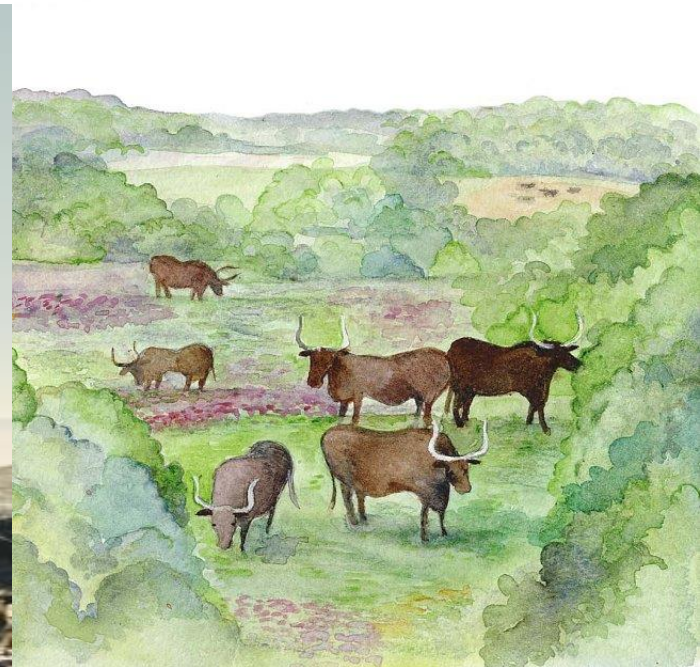


Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

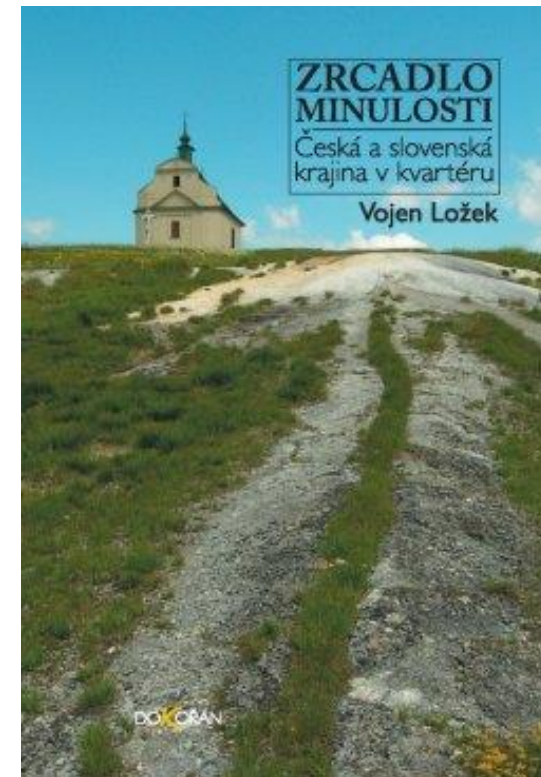
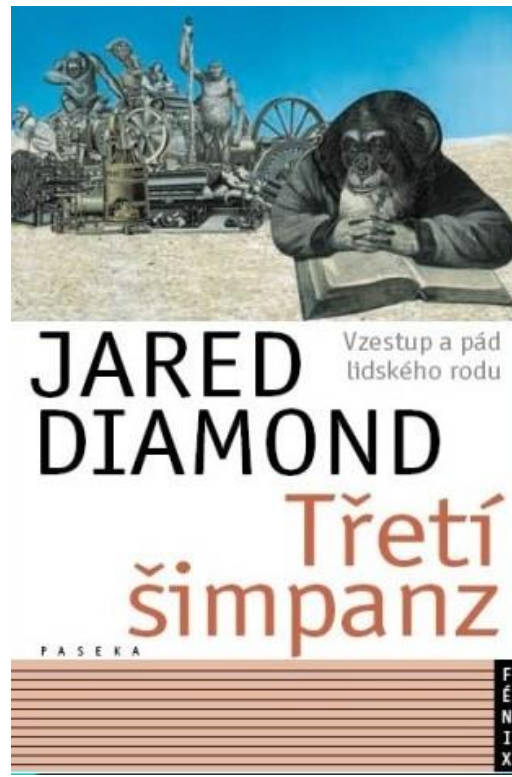
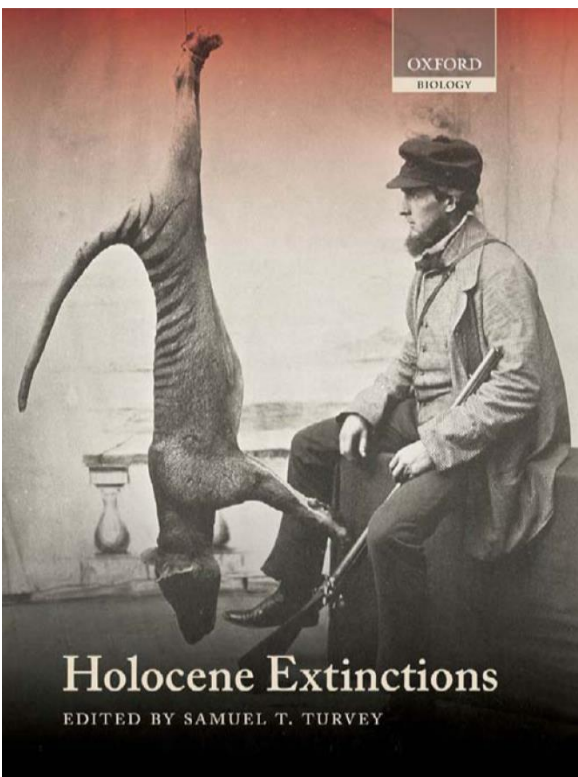
UBZ PřF MU, Brno

VI. přednáška – obsah, literatura

Pozdní glaciál a přechod k holocénu: klimatické změny a vymírání na konci pleistocénu

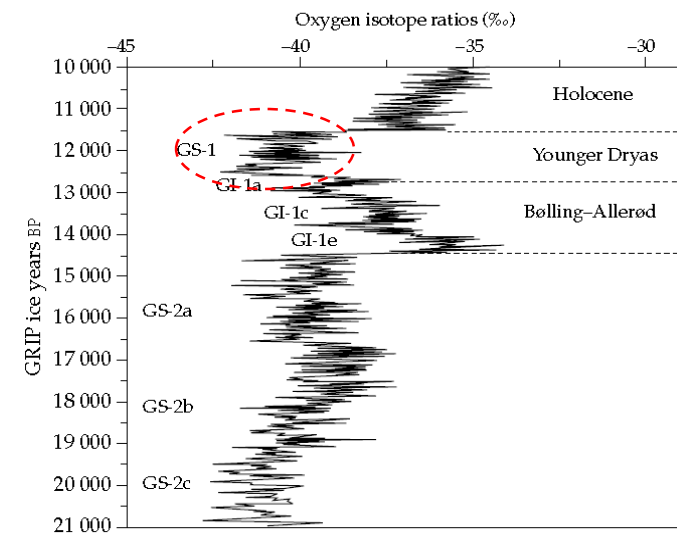
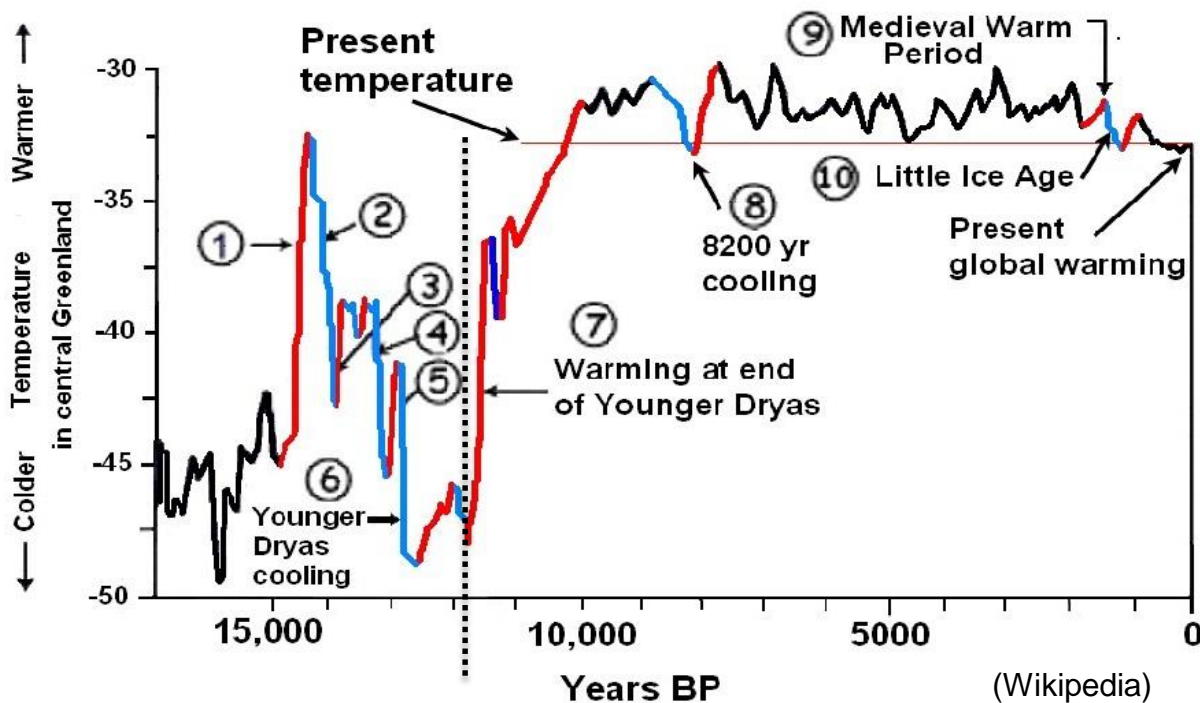
"We live in a zoologically impoverished world from which all the hugest and fiercest and strangest forms have recently disappeared."

(Alfred Russel Wallace, 1876)



Pozdní glaciál: vymezení, klimatická nestabilita

- ca **14,7–11,6 kyr BP**: první výrazné oteplení po LGM (nástup mezi 14,7–14,5 kyr BP) označované jako Bølling-Allerød (viz /1/; GI-1 – grónský interstadiál 1)
- období výrazné klimatické nestability (zejména na severní polokouli); několik interstadiálů a stadiálů:
 - Bølling**: oteplení mezi 14,7–14,1 kyr BP /1/
 - starší Dryas**: krátké ochlazení mezi 14,1–13,8 kyr BP /2/
 - Allerød**: oteplení mezi 13,8–12,7 kyr BP /3/; chladný výkyv na konci /4/
 - mladší Dryas**: ochlazení mezi 12,7–11,6 kyr BP /5/

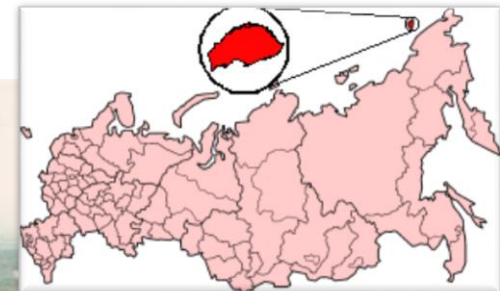
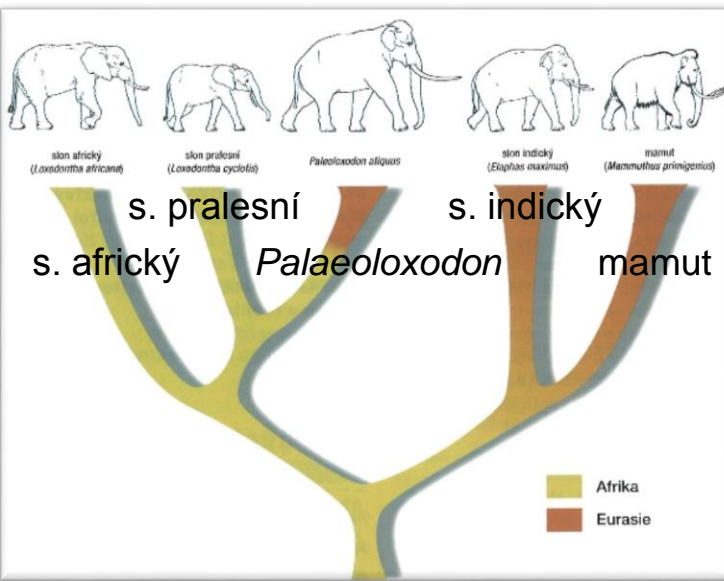


(Wikipedia)

(Turvey 2009)

Pozdní glaciál: pozadí klimatických změn, důsledky

- chladné výkyvy způsobeny porušením termohalinní cirkulace (masy ledu se odlamovaly z Laurentinského ledovce do severního oceánu)
- oteplování vedlo k růstu hladiny světového oceánu
 - nejvíce ovlivněna JV Asie – zaplavení až 40 cm pobřeží za týden (!)
 - extrémní extinkce na malých ostrovech, ale také vznik nových izolovaných populací (např. orangutana, na pevnině později vyhynul)
 - fragmentace pevniny v Beringii: izolace Wrangelova ostrova /viz mapa/ a populace mamuta (přežil zde až do 4022 cal. BP, malá ostrovní forma)
 - při tání ledovců zvedání kontinentů (Skandinávie o 700 m, Severní Amerika o 900 m)



Pozdní glaciál: změny společenstev, migrace

- změny rozšíření organizmů byly velmi komplexní – odrážely rychlé a výrazné klimatické změny (sezónní teploty, srážky, atd.)
- suchozemské systémy velmi dynamické, bez klimaxových stádií
- paleobotanické studie ukazují jiné kombinace druhů a jiná společenstva než dnešní (ty se formují až počátkem holocénu), silný latitudinální gradient
- po ústupu ledovců rychlé šíření stromů: dálkové šíření (*leptokurtic dispersal*) vs. šíření z kryptických refugií
- výrazné zvlhčení klimatu v návaznosti na oteplování – nápadná redukce stepí ve prospěch tundry a lesa – velké změny na úrovni biomu
- migrace *Homo sapiens* z Afriky ca před 40 tis. lety – na konci pleistocénu lidi kolonizovali všechny kontinenty (mimo Antarktidu) – vždy souviselo s masivním vymíráním velkých savců (také ptáků a plazů)
- Severní i Jižní Amerika byla kolonizována až po LGM
 - z východní Sibiře přes pevninský most v Beringii do Aljašky (pokles hladiny o 85 m, 1600 km široký pruh kontinentálního šelfu)
 - známá kultura "Clovis" pronikla během Allerødu
 - doklady starších kultur okolo 15 kyr BP (kolonizace po souši možná až po ústupu ledovce na Aljašce)

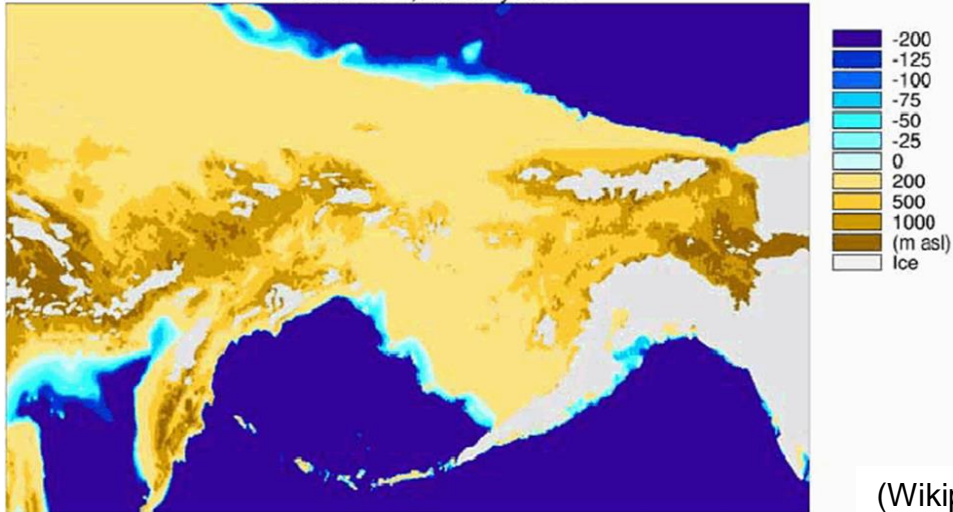


Kamenný hrot oštěpu kultury Clovis.

Beringie od LGM do současnosti

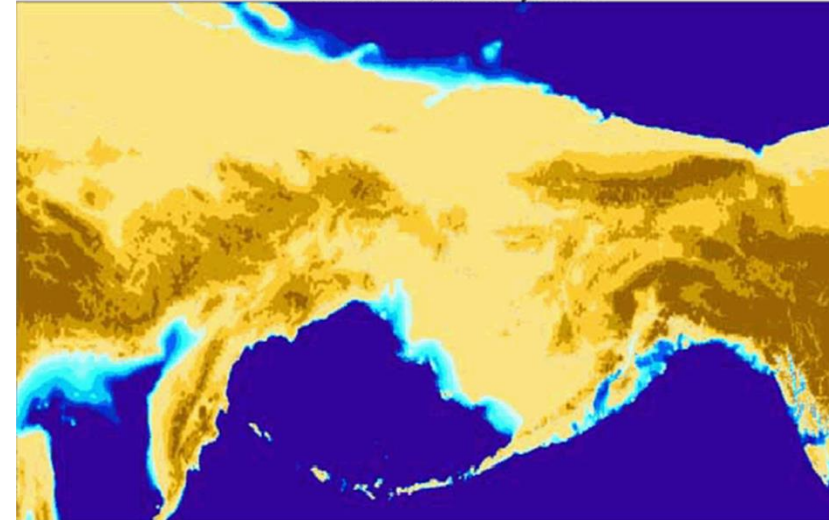
PALE Paleoenvironmental Atlas of Beringia

Coastline 21,000 Cal years BP



(Wikipedia)

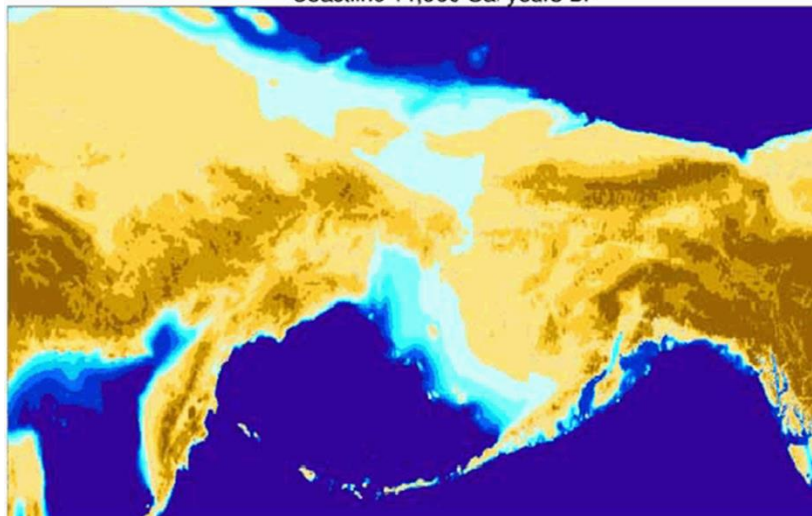
Coastline 15,000 Cal years BP



Beringie v době LGM – Aljaška pokryta ledovcem

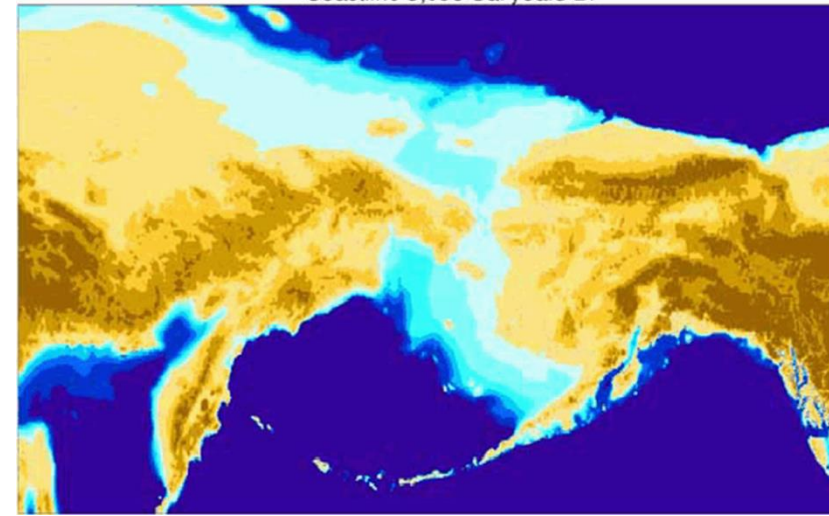
Pozdní glaciál – ústup ledovce, pevninský most

Coastline 11,000 Cal years BP



Počátek holocénu – pevninský most mizí

Coastline 9,000 Cal years BP



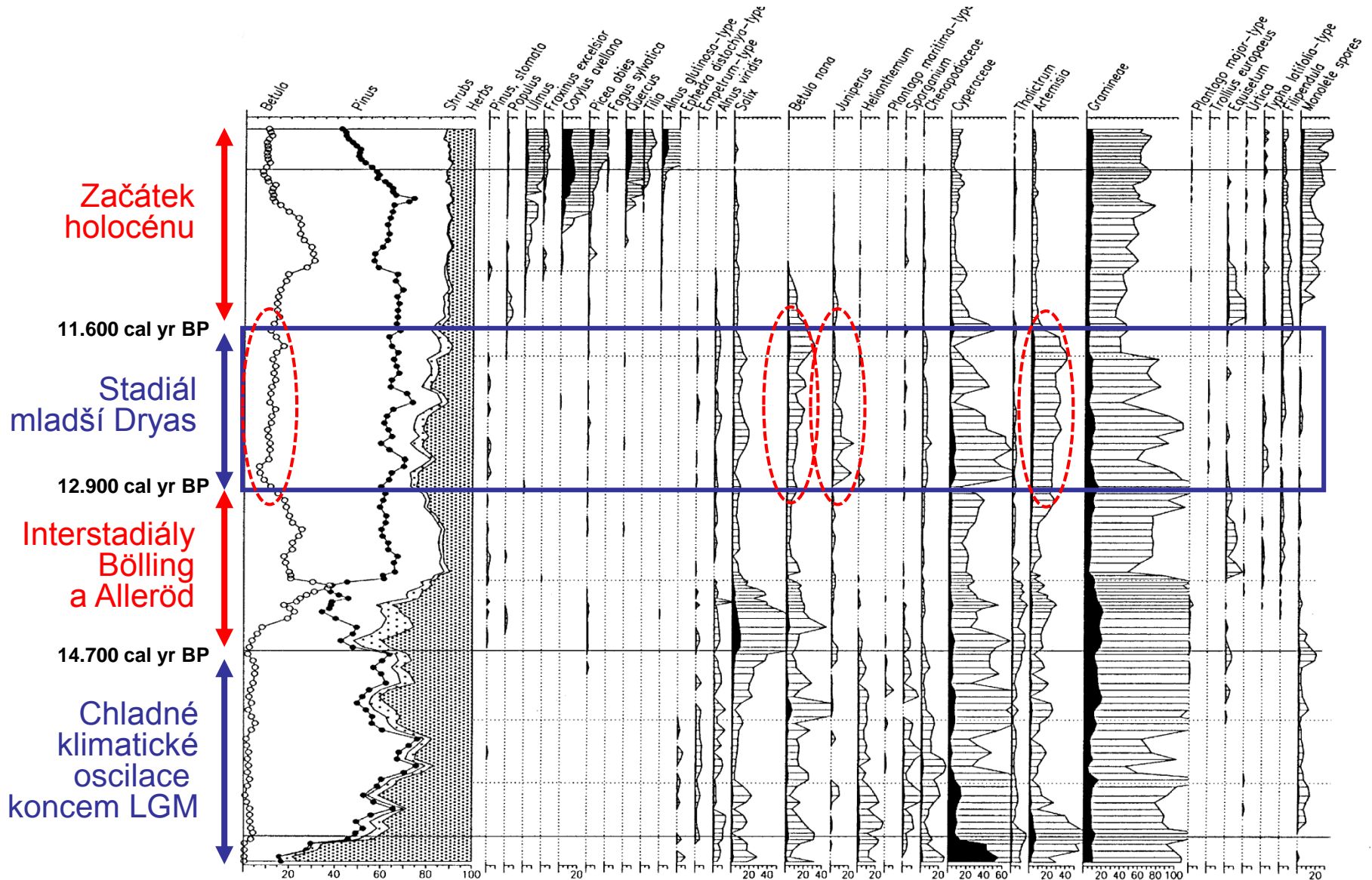
Starý holocén – kontinenty odděleny

Povšechní popis naší přírody v pozdním glaciálu

- po oteplení v Bøllingu – šíření nenáročných dřevin (borovice, bříza), **končí sedimentace spraše!** (počátek tvorby půd, svrchní horizont se odvápnuje, akumulace svahových sutin, řeky meandrují do svých sedimentů)
- starší Dryas byl velmi krátký; šíření dále pokračuje v Allerødu – husté borovo-březové lesy, **úbytek světlomilných bylin a ústup sprašových druhů**
- během interstadiálů výrazný nárůst produktivity: minerogenní sedimenty se mění na organogenní (v jezerních systémech)
- mladší Dryas představuje **návrat ke glaciálu** (teplota téměř totožná) – návrat stepních společenstev, expanze jalovce (zejména v Alpách a Británii)
 - nejvýznamnější výkyv pozdního glaciálu, globální význam
 - u nás rostla kontinentalita (poklesem zimních teplot, tuhá zima a zároveň teplé vegetační období), krajina více otevřená – rostla větrná aktivita – písečné přesypy v nivách velkých řek (např. u Vlкова na Třeboňsku)
- zejména v teplých fázích **nárůst heterogenity stanovišť a biodiverzity:** přežívají mnohé stepní druhy, šíří se luční, tajgové a křovinné druhy
- hojné jsou otevřené bazické mokřady se svými druhy; vysrážení sladkovodních slínů i čistých jezerních kříd (Polabí, dolní Poohří)
- u nás hranice klimat. změn méně ostré – interstadiály se jeví jako celek (větší dopad v blízkosti ledovce, ústup a opakované šíření – morény ve Skandinávii)

Pylová analýza profilu Švarcenberk

- vývoj vegetace od konce LGM po současnost; jasný signál mladšího Dryasu



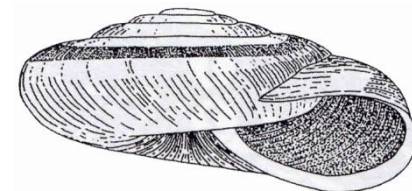
(Pokorný 2002)

Vývoj malakofauny v pozdním glaciálu

- mizí některé vúdčí glaciální druhy (*Pupilla loessica* a *Vertigo parcedentata*)
- přežívá *Vallonia tenuilabris*, *Columella columella* je hojná v mokřadech
- v bazických mokřadech hojně *Vertigo genesii* → *V. geyeri*
- stepní společenstva s hojnou *Pupilla triplicata* a *Vallonia costata*
- příchod mezofilních druhů: *Nesovitrea hammonis*, *Euconulus fulvus*, *Punctum pygmaeum*, *Arianta arbustorum*



- méně také křovinné druhy: *Euomphalia strigella*, → *Carychium tridentatum*, *Fruticicola fruticum*, *Vertigo pusilla*
- na jih Čech a Moravy pronikla *Chilostoma achates*
– dnes endemit rakouských Alp



Vývoj savčí fauny v pozdním glaciálu

- savci ukazují podobný vývoj jako plži – společenstva jsou složena z části z některých přežívajících **druhů glaciální stepo-tundry** (hraboš úzkolebý, sob polární), **druhů teplejších stepí** (pišťucha stepní a křečík šedý) a **křovin až lesů** (myšice, norník rudý)
- dále narůstá početnost hraboše polního na úkor úzkolebého
- narůstá také přítomnost tolerantních vlhkomilných druhů (hryzec vodní, hraboš hospodárny /a/ a rejsek obecný /b/)
- rovněž se hojněji objevují druhy lemových formací (např. myšivka a bělozubka)
- naprostá většina glaciálních druhů vymírá; již na počátku u nás mizí liška, pižmoň, bizon, lumík velký, masožravci, později zajíc bělák; (mamut, nosorožec, veledaněk a medvěd vymřeli již v LGM; sob vymřel až v boreálu)
 - tarpan stepní (*Equus ferus*) přežívá až do 18. st.
- v panonské oblasti se objevují první plši



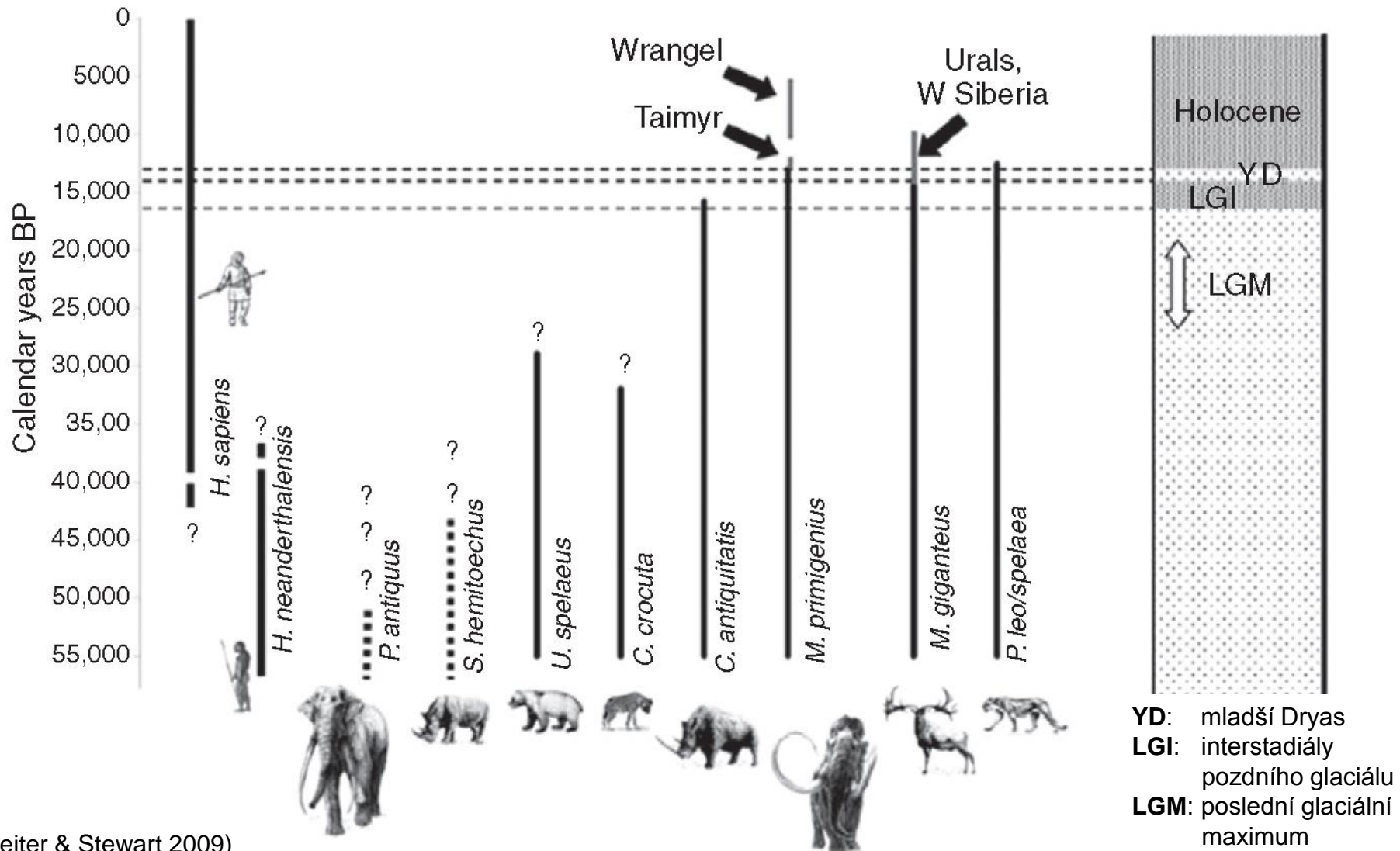
plšík lískový



Equus ferus przewalskii

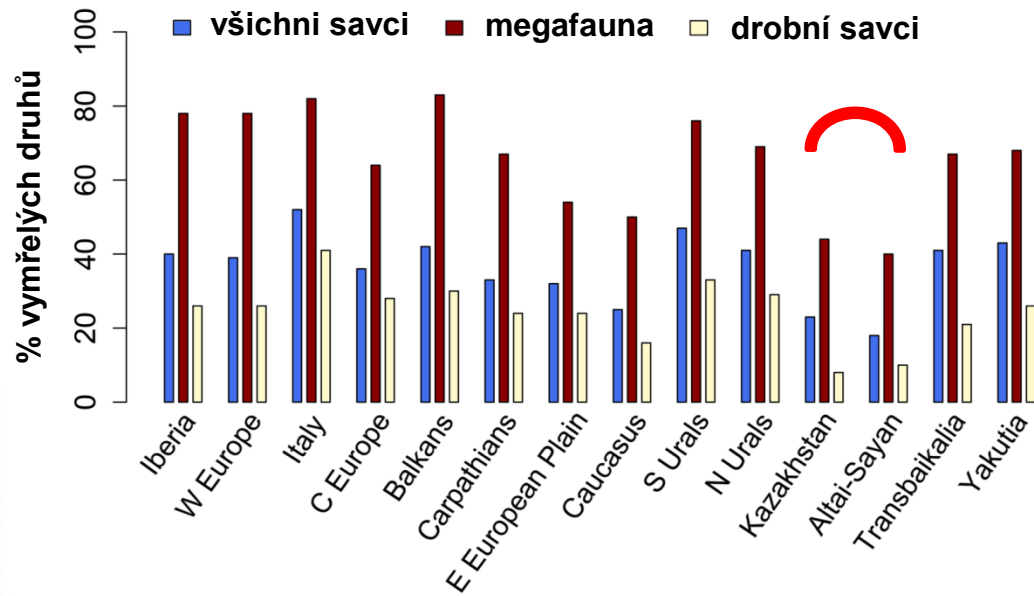
Pozdní glaciál: období velkých změn a extinkcí

- vymírají **celé linie velkých savců táhnoucí se kvartérem**: mnoho druhů vymírá ještě před koncem glaciálu – korelace s příchodem moderního člověka



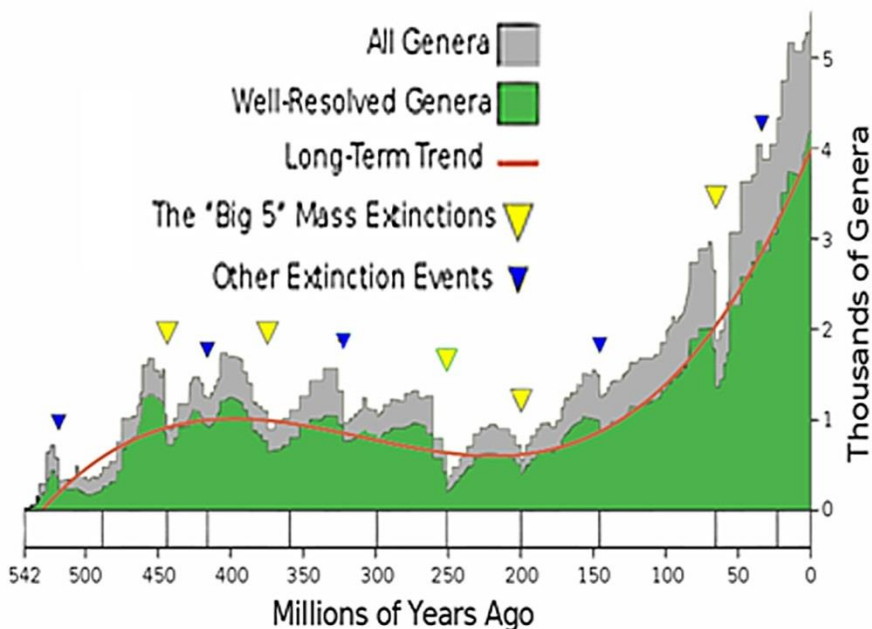
Geografické rozdíly v rozsahu vymírání

- v posledních 50 tis. letech extrémní vymírání velkých (> 44 kg) terestrických obratlovců – 6. světové vymírání?
- geografické rozdíly: největší dopad v Jižní a Severní Americe a Austrálii; relativně malý v subsaharské Africe a jižní Asii (přežil slon, nosorožec)
- podstatné vymírání i v Eurasii: okolo 37 % druhů



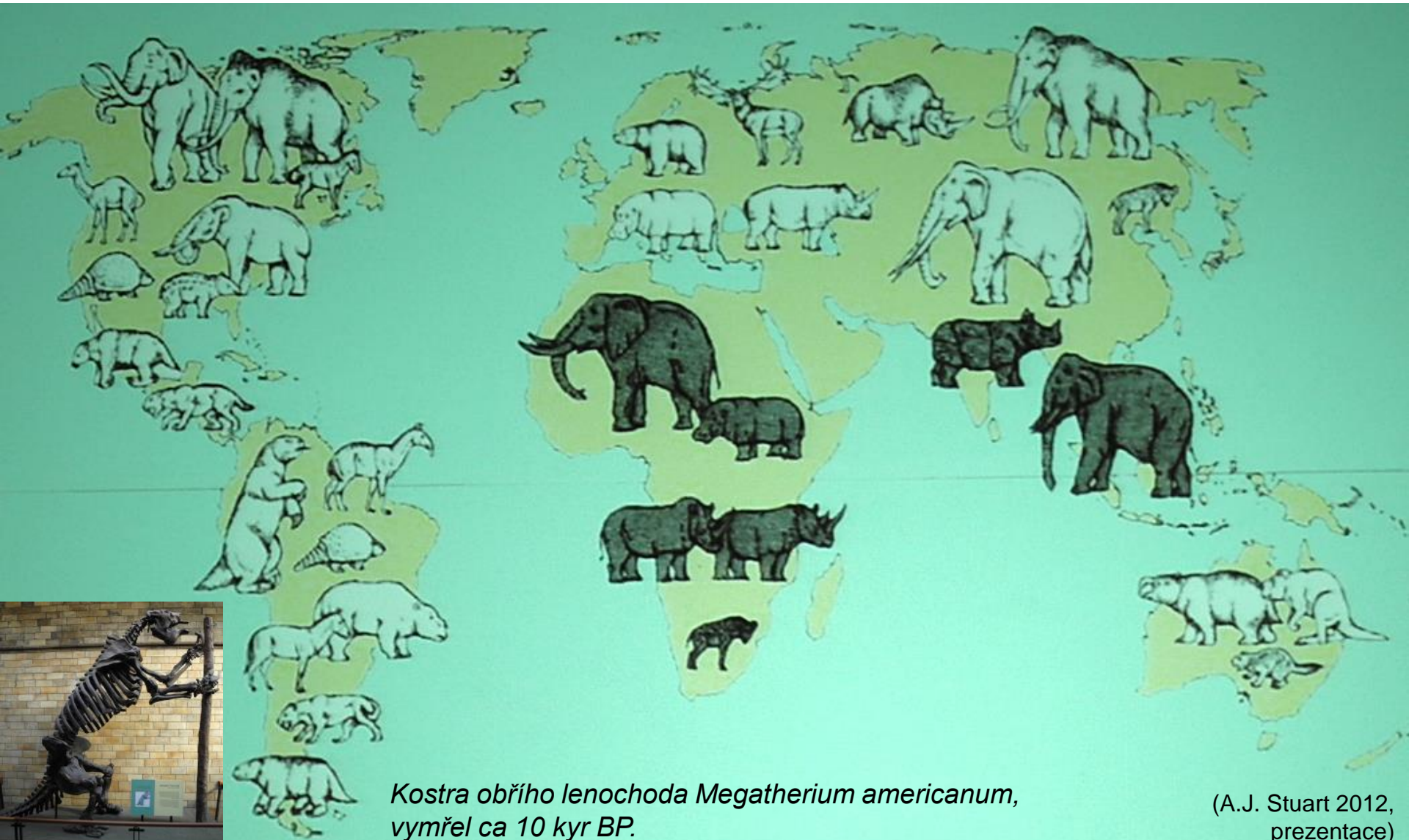
(Pavelková Řičánková et al., 2014, 2018)

Existence pěti masových vymírání: ordovik-silur, devon, perm-trias, trias-jura a křída-terciér.



Míra extinkcí na jednotlivých kontinentech

- přehled vybraných velkých savců žijících před 50 tis. lety (tmavé druhy přežily)



Kostra obřího lenochoda Megatherium americanum, vymřel ca 10 kyr BP.

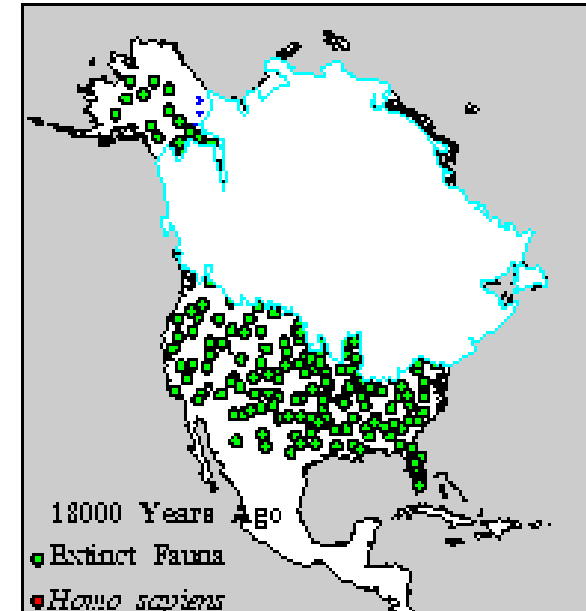
(A.J. Stuart 2012, prezentace)

Průběh a důvody extinkcí: fakta a hypotézy

- "prehistoric overkill hypothesis"
 - vyhubení megafauny lidmi (jako na ostrovech – sloní ptáci)
 - geografické rozdíly, dnes malá podpora pro Eurasii (chybí jasné důkazy lovení mamutů, ale tradiční představa jiná!); lidi lovili střední (kůň, jelen) a malé savce
- "climatic/environmental change hypothesis"
 - změna klimatu a vegetace (potrava) – změny i v předešlých glaciálech, ale stejné druhy je přežily (nicméně velká podpora, podstatný vliv)
- "hyperdisease hypothesis " (rozsáhlá epidemie, Lyons et al. 2004a) a "bolide impact hypothesis " vliv dopadu meteoritu – obecně malá podpora obou

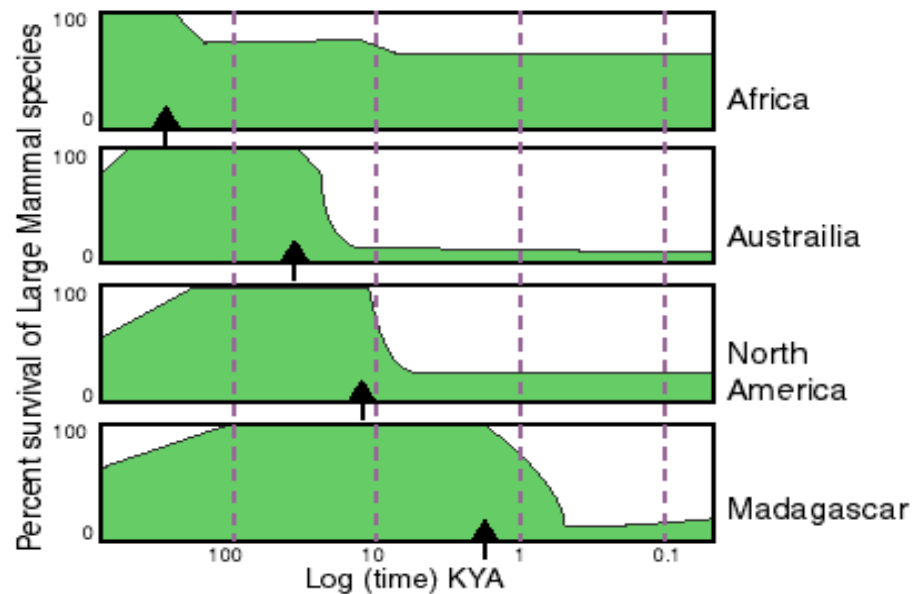
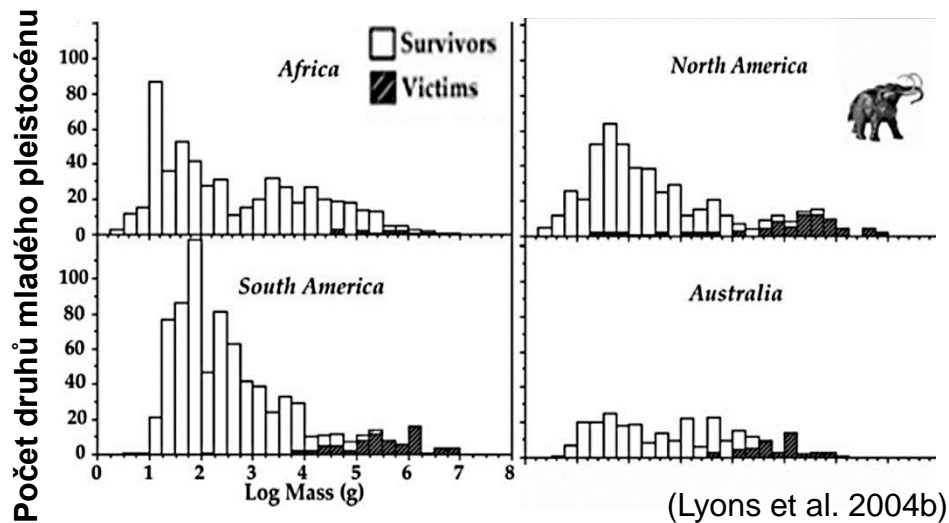
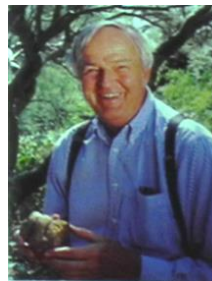
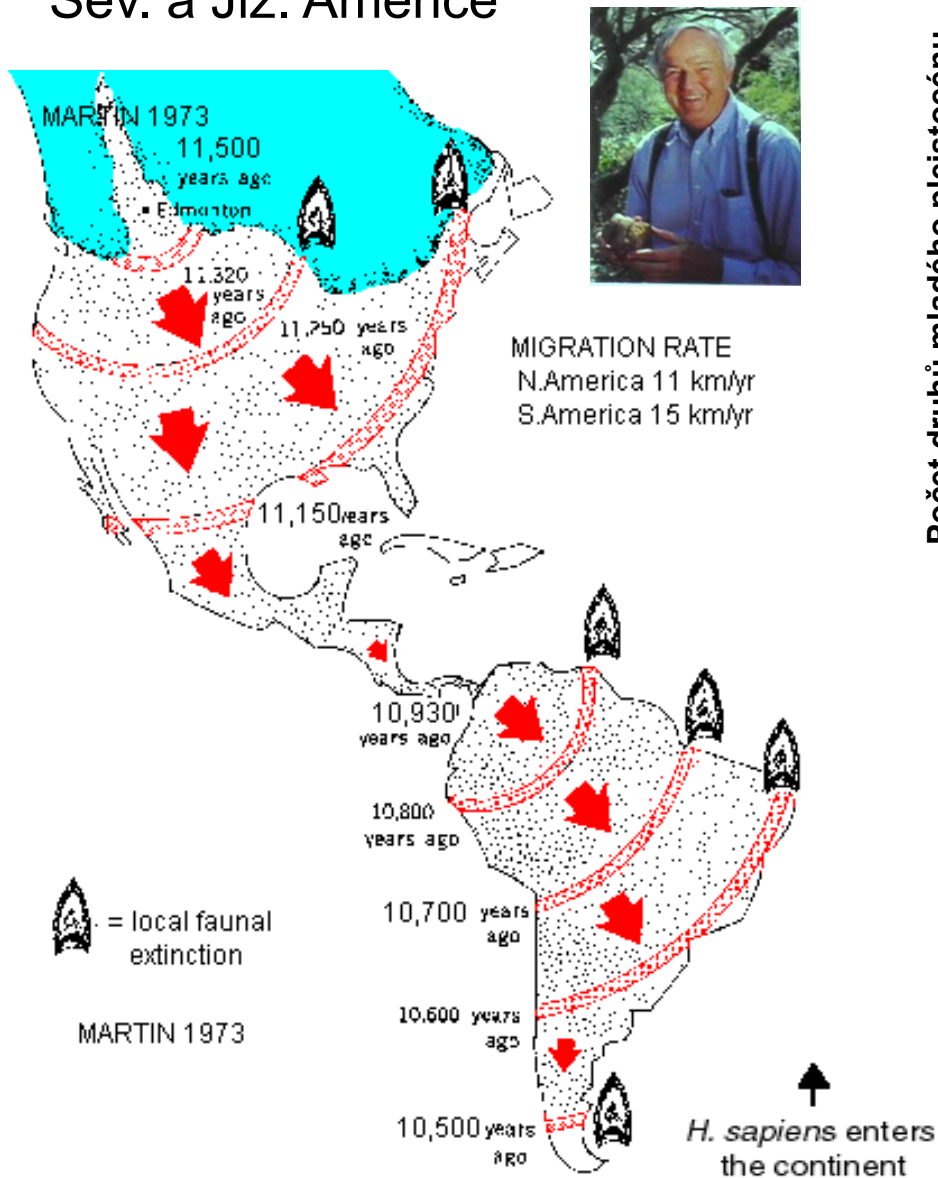


	Počet vymřelých rodů za posledních 50 tis. let	Míra extinkce (%) savců >44 kg	Počet rodů savců, které přežily do holocénu
Eurasie (severní)	9	37	17
Afrika	8	17	38
Austrálie	21	91	2
Severní Amerika	33	72	13
Jižní Amerika	50	83	10



"Overkill" neboli "Hunting" hypotéza

- Paul S. Martin (1967): "blitzkrieg" (blesková válka), na základě dokladů v Sev. a Již. Americe



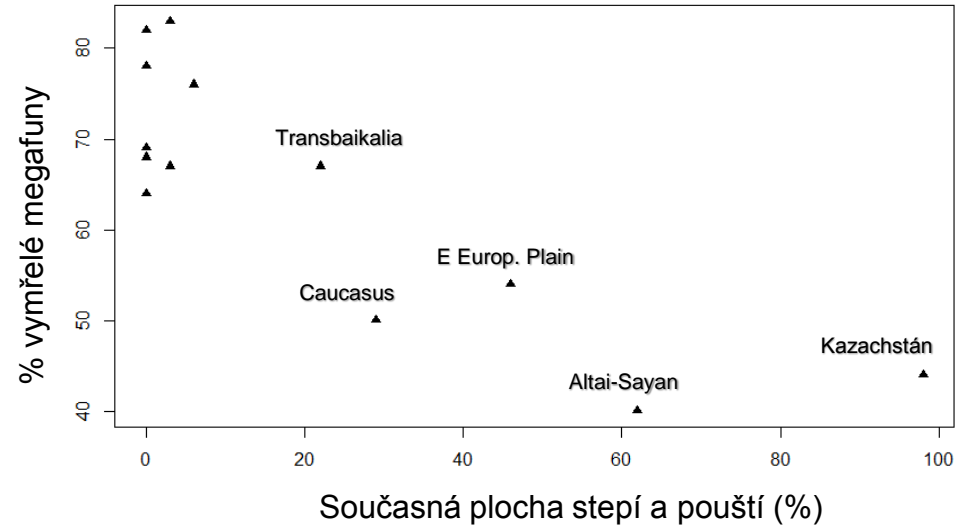
Klimatická hypotéza

- vysoká podpora pro Eurasii (severní polovinu, pro jižní málo údajů)
- koncem glaciálu oteplení a zvlhčení klimatu – úbytek produktivních stepí, homogenizace vegetace

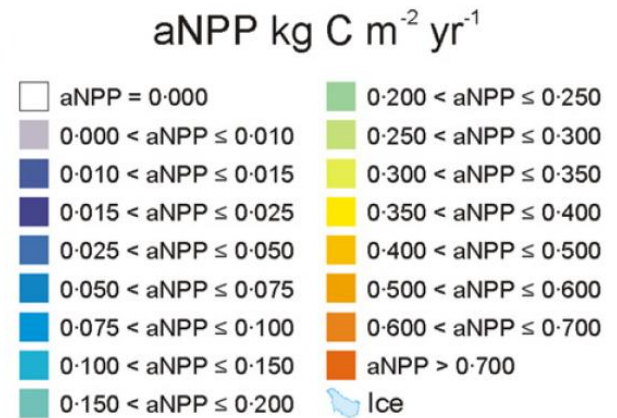
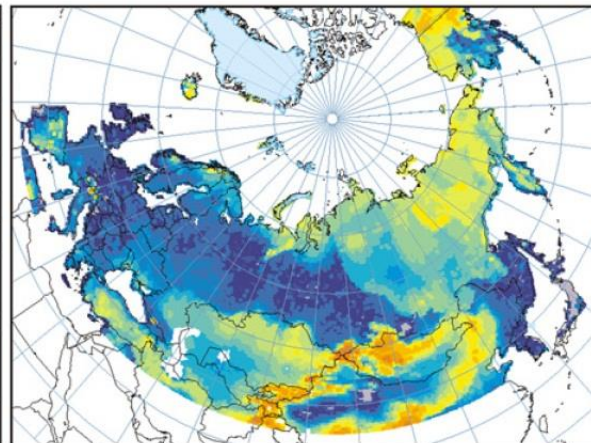
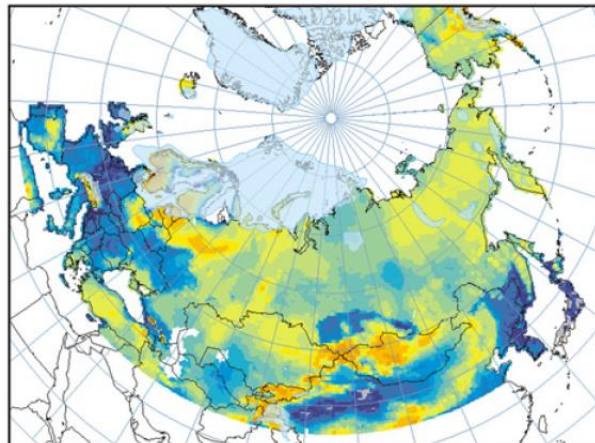
(Pavelková Řičánková et al., 2018)



Údolí Džazator v jižní části Altaje.



Produktivita travin a bylin před 30 tis. lety a v současnosti



(Allen et al. 2010)

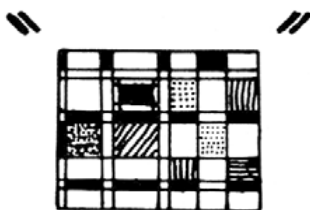
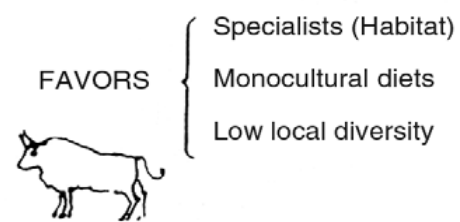
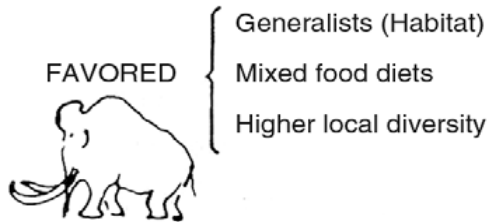
Klimatická hypotéza – změny struktury krajiny

- změny v krajinné ekologii na přechodu pleistocénu a holocénu – přechod z plošné mozaiky glaciální stepi na vegetační zonaci v holocénu
- opačný poměr lesa a bezlesí – izolovanost bezlesých enkláv v holocénu (inverze mozaiky v průběhu holocénu – matrix step -> matrix les)

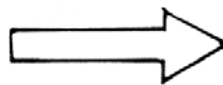


pleistocén

holocén



PLAIDS



STRIPES

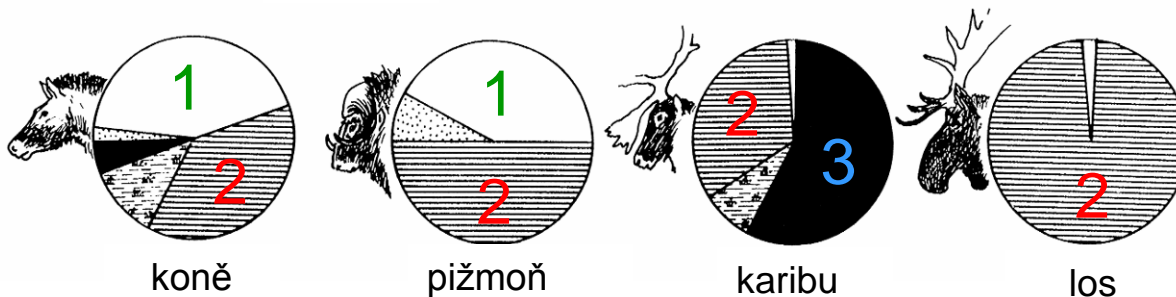
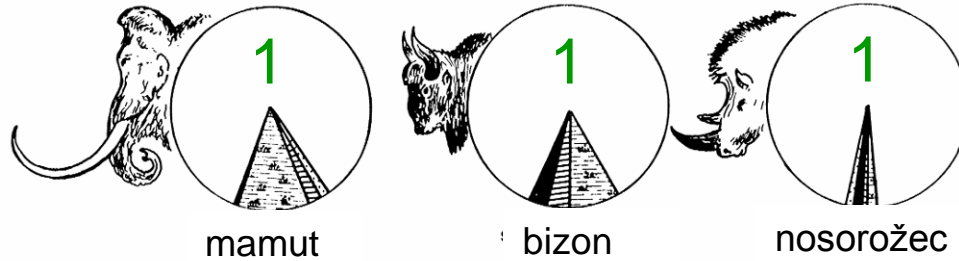
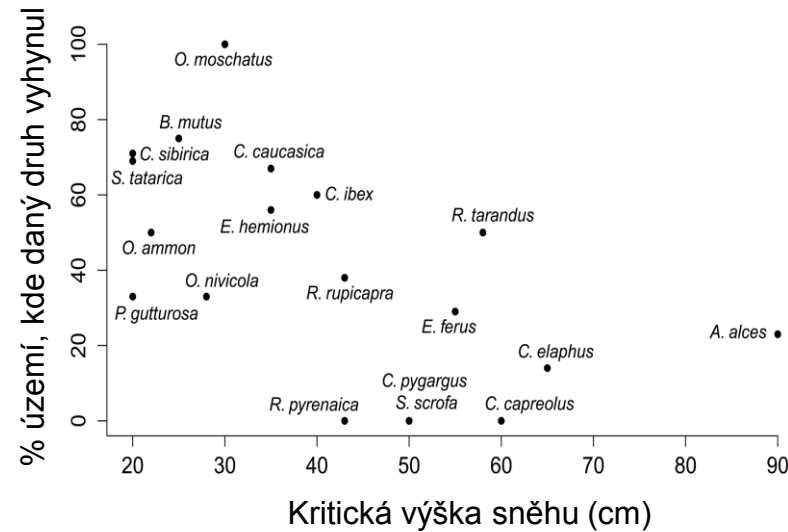
(Hofreiter & Stewart 2009)

Paradox produktivity – potravní nároky velkých býložravců

▪ "paradox produktivity" – jak mohly "málo produktivní" stepi uživit velké býložravce? Byly skutečně málo produktivní?

- 1) stepní formace byly v nižších polohách než jsou obdobné v holocénu, více produktivní
- 2) tvořily rozsáhlé plochy
- 3) vysoká nutriční hodnota trav
- 4) suchá zima – hodně dostupné stařiny (nezasněžené)

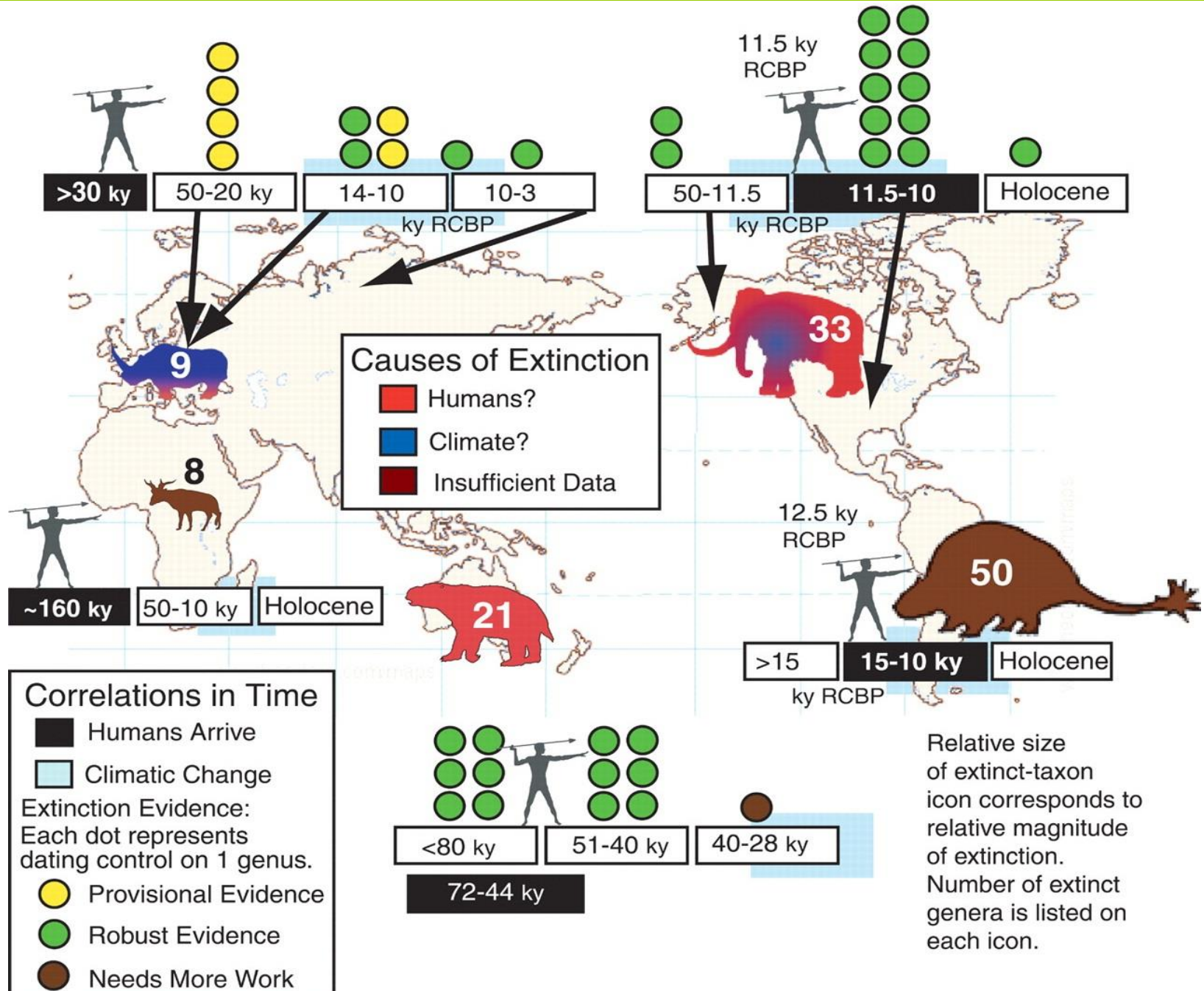
(Pavelková Řičánková et al., 2018)



1 – trávy
2 – dřeviny
3 – mechy a lišejníky

(Guthrie 2001)

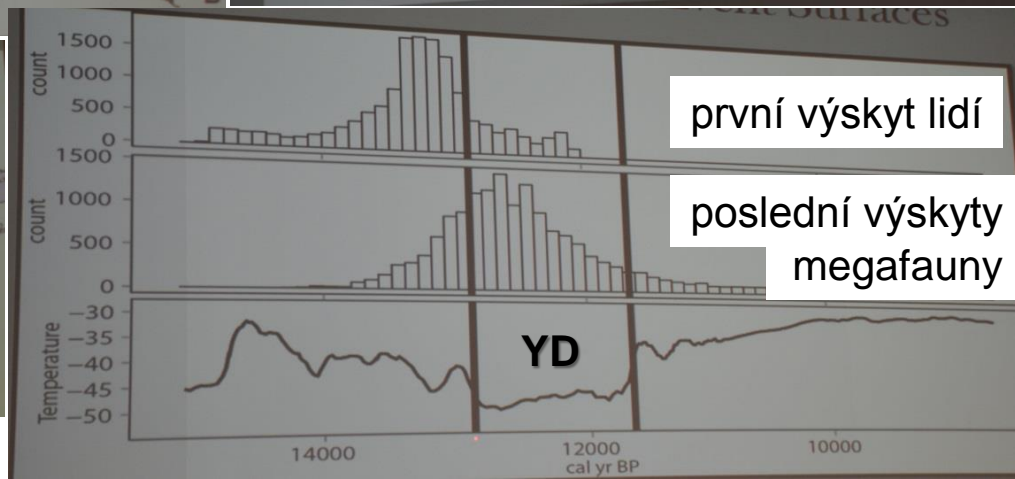
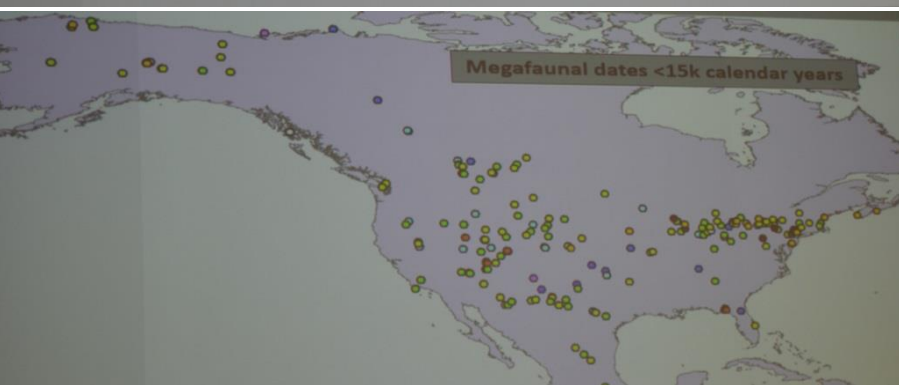
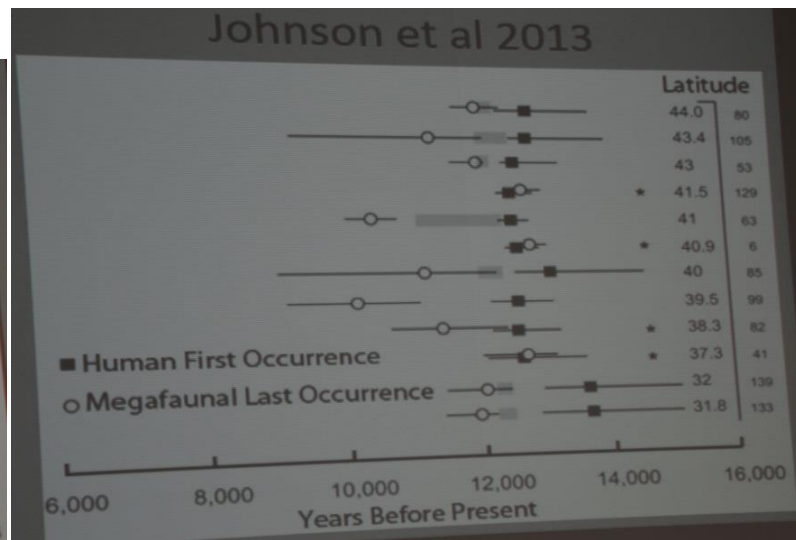
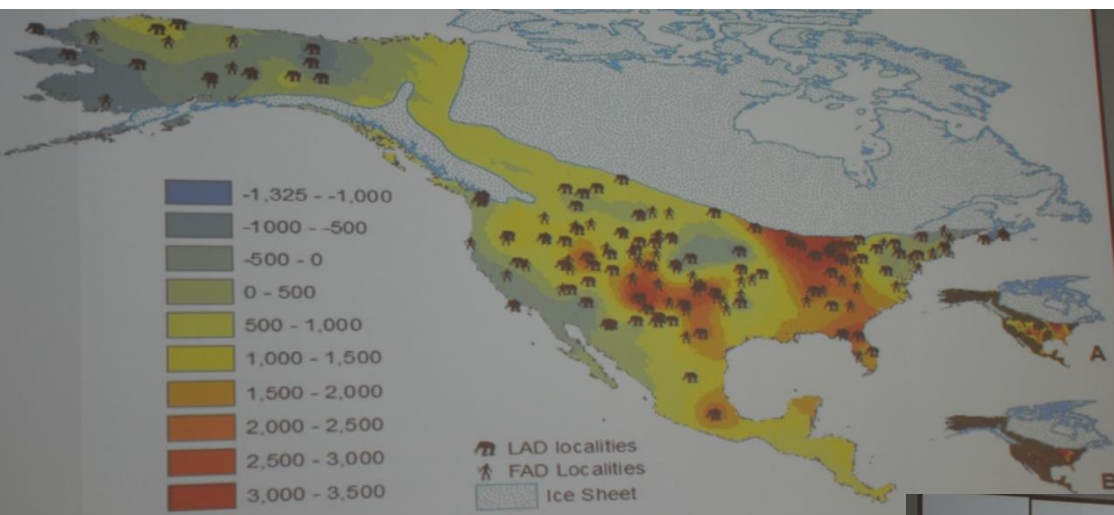
Míra extinkcí na jednotlivých kontinentech



Podpora pro americký "blitzkrieg" klesá

- v některých částech Severní Ameriky prokázán společný výskyt lidí a megafauny déle než 3000 let
- vrchol vymírání nápadně koreluje s ochlazením v mladším Dryasu

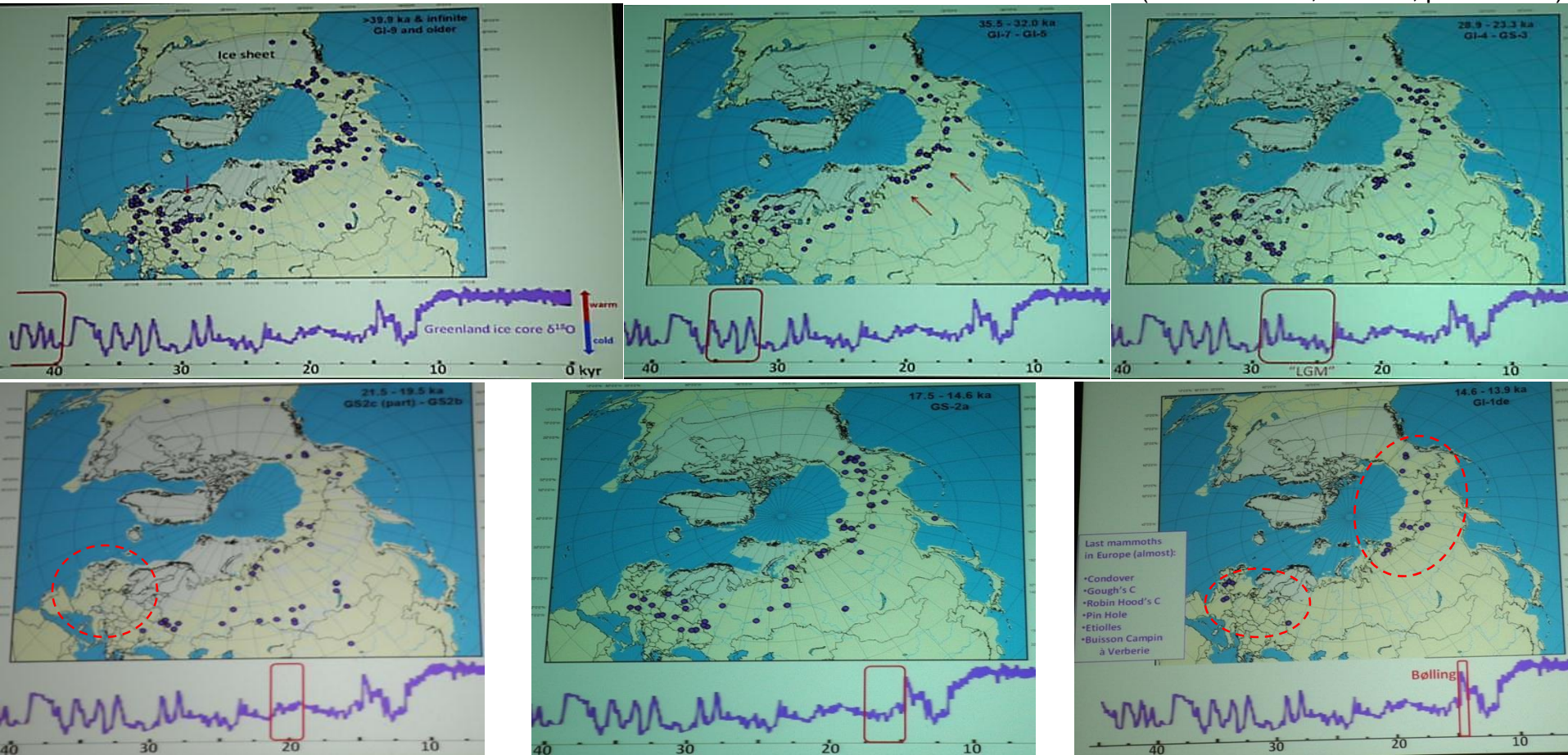
Překryv výskytu lidí a megafauny (v letech)



Změny rozšíření mamuta srstnatého od konce pleniglaciálu

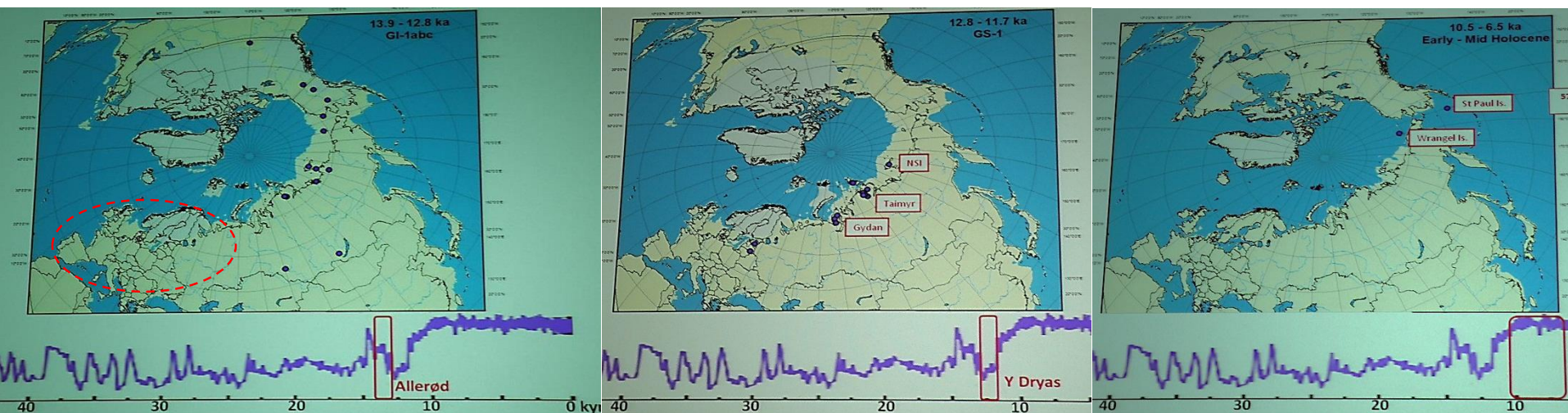
- **35–32 kyr BP**: první větší změny – opuštění jižních oblastí (pokles genetické diverzity); poté opětá expanze během GS-3 (= Greenland stadial)
- **21,5–19,5 kyr BP**: mizí v záp. a stř. Evropě; poté opět expanduje koncem GS-2 (17,5–14,6 kyr BP); **Bølling**: poslední výskyty v záp. a stř. Evropě, rozdělení sibiřského a evropského areálu a jejich redukce

(A. Lister 2012, London, prezentace)



Změny rozšíření mamuta srstnatého od pozdního glaciálu

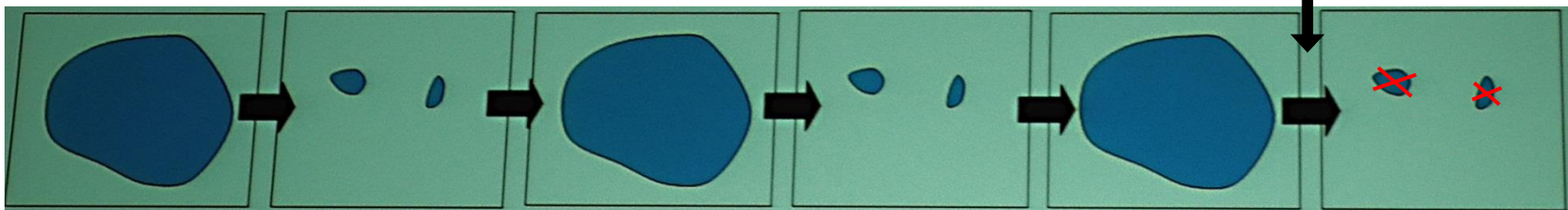
- **Allerød:** Evropa a západní Sibiř zcela bez mamutů (? vlivem šíření lesa), v tomto období zcela vymírá srstnatý nosorožec a jeskynní lev
- **mladší Dryas:** populace omezena na nejsevernější Sibiř; krátká expanze do SV Evropy, vymírá v S Americe
- **11 kyr BP:** vymírá na pevnině, přežívají dvě ostrovní populace: Svatého Pavla (okolo 6500 cal. BP) a Wrangelův (nejmladší datace okolo 4000 cal. BP; ostrov skalnatý, populace jen okolo pobřeží a čítala okolo 1200 kusů, vymřely ca 300 let před příchodem lidí, přímý důkaz lovení chybí)



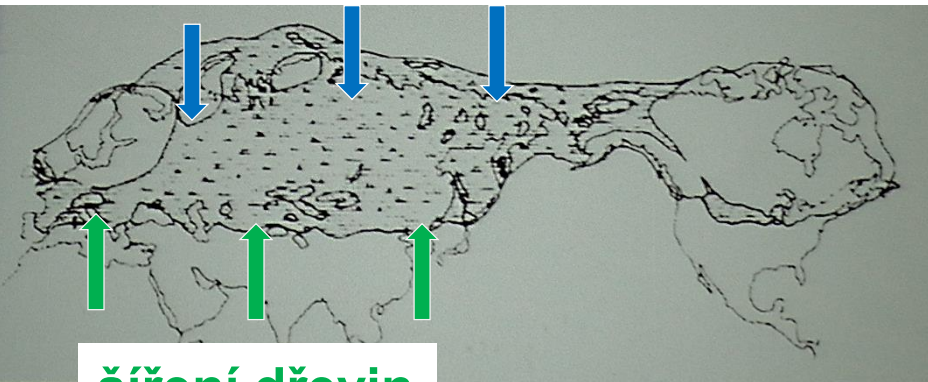
Důvody těchto změn a vymření mamuta srstnatého

- ztráta vhodných stanovišť a úbytek potravy: step zarůstala z jihu lesem a ze severu tundrou
- ALE podobné dramatické změny i v předešlých interglaciálech
- pro malé a silně fragmentované populace mohl vliv člověka (přímý i nepřímý) představovat poslední hřebíček do rakve

další stresor, např. lovci



šíření tundry

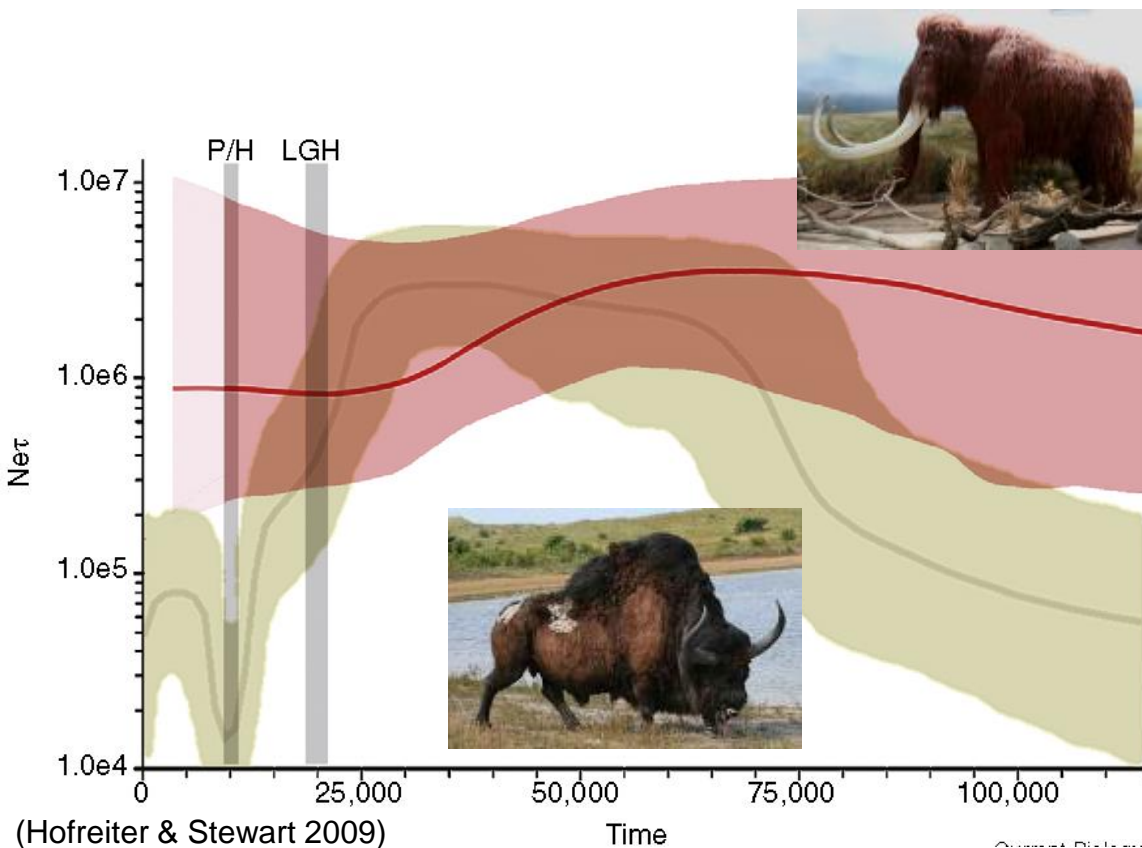


šíření dřevin



Populační dynamika bizona a mamuta

- model populační dynamiky populace bizona (zeleně) a mamuta (růžově) v Beringii během posledních 100 tisíc let; na ose y je efektivní velikost populace; P/H: hranice pleistocénu a holocénu, LGH: poslední glaciální maximum
- ačkoliv mamut vyhynul a bizon přežil do současnosti, dynamika populace bizona je mnohem více rozkolísaná



Američtí bizoni byli masově loveni, ale dramatický kolaps populace v roce 1882 nebyl způsoben lovem!

Evoluční dynamika během glaciálního cyklu – zamyšlení

- ? "evoluční paradox čtvrtohor"
 - tradiční teorie – klimatické výkyvy ve čtvrtohorách urychlují speciaci (cyklické změny rozšíření a početnosti druhů – motory evoluce)
 - před 15 tis. lety vyschlo Viktoriino jezero – poté opět obnoveno – kolonizace malou populací vrubozubcovitých ryb (Cichlidae) – rychlá speciace a vznik až 500 druhů
 - pozdější výsledky – kolonizace již existujícími druhy!
 - ve fosilním záznamu ale zrychlení speciace nepozorujeme
 - stažení do refugií a následné šíření představují "hrdlo láhve" (*bottleneck*)
 - vedly takové události ke speciaci nebo spíše k extinkci?
 - alopatriká speciace vlivem genetického driftu v refugiálních populacích
 - po zlepšení podmínek je do šíření zapojena malá část izolovaných populací – většina zůstává "sedět" v refugiích! (např. buk, který se v postglaciálu šířil zejména z Dinárských Alp – vyřešena záhada kvarterního výskytu buku, v předešlých interglaciálech velmi vzácný – geneticky jiný buk; lední medvěd se od hnědého oddělil ca před 200-300 tis. lety)
 - nicméně: podle známé rychlosti speciace a nutné doby izolace populací pro vznik nových druhů jsou čtvrtohory obecně krátkým časovým obdobím
- poměr extinkcí a speciací je otázkou: extinkce doloženy, speciace probíhají**

Literatura

- Allen J.R.M., Hickler T., Singarayer J.S., Sykes M.T., Valdes P.J. & Huntley B. (2010): Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 29: 2604–2618.
- Guthrie R.D. (2001): Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews*, 20: 549–574.
- Hofreiter M. & Stewart J. (2009): Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, 19: R584–R594.
- Horáček, I. & Ložek, V. (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozpravy ČSAV, ř. MPV*, 98: 1–106.
- Ložek V. (2007): *Zrcadlo minulosti*. Dokořán, Praha, 198 pp.
- Ložek V. (2011): *Po stopách pravěkých dějů*. Dokořán, Praha, 181 pp.
- Lyons S.K., Smith F.A., Wagner P.J., White E.P. & Brown J.H. (2004a): Was a hyperdisease responsible for the late Pleistocene megafaunal extinction? *Ecology Letters*, 7: 859–868.
- Lyons S.K., Smith F.A. & Brown J.H. (2004b): Of mice, mastodons and men: human-mediated extinctions on four continents. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 339–358.
- Martin P.S. (1967): Prehistoric overkill. In: *Pleistocene extinctions, The search for a cause* (P.S. Martin and H.E. Wright, Jr., eds), pp. 75–120. New Haven, CT: Yale University Press.
- Pavelková Řičánková V., Robovský J., Riegert J. (2014): Ecological structure of recent and last glacial mammalian faunas in Northern Eurasia: The case of Altai-Sayan refugium. *PloS ONE* 9: e85056.
- Pavelková Řičánková V., Horsák M., Hais M., Robovský J., Chytrý M. (2018): Causes of the Late Quaternary mammal extinctions in the Palaearctic. *Ecography*, 41: 516-527.

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.
- Storch D. (2011): Žijeme v době šestého masového vymírání? *Vesmír*, 90: 568–572.
- Turvey S.T. ed. (2009): *Holocene Extinctions*. Oxford University Press, New York, 352 pp.