



Kde dnes znamená včera

Jihosibiřské refugium doby ledové

MILAN CHYTRÝ
VĚRA PAVELKOVÁ
ŘIČÁNKOVÁ
MICHAL HORSÁK

Rekonstrukce živé přírody čtvrtohor se opírají o nálezy fosilních zbytků rostlin a živočichů a geologické doklady o charakteru jejich životního prostředí. Nejužitečnější a nejuplněnější paleoekologické rekonstrukce tradičně umožňuje pyl rostlin, kosti obratlovců, zejména savců, a schránky měkkýšů. Každá z těchto skupin fosilií však poskytuje poněkud jiné informace, protože pyl se zachovává zejména ve vlhkém a kyselém prostředí rašeliníšť ve vyšších nadmořských výškách, zatímco kosti obratlovců a schránky měkkýšů spíše ve vápnatých sedimentech suchých a převážně nížinných oblastí, jako jsou spraše, sedimenty na úpatích svahů a jeskynní výplně. Výpověď těchto fosilií o zaniklé krajině má také různé prostorové rozlišení. Pyl se šíří větrem i na velké vzdálenosti, a proto pylové spektrum z určitého místa odráží složení flóry širší krajiny. Rovněž fosilní materiál pohyblivých savců poskytuje průměrné informace o větších krajinných celcích. Naopak fosilní spo-

lečenstva měkkýšů odrážejí někdejší poměry přímo na konkrétních lokalitách. Podstatné rozdíly jsou také při odhadu početnosti, kdy u živočichů je poměrně snadné počítat jedince, naopak počty pylových zrn nejsou v přímém vztahu k hojnosti odpovídajících rostlinných druhů. Pro porozumění paleoekologickým procesům však nestačí pouze vědět, které druhy organismů a jak hojně se na daném místě v minulosti vyskytovaly. Je potřeba vytvořit si představu, jak mohly jednotlivé druhy paleoekosystému ovlivňovat jiné druhy, jaké typy vegetace a biotopů se v zaniklé krajině vyskytovaly a které druhy rostlin a živočichů na ně byly vázány. Tyto představy lze získat prostřednictvím studia současných ekosystémů, které jsou svým druhovým složením nejpodobnější fosilní flóře a fauně.

Tradiční severská analogie

Pro pochopení současné přírody má klíčový význam poznání přírody pleistocenních



KVARTÉR 5



glaciálů, tedy dlouhých období chladného a nestabilního klimatu, z nichž poslední odeznělo asi před 11 700 lety. Za vhodnou moderní analogii ekosystémů střeoevropských glaciálů se tradičně považovala boreální a arktická zóna severní Evropy. Analogie vycházela nejen z chladného podnebí oblasti, ale i z výskytu mnoha druhů, které byly podle fosilních dokladů běžné ve střeoevropském pleistocénu, zatímco v holocénu („době poledové“) ze střední Evropy ustoupily, nebo se zachovaly jen v horách a na různých reliktních stanovištích. Z dřevin to jsou například borovice lesní (*Pinus sylvestris*), smrk ztepilý (*Picea abies*) a bříza trpasličí (*Betula nana*), ze savců sob polární (*Rangifer tarandus*), pižmoň (*Ovibos moschatus*), rosomák (*Gulo gulo*), liška polární (*Alopex lagopus*) a lumík (*Lemmus lemmus*). Z plžů to je případ ostroústky válcovité (*Columella columella*) a vrkoče severního (*Vertigo modesta*).

Nová analogie na východě

Severoevropská, zejména skandinávská analogie má několik podstatných slabin. Dnešní klima Skandinávie se výrazně liší od glaciálního klimatu střední Evropy. To se podle různých indicií vyznačovalo silnou kontinentalitou, suchem a poměrně teplými, byť krátkými léty. V souladu s tím ve Skandinávii chybí řada kontinentálních druhů, které byly hojně ve střeoevropských glaciálech, ale po oteplení a ústupu ledovců se stáhly nikoliv na sever, nýbrž na východ, na Sibiř a do centrální Asie. Jsou to například borovice limba (*Pinus cembra* včetně *P. sibi-*

Nahoře: Stepotundra u ledovce Bolšoj Akturu na jižním ruském Altaji. Vlhčí dno údolí je porostlé druhově chudou tundrou s dominancí trpasličí břízy, zatímco na suchém svahu se vyskytuje druhově bohatá luční step. Tundrové a stepní formace se v dnešní Evropě v tak těsném sousedství nikde nevyskytují, podle fosilních pylových záznamů však stepotundra zřejmě byla běžným typem střeoevropské krajiny ve vrcholném glaciálu. Snímek © Milan Chytrý.

Na protější straně: Rašeliniště v údolí pod Seminským hřbetem na severním Altaji. V této srážkově bohatší horské krajině převládají lesy s limbou, smrkem a modřínem, které se střídají s menšími ostrůvky keřové tundry s trpasličí břízou, porosty vlhkomilných vysokých bylin a lučních stepí. Podobnou krajinu lze rekonstruovat podle vrcholné glaciálních pylových spekter získaných z rašelinišť v horských údolích Západních Karpat. Snímek © Milan Chytrý.

rica), modřín (*Larix decidua* včetně *L. sibirica*), hlodavci frček větší (*Allactaga major*), křečík šedý (*Cricetulus migratorius*), pestruška písečná (*Lagurus lagurus*), hraboš úzkolebý (*Microtus gregalis*) a plži zrnovka sprašová (*Pupilla loessica*) a údolníček jemnoustý (*Valtonia tenuilabris*). Podle dokladů fosilní flóry a fauny pokrývala velkou část střeoevropských nížin v chladných obdobích pleistocénu step, tedy ekosystém typický pro centrální Asii, ale chybějící v severní Evropě. Navíc Skandinávie byla zaledněná a její ekosystémy

Prof. RNDr. Milan Chytrý, Ph.D., (*1967) vystudoval systematickou botaniku a geobotaniku na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity. V Ústavu botaniky a zoologie této fakulty se zabývá diverzitou a ekologií rostlinných společenstev.

RNDr. Věra Pavelková Řičánková, Ph.D., (*1977) vystudovala zoologii obratlovců na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Na katedře zoologie této fakulty se zabývá evoluční biologii, ekologií a etologií savců.

RNDr. Michal Horsák, Ph.D., (*1975) vystudoval systematickou zoologii a ekologii na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity. V Ústavu botaniky a zoologie této fakulty studuje recentní i fosilní společenstva měkkýšů.



Lesostep v Kurajské kotlině na Altaji. V této suché oblasti s ročním úhrnem srážek kolem 250 mm převládá suchá step s pelyňky a kostřavami, na vlhčích půdách severně orientovaných svahů a v nivách periodických potoků se však pravidelně vyskytují modřínové lesy. Tato krajina se zdá být dobrou analogií jihomoravských a jihoslovenských pahorkatin vrcholného glaciálu. Snímek © Milan Chytrý.

Abstract: Where today means yesterday: Southern Siberian Ice Age refugium by Milan Chytrý, Věra Pavelková Řičánková and Michal Horsák. Recent evidence suggests that the closest modern analogues of the Pleistocene full-glacial ecosystems of Central Europe are not found in Northern Eurasia, but in Central Asia, namely in the Altai and Sayan Mountains of southern Siberia. This area is a refugium for many species of plants, mammals and snails which were abundant in full-glacial Central Europe but went extinct in this region in the Holocene. Peculiar co-occurrence of tundra, steppe, forest and desert species encountered in modern ecosystems of these mountain ranges is also typical of the European Pleistocene fossil record, but does not exist in today's Europe.

vznikly v posledních několika tisících letech – nejsou tedy přímým pokračováním ekosystémů doby ledové.

Úvahy o východní analogii středoevropských glaciálních ekosystémů nás před několika lety přivedly na jižní Sibiř, kde jsme začali studovat současná společenstva všech tří hlavních skupin organismů využívaných pro paleoekologické rekonstrukce – cévnatých rostlin, savců i měkkýšů. Nejvhodnější oblastí pro hledání kýžené pleistocenní analogie se zdála být horská soustava Altaje a Sajanu (Vesmír 83, 276, 2004/5).

Toto území v samém centru eurasijského kontinentu se vyznačuje krátkými a poměrně teplými léty, mrazivými zimami s průměrnými lednovými teplotami nižšími než $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ a na řadě míst dokonce nižšími než $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Srážky na většině území nepřesahují v ročním úhrnu 600 mm a v některých horských kotlinách dosahují pouhých 150 mm. Tato charakteristika dobře odpovídá různým klimatickým modelům pro pleistocenní stadiály a interstadiály. Navíc se v území střetává step a tundra – dva ekosystémy, které podle fosilních dokladů pokrývaly v pleistocénu převážnou část střední Evropy, dnes však jsou odděleny rozsáhlými plochami jiných ekosystémů a nikde v Evropě spolu nesousedí. Ke stepi a tundře přistupuje v altajsko-sajanské oblasti les a jeho přechody do bezlesí (lesostep a lesotundra), což poskytuje výbornou analogii pro ekosystémy dokumentované pylovými daty z vrcholného glaciálu, která indikují přítomnost lesa v Karpatech a přilehlých oblastech. V glaciálu byly na Altaji a Sajanech horské ledovce, ale podhorské oblasti byly nezaledněné, lze zde tedy uvažovat o přímém pokračování glaciálních ekosystémů do současnosti. Menší horské ledovce se zde ostatně vyskytují i dnes.

Několik let výzkumu potvrdilo, že současná společenstva altajsko-sajanské oblasti jsou až překvapivě podobná fosilním společenstvům středoevropského glaciálu, a to nezávisle pro všechny tři skupiny studovaných organismů. S velkou pravděpodobností toto území představuje nejzachovější refugium¹ glaciální bioty v Eurasii.

Flóra a vegetace

Centrální části Altaje a Západního Sajanu jsou tvořeny otevřenou parkovitou krajinou

s roztroušenými jehličnatými lesíky, v nichž převládá modřín (*Larix sibirica*), sibiřská limba (*Pinus sibirica*) a smrk (*Picea obovata*). Jde o blízké příbuzné evropských druhů *Larix decidua*, *Pinus cembra* a *Picea abies*, které se od rodičovských linií diferencovaly teprve v glaciálu až postglaciálu, a u některých z nich je diskutabilní, zda jde vůbec o odlišné druhy.

Limba je častější ve vyšších nadmořských výškách, kde jsou o něco vydatnější srážky a chladnější léta. Kolem alpské hranice lesa se limbové lesíky střídají s keříčkovou tundrou, ve které převládá trpasličí bříza *Betula rotundifolia*, opět velmi blízký příbuzný evropského druhu *Betula nana*. Modřín je naopak častější v suchých oblastech s teplejšími léty, zejména v horských kotlinách. Zatímco limba je dřevinou lesotundry, je modřín typický hlavně pro lesostep. Rozvolněné modřínové lesíky porůstají vlhčí místa v suché lesostepní krajině, jako jsou severní svahy kopců a nivy periodických nebo stálých potoků a řek.

Ostatní části krajiny porůstá suchá step, ve které převládají úzkolisté trsnaté trávy, například kavyl vláskovitý (*Stipa capillata*) a kostřava walliská (*Festuca valesiaca*), a hojně jsou různé druhy pelyňků (*Artemisia* spp.) a rostlin z čeledi merlíkovitých (*Chenopodiaceae*). Běžně zde rostou druhy, které se dnes ve střední Evropě vyskytují jen na několika málo lokalitách a považují se za relikty glaciální sprašové stepi, např. chvojníky (*Ephedra* spp.), tráva žitňák hřebenitý (*Agropyron pectinatum*) a merlíkovité rostliny bělostník růžkatý (*Krascheninnikovia ceratoides*) a bytel rozprostřený (*Kochia prostrata*).

V suchých oblastech s průměrnými lednovými teplotami kolem $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ les úplně ustupuje a lesotundra nebo lesostep přechází ve stepotundru – pozoruhodnou a pro evropského botanika velmi kuriózní krajinou mozaiku stepních porostů na sušších místech a tundrových křovin na vlhčích místech, například v nivách na dnech údolí nebo na severních svazích.

Abychom měli kontrolu, do jaké míry se současná jihosibiřská vegetace podobá středoevropské glaciální vegetaci, sbírali jsme v různých typech jihosibiřské krajiny vzorky současného pylového spadu v mechových polštářích a povrchovém humusu. Palynologové Barbora Pelánková, Petr Kuneš a další určili, kterým rostlinným druhům, rodům nebo čeledím pyl patří, a srovnali současná jihosibiřská pylová spektra s fosilními pylovými spektry zachovanými ve vrcholně a pozdně glaciálních sedimentech ze Západních Karpat a Českého masivu. Ukázalo se, že fosilní pylová spektra z horských kotlin a údolí Západních Karpat dobře odpovídají krajině jihosibiřské lesotundry, spektra z nižších poloh krajině lesostepi a spektra z Českého masivu převážně bezlesé krajině stepotundry.

Savci

Společně s kolegy Janem Robovským, Janem Riegertem a Janem Zrzavým jsme shromáždili dostupné údaje o eurasijských savcích posled-



ního glaciálu a analyzovali jsme je různými metodami. Srovnání recentní a pleistocenní fauny z různých oblastí Eurasie opět ukázalo, že Altaj a Sajany představují významné glaciální refugium.

Vymírání velkých savců, které koncem pleistocénu v různé míře postihlo většinu severní polokoule, se jižní Sibiře dotklo jen okrajově. V altajsko-sajanské oblasti vyhynulo od začátku poslední doby ledové jen 14 druhů savců (tj. 17 %), zatímco střední Evropa ztratila 36 % své glaciální fauny. Kromě mamutů, srstnatých nosorožců a ostatních druhů, které vyhynuly globálně, vymřely navíc v oblasti Altaje a Sajanu jen tři druhy malých hlodavců, obývajících nyní arktickou tundru. Ve střední Evropě naproti tomu lokálně vymřelo 24 recentních druhů, z toho pět druhů velkých kopytníků. Typickým představitelem glaciální fauny byl stepní bizon (*Bison priscus*), který vyhynul na Altaji až v době bronzové. Mamuti zde sice vymřeli před deseti tisíci lety, tedy během velké vlny extinkcí na přelomu pleistocénu a holocénu, ale altajští veledaňci (*Megaloceros giganteus*) vymřeli až tři tisíce let poté. Recentní druhy velkých savců se navzdory trvalému lidskému osídlení udržely na Altaji téměř až do současnosti.

Zachování glaciální savčí fauny na jižní Sibiři zřejmě umožnila velká rozmanitost tamní krajiny i vegetace – rozličné kontakty stepí, pouští, listnatých lesů, tajgy a alpské tundry se zde udržely i v holocénu. Naopak v Evropě se po nástupu holocénu vytvořily rozsáhlé a poměrně homogenní zóny jehličnatých a listnatých lesů a stepí. Druhové

složení a ekologická struktura savčích společenstev východní části Altaje a Sajanu se od konce glaciálu prakticky nezměnila. To nám poskytuje představu, jaká zvířata obývala střední Evropu během poslední doby ledové. Mezi savci tehdy převažovali velcí býložravci a masožravci, v holocénu se poměr obrátil ve prospěch malých hmyzožravců a vodních predátorů. V glaciálu se společně vyskytovaly druhy, které v současnosti obývají geograficky velmi vzdálené oblasti, např. lvi a koně, hyeny a medvědi nebo sajgy a sobi. Kombinace stepních, pouštních a alpských druhů byla pro glaciální společenstva charakteristická. Tato společenstva se zachovala právě v oblastech jižního ruského Altaje, Tuvy a západního Mongolska, kde nejsou stepi a alpské louky odděleny pásem lesů. Tato pozorování napovídají, že k příčinám menší druhové diverzity současné středoevropské savčí fauny patří nejen samotné změny biomy, ale i omezení vegetační a krajinné heterogenity v holocénu.

Měkkýši

Pozoruhodnou paralelu mezi ekosystémy pleistocenní střední Evropy a současnou přírodou jižní Sibiře potvrzuje i fauna suchozemských plžů. Ta byla dosud velmi nedostatečně prozkoumána. O to větší bylo naše překvapení, když jsme v chladných oblastech centrálního Altaje našli nejen živé fosilie, ale i celá jejich společenstva. Některé druhy plžů (*Vertigo parcedentata*, *V. pseudosubstriata* a *Pupilla loessica*) byly původně popsány na základě fosilních nálezů ze sprašových sedimentů

Platů Ukok na jižní hranici Altajské republiky s Čínou je jednou ze tří známých lokalit, kde se zachovala glaciální savčí fauna téměř beze změny. Na této náhorní plošině s ročním úhrnem srážek kolem 250 mm, nevýraznou sněhovou pokrývkou a nadmořskou výškou kolem 2300 m se stýká stepní, polopouštní a alpská flóra i fauna. Snímek © Lukáš Čížek.

1) Refugium je relativně malá, izolovaná oblast, která si zachovala původní podmínky ve srovnání s okolními oblastmi a kde přežívají rostlinné nebo živočišné druhy, které jinde vymřely.



Zrnovka sprašová (*Pupilla loessica*) byla vůdčím druhem glaciálních spraší střední Evropy, odkud ji popsal Vojen Ložek. Zcela nedávno byl tento druh, popřípadě jeho přírodní potomci, nalezen v klimaticky nejdrsnějších oblastech jihosibiřských pohoří. Výška ulity 2,7 mm. Snímek © Michal Horskák.



Drobný plž *Vertigo parcedentata* byl popsán ze sprašových sedimentů již v roce 1847, ale první recentní výskyt je doložen až od roku 1986 z národního parku Dovrefjell v Norsku, kde je tento plž znám pouze ze čtyř blízkých lokalit. Dnes víme, že větší současná populace obývá rozsáhlé území centrální Asie. Výška ulity 2,2 mm. Snímek © Michal Horskák.

2) Stephan Meng, Universität Greifswald, série prací o malakofauně střední Asie a jižní Sibiře s odkazy na glaciální společenstva střední Evropy, zejména malakocenózy s plžem údolníčkem (*Vallonia tenuilabris*).

střední Evropy a teprve nedávno byly postupně objeveny vzácné refugiální populace, v případě *P. loessica* poprvé právě na Altaji.

Shodou okolností byl současně s námi jejich výskyt doložen německými² a britskými kolegy i odjinud ze Sibiře a přilehlých středoasijských zemí. Díky tomu dnes víme, že nejde pouze o několik lokalit, ale o souvislé rozšíření v rozsáhlých oblastech centrální Asie. V altajské lesostepi a lesotundře jsou tyto druhy běžné, a co víc, žijí zde ve společenstvu dalších druhů, které známý český přírodovědec Vojen Ložek označil jako indexové (tj. charakteristické, indikační) fosilie sprašových sérií ukládaných ve střední Evropě ve vrcholném glaciálu. Vyjma tří jmenovaných k nim patří ještě ostroústka válcovitá (*Columella columella*), údolníček jemnoustý (*Vallonia tenuilabris*) a zrnovka alpská (*Pupilla alpicola*). Můžeme k nim přičíst i pro pozdní glaciál typického vrkoče bezzubého (*Vertigo genesii*).

Společenstvo těchto druhů je na Altaji vázáno na chladné oblasti s průměrnými lednovými teplotami nižšími než $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$ a červencovými nižšími než $12\text{ }^{\circ}\text{C}$. Neobývají zde však otevřenou step, jak by se mohlo zdát z jejich výskytu v pleistocenních spraších, tedy silně bazických sedimentech vzniklých z jemného prachu přenášeného větrem v převážně otevřené krajině. Většina druhů je naopak vázána na vlhká stanoviště v údolních nivách, křoviny a rozvolněné lesíky, zatímco ve zcela otevřené stepní krajině bez křovin plži buď úplně chybějí, nebo jsou zastoupeni jen sporadickým výskytem jediného druhu – zrnovky sprašové (*Pupilla loessica*). Z toho vyplývá, že středoevropská krajina vrcholného glaciálu se sprašovou sedimentací nebyla tvořena pouze jednotvárnou a nehostinnou otevřenou stepí, ale musela obsahovat alespoň ostrůvky jiných, lesních nebo křovinných biotopů.

Středoevropský glaciál z pohledu moderních analogií

Jak tedy jihosibiřská analogie zpřesňuje naše představy o přírodě glaciální střední Evropy? Především je velmi pravděpodobné, že středoevropská krajina doby ledové byla mnohem lesnatější, než se dosud předpokládalo.

Pylové analýzy fosilních profilů provedené v posledních dvou desetiletích ukazují, že v Západních Karpatech a přilehlých pahorkatinách panonské oblasti existovala v glaciálu refugia jehličnatých lesů i některých listnatých dřevin. Srovnání s analogickými krajinami jižní Sibiře, kalibrované pomocí pylových spekter, dává tušit, že ve střední Evropě existovala v glaciálu mozaika lesa na vlhčích místech a bezlesí na sušších místech – ve vyšších a srážkově bohatších oblastech šlo zřejmě o lesotundru s limbou, smrkem, mod-



5. Pištucha horská (*Ochotona alpina*) obývající vysokohorské sutě Altaje je druhem citlivě reagujícím na změny klimatu. Snímek © Ladislav Němec.

řínem a břízou trpasličí, v nižších a sušších oblastech spíše o lesostep s modřínem, borovicí lesní, smrkem a místy také s limbou. Plocha lesa v této krajině kolísala v závislosti na dlouhodobých teplotních výkyvech. V nechladnějších obdobích byl les zřejmě zatlačen jen na malé plochy s mimořádně příznivými podmínkami, například do říčních niv.

Růst lesů v karpatsko-panonské oblasti patrně umožňovala teplá léta v tamním kontinentálním podnebí. Naopak oceaničtější podnebí v oblasti na západ od moravských úvalů nebylo pro růst stromů příznivé. Krajina Českého masivu byla proto v glaciálu asi spíše bezlesá, jen s menšími lesíky v chráněných polohách říčních údolí a niv. Podle vlhkosti půd na různých terénních tvarech a v srážkově chudších nebo bohatších oblastech se v ní střídaly plochy stepní a tundrové vegetace.

Úvahy o minulosti, které obsahují příliš mnoho neznámých, nás často svádějí ke schematickému zjednodušování a extrapolacím základních vztahů mezi makroklimatem a vegetací na celou krajinu. Pro období chladných a vlhkých klimatických výkyvů tak paušálně rekonstruueme tundru, pro suchá období zase step. Rámcově je to jistě správně, ale právě že jenom rámcově. Středoevropská krajina doby ledové byla nepochybně velmi rozmanitá. Na různých typech reliéfu se v ní mozaikovitě střídaly plochy stepi, tundry, rozvolněných lesíků a rozličné přechody mezi těmito formacemi.

Step a vysokobylinná vegetace v nivách řek skýtala pastvu velkým i malým býložravcům, mikroklíma uvnitř křovin a rozvolněných lesíků zase zmírňovalo makroklimatické extrémy a tyto biotopy skýtaly úkryt mnoha bezobratlým a drobným obratlovcům. Mozaika různých biotopů se v čase měnila v závislosti na klimatických změnách, určité biotopy přechodně ustupovaly na úkor jiných a po čase se zase šířily. Dlouhodobě však tato mozaika umožňovala přežívání bohaté flóry a fauny s druhy specializovanými na ekologicky odlišná stanoviště. V neposlední řadě skýtala i rozmanité možnosti k obživě člověka starší doby kamenné.

Na výzkumu jihosibiřského refugia se spolu s autory článku od r. 2003 podíleli zejména J. Danihelka, N. Ermakov, V. Jankovská, M. Hájek, P. Hájková, M. Kočí, S. Kubešová, P. Kuneš, P. Lustyk, Z. Otýpková, B. Pelánková, P. Pokorný, B. Pokryszko, J. Riegert, J. Robovský, J. Roleček, M. Řezníčková, H. Svobodová-Svitavská, P. Šmarda, M. Valachovič a J. Žrzavý.