MASARYKOVA
UNIVERZITA

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Holocenní vývoj bělokarpatské suchozemské malakofauny

Diplomová práce

Denisa Pavézková

Vedoucí práce: prof. RNDr. Michal Horsák, Ph.D.

Ústav botaniky a zoologie

Brno 2019

Bibliografický záznam

Autor:	Bc. Denisa Pavézková Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita Ústav botaniky a zoologie
Název práce:	Holocenní vývoj bělokarpatské suchozemské malakofauny
Studijní program:	Zoologie
Studijní obor:	Zoologie
Vedoucí práce:	prof. RNDr. Michal Horsák, Ph.D.
Akademický rok:	2018/2019
Počet stran:	68+13
Klíčová slova:	paleoekologie; holocén; malakofauna; pěnovec; holocenní sukcese; Bílé Karpaty; deduktivní datování

Bibliographic Entry

Author:	Bc. Denisa Pavézková Faculty of Science, Masaryk University Department of Botany and Zoology
Title of Thesis:	Holocene development of the White Carpathian terrestrial mollusc fauna
Degree programme:	Zoology
Field of Study:	Zoology
Supervisor:	prof. RNDr. Michal Horsák, Ph.D.
Academic Year:	2018/2019
Number of Pages:	68+13
Keywords:	paleoecology; Holocene; malacofauna; tufa deposit; Holocene succession; White Carpathian Mountains; deductive dating

Abstrakt

Tato práce se zabývá holocenní sukcesí společenstev měkkýšů na území pohoří Bílé Karpaty. Hlavním profilem práce je pěnovcový stupeň Heriánův laz, ležící v blízkosti osady Bylničky na české straně Bílých Karpat. Profil o mocnosti 320 cm je rozdělen na jedenáct litologicky odlišných vrstev. Počátek profilu sahá do poloviny časného holocénu (10400 let BP), jeho větší část zachycuje vývoj během klimatického optima. Profil tedy může pomoci s objasněním otázky přežívání světlomilných druhů během tohoto období.

Profil Heriánův laz zachycuje vývoj lokality od mozaikovité krajiny starého holocénu přes plně rozvinutý vlhký les během klimatického optima až po částečné vysušení, otevření lesa a vznik bezlesých ploch v mladém holocénu. Bazální vrstva představující starý holocén obsahuje pro něj typické staroholocenní relikty (*Discus ruderatus* a *Nesovitrea petronella*). K rozvoji lesa dochází již na konci boreálu. Během klimatického optima, kdy na lokalitě převládala bohatá lesní malakofauna (*Platyla polita*, *Macrogastra letestriata*, *Vestia turgida*), dosahují vrstvy největší druhové bohatosti (až 49 druhů). Koncová vrstva naznačuje částečné odlesnění lokality, neboť se objevují druhy otevřených stanovišť (*Chondrula tridens*, *Caucasotachea vindobonensis*). Během atlantiku nebyla zaznamenána přítomnost žádného striktně světlomilného druhu. Jejich přežívání na lokalitě během klimatického optima se nedá potvrdit.

Práce také novátorsky využívá podobnosti druhového složení pro deduktivní stanovení stáří holocenních společenstev, konkrétně v profilu Ordějov. Tento postup přinesl potvrzení dříve provedeného experimentálního stanovení stáří dr. V. Ložkem, ale také v některých případech stanovení stáří společenstev upřesnil. Práce dále shrnuje faunu měkkýšů zjištěnou fosilně a recentně na území české strany Bílých Karpat a komentuje druhy, které byly zachyceny pouze ve fosilním záznamu (celkem 7 druhů, např. *Clausilia rugosa*, *Ruthenica filograna*) nebo se naopak ve fosilních záznamech nevyskytovaly (11 druhů, např. *Oxychilus draparnaudi*).

Abstract

This thesis deals with Holocene succession of molluscs communities in the White Carpathian Mountains. The main profile of the thesis is the tufa deposit, the Heriánův laz, which is located near the village of Bylničky in the Czech side of the White Carpathians. The profile depth (320 cm in total) was divided into eleven litologically different layers. The beginning of the profile accumulation is 10400 years BP ago, most of it reflects the development during the climate optimum. The profile can therefore help to clarify the question of the survival of heliophilous species during this period.

The Heriánův laz profile describe development of the site from the mosaic landscape of the early Holocen, through the fully developed humid forest during the climate optimum, to drier, open forest with treeless patches in the late Holocene. The basal layer representing the early Holocene contains relict species (*Discus ruderatus* and *Nesovitrea petronella*). Forest development begins at the end of the Boreal period. During the climatic optimum, when the locality was dominated by rich forest malacofauna (*Platyla polita*, *Macrogastra letestriata*, *Vestia turgida*), the layers reach the highest species richness (up to 49 species). The final layer indicates partial deforestation of the site as open habitat species appear (*Chondrula tridens*, *Caucasotachea vindobonensis*). There were no heliophilous species present during the Atlantic period. Open habitat species survival during the climate optimum cannot be confirmed.

This thesis also innovates the deductive age determination of the Holocene communities, namely in the Ordějov profile, by using data on similarities in species composition. With this method was confirmed the previous experimental age determination by dr. V. Ložek, but also in some cases specified the age of the communities. Furthermore the thesis summarizes the fossil and recently detected molluscs fauna of the Czech side of the White Carpathians and comments the species that were detected only in fossil record (7 species in total, e.g. *Clausilia rugosa*, *Ruthenica filograna*) or, on the contrary, species that did not appear in fossil records (11 species, e.g. *Oxychilus draparnaudi*).

Masarykova univerzita

Přírodovědecká fakulta

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Student: **Bc. Denisa Pavézková**

Studijní program: **Ekologická a evoluční biologie**

Studijní obor: **Zoologie**

Ředitel Ústavu botaniky a zoologie PřF MU Vám ve smyslu Studijního a zkušebního řádu MU určuje diplomovou práci s tématem:

Holocenní vývoj bělokarpatské suchozemské malakofauny

Holocene development of the White Carpathian terrestrial mollusc fauna

Oficiální zadání:

Schránky měkkýšů se velmi dobře uchovávají ve všech půdotvorných sedimentech obsahujících dostatečné množství $CaCO_3$, jako jsou spraše a v této práci studovaná pěnovcová prameniště (Ložek, 2011). Díky jejich omezené pohyblivosti lze snadno odhalit společenstva, která se na dané lokalitě nebo v její blízkosti vyskytovala a typ stanoviště, na který jsou druhy vázány (Dvořáková et al., 2011). Fosilie měkkýšů přispívají k popisu lokálních podmínek určujících historický vývoj krajiny (Ložek, 2011).

Tato práce se bude detailně zabývat lokálním vývojem malakofauny během holocénu pomocí analýzy fosilních záznamů měkkýšů na lokalitách Ordějov a Heriánův laz v Bílých Karpatech. Dále budou zahrnuty již zpracované profily z tohoto území pro zachycení širšího obrazu vývoje krajiny Bílých Karpat. Cílem bude hledání společných trendů vývoje druhové bohatosti a skladby s důrazem na lokální specifika oblasti. Již víme, že v období maximálního rozvoje lesních společenstev se na lokální škále vedle sebe vyskytovaly jak náročné lesní druhy (např. *Macrogastra latestriata*), tak druhy stepních stanovišť (např. *Granaria frumentum*). Otázkou zůstává časová škála společného výskytu, protože zatím neznáme časový rozsah, po který se vrstvy obsahující tyto druhy ukládaly. Přesné znalosti o malakofauně Bílých Karpat také umožňují srovnání současné a holocenní fauny s definováním časového rozsahu výskytu jednotlivých druhů v průběhu holocénu.

Cíle diplomové práce:

1) Na základě dostupné literatury popsat holocenní vývoj středoevropské malakofauny a vegetace.
2) Vyhodnotit holocenní sukcesi dvou fosilních sledů na území CHKO Bílé Karpaty.
3) Definovat obecné trendy a lokální specifika holocenní sukcese malakofauny Bílých a Bielych Karpat s využitím dalších dvou detailně zpracovaných profilů.
4) Stanovení časového rozsahu výskytu jednotlivých druhů suchozemských plžů v průběhu holocénu a srovnání jejich druhové skladby v průběhu holocénu a současnosti.

Seznam odborné literatury:

DVOŘÁKOVÁ J., LOŽEK V., HORSÁK M. & PECHANEC V. (2011): Atlas rozšíření suchozemských plžů v CHKO Bílé Karpaty. Acta Carpathica Occidentalis, Supplementum 1: 124 pp.

JUŘIČKOVÁ L., HORSÁK M., KORÁČKOVÁ J., ABRAHAM V. & LOŽEK V. (2014): Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and tempoval gradients. Quaternary Science Reviews 93: 155-166.

LIMONDIN-LOZOUET N. & PREECE R. C. (2014): Quaternary perspectives on the diversity of land snail assamblages from northwestern Europe. Journal of Molluscan Studies 80: 224-237.

LOŽEK V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha: 374 pp.

LOŽEK V. (1998): Malakostratigrafický výzkum pěnovců Bílých Karpat. Zprávy o geologických výzkumech v roce 1998, Česká geologická služba, Praha: 114-115.

LOŽEK V. (2002): Malakostratigrafický výzkum holocenní sedimentace a eroze v Bílých Karpatech. Zprávy o geologických výzkumech v roce 2001, Česká geologická služba, Praha: 136-138.

LOŽEK V. (2011): Zrcadlo minulosti. Dokořán, Praha: 198 pp.

Jazyk závěrečné práce: čeština

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Michal Horsák, Ph.D.

Podpis vedoucího práce:

Datum zadání diplomové práce: 5. listopadu 2015

V Brně dne 10. 11. 2015

doc. RNDr. Jan Helešic, Ph.D.
ředitel Ústavu botaniky a zoologie

Zadání diplomové práce převzal dne: Podpis studenta

Poděkování

Na prvním místě bych chtěla poděkovat svému školiteli Michalu Horsákovi za pomoc, rady, čas, který mi věnoval, ochotu a trpělivost, kterou se mnou po všech těch letech a zkušenostech měl. Dále bych chtěla poděkovat Jitce Horáčkové a Petře Hájkové za vytvoření *depth-age* modelu, Aničce Šímové a Marťovi Vašíčkovi za obrovskou pomoc s analýzami a jejich postřehy, a Jakubovi Holušovi za pomoc s mapkou lokalit a finálními věcmi. Páji Jarmičové chci moc poděkovat za všechno, s čím mi pomáhala, a že mě tolik let podporovala. A nakonec bych chtěla poděkovat rodičům, díky kterým jsem mohla tak dlouho studovat, a všem mým kamarádům a všem, co mě celé ty roky podporovali. Díky moc!

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou vypracovala samostatně s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány.

Brno 10. září 2019 ……

Jméno Příjmení

Obsah

1 ÚVOD 11
2 KVARTÉR 13
2.1 Význam měkkýšů v paleoekologii 13
2.1.1 Schránky měkkýšů jako zdroj informací v paleoekologii 14
2.2 Pěnovcová prameniště a jejich výzkum 15
2.3 Poslední glaciál 17
2.3.1 Glaciální refugia 17
2.3.2 Pozdní glaciál 18
2.4 Holocén 19
2.4.1 Časný holocén 20
2.4.2 Střední holocén - klimatické optimum 21
2.4.3 Mladý holocén 23
2.5 Bílé Karpaty a jejich jedinečnost 24
2.5.1 Vývoj Bílých Karpat 25
3 HOLOCÉNÍ SUKCESE BÍLÝCH KARPAT 27
3.1 Metodika 27
3.1.1 Lokality 27
3.1.2 Zpracování profilů 28
3.1.3 Datování Heriánova lazu 31
3.1.4 Deduktivní datování profilu Ordějov 31
3.1.5 Statistické analýzy 32
3.2 Výsledky 34
3.2.1 Datování Heriánova lazu 34
3.2.2 Malakofauna Heriánova lazu 34
3.2.3 Holocenní vývoj – srovnání s jinými profily 40
3.2.4 Deduktivní datování profilu Ordějov 45
3.2.5 Včera a dnes v Bílých Karpatech 47
3.3 Diskuze 49
3.3.1 Holocenní sukcese Bílých Karpat 49
3.3.2 Datování profilu Ordějov 53
3.3.3 Včera a dnes v Bílých Karpatech 55

4 ZÁVĚR 57
5 LITERATURA 59
PŘÍLOHA A 69
PŘÍLOHA B 77
PŘÍLOHA C 80

1 ÚVOD

Měkkýši jsou vhodným paleoekologickým materiálem, který můžeme nacházet na nejrůznějších místech v různých sedimentech a půdách s dostatečným množstvím vápníku. Díky jejich vazbě na konkrétní mikroklimatické podmínky jsme schopni určit podobu krajiny, a v důsledku ukládání ulit napříč časem můžeme stanovit vývoj dané lokality (LOŽEK, 1964). Z dob chladných glaciálů nám s odhalováním minulosti pomáhají spraše (LOŽEK, 2007), v období vlhkých teplejších interglaciálů se na extrémně bazických prameništích ukládají limnické vápence v podobě srážení pěnovce (HÁJEK *et al.*, 2005). V obou případech můžeme nacházet početná společenstva, která umožňují statistické zpracování (LOŽEK, 2007). Jejich další výhodou je druhové zařazení jedinců (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014b). Z fosilních ulit se dají také získat informace o teplotě vzduchu v minulosti (MOINE *et al.*, 2001) a fyzikálních a chemických vlastnostech prostředí (HORSÁK, 2006). Ulit zájmových druhů můžeme také podrobit radiokarbonovému datování (PIGATI *et al.*, 2010).

V pohoří Bílých Karpat se vyskytují druhově bohaté xerotermní travní porosty a díky velkému množství pramenů i četná pěnovcová prameniště (JONGEPIEROVÁ *et al.*, 2008). Jejich výskyt zde je podmíněn jak geografickou polohou (KUČA *et al.*, 1992), tak vápnitým flyšovým podkladem náchylným na sesuvy. V poslední době velmi diskutovanou je historická vazba květnatých luk na lidské osídlení (HÁJKOVÁ*et al.*, 2011, ROLEČEK *et al.*, 2014), kdy častější přítomnost vzácných druhů s disjunktivním rozšířením, a druhů reliktních je právě na území s doloženým výskytem neolitických osad (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011). Na tato stanoviště jsou vázány také nelesní druhy měkkýšů (např. stepní *Chondrula tridens*, *Granaria frumentum*, či obecně druhy otevřených stanovišť - *Vallonia pulchella* a *Vertigo pygmaea*), jejichž přežívání je, v době lesního optima, kdy došlo k zapojení lesa a rozvoji bohatých lesních společenstev (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014b), otázkou. Jako možné vysvětlení se nabízí udržování bezlesých ploch i během atlantiku a epiatlantiku, a to buď díky pastvě velkých býložravců (LOŽEK, 2007), nebo lidskou činností (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011).

Tato diplomová práce shrnuje současné znalosti o vývoji přírody a krajiny během holocénu a snaží se je doplnit o poznatky získané zpracováním profilu Heriánův laz. V Bílých Karpatech byla odebrána již řada pěnovcových profilů. Heriánův laz (10400 let

BP) se spolu s Mituchovci (11400 let BP; MOUTELÍKOVÁ, 2015) řadí k těm starším. Značná část profilu Heriánův laz pokrývá období klimatického optima, tudíž je profil vhodný také pro vyhodnocení možnosti přežívání světlomilných druhů v období zapojeného lesa. V práci se také nově pokouším o deduktivní datování již dříve zpracovaného profilu Ordějov (LOŽEK, 1999) přiřazením jednotlivých nedatovaných malakocenóz k přesně radiokarbonově datovaným společenstvům z jiných tří profilů studovaného území (Heriánův laz, Mituchovci, Tlstá hora) za pomocí indexu nepodobnosti druhových dat. Práce rovněž shrnuje poznatky o doložené fosilní malakofauně na české straně Bílých Karpat, srovnává ji se současným společenstvem stejného území a diskutuje důvody nepřítomnosti druhů v současnosti nebo naopak jejich absenci ve fosilních záznamech.

2 KVARTÉR

2.1 Význam měkkýšů v paleoekologii

Historii vývoje krajiny nám pomáhá odhalit několik typů fosílií, které se ukládají každý v jiných podmínkách, a my tak můžeme získat poměrně široké povědomí o vzhledu krajiny v minulosti. Patří sem makrozbytky rostlin, které se mohou vtisknout do usazených hornin (např. břidlic a travertinu), ale také mohou spolu s pyly a krytenkami fosilizovat ve vlhkém a kyselém prostředí rašeliniště bez přístupu kyslíku. Významné jsou schránky měkkýšů uchovávající se v jakémkoliv typu sedimentu bohatém na $CaCO_3$. Z dob chladných glaciálů můžeme číst minulost díky celým fosilním souborům ze sprašových sérií, poznatky o holocénu získáváme z pěnovců (viz 2.1.1). Stejně jako měkkýši se uchovávají i kosti obratlovců, ty však nejsou kvůli podstatně větším tělesným rozměrům a prostorovým požadavkům tak časté (LOŽEK, 2007). Výhodou fosilních schránek měkkýšů oproti podobně početným fosilizovaným pylovým zrnům je jejich přiřazení ke konkrétnímu druhu (MOORE *et al.*, 1991). Pyl může být za pomocí větru šířen na vzdálenosti i několika kilometrů, proto spolu s pozůstatky obratlovců, které mohly být v podobě kořisti přenášeny našimi předky, popisují historii v regionálním měřítku (LOŽEK, 2007).

Fosilní ulity mají jakožto paleoekologický materiál spoustu výhod. Většina fosilních druhů, které nacházíme v odebraných profilech, patří v dnešní době mezi stále žijící druhy, ať už přímo na dané lokalitě nebo změnou klimatických podmínek na tisíce kilometrů vzdálených drsnějších stanovištích (HORSÁK *et al.*, 2010). Díky znalosti ekologie moderních druhů jsme tedy schopni si udělat obrázek o podobě krajiny před tisíci lety. Za to je zodpovědná vazba měkkýšů na geologický podklad a mikroklimatické podmínky (LOŽEK 1964, 2000) společně s jejich nízkou mobilitou. Ulity a lastury tak nacházíme v bezprostřední blízkosti místa jejich výskytu za života. Za pomocí těchto vlastností získáme povědomí o lokálních podmínkách prostředí (LOŽEK, 1964). Další výhodou měkkýšů je, že ačkoliv se vyskytují jen ve vápnitých substrátech, jejich početná ložiska můžeme nacházet na vápnitém podkladu v různých nadmořských výškách, také od suchých trávníků až po vlhké louky a mokřady (LOŽEK, 2000). Oproti jinému fosilnímu materiálu můžeme ulity zařadit ke konkrétnímu druhu, a díky snadnému

počítání jedinců, nejen celých ulit (1 ulita = 1 jedinec), ale i specifických úlomků, můžeme určit abundanci druhů (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014).

2.1.1 Schránky měkkýšů jako zdroj informací v paleoekologii

Fosilie měkkýšů nám mohou poskytnout velké množství informací, které můžeme získat různými způsoby. Díky fosilním měkkýšům můžeme rekonstruovat prostředí na základě známé ekologie současných druhů (LOŽEK, 1964). Jednotlivé druhy jsou totiž poměrně úzce spjaty s konkrétním prostředím (zastínění, vlhkost, konkrétní podklad). Fyzikální a chemické vlastnosti na lokalitě (HORSÁK, 2006) mohou ovlivňovat druhové složení společenstva a početnost druhů. Z fosilních ulit se dají vyčíst i nejvyšší a nejnižší roční teploty ve fosilních sledech, a to za použití známého rozsahu moderních druhů a naměřených maximálních a minimálních ročních teplot, pomocí MCR metody (mutual climate range; MOINE *et al.*, 2001).

Fosilie můžeme podrobit různým chemicko-fyzikálním analýzám. Těmito metodami se provádí i stanovení stáří ulity, které následně slouží k datování vrstev profilů. Nejrozšířenější metodou pro datování je radiokarbonová analýza založena na aktivitě molekul ^{14}C obsažených v chemické struktuře ulity. Tato metoda je schopna pokrýt posledních 40-50 000 let (GOODFRIEND, 1992a). Pigati *et al.* (2010) podrobili datování ^{14}C malé druhy plžů. Za předpokladu, že aktivita uhlíku ve schránce plže za jeho života byla stejná, jako aktivita atmosférického uhlíku, a po jeho smrti nebyla ulita ochuzena ani obohacena o žádný uhlík, je zjištěný čas doba od uhynutí jedince. Další metodou pro určení stáří schránek měkkýšů je sklerochronologie, založená na způsobu přirůstání schránky (MARCHITTO *et al.*, 2000). Pro stanovení stáří schránek se může využít také metoda racemizace kyseliny asparagové. Tato metoda je založena na poměru D a L formy izomeru kys. asparagové. Při narůstání schránky se kyselina ukládá ve formě L-izomeru, který může být po čase přeměněn do D formy. Poměr D a L izomerů značí dobu od započetí tvorby proužku (GOODFRIEND, 1992b).

Na základě poměru uloženého izotopu kyslíku (^{18}O) a uhlíku (^{13}C) můžeme stanovit délku života jedince, období smrti, rychlost růstu jedince a teplotu prostředí (KIRBY *et al.*, 1998). Ze schránek měkkýšů můžeme také vyčíst poměr izotopů ^{13}C a ^{14}C, které jedinci získávají z rostlinné stravy. Izotop ^{13}C získávají z C4 rostlin (GOODFRIEND, 1990). Ty tvoří jen malou část z celkového množství rostlinných druhů (5%). Tento typ

se od převažujících C3 rostlin liší rozdílným cyklem temné fáze fotosyntézy. Fotosyntéza je u nich účinnější díky absenci fotorespirace (PEARCY & EHLERINGER, 1984). Podle množství ^{13}C ve fosiliích můžeme zmapovat rozšíření C4 rostlin, které se na časové ose mění - dochází k posunu jejich geografické hranice (GOODFRIEND, 1990).

2.2 Pěnovcová prameniště a jejich výzkum

Pramenišť máme několik typů, které se od sebe dají rozlišit podle vegetačního složení. Prvním typem jsou chudá prameniště (rašeliniště), která se vyznačují nízkým pH a nízkým obsahem vápníku (HÁJEK *et al.*, 2006). Zvládá zde přežívat pouze jeden druh měkkýšů, a to mlž *Pisidium casertanum* (HORSÁK & HÁJEK, 2003). Největší biomasu rostlin zde tvoří rašeliníky. Směrem k bohatším prameništím (přes mírně bohatá a bohatá, která se také nazývají rašeliniště, neboť i zde se vyskytují druhy rašeliníků) jsou dominantní rašeliníky, typické pro kyselejší prostředí postupně nahrazovány druhy tolerantnějšími ke zvyšujícímu se obsahu vápníku, a také dalšími rostlinnými druhy (trávy, bobovité, atd.). Se zvyšujícím se obsahem dostupného vápníku postupně přibývá náročnějších druhů měkkýšů, jak vodních, tak suchozemských, vyžadujících jeho větší množství.

Pěnovcová prameniště jsou sycena spodní minerálně bohatou vodou. Při určité koncentraci vápenatých (v Západních Karpatech to může být až 322mg/l, HÁJEK *et al.*, 2002a) a hořečnatých iontů dochází ke srážení pěnovce. Tento proces ovlivňují i další faktory jako rozdíl teploty vody v prameni a okolního vzduchu, kdy při větším rozdílu teplot dochází k intenzivnějšímu srážení pěnovce (JÄGER & LOŽEK, 1968). Vyšší srážky mohou v některých případech dokonce až zastavit tvorbu pěnovce a při vysokých koncentracích CO_2 dochází k opětovnému rozpouštění vysrážených uhličitanů (HÁJEK *et al.*, 2002b). Při extrémním srážení uhličitanu vápenatého za vzniku pěnovce či kompaktních pramenných vápenců, dochází k nepřístupnosti železa a fosforu, a vysoké pH tak omezuje přítomnost volného CO_2 a amoniakálního dusíku (HÁJEK & HÁJKOVÁ, 2007).

V extrémně bohatých prameništích už se rašeliníky nevyskytují, a jejich dominanci v rašeliništích přebírají hnědé mechy. Pěnovcová prameniště jsou na živiny chudá, což limituje výskyt řady rostlin. Na druhou stranu dobře dostupný vápník dává vzniknout prostředí příhodnému pro obývání ekologicky rozmanitou malakofaunou (HÁJEK *et al.*,

2006), a také se zde vyskytuje velké množství rozsivek (POULÍČKOVÁ *et al.*, 2003). Na území Západních Karpat se pouze v tomto typu pramenišť vyskytují druhy jako *Vertigo moulinsiana*, *Truncatellina cylindrica* a další (HORSÁK & HÁJEK, 2003). Tento typ pramenišť je pro poznání minulosti holocénu nejdůležitější, neboť díky srážení pěnovce se dobře uchovávají fosilie, a právě měkkýše zde můžeme najít ve vysokých počtech.

Tvorba pěnovce je omezena pouze na teplá a vlhká období, jako jsou interglaciály, a to za podmínky dostatečného množství rozpuštěného uhličitanu vápenatého (BOGLI, 1980). Ve starém holocénu docházelo ke tvorbě pěnovců v období boreálu (přibližně 9500 let BP), kdy po zvýšení teploty na počátku holocénu došlo i k nárůstu srážek. K jeho srážení přispívaly i nevyvinuté vápnité půdy (LOŽEK, 2007). Srážení pěnovce bylo přerušeno důsledkem události 8200, po vysušení a ochlazení klimatu, které zapříčinilo rozpadnutí Laurentinského ledovce (ALLEY & ÁGÚSTSDÓTTIR, 2005). Další období kritické pro Evropská pěnovcová prameniště nastalo 2500 let před současností. Ať už změnou klimatu nebo antropogenní činností mohlo dojít ke snížení průtoku vody pramenem a změně chemismu vody (eutrofizace, úbytek vápníku; GOUDIE, 1993). Někteří autoři datují počátek této krize pěnovcových pramenišť ještě dříve, asi 5000 let před současností, kdy byla tvorba pěnovce ukončena na některých prameništích v Anglii a Francii (PREECE, 1980; LIMONDIN-LOZOUET *et al.,* 2013). Ve vnějších Západních Karpatech začala hojně vznikat luční pěnovcová prameniště po odlesnění během valašské a kopaničářské kolonizace (15. a 18. století n. l.; HÁJKOVÁ *et al.*, 2015). V dnešní době ke srážení pěnovce nedochází a pozůstalá pěnovcová prameniště se tak stala refugii ohrožených druhů vázaných na tyto výjimečné ekosystémy (GROOTJANS, 2005).

Na území bývalé ČSR se intenzivně výzkumu pěnovců věnoval Ložek (1964). V dnešní době na území ČR a SR: Juřičková *et al.* (2014b), v Bílých Karpatech Hájek *et al.* (2016), Frodlová *et al.* (2017), Horsák *et al.* (2017) a ve Východních Karpatech Jamrichová *et al.* (2014). V zahraničí: Alexandrowicz (2013) v Polsku, Gedda (2006) v jižním Švédsku, kde byla na některých údolních prameništích ukončena tvorba pěnovce v důsledku nárůstu hladiny podzemní vody před 8800 lety, v západním Německu a Lucembursku Meyrick (2001), na Britských ostrovech Meyrick a Preece (2001), Limondin-Lozouet a Preece (2014). Z jejich výzkumu v Anglii plyne, že od konce klimatického optima došlo k ochuzení společenstev lesních plžů. Malakofauny středního holocénu s druhy *Leiostyla anglica*, *Spermodea lamellata*, *Vertigo alpestris* a *V. pusilla*

se v dnešní době na ostrovech nevyskytují ani na jediné lokalitě (LIMONDIN-LOZOUET & PREECE, 2014).

2.3 Poslední glaciál

Názor o periglaciální střední Evropě během poslední doby ledové je v posledních letech vyvracen, a to i na základě druhů zde v glaciálu žijících, majících však nároky neztotožňující se s podmínkami v severských oblastech (LOŽEK, 2006). Během teplých výkyvů (interstadiálů) se tvořila černozem za vzniku černozemní stepi (LOŽEK, 1996). Oproti tomu se chladná období (stadiály) vyznačují tvorbou spraší. Spraš je podle definice „obvykle nevrstevnatá a nezpevněná hornina pozůstávající převážně z prachových částic (0,02-0,06 mm) s příměsí jemného písku“, tyto částečky jsou unášeny větrem a ukládány ve stepích (REINECK & SINGH, 1980). Proces tvorby spraše je ovlivňován jak podnebím, které bylo suché a chladné, tak organismy žijícími v půdě. Spraše se ve střední Evropě vyskytují do 350 m nadmořské výšky, mají specifickou okrovou barvu získanou od sloučenin železa, vysoký obsah $CaCO_3$, obsahují fosilie plžů a další znaky živočichů a rostlin (LOŽEK, 2010a). Analogie sprašové stepi posledního glaciálu dnes můžeme hledat například na ruském Altaji (HORSÁK *et al*., 2010).

Přežívání lesních a teplomilných druhů v ne příliš hostinných podmínkách chladného glaciálu by nebylo možné. Před několika desetiletími se začalo spekulovat o klimaticky vhodných lokálních stanovištních podmínkách, kde by tyto náročnější druhy dokázaly přežít.

2.3.1 Glaciální refugia

Refugia jsou stanoviště, která při změně okolních podmínek poskytují útočiště tamější biotě, dovolují jí přežít nepříznivé okolní podmínky, a po jejich odeznění může dojít opět k rozšíření druhů (KEPPEL *et al*., 2011). Již dlouhou dobu se ví o jižních refugiích v oblasti mediteránu, která sloužila pro osídlování severnějších oblastí při ústupu dob ledových (DE LATTIN, 1967). Až zhruba v tomto tisíciletí vzniká stále více prací (LOŽEK, 2006 a JANKOVSKÁ & POKORNÝ, 2008), které potvrzují výskyt refugií dále na sever od původně uvažovaných (v jižní Evropě). Ze severnějších refugií by šíření druhů probíhalo na kratší vzdálenosti, než jako by tomu bylo z jihu, a tudíž i rychlejší osídlení zbytku Evropy. Otázkou zůstává, zda mohly druhy ve střední Evropě přežít během glaciálního maxima (LGM v rozmezí 26500-18000 let BP; PETIT *et al.*, 1999).

Na to se zaměřili na území Maďarska Willis *et al.* (2000). Z jejich výsledků plyne, že během glaciálního maxima se na území Maďarska vyskytovaly jehličnany (modřín, borovice a smrk), ale také listnáče (bříza, vrba, dub, jalovec, líska, habr a jilm), které byly zaznamenány v pylovém záznamu z daného území. Výskyt dřevin na konkrétní lokalitě potvrdili datováním makrozbytků. V profilech byla nalezena i fosilní malakofauna, mezi níž byly i druhy lesní (např. *Vertigo alpestris*, *Vestia turgida* nebo *Clausilia dubia*). Vyskytovaly se zde i termo- a mesofilní rostlinné a živočišné druhy, které mohly LGM přežívat ve vlhčích a teplejších mikrohabitatech tvořených samotnými stromy.

Na přežívání lesních druhů během LGM na území Bílých Karpat a Českého krasu se soustředili Juřičková *et al.* (2014). Ti shrnuli poznatky z dostupných profilů z období konce glaciálu (33500-13500 let BP). V profilech bylo nalezeno 20 druhů striktně lesních plžů. Napříč celým profilem Farkašovo (LOŽEK, 2006), datovaným do období posledního glaciálního maxima, se vyskytovali lesní *Faustina faustina* a *Oxychilus depressus* a roztrouseně i další lesní druhy (např. *Helicodonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostomos*). *Helicodonta obvoluta* a *I. isognomostomos* byly nalezeny i v profilu Brzotín. Tato data poskytují důkaz o přežívání některých striktně lesních druhů během LGM v Západních Karpatech, odkud se druhy po jeho skončení šířily. Velikost těchto lesních ploch, a jejich vzájemná vzdálenost však není známá. Přítomnost glaciálních refugií v Českém krasu (LOŽEK, 1989) nemohla být potvrzena, neboť profily nepokrývaly tento časový úsek.

2.3.2 Pozdní glaciál

Před cca 15000 lety začalo poslední poměrně krátké období glaciálu, zvané také jako pozdní glaciál. Pro toto období jsou charakteristické krátké teplotní výkyvy: chladný a suchý (stadiál), nejstarší dryas na jeho začátku a mladší dryas na jeho konci, kterým před 11700 lety končí poslední doba ledová, a teplý a vlhčí (interstadiál) bølling-allerød, který před 14000 lety půlí velice krátký chladnější střední dryas (STUIVER *et al.*, 1995).

V této době se divočící toky mění na meandrující. Krajina měla charakter pootevřené parkové lesostepi s četnými mokřadními plochami, křovisky a travními ostrůvky. Propustnost krajiny ještě umožňovala život stád některých velkých savců (např. sob, los), jiná se přesunula do severnějších oblastí, kde buď přežívají doposud (např. pižmoň, liška polární), nebo na přelomu pleistocénu a holocénu vyhynula (např. veledaněk, mamut,

srstnatý nosorožec). Otázka, proč došlo k vymření pleistocénní megafauny, zatím nebyla plně zodpovězena. Zda podlehli rychlým klimatickým změnám, které mohly zapříčinit nedostupnost potravy, a jakou úlohu v tomto vymírání sehrál tamější člověk, který k nám dorazil pravděpodobně ze západu zhruba před 15000 lety (POKORNÝ, 2011). Z plžů mizí z našeho území *Pupilla loessica* a *Vertigo parcedentata*, který v dnešní době přežívá na Jižní Sibiři (HORSÁK *et al.*, 2010). Dochází k rozrůznění měkkýší fauny. Jsou zastoupeny stepní společenstva s druhy jako *Pupilla muscorum*, *P. triplicata* nebo *Vallonia costata*, objevují se mezofilní méně náročné druhy jako *Vitrea crystallina*, *Nesovitrea hammonis*, *Punctum pygmaeum*, ale také křovinné druhy a druhy světlých lesů *Euomphalia strigella*, *Fruticicola fruticum* nebo *Vertigo pusilla*. V mokřadech byly k nalezení druhy *Vertigo genesii* nebo *Vertigo geyeri*, ale i *Nesovitrea petronella* (LOŽEK, 2007).

Vývoj přírody v tomto období není v oblasti střední Evropy znám příliš dobře. V tak krátkém časovém úseku není možné od sebe rozlišit jednotlivé fáze pozdního glaciálu, neboť minerogenní sediment neobsahuje fosilní materiál, pokud vůbec k jeho akumulaci docházelo. Jednou z mála výjimek vypovídající o rázu naší krajiny na přelomu doby ledové a holocénu je profil z jezera Švarcenberk (POKORNÝ, 2002). Ze Švarcenberského profilu plyne, že vývoj vegetace byl ve srovnání se západní a severozápadní Evropou odlišný. Hlavním rozdílem bylo rychlé šíření borového lesa při jakémkoliv zlepšení podnebí, tedy i během teplotních výkyvů mimo období interstadiálů. Oproti oblasti Alp zde nebyl hlavní pionýrskou dřevinou jalovec, který byl přítomen v malém množství jen na rozhraní nejstaršího dryasu a bøllingu, ale vrba. Bølling-allerød se v tomto jezerním profilu jeví jako víceméně celistvé teplé období bez přítomnosti chladného výkyvu v podobě středního dryasu. Tento profil však naznačuje, že v západní části našeho území se během pozdního glaciálu vyskytovaly převážně otevřenější stanoviště, ve srovnání se zalesněnějšími Západními Karpaty (JANKOVSKÁ & POKORNÝ, 2008).

2.4 Holocén

Období, ve kterém žijeme, se nazývá holocén a dalo by se svými klimatickými podmínkami přirovnat k interglaciálu, jedná se tedy o dobu poledovou. Holocén je sice poměrně krátké období, ve srovnání se všemi stovkami tisíc let trvajícími dobami

ledovými a desítky tisíc let dlouhými meziledovými dobami, zato je však toto období plné změn, za které nepochybně z velké části může člověk, což je hlavní odlišnost oproti všem předchozím obdobím. Existuje velká řada profilů, zachycujících poslední období vývoje Země.

Členění holocénu na základě vývoje vegetačních typů z rašelinných sedimentů vymezuje tzv. Blytt-Sernanderovo schéma. To bylo doplněno L. von Postem o pylové zóny a vzniklo běžně známé schéma preboreál- boreál- atlantik- subboreál- subatlantik, které bylo ve druhé polovině 20. století upřesňováno kalibrací dalšími autory (např. WALANUS & NALEPKA, 2010). V roce 2012 bylo členění holocénu Walkerem a kol. formalizováno a zjednodušeno za pomocí stratotypů (používáno v této práci). Jako mezní body zvolili událost 8200, která rozděluje starý a střední holocén a aridizační událost před 4200 lety na hranici středního a mladého holocénu (**tab. 1**).

Tab. 1: Periodizace holocénu (WALKER *et al.*, 2012). Udáváno v letech. Zkratka „BP" znamená „před současností" a vztahuje se k roku 1950, kterým datování začíná.

	Počátek	**Konec**
Starý (časný) holocén	11700 BP	8200 BP
Střední holocén	8200 BP	4200 BP
Mladý holocén	4200 BP	dodnes

2.4.1 Časný holocén

Ještě v období pleistocénu se na Zemi vyskytovaly rozsáhlé kontinentální ledovce, a docházelo ke střídání chladnějších dob ledových (glaciály) s teplejšími dobami meziledovými (interglaciály). Ledovce značně zasahovaly i do Evropy. Území dnešní České republiky se nacházelo v tzv. periglaciální oblasti. Ze severu ji vymezoval severoevropský kontinentální ledovec, od jihu velký horský ledovec z Alp (CHLUPÁČ, 2002). Jako pomyslnou hranici mezi obdobím pleistocénu a holocénu můžeme brát výrazné oteplení (až o 4 °C), které mělo za následek masivní tání ledovců, zvýšení vzdušné vlhkosti a častější srážky (DAVIS *et al.*, 2003). Tato počáteční fáze holocénu se nazývá časný nebo také starší holocén (11700-8200 před současností; WALKER *et al.*, 2012) a dále se dělí na období preboreálu a boreálu.

Klimatické výkyvy za dob střídání glaciálů a interglaciálů nedovolovaly výrazné šíření a zapojování lesa. V preboreálu se rovněž objevují klimatické oscilace, tzv. events

(události, klimatické fluktuace objevující se každých 1470 ± 500 let; RASMUNSSEN *et al.*, 2007), při kterých dochází k náhlým ochlazením, a proto se v krajině objevují v prvé řadě tzv. pionýrské dřeviny, jako je borovice a bříza, které nevyžadují stabilnější teploty, a krajina je po ústupu ledovců spíše stepního rázu. V boreálu již teploty dovolují šíření i náročnějších dřevin, jako je líska, a později také dub, lípa či jilm (LOŽEK, 2007).

Co se fauny týče, v období staršího holocénu se doposud hojně vyskytují velcí býložravci jako zubr, divoký kůň či los, kteří, pravděpodobně do jisté míry, přispívají k udržení otevřené krajiny. V takovéto stepní krajině se daří xerofilním plžům jako *Helicopsis striata* či *Pupilla triplicata*. Význačným zástupcem je rovněž *Clausilia dubia*, druh dnes žijící převážně na vápencových skalách. Charakteristickou skupinou pro toto období je tzv. ruderátová fauna. Patří zde druhy boreální tajgy jako *Clausilia cruciata*, *Vertigo alpestris* a především *Discus ruderatus*, podle které je pojmenována celá skupina (LOŽEK, 2007; JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014). Postupně však narůstá počet lesních druhů (*Platyla polita*, *Vertigo pusilla*). Díky oteplování také dochází k výraznému zvyšování druhové biodiverzity.

2.4.2 Střední holocén - klimatické optimum

Jak již bylo uvedeno, v mladším holocénu dochází k rychlému tání ledovců, a následkem toho ke zvyšování hladin moří, tedy tzv. transgresi. Zaplavují se některé pevniny, vznikají průlivy, a mořská voda tak proniká např. do baltické oblasti, kde se původně rozkládá velké sladkovodní jezero. Také vody Středozemního moře přetékají do moře Černého a zvyšují jeho salinitu (LOŽEK, 2007). Logickým důsledkem tohoto jevu je zvyšování vzdušné vlhkosti a rovněž postupný nárůst teploty, která se stabilizovala ve středním holocénu kolem roku 7800 let BP (DAVIS *et al.*, 2003) a byla průměrně o 2-3 °C vyšší než dnes (LOŽEK, 1973). Toto klimatické, a rovněž geologické, období se nazývá též atlantik.

Střední holocén započal přibližně 8200 let před současností (WALKER *et al.*, 2012), a to úvodním krátkodobým ochlazením (RASMUNSSEN *et al.*, 2007), které však pravděpodobně nemělo výraznější vliv na naši faunu a flóru. Klima ve středním holocénu bylo poměrně vyrovnané a hovoří se o něm jako o klimatickém optimu (POKORNÝ, 2011). V takovémto teplém oceánském podnebí s vysokým podílem srážek přirozeně dochází k rozvoji vegetace, především šíření lesa. Nejrychleji dochází k zapojování

lesních porostů na pahorkatinách a při úpatí hor. Do popředí se dostávají především teplomilné druhy dřevin jako je dub, lípa, javor a jasan, tedy tzv. „druhy smíšených doubrav“ (*Quercetum mixtum*; MAGRI *et al.*, 2008) a v horských oblastech dochází k expanzi smrku. I navzdory tomuto trendu však v nižších polohách přetrvávají větší či menší plochy stepí a bezlesé oblasti se tvoří i ve vlhčích oblastech ve formě rašelinných mokřadů (KUNA *et al.*, 2007; DUDOVÁ *et al.*, 2013).

Spolu s nárůstem lesní vegetace dochází také k obměně holocenní fauny. Týká se to jak velkých býložravců, kteří jsou nahrazováni menšími druhy lesních savců (KUNA *et al.*, 2007), tak bezobratlých, v našem případě malakofauny. Pokorný *et al.* (2015) nazývá toto období „mid-Holocene bottleneck“, volně přeloženo jako efekt hrdla lahve středního holocénu, kdy světlomilné druhy měkkýšů zaznamenávají výrazný ústup kvůli ztrátě svých přirozených stanovišť, jako jsou např. sprašové stepi. Z měkkýšů otevřených stanovišť jmenujme zástupce jako *Chondrula tridens* nebo *Helicopsis striata*. Do krajiny začínají pronikat lesní druhy. Na Pálavě je to například *Bulgarica cana* či karpatská *Macrogastra latestriata* známá z Moravského krasu (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014b; POKORNÝ *et al.*, 2015). Důsledků vegetačního vývoje není ušetřen ani pravěký člověk, jež dosud vedl kočovný život a živil se sběrem různých bobulí a rostlin či lovem divoké zvěře. Byl tedy zcela závislý na přírodě. S postupným zalesňováním krajiny a úbytkem velkých býložravců byl ale nucen se těmto podmínkám přizpůsobit, a tak se učí pěstovat některé rostliny, chovat dobytek, a vznikají první stálé osady (sídliště). Dochází tak k dosud nevídanému jevu, kdy člověk vytváří umělé ekosystémy a tzv. kulturní krajinu, a stává se na divoké přírodě méně závislý (LOŽEK, 2007). Nastává tedy doba neolitu, neboli mladší doba kamenná (8000-6500 let BP). Díky obdělávání polí a tvorbě pastvin tak pravděpodobně vznikají nové bezlesé plochy neboli kulturní stepi. Avšak Gradmann *et al.* (1933 in POKORNÝ *et al.*, 2014) uvádí, že tyto nezalesněné ostrůvky spíše přímo navazují na přírodní stepi, jež byly přítomny v pleistocénu a starším holocénu. Této „stepní teorii“ nahrává i fakt, že lidé pravděpodobně osidlovali pokud možno spíše bezlesé plochy, které mohli lépe a jednodušeji obdělávat (POKORNÝ *et al.*, 2015). Díky tomu v krajině přetrvávají stepní stanoviště a i přesto, že světlomilné druhy měkkýšů zaznamenávají výrazný ústup, se jim daří přežívat.

2.4.3 Mladý holocén

S narůstající lidskou populací výrazně stoupá i její vliv na okolní krajinu. Řeč je zejména o odlesňování a v návaznosti na to tvorba pastvin a polí. Klima je celkově chladnější a sušší, ubývá srážek, které se objevují spíše jako přívalové deště a dochází k erozi půdy (DAVIS *et al*., 2003; KUNA *et al*., 2007). Takto by se dalo charakterizovat poslední, a do dnešní doby trvající období holocénu tzv. pozdní neboli mladší holocén (4200 let BP-dodnes; WALKER *et al*., 2012), který můžeme rozdělit na subboreál a subatlantik.

Při erozi půdy, která je do značné míry způsobena hospodařením člověka, dochází k její sedimentaci v údolích a tvorbě nivních hlín. Nastává retrográdní vývoj půd, tedy nahrazení vyvinutých půd mladšími stádii půdotvorného procesu (LOŽEK, 2007). Smíšené doubravy z krajiny pomalu mizí, do popředí se dostávají hlavně buk a jedle, ale především habr, nová nenáročná dřevina, která odolává lesní pastvě a je schopná zmlazovat z pařezů (KUNA *et al*., 2007). Krajina se v tomto období dělí na dvě zóny s různým vývojem vegetačního krytu. Jsou to území, která jsou hůře přístupná člověku, tedy především horské oblasti, kde nedochází k tak značnému odlesňování a les se zde dále vyvíjí přirozenou sukcesí. Většina území je však již člověkem ovlivněna, převládá zde otevřená krajina a druhy rostlin, které se zde dosud nevyskytovaly, např. plevele. Jsou to společenstva, jež vznikla v prostředí, které je člověkem výrazně pozměněno (LOŽEK, 2007). Ve středověku nastává tzv. Valašská a Kopaničářská kolonizace, tedy osídlování vyšších nadmořských výšek Bílých Karpat. Dochází tedy k dalšímu ústupu lesů vůči pastvinám.

Erozí odkryté vápnité půdy a úbytek lesa umožňují druhotné šíření vápnomilných a stepních plžů. Rapidně ubývá lesní malakofauny, jako je v atlantiku hojná *Macrogastra latestriata* a přibývá nově šířících se druhů jako *Vertigo pygmaea* nebo *Trichia hispida* (LOŽEK, 2007). Také v posledních desítkách let přibývá nepůvodních druhů měkkýšů. Peltanová *et al*. (2012) uvádí až 15 nových recentních druhů, z nichž tři stále výrazně expandují (*Cepaea nemoralis*, *Monacha cartusiana* a *Arion vulgaris*). Terestriální měkkýši expandují především díky pasivnímu šíření, tedy anemochorii, hydrochorii, zoochorii a v dnešní době také antropochorii. S postupující urbanizací dochází k další přeměně krajiny, vznikají nové typy stanovišť a některé původní druhy se stávají

synantropní. Ve městech to jsou především parky, zahrady a okrasné květináče s různými druhy rostlin, které se stávají útočištěm pro některé druhy měkkýšů (HORSÁK *et al.*, 2009; LOSOSOVÁ *et al.*, 2011).

2.5 Bílé Karpaty a jejich jedinečnost

Bílé Karpaty jsou poměrně nízké pohoří na hranici Moravy a Slovenska, které však všechny okolní horské velikány předčí svou druhovou bohatostí (JONGEPIEROVÁ *et al.*, 2008). Za tu vděčí jak geologické stavbě, tak geografické poloze. Pohoří leží mezi teplými výběžky panonských nížin (KUČA *et al.*, 1992). Řeky, které pramení na jeho moravské straně, ho rozčleňují a způsobují to, že se vrcholky i údolí nachází v malých nadmořských výškách, avšak se zachováním horského rázu. Další zajímavostí jsou poměrně vysoké srážkové úhrny (např. roční průměr 840 mm v 315 m n. m. v Bylnici). Na vápník bohatý hluboký flyšový podklad z pískovců a jílovců náchylný na četné sesuvy dává vzniknout, ale i zaniknout, mnohým prameništím, kde se může srážet pěnovec (HÁJEK *et al.*, 2005). Podmínky se jeví jako vhodné pro vznik souvislého lesního porostu, a přeci zde můžeme nalézt bohaté xerotermní louky (LOŽEK, 2007).

Louky, které se v Bílých Karpatech nachází, patří k asociaci *Brachypodio pinnati-Molinietum arundinaceae* (CHYTRÝ *et al.*, 2007). Jedná se o druhově jedny z nejbohatších travních porostů, kde můžeme nalézt vysoký počet vzácných druhů, často s disjunktivním rozšířením, které se v okolních regionech nevyskytují (KLIMEŠ, 2008). Společenstvo je složeno z trav, ostřic, širokolistých bylin, mezi nimiž jsou početné i orchideje, a druhů střídavě podmáčených luk (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011). Existuje několik hypotéz vysvětlujících přítomnost těchto bohatých luk v jinak vhodném prostředí pro rozšíření lesa. Jednou z nich jsou vlastnosti geologického podloží. Časté sesuvy, k nimž zde dochází, mohou zvýhodňovat kompetičně slabé světlomilné druhy a schopnost jílovité půdy zadržovat vodu dovoluje koexistenci suchomilných a vlhkomilných druhů (MERUNKOVÁ *et al.*, 2012). Přítomnost řady reliktních prvků naznačuje, že tyto travnaté porosty mají historický původ. V poslední době se dostává do popředí názor, že druhová bohatost luk je úzce spjata s historií území (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011; ROLEČEK *et al.*, 2014). Lokality s dlouhodobě doloženým výskytem lidského osídlení hostí větší počet vzácných druhů. Příkladem může být archeologické naleziště Vojšice, kde se

prehistorické osídlení datuje souvisle již od doby časného neolitu (před 6000 let), a kde se vyskytují, co do počtu vzácných druhů, nejbohatší louky (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011).

Výskyt měkkýšů otevřených stanovišť se váže mimo jiné i na tyto bohaté xerotermní trávníky. Pro druhy otevřených stanovišť bylo přežití klimatického optima závislé na kontinuálním udržování bezlesých ploch. Jedním z možných vysvětlení přetrvání otevřených ploch byla pastva divokých, ale i domestikovaných býložravců (LOŽEK, 2007). Další možností je pravěké osídlení, které zde člověk začíná budovat už v době neolitu (HÁJKOVÁ *et al.*, 2011). Třetí možností je existence pramenišť, kdy se silou pramene mohl narušovat půdní kryt. Tím se udržovaly malé otevřené plochy uprostřed slatinných lesů, kde přežívaly slatinné druhy (HÁJKOVÁ *et al.*, 2015).

2.5.1 Vývoj Bílých Karpat

Krajina časného holocénu zde měla mozaikovitý charakter s řídkými lesy s borovicí, smrkem a břízou (HÁJEK *et al.*, 2016) a četnými otevřenými plochami. Šíření opadavého lesa s lípou a jilmem začíná brzy (11000 let BP), díky blízkému výskytu glaciálních refugií (JANKOVSKÁ & POKORNÝ, 2008). Tomu nasvědčuje i přítomnost lesních plžů např. *Vertigo pusilla*, *Platyla polita* a staroholocenního reliktu *Discus ruderatus* (MOUTELÍKOVÁ, 2015).

Před 8800 lety dochází k zásadní změně, kterou je zvlhčení podnebí, což dokazuje nárůst vlhkomilných měkkýšů (*Vitrea crystallina*, *Carychium tridentatum*, *Bythinella austriaca*; LOŽEK, 2002; MOUTELÍKOVÁ, 2015), smrku, olše a jasanu a také lesních bylin (HÁJEK *et al.*, 2016). V době klimatického optima se vývoj v Bílých Karpatech ubírá dvěma směry (HÁJEK *et al.*, 2016). Jedním je vývoj počátkem neolitické kolonizace (8800-7500 let BP) ovlivněných nížinných stepí, kde přetrvalo sušší klima a četné bezlesé plochy (KUNEŠ *et al.*, 2015), z dřevin dominuje borovice a líska, vyskytuje se zde i světlomilný dub. Druhým je šíření smrkového lesa s jilmem a lískou ve vyšších polohách, kde bylo relativně chladno a vlhko (RYBNÍČEK & RYBNÍČKOVÁ, 2003). Z vyšších poloh mizí druhy světlomilné („mid-Holocene bottleneck“; POKORNÝ *et al.*, 2015) jako *Chondrula tridens* nebo *Granaria frumentum*, vzrůstá podíl druhů vlhkých lesů (*Vestia turgida*, *Perforatella bidentata*, *Clausilia pumila*) a náročných lesních druhů (*Macrogastra latestriata*, *Ruthenica filograna*; LOŽEK 2002, 2004; MOUTELÍKOVÁ, 2015).

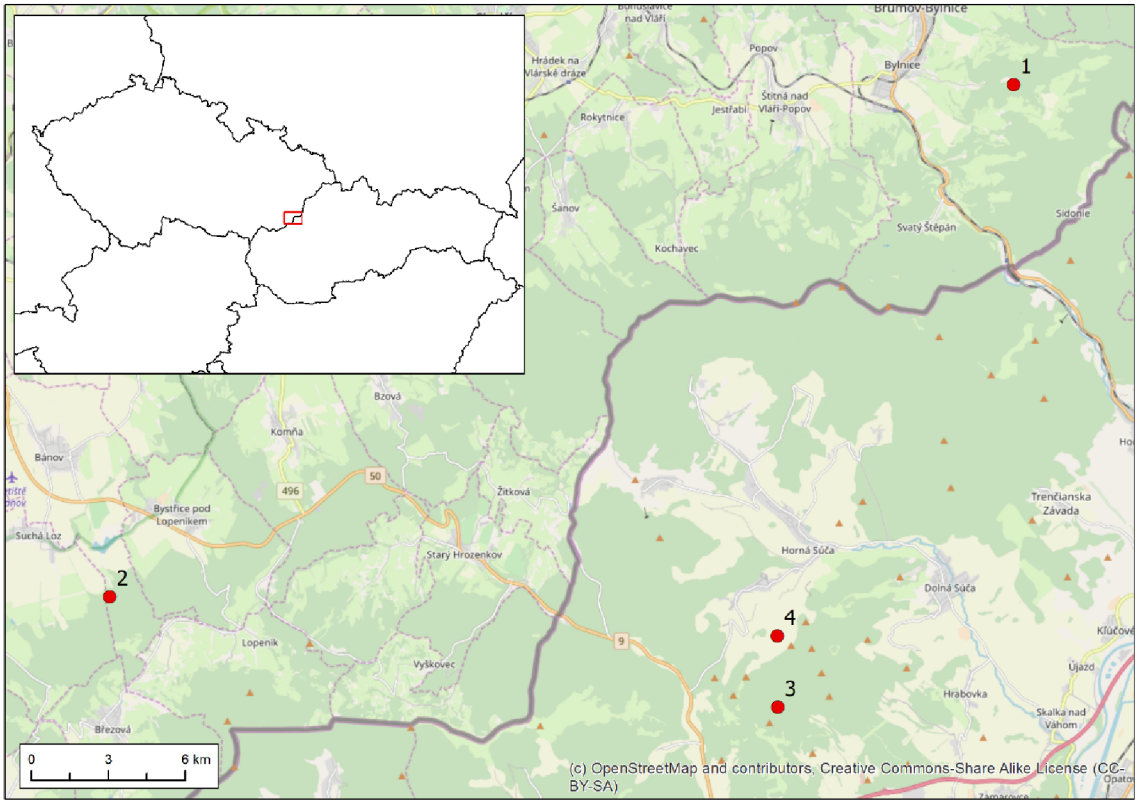
Během pozdního neolitu je vliv člověka patrný i ve vyšších polohách, o čemž svědčí nárůst výskytu čekankovitých a starčku, kteří jsou v našich polohách vázáni na trávníky (HÁJEK *et al.*, 2016), ale také přítomnost plžů otevřených stanovišť (*Vertigo pygmaea* a *Vallonia pulchella*; MOUTELÍKOVÁ, 2015). Od této doby vliv člověka na přírodu Bílých Karpat roste. V době bronzové vzniká v důsledku pastvy a obhospodařování polí velké množství bezlesých ploch (LOŽEK, 2007). O narušování lesního krytu vypovídá nárůst světlomilného dubu a habru (HÁJEK *et al.*, 2016). S opětovným otvíráním krajiny je spojen ubytek náročných lesních plžů (např. *Vestia turgida*, *Platyla polita*; MOUTELÍKOVÁ, 2015). Během valašské a kopaničářské kolonizace v 16. století vzniklo na území Bílých Karpat velké množství drobných pěnovcových pramenišť (HÁJKOVÁ *et al.*, 2015). Největší dopady na krajinu Bílých Karpat přinesla ve 20. stolení intenzifikace zemědělství, kdy zaniklo mnoho luk a mokřadů (HÁJEK *et al.*, 2005).

3 HOLOCÉNÍ SUKCESE BÍLÝCH KARPAT

Jak na české, tak slovenské, straně CHKO Bílé Karpaty se vyskytují početná ložiska holocenních pěnovců, která mohou uchovávat bohatou malakofaunu. Díky druhovému složení malakofauny můžeme rekonstruovat vývoj prostředí. Do této části práce byly zahrnuty dva profily z české strany Bílých Karpat (Heriánův laz, Ordějov) a dva ze strany slovenské (Mituchovci, Tlstá hora).

3.1 Metodika

3.1.1 Lokality



Obr. 1: Mapa lokalit. Lokality jsou vyznačeny čísly: 1 – Heriánův laz, 2 – Ordějov, 3 – Tlstá hora, 4 – Mituchovci (podkladová data: EuroGeographics, 2019, OpenStreetMap Contributors, 2019).

Heriánův laz

Pěnovcový stupeň Heriánův laz (**obr. 1**) se nachází na české straně Bílých Karpat, na horním konci osady Bylničky (400 m n. m.) vzdálené 2 km od obce Brumov-Bylnice, v údolí potoka Bylnička. V těsné blízkosti se na severozápadních svazích stejnojmenného

kopce rozkládá lokalita Tratihušť, která byla zařazena do programu NATURA 2000, díky výskytu *Tephroseris longifolia* subsp. *moravica*, rostoucího na okrajích mezofilních ovsíkových luk a pastvin. Podél potoka se roztrouseně vyskytují olšiny (www1).

Ordějov

Profil představuje pěnovcová terasa, která se nachází jižně od rybníka Ordějov, v údolí pod Panským hájem (350 m n. m.), 1 km od obce Suchá Loz na české straně Bílých Karpat. Ložisko bylo odebráno nedaleko staré odchovny skotu, v široké nivě v dolním úseku lesnatého údolí (LOŽEK, 1999). V okolí se nacházejí početné drobné vodní toky, ale také např. PP Remízy u Bánova nebo PR Horní louky.

Mituchovci

Profil pěnovcovým prameništěm byl odebrán na evropsky významné lokalitě Mituchovské v CHKO Biele Karpaty (Slovensko) ve výšce 436 m n. m., v blízkosti obce Mituchovci (MOUTELÍKOVÁ, 2015). Tato lokalita byla začleněna do programu Natura 2000 kvůli ochraně vzácných živočichů: *Bombina variegata*, *Euplagia quadripunctaria*, *Vertigo moulinsiana* a stanovištím se zde rozprostírajícím (např. nížinné a podhorské kosené louky, suchomilné travinnobylinné a křovinné porosty na vápnitém podloží; www2).

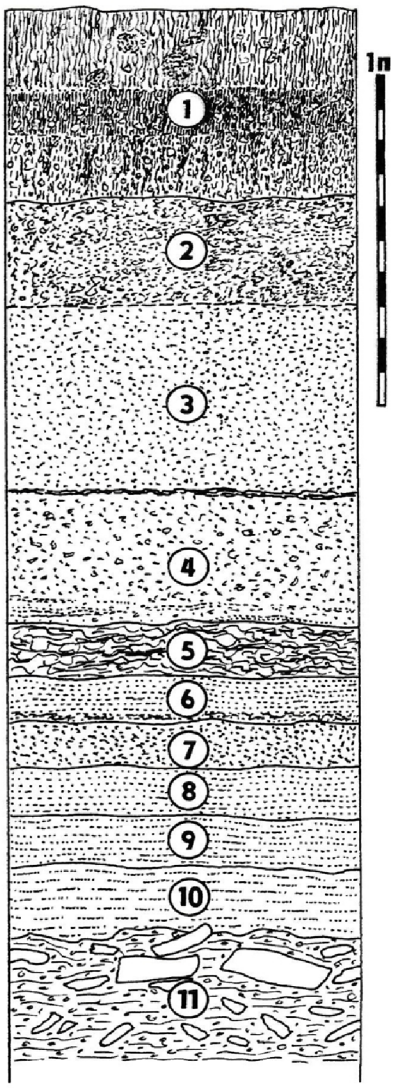
Tlstá hora

Pěnovcové prameniště se nachází na východním svahu Tlsté hory ve výšce 460 m n. m. na hranici CHKO Biele Karpaty, 4 km severovýchodně od obce Chocholná-Velčice ležící poblíž Trenčína. Prameniště je v dnešní době z velké části odlesněno, na jižní straně obklopeno lesem (POULÍČKOVÁ *et al*., 2005).

3.1.2 Zpracování profilů

Heriánův laz

Hlavní profil této práce o mocnosti 320 cm byl odebrán již v roce 1999 dr. V. Ložkem a rozčleněn na 11 litologicky odlišných vrstev různé mocnosti (**obr. 2**) následovně: 1 vrstva – tmavá humózní půda s hrubozrnnými pěnovcovými inkrustacemi (rendzina, 0-57 cm), 2 – světle šedohnědý, narezle mramorovaný hrubší pěnovec, s jemnozrnějšími šedými partiemi a kořeny (57-90 cm). 3 – světle hnědošedý pěnovec obsahující převážně



Obr. 2: Heriánův laz- profil pěnovcovým stupněm. Orig. V. Ložek

hrubší inkrustace (90-146 cm), 4 – světle béžově šedý pěnovec s hrubšími inkrustacemi (146-187 cm), od 3. vrstvy oddělen narezlou polohou, 5 – poloha rezavých hlíz a zpevněných inkrustací (187-202 cm), 6 – světle šedý jemnozrnný pěnovec (202-216 cm), 7 – světle žlutošedý pěnovec, hrubší než v 6. (216-230 cm), 8 – žlutavě bělošedý pěnovec, jemnější než 7. (230-246 cm), 9 – slabě nažloutlý šedobílý jemný pěnovec almovitého charakteru (246-260 cm), 10 – šedobílý jemný almovitý pěnovec (260-281 cm), 11 – olivově hnědošedý jíl s četnými $CaCO_3$ inkrustacemi a s hrubou sutí flyšových pískovců (281-320 cm).

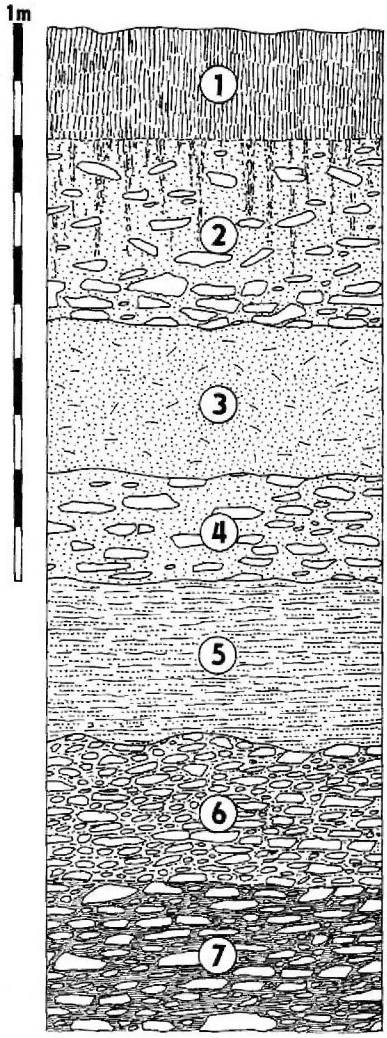
Přebytečný jemný anorganický materiál byl ze vzorků vyplaven pod proudem vody přes síto s oky velkými 0,5 mm, na základě rozdílné smáčivosti rostlinného materiálu byl tento odstraněn.

Moje práce začala ručním přebíráním a oddělením ulit od zbytkového organického a anorganického materiálu za pomocí entomologické pinzety. Celé schránky a také úlomky se specifickými znaky byly pod binokulární lupou, pokud možno, určeny do druhu, byly spočítány druhové abundance. K determinaci a sjednocení nomenklatury byl použit atlas Měkkýši České a Slovenské republiky (HORSÁK *et al.*, 2013) a Check-list and distribution maps of the molluscs of the Czech and Slovak Republics (HORSÁK *et al.*, 2019). Druhy byly rozděleny do ekologických skupin (tzv. ekoelementů) na základě jejich nároků (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014b).

Ordějov

Profil o mocnosti 182 cm byl odebrán a zpracován dr. V. Ložkem, a rozčleněn na 7 litologicky rozlišných vrstev (**obr. 3**). Byly určeny druhy měkkýšů, které se v jednotlivých vrstvách vyskytovaly, nebyly však spočítány jejich abundance. Z toho

důvodu jsou v této práci z profilu Ordějov zpracovávána pouze prezenční data. Bylo zde identifikováno 61 druhů (55 suchozemských plžů, 3 vodní plži a 3 mlži).



Vrstvy: 1 – černá humózní drobtovitá hlína s pěnovcovými inkrustacemi (0-20 cm), 2 – světle hnědavě šedý, humusem infiltrovaný pěnovec s úlomky flyšových pískovců (20-53 cm), 3 – šedavě okrový sypký pěnovec s úlomky flyšových pískovců (53-80 cm), 4 – destičky flyšových pískovců promísené pěnovcovými inkrustacemi (80-100 cm), 5 – hnědý jemnozrnný jílovitý pěnovec s destičkami flyšových pískovců (100-129 cm), 6 – ulehlý štěrk z destiček flyšových pískovců s pěnovcovou výplní světle okrové barvy (129-154 cm), 7 – jako 6, výplň jílovitější a tmavší (154-182 cm).

Obr. 3: Ordějov- profil pěnovcovou terasou. Orig. V. Ložek.

Mituchovci a Tlstá hora

Profil Mituchovci byl zpracován J. Frodlovou v rámci její diplomové práce (MOUTELÍKOVÁ, 2015; HÁJEK *et al.*, 2016; FRODLOVÁ *et al.*, 2018). Profil o mocnosti 263 cm byl rozčleněn na 18 vrstev mocných 10-20 cm. Nejstarší vrstva byla datována do roku 11440 BP, profil pokrývá období celého holocénu. Bylo zde identifikováno 12170 jedinců patřících do 70 druhů (64 suchozemských plžů, 3 vodní plži a 3 mlži).

Profil Tlstá hora o mocnosti 250 cm byl rozdělen na 12 vrstev a zpracován M. Horsákem (POULÍČKOVÁ *et al.*, 2005; HÁJKOVÁ *et al.*, 2012). 10647 jedinců bylo určeno do 54 druhů (48 suchozemských plžů, 4 vodní plži a 2 mlži). Nejstarší vrstva byla datována do roku 4002 BP. Profil Tlstá hora pokrývá období mladého holocénu, tedy od současnosti po konec klimatického optima.

3.1.3 Datování Heriánova lazu

Několik vybraných ulit druhů: *Chondrula tridens*, *Macrogastra latestriata*, *Bulgarica cana*, *Discus rotundatus*, *Cochlodina dubia ingenua*, *Nesovitrea petronella* a *Discus ruderatus* z různých vrstev bylo posláno na radiokarbonové datování za účelem stanovení stáří vzorků. Datování založené na metodě AMS (Accelerator Mass Spectrometry), spolehlivé i při použití vzorků o malých hmotnostech, bylo provedeno v laboratořích Isotoptech Zrt. v Debrecínu v Maďarsku. Výsledky zaznamenány v tabulce (**tab. 4**)

3.1.4 Deduktivní datování profilu Ordějov

Oproti profilům Heriánův laz, Mituchovci a Tlstá hora nebyl Ordějov radiokarbonově datován. Na základě datovaných vrstev ostatních profilů zahrnutých v této práci a jejich podobností jsem se pokusila určit stáří vrstev profilu Ordějov. Byla aplikována nově navržená metoda, která je založena na Bray-Curtisových nepodobnostech (prezenční data) nedatovaných vzorků a datovaných vzorků z jiných profilů daného regionu.

Nejprve byla v programu R vytvořena matice Bray-Curtisových (B-C) nepodobností pro vrstvy všech čtyř profilů (**Příloha A, tab. 2**) založená na prezenci a absenci druhů (vrstvy 4 až 8 Heriánova lazu byly z důvodu časového překrytí sloučeny). Datované vrstvy byly spárovány na základě podobného stáří (časový rozdíl max. 500 let). Hodnoty jejich B-C nepodobností byly navýšeny o 5 %, tím byla stanovena hranice pro posouzení podobností s vrstvami profilu Ordějov. S každou spárovanou dvojicí byly testovány všechny vrstvy profilu Ordějov: hodnoty B-C nepodobnosti neznámé vrstvy a každé ze spárovaných vrstev byly zprůměrovány, tento průměr byl pak porovnán s hraniční hodnotou páru o známém stáří (**tab. 3**). Ke každé vrstvě Ordějova byly vybrány tři nejnižší hodnoty (největší podobnost s datovanými vrstvami). Míra podobnosti byla posuzována v návaznosti na chronologii vrstev.

Tab. 3: Ukázka testování Bray-Curtisových nepodobností. Stáří: střední hodnota datovaných vrstev. Vrstvy: H – Heriánův laz, M – Mituchovci, O – Ordějov. Výsledek: zprůměrovaná hodnota je menší než nepodobnost datovaných vrstev zvětšená o 5 %.

Stáří	Vrstva 1	Vrstva 2	B-C nepodobnost	Průměr	0.05 %	Výsledek
8320	H3	M12	0,304		0,354	
	O1	H3	0,52			
	O1	M12	0,552	0,536		NE
	O2	H3	0,349			
	O2	M12	0,308	0,329		ANO

3.1.5 Statistické analýzy

Kalibrování radiokarbonových dat a tvorba depozičního neboli *depth-age* modelu proběhla vprogramu OxCal 4.2.4 (BRONK RAMSEY & LEE, 2013) za použití kalibrační křivky IntCal 13. Kalibrované stáří představuje 95,5 % interval spolehlivosti (2 σ). *Depth-age* model vytvořily Jitka Horáčková a Petra Hájková.

Úprava surových dat a některé dílčí analýzy byly provedeny v programu R 3.5.0 (R CORE TEAM, 2018), který byl ovládán prostřednictvím programu RStudio (RSTUDIO TEAM, 2018), s využitím balíčků *vegan* (OKSANEN *et al*., 2019), *analogue* (SIMPSON & OKSANEN, 2019) a *rioja* (JUGGINS, 2017). Použité R skripty jsou uvedeny v **PŘÍLOZE C**.

Pro zobrazení sukcesních změn v rámci ekologických skupin na čtyřech lokalitách, byly vytvořeny stratigrafické diagramy v programu C2 1.7.2 (JUGGINS, 2007), data byla převedena na procentuální. Absolutní druhová data fosilních měkkýšů z profilu Heriánův laz byla logaritmicky transformována. Vzorky s podobným druhovým složením byly seskupeny stratigraficky omezenou shlukovací klasifikací *Coniss* s použitím Bray-Curtisovy míry nepodobnosti (BRAY & CURTIS, 1957) a bylo stanoveno pět vývojových fází profilu Heriánův laz.

Absolutní druhová data čtyř srovnávaných profilů (tj. Heriánův laz, Tlstá hora, Mituchovci a Ordějov) byla spojena do jedné tabulky, převedena na prezenční-absenční data a poté na distanční matici s využitím Bray-Curtisovy míry nepodobnosti (BRAY & CURTIS, 1957). Matice Bray-Curtisových nepodobností byla použita pro výpočet stáří vzorků profilu Ordějov.

V programu CANOCO 5 (TER BRAAK & ŠMILAUER, 2002) byla provedena ordinační analýza (PCA). Vstupní data zahrnující abundance jednotlivých druhů z profilu Heriánuv laz byla transformovaná dekadickým logaritmem: y=log(x+1). Na základě délky hlavního gradientu byl vytvořen diagram analýzy hlavních komponent (PCA). Do výsledného diagramu bylo promítnuto procentuální zastoupení abundancí druhů v ekologických skupinách. Bylo zobrazeno deset vybraných druhů plžů. Metodou NMDS pak byla zkoumána podobnost všech vzorků ze čtyř profilů (tj. Heriánův laz, Tlstá hora, Mituchovci a Ordějov). Byla použita prezenční-absenční data druhová data převedena na matici Bray-Curtisových distancí (BRAY & CURTIS, 1957).

3.2 Výsledky

3.2.1 Datování Heriánova lazu

Výsledky stanovení stáří vrstev profilu Heriánův laz získané metodou AMS jsou zobrazeny v následující tabulce (**tab. 4**). Depth-age model znázorňuje rychlost sedimentace (**Příloha B, obr. 4**).

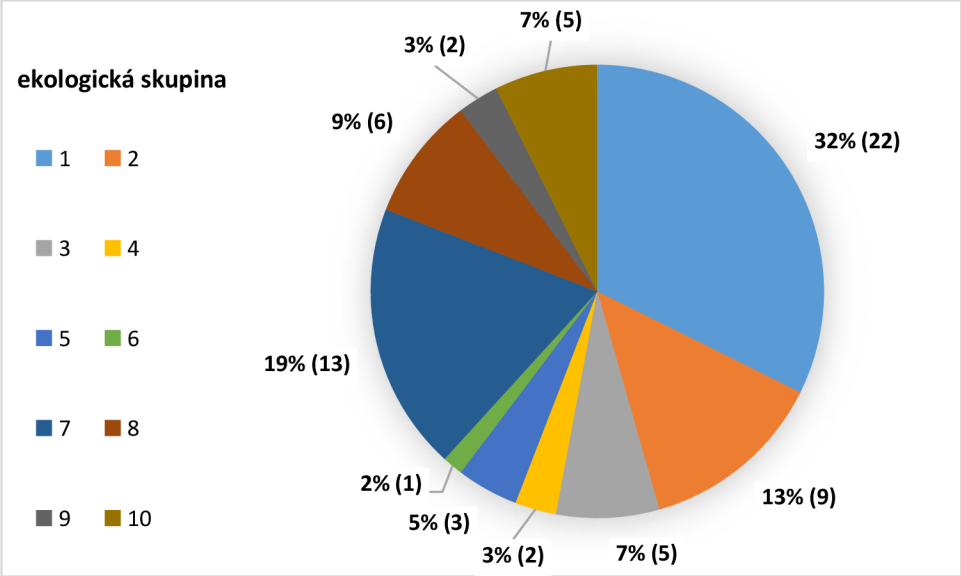
Tab. 4: Výsledky radiokarbonového datování. Reverzní výsledek je označen „*“, při výpočtu modelu byl vyřazen. Stáří uvedeno jako roky před současností.

Vrstva (hloubka v cm)	Materiál	Nekalibrované stáří [roky, BP]	Kalibrované stáří [BP]	Průměr [BP]
1 (0-57)	*Chondrula tridens*	1549±27	1524-1380	1452
2 (57-90)	*Bulgarica cana*	6125±27	7157-6937	7047
3 (90-146)	*Macrogastra latestriata*	7545±37	8416-8311	8364
3 (90-146)	*Discus rotundatus*	7726±26	8576-8428	8502
4 (146-187)	*Discus rotundatus*	8264±33	9402-9128	9265
6 (202-216)	*Macrogastra latestriata*	8476±46	9537-9435	9486
6 (202-216)	*Discus r*uderatus	8827±47	10154-9698	9926
7 (216-230)	*Macrogastra latestriata*	8191±32	9258-9029	9144 *
10 (260-281)	*Clausilia dubia ingenua*	8887±32	10173-9903	10038
11 (281-320)	*Nesovitrea petronella*	9306±36	10313-10304 10648-10392	10415

3.2.2 Malakofauna Heriánova lazu

V profilu bylo ve všech vrstvách nalezeno celkem 17 329 jedinců, z nichž 17 226 kusů bylo určeno do druhu, zbývající 103 jedinci byli zařazeni pouze do čeledi (Clausiliidae) nebo je určení druhu nejasné (*Alinda/Laciniaria*), tito nebyli do analýz zahrnuti. Ulity patřily k 68 druhům, z toho 63 druhů bylo suchozemských a 5 druhů vodních (z toho 3 plži a 2 mlži), jsou zastoupeny všechny ekologické skupiny (**obr. 5**). Ze současné české malakofauny, která čítá na 249 druhů, bylo zaznamenáno 27 % druhů (HORSÁK *et al.*, 2013), z bělokarpatských suchozemských plžů, kterých je 104 druhů, bylo nalezeno 57 % (DVOŘÁKOVÁ *et al.* 2011). Seznam nalezených druhů a jejich četnost je k dispozici v přílohách (**A**, **tab. 5**). Největší diverzita, s 49 druhy, byla dosažena ve vrstvách 3 a 4, naopak nejmenší v 11. vrstvě, s 29 druhy. Největší počet ulit byl nalezen v 7. vrstvě,

celkem 3526 jedinců, nejméně jedinců bylo v 1. vrstvě, konkrétně 358, kteří patřili do 46 druhů.



Obr. 5: Graf zastoupení ekologických skupin v profilu Heriánův laz. Ekologické sk.: 1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 – převážně suchomilné, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní, 10 – vodní. V závorkách jsou počty druhů v jednotlivých skupinách

Profil Heriánův laz pokrývá období spadající spíše do časného a první poloviny středního holocénu, mladý holocén zastupuje pouze nejsvrchnější vrstva (subatlantik, 1400 let BP). Od druhé poloviny starého holocénu druhová bohatost pozvolna roste a dosahuje svého maxima na začátku klimatického optima. Po tomto období sice počet druhů klesá jen mírně, ale je patrný velký úbytek abundancí. V nejstarší a zároveň druhově nejchudší vrstvě z konce preboreálu (10300 let BP) dominují druhy vlhkomilné, ty dosahují druhového maxima na počátku boreálu (9. vrstva), úbytek těchto druhů je zaznamenán s koncem atlantiku. Od boreálu přes všechny vrstvy profilu můžeme pozorovat značné srážení pěnovce, které vyznívá až v nejmladší vrstvě, zde je také nejmenší podíl vlhkomilných a vodních druhů. Po celou dobu byla lokalita alespoň částečně zalesněná, druhy zapojeného lesa se v menším množství objevují už během boreálu a jejich počet se zvyšuje během klimatického optima.

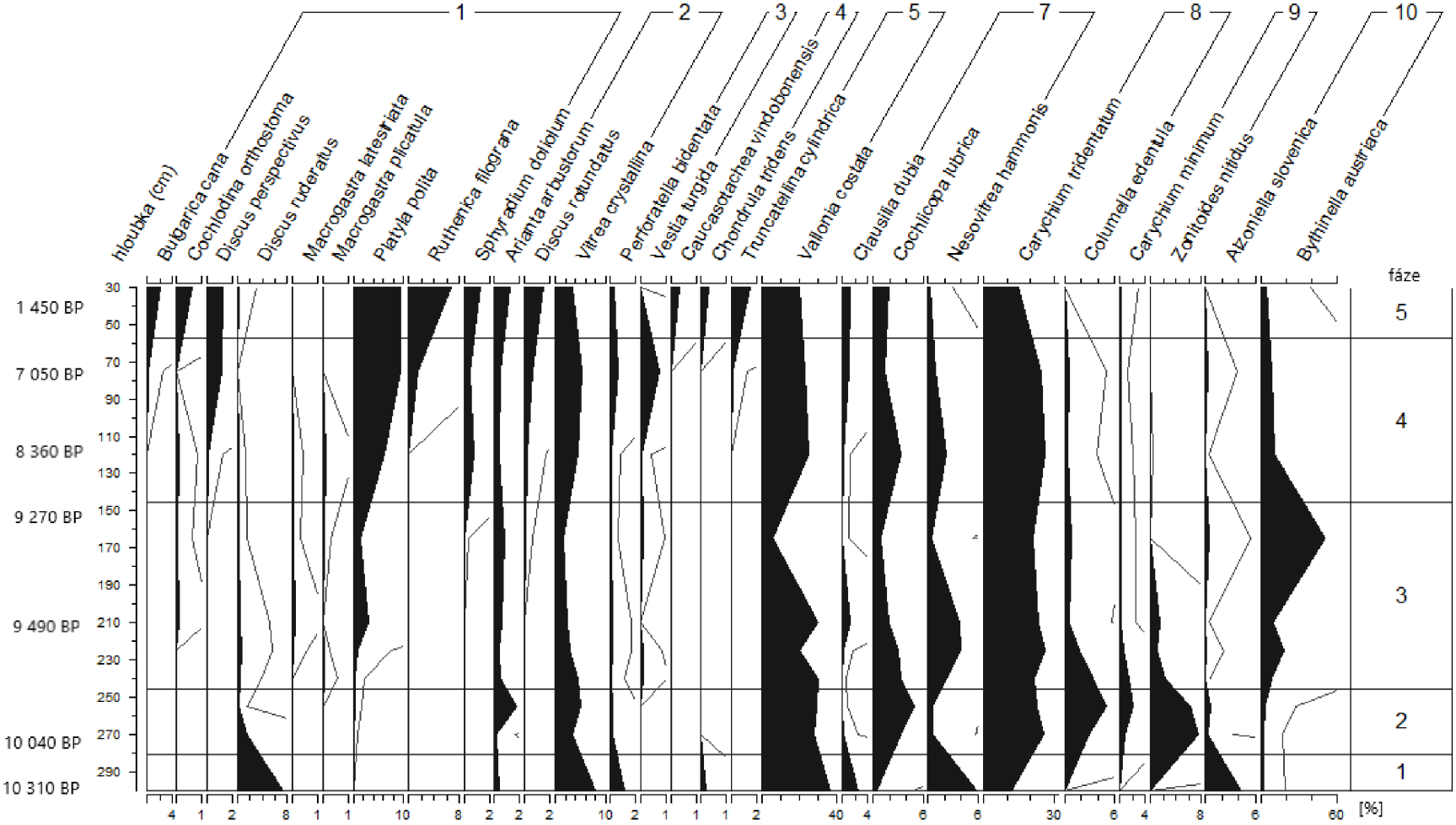
Malakostratigrafický diagram (**obr. 6**) zobrazuje procentuální zastoupení vybraných druhů patřících do 10 ekologických skupin (diagram pro všechny druhy v **PŘÍLOHA C**, **obr.** 7). Pomocí *Coniss* analýzy bylo stanoveno pět vývojových fází. První fázi představuje nejstarší vrstva (10300 let BP) odpovídající počátku holocénu. Vyskytuje se zde chladnomilný *Discus ruderatus*, typický reliktní druh starého holocénu, který přetrvává napříč celým profilem, nicméně ani zdaleka nedosahuje takových abundancí, a s ním další staroholocenní relikt *Nesovitrea petronella*. Početně se zde vyskytuje *Alzoniella slovenica*, slepý druh vázaný na puklinové podzemní vody a spolu s ní další druhy ze skupiny vodních a mokřadních. Ojedinělý výskyt má zde nenáročná *Galba truncatula*, ale také *Chondrula tridens*. Dominujícím je zde *Vallonia costata*, druh otevřených stanovišť, který snáší i mírné zastínění. Tak jako v celém profilu, i zde převládají druhy lesní (např. *Monachoides vicinus*, *Ena montana*), zastoupeny jsou i druhy euryvalentní, jako suchomilnější *Nesovitrea hammonis* a vápnomilná *Orcula dolium*. Vlhkost této fáze potvrzuje častá *Vitrea crystallina*.

Druhá fáze zahrnuje vrstvy 10 a 9 a spadá do počátku boreálu (kolem roku 10000 BP). Skupina vodních a mokřadních druhů dosahuje svého vrcholu, druhy jako *Columella edentula* a *Zonitoides nitidus*, silně vázaný na mokřady, zde mají svoje abundanční maximum. Ubylo lesních druhů, začíná se objevovat nenáročná *Cochlodina laminata*, ale také klimaticky náročnější lesní *Aegopinella pura*.

Do třetí fáze spadají vrstvy 8 až 4 (10000-9000 let BP). Dochází k rozvoji lesa a nárůstu počtu lesních druhů, začíná se objevovat náročná *Macrogastra plicatula*, vůdčí druh zapojených lesů klimatického optima *M. latestriata* a také *Aegopinella epipedostoma*. Dále se zde v malých počtech vyskytuje lužní *Vestia turgida*. Tyto vrstvy jsou, co do počtu jedinců, nejbohatší, své maximum zde mají lesní druhy *Aegopinella pura* a *Vertigo pusilla*, také euryvalentní *Cochlicopa lubrica* a *Nesovitrea hammonis*. V průběhu fáze dochází k nárůstu druhové bohatosti, která graduje na hranici se čtvrtou fází. Právě na pomezí boreálu a atlantiku se objevuje druh neovlivněných lesů *Vertigo alpestris*. Z druhů stepních a otevřených stanoviště zde nacházíme pouze xerotermní *Cochlicopa lubricella* a velmi často *Vallonia costata*, který však snáší i jisté zastínění. Z vodních druhů v těchto vrstvách dosahuje obrovských abundancí *Bythinella austriaca*. Vlhkomilné druhy zastupuje početně *Carychium tridentatum*, *Vitrea crystallina* a můžeme zde najít i vlhkomilnou *Petasina unidentata*.

Čtvrtá fáze představuje období atlantiku a spadají sem 3. a 2. vrstva (8500-7000 let BP). I v této fázi dochází k rozvoji lesních společenstev. Objevuje se citlivý klimaticky náročný lesní prvek *Discus perspectivus* a *Sphyradium doliolum*, antropofobní indikátory lesního optima *Ruthenica filograna* a *Bulgarica cana*. Mizí staroholocenní *Discus ruderatus* a také náročná *Macrogastra latestriata* a *M. plicatula* a xerotermní *Cochlicopa lubricella*, naproti tomu se objevuje suchomilná euryvalentní *Vitrea contracta*. Začíná ubývat vodních a mokřadních druhů, mizí *Vertigo substriata*, obyvatel vlhkých chladnějších lesů, vysušení lokality můžeme pozorovat na poklesu počtu jedinců *Bythinella austriaca*. Končí srážení pěnovce.

Pátá fáze je prezentována pouze nejmladší vrstvou, která se řadí do období epiatlantiku (1400 let BP). Dochází ke gradaci úbytku počtu jedinců, který započal v předchozí fázi, bylo zde identifikováno pouze 330 jedinců. Mizí další mokřadní a vodní druhy jako *Columella edentula* nebo slepý plž vázaný na puklinové podzemní vody *Alzoniella slovenica*. V této fázi došlo k otevření lesa, neboť se poprvé nebo opětovně objevují stepní druhy *Chondrula tridens* a *Caucasotachea vindobonensis* a další druhy otevřených stanovišť, relikt glaciálních sprašových stepí *Columella columella* a xerotermní *Truncatellina cylindrica*. I v této fázi je velký podíl lesních druhů, přetrvávají zde *Ruthenica filograna* i *Bulgarica cana*, mizí lužní *Vestia turgida*, *Faustina faustina* a hajní *Helicodonta obvoluta*.



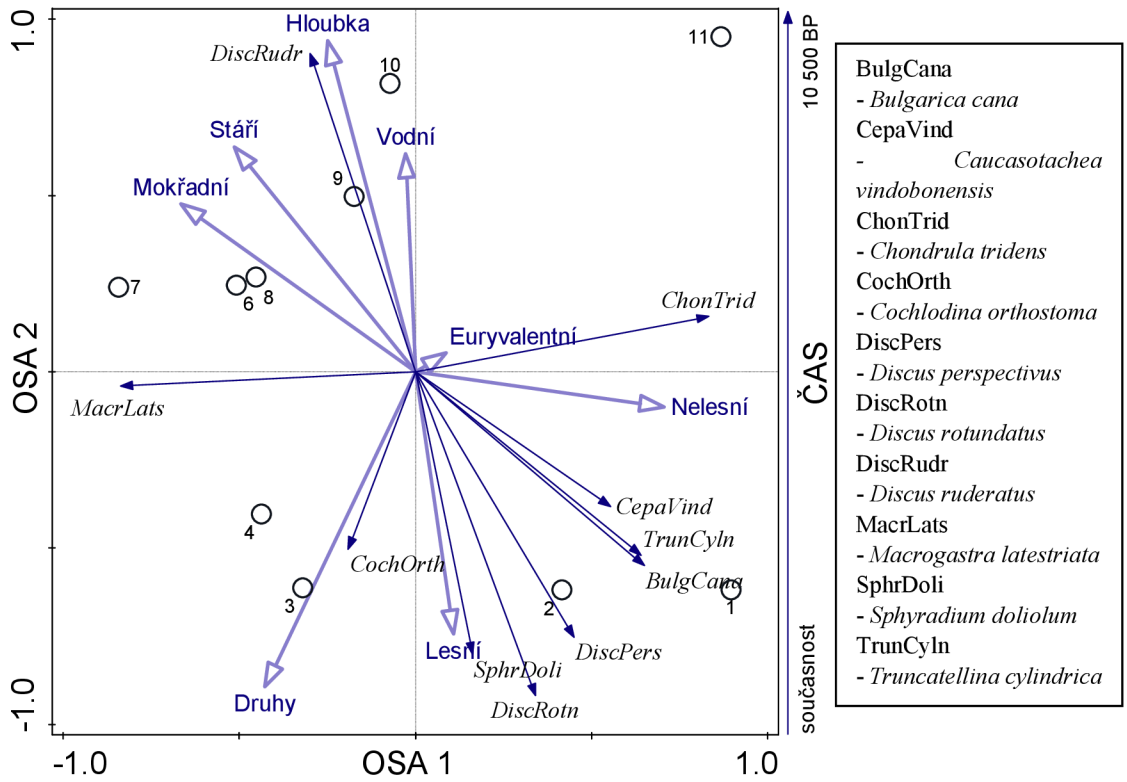
Obr. 6: Malakostratigrafický diagram vybraných druhů profilu Heriánův laz. Na ose x vyjádřeno procentuální zastoupení druhů, na ose y hloubka a stáří (cal. let BP). Ekologické sk.: 1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní, 10 – vodní.

Pomocí PCA (analýza hlavních komponent, zvoleno na základě délky gradientu první ordinační osy), vytvořené v programu CANOCO, byla znázorněna podobnost jednotlivých vrstev (**obr. 8**). Dále byly proloženy proměnné prostředí (např. stáří, ekologická skupina) a zobrazeny významné druhy.

Na první pohled je patrné oddělení nejstarší vrsty ze začátku časného holocénu, která se od ostatních velmi odlišovala, a to i malým počtem druhů nebo přítomností staroholocenního reliktu *Discus ruderatus*. Další skupinu tvoří boreální vrstvy (10000-9000 let BP, vrstvy 10-6), v kterých se početně vyskytovaly druhy vlhkomilné a vodní. Třetí vyčleněnou skupinou jsou vrstvy lesního optima (č. 4-2). Pro tyto na lesní druhy nejpočetnější vrstvy je typický výskyt prvků zapojeného lesa (*Sphyradium doliolum*, *Discus perspectivus* a nenáročné lesní *D. rotundatus*). Poslední oddělenou je nejmladší, první vrstva, která se odlišuje přítomností nelesních druhů (např. *Chondrula tridens* a xerotermní *Truncatellina cylindricy*). Mladoholocéní vrstva je směsicí drůhu lesních, otevřených stanovišť a euryvalentních, o malých abundancích.

Tab. 6: Výstup z analýzy hlavních komponent (PCA).

Osy PCA	1	2	3	4	Celková variance
Vlastní čísla (eigenvalues)	0,455	0,231	0,097	0,071	1
Vysvětlená (kumulativní) variabilita [%]	45,5	68,6	78,4	85,5	



Obr. 8: PCA – podobnost vrstev (1-11) profilu Heriánův laz na základě druhového složení společenstev měkkýšů. Zastoupení abundancí druhů v ekologických skupinách je promítnuto pomocí šipek.

3.2.3 Holocenní vývoj – srovnání s jinými profily

Vývoj lokalit je vyjádřen pomocí sukcesních diagramů, vytvořených v programu C2. První skupina diagramů (**obr. 9**) zobrazuje změny v procentuálním zastoupení počtu druhů, zařazených do pěti ekologických skupin. Druhá skupina diagramů ukazuje abundance druhů ve skupinách (**obr. 10**).

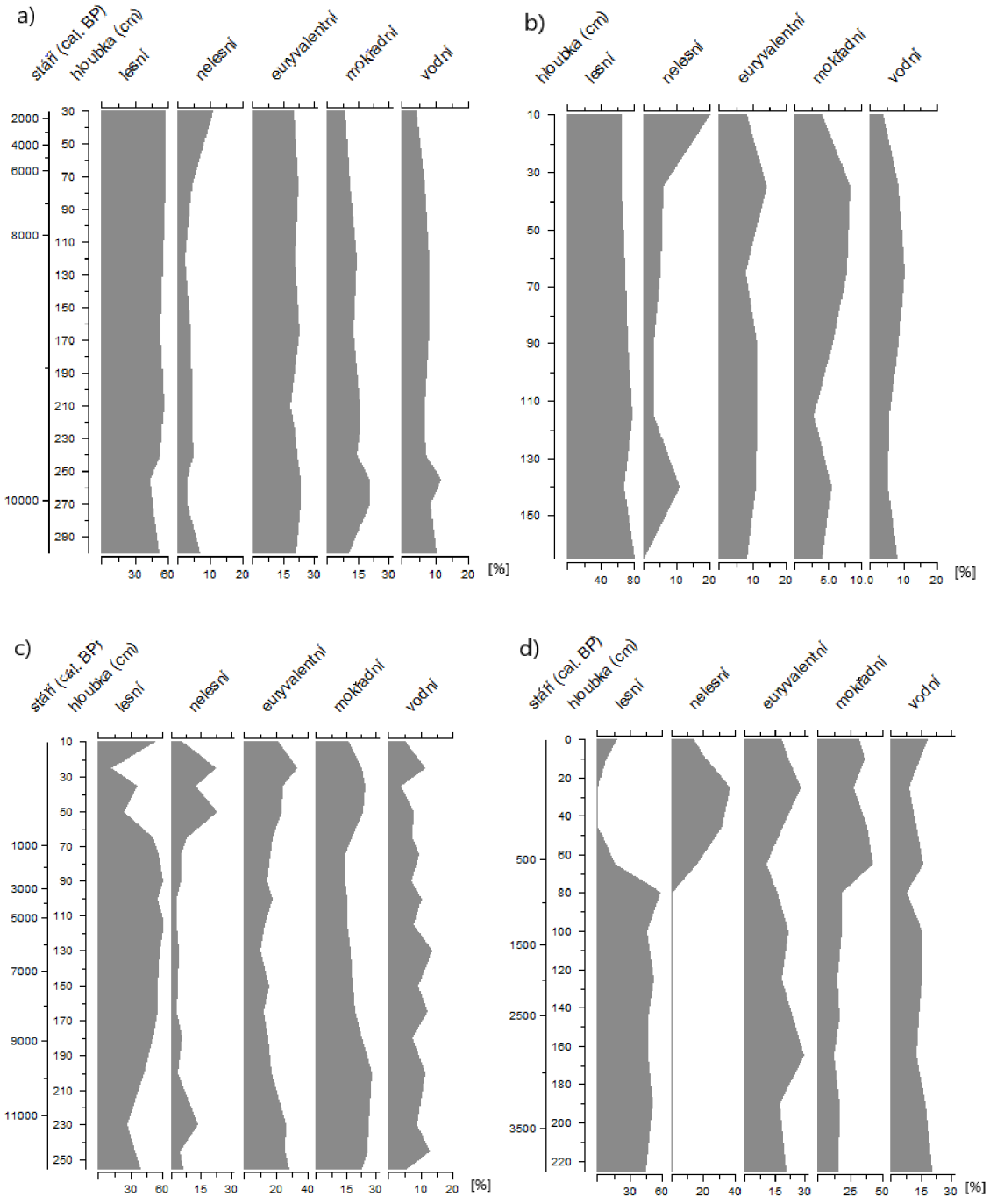
Heriánův laz ukazuje vývoj od mozaikovité krajiny časného holocénu, přes zapojený vlhký les v klimatickém optimu, až po sušší lesnatou krajinu subatlantiku s četnými bezlesými ploškami. V bazální vrstvě se vyskytuje směs prvků staroholocenních (*Discus ruderatus, Nesovitrea petronella*), lesních (*Ena montana*) a otevřených stanovišť (*Chondrula tridens*). V dalších vrstvách dochází k postupnému rozvoji lesních společenstev. Přibývají náročné lesní druhy *Platyla polita*, později *Sphyradium doliolum* a indikátory lesního optima *Ruthenica filograna* a *Bulgarica cana*. Konec profilu zaznamenává vysušení lokality a úbytek vlhkomilných druhů a nástup druhů stepních (např. *Caucasotachea vindobonensis*).

Nejstarší vrstva profilu pěnovcovou terasou Ordějov je experimentálně datována do období konce boreálu (asi 9000 let BP). Většina profilu zachycuje vývoj během klimatického optima (od začátku atlantiku před 8500 lety po konec epiatlantiku asi před 4000 lety). V nejstarších vrstvách můžeme pozorovat staroholocenní relikt *Discus ruderatus*. Na hranici atlantiku a epiatlantiku se objevuje přísně lesní podhorský druh *Bulgarica cana*. Společně s výskytem vůdčího druhu rozvinutých lesů klimatického optima, v obou jeho polovinách, *Macrogastra latestriata,* náročné lesní *Ruthenica filograna*, která se dnes již v Bílých Karpatech nevyskytuje a napříč celým profilem zastoupených lesních *Acanthinula aculeata*, *Discus perspectivus*, *Faustina faustina*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Platyla polita*, dokazují přítomnost zapojeného lesa až do konce epiatlantiku. Během první poloviny klimatického optima svědčí o bezlesých plochách záznamy o stepní žitovce obilné a trojzubce stepní. *Chondrula tridens* byla nalezena i ve vrstvě z období epiatlantiku, roztroušené stepní plošky se nejspíš uchovaly během celé délky trvání rozvinutého lesa. Vlhkomilné druhy *Vitrea crystallina* a *Petasina unidentata* přítomny ve všech profilových vrstvách poukazují na vlhký ráz lesa. Možnost rozvoj lesního mokřadu během atlantiku podporuje nárůst dalších vlhkomilných druhů *Vestia turgida*, *Macrogastra ventricosa*. Široká paleta druhů různých preferencí (striktně lesní, světlomilné, vlhkomilné, atd.) naznačuje mozaikovitý charakter této lokality během lesního optima a podmínky pro přežívání druhů stepních.

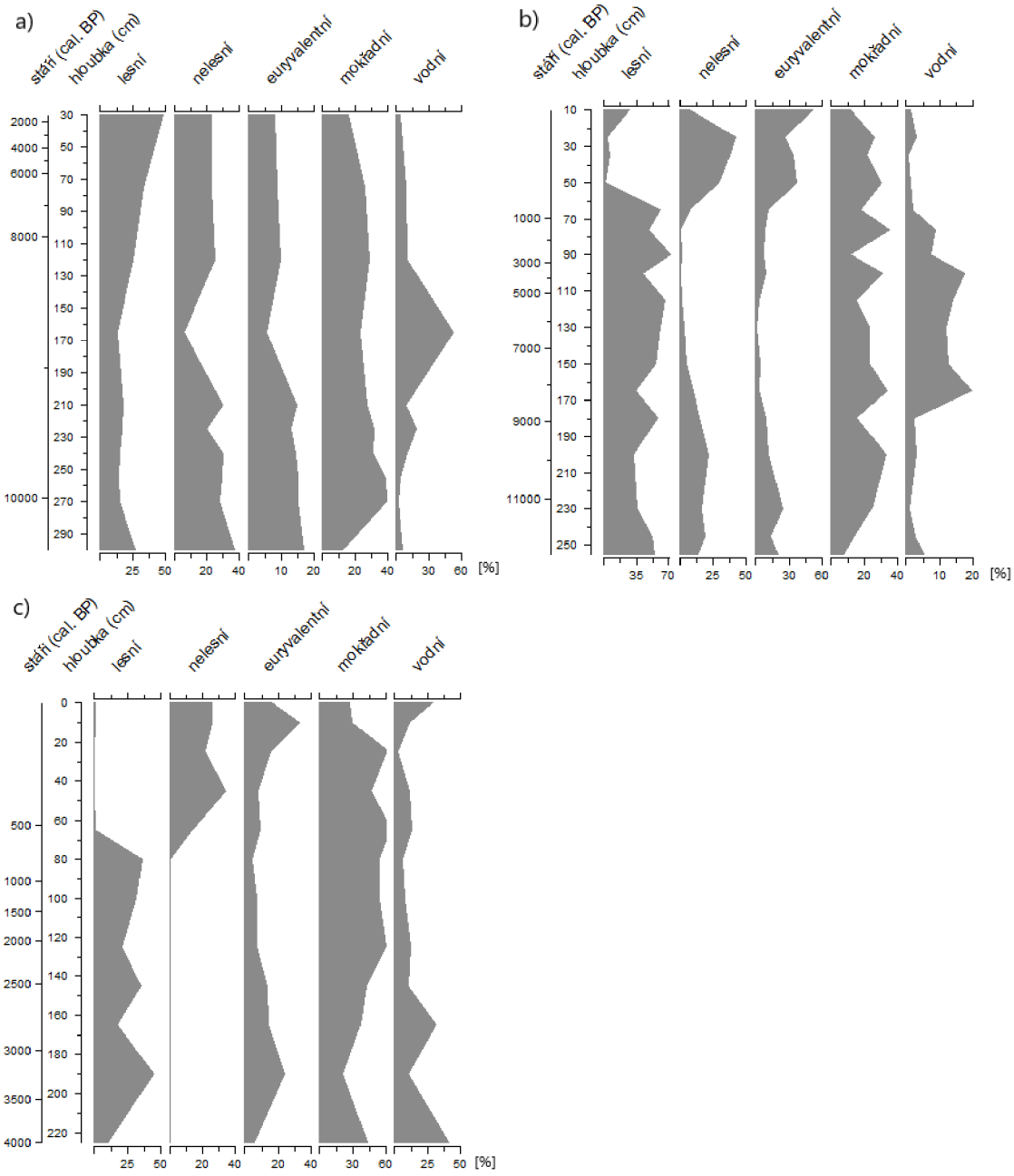
I na obou slovenských lokalitách můžeme vidět podobný vývoj. Největší změny jsou zde v počtu druhů lesních a otevřených stanovišť. Slatiniště Tlstá hora je poměrně mladé, nejstarší vrstva je datovaná do roku 4000 BP, jeho vznik spadá ke konci středního holocénu (epiatlantik, 6800-5000 let BP). Vysoké počty lesních druhů a nepřítomnost druhů otevřených stanovišť během vzniku slatiniště svědčí o souvislém zalesnění během klimatického optima, které přetrvalo do asi roku 650 BP. Ke konci subboreálu (3000 let BP) a během subatlantiku (2500 let BP-dodnes) můžeme pozorovat nárůst abundancí vlhkomilných druhů (**obr. 10c**), v čele s *Carychium tridentatum* a druhů mokřadních, jako *C. minimum*. Od hloubky 70 cm a výš se nevyskytují téměř žádné lesní druhy a naopak se zde projevuje prudký nárůst druhů otevřené krajiny (*Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella*, *Vertigo pygmaea*). Tato změna nastala pravděpodobně v důsledku odlesnění krajiny. Těsně před tímto odlesněním se dosahuje na lokalitě největší druhové bohatosti (38 druhů, dominují druhy lesní). Společně s touto změnou dochází k úbytku

vlhkomilných druhů. Ty jsou nahrazeny druhy mokřadními, jako je staroholocenní relikt *Vertigo moulinsiana*, který nebyl nalezen na žádné z lokalit. Lesní druhy se začínají znovu objevovat až v nejsvrchnější vrstvě, což může dokazovat opětovné zalesnění lokality v současnosti. Dalším druhem, kterým se profil od ostatních liší je vodní plž *Anisus leucostoma*.

Tak jako na Tlsté hoře můžeme i na slatiništi Mituchovci pozorovat podobný vývoj, který je ovšem obohacen o doklady ze starého holocénu, neboť se jedná o podstatně starší slatinu (11440 let BP). V nejstarších vrstvách se početně vyskytuje typický staroholocenní *Discus ruderatus,* spolu s ním *Nesovitrea petronella*, které s nástupem atlantiku mizí. Značně se zde nachází vlhkomilné druhy a vysokých abundancí dosahují i světlomilná *Vallonia costata* a lesní *Vitrea crystallina*, které během klimatického optima ustupují jiným lesním druhům. Během středního holocénu dochází k maximálnímu rozvoji lesní malakofauny, ve vysokých počtech se vyskytuje teplomilný *Discus perspectivus* a *Aegopinella pura*. Oproti Tlsté hoře zde během lesního maxima stále přetrvávají nelesní druhy, značící nezalesněné plošky. Stejně jako předchozí lokalita byly Mituchovci odlesněni asi před 650 lety, spolu s tím se vytrácí velká část lesních druhů. S otevřeností stanoviště se objevuje světlomilné *Vertigo pygmaea* a častěji také *Vallonia pulchella*, ale také se zvětšuje podíl euryvalentních druhů, v čele s *Cochlicopa lubrica*. Podle opětovného nárůstu lesních druhů v recentní vrstvě je patrné, že tak jako na první lokalitě došlo i zde k částečnému zarůstání lesním porostem. Lokalita Mituchovci se od ostatních odlišuje přítomností vzácného druhu vázaného na klimatická optima *Pagodulina pagodula*.



Obr. 9: Sukcesní diagramy – procentuální zastoupení druhů ve skupinách. Profily: a) Heriánův laz, b) Ordějov, c) Mituchovce, d) Tlstá hora. Skupiny: lesní (1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné), nelesní (4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 – převážně suchomilné), euryvalentní, mokřadní (8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní), vodní.



Obr. 10*:* Sukcesní diagramy – abundanční zastoupení druhů ve skupinách. Profily: a) Heriánův laz, b) Mituchovce, c) Tlstá hora. Skupiny: lesní (1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné), nelesní (4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 – převážně suchomilné), euryvalentní, mokřadní (8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní), vodní.

3.2.4 Deduktivní datování profilu Ordějov

Ke každé vrstvě profilu Ordějov byly vybrány tři hodnoty Bray-Curtisovy nepodobnosti (podobnost s vrstvami datovaných vzorků z jiných profilů daného regionu) a s nimi spojený letopočet, který je průměrnou hodnotou testovaného páru vrstev o známém stáří. Jako první datum (finální) bylo zvoleno to s nejnižší hodnotou nepodobnosti tak, aby zůstala zachována chronologie vrstev (v **tab. 7** zvýrazněno žlutě). Z těchto sedmi prvních hodnot byl získán průměr a s ním byly porovnány všechny vybrané nepodobnosti, pokud se vešla do průměru, byla zvýrazněna tučně. Vrstvy 2, 4 a 6 měly nízké hodnoty nepodobností, naopak vrstvy 1 a 7 vysoké (víc než 50 %).

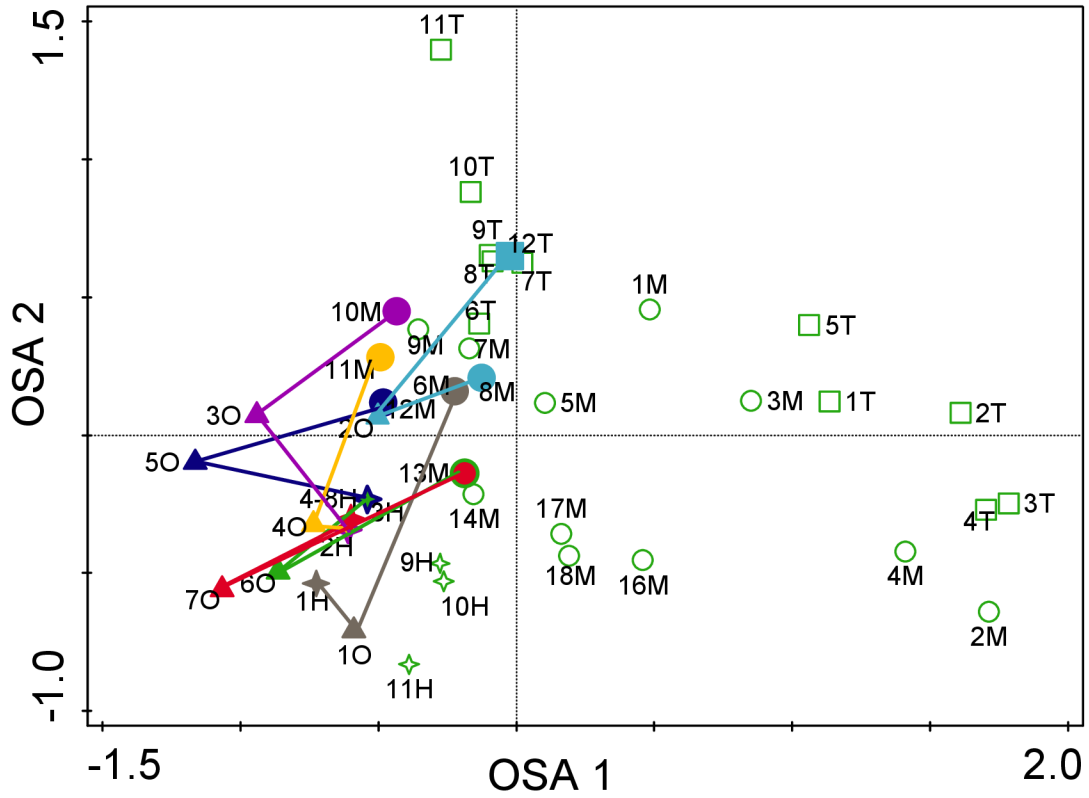
Tab. 7: Vrstvy profilu Ordějov přiřazené k datovaným vrstvám profilů Heriánův laz, Mituchovci, Tlstá hora na základě tří nejnižších Bray-Curtisových nepodobností pro každou vrstvu. Žlutě zvýrazněno vybrané stáří vrstvy.

Vrstva	Stáří (let BP)	B-C nepodobnost
O1	600	0,594
	1 330	0,581
	1 530	0,530
O2	2 360	**0,390**
	4 050	**0,356**
	6 850	**0,345**
O3	4 050	0,403
	6 850	**0,356**
	7 180	**0,369**
O4	6 830	**0,351**
	7 180	**0,320**
	8 320	**0,329**
O5	7 180	**0,385**
	8 320	**0,367**
	8 660	0,412
O6	8 320	**0,387**
	8 660	**0,380**
	9 130	**0,372**
O7	8 660	0,516
	9 130	0,501
	10 260	0,526

Podobnost vrstev všech profilů je zobrazená graficky pomocí nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS, **obr. 11**). Vrstvy profilu Ordějov byly barevně spojeny s dvojicemi vrstev datovaných vzorků z jiných profilů, jejichž stáří bylo zvoleno pro danou vrstvu z Ordějova. Je patrné, že vrstvy Ordějova jsou velmi odlišné od mladých vrstev slovenských lokalit (stáří max. 700 let BP), vyznačujících se silným vlivem člověka na krajinu. Došlo ke sdružení vrstev Ordějova s vrstvami Heriánova lazu a vrstvami ze středu profilu Mituchovci, které představují vývoj lesa během klimatického optima.

Tab. 8: Výstup z mnohorozměrného nemetrického škálování (NMDS).

Osy	1	2	3	Celková variance
Vlastní čísla (eigenvalues)	0,591	0,228	0,181	1
Vysvětlená (kumulativní) variabilita [%]	59,1	81,86	100	



Obr. 11: NMDS (nemetrické mnohorozměrné škálování) na prezenčních datech. Vrstvy jednoho profilu jsou zobrazeny stejným symbolem (T – Tlstá hora, M – Mituchovci, H – Heriánův Laz, O – Ordějov). Čísla značí pořadí vrstev. Barevně jsou spojeny vrstvy, které byly vybrány jako nejvíce podobné na základě druhového složení (viz Metodika).

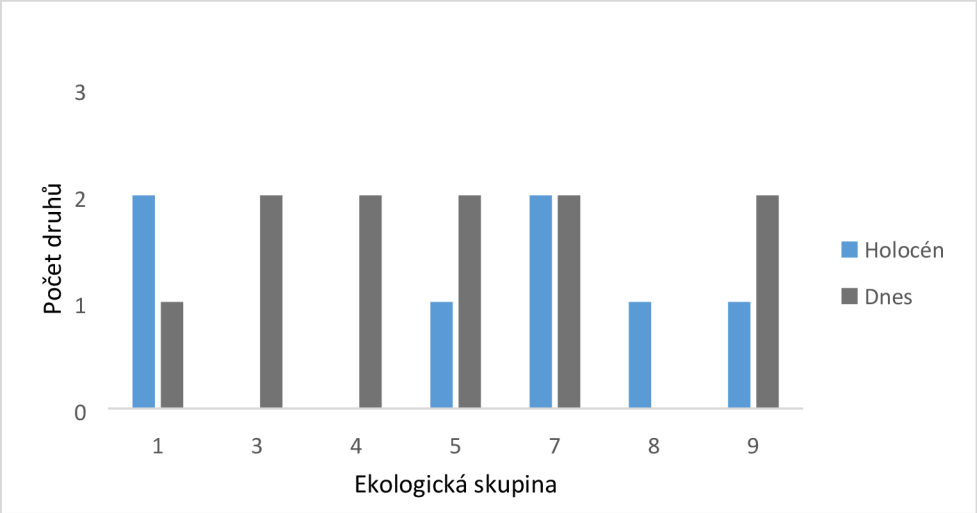
3.2.5 Včera a dnes v Bílých Karpatech

Pro srovnání výskytu druhů v české části Bílých Karpatech dnes a během holocénu byly použity české profily Heriánův laz, Ordějov, Kazivec a Královec, Komňa, zahrnuty také poznatky z Pivného potoka a Jezevčí. V těchto profilech bylo určeno celkem 80 druhů ulitnatých suchozemských plžů (*Laciniaria plicata* na Heriánově lazu nerozlišitelná od *Alinda biplicata* z důvodu přítomnosti pouze vrcholů ulit, stejně tak *Aegopinella nitens* od *A. minor* na lokalitě Komňa, tyto druhy v jiných profilech nebyly zjištěny), oproti výskytu 83 druhů dnes. Přehled všech druhů na lokalitách v přílohách (**PŘÍLOHA A, tab. 9**)

Druhy, jež se dnes na území Bílých Karpat nevyskytují nebo naopak nebyly v holocenních profilech nalezeny, jsou zaznamenány v tabulce (**č. 10**). Vymizely náročné lesní prvky *Macrogastra latestriata* a *Ruthenica filograna*. Z druhů otevřených stanovišť se zde již nesetkáme s reliktem sprašových stepí *Columella columella*. Vymizel také staroholocenní prvek *Nesovitrea petronella* a indikátor pozdního glaciálu ve střední Evropě *Vertigo genesii*, který se na našem území již nevyskytuje vůbec. Novodobě se objevila na území *Vallonia excentrica,* obývající kyselejší trávníky. Na počátku našeho letopočtu se na území České republiky rozšířila *Xerolenta obvia* a v posledních sto letech *Monacha cartusiana*. Ve zmíněných profilech nejsou záznamy o výskytu vzácného reliktního mokřadního druhu *Vertigo moulinsiana*, který se v dnešní době v Bílých Karpatech nachází na pěti lokalitách a o druhu vlhkých lesů *Vitrea transsylvanica*. Ze synantropních druhů přibyl *Trichia hispida* a *Oxychilus draparnaudi*. Změny druhů v ekologických skupinách jsou zobrazené v grafu (**obr. 12**).

Tab. 10: Druhy suchozemských plžů, které se v dnešní době na české straně Bílých Karpat již nevyskytují a druhy, které nebyly doložené ve fosilním záznamu. Ekologická skupina: 1 – přísně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní. „o“ znázorňuje přítomnost druhu, „x“ absenci.

E. sk.	Druh	Holocén	Současnost
1	*Macrogastra latestriata*	o	x
1	*Ruthenica filograna*	o	x
1	*Vitrea transsylvanica*	x	o
3	*Macrogastra tumida*	x	o
3	*Urticicola umbrosus*	x	o
4	*Oxychilus inopinatus*	x	o
4	*Xerolenta obvia*	x	o
5	*Columella columella*	o	x
5	*Monacha cartusiana*	x	o
5	*Vallonia excentrica*	x	o
7	*Clausilia rugosa*	o	x
7	*Oxychilus draparnaudi*	x	o
7	*Trichia hispida*	x	o
7	*Vertigo alpestris*	o	x
8	*Nesovitrea petronella*	o	x
9	*Succinea putris*	x	o
9	*Vertigo genesii*	o	x
9	*Vertigo moulinsiana*	x	o



Obr. 12: Grafické zobrazení počtu druhů, které se již v dnešní době na území české části Bílých Karpat nevyskytují, a které zde naopak přibyly. Ekologická skupina: 1 – přísně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní.

3.3 Diskuze

3.3.1 Holocenní sukcese Bílých Karpat

Vývoj na lokalitě Heriánův laz můžeme sledovat od konce preboreálu (nejstarší vrstva byla datována do doby 10400 let BP). Pro tuto dobu je typický výskyt chladnomilných prvků, mezi něž patří staroholocenní indikátory *Nesovitrea petronella* a *Discus ruderatus*. Tato druhová kombinace dala také jméno malakofaunám obývajícím převážně starý holocén a mizejícím s nárůstem teploty s blížícím se lesním optimem. Tzv. „ruderátová fauna“ je doložena např. z Malé Fatry (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2017) nebo Anglie (MEYRICK & PREECE, 2001). Společně s typickými staroholocenními druhy se početně vyskytuje směsice druhů otevřených stanovišť (*Vallonia costata*, která snáší mírné zastínění, *Chondrula tridens* zastoupená jedním jedincem), vlhkomilných (*Vitrea crystallina*, *Carychium tridentatum*), euryvalentních (*Nesovitrea hammonis*, *Orcula dolium*) a lesních (*Vertigo pusilla*, *Aegopinella minor*). Tato kombinace druhů potvrzuje mozaikovitou krajinu s četnými otevřenými plochami, mokřady, ale také řídkými lesy tvořenými převážně lípou a jilmem, která byla pomocí více proxy rekonstruována z profilu Mituchovci (HÁJEK *et al.* 2016).

Během boreálu se klima mění na vlhčí a teplejší oceánické, což podporuje rozvoj lesních malakocenóz. Nejprve se objevují *Acanthinula aculeata* a *Isognomostoma isognomostomos* (kolem roku 10000 BP) a *Aegopinella epipedostoma*, *Platyla polita.* Přítomnost teplomilnějších, striktně lesních druhů v dalších vrstvách naznačuje vznik zapojeného lesa (*Macrogastra plicatula* a *M. latestriata*, jejíž přítomnost je radiokarbonově dokázána z roku 9490 BP, a která se v dnešní době na české straně Bílých Karpat nevyskytuje). Tyto brzké nálezy náročných lesních prvků by mohlo vysvětlovat šíření širolistých dřevin z nedalekých refugií pro lesní biotu v oblasti Západních Karpat, ale také dále na západě na území nynější České republiky (JANKOVSKÁ & POKORNÝ, 2008). Již na začátku období mizí chladnomilná *Nesovitrea petronella*, naopak stále přežívá *Discus ruderatus*, který na lokalitě přetrval v relativně vysokých abundancích až do roku 8500 BP. O nárůstu vlhkosti během boreálu svědčí výskyt a zvyšující se počty vlhkomilných a mokřadních druhů (*Vestia turgida*, *Petasina unidentata*, *Vitrea crystallina*, *Vertigo substriata*, *Carychium tridentatum*, *C. minimum*, *Bythinella austriaca*, *Columella edentula* a endemit Západních Karpat *Trochulus villosulus*), některé na konci tohoto období (9200 let BP) dosahují svého maxima. Vysoké počty druhů

zapojeného lesa z konce boreálu jsou ve shodě se značným úbytkem *Vallonia costata* v téže době. Z konce časného holocénu máme poznatky také z dalších profilu, z Pivného potoka a Ordějova (LOŽEK, 1999, 2004). Na obou lokalitách je přítomen staroholocenní relikt *D. ruderatus* a spolu s ním rozvíjející se lesní společenstvo (např. *P. polita*, *Sphyradium doliolum*, navíc se zde nachází i druh lesů klimatického optima *Ruthenica filograma*). Na Pivném potoce nárůst vlhkomilných druhů značí výskyt podmáčeného lesa (*V. turgida*, *Perforatella bidentata*, LOŽEK, 2004).

Ne jinak je tomu i na straně slovenské, odkud jsou však doklady z dřívější doby, a to díky profilu Mituchovci. *Discus ruderatus* a *Nesovitrea petronella* se zde vyskytují již na počátku tvorby prameniště (začátek preboreálu, 11400 let BP), spolu s nimi vlhkomilné druhy (např. *Vitrea crystallina*, *Bythinella austriaca*) a světlomilná *Vallonia costata*. V palynologických záznamech převažuje výskyt borovice, smrku a břízy (HÁJEK *et al.*, 2016). Postglaciální krajina Bílých Karpat vypadala nejspíš jako vlhká severská tajga. Dále se staroholocenní vývoj lokality podstatně neliší od sukcese na české straně. Dochází k nárůstu počtu a abundancí lesních a vlhkomilných druhů a mizí reliktní *N. petronella*. Vzniká otevřený lesní mokřad.

Se začátkem středního holocénu se do stromového patra zapojují další dřeviny jako javor, dub a jasan (HÁJEK *et al.*, 2016). Na Heriánově lazu (8400 let BP) dosahuje řada lesních druhů svého maxima početnosti (*Platyla polita*, *Vertigo pusilla*, *Vitrea crystallina*). Nově příchozím prvkem je náročnější lesní *Discus perspectivus*, který se však na Ordějově nachází napříč celým profilem. Zajímavostí je opětovný výskyt chladnomilné *Nesovitrea petronella.* Na lokalitě došlo pravděpodobně k mírnému vysušení, neboť se oproti konci boreálu rapidně snížil počet prameništního plže *Bythinella austriaca*, objevuje se suchomilnější euryvalentní *Vitrea contracta* a mizí obyvatel vlhkých lesů *Vertigo substriata.* Proti úplnému zápoji lesa vystupuje *Vallonia costata*, jejíž počty se oproti předchozí vrstvě z konce boreálu opět zvýšily, nicméně tento druh dokáže přežívat i na zastíněnějších stanovištích a jiné druhy ukazující na přítomnost otevřených ploch se zde nevyskytují. K datu 8300 let BP mizí přísně lesní *Macrogastra plicatula* a *M. latestriata* a také druhý staroholocenní relikt *Discus ruderatus* (8500 let BP). V závěru atlantiku (7050 let BP) nastupují antropofobní druhy *Bulgarica cana* a *Ruthenica filograna*, které jsou typické pro lesní optimum. Po 3000 letech trvající nepřítomnosti druhů čistě otevřených stanovišť (jediný výskyt stepní *Chondrula tridens*

v bazální vrstvě), se objevuje světlomilná stepní *Truncatellina cylindrica.* Vytrácí se některé druhy vlhkomilné, mokřadní a vodní (*Vestia turgida*, *Pisidium personatum* a *Zonitoides nitidus*) a abundance zbývajících druhů jsou oproti výskytu během boreálu zanedbatelné.

I na Pivném potoce můžeme během atlantiku pozorovat plně rozvinutou lesní malakofaunu (např. *Macrogastra latestriata*, *M. plicatula*, *Platyla polita*) společně s vlhkomilnými prvky (*Carychium tridentatum)*. Rovněž i zde o spíše světlém lese svědčící *Vallonia costata.* Víceméně podobné společenstvo zde přetrvává i během epiatlantiku, skupinu lesních druhů doplňuje *Bulgarica cana*, k vlhkomilným se přidává *Macrogastra ventricosa* a k vodním *Galba truncatula.* Epiatlantikem se zapojeným vlhkým lesem vývoj na této lokalitě končí, k zániku došlo pravděpodobně vlivem erozních procesů typických pro subboreál (LOŽEK, 2004). Rozvoj lesní malakofauny během středního holocénu probíhal i na lokalitě Ordějov. K lesním druhům vyskytujícím se zde v bazální (boreální) vrstvě přibývají *Acanthinula aculeata*, *Clausilia pumila*, *Discus rotundatus* (8660-4050 let BP), klimaticky náročné *M. latestriata* a *M. plicatula* (8320 let BP) a později i antropofobní *B. cana* (7180 let BP). Tyto vrstvy obsahují stepní *Granaria frumentum* (8660-8320 let BP) a nesouvisle i *Chondrula tridens* a mírné zastínění snášející *V.* costata, což podporuje teorii o otevřených plochách uprostřed rozvíjejícího se lesa. Do roku 7500 BP výskyt otevřených plošek může vysvětlovat pastva velkých býložravců, v roce 7500 BP nastává neolitická kolonizace a je tedy možné, že na našem území začal vývoj lesa ovlivňovat svou činností člověk (KALIS *et al.*, 2003). Postupně narůstá počet vlhkomilných a vodních druhů (*G. truncatula*, 7180 let BP). Nejvyšší druhové bohatosti je dosaženo v roce 6850 BP, zde bylo zjištěno i nejpočetnější společenstvo mokřadních a vodních měkkýšů (*Pisidium casertanum*, *P. subtruncatum*, *Columella edentula*). Na hranici atlantiku a epiatlantiku se objevuje další druh otevřených stanovišť *Vallonia pulchella*. O období epiatlantiku poskytuje informace také profil Jezevčí v údolí Veličky. Malakofauna erozní strže popisuje rozvinuté lesní společenstvo s náročnými lesními druhy (*P. polita*, *Helicodonta obvoluta*, *Daudebardia* spp., *Discus perspectivus*, *D. ruderatus*) a druhy vodními a mokřadními (*Bythinella austriaca*, *Vitrea crystallina*). Konec epiatlantiku je spojený s vysušením, neboť se vytrácí mokřadní a vodní druhy, a s rozvolněním lesa, což indikuje výskyt druhů otevřené krajiny (*V.*

pulchella, *V. costata* a *Caucasotachea vindobonensis*). Ukládání sedimentu končí spolu se středním holocénem, pravděpodobně kvůli subboreální erozi (LOŽEK, 2002).

Stejně jako na české straně i na slovenské dochází spolu s rozvojem listnatého lesa k rozvoji jedné z nejbohatších malakofaun za dobu holocénu. Z počátku atlantiku stoupá početnost vlhkomilných druhů (*Carychium tridentatum,* mokřadní *C. minimum,* obyvatel lužních lesů *Vestia turgida*), v lese se tedy stále udržuje rozsáhly mokřad. S blížícím se koncem první poloviny středního holocénu však dochází ke zlomu, rozrůstající se les potlačuje mokřad a další bezlesé plochy, tudíž dochází k poklesu abundancí vlhkomilných (*Vitrea crystallina*, *Carychium* spp., *V. turgida*) a druhů otevřených stanovišť (*Vallonia costata*, jiné světlomilné druhy se zde po celou dobu trvání toho období nevyskytují). Přibývá náročných lesních druhů (*Bulgarica cana*, *Macrogastra latestriata*, *Ruthenica filograna*) a staroholocenní relikt *Discus ruderatus* nahrazuje *D. perspectivus* (8200 let BP). V druhé části středního holocénu (epiatlantik) se stávají podmínky pro pobyt světlomilných druhů více příznivé, neboť se objevuje *Vallonia pulchella* (5300 let BP), což může být v důsledku změny způsobu života lidí a počátku obhospodařování lesa během neolitické kolonizace. I nadále zde však přetrvává bohaté společenstvo zapojeného lesa (*Aegopinella pura*, *Vertigo pusiila*, *Daudebardia* spp., *P. polita*, *Macrogastra plicatula*).

Poslední vrstvy jak profilu Heriánův laz, tak Ordějov ukazují na erozní činnost, vysychání a odlesnění během subboreálu. Vyznívá tvorba pěnovce (Heriánův laz kolem roku 7000 BP, Ordějov kolem roku 4000 BP) a ve svrchní vrstvě ho nahrazuje rendzina, která obsahuje společenstva měkkýšů pravděpodobně za celé období mladého holocénu. Můžeme pozorovat úbytek vodních, mokřadních a vlhkomilných druhů (*Alzoniella slovenica*, *Pisidium casertanum*, *Vestia turgida*), některých náročnějších lesních druhů (*Macrogastra latestriata*, *M. plicatula*) a nárůst počtu druhů otevřených stanovišť (*Caucasotachea vindobonensis*, *Chondrula tridens*, *Euomphalia strigella*, *Pupilla muscorum*). O sukcesi z doby druhé poloviny mladého holocénu (posledních 1250 let) vypovídá profil Královec (HORSÁK & HÁJKOVÁ, 2005). V první polovině vrstev dominují druhy vodní (*Bythinella austriaca*, *Radix labiata*, *Pisidium* spp., *Anisus leucostoma*) a druhy lesní (*Daudebardia* spp., *Sphyradium doliolum*), nevyskytují se zde však žádné náročné lesní druhy. Na lokalitě se tedy pravděpodobně vyskytoval lesní mokřad. V druhé polovině profilu se významně projevuje vliv člověka: eutrofizace,

odlesnění. Došlo k úbytku druhů lesních (jako jeden z mála zůstává *Monachoides incarnatus*, obývající druhotná stanoviště) a vodních ve prospěch druhů mokřadních a vlhkomilných (*Carychium minimum*, *C. tridentatum*, *Vertigo antivertigo*), nárůstu druhů euryvalentních (synantropní *Cochlicopa lubrica* a pionýrský druh mladých sukcesních stádií *Nesovitrea hammonis*) a otevřených stanovišť (*Vallonia pulchella*).

Mladoholocenní vývoj slovenských lokalit Mituchovci a Tlstá hora se jeví velmi podobně jako Královce. Dominantní dřevinou v této době byl dub a buk (HÁJEK *et al.*, 2016), lesy tedy byly více prosvětlené než v době klimatického optima, což ovlivnilo i malakofaunu, která neobsahovala žádné náročné lesní prvky (*Bulgarica cana*, *Macrogastra latestriata*). Až do 14.-15. stol. n. l. lokality pokrýval světlý vlhký les (lesní druhy: *Acanthinulu aculeata*, *Daudebardia* spp., *Platyla polita*, *Discus perspectivus*, *Vertigo pusilla*, vodní a vlhkomilné: (*Carychium minimum*, *Carychium tridentatum*, *Bythinella austriaca*, *Pisidium personatum*). V této době byly lokality ovšem zcela odlesněny a v důsledku toho mizí téměř všechny lesní druhy. Objevují se druhy otevřených stanovišť a mokřadů (*Vallonia pulchella*, *Vertigo pygmaea*, *V. antivertigo*, *Oxyloma elegans*), a i zde se navrací euryvalentní *Cochlicopa lubrica* a pionýrský druh raných sukcesních stádií *Nesovitrea hammonis*.

Na lokalitách tedy můžeme pozorovat vývoj od chladné parkovité krajiny s ruderátovou faunou během starého holocénu, přes zapojené lesy s náročnými lesními druhy (*Macrogastra latestriata*) a antropofóbními druhy (*Bulgarica cana*) v době lesního optima, po odlesnění během kolonizace Bílých Karpat, která začala v jejich údolích před 800 lety (RYBNÍČEK & RYBNÍČKOVÁ, 2008). Šíření lesa započalo již na sklonku boreálu a atlantiku, kdy se chladné kontinentální klima změnilo na oceánické a s obměnou dominujících dřevin lesy přetrvaly až do Kopanické kolonizace, kdy byla velká část zde zmíněných lokalit odlesněna a přetvořena na louky a pastviny. Avšak i během období plně zapojeného lesa, se na některých lokalitách nebo v jejich blízkosti vyskytovaly otevřené plochy, které mohly být udržovány pastvou býložravců, a na kterých přežívaly druhy stepní a otevřených stanovišť (LOŽEK, 2007).

3.3.2 Datování profilu Ordějov

Datování profilu na základě podobností s již datovanými vrstvami profilů z jiných lokalit je v dobré shodě s odhadovaným stářím vrstev, které provedl Ložek (1999). Ten přiřadil profil k období lesního optima, a to na základě bohatě rozvinutého lesního společenstva napříč všemi vrstvami. Vrstvy 7 až 4 díky výskytu staroholocenního reliktu *Discus ruderatus*, v 6. a 5. vrstvě se objevujícím stepním druhům *Chondrula tridens* a *Granaria frumentum* a od 4. vrstvy přítomným náročným lesním *Bulgarica cana* a *Macrogastra latestriata* zařadil do období vrcholného až pozdního atlantiku. Vrstvy 3 až 1 obsahující společenstvo mokřadu a končící možným erozním vlivem následujícího subboreálu (poslední vrstva humózní) stanovil jako období epiatlantiku.

Vrstvy 7 a 1 nešlo jednoznačně přiřadit, neboť ve srovnání s ostatními byly všechny jejich Bray-Curtisovy podobnosti nízké (menší než 50 %). Odhad datování byl tedy proveden pomocí chronologie a stáří ostatních přiřazených vrstev, kdy byly vybrány nejlépe odpovídající vrstvy s co možná nejmenší hodnotou nepodobnosti. Vrstva 7 se neshoduje se stářím stanoveným Ložkem, stáří bylo stanoveno na 9130 let BP (konec boreálu), oproti atlantiku odhadovaného Ložkem. Výskyt *Discus ruderatus* je zaznamenáván během první poloviny holocénu, druhy stepní jsou typické pro parkovitou krajinu časného holocénu nebo po odlesnění, jejich přežívání lesního optima nebylo vždy dokázáno, ve vrstvě se navíc nevyskytují náročné lesní druhy, které by naznačovaly lesní optimum. Ukládání ložiska bylo přerušeno erozí, typickou pro subboreál, poslední vrstva tak může zahrnovat společenstva měkkýšů z období celého mladého holocénu. Vrstvy 6 až 3 byly přiřazeny k období lesního optima (atlantik), čemuž odpovídá zvyšující se počet lesních druhů, přítomnost náročných lesních prvků (*Bulgarica cana*, *Ruthenica filograna*, *Macrogastra latestriata*) a také druhů preferujících vlhké lesy a mokřady (*Vestia turgida*, *Vitrea crystallina*, *Carychium tridentatum*). Roztroušený výskyt druhů otevřených stanovišť (*Chondrula tridens*, *Granaria frumentum*, *Vallonia pulchella*) napovídá blízkost bezlesých ploch vhodných pro jejich přežívání. Mladoholocennímu zařazení vrstvy 2 by odpovídalo stále ještě poměrně bohaté lesní společenstvo, s chybějícími některými náročnými lesními druhy (zůstává ovšem *R. filograna*), což odpovídá malakofauně prosvětlených lesů typických pro subboreál (HÁJEK *et al.*, 2016). Datování této vrstvy je v rozporu s Ložkovým, který ji zařadil do období epiatlantiku.

Z důvodu neznámých abundancí druhů v profilu Ordějov byla všechna data převedena na prezenční, což mohlo do jisté míry zkreslit výsledky. Informace o počtu jedinců by mohly vést k jednoznačnějšímu přiřazení některých sporných vrstev. Datum bylo přiřazeno tak, aby nedocházelo k časovému překrytí vrstev, proto byla např. u vrstvy 2 zvolena až druhá nejnižší hodnota nepodobnosti. Pokud by se tato vrstva zvolila jako výchozí, věk celého profilu by se sice posunul dál do minulosti, ale i přesto by větší část profilu spadala do období lesního optima. Vrstvy 5, 4 a 3 tedy nepochybně spadají do období zapojeného vlhkého lesa s bohatým lesním společenstvem měkkýšů v atlantiku.

3.3.3 Včera a dnes v Bílých Karpatech

Z druhů s doloženým holocenním výskytem v profilech zmíněných v této práci (Heriánův laz, Ordějov, Královec, Kazivec, Komňa, Jezevčí, Pivný potok), se dnes v Bílých Karpatech nevyskytuje sedm. Prvním je *Macrogastra latestriata*, karpatský endemit, vyskytující se dnes např. v Moravskoslezských Beskydech (LOŽEK, 1961; HORSÁK, 2005). Zajímavý je osud závornatky *Clausilia rugosa*, která po klimatickém optimu vykazuje, nejen ve zkoumaném území, zúžení realizované niky, projevující se její striktní vazbou na povrchy vápnitých skal. V současnosti ji proto nalezneme v Bílých Karpatech pouze ve skalách bradlového pásma slovenské části pohoří (LOŽEK, 2004). Naopak druh glaciálních sprašových společenstev *Columella columella* z území České republiky na konci doby ledové zcela mizí. Nejblíže ji dnes můžeme nalézt ve vysokých polohách Slovenských hor. Podobně druh pozdně glaciálních bazických mokřadů *Vertigo genesii* se dnes u nás ani jinde v okolí nevyskytuje. Ve střední Evropě přežil pouze v některých oblastech Alp (SCHENKOVÁ & HORSÁK, 2013). Naopak další tři druhy (*Vertigo alpestris*, *Ruthenica filograna*, *Nesovitra petronella*) na našem území stále žijí (HORSÁK *et al.*, 2013). Důvody současné absence výše zmíněných druhů jsou buď obdobné jako v případě popisované *C. rugosa* (první dva zmíněné), případně přesun do chladných poloh u staroholocenní *N. petronella*.

Oproti holocenním profilům zahrnutých v této práci obsahuje dnešní fauna Bílých Karpat jedenáct druhů navíc. Některé druhy se na území České republiky vyskytovaly již během holocénu, avšak do Bílých Karpat se rozšířily až později. Takovým příkladem by mohl být *Oxychilus inopinatus*, který byl jedním z prvních novodobých imigrantů a na naše území pronikl spolu s neolitickou kolonizací, byl zde hojný během klimatického

optima, ale v době pozdního holocénu se jeho početnost snížila (JUŘIČKOVÁ *et al.*, 2014b). Výskyt *O. inopinatus* v Bílých Karpatech není z minulosti prokázán, je tedy možné, že jeho šíření do tohoto regionu začalo až s větším antropogenním vlivem na krajinu v době Valašské kolonizace. Nepůvodním druhem, který se však velmi rychle šíří je *Monacha cartusiana*, jejíž výskyt je na našem území zaznamenán od počátku 20. stol. n. l. (PELTANOVÁ *et al.*, 2012). Vedle toho jsou druhy jako *Vertigo moulinsiana* a *Macrogastra tumida*, jejichž holocenní výskyt je doložen ze slovenské strany Bílých Karpat (*V. moulinsiana* na Tlsté hoře a *M. tumida* na Mituchovcích), avšak na lokalitách prezentovaných v této práci zaznamenány nebyly. To znamená, že některé druhy se mohly v Bílých Karpatech vyskytovat již v minulosti, avšak pouze na zde zmíněných lokalitách nalezeny nebyly. Výzkumem dalších profilů by byl jejich výskyt pravděpodobně potvrzen i z moravské strany.

4 ZÁVĚR

Rešeršní část této práce shrnuje dosavadní znalosti o vývoji přírody a krajiny během závěrečné části posledního glaciálu a holocénu. Popisuje přerod přírody od chladné, tundru připomínající pustiny v době ledové, přes oteplení a zvlhčení klimatu, šíření lesa a s ním lesních společenstev, nárůstu vlivu člověka na krajinu se začátkem neolitické kolonizace, až po její úplné přetvoření na krajinu kulturní.

Praktická část této práce se zabývá rekonstrukcí krajiny v době holocénu, na základě změn fosilních malakocenóz uložených v pěnovcovém profilu Heriánův laz. Dále je její součástí stanovení stáří vrstev profilu Ordějov na základě podobností v druhovém složení společenstev měkkýšů. S využitím dalších profilů je vyhodnocena celková sukcese malakofauny v Bílých Karpatech a fosilní složení malakofauny je srovnáno s recentním.

V praktické části jsem se zabývala zpracováním pěnovcového profilu Heriánův laz a jeho interpretací. Sukcesní změny a změny druhového složení byly zobrazeny za pomocí programů CANOCO a C2. V profilu rozděleném na jedenáct vrstev bylo nalezeno celkem 17 329 jedinců měkkýšů z 68 druhů. Počátek ukládání profilu sahá až do roku 10400 před současností, jeho převážná část zachycuje období konce boreálu a atlantiku (10000-7000 let BP). Během tzv. klimatického optima zde můžeme pozorovat vývoj lesní a vlhkomilné malakofauny s druhy *Macrogastra latestriata*, *Platyla polita*, *Vertigo pusilla*, *Vestia turgida*, *Vitrea crystallina*, *Carychium tridentatum*, *Bythinella austriaca*. Vrstvy z období atlantiku vykazují největší druhovou bohatost, a to až 49 druhů. Na prosvětlené plochy v jinak zapojeném lese poukazuje pouze výskyt *Vallonia costata*, která však snáší i mírné zastínění. Jiné světlomilné druhy během tohoto období nebyly zaznamenány, jejich přežívání lesního optima v blízkosti lokality se tedy nedá potvrdit.

Další součástí praktického oddílu bylo vyhodnocení celkové sukcese na území Bílých Karpat za použití čtyř profilů (Heriánův laz, Ordějov, Mituchovci a Tlstá hora). Společně od roku 11400 před současností pokrývají celé období holocénu, profil Mituchovci jako jediný poskytuje informace o malakocenózách ze všech jeho období. Heriánův laz a Ordějov zachycují vývoj lesních společenstev během atlantiku a Mituchovci s Tlstou horou popisují dopad lidského osídlení na krajinu. Výskyt několika jedinců světlomilných druhů (např. *Chondrula tridens* a *Granaria frumentum*) během klimatického optima na

lokalitě Ordějov, by mohl dokazovat jejich přežívání tohoto období na území Bílých Karpat.

V další části práce jsem se pokusila o stanovení stáří již dříve dr. Ložkem zpracovaného profilu Ordějov. Metoda je založená na podobnostech v druhovém složení malakofauny se třemi jinými radiokarbonově datovanými profily ze studovaného území (Heriánův laz, Mituchovci, Tlstá hora). Z výsledků vyplývá, že deduktivní stanovení stáří čtyř ze sedmi vrstev se shoduje s jejich zařazením do období klimatického optima, které provedl dr. Ložek. Bazální vrstva potom spadá do období konce boreálu, kde již začal rozvoj lesa, a dvě nejmladší vrstvy byly uloženy v době pozdního holocénu, kdy došlo k postupnému odlesňování a vyznění tvorby pěnovce.

V poslední části jsem srovnala fosilní a současnou malakofaunu z českého území Bílých Karpat na základě sedmi dostupných profilů (Heriánův laz, Ordějov, Královec, Kazivec, Komňa, Jezevčí, Pivný potok). Současné společenstvo je obohaceno o 11 druhů, některé z nich mohou ve fosilních záznamech chybět kvůli jejich nedostatečné pokryvnosti území (např. *Vertigo moulinsiana*), další jsou druhy nepůvodní (např. *Monacha cartusiana*). Sedm druhů s doloženým holocenním výskytem se na území v dnešní době již nevyskytuje. Důvodem může být zúžení realizované niky (např. *Clausilia rugosa*) nebo přesun do chladných poloh (např. *Nesovitrea petronella*).

Tato práce shrnuje již známé skutečnosti o postglaciálním vývoji jak v Evropě, tak na našem území, a obohacuje je o detailní zpracování profilu Heriánův laz a deduktivní stanovení stáří profilu Ordějov.

5 LITERATURA

ALEXANDROWICZ W. P. 2013: Malacological sequence from profile of calcareous tufa in Groń (Podhale Basin, southern Poland) as an indicator of the Late Glacial/Holocene boundary. Quaternary international 293: 196-206.

ALLEY R. B. & ÁGÚSTSDÓTTIR A. M. 2005: The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. Quaternary Science Reviews 24: 1123-1149.

BEHRE K. E. 1989: Biostratigraphy of the last glacial period in Europe. Quaternary Science Reviews 8: 25-44.

BOGLI A. 1980: Karst hydrology and physical speleology Springer-Verlag. Berlin: 284 pp.

BRAY J. R. & CURTIS J. T. 1957: An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographies 27: 325–349.

BRONK RAMSEY C. & LEES.2013: Recent and Planned Developments of the Program OxCal. Radiocarbon 55: 720–730.

DAVIS B. A. S., BREWER S., STEVENSON A. C. GUIOT J. & DATA CONTRIBUTORS 2003: The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. Quaternary Science Reviews 22: 1701-1716.

DE LATTIN G. 1967: Grundriß der Zoogeographie. Verlag Gustav Fischer, Jena

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. Holocene 23: 230-242.

DVOŘÁKOVÁ J., LOŽEK V., HORSÁK M. & PECHANEC V. 2011: Atlas rozšíření suchozemských plžů v CHKO Bílé Karpaty. Acta Carpathica Occidentalis. Supplementum 1: 124 pp.

FRODLOVÁ J., HÁJKOVÁ P. & HORSÁK M. 2017: Effect of sample size and resolution on palaeomalacological interpretation: a case study from Holocene calcareous-fen deposits. Journal of Quaternary Science 33 (1): 68-78.

GEDDA B. 2006: Terrestrial mollusc succession and stratigraphy of a Holocene calcareous tufa deposit from the Fyledalen valley, southern Sweden. The Holocene 16: 137-147.

GOODFRIEND G. A. 1992a: The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction. Quaternary Science Reviews 11: 665-685.

GOODFRIEND G. A. 1992b: Rapid racemization of aspartic acid in mollusc shells and potential for dating over recent centuries. Nature 357: 399-401.

GOUDIE A. S., VILES H. A. & PENTECOST A. 1993: Late-Holocene tufa decline in Europe. Holocene 3: 181-186.

GRADMANN R. 1933: Die Steppenheidetheorie. In: Pokorný P., Chytrý M., Juřičková L., Sádlo J., Novák J. & Ložek V. 2015: Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northers Boemia, Czech Republic? *The Holocene* 25 (4): 716-726.

HÁJEK M. & HÁJKOVÁ P. 2007: Hlavní typy rašelinišť ve střední Evropě z botanického hlediska. Zprávy České botanické společnosti 22: 19-28.

HÁJEK M., HEKERA P., HÁJKOVÁ P. 2002a: Spring fen vegetation and water chemistry in the Western Carpathian flysch zone. Folia Geobotanica 37: 205-224.

HÁJEK M., HORSÁK M. & HÁJKOVÁ P. 2002b: Pěnovcová prameniště karpatských pohoří. Živa -časopis pro biologickou práci 1: 11-13.

HÁJEK M., HORSÁK M., POULÍČKOVÁ A., VAŠUTOVÁ M. & HÁJKOVÁ P. 2005: Ohrožená pestrost života na karpatských lučních prameništích. Společnost pro přírodu a krajinu ACTAEA, Rožnov pod Radhoštěm: 86 pp.

HÁJEK M., DUDOVÁ L., HÁJKOVÁ P., ROLEČEK J., MOUTELÍKOVÁ J., JAMRICHOVÁ E., HORSÁK M. 2016: Contrasting Holocene environmental histories may explain patterns of species richness and rarity in a Central European landscape. Quaternary Science Reviews 133: 48-61.

HÁJKOVÁ P., ROLEČEK J., HÁJEK M., HORSÁK M., FAJMON K., POLÁK M. & JAMRICHOVÁ E. 2011: Prehistoric origin ofthe extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). Preslia 83: 185-204.

HÁJKOVÁ P., HORSÁK M. & HÁJEK M. 2012: Late Glacial and Holocene history of the Western Carpathian calcareous fens. In: Grootjans, A., Šefferová Stanová, V. & Jansen (ed.),Calcareous mires of Slovakia: landscape setting, management and restoration prospects (ed. A.). KNNV Publishing, Zeist, p: 13-20.

HÁJKOVÁ P., HÁJEK M., HORSÁK M. & JAMRICHOVÁ E. 2015: Co víme o historii vápnitých slatinišť v Západních Karpatech [Our knowledge of the history of calcareous fens in the Western Carpathians]. Zprávy České Botanické Společnosti 50: 267-282.

HORSÁK M. 2005: Nedotčená malakofauna NPR Razula (Vsetínské vrchy, Česká republika). Časopis Slezského Muzea Opava (A) 54: 54-61.

HORSÁK M. 2006: Mollusc community patterns and species response curves along a mineral richness gradient: a case study in fens. Journal of Biogeography 33: 98-107.

HORSÁK M. & HÁJEK M. 2003: Composition and species richness of molluscan communities in relation to vegetation and water chemistry in the western Carpathian spring fens: the poor-rich gradient. Journal of Molluscan Studies 69: 349-357.

HORSÁK M. & HÁJKOVÁ P. 2005: The historical development of the White Carpathian spring fens based on palaecomalacological data. In: Poulíčková A., Hájek M. & Rybníček K. (ed.), Ecology and palaecology of spring fens of the West Carpathians. Palacký University Press, Olomouc, p: 63-68.

HORSÁK M., JUŘIČKOVÁ L., KINTROVÁ K. & HÁJEK O. 2009: Patterns of land snail diversity over a gradient of habitat degradation: a comparison of three Czech cities. Biodiversity and Conservation 18 (13): 3453-3466.

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 (8): 1450-1462.

HORSÁK M., JUŘIČKOVÁ L. & PICKA J. 2013: Měkkýši České a Slovenské republiky. Molluscs of the Czech and Slovak republics. Kabourek, Zlín: 264 pp.

HORSÁK M., TAJOVSKÁ E. & HORSÁKOVÁ V. 2017: Calcareous forest seepages acting as biodiversity hotspots and refugia for woodland snail fauna. Acta Oecologica 82: 16-22.

HORSÁK M., ČEJKA T., JUŘIČKOVÁ L., BERAN L., HORÁČKOVÁ J., HLAVÁČ J. Č., DVOŘÁK L., HÁJEK O., DIVÍŠEK J., MAŇAS M. & LOŽEK V., 2019: Check-list and distribution maps of the molluscs of the Czech and Slovak Republics. – Online at <http://mollusca.sav.sk/malacology/checklist.htm>

CHLUPÁČ I. 2002: Geologická minulost České republiky. Academia, Praha: 436 pp.

CHYTRÝ M. (ed.) 2007: Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace [Vegetation of the CzechRepublic 1. Grassland and heathland vegetation]. Academia, Praha.

JÄGER K. D. & LOŽEK V. 1968: Beobachtungen zur Geschichte der Karbonatdynamik in der holozänen Warmzeit. Československý kras 19: 5-20.

JAMRICHOVÁ E., HÁJKOVÁ P., HORSÁK M., RYBNÍČKOVÁ E., LACINA A. & HÁJEK M. 2014: Landscape history, calcareous fen development and historical events in the Slovak Eastern Carpathians. Vegetation History and Archeobotany 23: 497-513.

JANKOVSKÁ V. & POKORNÝ P. 2008: Forest vegetation at the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). Preslia 80: 307-324.

JUGGINS S. 2017: Rioja: Analysis of Quaternary Science Data (R package version 0.9-21). http://cran.r-project.org/package=rioja.

JUŘIČKOVÁ L., HORÁČKOVÁ J. & LOŽEK V. 2014a: Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. Quaternary Research 82: 222-228.

JUŘIČKOVÁ L., HORSÁK M., HORÁČKOVÁ J., ABRAHAM V. & LOŽEK V. 2014b: Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and temporal gradients. Quaternary Science Reviews 93: 155-166.

JUŘIČKOVÁ L., LOŽEK V., HORÁČKOVÁ J., TLACHAČ P. & HORÁČEK I. 2014c: Holocene succession and biogeographical importance of mollusc fauna in the Western Sudetes (Czech Republic). Quaternary International 353: 210-224.

JUŘIČKOVÁ L., POKORNÝ P., HOŠEK J., HORÁČKOVÁ J., KVĚTOŇ J., ZAHAJSKÁ P., JANSOVÁ A. & LOŽEK V. 2017: Early postglacial recolonisation, refugial dynamics and the origin of a major biodiversity hotspot. A case study from the Malá Fatra mountains, Western Carpathians, Slovakia. The Holocene 28 (4): 583-594.

JUŘIČKOVÁ L., POKORNÝ P., HOŠEK J., HORÁČKOVÁ J., KVĚTOŇ J., ZAHAJSKÁ P., JANSOVÁ A. & LOŽEK V. 2018: Early postglacial recolonisation, refugial dynamics and the origin of a major biodiversity hotspot. A case study from the Malá Fatra mountains, Western Carpathians, Slovakia. The Holocene 28 (4): 583-594.

KALIS A. J.,MERKT J. &WUNDERLICH J. 2003: Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe-human impact and natural causes. Quaternary Science Reviews 22: 33-79.

KEPPEL G., VAN NIEL K. P., WARDELL-JOHNSON G. W., YATES C. J., BYRNE M., MUCINA L., SCHUT A. G. T., HOPPER S. D. & FRANKLIN S. E. 2011: Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. Global Ecology and Biogeography 22 (4): 393-404.

KIRBY X. M., SONIAT M. T. & SPERO J. H. 1998: Stable isotope sclerochronology of Pleistocene and Recent Oyster shells (*Crassostrea virginica*). Palaios 13: 560-569.

KLIMĚŠ L. 2008: Druhové bohatství luk [Species diversity of grassland]. In: Jongepierová I. (ed.): Louky Bílých Karpat [Grasslands of the White Carpathian Mountains]. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, p: 89-94.

KUČA P., MAJSKÝ J., KOPEČEK F., JONGEPIEROVÁ I. 1992: Chránená krajinná oblasť Biele/Bílé Karpaty. Ekológia, Bratislava: 380 pp.

KUNA M. (ed.) 2007: Archeologie pravěkých Čech – Svazek 1. Pravěký svět a jeho poznání. Archeologický ústav AV ČR, Praha.

KUNEŠ P., SVOBODOVÁ-SVITAVSKÁ H., KOLÁŘ J., HAJNALOVÁ M., ABRAHAM V. & MACEK M 2015: The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. Quaternary Science Reviews 116: 15-27.

LIMONDIN-LOZOUET N., PREECE R. C. & ANTOINE P. 2013: The Holocene tufa at Daours (Somme Valley, northern France): Malacological succession and palaeohydrological implications. Boreas 42: 650-663.

LIMONDIN-LOZOUET N. & PREECE R. C. 2014: Quaternary perspectives on the diversity of land snail assemblages from nothwestern Europe. Journal of Molluscan Studies 80: 224-237.

LOSOSOVÁ Z., HORSÁK M., CHYTRÝ M., ČEJKA T., DANIHELKA J., FAJMON K., HÁJEK O., JUŘIČKOVÁ L., KINTROVÁ K., LANÍKOVÁ D., OTÝPKOVÁ Z., ŘEHOŘEK V. & TICHÝ L. 2011: Diversity of Central European urban biota: effects of human-made habitat types on plants and land snails. Journal of Biogeography 38 (6): 1152–1163.

LOŽEK V. 1961: Travertin u Komni v Bílých Karpatech. Časopis Národního muzea, oddělení přírody 130: 220-222.

LOŽEK V. 1964: Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpravy Ústředního ústavu geologického, 31, Praha: 374 pp.

LOŽEK V. 1973: Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha: 372 pp.

LOŽEK B. 1989: Postglaciální souvrství v převisu na západním svahu Kobyly u Koněprus. Československý kras 40: 57-72.

LOŽEK V. 1996: Pleistocene paleoenvironments. In: Hunters between East and West. Interdisciplinary Contributions to Archaeology. Springer, Boston, p: 15-36.

LOŽEK V. 1999: Malakostratigrafický výzkum pěnovců Bílých Karpat. Zprávy o geologických výzkumech v roce 1998. Vydavatelství Českého geologického ústavu. Praha: 114-115.

LOŽEK V. 2000: Palaeoecology of quaternary mollusca. Sborník Geologických Věd, Anthropozoikum 24: 35-59.

LOŽEK V. 2002: Malakostratigrafický výzkum holocenní sedimentace a eroze v Bílých Karpatech. Zprávy o geologických výzkumech v roce 2001. Česká geologická služba. Praha: 136-138.

LOŽEK V. 2004: Malakostratigrafický výzkum pěnovců na Pivném potoce v Bílých Karpatech. Zprávy o geologických výzkumech v roce 2003. Česká geologická služba. Praha: 71-72.

LOŽEK V. 2006: Last Glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. Sborník Geologických Věd, Anthropozoikum 26: 73-84.

LOŽEK V. 2008: Vývoj v době poledové. In: Jongepierová I. (ed.): Louky Bílých Karpat [Grasslands of the White Carpathian Mountains]. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, p: 24-28.

LOŽEK V. 2010a: Spraš a sprašová step- přehlížený biom ledových dob I. Spraš-zemina dvou tváří. Živa 3: 99-101.

LOŽEK V. 2011: Po stopách pravěkých dějů. Dokořán. Praha: 181 pp.

MAGRI D. 2008: Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (Fagus sylvatica). Journal of Biogeography 35: 450-463.

MARCHITTO JR. M. T., JONES A. G., GOODFRIEND A. G. & WEIDMAN R. C. 2000: Precise temporal correlation of Holocene mollusk shells using sclerochronology. Quaternary Research 53: 236-246.

MERUNKOVÁ K., PREISLEROVÁ Z. & CHYTRÝ M. 2012: White Carpathian grasslands: can local ecological factorsexplain their extraordinary species richness? Preslia 84: 311-325.

MEYRICK R. A. 2001: The development of terrestrial mollusc faunas in the ‚Rheinland region' (Western Germany and Luxembourg) during the Lateglacial and Holocene. Quaternary Science Reviews 20: 1667-1675.

MEYRICK R. A. & PREECE R. C. 2001: Molluscan succession from two Holocene tufas near Northampton, English Midlands. Journal of Biogeography 28: 77-93.

MOINE O., ROUSSEAU D-D., JOLLY D. & VIANEY-LIAUD M. 2002: Paleoclimatic reconstruction using mutual climate range on terrestrial mollusks. Quaternary Research 57: 162-172.

MOUTELÍKOVÁ J. 2015: Palaeomalacological analysis of calcareous fen sediments of the Holocene age: the effect of volume size, resolution and spatial variability. Mgr thesis. Masaryk University. Brno.

OKSANEN J., BLANCHET F. G., FRIENDLY M., KINDT R., LEGENDRE P., MCGLINN D., MINCHIN P. R., O'HARA R. B., SIMPSON G. L., SOLYMOS P., STEVENS M. H. H., SZOECS E., WAGNER H. 2019: Vegan: Community Ecology Package (R package version 2.5-5). http://cran.r-project.org/package=rioja.

PETIT J. R., JOUZEL J., RAYNAUD D., BARKOV N. I., BARNOLA J.-M., BASILE I., BENDER M., CHAPPELLAZ J., DAVIS M., DELAYGUE G., DELMOTTE M., KOTLYAKOV V. M., LEGRAND M., LIPENKOV V. Y., LORIUS C., PÉPIN L., RITZ C., SALTZMAN E. & STIEVENARD M. 1999: Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. Nature 399: 429-436.

PEARCY W. R. & EHLERINGER J. 1984: Comparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants. Plant, Cell and Environment 7: 1-13.

PELTANOVÁ A., DVOŘÁK L. & JUŘIČKOVÁ L. 2012: The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. Biologia 67 (2): 384-389.

PIGATI S. J., RECH A. J. & NEKOLA C. J. 2010: Radiocarbon dating of small terrestrial gastropod shells in North America. Quaternary Geochronology 5: 519-532.

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

POKORNÝ P. 2011: Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí. Dokořán, Praha: 370 pp.

POKORNÝ P., CHYTRÝ M., JUŘIČKOVÁ L., SÁDLO J., NOVÁK J. & LOŽEK V. 2015: Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northers Boemia, Czech Republic? The Holocene 25 (4): 716-726.

POULÍČKOVÁ A., BOGDANOVÁ K., HEKERA P. & HÁJKOVÁ P. 2003: Epiphytic diatoms of the spring fens in the flysh area of the Western Carpathians. Biologia 58: 749-758.

POULÍČKOVÁ A., HÁJEK M. & RYBNÍČEK K. 2005: Ecology and palaeoecology of spring fens ofWest Carpathians.Palacký University, Olomouc: 209 pp.

PREECE R. C. 1980: The biostratigraphy and dating of the tufa deposit at the Mesolithic site at Blashenwell Dorset, England. Journal of Archaeological Science 7: 345-362.

RASMUSSEN S. O., VINTHER B. M., CLAUSEN H. B. & ANDERSEN K. K. 2007: Early Holocene climate oscillations recorded in three Greenland ice cores. Quaternary Science Reviews 26: 1907-1914.

R CORE TEAM 2018: R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/.

RSTUDIO TEAM 2018: RStudio: Integrated Development Environment for R (version 1.2.1335). RStudio, Inc., Boston, MA. http://www.rstudio.com/.

RYBNÍČEK K. & RYBNÍČKOVÁ E. 2008: Upper Holocene dry land vegetation in the Moravian-Slovakian borderland (Czech and Slovak Republics). Vegetation History and Archaeobotany 17 (6): 701-711.

SCHENKOVÁ V. & HORSÁK M. 2013: Refugial population of *Vertigo lilljeborgi* and *V. genesii* (Vertiginidae): New isolated occurrences in central Europe, ekology and distribution. American Malacological Buletin 31 (2): 323-329.

SIMPSON G. L. & OKSANEN J. 2019: Analogue: Analogue matching and Modern Analogue Technique transfer function models (R package version 0.17-3). https://cran.r-project.org/package=analogue.

SING I. B. & REINECK H. E. 1980: Depositional Sedimentary Environments, 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin, 549 pp.

STUIVER M., GROOTES P. M. & BRAZIUNAS T. F. 1995: The GISP2 $\delta^{18}O$ climate record of the past 16,500 years and the role of the sun, ocean, and volcanoes. Quaternary research 44: 341-354.

TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. 2012: Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca, USA: 496 pp.

WALANUS A. & NALEPKA D. 2010: Calibration of Mangerud´s boundaries. Radiocarbon 52 (4): 1639-1644.

WALKER M. J. C., BERKELHAMMER M., BJÖRK S., CWYNAR L. C., FISHER D. A., LONG A. J., LOWE J. J., NEWNHAM R. M., RASMUSSEN S. O. & WEISS H. 2012: Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). Journal of Quaternary Science 27: 649-659.

WILLIS K. J., RUDNER E. & SÜMEGI P. 2000: The full-glacial forests of central and southeasten Europe. Quaternary Research 53: 203-213.

Internetové zdroje

www1 - http://www.nature.cz/natura2000-design3/ (převzato 20. 6. 2019)

www2 – http://sopsr.sk/natura/ (převzato 4. 8. 2019)

PŘÍLOHA A

Tab. 2: Tabulka Bray-Curtisových nepodobností. H – Heriánův laz, T – Tlstá hora, M – Mituchovci, O – Ordějov, čísla značí pořadí vrstev.

Vrstvy	1H	2H	3H	4-8H	9H	10H	11H	1T	2T	3T	4T	5T	6T	7T	8T	9T	10T	11T
1H	0																	
2H	0,2128	0																
3H	0,2577	0,1959	0															
4-8H	0,2885	0,2115	0,1215	0														
9H	0,2771	0,3012	0,2093	0,2473	0													
10H	0,3012	0,3012	0,2558	0,2473	0,0556	0												
11H	0,3684	0,3684	0,3671	0,3953	0,2923	0,2615	0											
1T	0,7101	0,7101	0,6667	0,6456	0,5862	0,5862	0,6863	0										
2T	0,8033	0,8033	0,7813	0,8028	0,72	0,76	0,7674	0,2778	0									
3T	0,8621	0,8276	0,8361	0,8235	0,7872	0,7872	0,8	0,3939	0,2	0								
4T	0,8730	0,7778	0,7879	0,7808	0,7308	0,7308	0,8222	0,4211	0,2667	0,1852	0							
5T	0,7576	0,6970	0,6522	0,6579	0,5273	0,5636	0,75	0,3171	0,2727	0,4	0,3714	0						
6T	0,4824	0,4118	0,3636	0,3474	0,4595	0,4595	0,5522	0,5	0,6538	0,7551	0,7407	0,5088	0					
7T	0,575	0,4750	0,4217	0,4	0,4783	0,4783	0,6129	0,4545	0,6596	0,7727	0,7143	0,4615	0,1831	0				
8T	0,525	0,4500	0,4458	0,4444	0,4783	0,4783	0,6129	0,5273	0,6596	0,7727	0,7143	0,5	0,1831	0,0909	0			
9T	0,5325	0,4805	0,45	0,4713	0,4848	0,5152	0,5932	0,5769	0,6364	0,7561	0,7391	0,5102	0,2059	0,1429	0,0794	0		
10T	0,5493	0,493	0,4595	0,5062	0,5333	0,5667	0,5849	0,6087	0,6316	0,7714	0,75	0,5349	0,3548	0,2632	0,2281	0,1852	0	
11T	0,7231	0,6923	0,7059	0,7333	0,7778	0,7778	0,7447	0,75	0,8125	0,931	0,9412	0,7297	0,5	0,3725	0,3333	0,2917	0,4286	0
12T	0,5556	0,4722	0,4667	0,5122	0,4754	0,5082	0,5926	0,5319	0,641	0,7222	0,6585	0,5	0,3333	0,2069	0,1379	0,1636	0,2245	0,3953
1M	0,6667	0,6364	0,6522	0,7105	0,6364	0,6364	0,6667	0,561	0,697	0,6667	0,7143	0,5789	0,5439	0,5769	0,5	0,5102	0,5814	0,5676
2M	0,8929	0,8571	0,8644	0,8788	0,8667	0,8667	0,7895	0,6129	0,4783	0,4	0,52	0,6429	0,8298	0,8571	0,8571	0,8462	0,8788	1
3M	0,6667	0,6111	0,6	0,5854	0,5738	0,5738	0,6667	0,3617	0,4359	0,4444	0,5122	0,4091	0,4286	0,4828	0,4828	0,4909	0,5918	0,6744
4M	0,7667	0,7667	0,7778	0,8	0,7143	0,7143	0,6667	0,4857	0,3333	0,25	0,3793	0,5	0,6863	0,7391	0,7391	0,7209	0,7838	0,8065
5M	0,4253	0,3563	0,3556	0,4021	0,4211	0,4211	0,4783	0,4516	0,5556	0,6078	0,6071	0,4237	0,2564	0,2877	0,2603	0,3143	0,4375	0,4828

Vrstvy	1H	2H	3H	4-8H	9H	10H	11H	1T	2T	3T	4T	5T	6T	7T	8T	9T	10T	11T
6M	0,3778	0,3778	0,3118	0,34	0,3418	0,3418	0,4444	0,5385	0,6842	0,7778	0,7288	0,5161	0,2346	0,2632	0,2632	0,2877	0,403	0,5738
7M	0,4382	0,4157	0,3478	0,3939	0,4615	0,4615	0,5211	0,5313	0,6786	0,7736	0,7931	0,5738	0,225	0,3067	0,3067	0,3333	0,4242	0,5
8M	0,4253	0,3563	0,3111	0,3402	0,3421	0,3421	0,4783	0,5161	0,6667	0,7647	0,7143	0,4915	0,1795	0,2329	0,2055	0,2857	0,375	0,5172
9M	0,4651	0,3953	0,3708	0,4167	0,44	0,4667	0,5588	0,6066	0,6981	0,8	0,7818	0,5172	0,2468	0,3333	0,2778	0,2754	0,3651	0,4737
10M	0,5065	0,4286	0,425	0,4713	0,4545	0,4848	0,5254	0,6154	0,7273	0,8049	0,7826	0,5102	0,3529	0,4286	0,3651	0,4	0,4444	0,5417
11M	0,425	0,425	0,3494	0,4222	0,3913	0,4203	0,4194	0,6364	0,7447	0,8182	0,7959	0,5769	0,3521	0,4242	0,3939	0,3333	0,3684	0,4902
12M	0,3933	0,3483	0,3043	0,2929	0,359	0,3846	0,4366	0,625	0,75	0,8113	0,7586	0,5738	0,325	0,3867	0,36	0,3333	0,4545	0,5667
13M	0,3793	0,3333	0,2667	0,2577	0,3158	0,3158	0,3623	0,5806	0,6667	0,7255	0,7143	0,5254	0,3333	0,4247	0,4247	0,3714	0,4688	0,6207
14M	0,4217	0,3735	0,3023	0,3118	0,25	0,25	0,3231	0,5862	0,68	0,7447	0,6923	0,5273	0,4054	0,4203	0,4203	0,4242	0,5333	0,6296
16M	0,6	0,5143	0,5068	0,5	0,4237	0,4237	0,4231	0,4667	0,5676	0,5294	0,5385	0,5238	0,5738	0,5357	0,5714	0,5849	0,5745	0,7073
17M	0,493	0,493	0,4324	0,4568	0,3	0,3333	0,3585	0,4348	0,5789	0,6571	0,65	0,4884	0,4839	0,4737	0,5088	0,4815	0,5417	0,7619
18M	0,6308	0,5385	0,5588	0,5467	0,4444	0,4444	0,5319	0,65	0,6875	0,7241	0,7059	0,6757	0,6071	0,6078	0,6078	0,5417	0,6667	0,6667
1O	0,4722	0,5278	0,52	0,5122	0,6066	0,5738	0,5556	0,7447	0,8974	0,8333	0,8049	0,8636	0,5873	0,6897	0,6552	0,6727	0,7143	0,7674
2O	0,3976	0,3253	0,3488	0,3978	0,5	0,5	0,4462	0,6552	0,76	0,7872	0,7308	0,6727	0,2973	0,3913	0,3623	0,3939	0,4667	0,5556
3O	0,3488	0,3488	0,3933	0,3958	0,4667	0,4933	0,4706	0,7705	0,8868	0,96	0,8909	0,7241	0,4545	0,5278	0,4722	0,5072	0,5238	0,6491
4O	0,3012	0,2771	0,3488	0,3333	0,4167	0,3889	0,2615	0,7241	0,84	0,8723	0,8846	0,7455	0,4595	0,5362	0,5072	0,4848	0,5333	0,6296
5O	0,3735	0,3494	0,3488	0,3548	0,5	0,5278	0,4769	0,8621	0,96	1	1	0,8909	0,4595	0,5942	0,5362	0,5152	0,5667	0,6296
6O	0,2857	0,3333	0,3563	0,3404	0,4247	0,4247	0,3333	0,7627	0,8824	0,9167	0,9245	0,7857	0,52	0,5714	0,5429	0,5522	0,541	0,6727
7O	0,4444	0,4722	0,4933	0,4634	0,5082	0,5082	0,4444	0,8298	0,9487	1	1	0,9091	0,5873	0,6207	0,5862	0,6	0,6327	0,6744

Vrstvy	12T	1M	2M	3M	4M	5M	6M	7M	8M	9M	10M	11M	12M	13M	14M	16M	17M	18M
1M	0,5	0																
2M	0,8235	0,5714	0															
3M	0,56	0,4091	0,5882	0														
4M	0,6842	0,5625	0,3636	0,3684	0													
5M	0,3846	0,3898	0,6735	0,2615	0,5472	0												
6M	0,3235	0,4839	0,8077	0,5	0,6786	0,2289	0											
7M	0,4328	0,4426	0,8039	0,403	0,6727	0,2439	0,1765	0										
8M	0,3231	0,4576	0,7959	0,3846	0,6604	0,15	0,1325	0,1707	0									
9M	0,375	0,4828	0,875	0,5	0,7308	0,2658	0,2439	0,1605	0,1646	0								
10M	0,3455	0,5102	0,8974	0,5273	0,6744	0,3429	0,3151	0,2778	0,2857	0,1884	0							
11M	0,3448	0,5385	0,9048	0,6207	0,6957	0,3699	0,2368	0,28	0,3151	0,2222	0,1746	0						
12M	0,3731	0,6393	0,8824	0,5821	0,7091	0,3415	0,2471	0,2857	0,3171	0,2346	0,2222	0,1467	0					
13M	0,4462	0,6271	0,7959	0,5077	0,6604	0,325	0,3012	0,2927	0,3	0,2658	0,3429	0,2603	0,1951	0				
14M	0,4426	0,6727	0,8667	0,5738	0,7143	0,3947	0,3671	0,4103	0,3947	0,4133	0,4242	0,3623	0,2821	0,1842	0			
16M	0,5	0,6667	0,75	0,5417	0,6111	0,4921	0,5152	0,5692	0,4921	0,5161	0,5472	0,5357	0,5385	0,3651	0,322	0		
17M	0,4694	0,6279	0,8182	0,551	0,6757	0,4688	0,403	0,5152	0,4375	0,4921	0,5185	0,4035	0,4242	0,3125	0,2333	0,1915	0	
18M	0,5349	0,6757	0,8519	0,5814	0,6774	0,5862	0,5738	0,6333	0,5862	0,5789	0,5833	0,5294	0,5333	0,4483	0,4074	0,2683	0,2857	0
1O	0,64	0,7273	0,9412	0,72	0,7895	0,6	0,5882	0,5821	0,5692	0,5938	0,6	0,6207	0,5522	0,6	0,6721	0,7083	0,7143	0,7674
2O	0,3443	0,6	0,8667	0,5738	0,6735	0,3421	0,3671	0,3846	0,3684	0,4133	0,3636	0,3623	0,3077	0,4474	0,4444	0,5932	0,5333	0,6296
3O	0,4375	0,5862	0,9167	0,7188	0,8462	0,4684	0,3659	0,4568	0,3671	0,3846	0,4203	0,3889	0,3827	0,443	0,52	0,6774	0,619	0,6842
4O	0,5082	0,6364	0,8667	0,6393	0,7143	0,3684	0,3671	0,4615	0,4211	0,4133	0,4242	0,3623	0,3077	0,3158	0,4167	0,5593	0,4667	0,5556
5O	0,541	0,6727	0,9556	0,7705	0,8776	0,4737	0,4430	0,5128	0,4474	0,4133	0,4848	0,4203	0,3846	0,4737	0,5833	0,7627	0,6667	0,6667
6O	0,5484	0,6429	0,8696	0,7419	0,8	0,4545	0,475	0,519	0,4805	0,4737	0,5224	0,4571	0,4177	0,4026	0,5068	0,6333	0,541	0,6727
7O	0,6	0,6364	0,8824	0,8	0,7895	0,5692	0,5588	0,5821	0,5385	0,5625	0,6727	0,5862	0,5224	0,5385	0,6066	0,7083	0,5918	0,6744

Tab. 5: Seznam druhů Heriánova lazu s jejich abundancemi a frekvencemi výskytu (počet vrstev, v nichž se druh vyskytoval). Ekologické skupiny dle Juřičkové a kol. (2014b).

Ekologická skupina	Druh	Frekvence (počet vrstev)	Celková abundance
1	*Acanthinula aculeata* (O. F. Müller, 1774)	10	113
	Aegopinella epipedostoma Hudec, 1964	8	140
	Aegopinella pura (Alder, 1830)	10	806
	Bulgarica cana (Held, 1836)	2	9
	Cochlodina laminata (Montagu, 1803)	8	17
	Cochlodina orthostoma (Menke, 1830)	4	9
	Discus perspectivus (M. von Mühlfeld, 1816)	3	16
	Discus ruderatus (Férussac, 1821)	9	100
	Ena Montana (Draparnaud, 1801)	8	20
	Faustina faustina (Rossmässler, 1835)	5	11
	Helicodonta obvoluta (O. F. Müller, 1774)	4	6
	Isognomostoma isognomostomos (Schrőter, 1784)	10	65
	Macrogastra latestriata (A. Schmidt, 1857)	4	7
	Macrogastra plicatula (Draparnaud, 1801)	4	6
	Merdigera obscura (O. F. Müller, 1774)	6	11
	Monachoides incarnatus (O. F. Müller, 1774)	9	14
	Oxychilus depressus (Sterki, 1880)	1	1
	Petasina unidentata (Draparnaud, 1805)	5	16
	Platyla polita (Hartmann, 1840)	9	399
	Ruthenica filograna (Rossmässler, 1836)	2	33
	Sphyradium doliolum (Bruguiere, 1792)	4	25
	Vertigo pusilla O. F. Müller, 1774	10	219
2	*Aegopinella minor* (Stabile, 1864)	10	286
	Alinda biplicata (Montagu, 1803)	4	22
	Arianta arbustorum (Linné, 1758)	10	111
	Cepaea hortensis (O. F. Müller, 1774)	2	2
	Discus rotundatus (O. F. Müller, 1774)	4	16
	Fruticicola fruticum (O. F. Müller, 1774)	9	30
	Helix pomatia Linné, 1758	6	10
	Oxychilus glaber (Rossmässler, 1835)	2	2
	Vitrea crystallina (O. F. Müller, 1774)	10	589
3	*Clausilia pumila* C. Pfeiffer, 1828	2	8
	Macrogastra ventricosa (Draparnaud, 1801)	2	2
	Monachoides vicinus (Rossmässler,1842)	10	19
	Perforatella bidentata (Gmelim, 1778)	10	33
	Vestia turgida (Rossmässler, 1836)	5	15
4	*Caucasotachea vindobonensis* (Férussac, 1821)	1	1
	Chondrula tridens (O. F. Müller, 1774)	2	2
5	*Columella columella* (von Martens, 1830)	1	1
	Truncatellina cylindrica (A. Férussac, 1807)	2	6
	Vallonia costata (O. F. Müller, 1774)	10	3829

Ekologická skupina	Druh	Frekvence (počet vrstev)	Celková abundance
6	*Cochlicopa lubricella* (Rossmässler, 1835)	4	17
7	*Clausilia dubia* Draparnaud, 1805	10	72
	Clausilia dubia f. *ingenua* Hudec & Brabenec, 1963	3	6
	Clausilia rugosa (Draparnaud, 1801)	6	21
	Cochlicopa lubrica (O. F. Müller, 1774)	10	438
	Euconulus fulvus (O. F. Müller, 1774)	8	89
	Nesovitrea hammonis (Ström, 1765)	10	385
	Orcula dolium (Draparnaud, 1801)	10	296
	Oxychilus cellarius (O. F. Müller, 1774)	1	1
	Plicuteria lubomirski (Ślósarskii, 1881)	3	4
	Punctum pygmaeum (Draparnaud, 1801)	10	596
	Vertigo alpestris Alder, 1838	4	6
	Vitrea contracta (Westerlund, 1871)	3	11
	Vitrina pellucida (O. F. Müller, 1774)	10	99
8	*Carychium tridentatum* (Risso, 1826)	10	3998
	Columella edentula (Draparnaud, 1805)	8	273
	Nesovitrea petronella (L. Pfeiffer, 1853)	2	7
	Succinella oblonga (Draparnaud, 1801)	10	83
	Trochulus villosulus (Rossmässler, 1838)	9	243
	Vertigo substriata (Jeffreys, 1833)	5	16
9	*Carychium minimum* O. F. Müller, 1774	9	105
	Zonitoides nitidus O. F. Müller, 1774	6	289
10	*Alzoniella slovenica* (Ložek & Brtek, 1964)	9	61
	Bythinella austriaca (Frauenfeld, 1857)	10	3034
	Galba truncatula (O. F. Müller, 1774)	1	1
	Pisidium casertanum (Poli, 1791)	6	15
	Pisidium personatum Malm, 1855	6	61
	Alinda biplicata/Laciniaria plicata (Draparnaud, 1801)	1	3
	Clausiliidae	7	100

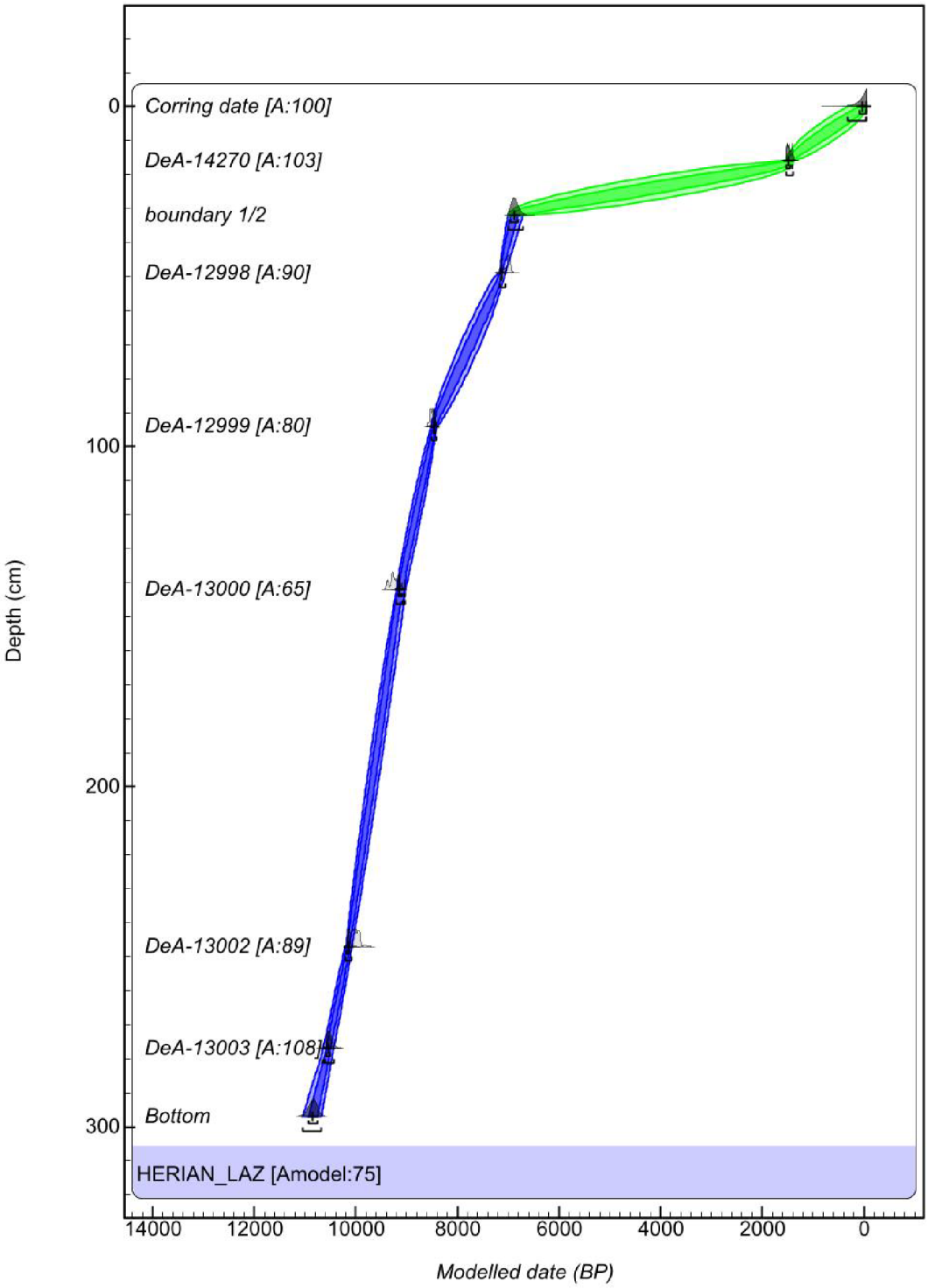
Tab. 9: Seznam druhů na lokalitách a jejich frekvence výskytu (HL – Heriánův laz, O – Ordějov, KZ – Kazivec, KR – Královec, KM – Komňa). U profilu Královec zaznamenána pouze přítomnost daného druhu na lokalitě, na lokalitě Komňa byly podrobně určeny pouze dvě vrstvy. „*“ značí nejistý výskyt.

E. sk.	Druh	Minulost > 150 BP					Bíle Karpaty dnes
		HL	O	KZ	KR	KM	
1	*Acanthinula aculeata* (O. F. Müller, 1774)	7	5	5	1	1	1
	Aegopinella epipedostoma Hudec, 1964	5	4	2	0	0	1
	Aegopinella nitens (Michaud, 1831)	0	0	0	0	1*	1
	Aegopinella pura (Alder, 1830)	7	7	5	1	1	1
	Bulgarica cana (Held, 1836)	2	2	0	0	0	1
	Cochlodina laminata (Montagu, 1803)	5	5	5	0	2	1
	Cochlodina orthostoma (Menke, 1830)	3	3	1	0	0	1
	Daudebardia brevipes (Draparnaud, 1805)	0	0	0	1	0	1
	Daudebardia rufa (Draparnaud, 1805)	0	0	0	1	0	1
	Discus perspectivus (M. von Mühlfeld, 1816)	3	7	5	0	0	1
	Discus ruderatus (Férussac, 1821)	6	3	5	0	0	1
	Ena montana (Draparnaud, 1801)	5	5	5	0	1	1
	Faustina faustina (Rossmässler, 1835)	3	7	2	0	2	1
	Helicodonta obvoluta (O. F. Müller, 1774)	3	1	0	0	1	1
	Isognomostoma isognomostomos (Schrőter, 1784)	7	7	5	0	1	1
	Macrogastra.latestriata (A. Schmidt, 1857)	2	2	1	0	1	0
	Macrogastra plicatula (Draparnaud, 1801)	2	2	3	0	0	1
	Merdigera obscura (O. F. Müller, 1774)	4	0	0	0	0	1
	Monachoides incarnatus (O. F. Müller, 1774)	7	7	3	1	2	1
	Oxychilus depressus (Sterki, 1880)	1	3	3	0	0	1
	Petasina unidentata (Draparnaud, 1805)	2	7	4	1	0	1
	Platyla polita (Hartmann, 1840)	6	7	5	1	1	1
	Ruthenica filograna (Rossmässler, 1836)	2	6	5	0	0	0
	Sphyradium doliolum (Bruguiere, 1792)	4	6	5	1	1	1
	Vertigo pusilla O. F. Müller, 1774	7	4	4	0	1	1
	Vitrea diaphana (S. Studer, 1820)	0	5	5	1	0	1
	Vitrea transsylvanica (Clessin, 1877)	0	0	0	0	0	1
2	*Aegopinella minor* (Stabile, 1864)	7	6	5	1	1	1
	Alinda biplicata (Montagu, 1803)	4	6	4	1	0	1
	Arianta arbustorum (Linné, 1758)	7	3	3	1	2	1
	Cepaea hortensis (O. F. Müller, 1774)	2	5	2	0	0	1
	Discus rotundatus (O. F. Müller, 1774)	4	5	5	1	1	1
	Fruticicola fruticum (O. F. Müller, 1774)	6	4	5	1	1	1
	Helix pomatia Linné, 1758	4	7	5	1	1	1
	Oxychilus glaber (Rossmässler, 1835)	2	0	0	0	0	1
	Vitrea crystallina (O. F. Müller, 1774)	7	6	5	1	2	1
3	*Clausilia pumila* C. Pfeiffer, 1828	2	3	5	0	0	1
	Macrogastra tumida (Rossmässler, 1836)	0	0	0	0	0	1
	Macrogastra ventricosa (Draparnaud, 1801)	2	2	0	0	1	1

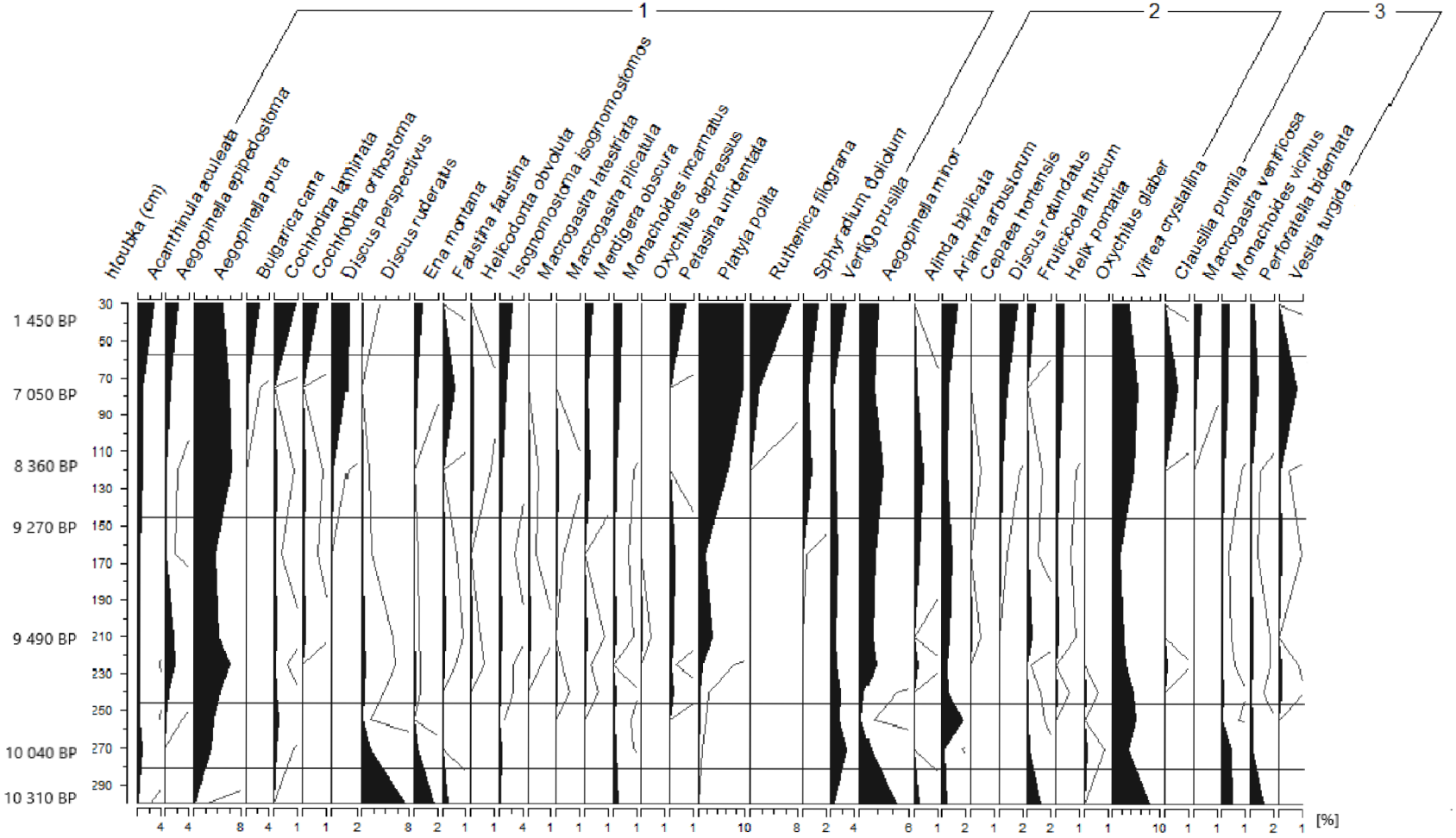
E. sk.	Druh	Minulost > 150 BP					Bílé Karpaty dnes
		HL	O	KZ	KR	KM	
3	*Monachoides vicinus* (Rossmässler,1842)	7	4	5	0	1	1
	Perforatella bidentata (Gmelim, 1778)	7	4	5	0	1	1
	Urticicola umbrosus (C. Pfeiffer, 1828)	0	0	0	0	0	1
	Vestia turgida (Rossmässler, 1836)	3	2	5	1	1	1
4	*Cecilioides acicula* (O. F. Müller, 1774)	0	0	2	0	0	1
	Caucasotachea vindobonensis (Férussac, 1821)	1	1	0	0	0	1
	Granaria frumentum (Draparnaud, 1801)	0	2	5	0	0	1
	Chondrula tridens (O. F. Müller, 1774)	2	2	5	0	0	1
	Oxychilus inopinatus (Uličný, 1887)	0	0	0	0	0	1
	Xerolenta obvia (Menke, 1828)	0	0	0	0	0	1
5	*Columella columella* (von Martens, 1830)	1	0	0	0	0	0
	Euomphalia strigella (Draparnaud, 1801)	0	2	2	0	0	1
	Monacha cartusiana (O. F. Müller, 1774)	0	0	0	0	0	1
	Pupilla muscorum (Linnaeus, 1758)	0	2	0	0	0	1
	Truncatellina cylindrica (A. Férussac, 1807)	2	0	4	0	0	1
	Vallonia costata (O. F. Müller, 1774)	7	4	5	0	2	1
	Vallonia excentrica Sterki, 1893	0	0	0	0	0	1
	Vallonia pulchella (O. F. Müller, 1774)	0	1	5	1	0	1
	Vertigo pygmaea (Draparnaud, 1801)	0	0	3	1	0	1
6	*Cochlicopa lubricella* (Rossmässler, 1835)	1	1	4	0	0	1
7	*Clausilia dubia* Draparnaud, 1805	7	4	5	0	1	1
	Clausilia dubia f. *ingenua* Hudec & Brabenec, 1963	3	0	0	0	0	0
	Clausilia rugosa (Draparnaud, 1801)	3	1	3	0	0	0
	Cochlicopa lubrica (O. F. Müller, 1774)	7	3	5	1	2	1
	Euconulus fulvus (O. F. Müller, 1774)	5	0	1	1	1	1
	Laciniaria plicata (Draparnaud, 1801)	1*	0	0	0	0	1
	Nesovitrea hammonis (Ström, 1765)	7	3	4	1	1	1
	Orcula dolium (Draparnaud, 1801)	7	6	5	1	1	1
	Oxychilus cellarius (O. F. Müller, 1774)	1	0	0	0	0	1
	Oxychilus draparnaudi (H. Beck, 1837)	0	0	0	0	0	1
	Plicuteria lubomirskii (Ślósarskii, 1881)	2	0	0	1	0	1
	Punctum pygmaeum (Draparnaud, 1801)	7	2	5	1	1	1
	Trichia hispida (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	1
	Vertigo alpestris Alder, 1838	3	0	1	0	0	0
	Vitrea contracta (Westerlund, 1871)	3	5	5	0	1	1
	Vitrina pellucida (O. F. Müller, 1774)	7	0	1	0	0	1
8	*Carychium tridentatum* (Risso, 1826)	7	6	5	1	2	1
	Columella edentula (Draparnaud, 1805)	5	1	4	0	0	1
	Nesovitrea petronella (L. Pfeiffer, 1853)	2	0	4	0	0	0
	Succinella oblonga (Draparnaud, 1801)	7	5	5	0	0	1
	Trochulus villosulus (Rossmässler, 1838)	6	0	5	0	0	1
	Vertigo angustior Jeffreys, 1830	0	0	1	1	0	1

E. sk.	Druh	Minulost > 150 BP					Bílé Karpaty dnes
		HL	O	KZ	KR	KM	
8	*Vertigo substriata* (Jeffreys, 1833)	3	0	2	1	0	1
9	*Carychium minimum* O. F. Müller, 1774	6	1	5	1	2	1
	Cochlicopa nitens (M. von Gallenstein, 1848)	0	0	0	0	0	0
	Euconulus praticola (Reinhardt, 1883)	0	0	2	0	0	1
	Oxyloma elegans (Risso, 1826)	0	0	1	0	0	1
	Succinea putris (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	1
	Vertigo antivertigo (Draparnaud, 1801)	0	0	0	1	0	1
	Vertigo moulinsiana (Dupuy, 1849)	0	0	0	0	0	1
	Vertigo genesii (Gredler, 1856)	0	0	1	0	0	0
	Zonitoides nitidus O. F. Müller, 1774	4	0	4	0	1	1

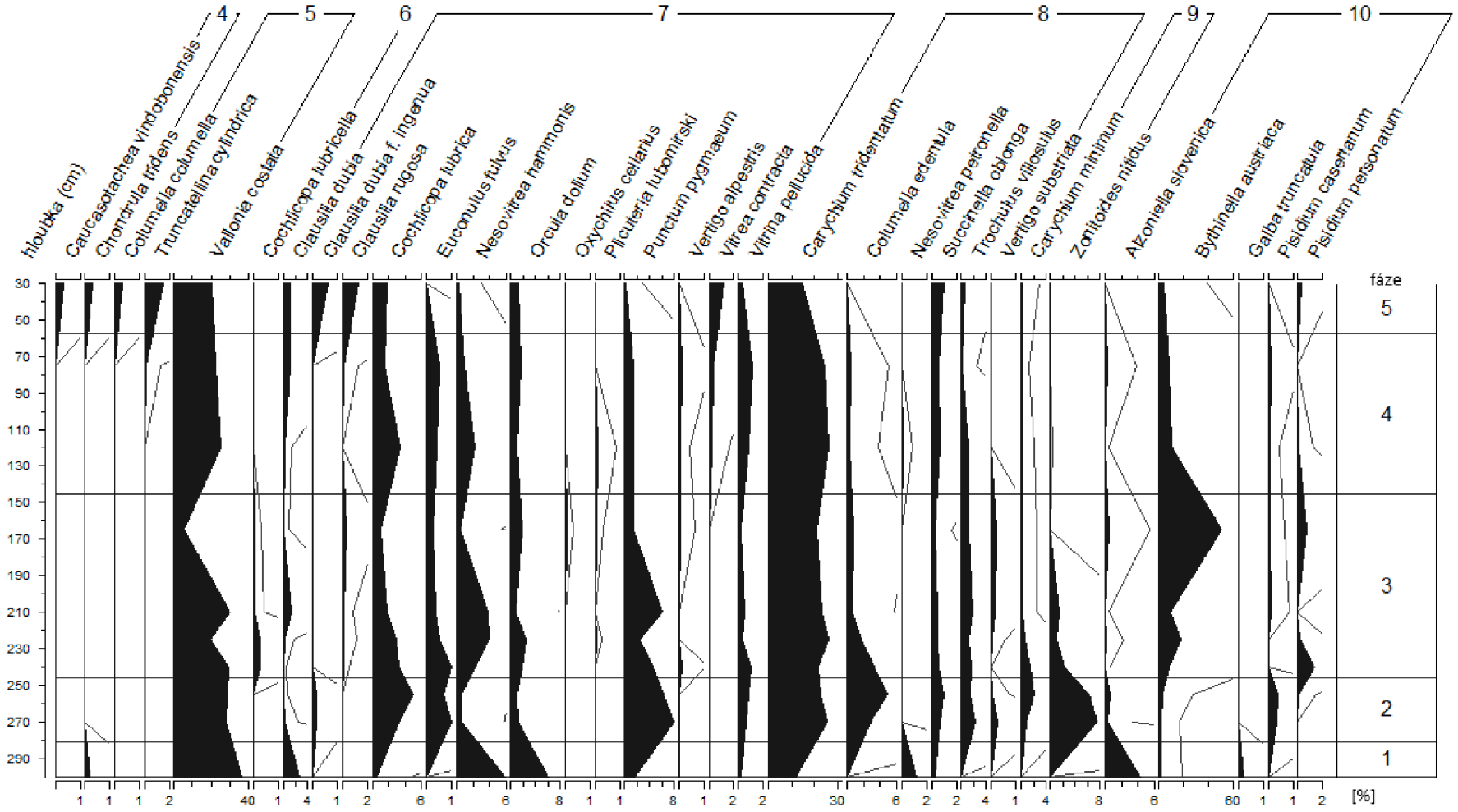
PŘÍLOHA B



Obr. 4: Depth-age model profilu Heriánův laz vytvořený na základě sedmi radiokarbonových dat. Model vytvořila Jitka Horáčková a Petra Hájková.



Obr. 7: Malakostratigrafický diagram všech druhů profilu Heriánův laz. Na ose x vyjádřeno procentuální zastoupení druhů, na ose y hloubka a stáří (cal. let BP). Ekologické sk.: 1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 – převážně suchomilné, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní, 10 – vodní.



Obr. 7: Malakostratigrafický diagram všech druhů profilu Heriánův laz. Na ose x vyjádřeno procentuální zastoupení druhů, na ose y hloubka a stáří (cal. let BP). Ekologické sk.: 1 – přísně lesní, 2 – převážně lesní, 3 – lesní vlhkomilné, 4 – stepní, xerotermní, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 – převážně suchomilné, 7 – euryvalentní, 8 – vlhkomilné, 9 – mokřadní, 10 – vodní.

PŘÍLOHA C

Skripty R

- ***Coniss* analýza**

```
library(vegan)

spe<-read.delim(file="clipboard",row.names=1)
spe[is.na(spe)]<-0

library(analogue)
spe.per<-tran(spe,"percent")

spe.log<-log1p(spe.per)
dist.bray<-vegdist(spe.log,method="bray")

library(rioja)
coniss.bray<-chclust(dist.bray,method="coniss")
coniss.bray$labels

setwd("c:/Dropbox/DiplomovaPrace_2019/data")
write.table(spe,file="Herianuv_spe.absolute.txt",sep="\t",row.names=T,col.names=NA
)
write.table(spe.per,file="Herianuv_spe.percentage.txt",sep="\t",row.names=T,col.nam
es=NA)
```

- **Deduktivní datování - Bray-Curtisovy nepodobnosti**

```
library(vegan)
setwd("c:/Dropbox/DiplomovaPrace_2019/data")
dir()

spe1<-read.delim(file="Herianuv_spe.absolute.txt",row.names=1)
spe2<-read.delim(file="clipboard",row.names=1)
spe3<-read.delim(file="clipboard",row.names=1)
spe4<-read.delim(file="clipboard",row.names=1)

spe1<-as.data.frame(t(spe1)) #species in rows, samples in columns
spe2<-as.data.frame(t(spe2))
spe3<-as.data.frame(t(spe3))
spe4<-as.data.frame(t(spe4))

spe1$ID<-row.names(spe1) #taxon name
```

```
spe2$ID<-row.names(spe2)
spe3$ID<-row.names(spe3)
spe4$ID<-row.names(spe4)

speA<-merge(spe1,spe2,by="ID",all=T)
speB<-merge(spe3,spe4,by="ID",all=T)
spe<-merge(speA,speB,by="ID",all=T)

spe[is.na(spe)]<-0
row.names(spe)<-spe$ID
spe<-spe[,-1]

spe<-read.delim(file="clipboard",row.names=1)
spe<-as.data.frame(t(spe))

library(analogue)
spe.pa<-tran(spe,"pa")

dist.bray<-vegdist(spe.pa,method="bray")
dist.bray2<-as.matrix(dist.bray)

write.table(spe.pa,file="comparison-
data_spe.pa_2019.txt",sep="\t",row.names=T,col.names=NA)
write.table(dist.bray2,file="dist.bray.pa_2019.txt",sep="\t",row.names=T,col.names=N
A)
```