

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA  
V PRAZE  
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ  
KATEDRA EKOLOGIE

Šíření semen *Alnus glutinosa* a *A. incana*: závěry pro  
jejich postglaciální migraci

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Ing. Jan Douda, Ph.D.

Bakalant: Hana Sokolíková

2014

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie  
Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Sokolíková Hana

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Šíření semen *Alnus glutinosa* a *A. incana*: závěry pro jejich postglaciální migraci**

Anglický název

**Seed dispersal of *Alnus glutinosa* and *A. incana*: consequences for their postglacial migration**

---

### Cíle práce

Obecným cílem práce je zjistit pomocí zjištěné šířivosti semen *Alnus glutinosa* a *Alnus incana* možnosti šíření těchto dřevin po poslední době ledové.

Práce má následující specifické cíle:

1. zpracovat literární rešerši na možnosti modelování šíření rostlinných druhů a predikci šíření druhů po poslední době ledové
2. v případové studii, zjistit šířivost semen *Alnus glutinosa* a *A. incana* a modelovat jejich šíření po poslední době ledové

### Metodika

V literární rešerši budou shrnuty informace o možnostech modelování šíření rostlin na základě informací o vlastnostech semen. Zejména bude rešerše zaměřena na možnosti modelování šíření rostlin po poslední době ledové. V praktické části bude zjištěna terminal velocity, plovatelnost a možnost zoochorie semen *Alnus glutinosa* a *Alnus incana*. Pomocí GIS analýzy a modelování šíření bude zhodnocena role jednotlivých způsobů šíření (tzn. anemorie, zoochorie a hydrochorie) pro postglaciální šíření těchto dřevin.

### Harmonogram zpracování

jaro a léto 2013 - příprava literární rešerše a testování šířitelnosti semen

léto a podzim 2013 - modelování šíření dřevin

zima 2013/2014 - psaní bakalářské práce

## Rozsah textové části

15-30 stran

## Klíčová slova

terminal velocity, plovatelnost semen, zoochorie, vlastnosti semen, rychlost kolonizace, strom

---

## Doporučené zdroje informací

Nathan R., Katul G.G., Hom H.S., Thomas S.M., Oren R., Avissar R., Pacala S.W., Levin S.A. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409-413.

Kubitzki K., Ziburski A. 1994. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.

McVean D. N. 1953. *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn. *Journal of Ecology* 41: 447-466.

Huntley B., Birks H. J. B. 1983. An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13,000 years ago. Cambridge Uni Press.

---

## Vedoucí práce

Douda Jan, Ing., Ph.D.

---

Elektronicky schváleno dne 11.12.2013

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

---

Elektronicky schváleno dne 18.12.2013

**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan fakulty

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jana Doudy, Ph.D. Další informace mi poskytly Mgr. Kristýna Vazačová a Ing. Alena Drašnarová. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 16. 4. 2014

.....  
Hana Sokolíková

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala zejména vedoucímu této bakalářské práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za čas, rady a trpělivost, které mi věnoval. Dále Mgr. Kristýně Vazačové za pomoc při laboratorních pokusech a mnoho dobrých rad, které mi poskytla. A v neposlední řadě RNDr. Věře Hadincové, CSc. a Ing. Aleně Drašnarové za rady a pomoc u praktických částí této práce.

V Praze 16. 4. 2014

.....  
Hana Sokolíková

## Abstrakt

V této práci popisují možné metody vedoucí k odhadům šíření semen rostlin, které lze využít i pro odhady postglaciálního šíření druhů. V této práci jsem se zaměřila na postglaciální šíření *Alnus glutinosa* a *A. incana*. V praktické části byly tyto olše zkoumány z hlediska zoochorie, anemochorie a hydrochorie. V případě výše zmíněných druhů již byly prokázány vysoké hodnoty plovatelnosti, kdy *A. glutinosa* je schopna plovat po dobu 1 roku a *A. incana* může plovat po dobu cca ½ roku. Dle výsledků měření terminal velocity se *A. incana* relativně dobře šíří i za pomoci větru. U *A. glutinosa* se tento typ šíření ukázal jako málo efektivní. Oba druhy nejsou schopny přežít trávicí trakt ptáků. Z výsledků lze vyvodit, že *A. glutinosa* i *A. incana* se mohou relativně rychle šířit ve vodním prostředí, zejména pomocí říční sítě. Říční síť během poslední doby ledové vypadala jinak než dnes a její tehdejší podoba zřejmě hrála roli při šíření olší po Evropě.

Klíčová slova: terminal velocity, plovatelnost semen, zoochorie, vlastnosti semen, rychlost kolonizace

This thesis describes possible methods to estimate the spread of plant seeds, which can be used for estimates of postglacial dispersal. In this thesis I describe postglacial spread of *Alnus glutinosa* and *A. incana*. The alders have been studied for zoochory, anemochory and hydrochory in the case study. In the case of the above mentioned types have been demonstrated high levels of buoyancy when *A. glutinosa* is able to float for a period of 1 year and *A. incana* may float for about half a year. According to measurement results of the terminal velocity, *A. incana* is relatively well dispersed by wind. This type of dispersal proved inefficient by *A. glutinosa*. Both species can't survive the digestive tract of birds. From the results it can be concluded that *A. glutinosa* and *A. incana* can relatively quickly spread in the aquatic environment, in particular through the river network. River network during the last ice age was different than today, and its then form apparently played a role in the dispersal of alders in Europe.

Keywords: terminal velocity, buoyancy of seeds, zoochory, characteristic of seeds, dispersal spread

## Obsah:

1. Úvod.....	8
1.1. Cíle práce.....	9
2. Šíření rostlin za pomoci semen .....	10
2.1. Kolonizace dřevin během poslední doby ledové .....	10
2.2. Šíření rostlin v prostoru a čase.....	11
2.3. Potenciál rozptylu větrem.....	11
2.4. Potenciál šíření za pomoci vodního prostředí.....	13
2.5. Odhady pro schopnost se šířit za pomoci živočichů .....	14
3. Ekologie a historie olší .....	16
3.1. Ekologie a reprodukce olše šedé a olše lepkavé .....	16
3.2. Klimatické podmínky během poslední době ledové .....	18
3.3. Historie olší a jejich osidlování Evropy.....	19
4. Metody pro odhad potenciálu šíření .....	21
4.1. Terminal velocity.....	21
4.2. Plovatelnost .....	22
4.3. Říční síť jako významná infrastruktura pro rostliny .....	22
4.4. Endozoochorie .....	23
4.5. Určování schopností semen .....	24
5. Výsledky .....	26
6. Diskuze .....	27
7. Budoucí práce .....	30
8. Závěr.....	31
Seznam použité literatury:.....	32
Přílohy .....	38
Příloha č. 1: Mapa znázorňující potenciál olší šířit se za pomoci větru během cca 26 000 let .....	38
Příloha č. 2: Mapa znázorňující potenciál olší šířit se vodním prostředím během jedné generace.....	38

## 1. Úvod

Šíření semen je jedním z klíčových procesů pohybu rostlin a jedním z možných způsobů osídlení nových lokalit (Levin et al., 2003). V posledních letech je stále větší snaha správně určit mechanismy sloužící k pasivnímu pohybu a odhadnout dynamiku rostlinných populací. Důležité není jen odhadnout, jak se rostliny šíří v určité periodě, ale predikovat jejich reakce na budoucí změny klimatu (Clark et al., 1998). Nejčastěji zkoumaným obdobím je poslední doba ledová, jejíž maximum probíhalo v období před cca 27 až 20 tisíci lety (Huijzer a Vandenberghe, 1998). Během konce éry docházelo ke značnému oteplování a dle pylových analýz na tuto skutečnost stromy velmi rychle reagovaly (McLachlan, 2005). Je možné, že rychle budou reagovat i na nadcházející globální oteplování? Co by to pro ně mohlo znamenat?

V rámci této práce se zaměřím na postglaciální šíření evropských olší (*Alnus sp.*) a konkrétněji olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*A. incana*). Tyto dva stromy a v některých oblastech i keře jsou důležitou složkou mokřadních lokalit (Heuvel, 2011). Zdejšími podmínkám jsou zcela přizpůsobeny a to i svou strategií šíření semen (McVean, 1953; Tallantire, 1974; Heuvel, 2011). Otázkou je však do jaké míry jsou schopny využít potenciál plování a zda jsou v rámci suších lokalit schopny využít i jiné prostředky?

Z pylových analýz vyplývá jejich rychlé rozšíření po celé Evropě během oteplování na konci doby ledové. Mají olše takové předpoklady rychlé kolonizace anebo byly po celé Evropě rozptýleny v podobě malých populací, které se s oteplováním začaly rozšiřovat?



### **1.1. Cíle práce**

Cílem práce je zjistit potenciál olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*A. incana*) v rámci šíření semen. Za pomoci těchto zjištěných údajů dále odhadnout možnosti rozšíření během poslední doby ledové.

1. Zpracovat literární rešerši na téma šíření rostlin a predikce tohoto pohybu pomocí modelů.
2. Dále shrnout podstatné informace o obou druzích a o jejich šíření během poslední doby ledové.
3. Cílem praktické části práce bude zjistit potenciál šíření, kterým olše disponují.
4. Dále odhadnout pomocí softwaru GIS (Geografický informační systém) možné způsoby šíření během poslední doby ledové.

## 2. Šíření rostlin za pomoci semen

### 2.1. Kolonizace dřevin během poslední doby ledové

Mnoho autorů se domnívalo, že se dřeviny v závislosti na klimatických změnách mohou šířit velmi rychle (Pearson, 2006; McLachlan et al., 2005). Tato myšlenka se stala vzorem a mnohdy byla začleněna do modelů šíření (McLachlan et Clark, 2004). Jestliže stromy velmi rychle kolonizovaly nová stanoviště při oteplování během poslední doby ledové, otázkou poté je, jak se budou chovat v následujícím globálním oteplování (Clark et al., 1998). Tato myšlenka vedla ke katastrofickým vizím, že stahující se druhy vlivem oteplování vymřou ve svých jižnějších lokalitách (McLachlan et al., 2005). Tato tvrzení se zdají vzhledem k dlouhému a usedlému životu stromů jako nepravděpodobné (McLachlan et al., 2005). Jak by bylo možné, aby se organismy jako stromy vykazující se značnou výškou, která souvisí i s velkými energetickými náklady na jejich vlastní údržbu, mohly takto rychle šířit (Petit et Hampe, 2006). Stromy jsou organismy dlouholeté a produkce jejich vlastních potomků se zdá velká, ale pouze pár semen je schopných založit novou generaci (Petit et Hampe, 2006). Nutno zmínit, že většina dřevin nevykazuje schopnost rychle reagovat na klimatické změny (Pearson, 2006). Současné studie ukazují, že dřeviny mnoha druhů přežívaly nepříznivé klimatické podmínky poslední doby ledové v malých refugiích i v severních oblastech (McLachlan et al., 2005; Tzedakis et al., 2013). V souvislosti s rychlým šířením se používá pojmu Reidův paradox (Clark, 1998). Tento jev popisuje velké migrační rychlosti dřevin vycházející z pylových analýz (Clark, 1998).

Jedním z důvodů, proč se snažit pochopit postglaciální migraci, je snaha porozumět a odhadnout budoucí reakce rostlin na změnu životního prostředí (McLachlan et Clark, 2004). Jelikož stromy patří mezi hlavní prvky některých ekosystémů, je nutné znát, jaké důsledky by mohly nastat při změně současných klimatických podmínek (McLachlan et Clark, 2004).

Jedním důkazem o přítomnosti druhu dřeviny v předchozím období je pylová analýza. Ta však není schopna poskytnout informace o hustotě populace ani o přesné trase migrace (Pearson, 2006; McLachlan, 2005). Z pylové analýzy také vyplývá, že stromy na postglaciální oteplování reagovaly velmi rychle (McLachlan, 2005). Další důkazy o šíření mohou poskytovat analýzy DNA a výsledné rozšíření haplotypů (McLachlan, 2005). Některé druhy dřevin mohly mít svá refugia mnohem více na sever v podobě malých populací, důkazy o jejich přítomnosti mohou poskytnout

makrofosilní záznamy (McLachlan, 2005; Tzedakis et al., 2013). Tyto oblasti, tzv. kryptická refugia, jsou obtížně zachytitelné pylovými i genetickými analýzami (Tzedakis et al., 2013). Jejich výskyt je prokazatelný až tehdy, kdy místní populace dosáhne větší hustoty (McLachlan et al., 2005). Proto některá glaciální refugia zatím nebyla odhalena (Vittoz et Engler, 2007). V případě nepříznivých vlivů jsou některé druhy dřevin schopny se krátkodobě udržet ve formě klonů (Petit et Hampe, 2006). V krátkodobém horizontu je to výhodnější způsob než mezidruhovému křížení (Petit et Hampe, 2006).

## **2.2. Šíření rostlin v prostoru a čase**

Šíření semen je jedním z možných způsobů rostlin, jak se mohou pohybovat v prostoru (Levin et al., 2003; Trakhtenbrot et al., 2013). Mnoho rostlin se do jisté míry může pohybovat i pomocí klonů, ale tento způsob je u většiny prostorově omezen (Levin et al., 2003). Při rozptylu musí semeno překonávat překážky, které mu brání v pohybu prostorem (Nathan, 2013). Jejich pasivnímu šíření napomáhají různé struktury jako například křídla, háčky, trny či silné osemení (Nathan, 2013). Největší množství semen však dopadne v blízkosti mateřské rostliny (Nathan, 2013). K odhadu šíření slouží modely, které jsou klíčovým procesem pro odhad prostorové dynamiky (Levin et al., 2003). Tyto modely odhadují rozšíření semen za různých podmínek a různými způsoby (Levin et al., 2003). Přibližná míra rozšíření musí počítat s konzistentním odhadem očekávaného potomstva a s věkem pohlavní dospělosti dané generace (McLachlan et al., 2005). Dle matematického vyjádření je místo rozptýlení (dispersal kernel) vyjádřeno v kartézské soustavě  $P(x, y) dx dy$ .

Rostliny mohou svá semena pasivně šířit různými způsoby jako například za pomoci větru (anemochorie), vody (hydrochorie) či zvířat (zoochorie). Dle odhadů asi 40 % rostlin využívá více než jeden způsob pasivního transportu semen (Vittoz et Engler, 2007).

## **2.3. Potenciál rozptylu větrem**

K rozptýlení semen větrem napomáhají různé struktury semene (Vittoz et Engler, 2007). Tento způsob je také nejvíce studován (Vittoz et Engler, 2007). Důvodem je jeho snadná pozorovatelnost a měřitelnost, které mohou být převedeny do modelů opírajících se o fyzikální zákony (Vittoz et Engler, 2007).

Dle náhodných možností se rozlišují dva způsoby šíření semen větrem a to na krátkou vzdálenost (z angl. SDD = short-distance dispersal) a na dálkový rozptyl (z

angl. LDD = long-distance dispersal); (Nathan, 2013). Šíření na krátkou vzdálenost, neboli okolo mateřské rostliny, je důležité pro výskyt druhu v rámci původní lokality (Trakhtenbrot et al., 2013; Tackenberg et al., 2003). Oproti tomu dálkový rozptyl je velmi vzácný, ale může být rozhodujícím procesem, co se týče kolonizace nových lokalit, rekolonizace opuštěných lokalit vlivem změny klimatu (např. po zlepšení podmínek, ústup ledovce) a udržuje i tok genů mezi vzdálenějšími populacemi (Trakhtenbrot et al., 2013; Tackenberg et al., 2003). Tedy může být rozhodujícím klíčem pro přežití metapopulací (Tackenberg et al., 2003). Pripouští se, že cca 2–10 % z celkového počtu vyprodukovaných semen by se mohlo dostat na vzdálenější místa (Clark, 1998).

Většina semen sice padá v blízkosti rodičovských rostlin, ale v otevřeném terénu se semena mohou dostat dál (Horn et al., 2001). Rostliny, využívající k disperzi vítr, mají uzpůsobena semena, tak aby se co nejdéle udržela ve vzduchu a tedy se i rozšířila dál (Horn et al., 2001). Přizpůsobením semen se chápe například lehkost semene, placatý tvar a křídla (Thompson, 2005). V případě dálkového rozptylu hraje důležitou roli i typ krajiny, ve které se dřevina vyskytuje (Nathan et al., 2002). Dle obecného modelování je směr větru náhodně vybírán v pozorovaném období a předpokládá se, že tato rychlost je během letu konstantní (Nathan et al., 2002). Vzdálenost  $D$  je pak přímo závislá na výšce uvolnění  $H$  a průměrné rychlosti horizontálního větru  $U$ , a nepřímo závislá na rozdílu terminal velocity  $F$  a vertikální rychlosti větru  $W$  (Nathan et al., 2002). Dle Nathana et al. (2002) se rychlost horizontálního větru přepočítává dle typu krajiny. Model WINDISPER-L pro otevřenou krajinu popisuje pokles horizontální rychlosti větru  $U$  s klesající výškou nad povrchem vlivem odporu (Nathan et al., 2002). V případě lesní lokality je popsán model WINDISPER-E, kde možnost rozptylu s rostoucí výškou exponenciálně roste (Nathan et al., 2002). V hustých lesích je rozptyl podstatně kratší než v otevřené krajině (Nathan et al., 2002).

V případě travnatých ploch, které se přes den ohřívají, může dojít k turbulentnímu proudění, které působí proti gravitaci, a tedy ke zvýšení potenciálu šíření (Soons et al., 2004). Soons et al. (2004) se věnují šíření semen přes travní plochu, které je celkem definované 4 modely. První model je nejjednodušší, popisuje trajektorii semene určenou odporem vzduchu a gravitací (Soons et al., 2004). Druhý model již zahrnuje vertikální pohyb větru (Soons et al., 2004). Třetí model zahrnuje i skutečnost kolísání rychlosti větru (Soons et al., 2004). Poslední a realitě nejbližší

model, obsahuje simulaci turbulence, které probíhají v mezní vrstvě atmosféry (Soons et al., 2004).

Dále je v poslední době zkoumáno i šíření přes kopcovitý terén, který v dálkovém šíření semen hraje také roli (Trakhtenbrot et al., 2013). Faktory, které ovlivňují šíření semen přes kopce, jsou proudění větru nad kopci, svahovitost kopce, také drsnost povrchu a parametr atmosférické stability (Trakhtenbrot et al., 2013).

Při rozptylu větrem se používá i pojem sekundární disperze (Nathan, 2013). Jednou možností je druhotný rozptyl semen na sněhu (Greene et Johnson, 1997). Je však bezvýznamný pro rostliny, které mají v zimní období nízký podíl vypadaných semen (Greene et Johnson, 1997). Navíc je zde zvýšené riziko neúspěchu, kdy semeno může být pohřbeno pod sněhem či jeho rozptyl může zastavit i samotné tání sněhu (Greene et Johnson, 1997).

#### **2.4. Potenciál šíření za pomoci vodního prostředí**

Vodní prostředí může semena rozptýlit různými způsoby (Vittoz et Engler, 2007). Semena mokřadních rostlin jsou většinou dost lehká, proto se mohou dobře pohybovat v říčním, jezerním i rybníčním prostředí (Vittoz et Engler, 2007). Některá semena mohou ve vodním prostředí přežívat i déle než rok (Vittoz et Engler, 2007). Mimo vodní prostředí mohou být semena krátkodobě přenášena i přívalovými dešti (Vittoz et Engler, 2007).

Campbell et al. (2002) popisují modely šíření invazních rostlin pohybující se pomocí říčních sítí. Simulace byla provedena pomocí programovacího jazyku C, který semena náhodně rozptýlil po celé experimentální krajině (Campbell et al., 2002). Krajina byla převedena do sítě čtverců. V případě krajiny se semena mohou šířit osmi směry, ale v případě řeky uvádí pouze 4 možné směry (Campbell et al., 2002). Každý pohyb poté představuje jednu generaci (Campbell et al., 2002). Jednou ze základních vlastností šíření semene je náhodná povaha trajektorie bez vlivů jako může být vítr, gravitace či v tomto případě i vliv tekoucí vody (Campbell et al., 2002). Rostliny jsou přisedlé druhy produkující velké množství semen a každé semeno se pohybuje nezávisle na ostatních (Campbell et al., 2002). Poté i samo toto semeno, pokud přežije, v následujících letech produkuje velké množství potomků (Campbell et al., 2002). Tato forma rozptýlení se označuje jako větvení náhodné procházky (branching random walk). Campbell et al. (2002) používají zjednodušenou verzi tzv. náhodnou procházku (random walk). Tento způsob lze díky

matematickému vztahu převést (Campbell et al., 2002). A to zadáním distribuce potomků a Malthusianova parametru, který do výpočtu zahrnuje i plodnost a jedince schopné přežít (Campbell et al., 2002). Větvená náhodná procházka v sobě zahrnuje pohyb a zároveň i dynamiku populace (Campbell et al., 2002). Ve zjednodušeném případě se jedná o simulaci pohybu jednoho semena v každé generaci či vzor pro jednu linii (Campbell et al., 2002).

Při šíření semen vodou hraje v případě řek i roli povodeň, která může dostat semena do takových vzdáleností, jež by sama semena nedokázala (Boedeltje et al., 2004). Bylo prokázáno, že semena uvolňující se na podzim/zimu jsou díky dormanci či jiným mechanismům schopny využít transport vodou po delší dobu (Boedeltje et al., 2004).

## **2.5. Odhady pro schopnost se šířit za pomoci živočichů**

Tento pasivní způsob šíření je velmi důležitým mechanismem, který může rostlinám usnadnit transport na velké vzdálenosti (Heinken et Raudnitschka, 2002). K tomuto typu transportu většinou napomáhají ptáci a savci. Ze savců je pro epizoochorii považováno za nejvýznamnější prase divoké (*Sus scrofa*); (Heinken et Raudnitschka, 2002). V případě konzumace je nutno zvažovat, zda semeno může transport trávicím traktem přežít bez újmy. Odhadnout šíření za pomoci zvířat je velmi složité, protože často závisí na chování nositele (Vittoz et Engler, 2007). Navíc některá semena mohou být používána i jako stavební materiál příbytků živočichů, jako například u mravenců či ptáků (Vittoz et Engler, 2007).

Vodní ptáci představují velký disperzní potenciál pro vodní rostliny, hlavně kvůli jejich vysoké mobilitě (Clausen et al., 2002). Vodní ptáci se často pravidelně přesouvají mezi jednotlivými mokřady a často migrují i na velké vzdálenosti (Clausen et al., 2002). Semena nemusí být konzumována, jelikož se mohou uchytit i na peří či nohou (Clausen et al., 2002). Dálkový rozptyl vodními ptáky je u vodních rostlin vzácný, i když není známá míra vzácnosti (Clausen et al., 2002). Otázkou je zda ptáci hráli důležitou roli při dálkovém rozptylu velkých vodních rostlin během ústupu poslední doby ledové (Clausen et al., 2002). V případě vodních ptáků nebyly nalezeny jednoznačné důkazy o přímé konzumaci semen olší.

K přenosu semen mohou pomoci nejen vodní ptáci, ale i drobní ptáci, kteří hnízdí a prolétávají korunami stromů. Často se živí právě semeny či plody stromu, na kterém hnízdí. V případě olší jsou možnými kandidáty na přenos semen přes svůj

trávicí trakt čičetka zimní (*Acanthis flammea*) a čížek lesní (*Carduelis spinus*);  
(Chambers et Elliott, 1989).

### 3. Ekologie a historie olší

#### 3.1. Ekologie a reprodukce olše šedé a olše lepkavé

Zástupci rodu olše (*Alnus*) jsou jednodomé stromy popřípadě keře charakteristické svým symbiotickým vztahem s půdní bakterií rodu *Frankia* (Heuvel, 2011; Huss–Danell et Bergman, 1990). Tento rod je v současné době rozšířen po celé severní polokouli, kde převážně obývá vlhká a slunná stanoviště (Heuvel, 2011; Ren et al., 2010). Existuje 29–35 druhů olší z toho 9 druhů obývá Severní Ameriku, 4–5 druhů Evropu a 18–23 druhů se nachází v Asii (Ren et al., 2010). V Evropě hrají důležitou roli v lužních a mokřadních oblastech (Douda et al., 2014).

Olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) je 20–25m vysoký strom rozšířený ve velké části Evropy s výjimkou severní části Skandinávie a severovýchodu Ruska, kde je její severní hranice rozšíření omezena teplotou (McVean, 1953; Suszka et al., 1996; Claessens, 2010). *A. glutinosa* se nevyskytuje na území, kde je minimálně po 6 měsících průměrná teplota 0 °C či dokonce nižší (McVean, 1953). Na východní hranici svého rozšíření je limitována suchem, zde je roční srážkový úhrn nižší než 500 mm (Claessens et al., 2010). Kvůli suchu je její výskyt vzácný i v oblastech Středozemního moře, Velké dunajské kotliny a Ukrajiny (Douda et al., 2014). Dále je rozšířena v severozápadní Africe, na Kavkazu a v severní části Turecka (Suszka et al., 1996). V severní Africe jsou populace velmi rozptýlené a omezené na malé a těžko přístupné lokality horských a pobřežních vodních toků a rašelinišť na území Maroka, Alžíru a Tuniska (Lepais et al., 2013).

*Alnus glutinosa* roste na vlhkých půdách v blízkosti vodních toků či jezer (Banaev et Bažant, 2007). Stanovištně není omezena vysoko položenou hladinou spodní vody. Její semenáčky potřebují vysoký přísun vody, z důvodu jejich náchylnosti k suchu (McVean, 1953). Její kořenový systém je značně plastický a umožňuje stromu přežít jak v podmáčených půdách, tak i na místech s hlubokou hladinou podzemní vody (McVean, 1953). Tato olše je schopna žít v širokém rozsahu teplot a také je relativně tolerantní k jarním či podzimním mrazům (Claessens et al., 2010).

*A. glutinosa* se dožívá i 120 let (McVean, 1953). Produkci semen zahajuje v 15 až 20 letech, avšak kvalitnější semena produkuje přibližně od věku 30 let (Savill, 2013; Claessens et al., 2010). *A. glutinosa* produkuje semena každoročně. Kvalita semenných let je nepravidelná (Suszka et al., 1996). Kvetení probíhá v březnu až dubnu a květy jsou jednodomé (Savill, 2013). Samčí jehnědy jsou



žlutočervené a nacházejí se na koncích větví po 2 až 5 (Suszka et al., 1996). Jejich délka se pohybuje v rozmezí 5 až 10 cm a produkují kvalitní pyl roznášený za pomoci větru (Suszka et al., 1996). Pyl je životaschopný po dobu 30–50 dnů podle vlhkosti okolí (Tallantire, 1974). Samičí jehnědy jsou menší o velikosti 1 až 2,5 cm a po dozrání zdřevnatí (McVean, 1953). Semena v šišticích dozrávají začátkem září (Suszka et al., 1996). Přibližně se v jedné šištici nachází 60 semen a na stromu se nachází okolo 4000 šištic (McVean, 1953). Z tohoto množství je průměrně 35 % živých a schopných založit novou generaci (Savill, 2013). Klíčivost semene je ovlivněna i vlhkostí půdy, která nesmí být menší než 50 % a musí být takto vysoká nejméně měsíc po vyklíčení, jinak mladý semenáček zahyne (Claessens et al., 2010). Olšová semena mimo jiné potřebují pro zahájení klíčivosti projít mrazem, což je přirozený mechanismus zabraňující semenům vyklíčit již na podzim (Gosling et al., 2009). V tomto případě se nejedná se o klíčící klid, semena vyklíčí i bez zimního období, ale začínají klíčit za zvýšených teplot a to až od 20 °C (Gosling et al., 2009). Schopnost klíčit se u olše uchovává po dobu kratší než 12 měsíců a semena spadaná ve vodě jsou živá po dobu cca 6 měsíců (Tallantire, 1974). V přirozených podmínkách se populace olší obnovuje za pomoci půdního narušení např. jeleny či povodněmi (Claessens et al., 2010).

Šíření semen větrem zřejmě není moc efektivní, zřídka byla nalezena semena dál než 30 m od mateřského stromu (McVean, 1953; Heuvel, 2011). I když jim k šíření větrem může napomoci jejich malá velikost a zploštělý tvar (Gosling et al., 2009). Jejich semena jsou spíše uzpůsobena šíření po vodě, po které se mohou šířit na velké vzdálenosti (McVean, 1953; Tallantire, 1974; Heuvel, 2011). K udržení na vodní hladině používají boční korkové plováky ukryté v křídlech (McVean, 1953). Semena se dobře šíří i ve slané vodě (Tallantire, 1974). Semena konzumována ptáky zřejmě nejsou životaschopná (Tallantire, 1974).

Olše šedá (*Alnus incana*) je strom vysoký cca 20 m rozšířený v centru Evropy a její severní, jižní i východní části (Suszka et al., 1996). Vyskytuje se i v Asii a to v západní části Sibiře a na Kavkaze (Suszka et al., 1996). V horských oblastech do nadmořské výšky 1300 až 1800 m n. m. a na Kavkaze se vyskytuje i ve výšce 2000 m n. m. (Suszka et al., 1996).

*Alnus incana* je světlomilný strom s mělkým kořenovým systémem rostoucí na středně suchých až mokřých půdách (Savill, 2013; Kullman, 1992). Vyskytuje se

na lokalitách chudých na živiny (Savill, 2013). *A. incana* se nachází v okolí horských potoků a řek i na horských úpatích (Banaev et Bažant, 2007).

*A. incana* je rychle rostoucí a krátkověký strom s průměrným věkem okolo 60 let (Suszka, 1996; Kullman, 1992). Je schopna se množit i vegetativně pomocí klonů, hlavně v subalpínském pásu (Banaev a Bažant, 2007; Kullman, 1992). A to pomocí kořenových či kmenových výmladků na bázi kmene (Kullman, 1992). Kořenové výmladky často vyrůstají ve vzdálenosti 10–15 m od rodičovského stromu (Kullman, 1992). Produkce semen začíná v 6 až 15 letech (Tallantire, 1974). Ke kvetení dochází v únoru až dubnu, kdy záleží na okolní teplotě dané lokality (Tallantire, 1974). Pokud se ve stejné lokalitě nachází *A. incana* i *A. glutinosa*, kvete *A. incana* o 2–3 týdny dříve než *A. glutinosa* (Tallantire, 1974). Kvetení trvá po dobu dvou týdnů (Suszka et al. 1996). Samčí jehnědy dlouhé 7–9 cm jsou ve svazku po 3 až 5 kusech (Suszka et al., 1996). Samičí, menší a oválné jehnědy jsou na krátkých stopkách po 2–8 (Suszka et al., 1996). Šišťice dozrávají v září až listopadu, kdy se otevírají a semena se mohou šířit v zimním období (Suszka et al., 1996). Kvalitní semenné roky se opakují v rozmezí 1–4 let (Suszka et al., 1996). Kvalita semen závisí na teplotních podmínkách a na nadmořské výšce (Tallantire, 1974; Kullman 1992). S rostoucí nadmořskou výškou klesá klíčivost semen (Kullman, 1992). Životnost semen není delší než 1 rok (Tallantire, 1974).

Semena mohou být dobře rozptýlena za pomoci vody i větru a to díky jejich nízké váze a větším křídílům (Suszka et al., 1996).

*A. incana* a *A. glutinosa* mohou v přírodě vytvářet hybridy. Tito hybridi jsou známí z lokalit jako například Bělorusko, Lotyšsko, Polsko, Česká republika, Švédsko a Irsko (Banaev et Bažant, 2007). Vyskytují se však pouze ojediněle (Banaev et Bažant, 2007).

### **3.2. Klimatické podmínky během poslední době ledové**

Poslední maximum doby ledové se odehrávalo před 27 až 20 ka (ka z anglického kiloannus, v překladu tisíc let, pro období holocénu a pleistocénu); (Huijzer et Vandenberghe, 1998). Kdy severní Evropu a Ameriku pokrývala velká masa ledovce (Claussen et al., 2013). Toto období bylo studenější a sušší než jaké je dnes (Claussen et al., 2013). V tomto období byla průměrná teplota nižší než -8 °C (Huijzer et Vandenberghe, 1998). Tedy nižší o 1,85–9,17° než dnes (Strandberg et al., 2011). Voda byla zadržena v ledovcích a kvůli tomuto jevu byla hladina moří

nižší o 120 m (Huijzer et Vandenberghe, 1998). Ústup ledovce z jeho maximální pozice začal před 22 tisíci lety (Ménot et al., 2006). V letech před 20 až 13 ka se průměrná roční teplota zvýšila a pohybovala se v rozmezí -9 až 1 °C (Huijzer et Vandenberghe, 1998).

Během poslední doby ledové velké území Eurasie zabírala tundra, která přecházela ve step, která též zabírala velké území Eurasie (Tarasov et al., 2000). Stepní vegetace se tehdy nacházela od západní Ukrajiny po západní Sibiř směrem na jih (Tarasov et al., 2000; Elenga et al., 2000). Tajga, dnes zabírající velké území, byla v ledovém období omezena na malé území (Tarasov et al., 2000). Konkrétně na severním pobřeží Azovského moře, tedy o 1500 km jižněji než její současná hranice výskytu (Tarasov et al., 2000). Jehličnaté a listnaté lesy se vyskytovaly na omezených a malých lokalitách (Tarasov et al., 2000). V jižní Evropě se v tomto období vyskytoval i biot podobný dnešní savaně (Elenga et al., 2000). Tehdejší podmínky kolem Středozemního moře byly sušší, než jak je známe dnes (Elenga et al., 2000). Tedy byla i zhoršená přístupnost vody pro rostliny (Elenga et al., 2000).

### **3.3. Historie olší a jejich osidlování Evropy**

Nejstarší pylové důkazy o existenci olší pocházejí z období křídy, před 145 až 66 Ma (Ma z anglického megaannus, v překladu milion let, pro paleontologii či geologii) a nejstarší nalezená fosilní jehněda pochází z období eocénu, před 55 až 34 Ma (Heuvel, 2011). V oligocénu, před 34 až 23 Ma, se od společného předka oddělil společný předek pro *Alnus incana* a *Alnus glutinosa* a jejich příbuzná *Alnus cordata* (Douda et al., 2014). Samotné druhy se od sebe začaly odlišovat v pliocénu, před 5,3 až 2,6 Ma (Douda et al., 2014).

V pleistocénu, před 2,6 Ma až 12 ka, dochází k neustálému střídání poklesu a vzestupu populací olší a to z důvodu střídání glaciálu a interglaciálu (Douda et al., 2014). V období před poslední dobou ledovou se podle přítomnosti pylu prokázal výskyt olše v Pyrenejích, Itálii, severozápadní Francii, v západní části Ruské pláně a na západě Ruska a Běloruska (Douda et al., 2014). Z tohoto období pochází fosilie ze severní části Panonské oblasti v České republice a na severovýchodu Karpat v Rumunsku (Douda et al., 2014).

Z hlediska současného zastoupení rostlinných druhů na severní polokouli je nejdůležitější období poslední doby ledové (Douda et al., 2014; King et Ferris, 1998). V tomto období se hlavně teplomilné dřeviny stahovaly do refugií, které

slouží jako zdroj pro případné rozšíření v případě příznivé změny klimatu (Douda et al., 2014; Lepais et al., 2013). Tyto refugia v poslední době ledové utvářely současný rozsah celé genetické struktury (Lepais et al., 2013). Většinou se za refugia považují jižní poloostrovy Evropy (Douda et al., 2014; King et Ferris, 1998). Refugia pro olši zřejmě byla ve východních Alpách, Karpatech, na Ukrajině a dále v severozápadní Francii, severním Španělsku a severozápadním Rusku (Douda et al., 2014). Další refugia byla v Turecku, Tunisku i Alžírsku (Lepais et al., 2013). V tomto období byl zaznamenán pokles populací v Itálii a Francii (Douda et al., 2014).

Přibližně před 20 ka se začíná oteplovat a ledovec začíná ustupovat. V tomto období dochází k šíření olší směrem do jižní Anglie a v Rusku (Douda et al., 2014). Dřívější studie popisují postup olší z jihoevropských zemí směrem na sever a západ Evropy (King et Ferris, 1998). Novodobější studie ukazují, že se olše do těchto oblastí šířily spíše ze severnějších oblastí (Douda et al., 2014). Většina severní a střední Evropy byla rekolonizována z refugia v Karpatech (King et Ferris, 1998; Lepais et al., 2013). Objevují se důkazy o přítomnosti olšového pylu ve Skandinávii a Estonsku (Douda et al., 2014). Fosilie z tohoto období byly nalezeny na území Polska, Litvy a Běloruska (Douda et al., 2014). V severní Africe se populace olší od sebe odlišují a na rekolonizaci Evropy se podílely pouze populace z Tuniska, pylové důkazy od 60 až 50 ka, a z Alžíru, pylové důkazy od 20 ka (Lepais et al., 2013). Marocké populace nemají s Evropskými nic společného a jedná se o tetraploidy, pravděpodobně vzniklé hybridizací (Lepais et al., 2013). Hybridizaci mohlo způsobit křížení odlišných populací v rámci jednoho druhu či mezidruhové křížení (Lepais et al., 2013). Další možností, jak vysvětlit zdejší tetraploidy je vliv mutace, která vedla ke zdvojení chromozomů v jedinci (Lepais et al., 2013). Oproti jiným populacím jsou zdejší populace odolnější vůči kolísání tlaku a efektivněji se přizpůsobily suchému podnebí (Lepais et al., 2013). Jejich výskyt se podle přítomnosti pylu datuje přibližně od 10 ka (Lepais et al., 2013).

V holocénu, před 12–0 ka, dochází ke kontinentálnímu nárůstu přes Alpy (Douda et al., 2014). Poprvé je zaznamenána přítomnost pylu i na Pyrenejském poloostrově (Douda et al., 2014). V následujících tisíci letech se zvyšuje i početnost v ostatních oblastech (Douda et al., 2014). V období okolo 10 ka dosahují olše rozšíření v západní Evropě (King et Ferris, 1998). Okolo 10 až 9 ka přítomnost pylu v Karpatech, Pobaltí i jižní Skandinávii (Douda et al., 2014). Okolo 9,5 ka se olše šíří směrem na východní Evropu, do Středomoří a na Balkán (Huntley et Birks, 1983).

V témže období dochází ke zvýšení přítomnosti pylu v oblasti Baltského moře (Giesecke et al., 2011). Ke zvýšení přítomnosti pylu dále dochází v letech před 9 až 8 ka na Britských ostrovech, severu Skandinávie i v Českém masívu (Douda et al., 2014; King et Ferris, 1998; Lepais et al., 2013). V období okolo 8,5 ka jsou olše podle fosilních záznamů rozsáhlé v oblasti Fennoskandie (Tallantire, 1972). Dále postupují směrem na západ podél pobřeží Severního moře (Huntley et Birks, 1983). Ve Fennoskandii se před 6 ka *Alnus glutinosa* šířila směrem na severozápad a severovýchod a *A. incana* pokračuje směrem na severozápad a jihozápad (Tallantire, 1972). Okolo 6 ka se *A. glutinosa* vyskytuje i v jižním Finsku, Estonsku, Dánsku, severním Německu, Nizozemí a západním Norsku (Tallantire, 1972). *A. incana* se vyskytuje již v severním Finsku, severním Švédsku a v severní a centrální části Norska (Tallantire, 1972). V dalších letech se rozšiřuje z Anglie i do severního Skotska, Irska a na všechny jižní poloostrovy a patrně se vyskytuje na téměř celých Britských ostrovech (Douda et al., 2014; Huntley et Birks, 1982). Vyšší přítomnost pylu se vyskytla i na Faerských ostrovech i dál na Islandu, ale v následujících letech opět poklesla (Huntley et Birks, 1983). V období mezi 6 až 0 ka dochází ke snížení výskytu olší v oblasti severní Skandinávie (Douda et al., 2014; Giesecke et al., 2011). Avšak okolo let před 5 ka olše osidlují nižší místa v severní a jižní Fennoskandii (Tallantire, 1972). V ostatních regionech je pokles patrný až v posledních letech a to v Alpách, Epihercynské rovině, na Britských ostrovech a mírnější pokles v Pobaltí (Douda et al., 2014).

#### **4. Metody pro odhad potenciálu šíření**

Olše mají prakticky možnost se šířit všemi dostupnými způsoby šíření, které mohou rostliny využít. A to větrem, vodou i za pomoci zvířat. V mé práci jsem vynechala pouze epizoochorii.

##### **4.1. Terminal velocity**

Terminal velocity je charakteristika semene závislá na velikosti, hustotě a tvaru semene (Thompson, 2005; Jongejans et Schoppers, 1999). Popisuje rychlost semene v podmínkách bezvětří (Caplat et al., 2012). Tato skutečnost je velmi důležitá pro rozptyl semene (Caplat et al., 2012). Jednotlivé druhy rostlin se velmi liší v terminal velocity, čímž narůstá jeho význam (Caplat et al., 2012). V rámci druhu však rozdíly velké nejsou (Caplat et al., 2012). Čím je terminal velocity nižší,

tím má semeno větší možnost rozptýlu (Caplat et al., 2012). Terminal velocity může být i do jisté míry ukazatelem schopnosti invaze druhu (Caplat et al., 2012).

Pro měření se používají, nejideálněji, čerstvě nasbíraná a suchá semena (Thompson, 2005). Je důležité, aby struktury udržující semeno déle ve vzduchu byly nepoškozené (Thompson, 2005). Terminal velocity lze měřit dvojím způsobem. První metodou je padání v bezvětrných podmínkách (Askew et al., 1997; Jongejans et Schoppers, 1999). K určení se používá přístroj, který zjišťuje rychlost průletu za pomoci dvou čidel (Askew et al., 1997). Semena se pohybují v uzavřeném skleněném boxu, do něhož se po jednom sypou semena. Při průletu semeno odráží světla laseru (Askew et al., 1997). Při odrazu prvního laseru se spustí časovač a při odrazu druhého laseru se časovač zastaví (Askew et al., 1997). Druhým typem je takzvaná plovoucí metoda (Jongejans et Schoppers, 1999). Semena v tomto případě prochází vertikálně větrným tunelem (Jongejans et Schoppers, 1999). Obě metody podávají srovnatelné výsledky (Jongejans et Schoppers, 1999).

#### **4.2. Plovatelnost**

Plovatelnost určuje schopnost šířit se ve vodním prostředí (Römermann et al., 2005). Čím déle vydrží semeno plovat na hladině, tím pravděpodobněji dopluje po proudu dál (Römermann et al., 2005). Není důležitá pouze maximální doba plovatelnosti, ale i podíl semen, která tuto schopnost projevují (Römermann et al., 2005). Samotná schopnost dále závisí i na rychlosti daného vodního prostředí (Römermann et al., 2005). Měření by mělo být prováděno se všemi strukturami semene či plodu (Römermann et al., 2005). Zkoumaná semena se umisťují do kádinek s destilovanou vodou (popř. i běžnou vodou) a poté se kádinky umisťují do třepačky pro simulaci tekoucí vody (Römermann et al., 2005; van den Broek et al., 2005). Pro simulaci ve stojaté vodě se pouze nádoby umístí na pevnou desku (van den Broek et al., 2005). Ke kontrole dochází ihned, po 5 min, po 1,2 a 6 hod, po 1 dnu, po 1, 2 a 3 týdnech, po 1 a 6 měsících a nakonec po 1 roce (Römermann et al., 2005). V těchto časech se odečítají potopená semena (van den Broek et al., 2005). Pro studii jsou důležité časy, kdy je potopeno 50 a 90 % semen (Römermann et al., 2005).

#### **4.3. Říční síť jako významná infrastruktura pro rostliny**

Během poslední doby ledové vypadala říční síť v Evropě jinak, než jak ji známe dnes. A nejen říční síť, ale i celá Evropa. Hladina moře byla nižší a kontinent

měl větší rozlohu než dnes (Ménot et al., 2006). Na severu se vyskytoval ledovec, který se po vrcholu doby ledové začal zmenšovat. Fennoscandianská část ledovce zabírala severní části Evropy a na její severní části byla rozšířena západně do Norského moře, a na její jižní části pokračovala přes Severoněmeckou nížinu do Polska, a dále na východ do severního Polska a Ruska (Ménot et al., 2006). Menší část ledovce byla soustředěna na Britských ostrovech (Ménot et al., 2006). Vlivem snížené hladiny moře se mezi Anglií a Francií vytvořilo údolí (Ménot et al., 2006). V tomto údolí se nacházela řeka nazývaná Flueve Manche (paleoriver) a během poslední doby ledové byla největším říčním systémem v Evropě (Toucanne et al., 2010). Během oteplování se zvedla hladina moře o 60 m a ústí řek byla posunuta o cca 300 km (Ménot et al., 2006).

Odra a Visla dvě řeky, které pramení v blízkosti Karpat (Leszek, 2005). Odra dříve tekla směrem do Severního moře (Badura et al., 2013). Teprve až na konci poslední doby ledové změnila své koryto (Badura et al., 2013). Změnu koryta zřejmě způsobily větrné sedimenty naváté z hor, které se uvolňovaly kvůli probíhající změně klimatu (Badura et al., 2013). Během let 20–18 ka se řeka dostala do jejího současného koryta, jak je známo dnes (Badura et al., 2013). Visla naopak zůstala téměř nezměněna (Leszek, 2005). V době ledové vytvořila jezero, které bylo hrazeno ledovcem (Leszek, 2005).

V době oteplování velmi rychle ustupuje ledovec z Baltské oblasti cca do doby 12 ka (Björck, 1995). Části volného Baltského moře vytvářely Ledové Baltské jezero (Björck, 1995). Celkově Baltské moře procházelo třemi stadii do doby okolo 8 ka, kdy získává svou současnou podobu (Björck, 1995). Do té doby bylo většinou tvořeno sladkou vodou (Björck, 1995).

#### **4.4. Endozoochorie**

Endozoochorie je nejdůležitějším způsobem šíření pro dálkový rozptyl semen. A mimo to je někdy i postatou klíčení některých rostlin (Vazačová et Münzbergová, 2013). Semeno je vystaveno obrušování, které může zvýšit jeho propustnost vody, a dále se mohou v trávicím traktu potlačit inhibitory zabraňující klíčení semene (Vazačová et Münzbergová, 2013). Zjistit, zda semena přežijí trávení lze dvěma způsoby, a to uměle laboratorně či přímým krmením ptáků a následnou kontrolou jejich trusu (Vazačová et Münzbergová, 2013). Testovaná semena musí mít opět všechny své struktury (Römermann et al., 2005). V laboratoři ptáky

nahrazují plastové nádoby o objemu 250 ml (Vazačová et Münzbergová, 2013). Nejprve se simuluje žvýkání za pomoci doplňkového krmiva pro holuby ve formě drti z kamenů a lastur mlžů (Vazačová et Münzbergová, 2013). Kvůli simulaci kamínků, které mají ptáci ve voleti či v žaludku a které napomáhají mělnění stravy (Vazačová et Münzbergová, 2013). Dalším krokem simulace je máčení v kyselině sírové, která simuluje žaludeční šťávy (Vazačová et Münzbergová, 2013).

#### 4.5. Určování schopností semen

##### 4.5.1. Lokality odběru

Pro odběr vzorků semen bylo vybráno celkem šest lokalit, tři pro *Alnus glutinosa* a tři pro *A. incana*. Pro *A. glutinosa* jsem vybrala lokality v nižších polohách. První vybranou lokalitou byl břeh řeky Ploučnice (GPS: 50°40'59.324"N, 14°32'43.532"E), konkrétně úsek protékající městem Česká Lípa v severních Čechách. Zdejší populace olší byla zřejmě uměle vysázena společně s javory, které střídají v této části toku. Dalším místem byla olšina v blízkosti Jezerského rybníka (GPS: 49°34'44.077"N, 14°33'8.363"E), který se nachází v obci Sedlec-Prčice ve středních Čechách. Zdejší populace byla čistě olšina bez příměsí jiných stromů. Tato populace olší je zřejmě přírodní olšinou, která plynule navazuje na liniovou populaci podél potoka. Zdejší půda je dost často podmáčená a tedy vhodná právě pro populace olší, které se mimo jiné prokázaly oproti ostatním populacím značně vysokou živostí semen (92 %). Poslední populace pochází z města Bechyně z Jihočeského kraje (GPS: 49°18'19.934"N, 14°30'49,732"E). Zdejší populace je též uměle vysazená a to podél silnice. Pro *Alnus incana* byl proveden pouze odběr z jedné lokality na území ČR a to v Praze na Šáreckém potoce (GPS: 50°6'24.321"N, 14°20'6.896"E). Zde byla *A. incana* zřejmě také uměle vysazená, jelikož to není lokalita odpovídající jejímu přírodnímu prostředí. Kvůli obtížnosti s lokalizací *Alnus incana* na území ČR mi byly zbylé vzorky poskytnuty ze Slovenska. O jejich stanovištích chybí podrobnější popis. Jednalo se o lokality v blízkosti obcí Pohronská Podhora (GPS: 48°44'55.983"N 19°48'44.179"E) a Klubina (GPS: 49°21'34.888"N 18°54'30.125"E).

##### 4.5.2. Vzorkování dat

Z vybraných lokalit se sbíralo několik šištic. Sběr probíhal v zimním období od ledna do února. Šišťice bylo také potřeba nechat proschnout, protože v tomto období bývají zapadlá ve sněhu a tedy velmi vlhká. Vlhkost by mohla ovlivnit vlastnosti semene v testech (Thompson, 2005). Z šištic byla následně vyklepána



semena. Zdeformované byly vyloučeny z testu, například jim chyběla křídla nebo byla již napadena plísní.

Poté byla semena použita pro měření terminal velocity pomocí padostroje a softwaru padox. Výsledek je měřen v základních jednotkách rychlosti ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Celkem bylo takto změřeno 50 vzorků z každé lokality. V rámci jednoho druhu bylo tedy změřeno 150 vzorků.

Jiný vzorek semen byl použit na pokus plovatelnosti. Nejprve byla semena máčena v kádinkách o objemu 400 ml. Do kádinek jsem nalila 150 ml destilované vody a vsypala 50 semen. Pro každou lokalitu byla dvě opakování pouze pro *Alnus glutinosa*. Kádinky byly upevněny na třepací plato a vloženy do třepačky. Tento postup se neosvědčil, a proto jsem ho nahradila upraveným postupem. Důvodem byla klíčivost a následná tvorba plísně na semenáčcích v teplém prostředí třepačky. Nové vzorky jsem místo do třepačky vložila do ledničky, kde nízká teplota bránila vyklíčení semen. V kontrole jsem pokračovala dále podle metodiky LEDA.

Posledním způsobem testování semen byla simulace trávicího traktu ptáků. Z každé lokality bylo vzorkováno 30 semen. Nejprve byla semena vložena do malého plastového barelu s 20 g kamenité směsi a 5 ml vody. Poté byly barely vloženy na 24 hodin do třepačky. Po uplynutí dané doby byla semena vyjmuta ze směsi a máčena v kyselině sírové po dobu 4 hodin. Nakonec byla semena otestována na živost.

Živost semen byla testována dvojím způsobem. Prvním způsobem použitým u endozoochozie byl test 0,1 % roztokem tetrazolia. V tomto případě se semena rozříznou na půl a pouze jedna z dvou polovin se vloží do roztoku. Roztok se semeny se uchová mimo dosah světla. Po 1–2 dnech se živost zkontroluje. Obarvená semena jsou živá semena. Druhý způsob jsem použila u plovatelnosti díky snadnému klíčení olše ve vodě. Testované nádoby jsem přemístila z lednice na teplejší místo. Po ohřátí vody alespoň na pokojovou teplotu (okolo 20 °C) začala semena klíčit.

#### **4.5.3. Analýza dat**

Pro analýzu terminal velocity byl použit neparametrický Wilcoxonův test vypočítaný pomocí softwaru R (R Core Team, 2012). Tento typ testu byl použit k porovnání terminal velocity mezi *A. glutinosa* a *A. incana*, kdy se jednalo o dva samostatné výběry. Celkem od každého druhu bylo použito 150 údajů. Data *A. incana* vykazují normalitu dle Shapiro testu i analýzy EDA. Data *A. glutinosa* dle

Shapiro testu nevykazují normalitu, i když dle analýzy EDA vykazují normalitu dat. Z tohoto důvodu byl použit neparametrický test.

## 5. Výsledky

Rozdíl mezi terminal velocity *A. incana* a *A. glutinosa* se prokázal jako signifikantní ( $W = 22307.5$ ,  $p\text{-value} < 2.2e-16$ ). Rozdíl by se dal očekávat vzhledem k vodní strategii *A. glutinosa*. Jelikož se obě informace pohybují v rámci nízkých hodnot, bylo nutno zjistit, zda rozdíl není náhodný. Získaná data jsem porovnávala s výsledky publikovanými v databázi LEDA (2008). Z hlediska větrné strategie je považována za lepší *A. incana* oproti *A. glutinosa*. Terminal velocity z mého vzorku pro olši lepkavou je  $2,04 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , internetová databáze LEDA (2008) však interpretuje vyšší výsledek a to  $2,43 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Terminal velocity z mého vzorku pro *A. incana* je  $1,25 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Pro plovatelnost nemám závěrečné výsledky kvůli nedostatkům spojených s dlouhodobým máčením semen. Pokus byl ukončen po 7 měsících kvůli výskytu plísně, která mohla ovlivnit pokus. Výsledkem předčasně ukončeného pokusu bylo, že minimálně 94 % semen stále plovalo. Živost semen byla ověřena nejjednodušším způsobem. Semena byla ponechána ve vodě s pokojovou teplotou. Semena se ukázala jako živá i po 7 měsících máčení.

Ze vzorkovaných populací nepřežila cestu trávicím traktem ani *Alnus glutinosa* a ani *A. incana*. K ověření byla testována semena, která traktem neprošla. V případě *A. glutinosa* byla živost v průměru 56 % a pro *A. incana* v průměru 23 %.

## 6. Diskuze

Dle databáze LEDA (2008), dostupné na webové adrese [www.leda-traitbase.org](http://www.leda-traitbase.org), je průměrná rychlost *A. glutinosa* větší, tedy semena padají s větší rychlostí. Odlišnost může vysvětlovat rozdílný počet testovaných semen či mohou hrát roli i rozlišné ekotypy rostlin. Údaje pro *A. incana* zde chybí, a proto nelze porovnat. Výsledek je však uspokojivý a odpovídá vědeckým předpokladům. Tedy, že *A. incana* se lépe šíří vzduchem, což může být výhodou nad *A. glutinosa* (Tallantire, 1974). Semena, která padají rychlostí vyšší než  $2 \text{ m.s}^{-1}$ , nejsou pravděpodobně větrem dobře rozptýleny (Thompson, 2005). *A. glutinosa* spadá za tuto hranici. Ovšem ve zcela výjimečných situacích, kdy panují extrémní povětrnostní podmínky, mohou být semena s terminal velocity větší než  $1,6 \text{ m.s}^{-1}$  rozšířena i na delší vzdálenosti (Tackenberg et al., 2003). Takové situace jsou ve střední Evropě opravdu vzácné (Tackenberg et al., 2003).

Odhad šíření semen za pomoci větru je složitý a v mnoha člancích byly publikovány modely, které se tento způsob šíření snaží popsat. Já jsem prozatím počítala s jednoduchým modelem pro zjištění vzdálenosti průměrného rozptylu za průměrných povětrnostních podmínek:

$$D = \frac{H \cdot U}{F \cdot W}$$

kde  $D$  je vzdálenost,  $H$  je výška uvolnění,  $U$  je průměrná rychlost horizontálního větru,  $F$  je terminal velocity a  $W$  je střední rychlost vertikálního větru (Nathan et. al. 2001). V mém případě kvůli zjednodušení prozatím počítám s  $U$  jako průměrnou rychlostí větru v měsících, kdy se semena u olší uvolňují ze šištic. V některých případech je pro jednoduchost vynecháno i působení vertikálního větru. Dle Českého hydrometeorologického ústavu se nečastější rychlost větru v Evropě pohybuje v rozmezí  $2\text{--}8 \text{ m.s}^{-1}$ . Dle vzorce uvedeného výše se průměrně semena *A. glutinosa* dostávají do vzdálenosti okolo 49 m od mateřského stromu. Semena *A. incana* se mohou průměrně rozptýlit do vzdálenosti 80 m.

U plovatelnosti jsem se řídila pokusem pro efekt stojaté vody spíše z praktických důvodů. Klíčení v třepačce celý pokus znehodnotil. Ale existuje rozdíl mezi simulací plovatelnosti ve stojaté a tekoucí vodě (van den Broek et al., 2005). Ve stojaté vodě semena vydrží plavat po delší dobu (van den Broek et al., 2005). V databázi LEDA (2008) se uvádí rozdíl mezi oběma testovanými druhy. Dle databáze LEDA (2008) se udrží na hladině *Alnus incana* ½ roku a *Alnus glutinosa*

přes 1 rok. Což potvrzuje tvrzení, že příbuzné druhy nemusí vykazovat v plovatelnosti podobné dovednosti (van den Broek et al., 2005). Kvůli nedostatku materiálu se tento rozdíl neprokázal, testována byla pouze *Alnus glutinosa*. Olše obývají lokality často zaplavované, a proto se dalo předpokládat, že budou adaptovány podmínkám mokřadních lokalit, kde semena většiny druhů vydrží velmi dlouhou dobu plovat (van den Broek et al., 2005). Taková semena, většinou plochého tvaru podobnému právě olším, se vyznačují sníženou živostí ve vodě (van den Broek et al., 2005, Tallantire, 1974). Celý pokus mi pomohl lépe nahlédnout a představit si situaci. Semena mohou plavat klidně více jak rok, ale otázkou je zda jsou již živá a schopná založit novou generaci. Druhou otázkou je klíčení, které celou situaci mění. Olše jsou schopny vyklíčit ve vodě. Klíčení olší není závislé na světle a teplota by měla být přes 10 °C (McVean, 1955; Gosling et al., 2009). Při jaké teplotě olše klíčí ve vodě, se prozatím neví. V prostředí ledničky, kde je teplota 5 °C, neklíčí. V pokojovém prostředí s teplotou okolo 20 °C olše klíčí ve vodním prostředí. Existují stejné tepelné podmínky klíčení i pro vodní prostředí? Dalším problémem plovatelnosti je plíseň tvořící se na povrchu semen a následně je shlukující do kolonií. V jiných studiích popisující tento postup například van den Broek et al. (2005) či Römermann et al. (2005), ale tyto problémy však nezmiňují. Odhaduji, že plesnivění může souviset se živostí semen. Tento fakt vyvozují z prováděného pokusu. Olše s vysokou živostí (92 %) plesnivěním netrpěly oproti populacím s nižší testovací hodnotou živosti (35 %). V přírodě by měla být infekce zdravých semen vyloučena.

Nejběžnějším způsobem rostlin, jak se dostat se na co největší vzdálenost, je pomocí endozoochorie. Dle McVean (1953) by byl tento fakt možný. Olše však nejsou schopné trávicí trakt přežít, tuto myšlenku později naznačuje Tallantire (1974). Při průchodu trávicím traktem ztrácí semena váhu, kdy je jejich osení odíráno (Traveset, 2001). Semena se stávají přístupnější vodě (Traveset, 2001). Usuzuji, že snadněji proniká i žaludeční kyselina. Olše mají tenké osení semen, které je před touto hrozbou zřejmě dostatečně nebrání.

Epizoochorii jsem sice netestovala, ale dle jiných studií mohu odhadnout, zda ji přikládat v případě šíření olší přikládat váhu. Heinken a Raudnitschka (2002) zkoumali semena zachycená v kožichu a na kopytech srnce a kance. Dle jejich tabulek vyšla přítomnost zachycených semen olše v průměru okolo 0,1 % z celkového počtu nalezených semen (Heinken et Raudnitschka, 2002). V případě

ptáků, kteří v olších žijí, by mohla mít epizoochorie pro olši svůj význam, ale modelovat tento typ šíření by mohlo být velmi složité.

Dle následujících zjištěných informací jsem pomocí softwaru ArcGIS 10.2.1 Desktop (ESRI, 2013) znázornila šíření olši z refugií. Příloha č. 1 znázorňuje šíření pouze větrem, které jsem vypočetla dle výše uvedeného vzorce. Mapa znázorňuje šíření během 26 000 let. Z mapy vyplynulo, že tento potenciál je pouze zanedbatelný. V kombinaci s plovatelností má již svůj význam pro přenos semen mezi mokřady či v rámci jednotlivých mokřadů. V příloze č. 2 je znázorněna plovatelnost jedné generace, jelikož šíření vodou je velmi rychlý transport, pomineme-li prozatím některá fakta. Vzdálenost možného rozšíření od refugia jsem vypočetla součinem doby plovatelnosti a průměrné rychlosti vody. Tento součin bylo nutné zkrátit o stupeň vývinu řeky, jelikož přirozené řeky meandrují. Stupeň vývinu řeky jsem vypočetla jako průměr stupňů vývinu náhodně vybraných velkých řek v Evropě. Pro snadnější odhad budoucího vývoje jsem v mapě znázornila i úmoří. Z map vyplývá, že olše se rychle šířily pomocí vodních toků, ale bylo zapotřebí i šíření za pomoci větrem. Jelikož vodní prostředí nabízí pouze jeden směr kolonizace.

## **7. Budoucí práce**

V budoucnu chci dále pokračovat v této práci a doplnit ji o složitější modely šíření. Výše uvedené informace mi sloužily jako předstudie pro další práci. Dále se budu jen zabývat možnostmi šíření vzduchem a vodou. Ostatní typy se prokázaly jako těžko předvídatelné a v případě endozoochorie i jako zbytečné. Proto pro budoucí model není důležité pouze zjistit potenciál semen, ale i možnosti prostředí. Pro jsem vytvořila, dle podkladů, mapu říční sítě během poslední doby ledové v Evropě, která se postupně měnila až do současné podoby. Znalost tehdejší říční sítě může být klíčem k rozluštění šíření olší, které mohly využívat říční infrastrukturu pro transport svých semen. Z hlediska prostředí bylo důležité také zjistit klimatické podmínky během poslední doby ledové. Důvodem je náročnost semenáčků na půdní podmínky, které jsou rozhodující pro založení nové populace.

## 8. Závěr

V rámci této bakalářské práce jsem se zaměřila na postglaciální šíření rostlin. Během poslední doby ledové se teplomilné rostliny stáhly do refugií. Důkazy o jejich výskytu poskytují pylové analýzy, analýzy DNA a makrofosilní nálezy. V souvislosti s tímto tématem se používá pojmu Reidův paradox, popisující rychlé šíření dřevin. Tento omyl je většinou podporován pylovými analýzami. V další části této práce byly popsány používané metody pro modelování disperze semen pomocí větru, vody a zvířat. Tyto modely většinou slouží pro odhad rozšíření rostlin po poslední době ledové či pomáhají určit invazní potenciál druhu. Nejčastěji je zkoumána anemochorie kvůli její snadné pozorovatelnosti a měřitelnosti. Mnoho prací je poté zaměřeno na dálkový rozptyl semen, který je ve většině případů vzácností.

V této práci jsem z tohoto hlediska zkoumala *Alnus glutinosa* a *A. incana*. Obě dřeviny se většinou nacházejí v blízkosti mokřadů, kde hrají důležitou roli. Během nepříznivých podmínek se tyto olše stáhly do refugií, která se nacházela pravděpodobně více na sever, než se dříve myslelo. Z práce vyplynulo, že se tyto olše mohou dobře šířit větrem či vodou. Cestu trávicím traktem zvířat však nemohou přežít. Díky snadné měřitelnosti šlo dobře zjistit potenciál šíření větrem. *Alnus incana* lze podle hodnot terminal velocity zařadit mezi rostliny efektivně se šířící za pomoci větru. Měření plovatelnosti se však ukázalo jako velmi složité. Tato metoda potřebuje vylepšení, aby šlo snadno změřit i plovatelnost vodních rostlin. Tedy semen často plovající déle než půl roku.

*Alnus glutinosa* i *A. incana* jsou dřeviny krátkověké a relativně rychle reagující na klimatické změny. Během poslední doby ledové se stáhly do refugií, kde přečkaly nepřízeň. Z těchto lokalit se dle pylové analýzy rozšířily velmi rychle. Tento jev nemusí být přehnaný. Olše se velmi rychle šíří pomocí říčních sítí, kdy velikost jejich invaze je omezena nízkým procentem přeživších a podmínkami okolí. Mezi jednotlivými mokřady se mohly pohybovat i za pomoci větru. Díky základním informacím, které mi tato práce pomohla zjistit, mohu dále vycházet a formulovat již složitější modely.

### **Seznam použité literatury:**

Askew, A.P., Corker, D., Hodkinson, D.J. et Thompson, K., 1997: A new apparatus to measure the rate of fall of seeds. *Functional Ecology* 11: 121–125.

Banaev, E.V. et Bažant, V., 2007: Study of natural hybridization between *Alnus incana* (L.) Moench. and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Journal of Forest Science* 53/2: 66–73.

Björck, S., 1995: A review of the history of the Baltic sea, 13.0–8.0 ka BP. *Quaternary International* 27: 19–40.

Boedeltje, G., Bakker, J.P., Brinke, A.T., Van Groenendael J.M. et Soesbergen M., 2004: Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786–796.

Badura, J., Jary, Z. et Smalley, I., 2013: Sources of loess material for deposits in Poland and parts of Central Europe: The lost Big River . *Quaternary International* 296: 15–22.

Campbell, G.S., Blackwell, P.G. et Woodward, F.I., 2002: Can landscape–scale characteristics be used to predict plant invasions along rivers?. *Journal of Biogeography* 29: 535–543.

Caplat, P., Nathan, R., et Buckley, Y. M., 2012: Seed terminal velocity, wind turbulence, and demography drive the spread of an invasive tree in an analytical model. *Ecology* 93/2: 368–377.

Claessesns, H., Oosterbaan, A., Savill, P. et Rondeux1, J., 2010: A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry* 83/2: 163–175.

Clausen, P., Nolet, B.A., Fox, A.D. et Klaassen M., 2002: Long–distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191–203.



Claussen, M., Selent, K., Broekin, V., Raddatz, T. et Gayler, V., 2013: Impact of CO<sub>2</sub> and climate on Last Glacial maximum vegetation – a factor separation. *Biogeosciences* 10: 3593–3604.

Clark, J.S., 1998: Why Trees Migrate So Fast: Conforonting Theory with Dispersal Biology and Paleorecord. *The American Naturalist* 152/2: 204–224.

Clark, J.S., Fastie Ch., Hurtt G., Jackson, S.T., Johnson, C., King G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III, T. et Wyckoff, P., 1998: Reid's Paradox of Rapid Plant Migration: Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48/1: 13–24.

Douda, J., Doudová, J., Drahošová, A., Kuneš, P., Hadincová, V., Krak, K., Zákavský, P. et Mandák B., 2014: Migration Patterns of Subgenus *Alnus* in Europe since the Last Glacial Maximum: A Systematic Review. *PloS one* 9/2: 1-14.

Elena, H., Peyron, O., Bonnefille, R., Jolly, D., Cheddadi, R., Guiot, J., Andrieu, V., Bottema S., Buchet, G., de Beaulieu, J.-L., Hamilton, A.C., Maley, J., Marchant, R., R. Perez-Obiol, R., Reille, M., Riollet, G., Scott, L., Straka, H., Taylor, D., Van Campo, E., Vincens, A., Laarif, F. et Jonson, H., 2000: Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 yr bp. *Journal of Biogeography* 27/3: 621–634.

ESRI, 2013: ArcGIS Desktop: Release 10.2.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Giesecke, T., Bennett, K.D., Birks, H.J.B, Bjune, A.E., Bozilova, E., Feurdean, A., Fisinger, W., Froyd, C., Pokorný, P., Rösch, M., Seppä, H., Tonkov, S., Valsecchi, V. et Wolters, S., 2011: The pace of Holocene vegetation change – testing for synchronous developments. *Quaternary Science Review* 30: 2805–2814

Gosling, P.G., McCartan, H.A. et Peace, A.J., 2009: Seed dormancy and germination characteristics of common alder (*Alnus glutinosa* L.) indicate some potential to adapt to climate change in Britain. *Forestry* 82/5: 573–582

Greene, D.F. et Johnson, E.A., 1997: Secondary dispersal of tree seeds on snow. *Journal of Ecology* 85: 329–340

- Heinken, T. et Raudnitschka, D., 2002: Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121/4: 179–194.
- Heuvel, B.D.V., 2011: *Alnus*. In: Kole, C. (ed.): *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Forest Trees*. Springer, Berlín: 1–14.
- Horn, H.S., Nathan, R. et Kaplan, S.R., 2001: Long–distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* 16: 877–885.
- Huijzer, B. et Vandenberghe, J., 1998: Climatic reconstruction of the Weichselian Pleniglacial in northwestern and central Europe. *Journal of Quaternary Science* 13/5: 391–417.
- 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: 688.
- Huss–Danell, K. et Bergman, B., 1990: Nitrogenase in Frankia from root nodules of *Alnus incana* (L.) Moench: immunolocalization of the Fe– and MoFe–proteins during vesicle differentiation. *New Phytologist* 116: 443–455.
- Chambers, F.M. et Elliott, L., 1989: Spread and Expansion of *Alnus* Mill. In the British Isles: Timing, Agencies and Possible Vectors. *Journal of Biogeography* 16/6: 541–550.
- Jongejans, E. et Schoppers, P., 1999: Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *OIKOS* 87: 362–372.
- King, R.A. et Ferris, C., 1998: Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7: 1151–1161.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilman, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008: The

LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266-1274.

Kullman, L., 1992: The ecological status of grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) in the upper subalpine birch forest of the central Scandes. *New Phytologist* 120: 445–451

Lepais, O., Muller, S.D., Saad–Limam, S.B., Benslama, M., Rhazi, L., Belouahem–Abed, D., Daoud–Bouattour, A., Gammar, A.M., Ghrabi–Gammar, Z. et Bacles, C.F.E., 2013: High Genetic Diversity and Distinctiveness of Rear–Edge Climate Relicts Maintained by Ancient Tetraploidisation for *Alnus glutinosa*. *PLOS ONE* 8/9, 1–11.

Levin, S.A., Muller–Landau, H.C., Nathan, R. et Chave J., 2003: The ecology and evolution of seed dispersal: A Theoretical Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575–604.

Leszek, M., 2005: Pleistocene river systems in the southern peribaltic area as indication of interglacial sea level changes in the Baltic Basin. *Quaternary International* 130: 43–48.

Ménot, G., Bard, E., Rostek, F., Weijers, J.W.H., Hopmans, E.C., Schouten, S. et Damsté, J.S.S., 2006: Early Reactivation of European Rivers During the Last Deglaciation. *Science* 313: 1623–1625.

Nathan, R., Horn, H.S., Chave, J. et Levin, S.A., 2002: Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. In: D. J. Levey, W. R. Silva et M. Galetti (eds.): *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI pub., New York: 69–82.

Nathan, R., 2013: Dispersal Biogeography. In: Levin, A. S. (ed.): *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego: 539–560.

McLachlan, J.S. et Clark, J.S., 2004: Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management* 197: 139–147.

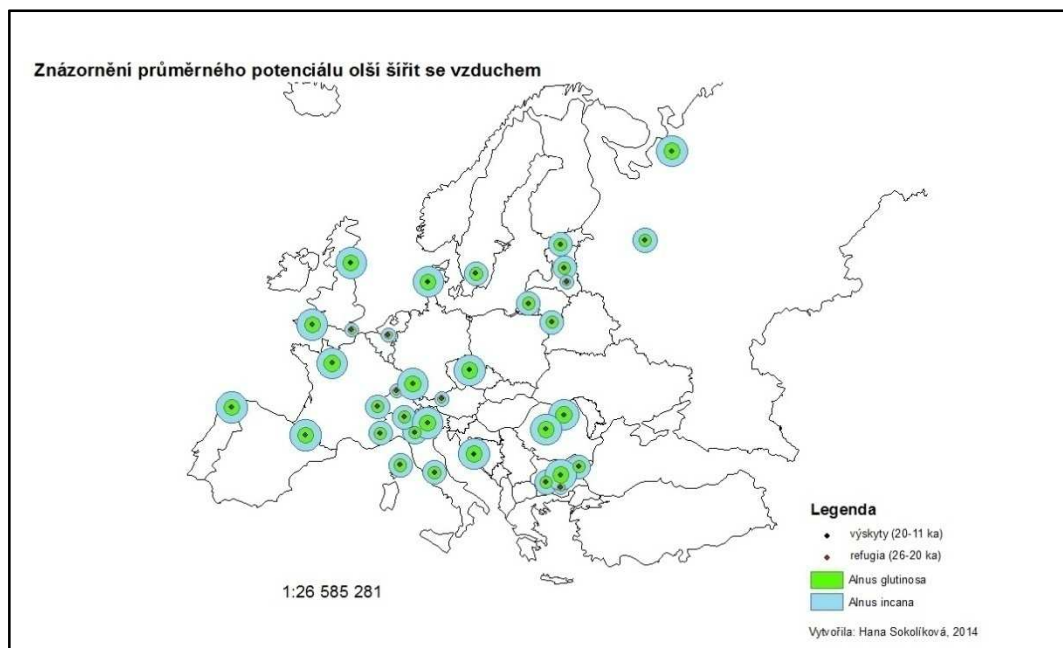
McLachlan, J.S., Clark, J.S. et Manos, P.S., 2005: Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86/8: 2088–2098.

- McVean D.N., 1953: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Journal of Ecology* 41: 447–466.
- Pearson, R.S., 2006: Climate change and the migration capacity of species. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21/3: 111–113.
- Petit, J.R. et Hampe, A., 2006: Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 187–214
- R Core Team, 2012: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ren, B., Xiang, X. et Chen, Z., 2010: Species identification of *Alnus* (*Betulaceae*) using nrDNA et cpDNA genetic markers. *Molecular Ecology Resources* 10: 594–605
- Römermann, C., Tackenberg, O., Poschlod, P., (2005) Buoyancy. In: Knevel, I.C., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Stadler, M. et Thompson, K. (eds.): *The LEDA traitbase. Collecting and measuring standards of life-history traits of the Northern European flora.* University of Groningen, Groningen: 124–127.
- Savill, P. S., 2013: *The Silviculture of Trees Used in British Forestry.* CABI, Wallingford: 143.
- Soons, M. B., Heil, W.G, Nathan R. et Katul, G.G., 2004: Determinants of long–distance seed dispersal by wind in grasslands. *Ecology* 85/11: 3056–3068.
- Strandberg, G., Brandefelt, J., Kjellström, E. et Smith, B., 2011: High–resolution regional simulation of last glacial maximum climate in Europe. *Tellus A* 63/1: 107–125.
- Suszka, B., Muller, C., et Bonnet–Masimbert, M., 1996: *Seeds of forest broadleaves: from harvest to sowing.* INRA editions, Paris: 294.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. et Bonn, S., 2003: Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73/2: 191–205.
- Tallantire, P.A., 1974: The Paleohistory of the Grey Alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) and Black Alder (*A. glutinosa* (L.) Gaertn.) in Fennoscandia. *New Phytologist* 73: 529–546.

- Tarasov, P. E., Volkova, V. S., Webb, T., Guiot, J., Andreev, A. A., Bezusko, L. G., Bezusko, T. V., Bykova, G. V., Dorofeyuk, N. I., Kvavadze, E. V., Osipova, I. M., Panova, N. K. et Sevastyanov, D. V., 2000: Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. *Journal of Biogeography* 27: 609–620.
- Thompson, K., 2005: Terminal Velocity. In: In: Knevel, I.C., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Stadler, M. et Thompson, K. (eds.): *The LEDA traitbase. Collecting and measuring standards of life-history traits of the Northern European flora.* University of Groningen, Groningen: 123–124.
- Toucanne, S., Zaragosi, S., Bourillet, J.-F., Marieu, V., Cremer, M., Kageyama, M., Van Vliet-Lanoë, B., Eynaud, F., Turon, J.-L. et Gibbard, P.L., 2010: The first estimation of Fleuve Manche palaeoriver discharge during the last deglaciation: Evidence for Fennoscandian ice sheet meltwater flow in the English Channel ca 20–18 ka ago. *Earth and Planetary Science Letters* 290: 459–473.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R. et Katul, G.G., 2013: Mechanistic modeling of seed dispersal by wind over hilly terrain. *Ecological Modelling* 274: 29–40.
- Traveset, A., Riera, N. et Mas, R.E., 2001: Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15: 669–675.
- Tzedakis, P.C., Emerson, B.C. et Hewitt, G.M., 2013: Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology and Evolution* 28/12: 696–704.
- Van den Broek, T., van Diggelen, R. et Bobbink, R., 2005: Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. *Journal of Vegetation Science* 16: 579–586.
- Vazačová, K. et Münzbergová, Z., 2013: Simulation of Seed Digestion by Birds: How Does It Reflect the Real Passage Through a Pigeon's Gut?. *Folia Geobotanica* 48/2: 257–269.
- Vittoz P. et Engler R., 2007: Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117/2, 109–124.

## Přílohy

**Příloha č. 1: Mapa znázorňující potenciál olší šířit se za pomoci větru během cca 26 000 let**



**Příloha č. 2: Mapa znázorňující potenciál olší šířit se vodním prostředím během jedné generace**

