

# Krajiny zamrzlé v čase

## I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové

Představitel nejednoho přírodovědce jistě mnohokrát zaujala myšlenka stroje času, s jehož pomocí by mohl navštívit určitou krajinu nebo lokalitu v různé vzdálené minulosti. Tato představa je živena touhou objasnit zákonitosti, které pozorujeme v současných společenstvech a jen stěží pro ně nalzáme vysvětlení pomocí běžných znalostí recentní ekologie. Pro objasnění je často nutné pochopit historii jejich vývoje. Současná podoba určitých oblastí a jejich bioty byla formována událostmi, které se odehrály v různě vzdálené minulosti a můžeme je pouze nepřímo stopovat na základě fosilních záznamů nebo v poslední době také pomocí fylogeografických a dalších genetických metod.

Tradiční přístup k rekonstrukci vývoje krajiny a společenstev organismů na základě fosilního záznamu poskytuje množství nenahraditelných informací. Je však dobré mít stále na paměti různá interpretační úskalí. V první řadě je fosilní záznam selektivní, závislý na vlastnostech stanovišť, která umožňují zachování určitého typu fosilií. Tak např. pro zachování schráněk měkkýšů je nutný dostatek vápníku, zatímco pro zachování pylového záznamu jsou vhodnější podmáčená a spíše kyselá stanoviště. Filtr vhodných sedimentačních podmínek nám tak může svědectví minulé reality velmi zkreslit. Nabízí se metafora pohledů klíčovou dírkou, která rozsáhlý prostor za dvěma zužuje na několik jednotlivostí. Jak typická byla pro určitou oblast a dobu společenstva, která rekonstruuje podle zachovalých fosilií?

Nejde jen o záznam mimořádných podmínek s mimořádnou kombinací druhů? To jsou jedny z mnoha otázek, které si můžeme klást, bohužel většinou bez naděje dobrat se věrohodné odpovědi.

Selektivita se projevuje i na úrovni jednotlivých druhů. Různé druhy mají různou schopnost zachování při daných fosilizačních podmínkách, např. někde se zachovávají jen pevná semena nebo schránky. Palynologové znají mnoho rostlinných druhů, které se ve fosilních pylových záznamech nacházejí jen velmi zřídka, nebo vůbec, jako je modřín (*Larix*, obr. 2) a velká část druhů opylovaných hmyzem. Zejména v případě běžně používané pylové analýzy přistupuje další neméně podstatné omezení – determinační obtíž. Některé taxony nelze určit blíže než do rodu nebo čeledi, případně do určité druhové skupi-

ny nebo pylového typu, který ovšem často sdružuje taxonomicky a ekologicky odlišné druhy. Problémy tím zdaleka nekončí. Při rekonstrukcích spoléháme na to, že se ekologické nároky druhů během historie výrazně neměnily a znalost ekologie recentních druhů běžně aplikujeme na fosilní populace. V poslední době se však objevují důkazy, že stanovištní vazby druhů se mohly měnit, např. v souvislosti s biotickými interakcemi, které se ve fosilních společenstvech mohly lišit od současných. Navíc mohly při přechodu od fosilních k recentním populacím probíhat významné evoluční změny. Poslední z podstatných problémů paleorekonstrukcí souvisí s časovým intervalem zachyceným jednotlivými fosilními vzorky. I vzorky odebrané z velmi tenkých vrstev sedimentu mohou odrážet dlouhý časový úsek, po který vznikaly. Je velmi pravděpodobné, že některé druhy fosilních společenstev, která rekonstruuje na dané lokalitě, se zde nemusely vůbec potkat v čase.

Alespoň pro relativně nedávná období čtvrtohor lze interpretaci historického vývoje přírody zpřesnit studiem současné přírody takových území, jejichž přírodní podmínky a druhová skladba jsou obdobou (analogií) situací známých z fosilních záznamů. Metoda současných analogií koriguje mnohá z popsaných zkreslení paleorekonstrukcí na základě fosilního záznamu. Její nespornou výhodou je, že můžeme zkoumat krajinu jako celek a v ní všechny typy společenstev bez ohledu na podmínky nutné pro jejich fosilizaci. Můžeme zjistit četnost druhů v krajině a poznat složení celých společenstev bez

1 Představu vrcholné doby ledové někde v podhůří Západních Karpat navozuje krajina Kurajské kotliny na Altaji. Suché dno kotliny, kde spadne v průměru 250 mm srážek ročně, porůstá převážně suchá step, ale v nivách říček stékajících z okolních hor rostou smrkovo-modřínové lesy. Rovněž na okolních horských svazích, které zachycují více srážek než dno kotliny, jsou hojné lesy s modřínem, smrkem a limbou. Foto M. Chytrý



ztráty druhů, které se špatně zachovávají nebo nejsou z fosilních zbytků určitelné. Na druhé straně však nemůžeme vyloučit možnost, že podmínky prostředí dané analogie neodpovídají přesně historickému stavu. Také není jasné, jaký vliv má časová vzdálenost současných a fosilních společenstev, která se navíc často nacházejí ve vzdálených oblastech. Svědectví analogie je proto vhodné testovat na taxonomicky odlišných skupinách organismů, mezi nimiž nejsou přímé biologické vazby.

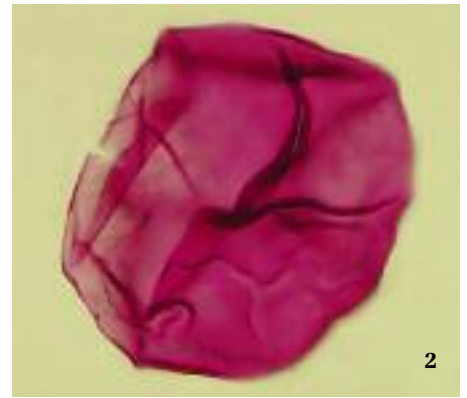
V tomto článku se pokusíme ukázat, jak stimulující poznatky lze získat studiem současných analogií středoevropského vrcholného glaciálu na jižní Sibiři, a v jeho druhém dílu se zaměříme na současnou analogie středoevropského starého a středního holocénu (= doby poledové) na Jižním Uralu. Současně se pokusíme přiblížit výhody kombinovaného studia dvou odlišných taxonomických skupin, suchozemských plžů a rostlin.

### Jižní Sibiř – cesta do středoevropského glaciálu

V posledních letech výrazně vzrostl zájem o rekonstrukci středoevropské krajiny a přírody v období posledního glaciálního maxima. Toto období, kdy evropský kontinentální ledovec naposledy postoupil k jihu, je zcela zásadní pro pochopení vzniku a vývoje našich současných biotických společenstev. Tehdy došlo k poslednímu silnému klimatickému omezení výskytu mnoha teplomilných druhů, které se v následujících teplejších obdobích postupně šířily ze svých refugií. Správné rozlišení skupiny druhů, jež u nás přežily glaciál, od druhů, které přežívaly ve vzdálených refugiích, má mnohé důsledky pro pochopení vývoje a formování naší přírody až do současnosti. Pod tíhou stále přibývajících důkazů v poslední době padla dvě klasická, vzájemně provázaná paleoekologická paradigmat. Byla to jednak představa doby ledové jako zcela bezlesé krajiny pokryté chladnou sprašovou stepí a tundrou, jednak představa, že zdrojem postglaciálního osídlování střední Evropy dřevinami byla výhradně jihoevropská refugia (Živa 2004, 1: 5–8; 2: 50–54; 2009:

4: 146–149; 5: 194–198). Rozhodující důkazy přinesly v posledních 20 letech pylové analýzy fosilních rašeliništních sedimentů z jižní Moravy (profil Bulhary manželů Rybníčkových), Západních Karpat (profil Šafárka a Jablůnka Vlasty Jankovské) a několika lokalit z Maďarska (studie britské paleoekoložky Katherine Willis a jejích maďarských kolegů). Tyto nové fosilní nálezy jasně ukazují, že i v době vrcholného glaciálu se na mezoklimaticky příhodných místech vyskytovaly ostrůvky lesa i v suchých nížinných oblastech sprašové zóny (podrobnosti o sprašové stepi viz také článek V. Ložka na str. 98–101 tohoto čísla). Pro postglaciální šíření mnohých dřevin proto nebyla nutná vzdálená jihoevropská refugia a následná migrace. Ve skutečnosti přežily glaciál ve střední Evropě a po oteplení se pouze mozaika refugií propojila. Zde je nutno připomenout, že limitujícím faktorem pro výskyt lesa v době ledové nebyl jen chlad, ale také sucho. Ve střední Evropě se ve vrcholném glaciálu vyskytovaly hlavně odolné druhy jehličnatých stromů (modřín, borovice lesní a limba, méně i smrk), bříza a místy i olše (viz obr. na 2. str. obálky). Vyloučit nelze ani lokální výskyt malých populací teplomilnějších širokolistých stromů (např. buku, jilmu nebo dubu).

Zpřesnění představ krajiny a ekosystémů středoevropského glaciálu bylo získáno studiem současných analogických ekosystémů na jižní Sibiři. V letech 2003–06 jsme s týmem brněnských biologů prováděli výzkumy v pohoří Západní Sajan (Živa 2002, 2: 68–72) a Altaj. Klimatická a vegetační data naznačovala, že tato pohoří mohou představovat nejlepší současnou analogii glaciálních ekosystémů střední Evropy, v protikladu k tradiční představě analogie v arktických oblastech. V arktických krajinách sice nalezneme řadu druhů, které v průběhu starého holocénu na většině území střední Evropy vyhynuly a dodnes přežily pouze jako vysokohorské glaciální relikty (např. drobný plž vrkoč severní – *Vertigo modesta*, obr. 3), v mnoha dalších charakteristikách se však tyto oblasti od podmínek doby ledové liší. Arktida leží mnohem severněji, převažují



2

zde nevápňité substráty, je mnohem vlhčí a není zde vytvořen stepní biom. Západ severní Evropy byl během posledního glaciálu pokryt ledovcem a rostliny a živočichové se do těchto oblastí stěhovali až v poledové době z východněji položených nezaledněných oblastí.

Studiem současné vegetace a recentního pylového spadu na asi 650 lokalitách Západního Sajanu a ruské části pohoří Altaj a současné fauny suchozemských plžů na asi 120 lokalitách na Altaji jsme jednoznačně prokázali, že se ekosystémy těchto pohoří nápadně shodují s poměry středoevropského glaciálu. To potvrdilo srovnání recentních pylových spekter z jižní Sibiře s vrcholně a pozdně glaciálními fosilními pylovými záznamy z České republiky a Slovenska (viz článek P. Kuneše v Živě 2008, 4: 146–150). Průzkum jihosibiřských společenstev suchozemských plžů odhalil velmi zajímavé a zcela nové skutečnosti. Na Altaji jsme našli žijící populace druhů, které Vojen Ložek pro prozkoumání fosilních faun mnoha desítek sprašových profilů na území České republiky a Slovenska označil jako indexové (tj. typické) druhy společenstev chladných sprašových stepí vrcholného glaciálu. Tyto druhy po odeznění doby ledové ve střední Evropě vyhynuly až na několik reliktních výskytů ve velehorách, kde se však zachovaly jen některé z nich. Šest ze sedmi

2 Pylová zrna modřínu (*Larix*) se nacházejí velmi zřídka nejen ve fosilním pylovém záznamu, ale i v současném pylovém spadu, a to dokonce na místech v těsném sousedství modřínových lesů. Znamená to, že zjištění jen několika málo pylových zrn modřínu ve fosilním záznamu pravděpodobně dokládá, že v okolí daného místa byly v minulosti modřínové lesy. Foto B. Pelánková

3 Vrkoč severní (*Vertigo modesta*) patří k největším zástupcům rodu, i když dorůstá maximálně 2,7 mm. Je typickým představitelem druhu s cirkumpolárním a v Evropě arktalpínským rozšířením. Jeho výskyt v okrajích vysokohorské tundry Alp a Karpat jsou zbytkem mnohem rozsáhlejšího areálu z doby ledové.

4 Drobný vrkoč *V. parcedentata* byl dlouho považován za vyhynulý, typický glaciální druh střední Evropy. Teprve začátkem 90. let 20. stol. byl nalezen živý na izolované lokalitě v jižním Norsku a zcela nedávno roztroušen v rozsáhlých oblastech Střední Asie. Výška ulity dosahuje okolo 2,2 mm.



3



4



indexových druhů jsme zjistili na našich studijních plochách na Altaji. I tam však byl jejich výskyt omezen na makroklimaticky chladné oblasti, jejichž průměrná lednová teplota nepřevyšovala  $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Pohříž Altaj totiž nabízí neobyčejnou možnost pohybovat se na pomyslné časové ose podél výrazného gradientu klimatické kontinentality. Ten probíhá od nížiných, relativně teplých a vlhkých oblastí na severozápadě směrem k silně kontinentálním územím na jihovýchodě, kde extrém představují dvě chladné a suché mezihorské kotliny – Kurajská a Čujská. S rostoucí nadmořskou výškou od severozápadu k jihovýchodu klesá teplota a vlivem srážkových stínů za horskými hřebeny také klesá úhrn srážek. Můžeme začít výpravu na luční stepi s válečkou prapořitou (*Brachypodium pinnatum*) nebo v březovém a borovém lese, které jsou druhovým složením velmi podobné odpovídající vegetaci u nás, a skončit v oblasti, která je klimaticky zcela totožná s dobou ledovou.

Recentní plži dokládají, že v některých ohledech jsou podmínky klimaticky nejdřívějších oblastí Altaje snad ještě tvrdší než v obdobích chladných klimatických výkyvů vrcholného glaciálu u nás. Naše nálezy indexových druhů vrcholného glaciálních plžů jsou unikátní i ze zoogeografického hlediska. Většina těchto druhů nebyla až do r. 2008 z Asie vůbec udávána. Za všechny uvedme vrkoče *Vertigo parcedentata* (obr. 4), popsáno již v 19. stol. na základě fosilních ulit ze sprašových sedimentů střední Evropy. Až v r. 1993 byly publikovány nálezy žijících populací v okolí osady Kongsvoll v národním parku Dovrefjell v Norsku. Je zajímavou shodou, že právě v tomto parku byl vysazen pižmoň severní (*Ovibos moschatus*), další druh typický pro středoevropský vrcholný glaciál.

Jak už to tak bývá, objevení žijících populací glaciálních plžů v Asii viselo ve vzduchu a tyto nálezy nezávisle na naší skupině učinili i kolegové z Německa, kteří ve stejné době prováděli výzkum na Altaji. Podobné nálezy získal z oblasti

Bajkalu paleomalakolog Richard Preece, pracující s týmem britských archeologů. Stefan Meng, malakolog z německého týmu, se věnuje výzkumu měkkýšů Střední Asie již řadu let a našel tyto indexové druhy i v severním Mongolsku, na Ťan-šanu a v okolí Bajkalu. Společně s botanikem Matthiasem Hoffmannem zde jako první spolehlivě prokázal výskyt žijících populací zrnovky sprašové (*Pupilla loessica*). Tu popsal Vojen Ložek z českých sprašových sedimentů jako vůdčí fosilii glaciálních sprašových stepí, kde se vyskytovala hojně v klimaticky nejdřívějších obdobích. Právě tento plž je jediným zástupcem malakofauny v chladné a suché oblasti Čujské kotliny, kde se však nachází hlavně na chráněných místech (viz obr. na 2. str. obálky). V této klimaticky nejdřívější oblasti ruského Altaje se však vyskytuje pouze v řídkých modřínových lesích a v keříčkové tundře s trpasličí břízou okrouhlostou (*Betula rotundifolia*), tedy biotopech vázaných na severně orientované svahy a úzká údolí, kde se udržuje větší vlhkost než v okolní suché krajině.

Snad nejdůležitější výpovědi altajských plžů je zjištění, že naprostá většina populací indexových druhů této oblasti je vázána na chráněná stanoviště s výskytem stromů nebo alespoň březových keříčků v podmáčené tundře. Výjimkou je již zmíněná zrnovka sprašová, která se jako jediný z indexových druhů plžů vyskytuje častěji na suchých otevřených místech chladných oblastí. Nejvyšší koncentrace indexových druhů byla nalezena v rozvolněných lesích s modřínem a smrkem porůstajících bazických slatiništích. Na dvou lokalitách takové slatinné lesy sousedily s otevřeným slatiništěm, které se lišilo pouze nepřítomností stromů (obr. 5). Na ploše bezlesého slatiniště se vyskytoval jen vrkoč bezzubý (*V. genesii*, obr. 6), který není ve střední Evropě zcela typický pro sprašové sedimenty a hojněji se vyskytoval až v pozdním glaciálu, kdy byl právě obyvatelům otevřených bazických mokřadů. Naopak v sousedním slatinném lese byla zjištěna největší koncentrace inde-

5 Krajina Altaje v okolí městečka Aktaš – údolí se slatinnými lesy a otevřenými slatiništi. V místě nelesního slatiniště byla zjištěna bohatá populace vrkoče bezzubého (*Vertigo genesii*), kdežto v přilehlém lese se nacházela největší koncentrace druhů plžů charakteristických pro glaciální období střední Evropy (např. ostroústka válcovitá – *Columella columella* a vrkoč *V. pseudosubstriata*). Šipky ukazují místa vzorkování společenstev plžů.

6 Drobný mokřadní vrkoč bezzubý je v současné Evropě hojný pouze ve Skandinávii, kde obývá minerálně bohatá otevřená slatiniště, většinou ve vyšších polohách (velmi hojně např. v národním parku Dovrefjell v Norsku). Ve střední Evropě se hojně vyskytoval v pozdním glaciálu, kdy byl obyvatelům bazických mokřadů. Na Slovensku jej můžeme nalézt v nejstarších sedimentech pěnovcových prameništ, která vznikla na rozhraní ledové a poledové doby. Výška ulity je okolo 1,9 mm. Snímky M. Horská, není-li uvedeno jinak

xových druhů vůbec. Tyto nálezy tak dokazují, že přežívání většiny typických druhů plžů středoevropského glaciálu bylo podmíněno výskytem dřevin, které jim poskytovaly útočiště pro přežití v podmínkách drsného glaciálního klimatu. Kamínky do mozaiky představ o vrcholném glaciálu, které nezávisle získali malakologové a palynologové, tak do sebe začínají zapadat: krajiny v karpatské a panonské oblasti měly tehdy spíše charakter lesostepi a lesotundry, a nikoli zcela bezlesé stepi a tundry.

Na výzkumu přírody jižní Sibiře se spolu s autory článku podíleli zejména J. Danihelka, N. Ermakov, V. Jankovská, M. Hájek, P. Hájková, M. Kočí, S. Kubešová, P. Kuneš, P. Lustyk, Z. Otýpková, B. Pelánková, P. Pokorný, B. Pokryszko, J. Roleček, M. Řezníčková, P. Šmarda a M. Valachovič.

## Krajiny zamrzlé v čase II. Jižní Ural – současná analogie střední Evropy ve starém a středním holocénu

V první části článku (Živa 2010, 3: 118–120) jsme ukázali, jak lze použít metodu současných analogií pro rekonstrukci ekologických procesů v zaniklých krajinách, a to na příkladu jihosibiřských pohoří jako analogie vrcholné glaciální střední Evropy. V tomto pokračování se z jižní Sibíře přesuneme do další pozoruhodné oblasti, která může vypovídat o historii středoevropské přírody. Ta se nachází na Jižním Uralu, o 2 000 km blíže k Evropě a obrazně také o několik tisíc let blíže k současnosti. Jižní Ural nabízí analogii období od přelomu pleistocénu a holocénu až po začátek holocenního klimatického optima, které se v paleoekologické literatuře označuje jako atlantik.

Fosilní pylové záznamy ukazují, že na konci pleistocénu, asi před 11 700 lety, převládaly v lesích středoevropských nížin a pahorkatin borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a bříza bělokora (*Betula pendula*), v jejichž podrostu se šířila líska. V následujícím teplém období starého až středního holocénu se do těchto lesů rozšířily duby, jilmy, lípy, javory a jasanů, které

vytlačily konkurenčně slabší borovice a břízy. Němečtí palynologové první poloviny 20. stol. zavedli pro tyto lesy označení Eichenmischwald neboli *Quercetum mixtum*, tedy smíšená doubrava. Smíšené doubravy se v palynologické literatuře tradičně považují za dominantní typ vegetace středoevropských nížin a pahorkatin v holocenním klimatickém optimu, avšak

ve světle současných znalostí dynamiky lesů je dosti obtížné představit si přirozený les, ve kterém by světlomilný dub trvale rostl ve společnosti ostatních jmenovaných dřevin. Porosty jilmů, lip, javorů a jasanů totiž vytvářejí poměrně hluboký stín (obr. 1, 2), ve kterém dub není schopen přirozené obnovy. Je tedy otázkou, jak vypadala krajina a lesy, které zanechaly fosilní pylový záznam tradičně interpretovaný jako smíšené doubravy. Výzkumem současných středoevropských lesů odpověď najít nelze, protože po klimatickém optimu smíšené doubravy zanikly vlivem šíření konkurenčně silného buku a později habru. Proto je potřeba podívat se do oblastí, kde se dnes společně vyskytují vůdčí dřeviny smíšených doubrav a zároveň tam chybí buk a habr.

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) dosahuje východní hranice rozšíření v ukrajinských Karpatech a habr obecný (*Carpinus betulus*) na střední Ukrajině. Naproti tomu dub letní (*Quercus robur*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*), javor mléč (*Acer platanoides*), jilm horský (*Ulmus glabra*) a jilm vaz (*U. laevis*) se vyskytují až na západních podhůřích Jižního Uralu, kde z hlavních dřevin smíšených doubrav chybí jen jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), jehož areál končí na Volze. Na východní straně Jižního Uralu se však nacházejí už jen lesy s borovicí lesní, modřínem, břízou bělokora a osikou, tedy s dřevinnou skladbou odpovídající středoevropskému pozdnímu glaciálu. V tomto území tedy můžeme srovnávat lesy analogické středoevropským lesům pozdního glaciálu a raného až středního holocénu, a tím získat představu o možných změnách diverzity, které tehdy proběhly ve střední Evropě.

Již po orientační návštěvě několika lokalit v lesostepní a lesní zóně na podhůří



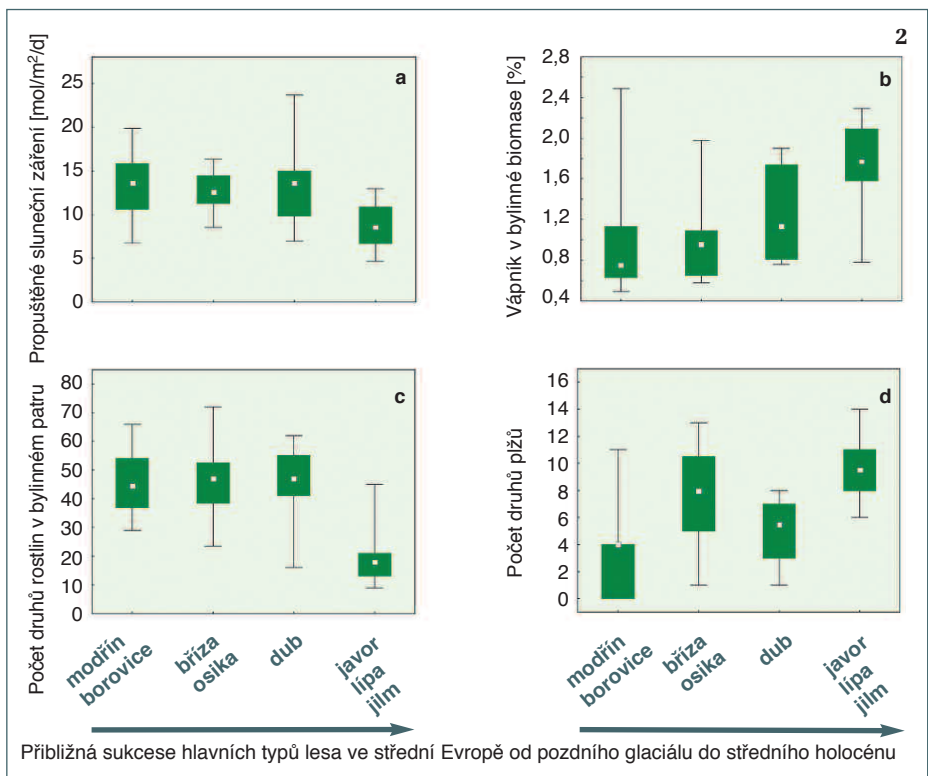


1 Hlavní typy lesa Jižního Uralu jsou analogické střeoevropským lesům pozdního glaciálu a raného holocénu. Modřínové, borové a březové lesy (a, b) odpovídají lesům pozdního glaciálu a samého počátku holocénu. Dubové lesy (c) jsou analogií středoevropských lesů suchých období raného holocénu a na Jižním Uralu se vyskytují na suchých stanovištích na kontaktu se stepí, často na místech ovlivněných požáry, jako na tomto snímku. Stinné lesy s javorem, lípou, jilmem a druhově chudým podrostem mezofilních bylin (d) jsou analogií zonálních lesů střeoevropských nížin a pahorkatin ve středním holocénu. Foto L. Tichý (a, d), Z. Otýpková (b) a S. Kubešová (c)



2 Světlo v podrostu (a) a obsah vápníku v biomase bylinného patra (b) ve srovnání s diverzitou cévnatých rostlin v bylinném patru (c) a plžů (d) na plochách 100 m<sup>2</sup> ve čtyřech hlavních typech jihouralských lesů. Jednotlivé typy lesů zleva doprava přibližně odpovídají střídání hlavních typů lesů ve střední Evropě mezi pozdním glaciálem a středním holocénum. Menší dostupnost světla ve stinných javorových, lipových a jilmových lesích způsobuje ústup mnoha druhů cévnatých rostlin typických pro historicky starší lesy a pokles celkového počtu rostlinných druhů v bylinném patru. Díky živinami bohatému a rychle se rozkládajícímu opadu javoru, jilmu a lípy však v těchto lesích roste dostupnost vápníku i dalších živin a tím i diverzita společenstev plžů (velký rozptyl počtu druhů plžů v březových a osikových lesích je patrně způsoben variabilní vlhkostí těchto stanovišť). Upraveno podle M. Chytrého a kol. (2010) a M. Horsáka a kol. (2010)

Jižního Uralu je zřejmé, že smíšené porosty dubu s lípou, javorem a jilmem se nacházejí pouze tam, kde byly lesy v minulosti hospodářsky ovlivňovány nebo narušeny požárem. Častá je situace, kdy v rozsáhlejších lesních celcích nenarušených hospodařením zcela převládá lípa, javor nebo jilm, ale na jejich okrajích, na přechodu ke stepi, se vyskytuje úzký pás lesa s převahou dubu. Tyto lesní okraje místy nesou známky poškození požáry (obr. 1c), které v této oblasti většinou vznikají při suchých bouřích ve stepi. Blesky, které nejsou do-



provázeny deštěm, snadno zapálí proschlý stepní trávník, kterým se požár šíří až k lesnímu okraji. Na těchto světlých a suchých místech se dub obnovuje snáze než lípa, jilm nebo javor. Při absenci požárů a jiného narušování však tyto dřeviny zmlazují v podrostu dubového lesa a když staré duby přirozeně odumrou, jsou zcela nahrazeny stinnými lipovými, javorovými nebo jilmovými lesy. Rozsáhlé porosty přirozených doubrav se vyskytují pouze na suchých stanovištích výslunných jižních svahů a v sušších oblastech na jihu lesostepní zóny. Tato pozorování naznačují, že tzv. smíšené doubravy starého a středního holocénu patrně nebyly tvořeny smíšenými porosty dubu a dalších dřevin, nýbrž krajinnou mozaikou světlých doubrav a stinných lesů s dominancí ostatních druhů stromů.

Nejen skladba dřevin, ale i společenstva lesních plžů Jižního Uralu ukázala až pozoruhodnou shodu s fosilními nálezy ze starého holocénu střední Evropy. V mnohém naznačovala ještě věrnější analogii, než jsme pozorovali na ruském Altaji pro vrcholný glaciál. Shodně s fosilními záznamy ze starého holocénu, které jsou ve střední Evropě detailně prostudovány díky Vojevu Ložkovi, je současná malakofauna Jižního Uralu druhově chudá, a to jak na jednotlivých lokalitách, tak v celkovém souboru druhů zaznamenaných na všech studovaných plochách. To je v příkrém kontrastu s výskytem vápnitých, vlhkých a vesměs nenarušených lesů, tedy stanovišť pro suchozemské plže velmi příznivých. Na nejbohatší lokalitě jsme našli pouze 14 druhů plžů, což je v průměru o polovinu méně, než lze na podobném stanovišti běžně zaznamenat v současné střední Evropě.

Chudá fauna plžů na Jižním Uralu zahrnuje pouze druhy se širokými, holarktickými nebo palearktickými, areály, které mají také širokou ekologickou valenci. Některé z těchto druhů mohly v oblasti přežít dobu ledovou, jiné se sem mohly rozšířit až v poledové době díky dobrému přízvisobení k pasivnímu šíření. Klimaticky náročné druhy ze vzdálených jihoevropských refugií se však na Jižní Ural zatím nerozšířily, především kvůli svým omezeným migračním schopnostem a neprostupnosti okolních bezlesých oblastí pro náročné lesní druhy. Překvapivé byly také druhové kombinace nacházené v jihouralských společenstvech plžů, které jsou v naší současné malakofauně jen těžko představitelné. Především jde o společný výskyt stepního plže trojzubky stepní (*Chondrula tridens*; obr. 3) a horské vrásenky pomezní (*Discus ruderatus*, obr. 4). Ty se dnes ve střední Evropě na stejných stanovištích vůbec nepotkávají, ale jejich společný výskyt je znám z fosilních nálezů v sedimentech starého holocénu. Velmi hojná je v podhůří Jižního Uralu zmíněná vrásenka, která se zde běžně vyskytuje v nížinných a teplých lesích a nivách nížinných řek. Opět nepředstavitelný jev z perspektivy současné stredo-evropské malakofauny, ve které je tento druh vázán na horské oblasti. V nižších nadmořských výškách se u nás vrásenka, česky zcela nevhodně pojmenovaná jako pomezní, vyskytuje jen na reliktních lokalitách se specifickým mikro-



klimatem, jako jsou podchlazené droliny Českého středohoří nebo úpatí Ledových slují v Národním parku Podyjí. Ve fosilním záznamu je však právě tento plž vůdčím druhem starého holocénu. Několik dalších druhů se na Jižním Uralu vyskytovalo v mnohem širším spektru stanovišť, než obsazují dnes ve střední Evropě, což opět odpovídá fosilním záznamům.

Velmi zajímavým poznatkem ze studia uralské analogie je, že šíření širokolistých teplomilných dřevin (lípy, javoru a jilmu) ve starém holocenu mohlo mít zásadní dopad na diverzitu rostlinných i měkkýších společenstev, ačkoli vzájemně protichůdný. Modřínové, borové, březové a osikové lesy, které odpovídají stredo-evropským lesům na sklonku pleistocénu, mají v podhůřích Jižního Uralu velmi bohaté bylinné patro zpravidla se 40–50 druhy cévnatých rostlin (obr. 2). Podobně druhově bohaté jsou i lesy dubové, avšak lesy lipové, javorové a jilmové mají obvykle jen 10–20 druhů rostlin v bylinném patře. Měření světla v podrostu ukázalo, že hlavním důvodem menší druhové diverzity těchto lesů je s největší pravděpodobností hustší stromové patro a zástin, který znemožňuje výskyt světlomilných druhů charakteristických pro ostatní typy jihouralských lesů. Počet lesních druhů adaptovaných na silnější zástin je v lesostepní krajině dosti omezený, a proto jsou stinné lesy druhově chudé. Toto pozorování nám může pomoci interpretovat změny stredo-evropské vegetace v první polovině holocénu. Pozdně glaciální a raně holocenní borové, březové a osikové lesy měly patrně velmi bohaté bylinné patro s druhy lesními, lučními a stepními. Se šířením lípy, javoru, jilmu a jasanu však došlo k zapojení stromového patra a ústupu světlomilných druhů. Druhově bohaté bylinné patro se zachovalo jen v některých lesích, které se udržovaly prosvětlené díky lesní pastvě a dalším hospodářským zásahům, např. v mochnových doubravách asociace *Potentillo albae-Quercetum*. Po ukončení tradičního hospodaření však lze i v těchto lesích dnes pozorovat šíření stinných dřevin a ústup mnoha druhů bylinného patra.

Na rozdíl od rostlin se nejméně druhů plžů na Jižním Uralu nachází v borových a modřínových lesích, více v lesích listnatých a vůbec nejvíce v lesích s dominancí

3 Jeden z mála našich stepních plžů – trojzubka stepní (*Chondrula tridens*). Ve střední Evropě byl tento plž typický pro parkovitou krajinu starého holocénu. Vlivem zarůstání stepních lokalit v posledních desetiletích bohužel z naší krajiny mizí. Na Jižním Uralu byl kromě početných stepních populací zcela nečekaně zjištěn také ve stinných lipových lesích. Výška ulity je okolo 10 mm.

4 Vrásenka pomezní (*Discus ruderatus*) je v současnosti jeden z mála našich plžů vázaných na horské oblasti, kde žije zcela běžně pod kůrou stromů. Reliktní výskyt v nižších a teplejších polohách je podmíněn specifickým mezoklimatem, které nabízejí pouze podchlazené droliny Českého středohoří nebo Ledové sluje v NP Podyjí. Zde představuje relikv z přelomu pleistocénu a holocénu, kdy se tento druh vyskytoval hojně i v nižších polohách. Šířka ulity je přibližně 7 mm. Snímky M. Horsáka

lípy, javoru a jilmu. Poslední tři jmenované dřeviny obsahují v listech vápník v biologicky snadno dostupné citrátové formě, zatímco bříza, osika a dub jej obsahují v obtížně rozpustné šfavelanové formě. V lipovo-javorovo-jilmových lesích je proto vápník z listového opadu dobře dostupný plžům, kteří jej potřebují pro tvorbu ulit. Listový opad se velmi rychle rozkládá, jak můžeme pozorovat i v naší přírodě, a představuje tak významný potravní zdroj. Je tedy pravděpodobné, že výrazný nárůst diverzity společenstev stredo-evropských lesních plžů v první polovině holocénu, doložený ve fosilním záznamu, byl urychlen šířením lípy, javoru, jilmu a také jasanu, který rovněž obsahuje citrátový vápník. Dobrá dostupnost vápníku v těchto lesích mohla pozitivně ovlivnit aktivitu různých půdních dekompozitorů, což vedlo k rychlejšímu obratu živin a patrně i k nárůstu diverzity dalších skupin půdních bezobratlých.

Na výzkumu přírody Jižního Uralu se spolu s autory článku podíleli E. Baisheva, J. Danihelka, M. Kočí, S. Kubešová, Z. Lososová, V. Martynenko, Z. Otýpková a L. Tichý. Výzkum byl umožněn díky finanční podpoře GA Akademie věd ČR (IAA6163303) a MŠMT ČR (MSM0021622416).