

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Obor: Botanika



**Bc. Anna Potůčková**

**Rekonstrukce paleo-environmentálních poměrů zaniklého jezera  
Šúr v pozdním glaciálu a holocénu pomocí analýzy makrozbytků**

Reconstruction of palaeo-environmental conditions of a former lake  
Šúr during the late-glacial and Holocene using macrofossil analysis

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Pavla Žáčková

Praha 2014



## **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, 2. 5. 2014

Anna Potůčková

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat především své školitelce Pavle Žáčkové za uvedení do problematiky analýzy makrozbytků a za mnoho dnů, ne-li týdnů strávených společně nad binolupou. Cení si jejího přátelského přístupu a všeobecné podpory, bez které by šlo všechno velmi těžce. Dále bych chtěla poděkovat Liborovi Petrovi za odpovědi na mé přemnohé otázky a hlavně za kritický přístup, který mě a mou diplomovou práci posunul o velký kus dále. Za pomoc při vrtání děkuji Honzovi Hoškovi a Tomášovi Sudovi a za poskytnutí antrakologických a osteologických výsledků Honzovi Novákovi a Lence Kovačikové. Chtěla bych rovněž poděkovat všem kolegům z paleoekologické skupiny za příjemné pracovní prostředí a podnětné diskuze a spolužákům za dobrý kolektiv. Velký dík patří programu Erasmus, v rámci kterého jsem mohla studovat v zahraničí a poznala tak Hilary a Johna Birksovi a další skvělé lidi. A v neposlední řadě chci poděkovat celé své rodině za zázemí a podporu po celou dobu mého studia.



## Abstrakt

Podunajská rovina jako součást Panonské nížiny je z hlediska paleobotanického výzkumu zcela neprobádanou oblastí. V těchto místech se přitom předpokládá lokalizace kryptického glaciálního refugia a migrační trasy teplomilné bioty severním směrem po posledním glaciálním maximu. Neznámá je přirozená dlouhodobá sukcese a střídání rostlinných společenstev nížinného jezera na Slovensku během pozdního glaciálu a holocénu.

Sukcesní vývoj jezera od pozdního glaciálu byl studován na dvou profilech na lokalitě NPR Šúr, kde se dnes vyskytuje olšový slatinný les. Metodou makrozbytkové analýzy byly zkoumány jezerní sedimenty zasahující až do období středního pleniglaciálu (OIS 3). Díky znalosti ekologických nároků taxonů byly rekonstruovány podmínky prostředí, které panovaly na lokalitě v minulosti. Dále byla diskutována historická biogeografie vybraných druhů rostlin v rámci Evropy během pozdního glaciálu a holocénu.

Ve středním pleniglaciálu rostly v jezeře *Myriophyllum spicatum* a *Chara* sp. Během pozdního glaciálu se v mělké pánvi vyskytovalo mělké, vápnité, meso- až eutrofní jezero s *Potamogeton filiformis*, *Potamogeton praelongus*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium* apod. Během časného holocénu tyto prvky mizí a začínají se objevovat na teplotu náročnější rostliny, jako je např. *Najas marina* a *Zannichellia palustris*, které ukazují na možné zasolení jezera. Na začátku středního holocénu v období Atlantiku expanduje v jezeře teplomilná *Trapa natans* a také *Nymphaea alba*. Dochází ke zrychlení hromadění organického materiálu a jezero se postupně na konci Atlantiku začíná na různých místech zazemňovat a vzniká tak mozaika stanovišť s mělkými prohlubeninami s vodou, vyvýšenin s bažinnou vegetací či dokonce s ostrůvky s křovím a olšemi. V mělkých prohlubních se dařilo zejména taxonům *Zannichellia palustris* či *Chara* sp. a díky kolísání hladiny se na obnaženém dnu vyskytovaly druhy třídy *Bidentetea tripartitae*. K úplnému zazemnění došlo na začátku Subatlantiku, kdy na lokalitě začal dominovat olšový les.

Jezero vykazuje zcela standardní nepřerušovaný průběh vegetační sukcese eutrofního jezera během pozdního glaciálu a holocénu. Jezero však bylo zřejmě zasolené a výrazný faktor, který ovlivnil celý ekosystém, bylo každoroční kolísání hladiny.

**Klíčová slova:** makrozbytky, paleolimnologie, Panonská nížina, NPR Šúr, dlouhodobá sukcese



## Abstract

The Danubian Plain is northern part of the Pannonian Plain and in terms of palaeobotanical research it is an entirely unexplored area. However, this region is assumed to contain cryptic glacial refugia and migration routes of thermophilous biota northward after the Last Glacial Maximum. The late-glacial and Holocene natural long-term succession and temporal changes in the composition of plant communities of lowland lakes in the Slovakia is unknown.

Šúr, a National Nature Reserve is a former lake, presently overgrown by alder carr forest. Successional development since the late-glacial was studied along two profiles. Macrofossil analysis was carried out on lake sediments extending to the Middle Pleniglacial (OIS 3). Using knowledge of the modern ecological requirements of taxa, past environmental conditions were reconstructed. The historical biogeography of selected plant species in Europe during the late-glacial and Holocene is also discussed.

During the Middle Pleniglacial *Myriophyllum spicatum* and *Chara* sp. grew in the lake. During the late-glacial shallow basin contained a calcareous, meso- to eutrophic lake with *Potamogeton filiformis*, *P. praelongus*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium* etc. During the early Holocene these elements disappeared and thermophilous plants immigrated, such as the facultative halophytic macrophytes *Najas marina* and *Zannichellia palustris*. At the beginning of the middle Holocene the thermophilous species *Trapa natans* and *Nymphaea alba* expanded. These high biomass producing taxa accelerated natural progressive infilling of the lake, which led to the creation of a habitat mosaic with shallow pools, areas of fen vegetation, or even small islands with alders and shrubs at the end of the Atlantic period. Annual water-level fluctuations occurred allowing exposed mud-bottom species belonging to class *Bidentetea tripartitae* to colonise. The lake was overgrown at the beginning of Subatlantic period and became occupied by alder carr forest.

Vegetation development of this lake during the late-glacial and Holocene followed well-known hydrosere processes of long-term succession in eutrophic lakes. The lake was probably slightly brackish and annual water level fluctuations significantly affected the entire ecosystem.

**Keywords:** macrofossils, palaeolimnology, Pannonian Plain, NRR Šúr, long-term lake succession hydrosere





# Obsah

Obsah .....	1
1 Úvod.....	3
2 Popis lokality.....	7
2.1 Geologie.....	7
2.2 Hydrologie .....	8
2.3 Klima.....	8
2.4 Vegetace.....	9
2.5 Historie vzniku Šúru .....	9
2.6 Šúr na starších mapách a jeho novodobá historie .....	10
3 Metodika .....	12
3.1 Návaznost na výzkumné projekty .....	12
3.2 Vrtání profilů a odběr vzorků.....	12
3.3 Sedimentologický popis .....	12
3.4 Ztráta žiháním (Loss on Ignition) .....	13
3.5 Makrozbytková analýza .....	13
3.6 Analýza uhlíků .....	13
3.7 Analýza rybích makrozbytků .....	14
3.8 Geochemická analýza.....	14
3.9 Radiokarbonové datování a depth-age model .....	14
3.10 Zpracování a vizualizace dat.....	15
4 Výsledky .....	16
4.1 Sedimentologie.....	16
4.1.1 Profil 3.....	16
4.1.2 Profil 4.....	16
4.2 Radiokarbonové datování, depth-age modely a sedimentační rychlost .....	21
4.3 Popis diagramů podle zón .....	25
4.3.1 Profil 3.....	25
4.3.2 Profil 4.....	34
5 Diskuze.....	43
5.1 Dlouhodobá sukcese vegetace a rekonstrukce podmínek prostředí .....	43

5.2 Lokální vegetace jezera .....	57
5.3 Středoevropské relikty a jejich historická biogeografie v průběhu holocénu.....	60
6 Závěr.....	68
Seznam použité literatury .....	70
Přílohy .....	80

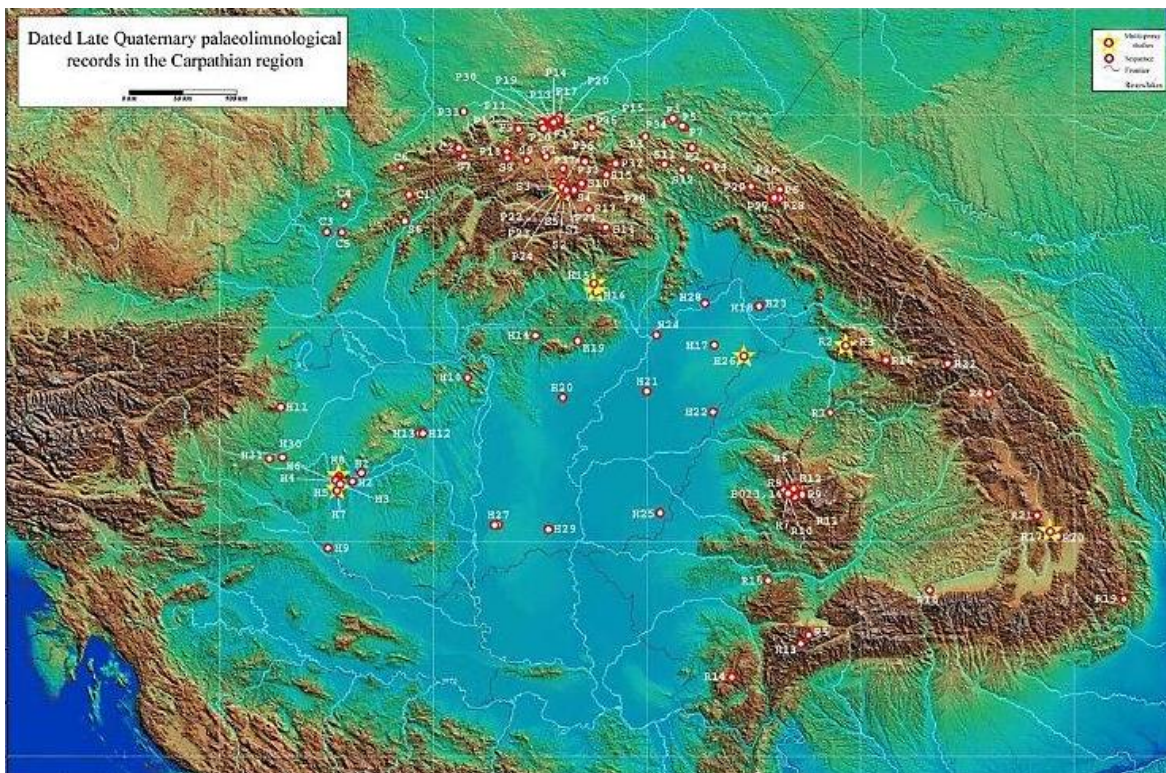
# 1 Úvod

Období čtvrtohor (přibližně posledních 2,5 milionů let) je charakteristické klimatickou nestabilitou, střídáním chladných období (glaciálů) a teplých období (interglaciálů). Tyto klimatické oscilace ovlivnily vývoj veškeré bioty na Zemi. V Evropě docházelo během glaciálů k expanzi kontinentálního a horského zalednění, k vymírání teplomilné bioty a šíření prvků glaciálních. Během těchto chladných období přežívala teplomilná biota na jihu Evropy v tzv. glaciálních refugiích (Hewitt 1999, Taberlet et al. 1998). Od začátku interglaciálů, kdy docházelo ke zlepšení klimatu, se teplomilná biota šířila z refugií na sever a naopak glaciální prvky ustoupily do svých interglaciálních refugií (Stewart et al. 2010). Začátek posledního interglaciálu – holocénu, nastal přibližně před 11 700 lety (Rasmussen et al. 2006, Blockley et al. 2012).

Pro studium kvartérních environmentálních a biotických změn jsou vhodné různé typy sedimentů, které vznikaly postupným usazováním anorganického a/nebo organického materiálu. V sedimentech se zachovávají části těl různých organismů, ze kterých lze pak zpětně rekonstruovat minulé ekosystémy (Iversen 1973). Jeden z nejlepších sedimentárních záznamů je paleolimnologický, který se ukládal v klidném a stabilním prostředí jezer. Tento záznam v sobě nese řadu informací o minulých podmínkách prostředí a biotě, která žila v jezeře, ale i v jejím širším okolí (Birks & Birks 2006, Birks 2000). Ze sedimentu uloženého na dně jezer lze získat různými postupy obsažené fosilní organické zbytky těl rostlin (např. semena, plody, jehlice, lodyžky mechu, pyl, uhlíky) i těl živočichů (např. efiopia perlooček, hlavové kapsule pakomárů, ulity měkkýšů, šupiny ryb). Z těchto tzv. biologických proxy dat lze zjistit, jaké přírodní podmínky zde v minulosti panovaly. Díky znalosti ekologických nároků současných taxonů lze tak zpětně zrekonstruovat podmínky prostředí, které určovaly druhové složení předchozích ekosystémů (Birks et al. 2000, Birks & Birks 2006, Hannon & Gaillard 1997, Dudová et al. 2013). Další informace o prostředí nám mohou poskytnout i fyzická proxy data jako např. ztráta žiháním (Loss on ignition), geochemické analýzy, sedimentologie či stabilní izotopy. V současné době se prosazuje tzv. multi-proxy přístup, kdy se při studiu historického vývoje ekosystémů využívá kombinace více proxy dat zároveň, což umožňuje vytvoření komplexnějšího obrazu hlubších změn ve struktuře a funkci ekosystémů (Sayer et al. 1999). Jezera s vhodným paleolimnologickým záznamem se však nachází zejména v oblastech ovlivněných posledním zaledněním, ať už kontinentálním, či horským

(Nývlt et al. 2011). Kontinentální ledovec během všech glaciálů dosáhl vždy maximálně severních hranic Česka, Moravy a Slezska (Nývlt et al. 2011), proto jsou nálezy paleolimnologického záznamu ve střední Evropě poměrně vzácné (Pokorný 2000).

V Západních Karpatech se na Slovensku výzkum jezerních sedimentů soustředil převážně do severní části (Buczko 2009, Rybníček & Rybníčková 2006, Bitušík et al. 2009, Kubovčík & Bitušík 2006), předmětem hlavního bádání na Slovensku však byly organické sedimenty rašelinišť, pramenišť a mokrých luk (Pouličková et al. 2005, Hájková 2012, Hájková 2013, Rybníček & Rybníčková 2002, Jankovská et al. 2002). Západní Karpaty uzavírají ze severu Panonskou nížinu, jejíž severní část zasahuje do Česka (Dolnomoravský úval) a na Slovensko (Podunajská nížina a Záhorská nížina). V Panonské nížině se paleolimnologický záznam zkoumal zejména v oblasti Balatonu (Medzihradzky 2005, Sümegi et al. 2008, Korponai et al. 2010) a také na Moravě (Vracov, Rybníčková & Rybníček 1972, Svobodová 1997) a Čejč (Břízová 2009), detailnější přehled lokalit (Obr. 1) uvádí Buczko et al. (2009).



Obr. 1: Datované paleolimnologické záznamy z posledního glaciálu a holocénu v oblasti Karpat (Buczko 2009)

Paleobotanické, resp. palynologické práce v Podunajské nížině jsou většinou bez radiokarbonového datování (Pusté Uljany, Krippel 1963, 1986; Šúr, Kinzler 1936). Jedinou výjimkou je studie paleomeandru na Žitném ostrově, která zahrnuje jak makrozbytkovou analýzu, tak i radiokarbonové datování, bohužel však záznam zahrnuje jen období pozdního holocénu (Pišút et al. 2010). V oblasti Západních Karpat se přitom předpokládá lokalizace kryptického glaciálního refugia a migrační trasy teplomilné bioty severním směrem po posledním glaciálním maximu (Provan & Bennet 2008, Stewart & Lister 2001, Magri et al. 2006, Willner et al. 2009, Sommer & Nadachowski 2006). Zcela chybí práce zabývající se lokální vegetační sukcesí během pozdního glaciálu a holocénu a rekonstrukcí minulých podmínek prostředí v Podunajské nížině, pro niž je vhodné použít analýzu makrozbytků. Výzkum dlouhodobého vývoje vegetace je nepostradatelný při plánování managementu pro ochranu biodiverzity (Willis & Birks 2006). Rovněž je důležité v této oblasti potvrdit výskyt určitých druhů k pochopení jejich historické biogeografie.

Potenciál makrozbytků tkví v jejich horší disperzi a proto jsou velmi vhodné pro studium minulých změn na lokální úrovni. Další výhodou makrozbytkové analýzy je možnost určení taxonů až do druhu (Obr. P8), zatímco pylovou analýzou lze rozlišit některá pylová zrna jen do funkčních skupin či čeledí a v neposlední řadě makrozbytky dokážou zachytit výskyt takových druhů, které produkují málo pylu, nebo ho neprodukují vůbec, jako například mechy a parožnatky čeledi Characeae (Birks & Birks 2000, Birks 2001).

V Evropě se makrozbytková analýza používala nejvíce k rekonstrukci sukcese lokální vegetace během pozdního glaciálu a holocénu. Velká pozornost se tomuto tématu věnovala v Británii (např. Godwin & Tallantire 1951, Turner 1968, Burrows 1974, Hulme & Durno 1980, Webb & Moore 1982) a Polsku (např. Kowalewski et al. 2009, Fajer et al. 2012, Gałka et al. 2013, Gałka et al. 2014, in press). Ve Skandinávii Nathorst, Andersson, Harz a další autoři používali makrozbytkovou analýzu zejména k rekonstrukci klimatických změn během pozdního glaciálu a holocénu (Birks 2001). V současné době se objevuje stále více studií, které využívají makrozbytkovou analýzu k rekonstrukci kolísání klimatu a paleo-environmentálních podmínek (Hannon & Gaillard 1997, Brinkkemper et al. 1987, Birks & Amman 1999, Bos et al. 2001, Aarnes et al. 2012, Mortensen et al. 2011).

Ve své diplomové práci se zaměřuji na území Podunajské roviny a zaniklé jezero Šúr, které dříve existovalo v mělké depresi pod jihovýchodními svahy Malých Karpat. Lokalita

byla v minulosti zkoumána jen z hlediska pylové analýzy (Kinzler 1936), proto se tato práce zabývá především makrozbytkovou analýzou.

Kladené otázky v rámci mé diplomové práce:

- 1) Jaká byla dlouhodobá sukcese paleovegetace během pozdního glaciálu a holocénu? Můžeme sledovat střídání rostlinných společenstev (hydrosérií)?
- 2) Můžeme zrekonstruovat hloubku, pH, salinitu, chemismus a trofickou úroveň vody v jezeře v minulosti pomocí znalostí současných ekologických nároků daných taxonů? Lze zrekonstruovat také paleoklimatické podmínky? Souhlasí odvozené paleoenvironmentální podmínky s výsledky geochemických analýz?
- 3) Liší se zastoupení druhů mezi jednotlivými profily?
- 4) Je na lokalitě doložitelný výskyt recentních vzácných a ohrožených, popř. vyhynulých druhů? Lze díky rešerši paleobotanických nálezů v rámci celé Evropy zjistit, proč tyto druhy dnes v ČR a na Slovensku ustupují?

Výzkum je součástí grantového projektu č. 309011 GAUK, v rámci kterého byly analyzovány 3 profily. Výsledky analýz makrozbytků, pylu, rozsivek, geochemie a radiokarbonového datování z prvního profilu byly publikovány v práci Petr et al. (2013). V mé diplomové práci je kladen důraz na makrozbytkovou analýzu zbývajících dvou profilů. Výsledky jsou srovnávány s výsledky geochemické analýzy a LOI, analýzou uhlíků a rybích makrozbytků a také s makrozbytkovou analýzou z prvního profilu.

## 2 Popis lokality

Národní přírodní rezervace Šúr leží na jihozápadním Slovensku v katastru obce Svätý Jur v okrese Pezinok (Obr. 2).

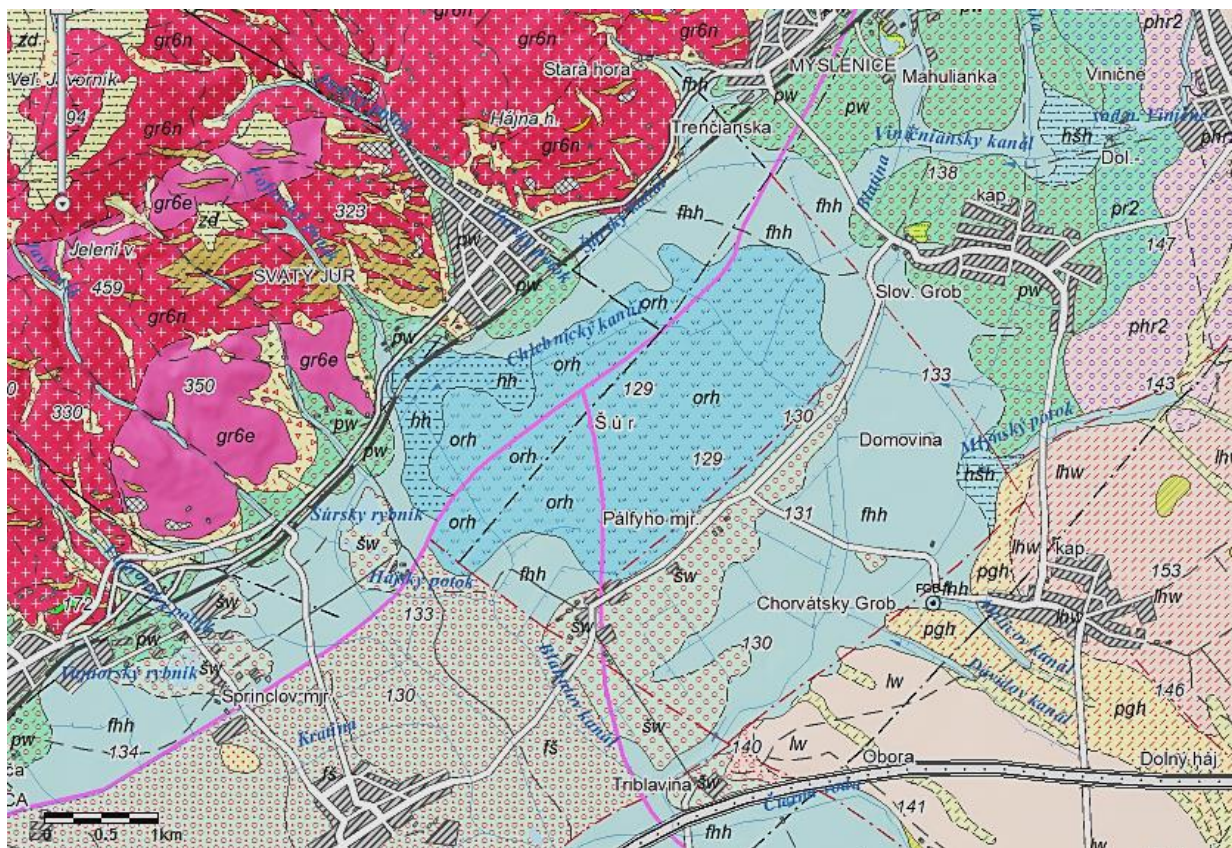


Obr. 2: Lokalizace studované oblasti (obrázek vpravo nahoře, [www.mapy.cz](http://www.mapy.cz), © Seznam.cz, a.s., © 2011 NAVTEQ) a NPR Šúr s vyznačeným umístěním čtyř profilů ([maps.google.cz](http://maps.google.cz), ©2014 Google)

### 2.1 Geologie

Území leží mezi dvěma odlišnými strukturálními jednotkami- Malými Karpaty a Podunajskou rovinou. Malé Karpaty jsou asi 100 km dlouhé pohoří s nejvyšším vrchem Záruby (768 m.n.m.). Jsou tvořené kyselými vyvřelinami (granit, grandiorit a pegmatit) a metamorfity (břidlice). Podunajská rovina, jako součást Panonské pánve, vznikla poklesem zemské kůry ve třetihorách, což vedlo k zatopení mořem a následnému usazování marinních sedimentů. V mladším pleistocénu až holocénu se díky zvětrávání v okrajových částech Podunajské roviny přiléhajících k Malým Karpatům zformovaly náplavové (tzv. dejekční) kužely potoků ze štěrku a zahliněného písku, s vložkami písčitého jílu. Jádro lokality tvoří

šúrska tektonická deprese, ktorá sa naplňovala vodou prítékajúci z malokarpatských svahů a z Dunaje. Nadmořská výška lokality je medzi 128 až 132 m (Slobodník & Kadlečik 2000).



Obr. 3: Geologická mapa okolí Šúru (<http://mapserver.geology.sk/gm50js/>, ©ŠGÚDŠ, Esprit, s.r.o., 2014). Legenda v príloze na str. 86

## 2.2 Hydrologie

Území patrí do povodí Dunaje. Najväčší prítok vody na lokalitu je v březnu, minimální prítok je v listopadu. Současný vodní režim území je velmi ovlivněn lidskými zásahy do odtokových systémů potoků a kanálů. Stojaté vody jsou zastoupené pískovnou, rybníkem (10,9 ha) a několika malými rybníčky (v západní části pánve). Hladina podzemní vody kolísá mezi 0–2,7 m pod povrchem. Výška povrchové vody v lese může dosáhnout 0,7 m (Slobodník & Kadlečik 2000).

## 2.3 Klima

Území patrí do teplé, mírně vlhké oblasti s mírnými zimami. Průměrná roční teplota vzduchu je 10,3 °C, průměrná lednová teplota je maximálně – 3 °C, v červenci 20,1 °C



a průměrné roční srážky dosahují 530–650 mm, což klasifikuje Podunajskou nížinu jako nejsušší oblast Slovenska (Slobodník & Kadlečík 2000).

## 2.4 Vegetace

NPR Šúr zahrnuje nejen slatinný olšový les, ale také louky a pastviny, tzv. Panonský háj a rybníky. Největší rozlohu NPR Šúr zabírá olšový les (asociace *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* Tüxen 1931), který je největší reliktní olšovou slatinou ve střední Evropě. Dominantou porostu je olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), jejíž kořeny jsou často obnažené v důsledku kolísání povrchové hladiny vody. Dále se v porostu uplatňují dřeviny jako *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Salix fragilis*, *Salix alba* atd. Z keřů jsou nejvíce zastoupeny *Salix cinerea*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus* a *Sambucus nigra* (Füry 2010). Z lián jsou zde *Humulus lupulus*, *Solanum dulcamara* a *Calystegia sepium*, z bylin *Urtica kioviensis*, *Peucedanum palustre*, *Alliaria petiolata*, *Iris pseudacorus*, *Bidens tripartita*, *Impatiens noli-tangere*, *Glechoma hederacea*, *Carex elongata*, *Carex gracilis*, *Carex riparia*, *Dryopteris carthusiana*, *Thelypteris palustris*, *Athyrium filix-femina* a na otevřenějších místech *Phragmites australis*, *Cirsium brachycephalum*, *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Ranunculus lingua* atd. (Novacký 1942 in Füry 2010, Lukniš 1977). Z vlastního pozorování (červenec 2013) mohu také potvrdit výskyt *Hydrocharis morsus-ranae* a *Hottonia palustris* v mělkých prohlubeninách s vodou.

V oblasti Panonského háje se dodneška zachovaly zbytky slanisk s množstvím subhalofytních druhů, např. *Tripolium pannonicum*, *Juncus gerardii*, *Plantago maritima*, *Eryngium planum*, *Artemisia santonicum* subs. *patens* (Füry 2010).

## 2.5 Historie vzniku Šúru

Slovo „šúr“ se dříve používalo na Slovensku k označení zamokřené louky či bažiny. Pod východními svahy Malých Karpat byla v úpatní depresi soustava šúrů, které byly napájeny malokarpatskými potoky. Ty pravděpodobně vznikly díky zahrazení podmalokarpatské roviny štěrkovými a štěrkopískovými náplavy Dunaje. Ty omezovaly volný průtok potoků a tak vzniklo velké mělké jezero, nebo soustava vícera jezer, které sahaly od dnešní Bratislavy až po Modru a Bernolákovo (Lukniš 1977). Do dneška se nejlépe zachoval tzv. svätójurský Šúr (dnes jen Šúr) ležící na jih od obce Sväty Jur. Z Malých Karpat

v minulosti do Šúru vtékalo pět potoků: Fanglovský, Fofovský, Rakovský, Jurský (Starý) a Myslenický (Grinavský). V mělké depresi hrazené šterkopískovou terasou vznikla vodní plocha, která se postupně zanášela anorganickým a později zejména organickým materiálem. Z Šúru vytékal pouze jediný potok, nazývaný Čierna voda, který měl název podle černého zabarvení díky vyluhování huminových látek z nahromaděné vrstvy organiky (Majzlan & Vidlička 2010).

## 2.6 Šúr na starších mapách a jeho novodobá historie

Již v 17. století Šúr pokrýval souvislý porost olší s výraznou světlinou ve středu a všude kolem byly louky a pastviny. Les sahal na severní straně o 400 metrů dále a na severovýchodě až o 970 metrů dále než je dnes. V té době už zde existoval rybník (na stejném místě jako dnes), který byl napájený Rakovským potokem. V jižním výběžku svatojurského katastru se nacházely dvě největší pole a také les, dnešní Panonský háj. Na katastrální mapě města Svätý Jur z roku 1769 (Obr. P1), kterou zpracoval S. Kriger, je Šúr vyobrazen jako souvislý les, který na severovýchodě sahal dál než dnes. Kolem lesa byly louky, které se na severovýchodě jmenovaly *Pálfische Brandt Wisen* (Spálené Pálfiovské louky), což by mohlo indikovat nedávný požár slatinné rašeliny, nebo samotný vznik louky na místě spáleného lesa (Pišút et al. 2010). Napříč Šúrem z Juru vedly v té době tři cesty *Boloner Weeg*, *Hütten-Weeg* a *Mayerhoffer Weeg*, vedoucí k Pálfiovskému statku (Pišút et al. 2010).

Mapa z 1. vojenského mapování (1764–1787) zobrazuje hranice Šúru téměř ve stejných místech jako mapa S. Kriegra (Obr. P2). V lese je vícero míst bez stromového krytu, což může být způsobeno požárovou aktivitou, dynamikou mokřadních olšin, kdy dochází k cyklickému obnovování, nebo také lesnickými zásahy apod. V rubrice luk a močálů se uvádí, že močál nacházející se zejména v lese, nelze nikdy přejít (Klein 2008 in Pišút et al. 2010).

Hranice Šúrského lesa na mapě z 2. vojenského mapování (1819–1869) zůstávají v podstatě nezměněné (Obr. P3). Opět jsou zde však nakreslené tři cesty jdoucí od města Juru napříč Šúrem, což by mohlo poukazovat na lepší průchodnost Šúrem v tomto období.

K většímu zásahu do ekosystému Šúru došlo v 60. letech 19. století vykácením severozápadní třetiny Šúrského lesa a částečným odvodněním. Plocha byla rozparcelována podle hlavního hraničního průseku, vedoucím od rybníka severovýchodním směrem. Vykácené plochy sloužily jako louky, které byly v druhé polovině 20. století opuštěny (Pišút

et al. 2010). Na leteckých snímcích je ještě dnes zřetelně vidět hlavní hraniční průsek a také jednotlivé parcely (Obr. 2).

Na mapě z 3. vojenského mapování (1869–1887) vede přes Šúr pouze jedna cesta (tzv. Cikánská; Zigeuner weg) z Juru napříč lesem do Pálfiovského statku (nebo nově Černovodský statek). Na katastrální mapě z roku 1896 jsou zakresleny louky (tzv. Šúrské) po vykácení severozápadní třetiny lesa a také Nové louky po vykácení severovýchodní části lesa. Zobrazena je i regulace toků Jurského potoka (vedoucí skrz Svätý Jur) a Blatiny (Obr. P4).

Přes veškerou regulaci toků a stavbu odvodňovacích kanálů zůstával Šúr na jaře a na podzim pod vodou. V sušších letech se zde dařilo požárům (např. v letech 1911, 1917, 1921, 1947), někdy hořela i rašelina a vznikaly tak jámy zaplavené vodou. V roce 1933 byl schválen nový projekt meliorace Šúru z důvodu zemědělského využití. V roce 1943 byl dokončen tzv. Šúrský kanál, který měl odvést veškerou vodu přítékající z malokarpatských potoků. Ani přes tyto snahy nezůstal Šúr zcela bez vody, ale naneštěstí nastaly suché roky a v Šúru se začal projevovat deficit vody. Slovenská přírodovědecká společnost se rozhodla řešit nastalou situaci vyhlášením přírodní rezervace a v roce 1952 bylo Šúru a také přilehlému Panonskému Háji přidělen statut přírodní rezervace. V roce 1954 byl realizován plán obnovy na zavodnění Šúru, avšak zavodňovací zařízení nefungovala dlouho a po pár letech byl Šúr opět bez vody. V roce 1990 byl Šúr zařazen na seznam mezinárodně významných mokřadů Ramsarské konvence a je také veden jako lokalita evropského významu NATURA 2000. V roce 1994 byla vypracována koncepce opětovného zavodnění olšového lesa, ta se však nepodařila realizovat a naopak se začalo s bytovou výstavbou při jižní hranici Šúru (Pišút et al. 2010).

## **3 Metodika**

### **3.1 Návaznost na výzkumné projekty**

Předkládaná diplomová práce je vypracována pod záštitou grantového projektu č. 309011 Grantové agentury Univerzity Karlovy s názvem Stratigrafie svrchního pleistocénu ve střední Evropě v limnickém záznamu lokality Šúr (západní Slovensko) (2011–2013). Hlavním řešitelem je Pavla Žáčková. V rámci celého projektu byly na lokalitě odvrtány profily Šúr 1, 2, 3, 4 (Obr. 2).

Výsledky analýz z profilu Šúr 1 shrnuli Petr et al. (2013). Profil Šúr 2 není zpracován, jelikož sediment prokazuje narušení klidné sedimentace díky erozní činnosti z přilehlých malokarpatských svahů. Profil Šúr 3 se odvrátil v únoru 2012 a byla na něm provedena makrozbytková, palynologická, antrakologická analýza, analýza rybích makrozbytků, geochemická analýza a radiokarbonové datování (AMS). Profil Šúr 4 se odvrátil v červenci 2013 a na něm byla provedena makrozbytková, palynologická, antrakologická a geochemická analýza a radiokarbonové datování. V diplomové práci prezentuji výsledky výše uvedených analýz s výjimkou analýzy palynologické.

### **3.2 Vrtání profilů a odběr vzorků**

Profil Šúr 3 byl odvrátán v únoru 2012 za pomoci komorového a žlabového vrtáku na předem určeném místě (N 48°13,940', E 17°13,093'). Celková hloubka profilu byla 300 cm. Sediment se dělil přímo v terénu na jednotlivé vzorky, které se ukládaly do plastických sáčků s popisem příslušné hloubky. Rozlišení vzorkování bylo po pěti centimetrech ze spodní části profilu (300–130 cm) a z vrchní části (130–0 cm) pak po deseti centimetrech.

Profil Šúr 4 (N 48°23,435', E 17°23,053') se vrtal v srpnu 2013 za použití komorového vrtáku, vzorkován byl opět rovnou v terénu (po 5 cm) a jeho celková hloubka byla 255 cm.

### **3.3 Sedimentologický popis**

Vrty byly nafoceny a následně byly sestaveny vizuální pohledy na celistvé profily v programu Adobe Photoshop 7.0 (Obr. 5, 7). Pomocí klasifikačního systému popisu sedimentu (Troels-Smith 1955) byly profily schematicky vyobrazeny (Obr. 6, 8).

### 3.4 Ztráta žiháním (Loss on Ignition)

Ztráta žiháním na 550°C umožňuje odhadnout množství organického materiálu v sedimentu (Heiri et al. 2001). Prázdné žihací kelímky se nechaly na půl hodiny žihat na 300°C a poté se zvažily. Přidala jsem do nich vzorky sedimentu, které se nechaly 48 hodin sušit na 105 °C, a opět se vše zvažilo. Vzorky se žihaly 3 hodiny v peci na 550°C, nechaly se vychladnout v exikátoru a opět zvažily. Získali jsme tak hmotnost suchého sedimentu ( $DW_{105}$ ) a hmotnost sedimentu po žihání ( $DW_{550}$ ). Výsledná procentuální hodnota LOI se vypočítá podle vzorce:

$$LOI_{550} = ((DW_{105} - DW_{550}) / DW_{105}) * 100$$

### 3.5 Makrozbytková analýza

Vzorky se skladovaly v ledničce při teplotě do 4°C aby se omezilo množení bakterií a plísní. Při zpracování jednotlivých vzorků se nejprve měřil objem metodou vytěsněním vody v odměrném válci. Objem vzorků se u profilu 3 pohyboval v rozmezí od 50 cm<sup>3</sup> až 200 cm<sup>3</sup> v důsledku použití dvou odlišných vrtáků a různého vzorkování. U profilu 4 měly vzorky konstantní objem 50 cm<sup>3</sup>. Vzorky se poté přelily na síto s oky o průměru 200 μm a prosívaly skrz síto rozptýleným proudem vody (sprcha). Pro následnou manipulaci s proplaveným sedimentem se vzorky přemístily na Petriho misku. Rozplavené vzorky byly určovány pod binolupou se zvětšením 12x pro základní určení a dále podle potřeby bylo použito k druhovému určení makrozbytků větší zvětšení, popř. světelný mikroskop. U jednotlivých makrozbytků se zaznamenávaly celkové počty a také o jaký typ se jednalo (semeno, plod, vřeteno, oospora, efipium, uhlík, apod.).

Pro určení makrozbytků se používala řada knih a atlasů (Bojnanský & Fargašová 2007, Cappars et al. 2006, Berggren 1969, Katz et al. 1965, Velichkevich & Zastawniak 2006, 2008) a také sbírka semen, která je součástí Herbářových sbírek Katedry botaniky PřF UK a příruční sbírka recentních makrozbytků.

### 3.6 Analýza uhlíků

Provedl Jan Novák. Data použita s jeho souhlasem.

Zlomky uhlíků větší než 2 mm byly vybírány ze sedimentu zároveň s makrozbytky. Jednotlivé zlomky uhlíků byly lámány podél příčného (transverzálního) lomu a prohlíženy stereomikroskopem o zvětšení 40x. Dále byl pomocí žiletky vytvořen podélný (radiální)

a tečnový (tangenciální) lom, které byly prohlíženy pod mikroskopem při zvětšení do 250x. Nalezené anatomické struktury byly porovnávány se snímky v mikroskopickém atlasu dřev (Schweingruber 1978).

### **3.7 Analýza rybích makrozbytků**

Provedla Lenka Kovačiková. Data použita s jejím souhlasem (Kovačiková 2014).

Rybí makrozbytky byly vybírány ze sedimentu při makrozbytkové analýze. Soubor rybích makrozbytků (šupiny, požerákové zuby, obratle a žebra) byl studován v Laboratoři archeobotaniky a paleoekologie na PřF JU v Českých Budějovicích. Při taxonomickém určení byly využity referenční sbírky ryb uvedené laboratoře a literatura (Radu 2005, Shofield et al. 2005, Štráberger 1999).

### **3.8 Geochemická analýza**

Použita byla rentgenová fluorescenční analýza geochemických vlastností půd (EDXRF) s použitím PANalytical MiniPal4.0 spektrometru na Ústavu Anorganické Chemie AV ČR v. v. i. v Řeži. Vzorky sedimentu byly analyzovány po nalití do měřicích buněk potažených mylarovou fólií. Analýza nebyla kalibrována a přepočítávána z hlediska obsahu jednotlivých elementů. Bylo vizualizováno měření v počtech za sekundu (c.p.s.) a byly hodnoceny pouze jejich relativní změny z hlediska litofaciálních nebo geochemických změn v sedimentu (Grygar et al. 2010).

### **3.9 Radiokarbonové datování a depth-age model**

Radiokarbonové datování ( $^{14}\text{C}$ ) bylo prováděno AMS (Accelerator Mass Spectrometry) metodou v Centru pro aplikovaná isotopová studia, University of Georgia, USA. Radiokarbonové datování je nejpoužívanější radiometrická metoda, která je potřebná pro korelaci různých profilů na lokální, regionální i globální škále (Björck & Wohlfarth 2001). Pro profil 3 bylo datováno 13 vzorků (Tab. 1) a pro profil 4 bylo vzorků 7 (Tab. 2), v tabulkách je rovněž uvedeno jaký typ materiálu a jaké množství bylo k datování použito a také kalibrované hodnoty  $^{14}\text{C}$  dat.

Pro odhad kalendářního věku jednotlivých hloubek profilu se sestruje tzv. depth-age model. Depth-age model je založen na  $^{14}\text{C}$  datech a jim příslušných hloubkách a také na odhadu, jak rychle se ukládal sediment mezi těmito datovanými hloubkami (Blaauw 2010).

Depth-age modely profilu 3 a 4 byly vytvořeny pomocí programu R ve skriptu Clam2.1 (Blaauw 2010). Během procesu vykreslování depth-age modelu jsou v programu R (skript Clam2.1)  $^{14}\text{C}$  data automaticky kalibrována na tzv. kalendářní věk (cal BP, cal BC/AD). Kalibrace se provádí z důvodu nekonstantního obsahu radioaktivního izotopu  $^{14}\text{C}$  v atmosféře v minulosti pomocí vzorků dřeva z letokruhů o známém stáří (Suess 1965, Stuiver & Suess 1966, Walton & Baxter 1968).

### 3.10 Zpracování a vizualizace dat

Počty makrozbytků byly přepočítány na konstantní objem  $50\text{ cm}^3$  sedimentu. Výsledné koncentrace byly stratigraficky vneseny do programu TILIA verze 1.7.16 a vizualizovány pomocí TILIA.GRAPH (Grimm 2011) (Obr. 12, 13, 14, 19, 20, 21). Výsledky analýzy uhlíků, rybích makrozbytků, ztráty žiháním a také popis sedimentu byly také vizualizovány v programu TILIA (Obr. 6, 8, 15, 16, 22).

K určení počtu signifikantních zón v klastrové analýze Optimal splitting by information content byl použit Broken-stick model v programu psimpoll 4.27 (Bennett 1993-2009). Zonace byla provedena pouze na rostlinných makrozbytkových datech. Signifikantní zóny jsou v diagramech označeny tmavě červenou barvou a nesignifikantní zóny barvou modrou. V diagramech jsou nesignifikantní zóny v hloubkách 250 a 245 centimetrů vylišeny na základě změny v sedimentologii, kdy přechází anorganický materiál (písek) v jezerní sediment (gyttju).

Výsledné hodnoty geochemických analýz (Obr. 18, 24) byly vizualizovány v programu C2 v. 1.6.7 (Juggins 2003).

V programu C2 v. 1.6.7 (Juggins 2003) byly rovněž vizualizovány křivky průměrných Ellenbergových indikačních hodnot. Diagram Ellenbergových indikačních hodnot (Obr. 17, 23) zobrazuje kolísání podmínek životního prostředí v minulosti (světlo, teplota, kontinentalita, vlhkost, reakce (pH), živiny a salinita), odvozených z druhů rostoucích na lokalitě. Ellenbergovy hodnoty byly zprůměrovány pro jednotlivé hloubky a vynechány byly všechny taxony, které se nepodařilo určit do konkrétního druhu s výjimkou taxonů *Typha latifolia/angustifolia*, *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Mentha aquatica/arvensis* a *Sambucus nigra/racemosa*, kde byly EIH spočítány zprůměrováním hodnot obou druhů (Tab. P1, P2).

## 4 Výsledky

### 4.1 Sedimentologie

#### 4.1.1 Profil 3

Sediment na bázi profilu 3 tvoří od 300 cm do 255 cm světle šedý, plastický jíl, který obsahuje malé množství písku se zrny do 2 mm (Obr. 4, 5, 6). V hloubce kolem 255 cm se nachází vrstva hrubých klastů s oblázky o velikosti až 2 cm. Na to nasedá organická vrstva jezerního sedimentu, tzv. gyttja (Obr. 4), která pokračuje do hloubky 165 cm. Zde je ostrý přechod v organický sediment okrové barvy, který je zpočátku více rozložený, tzv. slatinná gyttja (165–146 cm) a posléze přechází v sediment méně rozložený, tzv. rašelinná slatina. Slatinný sediment končí v hloubce 110 cm, kde přechází v tmavý organický sediment dřevité slatiny.

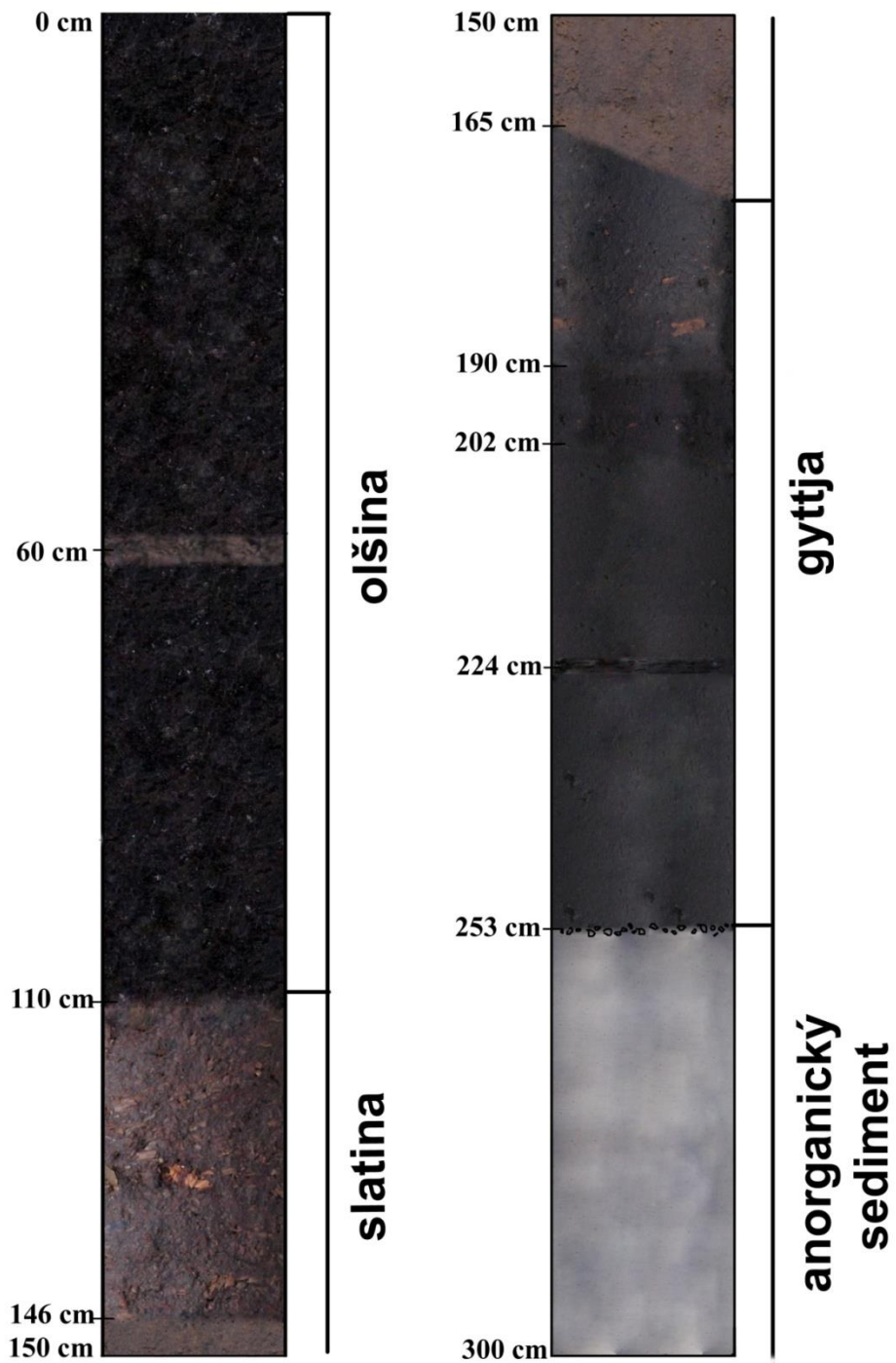
#### 4.1.2 Profil 4

Báze profilu 4 zasahuje do hloubky 255 cm, kde se nachází vrstva šterku a písku o mocnosti 10 cm (Obr. 7, 8). Jezerní sediment (gyttja) je v hloubce 245–205 cm z počátku s příměsí jemného písku. V hloubce 205–175 cm se nachází gyttja bez písku. Od 135 cm do 175 cm gyttja obsahuje nadzemní části rostlin (slatinu). Gyttja s příměsí slatiny postupně přechází v tmavě hnědý sediment olšové slatiny.

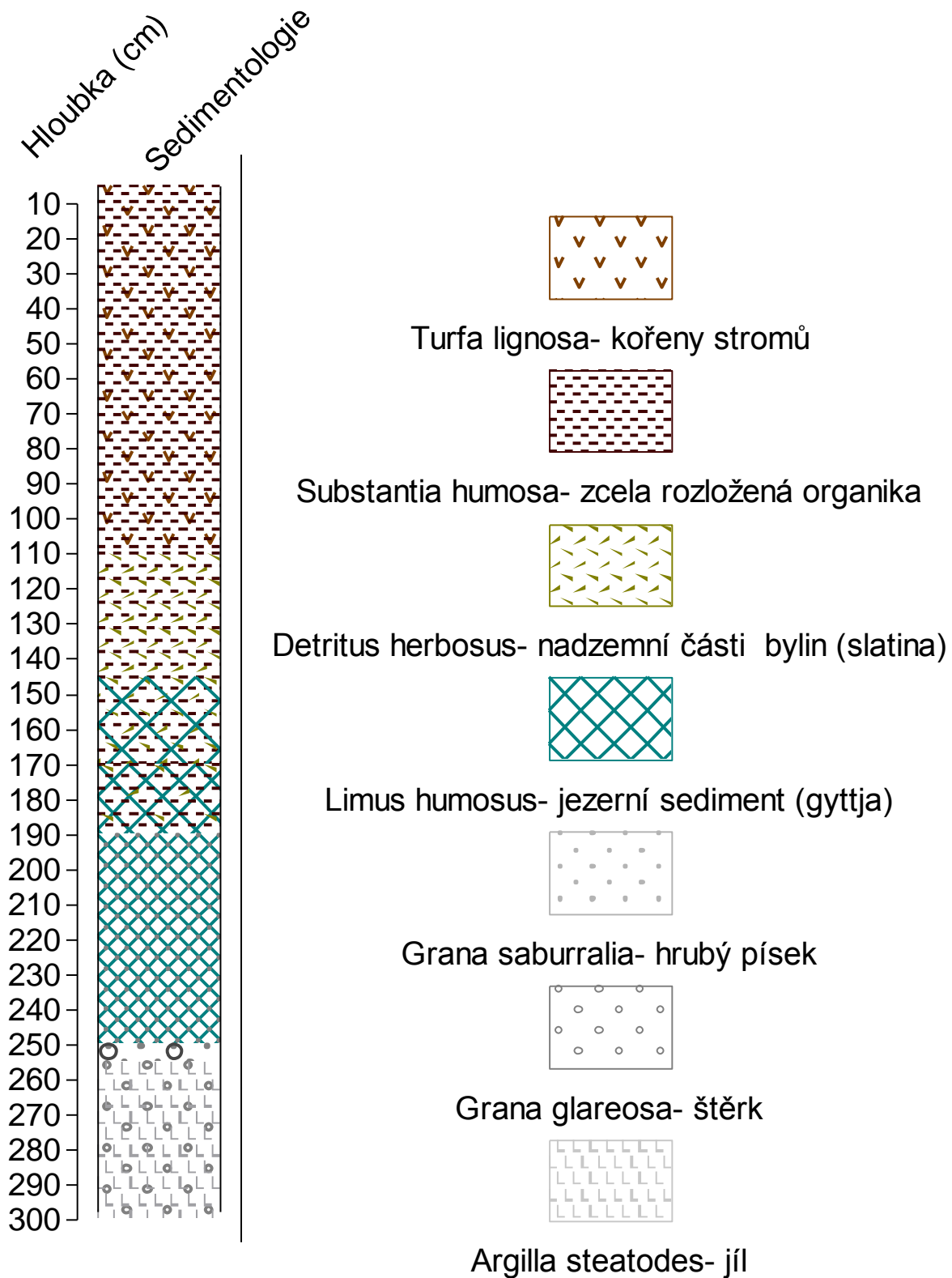


Obr. 4: Přechod jílovitého a posléze písčitého sedimentu v jezerní sediment (gyttju) u profilu 3

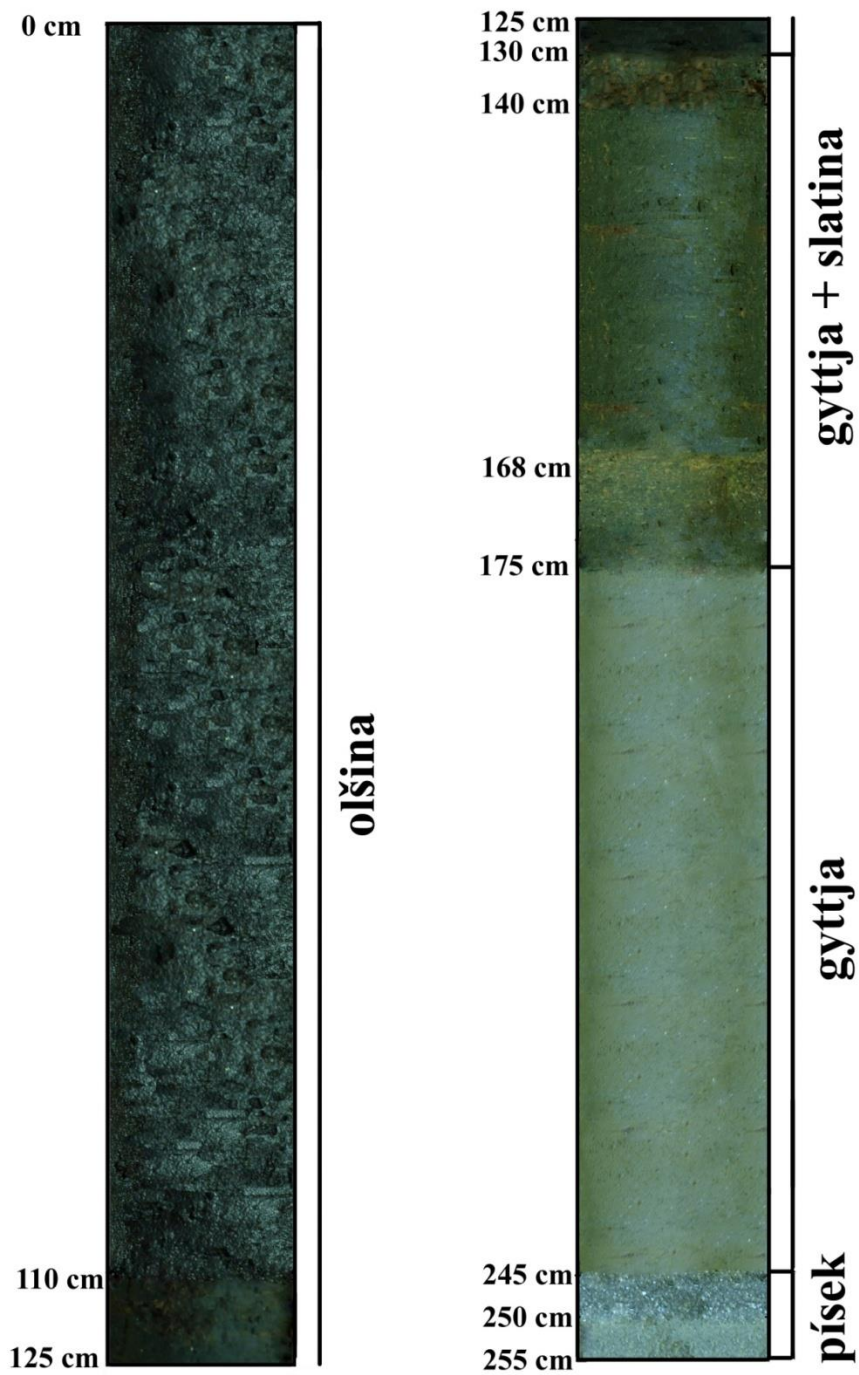




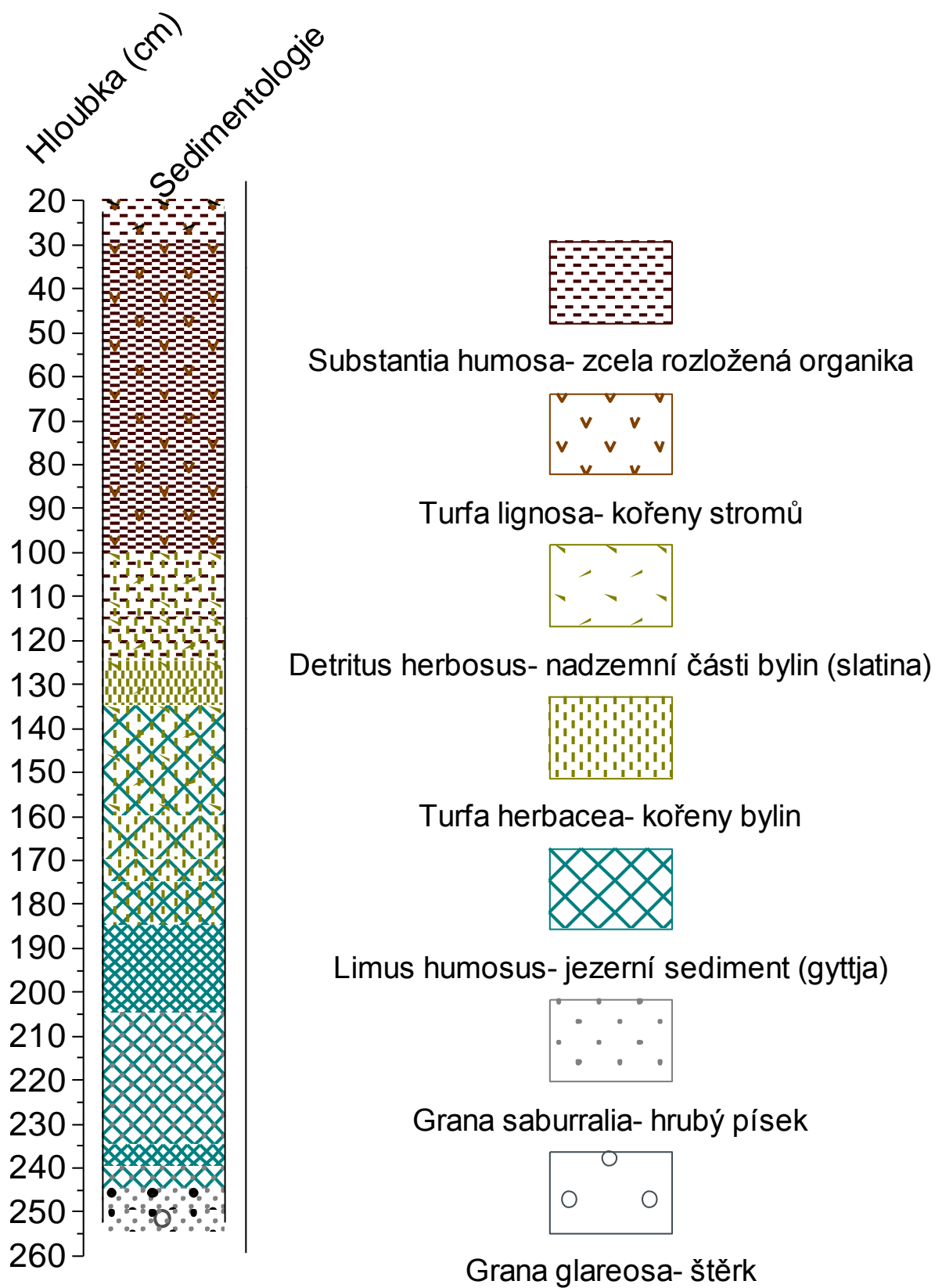
Obr. 5: Vizualizace profilu 3



Obr. 6: Sedimentologie profilu 3 podle Troels-Smith (1955)



Obr. 7: Vizualizace profilu 4



Obr. 8: Sedimentologie profilu 4 podle Troels-Smith (1955)

## 4.2 Radiokarbonové datování, depth-age modely a sedimentační rychlost

Pro radiokarbonové datování byly použity makrozbytky suchozemských a vodních rostlin a také rybí kosti (kód 16131). Výsledná data a jejich kalibrace jsou zobrazeny v Tab. 1. a Tab. 2.

Kód UGAMS	Materiál	Objekt/Počet	Hloubka (cm)	Stáří C <sup>14</sup> (BP)	Stáří kalibrované (BP)	Stáří kalibrované (BC/AD)
16127	<i>Carex</i> sp.	nažka/2	100-110	2670±60	2925-2622	976-673 BC
12683	<i>Urtica dioica</i>	semeno/4	130-135	3500±40	3831-3636	1931-1696 BC
12684	<i>Alnus glutinosa</i>	šišťice/1	165-170	4470±25	5294-5048	3336-3028 BC
12685	kůra	borka/1	195-200	6940±30	7825-7685	5891-5739 BC
12686	<i>Alnus glutinosa</i>	plod/3	220-225	7920±45	9000-8751	7030-6656 BC
16128	<i>Alnus glutinosa</i>	plod/1	230-235	7450±40	8361-8186	6412-6237 BC
16129	<i>Alnus glutinosa</i> <i>Solanum dulcamara</i>	plod/3 semeno/1	240-245	8430±45	9531-9318	7582-7369 BC
16130	<i>Betula</i> sp. <i>Cyperus fuscus</i> mech	nažka/2 nažka/1 gametofyt/1	245-250	5020±75	5910-5610	3961-3661 BC
12687	<i>Potamogeton filiformis</i>	plod/1	250-255	12240±45	15042-13948	12572-11951 BC
16131	rybí kost	kost/1	255-260	1520±105	1692-1268	258-682 AD
12688	<i>Myriophyllum spicatum</i>	plod/1/4	275-280	6040±30	6966-6793	5017-4844 BC
12689	kůra	borka/2	285-290	33360±130	38739-37530	36770-35521 BC
12690	kůra	borka/1	290-295	38080±190	42840-42010	41034-4021 BC
12691	mech	gametofyt/1	295-300	n/a	n/a	n/a

Tab. 1: Výsledky radiokarbonového datování a jejich kalibrace (profil 3); BP – Before Present (1950), BC – Before Christ, AD – After Christ

Kód UGAMS	Materiál	Objekt/Počet	Hloubka (cm)	Stáří C <sup>14</sup> (BP)	Stáří kalibrované (BP)	Stáří kalibrované (BC/AD)
16132	<i>Lemna trisulca</i> <i>Eupatorium cannabinum</i>	semeno/8 semeno/2	80-85	4060±70	4821-4416	2872-2467 BC
16133	<i>Alnus glutinosa</i> <i>Solanum dulcamara</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Cyperus fuscus</i>	plod/2 semeno/1 semeno/2 nažka/3	130-135	740±35	733-654	1218-1296 AD
16134	<i>Alnus glutinosa</i>	šišťice/1	165-170	6600±30	7565-7433	5616-5484 BC
16135	<i>Alnus glutinosa</i>	plod/2	205-210	7870±30	8775-8586	6826-6637 BC
16136	<i>Alnus glutinosa</i>	plod/3	225-230	8550±45	9595-9469	7646-7520 BC
16137	kůra	borka/2	235-240	modern		
16138	<i>Betula sp.</i>	podpůrná šupina/1	245-250	8500±85	9662-9300	7713-7351 BC

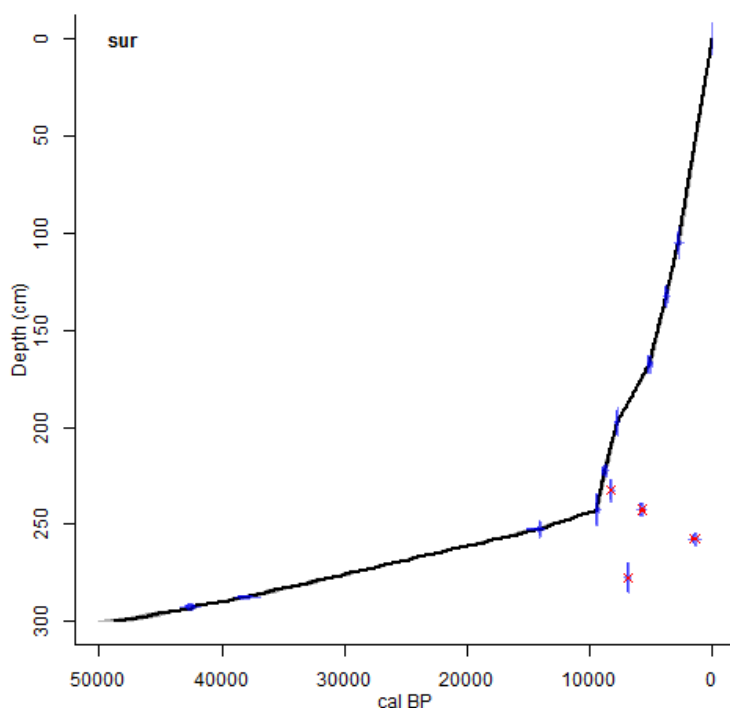
Tab. 2: Výsledky radiokarbonového datování a jejich kalibrace (profil 4)

Depth-age modely byly vytvořeny pomocí skriptu Clam2.1 s interpolací křivky do 300 cm (u profilu 3) a do 250 cm (u profilu 4). Vhodný depth-age model profilu 3 je sestavitelný pouze tehdy, pokud se vynechají odchylovající se data s kódy 12688, 16128, 16130 a 16131 (Obr. 9 a 10, označeny červeným křížkem), jinak vznikají v modelu reverze. U profilu 4 se musely vynechat data tři (kód 16133, 16137, 16138), na Obr. 11 opět označeny červeným křížkem.

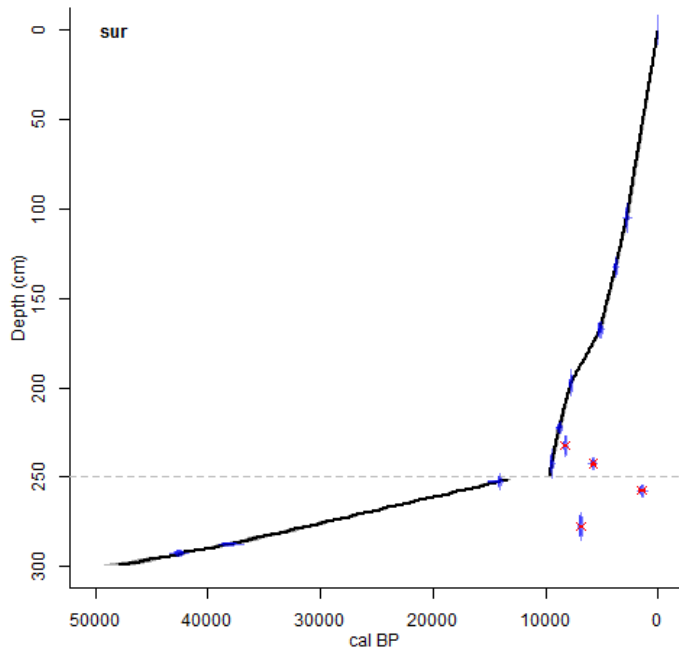
Podle depth-age modelu na Obr. 9 byla sedimentační rychlost u profilu 3 v hloubce 300–252 cm, kde se ukládal anorganický sediment (jíl, někdy s příměsí písku), extrémně nízká. Sedimentace 1 cm jílu trvala přibližně 700–800 let. V hloubce 251–242 cm se již začala ukládat gyttja, ale sedimentační rychlost zde byla velice pomalá (1cm sedimentu/467 let). Přibližně od hloubky 242 cm se sediment začal ukládat sedimentační rychlostí (1cm/34 let). Okolo hloubky 197–167 cm se sedimentační rychlost snižuje (1 cm/87 let). Dále se

sedimentační rychlost postupně zvyšuje z 1 cm/40 let až na 1 cm/26 let. Druhý scénář (Obr. 10) zobrazuje možnost existence hiátu (chybějící sediment) od hloubky 251 cm, kde končí štěrková vrstva datovaná na 15042–13948 cal BP. Je možné, že se gyttja uložená nad štěrkovou vrstvou začala ukládat až kolem 9694 cal yr BP a v tom případě pak sedimentovala rychleji cca 1 cm/34 let.

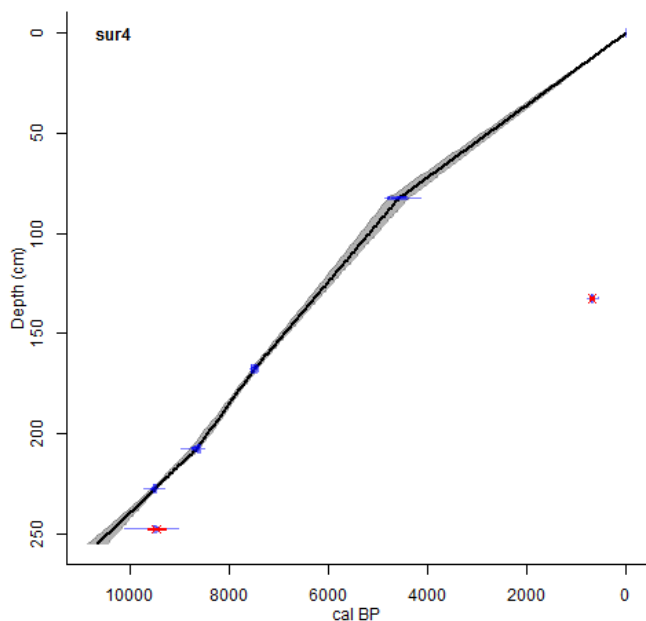
Sedimentační rychlost u profilu 4 byla mnohem vyrovnanější a tolik nekolísala jako u předchozího profilu 4, což je dáno zejména absencí jílovitého sedimentu díky kratšímu profilu, který končí již v hloubce 255 cm (Obr. 11). V hloubce 255–245 se nachází písčité vrstva blíže neurčeného stáří. Na to již nasedá v hloubce 244 cm gyttja, jejíž začátek sedimentace je odhadnut na 10212 cal BP. Gyttja se začala ukládat sedimentační rychlostí cca 1 cm/43 let (245-207), poté se ještě zvýšila na 1 cm/29 let a pak se sedimentační rychlost začala opět snižovat z 1 cm/34 let až po 1 cm/55 let.



Obr. 9: Depth-age model profilu 3, lineární interpolace mezi sousedícími hloubkami (modře označena  $^{14}\text{C}$  data zahrnutá do modelu, červeným křížkem označena odchylovající se  $^{14}\text{C}$  data, která nebyla použita při sestavení depth-age modelu)



Obr. 10: Depth-age model profilu 3, lineární interpolace mezi sousedícími hloubkami, hiát v 250 cm (modře označena  $^{14}\text{C}$  data zahrnutá do modelu, červeným křížkem označena odchylovající se  $^{14}\text{C}$  data, která nebyla použita při sestavení depth-age modelu)



Obr. 11: Depth-age model profilu 4, lineární interpolace mezi sousedícími hloubkami (modře označena  $^{14}\text{C}$  data zahrnutá do modelu, červeným křížkem označena odchylovající se  $^{14}\text{C}$  data, která nebyla použita při sestavení depth-age modelu)



## 4.3 Popis diagramů podle zón

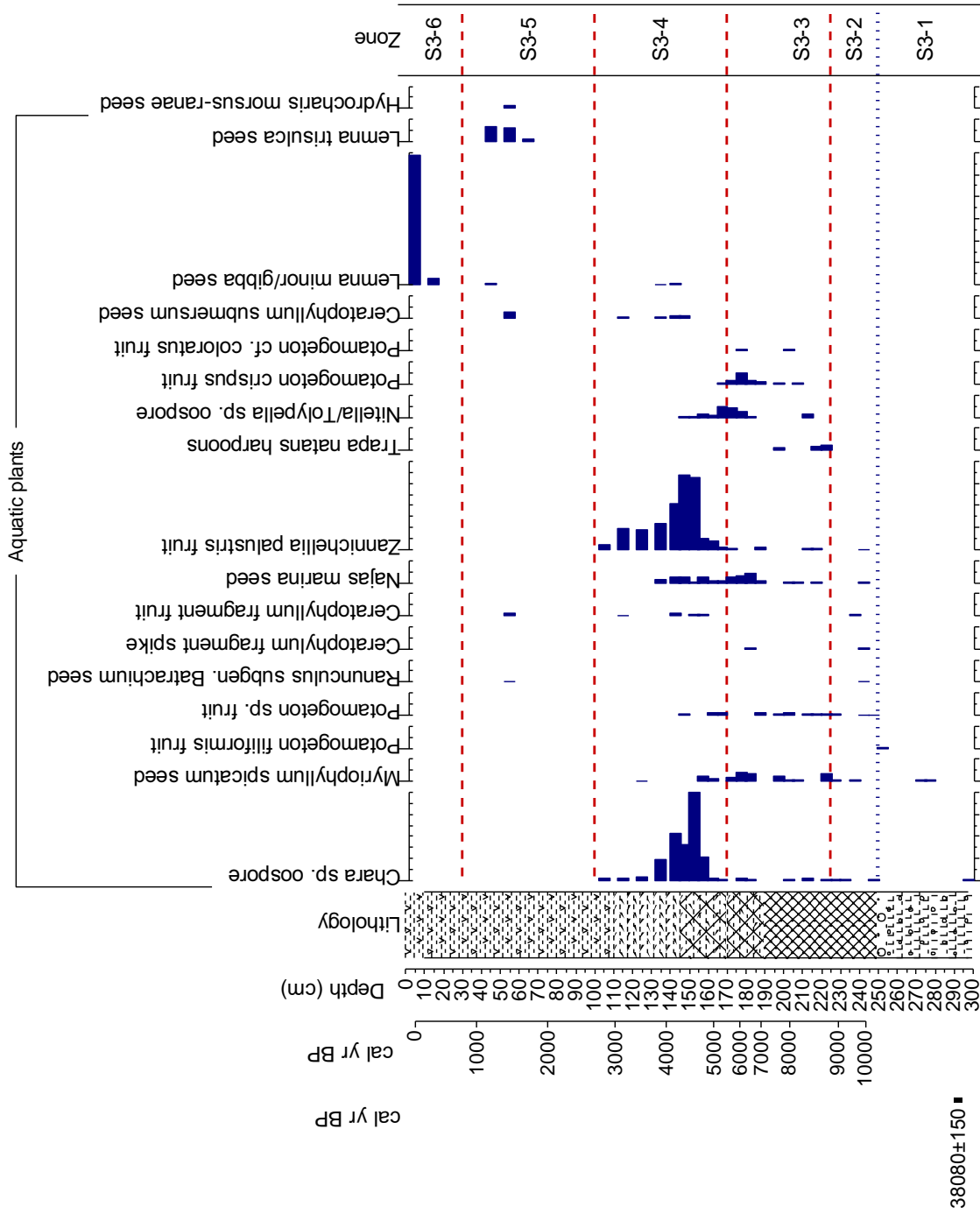
### 4.3.1 Profil 3

#### **Zóna 1: 300–250 cm (48773–12966 cal yr BP; 46845–11017 yr BC)**

Z vodních rostlin jsou v této zóně přítomny *Chara* sp. a *Myriophyllum spicatum*. Ve šterkové vrstvě v hloubce 250 cm se nachází plod *Potamogeton filiformis*. Z bažinných druhů se zde vyskytuje *Typha angustifolia/latifolia*, *Carex* sp., *Carex pseudocyperus* a *Cyperus fuscus*. Z živočišných makrozbytků se tu nacházejí eřipia (obaly vajíček) řádu Perlooček (Cladocera), dále obaly vajíček chobotnatky rybí (*Piscicola geometra*) a požerákové zuby perlína ostrobříchého (*Scardinius erythrophthalmus*) a karase (*Carassius* sp.). Uhlíky ukazují přítomnost *Pinus* sp. a jednoděložných rostlin a jsou zde také malé kousky zuhelnatělého dřeva. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 5–9, teplota 5–6,5, kontinentalita 4–5, vlhkost 7–12, reakce 5–9, živiny 4–7,5 a salinita 0–1. Množství organického materiálu v sedimentu se pohybuje v hloubce 300–250 cm kolem 4 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován vysokými hodnotami Al, Ti, Fe a Ca a malými hodnotami S a Si/Ti.

#### **Zóna 2: 250–225 cm (12966–8862 cal yr BP; 11070–6906 yr BC)**

V této zóně se vyskytuje vegetace vodních rostlin zakořeněných ve dně (*Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Potamogeton* sp., *Zannichellia palustris* a *Najas marina*) a dále vegetace volně plovoucích rostlin (*Ceratophyllum* sp.) a vegetace parožnatek (*Chara* sp. a *Nitella/Tolypella*). Z litorálních a bažinných rostlin se zde vyskytují *Typha angustifolia/latifolia*, Poaceae, *Alisma* sp., *Solanum dulcamara*, *Epilobium* sp., *Cyperus fuscus* a *Ranunculus sceleratus*. Stromy a keře jsou zastoupeny taxony *Alnus glutinosa*, *Betula pendula/pubescens* a *Betula* sp. Z živočišných fosilií se zde nacházejí eřipia perlooček (Cladocera) a obaly vajíček *Piscicola geometra*, dále rybí makrozbytky a fragmentované části těl hmyzu. Kontinuálně jsou přítomny i uhlíky jednoděložných rostlin. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6–7,2, teplota 5,7–6,5, kontinentalita 4–4,7, vlhkost 8,7–10, reakce 6,5–7,8, živiny 5,8–6,9 a salinita 0,3–1,2. Od hloubky 250 cm obsah organického materiálu v sedimentu skokově narůstá k 20 % a zůstává na této hodnotě až do hloubky 225 cm. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován sestupem hodnot Al a Ti a S, Si/Ti mírně stoupají, zatímco Ca kleslá strmě k nule.



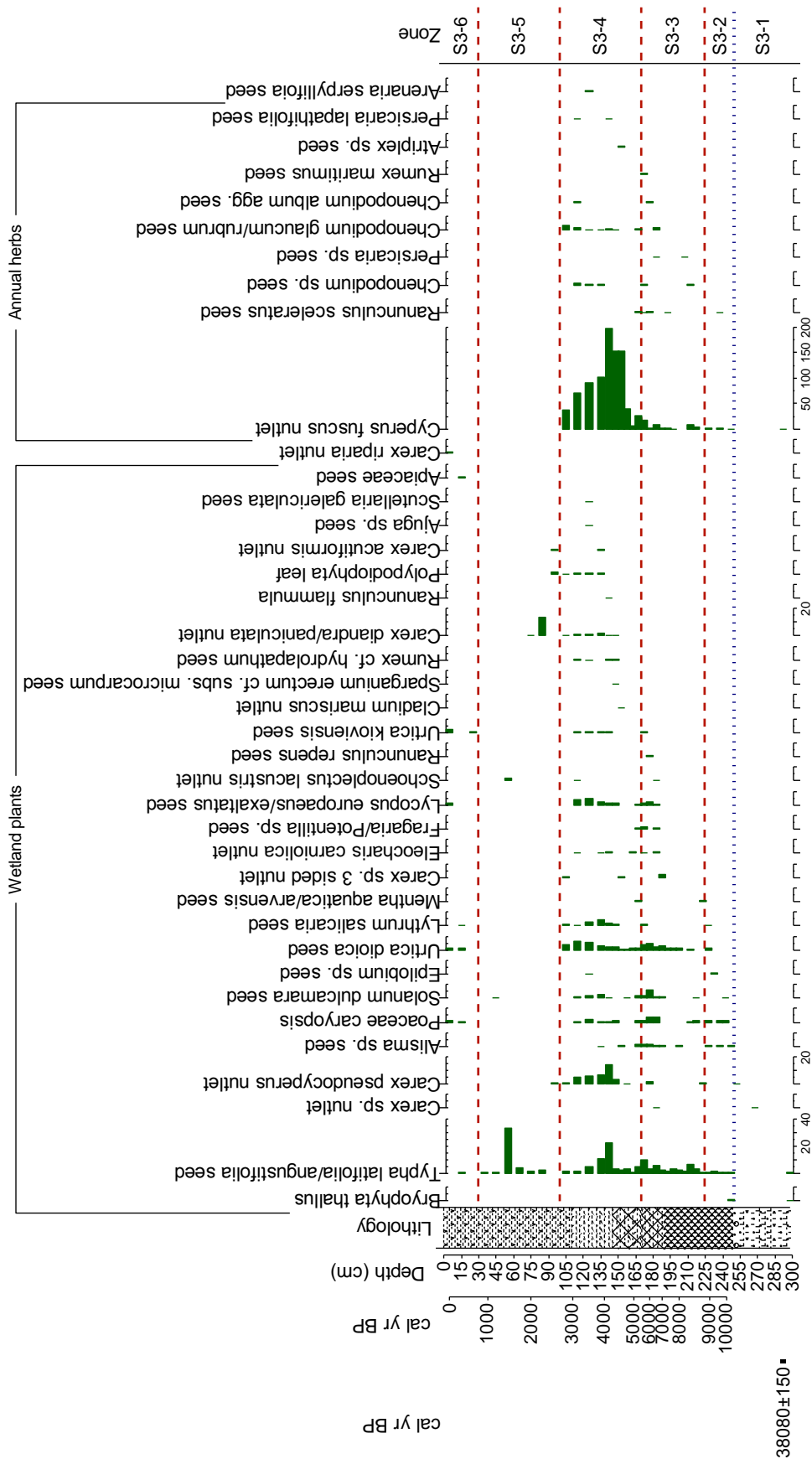
Obr. 12: Makrozbytkový diagram vodních rostlin (Profil 3)

### **Zóna 3: 225–170 cm (8862–5374 cal yr BP; 6906–5374 yr BC)**

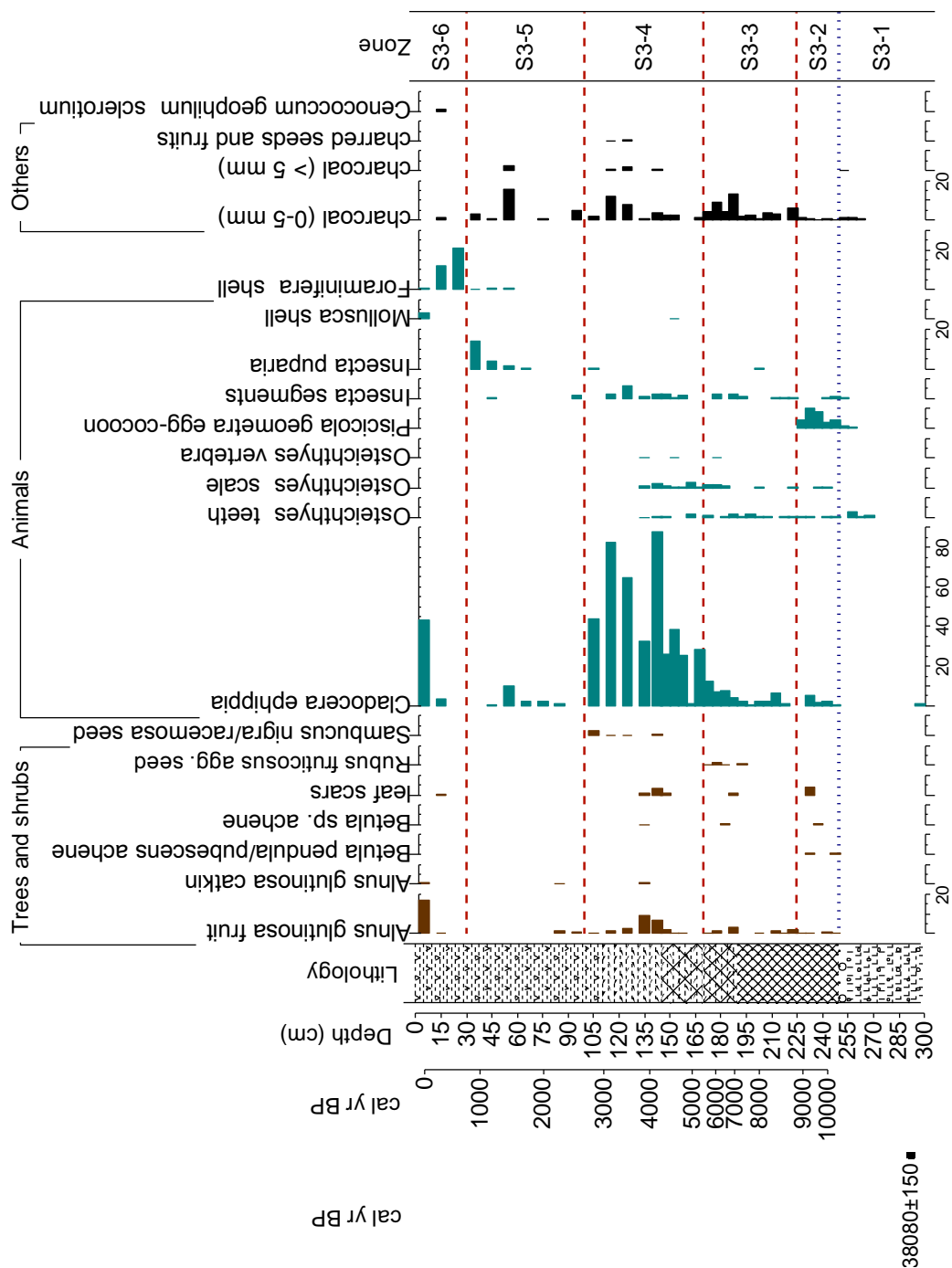
Makrozbytky vodních rostlin se v této zóně vyskytují ve velkém množství. Z předchozí zóny se zde vyskytují stále *Chara* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton* sp., *Najas marina*, *Zannichellia palustris* a *Ceratophyllum* sp. a nově se zde objevuje *Trapa natans*, *Nitella/Tolypella* sp., *Potamogeton crispus* a *Potamogeton* cf. *coloratus*. Z bažinných druhů je zde *Typha angustifolia/latifolia*, *Carex* sp., *Carex pseudocyperus*, Poaceae, *Alisma* sp., *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica/arvensis*, *Eleocharis carniolica*, *Fragaria/Potentilla*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Schoenoplectus lacustris*, *Ranunculus repens*, *Urtica kioviensis* a dále jednoleté až dvouleté druhy bylin, které osidlují periodicky zaplavované a obnažované substráty (*Cyperus fuscus*, *Chenopodium* sp., *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* agg., *Persicaria* sp., *Ranunculus sceleratus* a *Rumex maritimus*). Dřeviny jsou zde zastoupeny *Alnus glutinosa*, *Betula* sp. a *Rubus fruticosus* agg. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6–8,6, teplota 5,7–6,1, kontinentalita 3,8–4,5, vlhkost 8–11,5, reakce 7–8, živiny 6,4–7,5 a salinita 0,4–1,2. Od hloubky 225 cm množství organického materiálu narůstá až k 54 % do hloubky 202 cm, odkud zase pomalu klesá. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován poklesem a nárůstem S a Si/Ti do poloviny této zóny a pak zase ke konci zóny Al a Ti stoupají a naopak S a Si/Ti klesají.

### **Zóna 4: 170–100 cm (5374–2661 cal yr BP; 3424–715 yr BC)**

Z vegetace vodních rostlin se zde nachází množství makrozbytků *Chara* sp. a *Zannichellia palustris*, dále se zde vyskytuje *Nitella/Tolypella*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton* sp., *Najas marina*, *Ceratophyllum submersum*, *Ceratophyllum* sp. a *Lemna minor/gibba*. Makrozbytky zaznamenávají v této zóně největší zastoupení bažinných druhů (*Typha latifolia/angustifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Alisma* sp., *Solanum dulcamara*, Poaceae, Polypodiophyta, *Epilobium* sp., *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica/arvensis*, *Urtica dioica*, *Urtica kioviensis*, *Fragaria/Potentilla*, *Eleocharis carniolica*, *Schoenoplectus lacustris*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Cladium mariscus*, *Sparganium erectum* subs. *microcarpum*, *Rumex* cf. *hydrolapathum*, *Carex diandra/paniculata*, *Ranunculus flammula*, *Carex acutiformis*, *Ajuga* sp. a *Scutellaria galericulata*). Také se zde vyskytují jednoleté druhy *Cyperus fuscus*, *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* agg., *Chenopodium* sp., *Persicaria lapathifolia*,



Obr. 13: Makrobytkový diagram terestrických rostlin (Profil 3)



Obr. 14: Makrozbytkový diagram dřevin, živočichů, uhlíků a hub (Profil 3)

*Ranunculus sceleratus*, *Atriplex* sp. a *Arenaria serpyllifolia*. Zástupci dřevin jsou *Alnus glutinosa*, *Betula* sp. a *Sambucus nigra/racemosa*. Z živočišných makrozbytků rapidně narůstá počet efípií, nacházejí se tu také zuby, šupiny či obratle plotice obecné (*Rutilus rutilus*), karase (*Carassius* sp.), okouna říčního (*Perca fluviatilis*) a štiky obecné (*Esox lucius*) a dále segmenty těl hmyzu a ulity měkkýšů. Ve větším množství jsou zde malé i větší úlomky uhlíků

jednoděložných rostlin, *Salix* sp., *Alnus* sp., *Abies alba*, *Betula* sp. a *Prunus padus*. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,3–7,2, teplota 5,6–6,2, kontinentalita 4,1–4,7, vlhkost 8,3–9,8, reakce 6,2–8, živiny 6,4–7 a salinita 0,6–1,4. Množství organiky v sedimentu rapidně stoupá a v hloubce 105 cm dosahuje svého maxima, tj. 82 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován poklesem Ti, Al, Fe a naopak S, Si/Ti a Ca stoupají.

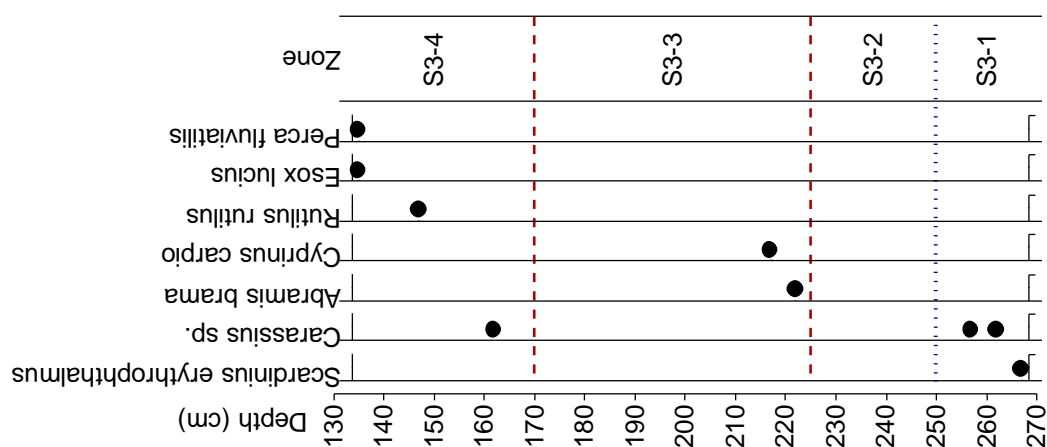
#### **Zóna 5: 100–30 cm (2661–796 cal yr BP; 715 yr BC–1153 yr AD)**

Makrozbytky vodních rostlin se v této zóně vyskytují ojediněle, ale v hloubce 50–60 cm se nachází akumulace makrozbytků s taxony *Ceratophyllum submersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca* a *Ranunculus* subgen. *Batrachium*. Z litorálních rostlin se v této zóně kontinuálně vyskytuje pouze *Typha latifolia/angustifolia*, která má zvýšenou frekvenci výskytu opět v hloubce 50–60 cm, kde se rovněž nachází nažky *Schoenoplectus lacustris*. Makrozbytky ostatních druhů (Polypodiophyta, *Solanum dulcamara* a *Carex acutiformis*) se zde nacházejí jen ve velmi malém množství. Makrozbytky *Carex diandra/paniculata* se ve zvýšené míře vyskytují v hloubce kolem 90 cm. Makrozbytky dřevin (*Alnus glutinosa*) se nacházejí jen na začátku zóny. Efípie perlooček se vyskytují víceméně kontinuálně, se zvýšenou frekvencí zejména mezi 50–60 cm. Nalézají se zde také puparia hmyzu a dále od hloubky 60 cm až k povrchu schránky mořských prvoků dírkonožců (Foraminifera). Z uhlíků lze vyčíst přítomnost *Alnus* sp., *Salix* sp. a na začátku zóny i jednoděložných rostlin. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 7–8, teplota 5,6–6,3, kontinentalita 3–6, vlhkost 9–11,2, reakce 6,3–7,5, živiny 5–7,5 a salinita 0–1. Množství organického materiálu se od 100 cm velmi pomalu snižuje až k 65 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován velmi mírným vzestupem Al, Ti a Fe, zatímco Ti/Si a S výrazně klesají a Ca se udržuje na relativně vysokých hodnotách.

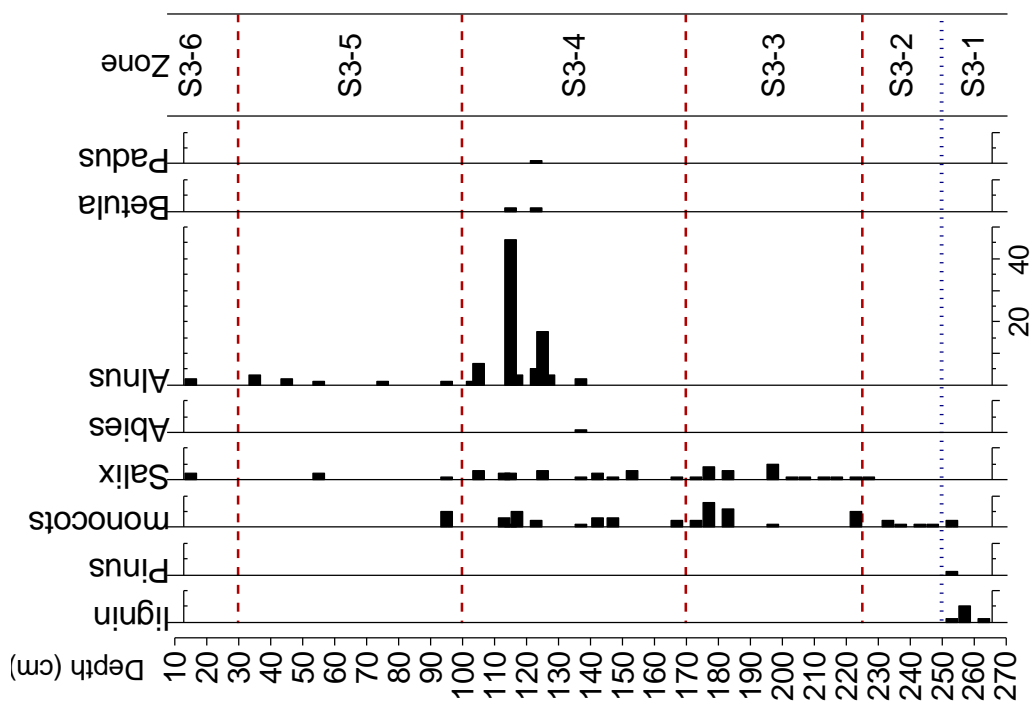
#### **Zóna 6: 30–0 cm (796– 0 cal yr BP; 1153–2013 yr AD)**

Z vodních rostlin se v této vyskytuje pouze *Lemna minor/gibba*. Z bažinných rostlin je zde přítomna *Typha angustifolia/latifolia*, Poaceae, *Urtica dioica*, *Urtica kioviensis*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, Apiaceae a *Carex riparia*. Z dřevin se tu nalézají *Alnus glutinosa*. Ve větším množství se zde nachází efípie perlooček a schránky dírkonožců (Foraminifera) a také ulity měkkýšů. Uhlíků je zde velice málo (*Alnus* sp. a *Salix* sp.), stejně jako sclerocíí

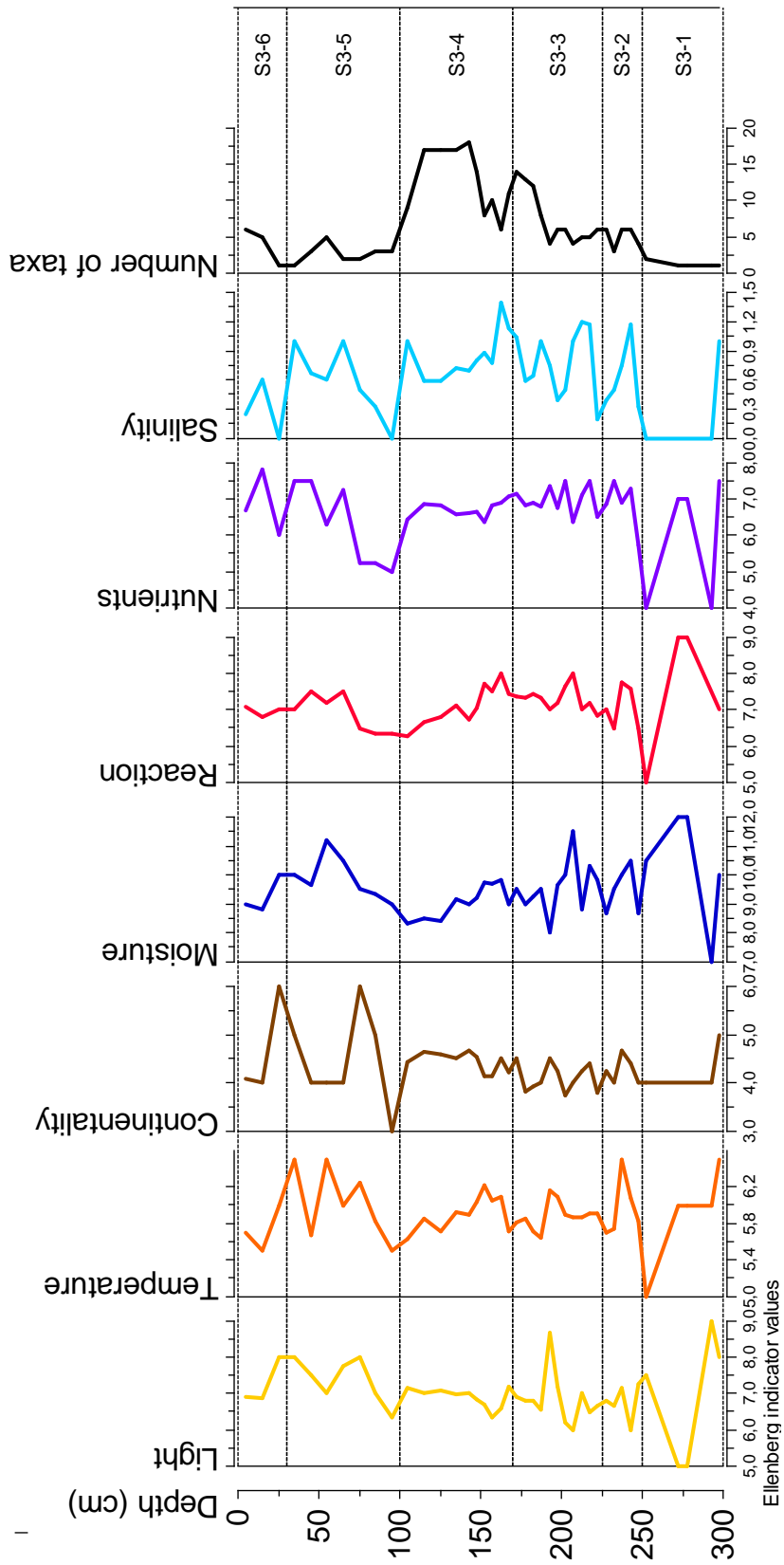
*Cenococcum geophilum*. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,9–8, teplota 5,5–6, kontinentalita 4–6, vlhkost 8,8–10, reakce 6,8–7, živiny 6,7–7,8 a salinita 0–0,6. Množství organiky dosahuje v hloubce 25 cm 62 %.



Obr. 15: Diagram rybích makrozbytků (Profil 3), data poskytl Lenka Kovačiková

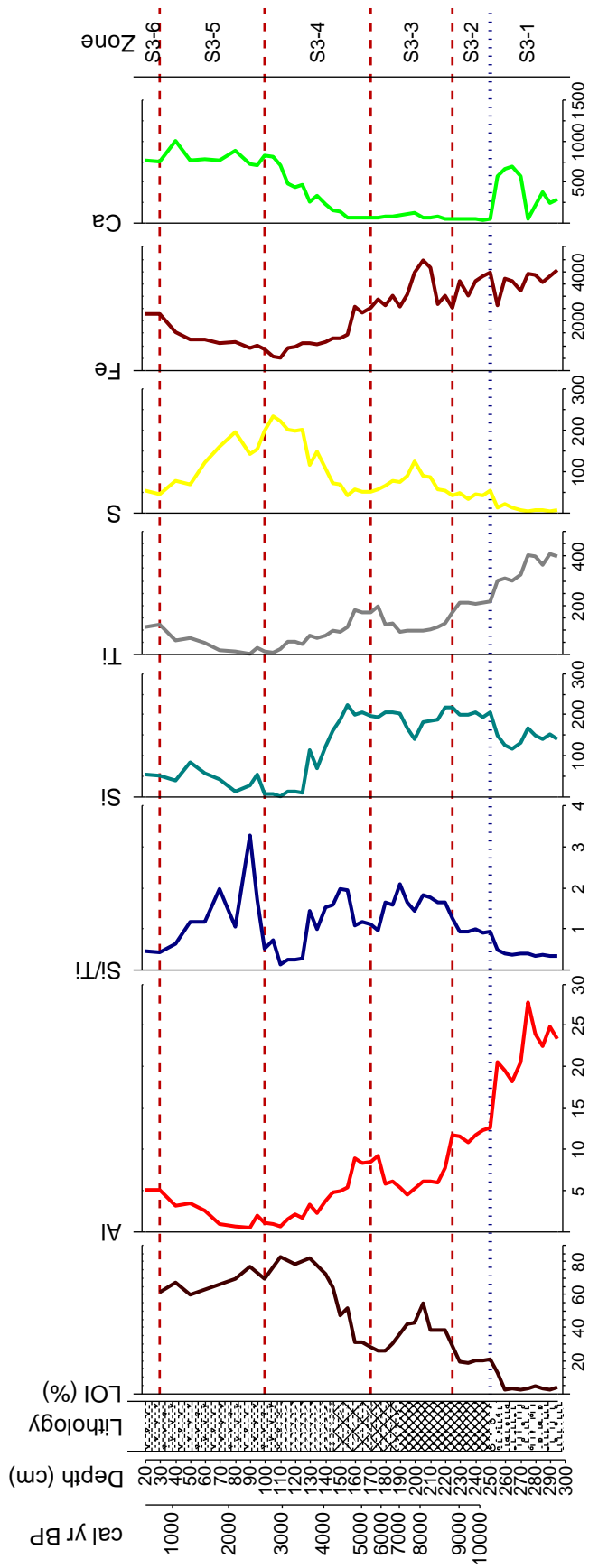


Obr. 16: Diagram uhlíků (Profil 3), data poskytl Jan Novák



Obr. 17: Diagram průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (Profil 3)





Obr. 18: Diagram litologických a geochemických vlastností sedimentu (Profil 3)

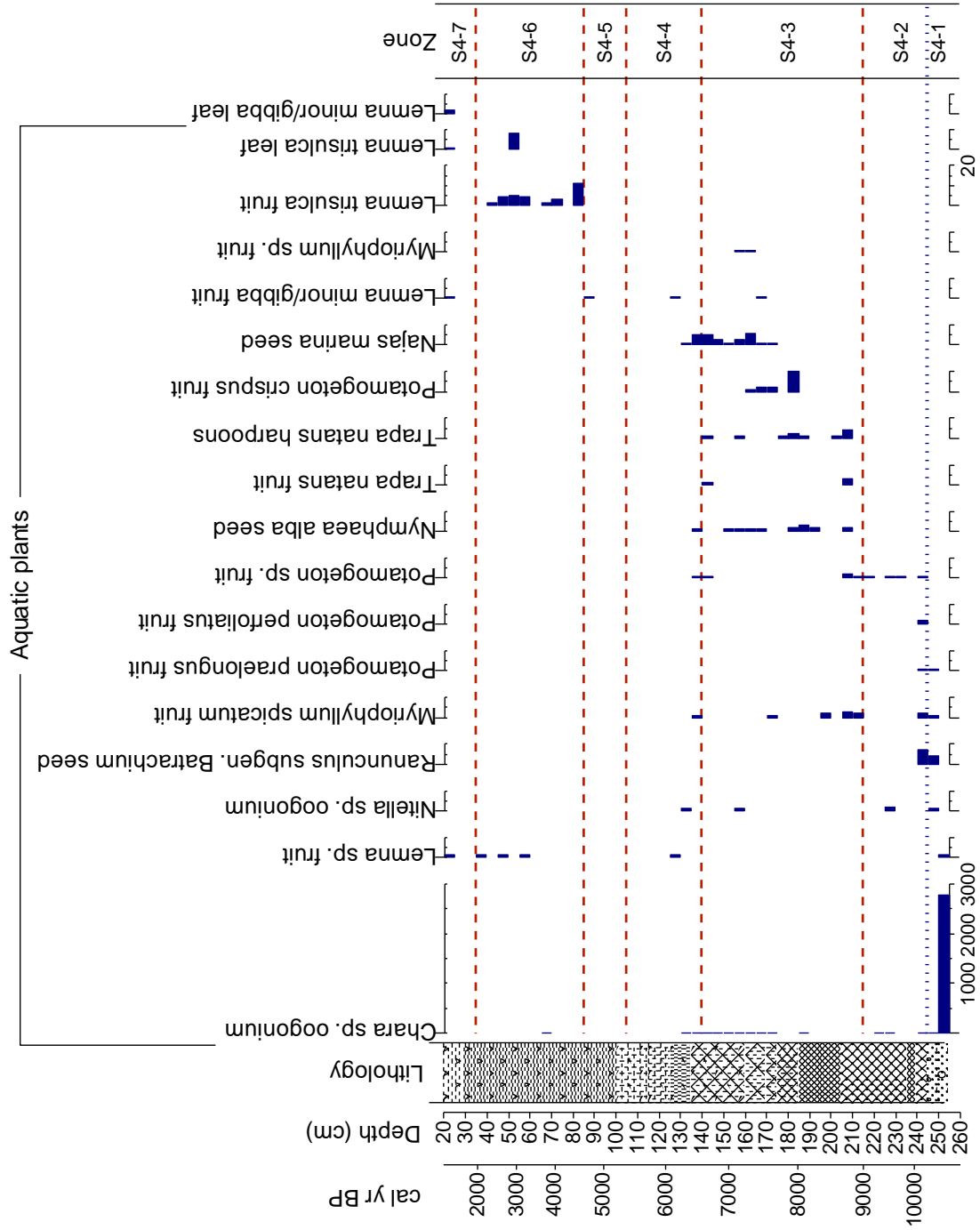
#### 4.3.2 Profil 4

##### **Zóna 1: 255–245 cm (10685–10255 cal yr BP; 8737– 8306 yr BC)**

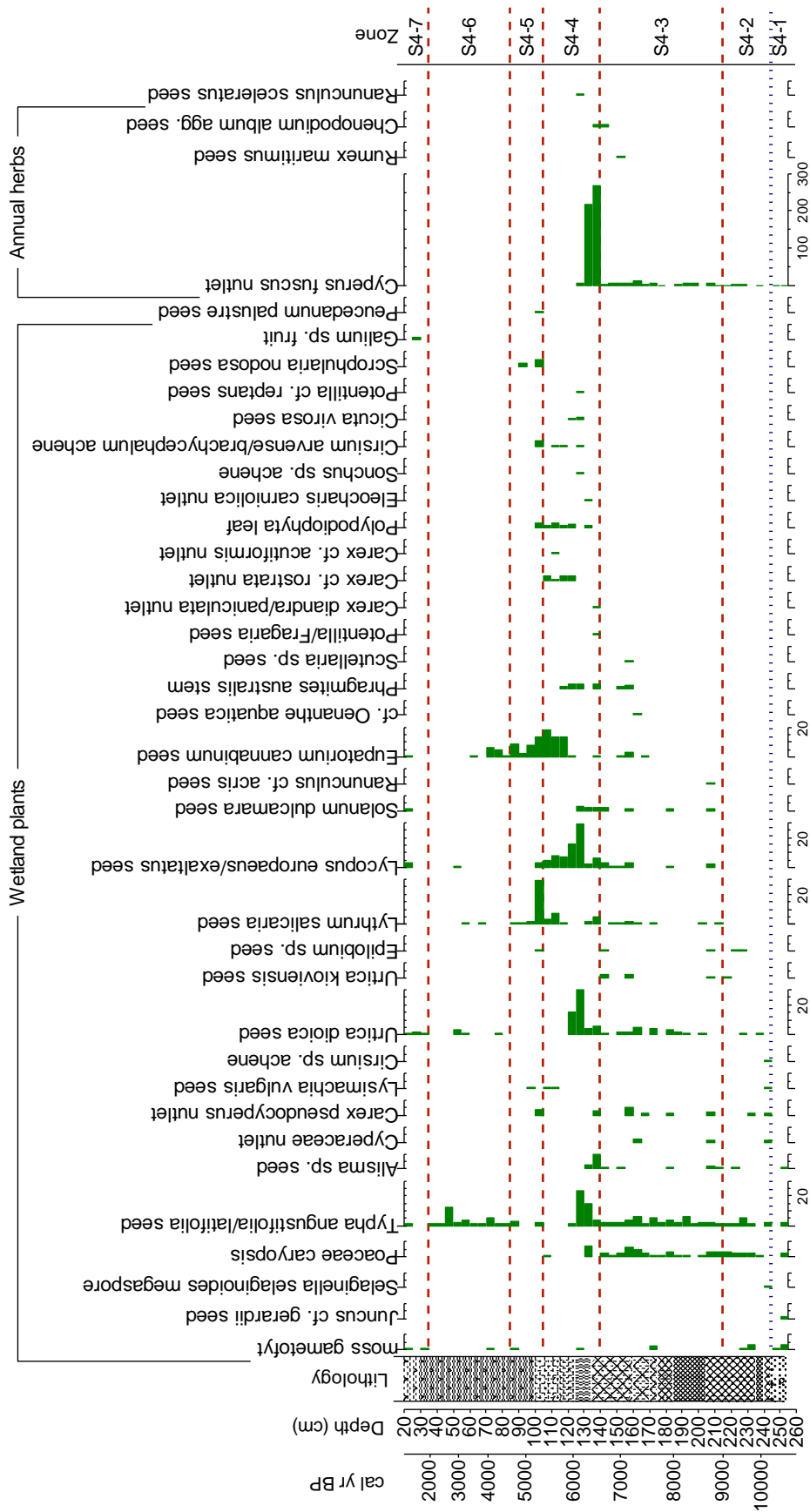
Z vodních rostlin jsou v této zóně přítomny *Chara* sp., *Nitella/Tolypella* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus* sect. *Batrachium*, *Potamogeton praelongus* a *Lemna* sp. Z bažinných druhů se zde vyskytuje *Typha angustifolia/latifolia*, *Alisma* sp., *Cyperus fuscus*, *Juncus* cf. *gerardii*, Poaceae a mech. Z dřevitých zástupců jsou přítomny *Alnus glutinosa* a *Betula pendula/pubescens*. Z živočišných makrozbytků se našla efipia perlooček *Leydigia acanthocercoides* a *Daphnia* sp., dále kokony vajíček chobotnatky rybí (*Piscicola geometra*) a makrozbytky ryb. Je zde také velmi malé množství uhlíků a sclerocií houby *Cenococcum geophilum*. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,8–7,5, teplota 5,1–5,8, kontinentalita 3,8–4, vlhkost 9,3–10, reakce 7–7,7, živiny 5–6,2 a salinita 0–1,8. V hloubce 255–245 cm tvoří obsah organického materiálu v sedimentu 5 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován vysokými hodnotami Al a Si a nízkými hodnotami S, Fe, Si/Ti a Ca.

##### **Zóna 2: 245–215 cm (10255–9202 cal yr BP; 8306–7251 yr BC)**

V sedimentu se nacházejí makrozbytky *Chara* sp. a *Nitella* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Potamogeton* sp., *Potamogeton praelongus* a *P. perfoliatus*. Z bažinných rostlin jsou zde *Typha latifolia/angustifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Alisma* sp., *Cirsium* sp., *Urtica dioica*, *Lysimachia vulgaris*, *Epilobium* sp., *Cyperus fuscus*, *Selaginella selaginoides*, Poaceae a Cyperaceae, Z dřevin jsou přítomny *Alnus glutinosa*, *Betula pendula/pubescens* a *Betula* sp., z živočichů *Leydigia acanthocercoides* a *Piscicola geometra* a velké množství rybích šupin, zubů a kostí. V této zóně je malé množství uhlíků (*Betula* sp. a *Salix* sp.). Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,8–9, teplota 5–6, kontinentalita 3,6–4, vlhkost 6,5–10, reakce 6,5–9,8, živiny 5,4–6,8 a salinita 0–0,3. Od hloubky 245 cm se obsah organiky postupně navyšuje. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován sestupem hodnot Al a Si, Ca je téměř na nule a hodnota S má mírně stoupající tendenci.



Obr. 19: Makrozbytkový diagram vodních rostlin (Profil 4)



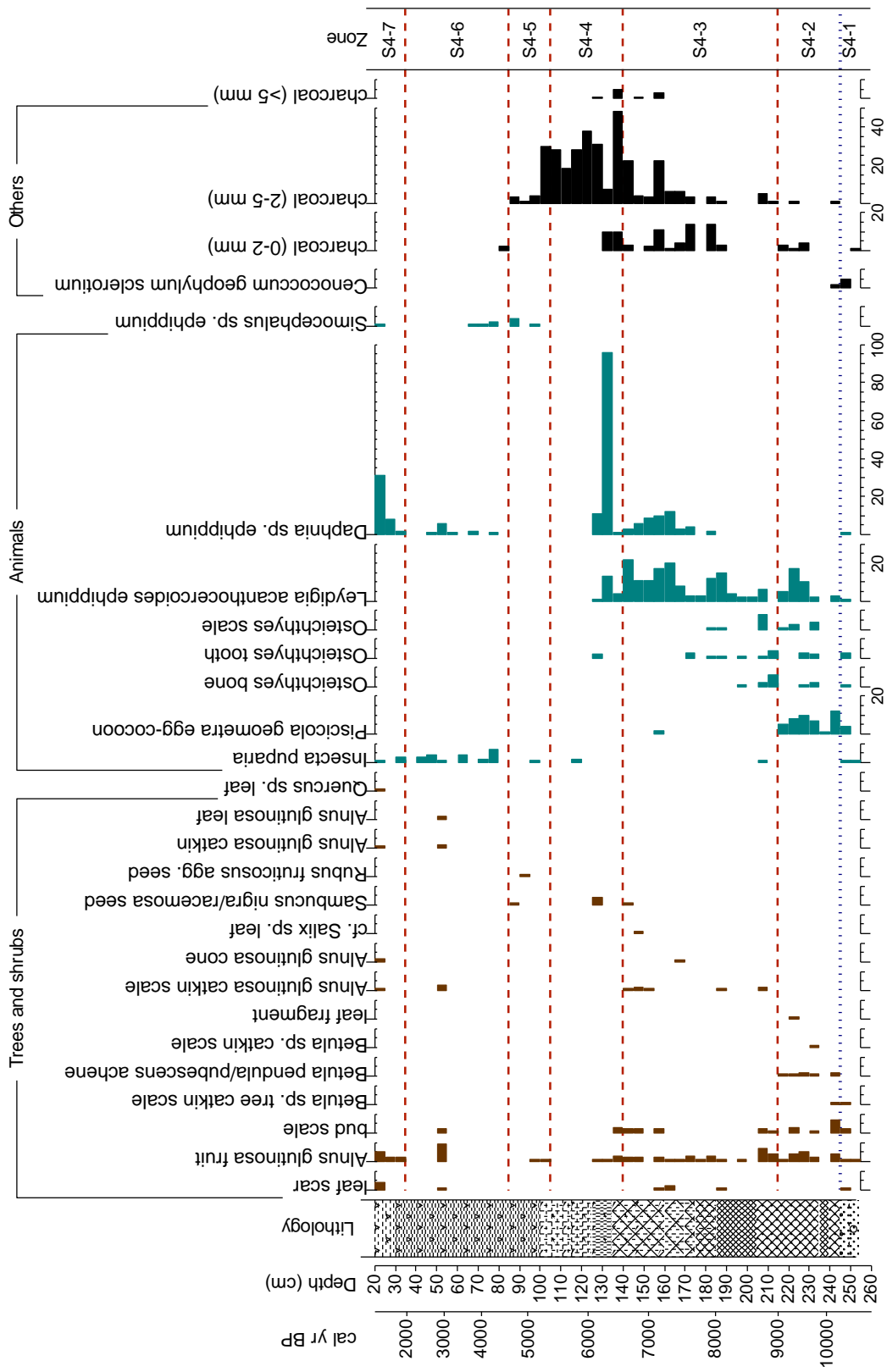
Obr. 20: Makrobytkový diagram terestrických rostlin (Profil 4)

### **Zóna 3: 215–140 cm (9202–6556 cal yr BP; 7251–4608 yr BC)**

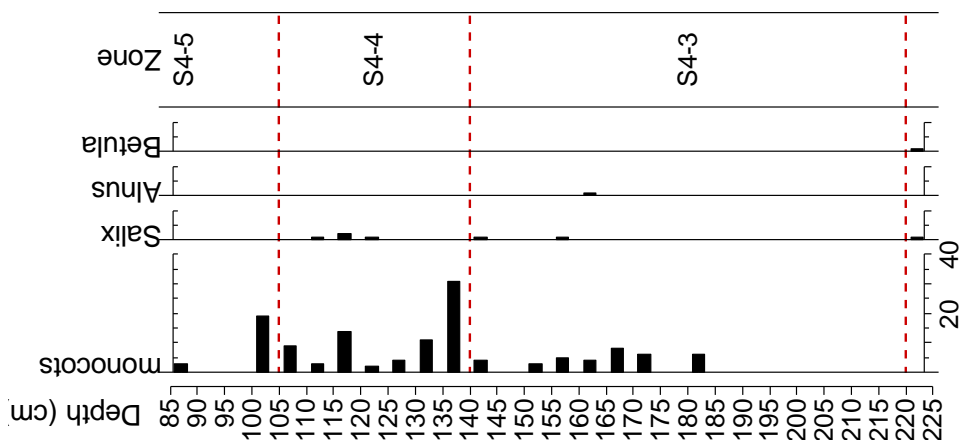
Z vodních rostlin jsou přítomny v této zóně *Chara* sp., *Nitella* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp. a poprvé také *Nymphaea alba*, *Trapa natans*, *Potamogeton crispus*, *Najas marina* a *Lemna minor/gibba*. Z bažinných rostlin se v této zóně nachází *Typha latifolia/angustifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Alisma* sp., *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, *Urtica kioviensis*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium* sp., *Scutellaria* sp., cf. *Oenanthe aquatica*, *Eupatorium cannabinum*, *Phragmites australis*, *Ranunculus* cf. *acris*, *Cyperus fuscus*, *Chenopodium album* agg., *Rumex maritimus* Poaceae a Cyperaceae. Ze zástupců stromů a keřů je zde *Alnus glutinosa*, *Sambucus nigra/racemosa* a cf. *Salix* sp. Z živočišných makrozbytků se v této zóně vyskytují stále efipia *Leydigia acanthocercoides* a nově také *Daphnia* sp. Je zde také malé množství uhlíků taxonů *Salix* sp., *Alnus* sp. a od 185 cm se zde nacházejí kontinuálně uhlíky jednoděložných. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,4–8,3, teplota 5,7–6,2, kontinentalita 3,4–5, vlhkost 8,3–9,8, reakce 6,3–7,3, živiny 6,2–8,2 a salinita 0,2–0,6. Zastoupení organiky v sedimentu stoupá až na 67 % v hloubce 167 cm a pak hned prudce klesá k 44 % v hloubce 160 cm a dále kolísá mezi 45–54 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován stoupající tendencí hodnoty Si/Ti, S a klesajícími hodnotami Al, Ti. Ca zůstává stále na nule a výrazný nárůst na konci zóny zaznamenává Fe.

### **Zóna 4: 140–105 cm (6556–5357 cal yr BP; 4608–3409 yr BC)**

V této zóně se vyskytuje *Chara* sp., *Nitella* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton* sp., *Nymphaea alba*, *Najas marina* a *Lemna minor/gibba*. Makrozbytky vodních rostlin zaznamenávají na konci této zóny rapidní úbytek. Z pobřežních rostlin je zde přítomen mech, Poaceae, Cyperaceae, Polypodiophyta (kapradiny), *Phragmites australis*, *Carex pseudocyperus*, *Carex diandra/paniculata*, *Carex* cf. *rostrata*, *Carex* cf. *acutiformis*, *Eleocharis carniolica*, *Solanum dulcamara*, *Lythrum salicaria*, *Sonchus* sp., *Cicuta virosa*, *Potentilla* sp., *Potentilla/Fragaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Cirsium arvensis/brachycephallum*, *Cicuta virosa*, *Chenopodium album* agg., *Ranunculus sceleratus* a obrovský nárůst makrozbytků ve fosilním záznamu zaznamenávají *Typha angustifolia/latifolia*, *Alisma* sp., *Lycopus europaeus*, *Eupatorium cannabinum*, *Urtica dioica* a *Cyperus fuscus*. Stromové a keřové patro zastupují taxony *Alnus glutinosa* a *Sambucus nigra/racemosa*.



Obr. 21: Makrozbytkový diagram dřevin, živočichů, uhlíků a hub (Profil 4)

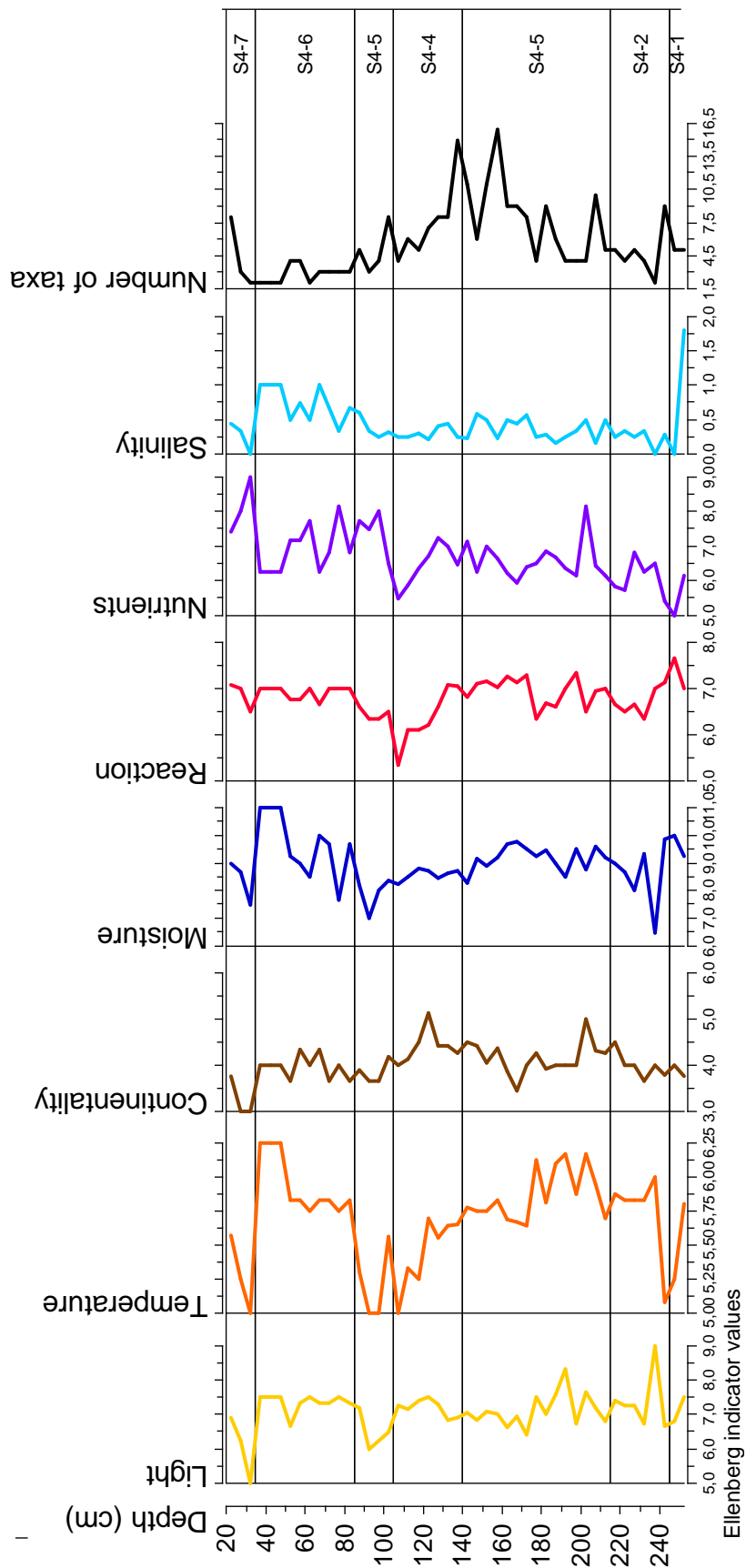


Obr. 22: Diagram uhlíků (Profil 4), data poskytl Jan Novák

Z živočichů je opět přítomnen druh *Leydigia acanthocercoides* a v obrovském množství také *Daphnia* sp. Z rybích makrozbytků je zde jen jeden zub. Ve velkém množství jsou zde uhlíky jednoděložných a také v hloubce od 125–110 cm uhlíky *Salix* sp. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,9–7,5, teplota 5–5,7, kontinentalita 4–5,1, vlhkost 8,3–8,8, reakce 5,3–7, živiny 5,5–7,3 a salinita 0,2–0,4. Podíl organiky od hloubky 140 cm rapidně stoupá až k 94 % v hloubce 112 cm a pak pozvolna klesá k 82 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován strmým poklesem Si/Ti, Al, Si, Ti, Fe a stoupá Ca a S.

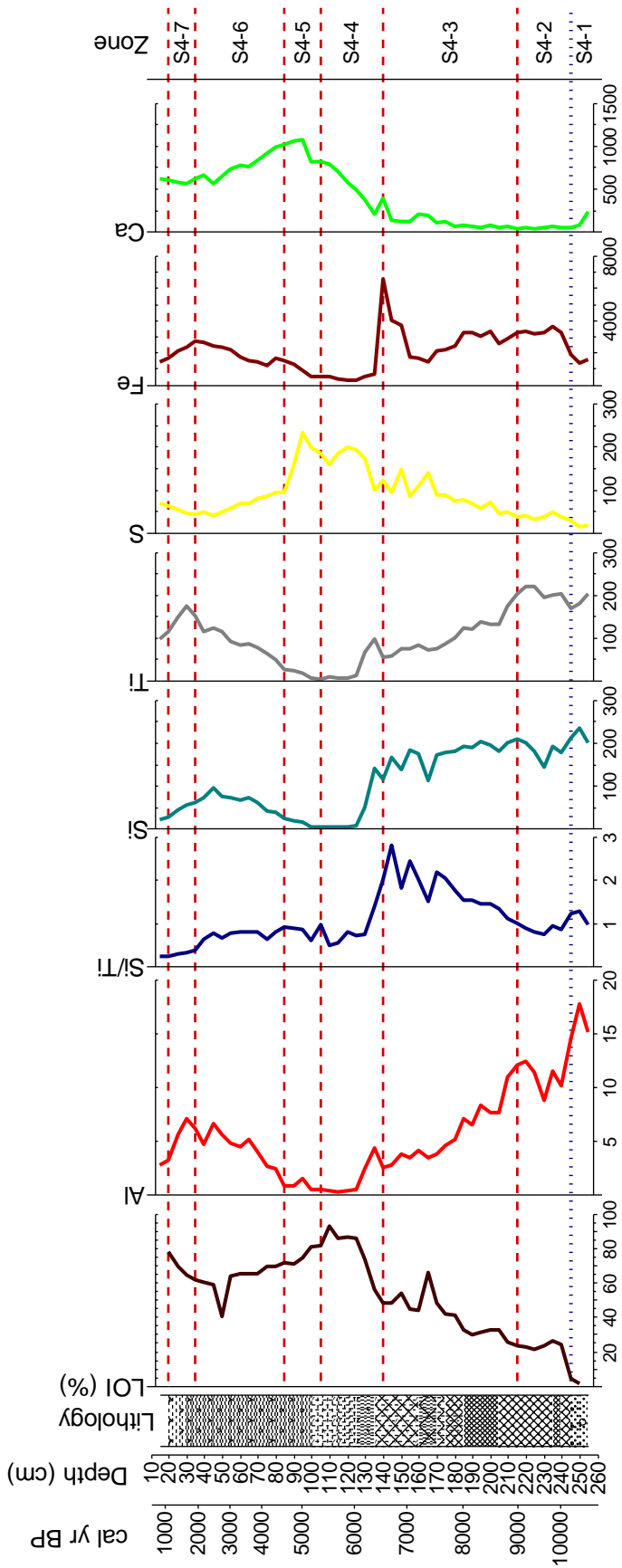
#### **Zóna 5: 105–85 cm (5357–3891 cal yr BP; 3409–1942 yr BC)**

Z vodních rostlin se v této zóně vyskytuje pouze *Lemna minor/gibba*. Z bažinných druhů jsou zde přítomny taxony *Typha angustifolia/latifolia*, *Carex pseudocyperus*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Solanum dulcamara*, *Epilobium* sp., *Lythrum salicaria*, *Urtica dioica*, *Lysimachia vulgaris*, *Cirsium arvensis/brachycephallum*, *Eupatorium cannabinum*, *Scrophularia nodosa*, *Peucedanum palustre*, kapradiny a mech. Z dřevin se našly makrozbytky *Alnus glutinosa*, *Sambucus nigra/racemosa* a *Rubus fruticosus* agg. Poprvé se zde vyskytují eřipia *Simocephalus* sp. a dále puparia hmyzu. V hloubce 100–105 centimetrů se nachází velká akumulace uhlíků jednoděložných a dále jsou ještě v hloubce 90–85 cm, kde posléze zcela mizí. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6–7,3, teplota 5–5,8, kontinentalita 3,6–4,2, vlhkost 7–9,6, reakce 6,3–7, živiny 6,5–8,2 a salinita 0,3–0,7. Množství organiky v sedimentu stále postupně klesá až k 66 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován nejvyššími hodnotami S a Ca a nízkými hodnotami Al, Si a Ti.



Obr. 23: Diagram průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (Profil 4)





Obr. 24: Diagram litologických a geochemických vlastností sedimentu (Profil 4)

### **Zóna 6: 85–35 cm (3891–1944 cal yr BP; 1942–6 yr AD)**

Z vodních rostlin jsou v této zóně přítomny *Lemna* sp. a *Lemna trisulca*. Z bažinných rostlin se zde vyskytuje *Typha angustifolia/latifolia*, *Urtica dioica*, *Eupatorium cannabinum*, *Lythrum salicaria* a *Lycopus europaeus/exaltatus*. Makrozbytky dřevin jsou přítomny pouze v hloubce 50–55 cm, jedná se o *Alnus glutinosa*. Z živočichů jsou zde efiptia *Daphnia* sp. a *Simocephalus* sp. a puparia hmyzu. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 6,6–7,5, teplota 5,8–6,3, kontinentalita 3,7–4,3, vlhkost 8,5–11, reakce 6,6–7, živiny 6,3–7,8 a salinita 0,5–1. Množství organiky zaznamenává strmý pokles až k 41 % v hloubce 50 cm a poté opět narůstá k 62 %. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován vzestupem Al, Si a Ti a poklesem Ca a S.

### **Zóna 7: 35–20 cm (1944–1109 cal yr BP; 6–841 yr AD)**

Součástí vodní vegetace v této zóně jsou *Lemna minor/gibba* a *Lemna trisulca*. Z mokřadních rostlin jsou zde *Typha angustifolia/latifolia*, *Urtica dioica*, *Eupatorium cannabinum*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Solanum dulcamara* a *Galium* sp. Z dřevin jsou v této zóně *Quercus* sp. a *Alnus glutinosa*. Z živočišných makrozbytků vykazuje nárůst *Daphnia* sp. a dále se zde vyskytuje také *Simocephalus* sp. a puparia hmyzu. Z Ellenbergových indikačních hodnot se pohybuje světlo mezi 5–7, teplota 5,3–6,3, kontinentalita 3–4, vlhkost 7,5–9, vlhkost 7,5–9, reakce 6,5–7, živiny 7,4–9 a salinita 0–0,4. Zastoupení organiky v sedimentu stoupá z 62 % až k 80 % do hloubky 20 centimetrů, kde končí záznam. Podle geochemické analýzy je sediment v této zóně charakterizován poklesem Al, Si, Ti, Si/Ti a Fe a vzestupem S.

## 5 Diskuze

### 5.1 Dlouhodobá sukcese vegetace a rekonstrukce podmínek prostředí

Odpovědi na otázky:

- 1) Jaká byla dlouhodobá sukcese paleovegetace během pozdního glaciálu a holocénu? Můžeme sledovat střídání rostlinných společenstev (hydrosérií)?
- 2) Můžeme zrekonstruovat hloubku, pH, salinitu, chemismus a trofickou úroveň vody v jezeře v minulosti pomocí znalostí současných ekologických nároků daných taxonů? Lze zrekonstruovat také paleoklimatické podmínky? Souhlasí odvozené paleoenvironmentální podmínky s výsledky geochemických analýz?

#### **Střední a pozdní pleniglaciál** (ca 59000–14600 cal yr BP)

Na bázi profilu 3 (ca 300–255 cm) se ukládal světlešedý jíl s příměsí písku. Ukládání anorganického sedimentu je často bráno jako ukazatel chladnějšího nepříznivého období glaciálu a chladných výkyvů pozdního glaciálu. V chladných obdobích je vegetace řídká a roztroušená, substrát je nestabilní a dochází k větší erozi (Iversen 1954, 1973, Birks 2000).

Přínos alochtonního klastického materiálu do jezera indikují také vysoké hodnoty litogenních elementů Al a Ti a minimální obsah organického materiálu ukazují nízké hodnoty LOI a S (Oldfield et al. 2003). Vysoká hodnota Ca by mohla souviset s vysokým výparem vody z pánve a hromaděním solí.

Z báze tohoto profilu byly datované kousky kůry z hloubky 295–290 cm na 38080 BP (42840–42010 cal yr BP) a z hloubky 290–285 cm na 33 360 BP (38739–37530 cal yr BP). Toto období spadá do teplého výkyvu středního pleniglaciálu (OIS 3). V sedimentu se zachovalo jen minimum makrozbytků (které mohou být navíc redeponované), takže nelze s určitostí říci, jaké podmínky prostředí v tomto období panovaly. Z období teplého výkyvu se v sedimentu našly makrozbytky *Chara* sp., *Myriophyllum spicatum* a efiptia perlooček (Cladocera), které indikují přítomnost vodní plochy. Z pobřežních rostlin zde rostla *Typha latifolia/angustifolia*, *Cyperus fuscus*, typický pro asociaci *Cyperetum micheliani* Horvatić 1931, která se vyskytuje na obnažených vápnatých substrátech (Chytrý et al. 2011) a mech. Minimální průměrná červencová teplota (MMJT) je pro *Typha latifolia* 12,5 °C a *Typha angustifolia* 14 °C (Kolstrup 1979).

Parožnatky (Characeae) osidlují vody hluboké i více než 10 metrů (Hannon & Gaillard 1997), ale nejčastěji osidlují sublitorál stojatých nebo pomalu tekoucích vod. Rostou i na dočasně zaplavených stanovištích, např. v loužích na polích a loukách (Chytrý et al. 2011). Ekologické optimum a největší druhovou diverzitu mají v oligotrofních až mezotrofních vodách, ale některé druhy upřednostňují i vody eutrofní. Parožnatky tvoří pionýrská společenstva, která osidlují stanoviště v raném stadiu sukcese. S postupující sukcesí však parožnatky ustupují, jelikož mají slabou konkurenční schopnost a jsou při březích nahrazovány litorálními druhy a v hlubších vodách zejména zástupci rodů *Myriophyllum* a *Potamogeton*. Dochází také ke kompetici se zelenými vláknitými řasami, hlavně v mělkých vodách, kde teplota vody může vystoupat až nad 25 °C (Lambert-Servien et al. 2006). Parožnatky nejčastěji osidlují jezera s tvrdou vodou a vysokou alkalinitou a bohaté na vápník. Dokáží inkrustovat své stélky uhličitánem vápenatým (CaCO<sub>3</sub>), což vede k tvorbě tzv. luční křídy na dně jezer (Kufel & Kufel 2002). S uhličitánem vápenatým se může vysrážet také fosfor, nebo se CaCO<sub>3</sub> přemění v hydroxylapatit (Stumm & Morgan 1970 in Kufel & Kufel 2002, Otsuki & Wetzel 1972 in Kufel & Kufel 2002). Tím mohou parožnatky udržovat nízké koncentrace rozpuštěného fosforu ve vodě.

*Myriophyllum spicatum* (stolístek klasnatý) upřednostňuje stanoviště s pravidelným mechanickým narušováním nebo v raném stadiu sukcese. Dokáže vytvářet terestrickou formu a přežít na mokřím substrátu. Dno preferuje jílovité, štěrkovité až kamenité, často s vrstvou organického bahna (Chytrý et al. 2011). Roste nejčastěji v čistých, eutrofních a obvykle vápnatých vodách a toleruje slabé zasolení (Streeter et al. 2009). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Myriophyllum spicatum* 10 °C (Kolstrup 1979).

Z období pozdního pleniglaciálu (ca 267–255 cm; 24 000–14 600 cal. BP, OIS 2) se v sedimentu zachovaly pouze zuby perlína ostrobřichého (*Scardinius erythrophthalmus*) a karase (*Carassius* sp.) a obaly vajíček *Piscicola geometra*. Ačkoliv se nezachovaly žádné makrozbytky rostlin, lze díky výskytu těchto živočichů předpokládat, že v jezeře rostly hojně vodní makrofyty (Odgaard & Rasmussen 2001).

Během středního pleniglaciálu (OIS 3) nález makrozbytků rostlin *Myriophyllum spicatum* a *Chara* sp. ukazuje na výskyt vodní plochy v raném stadiu sukcese s jílovitým, nebo písčito-jílovitým dnem, čemuž odpovídá jak sedimentologie, tak i výsledky geochemických analýz. Voda byla nejspíše bazická, bohatá na vápník, zasolená a plně osluněná. *Typha*

*latifolia/angustifolia* a *Cyperus fuscus* indikují osluněná stanoviště a samotný výskyt *Cyperus fuscus* přítomnost rozvolněných porostů s obnaženým vápnitým substrátem. Minimální průměrné červencové teploty dosahovaly během středního pleniglaciálu nejméně 12,5 °C.

### **Pozdní glaciál** (ca 14600–11500 cal yr BP)

Pozdním glaciálem (OIS 1) je nazývána poslední fáze doby ledové, která je charakterizována výrazným zlepšením klimatu (Iversen 1973). Průměrné červencové teploty v nejstarším Dryasu (ca 14 000 uncal <sup>14</sup>C BP) dosahovaly 10 °C a kolem 12 700 uncal <sup>14</sup>C BP se zvýšily na více než 13 °C (Gaillard 1985), ale během mladšího Dryasu (10 950–10 150 uncal <sup>14</sup>C yr BP) došlo ke snížení teplot ke 12 °C (Isarin & Bohncke 1999). Během pozdního glaciálu byl substrát neutrální až bazický a bohatý vápníkem, jelikož nedocházelo k jeho vymývání. Nestabilní substrát chudý na humus zvýhodňoval pionýrské rostliny osidlující raná sukcesní stadia (Iversen 1954).

Pozdní glaciál (stratigrafie podle Mangerud et al. 1974, Tab. P3) je v profilech zaznamenán datovanou, asi desetimetrovou vrstvou šterku a písku. Stáří odpovídá teplému interstadiálu Böllingu (12 240 uncal <sup>14</sup>C BP; 15 042–13948 cal. BP), ale vrstva může být mladší díky hard-water efektu, kdy si rostlina (v tomto případě datován plod *Potamogeton filiformis*, viz. Tab. 1) zabudovává do svých pletiv „starý“ uhlík z podloží, což zkresluje výsledky radiokarbonového datování (Deevy 1954). Tato vrstva se nachází u všech tří profilů přibližně ve stejné hloubce (kolem 250 cm), proto lze usuzovat, že se jedná o vrstvu stejného stáří. V sedimentu stoupá obsah organického materiálu a klesají hodnoty litogenních elementů Al a Ti. Strmě také klesají hodnoty Ca, což by mohlo indikovat zvýšení srážek a vymývání solí z pánve a/nebo využití Ca rostlinami.

Vodní rostliny jsou zde reprezentovány taxony *Chara* sp., *Nitella/Tolypella*, *Potamogeton filiformis* (syn. *Stuckenia filiformis* (Pers.) Börner), *Potamogeton praelongus*, *Myriophyllum spicatum* a *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (Obr. 25). Všechny tyto taxony jsou typickými zástupci pozdnoglaciální evropské flóry (Gaillard & Birks 2007, Gařlka & Szel 2013, Beřta et al. 2009, Mortensen et al. 2011, Birks 2000, Iversen 1954, Źáčková 2008).

*Potamogeton filiformis* osidluje mělké stojaté i tekoucí vody bohaté na živiny či brakická jezera s písčítým nebo jílovitým dnem (Streeter et al. 2009, Mossberg & Stenberg 2012). Společný výskyt *Chara* sp. a *Potamogeton filiformis* ukazují na vysoký obsah vápníku

ve vodě (Marciniak 1979). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Potamogeton filiformis* 8 °C (Kolstrup 1979).

*Potamogeton praelongus* (rdest dlouholistý) preferuje písčité dna s příměsí humusu, hluboké (zejména vápnité) a čisté vody bohaté na živiny (Mossberg & Stenberg 2012, Streeter et al. 2009). U nás se uvádí z oligo- až mesotrofních pomalu tekoucích vod bohatých na dusík (nitratová forma) a na ionty  $\text{Ca}^{2+}$  a také z mrtvých ramen či zaplavených pískoven (Černohous & Husák 1986). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Potamogeton praelongus* 8 °C (Gaillard & Birks 2007).

*Lemna* sp. (okřehek) indikuje vody bohaté živinami, jelikož nekoření ve dně a veškeré živiny si bere z vody (Černohous & Husák 1986).

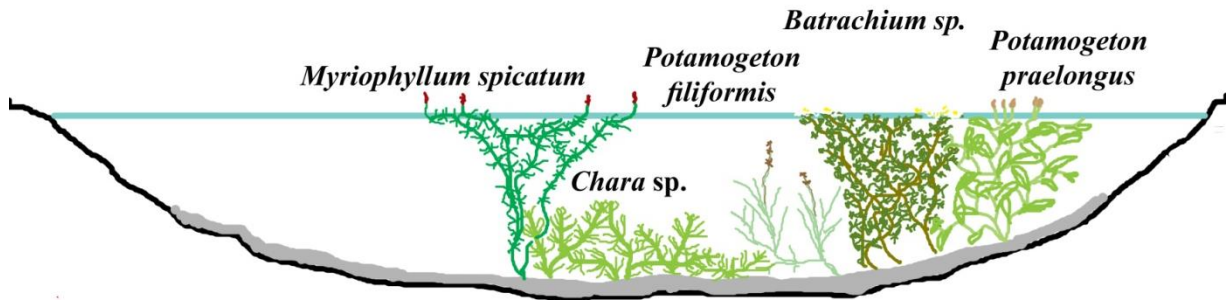
Z litorálních rostlin zde rostla v tomto období také *Typha angustifolia/latifolia*, *Cyperus fuscus* a *Juncus* cf. *gerardii*, který se u nás vyskytuje na slaniscích a slanistých loukách. Na Slovensku je ohroženým druhem (EN) a v Česku kriticky ohroženým druhem (C1).

*Alnus glutinosa*, *Betula pendula/pubescens* a *Pinus* byly součástí stromového vegetačního krytu v okolí jezera.

Přítomnost sclerocií mykorrhizní houby *Cenococcum geophilum* v jezerním sedimentu indikuje erozi půd v okolí jezera (Walker et al. 2003). Substrát při okrajích jezera asi nebyl dobře stabilizován vegetací, a proto zřejmě docházelo ke splachům substrátu do jezera.

Během pozdního glaciálu došlo v jezeře k expanzi vodních rostlin, nejvíce parožnatek, dále rdestů, stolítku a lakušníků, zřejmě v důsledku zvýšení teploty, vhodného chemického složení a průhlednosti vody, anorganického substrátu na dně a snížené kompetici a predaci (Birks 1980). Výše uvedené druhy osidlují hlavně vápnité, meso- až eutrofní, ale čisté a průhledné vody. Dno preferují písčité, šterkovité či jílovité, což odpovídá přítomné vrstvě šterku a písku v profilu a výsledkům geochemických analýz. Na březích jezera se již vyskytovaly olše a břízy, ale ještě netvořily souvislý vegetační kryt, jelikož docházelo k erozi substrátu do jezera. Minimální průměrná červencová teplota musela být nejméně 12, 5 °C.

## 14600-11500 cal. yr BP



Obr. 25: Rekonstrukce vegetace jezera z období pozdního glaciálu v okolí zkoumaných profilů

### Časný holocén (Preboreál a Boreál; ca 11 500–8850 cal yr BP)

Na začátku holocénu se teplota skokově navýšila a minimální průměrné červencové teploty dosáhly 17 °C (Gaillard & Birks 2007). Časný holocén byl přechodové období, kdy došlo k ústupu glaciálních druhů a nástupu druhů interglaciálních. To bylo způsobeno změnou klimatu, avšak většina pozdnoglaciálních heliofytů ustoupila z důvodu šíření lesa, takže rozhodujícím faktorem byla zejména kompetice o světlo. Na místech, kde lokální půdní podmínky nedovolovaly expanzi lesa, se mohly pozdnoglaciální heliofyty udržet (Iversen 1954).

Zřejmě v důsledku zvýšení teploty dochází v jezeře k expanzi vodních organismů, jejichž odumřelá těla pak tvoří výsledný jezerní sediment, gyttju (tvořena zejména rozsivkami a jinými řasami), která se začala v této zóně ukládat. Zvýšený obsah organiky v sedimentu je zobrazen růstem křivek LOI a S. Gytja v této zóně však ještě obsahuje malou příměs písku, což potvrzují i pomalu klesající křivky Al a Ti. Od začátku zóny stoupla také křivka Si, která zobrazuje množství přítomného křemíku v jezeře. Křemík je základní složkou velké většiny hornin tvořících zemskou kůru, mineralogicky je nejvýznamnějším zástupcem křemen (např. písek), ale sloučeniny křemíku mohou mít i biogenní původ díky působení jednobuněčných řas, tzv. rozsivek, jimž tvoří sloučeniny křemíku hlavní složku jejich schránky (frustuly). Kvůli oddělení minerálního křemíku od biogenního je použit poměr Si/Ti, což by mohlo být proxy množství rozsivek uložených v jezerním sedimentu, kterých je v této zóně ještě relativně málo.

Období časného holocénu odpovídá v profilech zónám s číslem 2. U obou profilů se konec časného holocénu signifikantně vylišil, což znamená, že nějaká změna zřejmě ovlivnila celý ekosystém jezera. Vodní vegetace v jezeře obsahovala jak pozdnoglaciální prvky (*Potamogeton praelongus*, *Myriophyllum spicatum* a *Ranunculus* subgen. *Batrachium*), tak i náročnější rostliny, jako je *Potamogeton perfoliatus* a zejména *Ceratophyllum* sp., *Zannichellia palustris* a *Najas marina*.

*Potamogeton perfoliatus* (rdest prorostlý) roste běžně v čitých vodách s bahnitým, nebo s písčítým dnem v raných stádiích sukcese (Mossberg & Stenberg 2012). Jemnozrnější substráty, s velkým podílem organické hmoty nejsou pro vegetaci s *P. perfoliatus* optimální a indikují přechod k společenstvům jiných vodních makrofyt, např. k asociaci *Nymphaea albae-Nupharetum luteae* Nowiński 1927 apod. (Chytrý et al. 2011). U nás osídluje vegetace s *P. perfoliatus* mezotrofní až eutrofní tekoucí vody, ale i vody stojaté (pískovny). Roste v hloubkách okolo 50–200 cm (Chytrý et al. 2011), ze zahraničí jsou údaje až z hloubky 6 metrů (Hannon & Gaillard 1997). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Potamogeton perfoliatus* větší než 10 °C (Hannon & Gaillard 1997).

*Najas marina* (řečanka přímořská) se vyskytuje na stanovištích v raných stádiích sukcese, nejčastěji v hloubkách 40-120 cm, ale může růst i v hloubkách 2 metrů (Chytrý et al. 2011, Hannon & Gaillard 1997). Preferuje písčité až šterkovité dna, která mohou být překryta vrstvou organického bahna a vody bývají mezotrofní až eutrofní, vápnité, často mírně brakické (Chytrý et al. 2011). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Najas marina* 15 °C (Aalbersberg & Litt 1998).

*Zannichellia palustris* (šejdračka bahenní) se u nás vyskytuje zejména v mělkých stojatých, ale i v pomalu tekoucích vodách. V létě může přežívat i na mělce zaplaveném substrátu (do 1 cm). Dno je nejčastěji písčité nebo jílovité a s tenkou vrstvou organogenního bahna. U nás se vyskytuje v eutrofních až hypertrofních vodách a snáší velmi malou průhlednost vody (Chytrý et al. 2011). *Zannichellia palustris* upřednostňuje bazické vody bohaté vápníkem a dusíkem, často i zasolené (Mossberg & Stenberg 2012).

Z litorálních druhů zde rostla *Selaginella selaginoides* (vraneček brvitý), který je typickým heliofilním pozdnoglaciálním prvkem (Gaflka & Sznal 2013, Mortensen et al. 2011, Tobolski & Amman 2000). Minimální průměrná červencová teplota je pro tento druh 7 °C (Kolstrup 1979).



V této době se zde vyskytovaly i teplomilné bažinné rostliny, jako je *Typha angustifolia/latifolia* (MMJT 12 °C; Kolstrup 1979), *Solanum dulcamara* (MMJT 13 °C; Aalbersberg & Litt 1998) a *Carex pseudocyperus* (MMJT 13 °C; Aalbersberg & Litt 1998).

Časný holocén byl přechodným obdobím, kdy začaly ustupovat pozdnoglaciální prvky, které osidlují eutrofní vody v raných stádiích sukcese (*P. praelongus*, *Myriophyllum spicatum* a *Ranunculus* subgen. *Batrachium*). Díky vyšší teplotě, dostatku živin ve vodě a naakumulované vrstvě organického bahna, došlo v jezeře k expanzi na teplotu náročnějších druhů (*Ceratophyllum* sp., *Zannichellia palustris* a *Najas marina*). Navýšení obsahu organiky v substrátu rovněž potvrzují geochemické analýzy a LOI. Voda v jezeře byla v tomto období mezo- až eutrofní, spíše bazická, bohatá vápníkem a zasolená. Ze stromů se v okolí jezera vyskytovaly olše a břízy, ale substrát ještě nebyl zcela stabilizován, jelikož vrstva organického sedimentu obsahuje příměs písku. Na stále polootevřenou krajinu ukazuje výskyt světlomilné *Selaginella selaginoides*. Minimální průměrné červencové teploty dosáhly v tomto období 15 °C.

### **Střední holocén** (Atlantik; ca 8850–5830 cal yr BP)

Na začátku Atlantiku došlo k oteplení a zvlhčení klimatu, proto se také Atlantik nazývá klimatickým optimem či klimatickým maximem (Iversen 1973). Podle Renssen et al. (2012) spadá nejteplejší období holocénu do intervalu mezi 9000–5000 cal. yr BP. K největšímu oteplení došlo ve vyšších zeměpisných šířkách, kde bylo tepleji až o 5 °C, ve středních zeměpisných šířkách bylo tepleji o 1° C až 3 °C (vztáhnuto k preindustriálním teplotám). V tomto období výrazně narůstá v sedimentu množství organiky a také rozsivek a snižuje se přísun klastického materiálu do jezera.

Během Atlantiku v jezeře rostly zejména druhy ze svazu *Nymphaeion albae* Oberdorfer 1957 *Trapa natans*, *Nymphaea alba* a *Nuphar* sp. (Petr et al. 2013) a dále *Ceratophyllum submersum*, *Potamogeton crispus*, *Lemna minor/gibba*, *Najas marina* a *Myriophyllum spicatum* (Obr. 26). Až na výjimky jsou druhy svazu *Nymphaeion albae* K-stratégové a jejich porosty přetrvávají na stanovišti dlouhou dobu, zarůstají celou hladinu vodních nádrží a potlačují rozvoj jiných makrofyt (Chytrý et al. 2011). Druhy svazu *Nymphaeion* rostou nejčastěji v hloubkách od 0,8–1,2 metru (Černošus & Husák 1986).

*Trapa natans* (kotvice plovoucí) je jednoletý druh, který vytváří mohutné plovoucí růžice na hladině. Velkou produkcí biomasy přispívá k rychlému zazemňování jezera. Snáší

i výraznější pokles hladiny a osidluje eutrofní vody (Chytrý et al. 2011). U nás roste nejčastěji v hloubkách od 0,3–1,3 metru (Černohous & Husák 1986). Minimální průměrná červencová teplota je pro *Trapa natans* je 18 °C (Aalbersberg & Litt 1998).

*Nymphaea alba* (leknín bílý) osidluje mezotrofní až eutrofní vodní plochy v pokročilém stadiu zazemnění, s vrstvou organogenního bahna na dně (Chytrý et al. 2011). Minimální průměrná červencová teplota je pro tento druh 12 °C (Aalbersberg & Litt 1998).

*Ceratophyllum submersum* (růžkatec bradavčitý) se může vyskytovat v submersní vrstvě mezi natantními rostlinami, jako je *Nymphaea alba* či *Trapa natans*, ale nesnese přílišné zastínění. Rovněž osidluje vody mezotrofní až eutrofní, zpravidla bohaté vápníkem a případně i zasolené (Doll 1991, Streeter et al. 2009).

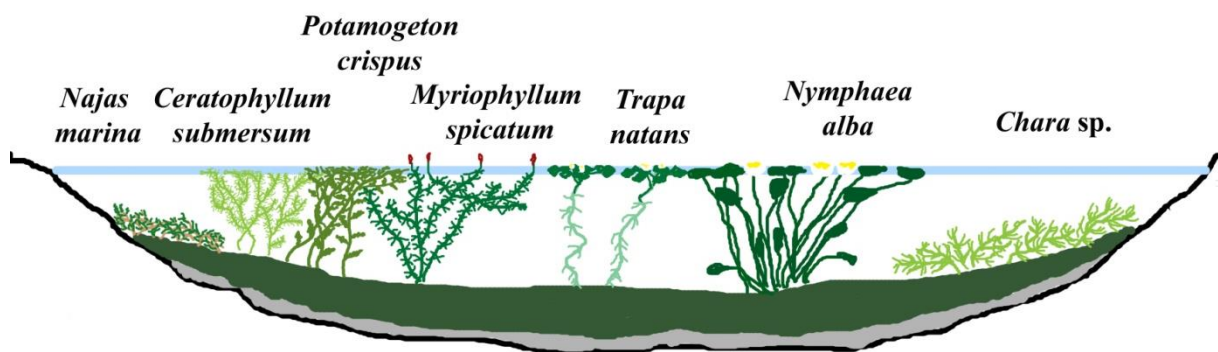
*Potamogeton crispus* (rdest kadeřavý) roste v eutrofních až mezotrofních vodách s tlustou vrstvou organického bahna (Černohous & Husák 1986).

Od začátku Atlantiku se také poprvé objevují litorální druhy *Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Urtica dioica* a v průběhu tohoto období se objevují další druhy, např. *Eleocharis carniolica*, *Schoenoplectus lacustris*, *Alisma* sp., *Eupatorium cannabinum*, *Phragmites australis* a mnoho dalších.

Na konci Atlantiku (7 200 cal. yr BP) dochází k postupnému zazemňování v místech profilu 4, kde pozvolna přibývá v makrozbytkovém záznamu bažinná vegetace z třídy *Phragmito-Magno-Caricetea* (např. *Phragmites australis*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Solanum dulcamara*). Vodní rostliny jsou ještě zastoupeny ponejvíce *Najas marina*, *Trapa natans* a *Nymphaea alba*. K absolutnímu zazemnění dochází ca 6 385 cal. yr BP (140–135 cm), kdy mizí veškeré makrozbytky vodních rostlin a živočichů (ryby, *Leydigia acanthocercoides*, *Daphnia* sp.) a dochází ke změně v typu sedimentu. Je zde zaznamenán přechod z jezerního sedimentu (gyttji) na slatinný sediment, který je tvořen nerozloženými částmi převážně jednoděložných rostlin (*Phragmites*, *Carex*, *Typha* apod.). Dochází k nárůstu obsahu organického materiálu v sedimentu, ale rapidně klesá množství rozsvívek, Al, Ti a Fe. Dále pozvolna narůstá množství Ca v sedimentu, což může značit zvýšený výpar a/nebo pokles srážek a zasolování pánve. Křivka Ca však narůstá pouze v tomto profilu, proto je pravděpodobnější, že k navýšení Ca došlo v důsledku koncentrace vápníku v listech olší či vrb, následným opadem listoví, rozkladem a uvolněním Ca do substrátu (Willis et al. 1997).

V místech profilu 3 a profilu 1 se však ještě vodní hladina udržela a byla zde přítomna *Najas marina*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton cf. coloratus*, *Nitella/Tolypella* a *Myriophyllum spicatum*. Byly zde také výrazně zastoupeny nitrofilní druhy obnažovaných den třídy *Bidentetea tripartitae* Tüxen et al. ex von Rochow 1951, jako *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* agg., *Persicaria* sp., *Ranunculus sceleratus* a *Rumex maritimus*.

### 8000 cal. yr BP



Obr. 26: Rekonstrukce vegetace jezera z období Atlantiku v okolí zkoumaných profilů

Během Atlantiku se plocha jezera změnila v mozaiku stanovišť v různě pokročilém stadiu zazemnění. Na jednotlivé plošky byla vázaná různá vegetace. V mělké vodě se dařilo *Najas marina*, *Potamogeton crispus*, *Myriophyllum spicatum* apod., rozmach zaznamenávají bažinné druhy, jako *Alisma* sp., *Typha latifolia/angustifolia*, *Phragmites australis*, *Lycopus europaeus* a na živiny náročné jednoletky. Na vyvýšených místech se již uchycovaly keře jako *Sambucus nigra/racemosa*, *Rubus fruticosus* agg. a zřejmě už i *Alnus glutinosa*. U *Alnus glutinosa* je velmi těžké říct, zda se nacházela v místě odběru v minulosti, jestliže najdeme v makrozbytkovém záznamu jen její plody. Ty mají totiž po okrajích korkové plováky, takže disperze plodů po vodní hladině je velmi efektivní (McVean 1953). Výskyt bažinných rostlin na konci Atlantiku v oblasti profilu 4 je však zřejmě lokálního charakteru, jelikož se zde začala ukládat slatina, která indikuje lokální výskyt bažinných rostlin.

Voda v jezeře byla eutrofní, zasolená, spíše bazická a s vyšším obsahem vápníku. Obnažený organický substrát byl bohatý na živiny a rovněž zasolený. V této zóně dochází k výraznému poklesu vodní hladiny díky nahromadění jezerního sedimentu. Zřejmě také každoročně kolísala vodní hladina a obnažovalo se dno, které bylo kolonizováno převážně jednoletými rostlinami. Sediment byl zcela bez písku, což ukazuje na stabilizaci substrátu kořeny rostlin v okolí jezera. To potvrzují i klesající křivky litogenních prvků. Minimální průměrná červencová teplota byla v tomto období 18 °C.

### **Střední holocén** (Subboreál; ca 5830–2450 cal yr BP)

V místech profilu 4 se již od počátku Subboreálu nalézala bažinná vegetace a vegetace vlhkých půd (*Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Scrophularia nodosa*, *Eupatorium cannabinum*, *Carex* cf. *rostrata*, *Cirsium arvense/brachycephalum*, kapradiny) s křovinami (*Rubus fruticosus* agg. a *Sambucus nigra/racemosa*) a olší lepkavou (*Alnus glutinosa*).

V první polovině Subboreálu (ca 5830–4672 cal yr BP; 120–85 cm) je množství litogenních prvků Al, Si a Ti téměř na nule a největších hodnot vůbec dosahuje LOI, S a Ca, což vypovídá o klidném sedimentačním prostředí a téměř nulovém přísunu klastik. V druhé polovině Subboreálu (ca 4672–2450 cal yr BP; 85–45 cm) dochází k nárůstu hodnot Al, Si a Ti, což by mělo ukazovat na přísun alochtonního anorganického materiálu do jezera. Nárůst těchto hodnot může být způsoben i díky kompresi rozloženého organického sedimentu v důsledku působení kořenů, což vede k nahromadění těchto prvků.

V oblasti profilu 3 byla v první polovině Subboreálu přítomna mělká vodní plocha s rostlinami *Chara* sp., *Zannichellia palustris*, *Najas marina*, *Ceratophyllum submersum* (MMJT 16 °C, Aalbersberg & Litt 1998) a *Myriophyllum spicatum*. Na dně mělkého jezírka se ukládala tzv. slatinná gyttja, která je stále tvořena ve větší míře rozsivkami, což je i doloženo křivkou Si/Ti. Z litorálních rostlin zde rostl druh *Cladium mariscus*, který vyžaduje, aby spodní hladina vody neklesla 15 cm pod povrch substrátu a povrchová voda nestoupala dlouhodobě nad úroveň 40 cm (Conway 1942). V profilu 1 byl nalezen na počátku Subboreálu plod *Schoenoplectus tabernaemontani* (Žáčková, nepublikovaná data), který je diagnostickým druhem asociace *Schoenoplectetum tabernemontani* De Soó 1947, brakických rákosin se skřípincem tabernemontanovým (Chytrý et al. 2011).

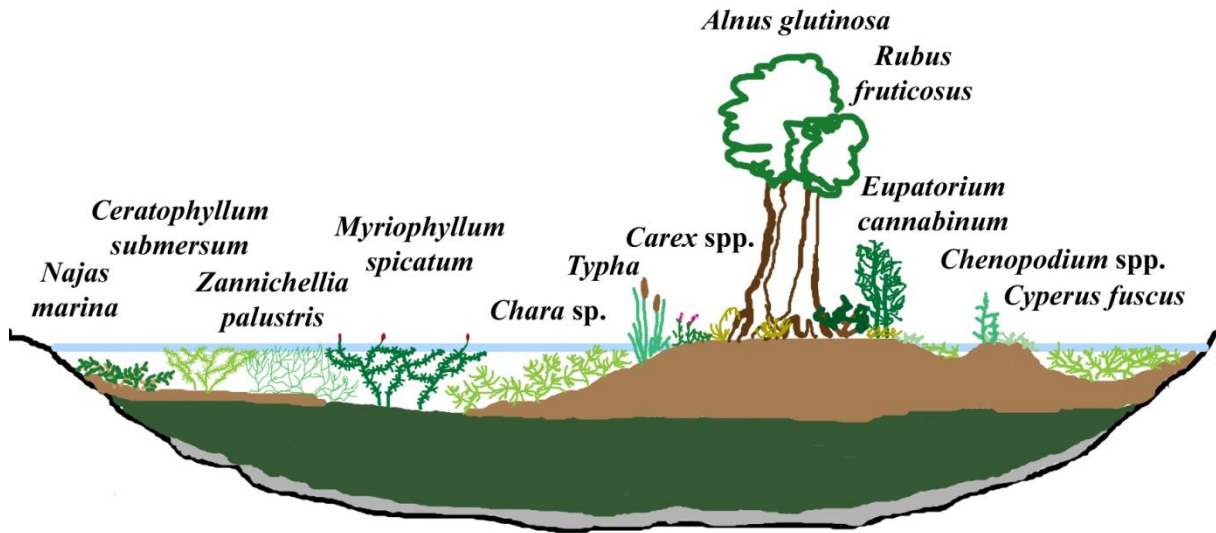
K přechodu od stále zamořeného slatiniště k periodicky vysychajícímu slatiništi dochází v oblasti profilu 3 v druhé polovině Subboreálu asi kolem 3 870 cal yr BP (135 cm),

kdy mizí veškeré makrozbytky ryb. LOI a S dosahují svých nejvyšších hodnot, stoupá také křivka Ca, zatímco litogenní prvky klesají na své minimum.

V druhé polovině Subboreálu (ca 3870–2450 cal yr BP; 135-92 cm) v mělké vodě mezi bažinnými rostlinami ještě nějaký čas přežívaly *Chara* sp. a *Zannichellia palustris*, které snášejí pokles vody až na několik centimetrů (Chytrý et al. 2011). Na lokalitě docházelo (a stále dochází) ke kolísání vodní hladiny, což bylo způsobeno velkým přísunem vody z malokarpatských potoků v jarním období po tání sněhu. Během léta voda postupně vysychala a vznikaly periodicky obnažovaná místa, která byla osídlována jednoletými druhy *Cyperus fuscus*, *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* agg. a *Persicaria lapathifolia*. *Chenopodium rubrum*, ale i další rostliny z třídy *Bidentetea tripartitae* jsou indikátory přítomnosti obnažených den (Wasylikowa & Walanus 2004, Chytrý et al. 2011). Zejména v druhé polovině subboreálu se v mělké vodě vytvořilo množství ostrůvků, kde prosperovaly porosty ostřic (*Carex diandra/paniculata*, *Carex acutiformis*, *Carex pseudocyperus*) s *Cladium mariscus* (MMJT 15,5 °C; Aalbersberg & Litt 1998) a začaly se již také uchycovat keře (*Sambucus nigra/racemosa*) a zřejmě i olše.

Jezero bylo velmi mělké (kolem 115 centimetrů) a všude přibližně stejně hluboké. Hlavním faktorem, který určoval, kdy se určité místo zazemní rychleji či pomaleji, bylo asi lokální druhové složení vodní vegetace. Je možné, že pokud ve vegetaci převládaly druhy produkující velké množství biomasy (např. *Trapa natans*, *Nymphaea alba*, oblast profilu 4), došlo k zazemnění dříve, než v ostatních částech jezera. Celá plocha jezera se tak stala členitou mozaikou různých porostů vázaných na různá stadia zazemňovacího procesu (Obr. 27). Společný výskyt *Zannichellia palustris*, *Najas marina*, *Ceratophyllum submersum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* indikuje na lokalitě přítomnost velkého množství živin, vyšších koncentrací solí a vyššího obsahu vápníku (Chytrý et al. 2011). Minimální průměrná červencová teplota dosahuje v tomto období 16 °C.

## 5000 cal. yr BP



Obr. 27: Rekonstrukce vegetace jezera z období Subboreálu v okolí zkoumaných profilů

### **Mladší holocén** (Subatlantik; 2450 cal yr BP–dnes)

V Subatlantiku došlo zřejmě k zazemnění celé plochy jezera a k vytvoření ostřicové slatiny či rákosiny, která byla postupně zarůstána olšemi, což ve výsledku vedlo ke vzniku olšového slatinného lesa, který je na lokalitě přítomen dodnes (Obr. 29). Vznik slatinné olšiny je často jednou ze sukcesních řad při zazemňování eutrofních jezer organickým materiálem v průběhu holocénu (Hannon & Gaillard 1997, Gaillard & Digerfeldt 1991, McVean 1956, Pokorný & Jankovská 2000).

Přirozená dynamika mokřadních olšin byla v minulosti mnohokrát diskutována a zkoumala se celá řada možných faktorů, ať už přirozených, nebo antropických, působící na ekosystém lesa. Pokorný et al. (2000) poukazovali na možnou autogenní cyklickou sukcesí mokřadních olšin definovanou takto:

- 1) Fáze nástupu- semenáčky olší se uchycují v ostřicové slatině, kde převládají světlomilné rostliny, probíhá akumulace slatiny
- 2) Fáze výstavby- porost olší se zapojuje, roste transpirace, klesá hladina podzemní vody, světlomilné rostliny ustupují, tvorba slatiny se zpomaluje
- 3) Fáze zralosti- dospělé stromy olší produkují hodně stínu, čímž znemožňují zmlazování semenáčků, dochází k rozkladu a mineralizaci slatiny, poklesu sedimentu a zaplavení vodou, na kořenech olší přežívají rostliny netolerující zaplavení

- 4) Fáze ústupu- olše se dožívají zhruba 100-150 let, poté odumírají a vyvracejí se, snižuje se transpirace, roste zamokření, vracejí se slatiništní druhy a obnovuje se akumulace slatiny

Ekosystém olšového lesa je však velmi křehký, protože je ovlivňován řadou vnějších vlivů: změnou vodního režimu (Douda 2009), požáry (McVean 1956), vichřicemi (Wolf et al. 2004), patogeny (Streito et al. 2002) a zejména lidskými zásahy, jako je jejich vysušování, mýcení a přeměna na louky, nebo využívání pro zásobu dřeva (viz kapitola Šúr na starších mapách a jeho novodobá historie). Autogenní sukcese probíhá asi jen v tom případě, když nepůsobí vnější vlivy, které přirozenou cyklickou sukcesí narušují.

Vrchních ca 100 cm sedimentu je značně dekomponovaných díky působení kořenů olší, které sahají přibližně 80 cm pod povrch (McVean 1953). Kořeny provzdušňují organický substrát a dochází k mineralizaci, takže se rozkládá i většina subfosilních zbytků organismů (Pokorný 2000, Barthelmes et al. 2006, Prager et al. 2012). Z toho důvodu se z období Subatlantiku zachovalo jen omezené množství makrozbytků, takže nelze přesně zrekonstruovat vývoj vegetace. V důsledku vývratu stromů také nemusí být zachován princip superpozice.

V oblasti profilu 3 se ze začátku Subatlantiku zachovaly makrozbytky *Carex diandra/paniculata* a dále *Typha angustifolia/latifolia*, která pokračuje kontinuálním výskytem až k povrchu profilu. K významné změně dochází ve světlejší vrstvě kolem 60 cm, kde je zachováno množství makrozbytků (Obr. 28). Světlé zabarvení sedimentu je způsobeno akumulací amorfního  $\text{SiO}_2$ , který se zde mohl vysrážet, nebo by se mohlo jednat o nahromadění rosivek (T. M. Grygar, ústní sdělení). V této vrstvě se nacházejí makrozbytky vodních rostlin (*Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Ceratophyllum submersum*, *Lemna trisulca*, *Hydrocharis morsus-ranae*), bažinných rostlin (*Typha angustifolia/latifolia* a *Schoenoplectus lacustris*), dále je zde akumulace efiipií perlooček a uhlíků. Akumulace uhlíků ukazuje na přítomnost lokálního požáru, jelikož se v oblasti profilu 1 a 4 v tomto období žádné uhlíky nenašly. Díky požáru zřejmě došlo k otevření korunového zápoje a expanzi světlomilných druhů. Je možné, že vyhořela část naakumulované slatiny (viz kapitola Šúr na starších mapách a jeho novodobá historie) a vytvořila se mělká sníženina zaplněná vodou, která zarostla množstvím vodních makrofyt.

Velmi zajímavý je nález schránek mořských dírkonožců (Foraminifera), které se kontinuálně vyskytují až k povrchu profilu, což zřejmě ukazuje na erozi třetihorních mořských sedimentů v okolí jezera. Přísun alochtonního materiálu potvrzují i narůstající křivky Al a Ti.



Obr. 28: Zobrazení světlé vrstvy u profilu 3 v hloubce kolem 60 cm (foto A. Potůčková)

V profilu 4 v hloubce 55 centimetrů se také nachází akumulace makrozbytků, která díky interpolaci časové osy však spadá do období Subboreálu. Je však možné, že došlo buď ke zpomalení akumulace sedimentu, nebo je před touto vrstvou hiát a tato vrstva, nacházející se ve stejné hloubce jako v profilu 3, je i stejně stará. V profilu 4 se kolem hloubky 55 centimetrů nacházejí makrozbytky *Alnus glutinosa*, *Urtica dioica*, *Lycopus europaeus* a *Daphnia* sp., indikující výskyt olšového lesa. LOI v této hloubce výrazně klesá z 66 % až k 40 %.

V Subatlantiku dochází k expanzi olšového lesa, lokálně se však vyskytují požáry, takže vznikají i otevřené plochy s množstvím vodních makrofyt, zejména z třídy *Lemnetea* a také rákosinami. Dochází rovněž k přísunu klastického materiálu, což indikuje přítomnost Foraminifer a stoupajících hodnot litogenních prvků od hloubky 60 cm v oblasti profilu 3. Minimální průměrná červencová teplota dosahuje v tomto období 16 °C.

K výsledkům rekonstrukce podmínek prostředí pomocí Ellenbergových indikačních hodnot z makrozbytkového záznamu se musí od počátku přistupovat kriticky. Fosilní záznam je často neúplný a v některých oblastech profilu obsahuje velmi malé množství makrozbytků, a právě v těchto místech můžou hodnoty velmi kolísat, jako např. v zóně 1 u profilu 3, nebo v zóně 6 u profilu 4. Kolísání hodnot v těchto místech může být způsobeno absencí či presencí jen jednoho druhu a rekonstrukce může být z toho důvodu velice zavádějící. Proto jsem se rozhodla rekonstruovat podmínky prostředí pro všechny období dohromady a dívala jsem se



jen na celkové rozpětí hodnot. Ellenbergovy indikační hodnoty celkově zobrazují prostředí v průběhu tisíciletí jako polostinné až plně osluněné, teplota odpovídá přechodným oblastem (nižší horský stupeň, speciální habitaty) až oblastem teplým (planární až kolinní stupeň), klima je suboceanické až kontinentálně nevyhraněné, vlhkost kolísá od vodních druhů po druhy vlhkých půd, reakce půdy je středně kyselá až zásaditá, stanoviště je středně chudé až bohaté na živiny a voda prokazuje známky zasolení.



Obr. 29: Interiér olšového lesa (foto A. Potůčková, 2013)

## 5.2 Lokální vegetace jezera

Odpověď na otázku:

- 3) Liší se zastoupení druhů mezi jednotlivými profily?

Srovnání druhového složení vegetace mezi profily může ukázat, jestli byla vodní vegetace v jezeře spíše mozaikovitá, nebo homogenní. Kvantitativní rekonstrukce minulé vegetace založená na makrozbytkových datech není bohužel možná, jelikož je zde několik faktorů, které komplikují vztah mezi makrozbytkovým záznamem a minulou vegetací (Dieffenbacher-Krall 2007). Těmi jsou:

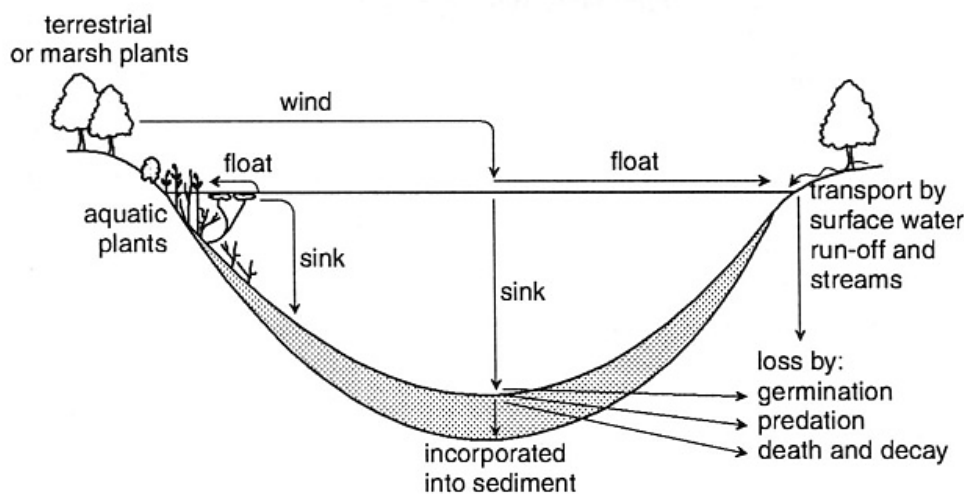
## 1) Produkce makrozbytků

- a) Produkce různého množství různých makrofosílií mateřskými rostlinami (semena, jehlice, větvičky, pupeny apod.)
- b) Různé reprodukční strategie rostlin (jednoletky- hodně semen, trvalky- méně semen)
- c) Různá produkce makrofosílií mezi roky (závisí na podmínkách prostředí)

## 2) Tafonomický proces

- a) Ztráta makrozbytků- dekompozicí, predací a klíčením semene
- b) Šíření makrozbytků- malá semena se více šíří (*Typha* spp., *Carex* spp.)
- c) Tvar pánve a podmínky prostředí (sklon okolních svahů, silný přítok apod.)
- d) Umístění profilu v pánvi (ve středu x při okrajích, jiné vegetační zóny)

Množství makrozbytků uložených v sedimentu tedy není přímým měřítkem pro množství mateřských jedinců žijících v minulosti na lokalitě.



Obr. 30: Schematický diagram zobrazující procesy ovlivňující uložení makrozbytků do sedimentu (Birks 2001)

Podle Zhao et al. (2006) makrozbytky výborně odrážejí přítomnost dominantních vodních rostlin ve vegetaci v okruhu 20 až 30 metrů. Výjimkou jsou oospory parožnatek (*Characeae*), které se šíří až do vzdálenosti 3 kilometrů od mateřských jedinců. Větší semena mají omezenou schopnost šíření (*Nuphar* spp., *Potamogeton* spp., *Menyanthes trifoliata*) a proto výborně korelují s lokálním rozmištěním mateřských jedinců v minulosti. To neplatí

pro semena *Nymphaea alba*, které se často rozpadají na menší části, které se pak šíří ve vodě na větší vzdálenosti (Koff & Vandel 2008).

	Profil 1	Profil 3	Profil 4
Subatlantik		dočasná tůň <i>Ceratophyllum submersum</i> <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	
Subboreál	zazemnění oblasti ~ 4 854 cal.yr BP (135 cm)	zazemnění oblasti ~ 3 870 cal. yr BP (135 cm)	
	Dominance <i>Zannichellia palustris</i> <i>Chara sp.</i>	Dominance <i>Zannichellia palustris</i> <i>Chara sp.</i>	
Atlantik	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Ceratophyllum submersum</i> <i>Trapa natans</i> <i>Nymphaea alba</i> <i>Najas marina</i> <i>Zannichellia palustris</i> <i>Potamogeton crispus</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Ceratophyllum sp.</i> <i>Trapa natans</i> <i>Najas marina</i> <i>Zannichellia palustris</i> <i>Potamogeton crispus</i> <i>Potamogeton cf. coloratus</i>	zazemnění oblasti ~ 6 385 cal. yr BP (135 cm) <i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Trapa natans</i> <i>Nymphaea alba</i> <i>Najas marina</i> <i>Potamogeton crispus</i>
Boreál	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Potamogeton filiformis</i> <i>Zannichellia palustris</i> <i>Potamogeton cf. coloratus</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Ranunculus</i> subgen. <i>Batrachium</i> <i>Ceratophyllum sp.</i> <i>Najas marina</i> <i>Zannichellia palustris</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Ranunculus</i> subgen. <i>Batrachium</i> <i>Potamogeton praelongus</i> <i>Potamogeton perfoliatus</i>
Preboreál			
Pozdní glaciál		<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>Potamogeton praelongus</i> <i>Ranunculus</i> subgen. <i>Batrachium</i> <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Chara</i>

Tab. 3: Srovnání lokální vegetace mezi profily, stratigrafie podle Mangerud et al. 1974

Z makrozbytkových společenstev z profilu 1, 3 a 4 lze vyčíst, že se druhové složení lokální vegetace vodních rostlin v jezeře mírně liší. U profilu 1 a 3 se již od začátku holocénu vyskytuje *Zannichellia palustris* a dále také *Ceratophyllum sp.*, z nichž se ani jeden taxon neobjevuje v profilu 4. Právě *Zannichellia palustris* a *Chara sp.* jsou důležitými taxony přítomnými v poslední fázi zazemňování u těchto dvou profilů.

Všechny profily mají společný počáteční výskyt *Trapa natans* a *Potamogeton crispus* v první polovině Atlantiku, což může ukazovat na expanzi teplomilné kotvice plovoucí v celém jezeře v důsledku klimatického zlepšení (Renssen et al. 2012). *Trapa natans* a *Nymphaea alba* se v makrozbytkovém záznamu kontinuálně vyskytují po celé období Atlantiku v profilu 4, čímž se liší od předchozích dvou profilů. Kontinuální výskyt těchto druhů produkujících velké množství biomasy způsobilo velmi pravděpodobně rychlé

zazemnění jezera v oblasti profilu 4. Oblast profilu 4 dosahuje zazemnění již kolem 6400 cal yr BP, zatímco v oblasti profilů 1 a 3 dochází k zazemnění přibližně mezi 3900–5000 cal yr BP (Tab. 3). Ačkoli se oblasti profilů zazemnilly v různých obdobích, u všech profilů dochází k přechodu od jezerního prostředí ke slatiništi kolem 135 cm. To zřejmě souvisí s výškou hladiny jezera, která asi dosahovala právě do této úrovně. Jezero by bylo v tom případě hluboké na začátku holocénu v oblasti těchto profilů cca 115 cm.

Profil 3 se liší od ostatních dvou profilů nálezy uhlíků v rozloženém slatinném sedimentu, což lze interpretovat jako výskyt lokálního požáru. Po požáru se v oblasti profilu 3 objevila mělká osvětlená efemérní tuň, která byla kolonizována množstvím vodních makrofyt.

### 5.3 Středoevropské relikty a jejich historická biogeografie v průběhu holocénu

Odpovědi na otázky:

- 4) Je na lokalitě doložitelný výskyt recentních vzácných a ohrožených, popř. vyhynulých druhů? Lze díky rešerši paleobotanických nálezů v rámci celé Evropy zjistit, proč tyto druhy dnes v ČR a na Slovensku ustupují?

Ohrožené druhy v ČR a na Slovensku, které byly v minulosti přítomné na lokalitě Šúr:

*Ceratophyllum submersum* (C1, EN)

*Cicuta virosa* (C2, VU)

*Cladium mariscus* (C1, CR)

*Eleocharis carniolica* (EN)

*Hydrocharis morsus-ranae* (C2)

*Najas marina* (C2, NT)

*Nymphaea alba* (C1, VU)

*Potamogeton filiformis* (vyhynulý)

*Potamogeton perfoliatus* (C2, NT)

*Potamogeton praelongus* (C1)

*Selaginella selaginoides* (C1)

*Trapa natans* (C1, VU)

*Urtica kioviensis* (A1, VU)

<b>ČR</b>	
<b>C1</b>	<b>Kriticky ohrožené taxony</b>
<b>C2</b>	<b>Silně ohrožené taxony</b>
<b>A1</b>	<b>Vyhynulé taxony</b>
<b>SK</b>	
<b>CR</b>	<b>Kriticky ohrožené taxony</b>
<b>EN</b>	<b>Ohrožené taxony</b>
<b>VU</b>	<b>Zranitelné taxony</b>
<b>NT</b>	<b>Potencionálně ohrožené taxony</b>

Podle Kubát et al. 2002 a Feráková et al. 2010

Jako relikty jsou označovány organismy, které měly dříve širší areál rozšíření a dnes přežívají na velmi omezeném území. Z našeho území jsou známe tzv. glaciální relikty, které se zachovaly ve vyšších partiích hor nad hranicí lesa, jako např. *Rubus chamaemorus* (ostružiník moruška) či *Salix lapponum* (vrba laponská).

Z paleobotanických záznamů lze vysledovat historickou biogeografii řady taxonů v průběhu posledního glaciálu a holocénu. Pozornost byla věnována rekonstrukci historické biogeografie recentních ohrožených středoevropských rostlin, ke kterým je dostatek fosilních záznamů (zvýrazněné v textu na předchozí straně). Existuje více důvodů, proč jsou dnes tyto rostliny ve střední Evropě ohrožené, což je diskutováno níže.

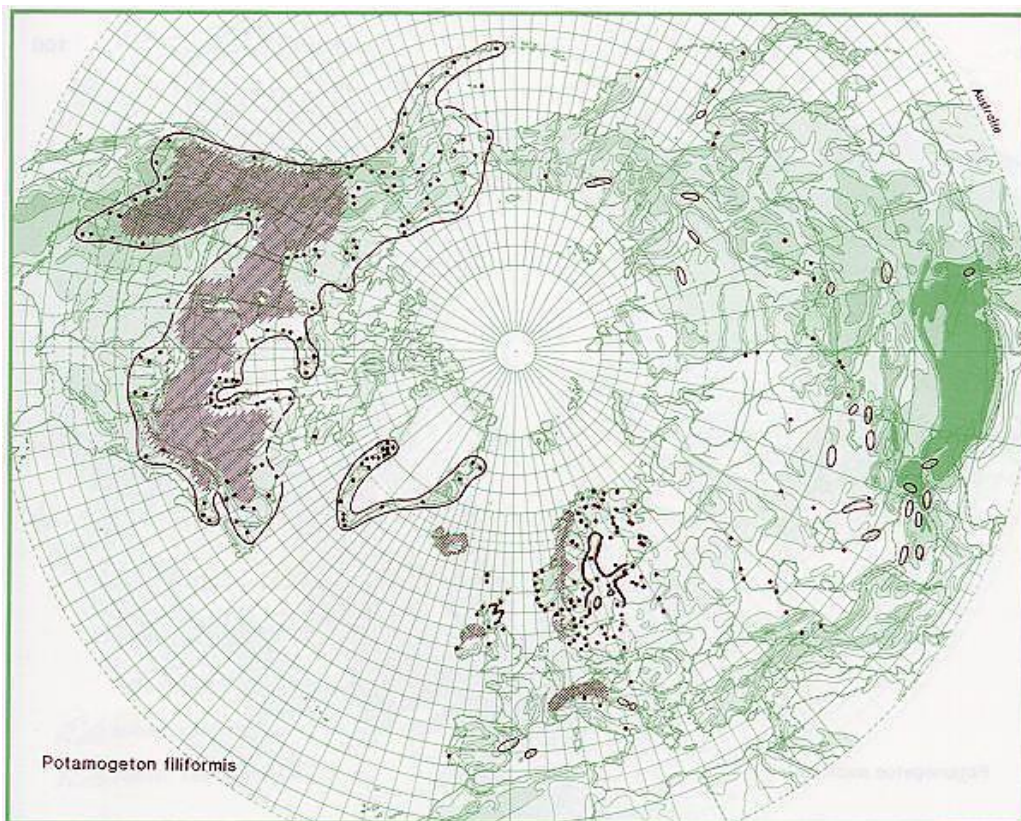
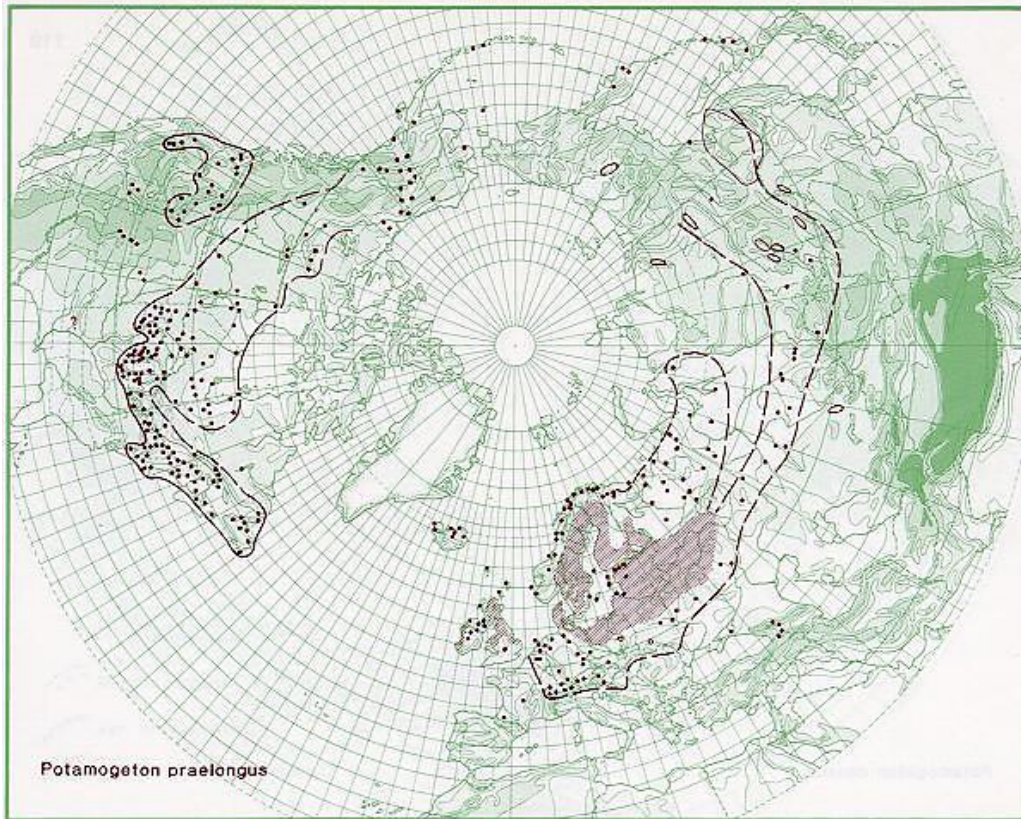
### 5.3.1 Pozdnoglaciální středoevropské relikty

*Potamogeton praelongus* Wulfen (rdest dlouholistý) + *Potamogeton filiformis* Pers. syn. *Stuckenia filiformis* (Pers.) Börner

*Potamogeton praelongus* a *Potamogeton filiformis* se dnes v Evropě vyskytují převážně na severu a ve střední a západní Evropě zejména ve vyšších nadmořských výškách (Obr. 31, 32).

Mnoho paleobotanických výzkumů však ukazuje, že tyto dvě rostliny byly v pozdním glaciálu a časném holocénu běžnými komponenty vodní vegetace stojatých a mírně tekoucích vod dokonce i v západoevropských a středoevropských nížinách. V pozdnoglaciálních vrstvách se velmi často nacházejí endokarpy těchto druhů pospolu (Žáčková 2008, Gałka & Sznel 2013, Mortensen et al. 2011, Turner 1968, Godwin & Tallantire 1951, Webb & Moore 1981).

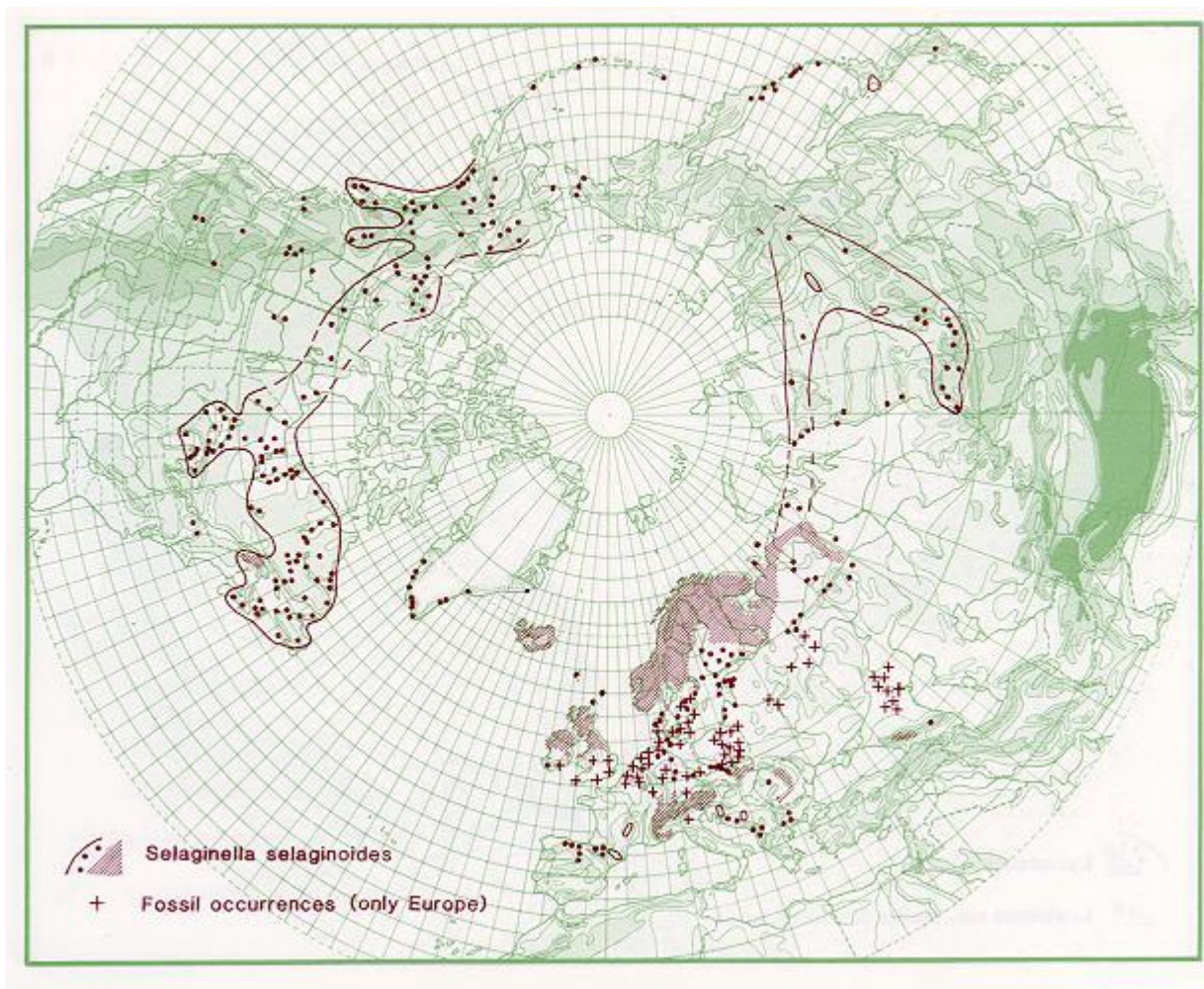
Během pozdního glaciálu měly jezera ve střední a západní Evropě chladnou, čistou vodu, anorganický bazický substrát dna bohatý na vápník a také celkově byly velmi dobré světelné podmínky (Iversen 1954). Přesně takovéto habitaty *P. praelongus* a *P. filiformis* preferují, což byl zřejmě hlavní důvod dřívějšího širšího rozšíření těchto druhů ve stř. a záp. Evropě v pozdním glaciálu. Dnes jsou tyto habitaty v Evropě na ústupu a tím pádem ubývají i druhy na ně vázané. Nejvíce zůstává takových lokalit na severu Evropy a ve vysokých pohořích. Například v Grónsku tvoří *P. filiformis* a zejména *P. praelongus* hlavní součást vodních luk na dně arktických jezer (Pedersen & Brodersen 2003).



Obr. 31 a 32: Mapa geografického rozšíření *Potamogeton praelongus* a *Potamogeton filiformis* (dole)

*Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. (vraneček brvitý)

Světломilná a vlhkomilná *Selaginella selaginoides* je v Evropě rozšířena převážně na severu kontinentu a dále např. v Alpách, Karpatech a Pyrenejích (Obr. 33). V Čechách roste v Krkonoších, na Králickém Sněžníku a Hrubém Jeseníku (Kubát et al. 2002).



Obr. 33: Geografické rozšíření *Selaginella selaginoides* (<http://linnaeus.nrm.se>, 2013)

Megaspory tohoto druhu se dobře zachovávají v paleobotanickém záznamu, proto lze zrekonstruovat dřívější areál rozšíření této drobné rostliny (Obr. P5). Z paleobotanického záznamu lze vyčíst, že jí vyhovovala zejména otevřená krajina pozdního glaciálu a polootevřená krajina začátku časného holocénu (Gałka & Sznal 2013, Mortensen et al. 2011, Turner 1968, Tobolski & Amman 2000, Rybníček & Rybníčková 1988, Jankovská 2006, Webb & Moore 1982, Jamrichová et al., submitted). Limitována je zřejmě hlavně světlem, stejně jako většina dalších glaciálních a pozdnoglaciálních rostlin. Iversen (1954) se domníval,

že ústup heliofytní pozdnoglaciální vegetace byl způsoben zejména expanzí lesa na začátku holocénu a následným zastíněním, nikoli změnou teploty. Pozdnoglaciální vegetace tak mohla přežívat jen na místech podmíněných půdními podmínkami, které nedovolily expanzi lesa, jako třeba na skalách, dunách apod. Velmi mnoho pozdnoglaciálních reliktních (např. *Helianthemum oelandicum*, *Gypsophila fastigiata*, *Artemisia rupestris*) se zachovalo na ostrovu Öland, kde tvrdé vápencové podloží a vysoká intenzita pastvy nedovolí expanzi lesa (Obr. P7). Bezlesí se také samozřejmě udržuje ve vyšších pohořích nad hranicí lesa (Obr. P6), kde má množství pozdnoglaciálních heliofytních vhodné podmínky pro růst (např. *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *Silene acaulis*).

### 5.3.2 Relikty časného a středního holocénu

*Trapa natans* L. (kotvice plovoucí)

*Trapa natans* je teplomilná rostlina, která u nás roste v nížinách a pahorkatinách (Kubát et al. 2002). Geografická distribuce je dnes omezena na střední, východní a jižní Evropu a dále se vyskytuje v Asii a zavlčena byla do Severní Ameriky, Austrálie a pravděpodobně do východní Afriky (Obr. 34). Dřívější areál rozšíření během holocénu byl však v Evropě mnohem širší než dnes. Jsou zde fosilní doklady, že *Trapa natans* se vyskytovala od časného holocénu do Subboreálu (asi 8500-2500 cal BP) ve Finsku (Korhola & Tikkanen 1997), během Atlantiku ve Skotsku (Harrison & Blackburn 1946) a Dánsku (Iversen 1973), od období Atlantiku do Subatlantiku ve Švédsku (Harrison & Digerfeldt 1993) a od Atlantiku do Subatlantiku v Anglii (Flenley et al. 1975, Schofield & Bunting 2005).

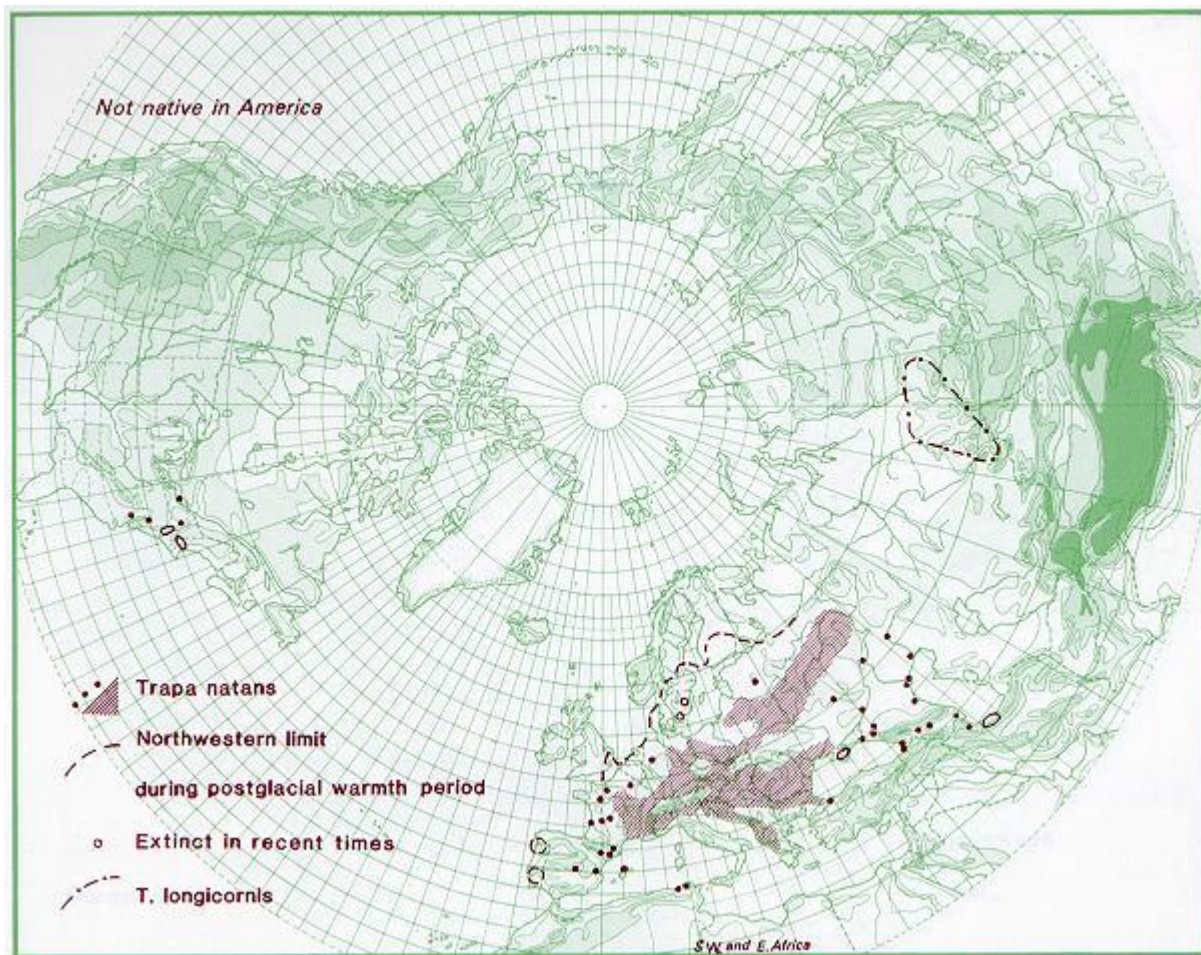
Dřívější představa extinkce tohoto druhu v těchto oblastech bylo na konci období Atlantiku v důsledku klimatického zhoršení (Iversen 1973), ale novější výzkumy stále častěji potvrzují, že zřejmě hlavním důvodem celkového úbytku *Trapa natans* je ztráta vhodných habitatů v důsledku zazemňování jezer organickým materiálem (Korhola & Tikkanen 1997, Harrison & Digerfeldt 1993, Miotk-Szpiganowicz & Galka 2009, Schofield & Bunting 2005). V Česku, Slovensku, Maďarsku, Německu, Polsku, Rusku a dalších zemích je dnes tento druh chráněný.

Například v Česku je dnes v nížinách pouze šest přirozených jezer a všechny jsou fluvialního původu. Další přirozená jezera zaplňovala dříve tektonické deprese, ale dnes jsou všechny zaplněny organickým materiálem (např. Vracov, Čejč, Kobylské jezero, Vacenovice, Vlkoš, Komořany, Velanská cesta; Břízová 2009, Jankovská & Pokorný 2013, Bešta et al.



2009, Pokorný 2000). Na začátku 12. století začal velký rozvoj rybníkářství a od té doby bylo založeno na tisíc rybníků. Přibližný počet rybníků je 21 000, z nich jsou některé opravdu obrovské (např. Medard- 5 km<sup>2</sup>).

Zdá se, že hlavním činitelem úbytku kotvice (a zřejmě i dalších vodních rostlin) v průběhu středního a mladšího holocénu je přirozený proces zazemňování jezer. Působení člověka při tvorbě nových habitatů (rybníky, zatopené lomy a jámy po těžbě apod.) je důležitým aspektem, který jim v měnící se krajině dovoluje přežít.

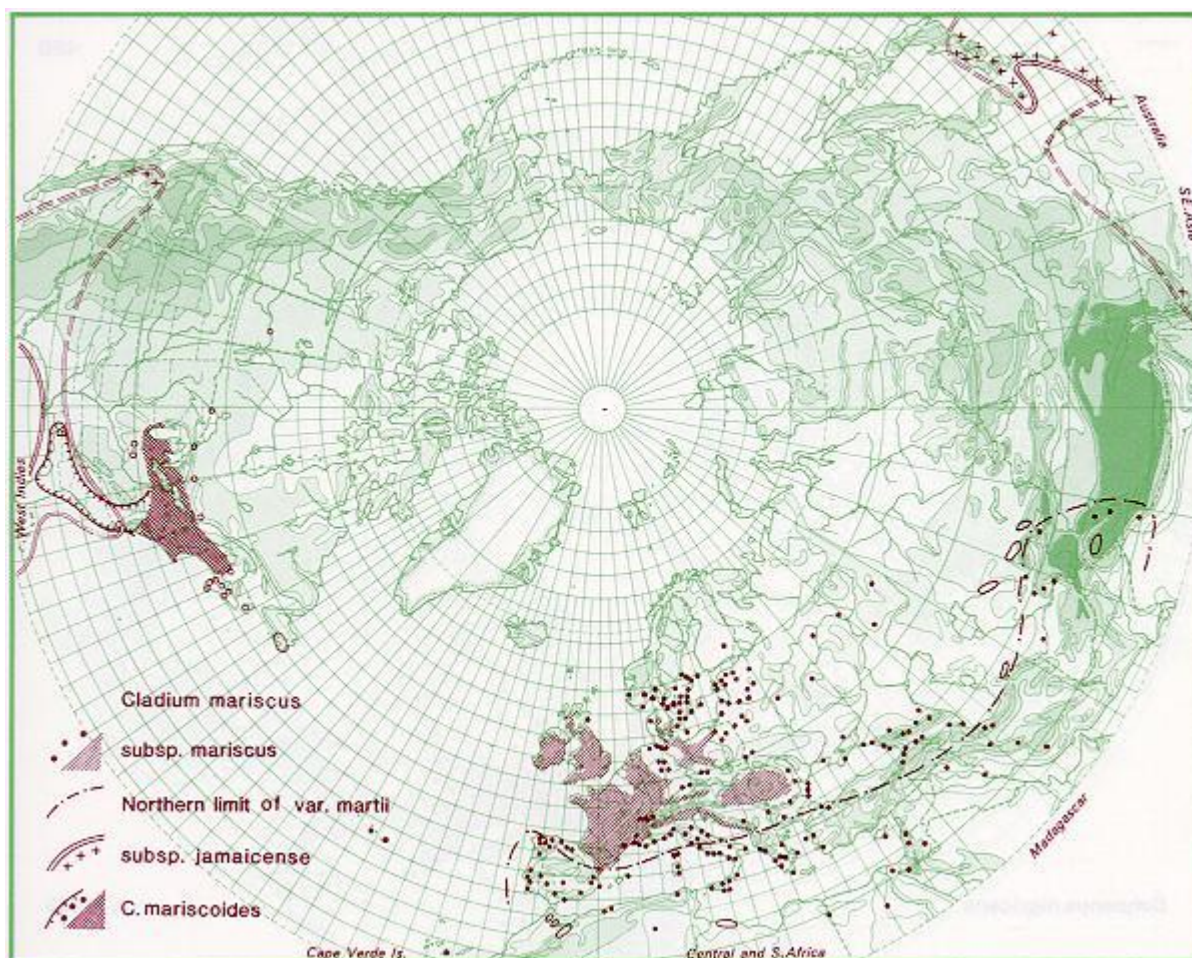


Obr. 34: Geografická distribuce *Trapa natans* (<http://linnaeus.nrm.se>, 2013)

### *Cladium mariscus* (L.) Pohl (mařice pilovitá)

Těžiště výskytu *Cladium mariscus* je v západní Evropě (Obr. 35). Mařice pilovitá je světlomilná a teplomilná rostlina (MMJT 15,5 °C; Aalbersberg & Litt 1998), která vyžaduje trvalé zamokření, spodní hladina vody nesmí klesnout 15 cm pod povrch substrátu

a povrchová voda nesmí být dlouhodobě nad úrovní 40 cm, jinak dochází k odumírání (Conway 1942). Vyskytuje se na slatinných loukách, při březích jezer, rybníků a upřednostňuje substrát bohatý na organiku, zejména rašelinu a slatinnou rašelinu (Streeter et al. 2009, Conway 1942). Gałka & Tobolski (2012) uvádí, že roste převážně na prameništích s vodou bohatou na vápník, ale roste i na nevápnitých substrátech jako je gyttja a rašelina, ale i na píscích.



Obr. 35: Geografické rozšíření *Cladium mariscus* (<http://linnaeus.nrm.se>, 2013)

Plody mařice pilovité dokáží plavat po vodě a snadno se zachovávají v sedimentu, proto lze vysledovat dlouhodobé změny v rozšíření této rostliny. V ČR i na Slovensku patří ke kriticky ohroženým druhům a vzácným druhem je i v Polsku, Lotyšsku, Estonsku, Litvě, Rusku a v dalších státech. Ve střední Evropě je *Cladium mariscus* považována jako relikv z dřívějších období holocénu. Ve fosilním záznamu se objevuje již v období Böllingu (Petr

2005) a dále od Preboreálu (Brande 2008, Hájková 2013, Clapham & Clapham 1939) až po dnešek.

V průběhu bádání bylo postulováno několik hypotéz, proč tento druh v průběhu holocénu ubývá. Podle Brande (2008) by měla frekvence fosilních nálezů po teplém a vlhkém období Atlantiku klesat z důvodu klimatického zhoršení. Salmina (2004) je však toho názoru, že je to způsobeno spíše zazemňováním jezer a vývojem rašelinišť. Během Atlantiku docházelo k masivnímu hromadění organického materiálu a postupnému snižování hladiny jezer, což mělo za následek expanzi litorální vegetace a zároveň i mařice pilovité. Ve většině prací se fosilie mařice nachází společně s makrozbytky vodních makrofyt a to hlavně na přechodu od otevřené vodní plochy k litorální vegetaci (tato práce, Brande 2008, Praeger 1934 in Conway 1942, Godwin & Mitchel 1938, Bernardová 2009, Gałka & Tobolski 2012). Zejména během Subboreálu a Subatlantiku docházelo u jezer k jejich zazemnění a k přechodu na rašeliniště (oligotrofní stanoviště), slatinné louky či posléze na olšiny (eutrofní stanoviště) a to mělo nejspíš nejdůležitější vliv na ústup mařice, která vyžaduje trvalé zaplavení vodou a nesnáší zastínění. Gałka & Tobolski (2012) však ústup mařice interpretují jako důsledek oligotrofizace stanovišť a mizení lokalit bohatých na uhličitán vápenatý. Pokorný (2000) také poukazuje na vliv postupné acidifikace během holocénu. *Cladium mariscus* však roste i na lokalitách, chudých na vápník a na lokalitách s nižším pH (Brande 2008, Streeter et al. 2009, Gałka & Tobolski 2012, Conway 1942), takže to zřejmě nebude hlavní příčina úbytku této rostliny. Pokorný et al. (2010) také zmiňují antropický vliv na odvodňování podmáčených luk a následnou transformaci na pole či louky, což lze brát v potaz jen v několika posledních staletích.

## 6 Závěr

Dlouhodobá sukcese lokální vegetace zaniklého jezera Šúr vypovídá jak o rapidní změně ekosystému na pomezí pozdní glaciál/holocén, tak o postupném vývoji jezerní vegetace v důsledku snižování hladiny během holocénu, které končí zazemněním jezera, vznikem slatiny a posléze olšového lesa.

Z glaciálu se zachovalo minimum makrozbytků, z čehož nelze vyvozovat přímé závěry o minulých přírodních podmínkách.

Z pozdního glaciálu se zachovala řada makrozbytků (*Potamogeton filiformis*, *P. praelongus*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Chara* sp., *Myriophyllum spicatum*), které se nalézají velmi často v pozdnoglaciálních vrstvách po celé Evropě. Z jejich společného výskytu můžeme vyčíst, že voda v jezeře byla vápnatá, zasolená, meso- až eutrofní, ale přitom čistá a průhledná a že substrát dna byl písčité či jílovitý. Minimální průměrné červencové teploty se pohybovaly kolem 12, 5 °C.

Na začátku holocénu začínají expandovat náročnější druhy (*Zannichellia palustris*, *Ceratophyllum* sp.), které vyžadují vyšší teploty a organický substrát dna, ale stále osidlují vody meso- až eutrofní, zasolené a bohaté na vápník. Substrát v okolí jezera ještě nebyl zcela stabilizován, proto stále docházelo k erozi a splachům do jezera. Existenci otevřených osluněných ploch indikuje nález heliofilní *Selaginella selaginoides*. Minimální průměrné červencové teploty dosáhly 15 °C.

Na začátku středního holocénu, v období Atlantiku byla dominantní složkou jezera *Trapa natans* a dále *Myriophyllum spicatum*, *Najas marina*, *Potamogeton crispus* apod. Voda v jezeře byla eutrofní a zasolená a sediment byl bez příměsi anorganického materiálu, což ukazuje na stabilizaci substrátu v okolí jezera kořeny rostlin. Na konci Atlantiku dochází k postupnému zazemňování jezera a expanzi litorálních rostlin. Minimální průměrné červencové teploty během Atlantiku dosahují nejvyšších hodnot 18 °C.

Období Subboreálu je ve znamení mozaikovitého zazemňování jezera, kdy se v některých částech jezera ještě vyskytovaly mělké prohlubeniny s *Najas marina*, *Ceratophyllum submersum*, *Zannichellia palustris* a *Chara* sp., jinde se už vyskytovaly ostrůvky s bažinnou vegetací (*Carex pseudocyperus*, *Solanum dulcamara*, *Cladium mariscus*, *Lycopus europaeus/exaltatus*, *Eleocharis carniolica*, *Eupatorium cannabinum*) a dřevinami (*Alnus glutinosa*, *Rubus fruticosus* agg., *Sambucus nigra/racemosa*). Výskyt jednoletých

druhů *Chenopodium glaucum/rubrum*, *Chenopodium album* agg., *Persicaria lapathifolia* a *Cyperus fuscus* indikují obnažování substrátu v důsledku kolísání hladiny. Výskyt všech těchto druhů ukazuje na živinami bohatší zasolené stanoviště. Minimální průměrná červencová teplota dosahuje v tomto období 16 °C.

V Subatlantiku došlo k úplnému zazemnění jezera a vzniku slatiniště, které bylo kolonizováno olšemi. V důsledku cyklické sukcese, či disturbancemi olšového lesa docházelo k otevírání korunového zápoje a přežívání některých světlomilných vodních a litorálních druhů. V důsledku působení kořenů olší je sediment značně dekomponovaný, proto nelze blíže rekonstruovat detailnější vývoj vegetace v tomto období. Minimální průměrná červencová teplota dosahovala v Subboreálu 16 °C.

Díky rekonstrukci historické biogeografie založené na paleobotanických datech lze říci, že příčina ústupu *Potamogeton filiformis*, *P. praelongus*, *Selaginella selaginoides*, *Trapa natans* a *Cladium mariscus* v ČR, na Slovensku a potažmo v celé střední Evropě je způsobena především úbytkem jejich přirozených biotopů v průběhu holocénu.

## Seznam použité literatury

- Aalbersberg, G., & Litt, T. (1998). Multiproxy climate reconstructions for the Eemian and Early Weichselian. *Journal of Quaternary Science*, 13(5), 367-390.
- Aarnes, I., Kühl, N., & Birks, H. H. (2012). Quantitative climate reconstruction from late-glacial and early Holocene plant macrofossils in western Norway using the probability density function approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 170, 27-39.
- Barthelmes, A., Prager, A., & Joosten, H. (2006). Palaeoecological analysis of *Alnus* wood peats with special attention to non-pollen palynomorphs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(1), 33-51.
- Bennett, K. (1996). Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist*, 132, 155-170.
- Berggren, G. (1969). Atlas of Seeds and Small Fruits of Northwest-European Plant Species (Sweden, Norway, Denmark, East Fennoscandia and Iceland) with Morphological Descriptions. Swedish National Science Research Council, Stockholm.
- Bernardová, A. (2009). Paleoekologická studie prameniště v centru starosídlní oblasti. Diplomová práce. Depon in: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Bešta, T., Šafránková, J., Pouzar, M., Novák, J., & Nováková, K. (2009). Late Pleistocene–early Holocene transition recorded in the sediments of a former shallow lake in the Czech Republic. *Hydrobiologia*, 631(1), 107-120.
- Birks H. H. (1980). Plant macrofossils in Quaternary lake sediments. *Ergebnisse der Limnologie*, 15, p. 60.
- Birks, H. H. (2000). Aquatic macrophyte vegetation development in Kråkenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early-Holocene. *Journal of Paleolimnology*, 23(1), 7-19.
- Birks, H. H. (2001). Plant macrofossils. In Tracking environmental change using lake sediments. Smol, J. P., Last, W. M., & Birks, H. J. B. (eds.). Springer, Netherlands, 49-74.
- Birks, H. H., & Ammann, B. (2000). Two terrestrial records of rapid climatic change during the glacial–Holocene transition (14,000–9,000 calendar years BP) from Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(4), 1390-1394.
- Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2000). Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of biogeography*, 27(1), 31-35.
- Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2006). Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4), 235-251.
- Birks, H. H., Battarbee, R. W., & Birks, H. J. B. (2000). The development of the aquatic ecosystem at Kråkenes Lake, western Norway, during the late glacial and early Holocene—a synthesis. *Journal of Paleolimnology*, 23(1), 91-114.

- Bitušík, P., Kubovčík, V., Štefková, E., Appleby, P. G., & Svitok, M. (2009). Subfossil diatoms and chironomids along an altitudinal gradient in the High Tatra Mountain lakes: a multi-proxy record of past environmental trends. *Hydrobiologia*, 631(1), 65-85.
- Björck, S., & Wohlfarth, B. (2001). <sup>14</sup>C chronostratigraphic techniques in paleolimnology. In Tracking environmental change using lake sediments. Smol, J. P., Last, W. M., & Birks, H. J. B. (eds.). Springer, Netherlands, 205-245.
- Blaauw, M. (2010). Methods and code for “classical” age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, 5(5), 512-518.
- Blockley, S. P., Lane, C. S., Hardiman, M., Rasmussen, S. O., Seierstad, I. K., Steffensen, J. P., & Bronk Ramsey, C. (2012). Synchronisation of palaeoenvironmental records over the last 60,000 years, and an extended INTIMATE event stratigraphy to 48,000 b2k. *Quaternary Science Reviews*, 36, 2-10.
- Bojňanský, V. & Fargašová, A. 2007: Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora. The Carpathian Mountains Region. Springer, Dordrecht. 1046 p.
- Bos, J. A., Bohncke, S. J., Kasse, C., & Vandenberghe, J. (2001). Vegetation and climate during the Weichselian Early Glacial and Pleniglacial in the Niederlausitz, eastern Germany—macrofossil and pollen evidence. *Journal of Quaternary Science*, 16(3), 269-289.
- Brande, A. (2008). Holocene Palaeoecology of *Cladium mariscus* (L.) Pohl in the Spree-Havel region of Berlin and Brandenburg (Germany). *Studia limnologica et telmatologica*, 2, 43-46.
- Brinkkemper, O., van Geel, B., & Wieggers, J. (1987). Palaeoecological study of a Middle-Pleniglacial deposit from Tilligte, the Netherlands. *Review of palaeobotany and palynology*, 51(4), 235-269.
- Břízová, E. (2009). Quaternary environmental history of the Čejčské Lake (S. Moravia, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 84(4), 637-652.
- Buczkó, K., Magyari, E. K., Bitušík, P., & Wacnik, A. (2009). Review of dated Late Quaternary palaeolimnological records in the Carpathian Region, east-central Europe. *Hydrobiologia*, 631(1), 3-28.
- Burrows, C. J. (1974). Plant macrofossils from Late-Devensian deposits at Nant Ffrancon, Caernarvonshire. *New phytologist*, 73(5), 1003-1033.
- Cappers, R. T. J., Bekker, R. M. & Jans, J. E. A. 2006. Digitale Zadenatlas van Nederland. Groningen Archaeological Studies, Vol. 4. Barkhuis Publishing & Groningen University Library.
- Chytrý, M. (ed.) (2011). Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace. Academia, Praha.
- Clapham, A. R., & Clapham, B. N. (1939). The valley fen at Cothill, Berkshire data for the study of post-glacial history. II. *New Phytologist*, 38(2), 167-174.

- Conway, V. M. (1942). *Cladium mariscus*. *The Journal of Ecology*, 30(1), 211-216.
- Černohous, F., & Husák, Š. (1986). Macrophyte vegetation of eastern and north-eastern Bohemia. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 21(2), 113-161.
- Deevey Jr, E. S., Gross, M. S., Hutchinson, G. E., & Kraybill, H. L. (1954). The natural C14 contents of materials from hard-water lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 40(5), 285.
- Dieffenbacher-Krall, A. C. (2007). Surface samples, taphonomy, representation. In: *Encyclopedia of quaternary science*. Elias, S., & Mock, C. (eds.). Elsevier, Oxford, p. 2367-2374.
- Douda, J., Čejková, A., Douda, K., & Kochánková, J. (2009). Development of alder carr after the abandonment of wet grasslands during the last 70 years. *Annals of forest science*, 66(7), 1-13.
- Dudová, L., Hájková, P., Buchtová, H., & Opravilová, V. (2013). Formation, succession and landscape history of Central-European summit raised bogs: A multiproxy study from the Hrubý Jeseník Mountains. *The Holocene*, 23(2), 230-242.
- Fajer, M., Waga, J. M., Rzetala, M., Szymczyk, A., Nita, M., Machowski, R., & Ruman, M. (2012). The Late Vistulian and Holocene evolution of Jezioro Lake: a record of environmental change in southern Poland found in deposits and landforms. *Journal of Paleolimnology*, 48(4), 651-667.
- Feráková, V., Maglocký, Š., & Marhold, K. (2001). Červený zoznam paprad'orastov a semenných rastlín Slovenska. Ochr. Prír.(Banská Bystrica).
- Flenley, J. R., Maloney, B. K., Ford, D., & Hallam, G. (1975). *Trapa natans* in the British Flandrian. *Nature*, 257(5521), 39-41.
- Füry, D. (2010). Vegetačné pomery PR Šúr. In: *Príroda rezervácie Šúr*. Majzlan, O., & Vidlička, L. (ed.). Ústav zoológie SAV, Bratislava, p. 15-22.
- Gaillard, M. J. (1985). Postglacial palaeoclimatic changes in Scandinavia and central Europe: a tentative correlation based on studies of lake level fluctuations. *Ecologia mediterranea*, 11(1), 159-175.
- Gaillard, M. J., & Digerfeldt, G. (1991). Palaeohydrological studies and their contribution to palaeoecological and palaeoclimatic reconstructions. *Ecological Bulletins*, 275-282.
- Gałka, M., & Sznal, M. (2013). Late Glacial and Early Holocene development of lakes in northeastern Poland in view of plant macrofossil analyses. *Quaternary International*, 292, 124-135.
- Gałka, M., & Tobolski, K. (2012). Palaeoecological studies on the decline of *Cladium mariscus* (Cyperaceae) in NE Poland. *Annales Botanici Fennici*, 49(5), 305-318. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.



- Gałka, M., Tobolski, K., & Bubak, I. (2014). Late Glacial and Early Holocene lake level fluctuations in NE Poland tracked by macro-fossil, pollen and diatom records. *Quaternary International*.
- Gałka, M., Tobolski, K., Zawisza, E., & Goslar, T. (2013). Postglacial history of vegetation, human activity and lake-level changes at Jezioro Linówek in northeast Poland, based on multi-proxy data. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23(2), 123-152.
- Godwin, H., & Mitchell, G. F. (1938). Stratigraphy and development of two raised bogs near Tregaron, Cardiganshire. *New Phytologist*, 37(5), 425-454.
- Godwin, H., & Tallantire, P. A. (1951). Studies in the post-glacial history of British vegetation. *The Journal of Ecology*, 39(2), 285-307.
- Grimm, E. C. (2011). TILIA 1.7. 16. Illinois state museum, Springfield.
- Grygar, T., Světlík, I., Lisá, L., Koptíková, L., Bajer, A., Wray, D. S., & Smetana, M. (2010). Geochemical tools for the stratigraphic correlation of floodplain deposits of the Morava River in Strážnické Pomoraví, Czech Republic from the last millennium. *Catena*, 80(2), 106-121.
- Hájková, P., Grootjans, A., Lamentowicz, M., Rybníčková, E., Madaras, M., Opravilová, V., & Wolejko, L. (2012). How a *Sphagnum fuscum*-dominated bog changed into a calcareous fen: the unique Holocene history of a Slovak spring-fed mire. *Journal of Quaternary Science*, 27(3), 233-243.
- Hájková, P., Jamrichová, E., Horsák, M., & Hájek, M. (2013). Holocene history of a *Cladium mariscus*-dominated calcareous fen in Slovakia: vegetation stability and landscape development. *Preslia* 85, 289-315.
- Hannon, G. E., & Gaillard, M. J. (1997). The plant-macrofossil record of past lake-level changes. *Journal of Paleolimnology*, 18(1), 15-28.
- Harrison, J. H., & Blackburn, K. B. (1946). The occurrence of a nut of *Trapa natans* L. in the Outer Hebrides, with some account of the peat bogs adjoining the loch in which the discovery was made. *New Phytologist*, 45(1), 124-131.
- Harrison, S. P., & Digerfeldt, G. (1993). European lakes as palaeohydrological and palaeoclimatic indicators. *Quaternary Science Reviews*, 12(4), 233-248.
- Heiri, O., Lotter, A. F., & Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 25(1), 101-110.
- Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 87-112.
- Hulme, P. D., & Durno, S. E. (1980). A contribution to the phytogeography of Shetland. *New Phytologist*, 84(1), 165-169.

- Isarin, R. F., & Bohncke, S. J. (1999). Mean July temperatures during the Younger Dryas in northwestern and central Europe as inferred from climate indicator plant species. *Quaternary Research*, 51(2), 158-173.
- Iversen, J. (1954). The late-glacial flora of Denmark and its relation to climate and soil. Geol. Survey of Denmark, II Series, (80).
- Iversen, J. (1973). The development of Denmark's nature since the last glacial. Danmarks Geologiske Undersøgelse, V. Series 7-C, 126 p.
- Jankovská, V. (2006). Late Glacial and Holocene history of Plešné Lake and its surrounding landscape based on pollen and palaeoecological analyses. *Biologia*, 61(20), 371-385.
- Jankovská, V. Chromý, P., & Niznianská, M. (2002). Šafárka—first palaeobotanical data of the character of Last Glacial vegetation and landscape in the West Carpathians (Slovakia). *Acta Palaeobot.*, 42(1), 39-50.
- Jankovská, V., & Pokorný, P. (2013). Reevaluation of the palaeoenvironmental record of the former Komřanské jezero lake: late-glacial and Holocene palaeolimnology and vegetation development in north-western Bohemia, Czech Republic. *Preslia*, 85(3), 265-287.
- Juggins, S. (2003). C2 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle, Newcastle upon Tyne, UK.
- Katz, N. J., Katz, S. V. & Skobeeva, E. I. 1977. Atlas of Plant Remains in Peat. Nedra, Moscow.
- Kinzler O. (1936): Pollenanalytische Untersuchung von Mooren des westlichen pannonischen Beckens, Beihefte Botanische Centralblatt, 54, 515-546.
- Klein, B. (2008). Sídla na Slovensku obývané nemeckým obyvateľstvom na vojenských mapách v druhej polovici 18. storočia. Slovenské Národné Múzeum, Múzeum Kultúry Karpatských Nemcov, Bratislava, p. 211.\*
- Koff, T., & Vandiel, E. (2008). Spatial distribution of macrofossil assemblages in surface sediments of two small lakes in Estonia. *Estonian Journal of Ecology*, 57(1), 5-20.
- Kolstrup, E. (1979). Herbs as July temperature indicators for parts of the pleniglacial and late-glacial in the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw*, 58(3), 377-380.
- Korhola, A. A., & Tikkanen, M. J. (1997). Evidence for a more recent occurrence of water chestnut (*Trapa natans* L.) in Finland and its palaeoenvironmental implications. *The Holocene*, 7(1), 39-44.
- Korponai, J., Braun, M., Buczkó, K., Gyulai, I., Forró, L., Nédli, J., & Papp, I. (2010). Transition from shallow lake to a wetland: a multi-proxy case study in Zalavári Pond, Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia*, 641(1), 225-244.
- Kovačiková, L. (2014). Šúr 1 a 3. Závěrečná zpráva k projektu GAUK č. 309011 (2011-2013).

- Kowalewski, G., Żurek, S., Schubert, T., & Karcz, G. (2009). Initial development of floating mat in Małe Łowne Lake (N Poland). *Limnological Review*, 9, 175-187.
- Krippel, E. (1963). Postglaziale Entwicklung der Vegetation des nördlichen Teils der Donauebene. *Biológia*, 18, 730-741.
- Krippel, E. (1986). Postglaciálny vývoj vegetácie Slovenska. Vydavateľstvo SAV, Bratislava.
- Kubát, K., & Hroudá, L. Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J.(eds.)(2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.
- Kubovčík, V., & Bitušík, P. (2006). Subfossil chironomids (Diptera, Chironomidae) in three Tatra Mountain lakes (Slovakia) on an acidification gradient. *Biologia*, 61(18), 213-220.
- Kufel, L., & Kufel, I. (2002). Chara beds acting as nutrient sinks in shallow lakes—a review. *Aquatic Botany*, 72(3), 249-260.
- Lambert-Servien, E., Clemenceau, G., Gabory, O., Douillard, E., & Hauray, J. (2006). Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France. *Hydrobiologia*, 570(1), 107-115.
- Lukniš, M. (1977). Geografia krajiny Jura pri Bratislave. Univerzita Komenského, Bratislava, 212 p.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., & De Beaulieu, J. L. (2006). A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171(1), 199-221.
- Majzlan, O., & Vidlička, L. (2010). In: Příroda rezervácie Šúr. Majzlan, O., & Vidlička, L. (ed.). Ústav zoológie SAV, Bratislava, p. 9-14.
- Mangerud, J., Andersen, S. T., Berglund, B. E., & Donner, J. J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3(3), 109-126.
- Marciniak, B. (1979). Dominant diatoms from Late Glacial and Holocene lacustrine sediments in northern Poland. *Nova Hedwigia*, Beih, 64, 411-426.
- McVean, D. N. (1953). *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn. *The Journal of Ecology*, 41(2), 447-466.
- McVean, D. N. (1956). Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn: V. notes on some British alder populations. *The Journal of Ecology*, 44(2), 321-330.
- Medzihradszky, Z. (2005). Holocene vegetation history and human activity in the Kis-Balaton area, Western Hungary. *Studia Botanica Hungarica*, 36, 77-100.
- Miotk-Szpiganowicz, G., & Gałka, M. (2009). A new site of Holocene fossil *Trapa natans* L. at the Kaszuby Lakland (Poland). *Limnological Review*, 9(4), 165-173.
- Mortensen, M. F., Birks, H. H., Christensen, C., Holm, J., Noe-Nygaard, N., Odgaard, B. V., & Rasmussen, K. L. (2011). Lateglacial vegetation development in Denmark—new evidence

based on macrofossils and pollen from Slotseng, a small-scale site in southern Jutland. *Quaternary Science Reviews*, 30(19), 2534-2550.

Mossberg, B., & Stenberg, L. (2012). Gyldendals store nordiske Flora. Gyldendal, Oslo.

Novacký, J. M. (1942). Šúr při svätom Jure (geobotanická črta). Zvláštní otisk VII. Výročnej zprávy Štátného slk. cvič. gymnázia v Bratislavě za školský rok 1941-1942, p. 1-12.\*

Nývlt, D., Engel, Z., & Tyráček, J. (2011). Pleistocene glaciations of Czechia. *Developments in quaternary sciences*, 15, 37-46.

Odgaard, B. V., & Rasmussen, P. (2001). The occurrence of egg-cocoons of the leech *Piscicola geometra* (L.) in recent lake sediments and their relationship with remains of submerged macrophytes. *Archiv für Hydrobiologie*, 152(4), 671-686.

Otsuki, A., & Wetzel, R. G. (1972). Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 763-767.\*

Pedersen, O., & Brodersen, K. P. (2003). The Spectacular Underwater Landscapes of Arctic Lakes. *Aquatic Gardener*, 16, 20-27.

Petr, L. (2005). Vývoj vegetace pozdního glaciálu a raného holocénu v centrální části České kotliny. Diplomová práce. Depon in: Univerzita Karlova v Praze.

Petr, L., Žáčková, P., Grygar, T. M., Pišková, A., Křížek, M., & Treml, V. (2013). Šúr, a former late-glacial and Holocene lake at the westernmost margin of the Carpathians. *Preslia*, 85, 239-263.

Pišút, P., Břízová, E., Čejka, T., & Pipík, R. (2010). Paleofloristic and paleofaunistic analysis of Dudváh River oxbow and implication for Late Holocene paleoenvironmental development of the Žitný ostrov Island (SW Slovakia). *Geologica Carpathica*, 61(6), 513-533.

Pišút, P., Timár, G., & Vidlička, L. (2010). Šúrsky les a Panonský háj na starších mapách. In: *Príroda rezervácie Šúr*. Majzlan, O., & Vidlička, L. (ed.). Ústav zoológie SAV, Bratislava, p. 23-49.

Pokorný, P. (2000). Palaeoecology of a former lake Švarcenberk and the development of the surrounding landscape during the late-glacial and the Holocene. Disertační práce. Depon in: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Pokorný, P. (2002). A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International*, 91(1), 101-122.

Pokorný, P., & Jankovská, V. (2000). Long-term vegetation dynamics and the infilling process of a former lake (Švarcenberk, Czech Republic). *Folia Geobotanica*, 35(4), 433-457.

Pokorný, P., Sádlo, J., & Bernardová, A. (2010). Holocene history of *Cladium mariscus* (L.) Pohl in the Czech Republic. Implications for species population dynamics and palaeoecology. *Acta Palaeobotanica*, 50(1), 65-76.

- Pouličková, A., Hájek, M., & Rybníček, K. (2005). Ecology and palaeoecology of spring fens of the West Carpathians. Palacký University.
- Praeger, R. L. (1934). The botanist in Ireland. Hodges, Figgis & Co., Dublin.\*
- Prager, A., Theuerkauf, M., Couwenberg, J., Barthelmes, A., Aptroot, A., & Joosten, H. (2012). Pollen and non-pollen palynomorphs as tools for identifying alder carr deposits: A surface sample study from NE-Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 186, 38-57.
- Provan, J., & Bennett, K. D. (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in ecology & evolution*, 23(10), 564-571.
- Radu, V. (2005). Atlas for the identification of bony fish bones from archaeological sites. *Asociația Română de Arheologie studii de Preistorie*. Supplementum 1/2005. Editura Contrast București.
- Renssen, H., Seppä, H., Crosta, X., Goosse, H., & Roche, D. M. (2012). Global characterization of the Holocene thermal maximum. *Quaternary Science Reviews*, 48, 7-19.
- Rybníček, K., & Rybníčková, E. (2002). Vegetation of the Upper Orava region (NW Slovakia) in the last 11000 years. *Acta Palaeobotanica-Kraków*, 42(2), 153-170.
- Rybníčková, E., & Rybníček, K. (1972). Erste Ergebnisse paläogeobotanischer Untersuchungen des Moores bei Vracov, Südmähren. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 7(3), 285-308.
- Rybníčková, E., & Rybníček, K. (1988). Holocene palaeovegetation and palaeoenvironment of the Kamenická kotlina basin (Czechoslovakia). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 23(3), 285-301.
- Rybníčková, E., & Rybníček, K. (2006). Pollen and macroscopic analyses of sediments from two lakes in the High Tatra mountains, Slovakia. *Vegetation history and archaeobotany*, 15(4), 345-356.
- Salmi, L. (2004). Factors influencing distribution of *Cladium mariscus* in Latvia. *Annales Botanici Fennici*, 41(5), 367-371. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Sayer, C., Roberts, N., Sadler, J., David, C., & Wade, P. M. (1999). Biodiversity changes in a shallow lake ecosystem: a multi-proxy palaeolimnological analysis. *Journal of Biogeography*, 26(1), 97-114.
- Schofield, J. E., & Bunting, M. J. (2005). Mid-Holocene presence of water chestnut (*Trapa natans* L.) in the meres of Holderness, East Yorkshire, UK. *The Holocene*, 15(5), 687-697.
- Schofield, P. J., Williams, J. D., Nico, L. G., Fuller, P., and Thomas, M. R. (2005). Foreign Nonindigenous Carps and Minnows (Cyprinidae) in the United States. A guide to their Identification, Distribution, and Biology: U. S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2005-5041.

Schweingruber, F. H. (1978). Microscopic wood anatomy. *Swiss Federal Institute of Forestry Research*.

Slobodník, V. & Kadlečík, J. 2000: Mokrade Slovenskej republiky. Prievidza: Slovenský zväz ochrancov prírody a krajiny, 148 p.

Sommer, R. S. & Nadachowski, A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, 36(4), 251-265.

Stewart, J. R., & Lister, A. M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 608-613.

Streeter, D., Hart-Davies, C., Hardcastle, A., Cole, F., & Harper, L. (2009). Collins Flower Guide. The most complete guide to the flowers of Britain and Ireland. HarperCollins, London.

Streito, J. C., Legrand, P. H., Tabary, F., & Villartay, G. (2002). *Phytophthora* disease of alder (*Alnus glutinosa*) in France: Investigations between 1995 and 1999. *Forest Pathology*, 32(3), 179-191.

Stuiver, M., & Suess, H. E. (1966). On the relationship between radiocarbon dates and true sample ages. *Radiocarbon*, 8(1), 534-540.

Stumm, W. (1970). Aquatic Chemistry; An Introduction Emphasizing Chemical Equilibria in Natural Waters by Werner Stumm and James J. Morgan. New York, Wiley-Interscience.\*

Suess, H. E. (1965). Secular variations of the cosmic-ray-produced carbon 14 in the atmosphere and their interpretations. *Journal of Geophysical Research*, 70(23), 5937-5952.

Sümeği, P., Gulyás, S., & Jakab, G. (2008). Holocene paleoclimatic and paleohydrological changes in Lake Balaton as inferred from a complex quantitative environmental historical study of a lacustrine sequence of the Szigliget embayment. *Documenta Praehistorica*, 35(1), 33-43.

Svobodová, H. (1997). Die Entwicklung der Vegetation in Südmähren (Tschechien) während des Spätglazials und Holozäns—eine palynologische Studie. *Verh Zool-Bot Ges Österreichs*, 134, 317-356.

Štráberger, J. (1999). Morfologie šupin vybraných druhů ryb naší ichtyofauny. Diplomová práce. Depon in: Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích.

Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., & Cosson, J. F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7(4), 453-464.

Tobolski, K., & Ammann, B. (2000). Macrofossils as records of plant responses to rapid Late Glacial climatic changes at three sites in the Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159(3), 251-259.

Troels-Smith, J., 1955: Characterization of unconsolidated sediments. Danmarks Geologiske Undersogelse Raekke 4, 3(10).

Turner, C. (1968). A lowestoftian late-glacial flora from the Pleistocene deposits at Hoxne, Suffolk. *New Phytologist*, 67(2), 327-332.

Velichkevich, F. Y., & Zastawniak, E. (2006). Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 1–Pteridophytes and Monocotyledons. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Velichkevich, F. Y., & Zastawniak, E. (2008). Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 2–Herbaceous Dicotyledons. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Walanus, A., & Wasylkowa, K. (2004). Timing of aquatic and marsh-plant successions in different parts of Lake Zeribar, Iran, during the Late Glacial and Holocene. *Acta Palaeobotanica*, 44(2), 129-140.

Walker, M. J. C., Coope, G. R., Sheldrick, C., Turney, C. S. M., Lowe, J. J., Blockley, S. P. E., & Harkness, D. D. (2003). Devensian Lateglacial environmental changes in Britain: a multi-proxy environmental record from Llanilid, South Wales, UK. *Quaternary Science Reviews*, 22(5), 475-520.

Walton, A., & Baxter, M. S. (1968). Calibration of the radiocarbon time scale. *Nature*, 220(5166), 475-6.

Webb, J. A., & Moore, P. D. (1982). The late Devensian vegetational history of the Whitlaw Mosses, southeast Scotland. *New Phytologist*, 91(2), 341-398.

Willis, K. J., & Birks, H. J. B. (2006). What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science*, 314(5803), 1261-1265.

Willner, W., Di Pietro, R. & Bergmeier, E. (2009). Phytogeographical evidence for post-glacial dispersal limitation of European beech forest species. *Ecography*, 32(6), 1011-1018.

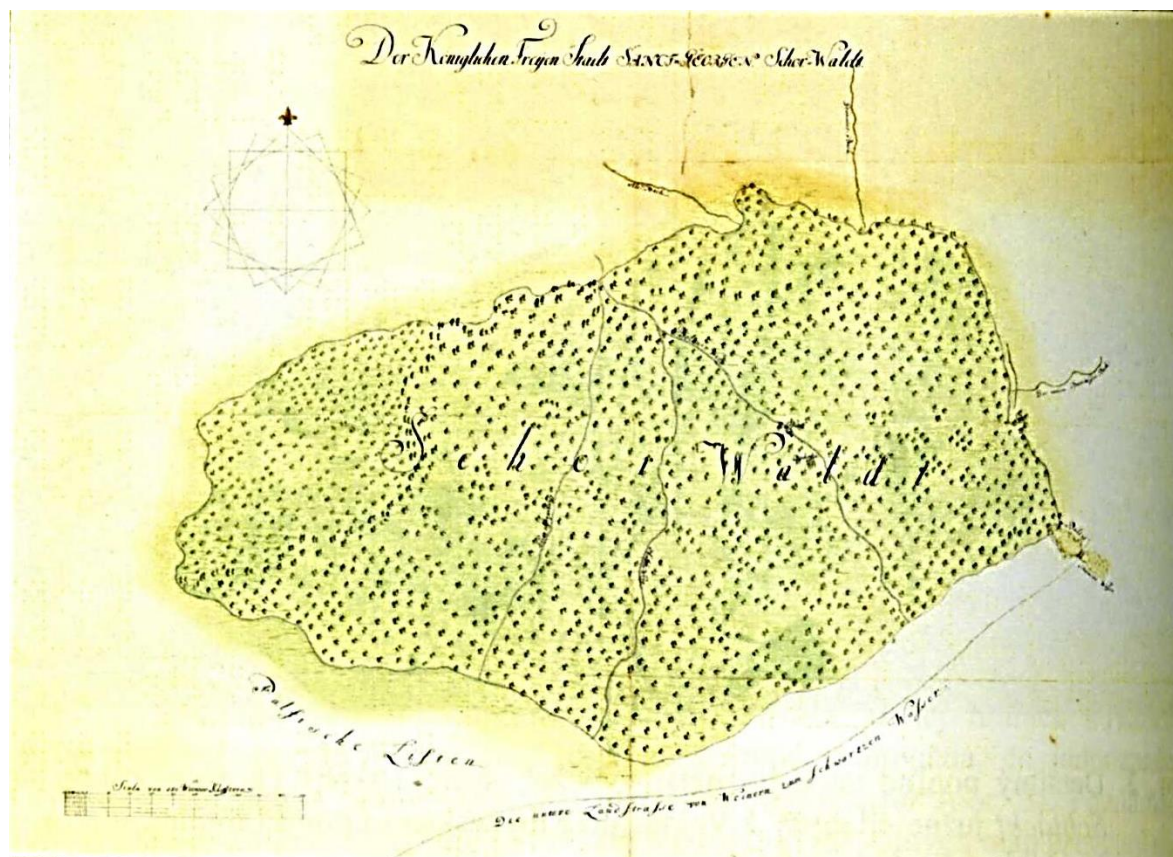
Wolf, A., Møller, P. F., Bradshaw, R. H., & Bigler, J. (2004). Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 188(1), 197-210.

Zhao, Y., Sayer, C. D., Birks, H. H., Hughes, M., & Peglar, S. M. (2006). Spatial representation of aquatic vegetation by macrofossils and pollen in a small and shallow lake. *Journal of Paleolimnology*, 35(2), 335-350.

Žáčková, P. (2008). Rekonstrukce paleoekologických poměrů při zazemňování jezer metodou analýzy rostlinných makrozbytků. Diplomová práce. Depon in: Univerzita Karlova v Praze.

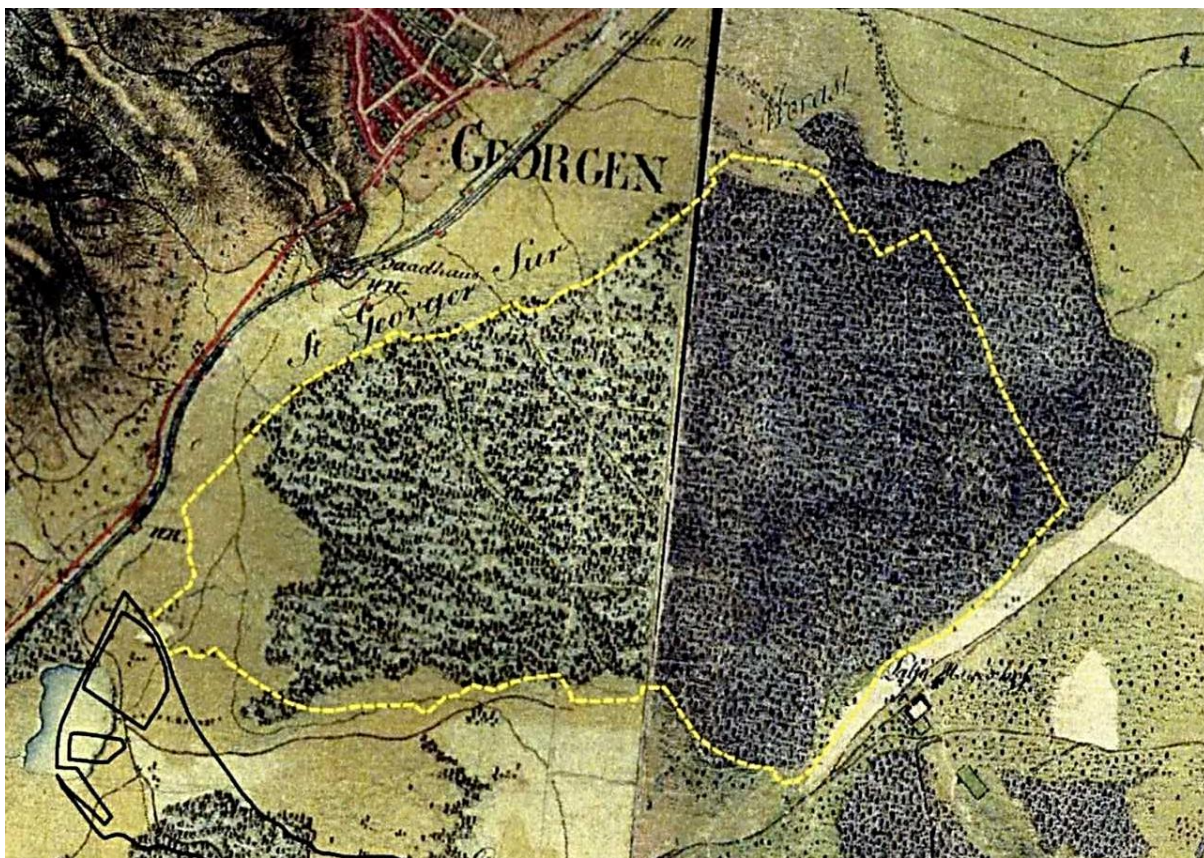
Sekundární citace označeny hvězdičkou (\*)

## Přílohy

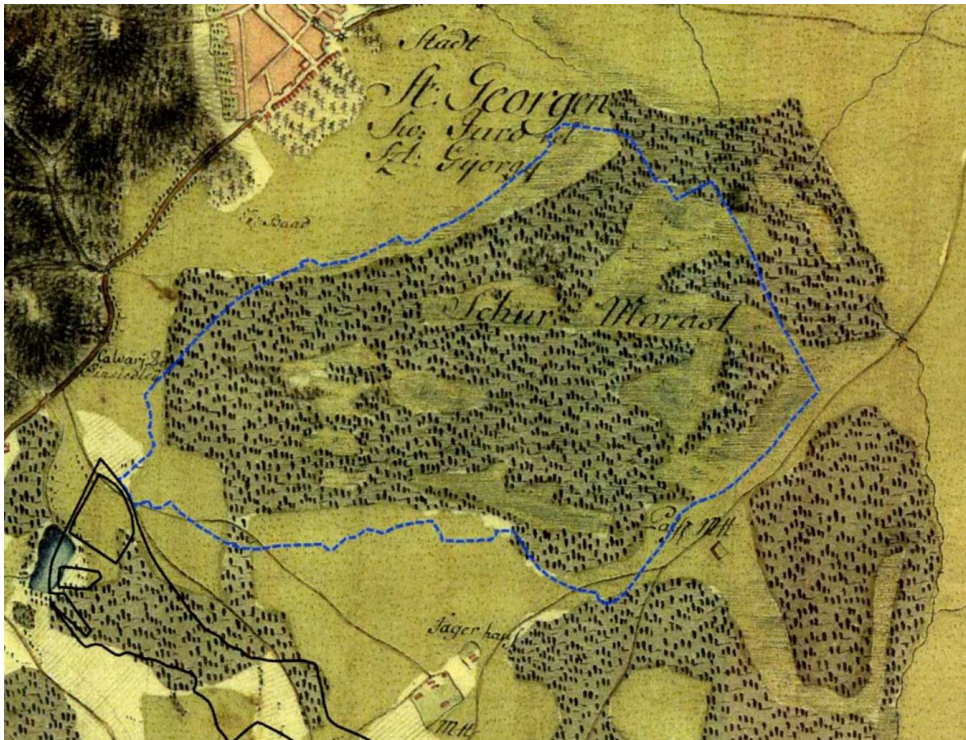


Obr. P1: Mapa S. Kriegra z roku 1769, na které jsou vidět 3 cesty vedoucí skrz les (Majzlan & Vidlička 2010)





Obr. P2: Mapa z 2. Vojenského mapování, žlutě vyznačena dnešní rozloha Šúrského lesa (Majzlan & Vidlička 2010)



Obr. P3: Mapa z 1. vojenského mapování, modře vyznačena dnešní rozloha Šúrského lesa (Majzlan & Vidlička 2010)



Obr. P4: Mapa z 3. vojenského mapování, modře vyznačena dnešní rozloha Šúru (Majzlan & Vidlička 2010)



Obr. P5: *Selaginella selaginoides* (foto A. Potůčková, Norsko, Dovrefjell 2013)



Obr. P6: Stanoviště *Selaginella selaginoides* (foto A. Potůčková, Norsko, Dovrefjell 2013)



Obr. P7: Velký Alvar na Ölandu ve Švédsku (foto A. Potůčková, 2013)

	světlo	teplota	kontinentalita	vlhkost	reakce	živiny	salinita
S3-5	6,9–8	5,5–6	4–6	8,8–10	6,8–7	6,7–7,8	0–0,6
S3-4	7–8	5,6–6,3	3–6	9–11,2	6,3–7,5	5–7,5	0–1
S3-3	6,3–7,2	5,6–6,2	4,1–4,7	8,3–9,8	6,2–8	6,4–7	0,6–1,4
S3-2	6–8,6	5,7–6,5	3,8–4,7	8–11,5	6,5–8	5,8–8	0,2–1,2
S3-1	5–9	5–6,5	4–5	7–12	5–9	4–7,5	0–1

Tab. P1: Průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro jednotlivé zóny u profilu 3

	světlo	teplota	kontinentalita	vlhkost	reakce	živiny	salinita
S4-7	5-7	5,3-6,3	3-4	7,5-9	6,5-7	7,4-9	0-0,4
S4-6	6,6-7,5	5,8-6,3	3,7-4,3	8,5-11	6,6-7	6,3-7,8	0,5-1
S4-5	6-7,25	5-5,8	3,6-4,2	7-9,6	6,3-7	6,5-8,2	0,3-0,7
S4-4	6,9-7,5	5-5,7	4-5,1	8,3-8,8	5,3-7	5,5-7,3	0,2-0,4
S4-3	6,4-8,3	5,7-6,2	3,4-5	8,3-9,8	6,3-7,3	6,2-8,2	0,2-0,6
S4-2	6,8-9	5-6	3,6-4	6,5-10	6,5-9,8	5,4-6,8	0-0,3
S4-1	6,8-7,5	5,1-5,8	3,8-4	9,3-10	7-7,7	5-6,2	0-1,8

Tab. P2: Průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro jednotlivé zóny u profilu 4

Geo-chronologic	Age	Subage	Chron	Definitions of boundaries in conventional radiocarbon years B.P.
Chrono-stratigraphic	Stage	Substage	Chronozone	
	Flandrian	Late Flandrian	Subatlantic	2500 5000 8000 9000 10,000 11,000 11,800 12,000 13,000
		Middle Flandrian	Subboreal	
			Atlantic	
		Early Flandrian	Boreal	
			Preboreal	
		Weichselian	Late Weichselian	
	Allerød			
	Older Dryas			
	Bølling			
	Middle Weichselian		? Denekamp	
			? Hengelo	
			? Moershoofd	
	Early Weichselian	Odderade		
? Brorup				
	? Amersfoort			
	?			

Tab. P3: Chronostratigrafické členění posledního glaciálu a holocénu. Převzato z Mangerud et al. 1974

**LEGENDA KE GEOLOGICKE MAPĚ** okolí Šúru (Obr. 3) (<http://mapserver.geology.sk/gm50js/>, 2014)

**Mladší (vrchný) holocén**

ah2; antropogénne sedimenty: navážky, haldy a skládky

**Holocén vcelku**

hh; fluviálno-organické sedimenty: jemnopiesčité, ílovité až hnilokalové humózne hliny mŕtvych ramien a močiarov

orh; organické sedimenty: rašeliny (slatiny a vrchoviská), humózne rašelinové hliny

fhh; fluviálne sedimenty: litofaciálne nečlenené nívne hliny, alebo piesčité až štrkovité hliny dolinných nív a nív horských potokov

hsh; proluviálne sedimenty: prevažne hliny a piesčité hliny s úlomkami hornín a zahlinenými štrkami v nívnych náplavových kužeľoch

**Mladší pleistocén - holocén**

fš; fluviálne sedimenty: piesčité štrky a piesky najmladšieho horizontu dnovej akumulácie v nadnívnych terasách

dfh; deluviálno-fluviálne sedimenty: prevažne ronové hliny, piesčité hliny s úlomkami, jemnozrnné piesky a splachy zo spraší

dp; deluviálno-proluviálne sedimenty: hlinité, až hlinito-kamenité dejekčné kužele, lokálne s obsahom štrkov a pieskov

**Pleistocén / holocén**

pgh; deluviálno-polygenetické sedimenty: hlinito-ílovité a piesčité svahové hliny

dhk; deluviálne sedimenty: prevažne hlinito-kamenité (podradne piesčito-kamenité) svahoviny

zd; eluviálno-deluviálne sedimenty: ílovito-hlinito-piesčité až hlinito-kamenité zvetraniny plošín

d; deluviálne sedimenty vcelku: litofaciálne nerozlišené svahoviny a sutiny

**Mladší pleistocén**

šw; fluviálne sedimenty: štrky, piesčité štrky a piesky dnovej akumulácie v nízkych terasách

pw; proluviálne sedimenty: hlinité a piesčité štrky s úlomkami hornín v nízkych náplavových kužeľoch

lhw; eolicko-deluviálne sedimenty: nevápnité sprašové hliny a sprašiam podobné zeminy

**NEOGÉN**

**MIOCÉN**

**Panón**

ivPa; ivánske súvrstvie: vápnité íly, prachy, piesky, uhoľné íly, lignity

**KRYŠTALINIKUM**

**MAGMATICKE HORNINY**

**Granity až granodiority**

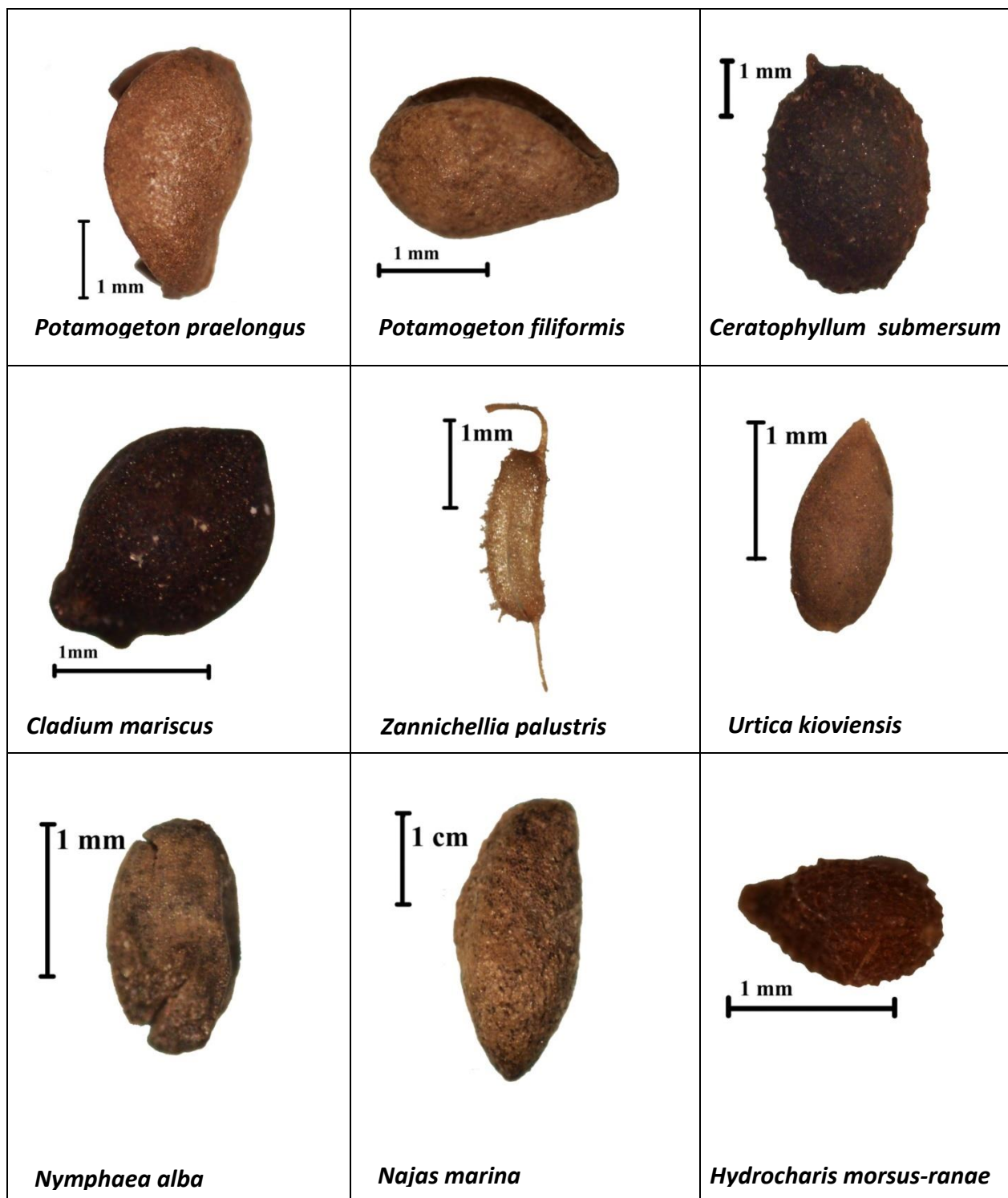
gr6e; strednozrnné leukokratné muskovitické a dvojsľudné granity, granodiority (bratislavský typ)

gr6n; hrubozrnné muskovitické, muskoviticko biotitické granity, granodiority bohaté na pegmatity (bratislavský typ)

**METAMORFOVANÉ HORNINY**

**Horniny stredného až vyššieho stupňa premeny**

gn6a; biotitické pararuly s vločkovým grafitom



Obr. P8: Ukázka makrozbytků vodních a bažinných rostlin z profilu 3 a 4