

# Testování modelu rozšíření *Ledum palustre* L. pomocí paleoekologických dat

Testing the distribution model of *Ledum palustre* L. using paleoecological data

TOMÁŠ RADOMĚŘSKÝ<sup>1,3</sup> – PETR KUNEŠ<sup>2</sup> – PŘEMYSL BOBEK<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup> Ústav geologie a paleontologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Albertov 6, 128 43 Praha 2

<sup>2</sup> Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Benátská 2, 128 43 Praha 2

<sup>3</sup> Česká geologická služba, Klárov 3, 118 21 Praha 1;

tomas.radomersky@geology.cz

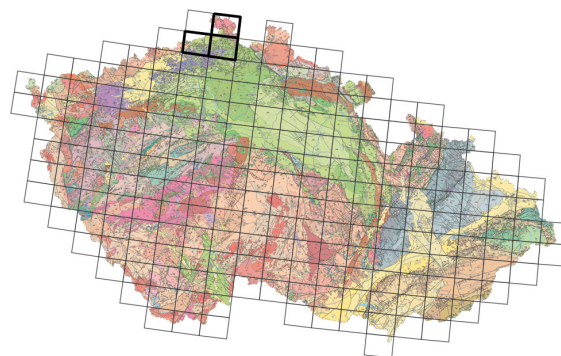
<sup>4</sup> Botanický ústav AV ČR, v. v. i., Zámek 1, 252 43 Průhonice

Please cite this article as: Radoměřský, T. – Kuneš, P. – Bobek, P. (2017): Testing the distribution model of *Ledum palustre* L. using paleoecological data. – Geoscience Research Reports, 50, 65–71. (in Czech)

**Key words:** Bohemian Switzerland, Holocene, *Ledum palustre*, climatic changes, predictive distribution model, pollen analysis, glacial

**Summary:** Significant changes in vegetation cover took place during the Holocene on the territory of the Czech Switzerland National Park. This evolution resulted in the most developed broadleaf deciduous forests, which expanded into Central Europe during mid-Holocene climatic optimum. These transformations are caused by climatic changes. However, it started the process of soil acidification to this day that caused the other variations of the vegetation composition, even the extinction a variety of species particularly in sandstone areas. In addition, in the last few centuries the human impact is increasing. The human changes more or less of the original forests due to agricultural and economic reasons to breed-specific and the same-aged plantations. This supports the already declining species diversity and relative abundance of the undergrowth species.

This study focuses on a single species, the evergreen undergrowth shrub *Ledum palustre* which is characterized by strong



(02-22 Varnsdorf, 02-23 Děčín, 02-24 Nový Bor)

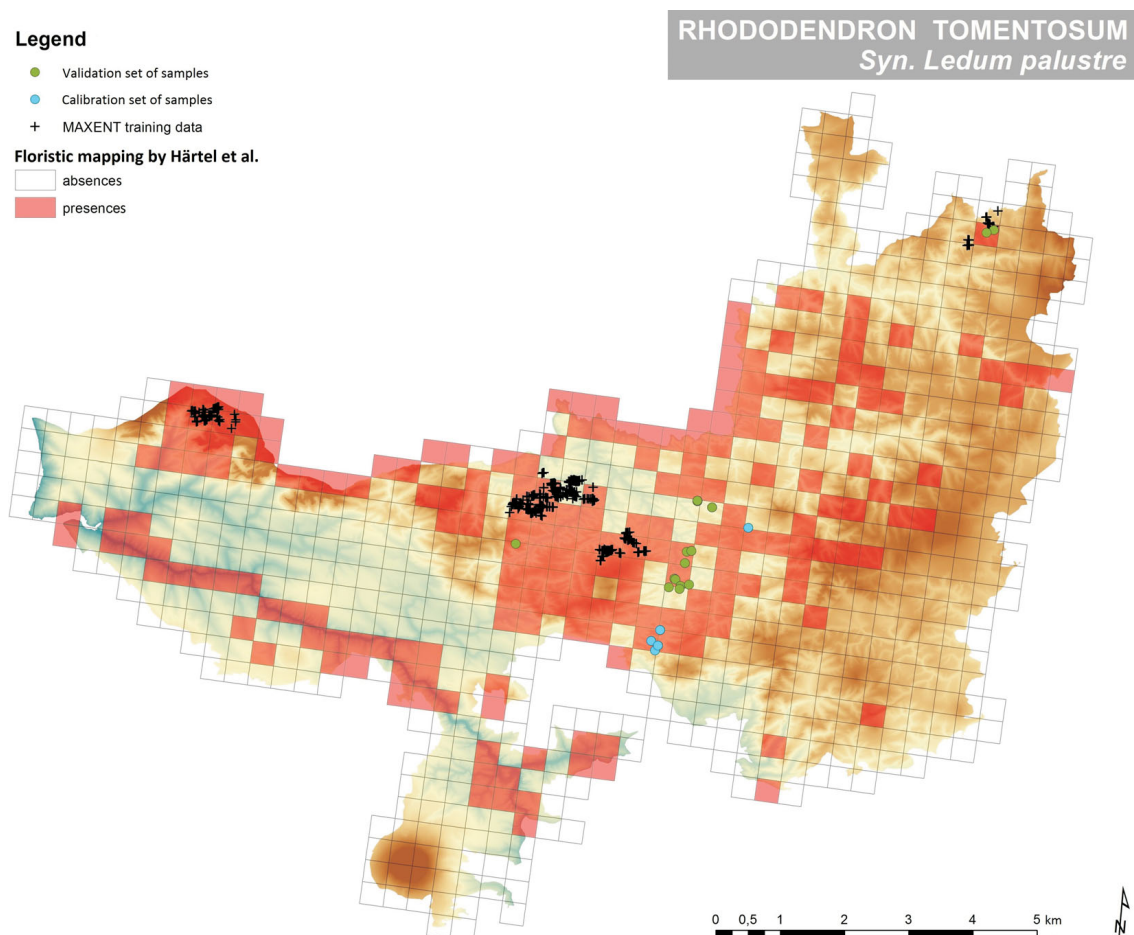
demands on its habitat and indicates the specific habitat type. It grows on the upper north-facing edges of rocks with plenty of light and humidity. At these locations is stored organic material due to the favourable hydrology. This makes possible to study the use of pollen and macroremains for the paleoecology of the species. On the basis of recent occurrences and the relationships of the species to its current environment was drawn up a predictive distribution model for the species. For these purposes was chosen the Maxent model based on the machine learning and environmental variables derived from digital terrain model. Subsequently was tested the presence of *Ledum palustre* in humic soil horizon using the analysis of pollen grains. We correlated the fossil and recent occurrences. The results of the pollen analysis indicate the long-term survival of the heliophyte species at suitable locations across the Holocene. It suggests a long-term stability of the environment which is in contrast with significant changes in vegetation cover. Results support the idea of a diversified Holocene development of vegetation. This very diverse landscape of the Bohemian Switzerland sandstone allows surviving glacial relict *Ledum palustre*.

Pískovcové oblasti Česka jsou obecně charakterizovány jako ostrovy malého měřítka s dobře vyvinutým horským typem vegetace, přičemž jsou situovány do krajiny mezického nebo termického charakteru klimatu. Výskyt montánní vegetace je v těchto oblastech podmíněn klimatickou inverzí ve spodních částech údolí, pro které je zároveň charakteristické malé množství dopadající sluneční radiace i nízký obsah živin (Kuneš et al. 2007). Členitý reliéf spolu s neúživným substrátem nedovolily trvalé osídlení ani stále zemědělské využití člověkem. I z tohoto důvodu se dodnes zachovala unikátní krajina křídových pískovců. Její část zvaná České Švýcarsko byla v roce 2000 prohlášena za národní park (Kopecká – Vasilová 2003a).

Nevýrazný keř *Ledum palustre* (syn. *Rhododendron to-*

*mentosum*), jinak široce rozšířený v boreoarktických oblastech Evropy, se na území Českého Švýcarska vyskytuje jako glaciální relict. Ve střední Evropě se pak objevuje jen fragmentárně. Vyznačuje se především úzkou ekologickou nikou, tedy vazbou na specifické ekologické podmínky – na dostatek světla, vlhkosti a obnažený skalní podklad. Indikuje tak určitý typ stanovišť rojovníkových borů *Ledo-Pinetum* (Hadincová et al. 2014). Kontinuální výskyt v Českém Švýcarsku od konce posledního glaciálu značí dlouhodobou stabilitu prostředí jeho přirozeného výskytu i přes uplynulé změny klimatu a vegetace během holocénu (Bobek et al. 2015).

Na základě současných výskytů bylo pomocí terénního mapování menšího vzorku území predikováno rozšíření



Obr. 1. Příklad dat síťového mapování pro druh *Rhododendron tomentosum* (*Ledum palustre*) na území NP České Švýcarsko pomocí čtvercové sítě o hraně cca 350 m. Sestaveno na základě nepublikovaných dat Handrije Härtla ze správy NP České Švýcarsko.  
Fig. 1. Network mapping data of *Rhododendron tomentosum* (*Ledum palustre*) for the Bohemian Switzerland National Park using square network of around 350 m. Constructed on the basis of unpublished data of Handrij Härtel from management of the Bohemian Switzerland National Park.

*Ledum palustre* v celém zájmovém území. Prezence druhu byla následně porovnána s paleoekologickými daty o jeho rozšíření, tedy výsledky pylové analýzy vzorků odebraných z humusového horizontu a rašelinných polštářů. Rojovník je totiž svým výskytem vázán na specifické mikroklima inverzních poloh, kde zároveň dochází k akumulaci organického materiálu. Díky tvorbě záznamu paleoprostředí z minulých dob lze studovat populační dynamiky vybraných taxonů v průběhu času.

## Metodika a výsledky

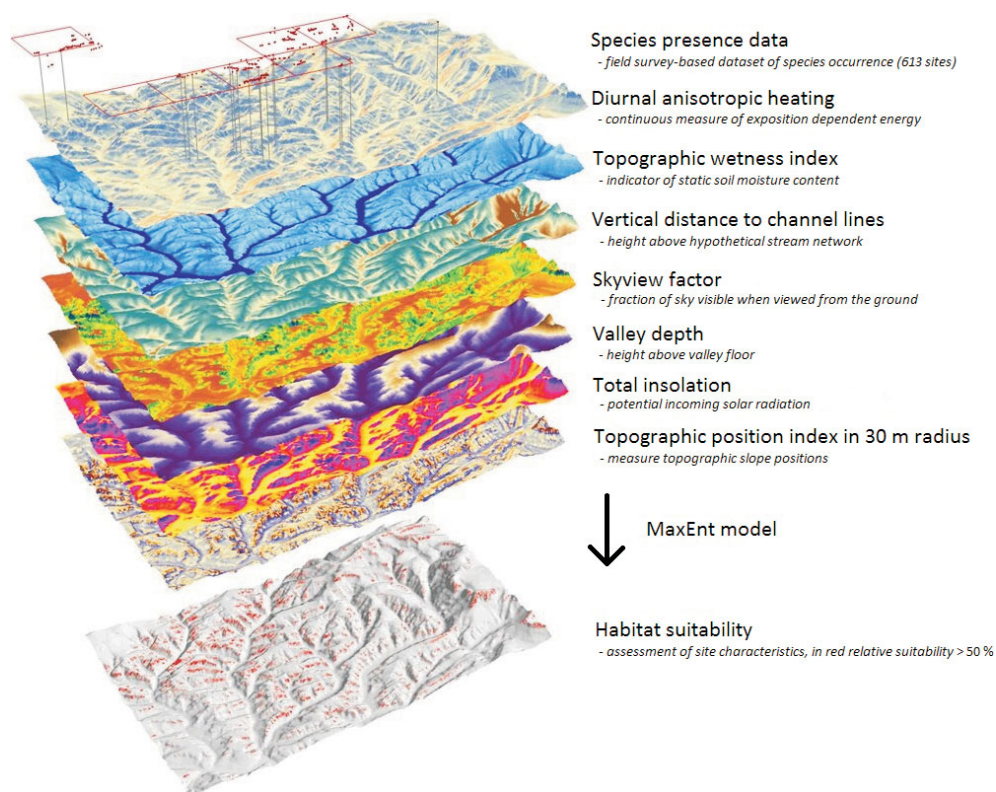
### Mapování recentního výskytu

Za účelem reprezentativního výběru zkoumaných ploch bylo podle výzkumu Handrije Härtla území Národního parku České Švýcarsko překryto myšlenou čtvercovou sítí o straně 350 m (Hadincová et al. 2014; obr. 1). Autoři provedli takový výběr čtverců, aby došlo k pokrytí celého gradientu faktorů prostředí, které podle terénních pozorování nejvíce ovlivňují výskyt druhu. Jde především o orientaci, zastínění korunami stromů a vlhkost stanoviště. Dále po-

mocí topografické variability celého území NPČŠ byly na základě práce Hadincové et al. (2014) identifikovány dva hlavní gradienty prostředí, a to nadmořská výška a míra převýšení nade dnem údolí.

Výběr správných environmentálních faktorů, vztahujících se k ekologickým nárokům druhu, je zásadním předpokladem pro prediktivní schopnosti modelu Maxent (Maximum Entropy Model) pracujícího jen s prezenčními daty, který byl vybrán pro posouzení dané problematiky. Kvalitativní faktory prostředí byly pro kvantifikaci nahrazeny zástupnými proměnnými, jako např. zástin stanoviště korunami stromů rostoucích z údolí byl nahrazen kvantitativní proměnnou výšky ode dna údolí. Environmentální faktory určující výskyt *Ledum palustre* v Českém Švýcarsku byly převzaty z práce Hadincové et al. (2014). Jde o denní příkon tepla, vlhkostní index, převýšení znázorněné vertikální vzdáleností ode dna údolí, otevřenou oblohu, hloubku údolí, totální insolaci a sklonitost (obr. 2). Naopak došlo k vyloučení faktorů působících na velkých prostorových škálách z důvodu vysoké uniformity ve zkoumaném území, jako např. dostupná klimatická data kvůli nízkému prostorovému rozlišení a geologické charakteristiky podloží z důvodu poměrně homogenní struktury.

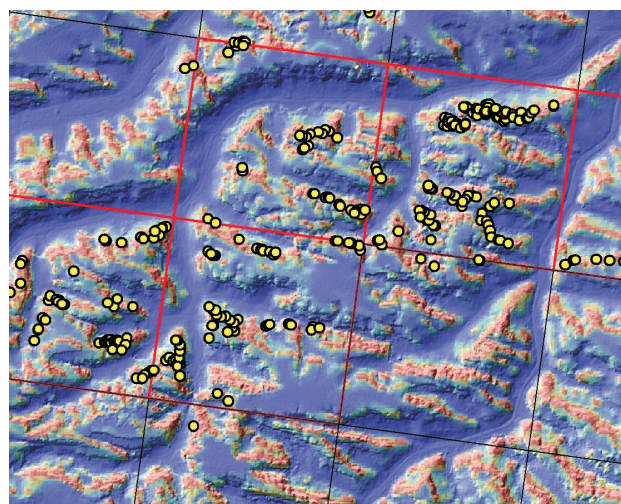
Obr. 2. Vstupní vrstvy modelu Maxent a výsledná vrstva.  
Fig. 2. Maxent model input layer and the resulting layer.



Výsledkem terénního mapování je 13 probádaných čtverců, kde bylo pomocí GPS zaměřeno 613 populací *Ledum palustre* (obr. 3 a 4A), což je dostatečný základ pro tvorbu prediktivního modelu výskytu. Čtverce byly rozděleny na dva datasey o výskytu daného druhu. Jeden slouží jako kalibrace, tvoří se tedy na něm model; druhý je validační, na kterém se testuje prediktivní síla modelu. Síla modelu byla následně zhodnocena resamplovací metodou Jackknife, která má za úkol vážít jednotlivé prediktory a jejím cílem je porovnat důležitost jednotlivých proměnných (obr. 5). Největší vliv na přítomnost *Ledum palustre* na určitém stanovišti má podle Jackknife testu totální insolace a denní příkon tepla. Prediktivní přesnost modelování, celkově i jednotlivých proměnných, byla znázorněna pomocí Jackknife testu AUC hodnoty (obr. 6). Celková prediktivní přesnost modelu Maxent je vysoká – 0,9086, přičemž maximální možná hodnota je 0,926. V praxi však testy tuto hodnotu překračují.

### Odebírání, zpracování a analýza vzorků

Dalším krokem je porovnání modelu s výskyty v minulosti studovanými metodou pylové analýzy. Odběrová místa byla pečlivě volena tak, aby byl pokryt co nejširší gradient prostředí. Proto se vzorky odebíraly nejprve z recentních populací s předpokladem dlouhodobého výskytu na stanovišti pro ověření přítomnosti pylu (obr. 3 a 4A). Dále z potenciálních lokalit výskytu, kde se však recentní *Ledum palustre* zpravidla nevyskytuje, ale mohlo se vyskytovat v minulosti. Nakonec byla vybrána místa s velice nízkou pravděpodobností výskytu pro ověření nepřítomnosti pylu rojovníku.



Obr. 3. Stanoviště výskytu *Ledum palustre* podle modelu Maxent (> 50% pravděpodobnost – červeně, 50–20% pravděpodobnost – zelenožlutě, < 20% pravděpodobnost – modře) a skutečné recentní výskyty *Ledum palustre* (žluté body) ve čtyřech vzorkovacích čtvercích.

Fig. 3. The occurrence of *Ledum palustre* by the Maxent model (> 50% probability – red colour, 50–20% probability – yellow and green, < 20% probability – blue), and recent occurrences of *Ledum palustre* (yellow dots) sampled in four quadrants.

Odběr vzorků byl prováděn pomocí ručního žlábkového vrtáku a rýčem kopaných sond. Šlo o profily ze dvou typů stanovišť, a to rašelinných akumulací na horních hranách skal a rašelinišť na dnech roklí. Profily vykopané v rašelinných akumulacích se zpravidla vyznačují malou mocností organické hmoty (< 60 cm), nízkým počtem vizuálně

Tabulka 1. Charakteristiky validační sady vzorků – hloubka odběrů a souřadnice  
 Table 1. Characteristics of validation set of samples – sampling depth and coordinates

Sample number	Sample name	Depth (cm)	Y (WGS 84)	X (WGS 84)
1	Mlýnská sonda 1	14–20	50.888594	14.386314
2		27–30		
3		37–40		
4		43–46		
5		47–50		
6		55–58		
7	Mlýnská sonda 2	0	50.889170	14.382921
8		14–19		
9		22–26		
10		31–36		
11		40–45		
12	Mlýnská rokle	290	50.889266	14.382884
13		270		
14	Puklina	75	50.932390	14.439770
15	Křepelčí důl	190–192	50.931898	14.438229
16		178–180		
17	LED 12 - 1	33–40	50.879800	14.344380
18		26–33		
19	LED 12 - 3	17–25	50.878017	14.380217
20	LED 12 - 4	30–35	50.877917	14.380467
21	LED 12 - 5	8–13	50.877083	14.381800
22	LED 12 - 6	27–32	50.876683	14.379267
23	LED 12 - 7	15–20	50.876667	14.381617
24	LED 12 - 8	10–15	50.877454	14.383579
25	LED 12 - 9	26–31	50.880367	14.382033
26	LED 12 - 10	28–33	50.881983	14.382117
27	LED 12 - 11	18–23	50.882167	14.383083

Tabulka 2. Počet vzorků a množství analyzovaných pylových zrn a spor pro dané kategorie  
 Table 2. The number of samples and amount of analyzed pollen grains and spores for a given category

Probability of <i>Ledum</i> occurrence based on Maxent model	high (> 50 %)	medium (50–20 %)	low (< 20 %)
Habitat with recent <i>Ledum</i> to 10 m distance	19 (55 321)	3 (9 000)	2 (6 000)
Habitat without recent <i>Ledum</i>	8 (24 000)	2 (6 000)	5 (15 000)

total number of samples: 39

total number of analyzed pollen grains: 115 321

Tabulka 3. Poměrné zastoupení vzorků s výskytem rojovníku a celkové množství vzorků s pylem *Ledum* pro dané kategorie  
 Table 3. Relative abundance of samples with *Ledum* pollen and amount of samples with *Ledum* pollen for a given category

Probability of <i>Ledum</i> occurrence based on Maxent model	high (> 50 %)	medium (50–20 %)	low (< 20 %)
Habitat with recent <i>Ledum</i> to 10 m distance	52.6 % (10)	33.3 % (1)	0 % (0)
Habitat without recent <i>Ledum</i>	75 % (6)	0 % (0)	0 % (0)

total number of samples with *Ledum* pollen occurrence: 17

rozeznatelných vrstev a nízkým stupněm rozložení organického materiálu. Proto byly pro další analýzu odebrány poměrně velké objemy těchto vzorků. Celkem bylo takto odebráno 10 vzorků z různých míst pro kalibraci a následně 22 vzorků pro validaci z dvanácti různých míst, přičemž ze dvou profilů odlišujících se výrazněji mocností organických sedimentů bylo odebráno po šesti a pěti vzorcích z různých vrstev (tab. 1).

Vzorky z údolí byly odebrány na místech, která zaručovala pokud možno kontinuální dlouhodobou sedimentaci v anoxickém prostředí s minimálními přeplychy anorganickým materiálem. Jde zpravidla o střední části širších údolí, kde ubývá vlivu okolních skalních stěn a nebyl pozorován výraznější vliv člověka, např. budování meliorací. Takto byly odebrány celkem čtyři vzorky ze dvou různých údolí. Obdobou údolních vrtů je jeden vzorek odebraný z vrtu v puklině mezi skalami vysoko nade dnem údolí, kde vzhledem k blokadě odtoku srážkové vody dochází k akumulaci organického materiálu.

Před laboratorní analýzou z důvodu velkých objemů kopaných vzorků bylo nutné provést jejich kondenzaci spočívající v odstranění přebytečně velkých částí biomasy převedením vzorku přes síta. Zároveň došlo k eliminaci anorganické příměsi. Cílem celého procesu je maximalizace pravděpodobnosti zachycení pylu *Ledum palustre*. Jelikož je to hmyzospašný druh, je předpokládána tvorba jen malého množství pylových zrn. Kondenzace byla zkušebně provedena u dvou vzorků kalibrační sady a následně všech vzorků velkých objemů validační sady. Údolní vzorky a zahuštěné kopané vzorky poté prošly standardní laboratorní přípravou pomocí acetolýzy, jejímž úkolem je odstranit organickou hmotu kromě odolných buněčných stěn pylových zrn a spor.

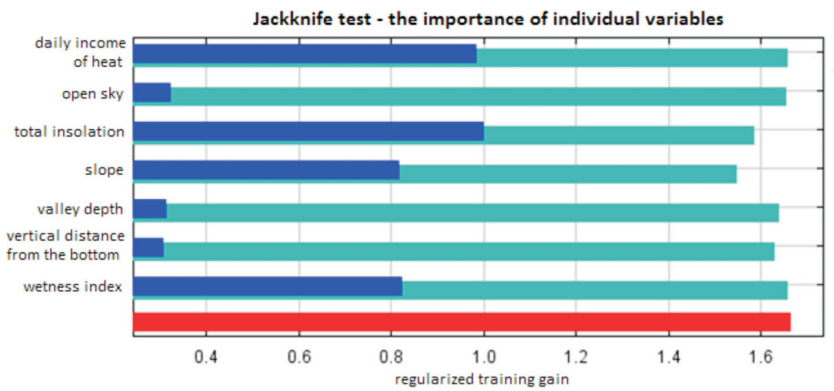
Úkolem mikroskopické analýzy bylo kvantitativně stanovit množství pylových zrn a spor v jednotlivých vzorcích a zachytit pylová zrna *Ledum* (obr. 7A). Standardně se determinuje 500–1000 pylových zrn a spor v každém vzorku. Z důvodu maximalizace přesnosti taxonomické determinace a zvýšení pravděpodobnosti zachycení pylových zrn *Ledum* bylo analyzováno 3000 pylových zrn a spor v každém vzorku. Pro zpřesnění informace došlo ke stanovení čtyř skupin, do nichž se potom rozřazovala počítaná pylová zrna. Do první skupiny označované jako *Ledum* byla řazena zrna nesoucí všechny anatomické charakteristiky pylu *Ledum palustre* a o jejichž taxonomické příslušnosti nebyly pochybnosti. Pylové zrna *Ledum* je trojúhelníkovitého vzhledu, vnitřní stěny tetrad značně převyšují vnější stěny svou tloušťkou, která podle Beuga (2004) obvykle dosahuje 2–3,5  $\mu\text{m}$ . Povrch zrna je skabrátní. Pylové zrna *Ledum* má tři kolpy, které jsou delší než např. u rodu *Empetrum*. Velikost celého pylového zrna se pohybuje obvykle mezi 32–42  $\mu\text{m}$  (obr. 7A). Do druhé skupiny s názvem *Ledum/Empetrum* byla řazena nejasně určitelná a často deformovaná pylová zrna, která více či méně připomínala jak *Ledum palustre*, tak i rod *Empetrum* vyskytující se pouze v Saském Švýcarsku. Třetí skupinu tvoří ostatní pylová zrna čeledi *Ericaceae*, do které patří pylová zrna dvou nalezených rodů, a to *Vaccinium* a *Calluna*. Pylové zrna *Calluna vulgaris* je kulovitěho tvaru se čtyřmi krát-



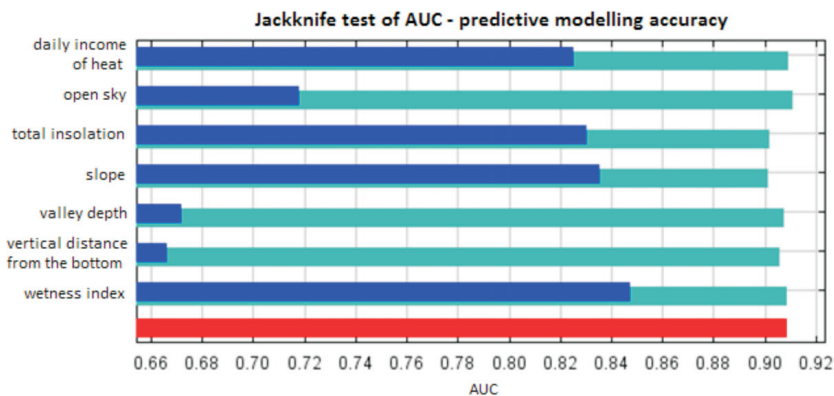
Obr. 4 A. Recentní populace *Ledum palustre* vysoko nade dnem údolí. B. Detail větvičky s listy, pupenem a tobolkami (zdroj: [http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum\\_palustre.htm](http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum_palustre.htm)).

Fig. 4 A. Recent population of *Ledum palustre* high above the valley floor. B. Detail of a branch with leaves, bud and pods ([http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum\\_palustre.htm](http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Ledum_palustre.htm)).

kými a širokými kolpami. Tetrády *Calluna* vždy tvoří na povrchu zrn nepravidelnou hrubě skabrátní až verukátní skulpturu. Tloušťky vnitřních a vnějších stěn jsou již oproti *Ledum* nebo *Empetrum* značně podobné. Celková velikost dosahuje 34–48  $\mu\text{m}$  (obr. 7B). Pylové zrna rodu *Vaccinium* se vyznačuje relativně a rovnocenně tenkými



Obr. 5. Jackknife test ukazující důležitost proměnných.  
Fig. 5. Jackknife test showing the importance of the variables.



Obr. 6. Jackknife test znázorňující prediktivní přesnost modelování pomocí AUC (Area Under the Curve) hodnoty.  
Fig. 6. Jackknife test showing the accuracy of predictive modelling using AUC (Area Under the Curve) value.



Obr. 7. Mikrofotografie pylových zrn. A – pylové zrnko *Ledum palustre* z nerozložené rašeliny vzorku Mlýnská sonda 2, hloubka odběru 31–36 cm; B – pylové zrnko *Calluna vulgaris* z rozložené rašeliny, hloubka odběru 26–31 cm; C – pylové zrnko *Vaccinium* spp. ze středně rozloženého vzorku, hloubka odběru 10–15 cm.

Fig. 7. Pollen grains. A – *Ledum palustre* pollen grain from undecomposed peat of Mlýnská sonda 2, sampling depth 31–36 cm; B – *Calluna vulgaris* pollen grain from decomposed peat, sampling depth 26–31 cm; C – *Vaccinium*-type pollen grain from moderately decomposed peat, sampling depth 10–15 cm.

stěnami a třemi delšími kolpami. Povrch zrna *Vaccinium* může být psilátní, skabrátní, jemně popraskaný až dírkovaný (Beug 2004). Velikost pylových zrn rodu *Vaccinium* se pohybuje od 37 do 50,5 µm (obr. 7 C). Do poslední skupiny byl řazen ostatní pyl a všechny spory.

## Výsledky pylové analýzy a diskuse

Výsledky modelu s 90% pravděpodobností hovoří o tom, že recentní populace *Ledum palustre* jsou díky svým vy-

hraněným nárokům soustředěné na místa s určitou kombinací podmínek. Optimálním stanovištěm se tak pro rojovník stává severně orientované sklonité vlhké místo výše nade dnem údolí, nad korunami stromů rostoucích v údolí, s minimálním množstvím dopadajícího přímého slunečního záření. Recentní nepřítomnost druhu na potenciálně příhodném stanovišti však ještě nemusí nutně znamenat, že stanoviště a podmínky nedostačují nárokům taxonu. Druhy totiž často neobsazují i vhodné habitáty, jejich expanzi v některých případech může bránit (Hirzel et al. 2002), např. silná kompetice či přítomnost geografické bariéry.

Pro zachycení pylového zrna rojovníku bylo nutné modifikovat standardní metodiku pylové analýzy, aby se maximalizovala pravděpodobnost jeho detekce. I přes to však ve více než polovině vzorků *Ledum* nebylo nalezeno (tab. 3). Na stanovištích, kde model předpokládá nízkou pravděpodobnost výskytu rojovníku, byly sice nalezeny dvě recentní populace rojovníku (tab. 2), ale žádný pyl (tab. 3). Ten se někdy nevyskytuje ani v recentních vzorcích z rašelinných polštářů přímo pod kvetoucími jedinci. Úspěšnost při jeho hledání roste u vzorků z hlubších částí profilu, protože tam došlo k relativnímu zvýšení koncentrace pylu částečným rozkladem organické hmoty a komprimováním materiálu z delšího časového období. Nepřítomnost pylových zrn *Ledum palustre* však ještě neznamená, že by se v minulosti druh na lokalitě nevyskytoval. Naproti tomu pylová analýza často potvrdila přítomnost pylu *Ledum palustre* ve vzorcích ze stanovišť, která model označil jako vhodná pro výskyt druhu, a to nejen v blízkosti recentních populací, ale i na třech stanovištích bez současného výskytu druhu; na jednom ze stanovišť dokonce hned ve čtyřech hlubších vzorkovaných vrstvách. Prověřená recentní nepřítomnost jedinců rojovníku na stanovišti tak vyloučí problém se zachycením jeho pylu ve svrchních vrstvách akumulací organického materiálu. Můžeme pak spolehlivě říci, že dlouhodobé přežívání populace rojovníku bylo v minulosti ukončeno. Poměrně nedávné vymizení druhu ze stanovišť s potenciálně vhodnými podmínkami patrně způsobila intervence člověka, který v posledních staletích měnil složení přirozených smíšených lesních porostů na stejnověké kultury s převahou smrku (*Picea abies*). Jeho husté koruny a často i semenáčky zastíňují tato stanoviště a postupně tak pravděpodobně redukuje množství současných populací rojovníku.

Výsledky pylové analýzy svědčí o dlouhodobém přežívání populací *Ledum palustre* na místech vhodných pro jeho výskyt. Na rašelinných akumulacích vysoko nade dny údolí jde podle předběžných výsledků radiokarbonového datování maximálně o první stovky let, podle korelace pylových ana-

lyz z hlubokých vrtů v údolích může jít o časný holocén až pozdní glaciál (Bobek – Svitavská unpubl.). Díky specifickým podmínkám těchto míst spolu s opakovanými požárovými disturbancemi dochází ke kontinuálnímu přetrvávání porostů s dominancí *Pinus sylvestris* během celého holocénu (Bobek 2013). Dlouhodobá přítomnost takovýchto stanovišť reliktního charakteru v Českém Švýcarsku je pro samotnou existenci glaciálního reliktu *Ledum palustre* klíčová.

*Poděkování.* Autor děkuje laborantce Mgr. Alici Moravcové za nápomoc během laboratorní analýzy vzorků a recenzentům RNDr. Marcelu Svobodové, CSc., a doc. Mgr. Petru Pokornému, Ph.D., za cenné rady a připomínky.

## Literatura

- BEUG, H. J. (2004): Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. – 542 str. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- BOBEK, P. (2013): Dlouhodobý vliv požárů na složení vegetace. In: CSAPLOVICS, E. – SEILER, U. – WILD, J.: Historický vývoj lesa v Českosaském Švýcarsku, 225–241. – Dresden.
- BOBEK, P. – RADOMĚŘSKÝ, T. – KUNEŠ, P. (2015): Using species distribution models to identify relict habitat types: a case study of *Rhododendron tomentosum* in the Elbe sandstone area. – Inst. Botany, Acad. Sci. Czech Rep. – Fac. Sci., Charles Univ. Prague.
- HADINCOVÁ, V. – BOBEK, P. – WILD, J. (2014): Indikační druhy cévnatých rostlin – přírodní společenstva. In: CSAPLOVICS, E. – SEILER, U. – WILD, J. – WINTER, S.: Indikátory pro hodnocení přírody blízkého prostředí. Závěrečná zpráva a výsledky projektu. – Číslo 3, 91–98.
- HIRZEL, A. H. – HAUSSEER, J. – CHESSEL, D. – PERRIN, N. (2002): Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? – Ecology 83, 2027–2036.
- KOPECKÁ, V. – VASILOVÁ, D., ed. (2003a): Seznam zvláště chráněných území ČR (List of special protected areas in the Czech Republic). – 535 str. AOPK ČR, Praha.
- KUNEŠ, P. – POKORNÝ, P. – JANKOVSKÁ, V. (2007): Post-glacial vegetation development in sandstone areas of the Czech Republic. In: HÄRTEL, H. – CÍLEK, V. – HERBEN, T. – JACKSON, A. – WILLIAMS, R., ed.: Sandstone Landscapes, 244–257. – Academia, Praha.
- sine: Atlas of vascular plants of Poland. *Ledum palustre* L., bagno zwyżajne: [cit. 1. 3. 2017]