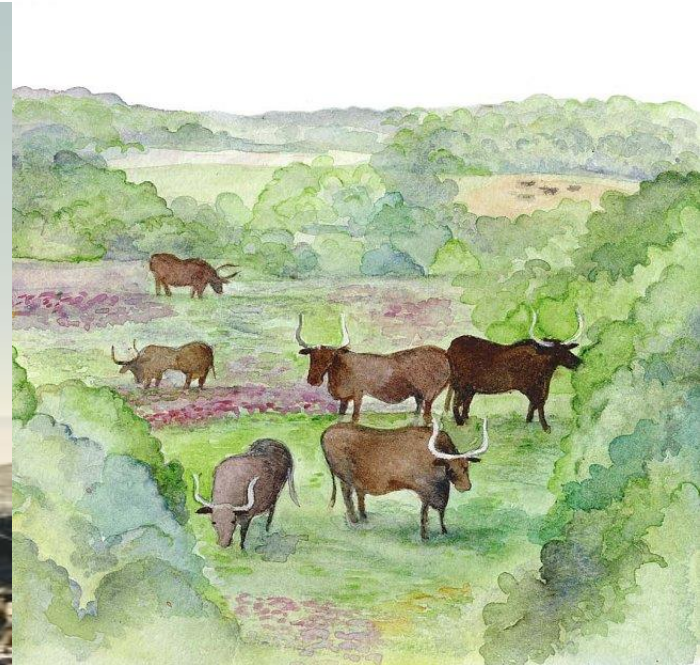


Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

UBZ PřF MU, Brno

Příroda posledního glaciálního maxima v Evropě a její moderní analogie



PALÉOÉKOLOGIE

Kde dnes znamená včera

Jihosiбіřské refugium doby ledové

MILAN CHYTRÝ
VĚRA PAVELKOVÁ
KŘIČANOVÁ
MICHAL HORSÁK



Rekonstrukce životní přírody žirafotahar 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 roztin, kostr obratlovců, zejména zavinu, a obratlové mýšičky. Každá z těchto skupin fosilií však poskytuje poněkud jiné informace, protože při se zachování zejména ve vlhkém a kyselině prostředí a rádiální ve výškových nadmořských výškách, zatímco kostr obratlovců a obratlové mýšičky spíše ve výškových sedimentech mýšiček a převážně nížinných oblastí. Plo jsou spíše, sedimenty na úpatích svahů a ječerní výhled. Výhled těchto fosilií o zaručí krajně ne takové rozptýlené rozšíření. Při se šíří vnitřní i na velké vzdálenosti, a proto pylové spektrum určitého místa odráží dohlední šířky listů krajiny. Rovněž fosilní materiál polybykových zavin poskytuje přibližně informace o věších krajinných odráží. Naopak fosilní spo-

lekturata náležející odlišným náležejícím poměrům příjmu na konkrétních lokalitách. Podstatné rozdíly jsou také při odhadu početnosti, kdy u živočišných je početné množství požívatelů, naopak polny pylových zavin nejsou v přírodním vztahu k hojnosti odpovídajících rozmanitých 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 přelstavit, jak možby jednotlivé druhy paleoekologičtému odvíjet? Jsou druhy, jaké typy vegetace a biotopy se v záměsí krajiny vyskytovaly a které druhy rostlin a živočišných na ně byly závislé. Tyto představy lze získat prostřednictvím studia současných ekotypů, které jsou ovšem druhovým druhem nepodobných fosilní flóře a fauně.

Tradiční reverzní analogie
Pro pochopení současných přírody má klíčový význam poznání přírody předešlých století

Michal Horsák, Milan Chytrý

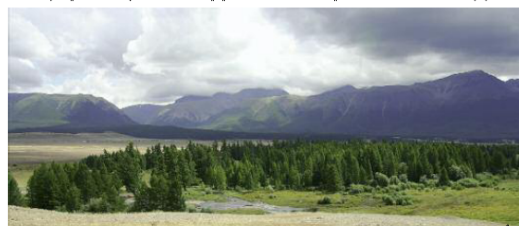
Krajiny zamrzlé v čase I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové

Představitel nejednoho přírodovědce jižně mnohokrát zaujala myšlenka stroje času, s jehož pomocí by mohli navštívit určitou krajinu nebo lokalitu v různě vzdálené minulosti. Tato představa je dnes a tehdejší obklopení zákonitostí, které pozorujeme v současných společenstvech 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 odehrály v různě vzdálené minulosti a můžeme je pouze nepřímou 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 nemanifestovaných informací. Je však dobře mít stále na paměti různé interpretativní úskalí. V první řadě je fosilní záznam selektivní, skládá se vlastně z mnoha částí, které si udržely se životností odvození. Soukromě se projevuje i na úrovni jednotlivých druhů. Některé druhy mají nízkou schopnost zachování při různých fosilizačních podmínkách, například se zachovávají jen první sousta nebo ochranné. Paleontologové znají mnoho metodických úskalí, které se ve fosilních záznamech odrazily například v rámci vzorků, nebo vůbec, jako je možná (zavaz, obr 2) a velké část druhů oplovnových hmyzem. Zejména v případě běžně používané pylové analýzy přitom je další neméně podstatné omezení – detekovatelnost. Některé taxony nelze určit blíž než do 100 nebo 200 let, přibližně do určité druhové skupiny nebo pylového typu, který ovšem často sčítá taxonomicky a ekologicky odlišné druhy. Problémům tím záleží na množství. Při rekonstrukcích společenstev totiž se ekologické náležitosti druhů během historie vývoje mění, například v souvislosti s biotopnými úpravami, které se ve fosilních společenstvech možby lišit od současných. Navíc možby při přechodu od fosilních k recentním populacím působit významné evoluční změny. Poslední z podstatných problémů paleoekologické souvislosti časových interválů zachycených jednotlivými fosilními vrstvy. Vlastně odlišnost a velmi rozdílné vzestupně se mohou odehrát dlouhý časový úsek, po který zůstaly je velmi pravděpodobné, že některé druhy fosilních společenstev, které rekonstruujeme na dané lokalitě, se zde nenachází vůbec po celý čas.

Altepah pro relativně nedávnou období vytvořily interpretaci historického vývoje přibližně správně, ale současná přibližně takových území, jejichž přibližně podmínky a druhové záznamy jsou odlišné (analogie) situací zastávajících se fosilních záznamů. Metoda současných analogií rozptyluje množství a popisných charakteristik paleoekologické na základě fosilního záznamu. Jejich vzájemnou výměnou je možné zkoumat krajinu jako celok a v ní všechny typy společenstev bez ohledu na podmínky prostředí pro jejich fosilizaci. Můžeme zjistit, jaké druhy v krajinně a poznat složení dalších společenstev bez

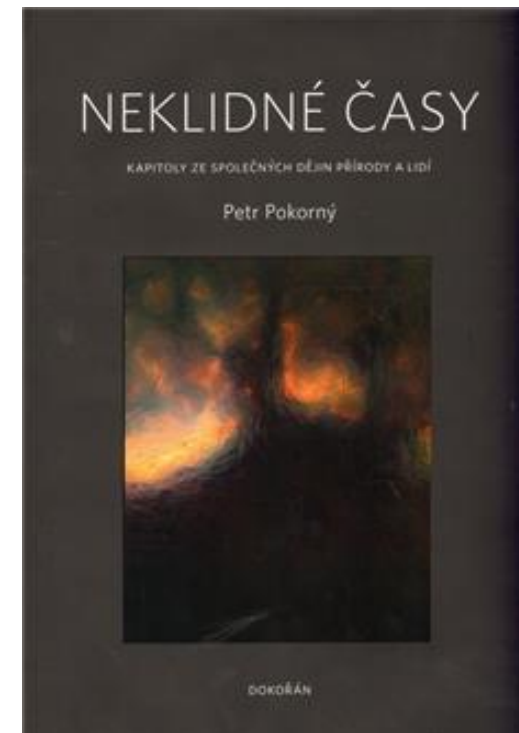
Nejde jen o záznam nímekšších podmínek s různorodou kombinací druhů? To jsou jedny z mnoha otázek, které si můžeme klást, pokud vstoupíme bez naší dovednosti se životností odvození. Soukromě se projevuje i na úrovni jednotlivých druhů. Některé druhy mají nízkou schopnost zachování při různých fosilizačních podmínkách, například se zachovávají jen první sousta nebo ochranné. Paleontologové znají mnoho metodických úskalí, které se ve fosilních záznamech odrazily například v rámci vzorků, nebo vůbec, jako je možná (zavaz, obr 2) a velké část druhů oplovnových hmyzem. Zejména v případě běžně používané pylové analýzy přitom je další neméně podstatné omezení – detekovatelnost. Některé taxony nelze určit blíž než do 100 nebo 200 let, přibližně do určité druhové skupiny



ZVRAZOVICE

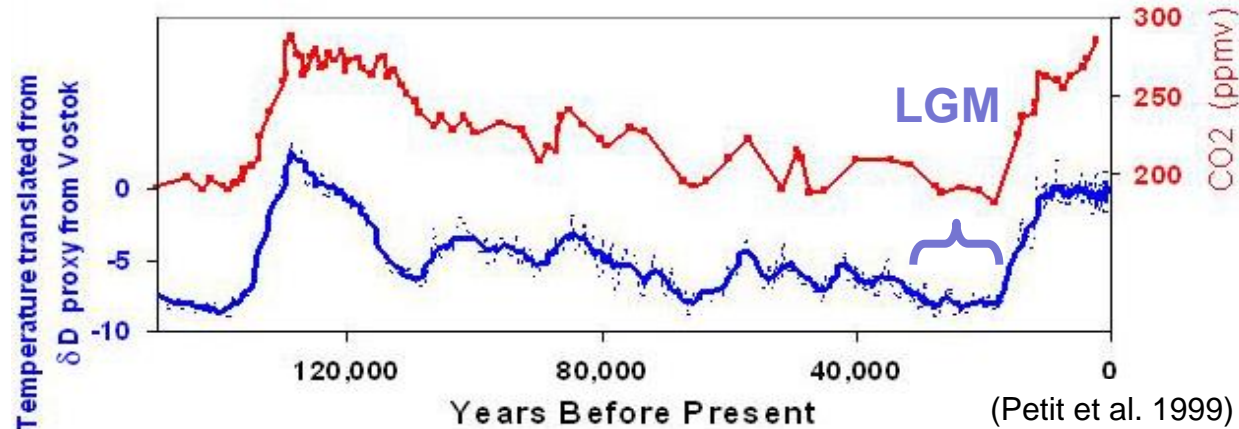
116

Elva 32010

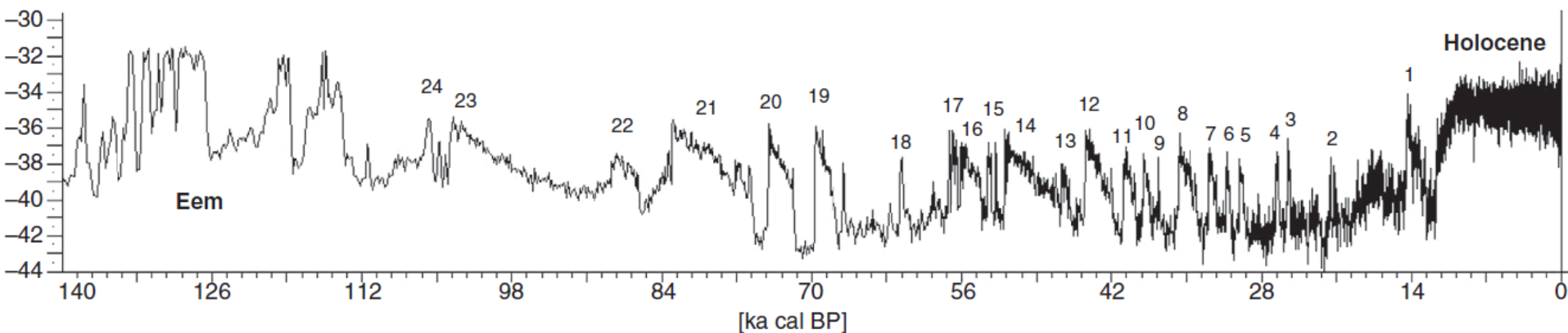


Poslední glaciální maximum (LGM) – proč nás zajímá?

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



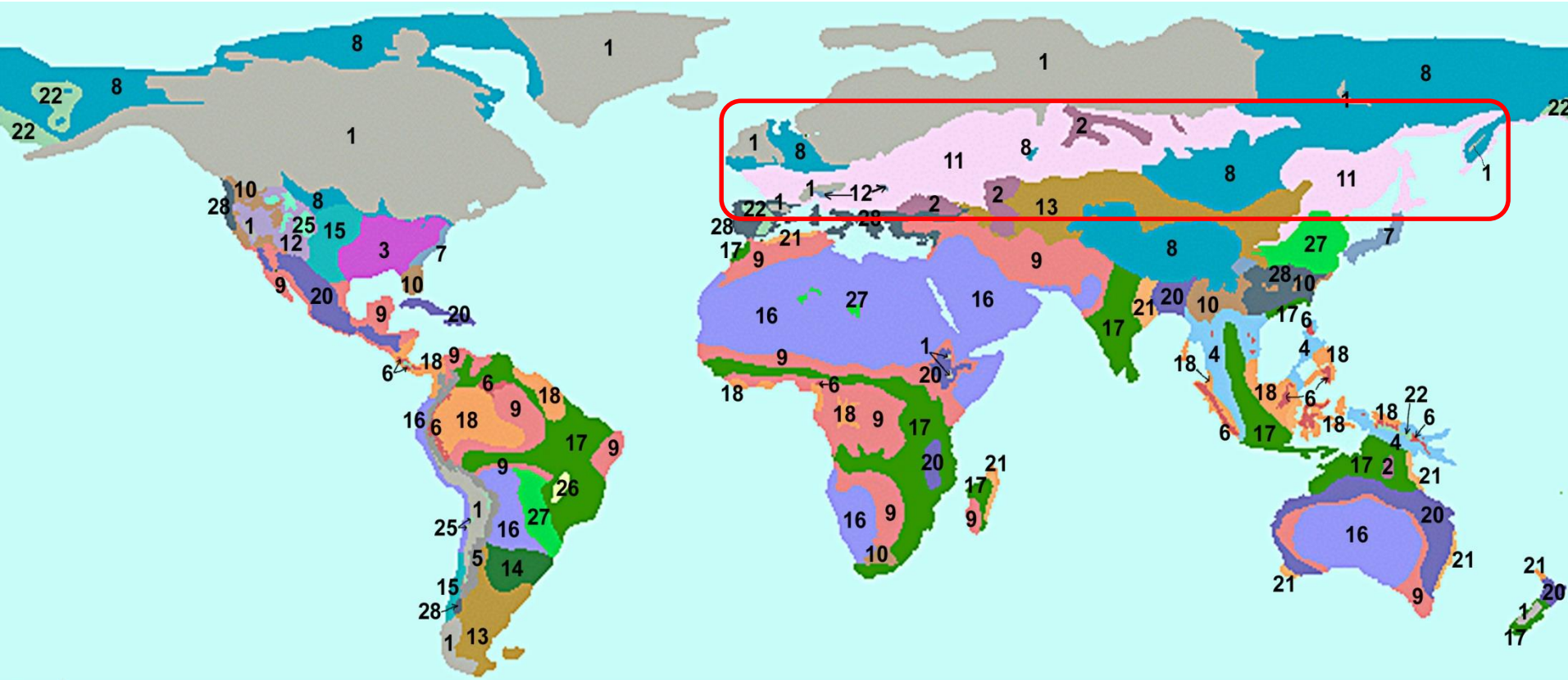
(Hofreiter & Stewart 2009)



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

Rozmístění vegetačních typů během LGM

- vegetační mapa světa při posledním vrcholném zalednění

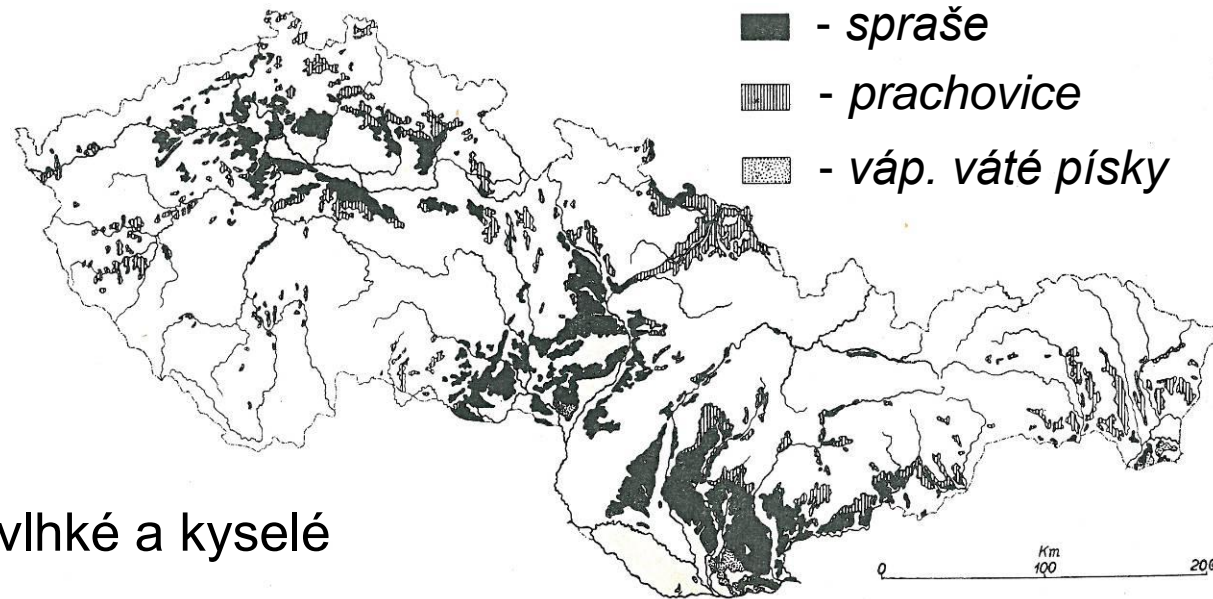


1 - ledovce (trvalý led)	8 - polární a alpská poušť	15 - temperátní stepní trávník	22 - tundra
2 - jezero, volná voda	9 - savana	16 - tropická extrémní poušť	25 - alpínská tundra
3 - tajga	10 - sušší temperátní les/křoviny	17 - tropický trávník	26 - širokolistý temper. les
4 - monzunový/suchý les	11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

(Ray & Adams, 2001; upraveno)

Glaciální prostředí – střední Evropa

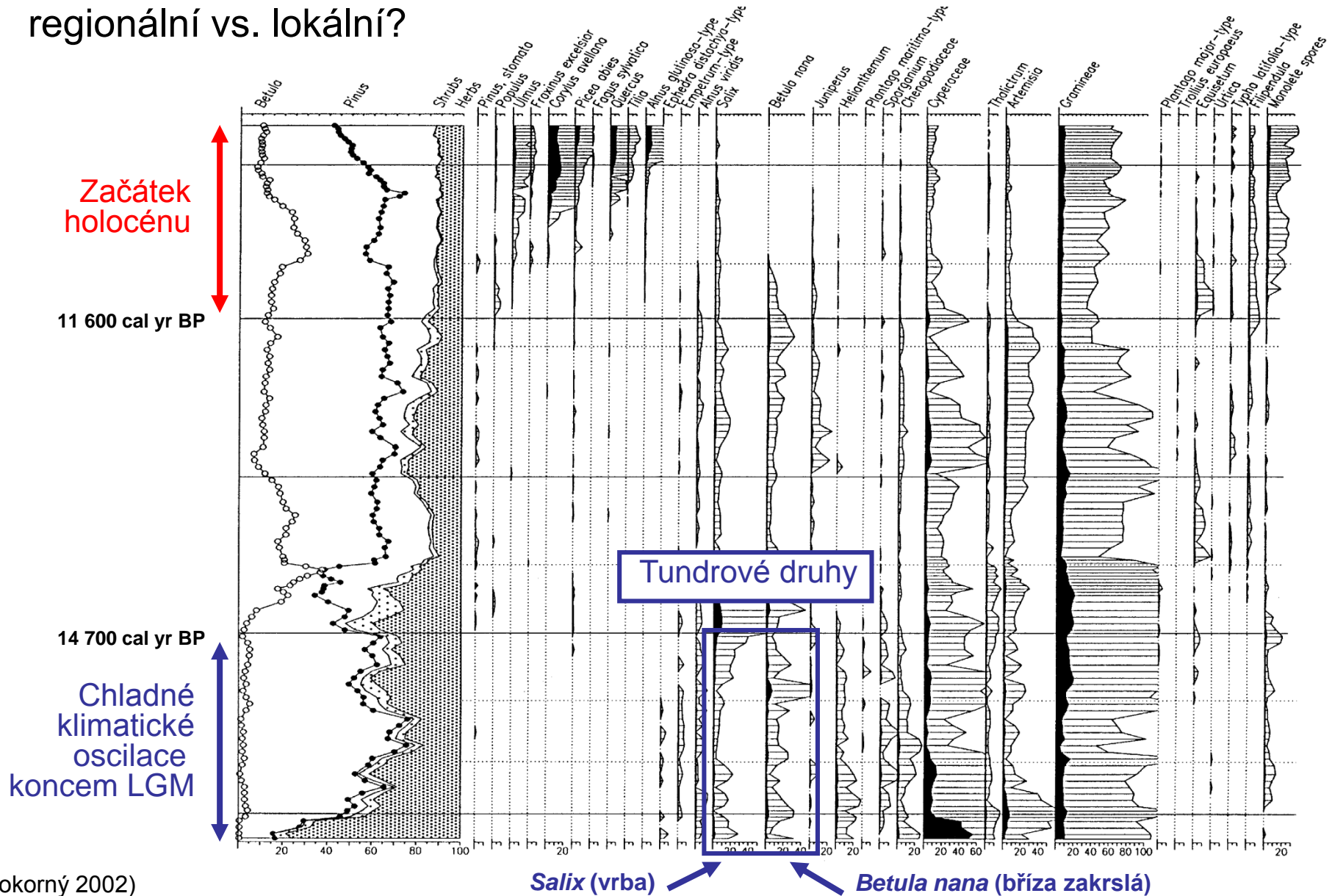
- **nížiny** (do 400 m n. m.) – chladné, suché a bazické prostředí – sprašová step
 - heterogenní vegetace na malé škále – **stepo-tundra** – v závislosti na vlhkosti (malý rozdíl má velký vliv – hraniční hodnoty)
 - step – suché klima (teplé i chladné), tundra – vlhké a chladné
 - hodně dokladů malakozoologických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



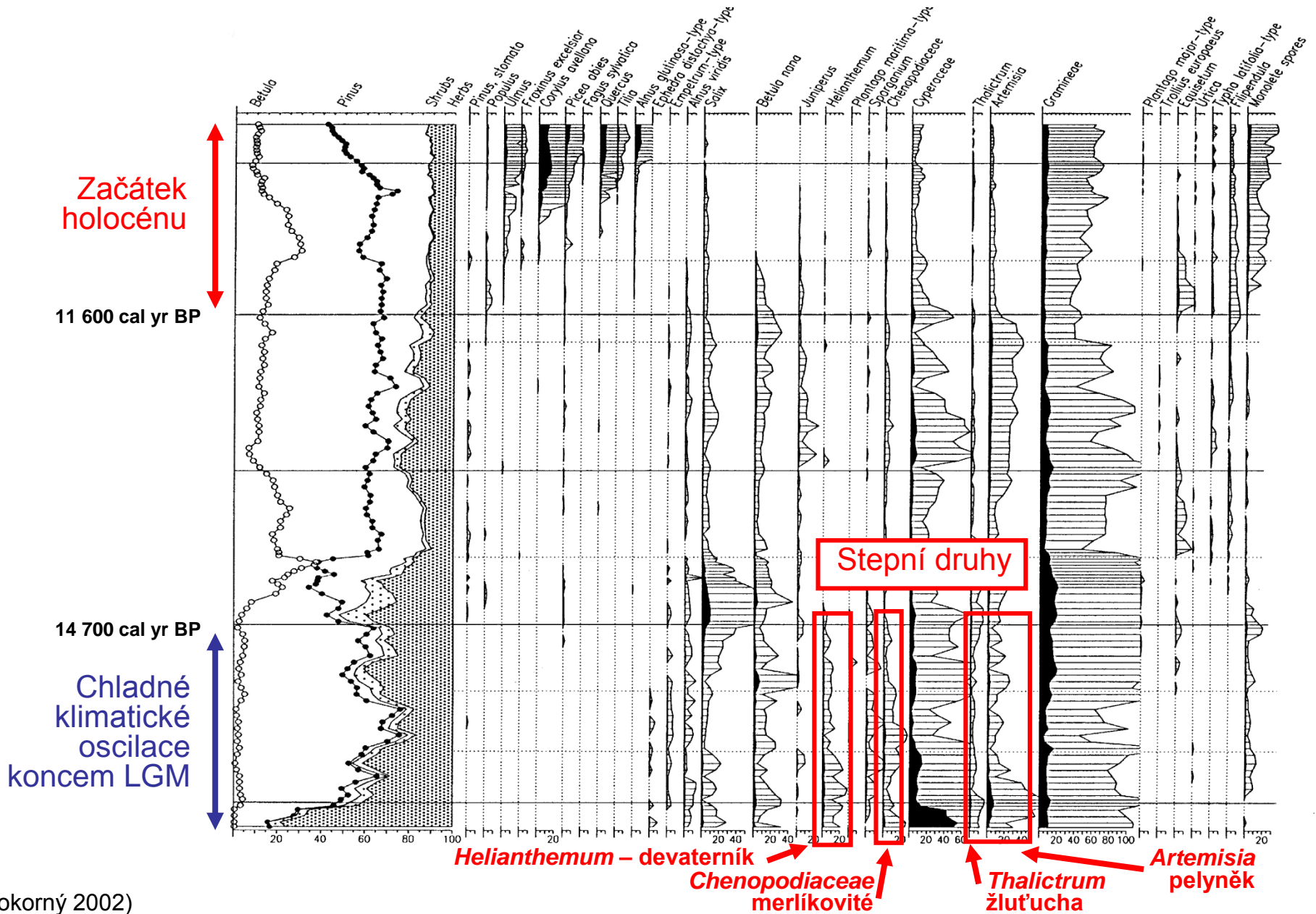
- **vyšší polohy** – chladné, vlhké a kyselé prostředí – tajgové lesy
 - spíše homogenní vegetace
 - dominuje borovice a modřín, smrk vzácně
 - doklady palynologické (rašelinné sedimenty)

Pylová analýza profilu Švarcenberk

- pro vegetaci je typické mísení tundrových a stepních druhů
- regionální vs. lokální?



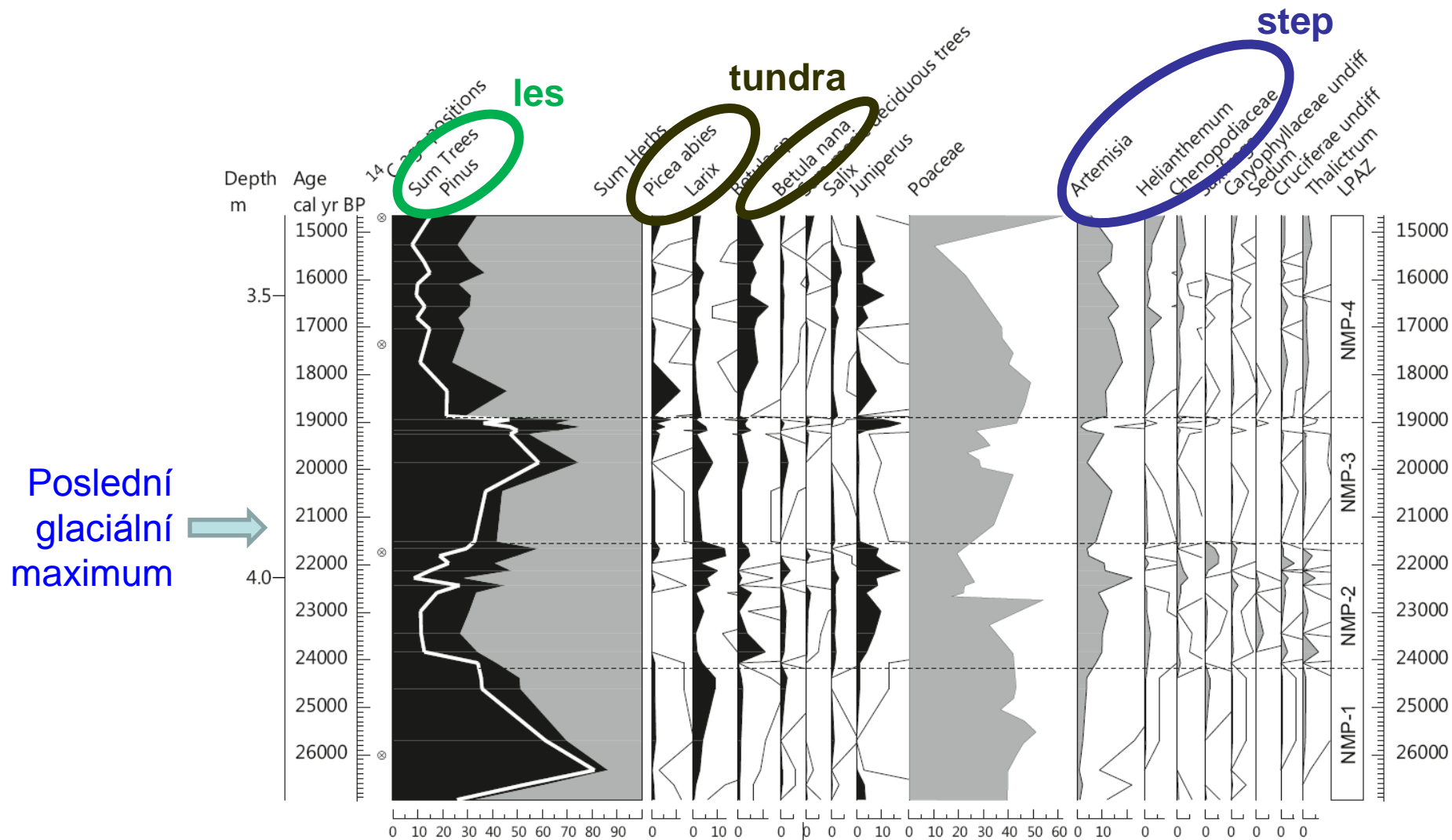
Pylová analýza profilu Švarcenberk



(Pokorný 2002)

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,



Nesovitrea 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



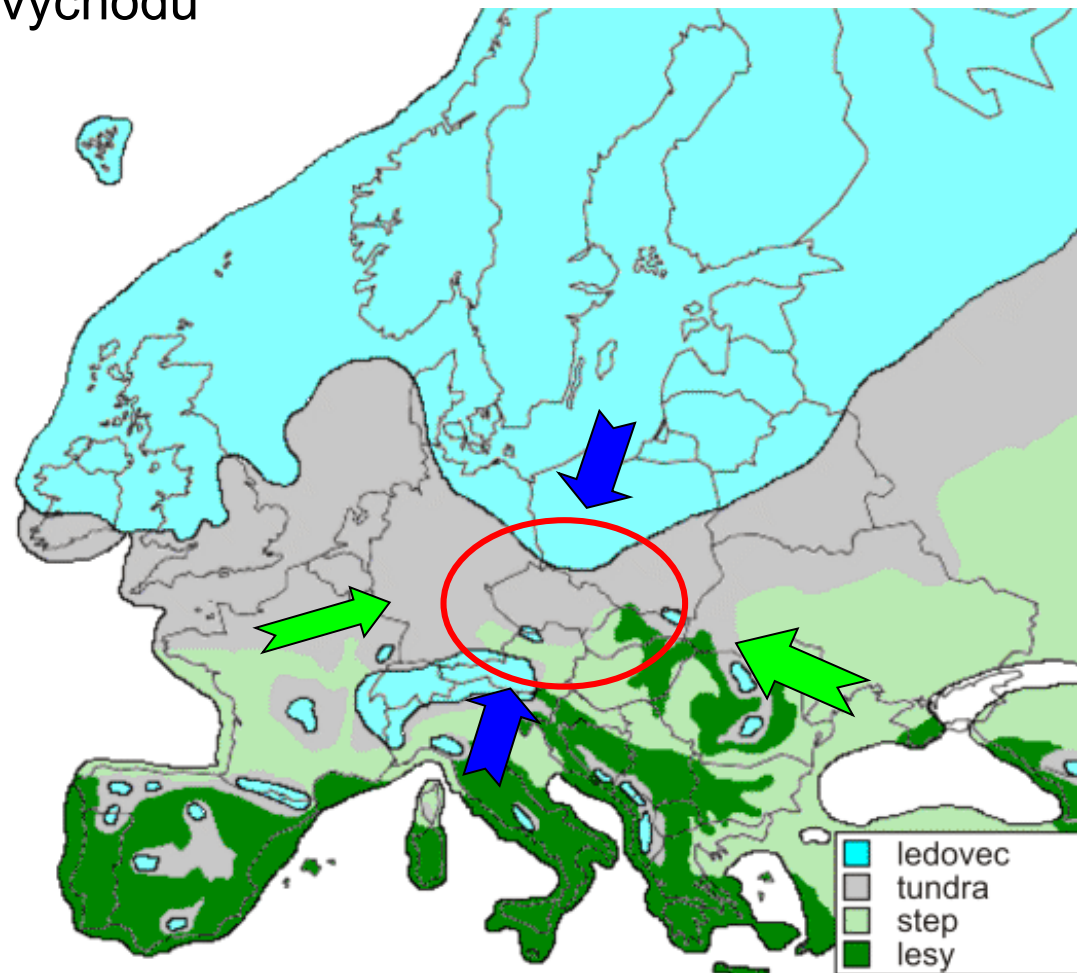
hraboš úzkolebý

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)



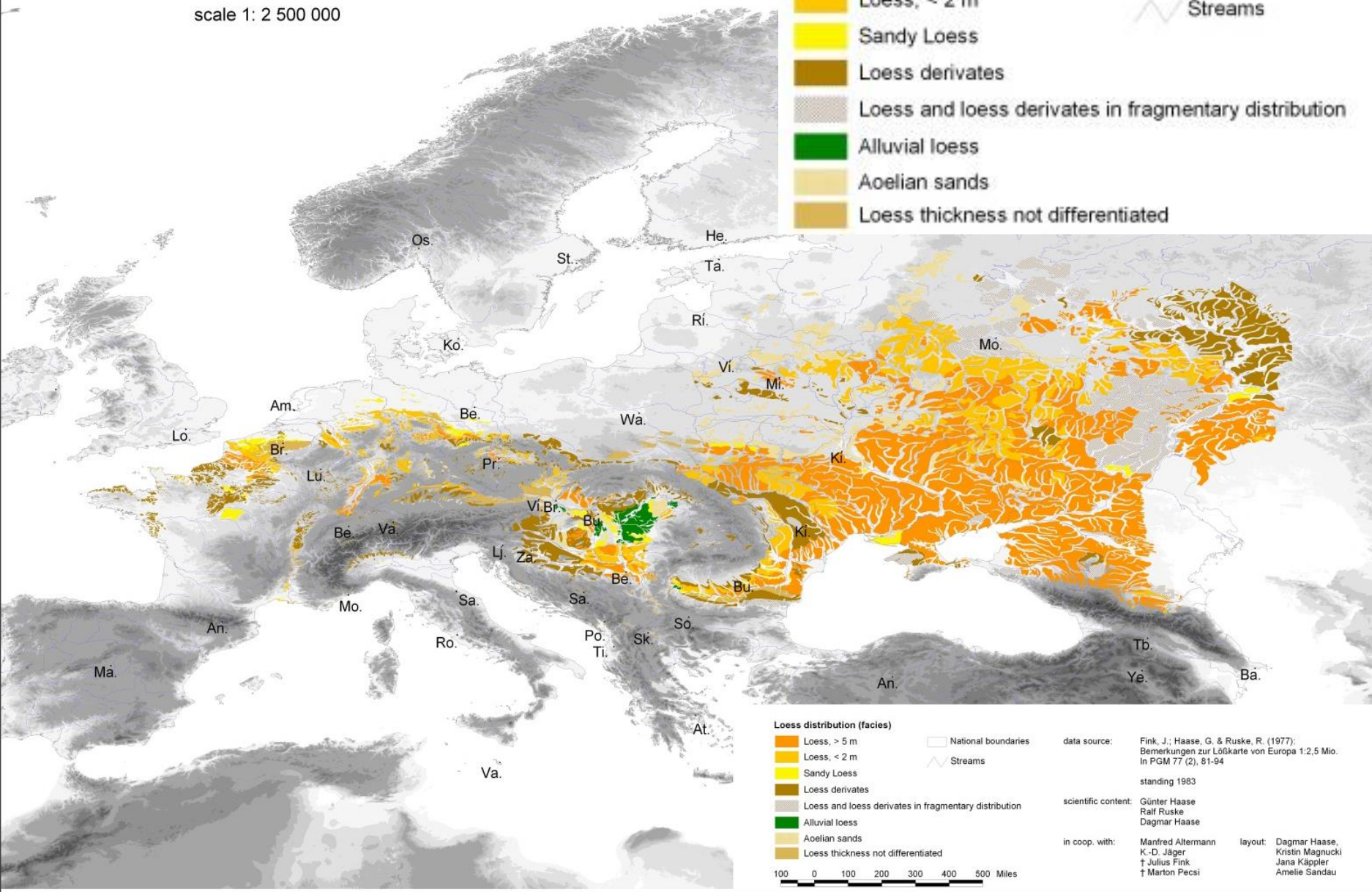
(Diercke 1997)



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

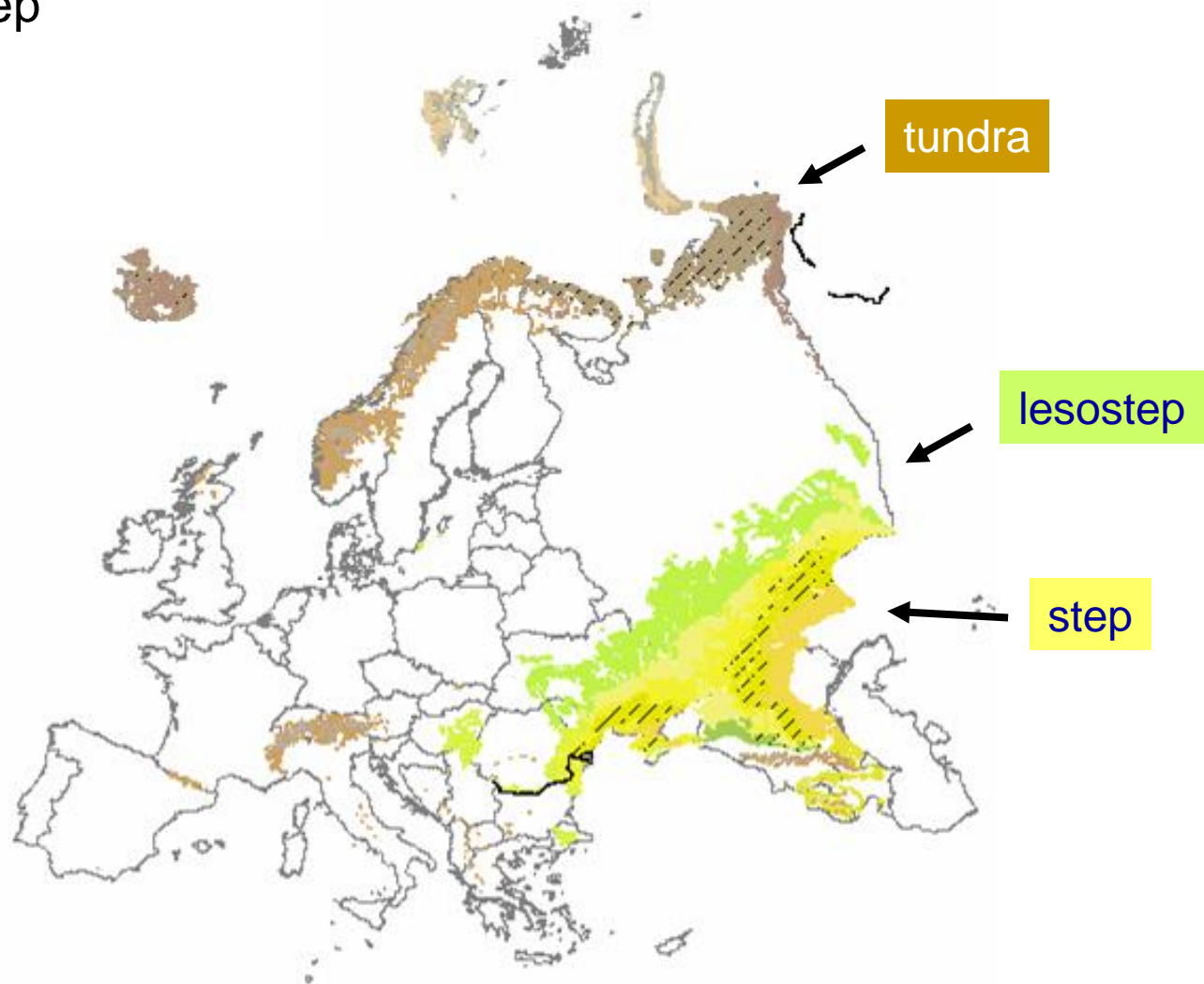
in coop. with: Manfred Altermann
K.-D. Jäger
† Julius Fink
† Marton Pecsí

layout: Dagmar Haase,
Kristin Magnucki
Jana Köppler
Amelie Sandau

100 0 100 200 300 400 500 Miles

Současné rozšíření stepi a tundry v Evropě

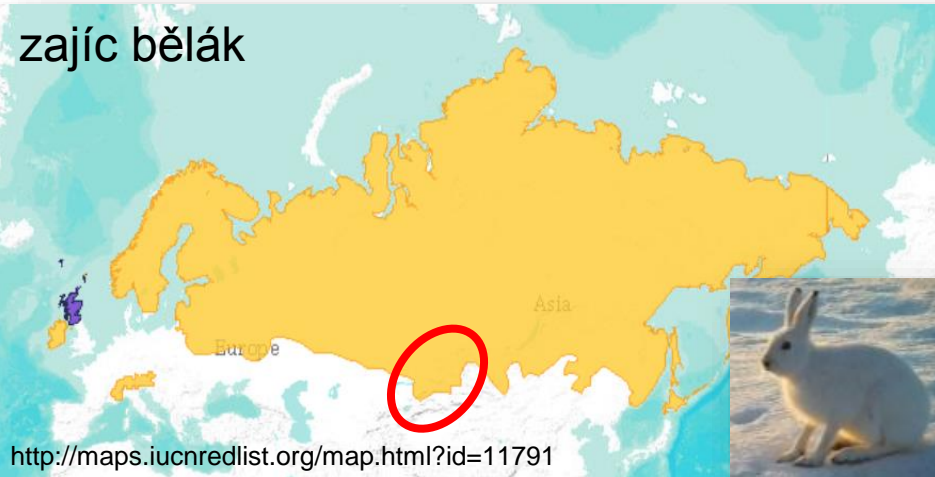
- Arktida jako analogie:
 - ☹️ rozdílná elevace, chod teplot
 - ☹️ vlhko – chybí step
 - ☹️ kyselá substráty



Kontinentální refugium

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

zajíc bělák



refugium druhů kontinentální stepi

hraboš úzkolebý



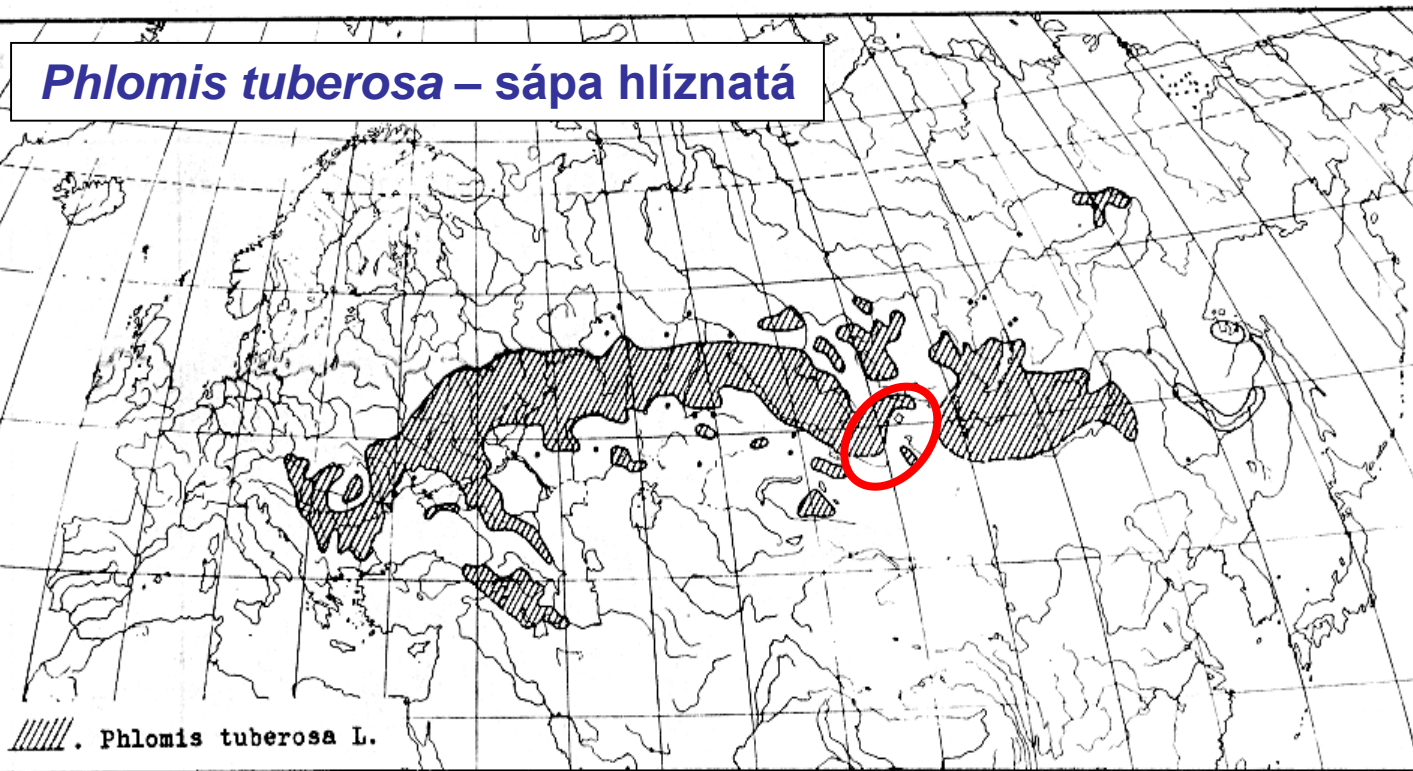
pišťucha stepní



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.)

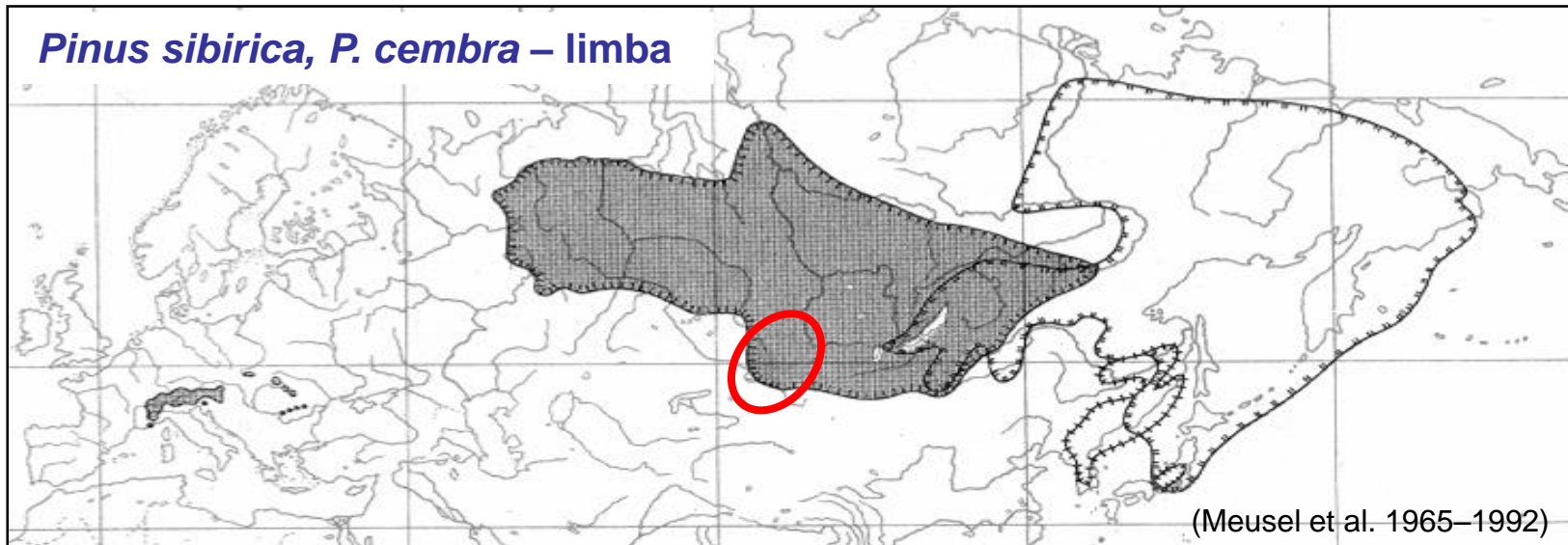
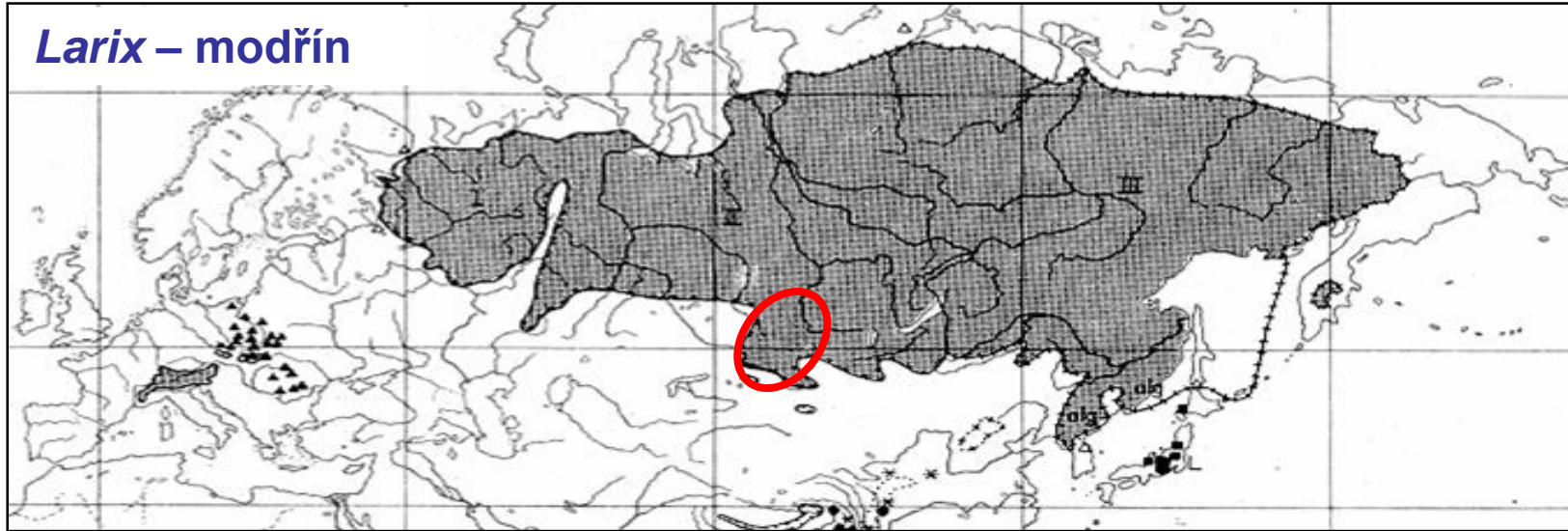
Phlomis tuberosa – sápa hlíznatá



(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

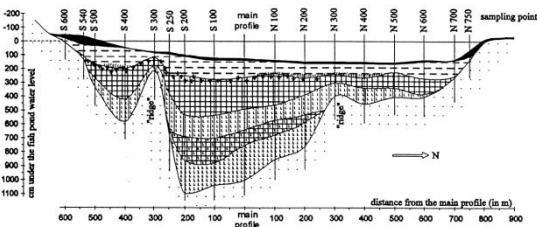


Vývoj vegetace Altaje a Čech od LGM po současnost

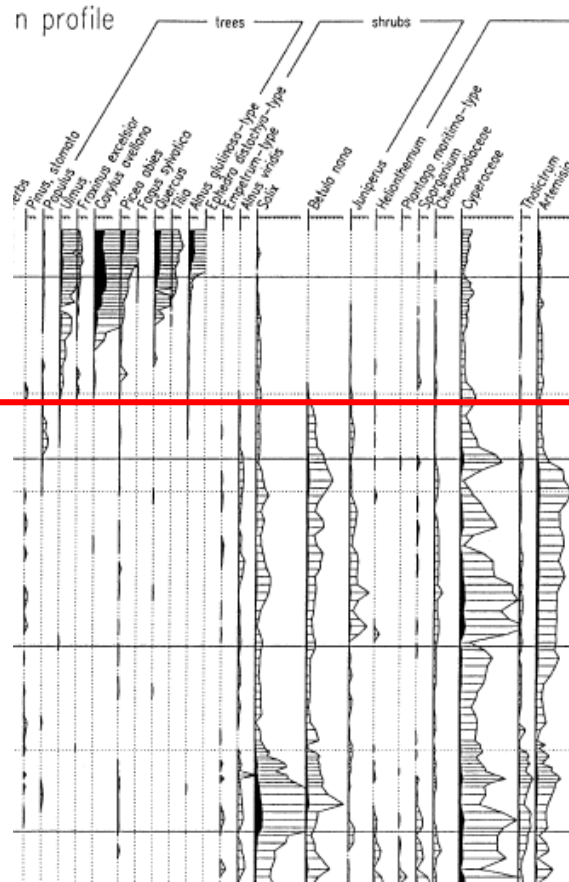
- fosilní pylová data z Altaje (př. kontinentálního refugia glaciálních druhů) indikují jen kvantitativní (ne kvalitativní) změnu druhového složení na přechodu mezi pleistocénem a holocénem

holocén

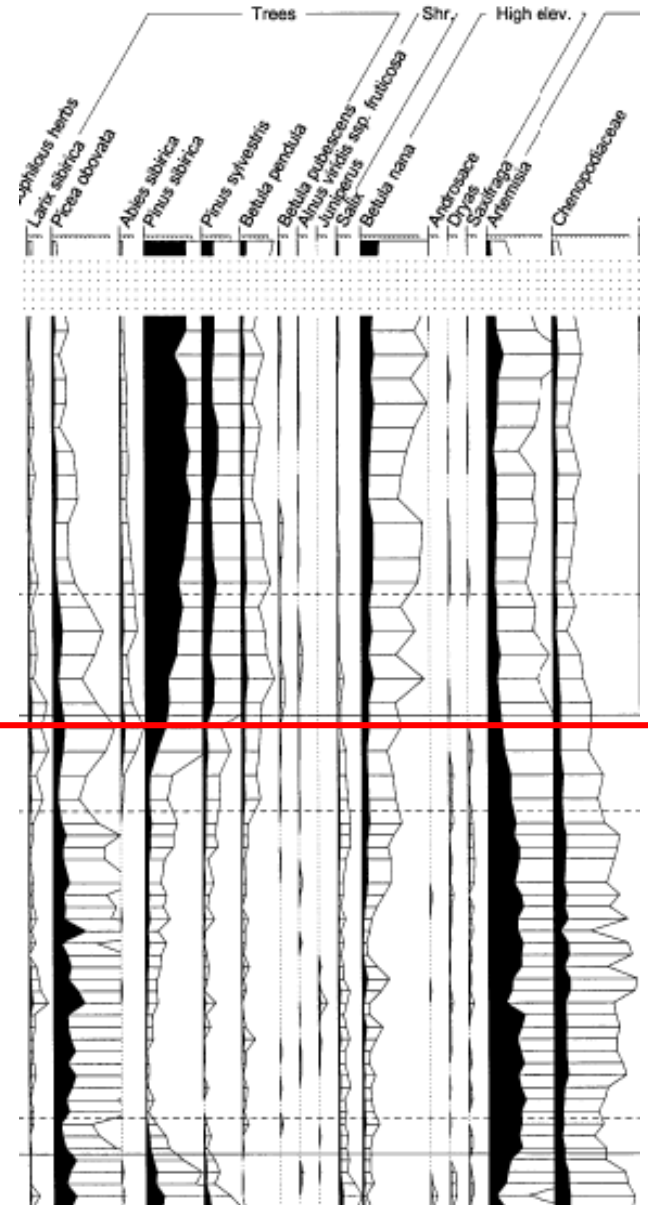
pleistocén



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



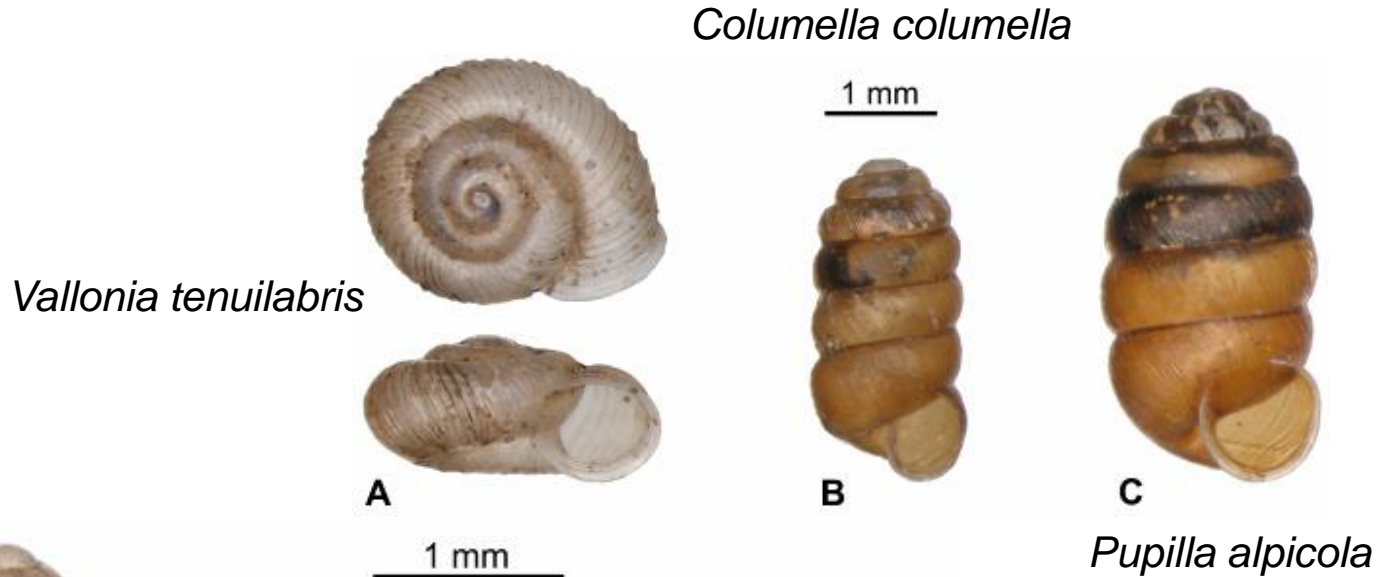
Tundra s *Betula rotundifolia*

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

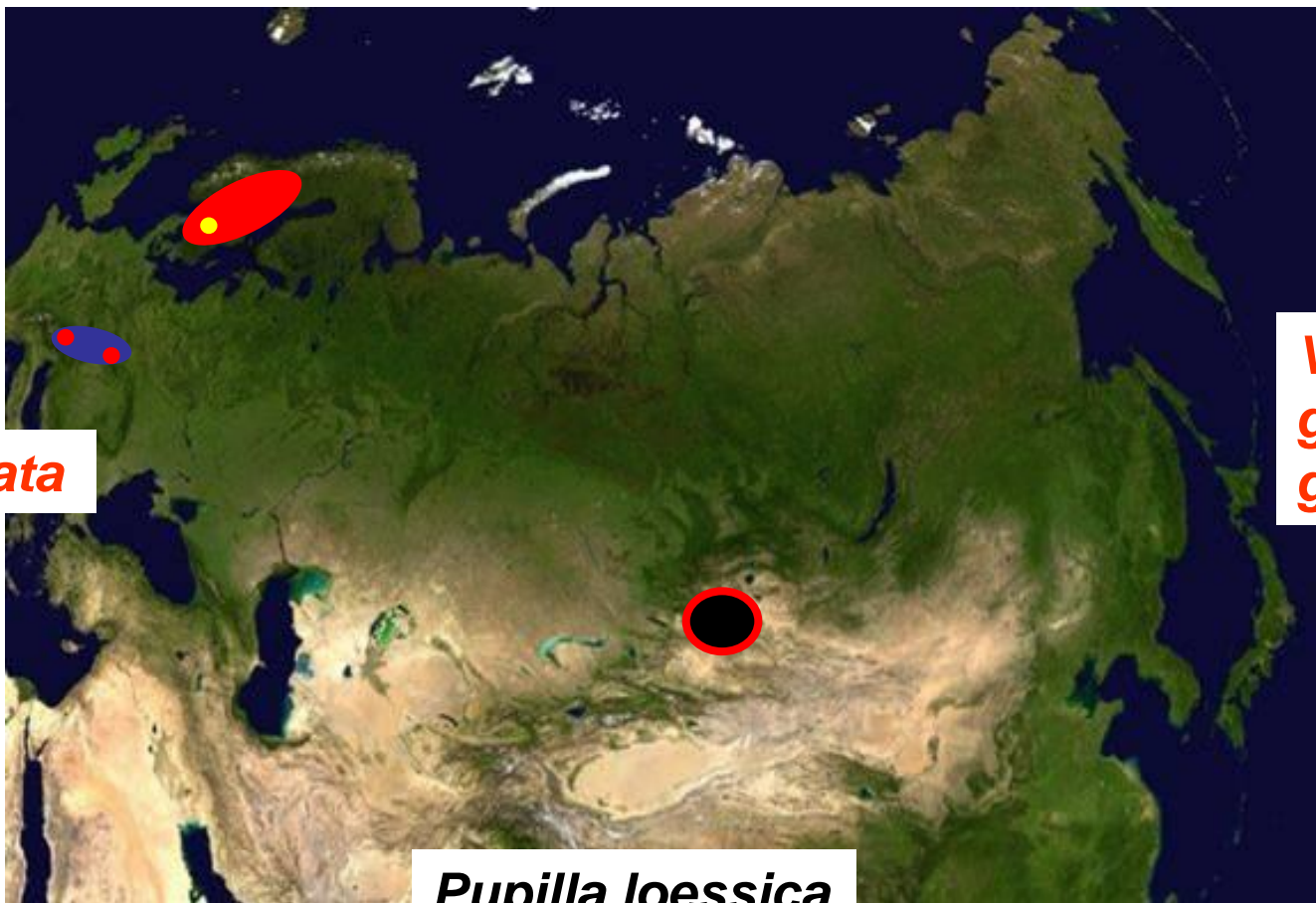


G
Vertigo genesioides (genesii)

Současné rozšíření indikačních druhů evropských spraší



Vertigo parcedentata



Vertigo genesii / genesioides



Pupilla alpicola

Pupilla loessica



Columella columella

Vertigo pseudosubstriata



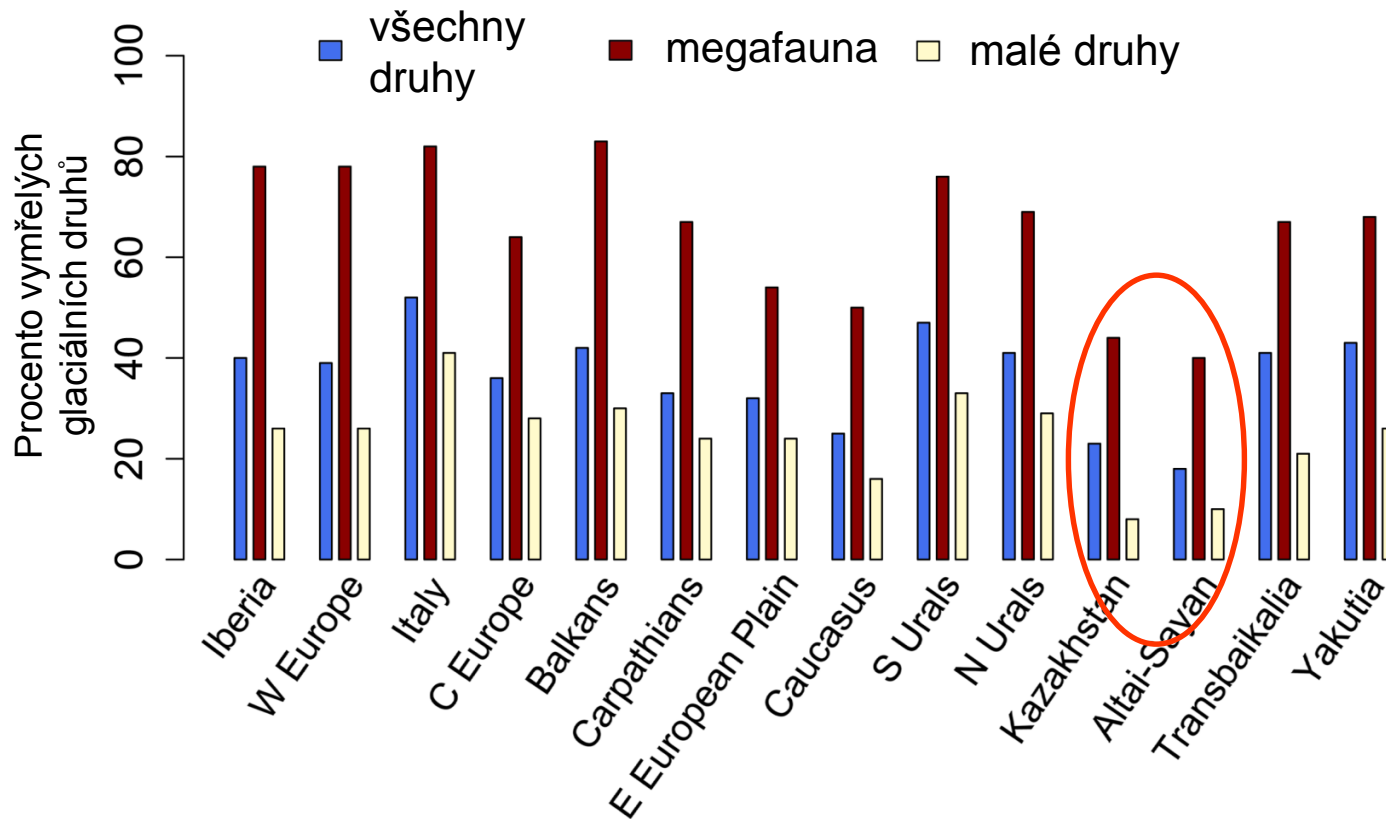
Vallonia tenuilabris

Fosilní a současné fauny savců



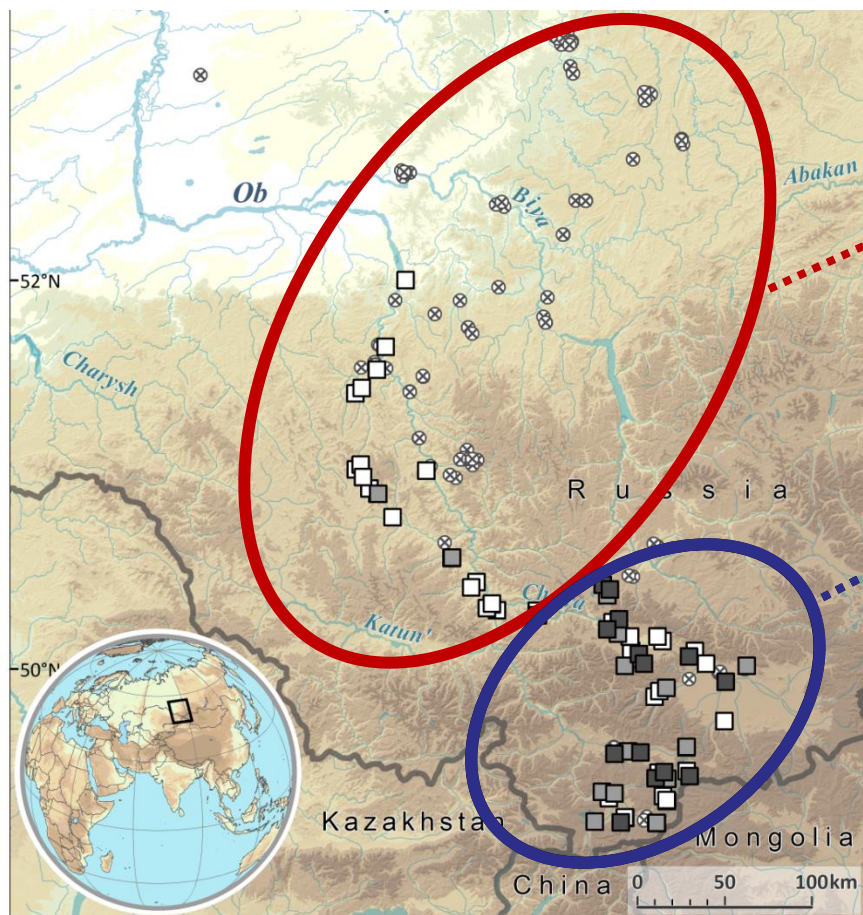
Věra Pavelková
Řičánková

- 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

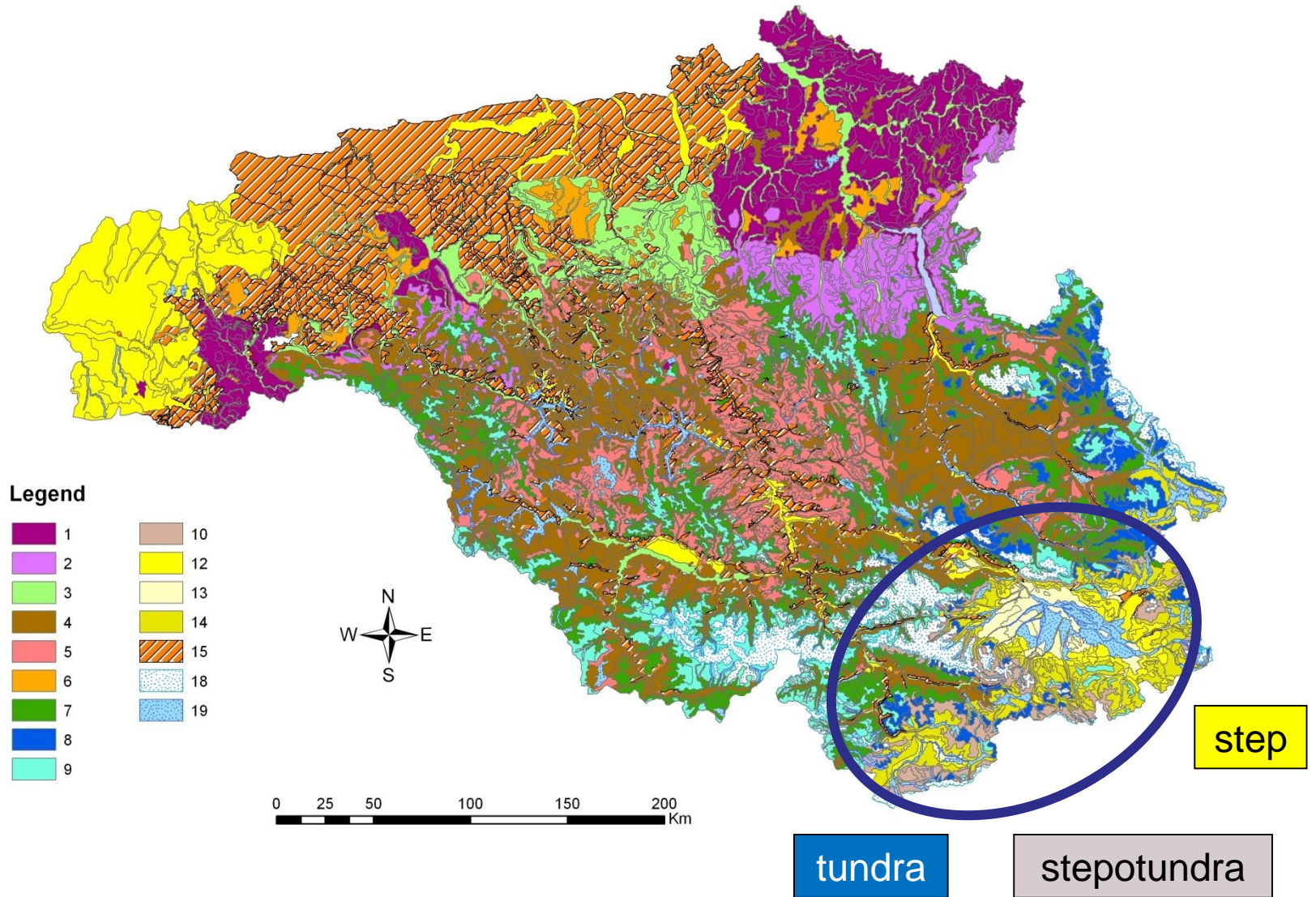
sucho a chladno
potenciálně analogie krajiny
posledního glaciálního maxima:
- Kurajská step
- Čujská step
- plošina Ukok

⊗ 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



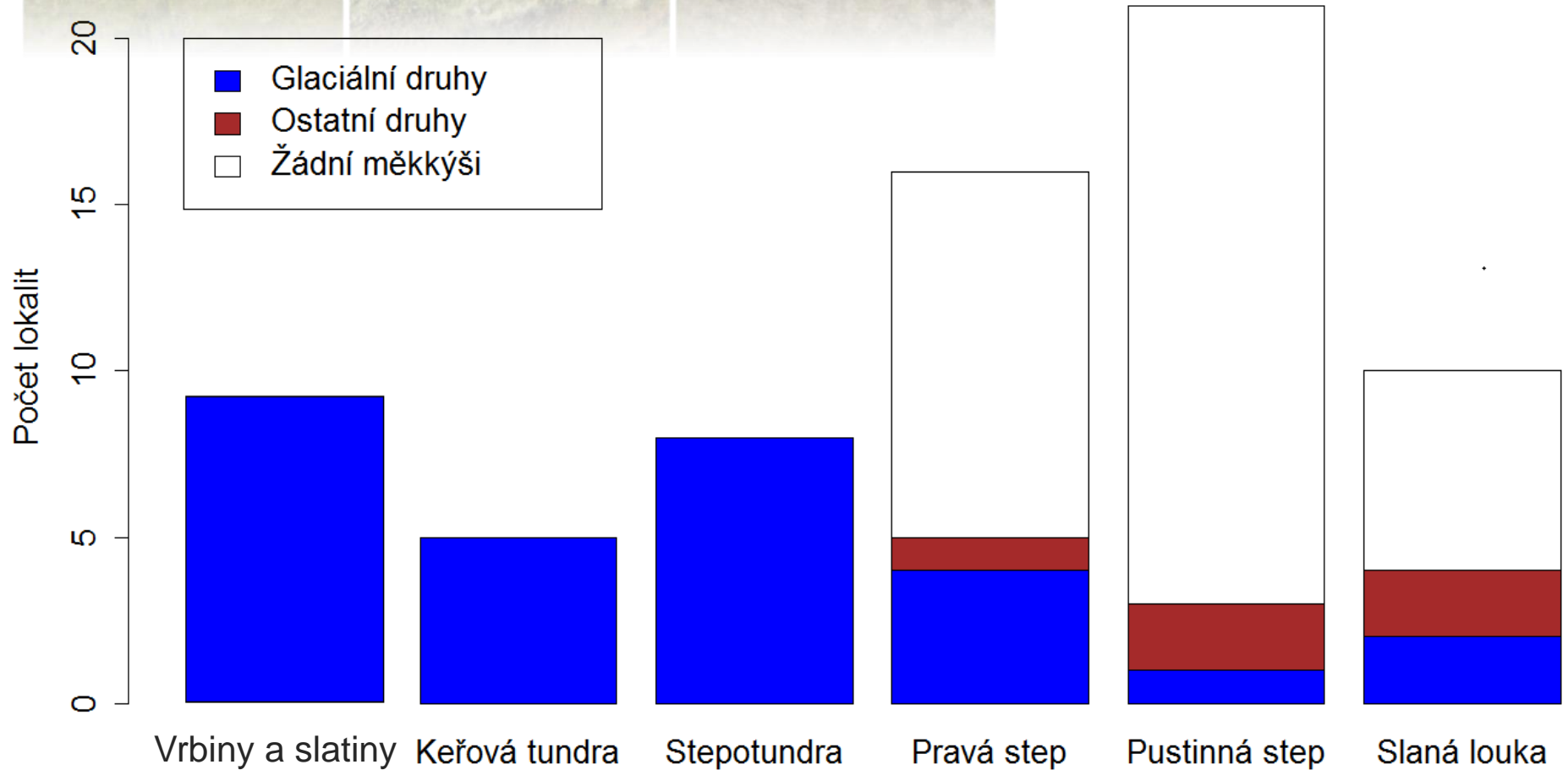
nelesní bazické slatiniště

Biotoxy s absencí plžů na Altaji

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

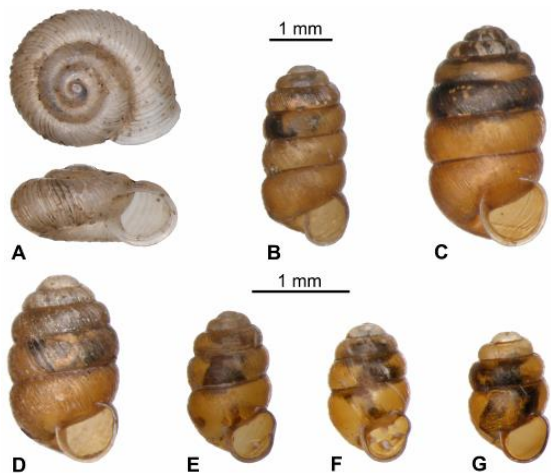
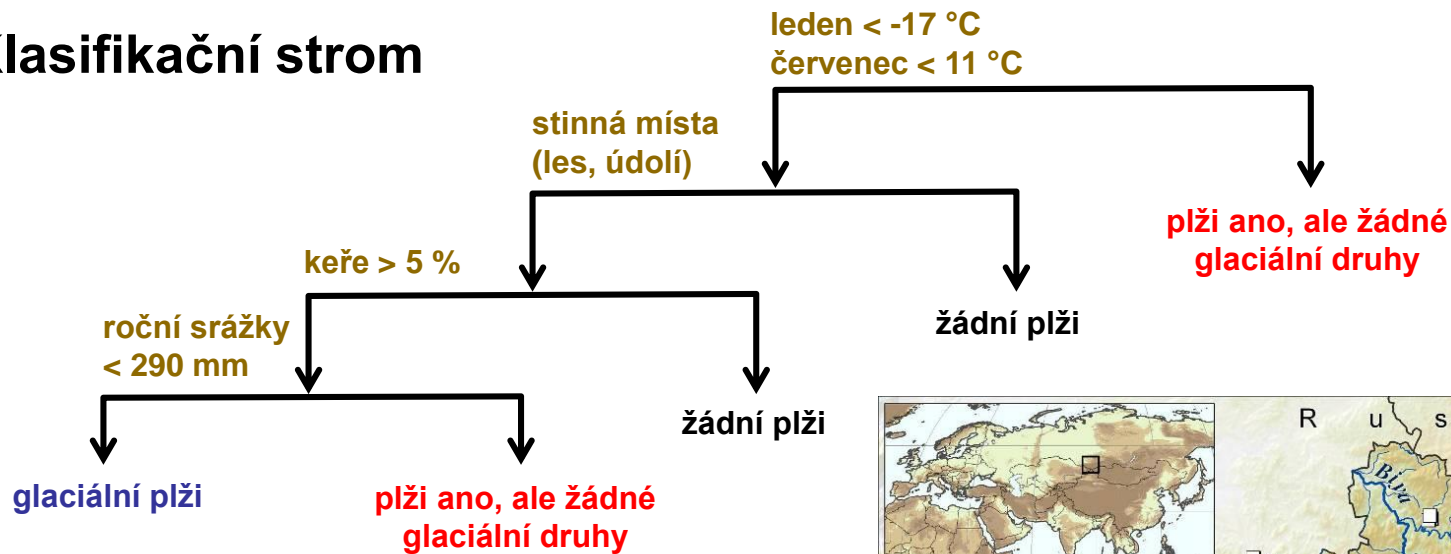


Glaciální plži ve stepotundře jižního Altaje



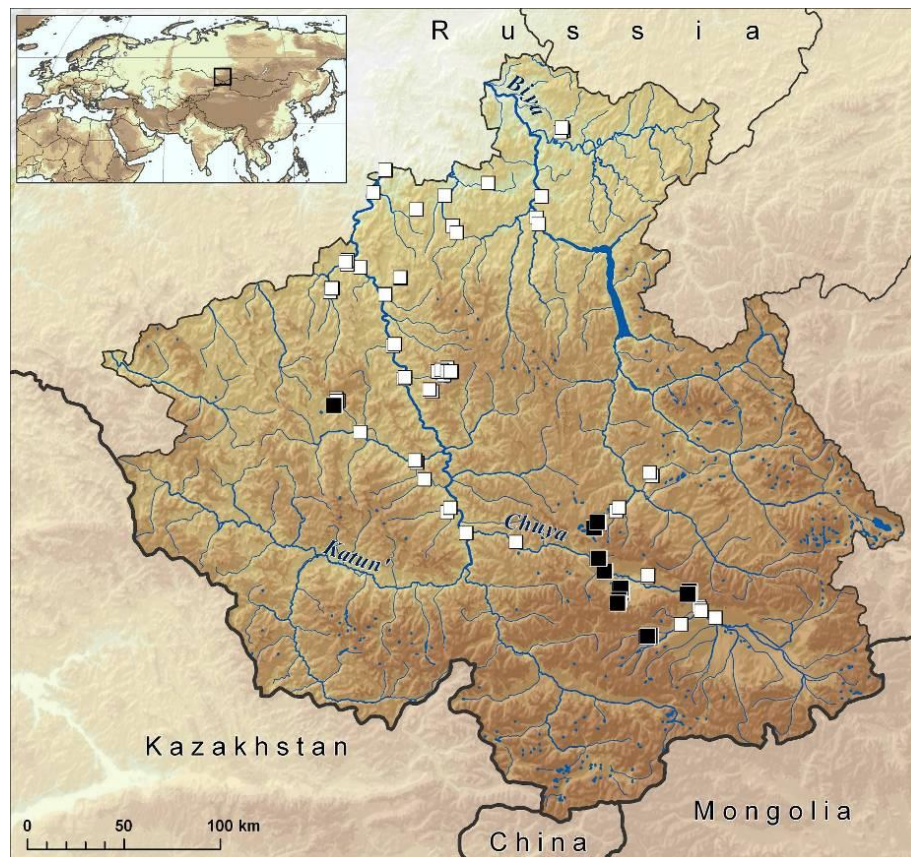
Indikační hodnota těchto glaciálních druhů pro paleorekonstrukce

Klasifikační strom

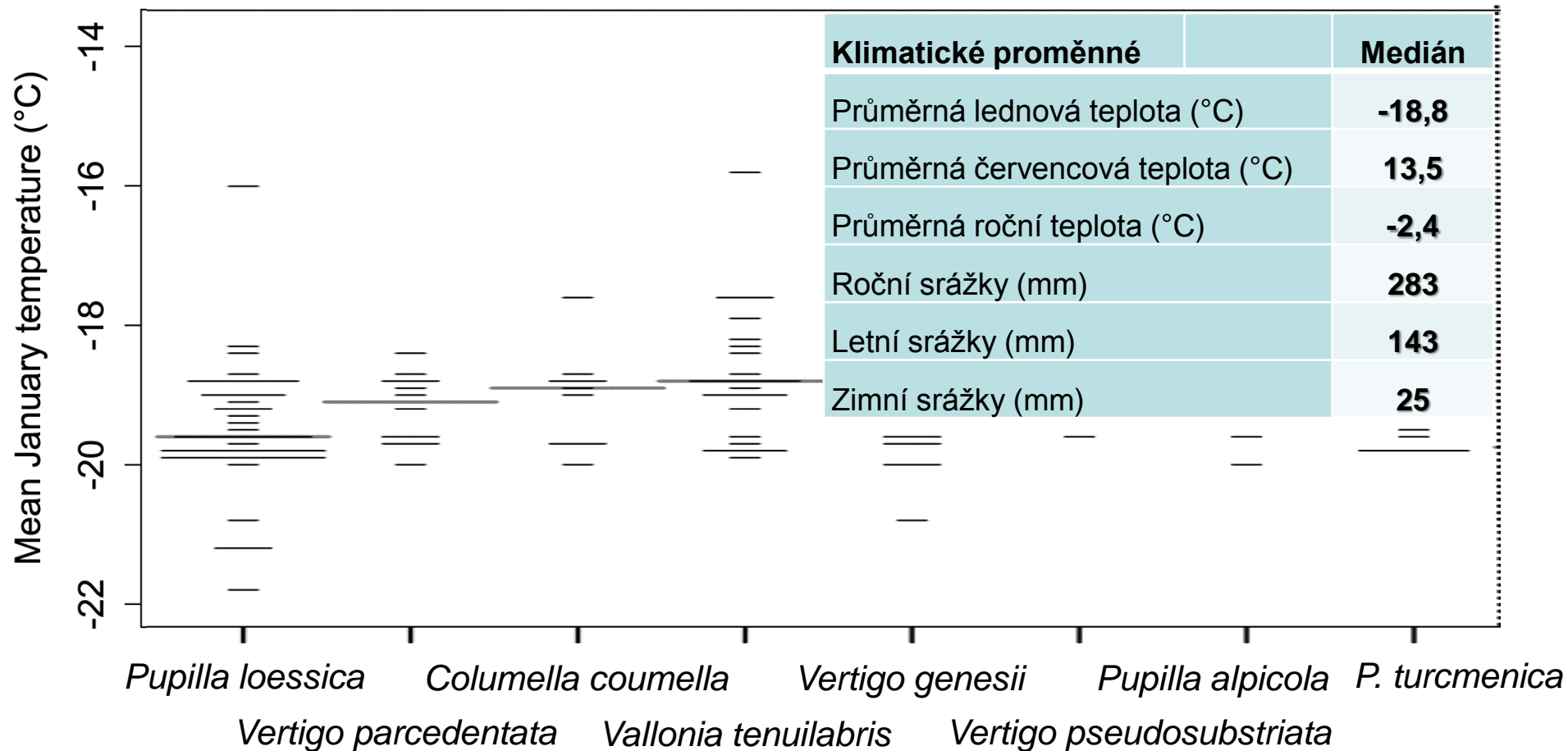


□ lokality bez glaciálních plžů

■ lokality s glaciálními plži



Indikační hodnota glaciálních druhů pro rekonstrukce paleoteploty



Jak mohla vypadat střední Evropa ve vrcholném glaciálu...



Altaj, Kurajská step

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)