# Nelesní vegetace české nížiny: reliktní původ a kulturní transformace

## Non-forest vegetation of Bohemian Basin: relict origin and anthropogenic transformation

Petr P o k o r n ý [1)], Jiří S á d l o [2)], Milan C h y t r ý [3)], Lucie J u ř i č k o v á [4)], Jan N o v á k [5)] & Vojen L o ž e k [1)]

[1)] *Centrum pro teoretická studia, Univerzita Karlova v Praze, Jilská 1, 110 00 Praha 1; e-mail: pokorny@cts.cuni.cz*
[2)] *Botanický ústav, Akademie věd ČR, Průhonice; e-mail: sadlo@ibot.cas.cz*
[3)] *Ústav botaniky a zoologie, Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity, Kotlářská 2, 611 37 Brno; e-mail: chytry@sci.muni.cz*
[4)] *Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze; e-mail: lucie.jurickova@natur.cuni.cz*
[5)] *Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice; e-mail: prourou@gmail.com*

## Abstract

A fundamental question for the biogeographical interpretation of central European lowlands is whether the Early Holocene steppe and its biota survived the period of maximum afforestation in the mid-Holocene. So far, our knowledge was limited by the lack of fossil pollen records from dry lowland areas. The scarce analyses of fossil pollen and the more common analyses of molluscs from sedimentary series led to the contrasting interpretations of closed-forest landscape (pollen data) and partly open landscape (mollusc data) in the mid-Holocene. We performed parallel analyses of pollen and molluscs from sedimentary sequences in the dry lowland area along the lower Ohře river in northern Bohemia (Zahájí and Suchý potok). Both analyses provide strong support for the hypothesis of continuous local occurrence of steppe grasslands throughout the Holocene. At the beginning of the Neolithic period this area was probably covered by forest-steppe with pine and birch woodlands supporting many light-demanding species which later found their habitat in secondary grasslands. These secondary grasslands have been developed from ca. 5000 yrs BP due to anthropogenic deforestation and grazing by domestic livestock. For the first time both pollen and mollusc data provide consistent evidence that these grasslands and their biota, although supported and maintained by humans, are a direct continuation of Late Pleistocene and Early Holocene natural steppes.

K e y w o r d s : cultural steppe, habitat dynamics, Holocene refugia, molluscs, pollen analysis, relicts, steppe

N o m e n k l a t u r a : Kubát (2002) – cévnaté rostliny, Beug (2004) – pyl , Horsák et al. (2013) – měkkýši

## Úvod

Stepi a lesostepi se v severní polovině Eurasie vyskytovaly v chladných obdobích pleistocénu, podporovány suchým a chladným klimatem a s tím souvisejícím širokým rozšířením vápnitých půd (Frenzel 1964, 1987, Lang 1994). Není pochyb, že dnešní zonální stepi od Ukrajiny po Mongolsko a severní Čínu jsou jejich přímým pokračováním. Pleistocenní step pokrývala i velkou část střední Evropy (Kuneš et al. 2008a, Magyari et al. 2014), při pozdějším zmírnění klimatu však ustupovala šířícímu se lesu. V širší střední Evropě dnes nacházíme exklávy s vegetací stepního rázu od Německa a Česka po Centrální Alpy a Panonskou pánev (Chytrý et al. 2007, Chytrý 2012). V těchto územích však historická návaznost pleistocenních stepí a dnešní kulturní krajiny není zdaleka samozřejmá. Problematika jejího přetrvání je předmětem tohoto článku, který prezentuje výsledky nedávno publikované v mezinárodním tisku (Pokorný et al. 2015) v podobě přepracované pro čtenáře se znalostí české přírody a národního kontextu jejího výzkumu.

### Stepní otázka

Před více než stoletím formuloval německý geograf Robert Gradmann hypotézu, podle níž historickým jádrem středoevropské kulturní krajiny jsou tzv. starosídlení oblasti, osídlené zemědělci už od začátku mladší doby kamenné (neolitu). Tyto nížinné oblasti byly ke kolonizaci zvlášť příhodné, protože v klíčové době počátku zemědělství nebyly pokryty lesem, ale vegetací stepního rázu (Gradmann 1906, 1933). Tato tzv. *Steppenheidetheorie*, kterou v českých zemích známe jako *stepní otázku*, se stala ústřední koncepcí sídelní archeologie a brzy přesáhla do mnoha dalších oborů, zejména do paleoekologie, vegetační ekologie, biogeografie, kvartérní geologie a pedologie.

Ke starším podobám této diskuse se zde nechceme vracet, protože byly příliš ovlivněny dobovým nedostatkem relevantních znalostí a zejména nedostatkem paleoekologických dat z klíčových nížinných oblastí. V současném stavu diskuse už ani nemá smysl oživovat původní formulaci Gradmannovy hypotézy. Hledání historického vztahu lesa, stepi a prvních zemědělských kultur je totiž z dnešního hlediska jen jednou z dílčích otázek mnohem širšího problému.

Dnes se pozornost obrací spíš k celému vývoji nížin střední Evropy v době holocenního lesního optima, tj. v mladším boreálu a atlantiku (*sensu* Firbas 1949). Tento vývoj lze chápat jako krizi otevřené krajiny, v jejímž průběhu se střetly dva protichůdné trendy. Expanze stinného lesa dočasně omezila přetrvání otevřených biotopů a půd citlivých na degradaci lesním porostem a ohrozila přežití populací světlomilných druhů od stepních až po mokřadní. Opačně působily antropogenní vlivy, které bezlesí udržely nebo obnovily, a vyústily ve vznik neolitické kulturní krajiny.

Ústup bezlesí byl nutně provázen vymíráním populací světlomilných druhů a změnou původních půd. Jeho pozdější šíření způsobené lidskou činností nebylo pouhou obnovou

původního stavu, ale přineslo nové kvality – objevily se nové druhy a změnily se stanovištní poměry. V terminologii populační a evoluční biologie tomuto omezení možnosti přežít odpovídá často používaná metafora *bottleneck* – hrdlo láhve. Základní otázka zní, jak silný byl efekt hrdla láhve v historii středoevropského nížinného bezlesí. Jinými slovy, spor se vede o to, zda bylo toto pomyslné hrdlo spíše krátké a široké (kulturní krajina na široce rozšířené původní bezlesí hladce navázala), anebo dlouhé a úzké, případně zcela uzavřené (původní bezlesí zaniklo a dnešní otevřená kulturní krajina s ním historicky souvisí jen málo).

## Role lesa v nížinách střední Evropy během lesního optima holocénu

Ve středoevropské vegetaci raného holocénu dominovaly trávníky odpovídající biomu stepi a rovněž březové a borové lesy (Lang 1994) odpovídající zčásti biomu boreálních tajgových lesů, ale také lesům hemiboreálním až temperátním kontinentálním. Tato vegetace začala poměrně záhy ustupovat silně se šířícím temperátním opadavým lesům. V nížinách se postupně vyvíjely smíšené doubravy, tj. vegetace s duby a silným zastoupením širokolistých, na živiny náročných a konkurenčně silných stromů (*Acer*, *Fraxinus*, *Tilia* a *Ulmus*; Pokorný 2004). Tyto stinné lesy nedovolily přežít velké části dosud hojných světlomilných druhů. V mokřadech měla podobný důsledek expanze olše (*Alnus glutinosa*). V té době již v nížinách působili mezolitičtí lovci a sběrači a posléze se objevili první zemědělci, kteří svou činností omezovali postup lesa, obnovovali bezlesí a vytvořili kulturní krajinu trvající dodnes.

Tento základní scénář dějů během středoholocenní krize otevřené krajiny je, alespoň pro velkou část střední Evropy, vcelku nezpochybnitelný a je všeobecně sdílen. Jeho další detaily a zejména kvantitativní rysy jsou však již méně jisté, ale právě ony mají pro hodnocení této krize rozhodující význam.

V dosavadní diskusi často zazníval názor, že šířící se les nutně převládl a dlouho extrémně omezoval bezlesí. Argumenty se zdály být pádné. Předně se zdůrazňoval vliv tehdejšího prokazatelně vlhkého podnebí, které podpořilo šíření stinného lesa. Zvlášť v oceanicky ovlivněných Čechách a Německu toto klima trvalo několik století před příchodem zemědělství (přehledně viz např. Poschlod et al. 2009, Hein 2010, Hejcman et al. 2013). Rovněž pyloanalytické studie středoholocenních sedimentů podporují představu krajní převahy lesa před příchodem zemědělství a historickou kontinuitu větších ploch stepních trávníků mimo extrémní stanoviště, jako jsou skalní výchozy, spíše popírají (Rybníčková & Rybníček 1972, Krippel 1982, Litt 1992, Lang 1994, Rybníček & Rybníčková 1994). Přesvědčivě působí i analogizace pravěkých procesů s dneškem. Dnešní lesy snadno kolonizují většinu krajiny kromě skal a mokřadů. Na počátku expanze jim předchází stadium konkurenčně velmi silných křovin, které nedovolí přežití většiny místních populací světlomilných druhů. Po narušení se nejprve mění v paseková stadia nesnadno

ustupující trávníkům a k dalšímu udržení bezlesí je nutná často opakovaná seč nebo pastva, případně i vytínání mladých dřevin. Může být ovšem sporné, zda pravěká sídla (zejména mezolitická a neolitická) byla natolik stabilní a prosperující, aby mohly takto udržované otevřené enklávy existovat trvale.

Naproti tomu argumenty pro podporu přetrvání bezlesí se ve srovnání s uvedenou argumentací zdají slabé a založené na dílčích pozorováních, spekulacích a vzdálených analogiích. Často se odvolávají na to, že o pravěké krajině vše nevíme a dosavadní interpretace mohly chybovat. Nepřinášejí však konkrétní argumenty. Diskutovala se role velkých býložravců v lesích (Vera 2000, ale viz i opačný názor, Sandom et al. 2014) a mezolitických lovců a sběračů (Kuneš et al. 2008b). Podle recentních analogií byl formulován také model převážně pastevní kolonizace stinného lesa s velmi pomalým postupem odlesnění (Dreslerová & Sádlo 2000, Poschlod 2015). Všechny úvahy ale ztěžuje to, že o struktuře a dynamice kulturní krajiny během pravěku dosud nevíme mnoho. Ačkoli hustota časně neolitického osídlení je již alespoň zhruba známá (Pavlů 2007), zatím nevíme s jistotou, jakou podobu a rozsah měly zemědělské enklávy. Nevíme ani, jak dlouho jednotlivé enklávy trvaly a zda jejich lokální kolonizace spíše navazovaly, anebo byly odděleny fázemi zarůstání mlázím či křovinami.

Sporný je i vliv klimatu. Dlouho byl střední holocén (druhá polovina boreálu a atlantik; k tomuto vymezení viz Walker et al. 2012) pokládán za teplé a velmi vlhké období, což lze dokumentovat například zvýšeným karbonátovým metabolismem doprovázeným sedimentací pěnovců na prameništích a pěnitců v jeskynních vchodech. Dosud však není jasné, jaké bylo rozložení srážek během roku. Pokud by se např. při celkově vlhkém klimatu opakovala výrazně suchá a teplá jara a léta, mohly stepi dlouhodobě existovat v sousedství uzavřených listnatých lesů, jak je tomu dnes v některých částech Balkánu. O postupu lesa mohly rozhodovat i občasné klimatické extrémy a další okolnosti, které dosud neumíme historicky doložit. Například semenáče některých dřevin jsou sice za současného klimatu schopny odolat letnímu suchu, ale v bezlesí hynou.

Rozpory mohou být také v interpretacích výsledků pylových analýz. Pozorovanou převahu lesa je třeba vyložit s ohledem na omezené taxonomické a prostorové rozlišení a silné nadhodnocení většiny dřevin v pylových diagramech. Jak ukázal pomocí simulačního modelu Sugita et al. (1999), tradičně používaný indikátor bezlesí, poměr AP/NAP (podíl počtu pylových zrn dřevin a bylin), indikuje lesnatost či otevřenost krajiny jen velmi přibližně, protože větrosprašné stromy, jako jsou borovice a bříza, mají mnohem větší pylovou produkci než většina ostatních dřevin a zejména než bylinné druhy otevřených trávníků.

Další potíž spočívá ve vzácnosti sedimentů vhodných pro pylovou analýzu v oblastech relevantních k řešení „stepní otázky“. K tomu účelu se nejlépe hodí kyselé rašeliny a jezera. V suchých středoevropských nížinách se stepní vegetací však běžněji nacházíme jen vápnité slatinné akumulace, v nichž se pyl většinou nezachovává. Cenná paleoekologická svědectví o těchto oblastech naopak přináší paleomalakologie, schopná analyzovat lokali-

ty ve vápnitém prostředí a zachytit i malé plochy nelesních biotopů v lesnaté krajině (Ložek 1964).

Hypotézu holocenní kontinuity stepních trávníků podporuje podobnost jejich druhového složení s východoevropskou zonální stepí a lesostepí. Lze namítnout, že je to pouze výsledek pozdějších člověkem podmíněných migrací z evropského jihu a východu, možná až středověkých. Takové případy pravděpodobně nastat mohly (Poschlod 2015), ale je velice těžké to prokázat fragmentárními fosilními daty. Nemůžeme ovšem zcela vyloučit možnost, že některé stepní druhy mohly v malých populacích přežít střední holocén na strmých, vždy nezalesněných skalách a teprve později se rozšířit na pastviny. Tím však nelze vysvětlit výskyt mnoha světlomilných druhů typických pro hluboké stepní půdy.

Představu zániku bezlesí pod silnou převahou lesa tedy nelze bez konkrétních historických (paleoekologických) dat zavrhnout. Přinejmenším v některých lokalitách nebo celých regionech je pravděpodobné, že z biotopů otevřené krajiny přetrvaly po expanzi lesa jen silně fragmentované ostrůvky primárního bezlesí a k šíření otevřené krajiny došlo až po několika staletích v podobě druhotného antropogenního bezlesí. V extrému by podle této představy byla kulturní step vývojově velmi mladou vegetací s velkou převahou druhů zavlečených či samovolně rozšířených.

Náš výzkum však ukázal zcela jiný vývoj s odlišnými historicko-ekologickými důsledky, a to v území vysoce reprezentativním z hlediska řešené problematiky. Je založen na vyhodnocení výsledků dvou nezávislých metod, pylové a paleomalakologické analýzy, a podpořen výsledky orientačních sedimentologických a antrakologických analýz.

## Materiál a metody

Dva zkoumané sedimentární záznamy, z lokalit Zahájí a Suchý potok (viz níže), leží v dolním Poohří, nejteplejší a nejvíc kontinentální části České kotliny, v téměř totožné nadmořské výšce. Dělí je vzdálenost 13 km a jsou odděleny řekou Ohří. Celé území je charakteristické plošnou převahou černozemí na spraších pokrývajících měkké, většinou vápnité křídové sedimenty. Zkoumané území, včetně nejbližšího okolí obou lokalit, bylo hustě a nepřetržitě osídleno přinejmenším od neolitu (Kuna 1998, Pavlů 2007).

### Pylový profil a jeho analýza

Lokalita Zahájí (50°22'44"N, 14°07'04"E, 200 m n. m.; obr. 1) leží v údolí Podbradeckého potoka v Dolním Poohří, zhruba 2,5 km JV od Kostelce nad Ohří. Dno mělkého, částečně zalesněného údolí vyplňuje souvrství slatiny a organických jílů kryté vzrostlou olšinou a vlhkou údolní jaseninou.

Studovaný profil tvoří silná vrstva organického sedimentu, v některých polohách s hlinitou příměsí. Slatina vznikla v okolí artéských pramenů, jejichž existence je dána polohou na mohutném Oháreckém zlomu. Příčinou výborného zachování pylu v celém profilu

Obr. 1. – Letecký snímek údolí Podbradeckého potoka v úseku, kde byl odebrán pyloanalytický profil (na dně údolí zhruba uprostřed snímku). Foto: P. Pokorný.
Fig. 1. – Aerial view of the Podbradecký Brook valley with the site sampled for pollen analyses (in the middle of the photograph, situated on the valley bottom). Photo: P. Pokorný.

je velmi nízké pH a obsah železito-hlinitého kamence $K_2Fe_5(Fe, Al)_4(SO_4)_{12} . 32–36 H_2O$, který brání biodegradaci (Pokorný et al. 2010). Výskyt této sloučeniny (vynášené pravděpodobně z permokarbonského podloží stále aktivními prameny) je také příčinou existence výjimečně silné vrstvy slatiny bez zachytitelných sedimentačních hiátů, která poskytla pro suchou nížinu zcela unikátní pylový záznam.

Profil byl odebrán pístovým vrtákem o průměru 50 mm. Na místě byl proveden litologický popis. Jednotlivé vzorky byly laboratorně zpracovány standardní metodou acetolýzy (Moore et al. 1991). Sediment obsahující minerální částice byl předtím zpracován studenou koncentrovanou (35%) kyselinou fluorovodíkovou (HF) po dobu 24 h. Extrahované mikrofosilie byly obarveny 0,3% safraninem a uchovány ve vodném roztoku glycerolu (1:1). V každém vzorku bylo počítáno nejméně 700 (ale obvykle přes 1000) pylových zrn. Pylový materiál byl určován podle standardních klíčů (Beug 2004, Faegri & Iversen 1989, Moore et al. 1991) a srovnávací pylové sbírky. Pylová taxonomie a nomenklatura byla upravena podle České kvartérní pylové databáze – PALYCZ (Kuneš et al. 2009).

Obr. 2. – Lokalita Suchý potok v místě odběru paleomalakologického profilu. Foto: P. Pokorný.
Fig. 2. – Suchý potok, location of a sediment sample taken for mollusc analyses. Photo: P. Pokorný.

Procentuální hodnoty pylového diagramu byly počítány na základě celkového počtu pylových zrn (AP+NAP=100 %), byly však vyloučeny taxony vodních a bahenních rostlin kvůli jejich lokální indikační hodnotě a nebezpečí lokální nadprodukce. Pylový diagram (obr. 3) byl sestaven pomocí programu TILIA (E. C. Grimm, Springfield, IL, USA). Lokální pyloanalytické zóny (LPAZ = Local Pollen-Analytical Zones) byly rozlišeny expertním odhadem na základě prezence a abundance jednotlivých taxonů.

V pylovém profilu byly orientačně analyzovány také čtyři vzorky uhlíků a čerstvých dřev z hloubek 820, 810, 770 a 600 cm. Jednotlivé uhlíky byly lámány a na příčném lomu prohlíženy stereomikroskopem při zvětšení 40×. Dále byl na plastelíně pomocí žiletky vytvořen podélný a tangenciální řez, který byl prohlížen mikroskopem při zvětšení do 250×. Nalezené anatomické struktury byly porovnávány se snímky v mikroskopickém atlasu dřev (Schweingruber 1978) a s referenční sbírkou.

## Malakologický profil a jeho analýza

Lokalita Suchý potok (50°24'51"N, 13°56'15"E, ca 180 m n. m.; obr. 2) leží v mělkém bezlesém údolí v hlinité nivě malého potoka jižně od obce Vojnice. Profil byl odebrán ruč-

ním vrtákem. Tato metoda odběru bývá méně vhodná než standardní odběr z výkopu (Ložek 1964), hlavně kvůli menšímu množství získaného materiálu. V tomto případě však velké množství ulit v sedimentu umožňuje kontinuální pohled na vývoj místní měkkýší fauny a odrážejí i změny prostředí v okolní krajině. Vzhledem k výbornému zachování ulit není redepozice ze starších sedimentů pravděpodobná.

Ulity měkkýšů byly ze sedimentu izolovány kombinací plavení a prosévání. Každý vzorek byl rozplaven ve vodě, případně i s přidaným peroxidem vodíku. Ulity a jejich fragmenty vyplavené ze sedimentu do vody byly opakovaně slity přes síto s půlmilimetrovými otvory a usušeny. Zbytek sedimentu byl usušen a pak vytříděn na sítech do několika velikostních frakcí, z nichž pak byly ručně separovány zbytky ulit. Ulity byly určovány pod preparačním mikroskopem.

## Výsledky

Pylový diagram (obr. 3) a diagram měkkýší fauny (obr. 4) ukazují výběr druhů důležitých pro zkoumání změn krajiny ve středním holocénu. Absolutní chronologie obou profilů byla stanovena radiokarbonovým datováním (obr. 3 a 4).

### P y l o v ý  z á z n a m

Pylový záznam profilu Zahájí (obr. 3) souvisle pokrývá období posledních zhruba 9000 let. Bylo v něm rozlišeno devět biostratigrafických zón (LPAZ). Následuje jejich popis orientovaný na řešení stepní otázky.

**LPAZ Z1a.** *Pinus sylvestris*-typ kolísá mezi 30 a 80 %. Kolísavé je i zastoupení listnatých dřevin, z nichž nejhojnější jsou *Corylus avellana*, *Quercus*, *Ulmus* and *Tilia*. Podíl břízy (*Betula* sect. *Albae*) je nízký. Světlomilný jalovec (*Juniperus*) zde dosahuje svého absolutního maxima. Z bylin dominují indikátory stepí (*Artemisia*) a otevřené krajiny (*Gramineae*, *Thalictrum* apod.). Zvýšená křivka mikroskopických uhlíkových částic indikuje časté požáry. Horní hranice zóny je vymezena poklesem zastoupení *Pinus sylvestris*-typ za současného zvýšení podílu pylového typu *Betula alba* a absolutního maxima křivky *Corylus avellana* – dřeviny, jejíž kvetení závisí na dostatečném přístupu ke světlu (Ellenberg 1988, Vera 2000).

**LPAZ Z1b.** Ve vztahu k řešeným otázkám zasluhuje pozornost 95 % podíl dřevin v celkové pylové sumě terestrických taxonů. Jde o absolutní maximum v celém pylovém diagra-

Obr. 3. – Procentický pylový diagram z lokality Zahájí. Zobrazeny jsou pouze vybrané taxony. Bílá pole litologického sloupce vyznačují čistou slatinu bez alochtonních příměsí.
Fig. 3. – Percentage pollen diagram from the site of Zahájí (only selected taxa shown). In the “lithology” column, open areas indicate organic autochthonous sediment (herbaceous fen peat).

mu. To by na první pohled mohlo naznačovat vysoký stupeň zalesnění. Je však třeba si uvědomit, že k vysoké pylové sumě dřevin přispívají především *Pinus sylvestris*-typ a *Betula alba*-typ, tedy dřeviny s vůbec nejvyšší pylovou produkcí. Oba zmíněné taxony přispívají k pylovým spektrům podílem 40 až 60 %. Mezi bylinami pozorujeme výrazný pokles *Gramineae*, zatímco ostatní taxony zůstávají beze změny nebo jejich podíl mírně klesá (*Artemisia*) – to je ovšem nepochybně způsobeno deformací vzniklou výpočtem relativního (procentuálního) zastoupení. Také nálezy pylu rodu *Pulsatilla* jasně indikují přetrvávající výskyt suchých a světlých stanovišť, které možná přetrvávaly ve světlých borobřezových lesích.

**LPAZ Z1c.** Těsně nad dolní hranicí zóny prudce klesá křivka pylového typu *Pinus sylvestris*. Podíl typu *Betula alba* zůstává vysoký, ale hodnoty silně kolísají (mezi 20 a 60 %). Všechny širokolisté dřeviny (*Corylus avellana*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus excelsior* a *Acer*) a *Picea abies*, přítomné již dříve, dosahují v této zóně absolutního maxima. Platí to zejména o světlomilném dubu (*Quercus*), který skupině širokolistých dřevin výrazně dominuje. V rámci této zóny pozorujeme nejprve pozvolný, nakonec však prudký nástup buku (*Fagus sylvatica*) – v konkurenci o světlo mimořádně silné dřeviny. V kontrastu se všemi zmíněnými indikátory šíření stinného listnatého lesa nepozorujeme pokles indikátorů otevřených ploch, jako je *Artemisia*, *Pulsatilla* a další byliny (NAP); nelesních druhů naopak spíš přibývá a byly zaznamenány první nálezy pylu *Eryngium.* Jednoznačně to lze přičíst nejstaršímu pozorovatelnému lidskému vlivu, zejména pastevnímu (*Calluna vulgaris*, *Plantago media*, *Rumex acetosa*-typ). Nechybí ani první nálezy pylových zrn obilovin (*Triticum*-typ). Relativně pomalá sedimentace v tomto úseku profilu snižuje přesnost extrapolace radiokarbonových dat. Přesto lze konstatovat, že začátek této zóny je zhruba synchronní s počátkem neolitického zemědělství, které do střední Evropy dorazilo v podobě kultury s lineární keramikou. Radiokarbonové datum v klíčové úrovni 648 cm (při dolní hranici zóny) odpovídá po kalibraci rozmezí 7236–6952 kalendářních let před dneškem, tedy úseku krátce po počátku expanze zemědělského osídlení (kolem 7500 kalendářních let před dneškem dle radiokarbonového datování archeologických lokalit; Pavlů 2007).

**LPAZ Z2a.** Lidský vliv v této zóně prudce zesiluje, soudě alespoň podle nárůstu pastevních indikátorů. Pastva domácích zvířat očividně vedla k expanzi sekundárních trávníků a subkontinentálních vřesovišť (viz výrazné maximum křivky *Calluna vulgaris*). Poprvé od začátku sedimentace profilu překračují hodnoty bylin (NAP) 40 % z celkové pylové sumy. Prudce se šíří nová garnitura dřevin (*Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Carpinus betulus*). Synchronnost tohoto jevu s prudkým nárůstem pastevního tlaku může být opatrně interpretována jako jeho důsledek. Pokles výskytu pylu *Tilia*, *Ulmus* a *Fraxinus excelsior* může být výsledkem konkurence nově se šířících dřevin.

**LPAZ Z2b.** Procesy popsané v předchozím odstavci v rámci této zóny vrcholí. Vedle toho pozorujeme kvalitativní posun v povaze lidského vlivu. Indikátor vřesovišť *Calluna vulgaris* je mnohem méně zastoupen, i když pastva musela mít stále větší význam, jak dokládají například křivky *Plantago lanceolata* a *Rumex acetosa*-typ. Velké množství pylu obilovin (*Triticum*-typ, *Secale cereale*) by mohlo indikovat zvýšený význam polního hospodaření. Alternativně může jít o vliv blízkého sídliště, které však (zatím) nebylo archeologicky doloženo. Množství pylových zrn obilovin se do profilu totiž mohlo dostat spláchnutím sídlištního odpadu. Na tuto možnost poukazují dvě skutečnosti: prudké zvýšení výskytu mikroskopických uhlíků a přítomnost obilek prosa přímo ve studovaném profilu v hloubce 430–435 cm. Přímo z nich bylo získáno radiokarbonové datum 3140 ± 40 BP, které po kalibraci (3449–3265 cal. BP) časově odpovídá střední době bronzové.

**LPAZ Z2c.** Tato zóna pokrývá dlouhé a složité období mezi dobou bronzovou a začátkem historické epochy. V jeho průběhu pozorujeme kontinuální, avšak kolísající lidský impakt, který se projevuje fluktuacemi křivek dřevin a samozřejmě i antropogenních indikátorů. Detaily tohoto vývoje jdou mimo rámec našeho článku, ale hlavní trend je jednoznačný: pokračující odlesňování a prohlubující se synantropizace.

**LPAZ Z3a.** Tato přechodová zóna je charakterizována krátkou periodou opuštění, jak ukazuje silné lokální maximum pylového typu *Betula alba*, které je synchronní s poklesem výskytu většiny antropogenních indikátorů. Po ní následoval nový nárůst zemědělského vlivu.

**LPAZ Z3b.** Zóna odpovídající holocennímu maximu lidského působení, které je datováno do vrcholného středověku a novověku. Krajina byla téměř úplně odlesněna a sekundární stepi doznaly největšího rozšíření.

**LPAZ Z4.** Tuto zónu tvoří jediné pylové spektrum, které pochází z mechového polštáře rostoucího na současném povrchu slatiniště (hloubka 0 cm). Spektrum odráží současnou situaci charakterizovanou částečným opuštěním kulturní krajiny a zarůstáním lesem a křovinami.

L i t o l o g i c k ý  z á z n a m

Během vizuální inspekce čerstvě odebraného pylového profilu Zahájí byly rozeznány čtyři litologické jednotky, které jsou vyznačeny v levé části pylového diagramu (obr. 3): (1) slatina s chemickými sraženinami (převážně kamencem železito-hlinitým), ale bez jakékoliv cizorodé příměsi; (2) jíl, v různém stupni zrašelinělý; (3) písek; (4) štěrk.

Střední část profilu mezi 175 a 647 cm je tvořena pouze autochtonní slatinou bez jakékoliv cizorodé příměsi. Nadložní a podložní vrstvy obsahují kolísavé množství cizorodého materiálu bezpochyby erodovaného z povodí.

### Uhlíky a dřevo

Z profilu Zahájí byly orientačně analyzovány čtyři vzorky uhlíků a dřev. Uhlíky z hloubky 820 a 770 cm dokládají přítomnost borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Vzorek z 810 cm zachycuje přítomnost uhlíků břízy (*Betula* sp.). Čerstvá dřeva z hloubky 600 cm dokumentují přítomnost jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*) a ojediněle i vrb (*Salix* spp.).

### Paleomalakologický záznam

Na rozdíl od pylového diagramu jsme v malakologickém diagramu (obr. 4) nepoužili žádnou zonaci. Nalezená sekvence je totiž nebývale jednotvárná: od začátku do konce převažují indikátory otevřených stanovišť. Na první pohled je na nalezené holocenní sukcesi nápadná absence mnoha lesních druhů, které jsou charakteristické pro ostatní dosud známé paleomalakologické záznamy ze střední Evropy (Horáčková et al. 2014). Dokonce chybí řada ekologických generalistů. Výskyt druhu *Discus ruderatus* ve vrstvách 27 a 28 indikuje staroholocenní stáří, které je potvrzeno radiokarbonovým datováním (8348–8192 cal. BP). Nadložní vrstvy bezpochyby představují záznam celého středního a mladého holocénu.

*Fruticicola fruticum*, *Vallonia costata* a *V. pulchella*, druhy indikující polootevřené, mozaikovité prostředí, se vyskytují napříč celým profilem. Stepní druhy *Chondrula tridens* a *Helicopsis striata* jsou rovněž velmi hojné a vyskytují se souvisle. Tyto druhy zřejmě žily na suchých, jižně orientovaných svazích nad údolím. Zvýšený výskyt *Fruticicola fruticum* v nejnižší třetině profilu (ve vrstvách 23–29) a druhu *Euomphalia strigella* v horní třetině (vrstvy 10–15) odráží přítomnost parkovitého prostředí s ostrůvky stromů a keřů.

Horní část záznamu odpovídá období zvýšeného zemědělského tlaku. V této fázi vzrůstá zastoupení stepních indikátorů (*Chondrula tridens* a *Helicopsis striata*) a méně specializovaných druhů otevřených stanovišť (*Vallonia pulchella* a *V. costata*). Zároveň se objevují noví imigranti s těžištěm výskytu v sekundárním bezlesí – *Pupilla muscorum* a *Vertigo pygmaea*. Jmenované nálezy indikují šíření sekundárních stepí. Podle výsledků radiokarbonového datování (vrstva č. 14: 6176–5917 cal. BP) odpovídá tato fáze zóně Z1c pylového diagramu z lokality Zahájí, kde je rovněž doložen počínající vliv zemědělství.

Nejsvrchnější vrstvy 1 až 5 jsou charakterizovány celkovým ochuzením měkkýší fauny, které můžeme připsat progresívně rostoucímu vlivu člověka.

## Diskuse

### Analogizace obou zkoumaných záznamů a jejich obecnější výpovědní hodnota

Nížina středních a severních Čech je jednou z klíčových oblastí pro zkoumání „stepní otázky", protože její recentní biota má výrazně stepní ráz, i když je izolovaná okolním původně lesnatým územím. Dosud však odtud chyběl nepřetržitý fosilní záznam holocenního vývoje vegetace.

Oba profily pocházejí z téhož území a jejich okolí se v hrubých rysech shoduje v reliéfu, horninovém podkladu, půdách i v historii osídlení. V širším okolí obou lokalit převažují hluboké půdy a naopak chybějí rozsáhlejší skalní výchozy a trvalé vodní plochy. Pokud by takové biotopy byly plošně přítomny, tvořily by dlouhodobé útočiště nelesních druhů, jejichž přítomnost v paleozáznamu by pak byla triviální. Do jednoho kilometru kolem lokality Zahájí se vyskytují jen nečetné izolované skalky v měkkém pískovci. Do pěti kilometrů je několik bílých strání s výskytem řady vzácných a disjunktivně rozšířených stepních druhů. Nejbližší velké lokality primárního bezlesí jsou až přes 10 km daleko (písčiny u Klenče, svahy Řípu a strmé opukové stráně nad Labem u Roudnice), takže pravděpodobně neměly vliv na námi studované fosilní záznamy. V okruhu pěti kilometrů kolem Suchého potoka jsou jen další bílé stráně a nízké čedičové vrchy beze skal a několik kilometrů jsou vzdáleny skalnaté vrcholy Hazmburku a dalších vulkanických kopců Českého středohoří. Tato terénní dispozice umožňuje pokládat oba profily za obdobné a zároveň výsledky extrapolovat do dalších území se srovnatelnými podmínkami. Dnešní krajina v okolí profilů má celkem standardní stanovištní i vegetační rysy vlastní nejsušší části české nížiny (tj. Podkrušnohoří, jihozápadnímu cípu Českého středohoří, střednímu a dolnímu Poohří). Nic nenasvědčuje ani existenci nějakých výjimečných jevů širšího plošného rozsahu v minulosti. Domníváme se proto, že popsané dynamice se blížil vývoj vegetace v celé suché části české nížiny; odchylný vývoj lze předpokládat teprve mimo oblast převahy černozemí a černic, např. ve východním Polabí.

Možnost širší extrapolace našich závěrů mimo české nížiny je však problematická kvůli možným rozdílům ve vývoji jednotlivých stepních oblastí. Například moravské nížiny byly vždy v dosahu migračních vlivů z panonské oblasti, ale také z Karpat. Lesní druhy tam migrovaly dřív a podíl listnáčů byl větší. Dočasný nástup lesa tam mohl být po krátké době kompenzován novými imigracemi nelesních druhů.

Detailnější pohled na oba zkoumané profily odhaluje některé odlišnosti s potenciálním významem pro extrapolaci výsledků na regionální úroveň. Zatímco profil Suchý potok leží přímo v jádru Dolnoohárské plošiny, profil Zahájí je lokalizován při hraně zlomového svahu na okraji Řipské tabule v poměrně hluboce zaříznutém údolí (obr. 1), na jehož dně vyvěrají četné artéské prameny. Ve starší polovině holocénu, tedy v době předcházející sedimentaci až deset metrů mocného souvrství slatin a jílů, muselo mít údolí charakter ja-

kési soutěsky. To jistě podmiňovalo mikroklima na jeho svazích i na dně. Větší energie reliéfu v minulosti mohla mít za následek také o něco hojnější výskyt izolovaných pískovcových skalek.

### Březoborová lesostep jako refugium nelesních druhů

Bazální zóny Z1a a Z1b v pylovém diagramu z lokality Zahájí jsou prvním dostatečně podrobným dokladem vývoje vegetace v české nížině na počátku středního holocénu. Zónu Z1a datovanou do boreálu lze vegetačně charakterizovat jako mozaiku řídkých borů a otevřených ploch s hojnými travami, břízou, jalovcem a lískou spolu s dalšími listnatými dřevinami, což dobře odpovídá dosavadním představám o nížinné vegetaci v závěru časného holocénu.

Zóna Z1b zachycuje již vegetaci středního holocénu, ale ještě v době před vznikem neolitické kulturní krajiny. Vyznačuje se kolísavými, ale stále vysokými křivkami pylu *Pinus sylvestris* a *Betula alba*-typ. Ostatní dřeviny, např. *Corylus avellana*, *Quercus*, *Tilia* a *Ulmus* mají nižší frekvenci než v následující zóně Z1c, kdy již přírodu ovlivňovali pravěcí zemědělci. Vysoká a spojitá je i křivka typicky nelesního taxonu *Artemisia*. Prostředí příhodné pro druhy otevřené krajiny indikuje např. přetrvání taxonů *Chenopodiaceae*, *Helianthemum*, *Filipendula*, *Thalictrum*, *Lychnis flos-cuculi*, *Pimpinella major*-typ; ze světlomilných druhů se nově objevují *Muscari*, *Cornus mas*, *Ligustrum*, *Arenaria*, *Pulsatilla*, *Rhinanthus*, *Succisa*, *Teucrium*, *Rumex acetosa*-typ, *Gnaphalium*-typ a *Minuartia*-typ (pozn.: ne všechny jmenované bylinné taxony jsou z úsporných důvodů zobrazeny v pylovém diagramu na obr. 3), mizí však dříve dosti hojný *Juniperus*. Toto pylové spektrum interpretujeme jako vegetaci rázu lesostepi, kde se střídaly celky stinných lesů, světlého březoborového řídkolesa a otevřených mokřadních, lučních i stepních enkláv. V této pestré vegetační mozaice nejspíš převažoval světlý březoborový les (odpovídající jihosibiřským hemiboreálním lesům; viz příspěvek J. Rolečka et al. v tomto sborníku), možná se slabou příměsí nově expandujících širokolistých dřevin.

Březo-borová lesostep dnes v českých zemích nemá přímou vegetační obdobu. Blízké jsou jí zejména bazifilní kontinentální bory (*Festuco-Pinion sylvestris*), dále některé typy teplomilných doubrav, teplomilné lískové křoviny (*Populo tremulae-Coryletum avellanae*) a březové porosty zarůstající opuštěné suché nelesní biotopy na minerálně bohatších půdách. Analogické světlé hemiboreální lesy s hojnými listnatými stromy se dnes vyskytují na úpatí Jižního Uralu (Chytrý et al. 2010) a jejich obdoby bez listnatých dřevin s výjimkou břízy a osiky tvoří svébytný vegetační pás na celé jižní Sibiři (Walter 1974). Podrost těchto lesů je druhově extrémně bohatý (Ermakov et al. 2000, Chytrý et al. 2012), protože v něm spolu s druhy lesními roste početná skupina druhů sdílených s místními suchými, mezofilními i mokřadními trávníky. Ty tvoří v lesním prostředí soustavu enkláv od trvalých (stepi na jižních svazích) po dočasné, v sukcesi částečně zpomalované pastvou zvěře (porostní mezery, plochy po požárech).

Podobnosti rekonstruované druhové skladby staroholocenní lesostepi v Čechách, dnešní hemiboreální vegetace na Jižním Urale a jižní Sibiři a dnešní vegetace otevřené krajiny v Čechách vedou k závěru, že tyto vegetační komplexy jsou si navzájem vývojově příbuzné, takže o nich můžeme uvažovat prostřednictvím analogií jako o jediném historicko-geografickém vegetačním celku.

## Holocenní kontinuita bezlesí: důsledek dynamické vegetační mozaiky

Naše studie dokládá holocenní kontinuitu bezlesí ve zkoumaném regionu pomocí metod paleomalakologie, sedimentologie a pylové analýzy.

Fauna plžů a její holocenní změny se v prezentovaném profilu zásadně liší od typicky středoevropského vývoje známého z klimaticky vlhkých území, pro nějž je příznačný zejména výskyt lesních druhů (Ložek 1982, Juřičková et al. 2014). Ve světle tohoto rozdílu je stálá holocenní přítomnost otevřených suchých biotopů v dolním Poohří zřejmá. Kontinuitu bezlesí zde dokládá dosti jednotvárný průběh paleomalakologického profilu se souvislým výskytem druhů otevřené krajiny a s minimálním zastoupením typicky lesních druhů. Podobnou výpověď podaly i další profily z přilehlých částí Poohří a Českého středohoří (Juřičková et al. 2013a, b). Typický je výskyt druhů *Chondrula tridens* a *Helicopsis striata*, které před vznikem kulturní krajiny žily buď na stepi, nebo možná i ve světlých lesích (Horsák et al. 2010). Naopak druhy dnes vázané na stinné lesy (např. *Cochlodina orthostoma*, *Daudebardia rufa*, *D. brevipes*, *Helicodonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Macrogastra plicatula*, *Petasina unidentata*, *Ruthenica filograna*, *Vitrea diaphana* a *V. subrimata*) byly v celé této oblasti během holocénu vzácné. Kromě vlivu odlesnění a fragmentace lesních celků to může být i důsledek dlouhodobé lesní pastvy a hrabání steliva (Ložek 2007, 2011, Juřičková et al. 2013a, b).

Polootevřená krajina je v klíčovém období starší části středního holocénu (v neolitu a těsně před ním) indikována i sedimentologicky. V profilu Zahájí je v tomto období přítomen podíl hlinitého a písčitého materiálu, který sem splavila voda z okolí. Erozně-depoziční procesy byly a jsou běžné v otevřené nebo polootevřené krajině, ale při převazeuzavřeného lesa by v tomto reliéfu byly zcela výjimečné. To ostatně dokládá další sedimentologický vývoj profilu Zahájí. Po erozně-sedimentačním klidu, který tu trval od neolitu až po raný středověk, došlo na prahu vrcholného středověku k rozsáhlému odlesnění, takže erozní činnost opět poznamenala sedimentaci na dně údolí usazováním jílu z erodovaných sprašových pokryvů. Souvrství usazených jílů dosáhlo v průběhu vrcholného středověku a novověku postupně téměř dvoumetrové mocnosti.

Dosud se zdálo, že se pyloanalytická a malakologická výpověď o vývoji suchých nížin střední Evropy zásadně liší. Zatímco malakologické analýzy jednoznačně podporovaly představu holocénní kontinuity stepního prostředí v suchých oblastech Česka, Slovenska i Německa (Ložek 1982, 2005, 2007, Mania 1995, Juřičková et al. 2013a, b, Horáčková et

al. 2014), pylové analýzy ukazovaly před vznikem kulturní krajiny převahu lesa. Trvalé bezlesí nebylo dosud na základě pylových analýz doloženo (např. Kallis et al. 2003, Litt 1992, Rybníčková & Rybníček 1996). Holocenní kontinuita stepních trávníků byla již dříve potvrzena v maďarském Potisí (Magyari et al. 2010), které se však od našich poměrů dosti liší – má teplejší klima, migračně je otevřené jihovýchodoevropským stepím a na rozdíl od vnitřních Čech zde v časném a středním holocénu dominovala líska.

Naše nová data z dolního Poohří dosavadní protikladné interpretace smiřují. Březoborová lesostep zde byla spojovacím článkem mezi rozsáhlým bezlesím raného holocénu a pozdější kulturní krajinou. Světlomilné druhy zde mohly úspěšně přežívat jak ve světlých lesích, tak v otevřených travnatých enklávách.

Naše studie dále přináší první pyloanalytický doklad středoholocenního přetrvání stepní vegetace v podobě mozaikovitého výskytu řídkých borobřezových lesů a otevřených trávníků. Jak ukazuje pylový diagram, tato vegetace převládala až do počátku neolitu, kdy první zemědělci přišli zároveň s vrcholící expanzí širokolistých stromů a šířením stinného lesa. Dosud předpokládané silné potlačení stepní vegetace zapojeným listnatým lesem bylo tedy v suchých nížinách severních Čech mnohem méně drastické – na její přežívání v mozaikovité lesostepi přímo navázalo přežívání v pravěké kulturní krajině.

## Kulturní krajina nížin jako transformovaný relikt lesostepi

Mnoho druhů sibiřských březo-borových lesů je zároveň běžnou součástí dnešní travinné vegetace východní i střední Evropy (Chytrý et al. 2012). Zároveň není pádnější důvod se domnívat, že by podstatnou složkou skladby dnešních nížinných luk, mokřadů a suchých trávníků v Čechách byly druhy, které se sem rozšířily teprve během vývoje kulturní krajiny. Kontinuální bezlesí nasvědčuje tomu, že jsou to spíše relikty.

Domníváme se, že žádný relikt na úrovni společestev, ekosystémů a krajiny není úplnou konzervací výchozího stavu, ale vždy nese určitý vliv svých modernějších změn v podobě mizení původních součástí a šíření inovací. Nelze tedy jednoduše dělit součásti dnešní krajiny na reliktní a moderní a jejich možný reliktní statut nelze diskvalifikovat jen proto, že jsme odhalili nějakou změnu oproti výchozímu historickému stavu, anebo proto, že onen výchozí stav nedokážeme plně rekonstruovat a doložit jeho totožnost s dnešním. Je třeba posoudit, které vlastnosti zůstaly dobře zachovány a které se změnily. Za relikt vegetace před počátkem zemědělské kolonizace lze pokládat i velkou část typů vegetace nížinného bezlesí.

Podobným způsobem, totiž jako reliktní přetrvání, lze vysvětlit historii středoevropských černozemí a černic, jejichž výskyt je vázán právě na oblasti stepní vegetace. Většinou jsou interpretovány jako zonální stepní půdy vzniklé už před lesní expanzí a historická kontinuita bezlesí je pak pokládána za nutnou podmínku jejich přetrvání (Ložek 1973). Někteří středoevropští autoři (např. Eckmeier et al. 2007, Vysloužilová et al. 2014) však ukazují, že tyto půdy mohly během holocénu přetrvat i nepříliš dlouhé období zalesnění.

Naše zjištění oba názory sbližují. Přetrvání, nebo dokonce tvorba černých půd pod souvislým lesem jsou stěží představitelné. Půda by nevratně degradovala, zvlášť kdyby panovalo vlhké klima a převažovaly dřeviny náročné na živiny. Zato polootevřená lesostepní krajina se světlými lesy, v neolitu nahrazená otevřenou kulturní krajinou, mohla být vhodným prostředím pro tvorbu, uchování a další vývoj černozemí a černic.

### Kulturní step mladého holocénu

Jak ukazuje pylový diagram ze Zahájí, příchod neolitického zemědělství dosavadní lesostepní prostředí příliš nezměnil. Hlubší antropogenní transformace krajiny nastala teprve před asi 5000 roky (přechod zón Z1c/Z2). Tehdy stoupají pylové křivky nelesních druhů a antropogenních indikátorů, jako je *Rumex acetosa*-typ, což ukazuje sílící vliv člověka a především pastvy dobytka. Významně roste i zastoupení vřesu (*Calluna vulgaris*), který indikuje živinově chudé půdy a často i pastevní managment (Gimingham 1960). Zároveň klesají křivky živinově náročných listnáčů jako *Fraxinus*, *Tilia* a *Ulmus* a naopak se šíří *Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Carpinus betulus*. Šíření jedle je v novověku střední Evropy často důsledkem lesní pastvy. V pastevních lesích se totiž obvykle nehromadí opad, což jedli usnadňuje klíčení na minerální půdě, a dobytek preferuje listnaté dřeviny (Vrška et al. 2009, Kozáková et al. 2011).

Není zatím jasné, zda tuto změnu směrem k oligotrofnějším typům vegetace na živinově chudších a kyselejších půdách způsobily pouze přírodní faktory, například klimatické, nebo sukcese půdních vlastností během holocénu (a obecně během všech interglaciálů; Kuneš et al. 2011). Je možné, že rozhodující roli měla intenzivní a trvalá pastva dobytka v lese i mimo něj. Mohla vést k vyčerpání živin a následnému odvápnění půd a likvidaci dřevin, jejichž větve lze po usušení využít jako zimní krmivo (letninu).

Počínaje zhruba eneolitem (cca 5000 cal. BP) se raně holocenní vápnité stepi měnily v kulturní stepi, tj. přírodě blízkou sekundární vegetaci s výskytem mnoha reliktů časně holocenní přirozené stepi (jak mezi rostlinami, tak živočichy – viz např. výskyt stepního plže *Helicopsis striata*). Ve starší části zemědělského pravěku byla hlavním kulturním vlivem pastva domácích zvířat a od doby železné také kosení (nejstarší travní kosy se objevují

Obr. 4. – Paleomalakologický diagram z lokality Suchý potok. Nálezy jsou řazeny do jednotlivých ekologických skupin (dle Juřičkové et al. 2014): Široké ekologické skupiny: A – lesy; B – otevřená krajina; C – lesy/otevřená krajina. Užší přiřazení: 1 – uzavřené lesy; 2 – lesy, částečně otevřené; 3 – vlhké lesy; 4 – suché otevřené biotopy; 5 – otevřená stanoviště obecně (od vlhkých luk po stepi). Lesy/otevřená stanoviště: 6 – převážně suchá; 7 – mezická, případně bez určení; 8 – převážně vlhká.

Fig. 4. – Mollusc diagram for the Suchý potok site. Wetland (aquatic and marshland) taxa were excluded. Ecological characteristics (according to Juřičková et al. 2014): General ecological groups: A – woodland; B – open landscape; C – woodland/open landscape. Ecological groups: 1 – closed woodland; 2 – woodland, partly semi-open habitats; 3 – wet woodland; 4 – xeric open habitat; 5 – open habitats in general (moist meadows to steppes). Woodland/open landscape: 6 – predominantly dry; 7 – mesic or various; 8 – predominantly wet.

v době po 2600 cal. BP; Beranová & Kubačák 2010). Tyto vlivy jistě dále zvyšovaly diverzitu kulturních stepí, což podporují i studie dokládající korelaci mezi hustotou prehistorického osídlení a recentní druhovou rozmanitostí rostlin suchých trávníků (Pärtel et al. 2007, Hájková et al. 2011, Poschlod 2015).

## Závěry

Nelesní vegetace suchých nížin české kotliny vykazuje reliktní znaky staroholocenní lesostepi, je to však relikt transformovaný tradicí kulturní krajiny. Fáze této transformace byly následující: (a) neolitická fáze, kdy kulturní krajina přejala dědictví druhové skladby staroholocenní borobřezové lesostepi, (b) období vzniku pravěké pastevní krajiny doprovázené šířením pastevních plevelů a (c) mladší zemědělský pravěk až novověk, kdy se louky diferencují od pastvin a dále sílí tlak lesního managementu.

Produkty proměn březoborové lesostepi se nacházejí v celé krajině vnitřních Čech od Džbánu (opukové srázy) přes Poohří a Polabí (hluboké půdy, bílé stráně) a České středohoří (vulkanity) po Úštěcko (bílé stráně).

Z hlediska uchování a vývoje druhové diverzity je v nížinách významné primární bezlesí. Mnohem větší význam má ovšem bezlesí označované jako druhotné, od kulturních řídkolesů po stepní pastviny, písčiny, louky, slaniska a slatiny. Jednotlivé jeho enklávy mohly existovat poměrně krátkodobě, ale jako celek byly tím hlavním typem biotopů, které svojí souvislou existencí zprostředkovaly přenos flóry staroholocenní lesostepi až do dnešní doby.

## Poděkování

Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou České republiky (projekt č. 13-08169S) a dlouhodobým výzkumným projektem AVČR RVO 67985939. Vřele děkujeme recenzentům za cenné připomínky.

## Literatura

Beranová M. & Kubačák A. (2010): Dějiny zemědělství v Čechách a na Moravě. – Libri, Praha.

Beug H. J. (2004): Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. – Friedrich Pfeil, München.

Dreslerová D. & Sádlo J. (2000): Les jako součást pravěké kulturní krajiny. – Archeol. Rozhl. 52: 330–346.

Eckmeier E., Gerlach R., Gehrt E. & Schmidt M. (2007): Pedogenesis of chernozems in Central Europe – a review. – Geoderma 139: 288–299.

Ellenberg H. (1988): Vegetation ecology of Central Europe. – Cambridge University Press, Cambridge.

Ermakov N., Dring J. & Rodwell J. (2000): Classification of continental hemiboreal forests of North Asia. – Braun-Blanquetia 28: 1–129.

Faegri K. & Iversen J. (1989): Textbook of pollen analysis. Ed. 4. – John Wiley & Sons, Chichester.

Firbas F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. I. – Allgemeine Waldgeschichte. – Gustav Fischer Verlag, Jena.

Frenzel B. (1964): Zur Pollenanalyse von Lössen. Untersuchungen der Lössprofile von Oberfellabrunn und Stillfried (Niederösterreich). – Eiszeitalter Gegenwart 15: 5–39.
Frenzel B. (1987): Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters. – Mitt. Naturforsch. Ges Luzern 29: 99–122.
Gimingham C. H. (1960): Biological flora of the British Isles. Calluna Salisb. A monotypic genus. Calluna vulgaris (L.) Hull. – J. Ecol. 40: 455–483.
Gradmann R. (1906): Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Siedlungsgeschichte. – Geogr. Zeitschr. 12: 305–325.
Gradmann R. (1933): Die Steppenheidetheorie. – Geogr. Zeitschr. 39: 265–278.
Hájková P., Roleček J., Hájek M., Horsák M., Fajmon K., Polák M. & Jamrichová E. (2011): Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). – Preslia 83: 185–204.
Hein M. (2010): Die Anwendung der Steppenheidetheorie auf das Altsiedelland in Sachsen-Anhalt. – GRIN Verlag, München.
Hejcman M., Hejcmanová P., Pavlů V. & Beneš J. (2013): Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. – Grass Forage Sci. 68: 345–363.
Horáčková J., Ložek V. & Juřičková L. (2014): List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. – Quatern. Int. 357: 207–211.
Horsák M., Chytrý M., Danihelka J., Kočí M., Kubešová S., Lososová Z., Otýpková Z. & Tichý L. (2010): Snail faunas in the Southern Ural forests and their relations to vegetation: an analogue of the Early Holocene assemblages of Central Europe? – J. Mollusc. Stud. 76: 1–10.
Horsák M., Juřičková L. & Picka J. (2013): Měkkýši České a Slovenské republiky. – Nakladatelství Kabourek, Zlín.
Chytrý M. (2012): Vegetation of the Czech Republic: diversity, ecology, history and dynamics. – Preslia 84: 427–504.
Chytrý M., Hoffmann A. & Novák J. (2007): Suché trávníky (Festuco-Brometea). – In: Chytrý M. [ed.] Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace, p. 371–470, Academia, Praha.
Chytrý M., Danihelka J., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lososová Z., Otýpková Z., Tichý L., Martynenko V. B. & Baisheva E. Z. (2010): Modern analogues from the Southern Urals provide insights into biodiversity change in the early Holocene forests of Central Europe. – J. Biogeogr. 37: 767–780.
Chytrý M., Ermakov N., Danihelka J., Hájek M., Hájková P., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B., Valachovič M. & Zelený D. (2012): High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia. – J. Veg. Sci. 23: 605–616.
Juřičková L., Horáčková J., Jansová A. & Ložek V. (2013a): Mollusc succession of a prehistoric settlement area during the Holocene: A case study of the České středohoří Mountains (Czech Republic). – The Holocene 23: 1811–1823.
Juřičková L., Horáčková J., Ložek V. & Horsák M. (2013b): Impoverishment of recent floodplain forest mollusc fauna in the lower Ohře River (Czech Republic) as a result of prehistoric human impact. – Boreas 42: 932–946.
Juřičková L., Horsák M., Horáčková J., Abraham V. & Ložek V. (2014): Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and temporal gradients. – Quatern. Sci. Rev. 93: 155–166.
Kallis A. J., Merkt J. & Wunderlich J. (2003): Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe – human impact and natural causes. – Quatern. Sci. Rev. 22: 33–79.

Kozáková R., Šamonil P., Kuneš P., Novák J., Kočár P. & Kočárová R. (2011): Contrasting local and regional Holocene histories of Abies alba in the Czech Republic in relation to human impact: Evidence from forestry, pollen and anthracological data. – The Holocene 21: 431–444.

Krippel E. (1982): Príspevok k pôvodnosti stepi v strednej Európe. – Geogr. Čas. 34: 20–33.

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.

Kuna M. (1998): The memory of landscapes. – In: Neustupný E. [ed.], Space in prehistoric Bohemia, p. 77–83, Archeologický ústav AV ČR, Praha.

Kuneš P., Abraham V., Kovářík O., Kopecký M. & PALYCZ contributors (2009): Czech Quaternary Palynological Database – PALYCZ: review and basic statistics of the data. – Preslia 81: 209–238.

Kuneš P., Odgaard B. V. & Gaillard M.-J. (2011): Soil phosphorus as a control of productivity and openess in temperate interglacial forest ecosystems. – J. Biogeogr. 38: 2150–2164.

Kuneš P., Pelánková B., Chytrý M., Jankovská V., Pokorný P. & Petr L. (2008a): Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. – J. Biogeogr. 35: 2223–2236.

Kuneš P., Pokorný P. & Šída P. (2008b): Detection of the impact of early Holocene hunter-gatherers on vegetation in the Czech Republic, using multivariate analysis of pollen data. – Veget. Hist. Archaeobot. 17: 269–287.

Lang G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – Gustav Fischer Verlag, Jena.

Litt T. (1992): Fresh investigations into the natural and anthropogenically influenced vegetation of the earlier holocene in the Elbe-Saale Region, Central Germany. – Veget. Hist. Archaeobot. 1: 69–74.

Ložek V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. – Rozpr. Ústř. Úst. Geol. 31: 1–374.

Ložek V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. – Academia, Praha.

Ložek V. (1982): Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluskenbestände in Mitteleuropa. – Rozpr. Čs. Akad. Věd, ser. math-natur. 92: 1–106.

Ložek V. (2005): Holocenní malakofauna z Řisut a její význam pro historii prostředí. – Severočes. Přír. 36–37: 11–22.

Ložek V. (2007): Malakostratigrafie nivy Klentnického potoka u Pavlova (CHKO/BR Pálava). – Zpr. Geol. Výzk. 2006: 79–81.

Ložek V. (2011): Chronostratigrafic revision and paleoclimatic significance of the talus deposit at the foot of the Martinka cliff in the Protected landscape area and Biosphere reserve Pálava (South Moravia). – Geoscience Research Reports for 2010, p. 66–69.

Magyari E. K., Chapman J. C., Passmore D. G., Allen J. R. M., Huntley J. P. & Huntley B. (2010): Holocene persistence of wooded steppe in the Great Hungarian Plain. – J. Biogeogr. 37: 915–935.

Magyari E. K., Kuneš P., Jakab G., Sümegi P., Pelánková B., Schäbitz F., Braun M. & Chytrý M. (2014): Late Pleniglacial vegetation in eastern-central Europe: are there modern analogues in Siberia? – Quatern. Sci. Rev. 95: 60–79.

Mania D. (1995): Zur Paläoökologie des Saalegebietes und Harzvorlandes im Spät- und Postglazial. – Mitt. Deutsch. Bodenkundl. Ges. 77: 35–42.

Moore P. D., Webb J. A. & Collinson M. E. (1991): Pollen analysis. – Blackwell, Oxford.

Pärtel M., Helm A., Reitalu T., Liira J. & Zobel M. (2007): Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. – J. Ecol. 95: 574–582.

Pavlů I. [ed.] (2007): Archeologie pravěkých Čech 3. Neolit. – Archeologický ústav AV ČR, Praha.

Pokorný P. (2004): Postglacial vegetation distribution in the Czech Republic and its relationship to settlement zones: Review. – In: Gojda M [ed.], Ancient landscape, settlement dynamics and non-destructive archaeology, p. 395–414, Academia, Praha.

Pokorný P., Sádlo J. & Bernardová A. (2010): Holocene history of Cladium mariscus (L.) Pohl in the Czech Republic. Implications for species population dynamics and palaeoecology. – Acta Palaeobot. 50: 65–76.

Pokorný P., Chytrý M., Juřičková L., Sádlo J., Novák J. & Ložek V. (2015): Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? – The Holocene 25: 716–726.

Poschlod P. (2015): Geschichte der Kulturlandschaft. – Eugen Ulmer, Stuttgart.

Poschlod P., Baumann A. & Karlík P. (2009): Origin and development of grasslands in Central Europe. – In: Veen P., Jefferson R., de Smidt J. & van der Straaten J. [eds], Grasslands in Europe of high nature value, p. 15–25, KNNV Publishing, Zeist.

Rybníček K. & Rybníčková E. (1994): Vegetation histories of the Pannonian, Hercynic and Carpathian Regions of the former Czechoslovakia. – Diss. Bot. 234: 473–485.

Rybníčková E. & Rybníček K. (1972): Erste Ergebnisse paläogeobotanischer Untersuchungen des Moores bei Vracov, Südmähren. – Folia Geobot. Phytotax. 7: 285–308.

Rybníčková E. & Rybníček K. (1996): Czech and Slovak Republics. – In: Berglund B.E, Birks H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa M. & Wright H.E. [eds.], Palaeoecological events during the last 15 000 years. Regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe, p. 473–505, John Wiley & Sons, Chichester.

Sandom C. J., Ejrnæs R., Hansen M. D. D. & Svenning J.-C. (2014): High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. – Proc. Nat. Acad. Sci. USA 111: 4162–4167.

Schweingruber F. H. (1978): Mikroskopische Holzanatomie. – Zürich Ag., Zug.

Sugita S., Gaillard M.-J. & Brostrom A. (1999): Landscape openness and pollen records: A simulation approach. – The Holocene 9: 409–421.

Vera F. W. M. (2000): Grazing ekology and forest history. – CABI Publishing, Wallingford.

Vrška T., Adam D., Hort L., Kolář T. & Janík D. (2009): European beech (Fagus sylvatica L.) and silver fir (Abies alba Mill.) rotation in the Carpathians – A developmental cycle or a linear trend induced by man? – Forest Ecol. Manag. 258: 347–356.

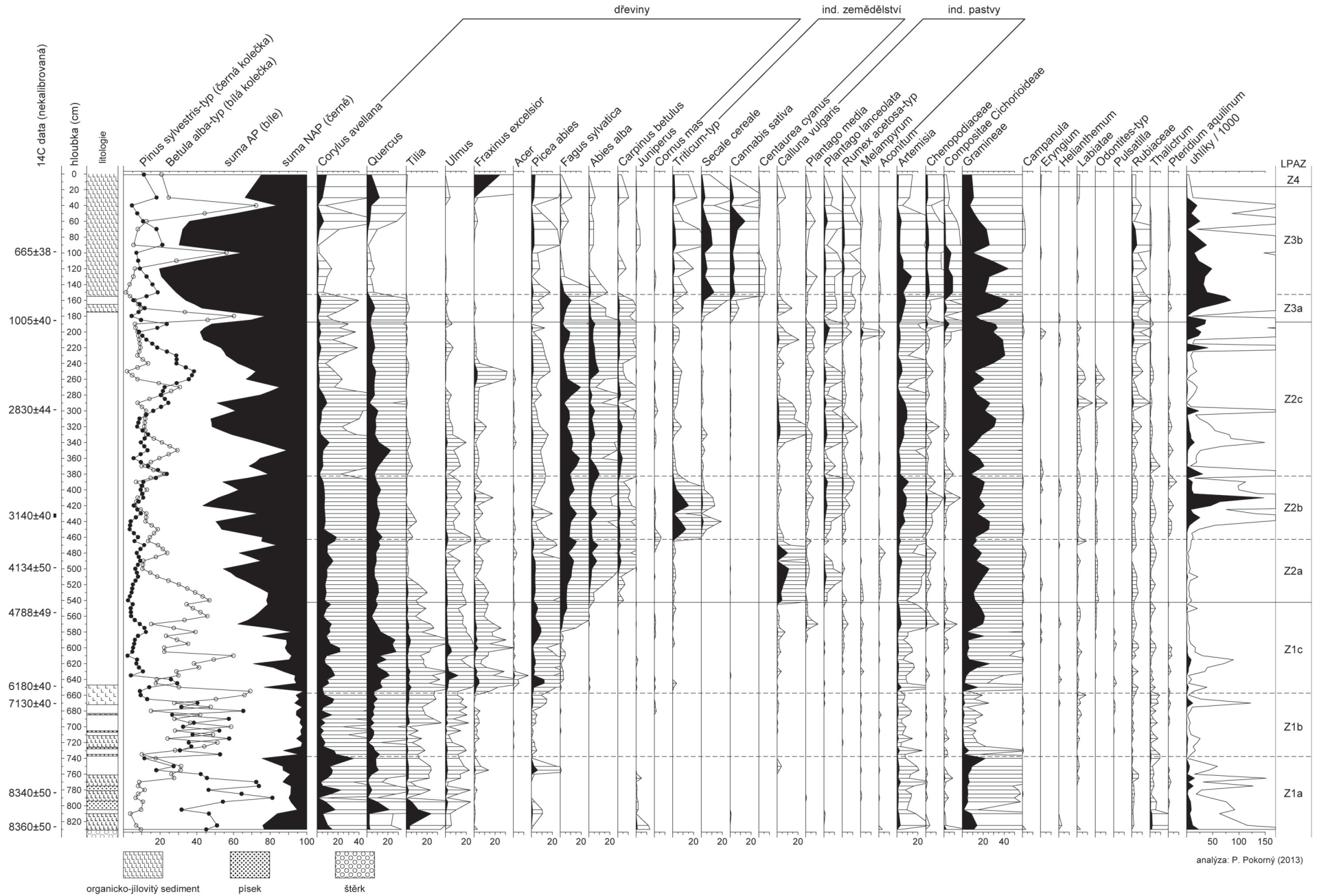
Vysloužilová B., Danková L., Ertlen D., Novák J., Schwartz D., Šefrna L., Delhon C. & Berger J.-F. (2014): Vegetation history of chernozems in the Czech Republic. – Veget. Hist. Archaeobot. 23: 97–108.

Walker M. J. C., Berkelhammer M., Björck S., Cwynar L. C., Fisher D. A., Long A. J., Lowe J. J., Newnham R. M., Rasmussen S. O. & Weiss H. (2012): Formal subdivision of the Holocene Series/ Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). – J. Quatern. Sci. 27: 649–659.

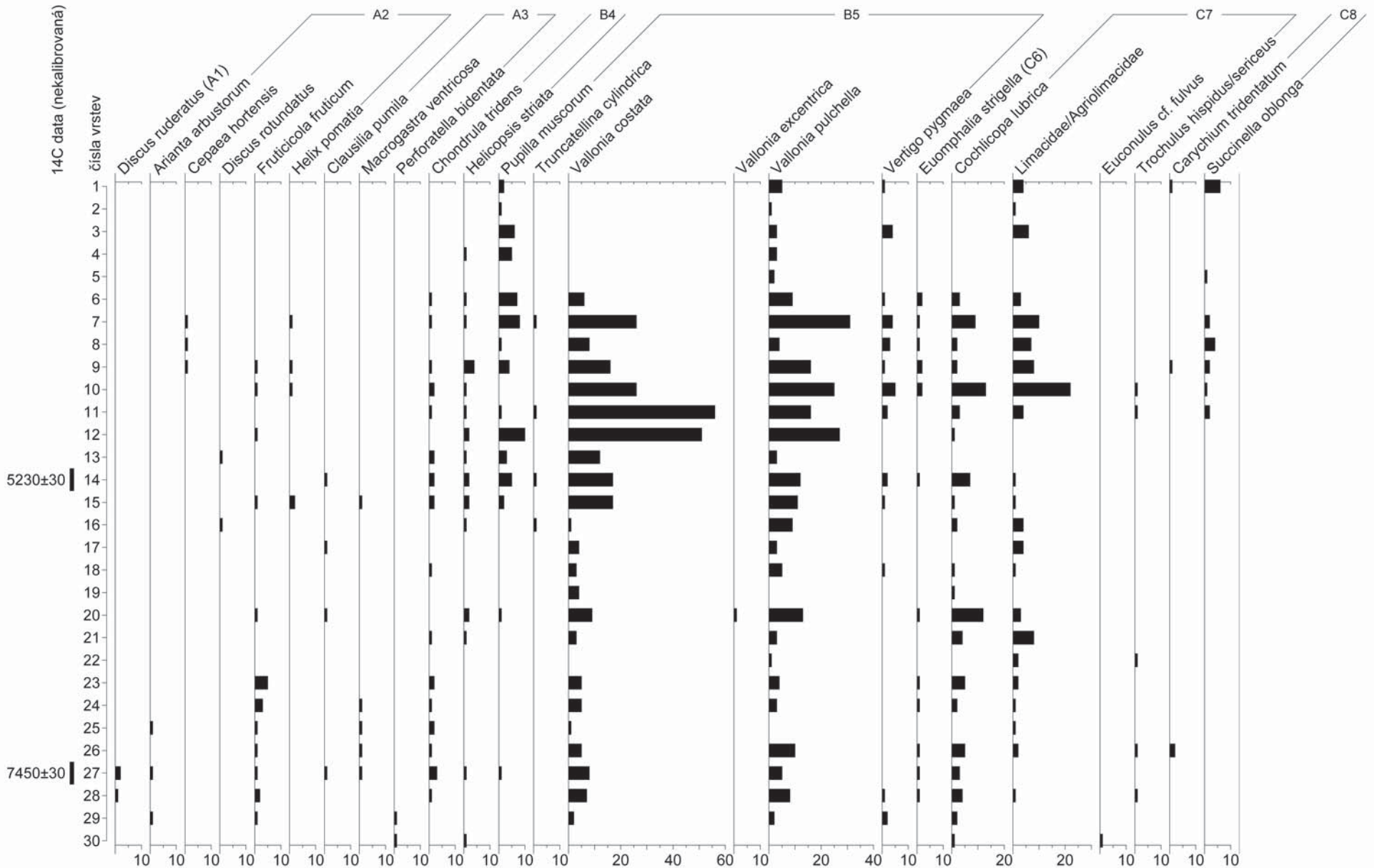
Walter H. (1974): Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

**Zahájí, Česká republika** (50°22'44"N, 14°07'04"E, 200 m n.m.)

procentický pylový diagram (pouze vybrané taxony)




analýza: P. Pokorný (2013)

**Suchý potok, Česká republika** (50°24'51"N, 13°56'15"E, 182 m n.m.)

malakologický diagram (absolutní počty individuí)