

Vegetační změny v prostoru a čase

Prostor a čas jsou hlavními veličinami určujícími svět kolem nás. Pro krajinu spočívá jejich důležitost zejména v jejím dlouhodobém utváření odehrávajícím se ve velkém prostoru. Všelijaké pozůstatky tohoto procesu jsou stále viditelné. Ekologové si dnes plně uvědomují důležitost zapojení různých prostorových a časových škál pro vysvětlení specifických jevů a procesů v krajině a ekosystémech napříč vědními subdisciplínami. Kupodivu široké využití tohoto přístupu není v ekologii zas až tak starou záležitostí. Mnohé ekologické subdisciplíny fungující na různých škálách, např. populační biologie a ekosystémová ekologie, spolu donedávna příliš nekomunikovaly, ačkoli je jejich propojení nezbytné pro pochopení palčivých globálních problémů, jako jsou změna klimatu a ztráta biodiverzity, které mají svůj původ a důsledky na malých škálách.

Koncept prostoročasové hierarchie ekologických jevů

V r. 1983 vyšel v prvním ročníku dnes velmi prestižního mezioborového časopisu *Quaternary Science Reviews* zaměřeného na dlouhé časové škály dosud velmi vlivný článek. Hazel a Paul Delcourtovi a Thompson Webb III v něm rozebírají nový koncept hierarchického modelu, v němž různé procesy ovlivňují vegetaci a její strukturu (tedy i krajinu) na různých prostoročasových škálách. Poprvé jasně definují důležitost škál a stavějí na třech hlavních principech: prostředí se mění v prostoru a čase, mění se prostředí je hnací silou biologických odpovědí, biologické odpovědi se promítají do pozorované vegetační struktury. Jmenované principy jsou důležité jak pro moderní ekologii, tak pro paleoekologii studující nedávnou i vzdálenější minulost.

Pro názornost vytvořili autoři schéma, kde operují se třemi základními prostoročasovými doménami: mikro-, makro- a megaskálou (obr. 1). Každou z nich ovlivňují

různé environmentální faktory určující výslednou strukturu vegetace a krajiny a úroveň jejich uspořádání. Samotná vegetace je utvářena velmi složitou mozaikou životních forem a populací rostlinných druhů rozprostřených v prostoru a utvářejících hlavní složku krajiny. Na vegetaci tak můžeme nahlížet v různých prostorových měřítkách. V mikroměřítkách se zabýváme jednotlivci rostlin a jejich populacemi, v makroměřítkách popisujeme rostlinná společenstva a formace. To vše tvoří kameny mozaiky, která určuje regionální, kontinentální až globální význam pro porozumění celým biotům či klimatickému systému. Hierarchie panuje i na časové škále. V rámci sezony nebo let můžeme pozorovat změny v přírůstcích biomasy, které lze pak na delší škále propojit např. s dendroekologií (letokruhovou analýzou). Vlivem různých kompetičních interakcí dochází ke změnám ve struktuře populací druhů, vyloučení některých druhů pak vede ke změnám struktury a složení společenstva a změnám diverzity. Celkově

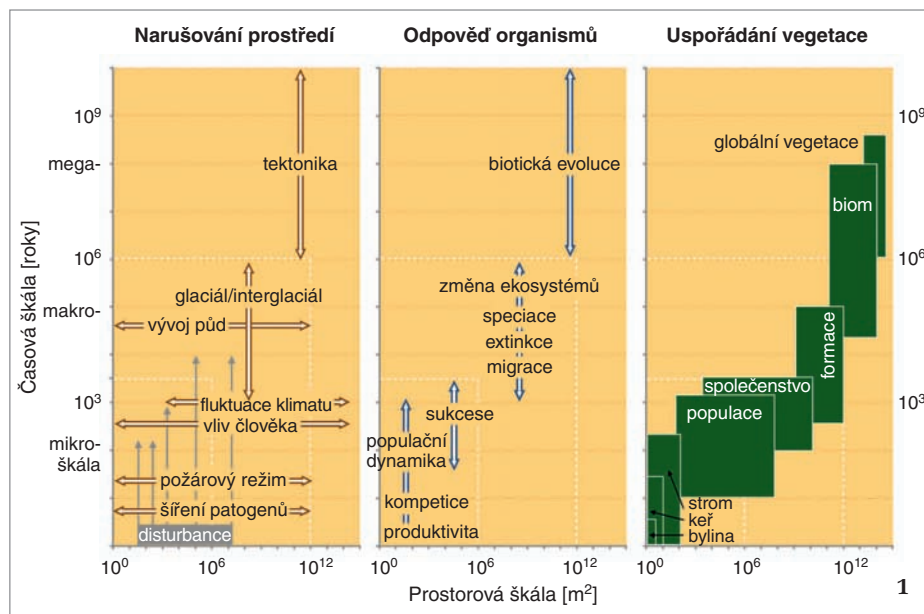
tyto procesy můžeme označovat jako sukcese. Zde pak musíme pokrýt časovou osu zahrnující uchycení, růst a mortalitu jednotlivých druhů. U vytrvalých a dlouhověkých druhů to obvykle vyžaduje dobu delší, než je čas dostupný samotnému pozorovateli. Na řadu tak přicházejí metody jako opakované vegetační snímky a různé paleoekologické přístupy.

V tomto článku podrobněji rozebereme jednotlivé vztahy mezi procesy a škálami a možnosti, jak je studovat. Člověku je bližší zkoumat škály jemu přirozenější, ať už z hlediska času (hodiny, dny, týdny, roky), nebo prostoru (jedinec, stanoviště, společenstvo, ekosystém). Zaměříme se proto převážně na ty škály, které mnohdy leží za hranicí našeho běžného pozorování, jsou však stejně důležité pro vysvětlení výsledné struktury vegetace, krajiny i ekosystémů nebo chcete-li jejich patnosti. Měli bychom si přitom ale uvědomit princip, že v podstatě neexistuje jen jedna správná škála, na jejímž základě lze přírodu pozorovat. To neznamená, že všechny úrovně a škály mají stejný význam nebo že neexistují žádná pravidla škálování (např. Whittaker 1975, Lewin 1992).

Disturbance v krajině v konceptu různých škál

Požáry v krajině poskytují názorný příklad fungování ekologického procesu, narušení (disturbance), na němž si můžeme ukázat propojení různých škál (viz také článek na str. 222 tohoto čísla). Oheň vzniká např. činností blesku, což je primární jev postihující jedince (konkrétní strom). Pokud se požár nerozšíří, vznikne malá světlna, jež podpoří zrychlený růst menších jedinců, kteří postupně světlnu zaplní. V opačném případě se oheň šíří dál a vegetaci postihuje na větší prostorové škále. V konečném důsledku může mít různý rozsah, intenzitu (teplotu) nebo severitu (ztrátu biomasy a její dopad), což záleží na tom, jestli jde např. o koronový požár lesa, nebo pouze pozemní (postihující kořeny a hrabanku). Také struktura vyhořelé vegetace se může značně lišit v závislosti na lokálních vlhkostních podmínkách nebo typech vegetace.

Pokud studujeme dané stanoviště v souvislosti s požárem, lze sledovat, jak často se požár vrací. Na základě dlouhé řady pozorování tak zjišťujeme frekvenci požárů. Ta se liší opět v závislosti na mnoha podmínkách prostředí a vegetačním pokryvu. Některé druhy jsou na častých požárech závislé, např. je potřebují pro klíčení semen – vřes (*Calluna*), různé druhy borovice (*Pinus*) nebo blahovičnick (*Eucalyptus*) a banksie (*Banksia*) v Austrálii. Jiné druhy nejsou k požárům tolerantní a jejich regenerace pak probíhá mnohem delší dobu. V ekosystémech s relativně



1 Diagram prostoročasové hierarchie, kde jsou narušování prostředí, odpovědi organismů a uspořádání vegetace vyobrazeny v kontextu domén prostoru a času. Každý proces nebo struktura ukazuje intervaly, na kterých by měly být pozorovány. U vegetačních kategorií čas zobrazuje interval potřebný k zachycení jejich dynamiky. Upraveno podle: H. Delcourt a kol. (1983)

častými požáry, např. v jehličnatých leších, pozorujeme mozaikovitou vegetaci s časně a středně sukcesními stadii. Požáry se zde mohou opakovat třeba jednou za 60 let. Druhy tolerující oheň osídlují spáleniště velmi rychle a jsou schopny také rychle dosáhnout dospělosti.

Celkově při studiu různých ekosystémů hovoříme o požárových režimech. Již tedy nejde o jednotlivé, prostorově a časově oddělené události, ale pozorujeme, jak jejich kombinace určuje režim, ve kterém celý ekosystém nebo krajina fungují. Na velkých škálách je hlavním činitelem požárové dynamiky klima. Nejde tedy již odděleně o účinky jednotlivých blesků, ale o jejich frekvenci, která je výsledkem makroklimatu, a to z velké části určuje vegetační typ a strukturu na velké škále. Pro požárovou dynamiku jsou pak stejně důležité zpětnovazební mechanismy, kde samotná vegetace a množství biomasy určuje intenzitu požáru.

Studium změn ekosystémů na větších škálách

Podle některých konceptů dochází k vegetačním i krajinným změnám neustále. Na velkých časových škálách tedy nevzniká žádný zakonzervovaný (stabilní) stav, který bychom mohli označit za konečný (klimaxový), ale ekosystémy se stále mění. Z pohledu ekologie bychom se tedy měli těmito změnami zabývat a pokusit se vysvětlit jejich pozadí, protože to nám může značně pomoci v předvídání změn budoucích, např. vlivem tolik diskutovaných očekávaných následků změn klimatu.

Začneme-li u studia vegetace, jak ji nahlížíme z dnešního pohledu, máme omezené možnosti. Rostliny sledují velmi komplikované cykly, v podstatě založené na roční cykličnosti, která ale v dlouhodobějším opakování zpravidla vede k pozorovatelným trendům. Tyto trendy jsou však mnohdy stěží detekovatelné na kratších časových škálách. Ekologové si proto vytvořili metody, jak takového pozorování docílit (více v Živě 2020, 3: 123–127). Spočívají v pravidelném monitorování přesně vymezených trvalých ploch, v lokalizovaném nebo nelokalizovaném opakovaném vegetačním snímkování. Nepřesnosti nabývají různých hodnot podle toho, jakou metodu používáme. Větším problémem je ale skutečný časový rozsah pozorování, který sice může být až 200 let (s ohledem k nejstarším pořízeným lokalizovaným vegetačním studiím), reálně ale mnohem méně, s při-



hlédnutím k obrovským změnám metodologických přístupů během dvou století a k množství takto uskutečněných studií. Pro alpské trávníky nebo jiné nelesní ekosystémy může být 100 let přesto již dlouhá doba na popsání zásadních změn vegetace. Co ale s ekosystémy, kterým dominují daleko déle žijící organismy, jako jsou lesy, jsme-li v našem pozorování výrazně časově limitováni?

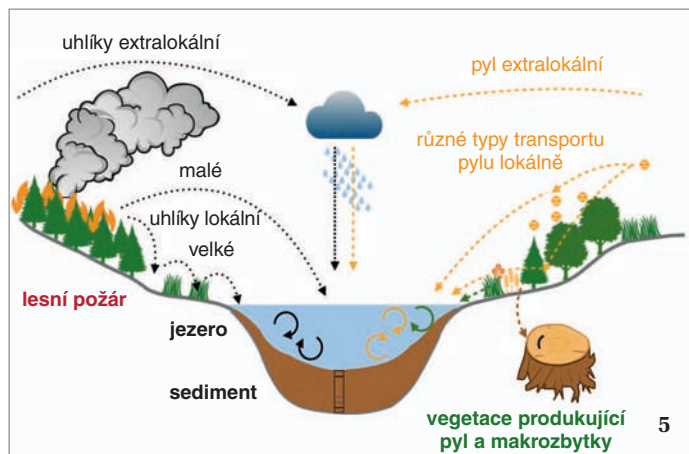
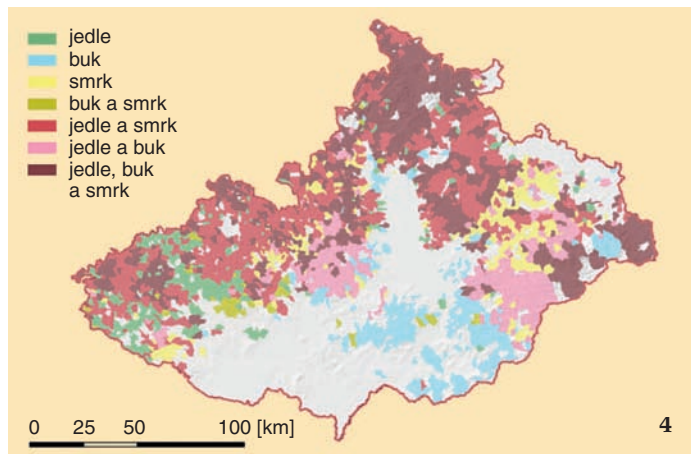
Historická data

Protože člověk byl po staletí součástí lesa, a tedy i lesem determinované krajiny, zanechal po sobě cenné informace, které mohou pomoci zjistit něco o změnách nad rámec přesných opakovaných snímků. V různých zdrojích (urbářích, soudobých popisech a odhadech) se zachovaly údaje zejména o ochraně dřeva jako důležité suroviny, které zároveň obsahují i klíčové poznatky o tehdejší biodiverzitě. Z těchto zdrojů se sice nedají vytěžit tak podrobná

data jako z exaktnějších opakovaných vegetačních snímků, poskytnou nám ale údaje o existenci/absenci lesů ve středověku či později o skladbě a managementu lesů. Na konci 18. století pak už máme celkem přesné informace o složení lesa a obmýti (věku předpokládané těžby), to vše navíc před příchodem moderního lesnictví, ale také o výskytu různých přirozených disturbancí. Pokud vytvoříme rozsáhlé databáze těchto historických záznamů a zpracujeme je např. v prostředí GIS (geografických informačních systémů), poskytnou nám ucelený přehled stavu lesů pro určité období a velkou krajinnou škálu (obr. 4). Na těchto základech můžeme dále stavět při srovnávání s ostatními podklady, ať jde o pozdější podrobná mapování, vegetační studie, nebo data o krajině pocházející z nepřímých odvozených dat, tzv. proxy (viz dále v textu).

Letokruhy

Stromy patří mezi dlouhověké organismy a v přirozených porostech běžně dosahují stáří několik set let. Roční cykličnost i různé trendy u nich můžeme pozorovat v letokruzích. Měřením tloušťky ročních přírůstků tak získáváme proxy data pro stáří, klima a také pro různé disturbance, např. polomy nebo požáry. Proxy data jsou taková, která poskytují údaje o dané proměnné, sama ale tuto proměnnou neměří (např. letokruhy o teplotě, teplotu jako takovou ale neudávají). Pro celkovou analýzu stanoviště nebo ekosystému používáme kombinace letokruhové analýzy u mnoha jedinců stejné populace najednou. U nich předpokládáme, že reagují podobně na regionální hnací síly, zejména klima, zároveň však dochází k odlišnostem v reakcích stromů, pokud dojde např. k lokálním narušením lesního porostu. Díky ročním přírůstkům lze tyto anomálie i přesně datovat. Již zavedenou metodou je sledování uvolnění růstu existujících jedinců a rychlé objevení se nových jedinců, vlivem nějaké náhlé události. Z těchto hodnot lze odhalit vznik světlin, a tedy nepřímě interpretovat disturbance. V sériích letokruhů se také nacházejí požárové jizvy, vznikající při ohoření stromu. Strom sice událost přežije, ale ta způsobí viditelnou jizvu, kterou je opět díky letokruhům možné přesně datovat. Proxy data tedy vypovídají o stanovištní dynamice různých narušení vegetačního pokryvu, můžeme z nich dovozovat vznik mozaikovitosti. Pokud se vrátíme k textu výše, tyto informace jsou také článkem pro složení mozaiky o disturbančním režimu v krajině (frekvencích, severitách atd.).





2 a 3 Disturbance na různých škálách na příkladu kůrovcové kalamity v šumavském horském lese. Kůrovcová kalamita po gradaci kůrovce na velké prostorové škále (obr. 2) a jedinec smrku postižený dřevokazným hmyzem v jinak ne zcela zasaženém porostu smrkového lesa (3). Výzkumy ukazují, že kůrvec je dlouhodobě v ekosystému přítomen, čas od času takovou kalamitu může způsobit a určuje tím disturbanční režim. Les je na vše adaptován a na místě uschlých stromů už rostou mladí jedinci.

4 Příklad prostorového zpracování historických dat z Josefského katastru po analýze v prostředí GIS (geografických informačních systémů). Mapa ukazuje oblast historické Moravy kolem r. 1790 a zpracovává zastoupení smrku, jedle a buku v katastrech obcí. Přestože data nejsou k dispozici pro každé katastrální území a mezi dominantními dřevinami chybějí borovice a dub, je patrné, že ve vyšších nadmořských výškách převládají jehličnany. Zdroj: databáze LONGWOOD (www.longwood.cz)

5 Schematické znázornění prostorových škál, které pokrývají jednotlivá fosilní data. Zdroje proxy dat (blíže v textu) pocházejí v tomto případě z jezerních sedimentů nebo z letokruhů stromů. Každé z proxy dat má přitom jinou prostorovou i informační vypovídací hodnotu. Možnosti prostorového šíření jsou vyznačeny barvami pro makrozbytky (zelená), pylová zrna (žlutá) a uhlíky (černá). Letokruhy stromů jsou lokální, ovšem mohou vypovídat i o regionálním klimatu (na obr. je i příklad zachycené požárové jizvy).

6 až 9 Příklad, jak by mohla probíhat dlouhodobá postglaciální sukcese našich lešů, trvající až 10 tisíc let. Za tu dobu se měnilo klima, půdy, probíhaly migrace druhů a vlivem kompetice se střídaly dominantní druhy v porostu. Časné postglaciální otevřené lesy s dominantní břízou a borovicí (obr. 6); listnaté opadavé lesy na nejúrodnějších půdách s náročnějšími druhy, jako je dub, ale i jilmy, lípy nebo javory (7); listnaté opadavé lesy na chudších půdách s dominantním bukem, významný ale může být i habr (8); finální stádium vývoje lesa s jehličnany s převládajícím smrkem (9). Nakonec se celý cyklus vrací na začátek. Snímky P. Kuneše



● Fosilní proxy data

Letokruhy stromů i historická data jsou z hlediska velkých krajinných procesů časově omezené. Často postihují jen jednu nebo málo generací stromů. Mohou sice poskytnout i delší časové řady díky možnosti navázat na sebe data získaná ze současných a fosilních jedinců, takto pořízené dlouhé řady jsou ale relativně vzácné a rozhodně již neposkytují přesná data o prostorovém rozmístění jednotlivých záznamů. Použijí se spíše k rekonstrukcím klimatu nebo ještě častěji k tzv. kalibraci radiouhlíkových dat. Změny v krajině a vegetaci si ale žádají postižení daleko delší časové škály, zejména kvůli velmi dlouhodobým a zásadním změnám klimatu spojeným s koncem doby ledové, které výrazným způsobem poháněly změny biodiverzity i struktury vegetace. Pro takové výzkumy musíme sáhnout k sedimentárním záznamům, z nichž se dají získat fosilní zbytky uložených rostlin a jejich částí. Nejčastěji se používají nejmenší – rostlinné spory a pyl, které jsou zároveň nejrozšířenější fosilií, a to kvůli skvělým vlastnostem pro dlouhodobé uchovávání a také jejich nadprodukcí samotnými rostlinami. Dále můžeme využít větších rostlinných zbytků, semena a plody, kůru, listy, části květů apod. Čím menší fosilie, tím dále může od mateřské rostliny putovat a následně se uložit do některého ze sedimentů, např. jezera nebo rašeliniště (obr. 5).

Zde proto již vyvstává interpretační problém různých uloženin rostlinných souborů a neustálá otázka, odkud která fosilie pochází. Logicky jsou větší rostlinné zbytky považovány za odraz lokální vegetace a flóry, lehká a malá pylová zrna zrcadlí spíše celý region. Není tomu tak ale vždy, závisí to na celé řadě různých okolností a podmínek prostředí. Záleží, zda se nacházíme na horách, nebo v nížině, v odlesněné, či zalesněné krajině. Pylová analýza si za 100 let svého používání vyvinula nástroje, které pomáhají odhalit zdrojové oblasti pylových zrn, a tedy i přesnější prostorovou rekonstrukci vegetace. K tomu dospěla popsáním zákonitostí šíření pylu, závislých především na jeho velikosti, dále pak vlivu sedimentačních pánví, kde rozhodující roli hraje velikost a typ sedimentačního prostředí – voda má jiné vlastnosti než pevný povrch rašeliniště, a rovněž různých meteorologických podmínek. Všechny tyto údaje skládají dohromady komplexní model zahrnující produkci, šíření a sedimentaci pylu, který umožní vytvoření jakéhosi převodníku sedimentárního pylu do vegetace v okolním prostoru. Takto kvantifikované a prostorově určené údaje pomáhají zpřesnit obraz minulých krajin.

U různých typů fosilního materiálu se potýkáme s různou rozlišovací schopností z hlediska biodiverzity. Pro zcela odlišné taxonomické možnosti u pylu nejsme

vždy schopni postihnout plnou diverzitu rostlin. Mnoho typů pylu je stejných např. pro celé čeledi (trávy čili lipnicovité – *Poaceae*) nebo rody (borovice – *Pinus*). Podobně ani u rostlinných makrozbytků (např. dřev) nejsme často schopni rozlišit druhy. Analýzou fosilního záznamu tak ztrácíme plnou schopnost rekonstruovat skutečnou biodiverzitu, což je často překážkou pro využití indikátorových schopností rostlin k rekonstrukci environmentálních změn – využití tzv. Ellenbergových indikačních hodnot, různých funkčních vlastností rostlin nebo fylogenetické diverzity.

Mikroškály ve vegetační změně

Jak již bylo zmíněno, jedním z nástrojů sledování vegetačních změn na mikroškálách jsou opakované fytocenologické snímky. Jejich jednotlivá omezení jsou nám již zřejmá. Pomocí tohoto přístupu můžeme např. zjišťovat vliv různých disturbancek na konkrétních plochách nebo vliv krátkodobějších změn klimatu, hospodaření a chemismu půdy (eutrofizace, okyselování). Studie ukazují, že v posledních 50 letech probíhá výrazná homogenizace studovaných ploch vlivem eutrofizace a upouštění od tradičních způsobů obhospodařování (např. Chudomelová a kol. 2017). Z dlouhodobějších dat je také zjevné, že v krajině dochází k potlačování dříve daleko běžnějších disturbancek, třeba požárů. Přitom studie ukazují, že pravidelné požáry přispívají k udržování určitých typů vegetace a rostlinné diverzity, a to i ve středoevropské krajině (např. Adámek a kol. 2016 a uvedený článek na str. 222).

Pro sledování mikroškál však nejsme odkázáni jen na současnou dobu. V paleoekologických datech nalézáme vysvětlení pro řadu fenoménů, které se mohly objevit na malých časových i prostorových škálách. Nejčastějším příkladem jsou požárové studie získané ze sedimentárních záznamů. Z nich se extrahují uhlíky, které se kvantifikují tak, aby ukázaly anomálie na velmi jemných časových škálách. Tyto anomálie indikují jednotlivé požárové události v okolí studované lokality. Máme zde tedy škálu omezenou prostorově (okolí jezera) i časově (jednotlivý vzorek může zahrnovat jen několik let). Takto detekované požárové události můžeme dát do vztahu s rostlinnými fosiliemi, zaznamenat poklesy a přírůsty křivek pylu a určit, které druhy byly požárem nejvíce zasaženy, které mu naopak nejvíce předcházely a které z určitého režimu mohou dlouhodoběji získávat. Pak lze oddělit druhy z požárů profitující, jako je líska (*Corylus*), od druhů negativně zasažených, mezi něž patří např. buk (*Fagus*).

Podobně zjišťujeme vliv různých patogenů a škůdců na vegetaci. Dnes známý fenomén úbytku jilmu (*Ulmus*) datovaný do středního holocénu (asi před 6 tisíci let) byl podrobněji studován v Anglii, kde bylo v jezeře Diss Mere pomocí kvantitativní pylové analýzy ukázáno, že kolaps populace jilmu nastal již během 6 let a byl nezávislý na lidské aktivitě (Peglar a Birks 1993). Dlouho se diskutovalo o původci tohoto kolapsu, než se ve stejném období objevily fosilní nasady chodbiček hmyzu sloužícího jako vektor pro patogenní hou-

bu. Nákaza se zřejmě šířila velmi rychle po celé západní Evropě a způsobila celokontinentální zhroucení populací jilmu během několika století. Tyto události způsobily nevratné změny v ekosystémech a bohužel jejich analogie pozorujeme i dnes. Podobná data ukazují kolaps populací olše (*Alnus*) na mnoha lokalitách v severní Evropě mezi 9. a 10. stoletím našeho letopočtu (Latałowa a kol. 2019), taktéž přisuzovaný patogenní houbě. Zde je vidět důležitá spojitost mezi studiem mikro- a makroškál.

Makroškály ve vegetační změně

Změny ve vegetaci pozorované na celých kontinentech nebo jejich částech a časových úsecích pokrývajících tisíce let byly za poslední století hlavním zájmem paleoekologie. Dominantní hnací silou je v tomto případě klima, které doznávalo velkých změn od poslední doby ledové (posledních 20 tisíc let). Tyto změny se dějí především na pozadí astronomických cyklů způsobujících neustálé střídání dob ledových a meziledových, jsou ale rychlejší a v těchto cyklech příčinu nemají. Na makroškále zahrnují biotické odpovědi na měnící se klima zejména migrace, vymírání (extinkce) a vznik druhů (speciace), ale také změny ve složení, struktuře a rozšíření ekosystémů.

Díky dnes již rozšířeným a propracovaným paleoekologickým datům můžeme detailně sledovat změny v ekosystémech Severní Ameriky a Evropy. Oba tyto kontinenty trpěly maximálním zaledněním před 20 tisíci let a po ústupu ledovce s posunujícími se klimatickými regiony následovaly biotické interakce v podobě migrace a změn struktury vegetace. Důležitou roli ve výsledné struktuře těchto procesů hrálo umístění glaciálních refugií temperátních rostlin. Nejnovější syntéza palynologických dat popisuje tyto změny na škále celé Evropy pro řadu druhů (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.3793548>). Takové animace ukazují šíření druhů na základě poměrů jejich pylu na jednotlivých lokalitách a za využití některé interpolační funkce. Ve výzkumu ale jdeme dále a pomocí již zmiňovaných kvantitativních modelů na základě pylové produkce a transportu jsme schopni rekonstruovat vegetaci pro jasně definovaný úsek prostoru. Vznikají sofistikovanější mapy pro jednotlivá časová okna v minulosti, které se pak dají srovnávat s různými modely vegetačního pokryvu, včetně těch současných, pocházejících z dálkového průzkumu Země, nebo využít jako klíčovou součást klimatických modelů v minulosti (<http://pastglobalchanges.org/science/wg/landcover6k/>).

Ke sledování makroškál ve změnách vegetace a krajiny v současnosti přispívají mnohé nejnovější vědní disciplíny. Jednou z nich je fylogeografie, která zapojuje genetické analýzy ve studiu migrace druhů. Využívá podrobného studia současné genetické struktury a variability populací druhů rozšířených na kontinentě. Na základě zjištění odlišností v populacích a srovnáním s paleoekologickými údaji lze modelovat jednotlivé migrační cesty a předvídat pozice refugiálních oblastí, kde populace druhů přežívaly nehostinné podmínky glaciálu. Zapojit se dnes dají i genetické analýzy přímo fosilního materiálu, a tak

se můžeme pokusit odvodit jeho původ, i když tyto studie jsou stále vzácné hlavně kvůli nedostatku vhodných fosilií.

Kombinací uvedených metod se podařilo také zjistit, jak se jednotlivé druhy chovají na velkých škálách, pro přímá pozorování nedostupných. Sledování druhů na dlouhé časové škále 15 tisíc let tak odhalilo různé skupiny stromů patřících mezi rychlé migranty (např. líska, jilm, olše), středně rychlé migranty (dub – *Quercus*, buk, habr – *Carpinus*) nebo pomalé migranty (jedle – *Abies*; Giesecke a kol. 2017). To pomáhá odkrývat takové hádanky jako např. Reidův paradox. Říká totiž, že areály rostlin se v postglaciálu šířily severně mnohem rychleji, než jak v populační biologii pozorujeme na běžném šíření jejich semen. Možným vysvětlením je zde zásadní role velmi vzácného šíření diaspor na velké vzdálenosti. O jejich vektorech zatím není mnoho známo. Že k tomu zřejmě docházelo, ale potvrzují i paleoekologická data, která na pylových křivkách ukazují exponenciální závislosti šíření pylu stromů v okolí studovaných lokalit.

Na makroškálách nemusí být klima jediným přirozeným faktorem určujícím vegetační a krajinné změny. Mnohé studie poukazují na to, že během dlouhého trvání doby poledové docházelo i k postupnému utváření a vývoji půd. V případě, že krajinu pokrývá vegetace, která není příliš narušována, dochází v dlouhodobém horizontu k postupnému ochuzování půdy o potřebné živiny. Rostliny se tak mohou adaptovat pomocí různých druhů symbióz s houbami k získávání fosforu. Ty však bývají dosti specifické a mohou se stát příčinou vegetační změny jako reakce na množství přítomných živin. Uvedené procesy tím ovlivňují samotné biotické interakce druhů, zejména kompetici, což může vysvětlit i celá dlouhá období, kdy u některých druhů nepozorujeme migraci, ačkoli podle klimatu a ostatních faktorů by probíhat měla.

Z již dříve zmiňovaného článku (Delcourt a kol. 1983) lze citovat jeho stále platný závěr. „Druhy se vyvinuly v dlouhodobě se měnícím, nikoli konstantním prostředí, a proto budoucí přetrvání společenstev a ekosystémů závisí na odolnosti vůči poměrně rychlým klimatickým změnám. Abychom mohli efektivně využít minulých analogií k predikcím budoucích trendů ve vegetační změně, je nezbytné správně zhodnotit prostorové i časové měřítko. Aby ekologové mohli vytvořit komplexní rámec pro pochopení vývoje a dynamiky druhů a společenstev, musí být empirický záznam o minulých vegetačních a environmentálních změnách použit k nastavení teoretických modelů. Integrace různých prostorových a časových škál na vegetační dynamiku je nezbytná, pokud máme biosféru pochopit a řídit na vědecky podloženém základě.“ Ve světle takového přístupu se výzkum posunul za posledních 40 let správným směrem, čeká nás ale ještě mnoho práce.

Seznam použité literatury uveden na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2013, 5: 213–216; 2019, 4: 176–179 nebo 2020, 1: 17–20.