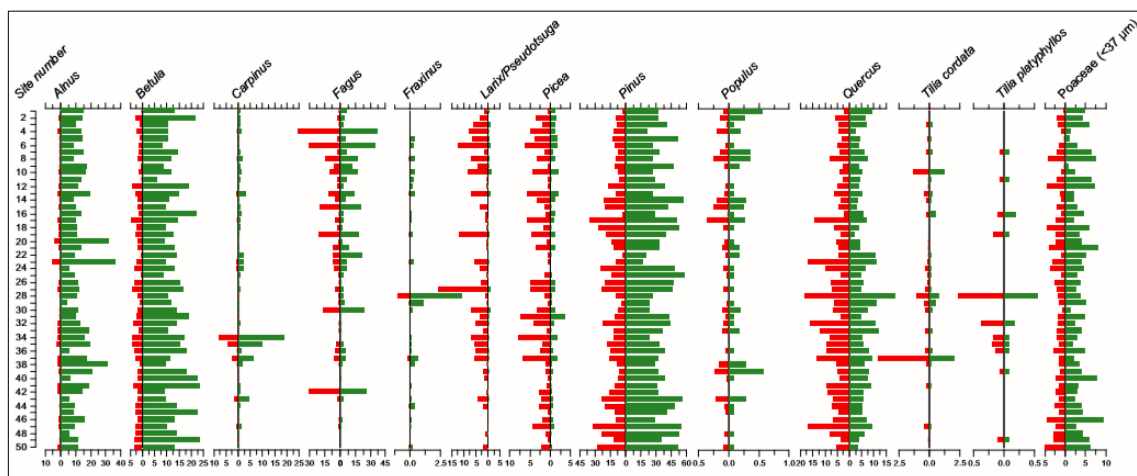
(převzato z <http://www.uib.no/en/rg/EECRG/55321/vascular-plants-and-their-pollen-or-spore-type-norway#>)

Pylová zrna jednotlivých druhů se tedy pomocí mikroskopu určí a spočítají, pak už jen zbývá vyhodnotit výsledky, např. pomocí pylových diagramů.

Pylové diagramy znázorňují změny pylové sedimentace a tedy vývoj vegetace v průběhu času. Na ose *x* jsou vyobrazené druhy a míra jejich zastoupení v jednotlivých vrstvách. Na ose *y* je znázorněno období, kdy došlo k usazování. Existují i diagramy, které porovnávají zastoupení rostlinných druhů na jednotlivých lokalitách, pak jsou na ose *y* znázorněná právě konkrétní místa sběru. Aby byl diagram přehlednější, jsou na něm většinou vyobrazeny jen vybrané druhy (Moore a kol., 1991).



Obr. č. 4: Příklad pylového diagramu (Giesecke, Ammann & Brande, 2014)



Obr. č. 5: Pylový diagram sloupcového stylu (Matthias, Semmler & Giesecke, 2015)

8. Diskuze a závěr

Ačkoliv je studium vztahu pylové diverzity a rozmanitosti vegetace nelehká disciplína, došlo za posledních několik desítek let v rámci zkoumání ke značnému posunu.

Při měření diverzity je podstatné vybrat její úroveň a podle toho vhodně zvolit index. Diverzita je charakterizována nejen počtem druhů a početností jedinců, nýbrž také vyrovnaností, pro jejíž výpočet bylo vynalezeno mnoho indexů. Ačkoliv nelze stoprocentně označit jeden index za nejlepší a je zřejmé, že každý má svá pro a proti, jako velmi vhodná se mi jeví Hillova čísla, která jsou variabilní a poskytují hodně informací. Za úvahu stojí také rarefakce na nízký počet zrn, která se velmi osvědčila v relativně nové studii Matthias, Semmlera a Gieseckeho (2015).

Studium pylové diverzity je ovlivněno množstvím odchylek, které sice práci znepříjemňují, nicméně o nich máme povědomí a bereme je v úvahu. Lze předpokládat, že ačkoliv taxonomická přesnost není u pylu dokonalá, bude se ještě v průběhu času vylepšovat a zpřesňovat, tak jako tomu bylo doposud. V druhově bohatých společenstvech není ani výrazně podstatná. Pro redukci odchylky v pylové produkci a depozici je nejlepší využít některý z vytvořených modelů, dobrým řešením by mohl být např. Sugitův model POLLSCAPE (2013). Na základě modelů již vzniklo i poměrně velké množství odhadů pylových produktivit (PPE) pro některé regiony, zde jsou však ještě určité rezervy. Velikost vzorku se dá poměrně dobře upravit pomocí rarefakce. Při zamýšlení se nad diverzitou a pylovým přenosem je nutné zohlednit také celkový vzhled krajiny, zda se nacházíme na otevřeném prostranství či v lese, a tudíž jakou šanci měl pyl na rozptýlení, z jakých biotopů se krajina skládá apod. Pokud odebíráme vzorky v blízkosti lidských sídel a zahrad, je nutné brát v úvahu, že v pylovém záznamu nejspíš nalezneme i exotické druhy rostlin.

Vzhledem k množství provedených výzkumů lze téměř s jistotou říci, že mezi pylovou diverzitou a diverzitou rostlin existuje pozitivní korelace. Výzkum Goringa a kol. (2013) sice pozitivní vztah nepotvrdil, je však pravděpodobné, že se tak stalo díky nepřilíš vhodnému postupu s využitím starších datasetů a následným úpravám v získaných pylových datech. Zhodnocení vzhledu krajiny, vymezení vhodných relevantních zdrojových oblastí pylu a sběr dat přímo v terénu je určitě jistějším řešením, ač časově náročnějším.

Dá se říci, že výběr vhodných lokalit, metodiky sběru dat a jejich vyhodnocování jsou nejtěžšími fázemi, neboť odebrání vzorků a jejich následné zpracování v laboratoři je již dost propracované a má svá pravidla, která je jen nutno dodržet.

Zkoumání diverzity rostlin v minulosti nám může ukázat, jaké druhy rostlin na sobě závisí a kterak může vymizení nebo naopak rozmach jednoho druhu ovlivnit druhy ostatní. Na základě pylové analýzy se dozvíme, jak se v průběhu času měnil ráz krajiny, jaký dopad to mělo na klima a jak tedy současnou diverzitu vhodně chránit, může nám však zároveň odkrýt i nové poznatky o člověku jakožto součásti životního prostředí.

Tuto práci a veškeré poznatky bych ráda využila jako podklad pro navazující práci diplomovou, ve které bych se chtěla vztahu diverzity pylu a rozmanitosti rostlin věnovat ještě podrobněji.

9. Použité zdroje a literatura

- BILLETTER, Regula, et al. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45.1: 141-150.
- BIRKS, H. J. B.; LINE, J. M. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data. *The Holocene*, 1992, 2.1: 1-10.
- BIRKS, H. John B., et al. Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2016, 228: 1-25.
- BROSTRÖM, Anna, et al. Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Vegetation history and archaeobotany*, 2008, 17.5: 461-478.
- FELDE, Vivian A., et al. Vascular plants and their pollen-or spore-type in Norway. *WWW document*] URL [http://www. uib. no/en/rg/EECRG/55321/vascular-plants-and-their-pollen-or-spore-type-norway](http://www.uib.no/en/rg/EECRG/55321/vascular-plants-and-their-pollen-or-spore-type-norway) [accessed 18 August 2015], 2012.
- FELDE, Vivian A., et al. Modern pollen–plant richness and diversity relationships exist along a vegetational gradient in southern Norway. *The Holocene*, 2015, 0959683615596843.
- GIESECKE, Thomas; AMMANN, Brigitta; BRANDE, Arthur. Palynological richness and evenness: insights from the taxa accumulation curve. *Vegetation history and archaeobotany*, 2014, 23.3: 217-228.
- GORING, Simon, et al. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology*, 2013, 101.5: 1137-1145.
- HEIP, Carlo HR; HERMAN, Peter MJ; SOETAERT, Karlin. Indices of diversity and evenness. *Océanis (Paris)*, 1998, 4.
- HILL, Mark O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 1973, 54.2: 427-432.
- HURLBERT, Stuart H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 1971, 52.4: 577-586.
- JANTZ, Nele; HOMEIER, Jürgen; BEHLING, Hermann. Representativeness of tree diversity in the modern pollen rain of Andean montane forests. *Journal of vegetation science*, 2014, 25.2: 481-490.
- KOVÁŘ, Pavel. *Geobotanika: úvod do ekologické botaniky*. Karolinum, 2002.

- LLORENTEB, Jorge, et al. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, 1993, 7.3: 480-488.
- MACARTHUR, R.; WILSON, E. The theory of biogeography. *Princeton University Press, New Jersey*, 1967, 19-67.
- MATTHIAS, Isabelle; SEMMLER, Malte Sebastian Swen; GIESECKE, Thomas. Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology*, 2015, 103.4: 880-890.
- MELTSOV, Vivika, et al. Palynological richness and pollen sample evenness in relation to local floristic diversity in southern Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2011, 166.3: 344-351.
- MELTSOV, Vivika, et al. The role of landscape structure in determining palynological and floristic richness. *Vegetation history and archaeobotany*, 2013, 22.1: 39-49.
- MOORE, Peter D., et al. *Pollen analysis*. Blackwell scientific publications, 1991.
- ODGAARD, Bent Vad. Fossil pollen as a record of past biodiversity. *Journal of Biogeography*, 1999, 26.1: 7-17.
- ODGAARD, Bent Vad. Reconstructing past biodiversity development. In: *Encyclopedia of Quaternary science*. North-Holland, 2013.
- ODUM, Eugene P. *Fundamentals of ecology*. 1959.
- PEROS, Matthew Charles; GAJEWSKI, Konrad. Testing the reliability of pollen-based diversity estimates. *Journal of Paleolimnology*, 2008, 40.1: 357-368.
- PRENTICE, I. Colin. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 1985, 23.1: 76-86.
- SANDERS, Howard L. Marine benthic diversity: a comparative study. *American naturalist*, 1968, 243-282.
- SMITH, Benjamin; WILSON, J. Bastow. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 1996, 70-82.
- SUGITA, Shinya. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 1994, 881-897.
- SUGITA, Shinya. POLLSCAPE Model: simulation approach for pollen representation of vegetation and land cover. *Encyclopedia of Quaternary Science*, 2013, 3: 871.
- WHITTAKER, Robert Harding. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 1960, 30.3: 279-338.

- WHITTAKER, Robert H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 213-251.