

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE

**ŠÍŘENÍ OLŠE ŠEDÉ A LEPKAVÉ PO POSLEDNÍ DOBĚ
LEDOVÉ V EVROPĚ**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

VEDOUCÍ PRÁCE: Ing. JAN DOUDA, Ph.D.

BAKALANT: PAVLA KAŇKOVÁ

2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph.D, a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 27.4. 2011

.....

Poděkování

Chtěla bych velmi poděkovat Ing. Janu Doudovi, Ph.D za trpělivost, cenné rady, a informace poskytnuté při zpracování této bakalářské práce.

V Praze dne 27.4. 2011

.....

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 6 |
| 1.1. Cíle práce | 7 |
| 2. Materiál a metody | 8 |
| 3. Popis zkoumaných druhů | 9 |
| 4. Migrace | 10 |
| 5. Pylové analýzy | 14 |
| 6. Genetické analýzy | 17 |
| 7. Výsledky | 20 |
| 8. Diskuse | 23 |
| 8.1. Refugia | 23 |
| 8.2. Migrační cesty | 25 |
| 9. Závěr | 27 |
| 10. Seznam použité literatury a zdrojů | 28 |

Abstrakt

Klima se během čtvrtohor periodicky měnilo, což vedlo ke vzniku dob ledových a meziledových. Na tyto změny většina druhů z Evropy a Severní Ameriky reagovala stěhováním do teplejších jižních refugií a po konci ledové doby opět na sever (Bennett et al. 1991, Taberlet 1998). Velký význam a dopad na současnou diverzitu společenstev a vnitrodruhovou genetickou variabilitu měla kolonizace po poslední době ledové (tj. 10 000 BP) (Taberlet 1998). Možnost zkoumání postglaciální historie nabízí pylové analýzy, analýzy makrozbytků a také phylogeografické studie. Předmětem této studie jsou olše lepkavá, *Alnus glutinosa*, a olše šedá, *Alnus incana*, které jsou větrem opylované dřeviny z čeledi *Betulaceae*. Tyto druhy se během posledního ledového maxima vyskytovaly severněji, než se původně předpokládalo. A novým poznatkem je záznam přítomnosti olše na Britských ostrovech starší než 19 tisíc let. Tato studie navrhuje, že *Alnus incana* se šířila jižním a západním směrem převážně z refugia v Rusku a *Alnus glutinosa* migrovala severní a východní cestou hlavně z refugií v Karpatech a Alpách.

Klíčová slova: Alnus, pylová analýza, makrozbytky, migrace, fylogeografie

The climate changed periodically during the Quaternary, resulting in glacial and interglacial periods. These changes are responded the most species in Europe and North America by moving to warmer southern refugia and the end of the ice age back to the north (Bennett et al. 1991, Taberlet 1998) and most of colonization after the last ice age (eg 10 000 BP) have a significant impact on the current diversity of communities and intraspecific genetic variation (Taberlet 1998). Possibility of studying postglacial history of offering pollen analysis, and analysis of macroremains phylogeographic study. The purpose of this study are Common Alder, *Alnus glutinosa*, Grey Alder, *Alnus incana*, which are wind-pollinated species in the family *Betulaceae*. These types during the last glacial maximum occurred further north than previously anticipated. A new element is a record of the presence of alder in the British Isles more than 19,000 years old. This study suggests that *Alnus incana* spread southward and westward mostly from refugees in Russia and *Alnus glutinosa* migrated northward and eastward though mostly from refugees in the Carpathians and the Alps.

Key words: Alnus, pollen analyse, macrofossil analyse, migration, phylogeography

1. Úvod

Studium postglaciální historie jednotlivých druhů nebo společenstev je důležité k objasnění obecných trendů migrace a k určení glaciálních refugií organismů během poslední doby ledové, ale může také přiblížit možný vývoj v budoucnosti, protože klima se stále mění (Clark et al. 1998).

Ve čtvrtohorách dochází k periodickým změnám klimatu, které jsou podporovány také změnami v zemské oběžné dráze (Milankovičovými cykly), a které vyúsťují v tzv. glaciály (doby ledové) a interglaciály (doby meziledové) (Bennett et al. 1991). Během dob ledových se organismy stěhovaly do klimaticky příznivějších jižnějších refugií a poté, když nastalo oteplení, migrace začala probíhat opačným směrem a druhy obsazovaly i severnější stanoviště (Bennett et al. 1991, Taberlet 1998). Všeobecně uznávaným faktem je, že poslední glaciální cyklus a hlavně kolonizace po poslední době ledové (tj. 10 000 BP) měla výrazný dopad na současnou druhovou diverzitu společenstev a vnitrodruhovou genetickou variabilitu (Liepelt 2008, Taberlet 1998).

Postglaciální migrace se zjišťují pomocí několika základních metod. Jsou to pylové analýzy, analýzy makrozbytků a fylogeografické studie (Magri 2006). Pylové rozborby byly vždy využívány jako hlavní zdroj dat k rekonstrukci historie vegetačních společenstev a nepřímo i k rekonstrukci vývoje klimatu terestrických ekosystémů (Gordon 1973, Pokorný 2001, Eide et al. 2003). Makrofosilní zbytky představují velmi užitečný doplněk pylových analýz pro zhodnocení přítomnosti určitého druhu v dané lokalitě, záznamy makrozbytků se často objevují dřív než záznamy pylu a mohou také pomoci určit domnělá refugia (Magri et al. 2006). Genetická data mohou přispět k rozlišení efektivních refugií, těch, které přispěly k osidlování po poslední době ledové, a neefektivních refugií, které nebyly důležité pro postglaciální rekolonizaci (Liepelt 2008). Tato bakalářská práce se zabývá hlavně pylovými analýzami a analýzami makrozbytků, pomocí kterých se snaží rekonstruovat postglaciální migraci a glaciální refugia dvou druhů olší – olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*Alnus incana*) v Evropě. Měla by sloužit jako zdroj hypotéz, které budou následně testovány v genetické – fylogeografické studii.

1.1. Cíle práce:

1. Rekonstruovat postglaciální migraci olše šedé a olše lepkavé na základě publikovaných pylových analýz a analýz makrozbytků.
2. Pokusit se určit glaciální refugia těchto dřevin.
3. Diskutovat rozdíly mezi postglaciálními cestami obou dřevin.

2. Materiál a metody

Jako zdroj dat z pylových analýz byla použita Evropská pylová databáze (EPD), online přístupná na internetové adrese: <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/ftp-pollen.html>, a publikované články. Procentuální zastoupení pylu olše bylo počítáno pokud to bylo nutné pro každý vzorek tím, že se vydělí pyl *Alnus* celkovým součtem pylu ve vzorku. Dále pak byly lokality podle průměru procent olše za 1000 let zařazeny do tří skupin: presence (do 2%), 2 – 10% a více než 10%. V EPD byla zadána kritéria zeměpisného rozsahu: 70N, 7S, 8W, 47E. Celkový počet záznamů z Evropské pylové databáze byl 193, ale ne na všech lokalitách se olše vyskytovala.

Články byly vyhledávány pomocí vyhledávače Google Scholar a na odborných stránkách jako je databáze abstraktů Web of Knowledge online: <http://apps.isiknowledge.com> nebo plnočlánkové databáze: Science Direct online: <http://www.sciencedirect.com>, Springer <http://www.springerlink.com/content/100464/> nebo Wiley interscience online: <http://onlinelibrary.wiley.com/>. Jako klíčová slova pro vyhledávání článků byla většinou zadávána: *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, pollen, glacial colonization, phylogeography, quarternary clima, marofossil, c14 dating, quarternary migration, pollen analyse, quarternary ice age, glacial refugia, spreading.

Data čerpaná z článků a Evropské pylové databáze byla následovně zpracována v prostředí programu ArcGis 9.x. A byla rozdělena barevně a tvarově podle věku výskytu a druhu dat. Samostatné skupiny dat tvořily pylová data, která zahrnovala celý rod *Alnus*, ta byla označena *Alnus* sp. tato data tedy mohou obsahovat i *Alnus viridis*, ale tu lze v pylových záznamech rozeznat na rozdíl od *A. incana* a *A. glutinosa*. Další skupina byla vytvořena z pylových dat zahrnujících *Alnus glutinosa* a *Alnus incana*. Data z analýz makrozbytků byla rozdělena na tři skupiny: 1) *Alnus incana* 2) *Alnus glutinosa* 3) *Alnus* sp.. Zvlášť jsou zobrazeny lokality s pylovými profily z daného období, na kterých nebyla *Alnus* přítomna. Jako podkladová mapa byla použita vrstva WMS (web map service) servers z adresy: <http://www2.demis.nl/WMS/wms.asp?WMS=WorldMap&WMTVER=1.0.0&request=capabilities&>. Za souřadný systém byl vybrán WGS_1984.

Výstupem jsou layouty, které zobrazují vývoj hodnot pylu v jednotlivých obdobích těsně před a po skončení poslední doby ledové v Evropě. Tyto mapy byly děleny následovně: 1) starší než 12 000 2) mezi 12 000 a 10 000 3) mezi 9 000 a 10 000 ...

7) mladší než 6 000. Výsledky byly následně zhodnoceny z hlediska postglaciálního šíření *Alnus glutinosa* a *A. incana*.

3. Popis zkoumaných druhů

Olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) i olše šedá (*Alnus incana*) jsou větrem opylované stromy patřící do čeledi *Betulaceae*. Jsou častou součástí břehových porostů a porostů na půdách s dostatkem vody (King & Ferris 1998, Cotrell et al. 2004). *Alnus glutinosa* dorůstá v dobrých podmínkách do výšky 35 m, a *A. incana* dosahuje výšky jen 15-20 m (Banaev & Bažant 2007). Oba stromy kvetou v březnu před rašením listů, doba kvetení se liší asi o dva týdny, kdy olše šedá kvete dříve. Plody jsou v obou případech nerozpadavé šišky. Věk, ve kterém začínají tyto druhy plodit se pohybuje okolo 15- 20 let. Plodí skoro každoročně (Slávik 2004). Šíření semen *A. glutinosa* je neúčinnější po vodě, ale probíhá také pomocí větru (až 30 m od matečného stromu), zatímco lehká semena *A. incana* jsou lépe přizpůsobená k rozptýlení větrem a hydrochorií (šíření pomocí vody) (Chambers & Elliott 1989).

Areál rozšíření u těchto druhů se liší. *Alnus glutinosa* má současný areál rozšíření, který na jihu zasahuje i do severní Afriky, je rozšířena od Britských ostrovů až po Ural (King & Ferris 1998). V České Republice je zastoupena roztroušeně od nížin, přes pahorkatiny do nižších horských oblastí. Typická stanoviště jsou břehy pomalu tekoucích řek, bažinné louky a lesní močály (Gömöry & Paule 2002). Z hlediska vertikálního rozšíření se vyskytuje níže než Olše šedá. Areál *Alnus incana* se dělí na dvě části: nížinnou oblast severskou a horskou oblast středoevropskou. Na severu roste ve Skandinávii a na poloostrově Kola. Na východě zasahuje až na západní Sibiř. Zastoupení je na celém území České republiky mezernaté a nepravidelné. Vyskytuje se ve všech horských a podhorských oblastech podél toků sestupuje i níže (Slávik 2004). *Alnus glutinosa* i *incana* mají poměrně vysoké nároky na světlo. *A. glutinosa* má maximální nároky na půdní vláhu, k tomuto faktoru je *A. incana* tolerantnější a snese i sušší půdy, které ovšem musí být provzdušněné. Olše lepkavá nesnáší dlouhodobější záplavy, které nejsou pro *A. incana* problém, a je velice tolerantní vůči podnebí a půdě. I když olše šedá roste podél vodních toků, dokáže růst i na sušších, slunečných stanovištích a na kvalitu půdy není náročná. *Alnus incana* je dřevinou kontinentálního klimatu. A stejně jako *A. glutinosa* je odolná vůči

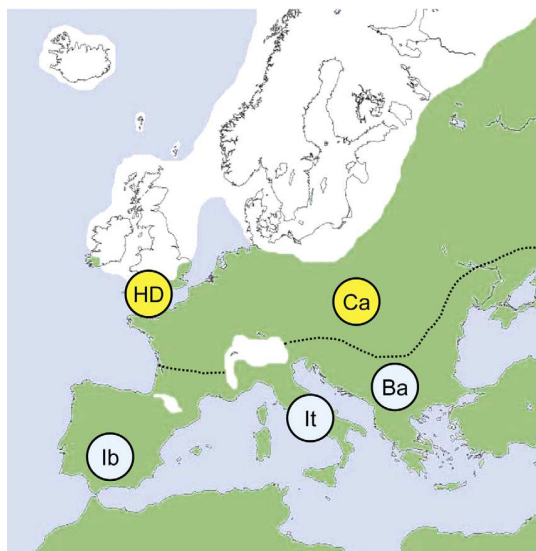
znečištěnému ovzduší. Olše šedá se dožívá se přibližně 100 let, což je přibližně o sto let méně než olše lepkavá (Slávik 2004). Oba tyto stromy spolu mohou tvořit hybridy, kteří se vyskytují i na území České Republiky (Banaev & Bažant 2007).

4. Migrace

Migrace jsou obvykle považovány za způsob odezvy organismů na dlouhodobé změny klimatických podmínek, které ovlivnily velké oblasti (Clark et al. 1998, Hewitt 2000, Seppä & Bennett 2003)

Stěhování druhů, které začalo asi před 10 000 lety jako odezva na konec poslední doby ledové, vycházelo z glaciálních refugií, která byla pro organismy útočišti v nepříznivých podmínkách (Huntley & Birks 1983, Hewitt 1996, Mclachlan et al. 2005, Pearson 2006, Provan & Bennett 2008). K tomu Magri et al. (2006) dodává, že populace, které se začaly šířit brzy a větší rychlostí měly mnohem větší význam v osídlování krajiny, než populace, které se šířily později a pomaleji.

Refugia temperátních druhů se podle moderních studií nacházela nejen v jižní Evropě, ale pravděpodobně i v severnějších částech střední a východní Evropy (Willis et al. 2000, Stewart & Lister 2001, Svenning et al. 2008). Hlavní evropská jižní refugia pro mnoho druhů rostlin i živočichů byla umístěna na Balkánském, Apeninském a Pyrenejském poloostrově (Huntley & Birks 1983, Taberlet et al. 1998, Cottrell et al. 2006, Provan & Bennett 2008, Willis & Whittaker 2000). Provan & Bennett (2008) tvrdí, že existence více severních refugií by mohla mít za následek nadhodnocení migračních vzdáleností druhů, které by zde přežívaly dobu ledovou. Pro postglaciální migrační cesty nížinných druhů byly často, ale ne vždy, překážkou horské celky (Schönswetter et al. 2005, Taberlet et al. 1998). Například populacím topolu černého (*Populus nigra*) v Itálii bránily v přímém šíření Alpy a ve Španělsku Pyreneje (Cottrell et al. 2006).



Obr. 1.: Kryptická a jižních refugia v Evropě. Žlutě jsou zobrazena kryptická refugia. (Zdroj: Provan & Bennett 2008)

Taberlet et al. (1998) upozorňuje na čtyři švové nebo-li hybridní zóny, kde se populace z různých refugií pravděpodobně setkali viz. Obr. 2.



Obr. 2.: Hybridní zóny a zobrazené migrační trasy některých evropských druhů. (Zdroj: Taberlet et al. 1998)

Populace, které přežily v nejj jižnějších částech Evropy často jen velmi málo nebo vůbec přispívaly k osídlování severních částí kontinentu (Magri et al. 2006, Provan & Bennett 2008). Například populace buku (*Fagus sylvatica*), které přežily ve Španělsku, v Itálii a na Balkánském poloostrově se rozšiřovaly poměrně pozdě a nepostupovaly daleko na sever. Zatímco populace přežívající v jižní Francii,

východních Alpách a možná i na jižní Moravě osídlily centrální a severní Evropu (Magri et al. 2006).

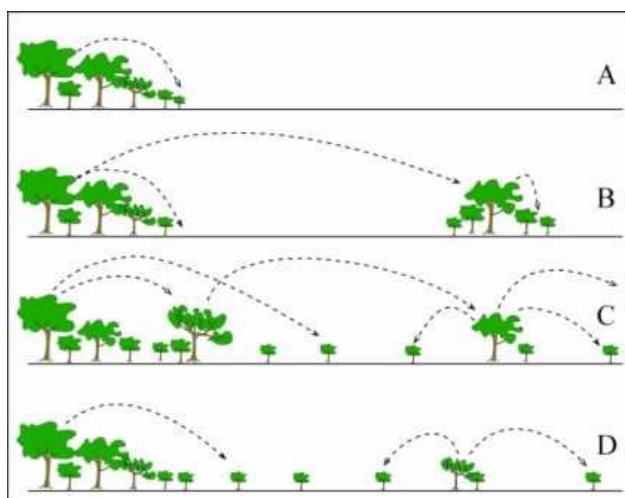
Rozdíl je také v migraci druhů boreálního klimatu nebo horských druhů, které migrovaly do oblastí nižších nadmořských výšek, které jim sloužily jako útočiště během dob ledových (Schönswetter et al. 2005). Zástupcem severských druhů může být například smrk ztepilý (*Picea abies*), který nebyl přítomný v jižních refugiích. Smrk přečkával dobu ledovou ve vhodných podmínkách na lokalitách v Dinárských Alpách, v Karpatech, a v dnešní oblasti Moskvy (Huntley & Birks 1983, Latałowa & van der Knaap 2006). A jeho migrace probíhala spíše západní cestou (Taberlet et al. 1998).

Expanze druhů byla nejsilnější na počátku holocénu a průměrná míra rekonstruované rychlosti postglaciální migrace stromů je 100-1000 m/rok (Seppä & Bennett 2003, McLachlan et al. 2005). Starší studie ovšem udávají rychlost šíření olše, která má dřevnaté plody poměrně dobře přizpůsobené pro rozptýlení vodou, až 2000 m/rok. Šíření semen olše větrem je udáváno jen rychlostí přibližně 30 m/rok (Chambers & Elliott 1989, Huntley & Birks 1983). Pro porovnání je zde uvedena ještě průměrná migrační rychlost dubu, *Quercus* (500m/ rok) (Huntley & Birks 1983), jako dalšího zástupce vlhkomilných dřevin. Vlastní šíření závisí velkou měrou na typu plodů a semen. Budoucí odhady míry stěhování druhů však nemohou být striktně odvozovány, kvůli adaptaci stromů na nové podmínky, z paleoekologických záznamů, které jsou důležité hlavně pro porozumění jak historické změny působily na migrace organismů (Clark et al. 1998).

Šíření druhů může usnadnit relativně vzácný přenos semen na dlouhou vzdálenost (Obr. 1b) (Clark et al. 1998, Pearson 2006, Cruzan & Templeton 2000). Podle Nathan et al. (2008) jsou dány dva způsoby definice tohoto přenosu a to buď 1) absolutní: přenos, který je delší než 1 km nebo 2) poměrná: jako vzdálenost do které se dostane cca. 1% všech daleko rozptýlených semen. Pomocníkem při tomto přenosu plodů může být např. voda, vítr, nebo zvířata. Například ořešník americký (*Nucifraga columbiana*) může rozšířit semena borovice až do vzdálenosti 22 km (Vanderwall & Balda 1977 in Clark et al. 1998) a sojka chocholatá (*Cyanocitta cristata*) přenáší žaludy a bukvice až do vzdálenosti 4 km od mateřského stromu. K šíření semen některých stromů také přispívají plodožraví savci jako jsou lišky nebo medvědi, kteří mohou semena transportovat až na 10 km (Willson 1993 in Clark et al. 1998), nebo velcí býložravci (Nathan 2006). Ptáci, kteří se živí semeny

olše, čečetka zimní (*Acanthis flammea*) a čížek lesní (*Carduelis spinus*), mohou být užiteční při místním přenosu, na dálkovém rozptylu se ale pravděpodobně větší měrou nepodílí. Jak uvádí Chambers & Elliott (1989) tuto roli u olší mohou převzít brodiví ptáci.

Přenos pomocí zvířat (zoochorie) je však omezen jen na určitou skupinu stromů, které mají poměrně velká a výživná semena, jako je například buk lesní (*Fagus sylvatica*) nebo evropské druhy rodu *Quercus*. Zatímco abiotické faktory, jako je vítr a voda, působí na všechny stromy a mohou usnadnit přenos na poměrně dlouhé vzdálenosti. Horn et al. (2001) uvádí, že když se, obzvláště ochmýřená, semena dostanou do buňky konvekce mohou být přenesena i několik kilometrů. K zvláštním případům přenosu semen stromů patří šíření *Betula sp.* i *Alnus sp.* pomocí větru na zmrzlé sněhové pokrývce v zimním období (Clark et al. 1998). Obecně je přenos na dlouhé vzdálenosti vždy častější v otevřené krajině, než například v uzavřeném lesním porostu, protože je zde mnohem méně překážek (Nathan et al. 2008). Dále je důležité si uvědomit, že i když mají semena často adaptaci na určitý způsob rozptýlení, jsou často rozptýlena rozmanitými vektory a dokonce jejich kombinacemi. Příkladem zde může posloužit pampeliška lékařská (*Taraxacum officinale*), která je klasickým případem rostliny se semeny přizpůsobenými pro přenos větrem. Je zajímavé, že ochmýřené semeno vydrží unášení vodou až 2,5 dne bez poškození a má vysoký potenciál pro dlouhodobé zadržení na srsti zvířat. Proto má tento druh oproti šíření větrem (průměrně se semeno dostane pouze 2,15 m od mateřské rostliny) mnohem větší potenciál v rozšíření epizoochorií (na těle zvířat) a v hydrochorií (pomocí vody) než anemochorií (větrem) (Nathan et al. 2008).



Obr. 3.: Možnosti šíření rostlinných populací. A) Spojité šíření: šíření probíhá od zadní plodné populace směrem dopředu. B) Přenos na dlouhou vzdálenost: zakládání nových

zdrojových populací postupem času se pravděpodobně obě populace spojí. C) Šíření populací při nízkých populačních hustotách: probíhá šíření na poměrně dlouhé vzdálenosti, což vede k nízkým populačním hustotám, které se postupem času zvětšují. D) Postupné spojování malých nebo vzdálených populací. (zdroj: Giesecke 2010)

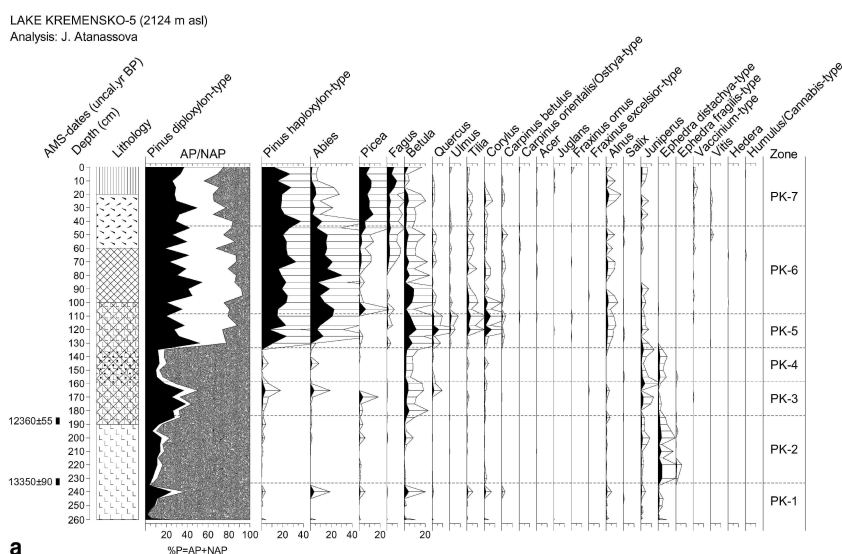
Za hlavní faktory ovlivňující migrace organismů jsou pokládány srážky a teplota (Hooghmeistra & Van der Hammen 2004), ale šíření druhů v Holocénu nebylo omezeno jen těmito faktory i když minimální teplotní a srážkové požadavky organismů musí být překonány. Šíření druhů ovlivňuje také jejich biologie, jako je schopnost rozšiřování, doba do první reprodukce, schopnost kolonizovat surové nebo vyspělé půdy, také konkurenceschopnost daného druhu a mnoho dalších ekologických faktorů (Eide et al. 2003). Pro olše, zejména olši lepkavou, *Alnus glutinosa*, jsou faktorem, který může výrazně ovlivnit šíření také povodně, které významně pomáhají při přenosu na dlouhé vzdálenosti. Grime (1979) in Chambers & Elliott (1989) uvádí, že důležitou roli hrají i disturbance, které lze považovat za přípravu pro expanzi olše. Dále pak mohou pozitivně přispět ke zlepšení podmínek pro tento vlhkomilný strom hráze postavené bobrem (*Castor fiber*) (Chambers & Elliott 1989). Davis & Shaw (2001) uvádí, že se s migrací prostorovou pravděpodobně spojily i genetické adaptace na měnící se klimatické podmínky. Každý druh reagoval na změny podmínek individuálně (Seppä & Bennett 2003, Clark et al. 1998, McLachlan et al. 2005).

5. Pylové analýzy

Pylová analýza je jedním z hlavních zdrojů dat používaných při sledování vývoje suchozemských ale i vodních ekosystémů, protože je schopná interpretovat vztah mezi pylem uloženým v usazenině a vegetací, která ho vyprodukovala (Birks & Birks 2000).

Vzorky pro pylovou analýzu jsou většinou odebírány z míst, jako jsou dna jezera nebo rašeliniště, kde se pylová zrna během času hromadila (Gordon 1973). Při zpracování jsou odečteny vrstvy vzorku a podle toho jak chceme mít podrobné údaje se určí vzorkovací interval, to znamená, že se vzorek (vývrt) rozdělí na dílky o určité tloušťce. Stáří vrstev je většinou určováno pomocí radiokarbonového datování, které je založeno na faktu, že všechny živé organismy obsahují uhlík ^{14}C , který přijímají během života po odumření organismu se přeruší příjem tohoto nestabilního izotopu a

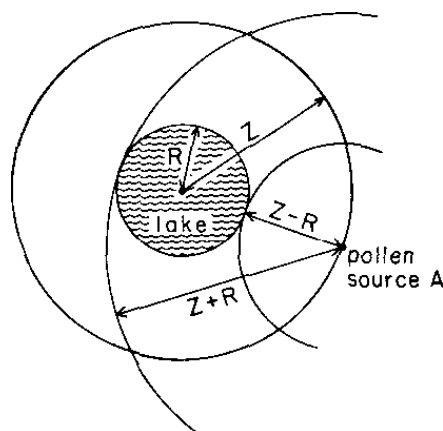
ten se začne rozpadat. Stáří daného vzorku se tak určí výpočtem z poměru nestabilního izotopu ^{14}C a stabilního uhlíku ^{12}C (Wood 1989). Tato metoda má však svá omezení, tím je například to, že vzorek nesmí být mladší než 200 let, kvůli příliš velkému obsahu nestabilního izotopu uhlíku (Barker 1958) a maximální stáří je přibližně 40 000 let, protože pak už je obsah ^{14}C většinou moc malý (Major 1993). Výsledky analýz jsou nejčastěji prezentovány pomocí tzv. pylových diagramů (pro příklad obr. č. 4). Kde je na ose Y vynesena hloubka v centimetrech, která odpovídá určitému stáří vzorku. Obecně platí, že čím hlouběji je sediment uložen tím je vzorek starší. V každém sloupci je pak samostatný vývoj procentického zastoupení určitého druhu v čase.



Obr. 4 Příklad pylového diagramu. Stromy a keře jsou představovány AP a byliny NAP. (Zdroj: Atanassova & Stefanova 2003)

Základním úkolem v pylové analýze je určit zdrojovou oblast pylu, aby byla rekonstrukce vegetace kvantitativně i kvalitativně co nejvíce přesná (Seppä & Bennett 2003, Bunting et al. 2003). Pyl, který se nachází v místě odběru vzorku, tj. většinou rašeliniště nebo vodní nádrže různých velikostí a tvarů, může pocházet z vegetace rostoucí přímo na této lokalitě, z regionu nebo jeho zdroj může být poměrně vzdálený - pyl se sem dostává dálkovým přenosem. Velikost zdrojové oblasti záleží na velikosti lokality, kde se pyl ukládal například malá jezera mají malé zdrojové oblasti. Objevuje se zde pojem významná zdrojová oblast, což je území okolo nádrže, nebo jiného místa odběru vzorku, ze kterého pochází nejvíce druhů pylu (Seppä & Bennett 2003). Sugita (1992) vyvinul model šíření pylu, ve

kterém se pokouší určit zdrojovou oblast pro různě velké plochy kde se pyl ukládal (obr. 5).



Obr.5.: Názorný diagram jezera a zdroje pylu. R je poloměr jezera; Z je vzdálenost mezi středem jezera a zdrojem pylu a také je okruh kruhového pylového zdroje. Předpokládá se, že pyl, který se ukládá v oblasti mezi $Z-R$ a $Z+R$ ovlivňuje pyl v jezeře. Zdroj: Sugita (1992)

Podle modelu Siguta (1994) je průměrná významná zdrojová oblast pro vzorky pylu 50-100 m od okraje lokalit s poloměrem 2 m, 300-400 m pro místa s poloměrem 50 m (malá jezera) a 600-800 m pro místa s poloměrem 250 m (větší jezera) je ale nutné poznamenat, že vždy závisí na druzích dřevin a bylin v okolí. Velikost zdrojové oblasti pylového spadu je také poměrně proměnlivá v závislosti na stanovišti, např. v lesích mírného pásma je celkem konstantní, ale v situacích beze stromů např. arktických, kde je produkce pylu velmi nízká, je silný vliv pylu z poměrně velkých vzdáleností, což může způsobit chybu v rekonstrukci historie vegetace v daném místě (Siguta 1994).

Pylový spad zahrnuje různé množství pylu od druhů, které produkují hodně pylu, který se šíří vzduchem. Ale také od druhů, většinou hmyzosprašných, které produkují malé množství rozptýlené jen místně (Birks & Birks 2000, Eide et al. 2003). K takovýmto druhům se řadí například rod *Tilia* nebo *Sophora japonica*. Nejvyšší produkci a účinnost šíření pylu mají pionýrské druhy (Pokorný 2001), například rod *Betula*, *Corylus*, *Pinus sylvestris*, *Acer* a také *Alnus*.

U olší může být ošidné určování pylového spadu v nádržích, kvůli možnému naplavení z velké vzdálenosti (Chambers & Elliot 2009). Důležitým faktorem je také schopnost uchovávat pyl, protože pyl některých dřevin rychle mizí. Twiddle &

Bunting (2010) provedli studii, pro zjištění odolnosti pylových zrn vůči různým faktorům, ze které vyplývá, že *Alnus* má poměrně odolná malá pylová zrna.

Benett (2002) in Seppä & Bennett (2003) popsal na Britském souostroví v místě odběru 390 druhů podle pylu a spór zatímco tamní flora podle Stace (1991) in Seppä & Bennett (2003) zahrnuje 2990 druhů cévnatých rostlin na tom samém místě. S tím souvisí, že identifikace do druhu podle pylových zrn je u mnoha ekologicky významných druhů velmi složitá nebo nemožná (například *Alnus incana* vs. *A. glutinosa*, *Fagus sylvatica* vs. *F. orientalis*, rod *Betula*, *Quercus*, *Pinus*) (Birks & Birks 2000). Proto se množství druhů v pylových diagramech nevyrovná množství druhů v okolí místa odběru. Dále jsou výklady dat často chybné nebo nepřesné v arktických oblastech, nebo v bezlesých oblastech kvůli nízké koncentraci pylu z okolí (Birks & Birks 2000). Jednou z dalších nevýhod je to, že se pylové záznamy mohou měnit i přítomností pouze několika jedinců stromů v blízkosti místa odebírání vzorků, protože lokální pyl má poměrně velký vliv na výklad o podobě vegetace v celé oblasti (Parshall & Calcote 2000). Kromě několika nevýhod, má pylová analýza i nesporné výhody jako je možnost nahlédnutí do historie vegetace v dané lokalitě, sledování změn v terestrických ekosystémech a může být významným pomocníkem v archeologii.

Užitečným doplňkem pylové analýzy se často stává analýza makrozbytků, ta může doplnit informace, které pomohou při výkladu pylové analýzy a při určování stromové hranice (Giesecke 2005, Eide et al. 2003). Makrozbytek je část rostliny, která zůstala zachována po odumření organismu. Mohou to být plody, semena, pupeny, listy, jehlice, větvičky, kousky dřeva nebo kůry a mohou to být dokonce celé kmeny. U *Alnus* se většinou zachovávají plody, dřevo, kůra a semena a občas i listy (Eide et al. 2003, Magri et al. 2006, Äkeret et al. 1998).

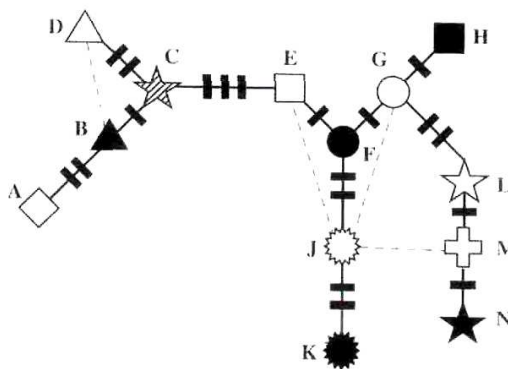
6. Genetické analýzy

Současné populace moderních druhů mají velkou genetickou proměnlivost, která je výsledkem toku genu a stěhování a je určena současnými a historickými procesy adaptace na měnící se podmínky prostředí (Taberlet et al. 1998, Cruzan & Tempelton 2000, Davis & Shaw 2001, Seppä & Bennett 2003).

Pylové analýzy vytváří široký návrh postglaciální dynamiky druhů, který může sloužit jako vzor pro fylogeografické analýzy kolonizačních vzorů jednotlivých

druhů (Taberlet et al. 1998). Příkladem jsou hypotézy o glaciálních refugiích často založené jen na zkoumání palynologických záznamů. Přitom genetické studie mohou výrazně pomoci při určování ledových útočišť, při nahlížení do postglaciální historie druhů (Konnert & Bergmann 1995, Hewitt 1996, Cruzan & Tempelton 2000) a dále pak fylogeografické analýzy mohou přispět k dnešnímu zkoumání frekvence přenosu semen na velké vzdálenosti (Cain et al. 1998). Proto tím, že zkombinujeme oba přístupy získáme velmi dobrý obraz o vegetační historii (King & Ferris 1998, Bhagwat & Willis 2008).

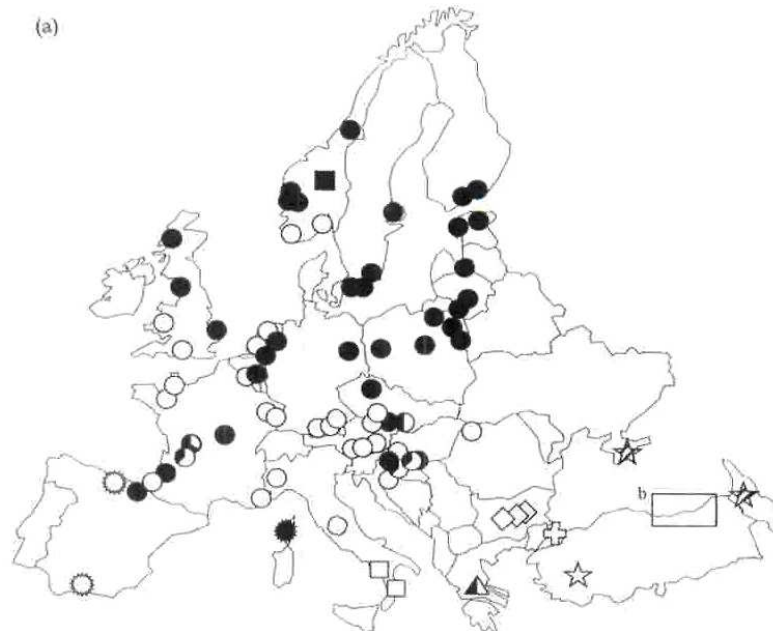
Během šíření na sever se postupně většinou zužuje genetická variabilita populací (Taberlet et al. 1998). Proto, díky vlivu selekce při postglaciálním stěhování druhů z jižních oblastí, by měla být v refugiích větší genetická rozmanitost (Hewitt 1996, McLachlan et al. 2005). Při zkoumání této genetické variability u listnatých stromů je většinou používána chloroplastová DNA (cpDNA), která je děděna přes matku (semeno), u krytosemenných rostlin a navíc mutuje pomaleji než jaderná DNA. Ta může být ovlivněna pylem, šířícím se i na velkou vzdálenost, který může hodně promýchat genetickou strukturu (Dumolin-Lapegue et al. 1997, King & Ferris 1998, Cruzan & Tempelton 2000). Na základě podobností haplotypů se z výsledků takovýchto studií vytvářejí tzv. genetické stromy (viz Obr. č. 6).



Obr.6.: Phylogeografický strom. Haplotypy, které jsou si blízce podobné jsou znázorněny u sebe a jsou spojeny čarou, na které je tolik kolmých obdelníků, kolik dělí tyto haplotypy mutací (King & Ferris 1998).

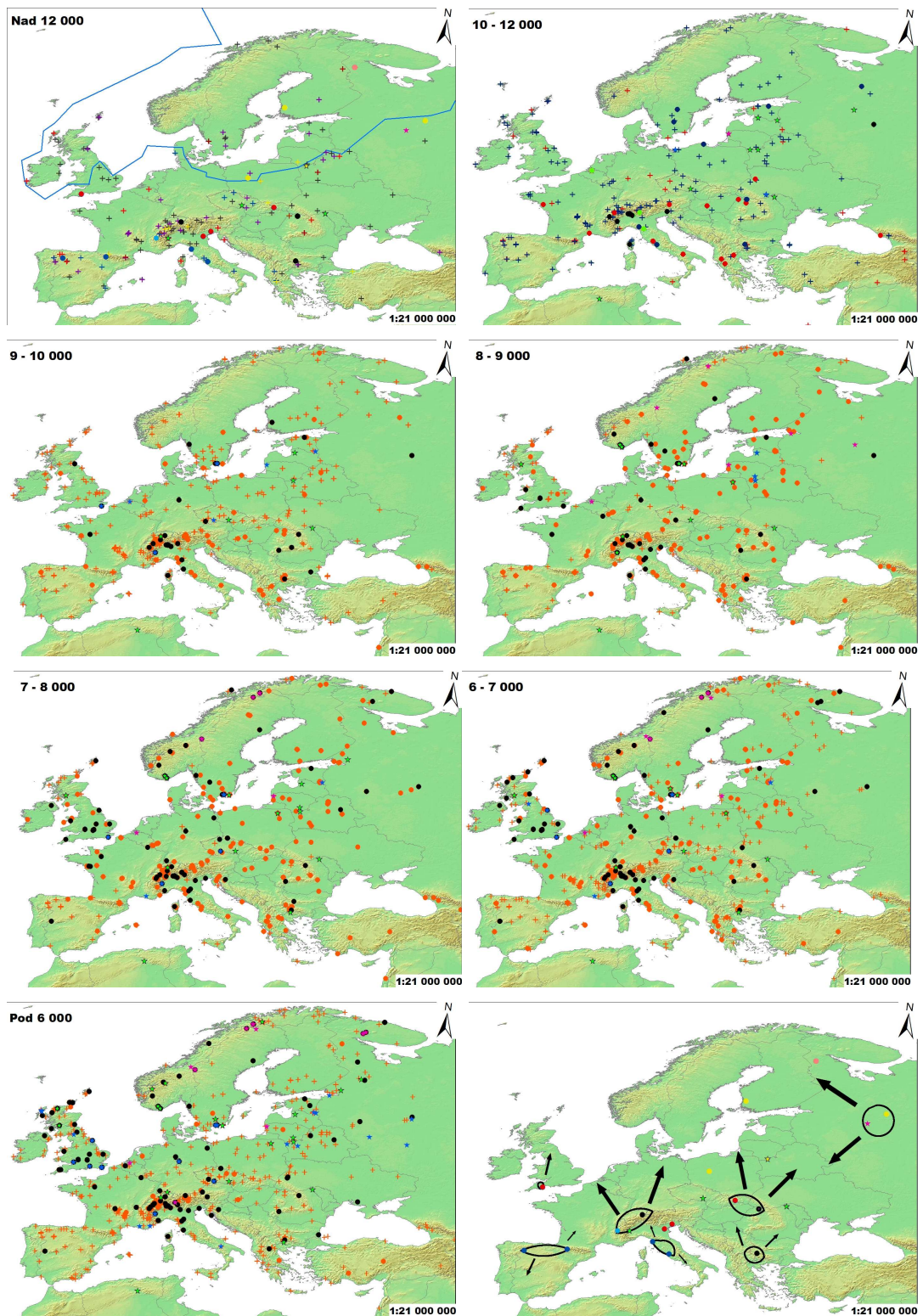
Jedinou phylogeografickou studii většího měřítka, jejíž předmětem byla olše lepkavá, *Alnus glutinosa*, na území Evropy vypracovali King & Ferris (1998). Výsledek této studie je zobrazen na obr. č. 7. Celkový počet haplotypů chloroplastové DNA uvedený v tomto článku byl 13. Přičemž největší rozmanitost *A. glutinosa* byla

zaznamenána v jižních refugích. Autoři této studie tvrdí, že jen 2 původní haplotypy výrazněji přispěli ke osídlování severní a centrální Evropy. Podle této studie byla hlavní útočiště během dob ledových na Korsice, v centrální Francii, Španělsku, Bulharsku, Řecku, Turecku, Karpatech a jižní Itálii. A většina severní Evropy byly kolonizována hlavně z refugia v Karpatech.



Obr. 7.: Rozložení haplotypů olše lepkavé v Evropě. Symboly se shodují s obr. 1 a pro upřesnění: jejich velikost nereprezentuje velikost vzorku (King & Ferris 1998).

7. Výsledky



Obr.8.: Zobrazení dat z pylových analýz a analýz makrozbytků. Poslední rámeček zobrazuje možná refugia a šipkami naznačené migrační cesty olší.

Legenda

| Pyľ | Pod 10 000 | Lokality |
|--|----------------------------------|-------------------|
| ● Alnus sp. nad 20 000 | ● Alnus glutinosa a Alnus incana | + nad 20 000 |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana nad 16 000 | ● Alnus sp. | + nad 16 000 |
| ● Alnus sp. nad 16 000 | Makrozbytky | + 15 000 - 16 000 |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana nad 16 000 | ★ Alnus sp. nad 16 000 | + 14 000 - 15 000 |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana 15 000 - 16 000 | ★ Alnus incana nad 16 000 | + 13 000 - 14 000 |
| ● Alnus sp. 15 000 - 16 000 | ★ Alnus sp. 14 000 | + 12 000 - 13 000 |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana 14 000 - 15 000 | ★ Alnus sp. 12 000 - 13 000 | + 11 000 - 12 000 |
| ● Alnus sp. 14 000 - 15 000 | Pod 10 000 | + 10 000 - 11 000 |
| ● Alnus sp. 13 000 - 14 000 | ★ Alnus glutinosa | + Pod 10 000 |
| ● Alnus sp. 12 000 - 13 000 | ★ Alnus sp. | □ Ledovec 20 000 |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana 11 000 - 12 000 | ★ Alnus incana | □ Refugia |
| ● Alnus glutinosa a Alnus incana 10 000 - 11 000 | | |
| ● Alnus sp. 11 000 - 12 000 | | |
| ● Alnus sp. 10 000 - 11 000 | | |

Obr. 9.: Vysvětlivky k obrázku 8.

Vzorky největšího stáří jsou z doby před více než 20 000 lety a byly nalezeny na pobřeží Finska, z území Polska, z Ruska, kde je přítomnost olše lepkavé doplněna několika nálezy makrozbytků a z Francie, ve které byl vzorek pylu odebírán z lokality o nadmořské výšce 1560 m n. m. Další velice staré záznamy, nad 16 tisíc let, o přítomnosti olší poskytují lokality na Apeninském a Pyrenejském poloostrově, z území Alp na Slovinsku a z jihu Velké Británie. Nálezy druhu *Alnus glutinosa* byly zaznamenány z oblasti Karpat na území Slovenska. Na hraničním území mezi Litvou a Běloruskem a Polskem se nachází poměrně mnoho nálezů makrofosilních zbytků starších než 16 tisíc let, které ovšem nejsou podpořeny pylovými záznamy, stejně tak jako na jižní Moravě v České Republice. Na východě Skandinávského poloostrova *Alnus* dosáhla hranice 2% v období před 14 – 15 tisíci lety a švýcarský záznam pochází z období před 12 až 13 tisíci lety.

Během období před 10- 12 000lety proběhlo zahuštění výskytů pylu *Alnus* v Alpách, doplněné nálezy makrozbytků, na Apeninském poloostrově. Více pylových vzorku s obsahem *Alnus* hlásí také průzkumy na Balkánském poloostrově a v podhůří Karpat v Rumunsku. Záznamy v České Republice stále hlásí pouze makrozbytky na jižní Moravě. Nově se olše objevuje na ostrově Korsika zastoupena druhem *Alnus glutinosa* a v Chorvatsku. A na území Belgie, kde byly dříve pouze nálezy makrozbytků nyní potvrzují výskyt i pylové důkazy. V jižním Švédsku se objevují dva nové body označující výskyt *Alnus*, na druhou stranu již ale není potvrzen výskyt na dvou předchozích lokalitách na Skandinávském poloostrově. Výskyt je také dokládán pylovými analýzami na pobřeží Severního moře v severním Polsku a Estonsku. Olše také byla přítomna v západní Francii, na pobřeží Černého

moře v jižním Rusku a v centrálním Rusku, kde je výskyt hlášen z období před 11 – 12 tisíci lety podpořen nálezem makrofosilních zbytků. Naopak na Britském souostroví výskyt olše není v tomto období potvrzen. A stejně tomu je i na Pyrenejském poloostrově, kde i přes poměrně četné lokality výzkumu nebyla zaznamenána přítomnost pylu nad 2% ani makrozbytky.

Z doby před 9- 10 tisíci let se olše opět objevuje na Pyrenejském poloostrově. *Alnus* rozšířila území v Alpách, na Apeninském a Balkánském poloostrově a v oblasti Karpat. Olše dosáhla alespoň 2% podílu na Britském souostroví a to jak na lokalitě hlášené už u nejstarších záznamů doplněné makrofosilními zbytky, tak na dvou nových severnějších lokalitách. Nově potvrzený výskyt je v České Republice, v jižních Čechách, kde je hlášena *Alnus glutinosa*, a na severní Moravě. Nově je *Alnus* přítomna v centrálním Německu, v Nizozemsku, v Dánsku, také v jihozápadním a severním Norsku a v Bělorusku. Na Skandinávském poloostrově byla olše dále nalezena v jižním Finsku, a také na jižním a západním pobřeží Švédska s podporou makrozbytků. Na území Litvy a Lotyšska jsou dále hlášeny pouze makrofosilní zbytky. Na lokalitě v severní Belgii jsou hlášeny jen makrozbytky.

Další tisíciletí přináší výrazný přírůst počtu lokalit hlásících přítomnost olše na Britském souostroví, kde je tato poměrně rovnoměrně rozšířena podél pobřeží, nově byl prokázán výskyt pylu nad 2% na západě Irska. *Alnus* se rozšířila západně na Pyrenejském poloostrově. Přítomnost olše je nově hlášena z Francouzského středohoří na jihu Francie, z pobřeží i pohoří v Norsku s makrozbytky, ze souostroví Baleár a z Turecka. Na východě Skandinávského poloostrova se olše rozšířila do vnitrozemí. Významné rozšíření je také zaznamenáno na území Běloruska a Litvy. Další postup olše zaznamenalo Polsko s podporou makrofosilních zbytků, Estonsko, severní Německo a severozápad Ruska.

V průběhu následujícího období se olše dostala na Pyrenejském poloostrově více na jih, ale lokality, které původně hlásily přítomnost *Alnus* byly nahrazeny jinými. Ve Francii se lokalitami s výskytem pylu nad 2% téměř spojily dvě doposud oddělené oblasti výskytu na severu a jihu. Ve Velké Británii se olše poměrně rovnoměrně šíří do vnitrozemí směrem na východ a nově osídluje Shetlandské ostrovy. Lokalit s přítomností olše také přibývá v ruské části Skandinávského poloostrova. Nově byla olše zjištěna na Slovensku a na Ukrajině. Z Balkánského poloostrova probíhá šířený směrem na sever. Taktéž v Norsku, kde je výskyt *Alnus glutinosa* z pylových

záznamů doplněn nalezenými makrozbytky potvrzujícími výskyt *Alnus incana*. V České Republice se olše rozšířila na území severních a jižních Čech, na Českomoravskou vrchovinu a do Jeseníků, na jižní Moravě jsou možným důkazem výskytu nalezené makrozbytky. V Lotyšsku jsou stále zaznamenány pouze makrozbytky.

Z doby před 6 až 7 tisíci lety je přítomnost olše hlášena z lokalit na hranici Španělska a Portugalska. V severní Francii hlášený výskyt prořídil, stejně tak jako v Polsku, Turecku a na Ukrajině. Nově se *Alnus* vyskytuje v Nizozemsku. Na Balkánském poloostrově se olše rozšířila více na jih. *Alnus* se také rozšířila v severní části Ruska na Skandinávském poloostrově.

Před méně než 6000 lety se olše opět objevila v hojné míře na území Belgie a stejně tak v Turecku. Na území Velké Británie je prokázán hojný výskyt se silným doprovodem makrofosilních zbytků hlavně *Alnus glutinosa*. Stejně tak přibývá lokalit s potvrzenou přítomností *Alnus* na území Francie, severního Polska, Turecka, jižního a severního Ruska, Ukrajiny a Litvy.

8. Diskuse

8.1. Refugia

Mnoho druhů evropských stromů má podobný vzorec pro přežití v poslední době ledové. Uvádí se, že velká část druhů mírného pásma přežívala během posledního zalednění v oblastech, v jižní Evropě, kde pro ně bylo příznivější klima. Nejčastěji uváděnými refugii jsou Pyrenejský, Apeninský a Balkánský poloostrov (Hewit 1996). Ve starších studiích se při popisu postglaciální rekolonizace a výpočtu migračních rychlostí druhů počítalo s tím, že stromy přežívaly doby ledové pouze v těchto nejjižnějších částech Evropy. Novější studie ovšem poukazují na možnost, přecházení zalednění na více severních lokalitách výskytu u některých druhů. Podle výsledků pylových studií a analýz makrozbytků, které byly zpracovány v této práci, se přikláním k myšlence severnějšího výskytu během posledního zalednění i u *Alnus glutinosa* a *Alnus incana* (Stewart & Lister 2001, Svenning et al. 2008).

Bhagwat & Willis (2008) tvrdí, že pro přežití druhů v severnějších oblastech jsou důležité vlastnosti druhu, jako je např. poměrná krátkověkost, malá velikost semen a velká schopnost vegetativní reprodukce, všechny tyto vlastnosti olše splňují a proto je velmi pravděpodobné, že se vyskytovaly i v severnějších refugiích. Refugia, která

navrhují pro *Alnus* jsou v jižní části Evropy: na severu Pyrenejského poloostrova, Apeninského poloostrova, na Balkánském poloostrově a severněji v severozápadním Rusku, Bělorusku, Karpatském oblouku, Alpách a na jižním pobřeží Velké Británie. Podle Huntley & Birks (1983) měly olše ledová útočiště pouze v jihovýchodní Evropě. Je nutné poznamenat, že Huntley & Birks (1983) měli k dispozici mnohem méně pylových profilů, než je v současnosti a než je zahrnuto v této práci. Například z Iberského poloostrova neměli žádné profily. King & Ferris (1998) navrhuje na základě fylogeografie *A. glutinosa* ještě glaciální refugia ve Španělsku a Turecku.

Ke srovnání jsou zde uvedeny další druhy stromů s podobnými nároky, pro které byly zpracovány studie postglaciální historie, Glaciální refugia olší na třech jižních poloostrovech se shodují s glaciálními útočišti topolu černého (*Populus nigra*), který byl během poslední doby ledové omezen pouze na tato tři refugia (Cotrell et al. 2005). Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) se také vyskytoval v těchto refugiích a k tomu navíc na lokalitách ve východních Alpách (Heuertz et al. 2004). Dalším stromem, který měl s olšemi shodná refugia, je habr obecný (*Carpinus betulus*); ten se dále vyskytoval také na Slovensku, v Chorvatsku a v Maďarsku, a zástupci rodu *Quercus* vyskytující se v poměrně malých oblastech, v nejjižnějších částech Apeninského, Balkánského a Pyrenejského poloostrova, které se špatně odhalují pylovou analýzou (Grivet & Petit 2003, Petit et al. 2002). Zástupcem stromové vegetace, který měl rozmístění populací v době ledové nejvíce podobné olši je buk lesní (*Fagus sylvatica*), který se mimo jižních poloostrovů vyskytoval v Karpatech, stejně jako olše, a ve východních a francouzských Alpách a ve Slovinsku (Magri et al. 2006). Zvláštním případem glaciální historie je bříza (*Betula pendula*), která se nevyskytovala v jižních refugiích, ale byla pravděpodobně během posledního ledového maxima roztroušeně přítomna v centrální Evropě a při oteplení klimatu se tyto roztroušené populace poměrně rychle spojily (Palmé et al. 2003).

Refugia, která se nacházejí v jihozápadním Rusku patří pravděpodobně *Alnus incana*, která snáší boreálnější klima. Výskyt v Rusku podporují záznamy makrofosilních zbytků pro oba touto studií zkoumané druhy *Alnus* starších než 16 000 let. Žádný nález makrozbytků naopak nepotvrzuje výskyt *Alnus incana* ve střední nebo jižní Evropě, a je proto možné, že se olše šedá dostala do těchto oblastí až šířením z východní oblasti, a že většina refugií v jižní Evropě patří *Alnus glutinosa*. Přiřazení refugia v Rusku k výskytu olše šedé je v rozporu se závěry z předchozí studie Huntley & Birkse (1983), kteří předpokládali, že v Rusku se

vyskytuje jen olše lepkavá, pro kterou tam byly vhodné podmínky v podobě močálů a toků velkých řek, a že olše šedá přežívala v horách v jižní a střední Evropě. Nálezem makrozbytků *Alnus incana* ovšem nelze vyloučit i přítomnost *Alnus glutinosa* nebo naopak. Problém je, již několikrát v této studii zmiňovaná, neschopnost určit pomocí pylové analýzy, kde se vyskytovala olše šedá (*Alnus incana*) a kde olše lepkavá (*Alnus glutinosa*). Proto mohou být dobrým vodítkem při určování na jaké lokalitě se jaký z těchto dvou druhů nacházel makrofosilní zbytky, kterých je ovšem poměrný nedostatek. Z tohoto důvodu by bylo velice vhodné pro přesné určení postglaciální kolonizace spojit podklady z pylových analýz s fylogeografickou studií těchto dvou druhů (Giesecke 2005).

Umístění záznamů na jihozápadě Finska starších než 20 tisíc let je překvapující, protože podle Lambeck et al. (2010) byla tato oblast pokryta ledovcem.

Přítomnost *Alnus* v určitých oblastech, jako je například Pyrenejský poloostrov nebo území Belgie, je poměrně proměnlivá, tj. často se střídá přítomnost s absencí hodnot pylu nad 2%. Tento jev může být způsoben tím, že zde olše rostla v malých populačních hustotách na stanovišti nebo v blízkém okolí, kde byl odebírán vzorek pro pylovou analýzu.

8.2. Migrační cesty

Hlavní migrační cestou *Alnus incana* bylo pravděpodobně šíření směrem na západ z refugia v Rusku. *Alnus glutinosa* pravděpodobně směřovala severním až severovýchodním směrem z refugií v Alpách a Karpatech. Naproti tomu Huntley & Birks (1983) uvádí, že *Alnus incana* se šířila směrem na sever, protože předpokládali její výskyt v horách východní a centrální Evropy a *Alnus glutinosa* migrovala severně a západně z refugia v Rusku. V případě Velké Británie na lokalitě Dozmary pool byla *Alnus* přítomna poměrně konstantně v malých koncentracích pylu (Kelly et al. 2010). A je možné, že tato lokalita sloužila jako glaciální refugium pro tento druh *Alnus*. Kelly et al. (2010) tvrdí, že přítomnost olše je zde zaznamenána pravděpodobně v podobě *Alnus incana*, která ovšem, podle záznamů makrofosilních zbytků, v postupujícím věkovém sledu na Britských ostrovech nebyla objevena, zatímco makrozbytky prokazují *Alnus glutinosa*. Proto bych spíše navrhovala že vzorek obsahoval *A. glutinosa*. Výzkum Kelly et al. (2010) poskytuje nové světlo v pohledu na příchod olše na Britské ostrovy. Protože starší studie jako Huntley &

Birks (1983) nebo Chambers & Elliot (1989) uvádějí, že *Alnus* kolonizovala Velkou Británii cca před 9- 10 tisíci let nebo dokonce až před 8000 lety.

Zajímavým úkazem je, že *Alnus* byla v nejstarších stádiích (cca. do 9 000 let) migrací přítomna spíše v pobřežních částech a ne ve vnitrozemí. Toto je dobře vidět na příkladu Francie, Estonska nebo Polska. Tato preference pobřežních zón mohla být způsobena pobřežními močály, vzniklými po ústupu ledovce, které by vytvořily tomuto vlhkomilnému druhu příznivé podmínky. Dále mohlo olši také více svědčit oceánské klima.

Osídlení Fennoskandinávie je dalším zajímavým bodem. Podle fylogeografické studie *Alnus glutinosa*, kterou prováděli King & Ferris (1998) byla většina severní Evropy osídlena hlavně z karpatského refugia. V této studii navrhuji, že Skandinávie mohla být osídlena ze dvou refugií, prvním je severozápadní cesta z glaciálního útočiště na území Ruska a druhá kolonizační cesta mohla být z jihu z Alp. Jižní kolonizační cesta vede přes Baltské moře a je tak pravděpodobné, že zde bylo využito dálkového přenosu větrem při extrémních meteorologických situacích, nebo pomocí ptáků.

9. Závěr

Jak a odkud probíhalo stěhování mnoha druhů z Evropy a Severní Ameriky po poslední době ledové? To je otázka, kterou se zabývá v poslední době čím dál tím větší počet vědeckých pracovníků a také tato studie. Metodami, které se používají k rekonstrukci jsou pylové analýzy, analýzy makrofosilních zbytků a fylogeografické studie. Přičemž nejlepší cestou k rekonstrukci postglaciální historie je spojení pylových dat s výsledky fylogeografických studií (King & Ferris 1998, Bhagwat & Willis 2008).

Tato bakalářská práce byla zpracována z velkého množství pylových a makrofosilních dat a může tak přispět k lepšímu porozumění postglaciální historie zkoumaných druhů, olše šedé a olše lepkavé. Pro olši lepkavou zde byla navržena glaciální útočiště na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově, v Alpách, Karpatech a na jihu Velké Británie. A pro olši šedou na území severovýchodního Ruska. Data z pylových analýz a rozborů makrofosilních zbytků ukazují, hlavní směr migrace *Alnus glutinosa* při osidlování Evropy severovýchodně převážně z Karpat a Alp a *Alnus incana* převážně východním směrem z Ruska. Tato práce by mohla sloužit jako doplněk fylogeografické studií těchto druhů, spojením těchto dvou metod by vznikl ucelený obraz migrací olší po poslední době ledové.

10. Seznam použité literatury a zdrojů

- Äkeret Ö., Haas J. Leuzinger U., Jacomet S., 1998: Plant macrofossils and pollen in goat/sheep faeces from the Neolithic lake-shore settlement Arbon Bleiche 3, Switzerland. *The Holocene* 9: 175–182.
- Atanassova J., Stefanova I., 2003: Late-glacial vegetational history of Lake Kremensko-5 in the northern Pirin Mountains, southwestern Bulgaria. *Vegetation History Archeobotany* 12: 1 – 6.
- Banaev E., Bažant V., 2007: Study of natural hybridization between *Alnus incana* (L.) Moench. and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Journal of forest science* 53: 66- 73.
- Barker H., 1958: Radio Carbon Dating: Its Scope and Limitations. *Antiquity* 193: 253-263.
- Bennett K., Tzedakis P., Willis K. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103–115.
- Bhagwat S., Willis K., 2008: Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits?. *Journal of Biogeography* 35: 464- 482.
- Birks J., Birks H., 2000: Future uses of pollen analysis must include plant macrofossil. *Journal of Biogeography* 27/ 6: 31–35.
- Bunting M., Gaillard M., Siguta S., Middleton R., Brostrom A., 2003: Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene* 14/5: 651 – 660.
- Cain M., Damman H., Muir A., 1998: Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68: 325–347.
- Cottrell J., Krystufek V., Tabbener H., Milner A., Connolly T., Sing L., Fluch S., Burg K., Lefevre F., Achard P., Bordacs S., Gebhardt K., Vornam B., Smulders M., Vanden Broeck A., Van Slycken J., Storme V., Boerjan W., Castiglione S., Fossati T., Alba N., Agundez D., Maestro C., Notivol E., Bovenschen J., van Dam B., 2004: Postglacial migration of *Populus nigra* L.: lessons learnt from chloroplast DNA. *Forest ecology and management* 206: 71- 90.
- Clark J., Fastie C., Hurtt G., Jackson S., Johnson C., King G., Lewis M., Lynch J., Pacala S., Prentice C., Shupp E., Webb T., Wyckoff P., 1998: Ried's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* 48: 13 – 24.

- Cruzan M., Templeton A., 2000: Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Tree* 15: 491 – 496.
- Davis M., Shaw R., 2001: Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292: 673–79.
- Dumolin-Lapègue S., Demesure B., Fineschi S., Le Corre V., Petit R., 1997: Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146: 1475-1487.
- Evropská pylová databáze (EPD), online: <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/ftp-pollen.html>
- Eide W., Birks H., Bigelow N., Peglar S., Birks J., 2003: Holocene forest development along the Setesdal valley, southern Norway, reconstructed from macrofossil and pollen evidence. *Vegetation History Archeobotany* 15: 65 – 85.
- Giesecke T., 2005: Holocene dynamics of the southern boreal forest in Sweden. *The Holocene* 15/6: 858 – 872.
- Giesecke T., 2010: Quantitative reconstructions of past land cover change – A basis for evaluating consequences of Global change for vegetation. Abteilung Palynologie und Klimadynamik, Universita Goettingen, online: <http://www.uni-goettingen.de/de/101660.html>
- Gordon D., 1973: Numerical methods in quaternary paleoecology. *New phytologist* 1974/ 73: 781 – 792.
- Grivet D., Petit R., 2003: Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. *Conservation Genetics* 4: 47–56.
- Heuertz M., Fineshi S., Anzidei M., Pastorelli R., Salvini D., Paule L., Frascaria-Lacoste N., Hardy O., Vekemans X., Vendramin G., 2004: Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology* **13**: 3437–3452.
- Hewitt G., 1996: Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- Hewitt G., 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.

- Hooghiemstra H., Van der Hammen T., 2004: Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *The royal society – Biological sciences* 359: 173 – 181.
- Horn H., Nathan R., Kaplan S., 2001: Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* 16: 877–885.
- Huntley B., Birks H., 1983. An atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0–13 000 years ago. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- Chambers F., Elliot L., 1989: Spread and expansion of *Alnus* Mill, in the British isles: timing, agencies and possible vectors. *Journal of Biogeography* 16: 541–550.
- Kelly A., Charman D., Newnham R., 2010: A Last Glacial Maximum pollen record from Bodmin Moor showing a possible cryptic northern refugium in southwest England. *Journal of Quaternary Science* 25/3: 296-308.
- King R., Ferris C., 1998: Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7: 1151- 1161.
- Konnert M., Bergmann F., 1995: The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* 196: 19-30.
- Lambeck K., Purcell A., Zhao J., Svensson N., 2010: The Scandinavian Ice Sheet: from MIS 4 to the end of the Last Glacial Maximum. *Boreas* 39: 410–435.
- Latałowa M., van der Knaap W., 2006: Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Science Reviews* 25: 2780–2805.
- Liepelt S., Cheddadi R., Beaulieu J., Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnert M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Berson R., Ziegenhagen B., 2008: Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) - A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153: 139–149.
- Magri D., Vendramin G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latałowa M., Litt T., Paule L., Roure J., Tantau I., van der Knaap W., Petit R., de Beaulieu J., 2006: Blackwell Publishing Ltd A new scenario for the

Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New phytologist* 171: 199 – 221.

- Major T., 1993: Dating in Archaeology: Radiocarbon & Tree-Ring Dating. - Apologetics Press Articles, online: <http://www.apologeticspress.org/article/464> cit. 21.3.2011
- McLachlan J., Clark J., Manos P., 2005: Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86/8: 2088 – 2098.
- Montanari C., 1996: Recent pollen deposition in alder woods and in other riverine plant communities. *Allionia* 34: 309 – 323.
- Nathan R., 2006: Long-Distance Dispersal of Plants. *Science* 313: 786 – 788.
- Provan J., Benett K., 2008: Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23/10: 564 – 571.
- Petit R., Brewer S., Bordács S., Burg K., Cheddadi R., Coart E., Cottrell J., Csaikle U., van Dam B., Deans J., Espinel S., Fineschi S., Finkeldey R., Glaza I., Goicoechea P., Jensenn J., Königo A., Lowe A., Madsen F., Ma'tya'sk G., Munroi R., Popescua F., Sladea D., Tabbenerg H., de Vries S., Ziegenhageno B., de Beaulieu J., Kremer A., 2002: Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49–74.
- Seppä H., Benett K., 2003: Quaternary pollen analysis: recent progress in palaeoecology and palaeoclimatology. *Progress in Physical Geography* 2003/27: 548– 574.
- Schönswetter P., Stehlik I., Holderegger R., Tribsch A., 2005: Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular ecology* 14: 3547 – 3555.
- Siguta S., 1994: Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881 – 897.
- Siguta S., 1992: A Model of Pollen Source Area for an Entire Lake Surface. *Quaternary research* 1993/39: 239–244.
- Slávik M., 2004: *Lesnická dendrologie*. ČZU, Praha, 80s.
- Svenning J., Signe N., Kageyama M., 2008: Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 2008/96: 1117–1127.

- Palmé A., Rautenberg A., Manni F., Lascoux M., 2003: Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology* 12: 201-212.
- Parshall T., Calcote R., 2000: Effect of pollen from regional vegetation on stand-scale forest reconstruction. *The Holocene* 11/1: 81 – 87.
- Pearson R., 2006: Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21/3: 111 – 113.
- Pokorný P., 2001: Problémy krajinné archeologie v pylových analýzách přirozených uloženin: příspěvek k mezioborové spolupráci. *Archeologické rozhledy* III/2001: 191 – 200.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy G., Cossons F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Twiddle C., Bunting M., 2010: Experimental investigations into the preservation of pollen grains: A pilot study of four pollen types. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2010/162: 621–630.
- Willis K., Rudner E., Sümegi P., 2000: The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe. - *Quaternary Research* 53/2000: 203–213.
- Willis K., Whittaker R., 2000: The Refugial Debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Wood C., 1989: Carbon-14 dating. *Chematters* 1989: 12 – 20.