

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Lenka Nádvorníková

Holocenní vývoj otevřených krajín Evropy na základě sukcese měkkýšů

Holocene development of European open habitats on the basis of mollusc succesions

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2019

Poděkování:

Tímto bych chtěla velmi poděkovat své školitelce doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za její rady a připomínky, protože bez jejího vlivu by tato práce nikdy nemohla vzniknout.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 08. 2019

Lenka Nádvorníková

Abstrakt

Během dob ledových byla step nejrozšířenějším biotem, po oteplení však přišly podmínky podporující šíření lesa a zánik stepí. Holocén jakožto nejmladší interglaciál je první epochou, během které lze pozorovat vliv člověka na přírodu. Dokazují to měkkýši sukcese ze starších interglaciálů, které v klimatických optimech poskytují záznamy o plně vyvinutých lesních společenstvech a místech, kde se v holocénních sukcesích spíše vyskytuje mozaika otevřených ploch i lesa. Dá se proto předpokládat, že do vývoje krajiny zasáhl člověk a umožnil kontinuální výskyt otevřených ploch v krajině i během holocénu.

Klíčová slova: step, měkkýši, holocén, Evropa, fosilie

Abstract

Steppe was the most significant biome of glacial periods, but after deglaciation, very hostile condition to maintain the steppe came up. As the youngest interglacial, Holocene is the first epoch in which human influence on nature can be observed. This is evidenced by mollusc successions from previous interglacials, in which climatic optimum provide records of fully developed forest communities, in the same site, where mosaic of open habitats and forests occur in Holocene successions. It can therefore be assumed that the Holocene development of the landscape has been affected by man, which enabled continual occurrence of open habitats.

Key words: steppe, molluscs, Holocene, Europe, fossils

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Metodika	2
3. Zdroje stepní fauny v holocénu.....	2
3.1 Sprašová step	3
3.2 Migrace	5
4. Gradmannova Steppenheidetheorie	6
5. Přirozený vývoj stepí v Evropě během holocénu	7
5.1 Vývoj během staršího holocénu (11,7 - 8,2 cal. ka BP)	7
5.1.1 Panonská pánev	7
5.1.2 Střední Evropa.....	7
5.1.3 Západní Evropa	8
5.1.4 Porovnání sukcesí staršího holocénu.....	8
5.2 Vývoj během středního holocénu (8,2 - 4,2 cal. ka BP).....	8
5.2.1 Panonská pánev	9
5.2.2 Střední Evropa.....	10
5.2.3 Západní Evropa	10
5.2.4 Porovnání sukcesí středního holocénu	10
5.3 Vývoj během mladšího holocénu (4,2 cal. ka BP - dnes).....	11
5.3.1 Panonská pánev	11
5.3.2 Střední Evropa.....	11
5.3.3 Západní Evropa	11
5.3.4 Porovnání sukcesí mladšího holocénu	12
6. Antropogenní vliv	12
7. Závěr	13
8. Seznam literatury	14

1. Úvod

Tématika vývoje otevřené krajiny je velice obsáhlé téma. Je to dáno především tím, že sám pojem „otevřené prostranství“ v přírodě zahrnuje celou řadu míst, která si ve spojitosti s tímto termínem můžeme představit. V širším povědomí laické veřejnosti se můžeme setkat s pojetím bezlesých prostředí zastoupených pouze stepními útvary (od krátkostébelných stepí po smíšené lesostepi), i přestože mezi otevřené biomy řadíme i jiné formace jako například mokřady a rašeliniště. Podle Ložka (2004a) to mohla zapříčinit Gradmannova Stepní teorie z roku 1933, která předkládá úvahu o tom, že první neolitičtí rolníci v určitých oblastech střední Evropy osidlovali přirozená bezlesí, která jen dále udržovali aktivním zemědělstvím a tím účinně zamezovali přirozené sukcese.

Ačkoliv bezlesí zahrnuje více typů stanovišť, tato práce se primárně zaměřuje na vývoj evropských stepí po poslední době ledové, v holocénu. Hlavním cílem je ukázat sukcese fosilních měkkýšů z různých evropských stanovišť po odeznění glaciálu, období s převažujícím stepním biotem v polohách střední Evropy. Dále pak posoudit, zda a v jakém rozsahu během klimatického optima musely stepi ustoupit lesu, nebo se zachovaly do doby neolitické kolonizace, ve které se formovala krajina střední Evropy do podoby, jakou známe dnes. A zdali to byl to proces přirozený, nebo podmíněný tehdejší lidskou činností.

K poznání a pochopení klimatických změn v průběhu času nám mohou výborně posloužit fosilní pozůstatky různých organismů. Kromě paleobotanických dat, která jsou nejčastěji zastoupena pylovými záznamy (např. Pokorný et al., 2015), máme pro danou problematiku k dispozici ještě různé rostlinné makrofosilie (např. Hájek et al., 2016), kostry vyšších obratlovců (např. Spötl et al., 2018), pozůstatky pakomárů (např. Taylor et al., 2018) či lasturnatek (např. Daniel et al., 2019, Frenzel, 2019) nebo schránky měkkýších společenstev (např. Juříčková et al., 2013, Granai, 2018). Data z pylových analýz a kosterních nálezů slouží hlavně k představě o celkovém obrazu krajiny (Ložek, 2004b). Vyšší živočichové mohou za dobu svého života urazit desítky až stovky kilometrů od rodiště a pyl může být odváť větrem a konzervován na lokalitě velmi vzdálené od místa původu. Kdežto u suchozemských měkkýšů (s přihlédnutím k možným biotickým i abiotickým faktorům) můžeme předpokládat, že fosilie ulit patří jedincům, kteří svůj život prožili v bezprostřední blízkosti místa nálezu. Pokud můžeme tyto ulity zařadit do druhu a známe ekologické nároky tohoto druhu, můžeme odvodit, jak asi vypadalo prostředí na daném místě. Pomocí radiokarbonové metody se pak stanovuje doba stáří nálezu.

Protože pro velkou část Evropy existuje dostatek materiálů o jejím holocenním vývoji, tato práce se zabývá výhradně daty z nálezů fosilních malakocenóz.

2. Metodika

Při odběru vzorků se alespoň u nás nejčastěji využívá metoda, během které se z 80 cm širokého profilu odeberou jednotlivé lithologicky definované kvartérní sedimenty a z každého se odebere zhruba 8 l půdy. Tato metoda byla poprvé popsána v Ložkově práci z roku 1964 (Juříčková, 2014). Oproti tomu v západní Evropě je upřednostňován způsob odběru vzorků bez ohledu na lithologické vrstvy, kdy se odebírá množství sedimentu každých 5 resp. 10 cm (př. Antoine et al., 2009).

Co se týče časového zařazení, tato práce využívá chronostratigrafii, která rozděluje holocén na tři části - raný (též starší či spodní), střední a pozdní (či mladší nebo svrchní) podle obsáhle zdůvodněného návrhu Walkera et al. (2012). Událost označující přelom mezi pozdním a středním holocénem se datuje k 8,2 cal. ka BP a jedná se o relativně krátce trvající, zato však významné ochlazení, které nastalo z důvodu narušení původního oceánského proudění vylitím vody z ledovcových jezer do severního Atlantského oceánu, což mělo dopad na zemské klima (Walker et al., 2012). Přelom mezi středním a pozdním holocénem je stanoven na 4,2 cal. ka BP a charakterizuje jej především globální nárůst aridity v nižších zeměpisných šířkách, druhotně pak ochlazení a zvýšení srážek ve vyšších zeměpisných šířkách (Walker et al., 2012).

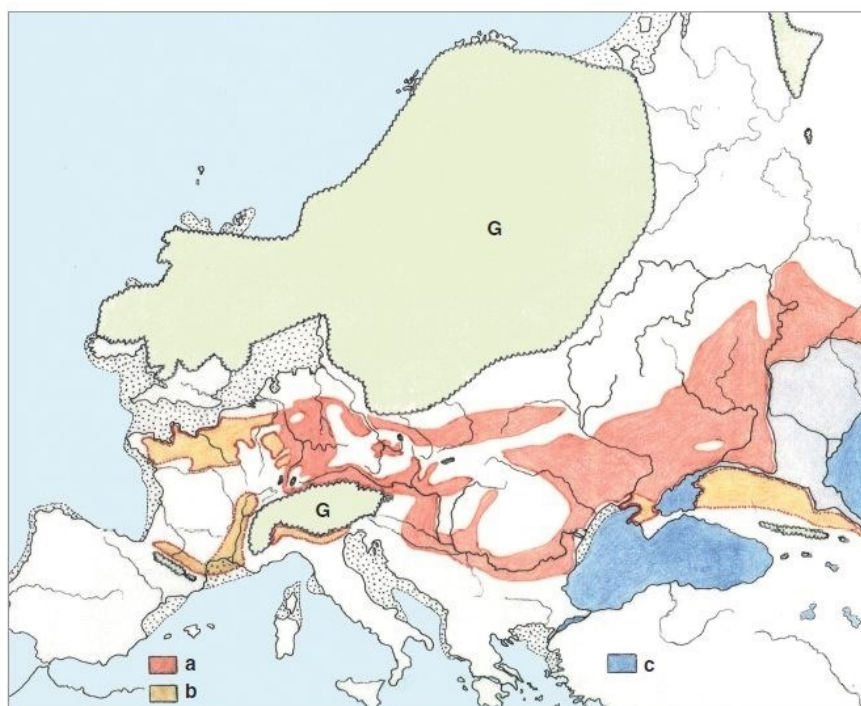
Kvůli nedostatečným zdrojům z některých částí Evropy se tato práce soustředí na holocenní vývoj stepí především v oblastech Panonie, střední Evropy a severozápadní Evropy.

3. Zdroje stepní fauny v holocénu

Při posledním zalednění (Weichselian glaciation) docházelo ke střídání kratších, sušších a studenějších období, stadiálů, s interstadiály, které se vyznačují především degradací permafrostu a málo diverzifikovanou biotou (Moine, 2014). Během těchto chladných období by určité teplomilné druhy na svých původních stanovištích nemohly přežít (Ložek, 2009a) a dá se tedy předpokládat, že se uchýlovaly do míst s lepšími podmínkami, kde mohly přečkat nepříznivá období a ze kterých se po opětovném oteplení navrátily do krajiny. Podle Pokorného et al. (2015) jsou holocenní stepní prvky střední Evropy přímými nástupci pleistocenních obyvatel srašové stepi, kteří se s příchodem lidí pouze rozšířili do nově vzniklých bezlesých ploch, nebo jde o přistěhovalce z vnitroasijských stepí. Původ obyvatel evropských stepí (jak živočišných, tak rostlinných) tak můžeme rozlišit na dvě skupiny: prvky zde původní, vyskytující se zde již ve srašové stepi posledního glaciálu a pak následné imigranty z teplejších oblastí Evropy.

3.1 Sprašová step

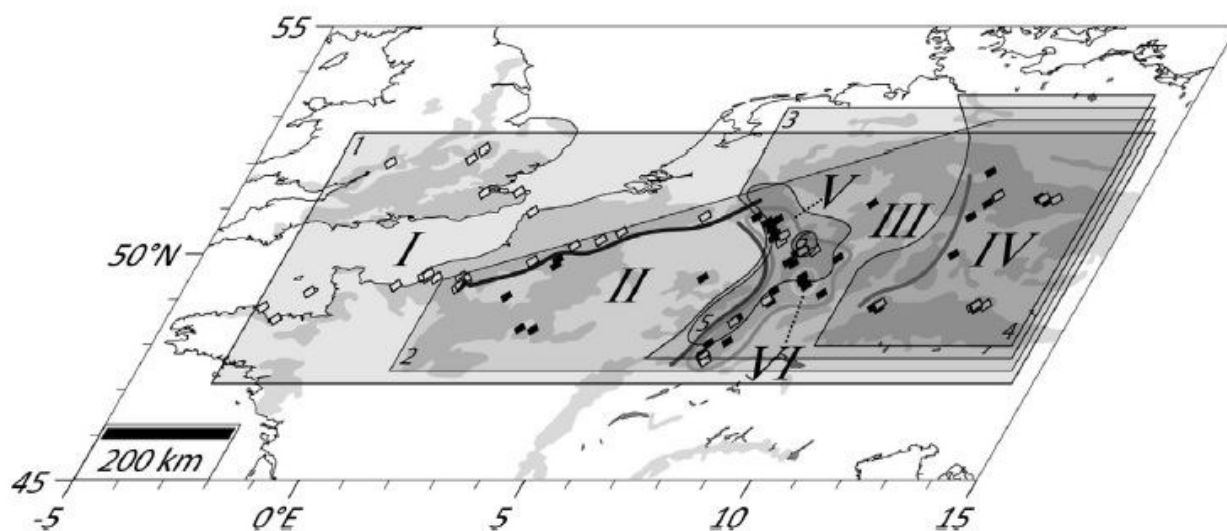
Sprašová step byla nejsignifikantnějším znakem nezaledněné krajiny v dobách ledových. Dle Ložka (1982, 1991, 2004c, 2010a, 2010b) je spraš velice specifický typ substrátu, který vzniká v lokalitách s tzv. sprašovou stepí a je indikátorem bezlesého prostředí jak dnes, tak i v minulosti. Svě jméno dostala spraš na základě svého původu, a to proto, že se jedná o jemný prach navátý z erodovaných hornin či ledovcových nánosů (Ložek, 2010b). Podle Vašíčka (1951) však v našich končinách docházelo k transportu na mnohem kratší vzdálenosti a zdrojem sprašových sedimentů zde byly místní horniny (Vašíček, 1951, cit. dle Ložka, 2010b). Vznik mohl být podmíněn klimatem se suchými, horkými léty. Jedná se o horninu bohatou na CaCO_3 , což z ní dělá vhodné prostředí pro výskyt plžů a uchování jejich ulit. Sprašová step byla pravděpodobně nejrozšířenějším světovým biotem, který však zcela zanikl (Ložek, 2004c). Podle Ložka (2001) se sprašové oblasti dají podle způsobu ukládání sedimentu rozdělit na tři skupiny: 1) spraš tvořící se v nížinách, 2) spraš na svazích říčních údolí a 3) spraš náhorních plošin. První typ bychom našli například v Podunajské nížině či v povodí Labe ve středních Čechách a jeho malakocenózy jsou charakteristické velkým počtem druhů i jedinců, druhý typ se tvoří především tam, kde řeka hodně meandruje, a často se v něm dobře zachovávají celá společenstva a třetí typ je druhově nejchudší, často obsahuje pouze všudypřítomné druhy rodu *Pupilla* či *Succinella oblonga*, pokud není zcela měkkýšů prostý (Ložek, 2001).



Obr. 1: Sprašová zóna v Evropě. A - typické spraše; b - odlišné sprašové facie; c - vnitřní moře; G - zalednění v posledním glaciálu; tečkovaně - příbřežní oblasti nezatopené v důsledku poklesu hladiny oceánu v glaciálu. (Ložek, 2010a)

Měkkýší společenstvo sprašové stepi má neobvyklé složení, které vypovídá o jedinečnosti tohoto sedimentu (např. Ložek, 2010; Sümegei et al., 2015). Na jediném místě lze najít doklady o měkkýších z dnešních arкто-alpínských či subpolárních tunder (*Columella columella*), slunných skalních habitatů (*Vallonia costata*) či prvky vnitroasijských stepí (*Vallonia tenuilabris*) a to vše společně s druhy, jejichž preferovaná stanoviště dnes spadají do suchých teplých oblastí bez extrémních podmínek (*Helicopsis striata*, *Pupilla triplicata*), nebo patří ke středně náročným, hojně se vyskytujícím druhům střední Evropy (*Trochulus hispidus*, *S. oblonga*) (Ložek, 2001, 2004c, 2010). Společně s nimi se ve spraši vyskytují ještě lokální endemity. Jediným společným rysem těchto zmíněných prvků je jejich vazba na otevřená stanoviště a schopnost odolávat velkým výkyvům teploty i vlhkosti (Ložek, 2004c). Takováto společenstva mají odlišné nároky na prostředí než samotné výše zmíněné druhy.

Sprašové prvky dominující v malakofauně po ústupu ledovce, jako je *V. costata* či *Pupilla muscorum*, přežily na reliktních stanovištích až do příchodu prvních osadníků, kdy se začaly šířit do lidmi kultivované otevřené krajiny, často i na poloruderální stanoviště (Ložek, 2004d). Stejně tak *S. oblonga* či *H. striata* přežily ve střední Evropě bez výraznějších výkyvů svého rozšíření až do mladšího holocénu resp. současnosti (Ložek, 2004c). Obecně ale ke konci zalednění prvky sprašové stepi ubývají na počtu a jsou nahrazovány taxony vyhledávající vlhko (Ložek, 2001).



Obr. 2: Mapka zachycující část severozápadní Evropy, na které je dobře patrný gradient diversity narůstající směrem na východ. Římské číslice přísluší k malako-biogeografickým oblastem, jež jsou zvýrazněny na pozadí (a nebudou v této práci rozebírány), a arabské číslice označují přes sebe položené vrstvy, které znázorňují jednotlivé modely rozšíření určitých taxonů. Rozbor níže. (Moine, 2014.)

Na obr. 2 můžeme vidět schématické rozdělení západní části sprašového pásma podle výskytu různých měkkýších taxonů během WUP (Weichselian Upper Pleniglacial, 37 - 20 cal. ka BP). Skupina č. 1 zahrnuje ubiquisty celé studované oblasti (*P. muscorum*, *S. oblonga*, *T. hispidus* a *C. columella*). Kategorie č. 2 sestává z druhů, které byly nalezeny také skoro všude, výjimkou je pouze nejzápadnější oblast přiléhající k Lamanšskému průlivu (*Vallonia pulchella*, *Punctum pygmaeum*, *V. costata*, *Pupilla loessica*, *Arianta arbustorum* a *Cochlicopa lubrica*). Č. 3 označuje taxony šířící se na východ z údolí Rýna. Č. 4 připadá jedinému druhu a tím je *V. tenuilabris*, který měl během WUP areál rozšíření v oblasti Alp, Krušných hor a České vysočiny. Skupina č. 5 sestává pouze ze dvou taxonů, *Clausilia rugosa parvula* a *P. pygmaeum*, které se vyskytovaly ve spraši pouze v údolí Rýna, a poslední oddíl č. 6 zahrnuje měkkýší druhy nalezené ve spraši pouze v oblasti soutoku řek Rýna a Neckar (*Neostyriaca corynodes*, *Trochulus striolatus*, *Vitrea crystallina*, *Orcula dolium*, *Vertigo genesii*, *Clausilia dubia*, *Abida secale*, *Helicella* sp. a *Succinella/Oxyloma*) (Moine, 2014). Z obrázku i výčtu druhů je dobře patrné, že západní oblast je druhově výrazně chudší a z toho lze předpokládat, že Hornorýnská nížina sloužila jako hotspot stepní diverzity západní Evropy, ze kterého se stenoekní druhy šířily především západním či jihozápadním směrem. Vzdálenost jejich rozšíření souvisí především s délkou klimatických cyklů, podnebnými podmínkami a nesouvislostí sprašového pásma (Moine, 2014).

3.2 Migrace

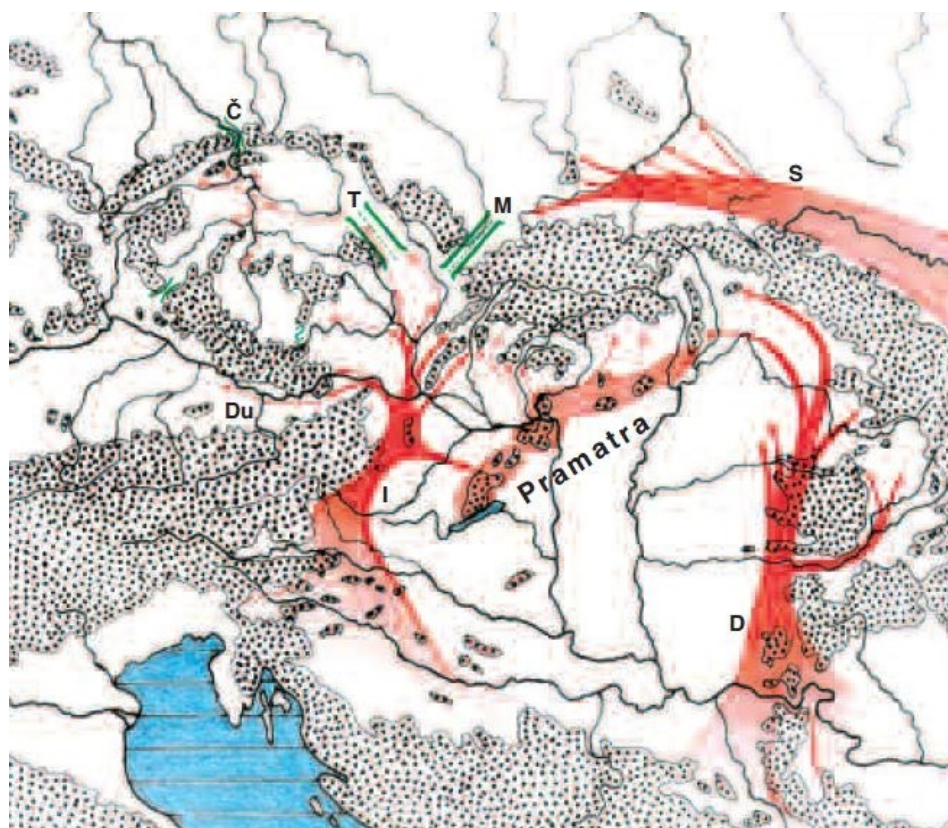
Jednou z oblastí vhodnou pro přežití xerothermních prvků nejen z řad měkkýšů jsou považována uherská pohoří, v tomto kontextu často označována jako Pramatra, ze kterých vedlo několik migračních cest (Ložek, 2009a, Horsák et al., 2019). (Obr. 2)

Pro některé zástupce ze střední Evropy byla však objevena refugia již ve východní části Karpat, což je mnohem blíže, než se předpokládalo (Ložek, 2009b). Mohou být považována za analogii k alpským refugiálním masívům. Tak jsou pojmenovány ty vrcholy Alp, které zůstaly v průběhu celého glaciálu nezaledněné (Ložek, 2009a). Dle Ložka (2009b) byla pro migraci východních stepních prvků do střední Evropy nejdůležitější Třebovská brána.

V oblasti Panonské pánve docházelo kvůli střídání klimatických podmínek k oscilaci v převaze xerofilních a kryofilních měkkýšů. Během teplejších fází glaciálního cyklu se původní teplo-milné druhy začaly společně s novými druhy původem z Balkánu stěhovat do teplých habitatů zmíněného kraje. V chladných etapách však musely ustoupit novým druhům přicházejícím z východu (Sümegei et Krolopp, 2002).

Jedním takovým přistěhovalcem je bezpochyby již výše zmíněná *V. tenuilabris* (Ložek, 2010; Horsák et al. 2013), která se z centrální Asie přistěhovala do Karpatské nížiny již v období 27 -

25 cal. ka BP, ale objevila se zde i v mladších nálezích (Sümeği et Krolopp, 2002). Počátkem holocénu však ze střední Evropy opět vymizela (Ložek, 2004d) a dnes je hlavním areálem jejího výskytu opět centrální Asie.



Obr. 3: Refugia a migrační cesty xerothermních a stepních druhů ve střední Evropě. „Cesty (červeně): S – sarmatská, I – ilyrská, D – dácká, Du – dunajská; brány (zeleně): M – Moravská, T – Třebovská, C – Česká (labská); tečkovaně – hornaté oblasti. Nejsevernější refugium představovala Prámatra zasahující okrajově na jižní Slovensko (Kováčovské kopce, Cerová vrchovina).“ (Ložek, 2009)

4. Gradmannova Steppenheidetheorie

Robert J. W. Gradmann byl německý botanik a vysokoškolský profesor, který v polovině dvacátého století přišel s prací (Gradmann, 1933), jejíž název bychom mohli přeložit jako Stepní teorie. Tato práce byla na svou dobu odvážná a rozproudila v biologické obci mnohé debaty na toto téma. Tím, že se Steppenheidetheorie dostala alespoň na chvíli do středu biologických zájmů, zapříčinila, že se začaly objevovat výzkumy a práce, které ji potvrzovaly nebo jí naopak stály v opozici (Ložek, 2004a).

Jádrem teorie je předpoklad, že první neolitičtí lidé, kteří začali využívat půdu pro zemědělské účely, ve střední Evropě (především v oblastech s vápencovým podložím a pro něj specifickými

podmínkami) již osidlovali bezlesá území, nikoli že je sami vytvářeli (Ložek, 2004a, 2004d). Vliv člověka pro následné udržení těchto prostranství však měl obrovský význam. To především pozdější řízenou lidskou činností, jakou bylo pasení hospodářských zvířat, díky čemuž vzniká tzv. „polopřirozená step“ (Pokorný et al., 2015). Podle Pokorného et al. (2015) je tento lidmi podmíněný typ stepi spíše přirozeně odvozen ze stepí pozdního pleistocénu a staršího holocénu, než pouze uměle vytvořen odlesňováním zcela zarostlého prostředí.

5. Přirozený vývoj stepí v Evropě během holocénu

Vznik, udržení a rozšíření stepí přirozenou cestou je v holocénu obtížně rozpoznatelné od vlivu člověka. Z některých lokalit však pochází nálezy, které v předchozích interglaciálech dokládají plně vyvinutou lesní faunu, která se však v holocénu již nevyskytuje (např. Ložek, 2004a, Juríčková et al., 2013). Tyto změny by mohly vypovídat o antropogenních podnětech.

5.1 Vývoj během staršího holocénu (11,7 - 8,2 cal. ka BP)

5.1.1 Panonská pánve

Přirozená lesostep se v oblasti Panonské pánve vyskytovala již od počátku holocénu. Na jejím zachování se podíleli především velcí býložravci sprašové stepi doby ledové (Sümegei et al., 2012). Již začátkem holocénu dochází k disperzi druhu *Granaria frumentum*, což je submediteránní stepní teplomilný prvek (Sümegei et Krolopp, 2002; Sümegei et al., 2012). Podle Füköha (2000) je období staršího holocénu v Panonii charakteristické otevřenými prostranstvími a výskytem pleistocenních elementů jako je *Pupilla sterri*, *Vallonia tenuilabris* či *Helicigona banatica*. První dva rody můžeme dnes najít v Asii, ten poslední je znám jako endemit Panonské pánve (Füköh, 2000).

5.1.2 Střední Evropa

Střední Evropa je biogeograficky důležitá, protože představuje střed mezi kontinentální přírodou východní Evropy a oceánskými podmínkami té západní (Ložek 2004e, Moine 2014).

Středoevropské stepi během glaciálů sdílely podobné rysy se stepmi jihozápadní Sibíře či východní Evropy. Ty jsou charakteristické výrazným kontinentálním podnebím s velkým rozdílem letních a zimních teplot a nízkým souhrnem srážek, což vede k nízké produkci biomasy i malé míře následných rozkladných procesů (Pokorný et al., 2015). V dnešní době existuje tento biom v jihovýchodní části ruského pohoří Altaj a v dalších částech jižní Sibíře, kde nejspíše přetrval od posledního zalednění (Chytrý et al., 2019).

Pro Českou republiku existují z tohoto období nálezy pylu i měkkýchších schránek (Juříčková et al., 2013, Pokorný et al., 2015, Hájek et al., 2016), které spojuje podobné složení s těmi z východních oblastí, a poukazují tedy spíše na převahu tundrové stepi, což byl biot tvořený otevřeným prostranstvím s holou zemí, dominantními travami (*Gramineae*) a občasným výskytem smíšeného lesa (Chytrý et al., 2019). Borovicovo-březové lesostepi u nás tedy existovaly ještě před příchodem prvních osadníků (Pokorný et al., 2015). Toto tvrzení nepřímo potvrzuje Gradmannovu stepní teorii (Gradmann, 1933). Generalisty této oblasti jsou především *Fruticicola fruticum*, *Vallonia pulchella* a *Vallonia costata* (Pokorný et al., 2015).

5.1.3 Západní Evropa

Nálezy z francouzských lokalit z tohoto období jsou druhově chudé, ale početné. Dominují zde především druhy *V. costata*, *P. muscorum* a *T. hispidus*, které jsou považované za pionýrské druhy nově vzniklých stanovišť (Granai, 2014). Také zde byl nalezen druh *Xerocrassa geyeri*, obyvatel suchých a slunných pastvin, jež se v dnešní době v těchto lokalitách již nevyskytuje (Granai, 2014).

Analýzy sukcesí z oblasti západní Francie naznačují existenci mozaikovitého prostředí lesů a lučin, dominujícími druhy jsou však *Vallonia excentrica* a *V. pulchella*, osidlující otevřená stanoviště (Granai, 2018).

Mladší nálezy dokládají nárůst v počtu lesních druhů, což svědčí o změně vegetace. Počátkem holocénu dochází k nárůstu početnosti jedinců rodu *Discus*, z čehož lze předpokládat postupné zarůstání krajiny (Granai, 2014).

5.1.4 Porovnání sukcesí staršího holocénu

Většina nálezů je druhově spíše chudá, ve fauně převažují pleistocenní elementy a obyvatelé glaciální sprašové stepi. Nejvíce rozšířeným druhem napříč Evropou je *V. costata*. *V. pullchela* je také hojně zastoupena, ačkoliv je zmiňována pouze v pracích ze střední a západní Evropy.

5.2 Vývoj během středního holocénu (8,2 - 4,2 cal. ka BP)

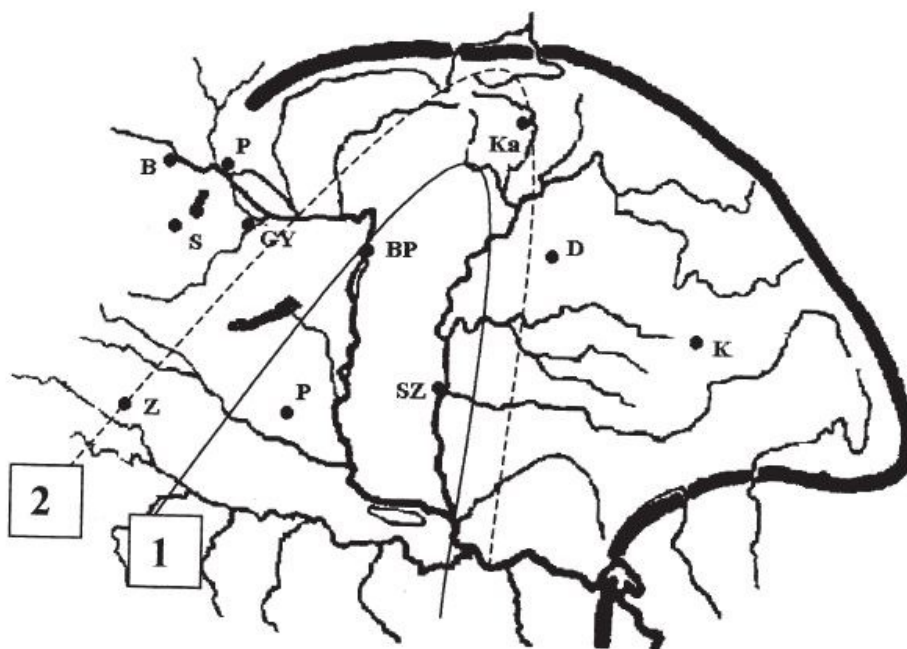
Během této epochy dochází k nárůstu vlhkosti a k oteplení, proto se také určitá část středního holocénu pokládá za jeho klimatické či lesní optimum (Pokorný et al., 2015). Toto období bylo kvůli průměrné teplotě a vlhkosti velmi nepříznivé pro zachování stepí a otázkou zůstává, zdali stepní prvky musely zcela opustit svá stanoviště a do prostředí se později navrátit či zda zde našly mikrohabitaty vhodné k přežití. Tento fenomén nazývají Pokorný et al. (2015) „stepní bottleneck“.

5.2.1 Panonská pánev

Začátkem středního holocénu (kolem 8,2 cal. ka BP) se v měkkých sukcesích z nížinných oblastí Panonie začínají objevovat některé nové xerothermní druhy. Nálezy těchto xerothermů z Maďarska, jako je například *Zebrina detrita*, jsou starší než nálezy stejných druhů ze Slovenského krasu, z čehož můžeme odvodit jistý vývoj krajiny (Füköh, 2000, Obr. 3). V tomto období již začíná přímý vliv člověka-zemědělce na prostředí. První osadníci sem přichází v dobách před 8000 lety (Sümegei et al., 2012). Podle práce Sümegeiho a kolektivu (2012) poukazují měkkější sukcese na výskyt travnatých ploch a orných polí v bezprostřední blízkosti lidí, ale kvůli dostatku přirozených nezarostlých ploch nebyl důvod masivně kácet lesy a rozšiřovat tak hranici lesostepi, ačkoliv měl výskyt lidí dopad na přirozený ekoton mezi hustým lesem a stepními útvary.

Nálezy z pohoří Bükk, ve kterých dochází ke snížení abundance druhu *Vallonia costata* a zároveň nárůstu v počtu jedinců druhů *Chondrula tridens* a *Granaria frumentum*, by mohlo značit teplejší klima.

Na konci tohoto období se zájem lidí soustředil více do lesů a začal tak trend masivního odlesňování, který zprvu souvisel především s výstavbou opevněných osad (Sümegei et al., 2012). Začala se tak rozšiřovat otevřená plocha, což podpořilo šíření stepních prvků.



Obr. 4: Holocenní šíření druhu *Zebrina detrita* v oblasti Panonské pánve. Linie č. 1 ohraničuje areál výskytu v počátku středního holocénu (8,2 cal. ka BP), linie č. 2 pak výskyt během Subatlantiku, nejmladší epochy holocénu trvající až do dneška. (Füköh, 2000)

5.2.2 Střední Evropa

Toto období je charakteristické výrazným rozmachem lesního prostředí, což se na většině míst projevuje nárůstem populací lesních druhů (Juříčková et al., 2013, Horsák et al., 2019), ovšem na základě měkkých sukcesí, které obsahují i čistě stepní druhy jako *V. costata* či *V. pulchella*, lze vyvozovat výskyt mozaikovitého prostředí (Ložek, 1982, Pokorný et al., 2015).

Ve vyšších polohách docházelo během středního holocénu k rozšiřování lesa, kdežto v sušších nížinách se vyskytovala krajina stepního charakteru (Ložek, 1982, Hájek et al., 2016).

V tomto období dochází k nárůstu početnosti stepních druhů (*Chondrula tridens*, *Helicopsis striata*, *V. pulchella* a *V. costata*) v lithologických vrstvách, které svým stářím (6176–5917 cal. BP) již spadají do doby zemědělského působení v této oblasti (Pokorný et al., 2015). Navíc se zde poprvé objevují druhy *P. muscorum* a *V. pygmaea* (Pokorný et al., 2015).

5.2.3 Západní Evropa

Archeologické nálezy vypovídají v souladu s měkkými sukcesemi z období středního holocénu o výskytu prvních lidských osad. Podle složení měkkých společenstev ze záplavových oblastí Seiny docházelo k úbytku stromového porostu, což vzhledem v průměrné vzdušné vlhkosti vypovídá o vlivu člověka na krajinu (Granai, 2014).

Z oblasti Normandie byly provedeny analýzy měkkých sukcesí, které poukazují na ústup lesa bez známek lidského zásahu (Granai, 2018). V této oblasti se tedy mohly vyskytovat přirozeně vzniklé habitaty stepních druhů.

Složení malakocenóz z oblastí jihovýchodní Anglie a západní Francie vykazují výrazný úbytek striktně lesních druhů a současně nárůst abundancí druhů obývajících otevřená stanoviště (Horsák et al., 2019, Granai 2018). Dominantním druhem indikujícím nezalesněné prostředí je stále *V. pulchella*, stejně jako v oblasti střední Evropy (Granai, 2014, 2018). Na výskytu tohoto druhu můžeme pozorovat narůstající gradient počtu jedinců v severozápadním směru (Granai, 2018).

5.2.4 Porovnání sukcesí středního holocénu

Střední holocén již vykazuje druhově bohatší složení stepních společenstev. Především na východě se začínají objevovat i nepůvodní druhy jako např. *Chondrula tridens*, *Xerolentha obvia* či *Zebrina detrita*, ale prvky jako *V. pulchella*, *V. costata* a v západní Evropě i *V. excentrica* jsou druhy, které stále převažují.

5.3 Vývoj během mladšího holocénu (4,2 cal. ka BP - dnes)

5.3.1 Panonská pánev

V mladším holocénu se oblast Panonské pánve definitivně mění k obrazu zde žijících lidí. Stepi a pastviny jsou zcela umělé, ale díky různorodým lidským potřebám (např. chov dobytka, pěstování plodin, umělé vysazování lesa) si krajina zachovává svůj mozaikovitý ráz, což umožňuje přežití velkého spektra stepních prvků jako je *V. pulchella*, *G. frumentum*, *X. obvia*, *Monacha cartusiana* či *Z. detrita* (Füköh, 2000, Alexandrowicz, 2009, Sümegi et al., 2012).

Také se zde objevují synantropní prvky, jako např. *T. hispidus* či *Oxychilus inopinatus*, které se napříč nálezy z mladšího holocénu stávají generalisty pro tuto oblast (Füköh, 2000).

5.3.2 Střední Evropa

V tomto období je již velmi znatelný lidský vliv na krajinu a je pozorovatelný na většině studovaných lokalit jako znatelný úbytek diverzity malakocenóz (Juříčková et al., 2013, Pokorný et al., 2015). Nemohl být však tak velký, aby zamezil vytlačování stepních druhů lesem, a proto musela existovat místa, kde stepní prvky přežily nepříznivé podmínky (Pokorný et al., 2015, Hájek et al., 2016). Do některých lokalit z Moravy a západního Slovenska se po cca dvou tisících letech navrací druhy otevřených stanovišť jako *Vertigo pygmaea* či *V. pulchella* (Hájek et al., 2016).

5.3.3 Západní Evropa

Z dostupných zdrojů lze usuzovat rozšíření pastvin a travnatých ploch, pouze však zásluhou lidské činnosti (Granai, 2014). V souladu s Granai (2014) dochází v pozdním holocénu v oblasti Francie k výraznému vysoušení a odlesnění krajiny, což je vývoj pozorovatelný v jiných lokalitách napříč Evropou. Dominance druhu *V. pulchella* je stále signifikantní a značí nízkou diverzitu vegetačního pokryvu a relativní bezlesí (Granai, 2014, 2018). Podle Granai (2014) měkkýší sukcese z okolí Paříže obsahující současně druhy *V. pulchella*, *P. muscorum* a *Helicella itala* značící krátkostébelnou pastvinu. Zároveň se společně vyskytují *V. pulchella*, *T. hispidus* a vlhkomilný druh *Carychium minimum*, což svědčí o existenci otevřeného prostředí. Dynamika tohoto společného výskytu se postupem času mění a dochází k úbytku jedinců druhu *C. minimum* na úkor nárůstu jiného vlhkomilného druhu *S. oblonga* (Granai, 2014).

Novodobý vývoj (po 2,2 cal. ka BP) vykazuje úbytek lesních druhů, nikoli však na úkor nárůstu stepních prvků, jako tomu bylo v intervalu 4,2 - 2,2 cal. ka BP (Horsák et al., 2019).

5.3.4 Porovnání sukcesí mladšího holocénu

V tomto období je již vliv člověka neodmyslitelný ve vztahu s vývojem krajiny napříč celou Evropou. Měkkýší fauna západní Evropy byla však lidmi ovlivněna více než zbývající oblasti, což je patrné na úbytku striktně lesních druhů na úkor těch stepních společně s nově přichozími jako je například *Ceriuella virgata* (Horsák et al., 2019). Dále se v západních lokalitách objevují prvky jako *S. oblonga*, *H. itala* či *C. minimum*. Ve střední a východní Evropě se také objevují nové druhy, např. *O. inopinatus*.

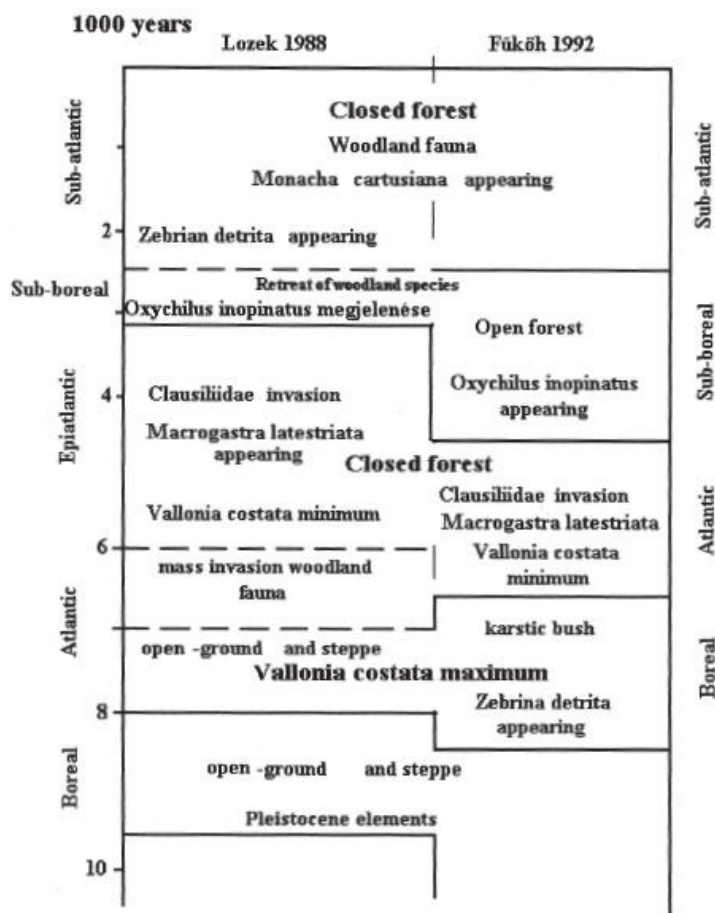
6. Antropogenní vliv

Souvislost mezi výskytem prvních rolníků a jejich vlivem na krajinu ještě není zcela objasněna a jasně oddělitelná od přirozeného vývoje krajiny. Pokud ovšem přítomnost lidí byla podmínkou pro ustupování lesa a tvorbu otevřené krajiny, bude obtížné zformulovat obecné tempo tohoto vývoje, obzvláště pokud se v rámci Evropy děl v různých prostředích a podmínkách (Granai, 2014).

Z území středních Čech máme důkazy, které tvrdí, že kvůli vlivu člověka nebyl les schopný obsadit celé území a nikdy tak úplně nevytlačil stepní prvky (Pokorný et al., 2015). A s postupem času se lidská činnost rozšířila mnohem více a zasloužila se tak o značný nárůst otevřené krajiny a polopřirozených pastvin, samozřejmě do značné míry udržovaných především řízenou pastvou větších přežvýkavců. Dnes již máme i pylové analýzy, které podporují toto tvrzení, a nejen nálezy měkkýších schránek (Pokorný et al., 2015).

Na rozdíl od měkkýších druhů, jisté druhy rostlin přímo indikují výskyt lidí (*Hordeum*, *Triticum* spp.), proto je důležité přihlížet i k paleobotanickým datům (Bogucki, 1996). Počátek příchodu lidí se u nás v Čechách datuje kolem 7240 - 6950 cal. ka BP (Pokorný et al., 2015), kdy se rozšířilo i využití ohně. To je patrné z mikroskopických i makroskopických paleobotanických nálezů či ze statisticky narůstajícího množství popela a zuhelnatělých zbytků v sedimentech (Šálková et al., 2012; Pokorný et al. 2015).

Na nálezech ze severozápadní Evropy je oproti těm ze střední mnohem více patrný dopad člověka na krajinu, i přestože na tendenci prostředí ztrácet prvky lesa poukazují data z lokalit napříč Evropou (Granai, 2018). Během první poloviny mladšího holocénu dochází k nárůstu populací lidmi využívaných nebo k nim přidružených rostlin, což se bere jako přímý doklad lidské aktivity na daném místě. Během druhé poloviny mladšího holocénu tento trend pokračuje ještě zřetelněji (Granai, 2014).



Obr. 5: Porovnání měkkých sukcesí z Karpatské nížiny podle Ložka (1988) a Füköha (1992) (Füköb, 2000).

7. Závěr

Trend ustupování lesa a otevírání krajiny existoval v Evropě ještě před příchodem prvních lidí a nástupem zemědělství a to ve směru od východu k západu (Horsák et al., 2019). Dnes máme pro toto tvrzení kromě výsledků pylových analýz ještě proxy data ve formě měkkých sukcesí (Pokorný et al., 2015, Horsák et al., 2019).

Měkkější sukcese z lokalit napříč Evropou poukazují na obecný trend odlesňování především v druhé polovině holocénu, ačkoliv lokální postřehy dokazují, že existovaly oblasti s mozaikovitým prostředím na bázi lesostepi i před příchodem člověka (např. Sümeği et al., 2012). Přítomnost lidí byla tedy bez pochyby hlavní příčinou šíření evropské stepní fauny v holocénu, avšak nebyla tak zásadní, jak se může zdát. Interpretace některých výsledků může být ovšem zavádějící, jak je patrné na porovnání sukcesí jednotlivých autorů ze stejných oblastí (Obr. 5).

Dále také můžeme říct, že existovaly (a v jistých lokalitách stále existují) oblasti s prostředím velmi podobným glaciálním sprašovým stepím, které představovaly přirozená stanoviště pro některé holocenní stepní měkkýše (Chytrý et al., 2019).

8. Seznam literatury

ALEXANDROWICZ, Stefan Witold. Malacofauna of Late Quaternary Deposits from Muselievo, Northern Bulgaria. *Folia Malacologica* [online]. **2009**, 17(4), 177-183. DOI: 10.2478/v10125-009-0014-z. ISSN 1506-7629.

ANTOINE, Pierre, Denis-Didier ROUSSEAU, Olivier MOINE, Stéphane KUNESCH, Christine HATTÉ, Andreas LANG, Hélène TISSOUX a Ludwig ZÖLLER. Rapid and cyclic aeolian deposition during the Last Glacial in European loess: a high-resolution record from Nussloch, Germany. *Quaternary Science Reviews* [online]. **2009**, 28(25-26), 2955-2973. DOI: 10.1016/j.quascirev.2009.08.001. ISSN 02773791.

BOGUCKI, Peter. The Spread of Early Farming in Europe. *American Scientist* [online]. 2014, **1996**(84), 242 - 253.

DANIEL, Thomas, Jörg ANSORGE, Ulrich SCHMÖLCKE a Peter FRENZEL. Multiproxy palaeontological investigations of Holocene sediments in the harbour area of the Hanseatic town Stralsund, North-Eastern Germany, southern Baltic Sea coast. *Quaternary International* [online]. **2019**, 511, 22-42. DOI: 10.1016/j.quaint.2018.05.017. ISSN 10406182.

FRENZEL, Peter. Fossils of the southern Baltic Sea as palaeoenvironmental indicators in multi-proxy studies. *Quaternary International* [online]. **2019**, 511, 6-21. DOI: 10.1016/j.quaint.2018.09.014. ISSN 10406182.

FÜKÖH, L. The Holocene mollusc fauna of the Bükk Mountains. *Abstracta Botanica*. **1992**, 16(2), 101 - 108.

FÜKÖH, L. Main characteristics of development of gastropod fauna of the Carpathian Basin during the Late Quaternary. **2000**, (24), 31 - 38.

GIESECKE, Thomas, Simon BREWER, Walter FINSINGER, Michelle LEYDET a Richard H.W. BRADSHAW. Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*. **2017**, 44(7), 1441-1456. DOI: 10.1111/jbi.12974. ISSN 03050270.

GRANAI, Salomé, Nicole LIMONDIN-LOZOUET, Walter FINSINGER, Michelle LEYDET a Richard H.W. BRADSHAW. Contribution of two malacological successions from the Seine floodplain (France) in the reconstruction of the Holocene palaeoenvironmental history of northwest and central Europe: vegetation cover and human impact. *Journal of Archaeological Science*. **2014**, 52(3), 468-482. DOI: 10.1016/j.jas.2014.09.011. ISSN 03054403.

GRANAI, Salomé, Nicole LIMONDIN-LOZOUET, Walter FINSINGER, Michelle LEYDET a Richard H.W. BRADSHAW. The Holocene expansion of grassland in northern Europe reconstructed from molluscan assemblages. *Boreas*. **2018**, 47(3), 768-779. DOI: 10.1111/bor.12304. ISSN 03009483.

HÁJEK, Michal, Lydie DUDOVÁ, Petra HÁJKOVÁ, Jan ROLEČEK, Jitka MOUTELÍKOVÁ, Eva JAMRICHOVÁ a Michal HORSÁK. Contrasting Holocene environmental histories may explain patterns of species richness and rarity in a Central European landscape. *Quaternary Science Reviews* [online]. **2016**, 2016(133), 48 - 61.

- HORÁČEK, Ivan a Vojen LOŽEK. Ledová doba z pohledu zoologa. *Živa*. **2004**(1), 5 - 8.
- HORSÁK, Michal, Lucie JUŘIČKOVÁ a Jaroslav PICKA. *Měkkýši České a Slovenské republiky: Molluscs of the Czech and Slovak Republics*. Zlín: Kabourek, **2013**. ISBN 978-80-86447-15-5.
- HORSÁK, Michal, Nicole LIMONDIN-LOZOUET, Lucie JUŘIČKOVÁ, Salomé GRANAI, Jitka HORÁČKOVÁ, Claude LEGENTIL a Vojen LOŽEK. Holocene succession patterns of land snails across temperate Europe: East to west variation related to glacial refugia, climate and human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* [online]. **2019**, 524, 13-24. DOI: 10.1016/j.palaeo.2019.03.028. ISSN 00310182.
- CHYTRÝ, Milan, Michal HORSÁK, Jiří DANIHELKA, et al. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia. *Boreas* [online]. **2019**, 48(1), 36-56. DOI: 10.1111/bor.12338. ISSN 03009483. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/bor.12338>
- JUŘIČKOVÁ, Lucie. *Holocenní sukcese měkkýšů střední Evropy*. Praha, **2014**. Habilitační práce. Universita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra zoologie.
- JUŘIČKOVÁ, Lucie, Jitka HORÁČKOVÁ, Anna JANSOVÁ a Vojen LOŽEK. Mollusc succession of a prehistoric settlement area during the Holocene: A case study of the České středohoří Mountains (Czech Republic). *The Holocene*. **2013**, 23(12), 1811-1823. DOI: 10.1177/0959683613505347. ISSN 0959-6836.
- LOŽEK, Vojen. Contribution of Malacology to the Chronological Subdivision of the Central European Holocene. *Striae*. **1982**, (16), 84 - 87. ISSN 0345-0074.
- LOŽEK, Vojen. Molluscan fauna from the loess series of Bohemia and Moravia. *Quaternary International*. **2001**(76/77), 141 - 156.
- LOŽEK, Vojen. Molluscs in loess, their paleoecological significance and role in geochronology - principles and methods. *Quaternary International*. **1991**, 8(7), 71 - 79.
- LOŽEK, Vojen. Refugia, migrace a brány I. *Živa*. **2009**, 2009(4), 146 - 149.
- LOŽEK, Vojen. Refugia, migrace a brány II. *Živa*. **2009**, 2009(5), 194 - 198.
- LOŽEK, Vojen. Spraš a sprašová step - přehlížený biom ledových dob I.: Spraš - zemina dvou tváří. *Živa*. **2010**, 2010(3), 98 - 101.
- LOŽEK, Vojen. Spraš a sprašová step - přehlížený biom ledových dob II.: Sprašová step - významný prvek glaciální krajiny. *Živa*. **2010**, 2010(4), 146 - 149.
- LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: I. Vstupní úvaha. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(1), 4 - 9.
- LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: II. Doklady z minulosti a jejich výpověď. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(2), 38 - 43.
- LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: III. Historie lesa a bezlesí v kvartéru. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(3), 71 - 78.
- LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: IV. Vývoj v poledové době. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(4), 99 - 106.

LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: V. Otázka přirozeného bezlesí v českých zemích a na Slovensku. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(5), 169 - 175.

LOŽEK, Vojen. Středoevropské bezlesí v čase a prostoru: VI. Osudy bezlesí v dnešní době. *Ochrana přírody*. **2004**, 2004(6), 202 - 207.

MEYRICK, R. A. The development of terrestrial mollusc faunas in the 'Rheinland region' (western Germany and Luxembourg) during the Lateglacial and Holocene. *Quaternary Science Reviews* [online]. **2001**, (20), 1667 - 1675.

MOINE, Olivier. Weichselian Upper Pleniglacial environmental variability in north-western Europe reconstructed from terrestrial mollusc faunas and its relationship with the presence/absence of human settlements. Elsevier [online]. **2014**, 2. 4. 2014, 90 - 113.

POKORNÝ, Petr, Milan CHYTRÝ, Lucie JUŘIČKOVÁ, Jiří SÁDLO, Jan NOVÁK a Vojen LOŽEK. Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic?. *The Holocene* [online]. **2015**, 25(4), 716-726. DOI: 10.1177/0959683614566218. ISSN 0959-6836.

SPÖTL, Christoph, Paula J. REIMER a Ursula B. GÖHLICH. Mammoths inside the Alps during the last glacial period: Radiocarbon constraints from Austria and palaeoenvironmental implications. *Quaternary Science Reviews* [online]. **2018**, 190, 11-19. DOI: 10.1016/j.quascirev.2018.04.020. ISSN 02773791.

SÜMEGI, Pál, S. GULYÁS, G. PERSAITS a Z. SZELEPCSÉNYI. Long environment change in forest steppe habitat of the Great Hungarian Plain based on paleoecological data. Szeged, **2012**. University of Szeged, Department of Geology and Palaeontology.

SÜMEGI, P., K. NÁFRÁDI, D. MOLNÁR a Sz. SÁVAI. Results of paleoecological studies in the loess region of Szeged-Öthalom (SE Hungary). *Quaternary International*. **2015**, (372), 66 - 78.

SÜMEGI, P. a E. KROLOPP. Quaternary malacological analyses for modeling of the Upper Weichselian palaeoenvironmental changes in the Carpathian Basin. *Quaternary International* 91. **2002**, 53 - 63.

TAYLOR, Karen J., Seamus MCGINLEY, Aaron P. POTITO, Karen MOLLOY a David W. BEILMAN. A mid to late Holocene chironomid-inferred temperature record from northwest Ireland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* [online]. **2018**, 505, 274-286. DOI: 10.1016/j.palaeo.2018.06.006. ISSN 00310182.

WALKER, M. J. C., M. BERKELHAMMER, S. BJÖRCK, et al. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science* [online]. **2012**, 27(7), 649-659