

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Geologie  
Studijní obor: Praktická geobiologie



**Karel Koubský**

**Paleoenvironmentální vývoj okolí Ochridského jezera v kontextu pravěkého osídlení**  
**Paleoenvironmental evolution around Lake Ohrid in the context of ancient settlement**

Bakalářská práce

Vedoucí práce:  
RNDr. Jan Hošek, Ph.D.

Praha, 2021

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité prameny a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 27. 8. 2021

.....  
podpis studenta.

# Obsah

<b>Abstrakt .....</b>	<b>4</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>4</b>
<b>Poděkování.....</b>	<b>5</b>
<b>1 Úvod.....</b>	<b>6</b>
<b>2 Charakteristika Ochridského jezera .....</b>	<b>7</b>
<b>3 Jezerní sedimenty jako archiv paleoenvironmentálních změn .....</b>	<b>8</b>
3.1 Stabilní izotopy a biogeochemie .....	8
3.2 Biotické proxy .....	10
<b>4 Přírodní poměry Ochridského jezera.....</b>	<b>13</b>
4.1 Klima a hydrologie.....	13
4.2 Biota .....	14
4.3 Geologie .....	15
4.3.1 Geologický vývoj ochridské pánve .....	17
4.3.2 Neotektonika .....	17
<b>5 Paleoenvironmentální vývoj ochridské oblasti v kvartéru .....</b>	<b>19</b>
5.1 Vývoj v pleistocénu (cca 1,3 Ma – 11,7 ka BP).....	19
5.2 Vývoj v holocénu (11,7 ka BP – současnost).....	21
5.3 Vývoj osídlení v ochridském regionu v kontextu environmentálních změn.....	23
5.3.1 Neolit a doba bronzová (~6 500–3 500 BC).....	23
5.3.2 Pozdní doba bronzová a doba železná (3 500–700 BC).....	25
5.3.3 Archaické období, doba římská a pozdní antika .....	25
5.3.4 Středověk až novověk .....	26
<b>6 Praktická část .....</b>	<b>27</b>
<b>7 Diskuse .....</b>	<b>31</b>
<b>8 Závěr.....</b>	<b>32</b>

## Abstrakt

Ochridské jezero, nejstarší jezero v Evropě, je ideálním místem pro studium terestrického vývoje kvartéru a interakcí mezi člověkem a prostředím během holocénu – týká se to i období na konci doby bronzové a začátku doby železné, kdy v ochridském regionu dochází k zásadním změnám v hospodaření s krajinou a opouštění sídel na břehu jezera, což se projevuje i v paleobotanickém záznamu. Tato rešerše shrnuje dosavadní znalosti o této problematice a představuje různé možnosti studia paleoenvironmentálního vývoje ochridského regionu.

Klíčová slova

Holocén – Ochridské jezero – paleoenvironmentální rekonstrukce – osídlení – doba bronzová

## Abstract

Lake Ohrid, the oldest lake in Europe, is an ideal place to study the response of the terrestrial ecosystems to many climatic and environmental changes during the Quaternary. It is also a useful source of information regarding the interactions between man and environment during the Holocene – this applies especially to the Late Bronze Age period and the beginning of the Iron Age, when there were profound changes in landscape management and when lakeside settlements were suddenly abandoned, which is also evident in the palaeobotanical record. This work summarizes the existing knowledge on this issue and presents various possibilities for studying paleoenvironmental development in this area.

Key words

Holocene – Lake Ohrid – paleoenvironmental reconstruction – settlement – Bronze Age

## Poděkování

Rád bych na tomto místě poděkoval Ústavu geologie a paleontologie Přírodovědecké fakulty UK za možnost využití laboratoře a mikroskopu Keyence. Zejména děkuji paní prof. RNDr. Kataríně Holcové, CSc., za ochotnou pomoc při plavení vzorků. Děkuji také panu kolegovi Mgr. Jakubovi Vodičkovi za asistenci při separaci a focení vzorků. Především pak děkuji svému školiteli RNDr. Janu Hoškovi, Ph.D., bez jehož trpělivosti, odborného vedení a cenných rad by tato práce nemohla vzniknout. Zároveň chci poděkovat i celé své rodině za podporu a pochopení během sepisování této práce.

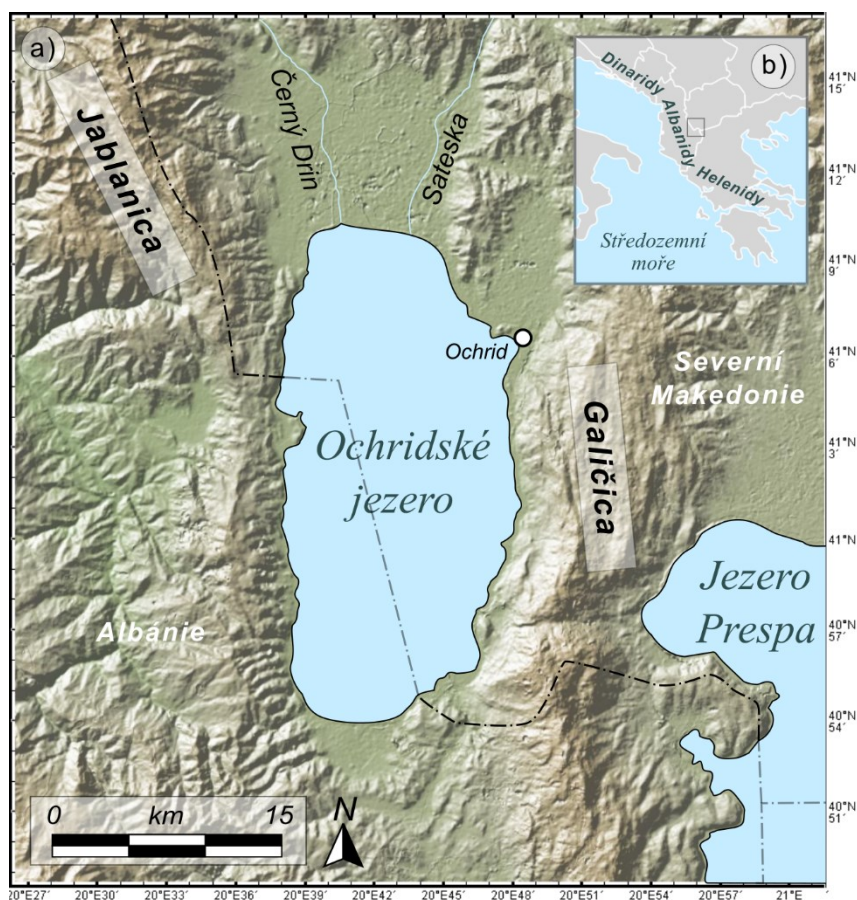
# 1 Úvod

Jezerní sedimenty patří mezi nejvýznamnější přírodní archivy, které umožňují rekonstruovat průběh klimatu a vývoj přírodního prostředí v minulosti. Ochridské jezero (Severní Makedonie/Albánie) – nejstarší existující jezero v Evropě s kontinuálním záznamem sahajícím více než milion let do minulosti, představuje jeden z nejdůležitějších zdrojů informací o terestrickém environmentálním vývoji kvartéru. Díky své pozici v transiitní zóně mezi kontinentálním a středoziemním typem klimatu je ideálním místem pro studium kvartérní dynamiky klimatických změn (Colombaroli a Tinner, 2013).

Ochridské jezero se stalo středem paleoekologického výzkumu po jeho zařazení jako cílové oblasti mezinárodního vrtného programu ICDP (Intercontinental Drilling Programme) a zahájení interdisciplinárního výzkumného projektu SCOPSCO (Scientific Collaboration On Past Speciation Conditions in Lake Ohrid) v roce 2009. V roce 2013 proběhla expedice, která získala sled sedimentů dlouhých 600 m z nejhlubší části jezera (Wagner et al., 2014). Ze sedimentárního záznamu se podařilo rekonstruovat vývoj klimatu i okolní krajiny v průběhu posledních 1,3 milionu let, tj. období svrchního a středního pleistocénu a podstatný úsek spodního pleistocénu (např. Lacey et al, 2015; Wagner et al., 2017; Francke et al., 2019). Nicméně podrobný vývoj nejmladší geologické minulosti, včetně současného interglaciálu holocénu, byl dosud zpracován jen velmi okrajově. Přitom právě období holocénu hraje v environmentálním vývoji celé oblasti klíčovou roli – během posledních zhruba 8 tisíc let se zde průběžně stupňuje vliv lidského osídlení na jezerní i terestrický ekosystém a v důsledku zemědělské a hospodářské činnosti dochází k rozsáhlým ekologickým i geomorfologickým změnám.

Cílem předkládané práce je důkladná rešerše současných poznatků vztahující se k nejmladší geologické minulosti jezera Ochrid a jeho širšího okolí. Zvláštní zřetel je brán na interakci mezi člověkem a přírodním prostředím v pozdní době bronzové a době železné (~3500–1500 let před současností). V tomto období dochází v ochridském regionu k radikálním změnám ve způsobu hospodaření s krajinou, které měly výrazný vliv na regionální environmentální vývoj. Práce rekapituluje současné znalosti o vegetačním vývoji tohoto klíčového úseku.

## 2 Charakteristika Ochridského jezera



Obr.1: Mapa Ochridského jezera (a) a jeho poloha v rámci Balkánského poloostrova (b). Vytvořeno s pomocí GeoMapApp ([www.geomapapp.org](http://www.geomapapp.org)).

Jezero Ochrid (Ochridské jezero), albánsky Liqeni i Ohrit, makedonsky Ohridsko Ezero leží v jihovýchodní části Balkánského poloostrova, na pomezí Severní Makedonie a Albánie. Jezero se nachází ve výšce 693 m n. m. Na délku měří přibližně 30 km a na šířku asi 15 km a jeho celková rozloha činí 358 km<sup>2</sup>. S maximální hloubkou 293 m je nejhlubším jezerem na poloostrově. Východní a západní okraj Ochridského jezera tvoří pohoří Galičica, resp. Jablanica, dosahující výšek přes 2000 m n. m. Tato pohoří tvoří spojnici mezi Dinarickými horami na severozápadě (Dinaridy) a pohořím Pindos na jihu (Helenidy), které jsou součástí horského pásma lemujícího západní okraj Balkánského poloostrova (viz obr.1). Severní a jižní okraj jezera plynule přechází do úrodných plání. Na druhé straně pohoří Galičica se nachází jezero Prespa, které je plošně méně rozlehlé (254 km<sup>2</sup>) a mělčí (průměrně 15 m). Leží v nadmořské výšce 848 m, tedy asi o 150 m výše než Ochrid. Obě jezera tvoří soustavu jezerních pánví, která zde vznikla již během neogénu (Albrecht a Wilke, 2008).

## 3 Jezerní sedimenty jako archiv paleoenvironmentálních změn

Ve studiu kvartéru hrají jezerní uloženiny zvláště důležitou roli, jelikož díky relativně konstantní sedimentaci a minimu erozivních událostí poskytují jeden z nejdetailnějších archivů environmentálních a klimatických změn terestrického prostředí (Cohen, 2003).

Jezerní sedimenty jsou obvykle bohaté na biologické pozůstatky, umožňující jejich přesné stratigrafické zařazení, např. pomocí radiokarbonového datování (časový dosah zhruba 50 tis. let), případně relativního biostratigrafického datování (nejhojněji se využívá palynostratigrafických metod). Vhodné jsou také vulkanické uloženiny (tefra), jež mohou být využity při vzájemné korelaci různých sedimentárních sekvencí (např. Lindhorst et al., 2010). Studium jezerních sedimentů se zabývá obor paleolimnologie, který se při rekonstrukci paleoenvironmentálních změn opírá především o tzv. proxy-indikátory. Proxy-data se získávají instrumentální či paleontologickou analýzou jezerního sedimentu a jsou využívány především při klimatických rekonstrukcích. Jejich informační hodnota se odvíjí z nálezového kontextu a z poznatků o míře použitelnosti příslušných zjištění (odvozených z výpovědní hodnoty studovaných izotopů, na základě znalostí o dnešních stanovištních nárocích jednotlivých druhů apod.). Tyto informace však nejsou přísně vzato bezprostřední součástí vlastního dokladu – jedná se o nepřímá data. Záznam minulosti se tedy získává odůvodněnou aproximací příslušného jevu.

Níže jsou uvedeny příklady některých běžně využívaných proxy-dat se zvláštním důrazem na paleobotanické indikátory (pyl, makrozbytky, fytolity).

### 3.1 Stabilní izotopy a biogeochemie

Jezerní sedimenty poskytují řadu biotických i abiotických materiálů, z jejichž izotopových poměrů lze rekonstruovat, jak se klima vyvíjelo v minulosti, jaká byla míra primární produkce v jezeře či jaké hydrologické změny se v něm odehrály. Měření poměrů stabilních izotopů ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ,  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ,  $^2\text{H}/^1\text{H}$ , aj.) může přinést různé detaily o vývoji jezerního prostředí (cf. Leng et al., 2010), včetně vývoje stavů jezerní hladiny (Lindhorst et al., 2010). Stabilní izotopové poměry mohou být ovlivněny některými procesy (např. fotosyntéza), které vedou k obohacení konkrétního izotopu a ke změně izotopického poměru (tzv. frakcionace).

Nejvyužívanějším teplotním proxy je poměr těžkého a lehkého izotopu kyslíku ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ), zapisovaný jako  $\delta^{18}\text{O}$ , který je možné získat z vápnatých či křemičitých schránek vodních organismů (např. lasturnatky či rozsivky), příp. přímo z vápnatého sedimentu. Při klimatických rekonstrukcích se využívá faktu, že izotopicky těžší voda ( $\text{H}_2^{18}\text{O}$ ) snadněji kondenzuje; naopak izotopicky lehčí voda

( $\text{H}_2^{16}\text{O}$ ) se snadněji vypařuje. V chladném podnebí je většina izotopicky lehké vody vázaná v ledovecích, obsah těžších izotopů je proto ve vodě vyšší ( $\delta^{18}\text{O}$  dosahuje kladných hodnot); v teplém podnebí je naopak vyrovnáno srážkami a izotopový poměr je naopak nižší ( $\delta^{18}\text{O}$  dosahuje záporných hodnot; voda je obohacena o lehký izotop). Jelikož vodní organismy jsou s okolním prostředím v rovnováze, jejich schránky mají téměř identické izotopové složení, jako okolní voda. Protože frakcionační procesy jsou závislé na teplotě, je možné podle izotopového poměru ve schránkách rekonstruovat teplotu prostředí v době, kdy organismus uhynul (Cohen, 2003).

Důležitým jezerním proxy je také poměr  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ), který je hrubým indikátorem bioproduktivity. Fotosyntetické organismy zabudovávají do svých těl přednostně lehčí izotop uhlíku, což v době vyšší biologické aktivity (produktivity) způsobí, že organická hmota v jezeře bude mít záporné hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  (=organický uhlík bude izotopicky lehčí). Frakcionační procesy však mohou být ovlivněné také typem fotosyntézy ( $\text{C}_3 \times \text{C}_4$  rostliny) (Cohen, 2003). V chladných obdobích bude poměr  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  klesat, čímž značí pokles půdní aktivity a celkové bioproduktivity; v teplejším klimatu naopak obsah stoupá (cf. Belmecheri et al., 2010).

Jedním z důležitých parametrů jezerního prostředí je obsah organické hmoty (OM), který je běžně vyjadřován pomocí celkového obsahu uhlíku (TOC). Původ OM v jezerních se sedimentech je alochtonní (přínos detritu z pevniny, příp. eolický transport) a/nebo autochtonní (biologická produkce v jezeře). Obsah organiky v jezerních sedimentech proto poskytuje informace o intenzitě erozně-sedimentačních procesů v povodí jezera i míře dostupnosti živin (proxy pro primární produkci; Meyers, 2003). Organika ovšem přináší i další užitečné informace, např. o rozsahu vegetačního krytu či stupni vývoje a erozi půd v povodí jezera (např. Hošek et al., 2014).

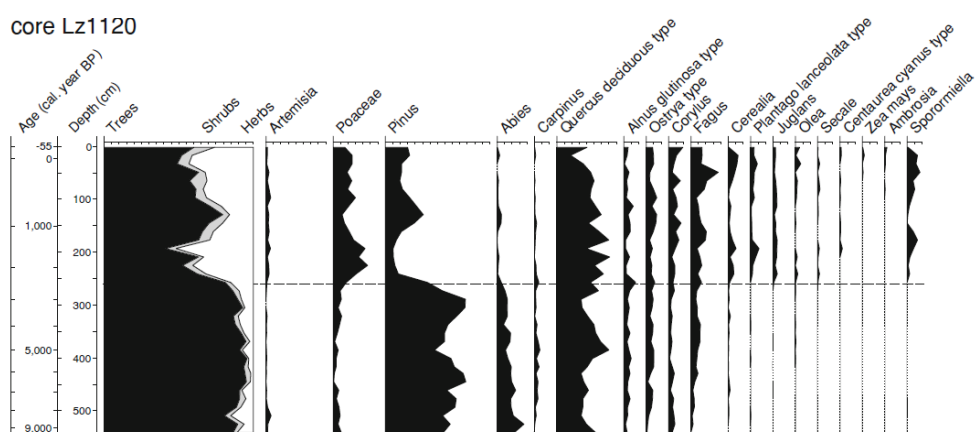
Organická hmota obsahuje řadu organických sloučenin v různém stupni degradace. Nejvhodnější pro paleolimnologickou analýzu jsou alifatické uhlovodíky (alkany, alkeny, alkanoly, karboxylové kyseliny, aj.), neboť ty jsou obvykle schopny odolat v sedimentech mikrobiální degradaci. Dle délky řetězců alifatických uhlovodíků je možné stanovit, zda dominuje alochtonní přísun organiky z terestrické vegetace (=delší řetězce) nebo autochtonní produkce řas a vodních makrofyt (=kratší a středně dlouhé řetězce). Aromatické uhlovodíky (steroly) oproti tomu podléhají snáze rozkladu a využívají se tak spíše jako proxy pro geochemické procesy v sedimentu (Meyers, 2003), nebo pro sledování vodních živočichů či identifikaci antropogenního vlivu v povodí jezera (Holvoeth et al., 2010).

## 3.2 Biotické proxy

### a) pyl

Analýza (sub)fosilních pylových spekter je v současnosti standardní metodou pro studium kvartérní vegetace a klimatické historie, jejíž princip spočívá v analýze počtu a typů pylu v sedimentárním sledu. Vnější acidorezistentní stěna (exina) poskytuje pylovým zrnům charakteristický tvar a morfologické znaky, díky nimž je lze většinou spolehlivě rozeznat (Blackmore, 2006).

Pylovou analýzou je obvykle možné určit rostlinný taxon do rodu a následně identifikovat celé rostlinné společenstvo. Tím lze rekonstruovat okolní krajinu, resp. složení terestrické vegetace v širším okolí jezera i společenstva samotného jezerního prostředí. V pylových diagramech (viz obr.2) je procentuálně vyjádřený obsah pylu vynášen proti časové řadě, čímž lze získat informace o relativním zastoupení druhů, které rostly ve studované oblasti (Davis, 1963).



Při

**Obr.2:** Pylový diagram z Ochridského jezera. Převzato z Wagner et al., 2009.

interpretaci pylového diagramu je však nutné brát v úvahu, že některé taxony mohou být v pylovém záznamu nadhodnoceny – hlavně některé jehličnany, jež jsou známé svou nadprodukcí pylu – zejména borovice (*Pinus*). Využívají se proto některé standartizované metody, které dokážou vliv pylové produkce odstínit (např. indexy pylové bohatosti a rovnoměrnosti, více viz Colombaroli a Tinner, 2013).

Pylový diagram poskytuje informace o krátkodobých i dlouhodobých změnách v abundancích rostlin a stanovištní dynamice, a lze z něj proto rekonstruovat např. stupeň otevřenosti vegetace (AP/NAP) či antropogenní využívání půdy (výskyt kulturních plodin a plevele) (Colombaroli a Tinner, 2013). S využitím znalostí o ekologických požadavcích a preferenci k růstu u žijících

příbuzných taxonů pak může být pylový záznam použit také k rekonstrukci vývoje klimatu (Blackmore, 2006, Denéfle et al., 2000).

#### b) makrozbytky

Studium makrozbytků se většinou neprovádí samostatně; ale kombinuje se s jinými metodami, nejčastěji s pylovou analýzou (Birks, 2000). Výhodou makrozbytků je fakt, že umožňují určit taxon i pod úroveň rodu, což může poskytnout informace o rostlinách, jejichž pyl se hůře zachovává. Makrozbytky mají vypovídající hodnotu o vegetaci v bezprostředním okolí, jelikož u nich nedochází k dálkovému transportu (pokud se nejedná o exotické druhy, u nichž to lze předpokládat). Jsou tak důležité spíše pro regionální či lokální rekonstrukci prostředí, která se uplatňuje např. v archeobotanice (Birks, 2017). Pro správnou interpretaci vzorků je nutné brát v úvahu okolnosti uložení rostlinných pozůstatků, způsob jejich konzervace a příp. také archeologický kontext (Birks, 2017).

Za rostlinný zbytek je zpravidla považován objekt, který je viditelný pouhým okem a s nímž lze manipulovat ručně. Velikost makrozbytků se může pohybovat od milimetrů do metrů; obvyklá velikost je mezi 0,5 a 2,0 mm. Makrozbytky jsou studovány pomocí stereomikroskopu v 10x až 40x zvětšení; větší zvětšení (např. 100×) lze dosáhnout pomocí výkonného mikroskopu (viz praktická část). Mezi makrozbytky rostlin patří dřevo, listy, plody a semena, zbytky kutikuly, kůry aj. V archeologických situacích se často jedná o zbytky různých materiálů, které lidé používali (materiál na stavbu), nebo o zbytky potravy (organický odpad). Jejich původ tak může vypovídat o různých lidských činnostech (zemědělství, pastva, těžba dřeva apod., viz např. Sadori et al., 2010).

#### c) fytolity

Fytolitová analýza je poměrně nový, ale rychle se rozvíjející paleoenvironmentální směr (Stromberg et al., 2018). Fytolity jsou tělíška oxidu křemičitého, která se tvoří v rostlinné tkáni. Na rozdíl od jiných rostlinných zbytků se zachovávají i ve vápnatém a aerobním prostředí (včetně terestrických facií) a poskytují tak důležité paleobotanické informace ze sedimentárních sekvencí, kde se makrozbytky ani pyl nezachovávají (Bremond et al., 2004). Nejlépe zpracovanou skupinou jsou jednoděložné rostliny a zejména lipnicovité (Poaceae), které aktivně akumulují křemičitanová tělíška (Stromberg et al., 2018). Pro archeobotanický výzkum jsou důležité hlavně pozůstatky kulturních (užitkových) rostlin, pomocí nichž je možné rekonstruovat škálu pěstovaných plodin nebo identifikovat stravovací návyky pravěkého obyvatelstva a dotvářet tak představu o charakteru osídlení (Beneš et al., 2018).

### c) ostatní biotické proxy

V paleolimnologických studiích jsou hojně využívány také pozůstatky organismů s pevnou schránkou, a to především řas (rozsivky, někdy obrněnky, zlativky, krásivky). V sedimentech se dále zachovávají malé korýši (perloočky, klanonožci, lasturnatky), občas je možné narazit na pozůstatky hmyzu, např. krovky brouků či kusadlové aparáty pakomárů (z čeledi *Chironomidae*). Na základě stabilního izotopové složení, distribuce a ekologické valence jednotlivých taxonů (např. tolerance vůči max./min. teplotě) lze určit, jaké bylo klima a prostředí, když tvorové uhynuly.

## 4 Přírodní poměry Ochridského jezera

### 4.1 Klima a hydrologie

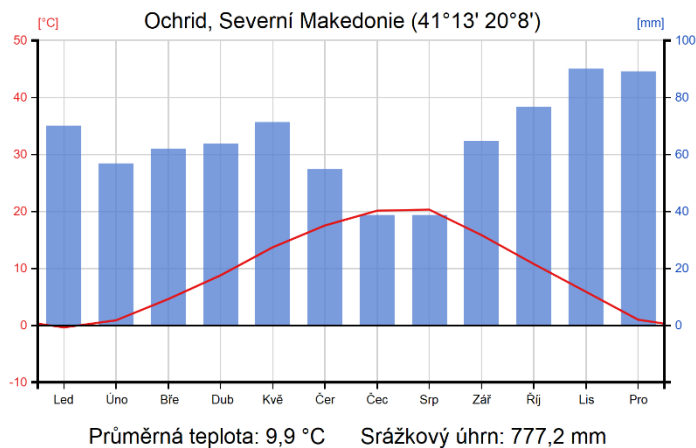
Ochridské jezero se nachází v oblasti, která podle Köppen-Geigerovy klasifikace leží na pomezí středomořského suchého a subtropického vlhkého klimatu (Csb/Cfb). Charakteristická pro tento region jsou suchá, horká léta a mírné, srážkově bohaté zimy (Kottek, 2006). Srážkový úhrn se pohybuje kolem 900

mm. Vliv na místní podmínky má i topografie pánve a blízkost Jaderského

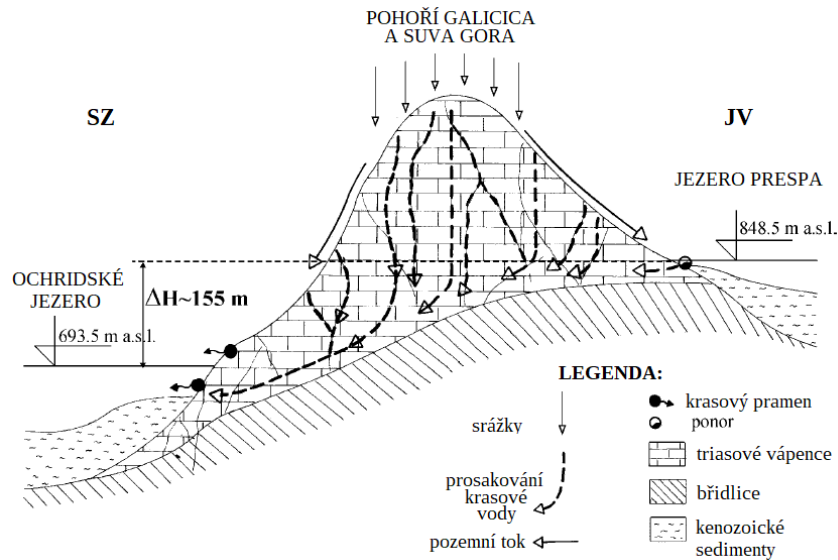
moře, které ovlivňuje vzdušnou cirkulaci (S-J) nad jezerem (Popovska a Bonacci, 2007). Minimální a maximální teploty vzduchu činí  $-5,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , resp.  $+31,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Nejnižší teploty se objevují v lednu a nejvyšší v červnu (viz obr.3, Popovska a Bonacci, 2007).

Na východním břehu Ochridského jezera vyvěrají krasové prameny, které jsou částečně dotovány srážkami prosakujícími silně zkrasovatělými horninami a zčásti vodou přitékající z jezera Prespa (Anovski et al., 1992). Na jeho západním okraji se totiž vyskytují ponory, jimiž voda vstupuje do podzemí a prochází skrze pohoří Galičica do Ochridského jezera (viz obr.4). Prameny se na celkovém přítoku podílejí asi z poloviny, zbytek pochází z řek a přímých srážek (dosahují v pohoří Galičica průměrně 700 mm/rok) (Matzinger et al., 2007).

Povodí samotného Ochridského jezera zahrnuje asi  $1\,500\text{ km}^2$ ; kvůli krasovému spojení s jezerem Prespa je však skutečný rozsah větší a vypočtená plocha povodí se u autorů různí, obvykle v rozsahu  $2\,600$  až  $2\,900\text{ km}^2$  (cf. Hoffmann et al., 2012). Do jezera ústí několik menších toků (Daljan, Drilon, Cerava) spolu s řekou Sateska, která byla do jezera přivedena až v roce 1962 umělým říčním korytem. Jediným přirozeným odtokem je řeka Crni Drin (Černý Drin), která odvádí vodu z jezera do Jaderského moře. Doba zdržení (tzn. residence time) vody v jezeře je odhadována na 70 let. Přestože Ochridské jezero je obohaceno o izotopicky těžší vodu z jezera Prespa, reálná míra komunikace mezi oběma jezery je omezená, právě kvůli podzemnímu krasovému spojení, které účinkuje jako filtr omezující přínos většího množství živin do jezera (Leng et al., 2010; Cvetkoska, 2016).



**Obr.3:** Klimadiagram vytvořený pro město Ochrid. Převzato z ClimateCharts.net



**Obr.4:** Schematicky znázorněné krasové spojení mezi jezery Ochrid a Prespa. Šipky značí směr toku srážkové vody skrze triasové vápence. Podle Popovska a Bonacci, 2007.

Díky minimálnímu přítoku je jezero klasifikováno jako oligotrofní. Charakteristickým rysem oligotrofních nádrží je vysoká průhlednost, která v Ochridském jezeře dosahuje až 9 m Secchiho hloubky (Popovska a Bonacci, 2007). Vodní sloupec je promícháván jen částečně (asi do 150–200 m hloubky) během zimních měsíců; na jaře a v létě je jezero stratifikováno a ke kompletnímu míchání dochází jednou za 7 let. Pod úrovní >200 m jsou vody chudé na kyslík, a naopak bohaté na živiny (zejména fosfor), tudíž zde nedochází k bioturbacím. Během úplného míchání však mohou být živiny resuspendovány a přineseny do svrchních vrstev vodního sloupce (epilimnia), čímž může dojít ke zvýšení bioproduktivity (Wagner et al., 2009). Teplota hypolimnia se pohybuje konstantně kolem 5–6 °C, povrchová teplota je v nejteplejších měsících až o desítky stupňů vyšší, nikdy se však neohřívá nad 23 °C. Jezero tak má velký vliv na snížení teplotních extrémů v údolí, což se kupř. projevuje tím, že hladina jezera v zimě nezamrzá (Popovska a Bonacci, 2007).

## 4.2 Biota

### a) biota v jezeře

Dlouhodobá geografická izolace a existence jezera umožnila rozvoj ekosystému s mimořádným stupněm biologické rozmanitosti. Vezmeme-li v úvahu i celkovou rozlohu, pak z hlediska počtu druhů na plochu je Jezero Ochrid patrně nejbohatším na světě (převyšujícím druhovou rozmanitostí i jezera Afrického riftu či jezero Bajkal). Z hlediska diverzity jednoznačně dominují rozsivky

(*Bacillariophyceae*), u nichž bylo popsáno přes 500 taxonů. Na rozdíl od tropických jezer, kde obratlovci představují jednu z hlavních složek endemické diverzity, u jezer mírného pásma lze nejvyšší míru endemismu pozorovat zvláště u bezobratlých; Ochridské jezero není výjimkou. Mezi endemity převládají zvláště bentické a semi-bentické taxony, jako jsou stejnonožci a různonožci (75 % resp. 90 % míra endemismu) nebo vodní plži (74 %). Z endemické obratlovčí fauny lze zmínit např. ikonický druh, pstruha ochridského (*Salmo letnica*), který má pro místní obyvatelstvo i ekonomický význam (Albrecht a Wilke, 2008). Nejvíce endemických druhů je pozorováno na jihovýchodním skalnatém pobřeží. Vysoká míra endemismu může být způsobena lepší schopností jezerní fauny konkurovat většině invazních druhů (Hauffe et al., 2011).

Dle Albrecht a Wilke (2008) bylo Ochridské jezero osídleno druhy, které pobývali blízko místa, kde jezero vzniklo – molekulární data naznačují, že nejbližší příbuzní zdejších taxonů se vyskytují na západním Balkáně příp. v Jaderském moři. Ke kolonizaci Ochridského jezera tak pravděpodobně došlo během jediné události (Albrecht a Wilke, 2008).

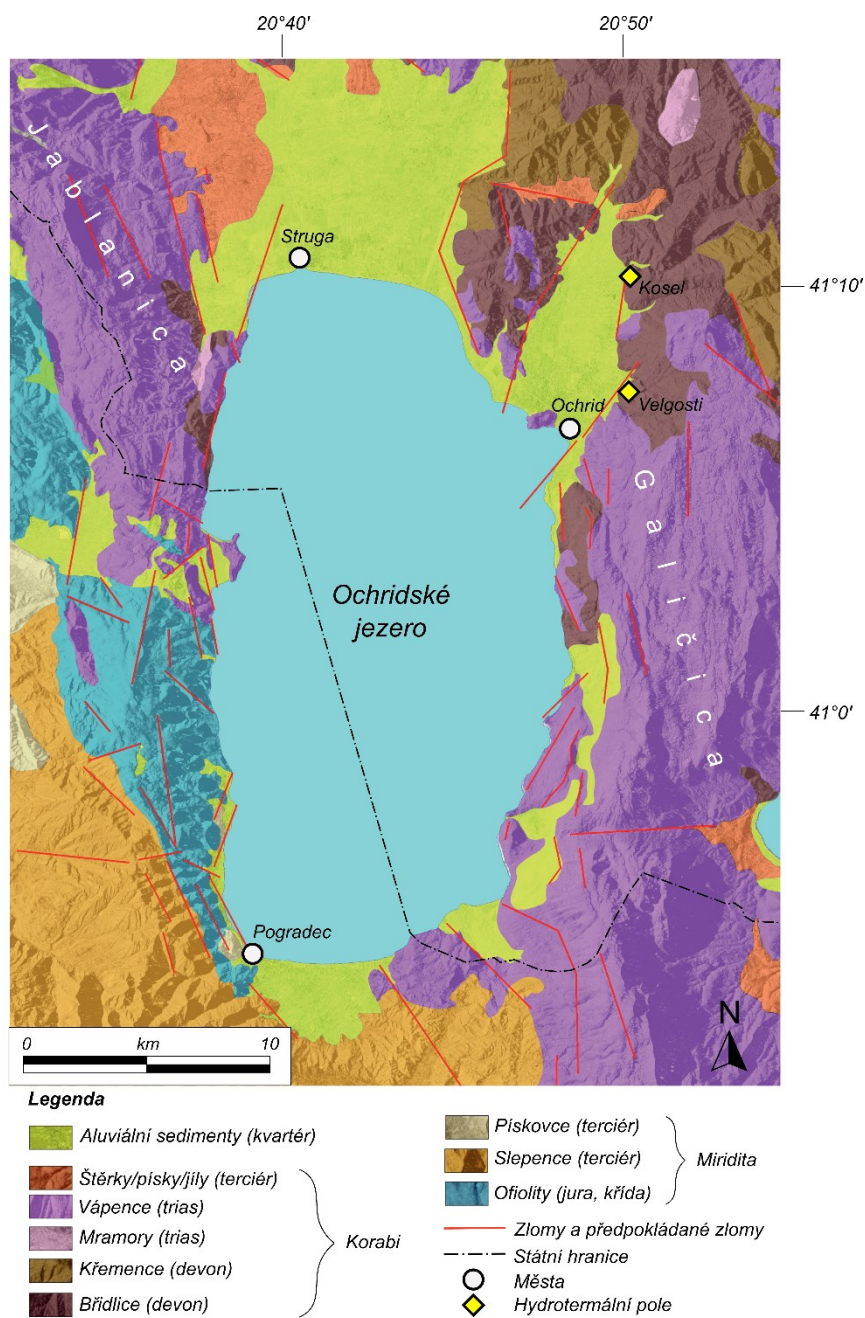
#### b) biota v okolí jezera

V oblasti kolem Ochridského jezera se střetávají prvky středoevropské, jihoevropské a mediteránní flóry. Vegetace je rozlišena do několika výškových stupňů, počínaje litorální vegetací s rákosinami (*Phragmites australis*), dále lesy s opadavými a neopadavými duby (*Quercus cerris*, *Q. trojana*), habry (*Carpinus orientalis*) javory, jasany a sklerofylními keřy (*Pistacia terebinthus*, *Phillyrea latifolia*). Ve vyšších polohách (nad 1200 m) se rozprostírají mezofilní lesy s bukem lesním (*Fagus sylvatica*), následované jehličnatými lesy s borovicemi (*Pinus leucodermis*, *P. peuce*, *P. nigra*) a jedlemi (*Abies alba*, *A. borisii-regis*). Nad 1800 m n.m. jsou vytvořena subalpínská vřesoviště a louky, místy s trpasličími borovicemi (*Pinus*) a jalovci (*Juniperus*) (Bordon et al., 2009; Sadori et al., 2016).

### 4.3 Geologie

Ochridské jezero leží ve stejnojmenné pánvi, která je jednou z mnoha vnitrohorských tektonických propadlin (graben) alpsko-dinaridského orogénu. Leží ve vnitřních albanidech, na styku tektonických ker Mirdita a Korabi. Jednotka Korabi je tvořena metamorfovanými paleozoickými magmatity s mezozoickými sedimenty, jednotka Mirdita pak představuje pásmo ofiolitů překryté kenozoickými sedimenty (Reicherter et al., 2011). Z toho doto důvodu je celá oblast petrograficky velmi pestrá (viz obr.5).

Na severovýchodním břehu vystupují silně kaolinizované devonské fylity, které jsou místy překryty druhohorními a třetihorními sedimenty. Severozápadní, východní až jihovýchodní okraj pánve utvářejí silně zkrasovatělé triasové vápence, které tvoří i značnou část pohorí Galičica. Na jihozápadním okraji vystupují pod různě deformovanými neogenními sedimenty (flyš a molasa) jurské a křídové příkrovy složené z ofiolitů, vápenců a dolomitů. Severní okraj a částečně i jižní okraj pánve je tvořen především hrubozrnnými aluviálními a koluviálními uloženinami pocházejícími z řek a aluviálních vějířů (Hoffmann et al., 2010; Lindhorst et al., 2015).



**Obr.5:** Geologie a tektonika v okolí Ochridského jezera. Podle Lindhorst et al., 2015.

### 4.3.1 Geologický vývoj ochridské pánve

Ochridské pánev prošla složitým vývojem, který byl ovlivněn střídáním extenzních a kompresních epizod, které v jihovýchodní části Balkánského poloostrova započaly již během paleogénu. V eocénu až oligocénu prošla oblast dvěma obdobími extenze, které souvisely s ústupem subdukční zóny (tzv. trench rollback). Na konci oligocénu/začátkem miocénu dochází k několika epizodám zkrácení kůry (v souvislosti s další fází orogeneze), poté následuje období eroze a peneplanizace reliéfu. Po ústupu hlavních kompresních sil došlo k přechodu do extenzního režimu, který se projevil tvorbou tektonických příkopů.

Po iniciální transtenzi a extenzi ve směru SZ-JV došlo k pravostranným horizontálním posunům, které vedly k vytvoření pull-apart pánve. Zhruba na přelomu spodního a středního miocénu dochází ke změně směru extenzního režimu a preferenčnímu rozpínání pánve ve směru V-Z, jež se stalo dominantním procesem, který pokračuje i do současnosti (Hoffmann, 2010). V souvislosti s extenzí docházelo k tvorbě zlomů, které predisponují vznik hrástí a příkopů (a polopříkopů). Na přelomu miocénu a pliocénu vznikají nejmladší sedimentární pánve (např. Ochridská, Prespanská či Pelagonská), což souvisí s migrací extenzního režimu směrem na západ. Ve svrchním miocénu (8–5 Ma) sedimentují v Ochridské pánvi bazální štěrky a slepence, na něž navazují jemnozrnné slíny proložené uhelnými slojkami, jež dokládají existenci mokřadu. V pliocénu nastupuje opět klastická sedimentace a dochází k postupné subsidenci pánve (Dumurdžanov et al., 2004, 2005). V kvartéru pak dochází ke zdvihu (upliftu) celé oblasti, zároveň však dochází k rychlé subsidenci. Limnická sedimentace začíná již během spodního pleistocénu, v době před 1,3 miliony let. Ochridské jezero bylo zprvu menší eutrofní nádrž, s pokračující extenzí a subsidencí však docházelo k jeho rozšiřování a prohlubování. Díky vápencovému podloží mohla do Ochridské pánve postupně infiltrovat krasová voda a postupně ji tak zaplnit (Albrecht a Wilke, 2008). Původní rozsah pánve byl v průběhu kvartéru větší a mohl navazovat na rozsáhlý systém neogenních jezerních pánví alpsko-dinaridského orogénu, které propojovaly většinu území Severní Makedonie (Dumurdžanov et al., 2004).

### 4.3.2 Neotektonika

Geomorfologické útvary, jako jsou strmé srázy (o sklonu 40-50 °), hluboce zaříznutá říční údolí či zlomově omezené aluviální vějíře svědčí o recentních tektonických pohybech (Reicherter et al., 2011, Wagner et al., 2009), které souvisí s pokračující extenzí. Svahy obvykle kopírují průběh hlavních zlomů, jež mají tendenci se uchylovat ve směru S-J a vymezovat tak okraje pánve. Extenze se projevuje významně i v holocénu (Hoffmann et al., 2012), a to zejména na západním a východním okraji. Centrální část pánve je již tektonicky neaktivní – dokládají to neporušené vrstvy jemnozrnných

uloženin, které zde dosahují mocnosti až 800 metrů. Tektonické pohyby způsobují postupnou subsidenci pánve přibližně o 2 mm za rok, která je kompenzována sedimentací. Rychlost sedimentace se v posledních 16 000 letech pohybuje kolem 0,04 mm/rok; vyšší rychlosti jsou pozorovány např. během posledním glaciálu a pozdního holocénu (dle Francke et al., 2019), což umožňuje vyšší časové rozlišení sedimentárního záznamu (Leng et al., 2010). Rozdílná rychlost sedimentace může být vysvětlena vnitřní jezerní cirkulací nebo různou tektonickou aktivitou podél západního a východního okraje jezera (Wagner et al., 2012). Severní a jižní okraj Ochridské pánve jsou tektonicky aktivními zónami, které mohou podléhat rozsáhlým pohybům i v recentu (Hoffmann et al., 2012; Hošek et al., 2021).

Lidská sídla v okolí jezera jsou v důsledku aktivní tektoniky vystavena častým otřesům a sesuvům. Jedno z nejničivějších zemětřesení se odehrálo na počátku 6. století n.l., které zasáhlo město Ochrid (Wagner et al., 2012) a dle některých autorů poničilo i velkou část města Skopje. Dosud nejsilnější zemětřesení bylo zaznamenáno roku 1911, kdy bylo naměřeno 6,6 stupně Richterovy škály. V nedávné minulosti, např. v roce 2009 zemětřesení o síle 5,6 způsobilo zničení stovek domů, přesto nebyly hlášeny žádné oběti. Epicentra těchto otřesů jsou většinou mělká, často v hloubkách menších než 25 km (Hoffmann et al., 2010). Zemětřesení se vyskytují hlavně podél okrajů Ochridské pánve (=hlavní zlomové zóny). Souvislý pás vedoucí přes pánve Ochrid a Korça je na základě současné seismicity považována za oblast s nejvyšším nebezpečím v rámci albánsko-makedonského koridoru (Aliaj et al., 2004). Zlomy, jejichž délka se pohybuje mezi 10 a 20 km, mohou způsobit posuny jednotlivých bloků kůry o 0,6 až 2 m během jediné seismické události a vyvolat zemětřesení o síle 6,0 až 7,0 stupně Richterovy škály (Reicherter et al., 2011). Kromě otřesů ohrožují bezprostřední okolí jezera také sesuvy, jejichž uložení lze dodnes identifikovat v jezerních sedimentech (Reicherter et al., 2011; Wagner et al., 2012). Dle Wagner et al. (2008) jsou sesuvy běžné zejména na východním a západním okraji jezera.

Jedním z méně obvyklých projevů tektonické činnosti jsou hydrotermální vývěry severně od města Ochrid, poblíž obcí Kosel a Velgosti (viz obr.5). V silně kaolinizovaných fylitech devonského stáří lze nalézt pozůstatky solfatar a fumarol, lokálně se vyskytují také termální prameny, z nichž byla v minulosti získávána síra pro lázeňské a terapeutické účely – v současnosti jsou ovšem zakryté. Původ této geotermální anomálie je přisuzován tektonice, jelikož zde dosud nebyly zaznamenány žádné doklady o vulkanické činnosti (Reicherter et al., 2011; Hoffman et al., 2010).

## 5 Paleoenvironmentální vývoj ochridské oblasti v kvartéru

### 5.1 Vývoj v pleistocénu (cca 1,3 Ma – 11,7 ka BP)

Střídání glaciálů a interglaciálů podstatně ovlivnilo podobu krajiny a vegetace. Na rozdíl od střední, východní a severní části Evropy, kde se hlavní fáze glaciálních období projevují silnou redukcí dřevin a rozvojem stepních společenstev, v jižní části balkánského poloostrova tvořily nezanedbatelnou součást glaciálních ekosystémů i klimaticky náročnější prvky, včetně listnatých stromů. Specifické klimatické i geomorfologické podmínky jsou jednou z příčin značné diverzifikace bioty a existenci řady endemických druhů. Jejich přítomnost je vysvětlována kombinací geografické diverzity území (tj. velké rozdíly ve srážkách a teplotě v důsledku rozmanité topografie), minimálního vlivu kontinentálního zalednění a redukováným rozsahem horských ledovců, a z toho vyplývajícím relativně vyrovnanějším klimatu. Tyto faktory umožnily existenci lokálních klimatických refugií, které poskytly vhodné podmínky pro přežití mnoha temperátních druhů stromů včetně některých terciálních reliktnů (např. *Pinus peuce*, Willis et al., 1994).

V raných dobách existence Ochridského jezera (ve sp. pleistocénu) panovaly v okolí ve srovnání s druhou polovinou kvartéru teplejší a vlhčí podmínky, což umožňovalo stálou přítomnost lesní vegetace i během glaciálů. Jednu z hlavních složek vegetace zde tvořily reliktní rody listnatých stromů i jehličnanů, jako jsou cedry (*Cedrus*) a jedlovce (*Tsuga*), které byly doprovázeny lapinami (*Pterocarya*), ambroněmi (*Liquidambar*) či parociemi (*Parrotia*). Zástupci těchto rodů se již v oblasti nevyskytují, ale dodnes přežívají v odlehlých klimatických refugiích (Panagiotopoulos et al., 2020). Většina neogenních reliktnů zde přetrvala až do období středního pleistocénu, kdy náhle vymizela s nástupem „horších“ klimatických podmínek během tzv. středopleistocenní revoluce, kdy došlo k velkým změnám ve složení pleistocenní fauny a částečně i flory. Refugiální podmínky panovaly také v blízké jezerní pánvi Korça a byly zapříčiněné obdobnými podmínkami (poloha v tektonickém příkopu obklopeném vysokými horami) (Foauche et al., 2010). Oblast okolo Ochridského jezera spolu s dalšími vnitrohorskými pánvemi tedy představovala klimatické refugium pro mnohé náročnější druhy stromů, kterým se v chladnějších obdobích dařilo na nízko položených jezerních terasách (Holvoeth et al., 2017). Ochridské jezero prodělalo v průběhu pleistocénu několik oscilací vodní hladiny (např. v sálském glaciálu/MIS 6 byla hladina jezera až o 60 metrů níže oproti současnosti), které sice dramaticky neovlivnily jezerní společenstva (Lindhorst et al., 2010, Lindhorst et al., 2015), mohly mít však pozitivní účinek na udržování lesní vegetace v blízkosti vodní plochy, která fungovala jako účinný „tlumič“ klimatických výkyvů (Sadori et al., 2016). Přítomnost lesní vegetace v období glaciálů usnadňovala její šíření v teplejších obdobích směrem na sever (Panagiotopoulos et al., 2020).

Sedimentologická analýza jezerních uloženin (např. Lézine et al, 2010, Holvoeth et al., 2010) dokládá během glaciálních období zvýšenou dynamiku erozních procesů a celkově suché a prašné podmínky. Jezero bylo alespoň částečně přikryto ledovou pokrývkou; hrubozrná komponenta v hlubokovodních faciích naznačuje drift klastického materiálu na ledových krách (Vogel et al., 2010). Zároveň došlo k inhibici krasového systému, pravděpodobně v důsledku tvorby permafrostu v okolí jezera, a tím i omezení přísunu vápenatých ( $\text{Ca}^{2+}$ ) iontů (Belmecheri et al., 2009). Ustává tak tvorba  $\text{CaCO}_3$  a srážení kalcitu v jezeře (klesá i obsah anorganického uhlíku – TIC). Chladné podmínky a intenzivní eolická činnost nedovolily stratifikaci jezera, což vedlo k úplnému promíchávání vodního sloupce, čímž bylo efektivně zamezeno uvolňování fosforu ze sedimentů a zabráněno nárůstu produktivity v jezeře. Zvýšená dekompozice organické hmoty vedla ke zvýšení pH a rozpouštění kalcitových schránek organismů, což se projevilo jejich absencí v chladných klimatických výkyvech (Belmecheri et al., 2009). Nejproduktivnějšími ekosystémy zůstaly jen litorální porosty. Ve vegetaci převládaly zejména trávy (*Poaceae*) a byliny (merlíkovité – *Chenopodiaceae*, pelyněk – *Artemisia*), indikující stepní podmínky, v nízkých koncentracích však přetrvávala i stromovitá vegetace (např. jedle, jalovce).

V období interglaciálů převažovalo teplé a vlhké klima, dochází k uklidnění erozně-sedimentačních pochodů. Jezerní hladina stoupá a dochází k (re)aktivaci krasového systému (Belmecheri et al., 2009). Vysoký obsah anorganického uhlíku (Total Inorganic Carbon – TIC) a vápenatých iontů ( $\text{Ca}^{2+}$ ) dokládá srážení kalcitu v jezeře (Wagner et al., 2010). Hojný obsah rozpuštěné organické hmoty (Dissolved Organic Carbon – DOC) v sedimentech indikuje zvýšenou primární produktivitu (Vogel et al., 2010). V okolí jezera ustupují stepní formace, naopak expandují lesní porosty dominované jedlemi (*Abies*), smrkem (*Picea*) a později i duby (zejm. *Quercus cerris*, *Q. robur*) a buky (*Fagus*). V holocénu se připojují také nové druhy introdukované člověkem, např. ořešáky (*Juglans*) (Sadori et al., 2016).

Přechod do posledního glaciálu je charakteristický rychlým šířením lesa. V interstadiálních podmínkách středního pleniglaciálu (kolem 35 000 BP) dochází k rychlému oteplení, které je vzápětí následováno ochlazením během posledního glaciálního maxima (MIS 2). V chladném výkyvu starého dryasu (16–15 400 BP) se projevuje ochlazení objevením stepi dominované trávami (*Poaceae*) a bylinami (např. *Artemisia*). Na okolní prostředí se ještě projevuje horské zalednění, jehož poslední doklady pochází ještě z doby interstadiálů Böllingu a Allerödu, tj. z doby před 15–11 tisíci lety (Ribolini et al., 2011). Klima si ponechává spíše chladný a suchý ráz, k oteplení a zvlhčení dochází až počátkem holocénu. V okolí jezera se objevují opadavé lesy složené z listnatých stromů (buk, dub, bříza), stále jsou však doprovázené stepními prvky. Poslední chladnější výkyv se projevuje během mladšího dryasu (cca 12 700–11 700 BP), kdy se opět rozšiřují chladné stepi spolu s travní vegetací.

## 5.2 Vývoj v holocénu (11,7 ka BP – současnost)

Holocén (~posledních 11,7 tisíc let) je současnou geologickou epochou. Od předchozích interglaciálů se liší tím, že do přirozeného vývoje prostředí zasahuje i člověk. Holocén je ovšem ovlivněn i řadou klimatických oscilací, které měly podstatný vliv na člověka. Jde většinou o krátkodobé výkyvy podnebí související s ústupem ledovců po poslední době ledové a změnami ve sluneční aktivitě (Mayewski et al., 2004). V mediteránní oblasti je průběh holocénu charakteristický několika chladnými oscilacemi a epizodami suchého klimatu, které lze zachytit také v Ochridském jezeře (např. 8,2 ka, 4,2 ka a 2,5 ka event) (Wagner et al., 2010).

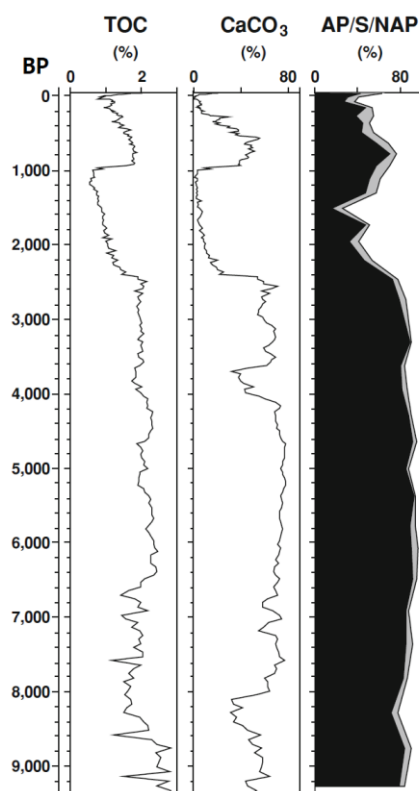
Pro začátek holocénu jsou typické převážně velmi chladné zimy a přítomnost klastických sedimentů v jezeře (Vogel et al., 2010), což kontrastuje s jinými paleoenvironmentálními archivy např. ve střední Evropě, kde došlo k rychlému oteplování relativně brzy po odeznění hlavní fáze zalednění (Pokorný a Jankovská, 2000). Oteplení se v sedimentárním záznamu projevuje postupně (Reed et al., 2010); v časném holocénu se v oblasti kolem Ochridského jezera nejprve zvyšuje zastoupení druhů temperátních dřevin (např. dub letní) a dochází ke zvýšení produktivity jezera (Cvetkoska et al., 2016). Před 9 400 lety dochází k oteplení (nárůst kalcitu + organiky), jež souvisí s klimatickým optimem na počátku holocénu. Dochází k obnovení půdního vývoje; vysoké procento pylu stromů ukazuje na mírné podmínky (Francke et al., 2019). Toto období je narušeno ochlazením a krátkodobým vysoušením před 8200 lety (tzv. 8,2 ka event, ~8 300–8 100 BP), kdy se průměrná teplota snížila až o 2 °C oproti holocennímu průměru (Belmecheri et al., 2010). Geochemické proxy (alkanoly s kratšími řetězci) naznačují dočasnou expanzi trav a byliny (především *Poaceae*) a přechod do aridnějších podmínek, což dokládají i pylové záznamy (Wagner et al., 2009, viz obr.6). Úbytek srážek a nedostupnost živin redukuje fytoplankton v jezeře (Holvoeth et al., 2010). Doložena je i zvýšená rychlost sedimentace (Francke et al., 2019). Chladný výkyv byl doložen i analýzou sedimentů jižně ležícího zazemněného jezera Maliq (Bordon et al., 2009). Podobný chladný výkyv (před ~7 000–7 500 lety BP) souvisí s dalším vysoušením krajiny, kdy vysoký obsah jemného písku v sedimentech dokládá intenzivní eolickou činnost v balkánském regionu (Vogel et al., 2010). Tyto chladné klimatické oscilace mohou mít svůj původ v zeslabování afrického monzunu, který přináší srážky přes Saharu až do východního Středomoří. Svou roli sehrálo pravděpodobně také polární proudění chladného a suchého vzduchu z oblasti Sibíře, které pronikalo daleko na jih a mělo podstatný vliv na sezonalitu klimatu ve východním Středomoří (Weninger et al., 2009).

Po klimatických výkyvech následuje období s vyrovnanými teplotami. Konec raného holocénu kolem 6. tisíciletí BC je pro středomořskou oblast charakteristický sušším klimatem a zvýšenou sezónností (Roberts et al., 2011). Během středního holocénu (6 000–2 500 BC) se klimatické podmínky v ochridské oblasti stabilizují, podnebí je zprvu teplé a jezerní produktivita je vysoká (Cvetkoska et al., 2016). Kolem 5000 BP jsou již klimatické podmínky celkově sušší (Vogel et al., 2010). Kolem let

4 500–4 000 BP se klima začíná ochlazovat a nabývá suššího charakteru (další chladné pulzy např. kolem 4 200, 3 400, 2 000 BP). Trend aridizace pokračuje až do současnosti a je pro oblast Středomoří charakteristický (Leng et al., 2010). Vegetační a erozně-sedimentační dynamika pozdního holocénu je v nezanedbatelné míře ovlivňována lidskou činností; antropogenní vliv se projevuje již cca 5 000 let do minulosti (~3 000 BC), kdy dochází k osídlování úrodných plání neolitickými obyvateli na severním okraji jezera. Spolu s tím dochází k rozvoji zemědělství a pastevectví v oblasti.

V pozdním holocénu dochází k poklesu procentního podílu pylu stromů (viz obr.6), což je dááno do souvislosti s odlesňováním a půdní erozí (Wagner et al., 2010, Francke et al., 2019). Hlavní pokles se však odehrává v době před 2 500 lety BP, kdy dochází také k expanzi trav, které ukazují na postupné otevírání terénu. V jezeře Maliq se objevují kulturní rostliny (obiloviny, ořešáky – *Juglans*, olivovníky – *Olea*), které svědčí o začátku jejich pěstování v oblasti (Denéfle et al., 2000; Foauche et al., 2010). Nárůst kulturních rostlin a pokles podílu pylu stromů v tomto období může být vysvětlen vytvářením pastvin a těžbou dřeva, ale také celkovou intenzifikací zemědělství, které se rozvíjelo především na severních a jižních pláních (Francke et al., 2019), jak dokládá i nárůst koprofilních spór hub rodu *Sporormiella* (Wagner et al., 2009) a zvýšená eroze půdy. Jedním z indikátorů antropogenního vlivu je rovněž přítomnost některých plevelů, např. jitrocele (*Plantago lanceolata*) (Wagner et al., 2009, 2010; Hošek et al., 2021).

V posledním tisíciletí se projevují klimatické oscilace krátkodobějšího charakteru, jež souvisí s jevy tzv. středověkého klimatického optima a malé doby ledové (Vogel et al., 2010) a které jsou indikovány i v pylovém záznamu. Před 1 000–900 lety kulminují teplé podmínky reprezentované vysokým obsahem organiky (TOC) v jezeře, které jsou vystřídány chladnějšími podmínkami s klesajícím TOC (viz obr.6). Vývoj v pozdním holocénu je poznamenán oscilacemi vodní hladiny v sousedním jezeře Prespa, ke kterým dochází během posledního tisíciletí a které jsou korelovány s mnoha chladnými/suchými výkyvy v jezeře Ochrid (Wagner et al., 2009). Přesto významnější oscilace hladiny u Ochridu během holocénu zjištěny nebyly (Lindhorst et al., 2010). V polovině prvního tisíciletí BP (ve středověku) se opět projevuje vliv člověka; dochází k rozvoji zemědělství a



**Obr.6:** Procentuální zastoupení pylů stromů vs. keřů vs. bylin (AP/S/NAP) v porovnání s obsahem organiky (TOC) a jezerních karbonátů ( $\text{CaCO}_3$ ). Podle Wagner et al., 2009.

k odlesňování v nížinách (López-Blanco, 2020). Spolu se zemědělstvím a zvýšenou erozní činností má vliv na jezerní sedimentaci také nárůst obyvatelstva.

Nezanedbatelný vliv člověka lze sledovat i v posledních dekadách. Mezi hlavní dopady lidské činnosti patří zejména ničení a fragmentace přírodních pobřežních biotopů v důsledku neregulovaných stavebních aktivit na břehu jezera, která mají za následek nárůst obsahu organiky v jezeře (Wagner et al., 2010; Lacey et al., 2015). Lze také pozorovat mírný trend poklesu endemických druhů a nárůstu všeobecně rozšířených druhů (Hauffe et al., 2011). Poněkud hůře je na tom sousední jezero Prespa, které v současnosti obsahuje až 7× více fosforu (Matzinger et al., 2006, čímž může být prostřednictvím pramenů ohroženo i Ochridské jezero. Navzdory vyšší úživnosti a společnému krasovému spojení jezero Prespa však nemá tak zásadní vliv na produktivitu Ochridského jezera, jako spíše na objem vody přitékající do jezera (Cvetkoska et al., 2016). Ochridské jezero je navíc díky svému objemu (cca 50 km<sup>3</sup>) a dlouhé době zdržení (~70 let) do značné míry vůči klimatickým (a environmentálním) změnám rezistentní, je ovšem nutné počítat s tím, že mnohé negativní dopady na jezerní prostředí se mohou projevit až se zpožděním (Matzinger et al., 2006).

### 5.3 Vývoj osídlení v ochridském regionu v kontextu environmentálních změn

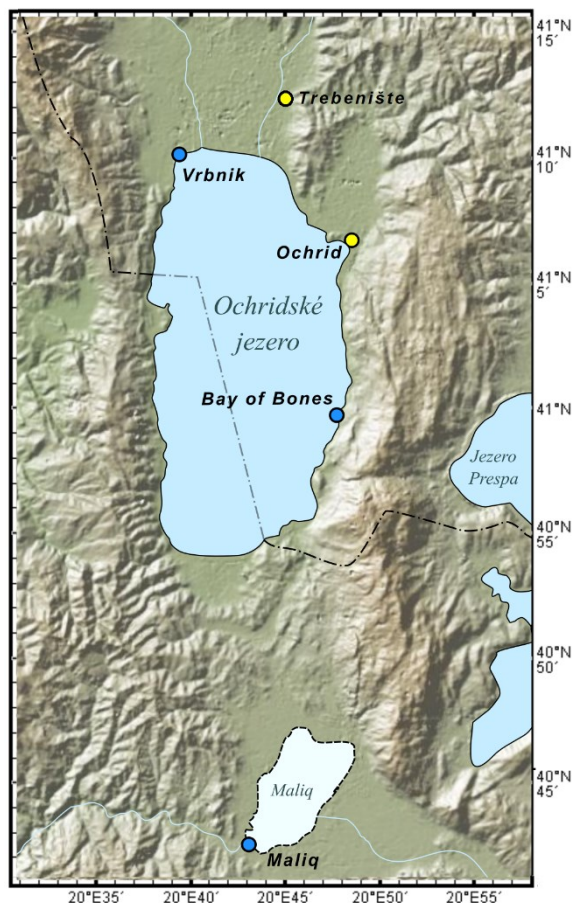
Jižní část Balkánského poloostrova (severní Řecko, Severní Makedonie a Albánie) představuje jedinečný archiv evropské kulturní a environmentální historie, jak ukazuje i oblast kolem Ochridského jezera – množství archeologických nalezišť, unikátní památky z různých období spolu s přírodním bohatstvím patří mezi hlavní důvody, proč se Ochridské jezero v roce 1979 zařadilo do seznamu světového kulturního dědictví UNESCO (UNESCO, 1979). Balkánský region představuje již od pravěku kontaktní zónu charakterizovanou migrací a kulturní výměnou, která je navíc výjimečně citlivá na environmentální změny. Kontinuální přítomnost člověka, jež se projevovala zejména zvýšenou mírou odlesňování, doprovázenou významnou erozí půd, vedla k sekundární expanzi mnoha xerothermních druhů rostlin a k vytvoření krajiny v podobě, jakou ji známe dnes (Willis, 1994, Roberts et al., 2011).

#### 5.3.1 Neolit a doba bronzová (~6 500–3 500 BC)

Ještě v průběhu paleolitu se na Balkánském poloostrově udržoval mobilní způsob života, kdy většina obydlí měla jen dočasný charakter. To se mění v průběhu neolitu, kdy se přes Malou Asii dostávají na poloostrov novinky jako je domestikace zvířat či pěstování obilovin a luštěnin, což vedlo ke změně životního stylu, kdy se zakládají trvalá sídliště (Bailey, 2000).

V blízkosti Ochridského jezera se nachází množství příhodných jeskyní či skalních útvarů, které mohly být využívány jako úkryty pravěkými obyvateli, nicméně nejstarší osídlení lze spolehlivě doložit až od neolitu (Naumov et al., 2020). Dle analýzy lipidových biomarkerů (např. koprostanolu) se lidé v Ochridské pánvi objevili před 8 500 let před současností (Holvoeth et al., 2010). Podobně i v sousední pánvi Korça (u jezera Maliq), která je považována za jednu z nejstarších zemědělských oblastí, se osídlení objevuje již v době kolem 8 000 BP (~6 000 BC) (Foauche et al., 2010). Nejstarší osady se objevily při severním pobřeží Ochridského jezera, na jižním úpatí hory Zlastrana, asi 35 km severovýchodně od města Ochrid. Nálezy v podobě pracovních nástrojů a keramických výrobků nalezených v aluviálních sedimentech odpovídají časovému úseku raného neolitu (úsek od 8 000 do 6 000 let před naším letopočtem). Jednalo se o tzv. telly (tell settlements), umělé vyvýšeniny, které vznikaly dlouhodobým obýváním jednoho místa a postupnou akumulací materiálu z různých etap osídlení.

U prvotního osídlení je již možné spatřit dynamický vztah s osadami v nedaleké Pelagonské pánvi, o čemž svědčí bíle malovaná keramika, antropomorfní modely domů a další artefakty. Život v osadách utichl v období středního neolitu (v polovině 5. tisíciletí BC), dle archeologických nálezů právě v této době došlo k přesunu obyvatelstva blíže jezeru. V průběhu 5. tisíciletí se zemědělství zintenzivnilo a současně se zvýšila hustota lidské populace, což vedlo k vyšším nárokům na využití půdy; rozvoj zemědělství byl spojen i s kácením lesních porostů. Místní osadníky to vedlo k postupnému zabydlení zamokřených nížinných oblastí i jezerních břehů. Přímo na břehu jezera se využíval specifický architektonický typ staveb známý jako tzv. nákolní obydlí (pile-dwellings). Jedná se o domy postavené na širokých dřevěných plošinách umístěných na kůlech, které se dodnes zachovaly pod hladinou jezera na některých lokalitách na severním a východním pobřeží (např. Vrbnik, „Bay of Bones“ – Zátoka kostí, viz obr.7). Podobné typy staveb jsou známy také z mnoha jiných míst v Evropě; např. ze západního Ruska, Běloruska či Ukrajiny. Nejrozsáhlejší komplexy nákolních staveb jsou doloženy z oblasti alpských jezer v předhůří Alp od Švýcarska až po Slovinsko, které jsou



**Obr.7:** Archeologická naleziště zmiňovaná v textu z období neolitu až doby bronzové/doby železné.

označovány jako tzv. *Pfahlbauten* (něm.) nebo *palafittes* (franc.). Dosavadní archeologické nálezy hovoří o tom, že alpská jezera byla kontinuálně osídlena již od neolitu (před 4 500 BC) až po dobu železnou. V Makedoni se tento způsob života nadále udržoval i v pozdním neolitu, přes eneolit až do doby bronzové a v menším rozsahu tento styl osídlení přetrval až do doby železné (Kuzman et al., 2017; Naumov et al., 2020; Hafner et al., 2021). Kolem 4 000 BC dochází na Balkáně k zásadním společenským změnám; jsou opouštěna dlouhodobě osídlená sídliště a obyvatelstvo se stává více mobilním; současně se mění i materiální kultura (Bailey, 2000).

### 5.3.2 Pozdní doba bronzová a doba železná (3 500–700 BC)

V rané době bronzové dochází k odlesňování a rozvoji zemědělství. Postupně roste počet obydlí a vznikají první opevněná hradiště. Na přelomu doby bronzové a železné došlo k odlesnění rozsáhlých horských oblastí, které byly transformovány na pastviny. Přejít z doby bronzové do doby železné (12.–8. stol. BC) je doprovázeno markantními změnami ve stylu osídlení. Vliv na změnu osídlení měla i tektonická událost, která se odehrála na přelomu 13./12. století. Během tohoto období došlo k tektonickému poklesu části aluviální pláně při severním pobřeží Ochridu (za vzniku polo-příkopu) a zaplavení osad na břehu jezera (Hošek et al., 2021). Mnohé osady v aluviálních pláních a na břehu jezera byly pravděpodobně opuštěny; na svazích pak vznikala opevněná sídliště (v minimální výšce 700 m n.m.). Z těchto míst se postupem času vyvinula centrální hradiště (gradiště), která převzala kontrolu nad regionem a dosud nevyužitým přírodním bohatstvím v podobě měděných a železných rud. V době železné dosud převážně izolované komunity prošly společenským i kulturním vývojem a zároveň posílily vztahy s ostatními regiony. To je reflektováno okázalými pohřby – např. na lokalitě Trebenište, nedaleko od severního pobřeží, byly nalezeny v pohřební výbavě zlaté masky a luxusní předměty importované z Itálie, Řecka a západní Asie (Verčík et al., 2019).

Přejít z doby bronzové do doby železné je v celém starověkém světě poznamenán environmentální a socio-ekonomickou nestabilitou, jež vyústila v kolaps mnoha státních útvarů ve východním Středomoří (tzv. LBAC = Late Bronze Age Collapse) a předznamenala příchod temného období, po kterém však následuje doba spojená s rozvojem řecké kultury (archaické období). Hlavní hnací síly tohoto přechodu jsou zřejmě environmentální faktory (Roberts et al., 2011).

### 5.3.3 Archaické období, doba římská a pozdní antika

Další etapy osídlení v Ochridu pokračují na východních svazích Ochridského jezera. V archaickém období se poprvé objevují nekropole (7.–6. století BC) a také první pevnosti (akropole). Po následující

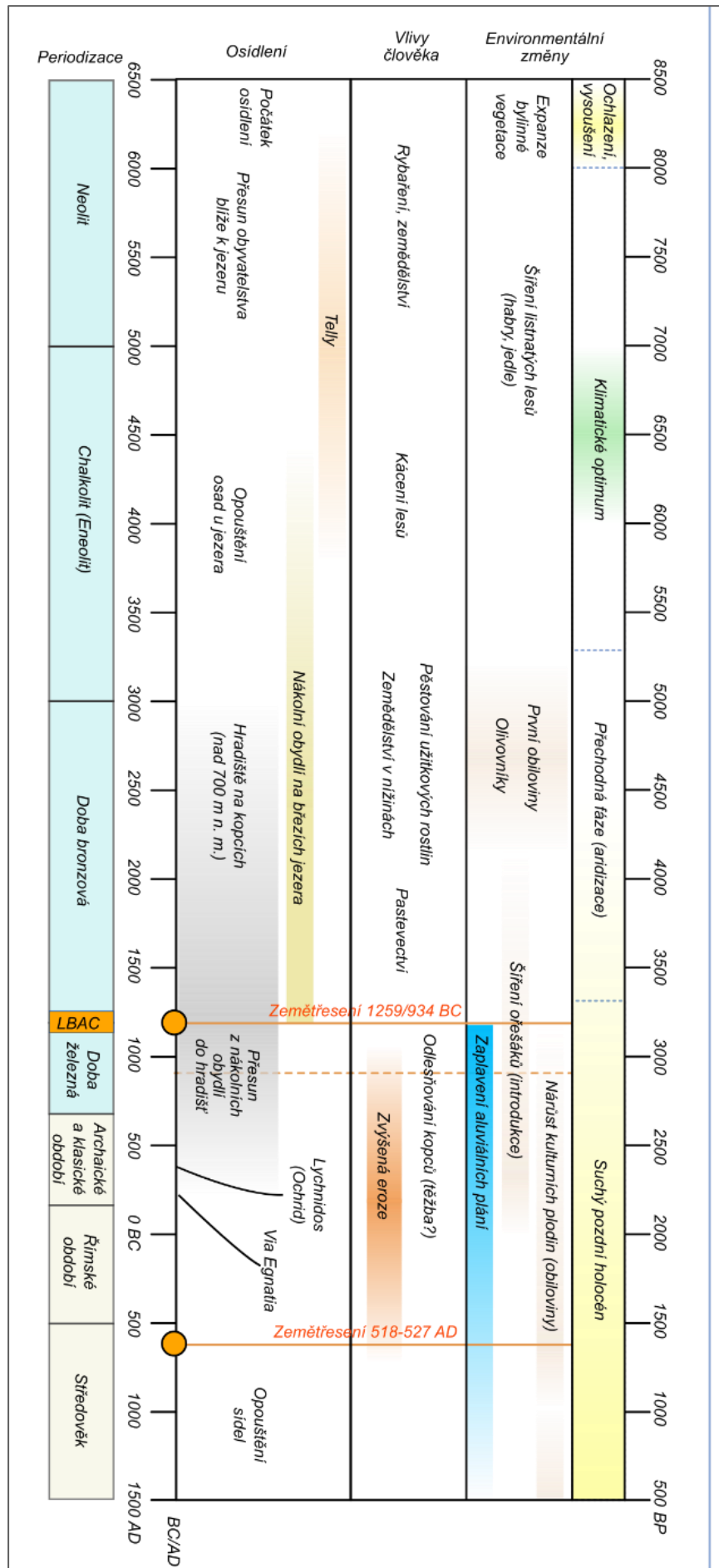
antické období docházelo k nárůstu obyvatelstva, které dosáhlo maxima během 3. až 4. století BC, kdy se hlavním centrem regionu stává antické město Lychnidos (zhruba na místě nynějšího Ochridu). Již od klasického období literární a numismatické důkazy zaznamenávají, že v regionu vládli různé panovnické dynastie. Nejpozději v 4. stol. BC byla jezerní oblast dobyta Filipem II. Makedonským a historie regionu byla od této chvíle spojena s dynastií Argeovců. Po začlenění do makedonského království prochází region dalším rozvojem, který je však přerušen po pádu dynastie roku 167 BC. Druhá polovina 2. stol. BC je již ve znamení rozšiřování vlivu Římského impéria; po makedonsko-římských válkách ve 2. století se oblast kolem Ochridského jezera stává součástí nově vytvořené provincie Makedonie (Macedonia) (Verčík et al., 2019)

V době římské nadvlády dochází k růstu obyvatelstva, budování nových osad a rozšiřování pevností. Vznikají nové komunikace spojující vnitrozemí s pobřežím – za konzula Gnaea Egnatia začíná budování cesty Via Egnatia, která spojovala Egejské, Jaderské a Černé moře a představovala jednu z nejdůležitějších starověkých cest, protože navazovala přímo na známou Via Appia, a tvořila tak páteřní trasu mezi Římem a malou Asií. Výrazně usnadňovala cestování a obchod (včetně válečných tažení) po Balkánském poloostrově (Lolos, 2007). Jezero Ochrid se tak díky své výhodné pozici na frekventované cestě stalo místem, kde se střetávaly kulturní vlivy z Balkánu, Řecka a severní Itálie. Po připojení do římského impéria zažívá provincie Makedonie jedno z relativně klidných období (tzv. "pax romana"). Za vlády císaře Diokleciána v 3. stol. n. l. byla oblast Ochridského jezera nově zahrnuta do provincie Epirus Nova. Pozdní starověk (4.-6. století n. l.) je již charakteristický narůstající ekonomickou, politickou (i environmentální) nestabilitou; Balkán se stal terčem barbarských kmenů, které se v té době pohybovaly po poloostrově. V 6. století pak dochází k silnému zemětřesení, které zřejmě mělo zásadní vliv na místní obyvatelstvo a vedlo ke zničení téměř celého antického města Lychnidos (Wagner et al., 2012).

#### 5.3.4 Středověk až novověk

K dalším změnám došlo později po rozpadu Římské říše a také kvůli proměnlivé kontrole Byzance nad Balkánem během raného středověku; byzantské období je tak provázáno celkovou nestabilitou regionu, která pokračuje až do raného středověku, kdy dochází k úpadku a opouštění sídel (Verčík et al., 2019). V průběhu raného středověku se v regionu postupně usazovaly slovanské kmeny. Setkání slovanské a byzantské kultury vedlo mezi 7. a 11. stoletím k novému rozkvětu oblasti, kdy se město Ochrid stalo centrem kultury a vzdělanosti. Postupné oslabování Byzantské říše spolu s mocenským bojem však nakonec vedlo k přesunu celého regionu pod vliv Osmanské říše, která ovládala tuto oblast od počátku 15. přibližně do začátku 20. století.

*(pro chronologický přehled je na následující straně uváděn souhrn vývoje ochridské oblasti, obr.8)*

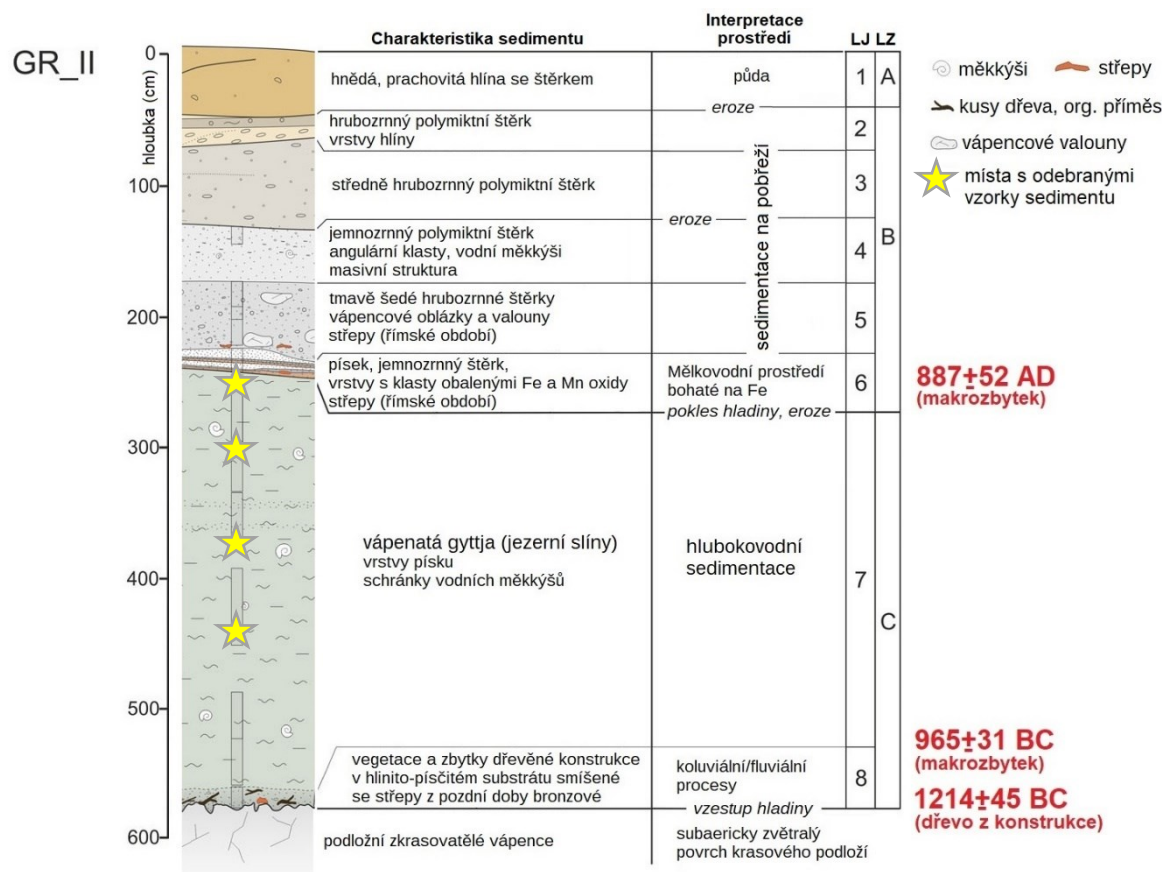


**Obr.8:** Souhrn environmentálního a kulturního vývoje v ochridské oblasti od neolitu po středověk.

## 6 Praktická část

V rámci této části práce byly zpracovávány vzorky z profilu Grašnica. Cílem bylo nafotit ukázky makrozbytků pro získání představy o potenciálu makrozbytkového záznamu v Ochridském jezeře.

Kopaný profil označený GR\_II (41 ° 7'3, 53 "S; 20 ° 47'16, 68" E) se nachází asi 40 m severně od současného pobřeží u města Ochrid. Vzorky ze 4 různých úrovní (viz obr.9) byly odebrány ze spodní zóny profilu (210–560 cm, LJ 7), tvořené vápnitým, organikou bohatým jílovitým sedimentem (jezerní slíny), který je ve střední části (v hloubce 310–350 cm) proložen několika 1 cm silnými vrstvami jemnozrného písku. Převažující jílovito-prachovitá frakce a pozorovaná laminace odpovídá depozici několik metrů pod úrovní hladiny. Hojné jsou zbytky sladkovodních řas (*Pediastrum*, *Bothryococcus*). Kalibrované radiokarbonové datování určilo stáří bazální sekvence sedimentů na přelom 13./12. století BC, což odpovídá přelomu pozdní doby bronzové a doby železné (Hošek et al., 2021).



**Obr.9:** Charakteristika profilu Grašnica (GR\_II). Profil byl rozdělen do tří litologických zón (LZ), z nichž byly vyčleněno 8 litologických jednotek (LJ). Kalibrovaná radiokarbonová data z báze profilu odpovídají konci doby bronzové, resp. počátku doby železné. Místa vyznačená hvězdičkou značí místa, ze kterých byly vzorky odebrány. Podle Hošek et al., 2021.

Celkem 4 vzorky (každý o objemu cca 0,5 l) byly nejprve propláchnuty čistou vodou a prosévány nejprve hrubým (2 mm) a posléze jemným sítem (0,063 mm). Výsledný separát byl označen podle hloubky, ze které byl sediment odebrán (viz tab.1). Po uschnutí byly vzorky prohlíženy pod stereomikroskopem se 10–45násobným zvětšením. Cílem bylo vybrat reprezentativní ukázky makrozbytků z dané úrovně. Vybrané makrozbytky byly poté zpracovány s pomocí digitálního mikroskopu Keyence VHX-7000 (viz obr.11) umožňujícím až 200násobné zvětšení. Výhodou tohoto mikroskopu je integrovaný software, který složí výsledný obraz z více snímků v různé hloubce ostrosti (=tvorba 3-D snímků).



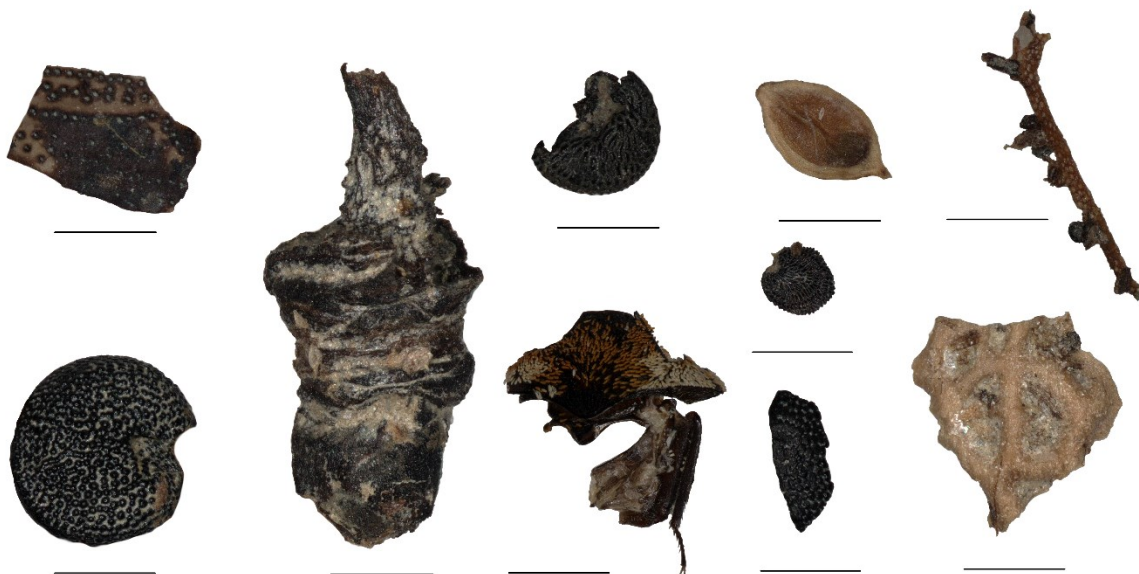
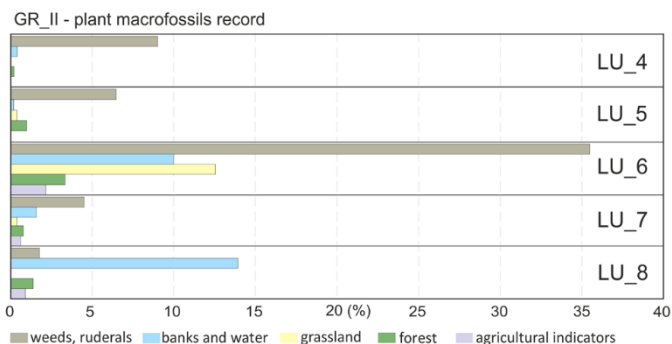
**Obr.11:** Sestava mikroskopu Keyence VHX-7000

**Tab.1:** Popis vzorků

Název	Hloubka	Počet nalezených makrozbytků	Popis
<b>GR_II 225</b>	225 cm	25	Šedohnědý sediment se zachovalými makrozbytky rostlin. Z hlediska počtu nalezených makrozbytků nejbohatší vzorek.
<b>GR_II 300</b>	300 cm	10	Hnědý sediment s častými makrozbytky (taktéž s úlomky hmyzu) a organickým detritem.
<b>GR_II 370</b>	370 cm	10	Šedý až hnědý sediment tvořený organickým detritem a makrozbytky. V sedimentu hojná složka minerálních zrn.
<b>GR_II 450</b>	450 cm	15	Nahnědlý jemný sediment s hojným organickým detritem.

Vzorky odebrané z profilu GR-II obsahovaly pestrou směs makrozbytků pocházejících z jednotky č. 7, která je jinak na makrozbytky poměrně chudá (obr.10). Ze vzorků se podařilo vyseparovat na 60 různých objektů, často stonků a větví. Poměrně hojně se objevovaly objekty, jež by mohly být považovány za semena či plody (obr.12). Většina makrozbytků představuje zbytky různých ruderalních bylin a plevelů (merlík, zeměděm) – vysoký podíl ruderalních taxonů v analýze rostlinných makrozbytků ukazuje na otevřené prostředí pod silným kulturním vlivem, patrně poblíž osady, zemědělské oblasti a/nebo v blízkosti odpadní jámy (dle Hošek et al., 2021).

**Obr.10:** Hlavní ekologické skupiny makrozbytků z profilu Grašnica. Převzato z Hošek et al., 2021.



**Obr.12:** Ukázka vybraných makrozbytků ze 4 úrovní. Měřítka 0,5 mm. V separátu se kromě různých rostlinných makrozbytků, objevily i fragmenty hmyzu, u kterých však nelze vyloučit, že jde o možnou kontaminaci.

## 7 Diskuse

V holocénu je Ochridské jezero ovlivňováno stále více přítomností lidského osídlení. Především zvýšená eroze půdy v důsledku intenzivního zemědělství v posledních ~5000 letech měla vliv na zvýšený obsah organiky v jezeře. Během doby bronzové se poprvé výrazně projevuje antropogenní vliv, jenž se v pylových diagramech projevuje poklesem pylu stromů a nárůstem pylu trav a bylin (Wagner et al., 2009). Deforestace přeměnila okolní prostředí – před 2500 lety BP (stř. holocén, v pozdní době bronzové) se původně zalesněná krajina transformovala do kulturní krajiny (cf. Sadori et al. 2016), podobně jako mediteránní oblast, kde byl tento proces mnohem intenzivnější (Roberts et al., 2011).

V prvním tisíciletí BC (během doby železné) došlo také k akceleraci antropogenních vlivů na okolní prostředí (eroze, odlesňování, těžba kovů) a k bezprecedentnímu nárůstu obyvatelstva. Tyto změny mohly mít úzkou souvislost s objevováním nerostného bohatství v okolí Ochridského jezera, které je bohaté na zdroje železné rudy a mědi. Existují doklady o tom, že v ochridské oblasti probíhala během starověku těžba železných rud či stříbra (Davies, 1932), nicméně začátek metalurgie v oblasti je kvůli nedostatku archeologického materiálu dosud jen minimálně zachycen. Antropogenní dopad mohl být v této době umocněn také díky rozvinutému zemědělství a intenzivnímu využívání lesů, hlavně kvůli dodávkám paliva pro produkci železa (cf. Sadori et al., 2010). Změna v charakteru osídlení na začátku doby železné, kdy došlo k přesunu obyvatelstva do vyšších poloh (Verčík et al., 2019), mohla vést k novým formám využívání půdy v horských oblastech, např. pastvě. To se mohlo projevit také zvýšenou mírou eroze, jak zaznamenávají sedimenty a paleobotanické indikátory v profilu Grašnica (vrstvy šterku a písku v jezerní sekvenci, obr.9).

Na environmentální změny se mohla projevit i klimatická variabilita, která se v pozdním holocénu projevovala několika aridními epizodami. Jednou z těchto epizod je dle Roberts et al. (2011) událost v době před 3200–2800 lety BP, jež odpovídá krizovému úseku dějin ve východním Středomoří. Suchá období jsou obecně považována za spouštěče krizí, jež mohou vést ke konfliktům a sociálním nepokojům (Kaniewski et al., 2015). Právě v tomto období dochází ke kolapsu, příp. úpadku tehdejších mocností v mediteránní oblasti, ať už se jedná o Mykény, Egypt, či Asyrskou říši. V ochridském regionu se projevil kolaps přesunem obyvatelstva z pobřeží do vyšších poloh. Jak však naznačuje archeologický záznam, důležité změny v osídlení, hospodářství a materiální kultuře probíhají často v delších časových intervalech, a ne v závislosti pouze jedné určující události (Bailey, 2000). Vegetační změny a dynamika prostředí se kterými se raně evropské civilizace potýkaly na konci pozdní doby bronzové a začátku doby železné, tak spíše souvisely s antropogenní vlivy (odlesnění kvůli pastvinám, spotřeba dřeva při zpracování rud) než s klimatickými příčinami.

## 8 Závěr

Jezero Ochrid v Severní Makedonii je nejstarší existující jezero v Evropě a jeho sedimenty nabízejí nejkompexnější záznam kvartérní historie na kontinentu. Jezerní sedimenty jsou excelentním archivem paleoenvironmentálních a paleoklimatických dat, poskytující podrobné informace nejenom o přirozeném vývoji přírodního prostředí, ale i o lidských aktivitách v povodí jezera a vlivu člověka na okolní krajinu. Dosavadní výzkum na Ochridském jezeře byl soustředěn na dlouhé časové škály a poskytl řadu jedinečných informací o dynamice kvartérních cyklů – nesrovnatelně menší pozornost však byla věnována nejmladší geologické minulosti.

Tato práce představuje stručný vstup do problematiky vývoje ochridského regionu v kvartéru. Formou rešerše rekapituluje současný stav poznání o paleoenvironmentálním záznamu z období holocénu. Zároveň rozebírá změny krajiny, které lze již od středního holocénu dát do přímé souvislosti s lidskou činností (odlesňování, zemědělství, těžba). V praktické části práce bylo cílem představit makrozbytkový záznam z profilu Grašnica, jenž ukazuje na značný antropogenní vliv koncem doby bronzové a začátkem doby železné. V tomto časovém úseku panuje stran environmentálních změn dosud řada nejasností a bylo by jistě vhodné, aby tomuto problému byl věnován daleko větší prostor. To by mělo být náplní diplomové práce, ve které bude zpracován paleobotanický záznam z jezerních sedimentů (palynologická, makrozbytková nebo fytolitová analýza) příp. i materiál z archeologických sond. Práce by tak mohla přinést nový vhled do vývoje zdejší oblasti v kontextu osídlení.

## Seznam použité literatury

Albrecht, Ch., Wilke T.: Ancient Lake Ohrid: biodiversity and evolution, *Hydrobiologia*, 615, 103-140, DOI 10.1007/s10750-008-9558-y, 2008.

Aliaj, Sh., et al.: Probabilistic seismic hazard maps for Albania, In: 13th World conference on earthquake engineering, Vancouver, Canada, 1-6, 2004.

Anovski, T., Andonovski, B., Minceva, B. Study of the hydrological relationship between lakes Ohrid and Prespa. In: Isotope techniques in water resources development 1991: Proceedings of an International Symposium on Isotope Techniques in Water Resources Development organized by the International Atomic Energy Agency in co-operation with the United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization and held in Vienna, 11-15 March. Vídeň: International Atomic Energy Agency, 1992, s. 737-740. ISBN 92-0-000192-0. ISSN 0074-1884. Dostupné také z: [https://inis.iaea.org/collection/NCLCollectionStore/\\_Public/23/034/23034803.pdf?r=1](https://inis.iaea.org/collection/NCLCollectionStore/_Public/23/034/23034803.pdf?r=1)

Bailey, D. W.: *Balkan Prehistory: Exclusion, Incorporation and Identity*. 1st Edition. Routledge, London, UK, 366pp., <https://doi.org/10.4324/9780203461969>, 2000.

Belmecheri, S., Namiotko, T., Robert, C., von Grafenstein, U., & Danielopol, D. L. (2009): Climate controlled ostracod preservation in lake Ohrid (Albania, Macedonia), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 277(3-4), 236-245, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.04.013>, 2009.

Belmecheri, S., von Grafenstein, U., Andersen, N., Eymard-Bordon, A., Régnier, D., Grenier, C., & Lézine, A. M.: Ostracod-based isotope record from Lake Ohrid (Balkan Peninsula) over the last 140 ka, *Quaternary Science Reviews*, 29(27-28), 3894-3904, <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.09.011>, 2010.

Beneš, J., Naumov, G., Majerovičová, T., Budilová, K., Bumerla, J., Komárková, V., Kovárník, J., Vychronová, M., Juříčková, L. (2018): An archaeobotanical onsite approach to the Neolithic settlements in southern regions of the Balkans: The case of Vrbjanska Čuka, a tell site in Pelagonia, Republic of Macedonia. *Interdisciplinaria Archaeologica*, 9, 121-145, <http://dx.doi.org/10.24916/iansa.2018.2.1>, 2018.

Birks, H. H., *Plant Macrofossil Introduction*, Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences, doi: 10.1016/B978-0-12-409548-9.10499-3, 2017

Birks, H.H. and Birks, H.J.B. (2000), Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27(1), 31-35, <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00375.x>, 2000

- Blackmore, S.: Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity, *Plant Systematics and Evolution*, 263(1), 3-12, <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0464-3>, 2006.
- Bremond, L., Alexandre, A., Véla, E., & Guiot, J., Advantages and disadvantages of phytolith analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: an assessment based on modern phytolith, pollen and botanical data (Luberon, France), *Review of Palaeobotany and Palynology* 129, 213-228, 10.1016/j.revpalbo.2004.02.002, 2004.
- Bordon, A. et al. Pollen-inferred late-glacial and Holocene climate in southern Balkans (Lake Maliq). *Quaternary International*, 200(1-2), 19-30, <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.05.014>, 2009.
- Cohen, Andrew. *Paleolimnology: The history and evolution of lake systems*. Oxford University Press, New York, USA 2003.
- Colombaroli, D. & Tinner, W. Determining the long-term changes in biodiversity and provisioning services along a transect from Central Europe to the Mediterranean, *The Holocene*, 23(11), 1625-1634, <https://doi.org/10.1177/0959683613496290>, 2013.
- Cvetkoska, A. et al.: Ecosystem regimes and responses in a coupled ancient lake system from MIS 5b to present: the diatom record of lakes Ohrid and Prespa. *Biogeosciences*, 13(10), 3147-3162, <https://doi.org/10.5194/bg-13-3147-2016>, 2016
- Davies, O.: Ancient Mines in Southern Macedonia, *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 62, 145-162, <https://www.jstor.org/stable/2843882>, 1932.
- Davis, M. B.: On the theory of pollen analysis, *American Journal of Science*, 261(10), 897-912, <https://doi.org/10.2475/ajs.261.10.897>, 1963.
- Denéfle M. et al., A 12,000-Year Pollen Record from Lake Maliq, Albania, *Quaternary Research* 54, 423–432, 2000, doi:10.1006/qres.2000.2179.
- Dumurdžanov, N., Seramovski T., Burchfiel, C.: Evolution of the Neogene-Pleistocene basins of Macedonia, *Geological Society of America Digital Map and Chart Series*. 1, 1-20, <https://www.geosociety.org/maps/2004-dumurdzanov-macedonia/dmc001.pdf>, 2004.
- Dumurdžanov, N., Seramovski, T., Burchfiel, B.: Cenozoic tectonics of Macedonia and its relation to the South Balkan extensional regime, *Geosphere*, 1, 1-22, <https://doi.org/10.1130/GES00006.1>, 2005.
- Francke, A., Dosseto, A., Panagiotopoulos, K., Leicher, N., Panagiotopoulos, K., Lacey, J. H., Kyrikou, S., Leicher, N., Lacey, J. H., Kyrikou, S., Wagner, B. Zanchetta, G., Kouli, K., Leng, M. J.: Sediment residence time reveals Holocene shift from climatic to vegetation control on catchment erosion in the Balkans, *Global and Planetary Change*, 177, 186-200, <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.04.005>, 2019

Hafner, A., Hinz, M., Mazurkevich, A., Dolbunova, E., & Pranckėnaitė, E.: Introduction: Neolithic and Bronze Age pile dwellings in Europe. An outstanding archaeological resource with a long research tradition and broad perspectives. In: *Settling Waterscapes in Europe. The Archaeology of Neolithic and Bronze Age Pile-Dwellings*, Open Series in Prehistoric Archaeology 1, edited by A. Hafner, E. Dolbunova, A. Mazurkevich, E. Pranckėnaitė and M. Hinz, Propylaeum, Bern and Heidelberg, 1-6, DOI:10.11588/propylaeum.714, 2020.

Hauffe, T., Albrecht, C., Schreiber, K., Birkhofer, K., Trajanovski, S., & Wilke, T.: Spatially explicit analysis of gastropod biodiversity in ancient Lake Ohrid. *Biogeosciences*, 8(1), 175-188, <https://doi.org/10.5194/bg-8-175-2011>, 2011.

Hoffmann, N., Reicherter, K., Fernández-Steeger, T., and Grützner, C.: Evolution of ancient Lake Ohrid: a tectonic perspective, *Biogeosciences*, 7, 3377-3386, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3377-2010>, 2010.

Hoffmann, N., Reicherter, K., Grützner, C., Hürtgen, J., Rudersdorf, A., Viehberg, F. A., & Wessels, M.: Quaternary coastline evolution of Lake Ohrid (Macedonia/Albania). *Central European Journal of Geosciences*. Springer, 4(1), 94-110, <https://doi.org/10.2478/s13533-011-0063-x>, 2012.

Holtvoeth, J., Vogel, H., Wagner, B., and Wolff, G. A.: Lipid biomarkers in Holocene and glacial sediments from ancient Lake Ohrid (Macedonia, Albania), *Biogeosciences*, 7, 3473-3489, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3473-2010>, 2010.

Holtvoeth, J., Vogel, H., Valsecchi, V., Lindhorst, K., Schouten, S., Wagner, B., & Wolff, G. A. (2017). Linear and non-linear responses of vegetation and soils to glacial-interglacial climate change in a Mediterranean refuge. *Scientific reports*, 7(1), 1-7, <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08101-y>, 2017.

Hošek, J., Pokorný, P., Kubovčík, V., Horáček, I., Žáčková, P., Kadlec, J., Rojik, F., Lisá, L. & Bučkuliaková, S.: Late glacial climatic and environmental changes in eastern-central Europe: Correlation of multiple biotic and abiotic proxies from the Lake Švarcenberk, Czech Republic, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 396, 155-172, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.12.024>, 2014.

Hošek, J., Verčík, M., Pokorný, P., Beneš, J., Komárková, V., Radoměřský, T., Atanasoska, N., Todoroska, V., & Ardjanliev, P. Geoarchaeological evidence on a Late Bronze Age earthquake, Ohrid Basin (North Macedonia), *Journal of Quaternary Science*, 1-10, <https://doi.org/10.1002/jqs.3325>, 2021

Kaniewski, D., Guiot, J., & Van Campo, E.: Drought and societal collapse 3200 years ago in the Eastern Mediterranean: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 6(4), 369-382,

- Kottek, M., J., Grieser, Beck, C., Rudolf, B. and Rubel, F.: World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.*, 15, 259-263. <https://doi.org/10.1002/wcc.345>, 2006
- Kuzman, P.: Chronological and geographic routes of Ohrid's oldest population, *Archaeol. Inf.* vol. 1, 147-156, 2017.
- Lacey, J.H., Francke, A., Leng, M.J. et al.: A high-resolution Late Glacial to Holocene record of environmental change in the Mediterranean from Lake Ohrid (Macedonia/Albania). *International Journal of Earth Sciences (Geol. Rundsch.)* 104, 1623-1638, <https://doi.org/10.1007/s00531-014-1033-6>, 2015.
- Leng, M. J., et al.: Late Quaternary palaeoenvironmental reconstruction from Lakes Ohrid and Prespa. *Biogeosciences*, 7, 3109-3122, [www.biogeosciences.net/7/3109/2010](http://www.biogeosciences.net/7/3109/2010), 2010.
- Lindhorst, K. et al.: Stratigraphic analysis of lake level fluctuations in Lake Ohrid: an integration of high resolution hydro-acoustic data and sediment cores. *Biogeosciences*. 2010, 7, 3531-3548, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3531-2010>, 2010.
- Lindhorst, K., Krastel, S., Reicherter, K., Stipp, M., Wagner, B. and Schwenk, T.: Sedimentary and tectonic evolution of Lake Ohrid (Macedonia/Albania). *Basin Research*, 27, 84-101, <https://doi.org/10.1111/bre.12063>, 2015.
- Lolos, Y.: *Via Egnatia after Egnatius: Imperial Policy and Inter-regional Contacts*, *Mediterranean Historical Review*, 2007.
- Matzinger, A. et al.: Is Lake Prespa jeopardizing the ecosystem of ancient Lake Ohrid?, *Hydrobiologia*, 553(1), 89-109, 2006.
- Matzinger, A. et al., Eutrophication of ancient Lake Ohrid: Global warming amplifies detrimental effects of increased nutrient inputs, *Limnology and Oceanography*, 52(1), 338-353, 2007.
- Mayewski, Paul et al.: Holocene climate variability, *Quaternary research*, 62(3), 243-255, <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2004.07.001>, 2004.
- Meyers, P.A. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes, *Organic Geochemistry*, 34, 261-289 (2003)
- Naumov, G.: Pelagonian Tells and Pile Dwellings of Lake Ohrid. In: *Making Spaces into Places. The North Aegean, the Balkans and Western Anatolia in the Neolithic*, Center for Prehistoric Research [Skopje], 123-140, 2020. ISBN: 9781407353807.
- Panagiotopoulos, Konstantinos, et al.: Insights into the evolution of the young Lake Ohrid ecosystem and vegetation succession from a southern European refugium during the Early Pleistocene, *Quaternary Science Reviews*. 227(106044), <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106044>, 2020

- Pokorný, P. & Jankovská, V.: Long-term vegetation dynamics and the infilling process of a former lake (Švarcenberk, Czech Republic), *Folia Geobotanica*, 35, 433-457, 2000.
- Popovska, C. and Bonacci, O.: Basic data on the hydrology of Lakes Ohrid and Prespa, *Hydrological Processes*, 21, 658-664, <https://doi.org/10.1002/hyp.6252>, 2007.
- Reed, J. M., et al.: The last glacial-interglacial cycle in Lake Ohrid (Macedonia/Albania): testing diatom response to climate, *Biogeosciences*, 7(10), 3083-3094, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3083-2010>, 2010
- Reicherter, K. et al.: Active basins and neotectonics: morphotectonics of the Lake Ohrid Basin (FYROM and Albania), *Z. dt. Ges. Geowiss.*, 162(2), 217-234, 14, 2011.
- Roberts, R et al.: Climatic, vegetation and cultural change in the eastern Mediterranean during the mid-Holocene environmental transition, *The Holocene*, 21(1) 147-162, 2011.
- Sadori et al., Reconstructing past cultural landscape and human impact using pollen and plant macroremains, *Plant Biosystems*, 144(4), 940-951, 2010.
- Sadori, L. et al.: Pollen-based paleoenvironmental and paleoclimatic change at Lake Ohrid (south-eastern Europe) during the past 500 ka, *Biogeosciences*. 13(5), 1423-1437, <https://doi.org/10.5194/bg-13-1423-2016>, 2016.
- Stromberg, Caroline AE, et al. Phytoliths in paleoecology: analytical considerations, current use, and future directions. In: *Methods in Paleoecology*. Springer, Cham, 2018. p. 235-287, doi:10.1007/978-3-319-94265-0\_12
- UNESCO, Committee decision from the 3rd session of the WHC, 1979. Dostupné online z: <https://whc.unesco.org/en/decisions/2203/>.
- Verčík, M., et al. Settlement Organisation In The Ohrid Region. *Studia Hercynia*, 23, 1, 26-54, 2019
- Vogel, H., Wagner, B., Zanchetta, G., Sulpizio, R., & Rosén, P.: A paleoclimate record with tephrochronological age control for the last glacial-interglacial cycle from Lake Ohrid, Albania and Macedonia, *Journal of Paleolimnology*, 44(1), 295-310, <https://doi.org/10.1007/s10933-009-9404-x>, 2010.
- Wagner, B. et al.: The potential of Lake Ohrid for long-term paleoenvironmental reconstructions. *PALAEO*, 259(2-3), 341-356, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.015>, 2008.
- Wagner, B., Lotter, A.F., Nowaczyk, N. et al.: A 40,000-year record of environmental change from ancient Lake Ohrid (Albania and Macedonia). *Journal of Paleolimnology*, 41, 407-430, <https://doi.org/10.1007/s10933-008-9234-2>, 2009.

Wagner, B., Vogel, H., Zanchetta, G., and Sulpizio, R.: Environmental change within the Balkan region during the past ca. 50 ka recorded in the sediments from lakes Prespa and Ohrid, *Biogeosciences*, 7, 3187-3198, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3187-2010>, 2010.

Wagner, B., et al.: The SCOPSCO drilling project recovers more than 1.2 million years of history from Lake Ohrid. *Scientific Drilling*, 17, 19-29, <https://doi.org/10.5194/sd-17-19-2014>, 2014

Wagner, B., et al The environmental and evolutionary history of Lake Ohrid (FYROM/Albania): interim results from the SCOPSCO deep drilling project. *Biogeosciences*, 14(8), 2033-2054, 2017.

Weninger, B. et al.: The Impact of Rapid Climate Change on Prehistoric Societies during the Holocene in the Eastern Mediterranean, *UDK*, 902, doi:10.4312/dp.36.2.

Willis, K. et al.: The vegetational history of Balkans, *Quaternary Science Reviews*, 13(8), 769-788, [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(94\)90104-X](https://doi.org/10.1016/0277-3791(94)90104-X), 1994.