

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



Česká zemědělská univerzita v Praze
**Fakulta životního
prostředí**

Glaciální historie *Alnus glutinosa* a *A. incana* na základě klimatického modelování

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Diplomant: Bc. Dominika Prajzlerová

2018

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Dominika Prajzlerová

Ochrana přírody

Název práce

Glaciální historie *Alnus glutinosa* a *A. incana* na základě klimatického modelování

Název anglicky

Glacial history of *Alnus glutinosa* a *A. incana* based on species distribution modelling

Cíle práce

Zjistit, zda jsou klimatické podmínky korelovány s výskytem jednotlivých genetických linií. Predikovat, jak byly genetické linie rozšířeny v poslední době ledové.

Hypotézy: Genetické linie budou více korelovány s klimatickými podmínkami v oblastech jižních refugií, kde se mohly lokálně adaptovat. Ve střední a severní Evropě bude vliv klimatu na rozšíření genetických linií menší, protože jejich rozšíření je primárně ovlivněno postglaciálním šířením.

Metodika

Vytvořit klimatické niky jednotlivých genetických linií u obou druhů na základě klimatického modelování. Vytvořit predikční mapy rozšíření jednotlivých linií v poslední době ledové.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

doba ledová, fylogeografie, klimatická nika, prostorové vztahy, rozšíření druhů

Doporučené zdroje informací

- Barbet–Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327-338.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677.
- Serra-Varela, M. J., Grivet, D., Vincenot, L., Broennimann, O., Gonzalo-Jiménez, J. & Zimmermann, N. E. (2015). Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1302–1313.
-

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douša, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 21. 2. 2017

Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 17. 04. 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Douady, Ph.D. a uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 17. 4. 2018

Poděkování

Tímto děkuji Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za odborné vedení a pomoc při zpracování této diplomové práce.

V Praze dne 17. 4. 2018

Abstrakt

Cílem této diplomové práce je na základě klimatického modelování porozumět postglaciální historii olše lepkavé *Alnus glutinosa* a olše šedé *Alnus incana*, jejich současné distribuci a mechanismům jejich vnitrodruhové genetické diverzifikace.

A. glutinosa i *A. incana* byly rozděleny na 9, respektive na 4 základní fylogenetické (haplotypové) linie. Pro každý druh a každou fylogenetickou linii byly vytvořeny modely druhové distribuce, které byly projektovány jak do současných klimatických podmínek, tak do klimatu posledního glaciálního maxima (LGM - *Last Glacial Maximum*). V prostředí ArcGIS byla provedena analýza překryvu jednotlivých potenciálních areálů a jejich naplnění skutečným areálem výskytu. Pro oddělení účinku klimatických podmínek a geografických procesů na fylogenetické vzdálenosti mezi jednotlivými liniemi byla provedena analýza vzdáleností prostřednictvím vícenásobné mantelovy regrese. Dále byly porovnány výsledky modelů druhové distribuce pro celý druh s modely pro jednotlivé fylogenetické větve.

Z výsledků vyplynulo, že oblasti vyšší potenciální diverzity zřetelně korespondují s vymodelovanými areály glaciálních refugií. Klimatické a geografické vzdálenosti vysvětlily 88% variace fylogenetických vzdáleností u *A. incana* a 0,5% u *A. glutinosa*. Významné rozdíly pak byly zjištěny mezi modely pro jednotlivé fylogenetické linie a modely pro celý druh. Refugia modelovaná pro celý druh zaujímají jen malou část plochy z refugií modelovaných pro jednotlivé linie zvlášť.

Vnitrodruhová genetická diverzifikace a současná prostorová distribuce druhů rodu *Alnus* v Evropě je pravděpodobně výsledkem působení celé řady faktorů. Významnou roli zde pravděpodobně hrály nejen klimatické faktory a geografická izolace jednotlivých skupin (*A. incana*), ale také holocénní migrace a pozice glaciálních refugií (*A. glutinosa*). Zahrnutí molekulárních dat do klimatického modelování může významně zpřesnit modely potenciálně vhodných nik druhů.

Klíčová slova: modely druhové distribuce; SDM; poslední glaciální maximum; refugium; nikový konzervatismus

Abstract

The aim of the diploma thesis was to understand the postglacial history of the black alder (*Alnus glutinosa*) and grey alder (*Alnus incana*), their current distribution and the mechanisms of their intraspecific genetic diversification based on the species distribution modelling (SDM).

A. glutinosa and *A. incana* were assigned into 9, respectively 4 genetically defined clades. SDMs for each species and each phylogenetic group were projected for the current climatic conditions as well as the Last Glacial Maximum (LGM). The analysis of the overlapping of potential and real occurrence was performed using ArcGIS software. The Mantel regression was used to estimate the effect of environmental and geographical distances to phylogenetic distance between the individual phylogenetic clades. In addition, the projection obtained from SDMs fitted from the species levels were compared to those composed from the clade-levels.

The results showed that areas of higher potential diversity clearly correspond to the projection of glacial refugia. Environmental and geographical distances explained 88% of the phylogenetic distance variation in *A. incana* and 0.5% in *A. glutinosa*. Large differences were detected between SDMs fitted from the species levels and SDMs fitted from the clade-levels – those covers larger areas than the first ones.

Intraspecific genetic structure and current spatial distribution of *Alnus* genus in Europe seems to be consequence of wide range of factors. Environmental conditions and geographic isolation have played important role in this process (*A. incana*). However, also holocene migration patterns and location of glacial refugia were key factors (*A. glutinosa*). Inclusion of molecular information can significantly improve projection of fundamental niche of the species.

Key words: species distribution models; SDM; last glacial maximum; refugium; niche conservatism

Obsah

1 Úvod.....	10
2. Cíle práce	11
3. Literární rešerše	13
3.1 Vliv pleistocenního zalednění na výskyt druhů	13
3.2 Rod <i>Alnus</i>	15
3.3 Glaciální historie rodu <i>Alnus</i>	16
3.4 Modely druhové distribuce (SDM – species distribution modeling)	19
3.4.1 Co jsou SDM?.....	19
3.4.2 Modely historické distribuce druhů	19
3.4.3 Koncept ekologické niky	20
3.4.4 Data pro SDM.....	21
3.4.5 Modelovací nástroje.....	22
3.4.6 Omezení SDM	24
3.4.7 Hodnocení výsledků SDM	26
4 Metodika	28
4.1 Molekulární data	28
4.2 Mapové vrstvy	30
4.3 Bioklimatická data	31
4.4 Modely druhové distribuce	32
4.5 Geografický překryv nik.....	33
4.6 Projekce modelu pro celý druh	33
4.7 Analýza fylogenetických, geografických a klimatických vzdáleností.....	33
5 Výsledky	35
5.1 Zobrazení překryvu jednotlivých areálů s jejich potenciálními areály:	35
5.2 Do jaké míry jednotlivé skupiny naplňují svůj recentní potenciální areál? Chovají se skupiny jinak v severní a jižní části Evropy?.....	41
5.3 Jak se překrývají jednotlivé potenciální areály?	43
5.4 Jak korelují modely pro jednotlivé větve s modely pro celý druh?	45
5.5 Existovalo nějaké „superrefugium“ vhodné pro všechny skupiny u obou druhů během posledního glaciálního maxima?.....	47
5.6 Jak korelují fylogenetická, geografická a klimatická vzdálenost?	50
6. Diskuze	51

7. Závěr	55
8. Přehled literatury a zdrojů.....	56

1 Úvod

Současné rozšíření druhů na severní polokouli je významně ovlivněno cyklickým střídáním klimatických změn během kvartéru (Taberlett 1998, Hewitt 1999, 2000). Během chladných období se druhy uchýlovaly do jižněji položených refugií a po následném oteplení obsazovaly nové areály. Pro pochopení současné distribuce druhů, je tedy nezbytné porozumět jejich historii a postglaciálnímu vývoji. Pro tyto účely nám mohou sloužit, dnes stále častěji používané, modely druhové distribuce (SDM - *species distribution modeling*). Ty pracují s daty o pozorování výskytu nebo hojnosti daných organismů, které kombinují s odhady podmínek životního prostředí a dokážou tak odhadnout výskyt do minulosti nebo ve stejném časovém rámci (Elith et Leathwick, 2009). Tak můžeme získat informace o pravděpodobném výskytu glaciálních refugií, nebo o areálech potenciálně vhodných nik.

Tato práce se zabývá postglaciální historií dvou evropských hojně rozšířených stromů, temperátní *A. glutinosy* a boreální *A. incany*. Za použití modelů druhové distribuce se pokouší odhalit místa glaciálních refugií a současné potenciální diverzity obou druhů. Dále se zabývá úlohou životního prostředí a geografické izolace v jejich vnitrodruhové genetické diverzifikaci.

2. Cíle práce

Rod *Alnus* je klíčovým druhem aluviálních a podmáčených habitatů, v Evropě jej nacházíme od severní hranice lesa až po mediterán. *A. incana* je možné zařadit mezi boreální druhy, zatímco *A. glutinosa* obsazuje jižněji položené biotopy a je představitelem temperátních druhů. (Hejný a Slavík, 1990).

Evropské populace obou druhů jsou pro účely práce rozděleny do několika molekulárně definovaných podskupin. *A. glutinosa* na 9 a *A. incana* na 4 podskupiny.

Cílem práce je za použití modelů druhové distribuce určit místa pravděpodobných refugií v posledním LGM (*Last Glacial Maximum*) a zároveň odhalit místa současného potenciálního rozšíření pro oba druhy. A to jak na základě rozšíření celých druhů, tak i jednotlivých fylogenetických linií. Na základě těchto modelů pak porovnat, jak se liší role klimatických faktorů a izolace mezi oběma druhy.

Diplomová práce si klade za cíl odpovědět na tyto otázky:

1. Lze pomocí SDM odhalit historická a současná potenciální refugia?

-existovalo nějaké "superrefugium" kam se mohly uchýlit všechny haplotypy?

Vzhledem k velkému počtu haploskupin u A. glutinosa a jejich distribuci na velkém území Evropy není pravděpodobné, že by se během glaciálu mohly všechny tyto skupiny uchýlit do jednoho refugia. U A. incana, kde jsou haploskupiny pouze 4, by takový výsledek bylo možné očekávat.

-jak oba druhy, resp. jejich fylogenetické linie naplňují svá potenciální refugia, je možné pozorovat rozdíly mezi severem a jihem?

Vzhledem k tomu, že je modelování založeno pouze na klimatických faktorech a nezahrnuje jiné distribuční limity, dá se očekávat, že jednotlivé skupiny nenaplňují zcela své potenciální areály. Vzhledem k odlišným klimatickým podmínkám a rychlosti probíhající sukcese v severní části Evropy očekávám menší naplnění potenciálního areálu severními haplotypy.

2. Jak se liší výsledky modelů pro celý druh a pro jednotlivé fylogenetické linie?

- přinášejí modely pro jednotlivé fylogenetické linie přesnější výsledky?

Vzhledem k poznatkům z dostupné literatury (Serra-Varela et al., 2015; Benito-Garzón et al., 2011) očekávám přesnější výsledky od modelů koncipovaných samostatně pro jednotlivé fylogenetické linie zvláště.

3. Liší se role klimatických faktorů a izolace pro *A. incana* a *A. glutinosa*?

- vysvětluje fylogenetickou vzdálenost mezi jednotlivými liniemi lépe geografická, nebo klimatická vzdálenost? (Klimatickou vzdáleností je myšlen rozdíl v průměrných hodnotách klimatických faktorů)

Co ovlivnilo současnou distribuci druhů, a co stálo za jejich genetickou diverzifikací, by mohla pomoci analýza výše uvedených faktorů. Vzhledem k významným klimatickým změnám od posledního glaciálního maxima předpokládám, že fylogenetickou variabilitu budou lépe vysvětlovat klimatické vzdálenosti.

- kde jsou místa vysoké potenciální diverzity, jak se jednotlivé linie specializují na své niky?

Tato analýza by mohla pomoci odpovědět na otázku, jak moc jsou jednotlivé fylogenetické linie specializované na své niky.

3. Literární rešerše

3.1 Vliv pleistocenního zalednění na výskyt druhů

De Candolle (1820) byl první autor, který přišel s myšlenkou, že současné rozšíření živých organismů závisí jak na stávajících ekologických podmínkách, tak i na historické distribuci druhů. Na severní polokouli je současné rozšíření druhů významně ovlivněno cyklickým střídáním klimatických změn během kvartéru (Taberlett 1998; Hewitt, 1999; 2000). Kvartér je, i přes své krátké trvání, obdobím velmi dynamickým. Jeho základním znakem je střídání chladných glaciálů, doprovázených mohutným rozšířením ledovců, s mnohem teplejšími a vlhčími interglaciály (Košťák et Mazuch, 2011). Členíme jej na 2 oddělení: starší pleistocén a mladší holocén (<http://www.stratigraphy.org/GSSP/>). Pro současnou distribuci druhů bylo obzvláště významné období posledního glaciálního maxima (svrchní pleistocén, 26,519 tisíc let před současností (Clark et al., 2009)). Tato perioda je charakteristická extrémně suchými a chladnými podmínkami (Kohler et al., 2010), ledovec pokrýval rozsáhlá území severní hemisféry a hladina moří klesla v průměru o 120 m (Peltier, 2007). Odpovědí druhů na tyto probíhající změny byla především migrace (Svenning, 2008b). Některé druhy však dokázaly přežít tyto extrémně nepříznivé podmínky v některém z refugií. Mimo migraci se v charakteru tehdejší vegetace silně projevil také takzvaný efekt hrdla láhve – ten je charakteristický prudkým poklesem počtu jedinců v populaci a spolu s ním také poklesem genetické diverzity. To je doloženo nízkou pylovou abundancí mnoha temperátních druhů během pleistocénu (Soltis et al., 2006). Tyto změny vyústily v masivní úbytky v evropské stromové floře (Svenning, 2008a).

Dle východně–západní orientace evropských hlavních pohoří lze usuzovat, že se zde nacházelo pouze několik možných migračních tras a refugií během posledního glaciálního maxima. V posledních desetiletích se vycházelo především z hypotézy takzvaných jižních refugií, tedy že temperátní druhy evropských stromů se během glaciálů uchýlovaly do jižně položených refugií. Za hlavní refugium byla považována západní část Balkánského poloostrova společně s Alpami a italskými pohořími. Méně významné refugium se podle této hypotézy nacházelo v Pyrenejích – pravděpodobně je zde horský masiv příliš malý a podnebí příliš suché k udržení životaschopné populace (Bennett et al., 1991).

Novější studie nicméně ukazují na možnost mnohem širšího areálu výskytu některých druhů stromů během posledního glaciálu. Podle Svenninga (2008a) se s velkou pravděpodobností lesní druhy nacházely v „tradičních“ jižních refugiích. Mnoho boreálních druhů však nemuselo být rozšířeno pouze v těchto jižních oblastech, ale také ve střední a západní Evropě, včetně východoevropské roviny. Tato zjištění vycházejí z použití distribučních modelů, ale shodují se také s paleoekologickými a fylogeografickými důkazy. Stále přibývají paleoekologické důkazy o výskytu boreálních stromů, jakými jsou smrk (*Picea*), borovice (*Pinus*), modřín (*Larix*) a bříza (*Betula*) ve střední a východní Evropě během pleistocénu (Willis et van Andel 2004).

Binney et al. (2017) na základě velkého množství sesbíraných pylových dat potvrdili, že v nezaledněných severních oblastech se nejpozději od 17 tisíc let BP dále lesní biomy vyskytovaly alespoň lokálně. To potvrzují také nálezy makrofosílií *Picea* a *Larix* napříč Eurasií (Binney et al., 2009). Hutley et al. (2013) pomocí simulací ukázali, že krátkodobé interstadiály, které přerušovaly ledovcová období, umožňovaly dočasné rozšíření populací stromů. Zda byly tyto populace přítomny i během LGM, je z paleoekologických důkazů jasně méně. Vzhledem k široké škále místních klimatických podmínek napříč kontinentem je ale pravděpodobné, že drobné populace navzdory obecně chladnému a suchému počasí přeživaly (Binney et al., 2017). Výskyt stromů během LGM v Evropě také potvrdily výsledky několika ekologických simulací (Huntely et al., 2013; Janská et al., 2017)

To, jaký byl charakter evropské vegetace/krajiny během LGM, lze do jisté míry modelovat na základě podobnosti s klimatickými podmínkami dnešní Sibiře. Na základě této analogie navrhla Janská et al. (2017) pravděpodobné uspořádání tehdejší vegetace. Podle této studie byl ve východní Evropě patrný severně–jižní gradient, reprezentovaný tundrou, lesní tundrou, boreálním lesem, lesostepí a stepí, stejně jako na území dnešní Sibiře. S tím se shodují i výsledky Simakové (2006), která doložila výskyt boreálních stromů, zejména rodů *Pinus*, *Betula* a *Picea* v oblasti východoevropské roviny během LGM, a navrhla ekosystém reprezentovaný stejným gradientem: tundra – les – step. I přes nízké zastoupení *Larix* v pylových analýzách, byla tato oblast pravděpodobně vhodná i pro tento druh. Výsledky pylových analýz mohou být totiž zkresleny obecně nízkou produkcí pylů u tohoto druhu (Janská et al., 2017).

Na vegetaci střední Evropy během pleistocénu dnes převažuje pohled jako na mozaiku tvořenou tundrou, stepí a lesem (Willis et van Adel, 2004; Birks et Willis, 2008). Nezaledněné oblasti Alp a Karpat pokrývala během LGM bezlesá arktická vegetace, v jižnějších částech střední Evropy, v oblasti Panonské pánve, se rozprostírala step (Janská et al., 2017). Důkazy o výskytu stromů, jakými jsou *Pinus*, *Betula*, *Larix* a *Picea*, se dochovaly nejen ve formě pylů a uhlí (Willis et van Adel, 2004), ale také jako fosílie lesních druhů měkkýšů (Juříčková et al., 2014).

S rozvojem molekulárních metod je možné zkoumat geografické rozdíly také pomocí molekulárních markerů (Avice et al., 1987; Hewitt 2000, 2001; Taberlet et al., 1998). Je zřejmé, že tradiční pohled na Evropu v posledním glaciálním maximu bez stromů, zejména severně od Alp, je třeba přehodnotit, neboť stromy byly pravděpodobně mnohem rozšířenější, než se původně předpokládalo.

3.2 Rod *Alnus*

Rod *Alnus* Mill. (*Betulaceae*) je rozšířen zejména na severní polokouli. Výjimku tvoří *A. acuminata* Kunth a *A. jorullensis* Kunth, jejichž výskyt je omezen na území And (Chen, 2004). Jen jediný druh, *Alnus glutinosa* (L.) Gaetrn., se vyskytuje v Africe (Chen, 1999). Nejstarší nálezy makrofosílií této čeledi jsou datovány do eocénu, ale palynologická data naznačují výskyt již od santonu svrchní křídly (Chen, 1999). První fosilní nález v Evropě je datován do eocénu a pochází z Anglie (Chandler, 1963). Již v průběhu terciéru byl tento rod bohatě rozšířen na severní polokouli. Podle současných studií je do rodu *Alnus* řazeno přibližně 35 druhů, které je na základě molekulárních analýz možné rozdělit do 3 hlavních linií (Furrow, 1979).

Na evropském území nacházíme tyto druhy, které se liší svými ekologickými nároky: montánní a boreální *A. incana*; temperátní *A. glutinosa*; *A. alnobetula* – charakteristického kolonistu lavinových horských drah a *A. cordata* – endemický druh, původní v Apeninách a severovýchodních pohořích Korsiky (Walters, 1993; Nilsson, 2000; Chen, 2004). Vít et al. (2017) rozšířili tento výčet evropských druhů o dva nové tetraploidní druhy, *A. lusicana* a *A. rohlenae*, druhy morfologicky velmi podobné *A. glutinosa*, lišící se však významně na genetické úrovni.

Distribuce *A. incana* a *A. glutinosa* se významně liší (Jalas et Suominen, 1976). *A. glutinosa* roste v nížinách a středních polohách po celé Evropě s výjimkou dálného severu, její areál se rozprostírá až na západní Sibiř, do Turecka a severní Afriky (McVean, 1953). Běžně roste v jižní Skandinávii a na severu je její výskyt vázán na pobřežní oceánské podnebí (Tallantire, 1974). Rozšíření *A. incana* je rozděleno na severní a jižní část (Jalas a Suominen, 1976). Na severu její areál pokrývá celou Fennoskandinávii a přes evropskou část Ruska zasahuje až do severní Asie. Pro jižní část je typický ostrůvkovitý výskyt, který je omezen Alpami, Hercynským lesem, Karpaty a Dinárskými alpami. Distribuční rozsah druhů během LGM byl však pravděpodobně výrazně širší, a to i v západní Evropě a části Pyrenejského poloostrova, jak ukázal Svenning et al. (2008a) pomocí modelování druhové distribuce. Oba druhy byly pravděpodobně v kontaktu v celé Evropě po celou poslední dobu ledovou.

3.3 Glaciální historie rodu *Alnus*

Tradiční studie o postglaciální kolonizaci Evropy olšemi tvrdí, že většina současných evropských populací má svůj původ v refugiu ležícím v Karpatech – na území dnešního Maďarska a Rumunska (Huntley et Birks 1983, King et Ferris 1998). Přežívání *A. glutinosa* v této oblasti je zároveň podpořeno paleoekologickými daty (Douda et al., 2014). Huntley a Birks (1983) uvádějí, že holocenní migrace olší začala pravděpodobně někde ve východní Evropě a pokračovala na sever rozšiřováním *A. glutinosa* a *A. incana* směrem k Baltskému moři a do Skandinávie. V dnešní době existuje již řada studií, kterým se toto paradigma podařilo zpochybnit.

Klíčovým důkazem pro výskyt vícero jižních refugií *A. glutinosa* je její haplotypová divergence. Zatímco pro severní část Evropy je typická přítomnost skupiny reprezentované především jedním haplotypem, v jižních oblastech Evropy a v severní Africe se v současnosti vyskytují populace *A. glutinosa* s několika rozdílnými haplotypy, diverzifikace těchto skupin může být velmi stará a odrážet historické biogeografické události (Petit et al., 2005; Medail et Diadema, 2009). A právě tato divergence svědčí o existenci několika refugií, včetně již zmíněného karpatského. Jedná se o refugia na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově, na Korsice, v severní Africe a v Malé Asii (King et Ferris, 1998; Lepais et al., 2013). Všechny tři jižní poloostrovy pravděpodobně sloužily jako zdrojové

oblasti pro postglaciální kolonizaci. Na to poukazuje jasná diferenciaci těchto skupin, jež byla prokázána na základě zkoumání mikrosatelitů (Havrdová et al., 2015). Podle Havrdové et al. (2015) existovaly 3 nejpravděpodobnější směry, ve kterých migrace probíhala: a) ze severní části Pyrenejského poloostrova do západní a střední Evropy a následně na Britské ostrovy, b) od Apeninského poloostrova po Alpy a c) od východní části Balkánského poloostrova po Karpaty, následovaná expanzí směrem k východoevropské rovině. Během této kolonizace pravděpodobně vznikly dvě sekundární kontaktní zóny, tedy místa, kde se populace setkávaly a mohlo zde docházet k nahromadění vysoké genetické variability: a) migrační cesty ze západní Evropy na jedné straně a Karpaty na straně druhé se setkaly ve střední Evropě a b) průnik západní a východní evropské populace dal vzniknout skandinávským populacím. Nelze vyloučit ani možnost, že balkánská populace sloužila jako zdrojové refugium pro kolonizaci Karpat ještě před LGM. V tom případě by Karpaty nebyly refugiem v pravém slova smyslu (Havrdová et al., 2015).

To, že ani Pyrenejský poloostrov ani západní část Balkánského poloostrova nepředstavovaly účinné refugium pro postglaciální expanzi do severní Evropy, dokládá, mimo jiné, existence nově objevených tetraploidních populací (Mandák et al., 2016b; Lepais et al., 2013). Ty byly popsány na území Maroka a dále na Pyrenejském a Balkánském poloostrově. Jedná se pravděpodobně o autopolyploidy, bez známky toho, že by *A. incana* (nejpříbuznější druh) byla zapojena do jejich evoluce. Populace z Pyrenejského poloostrova a severní Afriky se pravděpodobně propojily během posledního glaciálního maxima. Tyto nově objevené tetraploidní populace nesou specifické haplotypy, které ukazují na jedinečné a velmi reliktní populace nacházející se v předpokládaných hlavních ledovcových refugiích. Vzhledem k tomu, že tato refugia uchovávala tetraploidní cytotyp, nemohly tyto oblasti sloužit jako efektivní refugia pro diploidy *A. glutinosa* rostoucí ve zbytku Evropy (Mandák et al., 2016b).

Jak ukázala radiokarbonová datace pylů a makrofosilií, některým stromům rodu *Alnus* se dokonce podařilo přežít poslední glaciální maximum v západní Evropě, severním podhůří Alp, v Rumunských Karpatech a ve velké oblasti severovýchodní Evropy (Douda et al., 2014). Z toho vyplývá, že po stažení ledovců se rod *Alnus* mohl rychle rozšířit do jižního Švédska a postupně dále na sever,

pravděpodobně převážně z refugia v Bělorusku a západním Rusku (Douda et al., 2014).

Pro *A. incana* platí podobný vzor jako pro *A. glutinosa*, tedy že populace z Karpat a Balkánského poloostrova se nemohly rozšířit na sever a nesloužily tedy jako zdroj postglaciální rekolonizace Evropy. Kolonizace Fennoskandinávie a východní Evropy měla svůj původ ve střední Evropě. Fennoskandinávské a východoevropské populace sice nemají jedinečný genetický klastr, ale představují směs s převládajícím klastrem typickým pro střední Evropu. To je mimo jiné důkazem existence relativně severně položeného refugia boreálních stromů v Evropě (Mandák et al., 2016a). Výskyt *A. incana* během LGM ve východní Evropě nebyl doložen ani distribučním modelováním (Svenning et al., 2008) ani ve fosilním záznamu nebo fylogeografickou studií (Mandák et al., 2016a).

Vzhledem k tomu, že na základě těchto poznatků lze vyloučit Karpatské refugium jako hlavní zdroj postglaciální migrace, je třeba důkazy, které svědčily ve prospěch tohoto paradigmatu, objasnit jinak. Například přítomnost především jednoho haplotypu v severní Evropě může sice poukazovat na postglaciální kolonizaci z Karpat (King a Ferris, 1998), ale může být také důkazem o fragmentaci kontinuálního rozšíření *A. glutinosa* během poslední doby ledové (Douda et al., 2014). Stejně tak opožděná expanze do západní Evropy byla způsobena spíše jinými faktory než vzdálenou polohou od ledovcových refugií v západní Evropě (Huntley et Birks, 1983; King et Ferris, 1998). Ke zpožděné kolonizaci západoevropských regionů mohlo dojít v důsledku nepříznivých klimatických podmínek (Douda et al., 2014). Další z možností, jak vysvětlit toto zpoždění, je přítomnost kompetičních interakcí s jinými druhy, jak ukázal např. Watson (1996) na buku (*Fagus*), jehož opožděná migrace byla způsobena konkurencí jedle. I další paleoekologická data ukazují, že konkurence mezi rody *Alnus*, *Betula*, *Quercus* a *Pinus* poskytuje lepší vysvětlení pro sledovanou populační dynamiku než teplota vegetačního období nebo např. dostupnost dusíku během holocenního období v západní Evropě (Jeffers et al., 2014).

3.4 Modely druhové distribuce (SDM – species distribution modeling)

3.4.1 Co jsou SDM?

Modely druhové distribuce jsou numerické nástroje, které kombinují znalosti z ekologie a přírodních věd s novějšími poznatky ze statistiky a informačních technologií (Austin, 2007). Nejenže jsou užitečným nástrojem pro řešení praktických otázek v aplikované ekologii a biologii ochrany přírody, ale jsou také relevantní pro některé základní vědecké disciplíny (biogeografie, fylogeografie), a to díky ekologickým a evolučním teoriím, ze kterých vycházejí (Guisan et Thuiller, 2005).

Pracují s daty o pozorování výskytu nebo hojnosti daných organismů, které kombinují s odhady podmínek životního prostředí. V dnešní době jsou hojně využívány pro suchozemské, mořské i sladkovodní prostředí. SDM mohou být použity dvěma způsoby: k odhadování možné distribuce na nevzorkovaná místa s podobnými environmentálními podmínkami ve stejném časovém rámci nebo jako odhad výskytu do minulosti či budoucnosti (Elith et Leathwick, 2009). Tato práce se zabývá jak modelováním do potenciální současné krajiny, tak i do minulosti, konkrétně do posledního glaciálního maxima (LGM).

3.4.2 Modely historické distribuce druhů

Tradičně jediným zdrojem informací o historické distribuci druhů byly fosilní důkazy o přítomnosti organismů na daném místě a v daném čase. Tyto pozůstatky jsou ovšem často velmi vzácné a poskytují pouze neúplné informace o historických distribucích. Ačkoliv bývají tato data doplňována znalostmi z kladistiky, fylogeografie nebo fylogenetiky, mají tyto metody značná omezení (Svenning et al., 2011). Při studiu historické distribuce druhů přináší použití distribučních modelů vedle fosilních a genetických nálezů zcela nové možnosti. Doplnuje fosilní důkazy tím, že poskytuje a) kvantitativní a potenciálně vysoce účinné předpovědi historické distribuce organismů – to může sloužit nejen v teoretické rovině, ale také jako praktický nástroj pro určování nových paleontologických lokalit, b) statisticky formulované a testovatelné ekologické hypotézy týkající distribuce druhů nebo společenstev v minulosti a jejich dynamiky a c) statistické vyhodnocení rozsahu determinantů (Svenning et al., 2011).

Vzhledem k tomu, že SDM umožňují využívat stále se zvětšující množství dat o životním prostředí, jeho používání v posledních letech velmi narostlo. A neomezuje se jen na modely o distribuci druhů, ale také jiných taxonomických entit či ekosystémových typů, jako je např. tropický vlhký les ad. (např. Carnaval et Moritz, 2008).

Význam SDM odráží všeobecný nárůst studií, které kombinují SDM spolu s genetikou a paleobiologií a poskytují tak nové poznatky o kvartérní biogeografii, zejména o dopadech klimatických změn, jakými byly nástupy a ústupy dob ledových, na biogeografickou dynamiku, evoluční změny a současnou distribuci organismů (Elith et Leathwick, 2009).

3.4.3 Koncept ekologické niky

Navzdory stále se zlepšujícím metodám teoretická omezení zůstávají, a to zejména v případě, kdy ekologická teorie není plně integrována do modelovacího procesu (Austin, 2002; Huston, 2002). Pro správné pochopení distribučního modelování je třeba o výskytu druhů neuvažovat pouze v geografickém prostoru, tedy v rámci vzniklých predikčních map, ale také jako o prostoru environmentálním. Tento pojem má svůj základ v ekologickém pojetí niky.

Pro SDM je charakteristické, že vycházejí z hypotézy ekologické niky (Guisan et Zimmermann, 2000). Pro účely modelování se o ekologické nice uvažuje jako koncepci požadavků druhů na prostředí, které obývají. Pulliam (2000) dále rozlišuje mezi názory Grinella, tedy že druhy zaujímají všechna pro ně vhodná prostředí, tzv. fundamentální niku, a Hutchinsona, kde jsou druhy vyloučeny z části své fundamentální niky biotickými interakcemi, což vede ke vzniku realizované niky. Tu je možné v přírodě skutečně pozorovat. Pokud do modelů druhové distribuce nejsou zahrnuty parametry jako např. disperze či populační dynamika, SDM je založeno výhradně na předpokladu těchto dvou nikových konceptů. Nejčastějším zjednodušením používaným v literatuře týkající se SDM je konstatování, že pozorovaná distribuce je již omezena biotickými interakcemi a limitována zdroji. Jedná se tedy v podstatě o Hutchinsonovu realizovanou niku. Pouze při použití dat založených na pozorování *ex situ* (skleník, botanická zahrada) mohou druhy dosahovat své fundamentální niky (Austin, 2007).

Vhodným postulátem pro SDM je předpokládat, že modelovaný druh je se svým prostředím v rovnovážném stavu (Guisan et Theurillat, 2000). Objevují se ovšem i kritické úvahy o tom, do jaké míry je takovýto vztah možný a jak dlouho může dosažení rovnováhy trvat, např. po změně podmínek prostředí (Davis et al., 1998). Svenning et Skov (2004) počítali, jak některé evropské dřeviny naplňují své potenciální areály rozšíření. Na základě výpočtů došli k závěru, že mnohé z těchto druhů se stále zdají být kontrolovány distribučním omezením po postglaciální expanzi, a proto nemusí být v rovnováze se svým prostředím v plném rozsahu. Nicméně Svenning et Skov (2004) používali pouze velmi jednoduché bioklimatické modely za použití pouze 3 klimatických proměnných (průměrná denní teplota, minimální teplota a bilance vody) a ignorovali konkurenci a disperzi, proto je k upevnění této hypotézy potřeba ještě dalšího testování (Austin, 2007).

Obecně lze říci, že je důležité, aby nika byla definována na základě empirického pozorování jedinců, kteří se úspěšně reprodukují a podporují tak růst populace. Z biogeografických studií rostlin je známo, že většina pozorovaných jedinců nad rámec určitých klimatických prahů již nevykazuje sexuální reprodukci, pro účely SDM je proto vhodnější, aby takovíto jedinci nebyli pro sběr dat používáni, to je ale v terénní praxi velmi problematické (Austin, 2007).

3.4.4 Data pro SDM

Vstupními daty pro modely druhové distribuce bývají jednoduchá data o přítomnosti, přítomnosti/nepřítomnosti nebo pozorování o hojnosti druhů (Austin, 2007; Guisan et Thuiller, 2005; Graham et al., 2004). Dalšími daty, která vstupují do SDM, jsou environmentální prediktory, jež mohou na data o druzích vyvíjet přímé nebo nepřímé účinky (Austin, 2002). Prediktory musí být optimálně zvoleny, aby odrážely tři hlavní typy vlivů na distribuci druhů: a) omezující faktory (regulátory), tedy takové, které kontrolují druhovou ekofyziologii – teplota, voda, složení půdy, b) všechny typy disturbancí ovlivňující environmentální systémy (přírodní nebo vyvolané člověkem) a c) zdroje, tedy všechny složky, které mohou být asimilovány organismy – energie, voda (Guisan et Thuiller, 2005). Pro správný výběr environmentálních proměnných je třeba provést analýzy jejich citlivosti a vyloučit tak například takové proměnné, které jsou vzájemně propojeny s jinými. Tyto

analýzy by měly být prováděny společně s výběrem modelů (Alvarado-Serrano, 2014).

Důležitým teoretickým mechanismem, který je opomíjen ve většině případů SDM, jsou biotické interakce. Některé práce vycházejí z *Eltonian noise hypothesis*, tedy že biotické interakce neovlivňují druhovou distribuci ve velkých zeměpisných měřítkách. Araújo et al. (2014) testoval tuto hypotézu a souvislost mezi prostorovým rozlišením a kvalitou modelu nenašel. Také Atauchi et al. (2018) ve své práci o ptácích *Phytotoma raimondi* tuto hypotézu odmítá. Analýzy ukazují, že zahrnutí dalších prediktorových proměnných představujících například přítomnost a absenci známých konkurentů nebo potravních zdrojů může významně zvýšit prediktivní sílu modelů (Leathwick et Austin, 2001; Anderson et al., 2002; Araújo et al., 2014). Aby bylo zahrnutí biotických faktorů do modelů druhové distribuce funkční, musí splňovat předpoklad, že účinky biotických interakcí jsou konzistentní v celé studované oblasti (Anderson et al., 2017). Leathwick et Austin (2001) modelovaly distribuci stromů na Novém Zélandu, sílu těchto modelů významně zvýšily zahrnutím hustoty stromů rodu pabuk (*Nothofagus*), jako kompetičního faktoru. Araújo et al. (2014) také zvýšil sílu modelu přidáním biotických proměnných (potravních zdrojů) při modelování distribuce 11 druhů papoušků žijících v Cerrado. Tato zjištění ale neposkytují důkaz o tom, že pozorovaný kompetiční efekt skutečně vzniká v přírodě. Je stejně tak možné, že zahrnutí jiných druhů jako prediktorů by mohlo jednoduše poskytovat informace o fyzikálních podmínkách prostředí, které nejsou zahrnuty v ostatních deskriptorech o životním prostředí (Austin et Cunningham, 1981; Austin, 2007).

3.4.5 Modelovací nástroje

Při samotném modelování jsou data o environmentálních proměnných a data o výskytu druhů vložena do algoritmu, pomocí něhož jsou identifikovány podmínky vhodné pro výskyt druhů. Standardní postup je rozdělit data na dvě sady: jednu pro kalibraci modelu a jednu pro jeho validaci. Aby bylo možné poskytnout komplexní obraz o environmentálních podmínkách vhodných pro daný druh, je nutné hledat takové algoritmy, které jsou schopny zahrnout do svých výpočtů více environmentálních proměnných a zároveň vzájemné interakce mezi nimi (Elith et al., 2006). Volba konkrétního algoritmu pak závisí na charakteru vstupních dat a cíli

studie (algoritmy se liší například mezi kontinuální a diskrétní predikcí (Alvarado-Serrano, 2014). Ačkoliv pro výběr algoritmu neexistují jasná pravidla, jsou k dispozici obecné pokyny, jak při tomto rozhodování postupovat (viz Thuiller et al., 2003; Peterson et al., 2007; Elith et Graham, 2009).

Mezi často používanými algoritmy nalézáme jak statistické modely založené na přizpůsobení dat teoretickým vztahům mezi výskytem druhů a prostředím (např. GLM – *Generalized Linear Models* a GAMs – *Generalized Additive Models*), tak i přístupy založené na strojovém učení (např. Maxent/Phillips – *Maximum Entropy*). GAMs jsou ve velké míře využívány v SDM kvůli své silné statistické základně a schopnosti realisticky modelovat ekologické vztahy (Austin, 2002). GAMs používají neparametrické, datově definované „vyhlazovače“ pro přizpůsobení nelineárních funkcí, zatímco GLM vyhovují parametrickým výrazům. Díky větší flexibilitě jsou GAM schopny modelovat složitější tvary ekologické odpovědi než GLM (Yee et Mitchell, 1991).

Jedním z klíčových faktorů pro výběr správného algoritmu je přítomnost prezenčních a absenčních dat. Pakliže existují kvalitní, systematicky sesbíraná data nesoucí informace o přítomnosti i nepřítomnosti druhu, respektive o jejich hustotě, je vhodné zvolit regresivní metody, jakými jsou GLM či GAM (Elith et al., 2011). Získat data o absenci ale bývá problematické, protože je těžké odlišit skutečnou absenci od nedostatku informací, nebo je absence způsobena neekologickými faktory, které lze těžko zahrnout do procesu modelování (Varela et al., 2011). Nepřítomnost absenčních dat lze řešit začleněním tzv. pseudoabsencí, ty ale musí být používány s velkou opatrností, neboť mají velký vliv na konečné výsledky modelu (Lobo et al., 2010). S pseudoabsencemi pracuje například velmi populární a často využívaná metoda maximální entropie (Maxent); (Phillips et al., 2006; Phillips et Dudík, 2008). Maxent je univerzální strojová učební metoda s jednoduchou a přesnou matematickou formulací a má řadu aspektů, které ji činí vhodnou pro modelování distribuce druhů. Maxent odhaduje distribuci druhů tím, že najde distribuci maximální entropie s tím, že očekávaná hodnota každé environmentální proměnné (nebo její transformace a/nebo interakce) v rámci této odhadované distribuce odpovídá jejímu empirickému průměru (Phillips et al., 2006). Další problém, který s sebou používání absenčních dat přináší, je, že pakliže jsou tyto údaje o absenci promítány do různých časových rámců oddělenými mnoha

generacemi, v každém z nich se ukáže jiná realizovaná distribuce způsobená neenvironmentálními faktory, které zabraňují populaci udržet se na jinak vhodných stanovištích – i když tyto faktory mohou být použity pro daný časový úsek, neexistuje záruka, že stejně by působily i v jiném období (Varela et al., 2011). Z toho vyplývá, že při modelování historické distribuce druhů je dobré se vyhnout diskriminačním technikám, protože je pravděpodobné, že podhodnocují jejich potenciální distribuci (Jiménez-Valverde et al., 2013). Řešením je tedy použít algoritmus, který nevyžaduje oba typy těchto dat. Techniky SDM, které využívají data pouze o přítomnosti, vycházejí z odhadů rozptylu tolerance druhů a optimálních podmínek na základě vybraných environmentálních prediktorů. Jedním z algoritmů, který pracuje pouze s prezenčními daty, je BIOCLIM. Ten ze vstupních klimatických parametrů vytváří nové bioklimatické parametry, které určují tzv. klimatické obálky pro dané druhy. Klimatické obálky tvoří zpravidla vícerozměrný prostor, který je určen klimatickými proměnnými (Elith, 2006).

Pro dosažení kvalitních výsledků je dobré použít více algoritmů. Některé tyto modely byly implementovány do uživatelsky přívětivých softwarů, jakým je např. BIOMOD (Pearson, 2010). BIOMOD využívá různé techniky používané při statickém modelování pro poskytnutí prostorových předpovědí. Vypočítává pro každý druh a ve stejném balíčku čtyři nejpoužívanější techniky modelování, tj. generalizované lineární modely (GLM), generalizované aditivní modely (GAM), analýzu klasifikace a regresního stromu (CART) a umělé neuronové sítě (ANN); (Thuiller, 2003). Thuiller (2003) použil BIOMOD k modelování distribuce 61 evropských druhů stromů na základě klimatických veličin jako vysvětlujících proměnných. Obecně lze říci, že všechny metody modelování přinesly velmi dobrou shodu mezi pozorovanými a předpokládanými distribucemi. Relativní výkon jednotlivých modelů byl ale pro jednotlivé druhy odlišný, z toho tedy vyplývá, že pro modelování distribuce více druhů je třeba pro každý druh posoudit výsledky jednotlivých modelů zvlášť a na základě hodnotících metod a odborných znalostí se rozhodnout pro jednu z metod.

3.4.6 Omezení SDM

Je třeba si uvědomit, že pakliže vytváříme modely historické distribuce druhů, existuje celá řada faktorů, které brání vytvoření přesné predikce. Varela et al.

(2011) dokonce uvádí, že modelování do jiných časových jednotek je nekonzistentní a nedoporučuje k modelování historické distribuce používat diskriminační nebo korelační SDM techniky. Jediným spolehlivým zdrojem informací jsou podle něj fosilní data. Dá se říci, že modelováním získáváme jen místa potenciálně vhodná pro distribuci druhu v případě, že by neexistovala žádná omezení pro disperzi, lokální extinkce, kompetiční vyloučení nebo zkreslení studie (Jimenez-Valverde et al., 2008).

Jedno z omezení spočívá například v tom, že distribuce druhů nezávisí pouze na klimatických proměnných, jakými jsou teplota či srážky, ale také na koncentraci CO₂, jež byla během glaciálů výrazně nižší (Monin et al., 2001). Pro takovéto hodnoty neexistuje současná analogie, na základě které by bylo možné modely zpřesnit (Janská et al., 2017). Pakliže je v atmosféře nižší koncentrace CO₂, musí rostliny pro absorpci dostatečného množství CO₂ otevřít průduchy na delší dobu, čímž dochází k větším ztrátám vody prostřednictvím transpirace (Field et al., 1992). Z toho vyplývá, že v ekosystémech LGM, se stejnou humiditou jako dnes, se vyskytovala vegetace adaptovaná na sušší podmínky (Janská et al., 2017). Tento efekt může změnit také vztahy mezi rostlinami, jejich konkurenceschopnost a tím ovlivnit vegetační strukturu (Svenning et al., 2011). To může být důvodem, proč modely založené na paleoklimatických scénářích (např. Allen et al., 2010) mají tendenci předpovídat více lesních porostů, než je tomu v případě rekonstrukcí založených na palynologických datech (např. Binney et al., 2017).

K získání realistických výsledků je nezbytné, aby distribuce druhu byla v rovnováze s podmínkami prostředí (Nogués-Bravo et al., 2009). Dnes například víme, že mnoho druhů evropských dřevin se v této rovnováze nenachází (Svenning et Skov, 2004). Příčinou jejich omezeného rozptýlení byla pravděpodobně postledovcová omezení (Svenning et al., 2008b). Skrze biotické interakce ovlivňuje toto omezení také druhové bohatství dalších evropských taxonů (Araújo et al., 2008).

Klíčovým předpokladem pro modelování historické distribuce druhů je neměnná nika v průběhu studovaného období. Evoluce niky, respektive studovaného druhu, snižuje převoditelnost modelu do jiného časového rámce. V případě modelování do LGM jsou evoluční změny méně pravděpodobné, není ale vyloučeno, že by se nemohly vyskytnout (Bradshaw et al., 2006). Ke změnám v realizované nise

může dojít z různých důvodů, jakými jsou například změny biotických interakcí (včetně vlivu člověka); (Svenning et al., 2011). Příkladem může být studie endemické hyeny skvrnitě (*Crocuta crocuta*). Ačkoliv existují bohaté fosilní důkazy o její přítomnosti během pleistocénu v Evropě, ve výsledcích SDM vychází Evropa jako nevhodné stanoviště (Varela et al., 2009; 2010).

Dalším důležitým faktorem, který může ve vysoké míře ovlivnit hodnotu a přesnost výsledného modelu, je kvalita distribučních dat. Nicméně i za předpokladu, že máme nasbíraná přesná a správná data, existují skutečnosti, které mohou výsledky modelu zkreslit. Tak například záznamy, které se vyskytují na okrajích areálů výskytu druhů, mohou vést k významnému nadhodnocování potenciálních nik. Ačkoliv tyto záznamy představují pravdivá data, mohou vést k začlenění takových environmentálních hodnot, které charakterizují spíše okolní stanoviště (Soley-Guardia et al., 2014). M. Souley-Guardia (2016) testoval, zda toto nadhodnocení může být natolik velké, aby neodhalilo některé silné bariéry prostředí. V posledně zmíněné studii, zabývající se 4 skupinami hlodavců, byly všechny významné bariéry prostředí odhaleny, nicméně i tak se tento efekt projevil. Je tedy jasné, že k výsledkům SDM nelze přistupovat zcela nekriticky a je třeba hodnotit, zda jsou výsledky biologicky realistické, případně odhalit problematické okrajové zóny. To je ale v případě modelů do minulosti v podstatě nemožné.

3.4.7 Hodnocení výsledků SDM

Důležitou součástí SDM je posouzení přesnosti modelu, to může být provedeno různými způsoby (Liu et al., 2009; Jimenez-Valverde, 2012), podle použitého modelu a vstupních dat. Ověření přesnosti výsledků by mělo být prováděno pomocí několika alternativních měření na nezávislých datech (např. na pseudoreplikovaných oddílech dat); (Alvarado-Serrano et al., 2014). Další možnou variantou je ověření přesnosti výsledků pomocí historických dat. Pakliže ale nemůžeme výsledky testovat pomocí fosilního záznamu, což je časté, neboť fosilní data bývají často omezená, je těžké správnost výsledků ověřit (Svenning et al., 2011).

V literatuře týkající se SDM je široce rozšířeno hodnocení metodou AUC (*Area Under the ROC Curve*). Měří schopnost modelu rozlišovat mezi místy, kde je druh přítomen, oproti těm, kde chybí (Hanley et McNeil, 1982). AUC nabývá hodnot

od 0 do 1, kde skóre 1 znamená dokonalou diskriminaci, skóre 0,5 znamená předpověď, která není lepší než náhodný odhad, a hodnoty $< 0,5$ ukazují výkon horší než náhodný (Elith et al., 2006).

Tyto výsledky je však potřeba interpretovat s jistou opatrností, neboť toto hodnocení má i své nedostatky. Např. výpočet výsledků probíhá ze všech možných pravděpodobností, tedy i z extrémních pozic pravého a levého prostoru ROC. Ty jsou ale často spojeny s příliš vysokou mírou falešné presence a falešné absence (Baker et Pinsky, 2001).

Další významnou hodnotící statistikou je TSS (True Skill Statistic). TSS je definována jako průměr úspěšnosti čisté predikce pro oblasti presence a absence (Liu et al., 2009), jinak řečeno, počítá počet pravdivých a falešně pozitivních a pravdivých a falešně negativních. Její výhodou je, že nedochází ke zkreslení výsledků účinkem prevalence (Allouche et al., 2006). Na druhou stranu ale špatně pracuje s daty o vzácných výskytech (Doswell et al., 1990).

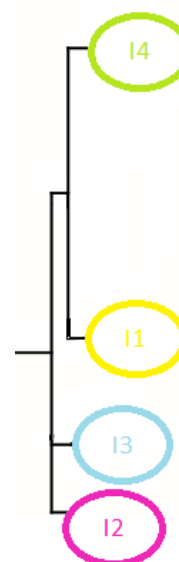
Je důležité si uvědomit, že kvalita modelu je úzce spjata s jeho zamýšlenou aplikací, a proto je tedy třeba hodnotit jednotlivé modely případ od případu.

4 Metodika

4.1 Molekulární data

Pro *A. incana* bylo použito členění podle Mandáka et al. (2016a). Ten, na základě analýzy variace cpDNA sekvencí, rozdělil druh na tři fylogenetické linie a jeden nezařazený haplotyp, který byl pro účely diplomové práce klasifikován jako samostatná skupina. Jednotlivé fylogenetické linie vykazují odlišná distribuční rozmezí. Analýza chloroplastové DNA ukázala podobné rozložení haplotypové rozmanitosti jako u jiných evropských druhů (King et Ferris, 1998; Havrdová et al., 2015), tedy že haplotypy soustředěné v jihovýchodní Evropě se významně liší od haplotypů nacházejících se ve zbytku Evropy.

Z fylogenetického pohledu se populace *A. incana* dělí na 3 hlavní linie. Z toho jednu větev tvoří samostatný haplotyp Balkánského poloostrova I2, další linie je zastoupena skupinou I3, vyskytující se na jihu Balkánského poloostrova a poslední linie pak shlukuje rumunskou skupinu I1 a nejběžnější linii I4. Na obrázku č. 1 je zobrazeno zjednodušené schéma fylogenetických vztahů mezi jednotlivými haplotypy. Linie I4, zastoupena především jedním, nejběžnějším typem haplotypu, je široce rozšířena po celé jižní, střední, severní a částečně i východní Evropě, ale v jihovýchodní Evropě je poměrně vzácná. Fylogenetické linie I3 nacházíme na jihu Balkánského poloostrova a I1 zejména na území Rumunska. Samostatný haplotyp I2 je rozšířen především ve středu Balkánského poloostrova (viz obrázek č. 3).

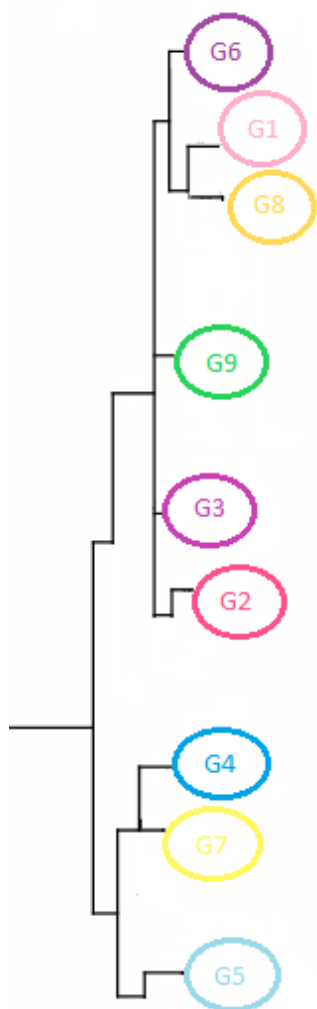


Obrázek 1 Zjednodušené schéma fylogenetických vztahů mezi jednotlivými haplotypy *A. incana*.

Podle analýzy v BEAST byl čas divergence mezi liniemi I3 a I4 + I1 odhadnut na 2 219 000 B. P. (95% CI), a mezi liniemi I4 a I1 na 1 573 000 B. P. (95% CI). (Mandák et al., 2016a).

A. glutinosa byla podle Havrdové et al. (2015) rozdělena na 9 fylogenetických linií, také na základě analýzy cpDNA. I zde fylogenetické linie vykazují silnou geografickou strukturu. Pro jižní Evropu je charakteristická vysoká

variace cpDNA a velké množství odlišných fylogenetických linií. Čtyři z těchto skupin patří do populace tetraploidů, a to populace v Maroku (G8), na Pyrenejském poloostrově (G1) a na západě Balkánského poloostrova (G7, G5). Další linie nacházíme v Rumunsku (G3), Bulharsku (G4), v Malé Asii (G2) a v mediteránu (G6) - tato skupina spojuje populace v jižní Itálii a na Korsice s populacemi v severním Tunisku a Alžírsku. Poslední a jediná diploidní linie pokrývá zbytek Evropy (G9), je tvořena z 69% pouze jedním haplotypem.



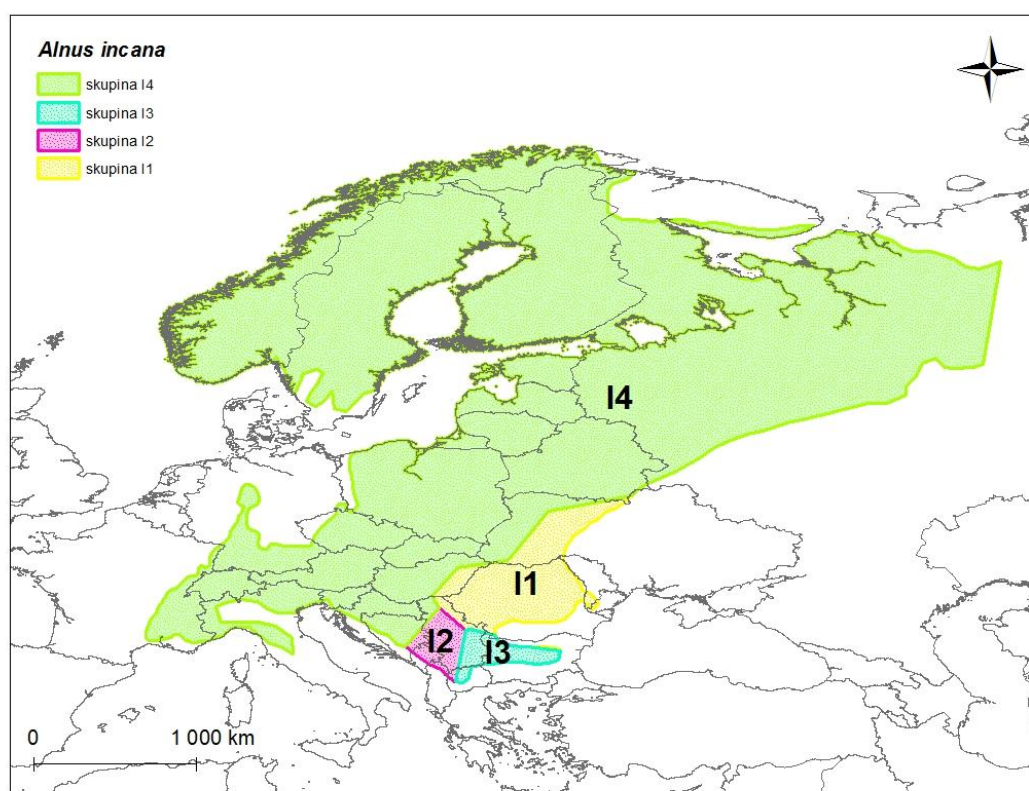
Evropské populace *A. glutinosa* se na dělí na dvě hlavní linie. První zahrnuje populace Bulharska (G4) a Balkánského poloostrova (G7, G5), druhá pak ty zbylé. Populace Maroka (G8), mediteránu (G6) a Pyrenejského poloostrova (G1) se shlukují do jednoho klastru, zatímco populace Malé Asie (G2), Rumunska (G3) a zbytku Evropy (G9) se v této linii vyskytují samostatně. Na obrázku č. 2 je zobrazeno zjednodušené schéma fylogenetických vztahů mezi jednotlivými haplotypy.

Obrázek 2 Zjednodušené schéma fylogenetických vztahů mezi jednotlivými haplotypy *A. glutinosa*.

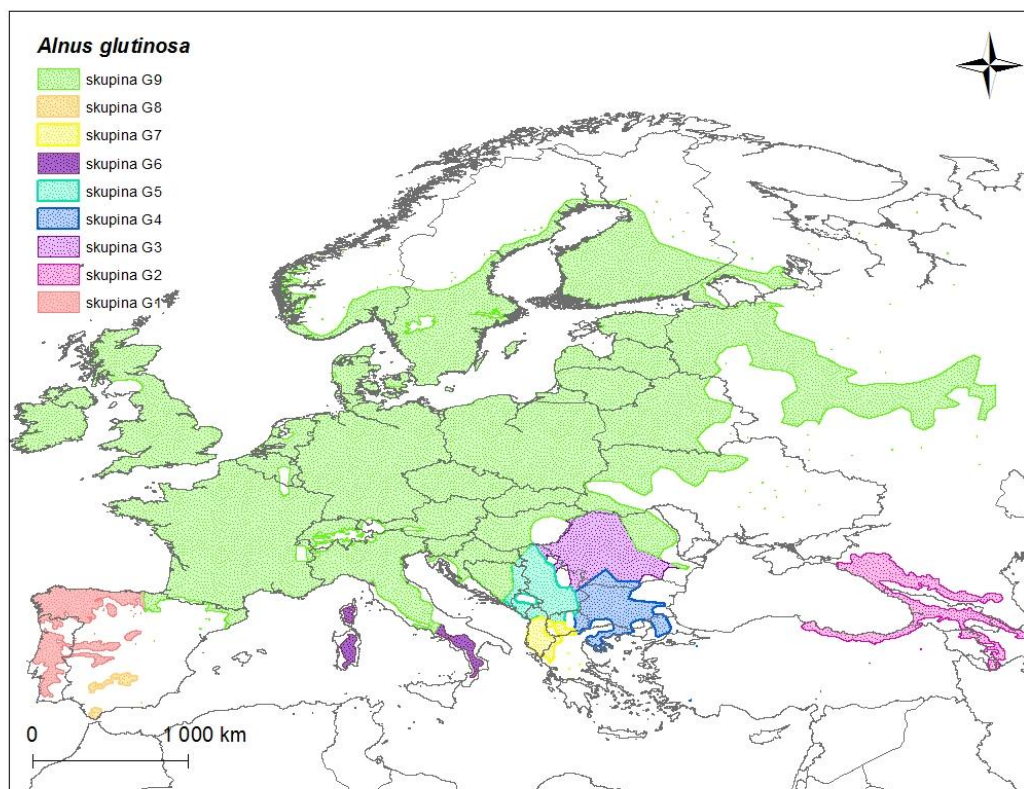
4.2 Mapové vrstvy

Na bodové mapě s výskytem jednotlivých haplotypů (převzato od Mandáka et al. (2016a) a Havrdové et al. (2015)) byly pro jednotlivé body spočítány Thissenovy polygony a na jejich základě byly vytvořeny samostatné polygony pro každou ze skupin. Ty pak byly oříznuty vrstvou areálu rozšíření jednotlivých druhů (obr. 3 a 4).

Pro vyjádření primárního areálu byla použita data ze dvou zdrojů. Pro *A. glutinosa* z European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN: http://www.euforgen.org/distribution_maps.html) v kombinaci s European Atlas of Forest Tree Species (Houston Durrant et al., 2016). Tyto dva zdroje se víceméně shodují, pouze ve výskytu na území Ruska jsou data mírně odlišná, pravděpodobně z důvodů absence některých dat. Pro *A. incana* jsou zdroje omezené, proto byl použit pouze European Atlas of Forest Tree Species (Houston Durrant et al., 2016).



Obrázek 3 Areály výskytu jednotlivých fylogenetických linií *A. incana*, vytvořené průnikem bodového rozšíření fylogenetických linií a areálu rozšíření celého druhu.



Obrázek 4 Areály výskytu jednotlivých fylogenetických linií *A. glutinosa*, vytvořené průnikem bodového rozšíření fylogenetických linií a areálu rozšíření celého druhu.

4.3 Bioklimatická data

Bioklimatické proměnné byly použity v rozlišení 2,5 min (cca 4 km) z dat dostupných v databázi WorldClim (Hijmans et al., 2005). Tyto datové vrstvy byly vytvořeny pomocí interpolace průměrných měsíčních dat meteorologických stanic, jsou v nich zahrnuty měsíční úhrny srážek a jejich průměr, minimální a maximální teplota a 19 odvozených bioklimatických proměnných. Data reprezentují období mezi roky 1950 – 2000 (Hijmans, 2005).

Dále byla použita data simulující poslední glaciální maximum (cca 22 000 let) (Hijmans, 2005). Pro projekci byly vybrány globální klimatické modely MIROC (Model for Interdisciplinary Research on Climate; Hasumi et Emori, 2004) a CCSM (Community Climate System Model; Collins et al., 2006).

Podle Mandáka et al. (2016a) bylo vybráno 9 biologicky relevantních a vzájemně relativně nekorelovaných ($r < 0.7$) bioproměnných:

BIO1 = Roční průměrná teplota

BIO4 = Sezónní teplota (standardní odchylka *100)

BIO6 = Min teplota nechladnějšího měsíce

BIO8 = Průměrná teplota nejvlhčejšího čtvrtletí

BIO10 = Průměrná teplota nejteplejšího čtvrtletí

BIO11 = Průměrná teplota nejchladnějšího čtvrtletí

BIO12 = Roční úhrn srážek

BIO15 = Sezónní srážky (koeficient variace)

BIO18 = Úhrn srážek v nejteplejším čtvrtletí

4.4 Modely druhové distribuce

Pro kalibraci modelů byly použity 3 různé statistické metody: *Generalized Boosted Regression Models* (GBM; Ridgeway, 2017), *Random Forest* (RF; Breiman, 2001) a MaxEnt. Phillips (Phillips et al., 2006). Podle Araújo et New (2007) je použití několika statistických metod jako celku silnějším přístupem než použití pouze jednoho vybraného modelu. Všechny modely byly zpracovány pomocí algoritmu BIOMOD (Thuiller et al., 2009) za použití balíčku „biomod2“ v prostředí statistického softwaru R (R Development Core Team, 2013). Metrikou pro hodnocení přesnosti modelu byly AUC (Area Under the ROC Curve), TSS (True Skill Statistic), ROC (Receiver Operating Characteristic). Pro tvorbu modelů byla zvolena křížová validace s 10 opakováními. Výsledky modelování, založené na současných klimatických podmínkách a na podmínkách posledního glaciálního maxima (MIROC a CSSM), byly převedeny na binární mapy s daty o prezenci/absenci a rastrové vrstvy s hodnotami od 0 do 1000 zobrazující míru vhodnosti prostředí. Pro další analýzy byly používány především binární mapy optimalizované TSS hodnotami- ty počítají počet pravdivých a falešně pozitivních a pravdivých a falešně negativních.

Podkladem pro další analýzy tedy bylo 10 mapových vrstev u každé projekce pro *A. glutinosa* (9 modelů pro jednotlivé fylogenetické linie a 1 na úrovni celého druhu) a 5 mapových vrstev pro *A. incana* (4 modely pro jednotlivé fylogenetické linie a 1 na úrovni celého druhu).

4.5 Geografický překryv nik

Pro zobrazení překryvu jednotlivých potenciálních nik byly vytvořeny mapy zobrazující překryv klimaticky vhodných areálů pro jednotlivé fylogenetické větve. Pro *A. glutinosa* mohou nabývat hodnot od nuly (areál není/nebyl potenciálně vhodný pro žádnou z fylogenetických větví) až po 9 (areál je/byl potenciálně vhodný pro všechny fylogenetické větve). Pro *A. incana* mohou nabývat hodnot od nuly (areál není/nebyl potenciálně vhodný pro žádnou z fylogenetických větví) až po 4 (areál je/byl potenciálně vhodný pro všechny fylogenetické větve).

4.6 Projekce modelu pro celý druh

Jako protíváha k projekcím pro jednotlivé molekulárně definované skupiny, byly vytvořeny také modely pro celý druh. Tyto modely byly vzájemně porovnány ve výsledných mapách, které obsahují data o a) shodě v projekci klimaticky vhodných oblastí b) shodě v projekci klimaticky nevhodných oblastí.

4.7 Analýza fylogenetických, geografických a klimatických vzdáleností

K objasnění účinků geografických a environmentálních procesů, které vedly k rozrůznění mezi fylogenetickými liniemi, byly analyzovány jednotlivé vzdálenosti:

Na základě dat získaných z prací Havrdové et al. (2015) o genetické rozmanitosti *A. glutinosa* a z fylogeografické studie o *A. incana* od Mandáka et al. (2016) byly zjištěny fylogenetické vzdálenosti mezi jednotlivými molekulárně definovanými skupinami.

Geografická vzdálenost mezi jednotlivými skupinami byla zjišťována v prostředí ArcGIS a je dána hodnotou (v km) od geometrického středu areálu (jako jeho reprezentativní pozice) dané skupiny ke středu areálu druhé. Vzdálenosti byly určovány metodou vážené vzdálenosti - aby se zabránilo zkreslení snadným šířením přes Středozemní a Jadranské moře, byly tyto vzdálenosti váženy jako stonásobně větší.

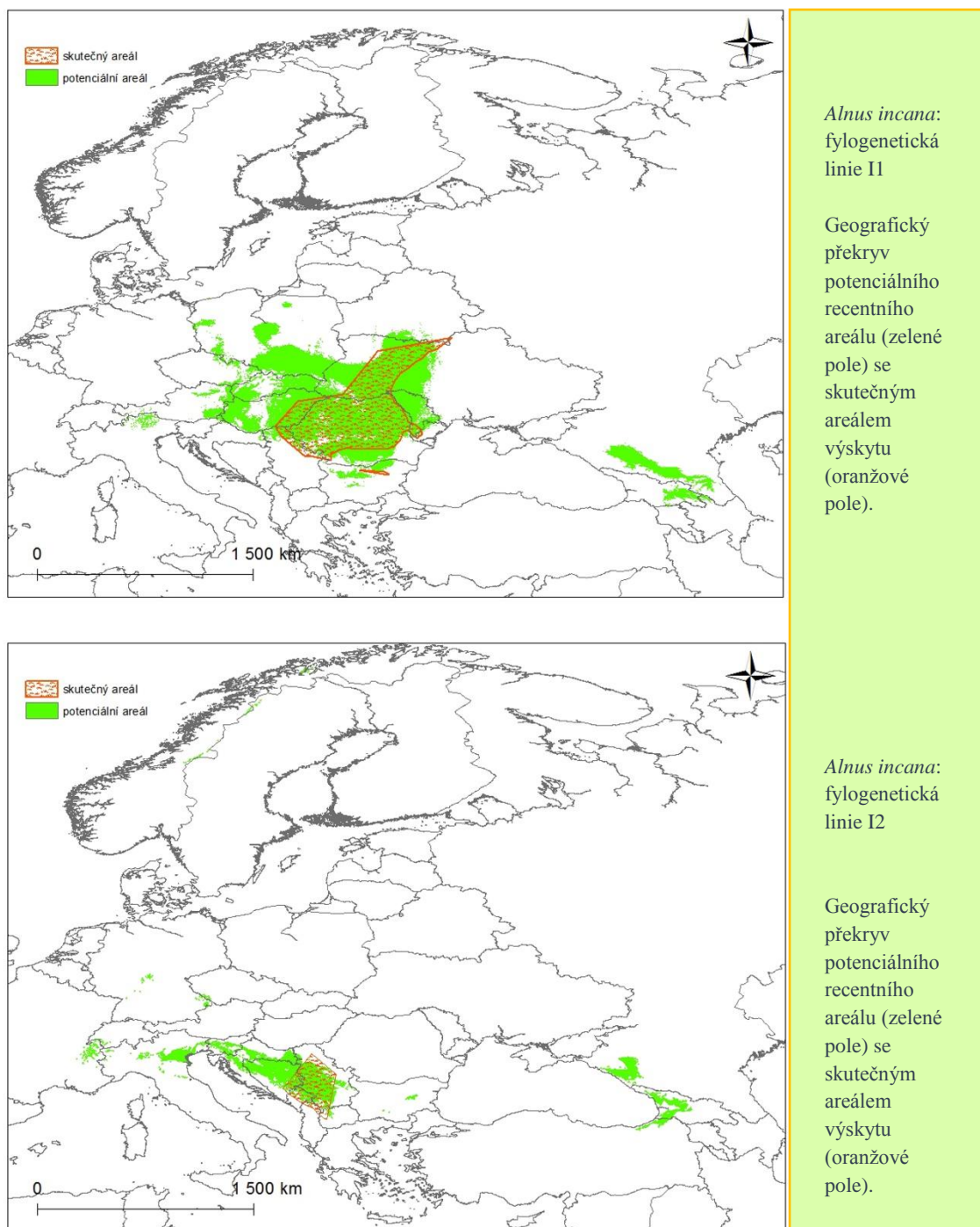
K výpočtu klimatických vzdáleností byly použity bioproměnné, které při distribučním modelování vycházely jako ty, které nejvíce ovlivňují výsledné modely. Pro jejich určení byl proveden test variance pro každý vytvořený model. Bioproměnné, které v testech vycházely jako relativně nejvýznamnější proměnné, byly pro jednotlivé areály zprůměrovány a na základě euklidovské vzdálenosti mezi nimi byly stanoveny klimatické vzdálenosti mezi jednotlivými skupinami.

Pro výše uvedené vzdálenosti byly vytvořeny distanční matice použité pro další analýzu. Hodnoty v těchto maticích nejsou nezávislé, proto byl použit multi.mantel test, který koriguje dílčí hodnoty jednotlivých matic. K vysvětlení fylogenetické vzdálenosti prostřednictvím geografické a klimatické vzdálenosti mezi jednotlivými větvemi byl použit příkaz „multi.mantel“ v balíčku „phytools“. Počet permutací byl nastaven na $n=9999$.

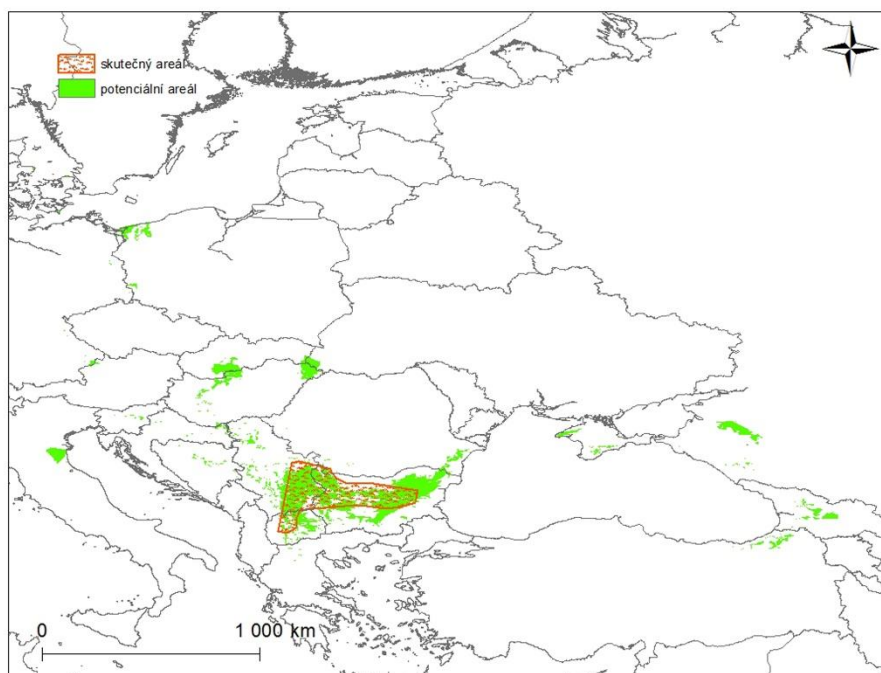
K oddělení vlivu jednotlivých proměnných (geografické a klimatické vzdálenosti) na fylogenetické vztahy byl použit mantelův test příkazem „mantel.rtest“ v balíčku „ade4.“ Počet permutací byl nastaven na $n=9999$.

5 Výsledky

5.1 Zobrazení překryvu jednotlivých areálů s jejich potenciálními areály:

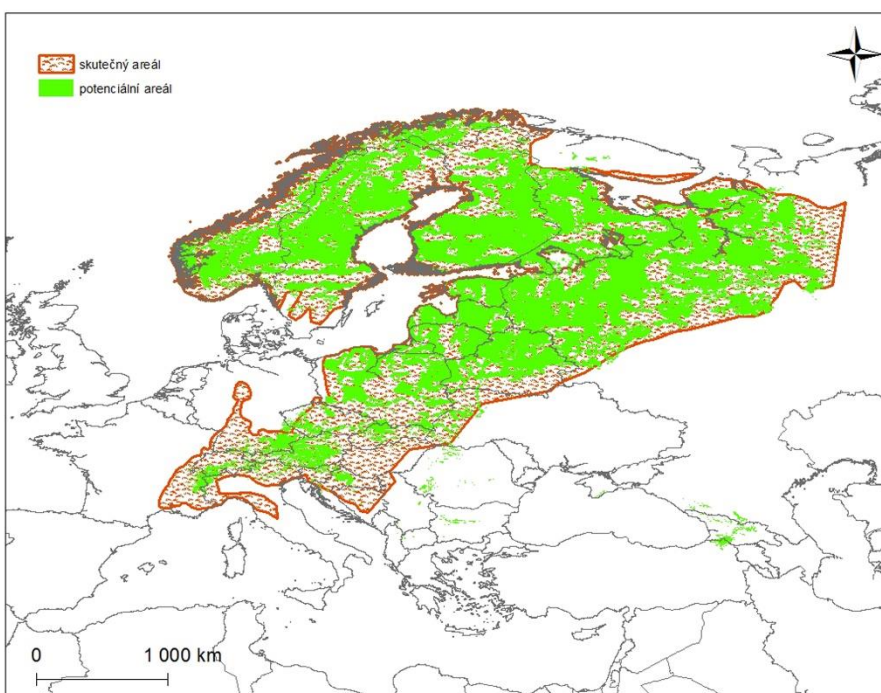


Obrázek 5 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin I1 a I2



Alnus incana:
fylogenetická
linie I3

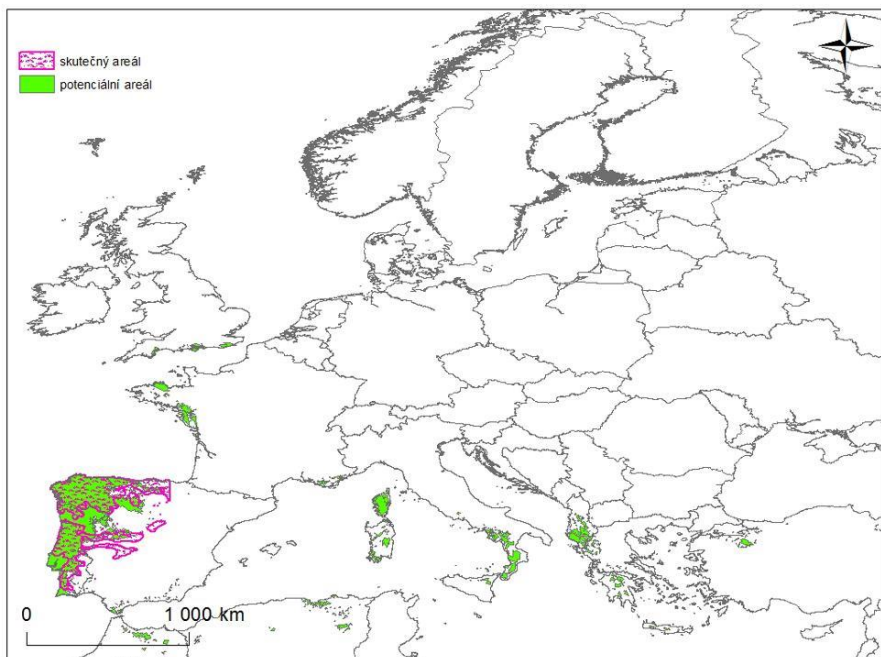
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(oranžové
pole).



Alnus incana:
fylogenetická
linie I4

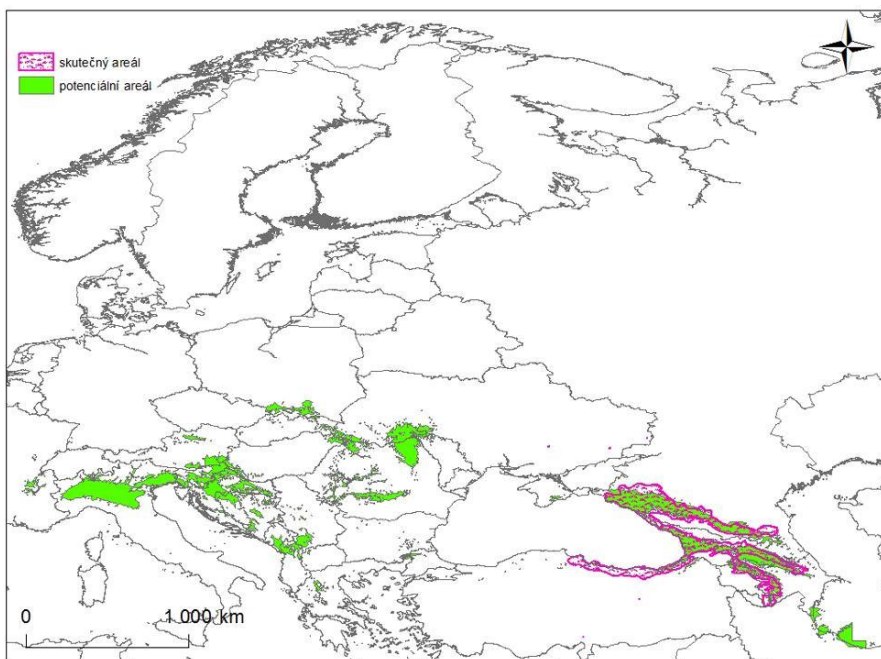
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(oranžové
pole).

Obrázek 6 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin I3 a I4



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G1

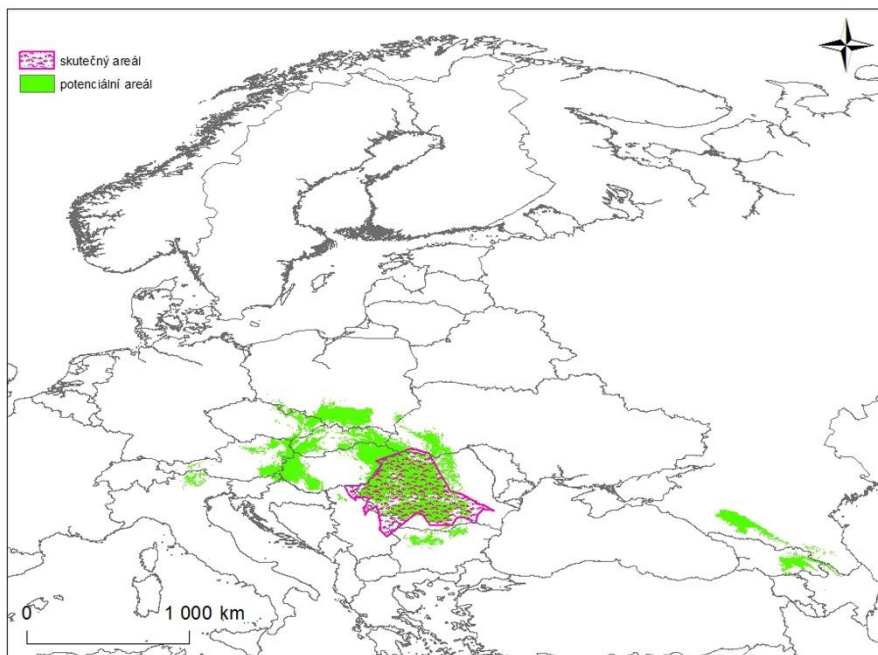
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G2

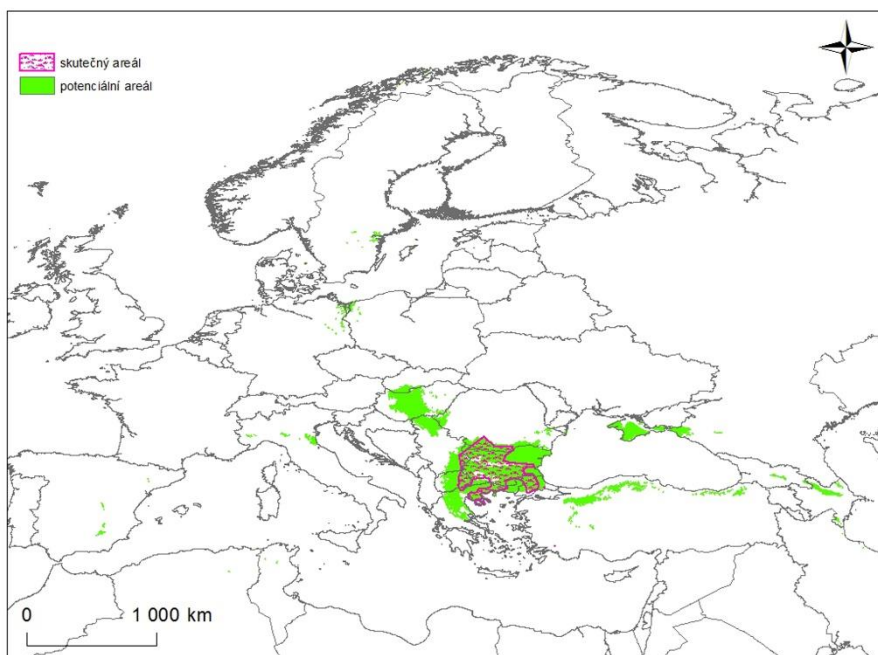
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).

Obrázek 7 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin G1 a G2



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G3

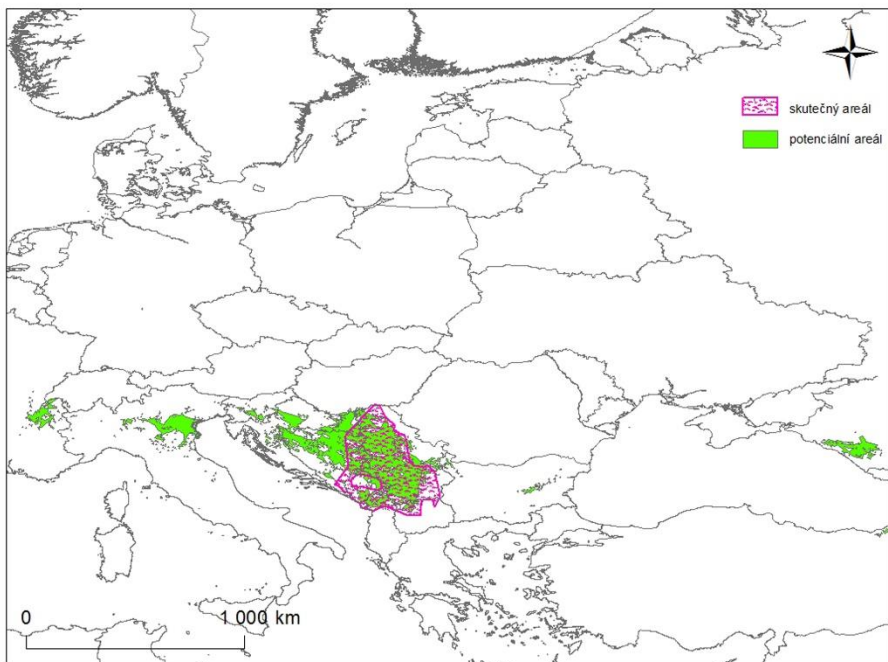
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G4

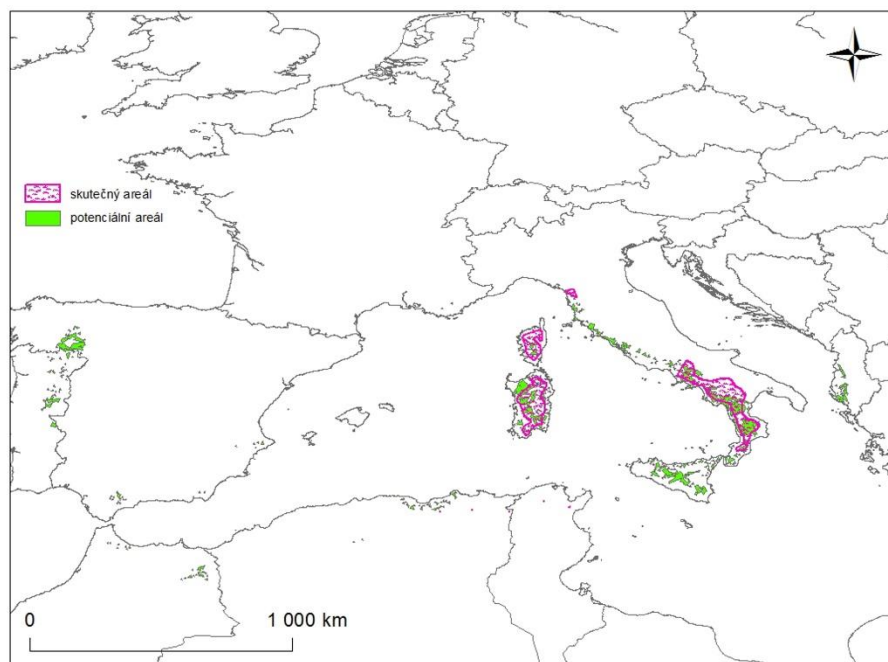
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).

Obrázek 8 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin G3 a G4



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G5

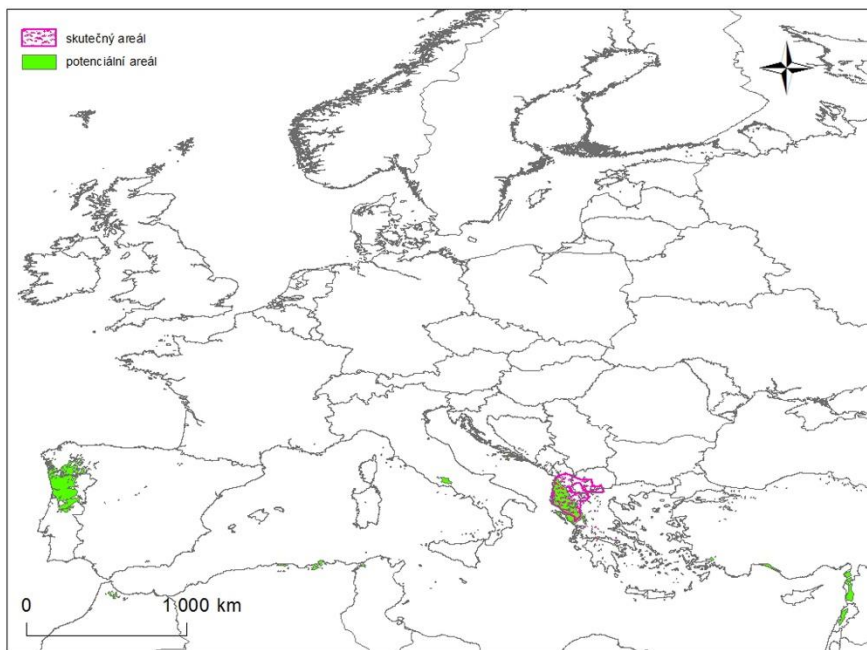
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G6

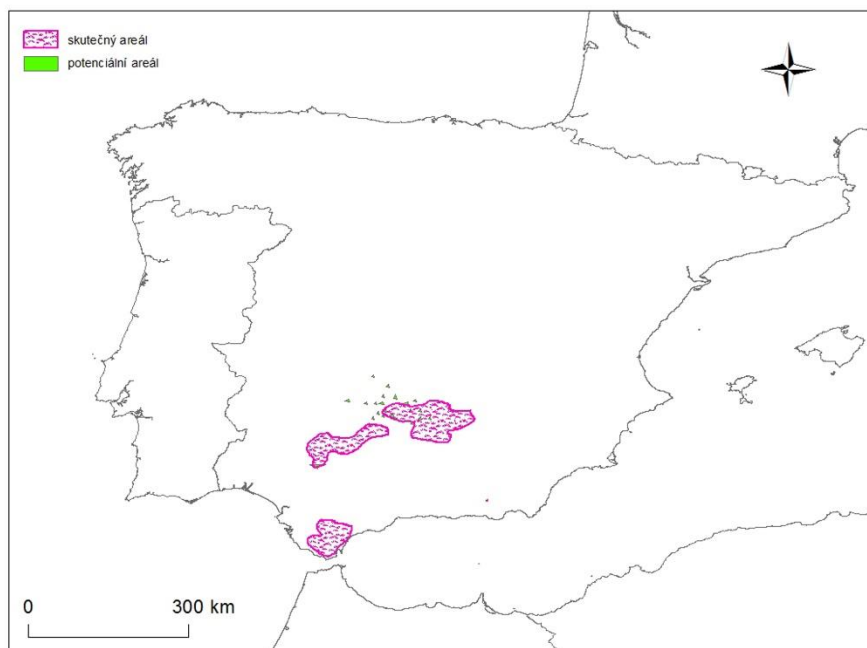
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).

Obrázek 9 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin G5 a G6



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G7

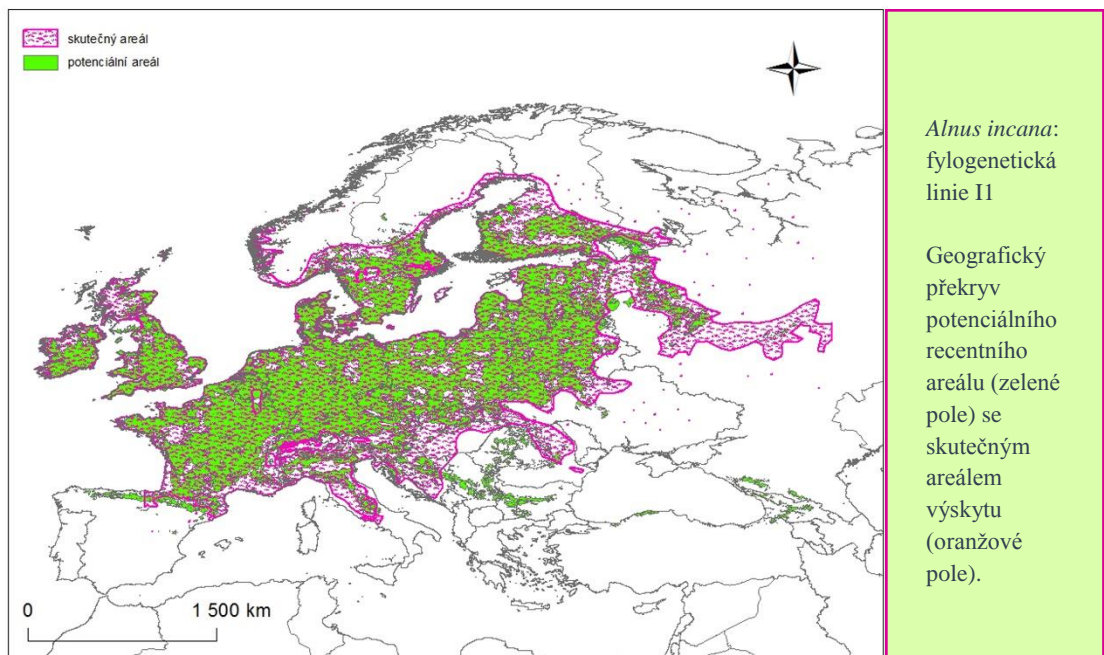
Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).



Alnus glutinosa:
fylogenetická
linie G8

Geografický
překryv
potenciálního
recentního
areálu (zelené
pole) se
skutečným
areálem
výskytu
(růžové pole).

Obrázek 10 Geografický překryv potenciálních a skutečných areálů u skupin G7 a G8

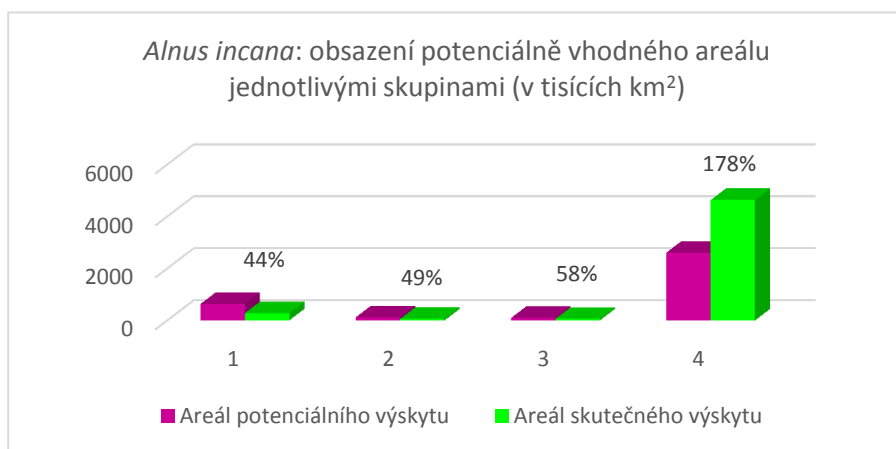


Obrázek 11 Geografický překryv potenciálního a skutečného areálu u skupiny G9

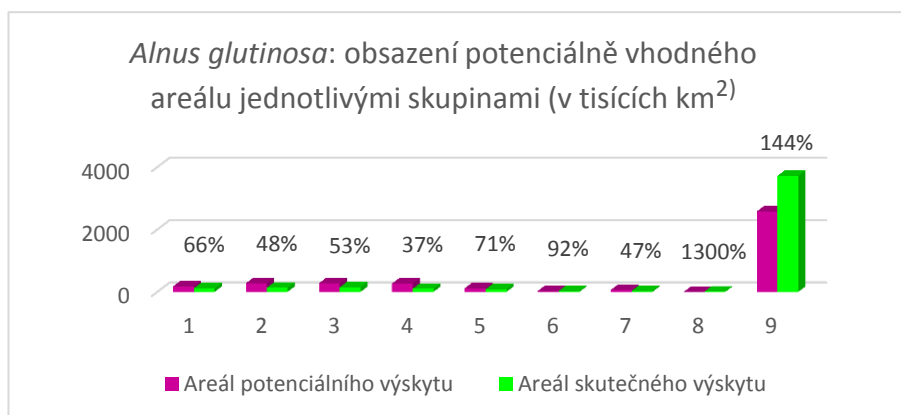
5.2 Do jaké míry jednotlivé skupiny naplňují svůj recentní potenciální areál? Chovají se skupiny jinak v severní a jižní části Evropy?

Areály vymodelované jako potenciálně vhodné pro výskyt jednotlivých fylogenetických linií zaujímají určitou rozlohu (v km²). Tato hodnota je do určité míry naplněna velikostí skutečného areálu výskytu. Na obrázku č. 12 (pro *A. incana*) a č. 13 (pro *A. glutinosa*) je zobrazeno procentuální zastoupení velikosti skutečného areálu k areálu potenciálnímu. U obou druhů můžeme pozorovat podobný trend, kdy skutečný areál výskytu u severně položených haplotypů výrazně převyšuje areál potenciálně vhodných oblastí. Liší se tak od haplotypů, které obývají jižněji položené oblasti. Od výsledků se odchyluje také areál G8, i přes sílu testu – AUC: 0.9721, zde vychází velmi malý potenciálně vhodný areál.

Geografické překryvy těchto areálů jsou zobrazeny na obrázcích č. 5-11.



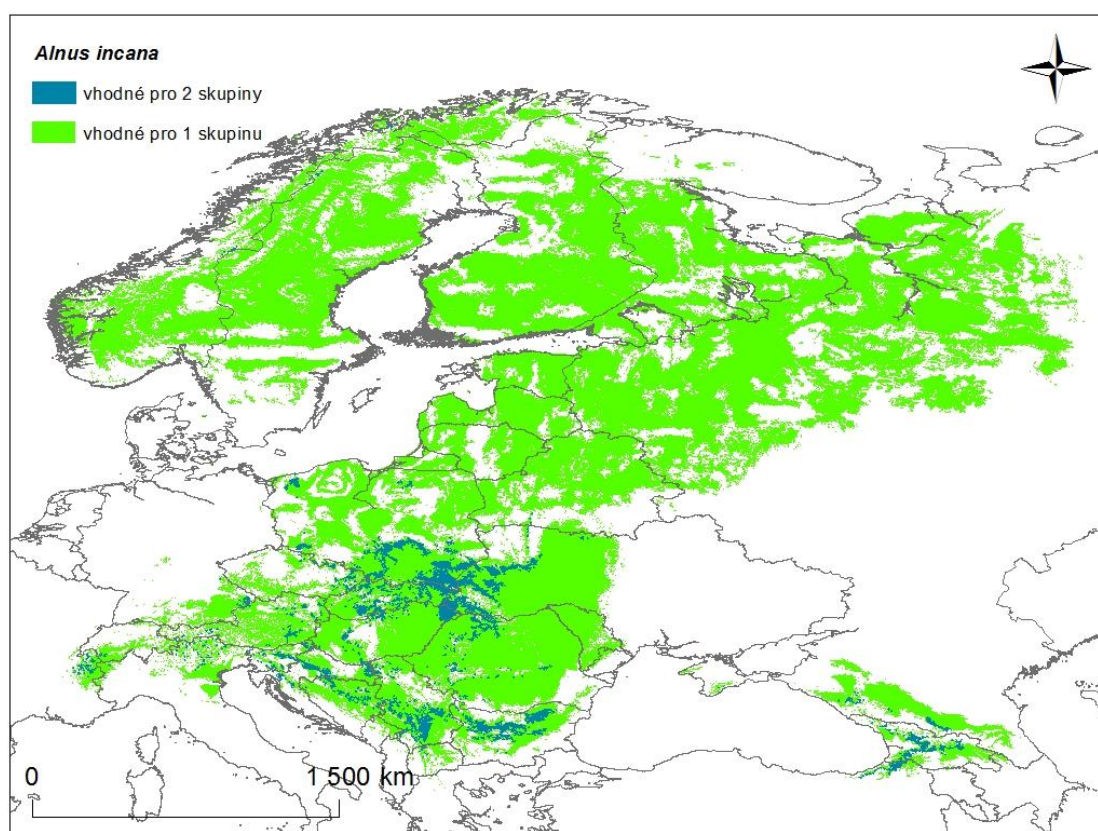
Obrázek 12 *Alnus incana*: Obsazení potenciálně vhodného areálu jednotlivými fylogenetickými liniemi. Fialové sloupce znázorňují velikost modelovaného klimaticky vhodného areálu a zelené sloupce velikost skutečného areálu výskytu (v tisících km²).



Obrázek 13 *Alnus glutinosa*: Obsazení potenciálně vhodného areálu jednotlivými fylogenetickými liniemi, Fialové sloupce znázorňují velikost modelovaného klimaticky vhodného areálu a zelené sloupce velikost skutečného areálu výskytu (v tisících km²).

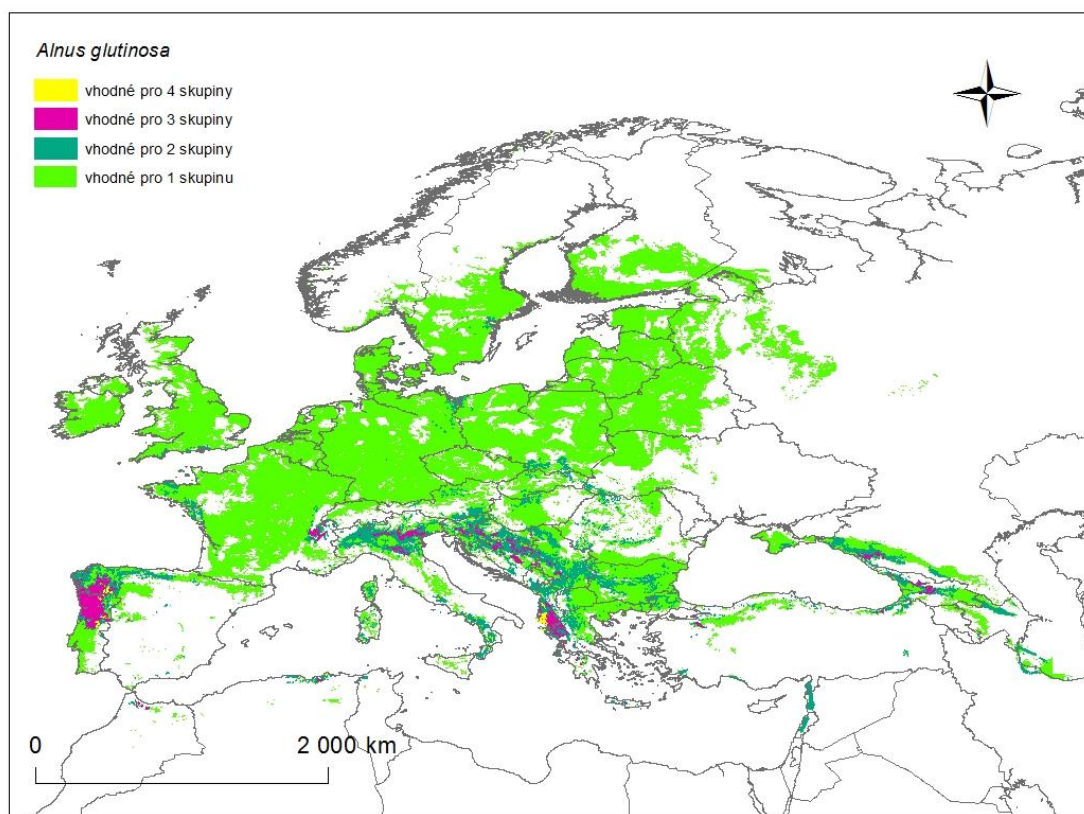
5.3 Jak se překrývají jednotlivé potenciální areály?

Geografický překryv jednotlivých vymodelovaných nik je nízký. Z celkového areálu vhodného pro *A. incana* bylo 79,2% plochy vhodných pouze pro jednu z fylogenetických linií a 20,8% pro dvě z nich. Žádná část areálu není vhodná pro více jak dvě fylogenetické linie. Největší plochu vhodnou pro dvě fylogenetické linie tvoří překryv areálů nejběžnějšího haplotypu střední a severní Evropy s rumunskou skupinou nacházející se na rozmezí Slovenska, Ukrajiny a Polska. Další významnou plochu tvoří překryv areálů skupin Balkánského poloostrova rozprostírající se především na území Srbska. Na území Chorvatska se nachází malé území vhodné pro skupiny Balkánského poloostrova a haplotypu střední a severní Evropy. Z Bulharska na Slovensko se táhne přerušovaný pás vhodných území pro skupiny Rumunska a jihu Balkánského poloostrova (obr. 14).



Obrázek 14 Geografický překryv projekcí pro jednotlivé fylogenetické linie *A. incana*, hodnota vhodnosti udává počet fylogenetických linií, pro které je znázorněna oblast klimaticky vhodná. Žádná oblast není vhodná pro více než 2 fylogenetické linie.

Pro *A. glutinosa* je míra překryvu ještě nižší než pro *A. incana*. Z celkové plochy vymodelovaných potenciálních areálů je 5,8% plochy vhodných pro 2 skupiny, 1,1% pro 3 skupiny a 0,05% pro 4 skupiny. Žádná část areálu není vhodná pro více jak 4 fylogenetické linie. Největší areál, vhodný pro 3 fylogenetické linie, se nachází v severní polovině Portugalska a je tvořen překryvy areálů Pyrenejského poloostrova, Balkánského poloostrova a Rumunska. Areál vhodný pro čtyři fylogenetické linie je tvořen překryvem skupin Pyrenejského poloostrova, mediteránu, Rumunska a Balkánského poloostrova a nachází se v jihovýchodní části Albánie, další část tohoto areálu je položena v severním cípu Portugalska. U *A. glutinosa* můžeme pozorovat, že místa s vyšší potenciální diverzitou se do jisté míry protínají s evropskými horskými pásmy (viz obr. 15).

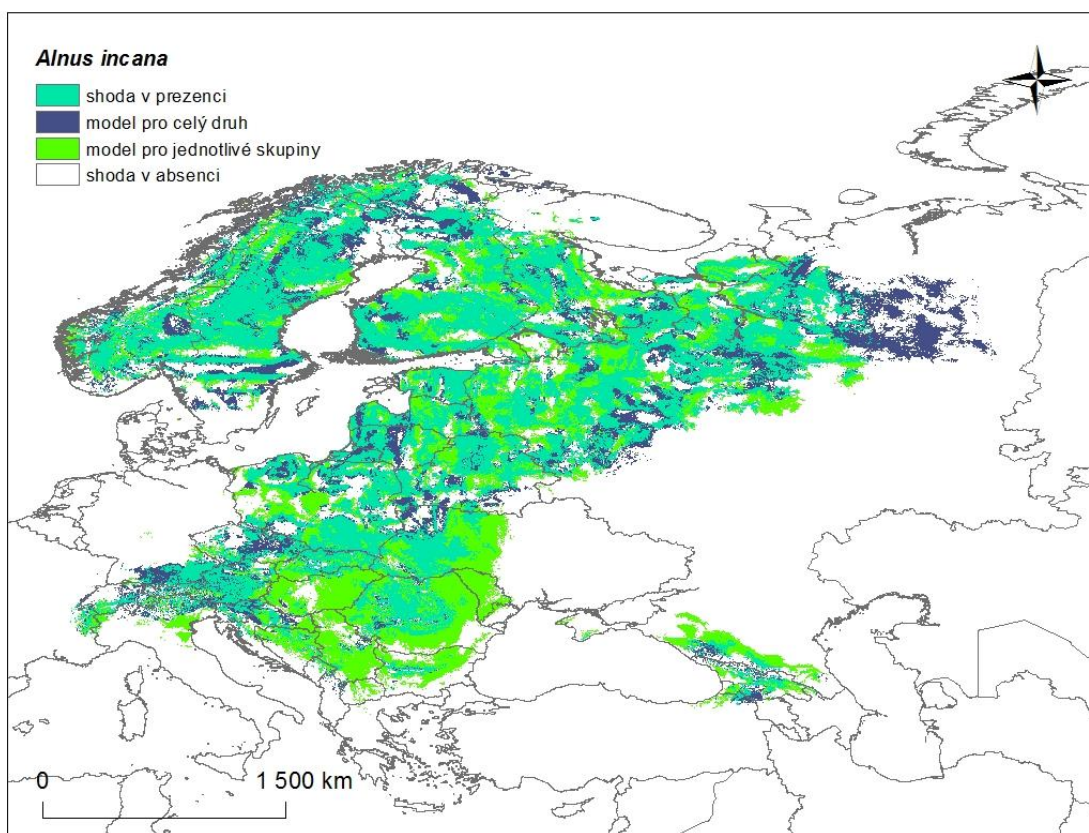


Obrázek 15 Geografický překryv projekcí pro jednotlivé fylogenetické linie *A. glutinosa*, hodnota vhodnosti udává počet fylogenetických linií, pro které je znázorněná oblast klimaticky vhodná. Žádná oblast není vhodná pro více než 4 fylogenetické linie.

5.4 Jak korelují modely pro jednotlivé větve s modely pro celý druh?

Přesnost predikčních modelů byla určována na základě hodnoty AUC. Modely vyhodnocované individuálně, pro každou z fylogenetických linií, dosahovaly vyšších hodnot AUC než modely pro celý druh. Pro *A. incana* jsou hodnoty AUC v rozmezí od 0,8257 u skupiny I4 až po 0,9729 u skupiny I1. Průměrná hodnota pro všechny jednotlivé modely je 0,9324. Podle Manela et al (2001) lze hodnoty nad 0,9 považovat za excelentní s vysokou věrohodností predikce. Hodnota AUC pro celý druh dosahuje hodnoty 0,8055. Hodnoty od 0,7 po 0,9 lze podle Manela et al. (2001) považovat za střední až dobrou predikci modelu. Hodnotíme-li přesnost modelu na základě hodnoty AUC, můžeme tedy říci, že vztah mezi distribucí *A. incana* a klimatickými proměnnými je lépe zachycen v modelech pro samostatné genetické skupiny, než v modelu pro celý druh.

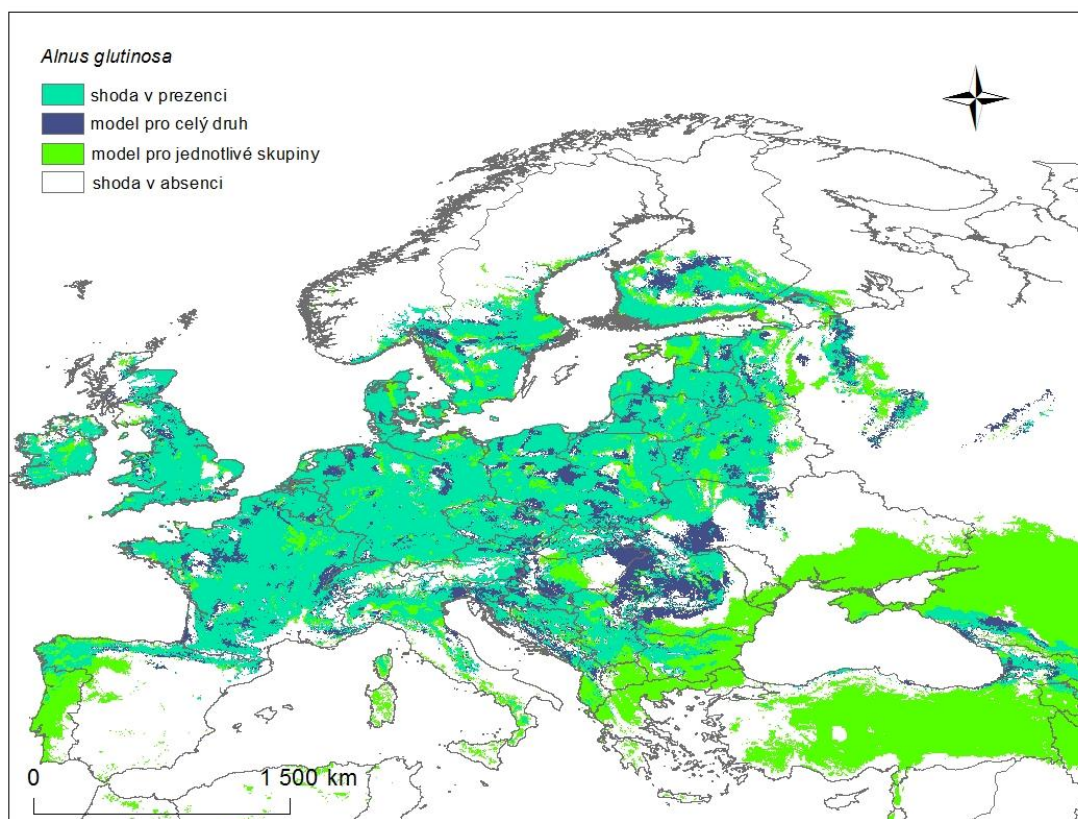
Rozdíly mezi jednotlivými modely jsou znázorněny na obrázku č. 16. Areál vymodelovaný pro jednotlivé skupiny zaujímá celkově větší plochu, než areál modelu vytvořený pro celý druh.



Obrázek 16 Srovnání projekcí modelu na úrovni druhu a modelů pro jednotlivé fylogenetické linie *A. glutinosa*. Rozlišujeme 4 možné oblasti: shoda v prezenci, shoda v absenci, potenciální vhodnost pouze pro celý druh a potenciální vhodnost pouze pro některou, respektive některé z fylogenetických linií.

Pro *A. glutinosa* nabývalo AUC hodnot od 0,8546 u skupiny G9 až po 0,9829 u skupiny G1. Průměrná hodnota AUC pro všechny jednotlivé modely činí 0,9613. Hodnota AUC pro model celého druhu činí 0,8295. Stejně jako u *A. incana* lze tedy říci, že vztah mezi distribucí a klimatickými poměry je lépe vyjádřen v modelech pro samostatné genetické skupiny.

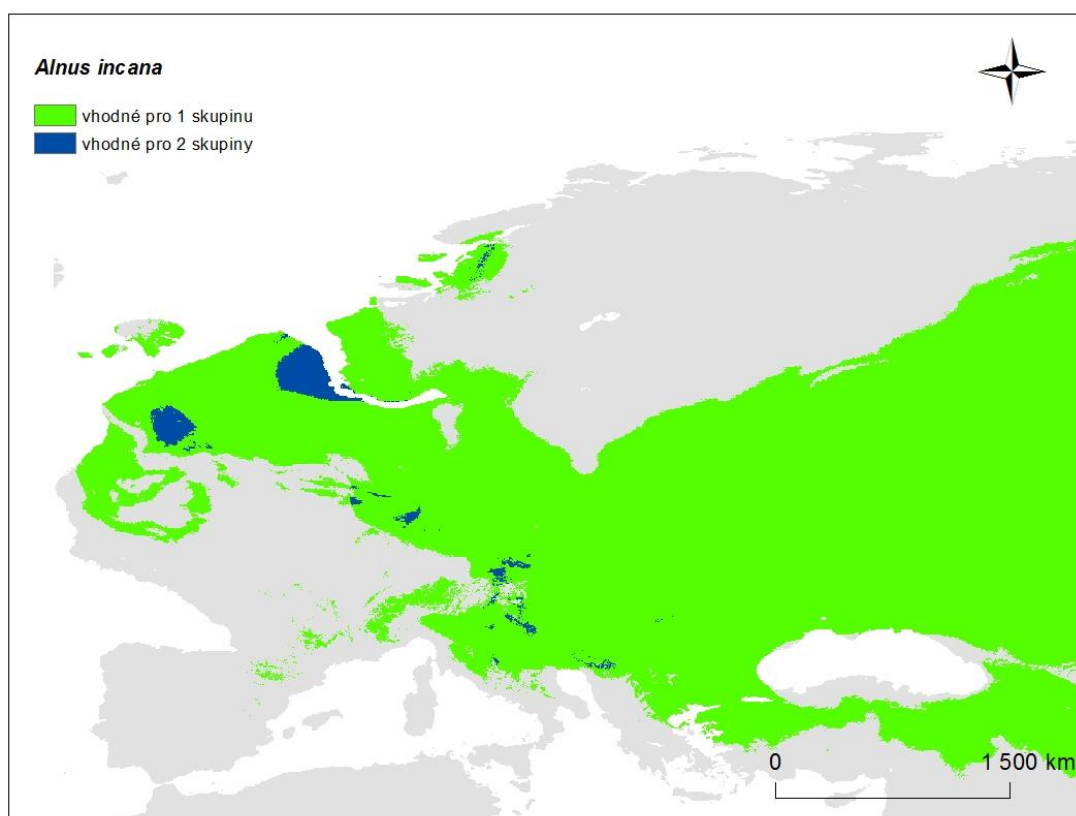
Rozdíly mezi jednotlivými modely jsou znázorněny na obrázku č. 17. Areál vymodelovaný pro jednotlivé skupiny zaujímá celkově větší plochu, než areál modelu vytvořený pro celý druh.



Obrázek 17 Srovnání projekcí modelu na úrovni druhu a modelů pro jednotlivé fylogenetické linie *A. incana*. Rozlišujeme 4 možné oblasti: shoda v prezenci, shoda v absenci, potenciální vhodnost pouze pro celý druh a potenciální vhodnost pouze pro některou, respektive některé z fylogenetických linií.

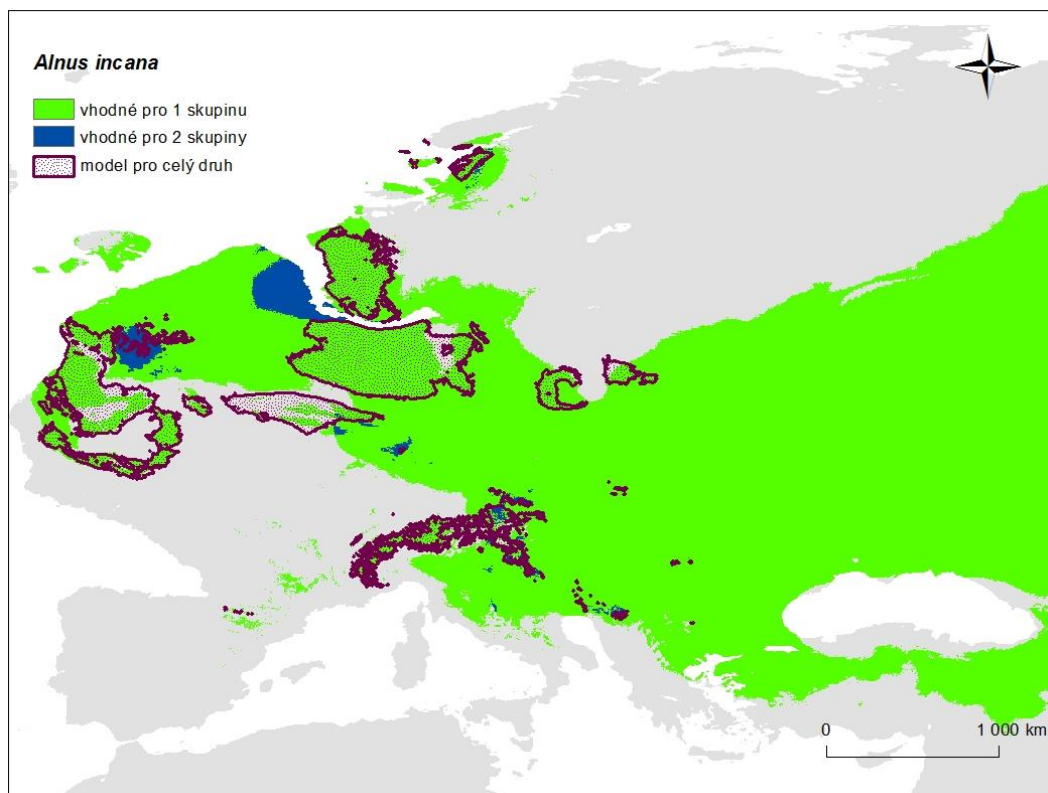
5.5 Existovalo nějaké „superrefugium“ vhodné pro všechny skupiny u obou druhů během posledního glaciálního maxima?

Model vytvořený pro jednotlivé fylogenetické skupiny *A. incana* přinesl tyto výsledky: Pro skupinu I2 nebyla žádná část areálu vymodelována jako vhodná. Výsledky těchto projekcí jsou znázorněny na obrázku č. 18. Žádná část areálu nevyšla jako vhodná pro více než dvě skupiny - většinu tohoto areálu tvoří překryv skupiny nejběžnějšího severního haplotypu I4 se skupinou jihu Balkánského poloostrova I3.



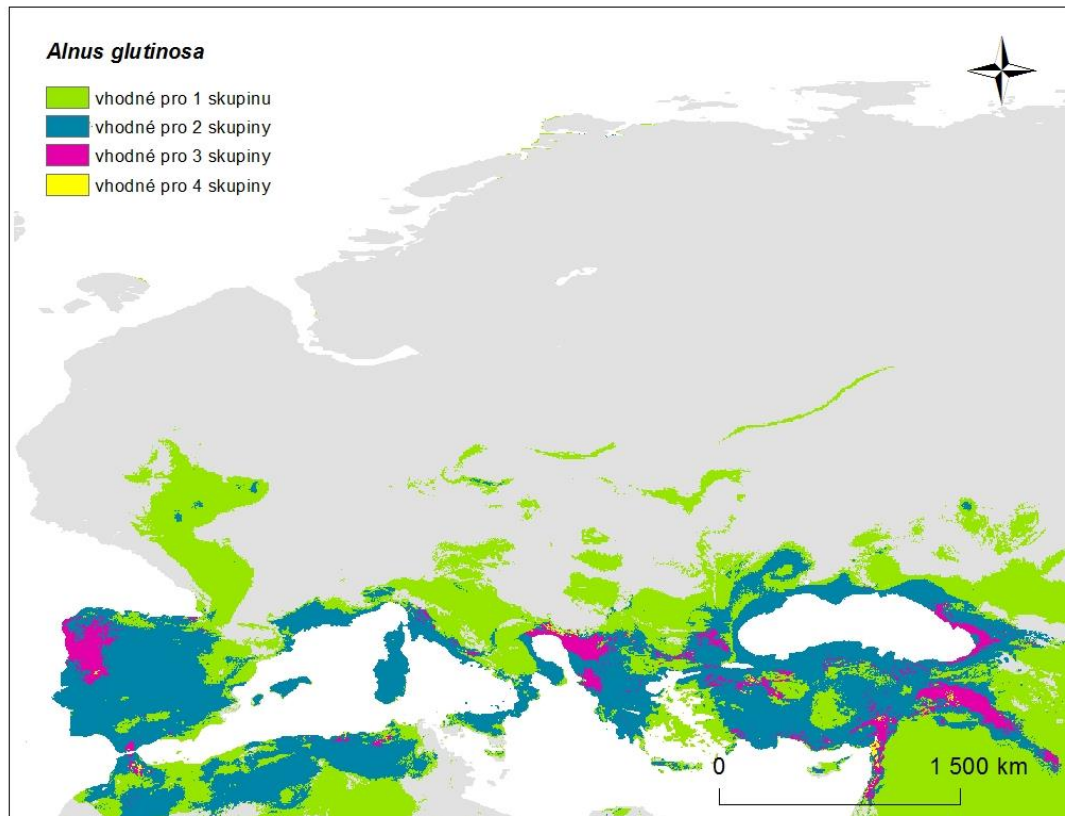
Obrázek 18 Geografický překryv glaciálních refugií pro jednotlivé fylogenetické linie *A. incana*, hodnota vhodnosti udává počet fylogenetických linií, pro které byla znázorněna oblast klimaticky vhodná. Žádná oblast není vhodná pro více než 2 fylogenetické linie.

Úplně jiné výsledky pak vychází z projekce pro celý druh. Jejich srovnání je zobrazeno na obrázku 19. Síla testu zde vychází o něco nižší než u modelů pro jednotlivé skupiny – AUC: 0.8055. Vymodelovaný areál zabírá jen malou část rozlohy areálů vhodných pro jednotlivé skupiny. Na většině své plochy se překrývá s areály vhodnými pouze pro jednu ze skupin.



Obrázek 19 Geografický překryv glaciálních refugií pro jednotlivé fylogenetické linie s refugiem vymodelovaným pro celý druh *A. incana*. Areály vhodné pro více fylogenetických linií nekorespondují s refugiem pro celý druh.

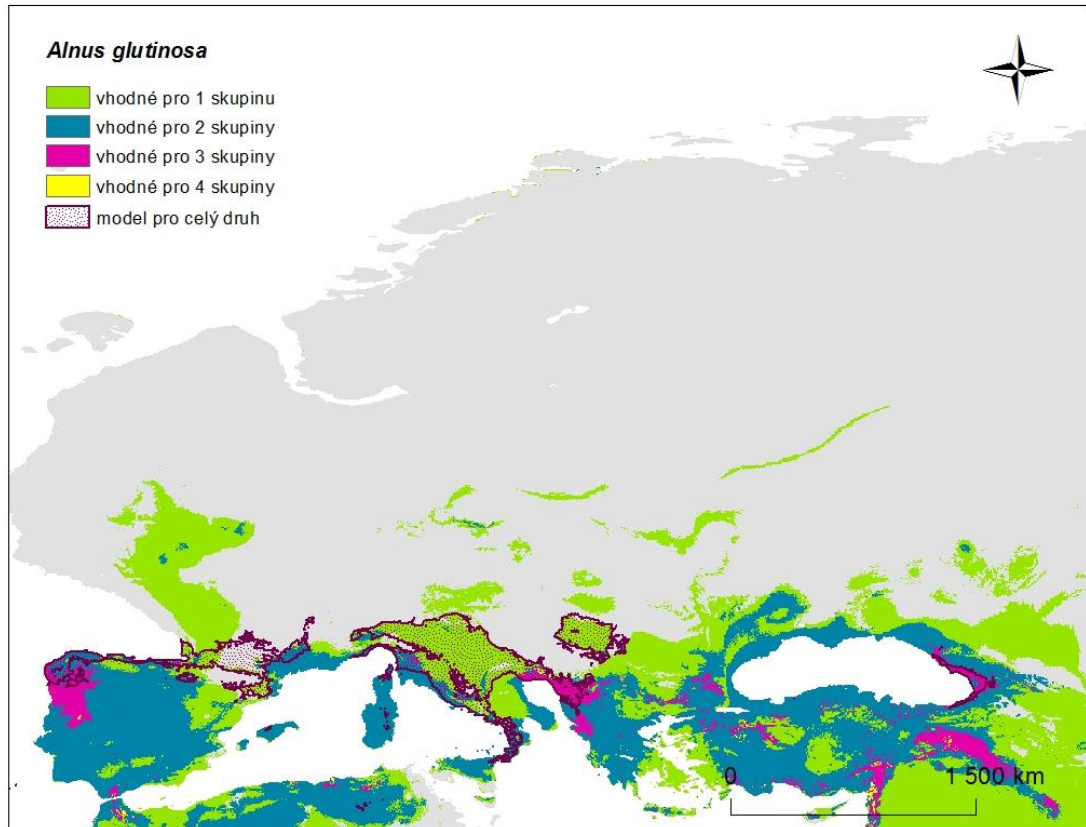
Výsledky modelu pro *A. glutinosa* vypadají takto: Pro skupiny G4 a G5 nebyl žádný areál vymodelován jako vhodný. U skupin G1 a G6 byl, i přes sílu testu AUC: 0,9829 a 0,9326, spočítán areál s přesahem na území pokrývané během LGM ledovcem. Tato území byla z výsledné mapy odstraněna. Na obrázku č. 20 je znázorněn překryv jednotlivých modelovaných refugií. Žádná z oblastí nebyla vypočítána jako vhodná pro více než 4 skupiny - tato malá oblast, tvořena průnikem skupin G1, G6, G7 a G8, se nachází na území dnešního Portugalska.



*Obrázek 20 Geografický překryv glaciálních refugií pro jednotlivé fylogenetické linie *A. glutinosa*, hodnota vhodnosti udává počet fylogenetických linií, pro které byla znázorněná oblast klimaticky vhodná. Žádná oblast není vhodná pro více než 4 fylogenetické linie.*

Odlišné výsledky vycházejí opět pro model celého druhu. I zde vychází síla testu nižší než pro jednotlivé skupiny - AUC: 0.8295. Vymodelovaný areál zabírá jen malou část rozlohy areálů vhodných pro jednotlivé skupiny. Na většině své plochy se překrývá s areály vhodnými pouze pro jednu ze skupin (obr. 21).

Výsledná data tedy nepoukazují na to, že na území Evropy existovalo nějaké „superrefugium“ vhodné pro všechny fylogenetické linie ani u jednoho z druhů.



Obrázek 21 Geografický překryv glaciálních refugií pro jednotlivé fylogenetické linie s refugiem vymodelovaným pro celý druh *A. glutinosa*. Areály vhodné pro více fylogenetických linií nekorespondují s refugiem pro celý druh.

5.6 Jak korelují fylogenetická, geografická a klimatická vzdálenost?

K objasnění vztahu mezi fylogenetickou, geografickou a klimatickou vzdáleností byla použita mnohnásobná regrese („multi.mantel“ test). Tento test vysvětlil 88% variace fylogenetických vzdáleností mezi 4 liniemi *A. incana*: lineární vztah nevyšel jako signifikantní ani pro geografickou vzdálenost ($P=0,086$) ani pro klimatickou vzdálenost ($P=0,174$). Výsledky korelace („mantel.rtest“), ačkoliv nejsou signifikantní, poukazují na silnou korelaci mezi geografickou a fylogenetickou vzdáleností ($P=0,079$; $r=0,77$) a o něco slabší mezi klimatickou a fylogenetickou ($P=0,082$; $r=0,67$). U *A. glutinosa* vysvětlil „multi.mantel“ test pouhé 0,5% variace fylogenetických vzdáleností mezi 9 liniemi: lineární vztah není ani pro jednu ze vzdáleností signifikantní: geografická ($P=0,943$) a klimatická ($P=0,283$). Stejně tak výsledky korelace nevychází jako významné mezi fylogenetickou a klimatickou ($P=0,106$; $r=0,239$) a mezi fylogenetickou a geografickou ($P=0,28$; $r=0,091$) vzdáleností.

6. Diskuze

Existence několika glaciálních refugií (východní Alpy, Karpaty, Ukrajinská nížina Korsika, západní Francie, severní Španělsko a severovýchodní Rusko) společně s jejich historickou izolací má patrně za následek vytvoření odlišných genetických skupin u *A. glutinosa* i *A. incana* (Douda et al., 2014; Havrdová et al., 2015; Mandák et al., 2016b). Diferenciace obou druhů probíhala pravděpodobně před velmi dlouhou dobou a reflektovala dřívější biogeografické události (Petit et al. 2005; Médail et Diadema 2009). Pro oba druhy platí, že v jižních částech Evropy je haplotypová diverzita bohatší než ve zbylých částech Evropy (Havrdová et al., 2015; Mandák et al., 2016a). Stejně výsledky byly zjištěny i pro jiné rody a druhy stromů, jakými jsou například habr (*Carpinus*), dub bílý (*Quercus alba*) nebo krušina olšová (*Frangula alnus*) (Petit et al., 2002; Grivet et Petit, 2003; Hampe et al., 2003).

Jasně hranice a nízká míra prostorového překryvu mezi jednotlivými fylogenetickými liniemi poukazují na evoluci na vnitrodruhové úrovni u obou druhů. U *A. incana* připadá z celkové vymodelované plochy pouze 20,8% vhodných pro více než jednu haploskupinu. Tyto oblasti vyšší potenciální diverzity se zároveň shodují s polohou areálů glaciálních refugií (Douda et al., 2014; Havrdová et al., 2015; Mandák et al., 2016b) vymodelovaných pro *A. incana*. I u *A. glutinosa* můžeme pozorovat stejný trend, z celkové plochy potenciálního areálu zde připadá pouze 6,95% pro více než jednu haploskupinu. Zároveň zde můžeme pozorovat, že místa současné vysoké potenciální diverzity se rozprostírají především v horských oblastech. Do těchto oblastí se *A. glutinosa* přesunula pravděpodobně během holocénu, po ústupu ledovců. V období glaciálů se musela vyskytovat pouze v nížinách (Douda et al., 2014).

Výsledky modelování tedy pro každý z druhů definovaly oblasti, kde můžeme najít potenciální refugia při současných klimatických podmínkách (tj. oblasti, kam se mohly reliktní haplotypy uchýlit po holocénním oteplení) a kde se nacházela opravdová refugia, tedy místa pravděpodobného výskytu během posledního glaciálního maxima – tyto oblasti zřetelně korespondují s vysokou potenciální diverzitou haploskupin.

Predikce rozmístění glaciálních refugií pro *A. glutinosa* odpovídá výsledkům práce Svenninga et al. (2008a), tedy že tento temperátní druh obsazuje především

tradiční jižní refugia. Také predikce pro jednotlivé fylogenetické linie ukazuje místa vyšší diverzity v tradičně uvažovaných refugiích, jakými jsou Dinárské hory, či podhůří Alp (King et Ferris 1998, Lepais et al., 2013). Je tedy pravděpodobné, že tato refugia uchovávala během LGM více haplotypů. U boreální *A. incana* se výsledky s prací Svenninga et al. (2008a) rozcházejí. Hlavní rozdíl je především v predikci v západní a jihozápadní Evropě. Na rozdíl od Svenninga výsledky této práce ve výše uvedených oblastech výskyt *A. incana* nepředpokládají. Také ve fosilním záznamu je patrný úbytek pylů rodu *Alnus* během LGM na Pyrenejském poloostrově (Douda et al., 2014). To by mohlo přinést vysvětlení absence současného výskytu *A. incana* v Pyrenejích. Predikce pro jednotlivé fylogenetické linie *A. incana* ukázala mimo jiné refugium vhodné pro 2 haploskupiny v severní části střední Evropy, o takto položeném refugiu píše také Mandák et al. (2016b) ve své fylogeografické studii o *A. incana*.

Většina z areálů (79,2% u *A. incana* a 93,5% u *A. glutinosa*) modelovaných jako recentní potenciální refugia, byla vhodná pouze pro jednu z molekulárně definovaných větví. Podobné výsledky uvádějí ve svých pracích také např. D'Amen et al. (2013) ve své studii afrických savců nebo Serra-Varela et al. (2015) u borovice přímořské (*Pinus pinaster*). Ti tento vzor rozložení jednotlivých refugií interpretují tak, že každá z těchto větví je specializována na specifické klimatické podmínky, které obsazuje. Tedy, že regionální adaptace na klimatické podmínky přispěly k procesu genetické diverzifikace druhů. Podobné výsledky přinesla korelace fylogenetické, geografické a klimatické vzdálenosti u *A. incana*. Ačkoliv testy nevyšly jako signifikantní, poukazují na silnou korelaci mezi fylogenetickou a geografickou vzdáleností, o něco méně pak koreluje fylogenetická vzdálenost se vzdáleností klimatickou. Pro *A. incana* tedy přichází v úvahu varianta, že regionální adaptace a klimatické podmínky přispěli k procesu diverzifikace.

Jinak je tomu u *A. glutinosa*, tady lze na základě mnohanásobné regrese a mantelova testu těchto vztahů říci, že ani geografická a ani klimatická vzdálenost neovlivňují fylogenetické vztahy. Můžeme tedy předpokládat, že klima hrálo v procesu genetické diferenciace jen malou úlohu a fylogenetické linie jsou pravděpodobně výsledkem izolace jednotlivých populací. To, že s fylogenetickou vzdáleností nekoreluje ani ta geografická, by mohlo být zapříčiněno tím, že většina haplotypů *A. glutinosa* má svůj areál výskytu v oblasti mediteránu. Tato oblast je

silně fragmentována a proto větší roli nežli vzdálenost hraje míra izolace areálu, která se vzdáleností nemusí vždy souviset a může být ovlivněna geografickými bariérami. Tyto výsledky je tedy možné shrnout tak, že jednotlivé haploskupiny *A. glutinosa* vznikaly spíše náhodnými neutrálními procesy (izolací, migrací), než adaptacemi na klimatické podmínky daného prostředí. To je ve shodě s hypotézou, že všechny molekulárně definované větve mají jednu základní niku, tedy abiotické podmínky, v nichž mohou přežívat (Hutchinson, 1957). Limitovaná disperze a místní ekologické interakce mohou bránit v obsazování všech dostupných prostředí, což může vést k obsazení různých realizovaných nik.

Přesnější výsledky by poskytla studie zahrnující více faktorů ovlivňující distribuci rodu *Alnus*. Z abiotických faktorů například data o půdních podmínkách nebo topografické mapy, ale také biotické interakce jako kompetice, ta může mít zásadní vliv na průběh migrace, jak tomu bylo například u buku (*Fagus*), jehož migraci zpozdila konkurence jedle (Watson, 1996). Tato data bohužel nebyla pro účely práce dostupná.

Rod *Alnus* je vázán především na vodní biotopy, ačkoliv *A. glutinosa* může snášet občasné sucho, oba druhy, *A. glutinosa* i *A. incana* jsou velmi citlivé na změny vodního režimu. Mokřadní olšiny jsou ohroženy zejména odvodňováním a následnou výsadbou smrku na odvodněné plochy, z části též zavážením terénních depresí, výstavbou vodních přehrad ad. Maloplošný liniový výskyt s sebou nese větší riziko ohrožení externími vlivy (Chytrý et al., 2010). Vzhledem k těmto omezením a skutečnosti, že je tato práce zaměřena pouze na klimatické faktory se dalo očekávat, že vymodelované potenciální areály budou přesahovat areály současného výskytu, nicméně, modely vytvářené pro celý druh jen velmi málo přesahovaly areály současných výskytů obou druhů. Zatímco modely projektované pro jednotlivé fylogenetické linie areály současných výskytů překračovaly. Z výsledků tedy vyplývá, že pokud modelujeme klimaticky vhodné areály pro samostatné skupiny s užší ekologickou valencí, výsledné niky zaujímají větší prostor, než niky vzniklé z modelů pro celý druh. Vzhledem k tomu, že *A. incana* i *A. glutinosa* mají poměrně širokou ekologickou niku, lze usuzovat, že modely vytvářené pro každou z fylogenetických linií zvlášť, vykazují přesnější výsledky než modely koncipované pro celý druh. Tento výsledek potvrzují také hodnoty AUC, vygenerované pro každý model. K podobným výsledkům došel i Serra-Varela et al. (2015) ve své práci o *P.*

pinaster. Také Benito-Garzón et al. (2011), který ve své práci do distribučních modelů zahrnul plasticitu druhů a jejich místní adaptace, tím rozšířil velikost predikovaných areálů druhů.

Modely pro jednotlivé fylogenetické linie se lehce liší. Výsledné recentní modely pro severní haplotypy u obou druhů převyšují svou rozlohou areály skutečného výskytu. To může poukazovat na nekvalitní modely distribučních map, zejména pro *A. incana* jsou zdroje těchto dat velmi omezené. Obecně lze říci, že areály fylogenetických linií na severu korespondují s klimatickou nikou, zatímco ty na jihu méně.

7. Závěr

Závěrem lze tedy říci, že genetická diferenciace obou druhů, *A. incana* i *A. glutinosa*, probíhala pravděpodobně před velmi dlouhou dobou. Z výsledků práce vyplývá, že oblasti vyšší potenciální diverzity zřetelně korespondují s vymodelovanými areály glaciálních refugií a definují tak místa potenciálních recentních refugií. Malý překryv potenciálních areálů a výsledky mantelovy regrese naznačují, že vnitrodruhová diverzifikace *A. incana* byla řízena geografickou izolací a odlišností klimatu. Zatímco u *A. glutinosa* pravděpodobně sehrály roli náhodné neutrální procesy, jakými jsou migrace či pozice glaciálních refugií.

Projekce glaciálních refugií se pro *A. glutinosa* shodovala s výsledky podle Svenninga et al. (2008a). Odlišnou projekci pak přinesl model glaciálních refugií pro *A. incana*, které se narozdíl od Svenningova modelu nevyskytovaly v západní Evropě. To by mohlo vysvětlovat současnou absenci *A. incana* v Pyrenejích.

Dále byly v rámci práce porovnány výsledky mezi modely pro jednotlivé fylogenetické linie s modely pro celý druh. Modelování pro jednotlivé linie se ukázalo jako přesnější a spolehlivější metoda než modelování pro celý druh. Tyto výsledky potvrzují nejen výsledky ostatních uvedených prací, ale také hodnoty AUC dokládající spolehlivost jednotlivých modelů.

Distribuční modely založené na proměnných prostředí slouží v mnoha případech jako klíčový nástroj pro rozhodování o managementu ochrany druhů. Genetická diverzita je klíčovým komponentem biodiverzity (Úmluva o biologické rozmanitosti, <http://www.cbd.int/convention/text>) (Serra-Varela et al., 2015). Tato práce dokládá, že zahrnutí molekulárních informací do těchto modelů může významně zvýšit přesnost těchto modelů a zlepšit tak jejich využití v praxi.

8. Přehled literatury a zdrojů

Literární zdroje:

Allen J. R. M., Hickler T., Singarayer J. S., Sykes M. T., Valdes P. J., Huntley B., 2010: Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quat. Sci. Rev.* 29: 2604–2618.

Allouche O., Tsoar A., Kadamon R., 2006: Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of applied ecology* 43 (6): 1223–1232.

Alvarado-Serrano D. F. et Knowles L. L., 2014: Ecological niche models in phylogeographic studies: Applications, advances and precautions. *Mol. Ecol. Resour.* 14: 233–248.

Anderson R. P., 2017: When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions?. *J. Biogeogr.* 44: 8–17.

Anderson R. P., Peterson A.T. et Gomez-Laverde M., 2002: Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3–16.

Araújo C. B., Marcondes-Machado L. O., Costa G. C. et Silman M., 2014: The importance of biotic interactions in species distribution models: a test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *J. Biogeogr.* 41: 513–523.

Araújo M. B. et New M., 2007: Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42–47.

Araújo M. B., Nogués-Bravo D., Diniz-Filho J. A. F., Haywood A. M., Valdes P. J. et Rahbek C., 2008: Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8–15.

Atauchi P. J., Peterson A. T. et Flanagan J., 2018: ‘Species distribution models for Peruvian Plantcutter improve with consideration of biotic interactions’. *Journal of Avian Biology* 49(3).

Austin M. P., 2002: Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecol. Model.* 157: 101–118.

Austin M. P., 2007: Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecol. Model.* 200: 1–19.

Austin M. P. et Cunningham R. B., 1981: Observational analysis of environmental gradients. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 11: 109–119.

Avise J. C., Arnold J., Ball R. M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J. E., Reeb C. A. et Saunders N. C., 1987: Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics* 18(1): 489–522.

- Baker S. G. et Pinsky P. F., 2001: A proposed design and analysis for comparing digital and analog mammography: special receiver operating characteristic methods for cancer screening. *Journal of the American Statistical Association* 454: 421–428.
- Benito-Garzón M., Alia R., Robson T. M. et Zavala M. A., 2011: Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20: 766–778.
- Bennett K., Tzedakis P., Willis K., 1991: Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103–115.
- Binney H. A., Willis K. J., Edwards M. E., Bhagwat S. A., Anderson P. M., Andreev A. A., Blaauw M., Damblon F., Haesaerts P., Kienast F., Kremenetski K. V., Krivonogov S. K., Lozhkin A. V., MacDonald G. M., Novenko E. Y., Oksanen P., Birks H. J. B., Willis K. J., 2008: Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecol. Divers.* 1: 147–160.
- Binney H. A., Willis K. J., Edwards M. E., Bhagwat S. A., Anderson P. M., Andreev A. A., Kremenetski, K. V. (2009). The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Reviews*, 28(23-24): 2445–2464.
- Binney H., Edwards M., Macias-Fauria M., Lozhkin A., Anderson P., Kaplan J. O., Andreev A., Bezrukova E., Blyakharchuk T., Jankovska V., Khazina I., Krivonogov S., Kremenetski K., Nield J., Novenko E., Ryabogina N., Solovieva N., Willis K., Zernitskaya V., 2017: Vegetation of Eurasia from the last glacial maximum to present: key biogeographic patterns. *Quat. Sci. Rev.* 157: 80–97.
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M., Crowder R., 2006: Evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312: 1477–1478.
- Breiman L., 2001: Statistical modeling: the two cultures. *Stat. Sci.* 16: 199–231.
- Carnaval A. C., Moritz C., 2008: Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187–1201.
- Clark P. U., Clark P. U., Dyke A. S., Shakun J. D., Carlson A. E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J. X., Hostetler S. W., McCabe A. M., 2009: The Last Glacial Maximum. *Science* (80) 325: 710–714.
- Collins W. D., Bitz C. M., Blackmon M. L., Bonan G. B., Bretherton C. S., Carton J. A., Kiehl, J. T., 2006: The community climate system model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate* 19(11): 2122–2143.
- D’Amen M., Zimmermann N. E. et Pearman P. B., 2013: Conservation of phylogeographic lineages under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 22: 93–104.
- Davis A. J., Jenkinson L. S., Lawton J. H., Shorrocks B., Wood S., 1998: Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391: 783–786.

- De Candolle A. P., 1820 Géographie botanique. In: Dictionnaire des Sciences Naturelles: 359–422.
- Doswell C. A., Davies-Jones R. and Keller D. L., 1990: ‘On Summary Measures of Skill in Rare Event Forecasting Based on Contingency Tables’, *Weather and Forecasting*: 576–585.
- Douda J., Čejková J., Douda K., Kochánková J., 2009: “Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years,” *Ann. Sci.* 66: 712.
- Douda J., Doudová J., Drašnarová A., Kuneš P., Hadincová V., Krak K., Zákavský P., Mandák, B., 2014: Migration patterns of subgenus *Alnus* in Europe since the Last Glacial Maximum: a systematic review. *PloS one* 9(2): e88709.
- Elith J., Graham C. H., 2009: Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32: 66–77.
- Elith, J., et Leathwick J. R., 2009: Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 40: 677–697.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee Y. E., Yates C. J., 2011: A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib.*: 1472–4642
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. M., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S., Zimmermann N. E., 2006: Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Field C., Chapin F. S., Matson P. A., Mooney H. A., 1992: Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: a resource-based approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 201–235.
- Furlow J. J., 1979: The systematics of the American species of *Alnus* (Betulaceae). *Rhodora* 81: 151–248.
- Graham C. H., Ferrier S., Huettman F., Moritz C., Peterson, A. T., 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.* 19: 497–503.
- Grivet D. et 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.
- Guisan A. et Theurillat J.-P., 2000: Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia* 30: 353–384.
- Guisan A. et Zimmermann N. E., 2000: Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147–186
- Guisan A. et Thuiller W., 2005: Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.

- Hampe A., Arroyo J., Jordano P., Petit R. J., 2003: Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415–3426.
- Hanley J. A. et McNeil B. J., 1982: The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143: 29–36.
- Hasumi H., Emori S., 2004: K1-coupled GCM (MIROC) description. K1 Technical Report No. 1. Tokyo: Center for Climate System Research.
- Havrdová A., Douša J., Krak K., Vít P., Hadincová V., Zákavský P., Mandák B., 2015: Higher genetic diversity in recolonized areas than in refugia of *Alnus glutinosa* triggered by continent-wide lineage admixture. *Mol Ecol.* 24(18): 4759–4777.
- Hejný S., Slavík B. [eds], 1990: Květena České republiky. Sv. 2. Praha: Academia.
- Hewitt G. M., 1999: Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- Hewitt G. M., 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- Hewitt G. M., 2001: Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537–549.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A., 2005: Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25(15): 1965–1978.
- Houston Durrant T., de Rigo D., Caudullo G., 2016: *Alnus incana* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of European Union, Luxembourg: 11–87.
- Huntley B., Birks H. J. B., 1983: An atlas of past and present pollen maps for Europe 0–13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huntley B., Allen J. R. M., Collingham Y. C., Hickler T., Lister A. M., Singarayer J., Stuart A. J., Sykes M. T., Valdes P. J., 2013: Millennial climatic fluctuations are key to the structure of Last Glacial ecosystems. *PLoS One* 8: e69163.
- Huston M. A., 2002: Introductory essay: critical issues for improving predictions. In: *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale* (eds Scott J. M., Heglund P. J., Morrison M. L., Hafler J. B., Raphael M. G., Wall W. A., Samson F. B.). Island Press, Covelo, CA: 7–21.

Hutchinson G. E., 1957: Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 22: 415–427.

Chandler M. E. J., 1963: Revision of the Oligocene Floras of the Isle of Wight Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology, London 6: 321–384.

Chen Z. D., Manchester S. R., Sun H. Y., 1999: Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany. Am. J. Bot. 86: 1168–1181.

Chen Z., Li J., 2004: Phylogenetics and biogeography of *Alnus* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA ITS region. Int. J. Plant. Sci. 165: 325–335.

Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V., Lustyk P. (eds.), 2010: Katalog biotopů České republiky. Ed. 2. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

Jalas J. et Suominen J. (eds.), 1976: Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. 3. Salicaceae to Balanophoraceae. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe et Societas Biologica Fennica Vanamo.

Janská, V., Jiménez-Alfaro B., Chytrý M., Divišek J., Anenkhonov O., Korolyuk A., Lashchinskyi N., Culek M., 2017: Palaeodistribution modelling of European vegetation types at the Last Glacial Maximum using modern analogues from Siberia: Prospects and limitations. Quaternary Science Reviews 159: 103–115.

Jeffers E. S., Bonsall M. B., Froyd C. A., Brooks S. J., Willis K. J., 2014: The relative importance of biotic and abiotic processes for structuring plant communities through time. Journal of Ecology 103: 459–472.

Jimenez-Valverde A., 2012: Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography 21: 498–507.

Jiménez-Valverde A., Lobo J. M., Hortal J., 2008: Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. Divers. Distrib. 14:885–890.

Jiménez-Valverde A., Acevedo P., Barbosa A. M., Lobo J. M., Real R., 2013: Discrimination capacity in species distribution models depends on the representativeness of the environmental domain. Glob. Ecol. Biogeogr. 22: 508–516.

Juříčková L., Horáčková J., Ložek V., 2014: Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. Quat. Res. 82: 222–228.

King R. A., Ferris C., 1998: Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Mol. Ecol. 7: 1151–1161.

Köhler P., Fischer H., et Schmitt J., 2010: Atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ and its relation to $p\text{CO}_2$ and deep ocean $\delta^{13}\text{C}$ during the late Pleistocene, Paleoceanography 25: 1213.

- Košťák M., Mazuch M. [eds.], 2011: Putování naším pravěkem. Granit, Praha, 192 s.
- Leathwick J. R. et Austin, M. P., 2001: Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology* 82: 2560–2573.
- Lepais O., Muller S. D., Ben Saad-Limam S., et al., 2013: High Genetic Diversity and Distinctiveness of Rear-Edge Climate Relicts Maintained by Ancient Tetraploidisation for *Alnus glutinosa*. *PLoS One* 8(9): e75029.
- Liu C., White M. et Newell G., 2009: Measuring the accuracy of species distribution models: a review?, 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July 2009, (July): 4241–4247.
- Lobo J. M., Jiménez-Valverde A., Hortal J., 2010: The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling *Ecography* 33: 103–114.
- Mandák B., Vít, P., Krak K., Trávníček P., Havrdová A., Hadincová V., Zákavský P., Jarolímová V., Bacles C. F. E., Douda J., 2015: Flow cytometry, microsatellites and niche models reveal the origins and geographical structure of *Alnus glutinosa* populations in Europe. *Annals of botany* 117(1): 107–120.
- Mandák B., Havrdová A., Krak K., Hadincová V., Vít P., Zákavský P., Douda, J., 2016a: Recent similarity in distribution ranges does not mean a similar postglacial history: a phylogeographical study of the boreal tree species *Alnus incana* based on microsatellite and chloroplast DNA variation. *New Phytologist*, 210(4): 1395–1407.
- Manel S., Williams H. C. et Ormerod S. J., 2001: Evaluating presences-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38: 921–931.
- Médail F., Diadema K., 2009: Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333–1345.
- Monin E., Indermuhle A., Dallenbach A., Fluckiger J., Stauffer B., Stocker T. F., Raynaud D., Barnola J. M., 2001: Atmospheric CO₂ concentrations over the last glacial termination. *Science* 291: 112–114.
- Nilsson O., 2000: *Alnus* Mill. *Flora Nordica*. Stockholm, 1: 203–208.
- Nogués-Bravo D., 2009: Predicting the past distribution of species climatic niches. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 521–531.
- Pearson R., 2010: Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Lessons in Conservation* 3: 56–89.

- Peltier W. R., 2007: Postglacial coastal evolution: ice-ocean-solid Earth interactions in a period of rapid climate change. *Coastline Changes: Interrelation of Climate and Geological Processes* 426: 5–28.
- Peterson A. T., Papes M., Eaton M., 2007: Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550–560.
- Petit R. J., Hampe A., Cheddadi R., 2005: Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54: 877–885.
- Petit J., Csai U. M., Cottrell J., van Dam B., Deans J. D., Dumolin-Lapegue S., Fineschi S., Finkeldey R., Gillies A., Glaz I. et al., 2002: Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management* 156: 5–26.
- Phillips S. J. et Dudík M., 2008: Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E., 2006: Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231–259.
- Pulliam H. R., 2000: On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3: 349–361.
- Ridgeway G., McCaffrey D., Morral A., Griffin B. A., Burgette L., et Burgette M. L., 2017: Package ‘twang’.
- Serra – Varela M. J., Rodríguez J., Lobo J. M., 2009: Is current climatic equilibrium a guarantee for the transferability of distribution model predictions? A case study of the spotted hyena. *Journal of Biogeography* 36: 1645–1655.
- Serra – Varela M. J., Lobo J. L., Hortal J., 2011: Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 310: 451–463.
- Serra – Varela M. J., Lobo J. M., Rodríguez J., Batra P., 2010: Were the Late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Science Reviews* 29: 2027–2035.
- Serra – Varela M. J., Grivet D., Vincenot L., Broennimann O., Gonzalo- Jiménez J., Zimmermann N. E., 2015: Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecology and Biogeography* 24(11): 1302–1313.
- Simakova, A. N., 2006: The vegetation of the Russian Plain during the second part of the Late Pleistocene (33–18 ka). *Quaternary International* 149: 110–114.

- Soley-Guardia M., Radosavljevic A., Rivera J. L., Anderson R. P., 2014: The effect of spatially marginal localities in modelling species niches and distributions. *J. Biogeogr.* 41:1390–1401.
- Soley-Guardia M., Gutiérrez E. E., Thomas D. M., Ochoa-G J., Aguilera M., Anderson R. P., 2016: Are we overestimating the niche? Removing marginal localities helps ecological niche models detect environmental barriers. *Ecology and evolution* 6(5): 1267–1279.
- Soltis D. E., Morris A. B., McLachlan J. S., Manos P. S., Soltis P. S., 2006: Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Mol Ecol* 15: 4261–4293.
- Svenning J. C. et Skov F., 2004: Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565–573.
- Svenning J. Ch., Normand S., Kageyama M., 2008a: Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *J Ecol* 96: 1117–1127.
- Svenning, J. C., Normand S. et Skov F., 2008b: Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography* 31: 316–326.
- Svenning J. C., Fløjgaard C., Marske K. A., Nógues-Bravo D., Normand S., 2011: Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quat. Sci. Rev.* 30: 2930–2947.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cossons J. F., 1998: Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Tallantire P. A., 1974: The palaeohistory of the grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) and black alder (*A. glutinosa* (L.) Gaertn.) in Fennoscandia. *New Phytol* 73: 529–546.
- Team R., 2013: "R development core team." *RA Lang Environ Stat Comput* 55: 275–286.
- Thuiller W., 2003: BIOMOD - Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Glob. Chang. Biol.* 9: 1353–1362.
- Thuiller W., Araujo M. B., Lavorel S., 2003: Generalized models vs. classification tree analysis: predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14: 669–680.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M. B., 2009: BIOMOD— a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3): 369–373.
- Vít P., Douda J., Krak K., Havrdová A., Mandák B., 2017: Two new polyploid species closely related to *Alnus glutinosa* in Europe and North Africa—An analysis based on morphometry, karyology, flow cytometry and microsatellites. *Taxon* 66(3): 567–583.
- Warren D. L., Glor R. E. et Turelli M., 2008: Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868–2883.

Watson C. S., 1996: The vegetational history of the Northern Apennines, Italy: information from three new sequences and a review of regional vegetational change. *Journal of Biogeography* 23: 805–841.

Willis K. J. et van Andel T. H., 2004: Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 23: 2369–2387.

Yee T. W. et Mitchell N. D., 1991: Generalized additive models in plant ecology. *J. Veg. Sci.* 2: 587–602.

Internetové zdroje:

EUFORGEN: ©2018 (online) [cit.2018.14.03], dostupné z http://www.euforgen.org/distribution_maps.html.

Mezinárodní stratigrafická komise, ©2018 (online) [cit.2018.14.03], dostupné z <http://www.stratigraphy.org/GSSP/>.

Úmluva o biologické rozmanitosti, ©2018 (online) [cit.2018.14.03], dostupné z <http://www.cbd.int/convention/text/>.