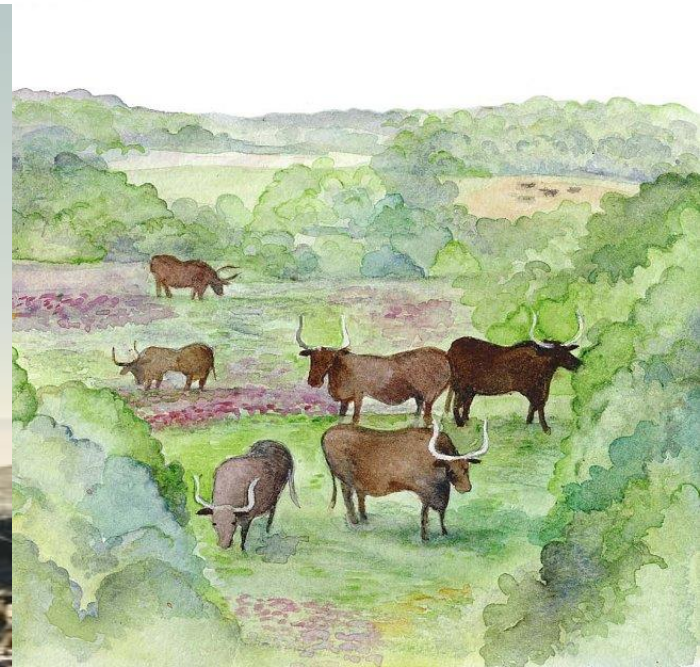


Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

UBZ PřF MU, Brno

Příroda posledního glaciálního maxima v Evropě a její moderní analogie



MILAN HOŘÁK

Kde dnes znamená včera

Jihosibířské refugium doby ledové

MILAN CHYTRÝ
VĚRA PAVELKOVÁ
KIČAN KOVA
MICHAL HOŘÁK

Paleontologie živé přírody představuje z optiky o nálezy fosilních zbytků rostlin a živočichů a geologické doklady o charakteru jejich životního prostředí. Nezávislejší a nepřímější paleontologické rekonstrukce tradičně umocňuje pyl rostlin, kam obratlovců, zejména savců, a obratlových nakládů. Každá z těchto skupin fosilií však poskytuje poněkud jiné informace, protože pyl se zachovává zejména ve vlhkém a kyselině prostředí rákosin a v určitém množství odrašlených hlíně. Zato obratlovců a obratlových nakládů se ve výpůjčích sedimentech mýchých a především hlinitých oblát, jako jsou spraže, sedimenty na úpatích svahů a ječímí výhled. Výhled těchto fosilií o zániků krajně má také různé prostorové rozložení. Pyl se šíří většinou na velké vzdálenosti, a proto pylové spektrum z určitého místa odráží dohled hlavy hlavy krajiny. Rovněž fosilní materiálu pohybových savců poskytuje přibližně informace o věších krajinných oděch. Naopak fosilní spo-

lehnatva nakládů odráží náhodně poměry přímo na konkrétních lokalitách. Podstatné rozdíly jsou také při odhadu početnosti, kdy u živočichů je průměrná marná počta se jedince, naopak počty pylových zrn nejsou v přílném vztahu k hojnosti odpovídajících rostlinných druhů. Pro porovnání paleontologickým procesům však nastává pouze vědět, které druhy byly segmenty a jak hojně se na daném místě v simulacii vyvíjely. Je potřeba vytvořit a představit, jak mohly jednotlivé druhy paleontologické odlišovat jiné druhy, jaké typy vegetace a biotopy se v zániků krajně vyvíjely a které druhy rostlin a živočichů na ně byly závislé. Tyto představy lze získat prostřednictvím studia současných ekosystémů, které jsou svým druhovým složením nepodobnější fosilní flóře fauně.

Třetími severní analogie
Pro pochopení současných přírody má klíčový význam poznání přírody pleistocenní

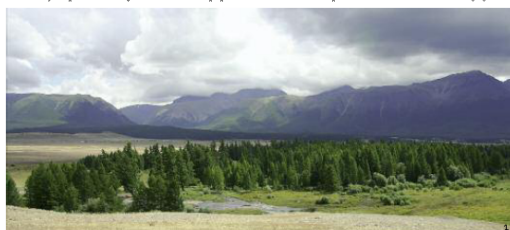
Michal Hořák, Milan Chytrý

Krajiny zamrzlé v čase I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové

Představitel nejednoho přírodovědce již mnohokrát zaujala myšlenka stroje času, s jehož pomocí by mohli navštívit určitou krajinu nebo lokalitu v určité vzdálené minulosti. Tato představa je živá a tvůrčí oblíbená zálibou, kterou podporujeme v současných společnostech a její stěží pro ná náležející vysvětlení pomocí běžných znalostí recentní ekologie. Pro objasnění je často nutné pochopit historii jejich vývoje. Současná podoba určitých oblastí a jejich bioty byly formována náhodou, které se odehrály v různé vzdálené minulosti a můžeme je pouze nepřímě stopovat na základě fosilních záznamů nebo v poslední době také pomocí fylogenetických a dalších genetických metod.

Tradiční přístup k rekonstrukci vývoje krajiny a společenstev omezené na základě fosilního záznamu poskytuje množství okamžitých informací, je však obtížné mít stále na paměti různé interakční úskalí. V první řadě je fosilní záznam selektivní, závislý na vlastnostech stávajících, které umocňují zachování určitého typu fosilií. Tak například zachování ochrácení náležející je nutný do určitého věku, zatímco pro zachování pylového záznamu je vhodné, aby byl v určitém prostředí a stávající. Fylo vho dných sedimentech námale odlišovat, jak může rozdíloví materiál veškerý velmi závislý. Měly se nastavení problému klíčovou dílkou, které rozdíly, protože se dvěma zuby na náhodě, jednotlivosti, jak typické byta pro určitou oblast a dobu společenstva, které rekonstruujeme podle zachovaných fosilií.

Nejde jen o záznam náhodných podnětů z náhodného kombinací dnů? To jsou ješty a mnohá otázk, které a může být klíč, bohužel vřidnou bez našej dohled se ekologické odpovědi. Sdílejte se se svojí vna úroveň jednotlivých dnů. Klíčové druhy mají různé schopnosti zachování při dných fosilizačních podmínkách, například někde se zachovávají jen první souzru nebo ochrácení. Paleontologové znají mnoho reálných dnů, které se ve fosilních přírodních záznamech nacházejí jen velmi zřídka, nebo vůbec, jako je možná (Lazák, 2002) a velké část dnů oplovnových hmyzů. Zřejmě je v případě běžně používané pylové analýzy přímupje obšířnějším podnětů, které ovšem a determinací oděh. Měly by taxony velmi určit blíž než do so du nebo čládk, připadně do určité dnové skupiny



216 ZVAVICE

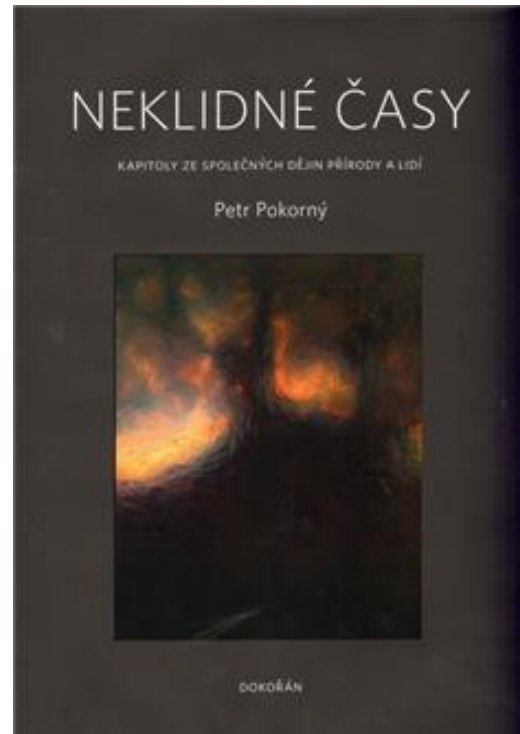
116

216 ZVAVICE

ny nebo pylového typu, který ovšem často sčizuje taxonomický a ekologický vlnění dnů. Problémů tím zánika řešení. Při rekonstrukcích společenstev to, že se ekologické široký dnů během historie výrazně neměny a znalost ekologické recentních dnů, běžně aplikujeme na fosilní populace. V poslední době se však objevují důkazy, že současná vachy dnů se mohly měnit, například v souvislosti s historickým antropogenním, které se ve fosilních společenstvech mohly lišit od současných. Navíc mohly při přechodu od fosilních k recentním populacím probíhat významné evoluční změny. Poslední z podstatných problémů paleontologické souvislosti s časovým intervalem zachycením paleontologickým fosilními uvolky. Ivolky odlišují a velmi rychlé vstev sedimentů mohou odlišit dlouhý časový úsek, po který vznikaly i velmi převládající, že některé druhy fosilních společenstev, které rekonstruujeme na dané lokalitě, se zde nemohly vůbec pojet v čase.

Aleppn pro relativně nedávno období čtvrtého až interglaciálního maximum vývoje přibližně odpovídá stavu současných přírodních území, jejichž přehlední podmínky a druhová skladba jsou obdobou (analogií) situací zastávajících a fosilních záznamu. Metodou současných analogií korrekuje množství a pozicových záznamů paleontologické na základě fosilního záznamu. Jejím významem výhledu je, že můžeme zkoumat krajinu jako celek a v ní vachy typy společenstev bez ohledu na podmínky vzniku pro jejich fosilizaaci. Můžeme zjistit, které druhy v krajině a poznat složení jejich společenstev bez

Přehled vchobné doby ledové náležejí v podmínkách zániků krajně nepopulární krajiny Ruska jako celku na celku, které dnů kolony, jak spíše v průměru z 10 mm částků ročně, protože převládá nacházejí se, ale v nových dnů, stávajících a odlišných bez rostou zánikovo-moždnosti ve lesy. Rovněž na základě nových výhledů, které zachycují více než jen dnů kolony, jsou hojně lezy zmodernizováni a limitová Foto M. Chytrý



NEKLIDNÉ ČASY

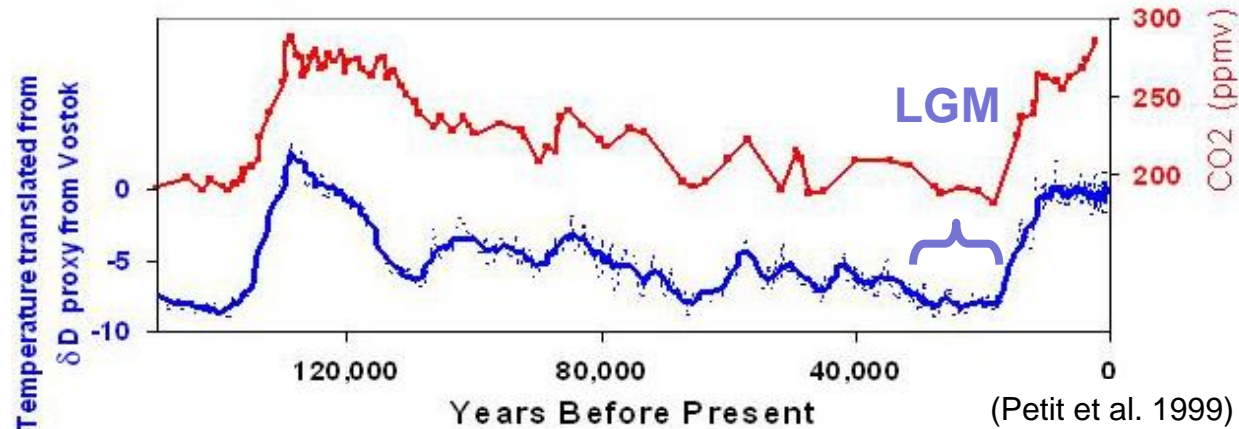
KAPITOLY ZE SOUČASNÝCH DĚJIN PŘÍRODY A LIDÍ

Petr Pokorný

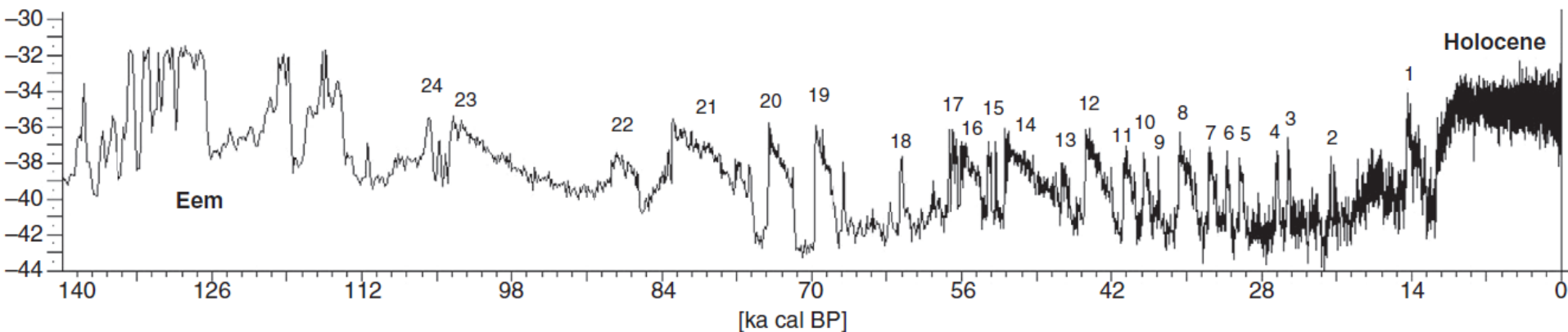
OKOŘÁN

Poslední glaciální maximum (LGM) – proč nás zajímá?

- poslední vynulování = "startovní čára" pro mnoho druhů
- severně od Berlína téměř bod „nula“, jižněji možná existence refugií pro mnohé druhy
- ca **26,5-18 tis. let BP**
– maximální rozsah ledovců



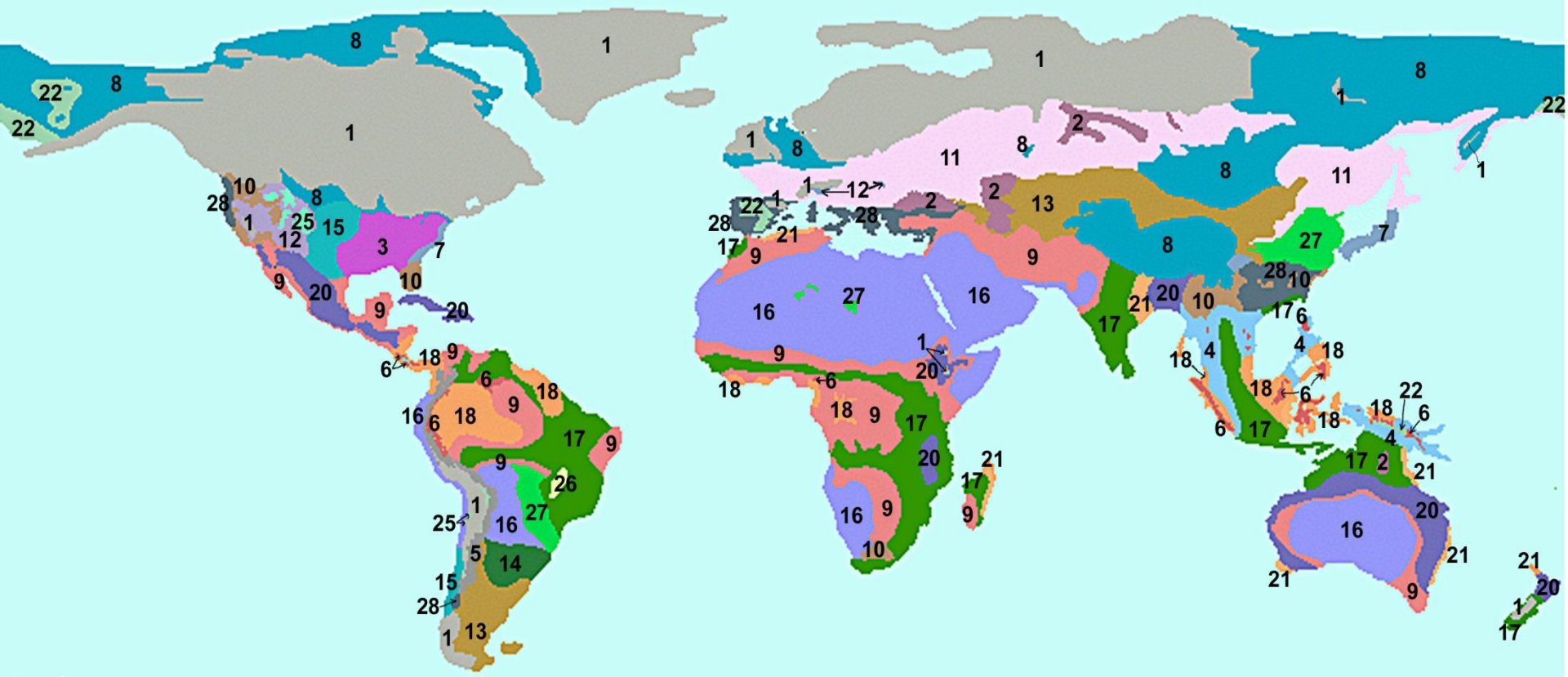
(Hofreiter & Stewart 2009)



- změna teploty během posledního glaciálu, čísla jsou vyznačeny interstadiály
- y-osa neukazuje reálné teploty, ale změnu poměru izotopů kyslíku; odvozeno z vrtů Grónským ledovcem

Rozmístění vegetačních typů během LGM

- vegetační mapa světa při posledním vrcholném zalednění

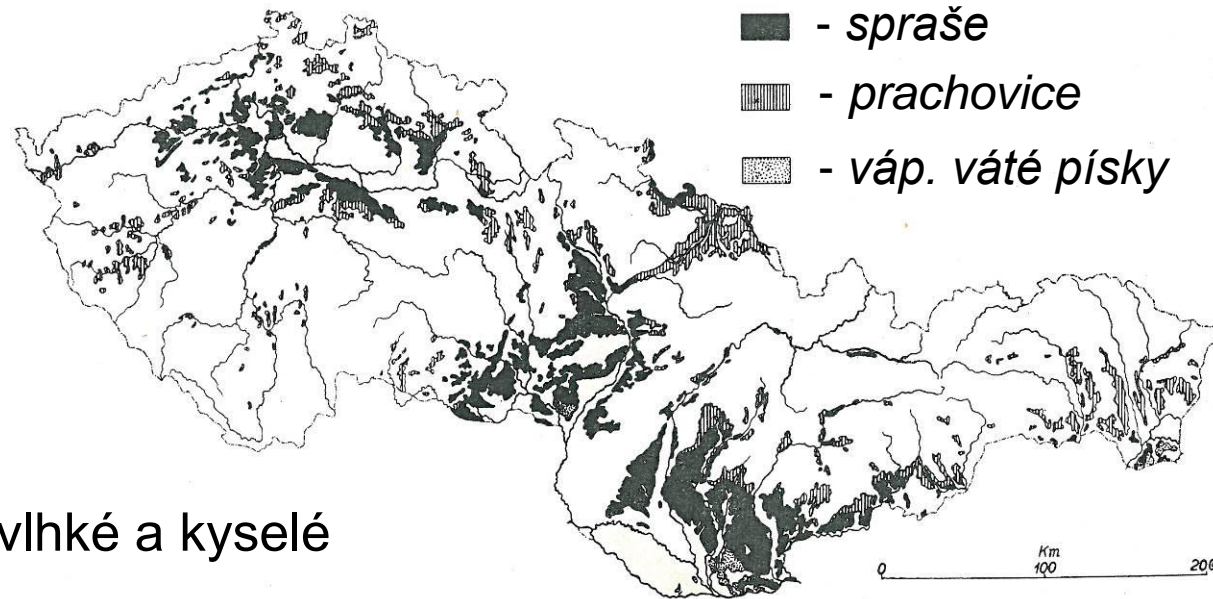


1 - ledovce (trvalý led)	8 - polární a alpská poušť	15 - temperátní stepní trávník	22 - tundra
2 - jezero, volná voda	9 - savana	16 - tropická extrémní poušť	25 - alpínská tundra
3 - tajga	10 - sušší temperátní les/křoviny	17 - tropický trávník	26 - širokolistý temper. les
4 - monzunový/suchý les	11 - stepo-tundra	18 - tropický deštný les	27 - suchá step
5 - horská mozaika	12 - subalpínská parková krajina	19 - tropická polopoušť	28 - leso-step
6 - horský tropický les	13 - temperátní poušť	20 - tropické křoviny až lesy	
7 - světlý boreální les	14 - temperátní polopoušť	21 - tropické lesy	

(Ray & Adams 2001, upraveno)

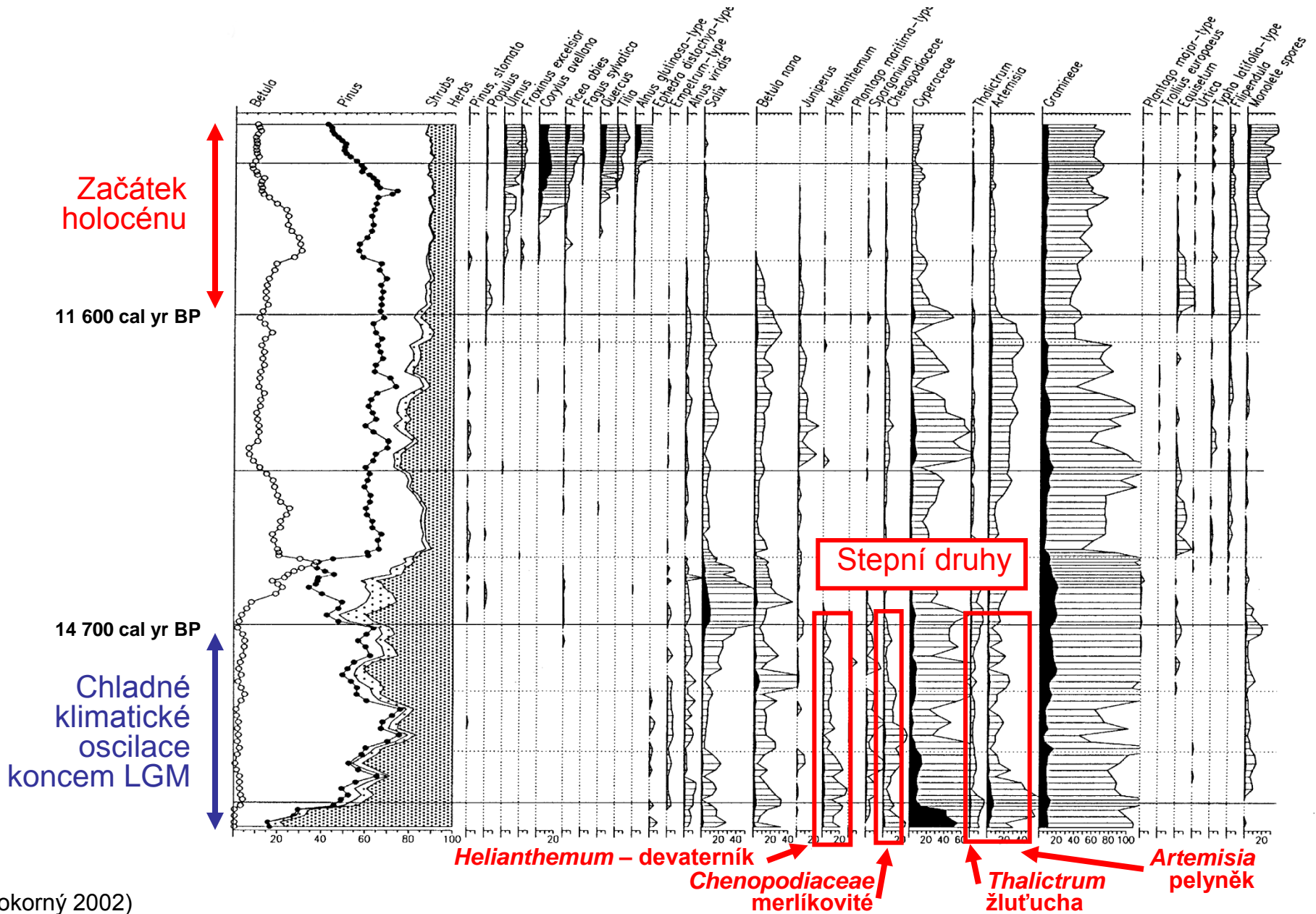
Glaciální prostředí – střední Evropa

- **nížiny** (do 400 m n. m.) – chladné, suché a bazické prostředí – sprašová step
 - heterogenní vegetace na malé škále – **stepo-tundra** – v závislosti na vlhkosti (malý rozdíl má velký vliv – hraniční hodnoty)
 - step – suché klima (teplé i chladné), tundra – vlhké a chladné
 - hodně dokladů malakozoologických a vertebratologických, relativně málo palynologických



- **vyšší polohy** – chladné, vlhké a kyselé prostředí – tajgové lesy
 - spíše homogenní vegetace
 - dominuje borovice a modřín, smrk vzácně
 - doklady palynologické (rašelinné sedimenty)

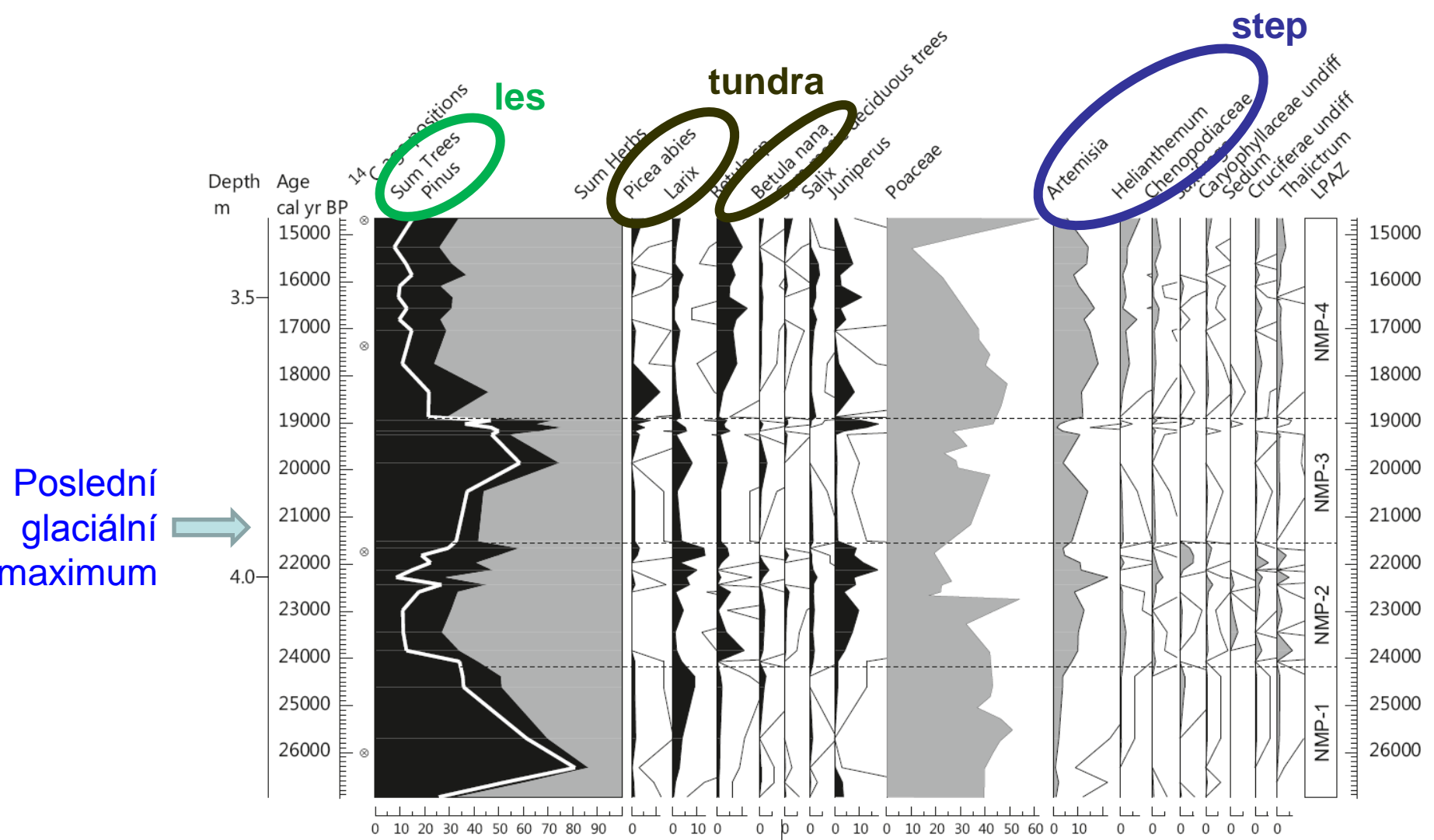
Pylová analýza profilu Švarcenberk



(Pokorný 2002)

Step a tundra ve vrcholném glaciálu – severní Maďarsko

- pylový diagram Nagymohos: směs druhů tajgy, tundry a stepi



(Magyari et al. 2014)

Glaciální malakocenózy sprašové stepi I



- specifická směs druhů, které dnes obývají naprosto rozdílná stanoviště:
 1. stepní (dnes často xerofilní) druhy
 2. euryvalentní (dnes některé i ruderální)
 3. horské, chladnomilné druhy (některé dnes boreomontánní)

ad. 1) *Helicopsis striata*,



Pupilla triplicata,



Pupilla sterrii



ad. 2) *Trochulus hispidus*,



Succinella oblonga,



Perpolita hammonis



Glaciální malakocenózy sprašové stepi II

ad. 3) chladnomilné druhy sprašové stepi

a) přežily v Evropě:

Vertigo parcedentata, *Columella columella*,

Pupilla alpicola



b) nepřežily v Evropě:

Vallonia tenuilabris,

Pupilla loessica,

Vertigo pseudosubstriata



Glaciální savci sprašové stepi střední Evropy

- vysoká diverzita – pravděpodobně dána heterogenitou a mozaikovitostí glaciální krajiny (především v suché sprašové zóně nížin)
 1. vymřelá megafauna
 - již v pleistocénu: mamut srstnatý (*Mammuthus primigenius*), nosorožec srstnatý (*Coelodonta antiquitatis*), hyena jeskynní (*Crocota crocuta spelaea*), lev jeskynní (*Panthera leo*), medvěd jeskynní (*Ursus spelaeus*)
 - až v holocénu: bizon pravěký (*Bison priscus*), veledaněk (*Megaloceros giganteus*)
 2. menší v Evropě vymřelé druhy
 - na konci pleistocénu: lumík velký (*Dicrostonyx torquatus*), lumík sibiřský (*Lemmus sibiricus*)
 3. přežily ve stepích východní Evropy a/nebo Asie: sajga tatarská (*Saiga tatarica*), pišťucha stepní (*Ochotona pusilla*), frček větší (*Allactaga major*), křečík šedý (*Cricetulus migratorius*), pestruška písečná (*Lagurus lagurus*), svišť bobak (*Marmota bobak*), dhoul sibiřský (*Cuon alpinus*)
 4. přežily i na severu Evropy: liška polární (*Vulpes lagopus*), zajíc bělák (*Lepus timidus*), sob polární (*Rangifer tarandus*), rosomák (*Gulo gulo*), hraboš úzkolebý (*Microtus gregalis*)



(Wikipedia)

Glaciální savci sprašové stepi – obrázky druhů



mamut srstnatý



nosorožec srstnatý



hyena jeskynní



lev jeskynní



medvěd jeskynní



bizon pravěký



veledaněk



lumík velký



lumík sibiřský



dhoul sibiřský



sajga tatarská



pišťucha stepní



frček větší



křečík šedý



pestruška písečná



svišť bobak



polární liška



zajíc bělák



sob polární



rosomák



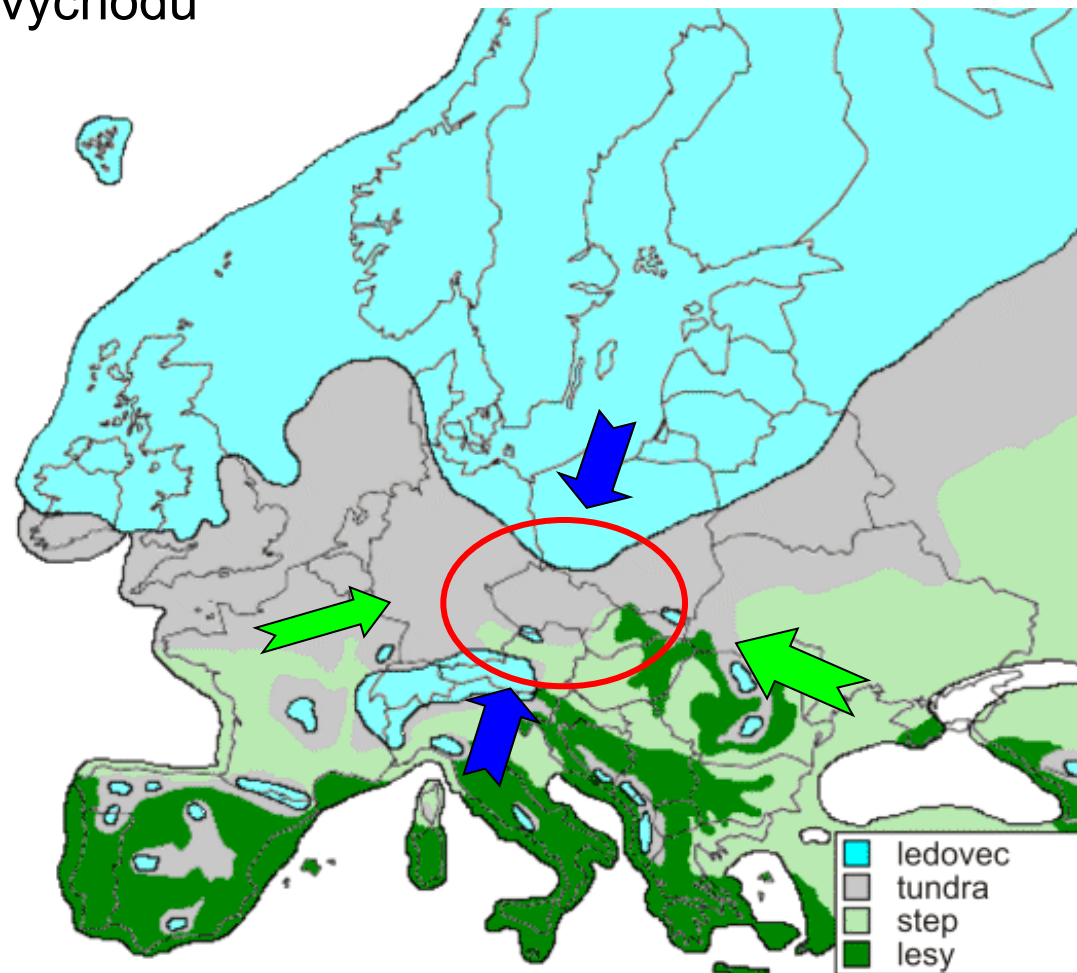
hraboš úzkolebý

Unikátní poloha a příroda našeho území během LGM

- sevřená severským a alpským ledovcem = významný biokoridor mezi východem a západem
- přesuny vegetace a fauny během klimatických změn: studený sever x teplý jih a oceánický západ x kontinentální východ = vysoká pestrost naší přírody
 - významnější migrace z jihovýchodu než z jihozápadu (hlavně v teplých obdobích)



Esence reliktnosti – suchorypka rýhovaná (Helicopsis striata) vylezlá na chvojníku dvouklasém (Ephedra distachya) v NPR Čenkovská step



■ fosilní materiál

- ☺ záznam prostředí, které nás zajímá
- ☹ fosilní záznam je selektivní
- ☹ determinace určitých taxonů (zejména pyl)
- ☹ časo-prostorová směs



■ moderní analogie

- ☺ řešení omezení fosilního záznamu
- ☹ jak přesná je současná analogie
- ☹ shodná autekologie?

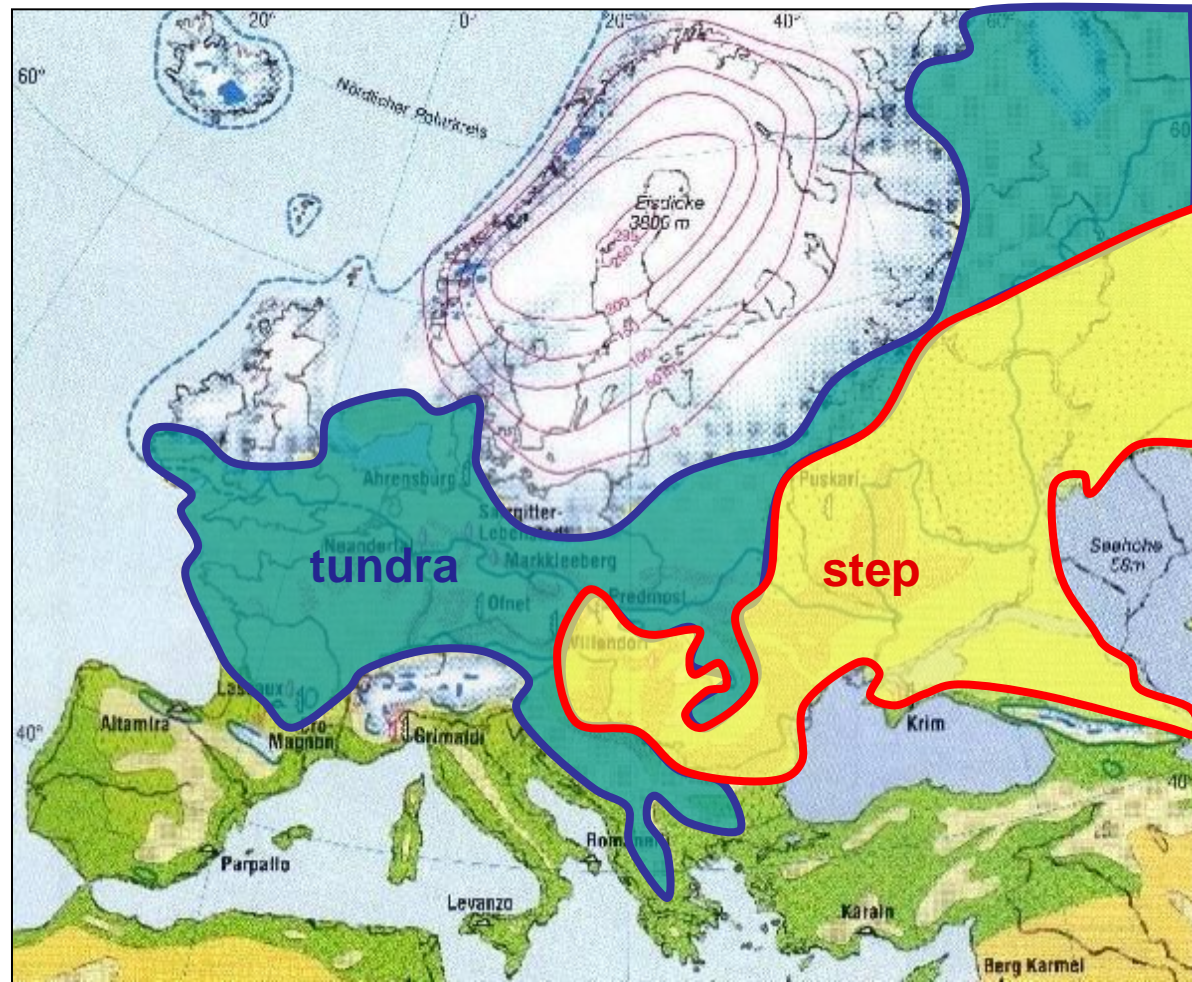


Glaciální prostředí – tradiční paleoekologické představy

- poslední glaciální maximum – kde hledat analogii?
- západní Evropa pokryta tundrou – proto časté hledání analogie v Arktidě: shoda v několika chladnomilných druzích (polární liška, lumík, ostroústka válcovitá)



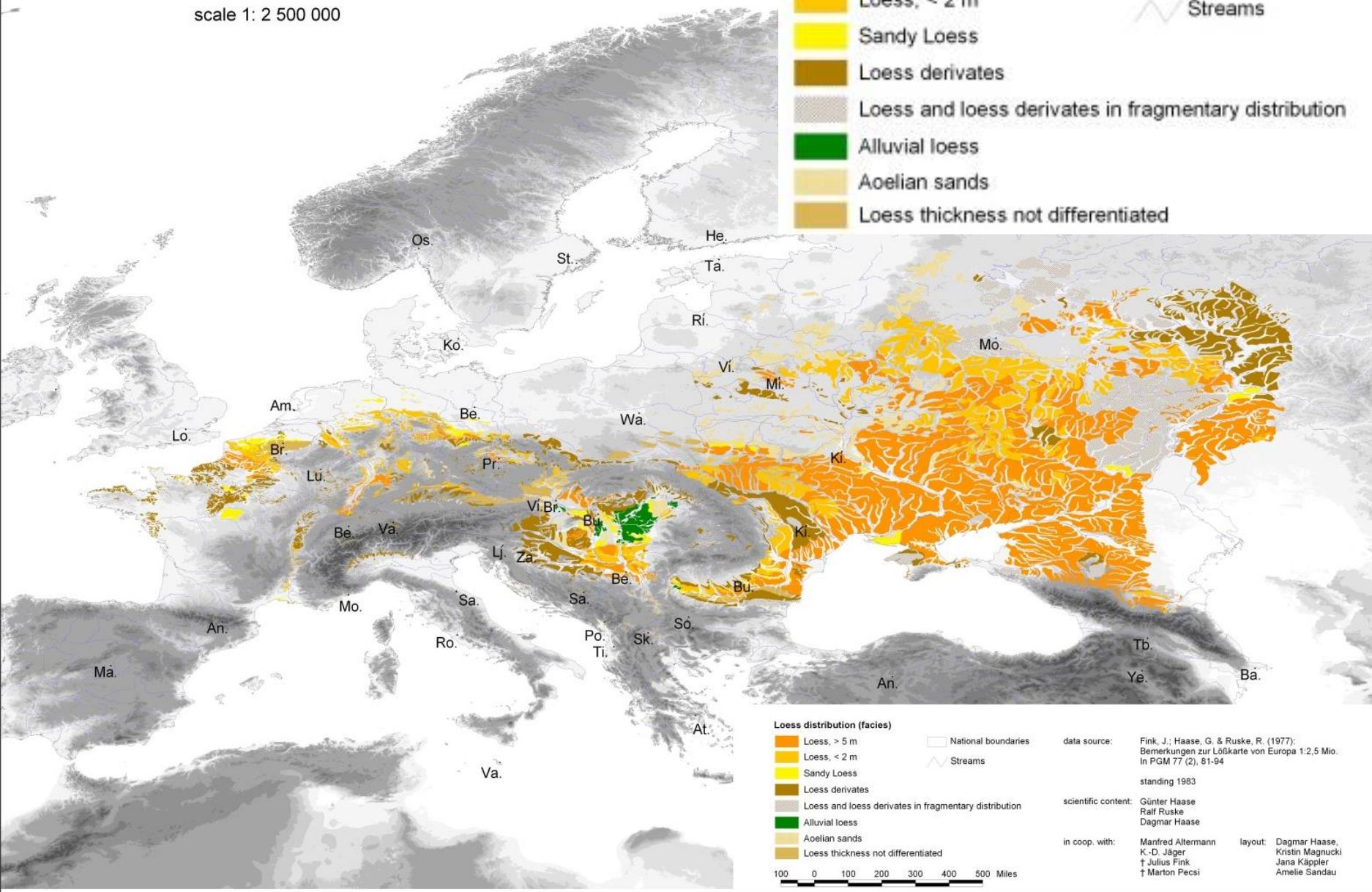
(Diercke 1997)



Rozmístění spraší a příbuzných hornin v Evropě

Map of loess distribution in Europe

scale 1: 2 500 000



Loess distribution (facies)

- Loess, > 5 m
- Loess, < 2 m
- Sandy Loess
- Loess derivates
- Loess and loess derivates in fragmentary distribution
- Alluvial loess
- Aeolian sands
- Loess thickness not differentiated
- National boundaries
- Streams

data source: Fink, J.; Haase, G. & Ruske, R. (1977):
Bemerkungen zur Lößkarte von Europa 1:2,5 Mio.
in PGM 77 (2), 81-94

standing 1983

scientific content: Günter Haase
Ralf Ruske
Dagmar Haase

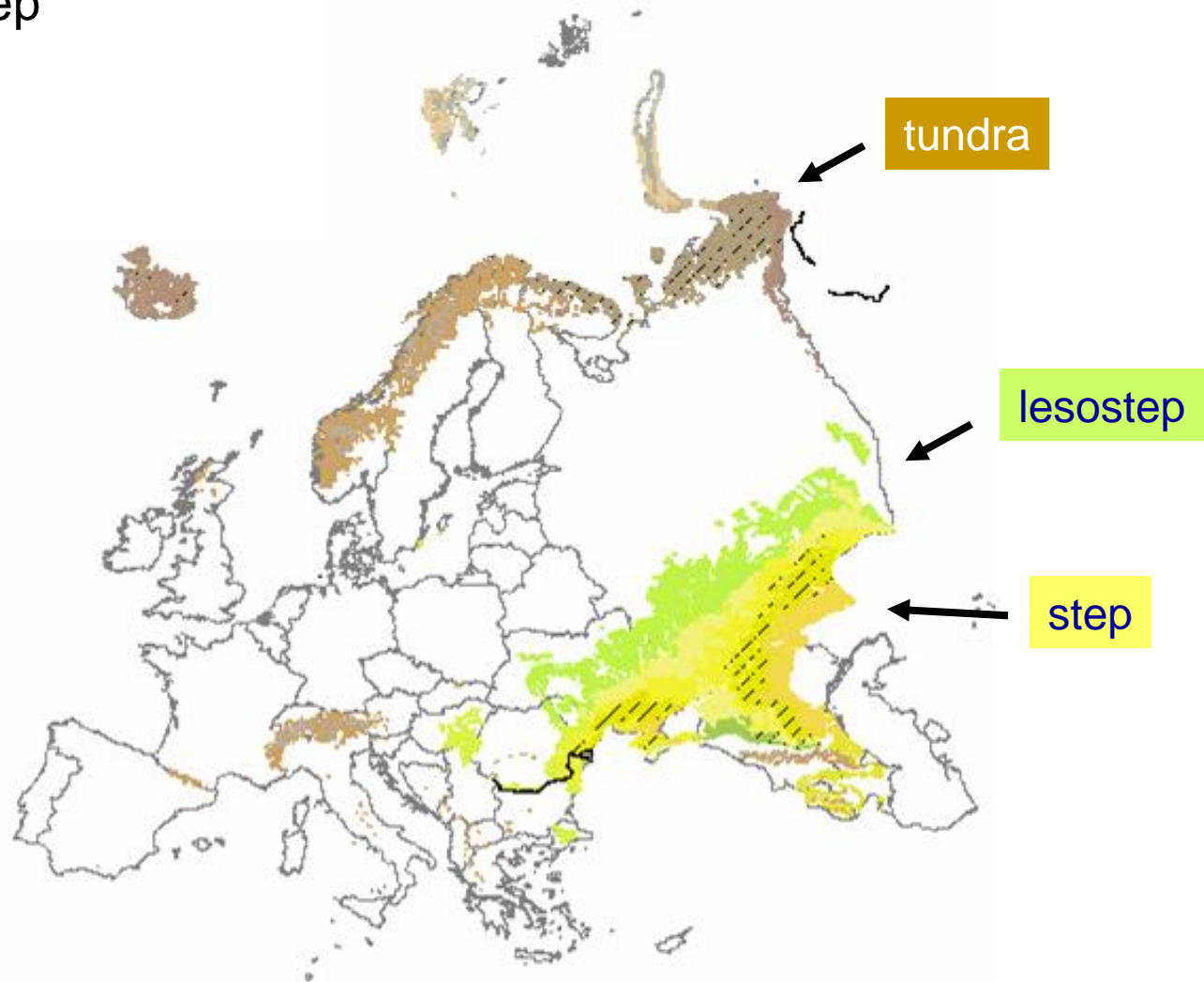
in coop. with: Manfred Altermann
K.-D. Jäger
† Julius Fink
† Marton Pecsí

layout: Dagmar Haase,
Kristin Magnucki
Jana Köppler
Amelie Sandau

100 0 100 200 300 400 500 Miles

Současné rozšíření stepi a tundry v Evropě

- Arktida jako analogie:
 - ☹️ rozdílná elevace, chod teplot
 - ☹️ vlhko – chybí step
 - ☹️ kyselá substráty



Kontinentální refugium

- kontinentální interglaciální refugium glaciálních společenstev
 - kombinace stepních a tundrových druhů severu

zajíc bělák



refugium druhů kontinentální stepi

hraboš úzkolebý



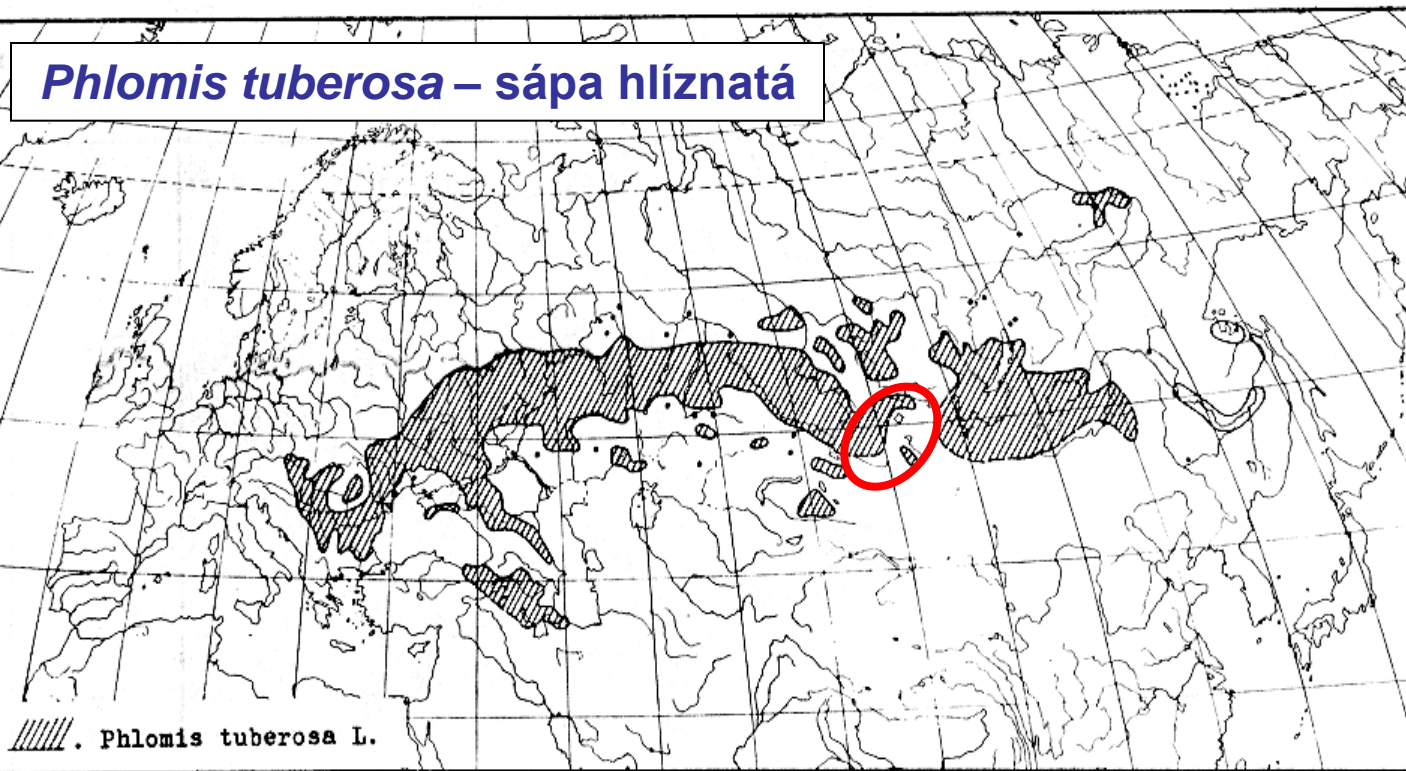
pišťucha stepní



Současné areály stepních druhů glaciální stepi

- jižní Sibiř je na stejné rovnoběžce jako střední Evropa: shodná sluneční elevace a insolace, extrémní kontinentalita
- na jižní Sibiř zasahuje mnoho stepních druhů, které v Evropě představují relikty chladné pelyňkové stepi (kozince, jahodník trávnice, sápa atd.)

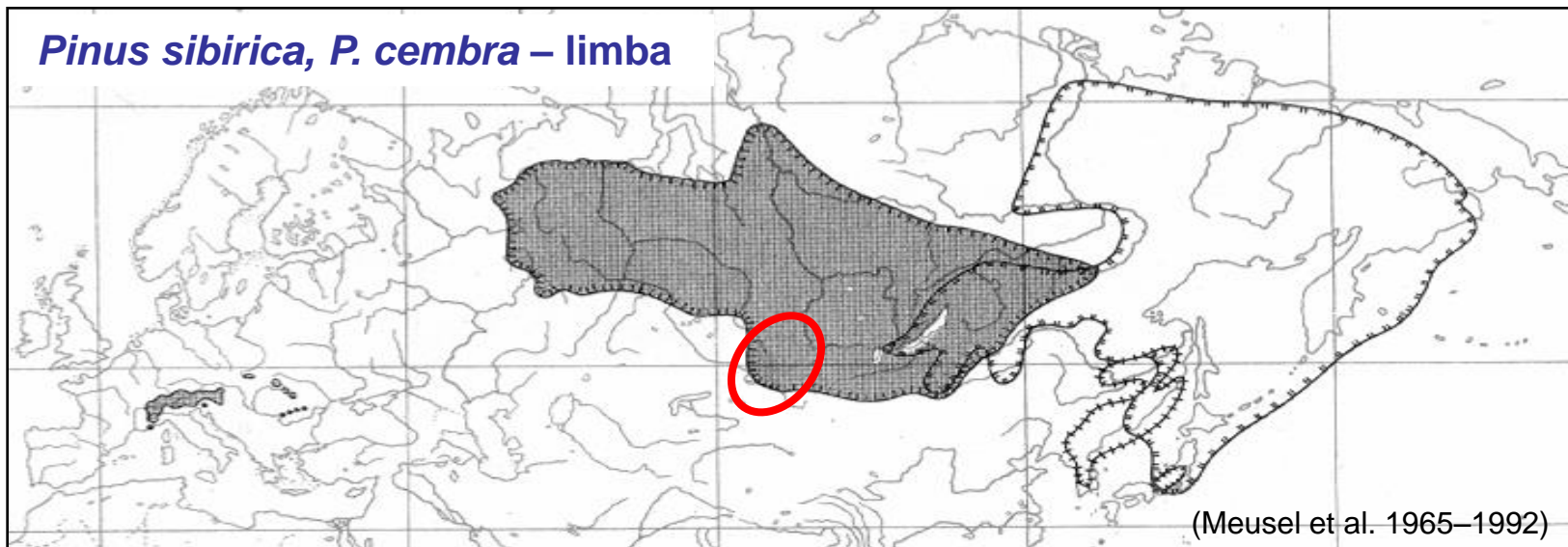
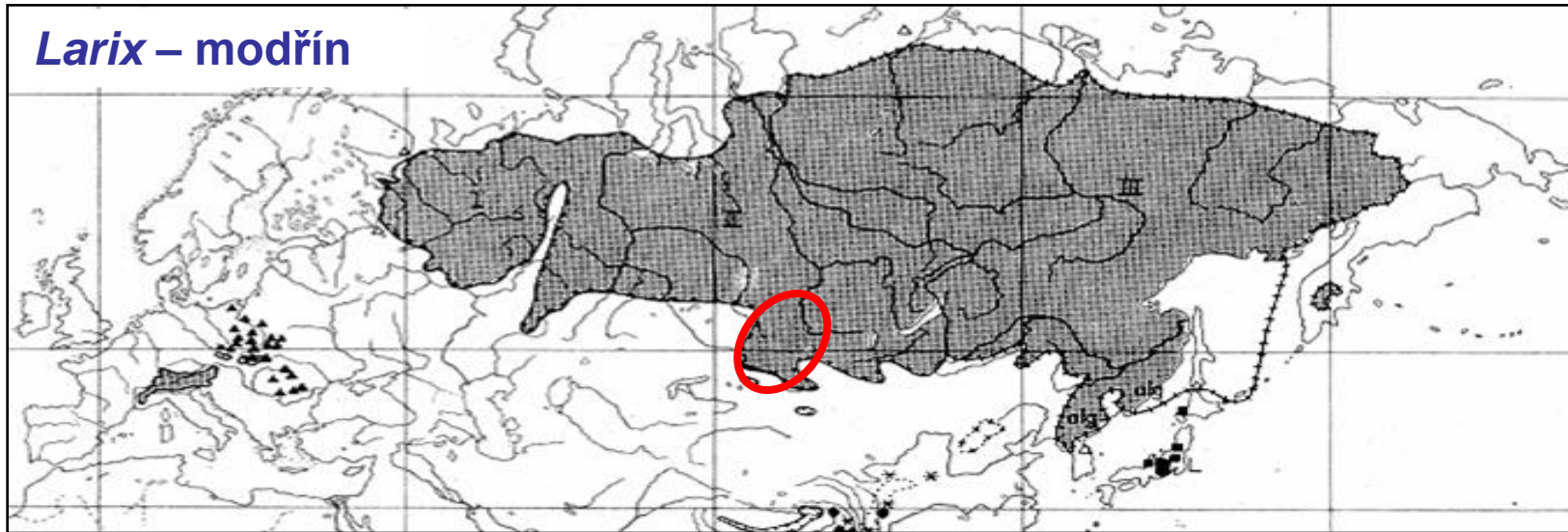
Phlomis tuberosa – sápa hlíznatá



(Hilbig & Knapp 1983)

Areály vůdčích glaciálních stromů

- klimatická refugia ve středoevropských velehorách, chybí v sev.-záp. Evropě



(Meusel et al. 1965–1992)

Gradient kontinentality



- oceánické vs. kontinentální druhy
- **kontinentální interglaciální refugium**
 - expanze stepních druhů v nížinách během glaciálu
 - velké plochy stepo-tundry, činnost větru, relativně sucho
- druhy typické pro sprašovou zónu glaciálů nacházejí dnes refugium ve středoasijských pohořích: kontinentální klima, chlad ve vyšších polohách
- typické kombinace chladnomilných tundrových a stepních druhů: mnoho glaciálních reliktních, které dnes jinde v Eurasii nežijí (např. zajícům příbuzné pišťuchy, viz obr.)
- vyjma megafauny zde přežila typická savčí fauna evropského glaciálu
- fauna suchozemských plžů téměř zcela totožná se druhy spraší
- vegetace odpovídá pylovým spektrům (i analýzám uhlíků) z evropského glaciálu; pylové diagramy z Altaje ukazují pouze kvantitativní změny vegetace během posledního glaciálního cyklu (opačný poměr dřevin a stepních druhů)



Ochotona pusilla – současné rozšíření

Jihosibiřská pohoří – chladné kontinentální klima

klimatický gradient v ruské části pohoří Altaj

stepní louka



hemiboreální lesy



nadmořská výška (m n.m.)	srážky (mm)	teploty	
		lednové (°C)	červencové (°C)
200	350	-18	+18
300	800	-18	+18
900	400	-20	+17
1800	170	-29	+15

tundra



step

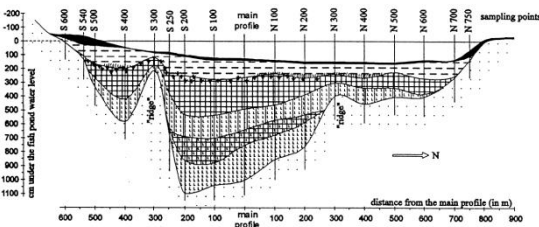


Vývoj vegetace Altaje a Čech od LGM po současnost

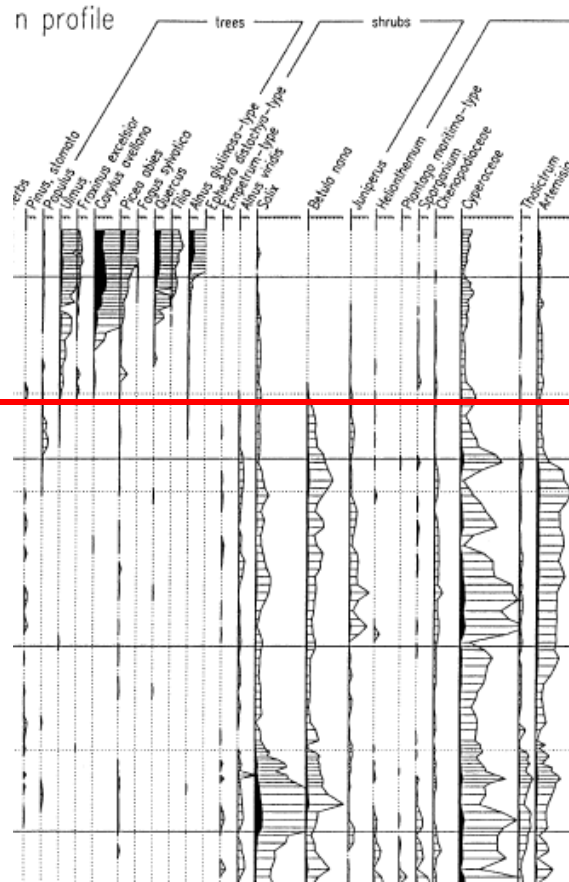
- fosilní pylová data z Altaje (př. kontinentálního refugia glaciálních druhů) indikují jen kvantitativní (ne kvalitativní) změnu druhového složení na přechodu mezi pleistocénem a holocénem

holocén

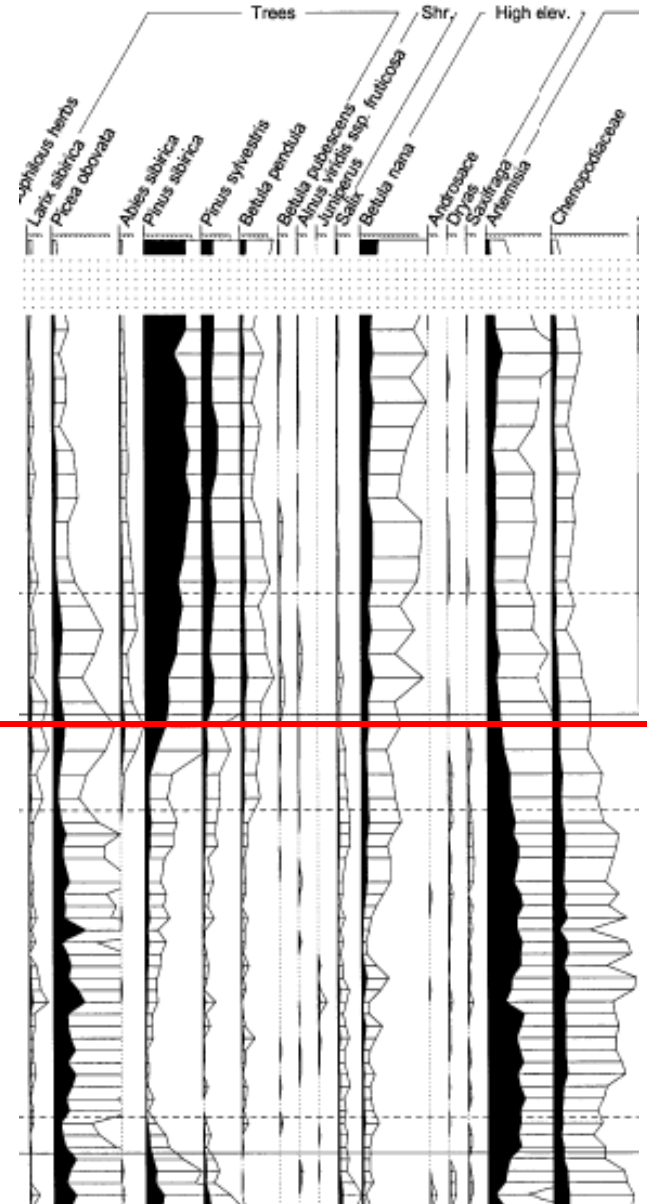
pleistocén



schématický průřez zaniklým jezerem Švarcenberk (Třeboňsko)



Švarcenberk, CZ (Pokorný 2002)



Tashkol, Altaj (Blyakharchuk et al. 2004)

Stepo-tundra v pohoří Altaj – krajina vrcholného glaciálu Evropy



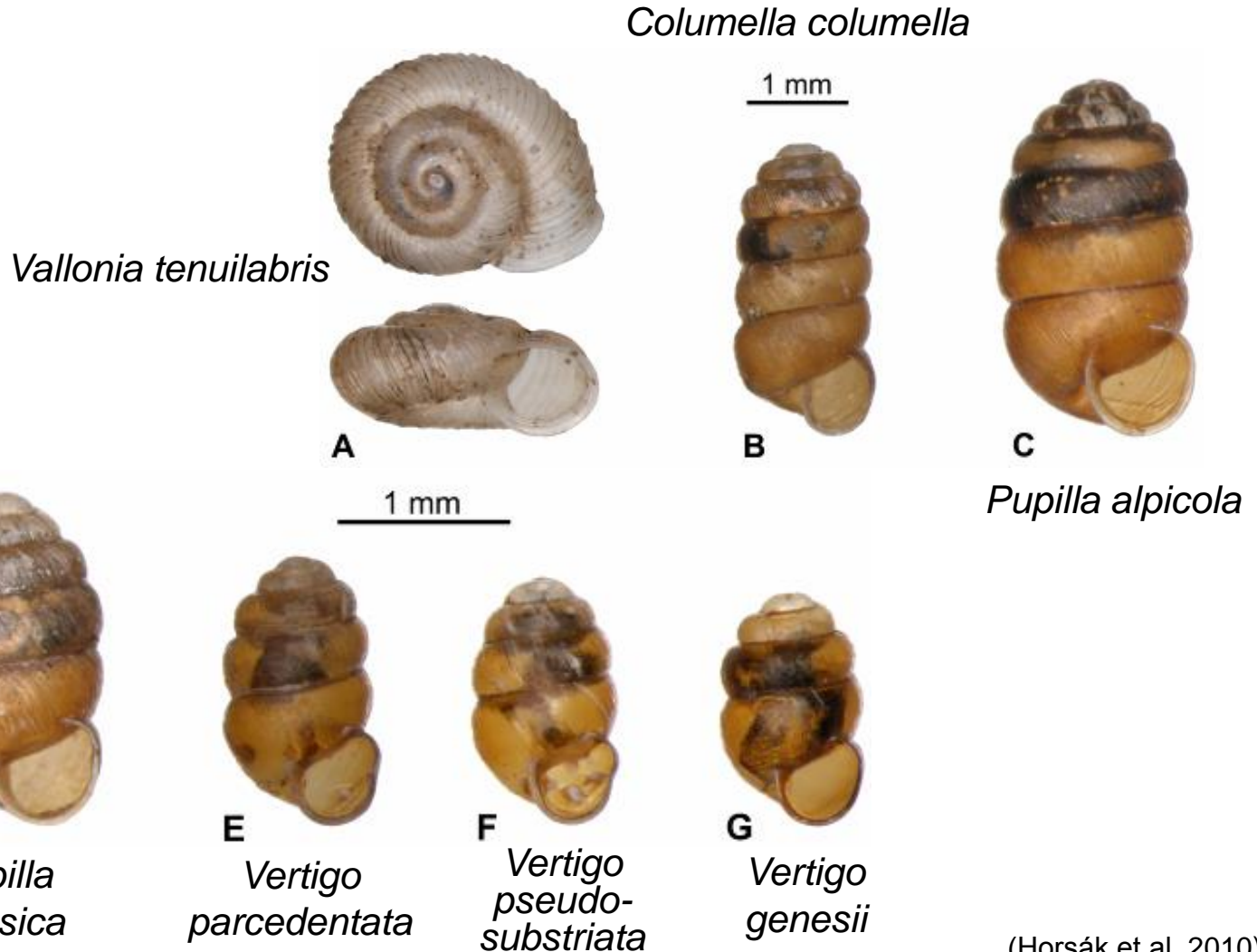
Druhově
bohatá step

Tundra s *Betula rotundifolia*

Altaj, údolí Bol'šoj Akturu,
2200 m n. m. (M. Chytrý)

Moderní analogie naší glaciální malakofauny – výpovědní hodnota

- 6 (A-F) ze 7 vůdčích a indikačních druhů glaciálních evropských spraší nalezeno v horských oblastech jižní Sibíře (zde příklady z Altaje);
V. genesii je typický až pro pozdní glaciál



Pupilla loessica
Ložek, 1954

Současné rozšíření indikačních druhů evropských spraší



Vertigo parcedentata

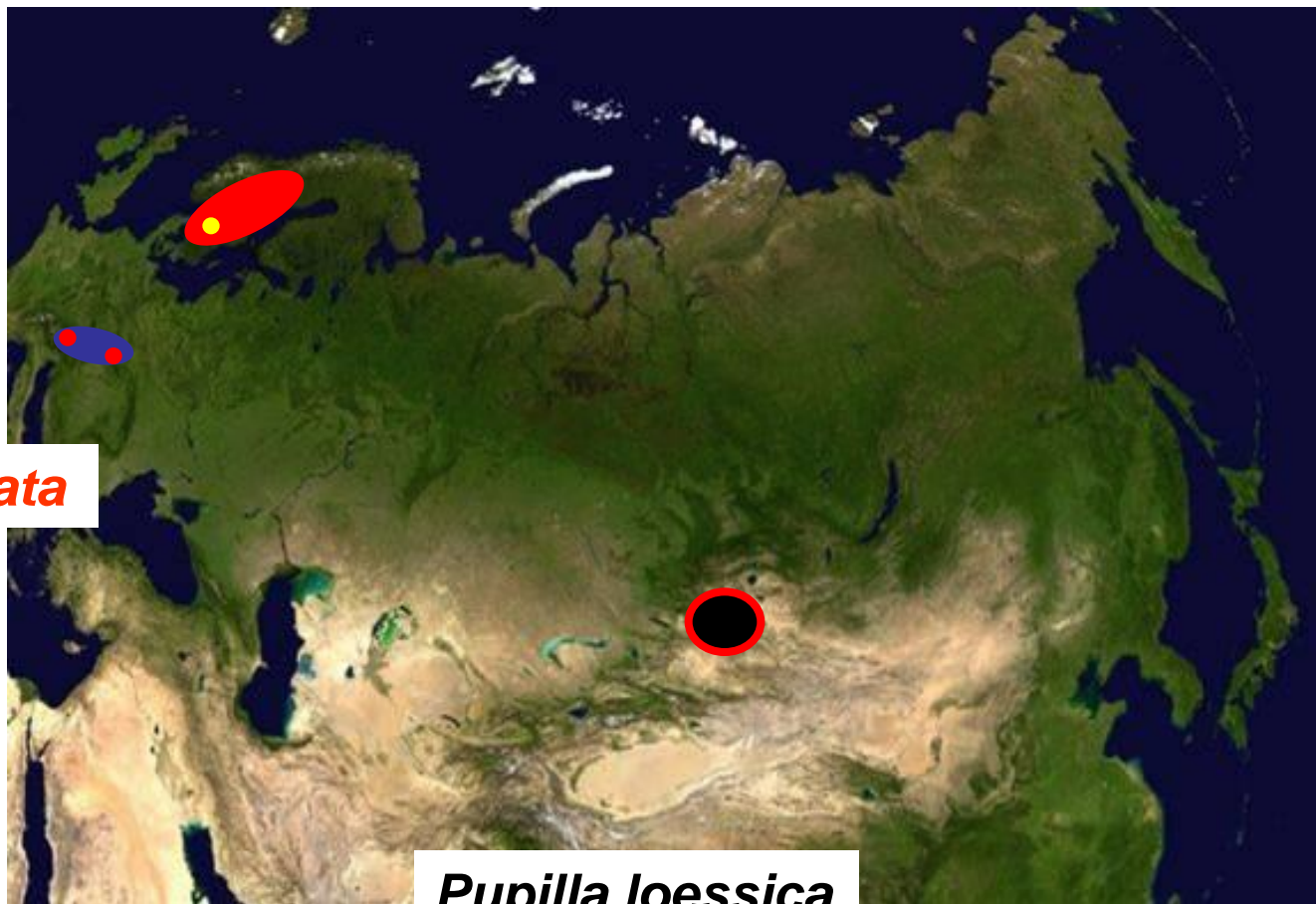


Pupilla alpicola

Vertigo pseudosubstriata



Vallonia tenuilabris



Pupilla loessica



Vertigo genesii



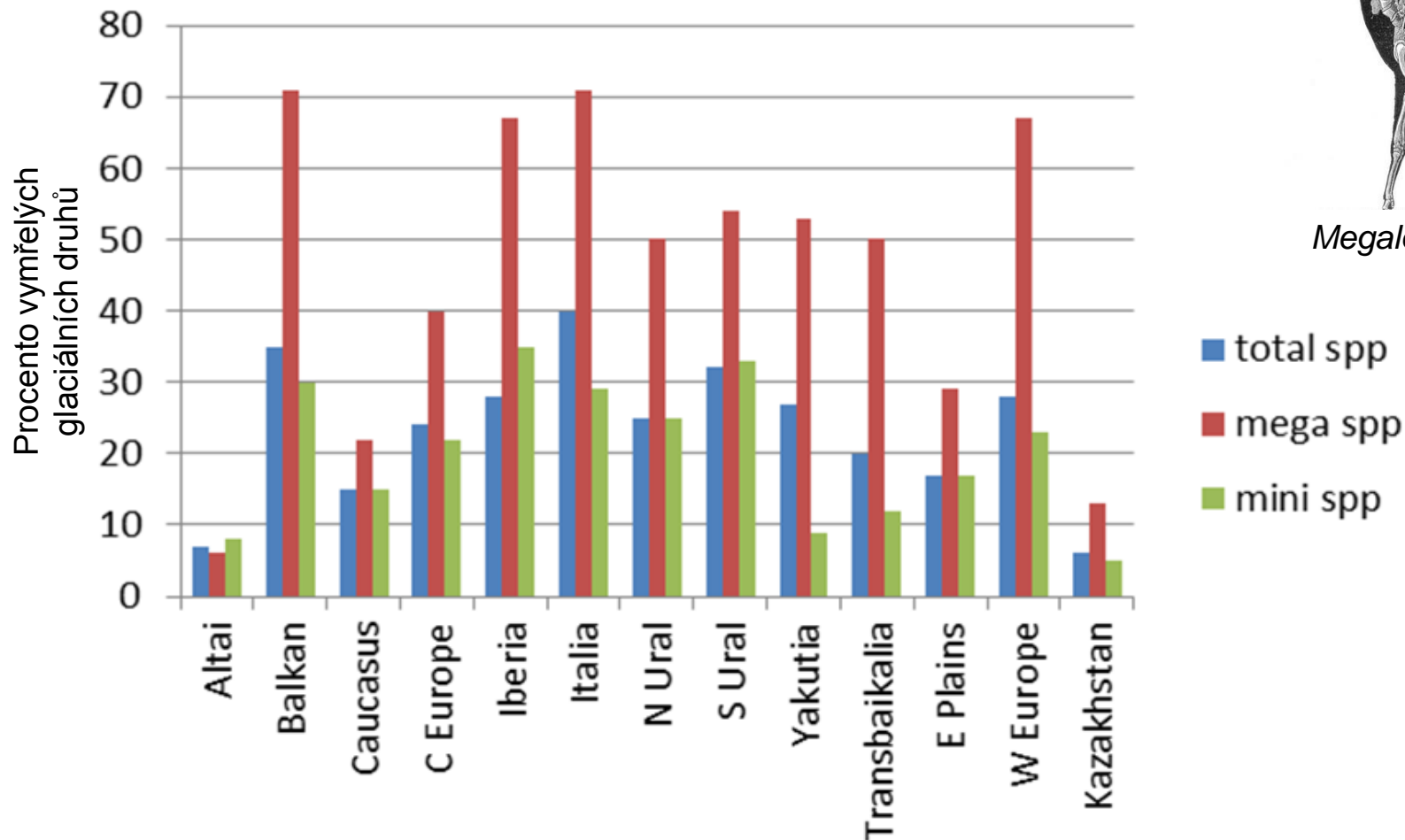
Columella columella

Fosilní a současné fauny savců

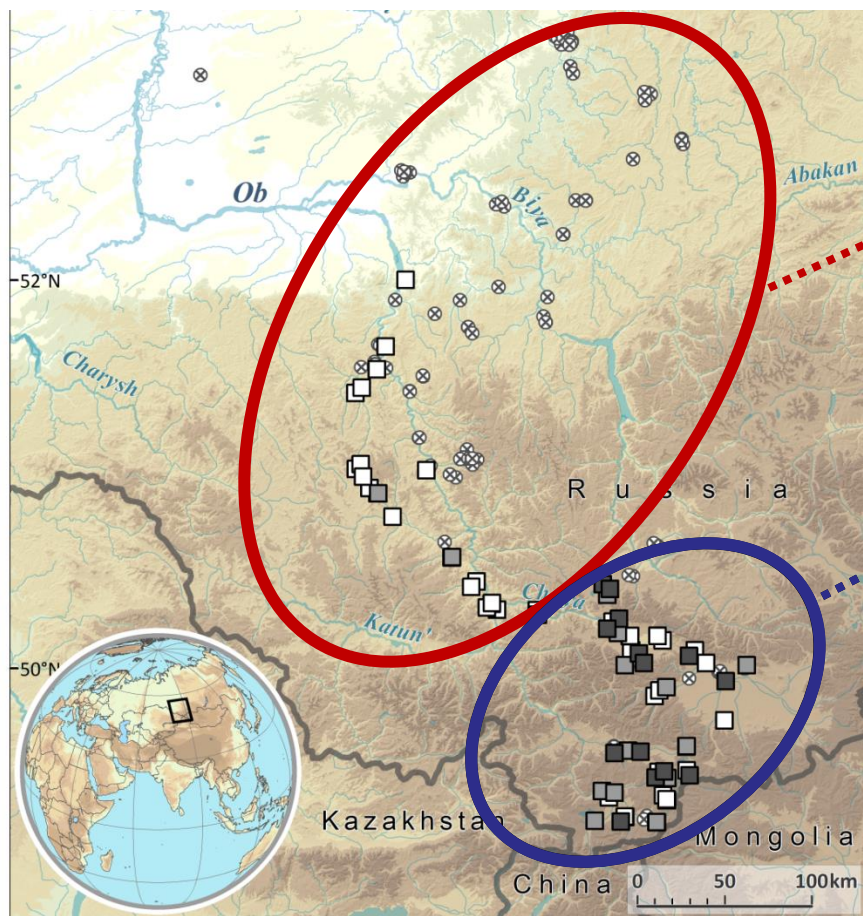
- ze všech regionů Eurasie, nejméně druhů pleistocenních savců vymřelo v altajsko-sajanské oblasti a v Kazachstánu



Megaloceros giganteus
(Wikipedia)



Výskyt těchto glaciálních druhů na Altaji



relativně vlhko a teplo

sucho a chladno
potenciálně analogie krajiny
posledního glaciálního maxima:
- Kurajská step
- Čujská step
- plošina Ukok

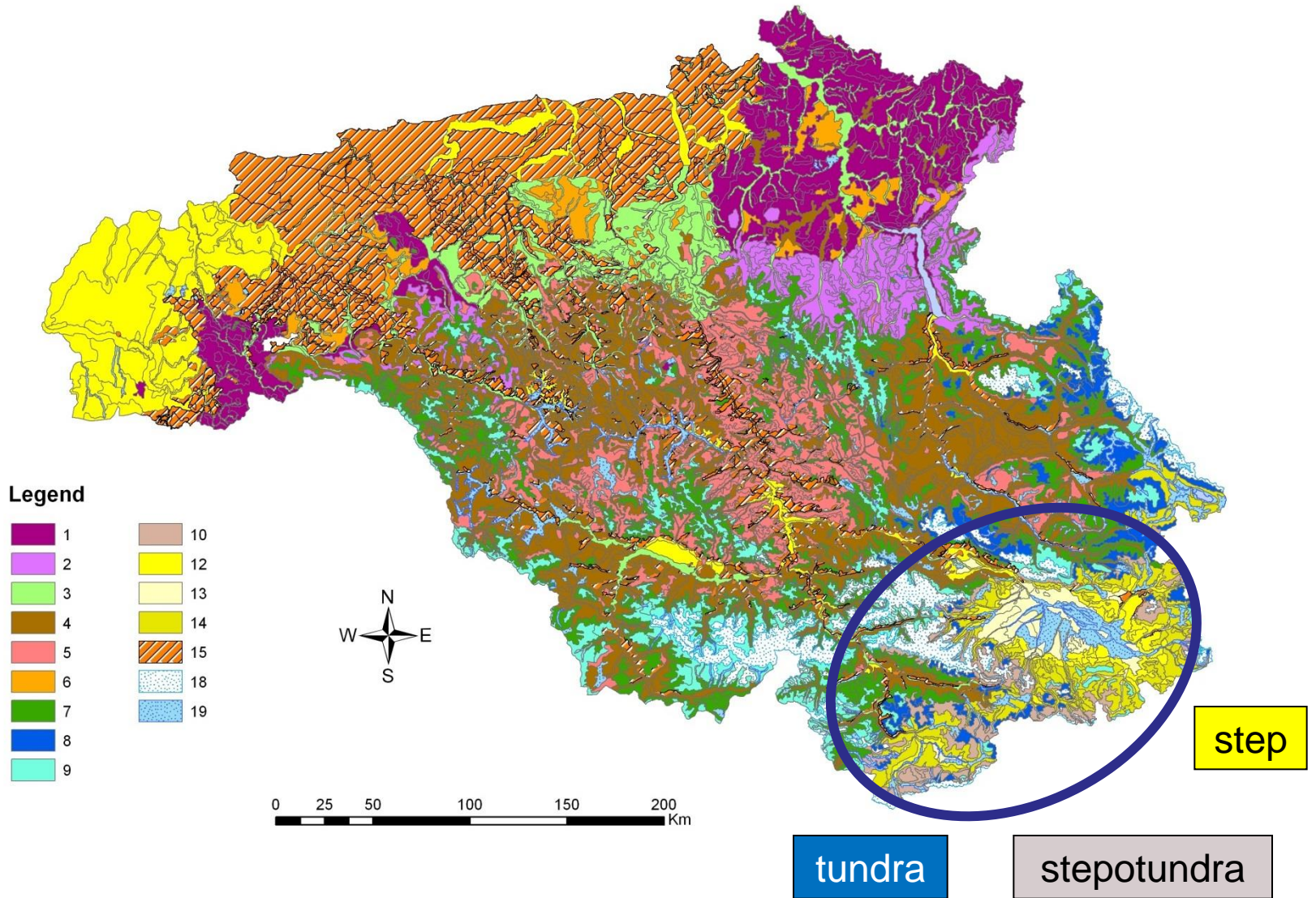
- ⊗ lokality bez glaciálních plžů
□ - ■ lokality s 1-6 glaciálními plži

Number of relict species ⊗ none □ 1 ■ 2 ■ 3-6

(Horsák et al. in prep.)

Vegetační kryt Altaje

- Interpretace satelitních snímků (MODIS)



Biotypy vrcholně glaciálních plžů na Altaji

- ekologie současných populací indikačních druhů evropských spraší ukazuje na výskyt stromů – větší počet těchto druhů vždy v řídkých lesích



tajga s modřínem a břízou zakrslou



hemiboreální les s modřínem



bazické slatiniště se smrkem



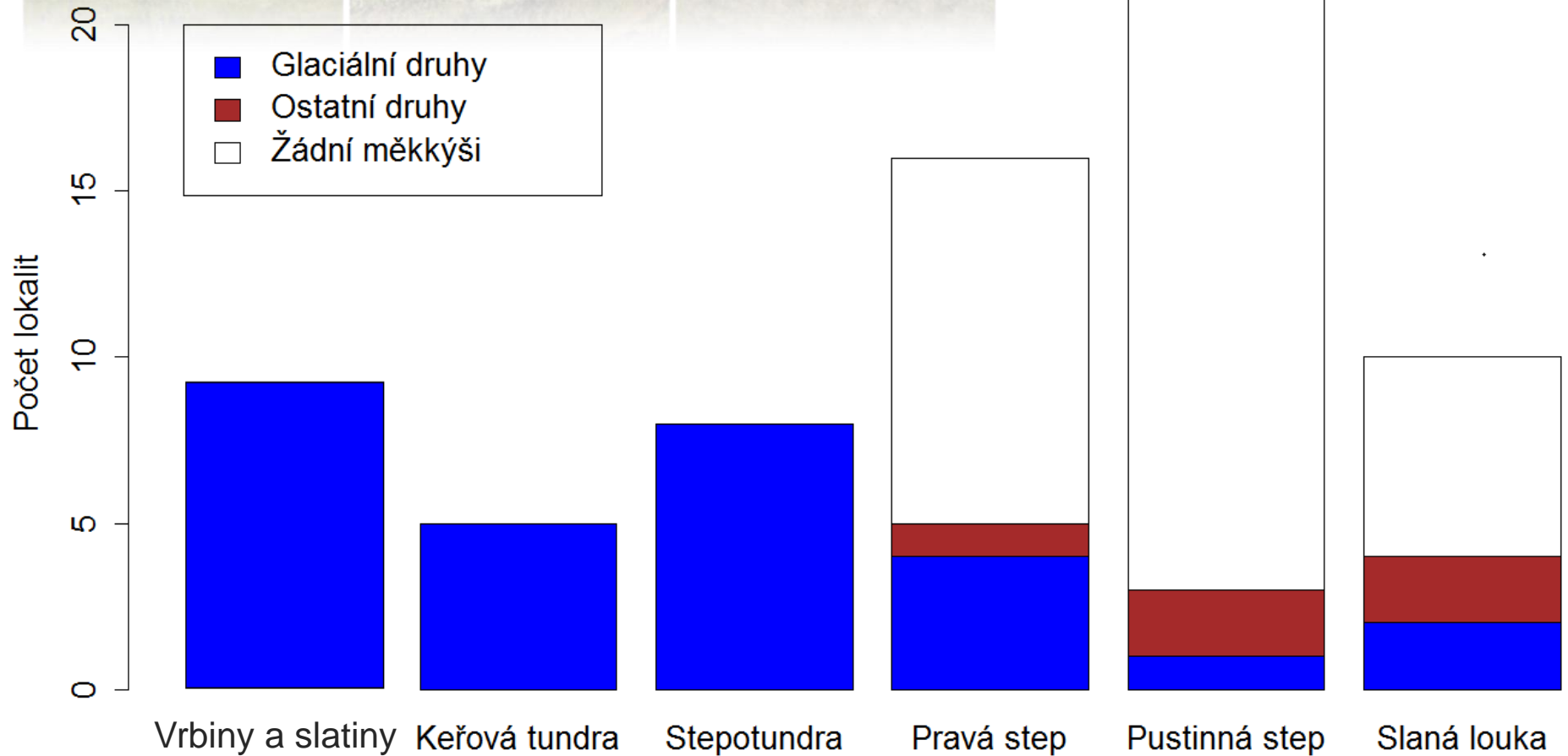
nelesní bazické slatiniště

Biotoxy s absencí plžů na Altaji

- současná vegetace odpovídá pylovému záznamu glaciálu střední Evropy, přesto bez plžů (nejen glaciálních) – takto extrémní u nás glaciál asi nebyl

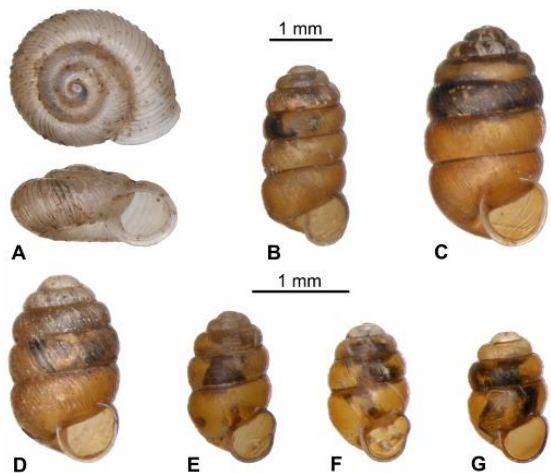
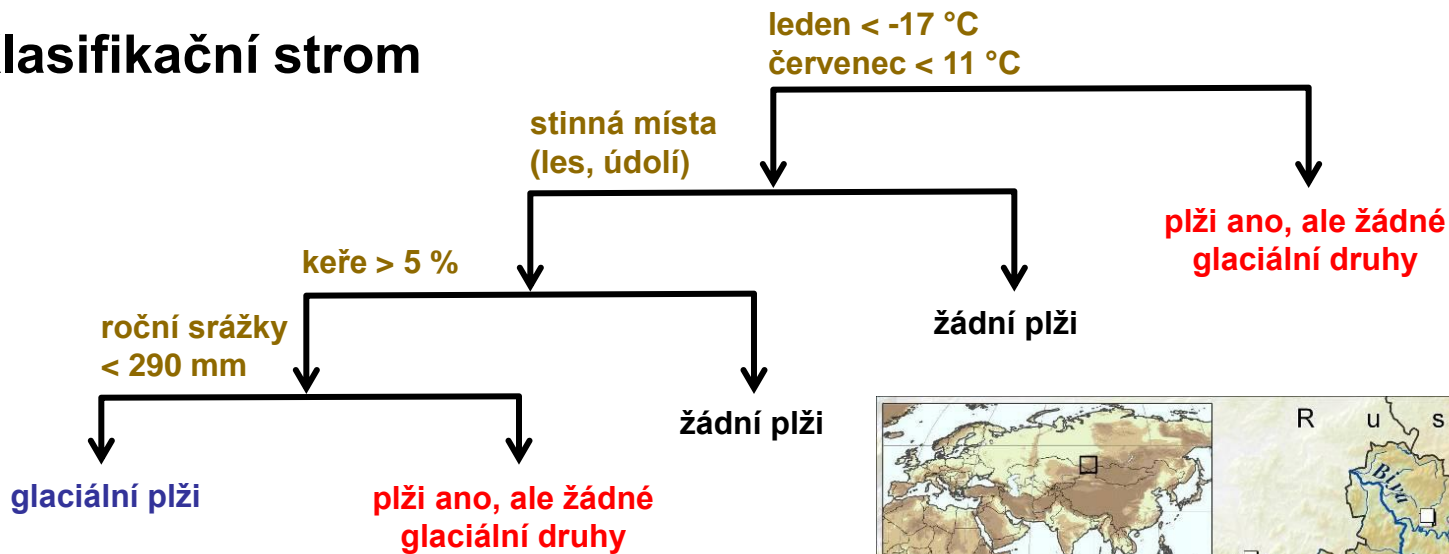


Glaciální plži ve stepotundře jižního Altaje



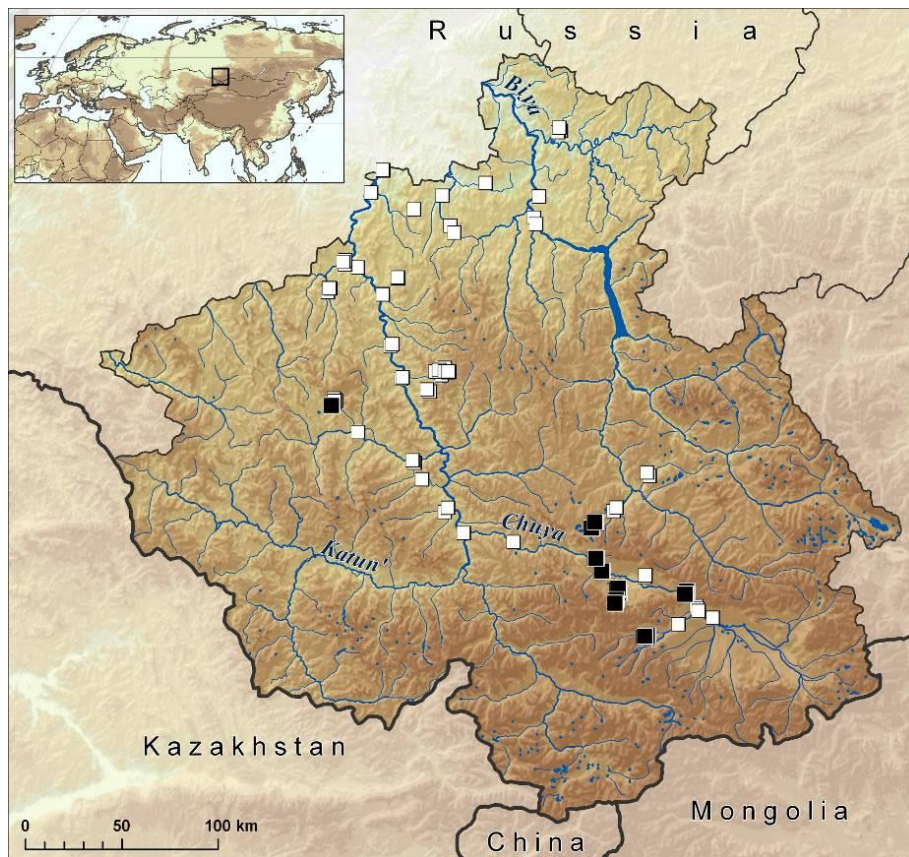
Indikační hodnota těchto glaciálních druhů pro paleorekonstrukce

Klasifikační strom

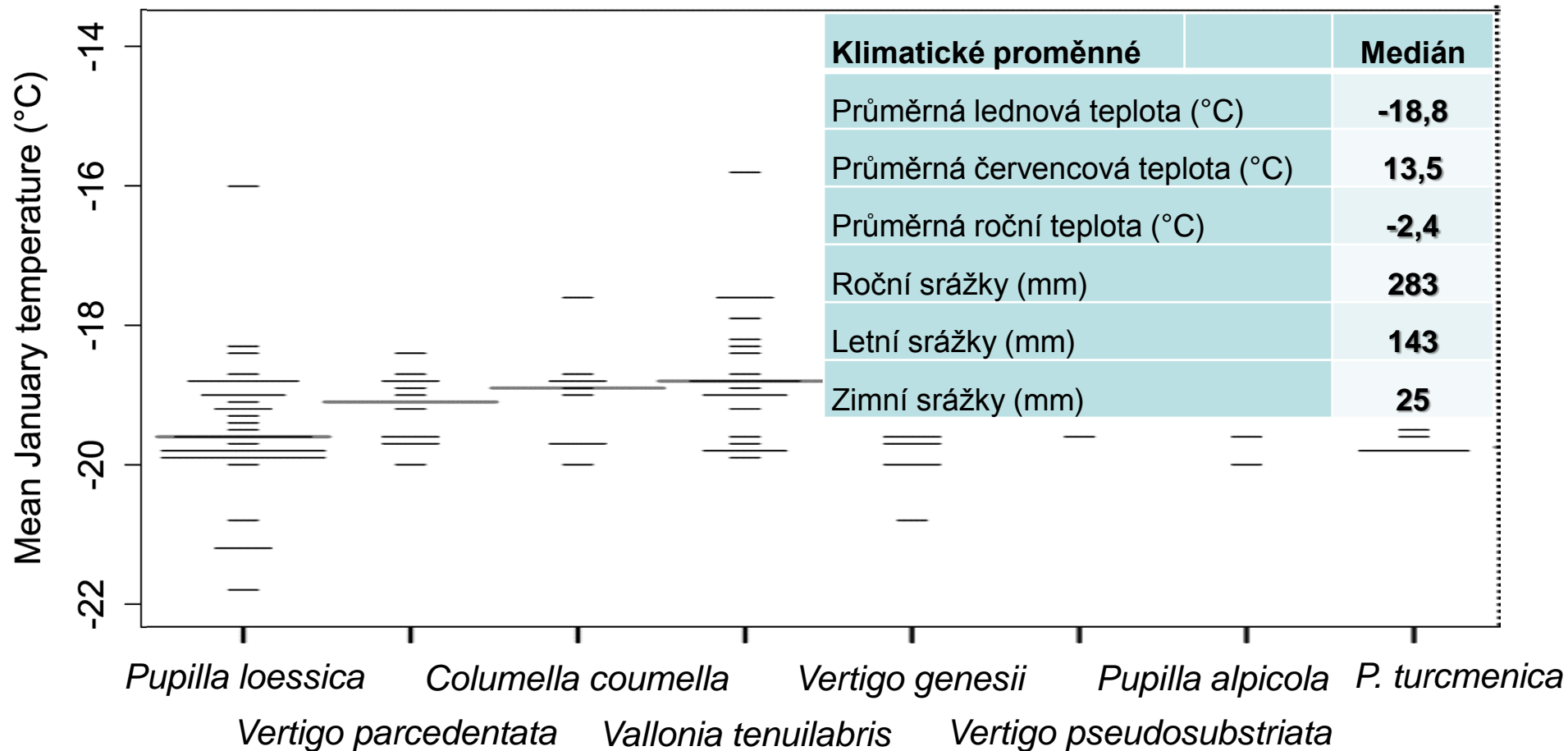


□ lokality bez glaciálních plžů

■ lokality s glaciálními plži



Indikační hodnota glaciálních druhů pro rekonstrukce paleoteploty



Literatura

- Bohn U. & Neuhäusl R. (eds) (2000–2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S., van der Knaap W.O. & Ammann B. (2004): Late Glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan highmountain plateau, Altai Mountains, southern Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 209: 259–279.
- Hilbig W., Knapp H.D. (1983): Vegetationsmosaik und Florenelemente an der Wald-Steppen-Grenze im Chentej-Gebirge (Mongolei), *Flora*: 1–89.
- Hofreiter M. & Stewart J. (2009): Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, 19: R584–R594.
- Chytrý, M., Pavelková-Řičánková V. & Horsák, M. & (2010): Kde dnes znamená včera, Jihosibiřské refugium doby ledové. *Vesmír*, 89: 2–6.
- Horsák, M. & Chytrý, M. (2010a) Krajiny zamrzlé v čase I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové. *Živa*, 58: 118–120.
- Horsák, M. & Chytrý, M. (2010b) Krajiny zamrzlé v čase II. Jižní Ural – současná analogie střední Evropy ve starém a středním holocénu. *Živa*, 58: 166–168.
- Horsák M., Chytrý M., Pokryszko B.M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kintrová K., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B. & Valachovič M. (2010): Habitats of relict terrestrial snails in southern Siberia: lessons for the reconstruction of palaeoenvironments of full-glacial Europe. *Journal of Biogeography*, 37: 1450–1462.
- Ložek V. (1973): *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia, Praha, 372 pp.
- Meusel H., Jäger E.J., Weinert E. & Rauschert S. (1965–1992): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora I–III*. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Literatura

- Pokorný P. (2002): A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International*, 91: 101–122.
- Provan J. & Bennett K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 564–571.
- Ray N. & Adams J.M. (2001): A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* 11, (http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html)