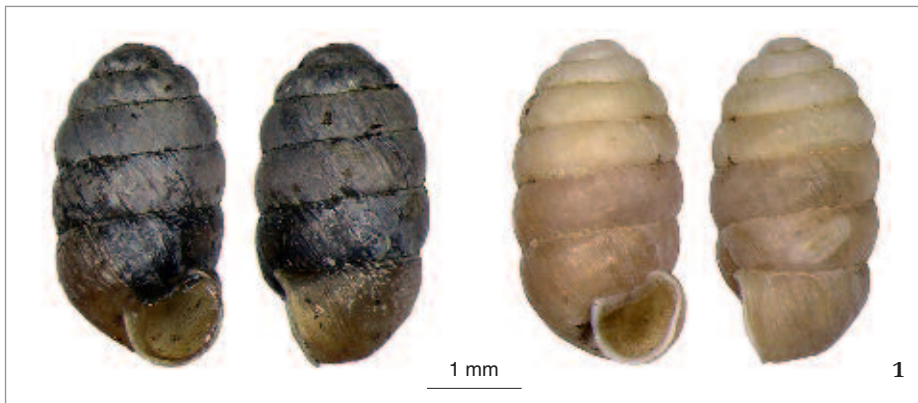


## Svědectví zrnovky z Islandu: o jednu glaciální záhadu méně

**Každý z nás se nejspíš někdy zasní nad představou, jaké by to bylo nahlédnout do minulosti. Jak vypadala naše krajina před tím, než její podobu zásadním způsobem přetvořil člověk? Jaký ráz měly ekosystémy předchozí geologické epochy? Protože příroda kolem nás je výsledkem působení dlouhodobých procesů, pomyslná možnost cestovat zpátky v čase je nejen fascinující, ale mohla by přinést i řadu poznatků pro pochopení fungování přírody v současnosti a odhad jejího budoucího vývoje.**



Zklamání, že zatím nejsme schopni překonat fyzikální zákony, však není zcela na místě. Do minulosti můžeme totiž nahlížet nepřímo. V paleoekologii se tak nejčastěji děje na základě nálezů fosilií v kombinaci se znalostmi o fungování a podobě současné přírody. Vycházíme přitom z principu tzv. uniformitarismu, známého také jako aktualismus. Autory tohoto obecného principu jsou skotský geolog a přírodovědec James Hutton (1726–1797) a skotský geolog Charles Lyell (1797–1875). Především druhý jmenovaný ho detailně rozpracoval ve svém díle *Principles of Geology* z r. 1830. Uniformitarismus předpokládá, že nynější podoba zemského povrchu je výsledkem působení pomalých změn a pozvolných přírodních procesů, které jsou z dlouhodobého hlediska uniformní a působí na naši planetu i v současnosti. Jakkoli se nám dnes může tento princip jevit jako triviální, ve své době šlo o revoluční myšlenku, jež významně přispěla k základům moderní geologie. Lyell byl poprvé schopný přesvědčivě demonstrovat, že Země je mnohem starší než Bibli podložené představy, čímž také významně ovlivnil formulaci evoluční teorie Charlese Darwina. Lyellova teorie rovněž poskytla alternativu k tzv. katastrofismu francouzského přírodovědce George Cuviera (1769–1832), podle kterého byla Země a její biota formována především jednorázovými a krátkodobými katastrofickými událostmi (kataklyzmaty).

1 Ulita zrnovky alpské (*Pupilla alpicola*) dosahuje velikosti kolem 3,5 mm. Tento suchozemský plž představuje jeden z vůdčích druhů glaciální sprašové stepi. Dnes ho považujeme za glaciální relikv vázaný na vápnné mokřady a slatiniště od západní Evropy po jižní Sibiř. Na Islandu se však vyskytuje výhradně na suchých travnatých stanovištích – vlevo zrnovka alpská sbíraná na lokalitě Búðir, západní Island (obr. 6), vpravo fosilní ulita z. alpské ze sprašových sedimentů posledního glaciálního maxima, Čata, Slovensko. Foto M. Horsák

Základní myšlenka uniformitarismu, která bývá volně interpretována jako „přítomnost je klíčem k pochopení minulosti“, byla od Lyellových dob široce přijata mnohými vědními obory. Jedním z nich je také paleoekologie. Paleoekologické rekonstrukce totiž vycházejí z předpokladu, že ekologické nároky druhů (jejich fundamentální nika) se v čase výrazně nemění. Máme-li detailní znalosti o tom, v jakém prostředí druhy žijí, můžeme s pomocí dokladu jejich přítomnosti v určitém časovém období rekonstruovat charakter přírodního prostředí tohoto období. To má zásadní dopad především na kvartérní ekologii. Většina současných druhových linií se táhne napříč kvartérem, takže fosilie nebo zachovalé zbytky živočichů a rostlin nacházené v pleistocenních sedimentech jsou prakticky nerozlišitelné od jejich

dnešních protějšků. Dá se říct, že druhová skladba evropské bioty – s výjimkou vyhynulých zástupců megafauny – se za poslední více než dva miliony let této geologické epochy výrazně nezměnila.

Jak ale zjistíme, že tento princip opravdu platí? Lze prokázat, že se ekologické nároky druhů nezměnily? Mnohé skutečnosti tomu napovídají. Ve fosilním záznamu často nalézáme kombinace stejných druhů, jaké známe ze současných společenstev. Spolu s fosilními biotickými společenstvy můžeme rekonstruovat abiotické faktory, např. na základě analýzy stabilních izotopů, a porovnávat koincidence. Často zjišťujeme, že druhy z různých taxonomických skupin, vázaných dnes na určité klima, odpovídají svým výskytem ve fosilním záznamu rekonstrukcím paleoklimatu pro dané období.

Na druhou stranu by bylo naivní domnívat se, že odpovědi druhů zůstávají po tisíce let evoluce zcela beze změn. Ze současnosti jsou známy mnohé příklady, kdy se mezi sebou ekologicky liší i jednotlivé linie či populace jednoho druhu. Mějme také na paměti, že sledujeme jejich vývoj nejen v čase, ale také v prostoru. Klimatické oscilace v kvartéru výrazně ovlivňovaly rozmístění a podobu biotů a druhy na tyto oscilace reagovaly. Chladnomilné druhy, z nichž některé dnes představují vzácné glaciální relikty, byly rozšířené v zóně glaciální stepotundry, zatímco teplomilné druhy se stáhly do teplejších refugií. Ta se nacházela jak na jihu Evropy, tak v klimaticky příznivých oblastech mírného pásu, např. v nezaledněných částech Alp a Karpat. S měnícím se rozšířením druhů se měnila i kombinace faktorů, které na daný druh působily. Realizovaná nika tedy mohla být v každém období odlišná. Mohlo dojít k jejímu posunu, zúžení i rozšíření v závislosti na kombinaci abiotických faktorů nebo biotických interakcí (např. vymizení patogenu či predátora může realizovanou niku rozšířit, zatímco působení člověka naopak zúžit). A pokud jsou ekologické vlastnosti stávajících a minulých společenstev rozdílné, budou paleoekologické rekonstrukce nutně těmito rozdíly do jisté míry zkreslené. Přestože jsou si paleoekologové tuto nejistotu většinou ochotni připustit, je těžké případné změny v ekologii druhů kvantifikovat a převést do praxe.

Pomoci mohou tzv. moderní analogie, tedy současné krajiny, které se klimatem a druhovou skladbou co nejvíce blíží rekonstruovanému prostředí v minulosti. S využitím znalostí z moderních analogií získáme informace o realizované nice druhů z pestré škály stanovišť. Informaci, která se ve fosilním záznamu částečně nemusela zachovat. Fosilní záznam je ze své podstaty vždy ochuzen o určité typy prostředí, i celé oblasti, v nichž se nezachovávala. Na jeho základě rekonstruovaná realizovaná nika organismu tak může být oproti realitě mnohem menší. K tomuto tématu významně přispěl výzkum glaciálních analogií na Sibiři a Uralu (Živa 2010, 3: 118–120, 4: 166–168), který pomohl pochopit do té doby těžko vysvětlitelné jevy z fosilního záznamu. A nové odpovědi na staré otázky na nás čekaly také na severozápadním pobřeží Islandu.



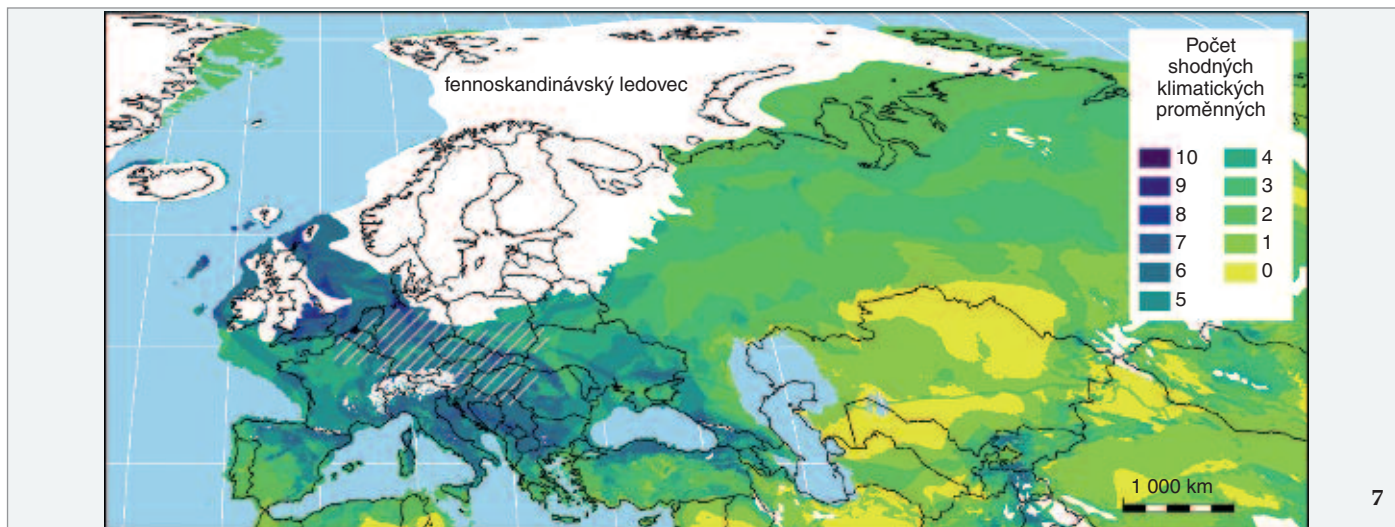
**2 až 6** Islandské lokality, na kterých byla v srpnu 2021 nalezena zrnovka alpská. Krossanesborgir na severu Islandu představuje stepotundru s písčitým substrátem a výskytem dryádky osmiplátečné (*Dryas octopetala*, obr. 2 a 3). Na západních fjordech nedaleko městečka Patreksfjörður je nutné vyšplhat na samý vrchol čedičového bloku (4 a 5) a na lokalitě Búðir na poloostrově Snæfellsnes, západní Island, byla zrnovka vázána na travnaté kopečky na vrcholcích lávových skalek (6). Místa s hojným výskytem druhu vyznačena bíle, kroužek na obr. 3 označuje jedince zrnovky alpské. Foto M. Horsák a V. Horsáková



Na potenciální změny v ekologické nise může rovněž upozornit rozpor mezi druhovým složením současných a fosilních společenstev. Jednou z dosud nevyřešených záhad glaciálního záznamu se stal společný výskyt dnes striktně vlhkomilných druhů a druhů xerotermní stepi, dokumentovaný fosilními společenstvy drobných suchozemských měkkýšů. Nejvíce znepokojující příklad představovaly dva vůdčí druhy glaciálních sprašových společenstev, zrnovka alpská (*Pupilla alpicola*) a z. žebernatá (*P. sterrii*). Ve střední Evropě obývají dnes tyto plži zcela rozdílné typy stanovišť. Zrnovka alpská (obr. 1) je vázána na silně vápnité mokřady sycečné podzemní vodou, zatímco z. žebernatou nalezneme na xerotermních stepích

v teplých oblastech, případně na vápencových alpských loukách. Zatímco ve fosilních sedimentech se tyto druhy typicky vyskytují společně, v soudobé přírodě je vždy oddělují desítky až stovky kilometrů nebo stovky metrů nadmořské výšky. Jak je to možné? Pokud platí, že ekologické niky druhů se v čase nemění, musíme hledat jiná vysvětlení. Ta mohou souviset např. s omezeními danými kvalitou fosilního záznamu. Fosilní záznam může představovat prostorovou směs z více typů stanovišť, které se díky mikrotopografii vyskytovaly v minulosti poblíž sebe. Možné také je, že záznam tvoří časová směs, v níž jedna vrstva zachycuje více období rozdílného klimatu a zkoumané druhy blízko sebe vlastně nikdy nežily. Proti dru-

hému ze zmíněných vysvětlení hovoří genetická data. Víme, že některé populace zrnovky žebernaté nesou v důsledku dávné introgrese mitochondriální DNA zrnovky alpské. To se týká např. populací z Choče na Slovensku nebo z Pelinu v Chocně, tedy z míst, od nichž jsou nejbližší populace z. alpské velmi vzdálené. Protože k mitochondriální introgresi typicky dochází hybridizací dvou taxonů, lze předpokládat, že v minulosti se druhy skutečně vyskytovaly blízko sebe, nebo dokonce na jednom stanovišti. Poslední možností je, že realizovaná nika některého z těchto druhů byla v glaciálu jiná. Jak ukazuje fosilní záznam, několik druhů suchozemských plžů, typických pro sprašové sedimenty, se zhruba v pozdním glaciálu



přesunulo ze sušších na mokřadní stanoviště. To platí i pro zrnovku alpskou, kterou od konce poslední doby ledové nacházíme, jak živou, tak fosilní, jen na pěnovecových mokřadech.

### Nečekané nálezy na Islandu

K tématu této glaciální záhady významně přispěla naše expedice na Island v srpnu 2021. Původní účel výpravy byl jiný – zajímaly nás otázky týkající se bariér šíření živočichů v prostoru severního Atlantického oceánu. Konkrétně v případě Islandu jsme chtěli zjistit, zda byl tento ostrov kolonizován výhradně z Evropy, nebo také ze Severní Ameriky. Ačkoli námi sbíraná a geneticky analyzovaná data dosud dokládala pouze evropskou kolonizaci, některé starší nálezy ze západního pobřeží poukazyvaly na možnost přítomnosti prvků severoamerické fauny. Jedním z kandidátů byl údajný nález zrnovky mechové (*P. muscorum*), sbírané na poloostrově Snæfellsnes švédským zoologem H. Waldénem v r. 1962. Zrnovky je totiž velmi obtížné určovat na základě schránek. Teprve nedávné studie kombinující morfologické a genetické znaky ukázaly, které parametry schránky jsou klíčové pro správnou determinaci a které naopak podléhají vlivům prostředí a jsou taxonomicky zavádějící. Výsledkem dvou týdnů sběrů na 47 lokalitách byl nález čtyř populací zrnovky podél severního a západního pobřeží

ostrova. O žádný ze severoamerických druhů však nešlo. Podrobná genetická analýza ukázala, že všechny populace z Islandu odpovídají střeoevropským populacím zrnovky alpské, a tento závěr jednoznačně podpořily také morfologické znaky.

Samy o sobě by tedy nálezy z. alpské na Islandu nebyly nijak překvapivé – nebýt toho, na jakých místech se zde druh vyskytoval. Jeho stanoviště se vůbec nepodobala těm střeoevropským. Vždy to byla sušší místa se sypkým písčitém substrátem a rozvolněnou stepní vegetací (obr. 2), na kterých převažovaly trávy a rostla dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*). I na relativně vlhké lokalitě s květnatou luční vegetací byla zrnovka omezena na suché travnaté drny na vrcholcích lávových skalek (obr. 6). Stejně tak na skalách západního pobřeží se vyskytovala jen na vhodných mikrostanovištích, jak ukazuje její izolovaná populace na vrcholu čedičového bloku. Pod ním ani ve vegetaci dobře přístupných skalních říms k nalezení nebyla. Za jejím zjištěním bylo nutné vyšplhat na travnatý vrchol s jihozápadní expozicí a sypkým substrátem (obr. 4 a 5). Pro všechny islandské lokality z. alpské byla společná vysoká bazicita (vápnitost prostředí). Nenašli jsme ji v mechových polštářích, kde dochází k rychlému vymývání vápníku. Jedinci byli vždy omezeni na trsy sušší travinné vegetace, kde naopak zůstává koncentrace bází vysoká. Takto

Podobnost klimatu posledního glaciálního maxima (podle klimatického modelu CGSM3, Community Climate System Model version 3) se současným klimatem čtyř lokalit zrnovky alpské na Islandu. Čím tmavší barva, tím větší počet klimatických proměnných spadá do rozsahu hodnot na lokalitách, které v současnosti z. alpská na Islandu obývá. Světle šedě šrafovaní schematicky znázorňuje území, ze kterého je druh znám z fosilního záznamu. Je patrné, že fosilní nálezy spadají do území klimaticky podobného nynějším lokalitám na Islandu. Orig. J. Divíšek

**8 a 9** Současné kontinentální populace zrnovky alpské jsou vázány na vlhká stanoviště, především vápňité mokřady a slatiniště. Bohatá populace přežívá na travetinovém slatiništi u obce Stankovany v Západních Karpatech na Slovensku (obr. 8), nejvíce lokalit – jak napovídá název druhu – se zachovalo v Alpách. Vzorkování paseného vápňitého slatiniště ve výtopě jezera Toblacher See v italském Jižním Tyrolsku (9). Foto V. Horsáková

bychom si mohli představit i její výskyt v glaciálu. Porovnáme-li podobnost klimatických parametrů čtyř lokalit zrnovky na Islandu s klimatem predikovaným pro poslední glaciální maximum v Evropě, pak největší shoda zahrnuje právě území, odkud jsou známy fosilie zrnovky ze sprašových sedimentů (obr. 7). Celý příběh tedy do sebe zapadá jako skládanka.

Nález zrnovky alpské na Islandu nás zbavuje nutnosti různých spekulací o jejím způsobu života v poslední době ledové. Nemusíme již uvažovat o mikrostanovištní heterogenitě, abychom vysvětlili její společný výskyt se suchomilnými druhy ve sprašových sedimentech. Nemusíme s nedůvěrou nahlížet na fosilní záznam jako na potenciální směs vrstev z různých období. Nemusíme ani rezignovat na princip uniformitarismu. Zcela zjevný je však posun v realizované nauce druhu v důsledku specifické souhry klimatických parametrů dané oblasti. Na Islandu, který má extrémně vlhké, oceánické klima bez výrazně suchých letních extrémů, je zrnovka alpská schopna přežít i na nejsušších typech stanovišť. Jakožto chladnomilný glaciální relikť se zdá na tyto letní extrémně citlivá, což může být důvodem, proč se ve



střední Evropě v průběhu holocénu přesunula na stanoviště syčená podzemní vodou (obr. 8 a 9). Ta udržují stabilní mikroklima a chrání své obyvatele před vysokými letními teplotami – slouží jako klimatická refugia. Na oceánickém Islandu se však druh nemusí ani dnes „schovávat“ na takových místech. Ostatně i v jiných relativně chladných a vlhkých oblastech, např. na jižní Sibiři nebo ve Skandinávii, je známa také z mezických slatinných luk, představujících přechod mezi výše zmíněnými typy stanovišť. Podobný scénář platí i pro další glaciální relikty, např. ostroútku válcovitou (*Columella columella*), které se v Evropě vyskytují pouze na bazických mokřadech a směrem do hor nebo na sever se přesouvají na sušší lokality.

Výprava na Island, ačkoli krásná a magická, však byla také upozorněním, že jsme možná zrnovku alpskou sbírali za pět minut dvanáct. Všudypřítomná pastva ovcí značně poznamenává ráz zdejších ekosystémů a způsobuje erozi stanovišť dříve pokrytých vegetací. Všechny čtyři lokality se nacházely na místech chráněných před přístupem ovcí (jak vidíme na obr. 2, 5 a 6). Lze se domnívat, že druh byl na ostrově dříve rozšířenější, ale spásání trav až na samý drn jeho výskyt dramaticky zredukovalo.

Přežívající populace zrnovky alpské nám připomněly nutnost kritického hodnocení principu uniformitarismu. Nemusí být nutně pravda, že ve dvou různých časových



obdobích a na různých místech budeme druh vždy pozorovat ve zcela totožném prostředí. Možná jsme zatím nenašli vhodnou klimatickou analogii, ve které by nacházel takové nastavení parametrů prostředí jako v minulosti. Možná taková analogie dnes již neexistuje, nebo je v důsledku globálních změn odsouzena k brzkému zániku. Za určitých podmínek může totiž docházet k posunům realizované niky. Společný výskyt dnes ekologicky rozdílných druhů ve sprašovém sedimentu tak můžeme vy-

světlit tím nejjednodušším způsobem – tedy že se v minulosti skutečně vyskytovaly společně. Tyto poznatky je nutné vzít v potaz jak při rekonstrukcích podoby krajiny v minulosti, tak při klimatickém modelování.

**Kolektiv spoluautorů: Jan Divíšek, Jeffrey C. Nekola a Michal Horsák**

*Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou ČR (projekt GA20-18827S).*

Kryštof Růckl a kolektiv autorů

## Chování křížáka hrbatého a křížáka trojtečného mimo vegetační období

S rostoucí dostupností fotografické techniky (včetně používání „chytrých“ telefonů) a možná druhotně i s větším zájmem veřejnosti o přírodu bychom ani v arachnologii neměli opomíjet nálezy doložené pouze snímky. Některá pozorování mohou poskytnout zajímavé biologické údaje, které ani předchozí generace arachnologů nezaznamenaly. Od r. 2018 si první autor tohoto článku všiml opakovaných nálezů téměř výhradně mláďat křížáka hrbatého (*Gibbaranea gibbosa*) a k. trojtečného (*Araneus triguttatus*). Pavouci dokumentovaní většinou jen fotografií pocházeli především z podzimního, zimního nebo časně jarního období, tedy mimo vegetační sezonu, a byli zachyceni na stěnách budov, zdech hřbitovů, parků a zahrad či na zábradlích mostů. Křížáci na těchto stavbách pouze seděli nebo ležli a neměli postavenou kruhovou lapací síť typickou pro jejich čeled. Vystává tedy otázka, jaký je důvod takového chování obou druhů a proč nepotkáváme volně na zdech jiné křížáky.

Nejprve si musíme shrnout, co mají tyto dva druhy pavouků společného. Dodejme, že i makroskopicky jsou oba dobře determinovatelné a většinou snadno odlišitelné od příbuzných, jako jsou křížák

dvouhrbý (*G. bituberculata*), k. smrkový (*G. omoeda*) nebo k. Sturmův (*A. sturmi*); viz např. Miller 1971).

O křížáku hrbatém psal první autor tohoto článku ve 45. čísle Pavouka, zpravo-

daje České arachnologické společnosti (K. Růckl 2018). Charakterizoval ho jako hojný, ale přehlížený druh listnatých stromů a keřů, vzácněji jehličnanů, vyskytující se na lesostepích, v listnatých i smíšených lesích, sadech, parcích a zahradách. Lapací kruhové síť si staví především mezi větvemi stromů. Od ostatních našich zástupců rodu *Gibbaranea* ho odlišíme podle zakulacených hrbolků na hřbetu zadečku směřujících od sebe a nahoru a zpravidla bývá přítomno typické světle zelené zbarvení (obr. 1). České jméno (i vědecké odvozené od latinského gibbus – hrb) dostal křížák hrbatý podle těchto nápadných hrbolků. Přes den číhá skrytý na větvičce spojené se sítí signálním vláknem, což např. v červnu 2019 zdokumentovali K. Růckl a V. Kroc nálezem tří dospělých samic na keřích u jihočeské obce Žihobce (obr. 2, ČAS 2022). Existuje ale i údaj o úkrytu ze spleteného uschlého listu (Becker 1896).

Přehlíženost druhu lze vysvětlit kryptickým zbarvením a převažujícím výskytem v korunách stromů. Díky metodě sklepávání větvoví ale nálezů v poslední době přibývá. Přezimují údajně jedinci všech stadií. Tito pavouci mohou přečkávat zimu v hrabance – jako třeba mláďe z prosevu 19. března 1999 v dubovém lese v Ivanovicích nebo fotografie mláďete od M. Velechovského z javorového opadu z 15. března 2022 u Lysé nad Labem (ČAS 2022). Jinými místy pro přečkání zimy jsou zřejmě stromy, zde zmiňme nález juvenilního jedince sklepaného 12. prosince 2021 z větve borovice v Dolní Šárce v Praze (P. Dolejš 2021, osobní sdělení).

Křížák trojtečný (obr. 3) je méně hojným, spíše teplomilným druhem listnatých