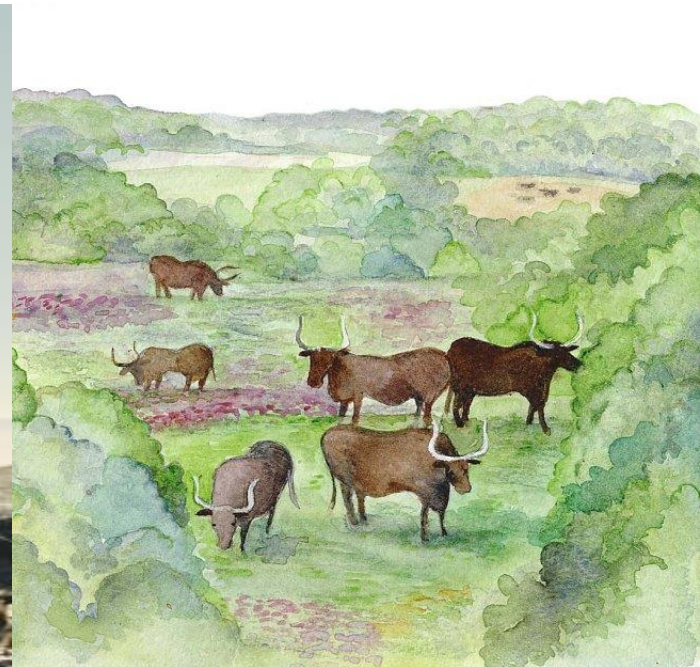


# Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

UBZ PřF MU, Brno

## Příroda posledního glaciálního maxima v Evropě a její moderní analogie



### Kde dnes znamená včera

Jihosiбіřské refugium doby ledové

MILAN CHYTRÝ  
VĚRA PAVELKOVÁ  
KŘIČANOVÁ  
MICHAL HORSÁK



Rekonstrukce životní přírody živelohar se opírá o nálezy fosilních zbytků rostlin a živočišných a geologické doklady o charakteru jejich životního prostředí. Neukládají a nepřijímají paleoekologické rekonstrukce tradičně umocňují půl rostlin, kostr obratlovců, zejména zavinu, a obratlovce mořských. Každá z těchto skupin fosilů však poskytuje poněkud jiné informace, protože při se zachování zejména ve vlhkém a kyselině prostředí a rádiální vlně ve výšších nadmořských výškách, zatímco kostr obratlovců a obratlovce mořských spíše ve výšších sedimentech mořských a převážně nížinných oblastí. Plo jsou spíše, sedimenty na úpatích svahů a ječerní výhled. Výhled těchto fosilů o zaručí krajně se také různé prostornosti. Při se životní prostředí a na velké vzdálenosti, a proto plynové spektrum a určitého místa odráží dohlední hlavy lidí krajiny. Rovněž fosilní materiál pohybových zavin poskytuje přibližné informace o věších krajinných podmínkách. Naopak fosilní spo-

lektura náležející odlišně náležející poměry přímo na konkrétních lokalitách. Podstatné rozdíly jsou také při odhadu početnosti, kdy u živočišných je poměrně snadné počítat se sčítáním, naopak počty plynových zavin nejsou v přírodním vztahu k hojnosti odpovídajících rozšířených 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 a přetvárat, jak možná jednotlivé druhy paleoekologického odvětví jsou druhy, jaké typy vegetace a biotopy se v záměsí krajiny vyskytovaly a které druhy rostlin a živočišných na ně byly závislé. Tyto přednášky lze získat prostřednictvím studia souvazných ekologických, které jsou ovšem, druhovým sledem nepodobných fosilní biotopů a faun.

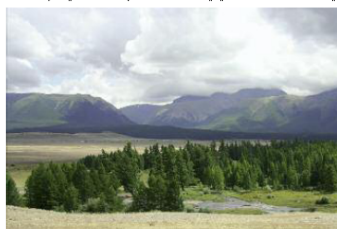
Tradiční severní analogie  
Pro pochopení souvazné přírody má klíčový význam poznání přírody přelomového

Michal Horsák, Milan Chytrý

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

Představitel nejednoho přírodovědce již mnohokrát zaujala myšlenka stroje času, s jehož pomocí by mohli navštívit určitou krajinu nebo lokalitu v různě vzdálené minulosti. Tato představa je dnes a tehle objasněna zákonitostí, které pozorujeme v současných společenstvích a jen stěží pro náležitě vyvolání pomocí běžných znaloosti recentní ekologie. Pro objasnění je často nutné pochopit historii jejich vývoje. Současná podoba určitých oblastí a jejich bioty byla formována událostmi, které se odehaly v různě vzdálené minulosti a můžeme je pouze nepřímě stopovat na základě fosilních záznamů nebo v poslední době také pomocí fylogenetických a dalších genetických metod.

Tradiční přístup k rekonstrukci vývoje krajiny a společenstev omezené na základě fosilního záznamu poskytuje množství nepochybných informací, je však dobře známo, že na paměti různé interpretací lokality. V první řadě je fosilní záznam selektivní, obzvláště na vlastnostech a množství, které umocňují zachování určitého typu fosilů. Tak například pro zachování zchladit náležející je nutný dostatek výhledu, zatímco pro zachování plynového záznamu jsou vhodnější podmínek s epice kyselá atmosféra. Fale vho dných sedimentechních podmínek nám tak může svědectví namáti ověry velmi složité. Někdy se nastává problém klíčovou dílkou, které se nachází v blízkosti výhledu, které jsou ovšem, druhovým sledem nepodobných fosilní biotopů a faun.



ny nebo plynového typu, který ovšem často sčítající taxonomicky a ekologicky odlišné druhy. Problémům tím záleží na kódu. Při rekonstrukcích společenstev bychom se ekologicky náleží druhů během historie vývoje neměly a zvlášť ekologie recentních druhů běžně aplikujeme na fosilní populace. V poslední době se však objevují důkazy, že současnosti vachy druhů se mohly měnit například v souvislosti s biotopovou úmrtími, které se ve fosilních společenstvech mohly lišit od současných. Navíc mohly při přechodu od fosilních k recentním populacím působit významné evoluční změny. Poslední z podstatných problémů paleoekologické souvislosti z časovým intervalem zachycením jednotlivým fosilním usazením, které vyznačují s velkou rychlostí vztahem, které vyznačují je velmi pravděpodobně, že některé druhy fosilních společenstev, které rekonstruujeme na dané lokalitě, se zde nenachází vůbec poprvé v čase.

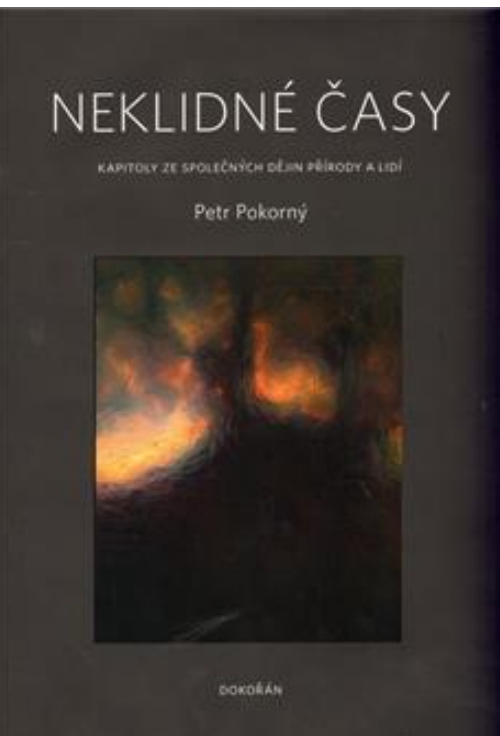
Někdy jen o záznam náležejících podmínek s různou rychlostí kombinací druhů? To jsou jedny z mnoha otázek, které si můžeme klást, pokud si všimneme bez násedy dohled se stálosti odvětví.

Složitější se projevuje i na úrovni jednotlivých druhů. Někdy druhy mají různé schopnosti zachování při dných fosilizačních podmínkách, například se zachování nejvíce na prvním soustavě nebo ochranně. Paleontologové znají mnoho metodických důvodů, které se ve fosilních populacích záznamech nacházejí jen velmi zřídka, nebo vůbec, jako je možná (zazák, obě 2) a velké část dných oplovnových hromisen. Zřejmě je v příjímání běžně používané plynové analýzy přímou je dáli nemění podstatně od soustav – determinace obětí. Některé taxony nelze určit blíž než do 100 do nebo 200 dnů, přičemž do určité dnové dopu-

ty mohou odlišit dných časový úsek, po který vyznačují je velmi pravděpodobně, že některé druhy fosilních společenstev, které rekonstruujeme na dané lokalitě, se zde nenachází vůbec poprvé v čase.

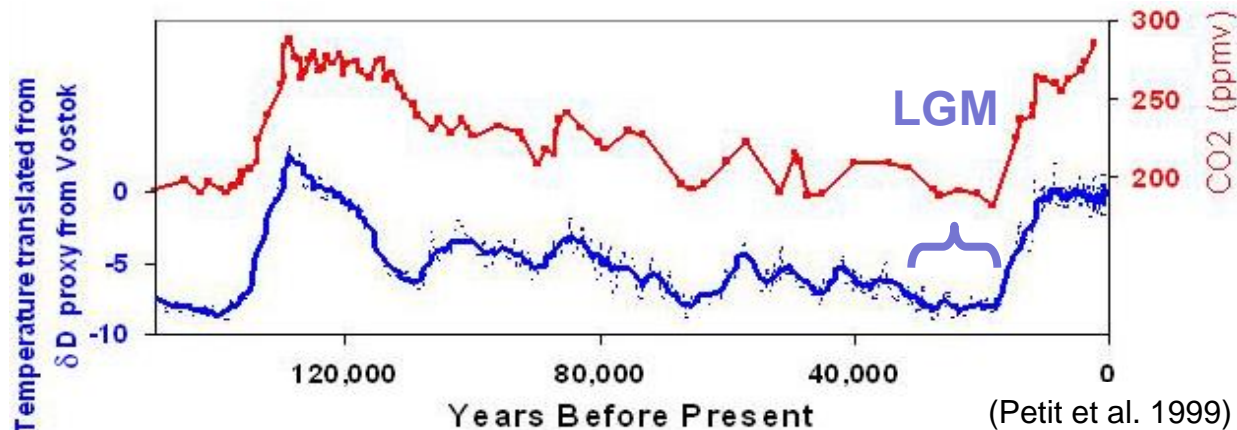
Alaspektem pro relativně nedávnou období živelohar lze interpretovat historického vývoje přibližně zprávně stavem souvazných přibližně takových území, jejichž přibližně podmínek a druhové záznamy jsou obzvláště (analogie) situací zastávajících se fosilních záznamů. Metoda souvazných analogií poskytuje množství a popisných charakteristik paleoekologické na základě fosilního záznamu. Jejich významnou výhodou je, že můžeme zkoumat krajinu jako celok a v ní vachy typy společenstev bez ohledu na podmínky prostředí pro jejich fosilizaci. Můžeme zjistit, které druhy v krajinně a poznat složení dalších společenstev bez

Představa věcholné doby ledové náležející je nutný dostatek výhledu, zatímco pro zachování plynového záznamu jsou vhodnější podmínek s epice kyselá atmosféra. Fale vho dných sedimentechních podmínek nám tak může svědectví namáti ověry velmi složité. Někdy se nastává problém klíčovou dílkou, které se nachází v blízkosti výhledu, které jsou ovšem, druhovým sledem nepodobných fosilní biotopů a faun.

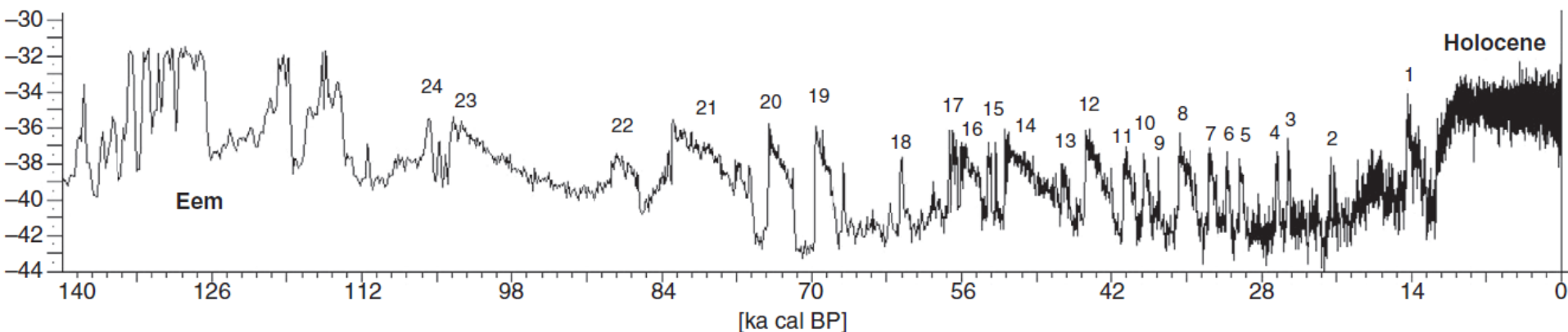


# Poslední glaciální maximum (LGM) – proč nás zajímá?

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



(Hofreiter & Stewart 2009)

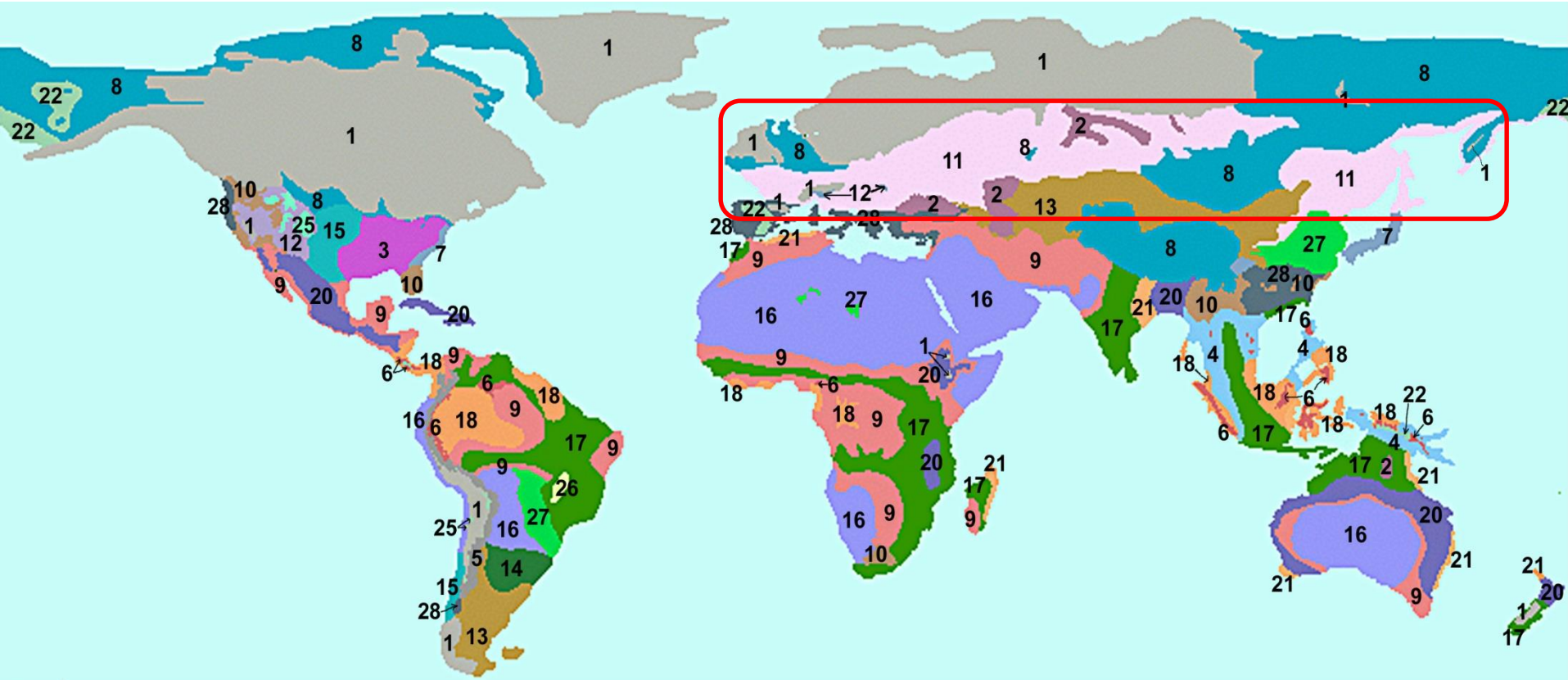


- změna teploty během posledního glaciálu, čísla jsou vyznačeny interstadiály
- y-osa neukazuje reálné teploty, ale změnu poměru izotopů kyslíku; odvozeno z vrtů Grónským ledovcem



# Rozmístění vegetačních typů během LGM

- vegetační mapa světa při posledním vrcholném zalednění

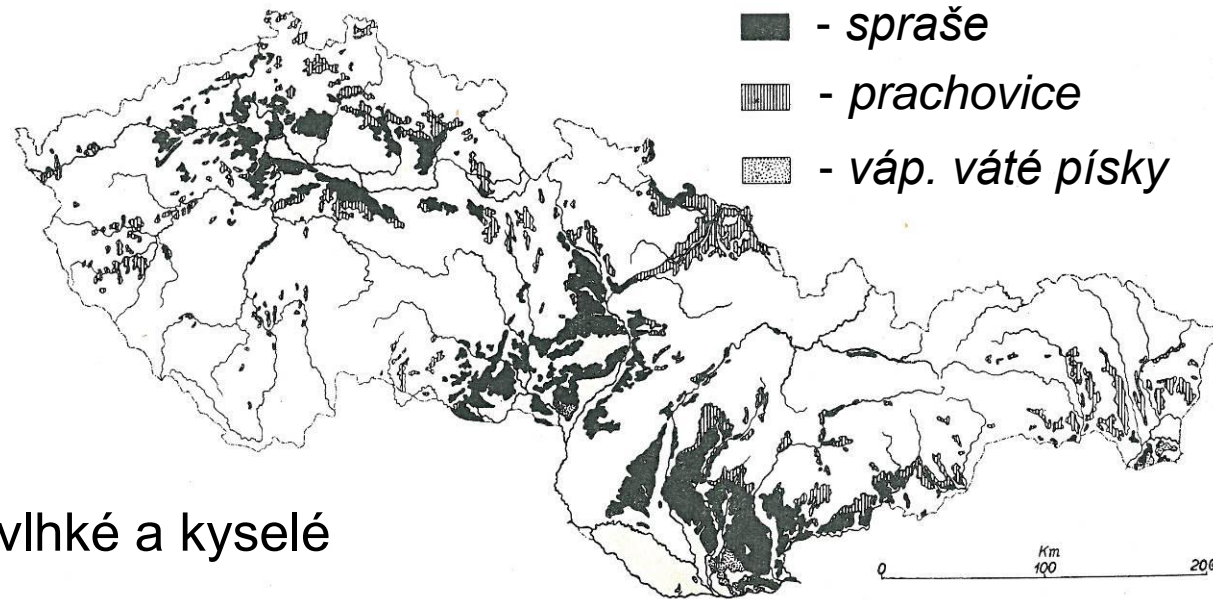


<b>1</b> - ledovce (trvalý led)	<b>8</b> - polární a alpská poušť	<b>15</b> - temperátní stepní trávník	<b>22</b> - tundra
<b>2</b> - jezero, volná voda	<b>9</b> - savana	<b>16</b> - tropická extrémní poušť	<b>25</b> - alpínská tundra
<b>3</b> - tajga	<b>10</b> - sušší temperátní les/křoviny	<b>17</b>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

(Ray & Adams, 2001; upraveno)

# Glaciální prostředí – střední Evropa

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

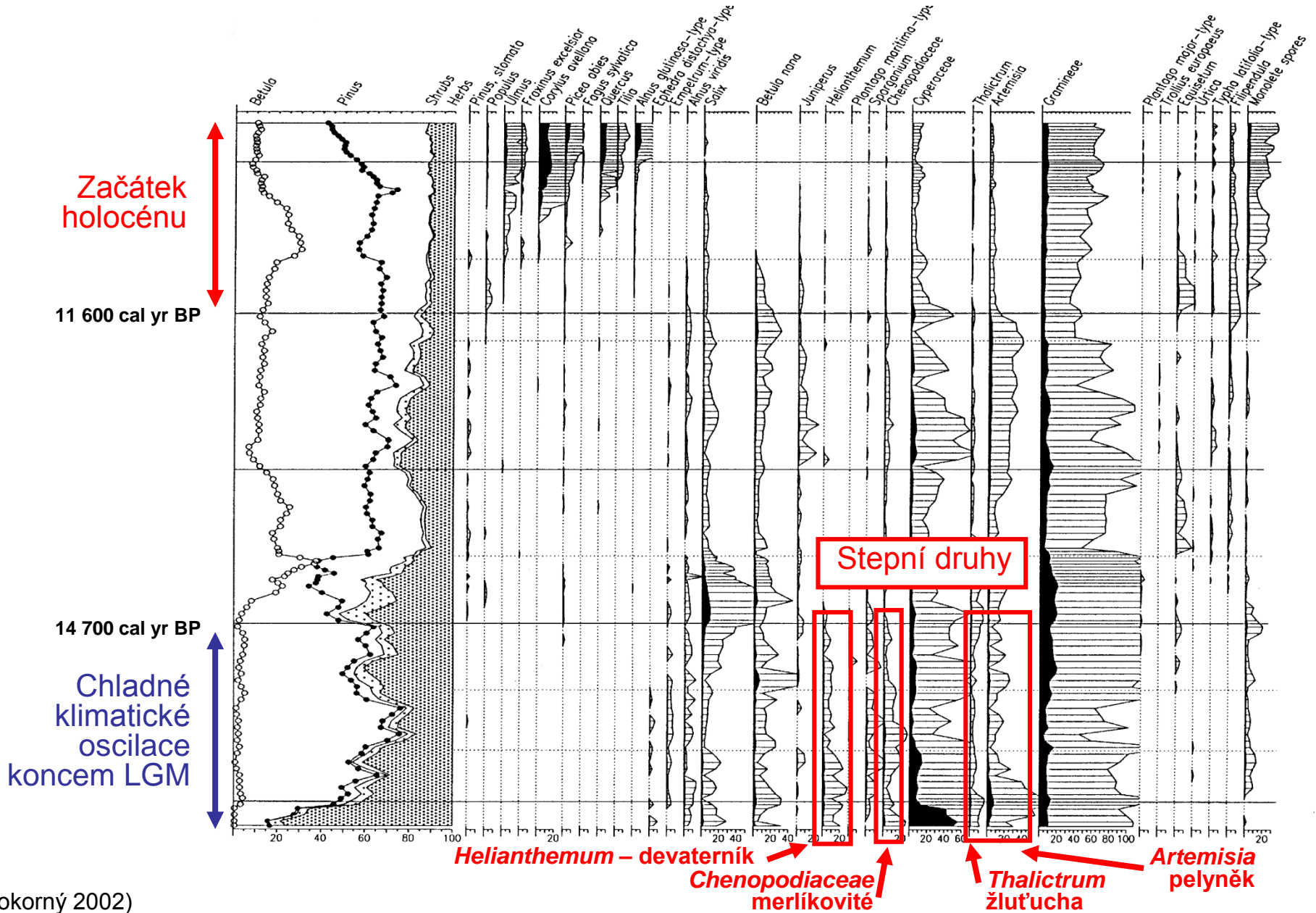


- **vyšší polohy** – chladné, vlhké a kyselé prostředí – tajgové lesy
  - spíše homogenní vegetace
  - dominuje borovice a modřín, smrk vzácně
  - doklady palynologické (rašelinné sedimenty)



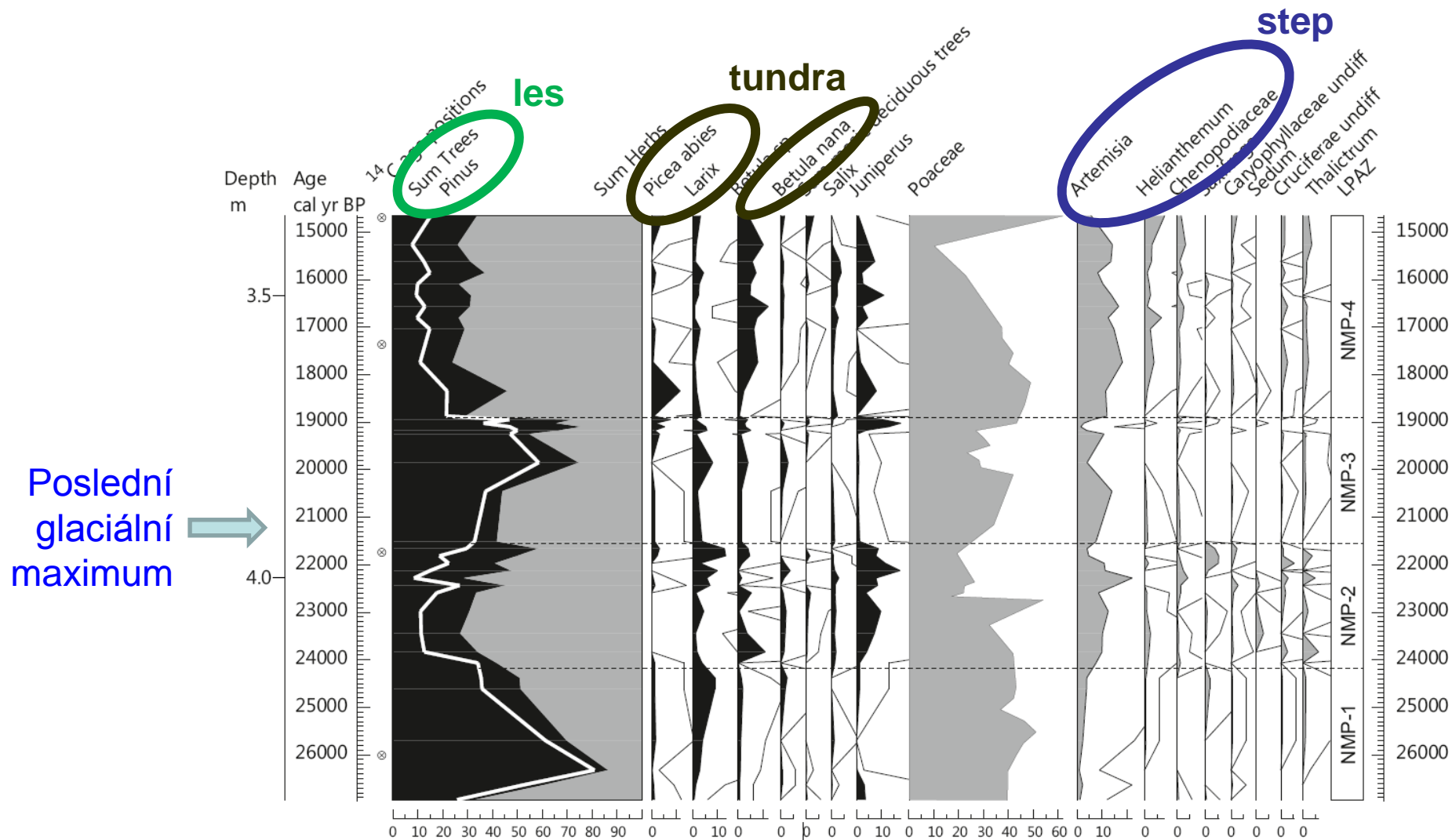


# Pylová analýza profilu Švarcenberk



# Step a tundra ve vrcholném glaciálu – severní Maďarsko

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





# Glaciální malakocenózy sprašové stepi I



■ specifická směs druhů, které dnes obývají naprosto rozdílná stanoviště:

1. stepní (dnes často xerofilní) druhy
2. euryvalentní (dnes některé i ruderální)
3. horské, chladnomilné druhy (některé dnes boreomontánní)

ad. 1) *Helicopsis striata*,



*Pupilla triplicata*,



*Pupilla sterrii*



ad. 2) *Trochulus hispidus*,



*Succinella oblonga*,



*Perpolita hammonis*



# Glaciální malakocenózy sprašové stepi II

ad. 3) chladnomilné druhy sprašové stepi

a) přežily v Evropě:

*Vertigo parcedentata*, *Columella columella*,

*Pupilla alpicola*



b) nepřežily v Evropě:

*Vallonia tenuilabris*,

*Pupilla loessica*,

*Vertigo pseudosubstriata*



# Glaciální savci sprašové stepi střední Evropy

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



(Wikipedia)



# Glaciální savci sprašové stepi – obrázky druhů



mamut srstnatý



nosorožec srstnatý



hyena jeskynní



lev jeskynní



medvěd jeskynní



bizon pravěký



veledaněk



lumík velký



lumík sibiřský



dhoul sibiřský



sajga tatarská



pišťucha stepní



frček větší



křečík šedý



pestruška písečná



svišť bobak



polární liška



zajíc bělák



sob polární



rosomák



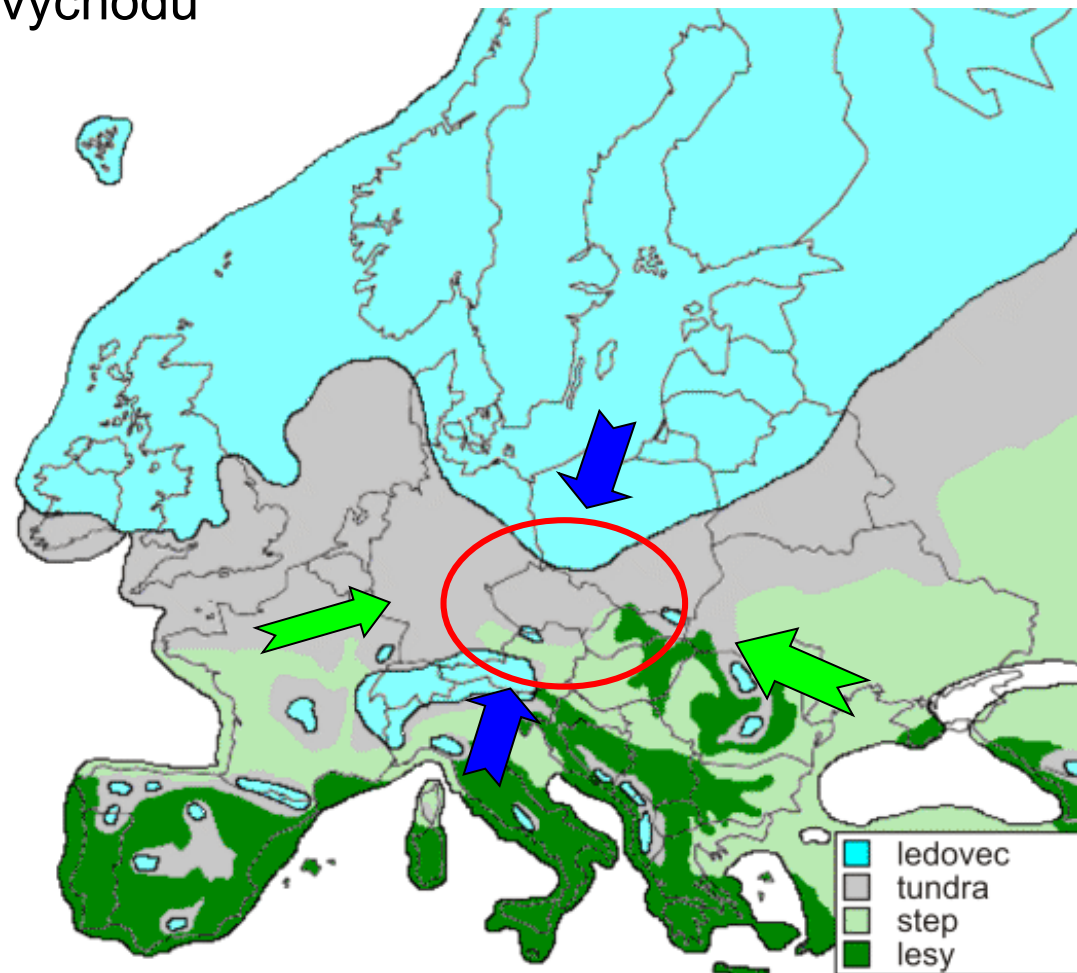
hraboš úzkolebý

# Unikátní poloha a příroda našeho území během LGM

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



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





## ■ fosilní materiál

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



## ■ moderní analogie

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





# Glaciální prostředí – tradiční paleoekologické představy

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



(Diercke 1997)

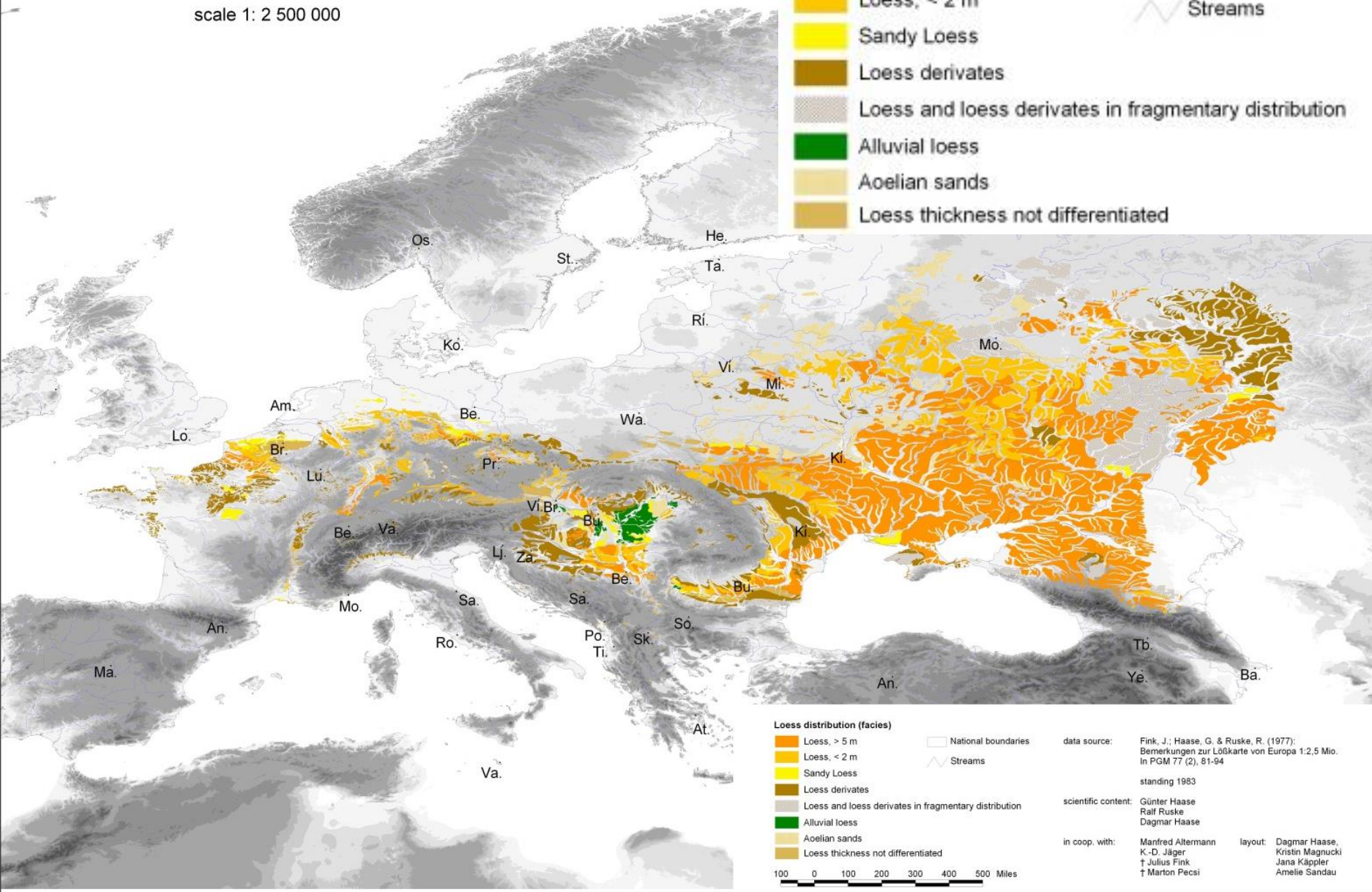




# Rozmístění spraší a příbuzných hornin v Evropě

## Map of loess distribution in Europe

scale 1: 2 500 000



**Loess distribution (facies)**

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

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

standing 1983

scientific content: Günter Haase  
Ralf Ruske  
Dagmar Haase

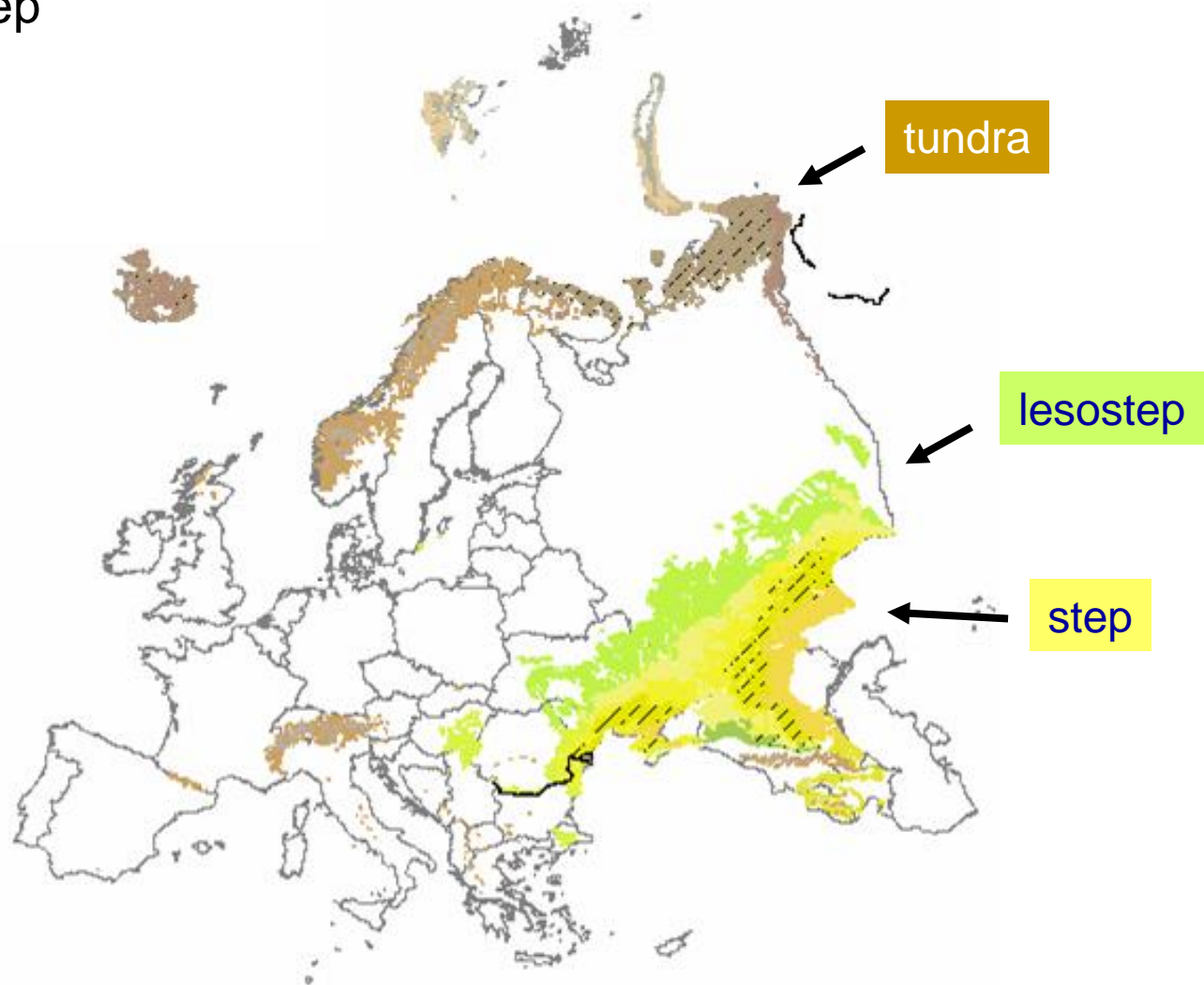
in coop. with: Manfred Altermann  
K.-D. Jäger  
† Julius Fink  
† Marton Pecsí

layout: Dagmar Haase,  
Kristin Magnucki  
Jana Köppler  
Amelie Sandau

100 0 100 200 300 400 500 Miles

# Současné rozšíření stepi a tundry v Evropě

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





# Kontinentální refugium

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

zajíc bělák



*refugium druhů kontinentální stepi*

hraboš úzkolebý



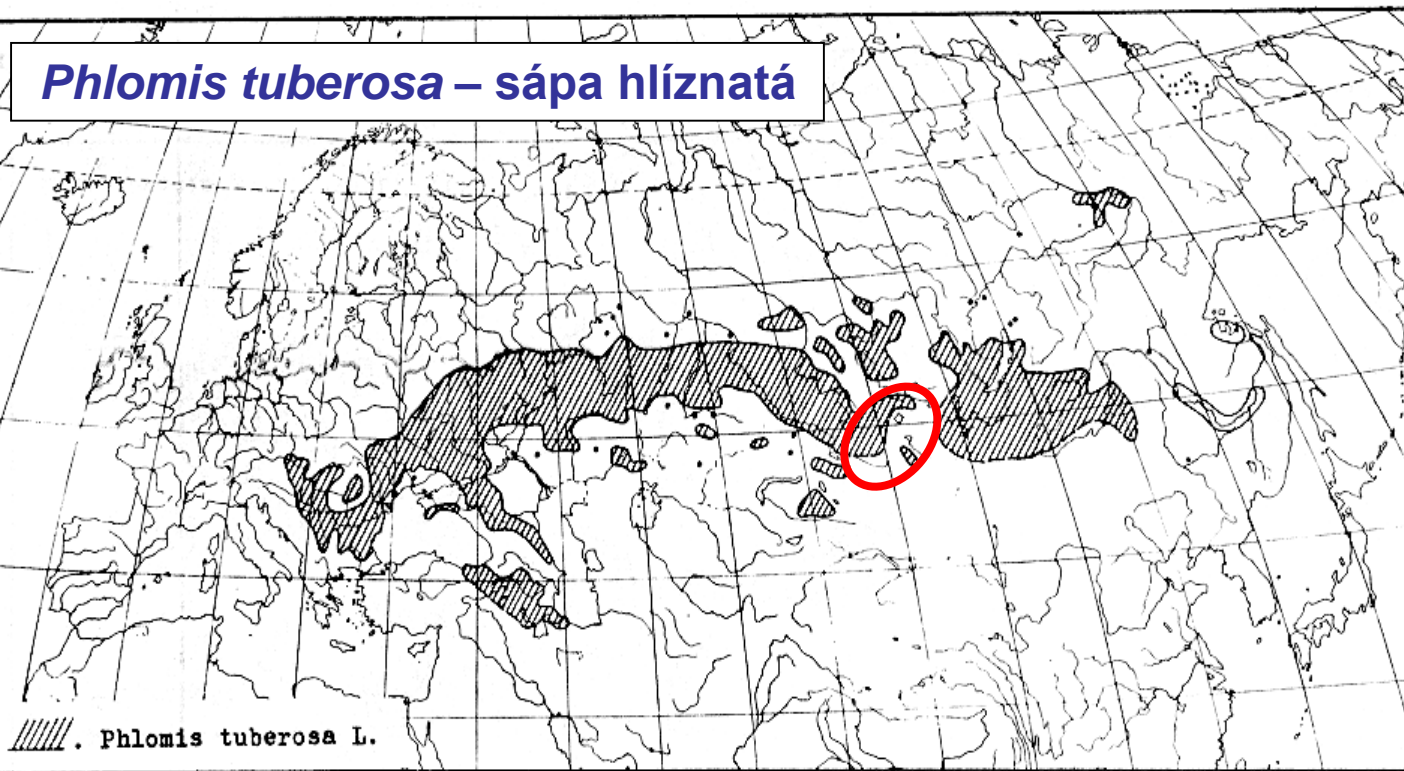
pišťucha stepní



# Současné areály stepních druhů glaciální stepi

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

*Phlomis tuberosa* – sápa hlíznatá

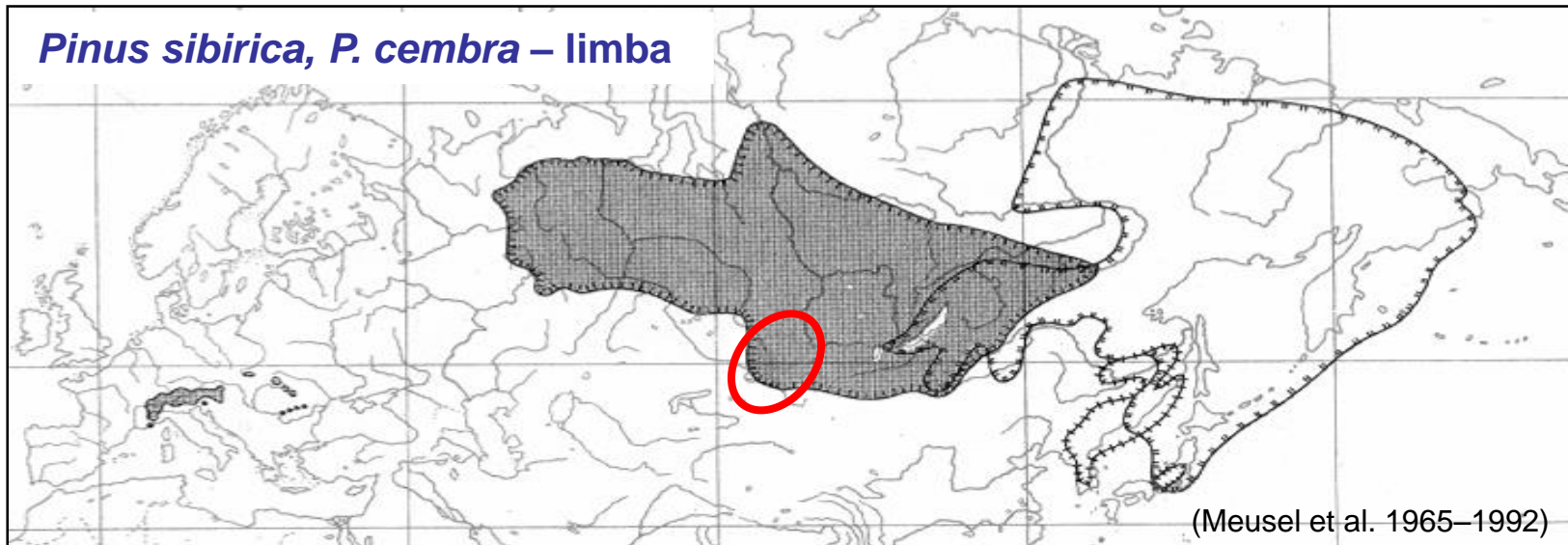
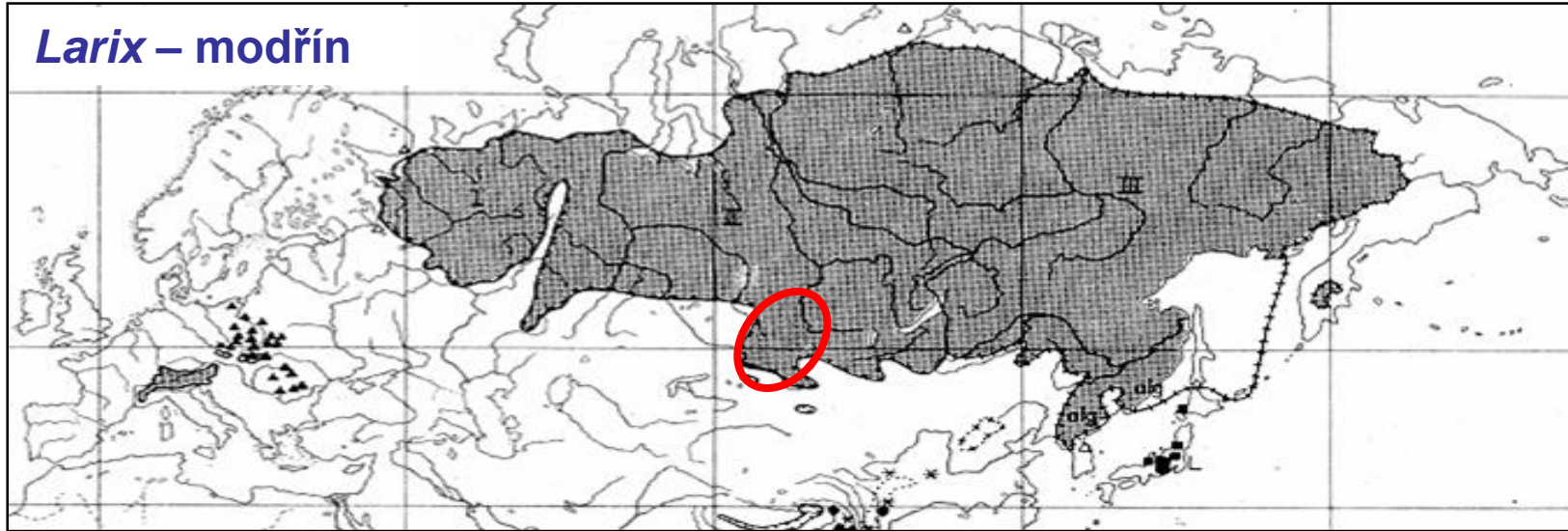


(Hilbig & Knapp 1983)



# Areály vůdčích glaciálních stromů

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





# Gradient kontinentality



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



*Ochotona pusilla* – současné rozšíření

# Jihosibiřská pohoří – chladné kontinentální klima

klimatický gradient v ruské části pohoří Altaj

*stepní louka*



*hemiboreální lesy*



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

*tundra*



*step*



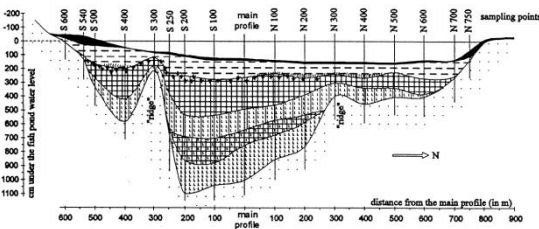


# Vývoj vegetace Altaje a Čech od LGM po současnost

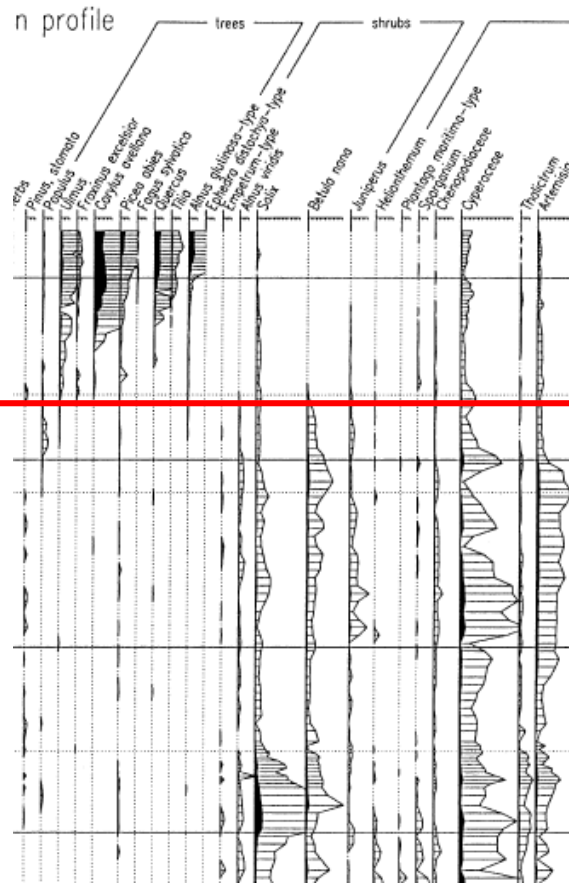
- fosilní pylová data z Altaje (př. kontinentálního refugia glaciálních druhů) indikují jen kvantitativní (ne kvalitativní) změnu druhového složení na přechodu mezi pleistocénem a holocénem

holocén

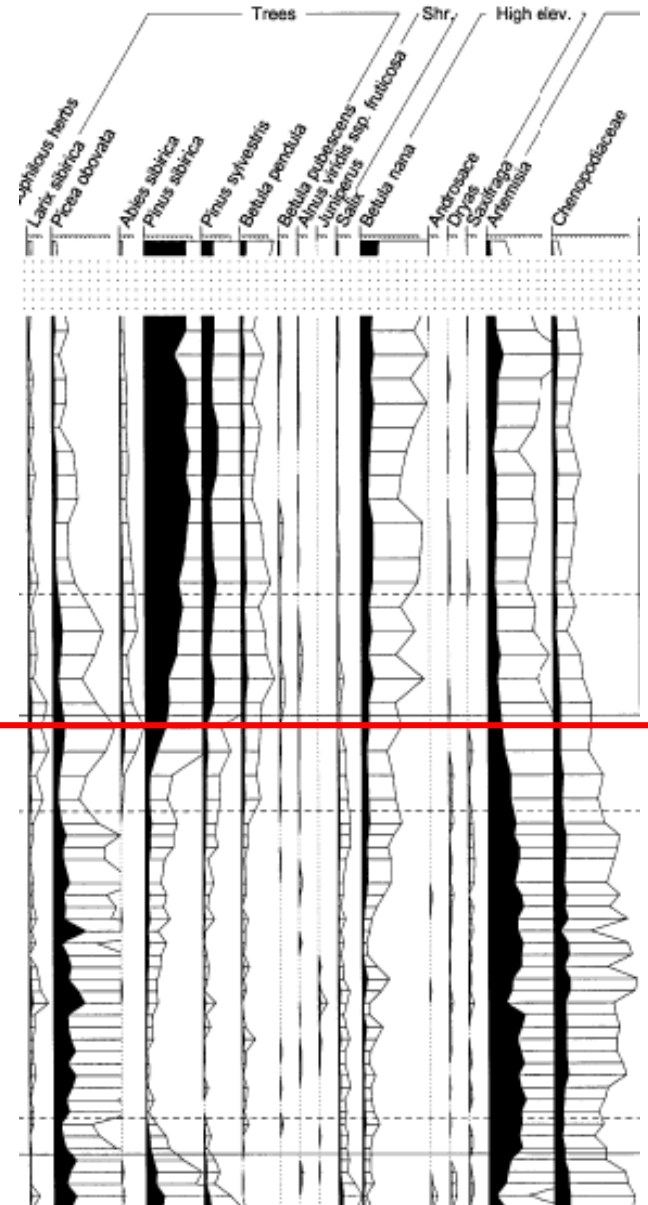
pleistocén



schématický průřez zaniklým jezerem Švarcenberk (Třeboňsko)



Švarcenberk, CZ (Pokorný 2002)



Tashkol, Altaj (Blyakharchuk et al. 2004)



# Stepo-tundra v pohoří Altaj – krajina vrcholného glaciálu Evropy



Tundra s *Betula rotundifolia*

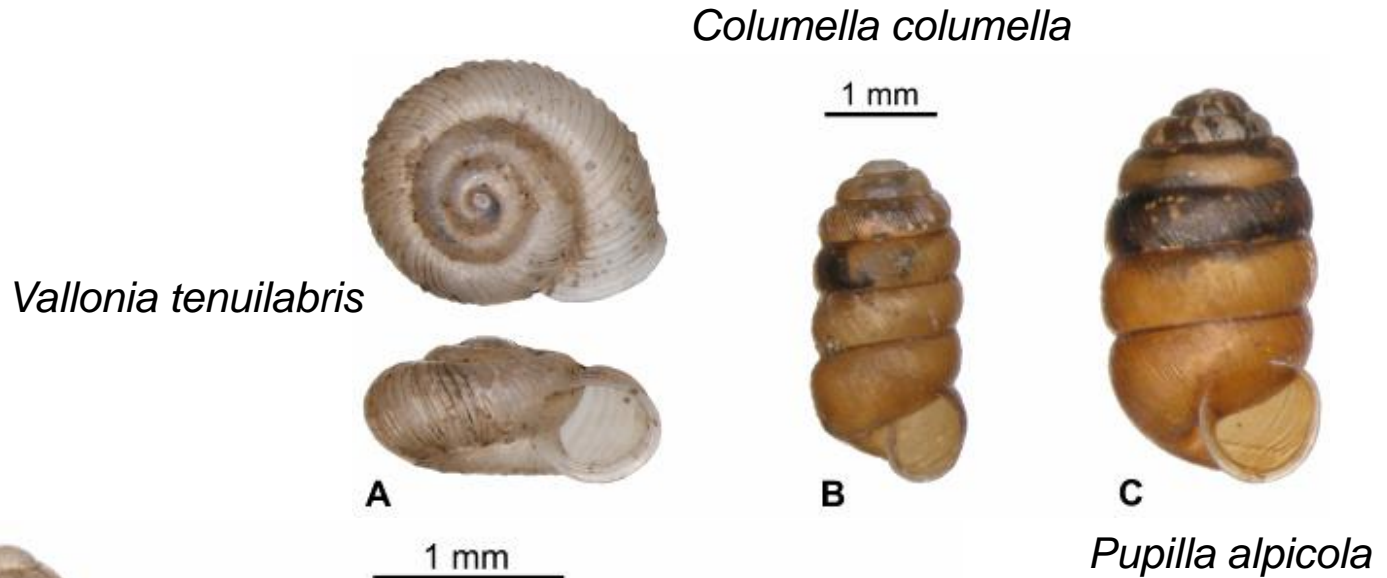
Druhově  
bohatá step

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



# Moderní analogie naší glaciální malakofauny – výpovědní hodnota

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



*Pupilla loessica*  
Ložek, 1954



**D**  
*Pupilla loessica*



**E**  
*Vertigo parcedentata*



**F**  
*Vertigo pseudo-substriata*

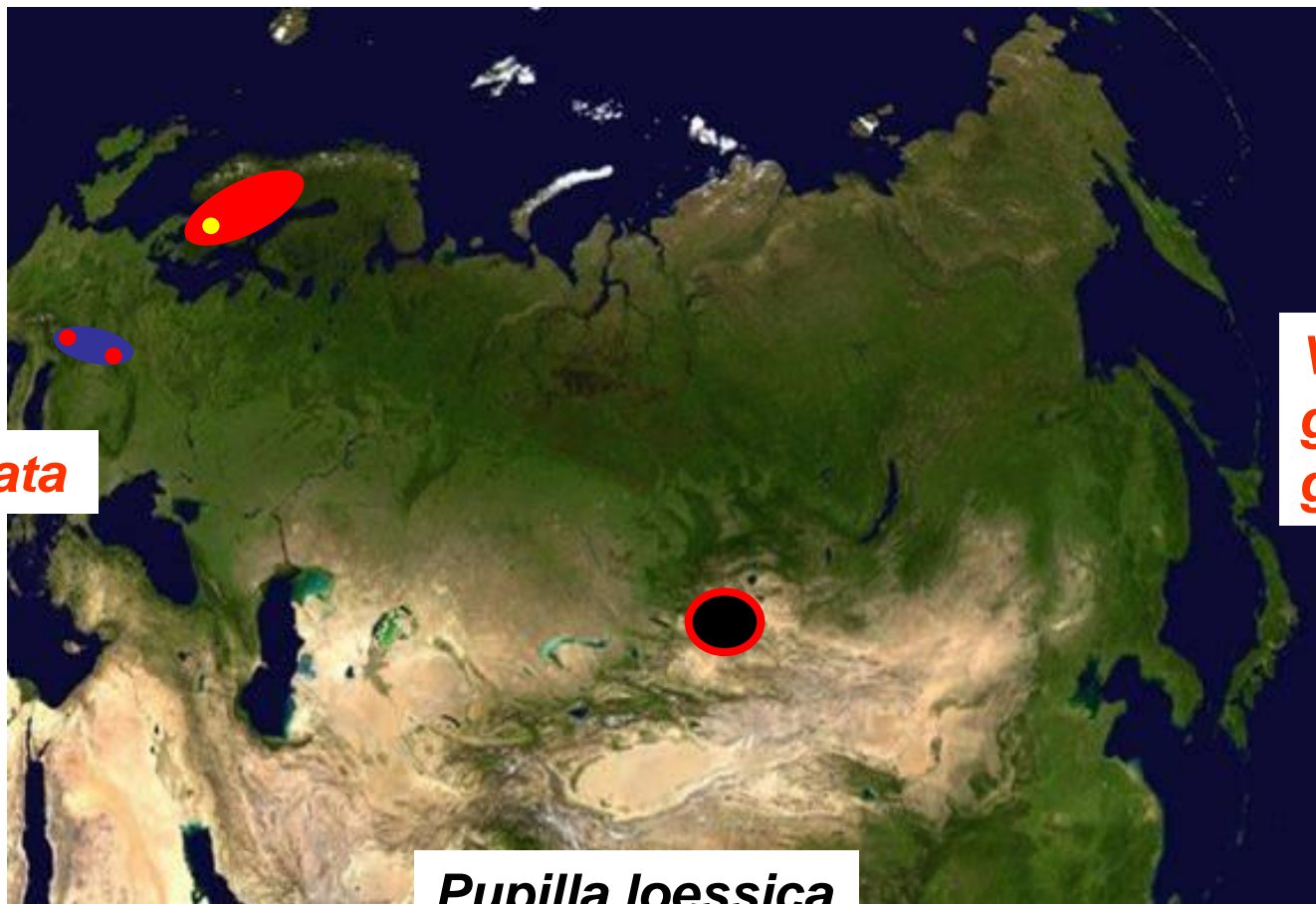


**G**  
*Vertigo genesioides (genesii)*

# Současné rozšíření indikačních druhů evropských spraší



*Vertigo parcedentata*



*Vertigo genesii / genesioides*



*Pupilla alpicola*

*Pupilla loessica*



*Columella columella*



*Vallonia tenuilabris*

*Vertigo pseudosubstriata*

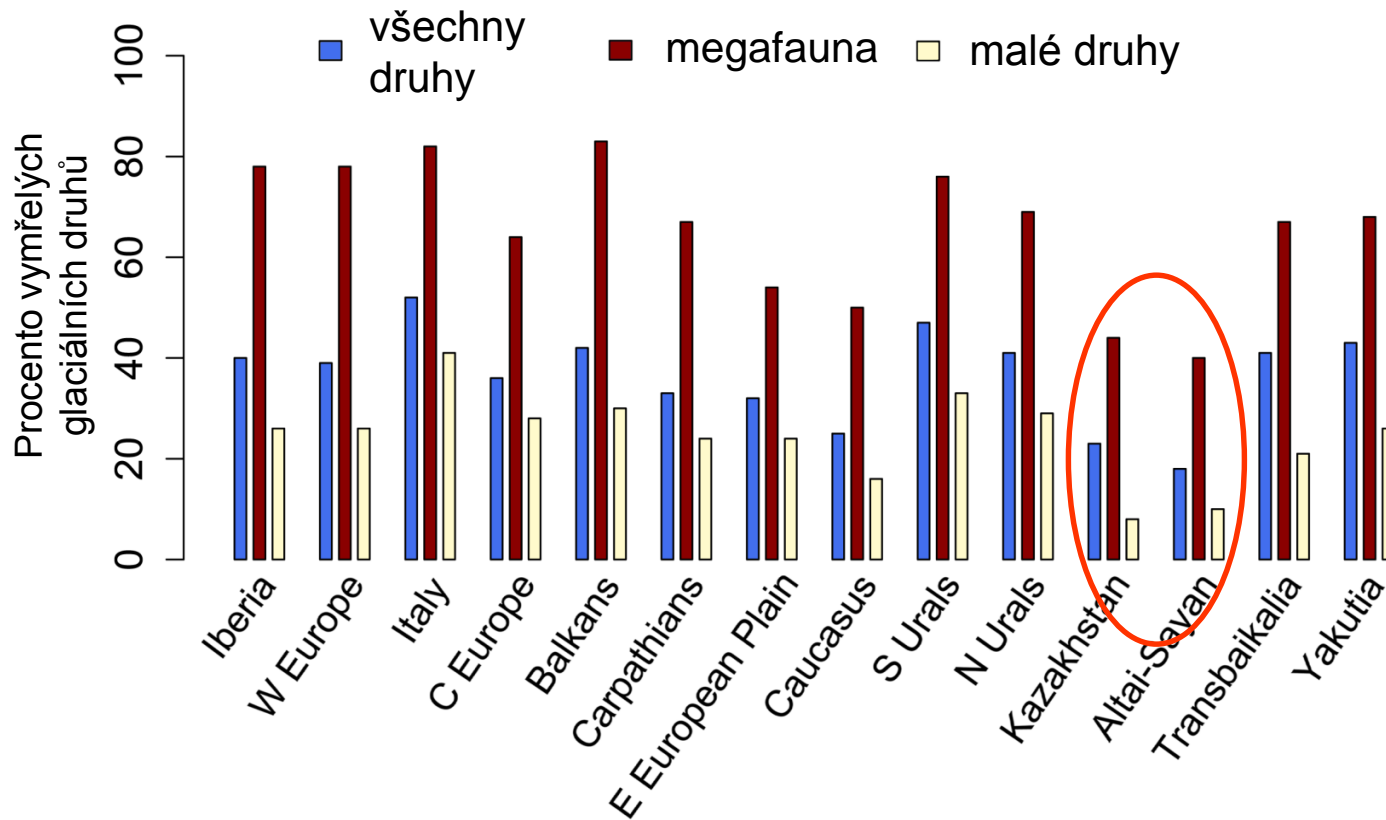


# Fosilní a současné fauny savců



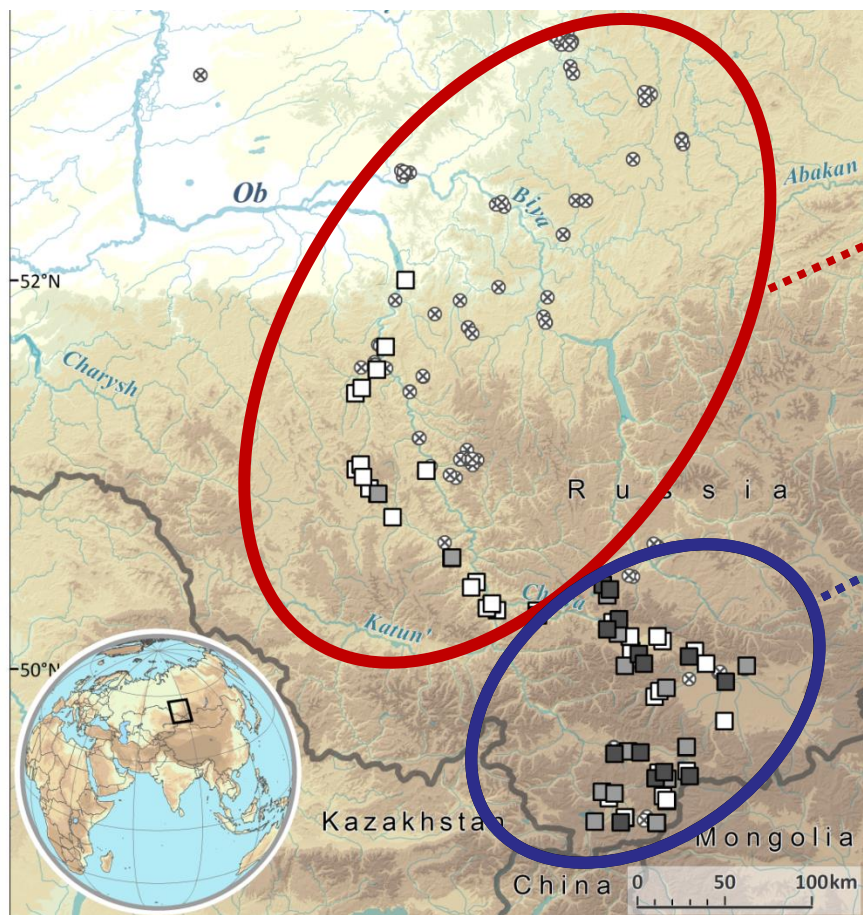
Věra Pavelková  
Řičánková

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



*Megaloceros giganteus*  
(Wikipedia)

# Výskyt těchto glaciálních druhů na Altaji



relativně vlhko a teplo

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

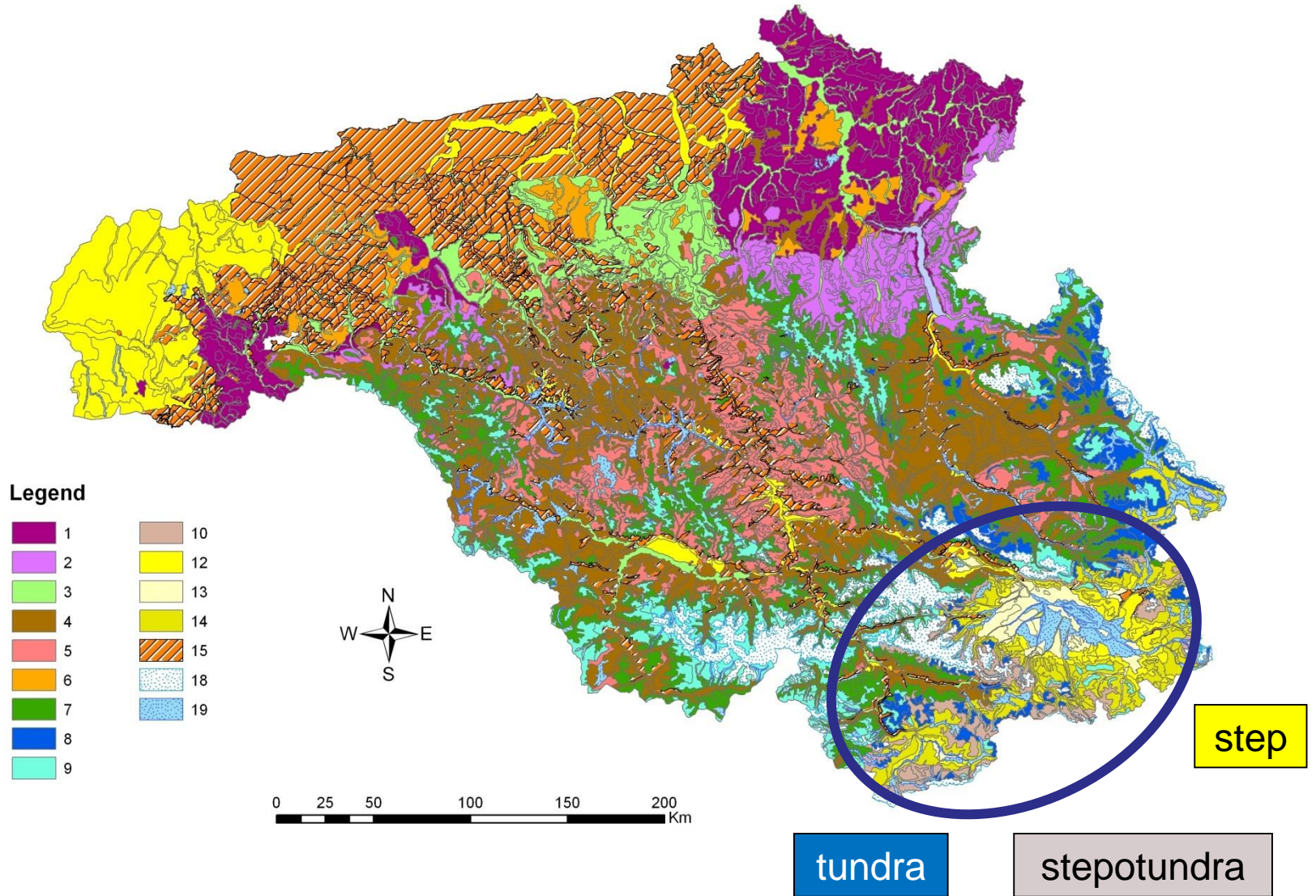
⊗ lokality bez glaciálních plžů  
□ - ■ lokality s 1-6 glaciálními plži

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



# Vegetační kryt Altaje

- Interpretace satelitních snímků (MODIS)





# Biotypy vrcholně glaciálních plžů na Altaji

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



tajga s modřínem a břízou zakrslou



hemiboreální les s modřínem



bazické slatiniště se smrkem



nelesní bazické slatiniště



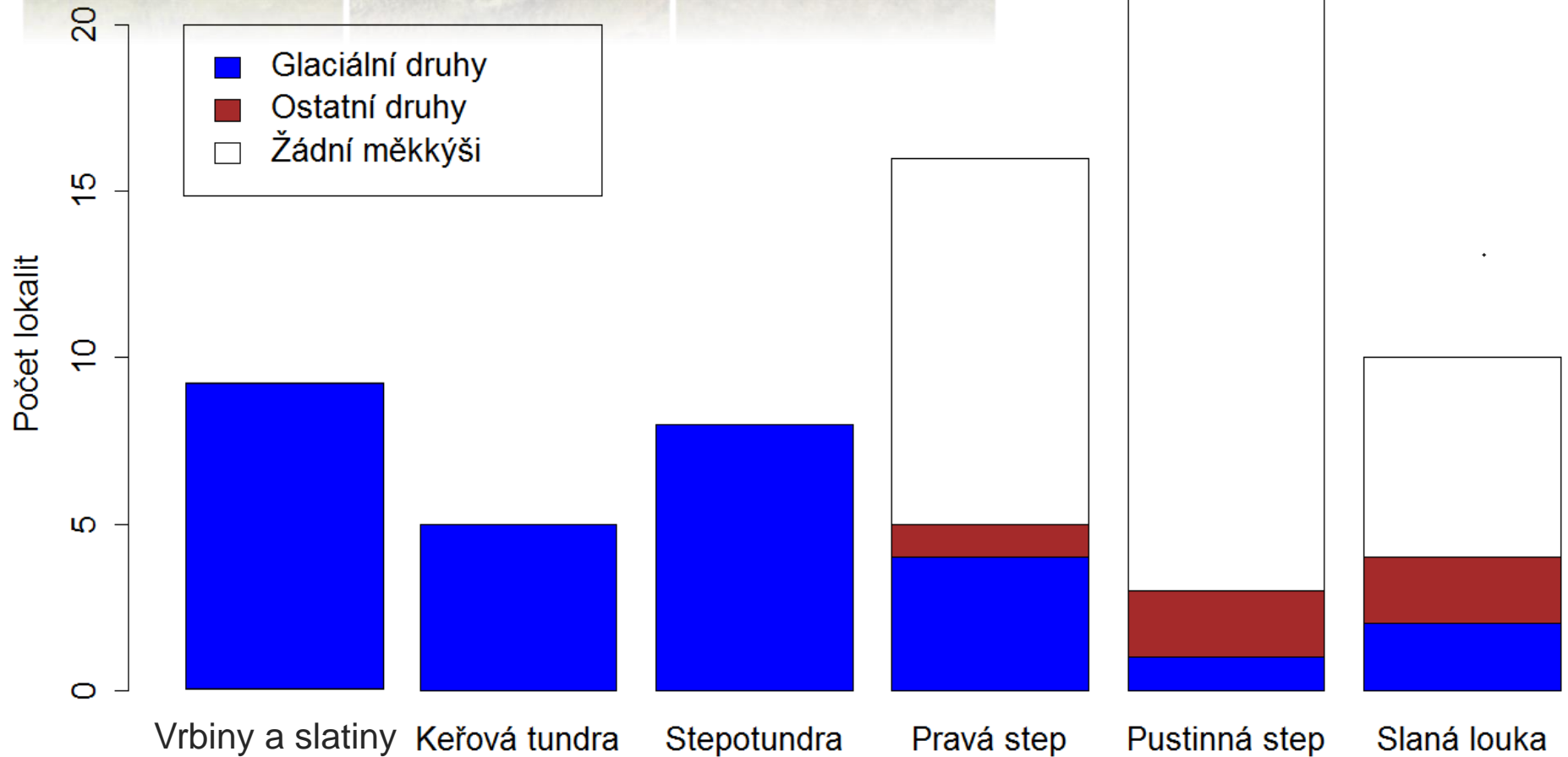
# Biotopy s absencí plžů na Altaji

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



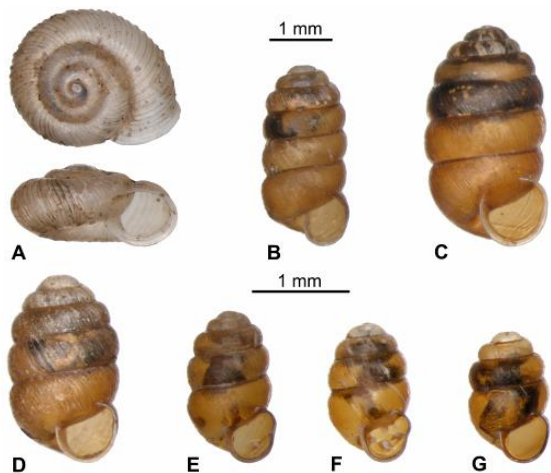
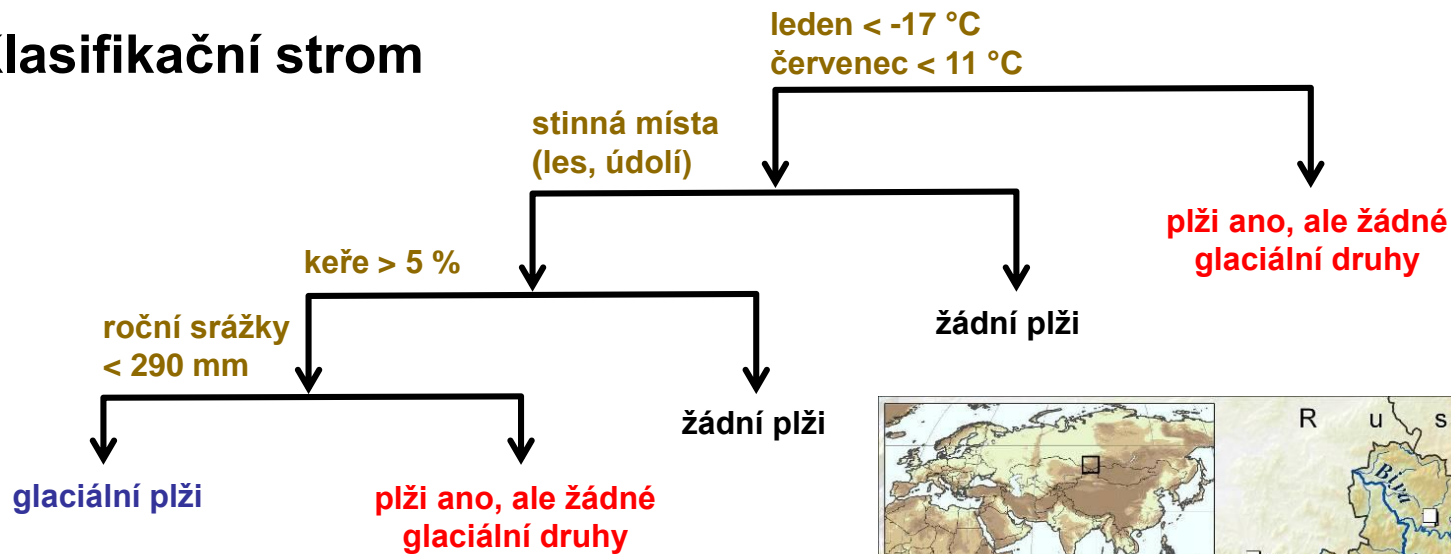


# Glaciální plži ve stepotundře jižního Altaje



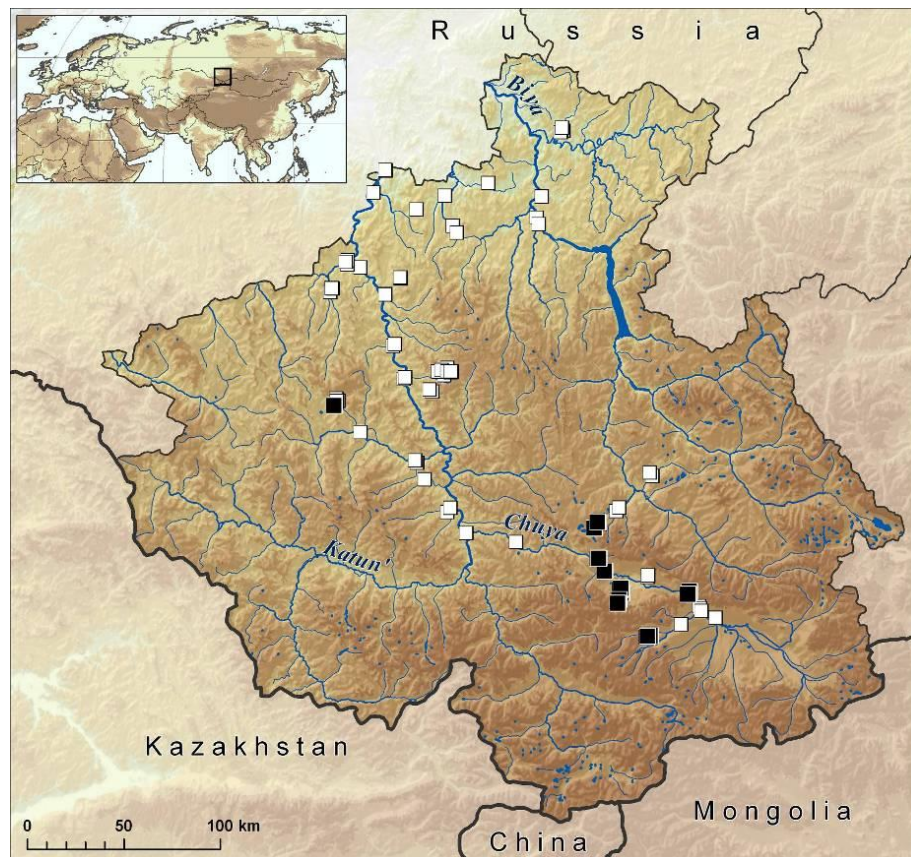
# Indikační hodnota těchto glaciálních druhů pro paleorekonstrukce

## Klasifikační strom



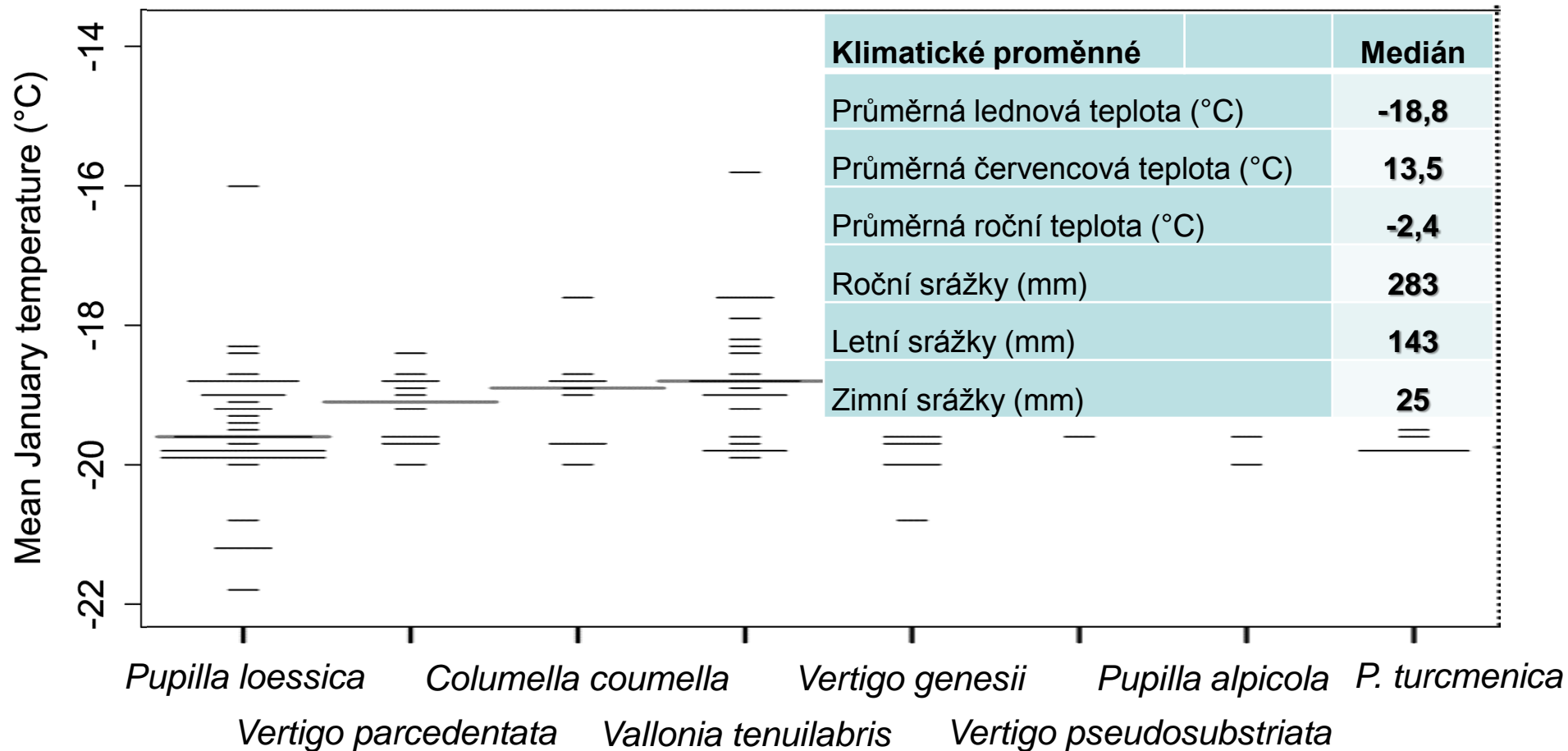
□ lokality bez glaciálních plžů

■ lokality s glaciálními plži





# Indikační hodnota glaciálních druhů pro rekonstrukce paleoteploty



# Literatura

- Bohn U. & Neuhäusl R. (eds) (2000–2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S., van der Knaap W.O. & Ammann B. (2004): Late Glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan highmountain plateau, Altai Mountains, southern Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 209: 259–279.
- Hais M., Komprdová K., Ermakov N. & Chytrý M. (2015): Modelling the Last Glacial Maximum environments for a refugium of Pleistocene biota in the Russian Altai Mountains, Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 438: 135–145.
- Hilbig W., Knapp H.D. (1983): Vegetationsmosaik und Florenelemente an der Wald-Steppen-Grenze im Chentej-Gebirge (Mongolei), *Flora*: 1–89.
- Hofreiter M. & Stewart J. (2009): Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, 19: R584–R594.
- Chytrý, M., Pavelková-Řičánková V. & Horsák, M. & (2010): Kde dnes znamená včera, Jihosibiřské refugium doby ledové. *Vesmír*, 89: 2–6.
- Horsák, M. & Chytrý, M. (2010a) Krajiny zamrzlé v čase I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové. *Živa*, 58: 118–120.
- Horsák, M. & Chytrý, M. (2010b) Krajiny zamrzlé v čase II. Jižní Ural – současná analogie střední Evropy ve starém a středním holocénu. *Živa*, 58: 166–168.
- Horsák M., Chytrý M., Pokryszko B.M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kintrová K., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B. & Valachovič M. (2010): Habitats of relict terrestrial snails in southern Siberia: lessons for the reconstruction of palaeoenvironments of full-glacial Europe. *Journal of Biogeography*, 37: 1450–1462.



# Literatura

- Horsák M., Chytrý M., Hájková P., Hájek M., Danihelka J., Horsáková V., Ermakov N., German D. A., Kočí M., Lustyk P., Nekola J. C., Preislerová Z. & Valachovič M. (2015): European glacial relict snails and plants: environmental context of their modern refugial occurrence in southern Siberia. *Boreas*, 44: 638–657.
- Ložek V. (1973): *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia, Praha, 372 pp.
- Meusel H., Jäger E.J., Weinert E. & Rauschert S. (1965–1992): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora I–III*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Pavelková Řičánková V., Horsák M., Hais M., Robovský J., Chytrý M. (2018): Causes of the Late Quaternary mammal extinctions in the Palaeartic. *Ecography*, 41: 516–527.
- Pokorný P. (2002): A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International*, 91: 101–122.
- Provan J. & Bennett K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 564–571.
- Ray N. & Adams J.M. (2001): A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* 11, ([http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams\\_toc.html](http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html))