

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA  
V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA APLIKOVANÉ GEOINFORMATIKY A ÚZEMNÍHO  
PLÁNOVÁNÍ

Rekonstrukce a model postglaciálního šíření olší  
podrodu *Alnus* v Evropě

Diplomová práce

Diplomant: Bc. Hana Jelenová

Vedoucí práce: Ing. Vojtěch Barták, Ph.D.

2016

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Hana Jelenová

Ochrana přírody

Název práce

**Rekonstrukce a model postglaciálního šíření olší podrodu *Alnus* v Evropě**

Název anglicky

**Reconstruction and model of postglacial spread of subgenus *Alnus* in Europe**

---

### Cíle práce

Cílem práce je posoudit relativní význam anemochorie a hydrochorie během postglaciálního šíření olše (podrod *Alnus*) v Evropě.

### Metodika

Nejprve budou identifikovány hlavní směry a rychlosti šíření olše na základě dostupných pylových a makrofytických záznamů. Tyto rychlosti budou dále porovnány s predikcemi mechanistického modelu založeného na anemochorním šíření. Model bude parametrizován na základě dostupných znalostí o životních historiích olše lepkavé (*A. glutinosa*) a olše šedé (*A. incana*) a disperzních charakteristikách jejich semen. Na základě tohoto srovnání bude posouzen možný vliv říčních sítí jakožto vektoru šíření.

## **Doporučený rozsah práce**

40-60 stran

## **Klíčová slova**

Alnus, anemochorie, hydrochorie, šíření, Pleistocen, glaciální refugia

---

## **Doporučené zdroje informací**

- Barták, V., Vorel, A., Šímová, P., & Puš, V. (2013). Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 587-597.
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., ... & Wyckoff, P. (1998). Reid's Paradox of Rapid Plant Migration Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, 48(1), 13-24.
- Clark, J.S., Lewis, M., Horvath, L. (2001). Invasion by Extremes: Population Spread with Variation in Dispersal and Reproduction. *The American Naturalist*, 157(5), 537-554.
- Douda, J., Doudová, J., Drašnarová, A., Kuneš, P., Hadincová, V., Krak, K., ... & Mandák, B. (2014). Migration patterns of subgenus *Alnus* in Europe since the last glacial maximum: a systematic review. *PLoS one*, 9(2), e88709.
- Nathan, R., Katul, G.G., Bohrer, G., Kuparinen, A., Soons, M.B., Thompson, S.E., Trakhtenbrot, A., Horn, H.S. (2011). Mechanistic models of seed dispersal by wind. *Theoretical Ecology*, 4, 113-132.
- 

## **Předběžný termín obhajoby**

2016/17 ZS – FŽP

## **Vedoucí práce**

Ing. Vojtěch Barták, Ph.D.

## **Garantující pracoviště**

Katedra aplikované geoinformatiky a územního plánování

## **Konzultant**

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 2. 12. 2016

**doc. Ing. Petra Šímová, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 6. 12. 2016

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 14. 12. 2016

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Bartáka, Ph.D. Další informace mi poskytl Ing. Jan Douša, Ph.D. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 15. 12. 2016

.....

Hana Jelenová

## **Poděkování**

Rada bych poděkovala zejména vedoucímu této diplomové práce Ing. Vojtěchovi Bartákovi, PhD. za trpělivost, rady a čas, který mi věnoval. Rada bych také poděkovala konzultantovi této diplomové práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. a své rodině za podporu.

V Praze 15. 12. 2016

.....

Hana Jelenová

## Abstrakt

Postglaciální migrace dřevin je stále opředená mnoha paradoxy a nejasnostmi, které doposud nebyly vyřešeny u mnoha evropských druhů. Takovým případem jsou mokřadní dřeviny podrodu *Alnus*, jenž se dle fosilních záznamů rozšířily po celé Evropě během posledního glaciálu velmi rychle. Cílem této diplomové práce je odhalení jejich migračního potenciálu, a to za pomoci empirického hodnocení interpolovaných pylových dat (interpolace metodou IDW) a simulačního modelu založeného na ekologických vlastnostech druhu. Zatímco výsledkem interpolovaných map jsou rychlosti podobné již dříve odhadovaným rychlostem, výsledky simulačního modelu již těmto rychlostem odpovídají pouze za specifických extrémních podmínek prostředí u *A. incana*. Důvodem může být přizpůsobení jejich semen k anemochorii, neboť simulační model potvrdil jejich dobrý potenciál šířit se větrem. Oproti tomu v případě *A. glutinosa* výsledky modelu nepotvrzují schopnost se dostatečně rychle šířit pomocí větru, pozorované rychlosti je proto třeba vysvětlit jinak. Jednou z možností je šíření pomocí řek, což naznačuje i vizualizace migračních linií společně s říčními sítěmi.

Součástí modelu také bylo odhalení ekologických vlastností, které souvisejí s migračním potenciálem. V rámci parametrizace modelu se prokázala *A. glutinosa* co se týče očekávaného počtu potomků podstatně lepší než *A. incana*, přesto v anemochorním modelu hrála hlavní roli padavost a generační čas, který byl u *A. incana* kratší, a z toho důvodu je patrně schopna se šířit rychleji než *A. glutinosa*.

Klíčová slova: *Alnus*, anemochorie, hydrochorie, šíření, Pleistocen, glaciální refugia

## Abstract

Many paradoxes exist about postglacial tree migration and they don't solve for many European trees. One example is wetland trees subgenus *Alnus*, which spread across Europe during the last glacial very quickly according to fossil records. The aim of this thesis is detection their migration potential, with the help of empirical evaluation of interpolated pollen data (interpolation method IDW) and a simulation model based on environmental characteristics of the species. The results of interpolated maps are similar to the rate previously estimated speed and the results of simulation model achieve these speeds only by *A. incana* but with specific extreme environmental conditions. The reason of this may be adapting its seeds to anemochory because the simulation model confirmed their good potential to spread by the wind. Results of model for *A. glutinosa* don't confirm the ability to rapidly spread by the wind and the observed rate must have another explanation. Maybe rivers can explain the empirical spread rate. This suggests visualization of migration lines and river networks.

The model has also been disclosure of environmental properties that are related to migration potential. Within the parameterization of the model is demonstrated, that  $R_0$  of *A. glutinosa* is significantly better than *A. incana*. But main parameters of anemochory model are terminal velocity and generation time, which is shorter by the *A. incana*, and therefore is probably able to spread faster than *A. glutinosa*.

Keywords: *Alnus*, anemochory, hydrochory, spread, Pleistocene, glacial refugium

## Obsah

1 Úvod .....	10
2 Cíle práce.....	13
3 Literární rešerše .....	14
3.1 Postglaciální migrace stromů.....	14
3.2 Modely šíření .....	18
3.2.1 Klasické přístupy modelování šíření populací .....	19
3.2.2 Odhad reprodukčních parametrů u stromů.....	21
3.2.3 Modely rozmíst'ování semen.....	22
3.2.4 Modely šíření populací stromů.....	23
3.3 Ekologie podrodu <i>Alnus spp.</i> .....	25
3.3.1 Reprodukce a vlastnosti semen .....	25
3.3.2 Semenačky a jejich přežívání.....	27
3.4 Postglaciální migrace olší v Evropě.....	29
3.4.1 Fosilní data a závěry pro šíření <i>Alnus spp.</i> .....	29
3.4.2 DNA analýza populací <i>Alnus glutinosa</i> .....	30
3.4.3 DNA analýza populací <i>Alnus incana</i> .....	31
4 Metodika.....	33
4.1 Odhad pozorovaných rychlostí šíření .....	33
4.1.1 Odhad rychlosti na základě makrofytických nálezů (metoda č. 1 a 2) ...	34
4.1.2 Odhad rychlosti z pylových dat (metoda č. 3, 4 a 5).....	35
4.2 Simulační model šíření .....	39
4.2.1 Odhad parametrů $u$ a $\sigma$ .....	40
4.2.2 Odhad parametrů $R_0$ a $t$ .....	42
4.3 Posouzení vlivu říční sítě na rychlost šíření .....	43
5 Výsledky.....	45
5.1 Odhad rychlosti na základě makrofytických dat.....	45



5.2	Odhad rychlosti dle pylových dat a význam říční sítě.....	46
5.3	Výsledky simulačního modelu.....	52
5.3.1	Očekávaná míra reprodukce dle analýzy ortofotomap.....	52
5.3.2	Očekávaná míra reprodukce a generačního času dle životní tabulky .....	53
5.3.3	Očekávaná míra reprodukce dle vzorce .....	54
5.3.4	Výsledky simulace rychlosti šíření .....	55
5.4	Význam říční sítě .....	56
6	Diskuze.....	58
7	Závěr.....	61
8	Přehled literatury a použitých zdrojů .....	62
9	Přílohy .....	69

# 1 Úvod

V rámci této diplomové práce bych chtěla navázat na svou předchozí bakalářskou práci, ve které jsem shromáždila informace o postglaciální historii olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*Alnus incana*), jejich ekologii a v rámci pokusů jsem zkoumala vlastnosti jejich semen. Olše jsou zásadními organismy lužních lesů a mokřadních olšin. Vzhledem ke změnám v krajině a jejího vysušování, lze tyto stanoviště považovat za narušená, ač tyto ekosystémy hrají v přírodě důležitou roli. Tato práce se sice nebude zabývat stavem současných olšin a jejich ochranou, ale migračním potenciálem těchto mokřadních dřevin, jejíž odhalení může být klíčové při přirozené obnově lesa (viz např. Hayashi et al., 2012). Migrační potenciál (tj. jak rychle je schopna se šířit prostorem) je nejčastěji sledován v rámci postglaciální migrace. S tématem postglaciální migrace jsem se také setkala při řešení otázek spojených s globálními teplotními změnami a vývojem lesních společenstvem během těchto změn. Někteří vědci se zabývají postglaciální migrací dřevin z důvodu možné predikce chování lesních společenstev během budoucích změn, jako příklad uvádím práci Kinga a Herstroma (1997). Sledování postglaciální migrace může poskytnout informace o schopnostech dřevin reagovat na nastávající změny teploty (King a Herstrom, 1997). Během konce poslední doby ledové došlo ke zvýšení teploty, což vedlo k vytvoření mnoha nových vhodných lokalit, které mohly dřeviny osídlit a začít expandovat ze svých refugií. V rámci této problematiky si lze položit několik otázek a to otázek týkajících se reprodukce dřevin a vlastností semen, na kterých migrační potenciál vlastně závisí. Sledování postglaciálního vývoje populace dřevin může pomoci odhalit maximální migrační potenciál dřevin, který v současnosti vlastně nejsme schopni zjistit pozorováním, jelikož současná společenstva jsou značně ovlivněna lidskou činností. A právě i z tohoto hlediska považuji studium postglaciální migrace za velmi užitečné. V rámci mé práce budu pozorovat vývoj tehdejších olšových populací a jejich migrační potenciál.

V rámci sledování postglaciální migrace dřevin však existuje ještě mnoho nezodpovězených otázek a hlavně u mnou sledovaného podrodu *Alnus*. Otázkou je, jak reagovaly na změnu podmínek. Jednalo se o rychlou expanzi či byl postup expanzí fronty spíše pozvolný? Na základě dřívějších studií na tuto změnu reagovaly stromy velmi rychle a migrační rychlosti se zdají až neskutečné. Důvodem může být, že pozorované postglaciální rychlosti vycházejí ze studií pylových dat. Pyl je však

velmi lehký a šíří se na velké vzdálenosti. Pylová data podrodu *Alnus* byla již několikrát rekonstruována, např.: Huntley a Birks (1983), Chambers a Elliot (1989), Douša a kol. (2014). Jsou tyto dřeviny skutečně schopny se šířit, tak závratnými rychlostmi, jak uvádějí Huntley a Birk (1983)? Či se naopak nešířily tak rychle?

Pokud pylová data odrážejí skutečnost, jak je možné, aby se dřeviny šířily takto rychle. Do kontextu s rychlou expanzí zavádí Clark (1998) i ve svých dalších pracích pojem dálkové rozmístování (z angl. long-distance dispersal). Překlad dálkové rozmístování uvádím, aby nedocházelo k terminologické nepřesnosti při používání překladu dispersal jako disperze, která je v českých vědeckých kruzích zažita pod jiným významem. Zkoumání dálkového rozmístování by mohlo vysvětlit či vyvrátit rychlou expanzi podrodu *Alnus*. Doposud tímto způsobem nikdo podrod *Alnus* nezkoumal, a také se nikdo nepokusil predikovat migrační rychlost dřevin v Evropě za pomoci mechanistického modelu vycházejícího z měřitelných charakteristik dřeviny. Jelikož tyto modely sledují pouze pohyb semen vzduchem, nabízí se další otázky k mokřadním dřevinám podrodu *Alnus*. Pokud model nevysvětlí migrační potenciál pozorovaný z pylové rekonstrukce, co by mohlo vysvětlit toto paradigma?

Evropské populace stromů byly také podrobeny genetickým analýzám, které sice nemohou přesně odhalit migrační rychlost, ale mohou nám pomoci odhalit jiné skutečnosti. Je možné, že by se refugia nacházela přeci jen severněji, a tudíž by pozorované rychlosti byly ve skutečnosti nižší? Tzedakis a kol. (2013) zmiňuje tzv. kryptická refugia, tj. malá a severněji položená refugia, jež jsou dosavadními metodami zkoumajícími postglaciální vývoj populací velmi špatně prokazatelné a unikají tak pozornosti (Tzedakis a kol., 2013). Je tedy možné, že tato drobná refugia pomohla ke zdánlivě rychlé expanzi rostlin? Respektive, že rostliny nejsou schopny se šířit, tak rychle, jak si vědci dříve mysleli? Šíří se tedy spíše pomalu? Jsou zdánlivě vysoké rychlosti invazních front spíše způsobeny nedokonalostí dosavadních technik odhalit kryptická refugia? Podstatnou otázkou je, zda je možné připustit toto vysvětlení i u podrodu *Alnus*.

Jelikož se jedná o mokřadní dřeviny šířící se za pomoci vodního prostředí, nabízí se další možnost řešení a to šíření říční sítí. Jaký vliv by mohla mít říční síť na expanzi? Mohla pomoci olším rychle se šířit prostorem či naopak by ji také mohla zpomalovat v případě postupu invazní fronty proti směru odtoku povodí? Nebo spíše

hraje významnou roli při migraci podrodu *Alnus* samotná anemochorie, jejíž význam lze predikovat na základě výše zmíněného modelu? Význam anemochorie je zejména známý u *Alnus incana*, ale mohla hrát významnou roli při postglaciální migraci?

Součástí této práce bude pozorování migračního potenciálu podrodu *Alnus* na základě interpolovaných pylových profilů. Avšak tyto metody nejsou zcela přesné a mají své limity, proto jsem se rozhodla tuto rekonstrukci obohatit a porovnat s říční sítí a migrační rychlostí, vycházející z mechanistického modelu.

## 2 Cíle práce

Cílem této práce je objasnění migračního potenciálu podrodu *Alnus* na základě relativního významu anemochorie a hydrochorie během postglaciálního šíření v Evropě.

Hlavními úkoly, které budou řešeny v rámci této diplomové práce, jsou:

1. interpolace pylových profilů metodou IDW,
2. zjištění migrační rychlosti pozorované na základě interpolovaných dat,
3. určení všech parametrů pro mechanistický model vyplývající z ekologických vlastností podrodu *Alnus*
4. porovnání výsledků získaných z interpolovaných map a modelu, předpokládajícího anemochorní šíření,
5. porovnání výsledků získaných z interpolovaných map s mapovým podkladem říční sítě.

### 3 Literární rešerše

#### 3.1 Postglaciální migrace stromů

Postglaciální migrace je z ekologického hlediska nesmírně zajímavým procesem, mimo jiné proto, že doposud nebyly nalezeny odpovědi na řadu nejasností a paradoxů, které se k tomuto období vážou.

Při studiu postglaciální migrace je nezbytné znát refugia, tj. místa, kde teplomilné organismy přečkávaly dobu nepřízně během posledního glaciálu a po oteplení odtud zahájily rekolonizaci. Obecným a dříve typickým předpokladem bylo, že dřeviny měly svá tři hlavní refugia v jižní Evropě (Feurdean a kol., 2013), odkud po oteplení expandovaly zpátky do Evropy. K tomuto přesvědčení vedla jednak přirozená tendence hledat refugia v teplých oblastech, jednak tuto teorii podporují i poznatky vyplívající z pylových dat i dle nalezených makrofosilních zbytků (Petit a kol., 2003). Nabízí se otázka, jak rychle by z těchto jižních refugií byly dřeviny schopny evropský kontinent znovu osídlit. K zodpovězení této otázky, tj. k rekonstrukci šíření a odhadu možných migračních cest lze použít buď fosilní záznamy o výskytu druhu, nebo genetickou analýzu současných populací.

Základními daty pro studium fosilních záznamů jsou pylové profily a makrofytické nálezy. Výskyt dřeviny se odhaduje na základě nálezu makrofosilií či množství nalezeného pylu v pylovém profilu vyjádřeném v procentech. Pro potvrzení výskytu či blízkosti druhu je důležité znát tzv. prahovou hodnotu procentuálního zastoupení pylu zkoumaného druhu (dále jen „prahovou hodnotu pylu“; viz Clark, 1998), tj. minimální množství pylu v pylovém profilu, které indikuje výskyt druhu. Prahové hodnoty pylu se v rámci druhů liší, přičemž závisí na vlastnostech pylu a jejich doletu. Dřeviny s lehkým a dalece létajícím pylem jsou na daném místě prokazatelně přítomny, pouze pokud je množství jejich pylu v profilu vysoké. Při nízkých hodnotách se může jednat o náhodný výskyt pylu díky povětrnostním podmínkám. U množství pylu určujícího prahovou hodnotu se vědci často rozcházejí. Lze však přijmout více prahových hodnot, které mohou znamenat různě vzdálené zdroje usazeného pylu (viz Lisitsyna a kol., 2011).

První metodou, která odhaduje rychlost migrace na základě fosilních dat, jsou izopolové a izochronové mapy (z angl. isopoll and isochrone maps). Podstatou izochronových map je propojení daných prahových hodnot pylu ve stejném časovém

období, přičemž vznikají časové vrstevnice v rámci jedné mapy. Tyto vrstevnice představují teoretickou hranici výskytu populace, z níž lze odhadnout migrační rychlost měřením vzdáleností mezi těmito izochronami (King a Herstrom, 1997). Izopolové mapy jsou obdobou předchozího, oproti izochronám však netvoří jednu mapu, ale celou sérii map z různých časových období, nejčastěji v intervalu 1000 let. Každá mapa představuje jedno časové období, v rámci něhož jsou propojeny pylové profily stejných hodnot (Huntley a Birks, 1983). Výhodou těchto map je proto možnost sledovat vývoj celého spektra prahových hodnot pylu.

Kromě izopolových map vzniklých vrstevnicovou interpolací lze získaná pylová data také interpolovat rastrově a pozorovat změny během let v jednotlivých buňkách rastru. Na základě takto interpolovaných dat odhadovali rychlost nárůstu populace dvou severoamerických stromů (buku a tsugy) King a Herstrom (1997). Přítomnost či nepřítomnost druhu závisí na zastoupení dřeviny v daném pylovém profilu a v pylových profilech v okolí. Jelikož interpolované mapy byly značně nepřehledné a interpolovaný povrch složitý, rozhodli se King a Herstrom (1997) zvýšit spolehlivost pylových záznamů použitím pouze těch profilů, v nichž byla v rámci sledovaného období nastavená prahová hodnota pylu překročena minimálně ve třech časových obdobích za sebou. Autoři argumentují, že touto redukcí dat před interpolací dochází ke snížení omylu při výpočtu a snadnějšímu sledování migračního postupu. Samotný pohyb byl spočten pomocí vykreslených vektorů vycházejících z centra každé buňky do centra starší přilehlé buňky. Na základě délek těchto vektorů byla vypočtena migrační rychlost ve sledovaném časovém intervalu. Aby nedocházelo k prostorovým nesmyslům, například interpolaci v místě, kde se daný druh rozhodně nemohl vyskytovat (např. v místech velkých vodních ploch), bylo interpolované území omezeno, a to i hranicemi současného rozšíření druhů, jelikož autoři nepředpokládají, že by se sledované dřeviny vyskytovaly za touto hranicí a posléze se stáhly zpět na jih.

Odhady migračních rychlostí získaných na základě pylových dat jsou většinou vědců považovány za nadhodnocující (McLachlan a kol, 2005; Tzedakis a kol, 2013; Feurdean a kol, 2013). Na základě těchto dat by se dřeviny mohly šířit až závratnými rychlostmi v řádech  $10^2$  až  $10^3$  m za rok (McLachlan a Clark, 2004; McLachlan a kol, 2005). Například již zmínění King a Herstrom (1997) odhadují migrační rychlost buku na 180 m za rok a tsugy na 156 m za rok. Tyto podle řady

vědců nerealistické rychlosti vyplývající z dostupných fosilních záznamů jsou v literatuře známy jako tzv. Reidův paradox, pojmenovaný na základě zkoumání postglaciální migrace dubu v Británii C. Reidem z roku 1899, kterou považuje u dubů za velmi rychlou (Reid, 1899), ač se tato jeví téměř nepředstavitelná vzhledem k váze semen. Reidův paradox vlastně poukazuje na konflikt mezi rychlostí kolonizace dřevin během poslední doby ledové dle fosilních záznamů a předpoklady dle jednoduchých úvah o životní historii stromu (Clark, 1998). Jelikož je pyl velmi lehký a často se dostává na mnohem delší vzdálenosti než semena, lze považovat pylové záznamy za nadhodnocené oproti skutečnosti. Avšak někteří vědci zastávají teorii, že během doby ledové byla teplota mnohem nižší, podnebí bylo sušší a koncentrace CO<sub>2</sub> byly také nízké, což mohlo vést k nižší produkci pylu, který se tak nemohl dostávat tak daleko (Birks a Willis, 2008; Willis a kol., 2000). Je třeba zmínit, že tato teorie neplatí u všech stromů, proto je často přehlížena (Tzedakis a kol., 2013). Za předpokladu pravdivosti migračních rychlostí, může být rychlá expanze vysvětlena:

- přenosem ptáků (Reid, 1899), např. ořešník (*Nucifraga columbiana*) je schopen odnést semena na velké vzdálenosti a to i více jak 22 km (Clark, 1998);
- silnými větry, které mohou semena rozptýlit dál od mateřské dřeviny (Clark, 1998);
- říčními koridory, přičemž rychlost semen plovoucích říční sítí může být dále umocněna povodněmi.

K pochopení anemochorních mechanismů odpovědných za empiricky doložené šíření mohou významně přispět předpovědi vycházející z jednoduchých mechanistických modelů. První mechanický model (reakčně-difúzní) použil Skellam (1951) při zkoumání Reidova paradoxu u dubů. Do svých výpočtů zahrnuje generační čas ( $t$ ) a reprodukční schopnost  $R_0$  jako počet semen, které během života vyprodukuje jeden jedinec. Avšak také se přiklání k vysvětlení, že semena dřevin mohla být přenášena na velké vzdálenosti zvířaty a v případě dubů navrhuje konkrétně havrany (Skellam, 1951). Předpovídat šíření semen za pomoci zvířat je však velmi složité a navíc ne u všech dřevin lze vysvětlit rapidní expanzi pouze transportem živočichy. Mimo Skellama se pokouší vysvětlit rychlou migraci například i Clark (1998), který poukazuje na možnost dálkového rozmisťování (z



angl. long-distance dispersal) větrem. To právě může vysvětlovat rychlé posuny severních hranic rozšíření u evropských i severoamerických stromů (Clark, 1998). Dříve se oproti tomuto přístupu neuvažovalo o dálkovém rozmíst'ování způsobeném náhodně vzdálenými jedinci a používali se pouze průměrné hodnoty rozmíst'ovacích vzdáleností semen, které nebyly schopny vysvětlit rychlosti vyplývající z fosilních záznamů. Díky modelům, počítajícím s dálkovým rozmíst'ováním za pomoci větru, lze lépe zhodnotit paleobotanická data. Vlastně tyto modely mohou podpořit závěry získané z paleobotanických výzkumů (Clark, 1998), které se nemusí jevit jako nadhodnocené.

Dalším možným vysvětlením zdánlivě velmi rychlé migrační rychlosti mohou být severnější a pro pylové analýzy skrytá refugia, tzv. kryptická refugia. V případě existence těchto malých refugií by rychlost migrace byla mnohem nižší než by se doposud předpokládalo. Existenci severních refugií naznačují makrofosilní nálezy, ale i samotné pylové záznamy (Tzedakis a kol., 2013). Další otázkou je, zda expanze skutečně začala z těchto malých metapopulací, které byly velmi dlouho izolované. Nicméně Tzedakis a kol. (2013) nepodporuje existenci severních refugií pro teplomilné dřeviny, avšak boreální dřeviny mohly mít svá severovýchodní refugia.

Posouzení vývoje postglaciálních populací může být zpřesněno podrobením současných populací analýze DNA. Tato analýza ukazuje, jak jsou si jednotlivé populace příbuzné či nikoliv, což lze využít k alespoň částečné rekonstrukci šíření tehdejších populací a jejich propojení. Tato metoda zároveň odhaluje mimo jiné i refugia, která hrají klíčovou roli v současné distribuci druhů v Evropě (Havrdová a kol, 2015). Genetickou analýzou lze také odhalit i existenci již výše zmíněných severních refugií (Stewart a Lister, 2001).

## 3.2 Modely šíření

V rámci předchozí kapitoly bylo naznačeno, že empirické rychlosti lze vysvětlit za pomoci modelů šíření. Těchto modelů bylo během posledních let vyvinuto mnoho, je proto vhodné si jejich vývoj přiblížit. Modelování migrační rychlosti dřevin je založeno na znalostech ekologických vlastností druhu (Mendéz a kol, 2014), což zejména u rostlin zahrnuje perfektní znalost fyzikálních a ekologických vlastností semen. Z tohoto důvodu je součástí této kapitoly i představení a vývoj parametrizace modelů šíření u rostlin.

Mechanické modely popisující šíření druhů jsou dvojího druhu, a to deterministické či stochastické modely (viz Renshaw, 1991). Deterministické modely ignorují náhodnou variabilitu a celý proces redukuje do formy obyčejných či parciálních diferenciálních rovnic; jejich řešením – ať již analytickým či numerickým – je hledaná funkce popisující vztah mezi modelovanou veličinou a parametry modelu (Renshaw, 2011). Po dosažení konkrétních hodnot parametrů (popisujících biologii druhu, příp. podmínky prostředí) tak obdržíme jednu výslednou hodnotu, např. v případě modelu šíření jednu hodnotu rychlosti šíření populace. Oproti tomu stochastické modely jsou zaměřeny na celé pravděpodobnostní rozdělení sledované veličiny (Renshaw, 1991). Jejich použití je vhodnější právě v takových případech, kdy zcela neznáme všechny vstupní parametry (např. v případě postglaciální migrace převládající směr větru, přesné teplotní rozhraní, aj.). V případě užití deterministických modelů by predikce v těchto případech mohly být mylně interpretovány (Renshaw, 2011). Oproti predikcím vycházejícím z deterministických modelů lze mimo střední hodnoty predikované veličiny (např. rychlosti šíření) získat navíc i informaci o míře neurčitosti či chybě spjaté s touto predikcí. Tyto modely dále Renshaw (2011) rozděluje na analytické a simulační, přičemž u analytických modelů je rozdělení predikované veličiny matematicky vypočteno, zatímco u simulačních je pouze odhadnuto na základě počítačových simulací. Ty jsou přitom založeny na explicitním simulování chování velkého množství jedinců, jejichž biologické parametry jsou generovány z příslušného pravděpodobnostního rozdělení, a následném výpočtu predikované veličiny popisující výsledný stav celé populace. Je-li takových simulací proveden velký počet, poskytují výsledné hodnoty velmi dobrý odhad skutečného rozdělení predikované veličiny, přičemž odhadem střední hodnoty této veličiny je průměr ze simulovaných hodnot. Podstatnou výhodou

simulačního přístupu oproti ostatním přístupům je skutečnost, že chování jedinců lze reprezentovat s velkou mírou biologického detailu, aniž by to vedlo k přílišné složitosti či matematické neřešitelnosti.

### 3.2.1 Klasické přístupy modelování šíření populací

Základními stavebními kameny všech mechanistických modelů šíření je parametrický popis rozmístování jedinců (z angl. dispersal) a reprodukce. Jednotlivé modely se pak liší v úrovni detailu při popisu těchto složek.

Nejstarším a nejjednodušším modelem šíření je tzv. reakčně-difúzní model (viz Skellam, 1951). Ten je založen na řadě zjednodušujících předpokladů, jako je homogenní prostředí, zcela náhodný pohyb v průběhu celého života jedince (v podstatě jde o Brownův pohyb), či exponenciální nebo logistický populační růst. Jak rozmístování, tak reprodukce jsou charakterizovány pomocí parametrů popisujících jednou hodnotou celou populaci, konkrétně pomocí difúzního koeficientu  $D$  a vnitřní rychlosti růstu populace  $r$ . Rychlost šíření v rámci tohoto modelu nejvíce ovlivňuje růst okrajových částí populace, které nejsou omezeny nosnou kapacitou prostředí.

Dalším přístupem je integro-diferenční model, který k reprezentaci pohybu jedinců používá tzv. disperzní jádro, jež je pravděpodobnostním rozdělením disperzních vzdáleností, přičemž do modelu vstupuje mnohem větší variabilita v možnostech pohybu potomků (Barták, 2015). Do modelu vstupuje další parametr, a to generační čas (časové měřítko reprodukce), který představuje potřebný čas k vyprodukování nových jedinců; na základě jeho velikosti lze odhadnout migrační potenciál druhu. Všeobecně lze říci, že se tento model lépe hodí pro popis populací s nepřekrývajícími se generacemi.

Popis reprodukce často vychází z jednoho či více parametrů vztahujících se na celou populaci, tj. variabilita mezi jednotlivými jedinci se zanedbává. Nejčastěji je populační růst popsán exponenciální či logaritmickou křivkou, přičemž nejdůležitější je počáteční exponenciální fáze růstu popisovaná parametrem  $r$  (Skellam, 1951), který představuje ideální růst populace v daném prostředí bez jakýchkoli omezujících podmínek (tzv. vnitřní rychlost růstu populace). McCallum (2000) tento parametr definuje jako sklon regresní přímky proložené logaritmickými hodnotami velikosti populace v závislosti na čase. Složitější modely populačního růstu mohou zahrnovat i závislost rychlosti růstu ( $r$ ) na populační hustotě, tj. Alleeho efekt, kdy je model

obohacen o další parametry (Méndez a kol, 2014). Reprodukci lze také definovat mírou reprodukce na hlavu ( $R$ ); (např. integro-diferenční model), což je očekávaný počet potomků vyprodukovaných za celý život jedince, kteří se dožijí reprodukčního věku a samy začnou plodit (McCallum, 2000; Méndez a kol., 2014). Zatímco  $r$  lze odhadnout na základě sledování dostatečně dlouhé časové řady populačního růstu,  $R_0$  se typicky odhaduje pomocí životních tabulek sestavených na základě funkce přežívání a časově závislé fertility. Dle předpokladů vycházejících z populační dynamiky existuje mezi nimi jednoduchý převod, který Méndez a kol. (2014) definuje:

$$r = \frac{1}{\tau} \ln R_0, \quad (1.1)$$

kde  $\tau$  představuje generační čas, tj. průměrný čas mezi dvěma po sobě jdoucími generacemi. Tento parametr je důležitý zejména pokud rozmnožování neprobíhá spojitě po celý život jedince (např. oddělené generace, semenné roky). Generační čas tedy tvoří „skoky“ časem v modelu (Clark, 1998). Čím jsou tyto „skoky“ kratší, lze předpokládat rychlejší expanzi.

Rozmísťování je všeobecně věnována větší pozornost, hlavně u stromů. Lze na něj pohlížet buď zjednodušeně na úrovni celé populace a to jediným parametrem, např. výše zmíněný difúzní koeficient  $D$  (viz Skellam, 1951; reakčně-difúzní model), či na úrovni jedinců, popsaných formou disperzních jader (viz Kot a Schafer, 1986; integro-diferenční model). Volba tvaru jádra má však podstatný vliv na samotnou predikci modelu (Kot a kol., 1996). Nejčastěji bylo jádro popisováno Gaussovou křivkou, což je případ křivky, již lze shora omezit exponenciálou. Jak ukázali Kot a kol. (1996), u takových jader lze z modelu odvodit konstantní rychlost postupu invazní fronty. Avšak toto rozložení většinou neodpovídá skutečnému rozmístění dle podrobně sbíraných dat. Křivka rozmísťování bývá spíše leptokurtického charakteru a invadující druhy vykazují rozvržení disperzního jádra s tzv. tlustým koncem (z angl. fat-tailed kernels; viz Kot a kol., 1996). U tohoto disperzního jádra, jenž nelze shora omezit exponenciálou, nelze (z matematických důvodů) odvodit konstantní rychlost fronty, neboť tato rychlost v modelu nekonverguje, nýbrž roste do nekonečna (Clark a kol., 2001a).

### 3.2.2 Odhad reprodukčních parametrů u stromů

Reprodukční parametr byl často při zkoumání migrace holocenních dřevin často zanedbáván (výjimkou je např. Skellam, 1951). Důvodem je skutečnost, že jakékoli sledování populačního vývoje je vzhledem k dlouhověkosti stromů velmi složité. Dlouhodobé sledování jejich vývoje jejich populací patří mezi časově náročné výzkumy. Jelikož se parametry reprodukce jako  $r$  či  $R_0$  zjišťují právě na základě dlouhodobého pozorování a následného sestavení životní tabulky, není snadné tyto parametry u stromů určit. Proto mnoho vědců vychází při určování  $R_0$  z již známých ekologických a snadněji měřitelných vlastností stromu jako počet semen, průměrný věk dospělosti a maximálního věku života. Jedním z přístupů, který vychází z těchto parametrů je např. výpočet dle Nathana a kol. (2011b):

$$R_0 = \frac{\beta r(t_L - t_M)}{t_{IC}}. \quad (1.2)$$

Vstupními parametry jsou:

- $\beta$  je roční plodnost udávaná počtem semen za rok,
- $r$  je v tomto případě pravděpodobnost, že se semeno dožije svého prvního roku plodnosti,
- $t_L$  je průměrný věk úmrtí stromu,
- $t_M$  je průměrný věk dospělosti,
- $t_{IC}$  je časové mezidobí mezi plodnými roky.

Jedním ze zásadních vstupních parametrů, které jsou součástí odhadu parametru  $R_0$ , je množství semen. Větší produkce semen také může znamenat rychlejší míru expanze (Clark, 1998). Avšak je všeobecně známo, že větší produkce semen s sebou nese více tzv. „hluchých“ semen a to i do míry, že životaschopnost semen z jednoho stromu se může pohybovat okolo pouhých 20%. Je tedy nutné počítat i s faktorem přežití semen. Proto i do tohoto modelu vstupuje parametr vycházející ze znalosti životní historie stromů a to pravděpodobnost, že se strom dožije své plodnosti.

Při výpočtu reprodukčního parametru u dřevin je třeba myslet na tzv. semenné roky, tj. přibližně pravidelné cyklické střídání roku, kdy strom plodí semena, a druhově specifického mezidobí mezi těmito plodnými roky. Další

problematikou je i generační čas, kdy semenáčky jsou schopny plodit až po dosažení pohlavní dospělosti.

### 3.2.3 Modely rozmístování semen

U rozmístování semen je největší pozornost věnována semenům anemochorním, a to z důvodu jejich snadné kvantifikace. Ostatní případy jsou složité, jelikož vyžadují pokročilou znalost vektoru šíření; například u hydrochorie je rozmístování silně závislé na hydrologických vlastnostech koryta (viz Cunnings, 2013). Rozmístování anemochorních semen je popsáno rozmístovací vzdáleností  $D$  (z angl. dispersal distance), tj. pohyb semen v jakémkoli směru od zdrojové neboli mateřské dřeviny, a rozmístovacím jádrem  $p(x)$ ; (z angl. dispersal kernel), tj. pravděpodobnostní rozdělení vzdáleností semen od zdroje. Tato jádra lze popsat v jednorozměrném prostoru, jednotkou je poté vzdálenost, či v dvourozměrném prostoru, jednotkou je poté počet semen na plochu (Clark a kol., 1999; Nathan a kol., 2011a). Pro snadnou interpretaci je často rozmístovací jádro definované v jednorozměrném prostoru a vyjádřené jako pravděpodobnostní rozdělení vzdálenosti dopadu semene od mateřského stromu (Clark, 1998). Existuje několik modelů rozmístovacího jádra, např. Kuparinen (2006) popisuje:

- empirické modely, vycházející z parametrizace matematické křivky na základě pozorovaných rozmístovacích vzdáleností vycházející z pozorovaných hodnot. Nejčastěji jsou data aproximována na Gaussovu křivku či exponenciální křivku (viz Bullock a Clarke, 2000; Clark 2Dt – Clark a kol. 1999; volba vhodného jádra viz Kot a kol, 1996 a dále Nathan a Muller-Landau, 2000).
- mechanistické modely, založené na ekologických vlastnostech semen a fyzikálních vlastnostech prostředí během šíření (Clark a kol. 2001b).

Nejjednodušší mechanistický model balistického rozmístování semen sestavil Schmidt (1918):

$$D = \frac{h_t \bar{u}}{V_t}, \quad (1.3)$$

kde  $V_t$  je padavost (neboli tzv. terminální rychlost, angl. „terminal velocity“),  $h_t$  je průměrná výška uvolnění semene a  $\bar{u}$  je průměrná horizontální rychlost větru. Z tohoto základního modelu vesměs vycházejí všechny novější modely, jako např.

WINDISPER L (viz Nathan et al, 2001) a WINDISPER-E (viz Nathan a kol., 2002). Tyto modely dosahují velmi dobré shody s empirickými křivkami jako je inverzní exponenciála, negativní exponenciála či 2Dt rozdělení (Skarpaas a kol., 2004).

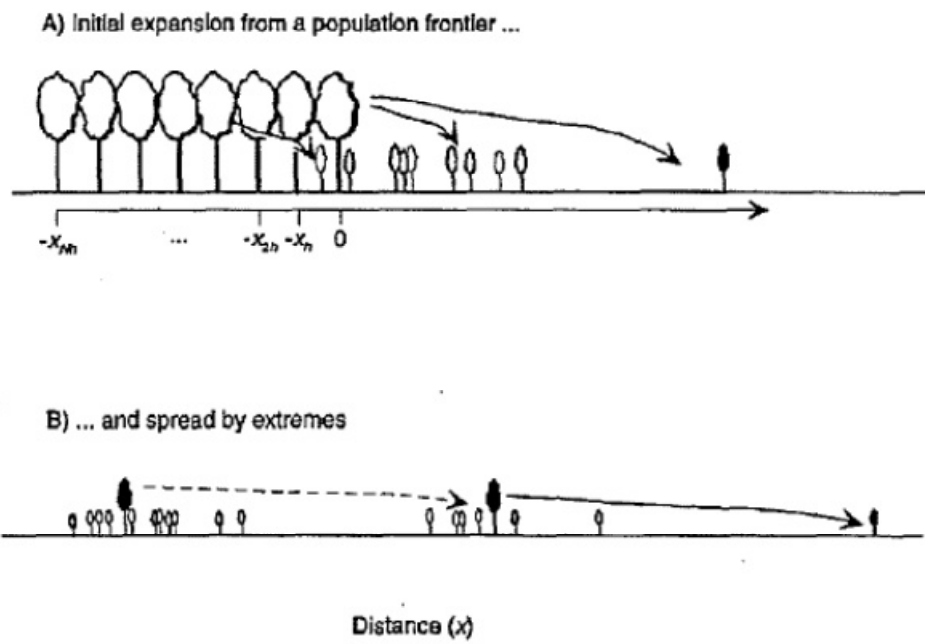
Výše zmíněné modely sice dobře popisují šíření v rámci krátkých vzdáleností, ale pro dálkové rozmísťování (LDD) nejsou dostačující, jelikož zanedbávají vliv fluktuační vertikální rychlosti větru, tj. turbulenci (Nathan a kol., 2011a). Ta je přitom odpovědná za přemísťování malého podílu semen na relativně velké vzdálenosti. Výše uvedená shoda jednoduchých balistických modelů s empirickými křivkami je dána skutečností, že tyto dlouhé rozmísťovací vzdálenosti jsou zřídka v datech zaznamenány. Jedná se totiž o velmi sporadické události, které však mají z dlouhodobého hlediska zásadní vliv na výslednou rychlost šíření populace. Katul a kol. (2005) proto obohacují rozmísťovací jádro o parametr  $\sigma$  vyjadřující proměnlivost vertikální složky větru a turbulentní koeficient  $\kappa$ . Na základě tohoto značně zjednodušeného zahrnutí turbulentního proudění autoři odvozují tzv. WALD jádro, které má podobu inverzního Gaussovského rozdělení, jeho parametry mají však přímou mechanistickou interpretaci. Jádro má tvar

$$p(x_1) = \left( \frac{\lambda^{-1/2}}{2\pi x_1^3} \right) \exp \left[ -\frac{\lambda(x_1 - \mu)^2}{2\mu^2 x_1} \right]. \quad (1.4)$$

Dalším příkladem podobného mechanistického přístupu je práce Okuba a Levina (1989), kteří použili k popisu advekčně-difuzní přístup.

### 3.2.4 Modely šíření populací stromů

Modelování šíření populací dřevin se snaží vysvětlit mimo jiné i postglaciální migrační rychlosti, které byly odvozeny na základě empirického hodnocení pylových profilů. Tyto modely se snaží vysvětlit tyto rychlosti na základě šíření extrémními jedinci (dále jen IBE, z angl. Invasion by Extreme), kteří se uchytí co nejdále od zdrojové dřeviny a založí zde lokální populaci (viz obrázek 1 porovnávající šíření postupně v invazní frontě a skokově extrémně vzdálenými jedinci). Modely vycházející z teorie IBE se zabývali Clark a kol. (2001a), Clark a kol. (2001b) a Nathan a kol. (2011b). Např. Nathan a kol. (2011b) neprokázali dle svého modelu závratné rychlosti u sledovaných druhů. Sledovaná rychlost nepřekročila 50 m.rok<sup>-1</sup>, avšak při homogenním přežívání dosáhli rychlostí až 100 m.rok<sup>-1</sup>.



Obrázek 1: Rozšíření populace stromů postupující frontou (A) a nejvzdálenějšími jedinci (B), zdroj: Clark a kol. (2001a)



### 3.3 Ekologie podrodu *Alnus spp.*

Pro parametrizaci mechanistických modelů ekologických procesů je třeba znát odpovídající biologické parametry zkoumaného druhu. Tato kapitola se proto zaměřuje na ty aspekty ekologie olší, které bezprostředně souvisejí s jejich migračním potenciálem, tj. s reprodukcí a rozmístováním. Konkrétně je třeba zodpovědět následující otázky:

- kolik semen vyprodukují,
- jak dobře semena létají,
- jaká je klíčivost semen,
- s jakou pravděpodobností přežívají.

#### 3.3.1 Reprodukce a vlastnosti semen

Olše jsou jednodomé, světlomilné a vlhkomilné rostliny, které svá semena šíří za pomoci větru i říční sítě (McVean, 1953; Claessens a kol., 2010; Heuvel, 2011). Základní ekologické parametry olší významné z hlediska jejich migrace jsou shrnuty v tabulce č. 1. Olšová semena dozrávají během září a října (Kajba a Gračan, 2003) a jejich šíření probíhá během celého roku v malých nárazových množstvích, ale nejvíce semen se uvolňuje právě na podzim na přelomu září a října po jejich dozrání až do dubna (Gosling, 2009 ex Cerstvin, 1963; Vinther, 1983). Důvodem mohou být také silnější povětrnostní podmínky během podzimního období.

Olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) je relativně krátkověký strom s maximální délkou života od 100 do 160 let a výškou 35 m (Claessens, 2010 ex Glavac, 1972) a McVean (1953) uvádí maximální věk do 120 let. Semena začínají produkovat ve věku 3 až 30 let v závislosti na prostředí (Claessens, 2010 ex Liepe, 1990). Dle McVeana (1953) začíná olše reprodukovat mezi 10. a 20. rokem. Semena rodí každý rok, ale každý 3. až 4. rok je plodnější (Claessens, 2010). V jedné šišťici vyprodukuje okolo 60 semen a takovýchto šištic je na stromě cca 4000 (McVean, 1953). Rychlost pádu semen (z angl. terminal velocity) je dle databáze LEDA (databáze vlastností rostlin severozápadní Evropy)  $2,43 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  a na základě pokusu Sokolíkové (2014) je  $2,04 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Dle výzkumu Thompsona (2005), který se zabýval zkoumáním anemochorních semen a jejich vyhodnocováním na základě jejich letových schopností, nepatří *Alnus glutinosa* mezi anemochorní semena, která jsou schopna se šířit daleko za pomoci větru. Spíše se její semena dobře šíří vodním prostředím

(McVean, 1953), jelikož jsou malých rozměrů a opatřená korkovými lištami (Gosling, 2009). Životaschopnost semen je závislá na daném prostředí a plodném roku (Claessens, 2010 ex Dethioux, 1974). McVean (1953) ex Schlich (1925) uvádí úspěšnost 35%, McVean (1953) v průměru 41,5%, Schalin (1967) uvádí průměrnou klíčivost mezi 28 až 35% a Sokolíková (2014) 56%. Kajba a Gračan (2003) dokonce uvádí vyšší klíčivost, a to v rozpětí 40 až 80%. Nevyrovnanost v životaschopnosti semen, kdy klíčivost kolísala během pozorovaných let, popisuje Vinther (1983), kdy nejnižší zaznamenaná klíčivost byla v rozmezí 7-8% a nejvyšší v rozmezí 46-81%. Samotné klíčení je závislé na mnoha faktorech jako například na teplotě, kde Gosling a kol. (2009) uvádí, že semena neklíčí při nižší teplotě než 10-15°C. Dalším významným faktorem, který souvisí s předchozím, je také nadmořská výška, kdy s rostoucí nadmořskou výškou klesá klíčivost (Kullman, 1992). Dále je klíčivost závislá i na typu půdy a vlhkosti, kdy semena klíčí pouze ve velmi vlhkém prostředí.

Olše šedá (*Alnus incana*) je také krátkověkým stromem s věkem až 60 let a výškou cca okolo 20 m (Suszka a kol., 1996). První produkce semen začíná mezi 6. až 15. rokem (Tallantire, 1974 ex Kirchner, Loew a Schröter 1908). Rychlost pádu semen je dle Sokolíkové (2014) 1,25 m.s<sup>-1</sup>. Na základě již výš zmíněného výzkumu anemochorních semen Thompsonem (2005) patří mezi rostliny, které se velmi dobře šíří větrem. Klíčivost je v průměru mnohem nižší než u *Alnus glutinosa* a to dle Schalina (1967) 29 až 32% a dle Sokolíkové (2014) 23%. Všeobecně není příliš zdokumentovanou dřevinou a mnoho informací o ní chybí.

	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Alnus incana</i>
Průměrná výška stromu (metr)	30*	20**
Průměrný max. věk (rok)	80*	40
Průměrný věk počátku plodnosti (rok)	15*	10
Odhad počtu semen na stromě (ks)	240 000*	Neznámé
Průměrná klíčivost (%)***	56	23
Terminal velocity (m/s)***	2,04	1,25
Plovatelnost (rok)****	1	0,5
Průměr semenného stínu (metr)***	49	80

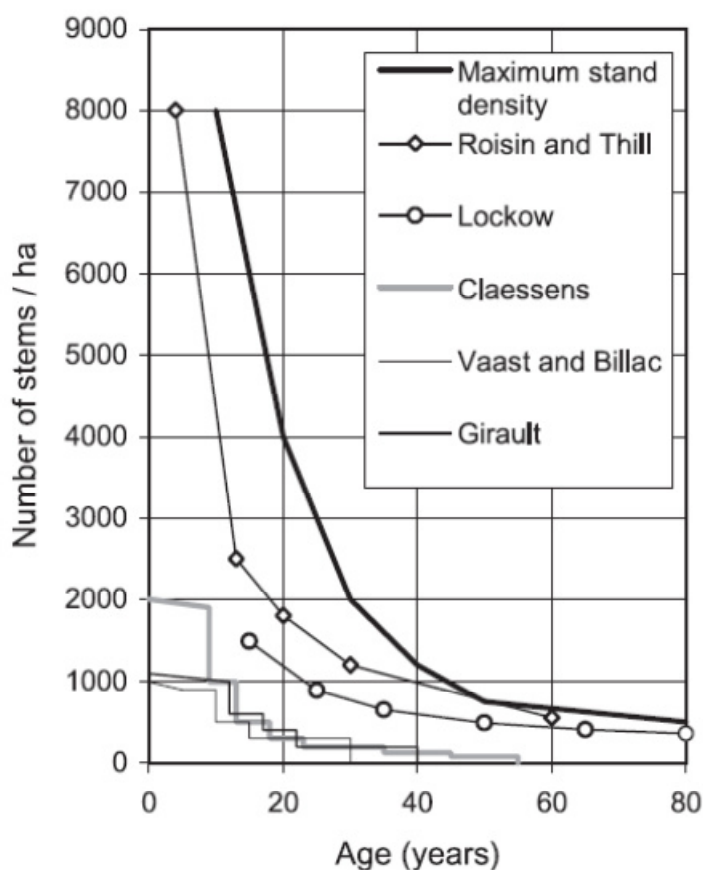
Tabulka 1: Přehled použitých ekologických charakteristik *Alnus glutinosa* a *A. incana*; \*McVean (1953), \*\* Suszka a kol. (1996), \*\*\*Sokolíková (2014), \*\*\*\* databáze LEDA (2008)

### 3.3.2 Semenáčky a jejich přežívání

Semenáčky olší se často vyskytují v bezprostřední blízkosti mateřské dřeviny, ale pár jedinců se může sporadicky vyskytovat dál od rodičů. McVean (1956) rozděluje migrační strategii olší na čtyři skupiny a to na lineární vodní, ne-lineární vodní, větrnou a náhodnou. Šíření vodním prostředím podél linie probíhá hlavně v období tání sněhu a přibývání hladiny vodních toků. Semena, která se přes zimu koncentrovala okolo mateřské populace, se sekundárně mohou rozšířit dál. Tento způsob šíření je hodně závislý na množství vody a četnosti jarních povodní. Avšak nové semenáčky jsou vystaveny riziku sucha, jelikož mohou být zaplaveny do oblastí se sezónní vlhkostí (McVean, 1956). Nelineární šíření probíhá v aluviálních oblastech. Olše jsou schopny se relativně dobře šířit i větrem, jak jsem již výše naznačeno u jednotlivých druhů. U semenáčků, které se tímto způsobem rozšířily, je často větší rozestup mezi rodiči a jejich potomky. McVean (1956) uvádí rozestup mezi rodiči a prvními semenáčky o velikosti 3 až 4 m, blíže k mateřské dřevině většinou nerostou kvůli zastínění. Dle Vinthera (1983) se však semena a tudíž i budoucí semenáčky nenalezly ve vzdálenosti vyšší jak 20 m od mateřské dřeviny.

Při přežití nových semenáčků je důležitá vysoká hladina podzemní vody a také dostatek světla. Olše produkují velké množství semen, která snadno klíčí při dostatku vody. Avšak existuje velká úmrtnost semenáčků. Ve svém výzkumu McVean (1956) ex McVean (1950) uvádí 87 vyklíčených semenáčků na jaře na celkové ploše 4 m<sup>2</sup>, avšak podzimu se dožily pouze 2 semenáčky. Samotné přežívání semenáčku přes zimu často závisí na množství spadaného listí (McVean, 1956). V jiném pokusu McVean (1956) uvádí dvě jara a přežití semenáčku během zimního období. První jaro bylo 55 semenáčků na 18 m<sup>2</sup>, na podzim zůstalo 28 semenáčků a do dalšího jara přežilo 5 semenáčků (Mc Vean, 1956). Pravděpodobnost přežití semenáčku se může pohybovat okolo 2,3 až 9%. Dle Tapper (1993), který zkoumal sukcesní vztahy mezi olšemi a jasany, byla pravděpodobnost přežití semenáčků olše v dané lokalitě 1,8%. Nicméně předchozí popsané pokusy McVeana (1956) popisují pravděpodobnost přežití v zapojeném prostoru. Toto prostředí je pro světlomilnou olši značně nehostinné a mnoho semenáčku je vyloučeno díky konkurenčnímu tlaku o světlo vzrostlými stromy. V následujících letech pravděpodobnost úmrtí u mladých stromků klesá. Proto McVean (1956) také zkoumal úmrtnost semenáčků i na bezlesé ploše. Na sledované ploše se sumárně uchytilo 165 semenáčků na celkové ploše 6 m<sup>2</sup>

(McVean, 1956). Na konci období zůstalo 88 semenáčků (McVean, 1956), pravděpodobnost přežití se tak díky dostatečnému zdroji světla zvýšila až na 53%. I tak je přežití semenáčků relativně nízké, což je pro dřeviny typické. Toto tvrzení u *Alnus glutinosa* potvrdil Wunder a kol. (2008). Prokázal vztah mezi DBH (z angl. diameter in breast height; česky: tloušťka kmene ve výčetní výšce) a pravděpodobností přežití. Čím je DBH jedince vyšší, tím se zvyšuje i jeho pravděpodobnost přežití. Jinak řečeno, čím je dřevina starší, tím se její pravděpodobnost přežití zvyšuje. Prozatím se nikdo nezabýval křivkou přežívání u olší, avšak tuto křivku lze aspoň přibližně odhadnout díky zkušenostem vycházejících z pěstování lesa. Claessens a kol. (2010) ve své práci shrnují různé přístupy pěstování olšin. Mimo jiné uvádějí graf (obr. 2) znázorňující maximální počet kmenů na 1 ha v závislosti na věku porostu.



Obrázek 2: Graf různých pěstebních modelů ve srovnání s maximální hustotou porostu, jehož existence je možná v rámci plochy o rozměru 1 ha (Claessens a kol., 2010)

### 3.4 Postglaciální migrace olší v Evropě

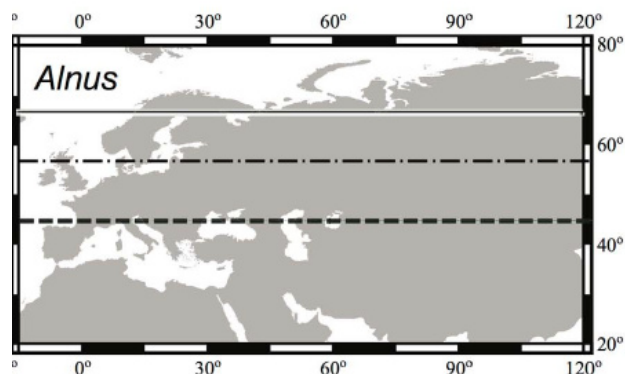
V rámci zkoumání postglaciální migrace je nezbytné také znát, co nejlépe paleohistorický vývoj dřeviny. Pylová data, která jsou vhodně upravena, mohou poskytnout informace potřebné pro výpočet migrační rychlosti. Nicméně nevýhodou pylové analýzy u podrodu *Alnus spp.* je nerozlišitelnost pylu mezi druhy *Alnus glutinosa* a *A. incana*. Obě dřeviny lze rozlišit pouze při analýze DNA, která může pomoci odhadnout migrační směry napříč Evropou. Díky oběma analýzám lze zjistit či alespoň odhadnout možná zdrojová refugia. Znalost přibližných poloh refugií je velmi důležitá při odhadu migrační rychlosti.

#### 3.4.1 Fosilní data a závěry pro šíření *Alnus spp.*

O první odhad rychlosti šíření olší v Evropě pomocí pylových dat se pokusili Huntley a Birks (1983). K odhadu použili tehdy známá data z pylových profilů, které převedli do izopolové mapy. Tehdy odhalili tři základní refugia olše, a to v oblasti Karpat, evropské části Ruska a v oblasti Pyrenejí (Huntley a Birks, 1983). Autoři usuzují, že ruské refugium by mohlo být velmi vhodné pro olši lepkavou (*Alnus glutinosa*), jelikož je zde hustá říční síť velkých řek. Mimo jiné odhadují nejvyšší rychlost migrace na 0,5 až 2 km za rok. Toto usuzují dle rychlého postupu *A. incana* na sever z Karpat a *A. glutinosa* na sever a západ z jihovýchodních populací v počátcích Holocénu (Huntley and Birks, 1983).

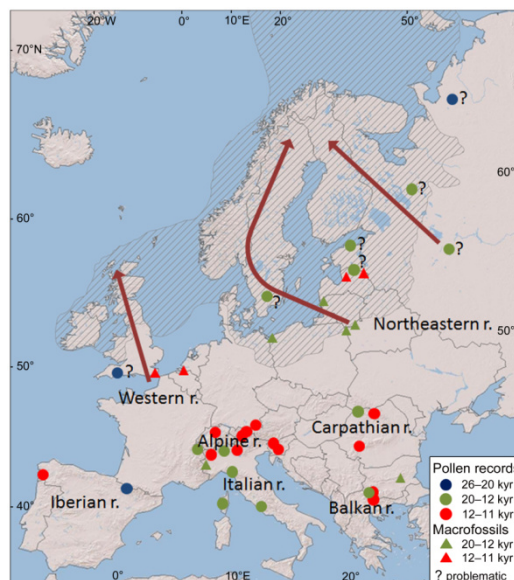
Podobný přístup použili i Chambers a Elliott (1989) při zjišťování zdroje a popisu expanze *Alnus spp.* na Britské ostrovy. Na základě pylových dat se domnívají, že olše kolonizovaly ostrovy spíše ze západní Evropy než z centrální Evropy (Chambers a Elliott, 1989).

Feurdean a kol. (2013) se zaměřili na přezkoumání postglaciálních migrací evropských stromů a celkovou migrační situaci zjednodušili pouze na severo-jihní směr. Ve své metodice volí pouze makrofosilie, jelikož analýza pylových profilů přináší problém ve formě dálkového rozptylu pylu. Nicméně došli k názoru, že migrační schopnost stromů není až tak velká (Feurdean a kol., 2013). V případě *Alnus spp.* odhadují rychlost z jižních refugií na 225 m za rok a ze severnějších refugií na 100 m za rok (Feurdean a kol., 2013). Feurdean a kol. (2013) se přiklání spíše k nižším rychlostem ze severnějších refugií (obr. 3), kdy tuto rychlost považují za více odpovídající skutečnosti.



Obrázek 3: Limity *Alnus* spp., plná čára: limit současného rozšíření, čerchovaná: hranice severních refugií, přerušovaná: hranice jižních refugií (Feurdean a kol., 2013)

Douda a kol. (2014) podložili získaná pylová data makrofosilními nálezy olší a na základě této kombinace odhadovali postglaciální migraci *Alnus glutinosa* a *A. incana*. Pro expanzní vlnu si nastavili prahovou hodnotu pylu na 2,5% (Douda a kol., 2014). V závěru identifikují několik refugií olší – severovýchodní Evropa, Karpaty, Balkán, Itálie, Alpy, západní Evropa a Pyrenejský poloostrov (Douda a kol., 2014). Po ústupu ledovce předpokládají, že Evropa byla kolonizována z několika regionálních refugií (obr. 4) a oblast Skandinávie byla pravděpodobně kolonizována z jednoho refugia v severovýchodní Evropě (Douda a kol., 2014).



Obrázek 4: Možná refugia dle Douda a kol. (2014)

### 3.4.2 DNA analýza populací *Alnus glutinosa*

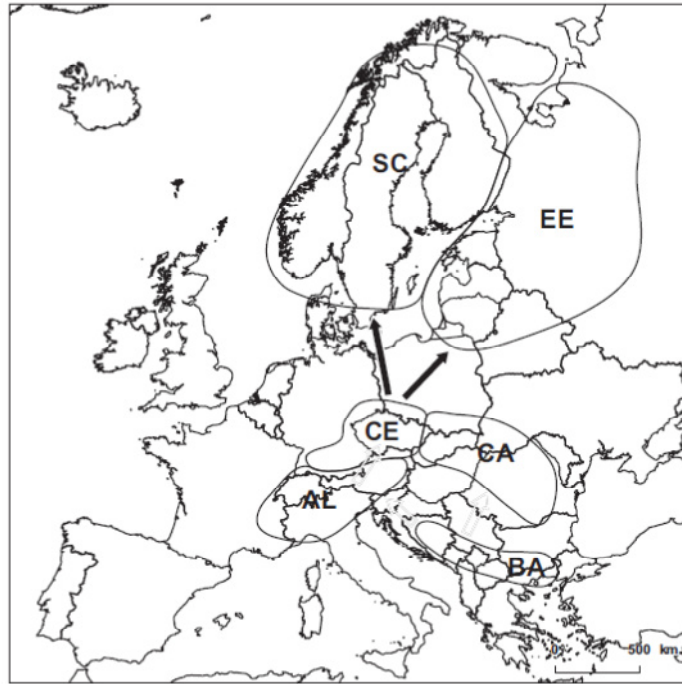
Jedním z prvních výzkumů chloroplastové DNA olší v souvislosti s migrací publikovali King a Ferris (1998). Pro severní a střední Evropu označují jako klíčové refugium v Karpatech, odkud populace expandovala tímto směrem.

Nejnovější genetickou analýzou současných populací *Alnus glutinosa* se zabývali Havrdová a kol. (2015). Ve své studii se zaměřili na rozluštění postglaciální migrace a to za pomoci dvou molekulárních markerů (chloroplastová DNA a mikrosatelity). Dle této analýzy zjistili, že všechna tři jižní refugia (Pyreneje, Apeniny a Balkán) sloužila jako zdroje kolonizace pro zbytek Evropy (Havrdová a kol, 2015). Populace z Pyrenejí expandovala do západní a střední Evropy a následně na Britské ostrovy (Havrdová a kol, 2015). Populace z Alp patrně pochází z refugia z Apenin a refugium z Balkánu se dále rozšiřovalo do Karpat a severovýchodní Evropy (Havrdová a kol., 2015). Skandinávská populace je pravděpodobně směsí populací ze západu a severovýchodu Evropy (Havrdová a kol., 2015). Tato studie tak zásadním způsobem zpochybňuje zažité paradigma, že většina populace *Alnus glutinosa* pochází z Karpatského refugia.

Při rekonstrukci migračních cest populace je nezbytné počítat také s výskytem tetraploidních populací *Alnus glutinosa*. Nově objevené tetraploidní populace se nacházejí přímo v (dříve domnělých) jižních refugích a to v severozápadní části Pyrenejského poloostrova a v Dinárských horách v západní části Balkánského poloostrova (Mandák a kol., 2015). Pravděpodobně lze tyto části obývané tetraploidními populacemi vyloučit z postglaciální expanze na sever (Mandák a kol., 2015).

### **3.4.3 DNA analýza populací *Alnus incana***

Analýzou populací *Alnus incana* se zabývali Mandák a kol. (2015) a zrekonstruovali možné expanzní linie (obr. 5). Předpokládají expanzi *Alnus incana* z Balkánského poloostrova do Alp a Karpat, nikoli na sever a tudíž není toto refugium důležitým zdrojem pro postglaciální migraci (Mandák a kol., 2015). Středoevropské populace pravděpodobně vznikly rozšířením Alpské populace (Mandák a kol., 2015). Středoevropská populace pravděpodobně dala vznik populacím ve Fennoskadinávii a ve východní Evropě (Mandák a kol., 2015).



Obrázek 5: Možná expanze *Alnus incana* dle Mandák a kol. (2015)



## 4 Metodika

Následující kapitola se zabývá různými metodami, které byly použity pro odhad migrační rychlosti podrodu *Alnus spp.* První část kapitoly se věnuje odhadu migrační rychlosti na základě paleobotanických dat, druhá část se věnuje predikci migrační rychlosti dle vlastností jednotlivých jedinců druhů a předpokládaných faktorů prostředí, zejména parametrů vzdušného proudění. V závěru kapitoly jsou navrženy vhodné podklady pro porovnání pozorovaných i predikovaných rychlostí s evropskou říční sítí.

### 4.1 Odhad pozorovaných rychlostí šíření

Základními vstupními daty pro jednotlivé analýzy jsou informace o:

- pylových profilech a jejich lokalizace
- makrozbytcích a jejich lokalizace.

Tato ucelená data vycházejí z práce Douady a kol. (2014). Sesbírané informace pocházejí z pylových databází European Pollen Database, Czech Quaternary Palynological Database (PALYCZ) a the Eurasian Macrofossil Database a jsou doplněny o data získaná z literárních zdrojů (viz obr. 6). Data obsahují pylové záznamy od roku 50 tis. let před naším letopočtem po rok 0 našeho letopočtu, avšak pro účely této diplomové práce je důležité pouze období počínající rokem 16 tisíc let před naším letopočtem.

Metody jsou shrnuty v tabulce č. 2 a popsány v následujících podkapitolách. Pro metody byly použity následující grafické zdroje, které vypovídají o současném či historickém vzhledu Evropy a její říční síti.

- Mapové vrstvy říční sítě a hranic kontinentu Evropy (Kartografie Praha, a. s., 2015).
- Mapová vrstva úmoří CCM2 (European Commission, 2007)
- Mapové výstupy (Douda a kol., 2014) obsahující historické hranice Evropy a evropského ledovce během poslední doby ledové, které byly georeferencovány a následně vektorizovány.



Obrázek 6: Lokalizace pylových profilů dle jednotlivých regionů: a) Pyreneje, b) Apeniny, c) Balkán, d) Karpaty, e) Alpy, f) Pobaltí a severovýchodní Evropa, g) Skandinávie, h) Hercynský systém; i) západní Evropa, j) Britské ostrovy; zdroj: Douđa a kol. (2014)

#### 4.1.1 Odhad rychlosti na základě makrofytických nálezů (metoda č. 1 a 2)

Snadnou cestou k odhadu rychlosti se mohou zdát datované fosilní záznamy. Za tímto účelem lze použít poskytnutá data o nálezech fosilních semen, šištic aj., která jsou radiokarbonicky datována do přibližného časového období. Tyto nálezy konkretizují polohu dřeviny a na základě nich je možné odhadnout migrační rychlost (viz metodu č. 1 dále), ale je vhodné doplnit je i o pylové profily, které přesahují prahovou hodnotu (viz metodu č. 2 dále). Vzhledem k více hraničním hodnotám pro podrod *Alnus spp.* volím nejvyšší a tím i nejspolehlivější hraniční hodnotu, tj. pylové profily s množstvím pylu vyšším jak 10%. U těchto profilů považuji spolehlivost a přesnost určení polohy výskytu druhu za srovnatelnou s makrofosíliemi.

Metoda č. 1, založená pouze na makrofosíliích, vychází z měření euklidovské vzdálenosti mezi staršími a novějšími nálezy v rámci po sobě jdoucích období. Je založena na předpokladu, že mezi prostorově bližšími záznamy v po sobě jdoucích obdobích lze očekávat větší míru příbuznosti než mezi záznamy vzdálenějšími. Proto byla k výpočtu užita funkce Near v programu ArcMap (Esri, 2014). Funkce v tomto konkrétním případě vezme dvě po sobě jdoucí časová období a vypočte nejkratší

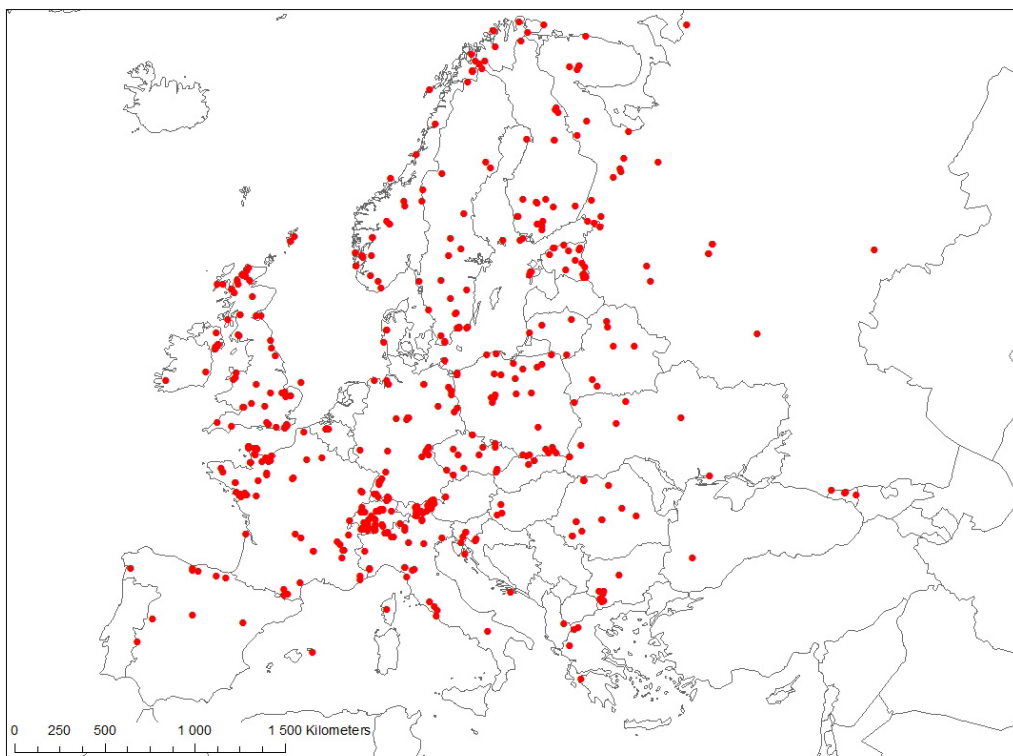
vzdálenost mezi body ze starší a novější vrstvy. Výsledná hodnota bude poté tvořena průměrem získaných vzdáleností za jeden rok.

Metoda č. 2, jak bylo již zmíněno, kombinuje pylová a makrofytická data a je založena na stejném principu jako předchozí metoda, která byla tímto způsobem modifikována z důvodu snížení chyby, kterou jsou zatížené odhady založené pouze na náhodných a fragmentovaných výskytech makrofytických zbytků. Jak bylo výše vysvětleno, stanovila jsem kritérium pro vhodné pylové profily na 10%. Dosažení nejvyšší nastavené prahové hodnoty je považováno za doklad přítomnosti druhu přímo na dané lokalitě (King a Hermstrom, 1997; Douda a kol., 2014) a jsou tedy ekvivalentním doplňkem k fosilním nálezům.

#### **4.1.2 Odhad rychlosti z pylových dat (metoda č. 3, 4 a 5)**

Vzhledem k tomu, že makrofytická data jsou pouze náhodnými fragmentovanými objevy a vzhledem k informaci, že pyl se během poslední doby ledové nemusel šířit na tak velké vzdálenosti, se nabízí další metody, jenž pracují s pylovými profily a s jejich různými prahovými hodnotami. Ty jsou nastaveny v rozmezích 0 - 0,5%, 0,5 – 2,5%, 2,5 - 10% a 10% a více.

Před samotným odhadem rychlostí z pylových dat byla tato data filtrována za účelem zvýšení věrohodnosti a prostorové přesnosti lokalizace výskytů. Byla přitom použita metoda Kinga a Herstroma (1997), spočívající v použití pouze těch záznamů, v nichž byla překročena stanovená prahová hodnota procentuálního zastoupení druhu v pylovém profilu, a to alespoň ve třech po sobě následujících vzorcích. Obrázek č. 7 lokalizuje výběr pylových profilů použitých pro následující metody.



Obrázek 7: Lokalizace vybraných pylových profilů pro metodu č. 3

Prahová hodnota pro olši byla stanovena na 2,5% dle Lisitsyna a kol. (2011). Hodnota 2,5% indikuje přítomnost olše přibližně v okruhu 50 km (Douda a kol., 2014). Zredukované množství pylových profilů bylo interpolováno metodou IDW (Inverse Distance Weighting). Výpočet interpolace v daném místě (tj. v dané buňce výsledného rastru) probíhá na základě váženého průměru hodnot z okolních profilů, kdy větší váhu mají bližší body. Nastavením hodnoty parametru „power“, který vyjadřuje exponent, jenž umocňuje převrácené hodnoty vzdáleností použité jako váhy ve váženém průměru, lze určit míru vyhlazení výsledného interpolovaného povrchu. Parametry funkce byly nastaveny následovně: velikost buňky rastru byla nastavena na 500 metrů, exponent (parametr „power“) na 2 (výchozí hodnota doporučovaná v programu ArcGIS), poloměr okolí, z něhož se provádí průměrování, na VARIABLE 12. Interpolované mapové výstupy vstupují do dalších metod, které jsou popsány níže, a představují plošný výskyt sledovaných olší v jednotlivých časových intervalech.

Metoda č. 3 vychází z nejjednoduššího předpokladu, a to ze sledování nárůstu plochy obývané *Alnus spp.*, resp. nárůstu poloměru kruhu os stejné ploše, jakou má obsazené území. Sledováním časových změn v délce tohoto poloměru lze následně

odhadnout rychlost jako sklon regresní přímky v grafu závislosti poloměru plochy na čase (Skellam, 1951).

Metody č. 4 a č. 5 jsou navrženy dle obdobného principu. V rámci obou metod jsou sledovány změny v hranicích ploch obývaných populací, a to podél předem identifikovaných „migračních linií“. Navržení linií bylo ve většině případů inspirováno závěry z prací Havrdové a kol. (2015), Mandáka a kol. (2015) a Mandáka a kol. (2016). Celkem je navrženo 9 linií (obr. 14), podél nichž byly sledovány změny v osídlení. Změřené rozdíly v rámci posunu hranic jsou přepočteny na metry za rok a podrobeny lineární regresi. V tomto okamžiku se postupy modelů začínají lišit. Výpočet v rámci metody č. 4 vychází z různých počátků linií, avšak výsledný sklon je pro všechny linie stejný (jde tedy o jakýsi „průměrný sklon“). Oproti tomu metoda č. 5 počítá s vlastním sklonem pro každou linii a tím poskytuje odhad rychlostí podél jednotlivých migračních linií. Pro zobecnění výsledku jsou nakonec jednotlivé sklony zprůměrovány.

<i>Název metodiky</i>	<i>Stručný popis metodiky</i>
Metoda č. 1	Zdroj informací: makrozbytky Metodika: výpočet vzdálenosti mezi nejbližšími body
Metoda č. 2	Zdroj informací: makrozbytky a pylové profily (>10%) Metodika: výpočet vzdálenosti mezi nejbližšími body
Metoda č. 3	Zdroj informací: pylové profily Metodika: IDW, rychlost nárůstu poloměru obývané plochy
Metoda č. 4	Zdroj informací: pylové profily Metodika: IDW, rychlost posunu hranice obývané plochy podél linií, společná průměrná rychlost
Metoda č. 5	Zdroj informací: pylové profily Metodika: IDW, rychlost posunu hranice obývané plochy podél linií, rychlost pro každou linii zvlášť, celkový průměr

*Tabulka 2: Přehled užitých metod a jejich stručný popis*

## 4.2 Simulační model šíření

Skript k modelu navrhl a sepsal vedoucí diplomové práce (skript k dispozici viz příloha 1). Model je implementován v podobě skriptu v programu R (R Core Team 2016) a výchozí práce, které sloužily jako inspirace k tomuto modelu, jsou stručně popsány výše v příslušné kapitole věnující se modelování šíření. Účelem modelu je získat odhad možné rychlosti šíření semen dřevin za jeden rok při zahrnutí pouze anemochorního rozmísťování.

Model zahrnuje následující parametry:

- výška stromu v m ( $h$ )
- průměrná výška, ze které padají semena, vyjádřená jako procento z celkové výšky stromu ( $pr$ )
- průměrná hodnota horizontálního větru v  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $u$ )
- směrodatná odchylka ve vertikální rychlosti vzduchu v  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $\sigma$ )
- padavost v  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $vt$ )
- očekávaný počet úspěšných potomků ( $R_0$ )
- generační čas ( $t$ )
- počet simulací ( $n$ ).

Model je založen na simulaci pádu jednotlivých semen na základě mechanistického modelu semenného stínu popsaného Katulem a kol. (2005), tj. tzv. WALD modelu. WALD model je vlastně pravděpodobnostní rozdělení vzdáleností dopadu semen od zdrojového stromu, přičemž jeho parametry mají přirozenou mechanistickou interpretaci. Dále je model založen na principu šíření pomocí extrémních rozmísťovacích vzdáleností popsaném Clarkem a kol. (2001). Model nejprve náhodně vygeneruje vzdálenost (na základě WALD rozdělení) a směr (na základě rovnoměrného rozdělení na intervalu 0 až  $2\pi$ ) každého jednotlivého semene. Tím jsou vlastně určeny souřadnice dopadu tohoto semene ve dvourozměrném Euklidovském prostoru. Vzhledem k tomu, že výsledkem má být odhad jednorozměrného šíření, je takto vygenerovaná poloha semena následně kolmo promítnuta do předem zvoleného (a po dobu simulace fixního) směru. Model takto simuluje  $R_0$  semen, z nichž následně vybere maximální dosaženou vzdálenost ve zvoleném směru. Tato simulace byla pro každé nastavení parametrů 100krát opakována a výsledné extrémní vzdálenosti zprůměrovány. Výsledek tak vlastně

představuje jakousi průměrnou rychlost šíření za jednu generaci, tj. po vydělení generačním časem průměrnou rychlost v metrech za rok.

Známymi parametry modelu jsou výška stromu ( $h$ ), relativní výška koruny ( $pr$ ), padavost ( $vt$ ) a počet simulací ( $n$ ); viz tabulka 9. Zbylé parametry je potřeba odhadnout.

#### **4.2.1 Odhad parametrů $u$ a $\sigma$**

Vzhledem k tomu, že tyto parametry nejsou pro poslední dobu ledovou známy, použijí rozpětí hodnot, kterých dosahují v současné době. Užívané rozpětí parametrů bylo inspirováno Nathanem a kol. (2011), avšak rozpětí bylo upraveno dle podmínek v Evropě. V Evropě se dle ČHMÚ (n.d.) pohybuje průměrná rychlost větru ( $u$ ) mezi 4 až 8  $\text{m.s}^{-1}$ , (informace dostupné na webové adrese [portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/om/sivs/vitr.html](http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/om/sivs/vitr.html)). Vzhledem k této informaci je zvoleno rozpětí horizontálního větru ( $u$ ) od 2  $\text{m.s}^{-1}$  do 26  $\text{m.s}^{-1}$ , rychlost silných vichřic (viz tab. 3). Rozpětí směrodatné odchylky ve vertikální rychlosti vzduchu ( $\sigma$ ) má rozpětí od 0,1 do 3,2  $\text{m.s}^{-1}$ .



<i>Stupeň</i>	<i>m.s<sup>-1</sup></i>	<i>Slovní popis</i>		<i>Znaky</i>
0	> 0,2	bezvětří		Kouř stoupá svisle vzhůru.
1	0,3-1,5	vánek		Kouř už nestoupá úplně svisle, korouhev nereaguje.
2	1,6-3,3	větřík	slabý vítr	Vítr je cítit ve tváři, listí šelestí, korouhev se pohybuje.
3	3,4-5,4	slabý vítr	mírný vítr	Listy a větvičky v pohybu, vítr napíná prapory.
4	5,5-7,9	mírný vítr	dostí čerstvý vítr	Vítr zvedá prach a papíry, pohybuje větvičkami a slabšími větvemi.
5	8,0-10,7	čerstvý vítr		Hýbe listnatými keři, malé stromky se ohýbají.
6	10,8-13,8	silný vítr		Pohybuje silnějšími větvemi, telegrafní dráty sviští, používání deštníku se stává obtížným.
7	13,9-17,1	mírný vichr	prudký vítr	Pohybuje celými stromy, chůze proti větru obtížná.
8	17,2-20,7	čerstvý vichr	bouřlivý vítr	Láme větve, vzpřímená chůze proti větru je již nemožná.
9	20,8-24,4	silný vichr	vichřice	Vítr působí menší škody na stavbách (strhává komíny, tašky ze střechy).
10	24,5-28,4	plný vichr	silná vichřice	Na pevnině se vyskytuje zřídka, vyvrací stromy a ničí domy.
11	28,5-32,6	vichřice	mohutná vichřice	Rozsáhlé zpuštění plochy.
12	< 32,7	orkán		Ničivé účinky odnáší domy, pohybuje těžkými hmotami.

*Tabulka 3: Beaufortova stupnice horizontálního větru (zdroj: [www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org))*

#### 4.2.2 Odhad parametrů $R_0$ a $t$

Odhad těchto parametrů patří mezi nejtěžší a zároveň nejdůležitější. Hodnota parametru  $R_0$  představuje očekávaný počet úspěšných jedinců, kteří jsou schopni založit další generaci. Tento parametr lze získat na základě vztahu mezi ním a hodnotou vnitřního růstu populace, značené  $r$ . Jelikož je u rostlin velmi obtížné zjistit početnost, bývá často velikost populace vyjádřena pokryvností. Předmětem této práce jsou dřeviny podrodu *Alnus spp.*, které sice nepatří mezi dlouhověké rostliny, přesto její délka života představuje časově náročné pozorování. Plodnost u *A. glutinosa* začíná přibližně v 15. roce a u *A. incana* v 10. roce a trvá zhruba do 60 až 100 let, kdy strom uhynie.

Jednou z možností, jak sledovat vývoj populace a odhadnout  $R_0$  (odhad parametru  $R_0$  č. 1), je porovnání leteckých snímků z po sobě jdoucí časové řady. Pro tento účel byly použity letecké snímky poskytnuté Ing. Janem Doudou, PhD., které zpracovával během svého zkoumání olšin v rámci ČR lokality Břehyně, Nová řeka, Přeseka, Stvolínky a Vrbenské rybníky (Černiš); (viz článek Douša a kol., 2009). Přesnost odhadu závisí na délce sledované časové řady a počtu sledovaných populací. Konkrétně tyto letecké snímky poskytují informace o pěti populacích, které jsou z různých časových období v přibližné časové řadě 1949, 1970 a 2002 s odchylkami rámci 10 či 5 let. Celkem byly stanoveny dvě metody, které mohou pomoci odhadnout přibližnou velikost populace. První metoda je prostým odhadem počtu jedinců na ploše. Dle stínů a tvarů koruny jsou jednotlivé stromy označovány a následně sčítány. Avšak tato metoda je velmi nepřesná jelikož je silně ovlivněna subjektivním přístupem a nelze při ní dosáhnout požadované přesnosti. Druhá metoda je založena na běžném způsobu užívaném u rostlin a to na odhadu velikosti populace dle obývané plochy. Pro tyto výpočty je nezbytné znát odhad minimální či průměrné plochy, kterou zabírá jeden dospělý strom. Claessens a kol. (2010) při pěstování olšin počítá s 800-1600 kmeny na 1 ha. V přepočtu okolo 6 až 12.5 m<sup>2</sup> na jeden dospělý strom. McVean (1956) uvádí velikost mezery v rozmezí 3 až 4 m mezi jednotlivými stromy při větrném šíření. To odpovídá 9 až 16 m<sup>2</sup> na jedince. Z tohoto důvodu je nastavena průměrná plocha na dospělý strom 11 m<sup>2</sup>, což je průměrný odhad z výše uvedených hodnot. Získaná data o přibližném počtu jedinců v daném časovém úseku však dále vstupují do dalších výpočtů. Dle očekávaného by měl být růst populace exponenciální a tudíž bude třeba pro další výpočet třeba tyto dat

zlogaritmovat a pomocí regrese takto upravených dat lze získat regresní přímku se sklonem, který odpovídá velikosti  $r$ . Dle výše uvedeného vztahu mezi  $r$  a  $R_0$  (viz rovnice 1.1) je převedeno  $r$  na očekávaný počet úspěšných potomků za celý život mateřského stromu, tj.  $R_0$ .

Další možností odhadu  $R_0$  (odhad parametru  $R_0$  č. 2) a také generačního času ( $t$ ) je sestavení životní tabulky, v rámci níž je třeba znát pravděpodobnost přežívání jedince během jeho vývoje a věk, ve kterém začíná jeho plodnost.  $R_0$  je součtem všech součinů pravděpodobnosti přežití do  $x$ -té věkové třídy ( $l(x)$ ), počtu potomků ( $m(x)$ ) a rozdílu mezi předchozí ( $x_0$ ) a sledovanou věkovou třídou ( $x_1$ ).

$$R_0 = \sum (x_1 - x_0) \cdot l(x) \cdot m(x) \quad (1.5).$$

Generační čas se v rámci životní tabulky se vypočítá jako:

$$\tau = \sum \frac{x_1^2 - x_0^2}{2 \cdot R_0} \quad (1.6).$$

Stanovení této tabulky je velmi složité vzhledem k věku těchto dřevin. Jako podklady pro životní tabulky mohou sloužit lesnické články, které se věnují pěstování olšin. Při sestavování životní tabulky pro *Alnus glutinosa* jsem vycházela z výzkumů McVeana (1956), který zkoumal přežívání semenáčku v bezlesém prostředí, a Claessense a kol. (2010), pro *Alnus incana* jsem čerpala z článku autorů Uri a kol. (2009). Počty stromů uvedené v těchto pracích jsem převedla na počet jedinců na 1 ha.

Jak je uvedeno v kapitole věnující se modelům šíření (vzorec č. 1.2) lze odhad  $R_0$  vypočítat na základě vztahu uváděného Nathanem a kol. (2011b); (odhad parametru  $R_0$  č. 3). Pro výpočet je však nutné znát pravděpodobnost, že se jedinec dožije reprodukčního věku ( $\varphi$ ). Tuto pravděpodobnost lze určit z životní tabulky a to sledováním pravděpodobnosti přežití do  $x$ -té věkové třídy. V případě neznalosti této konkrétní hodnoty lze odhadnout konkrétní hodnotu proložení regresní přímky známých hodnot.

### 4.3 Posouzení vlivu říční sítě na rychlost šíření

Vzhledem k tomu, že rychlost šíření může záviset na hustotě a směru říční sítě, je vhodné si tyto možné faktory vizualizovat a porovnat. K porovnání jsou nejvhodnější data vycházející z metody č. 5 (měření rychlosti podél jednotlivých

linií), neboť ta umožňuje zahrnout odlišnosti mezi jednotlivými liniemi a posoudit jejich vztah ke struktuře místní říční sítě. K porovnání je možné použít současnou mapu říční sítě, vzhledem k tomu, že se říční síť ve sledovaném období již velmi podobala současnému stavu či alespoň zůstal zachován směr toku respektive úmoří.

## 5 Výsledky

V rámci následující kapitoly jsou představeny výsledky pozorovaných a predikce simulovaných rychlostí šíření.

### 5.1 Odhad rychlosti na základě makrofytických dat

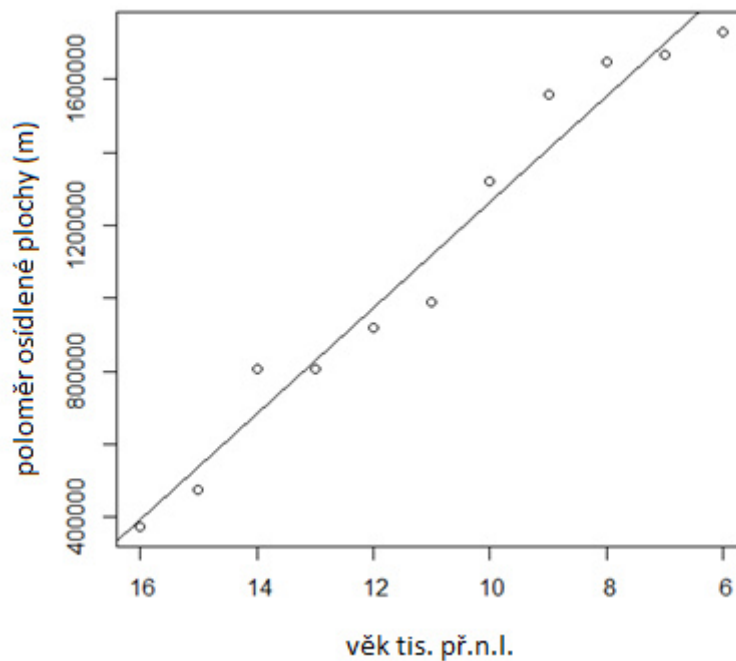
Dle metody č. 1 se olše šířila velmi rychle a to rychlostí až 520 m.rok<sup>-1</sup>. Metoda č. 2 byla kvůli zpřesnění předchozího modelu obohacena o pylové profily s hraniční hodnotou přes 10%. Díky tomu je rychlost již snížena na 341 m.rok<sup>-1</sup>. Oba výsledky společně s dalšími popisnými statistickými údaji jsou v tab. 4.

	<i>Průměr (m.rok<sup>-1</sup>)</i>	<i>Medián</i>	<i>Směr. odchylka</i>
Výpočet č. 1			
Makrofyta	520.00	386.2	368.72
Výpočet č. 2			
Makrofyta + pyl	340.81	274.78	293.92

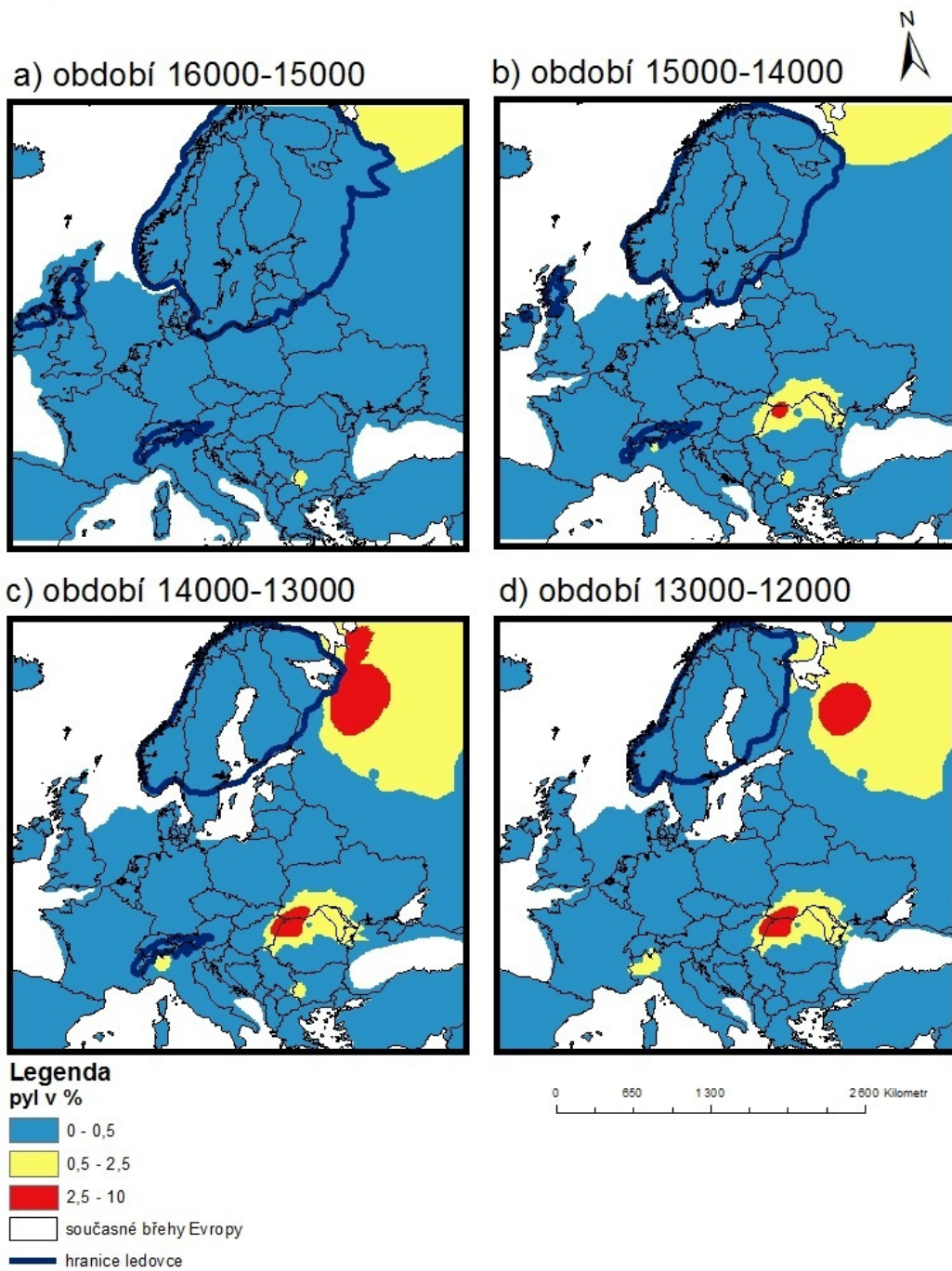
*Tabulka 4: Odhad rychlosti Alnus spp. dle nalezených makrofyt*

## 5.2 Odhad rychlosti dle pylových dat a význam říční sítě

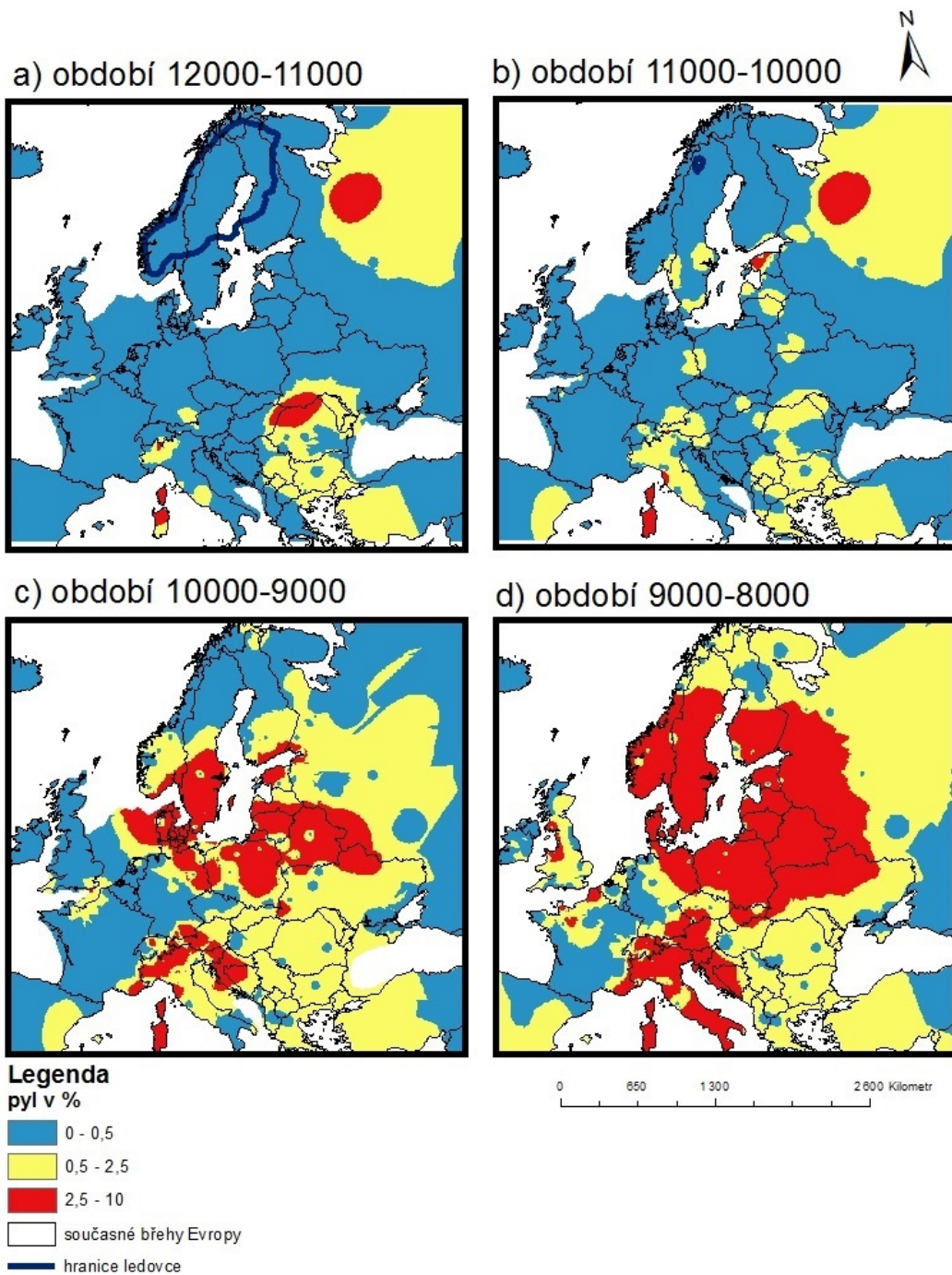
K výpočtu byla použita série interpolovaných pylových map v časových intervalech po 1000 letech, viz obrázky 9-12. Metoda č. 3 vycházející ze zjednodušeného tvaru plochy udává rychlost  $145 \text{ m.rok}^{-1}$ . Tato rychlost byla vypočtena na základě sestavení lineárního modelu (závislost poloměru plochy na čase, viz obr. 8). Sklon lineární regrese byl statisticky významný a model vysvětlil 96% variability dat (Multiple R-squared: 0.9638).



Obrázek 8: Závislost nárůstu osídlené plochy *Alnus spp.* na čase

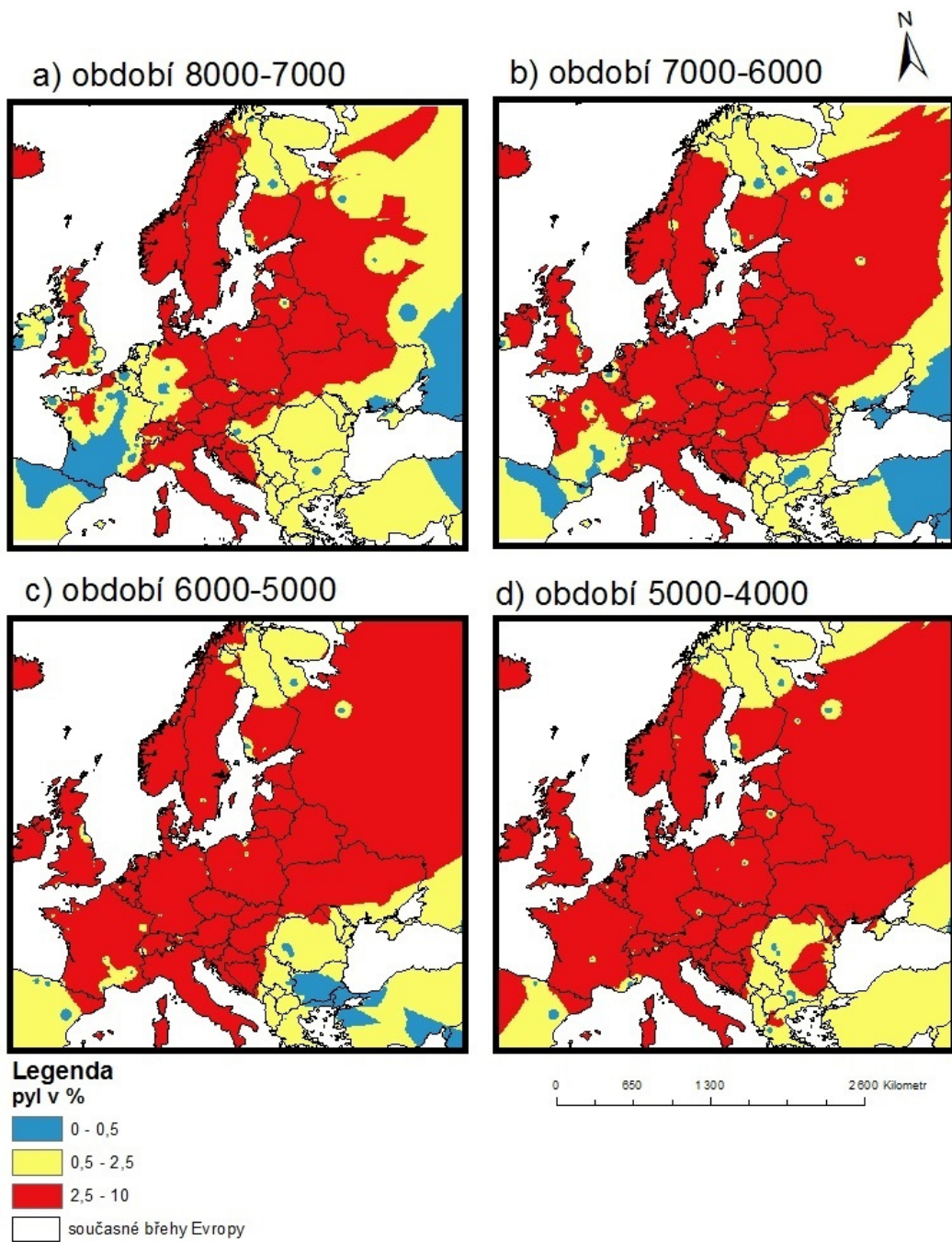


Obrázek 9: Série interpolovaných pylových map v období 16 000-12 000 před naším letopočtem

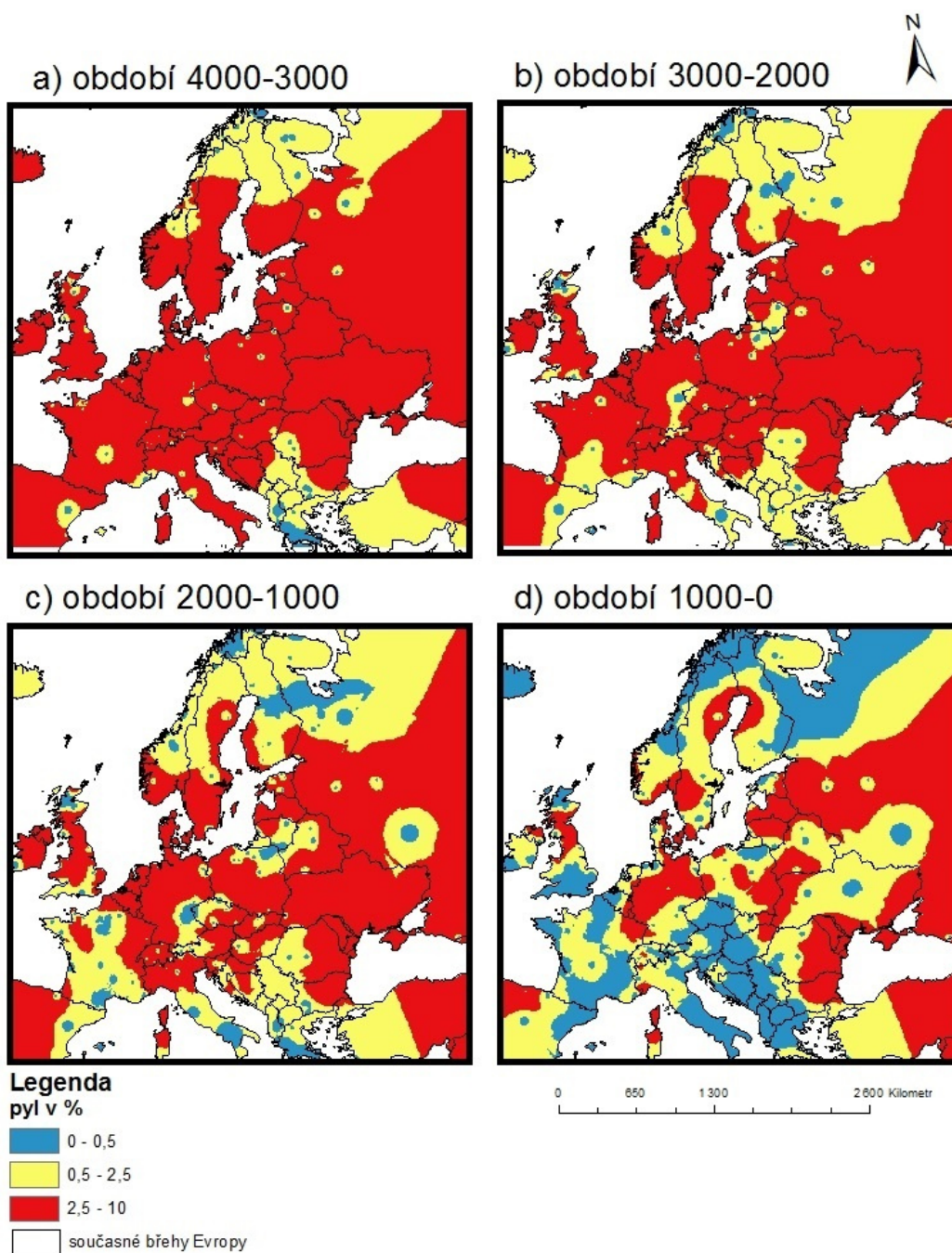


Obrázek 10: Série interpolovaných pylových map v období 12 000-8 000 před naším letopočtem





Obrázek 11: Série interpolovaných pylových map v období 8 000 - 4 000 před naším letopočtem

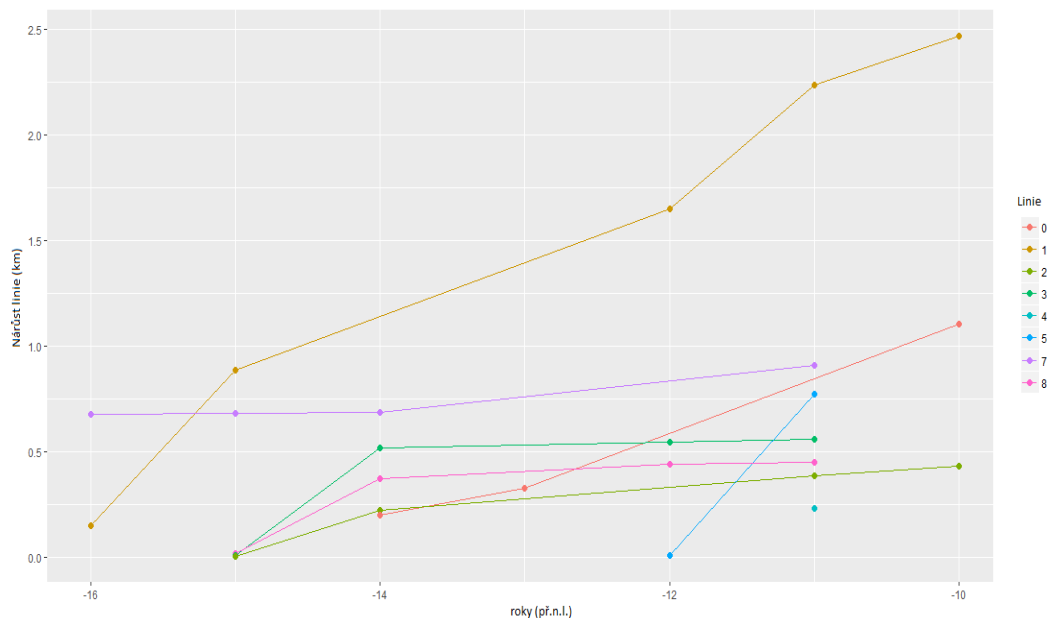


Obrázek 12: Série interpolovaných pylových map v období 4 000 - 0 před naším letopočtem

Odhadované rychlosti šíření sledované podél linií (metoda č. 4) vycházejí taktéž z lineárního modelu, respektive jedná se o základní model bez rozlišení jednotlivých linií. Výsledkem tohoto modelu je rychlost 257 m.rok<sup>-1</sup>. V rámci metody č. 5, kde byly jednotlivé linie brány jako faktor, byla spočtena průměrná rychlost za všechny linie na 241 m.rok<sup>-1</sup>. Přehled všech rychlostí jednotlivých linií je uveden v tab. 5 a vizualizace nárůstu hranic podél jednotlivých linií je zobrazena v grafu (viz obr. 13). Linie č. 4 a č. 6 byly vypuštěny z výpočtu kvůli nedostatku dat.

		<i>Linie</i>									
Průměr	0	1	2	3	4	5	6	7	8		
241,95	233,1	366,3	77,5	112,74	N/A	760,4	N/A	50,2	93,38		
<b>Střední</b>											
chyba	43,2	55,4	59,2	65,8	N/A	206,4	N/A	61,3	65,8		

Tabulka 5: Odhad rychlosti šíření zjištěný podél jednotlivých linií (metoda č.5)



Obrázek 13: Posun hranice (v km) populací během LGM v rámci jednotlivých migračních linií

## 5.3 Výsledky simulačního modelu

### 5.3.1 Očekávaná míra reprodukce dle analýzy ortofotomap

Pro odhad parametru  $R_0$  č. 1 byla nakonec použita pouze data získaná z plošného odhadu, jelikož bodové značení vzhledem ke grafickému stavu ortofotomap bylo velmi nepřesné. Zde v tabulce č. 7.3 je uveden přehled velikosti populace dle průměrné plochy na jedince. Tyto data byla zlogaritmována a hodnota  $r$  (vnitřní růst populace) byla vypočtena dle sklonu regresní přímky.  $R_0$  bylo vypočteno za pomoci matematického vztahu mezi  $R_0$  a  $r$  (1.1).

Lokalita	Časové období			$R$	st. odchylka	RMSE	$R_0$
	Početnost populace (při $a$ 11 m <sup>2</sup> )						
	1949	1970	2002				
<b>Přeseka</b>	<b>3 690</b>	<b>5 103</b>	<b>6 531</b>	0,0155	<i>n/a</i>	<i>n/a</i>	1,62 ~ 2
	1952	1974	1995				
<b>Černíš</b>	<b>53 796</b>	<b>58 367</b>	<b>67 692</b>	0,0058	0,001415	0,8871	1,20 ~ 1
	1949	1974	1991				
<b>Nová Řeka</b>	<b>18 802</b>	<b>30 122</b>	---	0,0189	<i>n/a</i>	<i>n/a</i>	1,80 ~ 2
	1938	1972	2001				
<b>Stvolínky</b>	<b>18 802</b>	<b>30 851</b>	---	0,0146	<i>n/a</i>	<i>n/a</i>	1,57 ~ 2
<b>Průměr</b>				<b>0,0137</b>	<i>n/a</i>	<i>n/a</i>	<b>1,53 ~ 2</b>

Tabulka 6: Data získaná ze série ortofotomap

Použity pro výpočet byly pouze čtyři z pěti olšin, které byly jasně odlišitelné od ostatních porostů. Celé časové období se povedlo zaznamenat pouze u olšiny Černíš. U olšiny Přeseka byly použity informace pouze z období 1949 a 1970. Velikost populace v roce 2002 byla z výpočtů vynechána, jelikož samotná olšina se pravděpodobně již nacházela ve fázi rozpadu, resp. se její velikost blížila nosné kapacitě prostředí. Z tohoto důvodu nebylo vhodné toto období zařadit do výpočtu, jelikož v této fázi růstu nesplňuje předpoklad růstu populace v neomezeném prostředí, který je charakteristický exponenciálním růstem. Olšiny Nová řeka a Stvolínky v posledním roce sledování již ve stavu rozpadu, který byl evidentní již z ortofotomap. Tato fáze je v případě olšin typická a periodicky se opakující. Podobně jako v předchozím případě bylo proto poslední období vynecháno. Při hodnocení těchto dvou naposledy zmíněných olšin je třeba brát na zřetel, že se jedná

o pouhé dva body, jenž jsou proloženy regresní přímkou, čímž vzniká jisté zkreslení skutečnosti.

Na základě vztahu mezi  $r$  a  $R_0$  (1.1) byla vypočtena průměrná očekávaná hodnota úspěšných jedinců (viz přehledová tab. 9). Tato hodnota je velmi nízká vzhledem k vysoké produkci semen mateřskou rostlinou a odpovídá pouze 2 jedincům. Takováto míra reprodukce je velmi nízká.

### 5.3.2 Očekávaná míra reprodukce a generačního času dle životní tabulky

Podkladem pro tuto metodu bylo sestrojení životní tabulky a to pro *Alnus glutinosa* (viz tab. 7) a *A. incana* (viz tab. 8). Jelikož se jedná o dřeviny, pro které je typická růstová křivka s vysokou úmrtností mladých jedinců, není překvapením výsledná podoba životní tabulky. I přesto je očekávaný předpoklad úmrtnosti mladých olšových semenáčků na základě této tabulky značná a pravděpodobnost přežití velmi prudce klesá.

$X$	$S(x)$	$D(x)$	$q(x)$	$p(x)$	$l(x)$	$m(x)$	$l(x)m(x)$	$x \cdot l(x)m(x)$	$l(x)m(x)^*$ $(x+1)-x$
0	240000	227904	0,95	0,05	1,000	0	0	0	
1	12096	4096	0,34	0,66	0,050	0	0	0	0
10	8000	4000	0,50	0,50	0,033	0	0	0	0
20	4000	2000	0,50	0,50	0,017	240000	4000	80000	40000
30	2000	818	0,41	0,59	0,008	240000	2000	60000	20000
40	1182	364	0,31	0,69	0,005	240000	1182	47280	11820
50	818	91	0,11	0,89	0,003	240000	818	40900	8180
60	727	181	0,25	0,75	0,003	240000	727	43620	7270
80	546	546	1,00	0,00	0,002	240000	546	43680	10920

Tabulka 7: Životní tabulka *Alnus glutinosa* (McVean, 1953; McVean, 1956; Claessens a kol., 2010);  $x$ ...věková třída,  $S(x)$ ...počet jedinců ve věkové třídě  $x$ ,  $D(x)$ ...počet uhynulých ve věkové třídě  $x$ ,  $q(x)$ ...pravděpodobnost úhynu do věkové třídy  $x+1$ ,  $p(x)$ ...pravděpodobnost přežití do věkové třídy  $x+1$ ,  $l(x)$ ...pravděpodobnost přežití do věkové třídy  $x$ ,  $m(x)$ ...věkově specifická plodnost

$X$	$S(x)$	$D(x)$	$q(x)$	$p(x)$	$l(x)$	$m(x)$	$l(x)m(x)$	$x \cdot l(x)m(x)$	$\frac{l(x)m(x)^*(x+1)-x}{x}$
0	240000	184800	0,77	0,23	1,000	0	0	0	
1	55200	39450	0,71	0,29	0,230	0	0	0	0
2	15750	1730	0,11	0,89	0,066	0	0	0	0
3	14020	910	0,06	0,94	0,058	0	0	0	0
4	13110	450	0,03	0,97	0,055	0	0	0	0
5	12660	750	0,06	0,94	0,053	0	0	0	0
6	11910	2060	0,17	0,83	0,050	0	0	0	0
7	9850	500	0,05	0,95	0,041	0	0	0	0
8	9350	950	0,10	0,90	0,039	0	0	0	0
9	8400	1000	0,12	0,88	0,035	0	0	0	0
10	7400	620	0,08	0,92	0,031	240000	7400	74000	7400
12	6780	2780	0,41	0,59	0,028	240000	6780	81360	13560
20	4000	2000	0,50	0,50	0,017	240000	4000	80000	32000
30	2000	2000	1,00	0,00	0,008	240000	2000	60000	20000

Tabulka 8: Životní tabulka *Alnus incana* (McVean, 1953; McVean, 1956; Uri a kol., 2009);  $x$ ...věková třída,  $S(x)$ ...počet jedinců ve věkové třídě  $x$ ,  $D(x)$ ...počet uhynulých ve věkové třídě  $x$ ,  $q(x)$ ...pravděpodobnost úhynu do věkové třídy  $x+1$ ,  $p(x)$ ... pravděpodobnost přežití do věkové třídy  $x+1$ ,  $l(x)$ ...pravděpodobnost přežití do věkové třídy  $x$ ,  $m(x)$ ...věkově specifická plodnost

Výstupem tabulky je očekávaná míra reprodukce ( $R_0$ ) a generační čas ( $t$ ); (viz přehledová tabulka 9). I když se jedná o velmi příbuzné stromy, rozdíly v životní strategii obou blízce příbuzných druhů jsou patrné. I když se průměrně *Alnus incana* dožívá poloviny průměrné délky života *Alnus glutinosa*, je zřejmý vyšší migrační potenciál druhu, který svou krátkověkost kompenzuje brzkým nástupem dospělosti. Očekávaná reprodukční míra *A. glutinosa* je 98 190 jedinců a *A. incana* je 72 960 jedinců. Dle životní tabulky je generační čas pro *A. glutinosa* 31 let a pro *A. incana* 17 let.

### 5.3.3 Očekávaná míra reprodukce dle vzorce

Posledním způsobem odhadu očekávané míry reprodukce ( $R_0$ ) je vzorec vycházející z práce Nathana a kol.. (2011). Výpočet vyžaduje znalost pravděpodobnosti dožití reprodukčního věku ( $\phi$ ). V případě *A. glutinosa* bylo zapotřebí tuto pravděpodobnost vypočítat z životní tabulky a výsledkem je  $\phi = 0,025$ .

U *A. incana* lze  $\varphi$  získat přímo z životní tabulky a rovná se 0,031. Výsledné hodnoty  $R_0$  jsou pro *A. glutinosa* 390000 jedinců a pro *A. incana* 223200 jedinců. Výsledek se oproti předchozím metodám zdá být silně nadhodnocený.

<i>Druh</i>	<i>H</i>	<i>Pr</i>	<i>U</i>	$\sigma$	<i>vt</i>	<i>R</i>	$R_0$	<i>t</i>	<i>n</i>	$\varphi$
							2; 98190;			
<i>A. glutinosa</i>	30	0,7	2-26	0,1-3,2	2,04	240000	390000	31	100	0,025
							2; 72960;			
<i>A. incana</i>	20	0,7	2-26	0,1-3,2	1,25	240000	223200	17	100	0,031

Tabulka 9: Přehledová tabulka použitých parametrů v simulačním modelu

### 5.3.4 Výsledky simulace rychlosti šíření

Níže popsané simulace byly provedeny pro tři odhady  $R_0$  a v rámci rozpětí  $u$  a  $\sigma$  uvedeném v tabulce 9. Jelikož je rozdíl mezi výše zmíněnými  $R_0$  značný, simulace byly pro přehlednost provedeny také pro  $R_0$  s hodnotami 10, 100, 1000 a 10000 jedinců.

Pro lepší přehlednost jsou všechny výsledky simulací uspořádány v tabulkách v příloze č. 2. Při nejnižším  $R_0 = 2$  je zřejmé, že by žádné rychlé expanze nebyla schopna ani jedna ze dvou olší. Proto se jeví jako nepravděpodobné, že by reálný poča úspěšných jedinců byl takto malý za předpokladu osidlování nových vhodných lokalit. Nízká hodnota je pravděpodobně způsobena sledováním populace v podmínkách, které jsou silně omezeny maximální nosnou kapacitou prostředí a lidskou činností v okolí, což lze předpokládat vzhledem k přilehlým polím v blízkosti místních populací.

Při simulaci  $R_0 = 98190$  pro *A. glutinosa* a  $R_0 = 72960$  pro *A. incana* se projevují značné rozdíly v migračním potenciálu mezi oběma stromy. Jelikož je simulace založena na větrném šíření, je zde již patrně rozeznat, že *A. incana* má pro tento typ šíření lepší vlastnosti než *A. glutinosa*. Podobných rychlostí jako při předchozích metodách dosahuje při rychlostech větru 12 až 14 m.s<sup>-1</sup>, což je dle Beaufortovy stupnice silný vítr, ale ne extrémně silný. Respektive lze tuto rychlost větru již očekávat během podzimního období. Oproti tomu *A. glutinosa* nedosahuje těchto hodnot ani při nejextrémnějších hodnot  $u$  a  $\sigma$ .

Při simulaci hodnot  $R_0$  vycházejících ze vzorce ( $R_0 = 390000$  pro *A. glutinosa* a  $R_0 = 223200$  pro *A. incana*) se více hodnoty blíží k výsledkům získaných z předchozích metod, avšak jak bylo zmíněno výše, je zde opět vidět slabý potenciál *Alnus glutinosa* šířit se rychle pouze na základě větrných podmínek.

Na závěr z modelu vypovídá, že *Alnus incana* je schopna dosahovat vysokých migračních rychlostí oproti *Alnus glutinosa*, která je zřejmě schopna efektivněji se šířit vodním prostředím.

#### 5.4 Význam říční sítě

Dle výsledků může hrát říční síť významnou roli šíření *Alnus glutinosa* (obr. 14). Na základě vizualizace výsledků z výše uvedených metod se zdá být významná hustota říční sítě i její směr toku. Dle výsledků metody č. 5 lze označit za nejrychlejší linie č. 5, která představuje migraci z Evropy na Britské ostrovy. Avšak je nutno zohlednit, že se jedná o výsledek získaný pouze ze dvou naměřených hodnot a výsledek může být ve skutečnosti značně nadhodnocený. Jelikož se jedná o hodnotu vycházející pouze ze dvou dat z celé časové škály, výsledek je značně nejistý. Pokud však hodnotu vzhledem k poloze migrační linie dáme do kontextu s říční sítí, lze v těchto místech přepokládat vysokou migrační rychlost. Důvodem mohou být dobré plovací vlastnosti semene olše, přizpůsobené k migraci vodním prostředím, a navíc může být rychlost podpořena kladným směrem místního povodí. Druhou nejrychlejší je linie č. 1, která směřuje z pravděpodobného refugia v Rusku do Evropy. Tato linie vede krajinou s hustou říční sítí po směru toku a mimo jiné se zde nachází velké množství jezer. Podobnou podporu má i třetí nejrychlejší, linie č. 0. Linie č. 3 a 8 jsou sice podpořeny kladným směrem toku, ale jedná o sušší části Evropy a to hlavně v oblasti linie č. 8. Linie č. 2 a 7 mají oproti ostatním liniím malou migrační rychlost. O této malé migrační rychlosti vypovídá protichůdný směr linií a toku řek v oblasti.

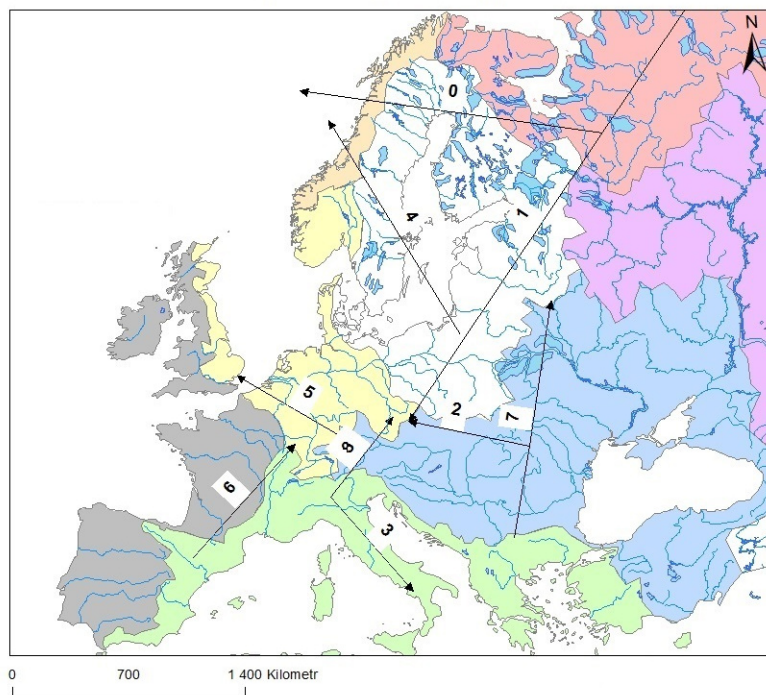


### Legenda

- vodní toky
- vodní plochy
- linie migrace
- 0 - linie Finsko
- 1 - linie Rusko
- 2 - linie Balkan/Evropa
- 3 - linie Apeniny
- 4 - linie Skandinávie
- 5 - linie Británie
- 6 - linie Pyreneje
- 7 - linie Balkan/Rusko
- 8 - linie Apeniny/Evropa

### Úmoří

- Severní moře
- Baltické moře
- Norské moře
- Severní ledový oceán
- Kaspické moře
- Černé moře
- Středozemní moře
- Atlantský oceán



Obrázek 14: Linie navržené na základě genetických analýz podložené vrstvou říční sítě a úmoří

## 6 Diskuze

Rekonstrukce pylových dat může poskytnout důležité informace o migračním potenciálu, ale je třeba s nimi zacházet opatrně a s jistým vzhledem do ekologie daného druhu. Je důležité znát všechny možné proměnné, které mohou narušit a značně nadhodnotit výsledky získané touto rekonstrukcí. Prvním problémem bývá stanovení prahové hodnoty pylového profilu. Douda a kol. (2014) při své rekonstrukci vychází z prahové hodnoty 2,5% (výskyt dřeviny do 50 m) i já jsem se pro tento práh rozhodla. Nemyslím, že by tato hodnota mohla výsledek nadhodnotit vzhledem k tomu, že se pohybují v měřítku gridu 500 m. Tuto problematiku lze obejít například použitím pouze makrofosilních záznamů jako například Feurdean a kol. (2013). I já jsem tento přístup aplikovala a v rámci mého postupu byla pozorována rychlost 520 m.rok<sup>-1</sup> (viz metoda č.1). Nicméně tuto rychlost považuji za silně nadhodnocenou, jelikož makrofosilní záznamy jsou pouze náhodnými nálezy, které v některých případech nemusí nutně znamenat výskyt druhu v místě nálezu a jako příklad lze použít zoochorii, kdy zvířata odnášejí plody stromů do svých úkrytů i několik kilometrů daleko a z tohoto důvodu se např. Reid (1899) či Skellam (1951) domnívají, že zvířata hrála významnou roli při dálkovém rozmístování. Respektive ani makrofosilie nemusí být přesným dokladem výskytu. V mém případě poskytly věrohodnější výsledky pylové záznamy, kdy pozorované rychlosti byly přibližně poloviční a to dle různých metod v rozpětí 145 – 257 m.rok<sup>-1</sup>.

Mimo správné nastavení či správněji vhodné prahové hodnoty při sledování postglaciálních populací je důležité také přihlídnout ke známým ekologickým vlastnostem zkoumaného druhu. Během rekonstrukce jsem si všimla rozšíření podrodu *Alnus* po celé Evropě a to i včetně jejich nejsevernějších částí a následného poklesu, který popisuje i Douda a kol. (2014), kdy důvodem může být ochlazení v tomto období. S přihlédnutím k tomuto faktu nebyla při interpolaci dat použita hranice současného rozšíření jako limitující faktor pro podrod *Alnus*, na rozdíl od podobné rekonstrukce dubu a tsugy, které zkoumali King a Herstrom (1997). Její rozšíření po celém kontinentu považuji za možné vzhledem k tomu, že jsou považovány olše za pionýrské dřeviny, které jsou schopny rychle kolonizovat nová místa. Výsledky modelu vlastně tento fakt potvrdili o *Alnus incana* a u *Alnus glutinosa* její pionýrské vlastnosti uvádí Vinther (1983). Proto rekonstrukce migrační rychlosti na základě měření posunu hranic refugií (viz Feurdean a kol., 2013),

tvořené ať už jižními či severními refugii, se současnou hranicí rozšíření nemusí pro podrod *Alnus* odpovídat jejímu skutečnému potenciálu, jelikož pylová data naznačují ústup hranic rozšíření cca v období 6000 př. n.l. Důvodem mohlo být snížení globální teploty, které vedlo k omezení rozšíření do jižnějších poloh, kdy u *Alnus glutinosa* patrně hrála významnou roli její citlivost na teplotu, kdy její semena neklíčí při teplotě pod 10°C (Gosling a kol., 2009) a kdy nezvládá průměrnou teplotu nižší jak 0°C po dobu jednoho půl roku (McVean, 1953). V případě *Alnus incana* mohla hrát roli její zhoršená schopnost pohlavně se rozmnožovat v chladných podmínkách (tuto otázku zkoumá např. Kullman, 1992). Lze vlastně konstatovat, že měření pouze k současné hranici rozšíření silně zkresluje a podceňuje migrační potenciál podrodu *Alnus*. Ale většinou při rekonstrukcích pylových dat a následného hodnocení migrační rychlosti spíše dochází k nadhodnocování migračního potenciálu podrodu *Alnus*. Lze uvést rekonstrukci dat Huntleyem a Birksem (1983), kteří odhadují rychlost migrace na 500 – 2000 m.rok<sup>-1</sup>. V rámci mé rekonstrukce jsem se přiblížila ke spodní hranici těchto dat a to metodou, kterou považuji za nejméně přesnou (viz metoda č. 1), která vychází pouze z náhodných nálezů makrofyt, jak už bylo zmíněno. V rámci jejich rekonstrukce zřejmě chybí některé údaje oproti dnešním znalostem, jelikož jejich rekonstrukce nezahrnuje výskyt populací *Alnus* v severovýchodní části Evropy, jak naznačují současnější studie (např. Douđa a kol, 2014).

Jiný pohled na migrační potenciál nabízejí simulační modely a díky nim lze výše zmíněné pozorované rychlosti porovnat s predikcemi vycházejícími z ekologických předpokladů pozorovaných dřevin. Nejprve je však nutné model vhodně parametrizovat a to zejména  $R_0$  a rychlost větru. V mém případě jsem se rozhodla použít tři přístupy, kdy jako nejvěrohodnější hodnotím přístup vycházející z životní tabulky. V případě pozorování vývoje populace na ortofotomapách je problém omezenosti prostředí a zkoumání vývoje v prostorově omezené populaci. Bohužel jsem neměla dostatečně dlouhou časovou řadu snímků, které by spíše mohly zachytit počáteční fázi růstu místní populace. Poskytnuté snímky spíše zachytily fázi, kdy se místní populaci blížila k nosné kapacitě prostředí, kdy dochází ke snížení rychlosti populačního růstu. Třetí přístup vychází ze vzorce (1.3) dle Nathana a kol. (2011) považuji za nadhodnocený, jelikož jsem zde nezahrnula semenné roky u olší, které jsou sice známy, ale doposud nebyly blíže kvantifikovány, např. Schurr (1925)

uvádí přibližně každý 3. rok. Nicméně olše plodí každým rokem, i když jsou některé roky plodnější, ale v rámci jednotlivých let osciluje i klíčivost semen jak např. poukazuje Vinther (1983). Z tohoto důvodu jsem se zdržela kvantifikace semenných let, které by dle vztahu k  $R_0$ , získaném z životní tabulky, mohly odpovídat 3 - 4 letem.

V porovnání s hodnotami rychlosti pozorované interpolací pylových dat lze usoudit, že migrační potenciál dosahující pozorovaných hodnot má pouze *A. incana*, kdy porovnávám, dle mého názoru, s nejpřesnější metodou rekonstrukce pylových dat, tj. metoda č. 5. Tato rychlost přibližně odpovídá rychlosti dle Feurdean a kol. (2013) z jižních refugií, kdy popisuje pohyb z jihu na sever, nicméně v mém případě počítám s různými směry šíření i dle směru odtoku říční sítě. *A. glutinosa* této rychlosti nedosahuje v rámci modelové predikce ani při silných větrných podmínkách, které jsou spíše vzácnou situací. Proto se v jejím případě přikláním k obecnému předpokladu, který uvádí McVean (1953) a Vinther (1983), že *A. glutinosa* se nešíří dobře větrem, což naznačuje Thompsonovo (2005) hodnocení padavosti a toto tvrzení prokázal i simulačního modelu. Model tedy nebyl schopen vysvětlit migrační potenciál *A. glutinosa*. Za předpokladu, že by pozorovaná migrační rychlost vypovídala o jejím migračním potenciálu, musela by ho vysvětlit pouze říční síť. V tomto případě je známé, že její semena dobře plavou (McVean, 1953) a jsou schopny ve vodním prostředí přeplavat velké vzdálenosti (Vinther, 1983). Modelování v rámci říční sítě může však také rychlost semene zpomalit. Celkově bývá modelace více závislá na vlastnostech říčního koryta než na vlastnostech semene (Cunnings, 2013). Otázkou může být, zda je skutečně *A. glutinosa* zdatným plavcem a dokáže se dobře šířit říční sítí, tak aby byla vysvětlena pozorovaná rychlost dle pylových dat.

## 7 Závěr

Na základě empirického vyhodnocení postglaciálních pylových dat podrodu *Alnus* a jejich následného porovnání se simulovanými výsledky dle mechanistického modelu nebyl prokázán silný migrační potenciál u *Alnus glutinosa*, avšak u *A. incana* lze tento potenciál vypočítat. Dle interpolace pylových profilů vyplývá silný migrační potenciál tohoto podrodu a to v rychlostech v řádech  $10^2$  m.rok<sup>-1</sup>, což odpovídá obecným předpokladům o migraci postglaciálních dřevin. Na základě simulačního modelu tyto rychlosti vysvětluje či spíše je schopna jich dosáhnout pouze *A. incana*, i přes nižší očekávanou míru reprodukce ( $R_0$ ). Nicméně *A. incana* má v rámci tohoto modelu silnou výhodu, jelikož se jedná o anemochorní druh, pro něhož je tento model primárně sestaven a jiné možné vektory šíření v rámci něj nelze zahrnout. Tudíž nelze jednoznačně říct, že by pozorovaný migrační potenciál neodpovídal i pro *A. glutinosa*, jenž je spíše dřevinou se semeny přizpůsobenými spíše k plování než létání. Z tohoto důvodu byla také posuzována říční síť vzhledem k migračním liniím. Dle vizuálního porovnání by mohla rychlou migraci říční síť v některých případech vysvětlit, jelikož se rychlé expanzní linie nachází právě v místech husté říční sítě či poměrně vlhčích částech Evropy, které v době oblevy mohly být vhodným místem pro tyto mokřadní dřeviny.

Tato práce nedovedla zcela zhodnotit migrační potenciál *A. glutinosa*, jelikož je tento potenciál vysvětlován pouze na základě anemochorie a hydrochorie byla pouze prozkoumána velmi povrchově. Z tohoto důvodu navrhuji se v případě *A. glutinosa* zabývat hydrochorními modely, které prozatím nejsou zcela zaběhnuté a používané, tak často jako anemochorní. Není však vyloučeno, že by tyto modely dokázaly vysvětlit migrační potenciál, jelikož je třeba více na toto modelování pohlížet z hlediska fyzikálních vlastností říční sítě než z hlediska samotných vlastností semen (viz Cunnings, 2013). Je možné, že by nakonec migrační rychlost říční sítě byla mnohem nižší než v případě šíření za pomoci větru.

## 8 Přehled literatury a použitých zdrojů

Barták, V., 2015: Matematické modely v prostorové ekologii. Disertační práce na Fakultě životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze na katedře aplikované geoinformatiky a územního plánování. Školitel prof. Ing. Jiří Zezulák, DrSc. 152 s.

Birks, H. J. B. & Willis K.J., 2008: Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology & Diversity* 1(2): 147-160.

Bullock, J. M. & Clarke, R. T., 2000: Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124(4): 506-521.

Claessens, H., Oosterbaan A., Savill, P. & Rondeux, 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.

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. & Wyckoff, P., 1998: Reid's paradox of Rapid Plant Migration. *Bioscience*, 48 (1): 13-24.

Clark J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J., 1999: Seed dispersal near and far patterns across temperate and tropical forests. *Ecological Society of America*, 80 (5): 1475-1494.

Clark, J.S., Lewis, M. & Horvath L., 2001a: Invasion by Extremes: Population Spread with Variation in Dispersal and Reproduction. *The American Naturalist*, 157 (5): 537-554.

Clark, J.S., Horváth, L., & Lewis, M., 2001: On the estimation of spread rate for a biological population. *Statistics & Probability Letters* 51: 225-234.

Clark, J.S., Lewis, M., McLachlan, J. & HilleRisLambersm J., 2003: Estimating population spread: What can we forecast and how well? *Ecology*, 84 (8): 1979-1988.

Cunnings, A., 2013: Modelling riparian recruitment dynamics: dispersal and germination of riparian tree seeds. A Thesis Submitted To The Faculty Of Graduate

Studies In Partial Fulfilment Of The Requirements For The Degree Of Master Of Science. Department Of Geography, Calgary, Alberta. 94 s.

ČHMÚ. SIVS – kód II. Vítr [online].n.d. [cit. 2016-03-20]. Dostupné z <[portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/om/sivs/vitr.html](http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/om/sivs/vitr.html)>.

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: 1-14.

ESRI, 2014: ArcGIS Desktop: Release 10.3.0.4322. Redlands, CA: Enviromental Systems Research Institute.

European Commission, 2007: Catchment Characterisation and Modelling version 2.1 (CCM2), online: <http://ccm.jrc.ec.europa.eu/php/index.php?action=view&id=24> , cit 3.11.2016.

Feurdean, A., Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, J.B., Lischkes, H. & Hickler, T., 2013: Tree Migration-Rates: Narrowing the Gap between Inferred Post-Glacial Rates and Projected Rates. PloS one 8/8: 1-7.

Gosling, P.G., McCartan, S.A. & 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: 1-10.

Govindarajan, S., Dietze, M.C., Agarwal, P.K & Clark, J.S., 2007: A scalable algorithm for dispersing population. J Intell Inf Syst 29: 29-61.

Havrdová, A., Douda, 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. Molecular Ecology 24: 4759-4777.

Hayashi, H. Shimatani, Y., Shigematsu, S., Nishihiro, J., Ikematsu, S., & Kawaguchi, Y., (2012): A study of seed dispersal by flood flow in an artificially restored floodplain. Landscape Ecol Eng 8:129–143.

Heuvel, B. D. V., 2011: *Alnus*. In: Kole, C. (ed.): Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Forest Trees. Springer, Berlín: 1-14.

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.

Chambers, F.M. & 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.

Kartografie Praha a. s.. Politická mapa světa – Shapefile [online]. Praha. 2015 [cit. 2016-05-02]. Dostupné z <<http://www.skolnialassveta.cz/ke-stazeni/#tab-GISdata>>.

Katul, G.G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M.B., Poggi, D., Horn, H.S. & Levin, S.A., 2005: Mechanistic analytical models for long-distance seed dispersal by wind. *The American Naturalist* 166(3): 368-381.

Krajba, D. & Gračan, J., 2003: EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for black alder (*Alnus glutinosa*). International Plant Genetic Resources Institute.

King G.A. & Herstrom, A.A. (1997): Holocene tree migration rates objectively determined from fossil pollen data. In: Huntley, B., Crarnner, W., Morgan, A.V., Pentice, H.C. et Allen J.R.M. (eds.): Past and future rapid environmental changes: The spatial and evolutionary responses of terrestrial biota. Springer-Verlag, Berlin: 91-101.

King, R.A. & Ferris, C., 1998: Chloroplast DNA Phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7: 1151-1161.

Kot, M., & Schaffer, W. M., 1986: Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences* 80(1): 109-136.

Kot, M., Lewis, M. A. & van den Driessche, P., 1996: Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77(7): 2027-2042.

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



- Kuparinen, A., 2006: Mechanistic models for wind dispersal. *Trends in plant science* 11(6): 296-301.
- Lisitsyna, O. V., Giesecke, T. & Hicks, S., 2011: Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166: 311–324.
- Mandák, B., Vít, P., Krak, K., Trávníček, P. Havrdová, A., Hadincová, V., Zákavský, P., Jarolímová, V., Bacles, C.F.E. & Doua J., 2016: Flow cytometry, microsatellites and niche models reveal the origins and geographical structure of *Alnus glutinosa* populations in Europe. *Annals of Botany* 117: 107-120.
- Mandák, B., Havrdová, A., Krak, K., Hadincová, V., Vít, P., Zákavský, P. & Doua J., 2016: Recent similarity in distribution ranges does not mean a simile postglacial history: a phylogeographical study of the boreal tree species *Alnus incana* based on microsatellite and chloroplast DNA variation. *New Phytologist* 210: 1395-1407.
- McCallum, H., 2000: *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- McLachlan, J.S. & 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. & Manos, P.S., 2005: Molecular indicators of free migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86 (8): 2088-2098.
- McVean, D.N., 1953: *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn. *The Journal of Ecology*, 41 (2): 447-466.
- McVean, D.N., 1956: Ecology of *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn: III. Seedling Establishment. *Journal of Ecology*, 44 (1): 195-218.
- Mendéz, V., Campos, D. & Bartumeus, F., 2014: *Stochastic Foundations in Movement Ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. ISBN: 978-3-642-39009-8
- Nathan, R., Safriel, U.N. & Noy-Meir, I. (2001): Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* 82: 374-388.

Nathan, R. & Muller-Landau, H.C., 2000: Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE*, 15 (7): 278-285.

Nathan, R. Horn, H.S., Chave, J. & Levin, S., 2002: Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*: 69-82.

Nathan, R., Katul, G.G., Bohrer, G., Kuparinen, A., Soons, M.B., Thompson, S.E., Trakhtenbrot, A. & Horn, H.S., 2011a: *Mechanistic model of seed dispersal by wind*. Springer: 1-20.

Nathan, R., Horvitz, N., He, Y. Kuparinen, A., Schurr, F.M. & Katul, G.G., 2011b: Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*, 14: 211-219.

Okubo, A., & Levin, S.A., 1989: A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70(2): 329-338.

Petit, R. J., & al., 2003: Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300(5625): 1563-1565.

R Core Team, 2016: *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Reid, C., 1899: *The origin of the British flora*. Dulau & Company.

Renshaw, E. 1991: *Modelling biological Populations in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Renshaw, E., 2011: *Stochastic Population Process: Analysis, Approximations, Simulations*. Oxford University Press Inc., New York.

Schalin, I., 1967: Germination Analysis of *Alnus incana* (L.) Moench and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Seeds. Oikos*, 18 (2): 253-260.

Skarpaas, O., Stabbetorp, O.E., Ronning, I. & Svenningsen, T.O., 2004: How far can a hawk's beard fly? Measuring and modelling the dispersal of *Crepis praemorsa*. *Journal of Ecology* 92(5): 747-757.

Skellam, J.G., 1951: Random Dispersal in Theoretical Populations. *Biometrika* 38 (1/2): 196-218.

Sokolíková, H., 2014: Šíření semen *Alnus glutinosa* a *A. incana*: závěry pro jejich postglaciální migraci. Bakalářská práce na Fakultě životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze na katedře ekologie. Vedoucí práce Ing. Jan Douša, Ph.D. 38 s.

Stewart, J. R., & Lister, A.M.. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 608-613.

Suszka, B. Muller, C. & Bonnet-Masimbert, M., 1996: Seeds of forest broadleaves: from harvest to sowing. INRA editions, Paris: 294.

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.

Tapper, P.G., 1993: The Replacement of *Alnus glutinosa* by *Fraxinus excelsior* during Succession Related to Regenerative Differences. *Ecography*, 16 (3): 212-218.

Thompson, K., 2005: Terminal Velocity. In: Knevel, I.C., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Stadler, M. et Thompson, K. (eds.): The LEDA traitbase. Collecting and measuring standard of life-history traits of the Northern European flora. University of Groningen, Groningen: 123-124.

Tzakedis P.C., Emerson, B.C. & Hewitt, G.M., 2013: Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trend in Ecology et Evolution* 28 (12): 696-704.

Vinther, E., 1983: Afkastning af fro hos rod el (*Alnus glutinosa*) – et pionertræ (Seedfall from *Alnus glutinosa* – a pioneer tree). *Dansk Dendrologisk Arsskrift* . 5, 163 – 173.

Willis K.J., Rudner E., & Sumegi P., 2000: The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe. *Quaternary Research*, 53,203–213.

Wunder, J., Brzeziecki, B., Zybura, H., Reineking, B., Bigler, Ch. & Bugmann, H., 2008: Growthmortality relationships as indicators of life-history strategies: a comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos*, 117: 815-828.

## Přílohy

### Příloha č. 1: Skript anemochorního simulačního modelu sepsaný vedoucím práce Ing. Vojtěchem Bartákem, Ph.D.

```
generateAngle <- function()
{
    return(runif(1,max=2*pi))
}

generateDistance <- function(mu, lambda)
{
    y <- rnorm(1)^2
    x <- mu + y*mu^2/(2*lambda) - mu*sqrt(4*mu*lambda*y +
mu^2*y^2)/(2*lambda)
    if (runif(1) > mu/(mu + x))
    {
        x <- mu^2/x
    }
    return(x)
}

locateSeed <- function(mu, lambda)
{
    alpha <- generateAngle()
    rho <- generateDistance(mu, lambda)
    return(c(rho, alpha))
}

project <- function(p, angles)
{
```

```

        return(p[1]*cos(abs(angles-p[2])))
    }
    extremes <- function(mu, lambda, R, angles)
    {
        extremes <- rep(0, length(angles))
        for (i in 1:R)
        {
            p <- locateSeed(mu, lambda)
            prjs <- project(p, angles)
            extremes <- pmax(extremes, prjs)
        }
        return(extremes)
    }
    speeds <- function(h=30, pr=0.7, sgm=0, u=0, vt=2.04, R=98190, t=31,
    angles=c(0), n=100)
    {
        mu <- h*pr*u/vt
        lambda <- u*((h*pr)**2)/(2*0.4*h*sgm)
        speeds <- rep(0, length(angles))
        for (i in 1:n)
        {
            speeds <- speeds + extremes(mu, lambda, R, angles)
        }
        return(speeds/(t*n))
    }

```

## Příloha č. 2: Migrační rychlosti dle simulačního modelu

$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
<b>0,1</b>	0,30	0,77	1,04	1,39	1,95	2,05	2,46	2,67	3,37	3,83	3,91	4,02	4,85
<b>0,2</b>	0,35	0,72	1,09	1,58	1,75	2,40	2,90	2,48	3,48	3,63	4,24	4,22	4,48
<b>0,4</b>	0,30	0,70	1,05	1,52	1,98	2,24	2,68	2,22	3,27	3,08	3,75	4,49	4,02
<b>0,6</b>	0,28	0,73	0,99	1,16	2,01	2,23	2,32	2,34	3,55	3,84	3,79	4,23	4,36
<b>0,8</b>	0,45	0,74	1,40	1,69	1,73	2,54	2,34	2,52	3,11	3,23	3,73	3,50	4,54
<b>1</b>	0,35	0,61	1,09	1,20	1,88	2,07	2,38	2,71	3,35	3,19	3,88	4,22	4,79
<b>1,2</b>	0,40	0,77	1,27	1,61	1,88	1,97	2,92	2,88	3,84	3,57	3,77	5,15	4,36
<b>1,4</b>	0,26	0,69	1,28	1,34	1,58	2,35	2,76	3,13	3,58	3,85	4,20	4,10	5,16
<b>1,6</b>	0,36	0,65	1,20	1,72	1,71	2,50	2,05	3,08	3,46	3,16	4,80	4,12	5,80
<b>1,8</b>	0,45	0,60	1,11	1,71	2,54	1,83	2,53	2,48	2,93	3,42	3,62	4,79	4,53
<b>2</b>	0,38	0,83	1,28	1,31	1,93	1,86	2,81	3,42	3,13	3,76	4,89	4,46	4,79
<b>2,2</b>	0,38	0,53	0,93	1,46	1,79	2,29	2,30	3,01	3,27	3,93	3,68	5,00	6,02
<b>2,4</b>	0,43	0,77	1,19	1,99	1,82	2,04	2,20	3,12	3,73	3,56	4,66	3,80	5,35
<b>2,6</b>	0,37	0,63	1,10	1,14	2,01	2,74	3,08	2,48	3,22	3,17	3,92	4,52	4,94
<b>2,8</b>	0,46	0,78	1,24	1,19	1,65	2,57	4,22	3,71	2,67	3,58	3,62	5,03	4,48
<b>3</b>	0,38	0,88	0,87	1,64	2,22	2,11	2,70	2,61	2,82	2,80	4,77	4,11	4,84
<b>3,2</b>	0,34	0,79	0,76	1,25	1,79	2,96	3,50	3,63	3,87	3,29	4,91	5,56	6,14

Příloha č.2: Tabulka 1: Výsledky pro simulaci *A. glutinosa*  $R_0=2$

$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
<b>0,1</b>	0,33	0,84	1,13	1,54	2,13	2,22	2,71	2,93	3,64	4,24	4,27	4,21	5,25
<b>0,2</b>	0,39	0,80	1,20	1,77	1,97	2,63	3,24	2,67	3,93	3,90	4,70	4,63	4,91
<b>0,4</b>	0,33	0,76	1,14	1,74	2,27	2,43	2,91	2,48	3,81	3,35	4,15	4,55	4,51
<b>0,6</b>	0,30	0,75	1,06	1,30	2,38	2,59	2,48	2,59	3,44	4,46	4,23	4,73	4,84
<b>0,8</b>	0,50	0,78	1,59	1,73	1,83	2,64	2,50	2,96	3,34	3,40	4,16	3,80	5,03
<b>1</b>	0,38	0,68	1,30	1,35	2,21	2,32	2,66	3,01	3,78	3,53	4,54	4,67	5,10
<b>1,2</b>	0,44	0,78	1,47	1,88	1,71	2,22	3,14	3,00	4,37	4,10	4,24	5,73	5,22
<b>1,4</b>	0,28	0,75	1,55	1,41	1,81	2,33	2,76	3,46	3,82	4,27	4,90	4,18	6,14
<b>1,6</b>	0,34	0,71	1,27	1,91	1,89	3,08	2,28	3,72	3,88	3,45	5,98	4,32	5,93
<b>1,8</b>	0,54	0,61	1,33	1,79	3,19	1,84	2,93	2,77	3,20	3,37	4,20	5,63	5,03
<b>2</b>	0,44	0,95	1,42	1,46	1,94	2,09	3,04	4,09	3,45	4,52	5,13	5,69	4,90
<b>2,2</b>	0,45	0,60	1,00	1,63	1,95	2,20	2,51	3,05	3,50	4,51	3,38	5,59	6,86
<b>2,4</b>	0,42	0,95	1,30	2,47	1,94	2,48	2,65	3,40	3,75	4,31	4,57	4,27	5,62
<b>2,6</b>	0,37	0,73	1,37	0,97	2,15	2,90	3,44	2,37	3,74	3,66	4,34	5,03	6,01
<b>2,8</b>	0,55	0,92	1,11	1,38	1,79	3,09	5,25	4,80	2,68	4,24	3,99	5,73	4,91
<b>3</b>	0,40	1,13	1,01	1,73	2,50	1,80	3,04	2,40	3,31	3,00	5,31	3,73	5,87
<b>3,2</b>	0,37	0,96	0,75	1,33	1,84	3,34	3,78	3,93	5,02	3,88	5,33	6,17	7,25

Příloha č.2: Tabulka 2: Výsledky pro simulaci *A. incana*  $R_0=2$

$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
<b>0,1</b>	1,6	3,1	4,6	6,1	7,8	9,3	10,9	12,4	13,9	15,5	16,8	18,4	20,2
<b>0,2</b>	2,1	4,2	6,4	8,5	10,5	12,8	14,9	16,8	18,8	21,3	23,4	25,2	27,7
<b>0,4</b>	3,1	6,3	9,3	12,6	15,5	18,8	21,8	24,8	28,2	31,7	35,3	37,3	41,0
<b>0,6</b>	4,0	8,0	11,9	16,4	20,7	24,3	29,1	31,9	37,7	40,0	44,9	47,5	51,3
<b>0,8</b>	4,9	9,8	14,7	19,7	24,5	29,7	34,3	39,4	43,8	48,9	55,3	59,6	63,3
<b>1</b>	5,8	11,4	17,5	22,8	28,8	34,6	40,0	45,4	51,2	58,1	64,0	68,0	76,2
<b>1,2</b>	6,5	12,7	19,8	26,1	33,3	38,9	46,7	52,6	60,8	68,3	74,2	79,5	85,4
<b>1,4</b>	7,6	15,3	22,4	30,2	37,9	44,2	52,1	58,6	66,5	75,0	82,2	89,0	97,0
<b>1,6</b>	8,3	16,6	25,0	32,6	42,3	47,9	57,9	65,7	72,9	83,3	92,3	97,7	107,4
<b>1,8</b>	9,0	18,1	26,1	36,4	45,2	52,4	62,6	72,2	80,2	90,0	96,6	103,6	117,8
<b>2</b>	9,8	19,9	29,8	39,2	50,1	58,7	68,6	79,1	89,1	97,2	105,9	117,7	127,9
<b>2,2</b>	10,3	21,2	31,9	41,8	53,0	63,1	72,7	83,9	97,3	104,8	112,6	128,1	137,0
<b>2,4</b>	11,2	22,8	34,1	45,5	55,9	66,0	77,5	91,8	101,4	112,7	120,9	135,7	147,8
<b>2,6</b>	12,2	24,2	36,9	49,1	58,9	72,9	84,8	95,6	108,8	119,8	128,2	141,4	156,5
<b>2,8</b>	12,7	25,0	37,9	50,5	65,1	75,7	87,7	100,0	119,0	126,8	140,6	151,2	166,0
<b>3</b>	13,7	27,0	40,7	54,5	65,6	82,1	96,5	104,6	119,8	129,7	148,7	157,5	171,4
<b>3,2</b>	14,5	27,1	42,5	56,7	72,0	82,1	97,8	114,1	126,7	140,9	159,4	175,5	<b>182,2</b>

Příloha č.2: Tabulka 3: Výsledky pro simulaci *A. glutinosa*  $R_0=98190$

$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
<b>0,1</b>	4	7	11	15	18	22	26	29	34	37	41	45	49
<b>0,2</b>	5	11	16	21	26	32	38	43	49	54	58	64	69
<b>0,4</b>	8	16	24	33	41	49	56	67	73	82	90	100	107
<b>0,6</b>	11	21	33	44	55	65	77	85	99	110	122	133	143
<b>0,8</b>	14	27	41	53	68	81	95	111	125	134	149	167	175
<b>1</b>	16	32	47	63	79	91	112	126	142	158	183	191	204
<b>1,2</b>	18	37	55	70	93	111	131	148	164	184	199	220	243
<b>1,4</b>	21	41	60	82	103	124	141	163	186	212	226	245	272
<b>1,6</b>	23	45	68	90	116	136	160	184	205	243	250	272	307
<b>1,8</b>	26	52	78	101	125	152	179	206	229	250	284	306	326
<b>2</b>	27	55	82	107	136	165	188	219	247	276	303	337	363
<b>2,2</b>	29	58	87	119	146	178	210	230	271	292	338	350	387
<b>2,4</b>	31	64	96	124	152	196	222	257	280	309	347	382	413
<b>2,6</b>	33	68	101	130	169	204	236	265	313	339	369	417	441
<b>2,8</b>	37	69	112	145	181	213	252	291	321	363	380	424	463
<b>3</b>	37	77	114	151	190	233	267	295	347	380	425	441	496
<b>3,2</b>	39	80	122	162	199	239	277	316	358	385	443	495	511

Příloha č.2: Tabulka 4: Výsledky pro simulaci *A. incana*  $R_0=72960$



$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
0,1	2	3	5	7	8	10	12	13	15	17	18	20	21
0,2	2	5	7	9	12	14	16	18	21	23	25	28	30
0,4	3	7	11	14	17	21	24	28	31	35	38	41	45
0,6	5	9	14	18	22	28	32	36	41	46	50	55	60
0,8	5	11	17	22	28	33	39	45	51	57	61	68	71
1	7	14	20	26	33	40	46	53	60	68	73	79	87
1,2	8	15	23	30	38	45	55	60	69	76	84	90	100
1,4	8	17	26	34	43	51	60	69	79	85	95	105	111
1,6	9	19	28	38	48	57	67	77	88	95	104	114	124
1,8	10	21	31	42	52	61	74	83	96	105	112	127	134
2	11	23	34	45	56	68	79	90	105	113	126	136	146
2,2	12	24	37	50	61	74	87	97	111	123	134	146	163
2,4	13	27	40	52	65	79	94	105	118	133	145	158	171
2,6	14	28	42	55	70	85	98	112	129	140	155	173	186
2,8	15	30	45	60	74	89	106	119	139	151	166	179	196
3	16	32	46	63	80	94	113	127	142	160	167	194	203
3,2	17	33	50	66	81	101	116	134	155	164	183	200	218

Příloha č.2: Tabulka 5: Výsledky pro simulaci *A. glutinosa*  $R_0=390000$

$\sigma \backslash u$	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
0,1	2	4	7	9	11	13	15	17	20	22	24	26	28
0,2	3	6	10	13	16	19	23	26	29	32	36	38	42
0,4	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	66
0,6	7	13	21	27	33	41	48	56	62	68	75	82	85
0,8	8	17	25	33	42	49	58	67	75	80	92	100	108
1	10	20	30	39	50	61	69	78	90	99	110	118	129
1,2	12	23	34	46	58	68	80	94	102	112	129	137	150
1,4	13	26	39	51	66	77	90	103	114	133	143	159	169
1,6	14	29	44	57	72	85	101	117	130	145	160	175	194
1,8	16	32	48	64	81	97	111	127	145	160	179	187	206
2	17	35	52	69	85	105	120	137	157	171	195	211	224
2,2	18	37	56	74	95	113	132	148	169	191	209	226	252
2,4	20	40	60	79	102	122	145	160	185	202	223	240	258
2,6	22	43	64	86	110	130	148	179	190	215	233	264	274
2,8	23	45	68	92	113	137	162	186	207	225	251	273	293
3	24	49	72	97	121	145	171	194	219	249	266	276	307
3,2	26	51	76	101	128	153	175	202	230	257	283	312	340

Příloha č.2: Tabulka 6: Výsledky pro simulaci *A. incana*  $R_0=223200$