

# Změny fauny Evropy v kvartéru

# Doklady o vývoji fauny

- Fosílie → tafocenózy (společenstva fosilních organismů)
    - Vývržky dravců
    - Akumulace ulovené zvěře jeskynními šelmami (medvědi, hyeny)
    - Sídliště paleolitických lovců
    - Schránky měkkýšů
  - Fylogeografie
  - Paleodistribuční modelování
- } viz minulá přednáška

# Kosti obratlovců

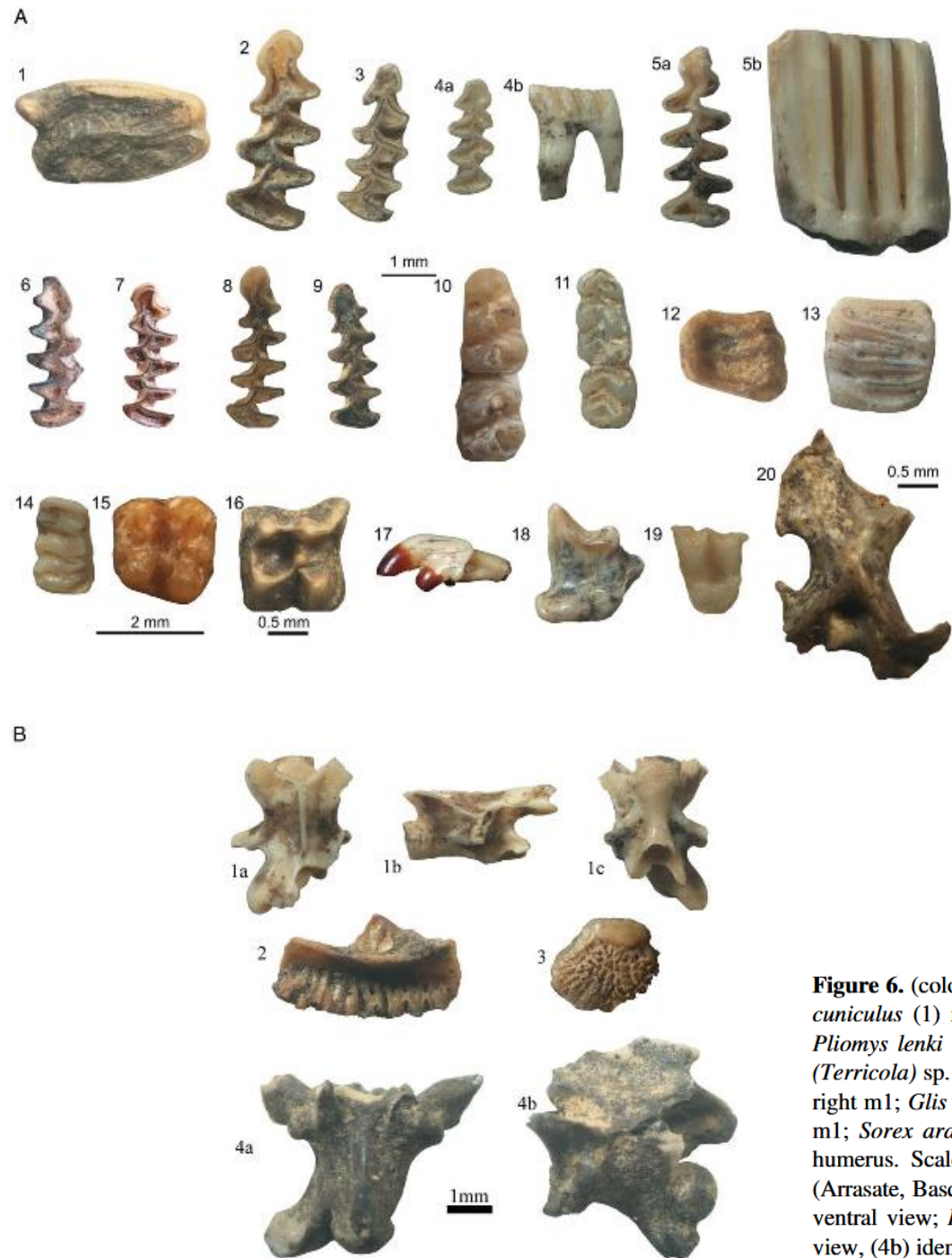
- Nálezy jsou většinou řídké, neumožňují detailnější statistické zhodnocení
- Vyšší koncentrace v krasových oblastech: zejména v jeskyních, u pat skalních stěn, méně v pramenech bohatých na CO<sub>2</sub>, **hojně ve spraších**
- Determinace možná do druhové úrovně, výhodou je vysoká různorodost
- Tři skupiny (Horáček & Ložek 1988):
  1. Velcí savci – hodně pohybliví, spíše jednotlivé nálezy
  2. Netopýři – pouze v hlubších jeskyních, ale více stenovalentních a indikačně důležité druhy
  3. Drobní zemní obratlovci – nejdůležitější, vysoká diverzifikace i během kvartéru, **paleobiogeografický a chronostratigrafický význam**
- V porovnání s měkkými jsou spíše eurytopní a více pohybliví – odráží podmínky v širším okolí naleziště



*Glis glis* (plch velký) – typický druh interglaciálních faun, složených převážně z lesních teplomilných druhů



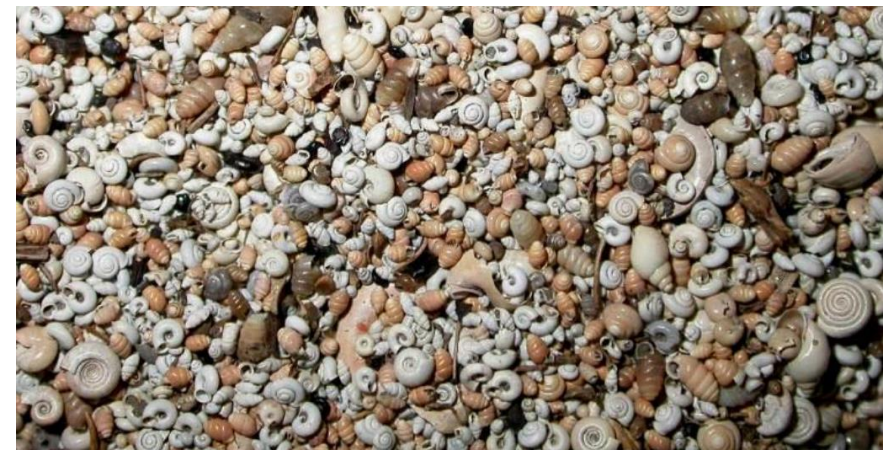
*Microtus gregalis* (hraboš úzkolebý) – vůdčí druh glaciální fauny, dnes žije v tundře a stepo-tundře severu a středu Asie



**Figure 6.** (color online) (A) Some small mammals from Lezetxiki II Cave (Arrasate, Basque Country, Iberian Peninsula). cf. *Oryctolagus cuniculus* (1) right m2; *Arvicola amphibius* (2) left m1; *Chionomys nivalis* (3) left m1; *Clethrionomys glareolus* (4a–b) right molar; *Pliomys lenki* (5a–b) left m1; *Microtus oeconomus* (6) right m1; *Microtus agrestis* (7) left m1; *Microtus arvalis* (8) left m1; *Microtus (Terricola)* sp. (9) left m1; *Allocricetus bursae* (10) left m1–m2; *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (11) right m1–m2; *Eliomys quercinus* (12) right m1; *Glis glis* (13) left m2; *Muscardinus avellanarius* (14) right M1; *Sicista betulina* (15) right P4; *Erinaceus* cf. *europaeus* (16) left m1; *Sorex araneus-coronatus* (17) left I; *Neomys* sp. (18) right P4; *Crocidura russula* (19) right M1/2; *Talpa* cf. *europaea* (20) left humerus. Scale bars: 1–14, 17–19 = 1 mm; 15 = 2 mm; 16, 20 = 0.5 mm. (B) Some amphibians and reptiles from Lezetxiki II Cave (Arrasate, Basque Country, Iberian Peninsula). *Salamandra salamandra* (1a) trunk vertebra dorsal view, (1b) idem lateral view, (1c) idem ventral view; *Rana temporaria-iberica* (2) left premaxilla; *Anguis fragilis* (3) osteoderm; *Vipera* cf. *seoanei* (4a) trunk vertebra ventral view, (4b) idem lateral view. Scale bar = 1 mm.

# Schránky měkkýšů

- Zachování vyžaduje vysoký obsah karbonátů v sedimentech
  - Ve vysokých počtech ve spraších, pěnvcích (sladkovodní vápence) a vápencových sutích
  - Nálezy z širokého spektra nadmořských výšek (od nivních hlín až po horské jeskyně ve vápencových pohořích)
- Spolehlivé a relativně snadné určování do druhové úrovně
- Možnost počítání jedinců – odhad abundancí
- Ukazují lokální podmínky a sukcesní stádium stanoviště
- Autekologie, historie šíření a současné rozšíření střeoevropských druhů je dobře známé, malé fylogenetické změny (ve srovnání s obratlovci)
- Detailně rozpracované využití v kvartérní ekologii – rekonstrukce vývoje přírody (také např. rekonstrukce srážek (vodní měkkýši) a teploty)



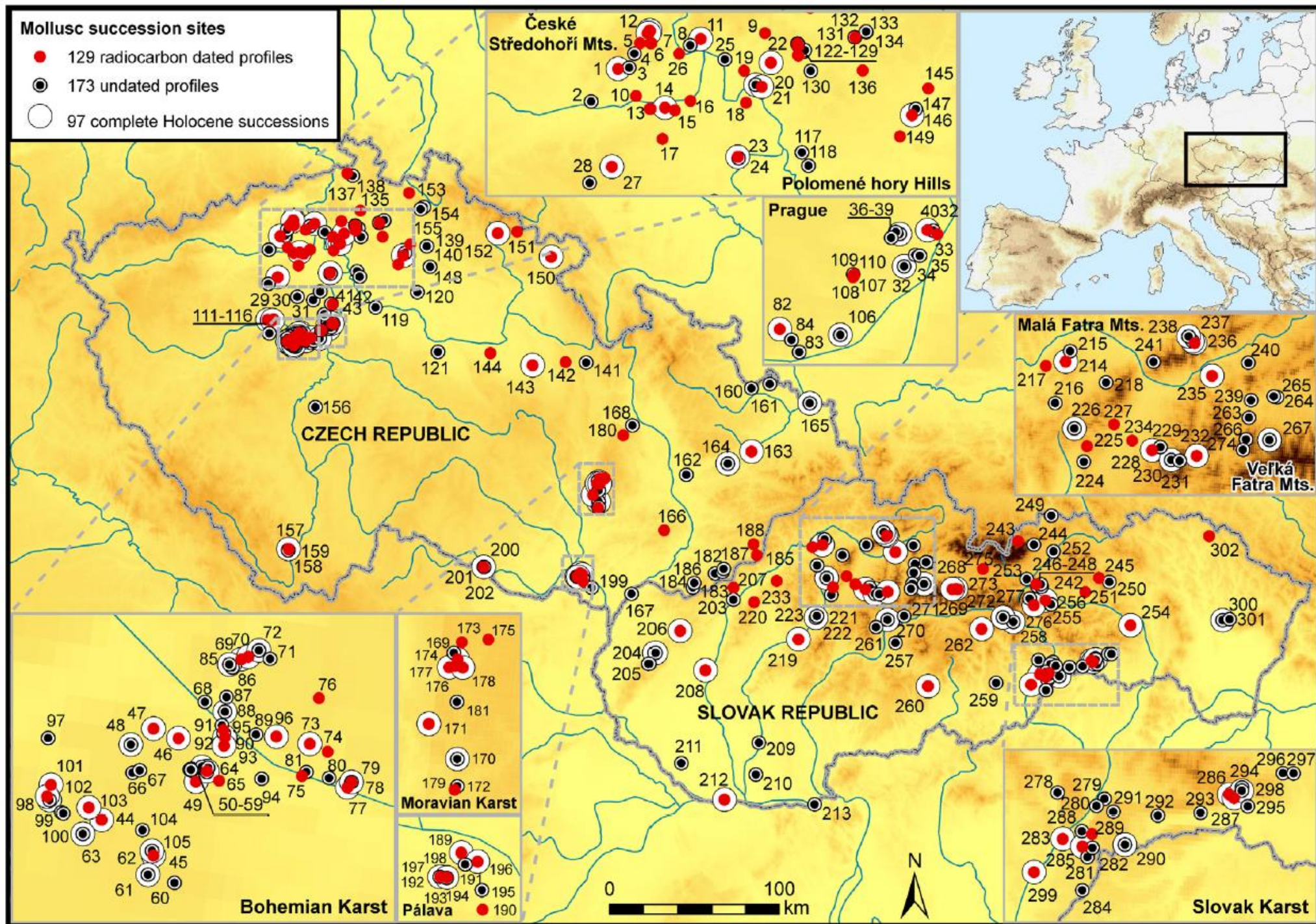
Výplav sedimentu pěnvcového mokřadu



***Pupilla loessica*** (zrnovka sprašová) – jeden z vůdčích druhů sprašových malakofaun, přežila ve stepích jižní Sibiře

Pozice 330 holocenních profilů na území ČR a SR (naprostá většina zpracována V. Ložkem); aktuálně evidováno 370 profilů

Horáčková et al. 2015



# Principy

- Aktualismus
  - Nároky druhů jsou v čase neměnné – znalosti autekologie současných populací využíváme k paleorekonstrukci – většina kvartérní bioty stále někde přežívá (extinkce hlavně u velkých obratlovců)
- Kombinace výpovědí více taxonomických skupin
  - Různé fosilizační nároky = výpovědi o různých stanovištích/podmínkách (rostliny, měkkýši, obratlovci, krytenky, pakomáři, lasturnatky, perloočky)
  - Makrozbytky rostlin a pylová zrna hlavně z rašelinných sedimentů – vlhké a kyselé prostředí vyšších poloh
  - Měkkýši a obratlovci – vápnité oblasti a sedimenty (svahoviny, naplaveniny, výplně jeskyní, pramenné vápence), vyšší spektrum reliéfu a nadmořských výšek
  - Měkkýši a makrozbytky – lokální vs. pyl a obratlovci – regionální kontext



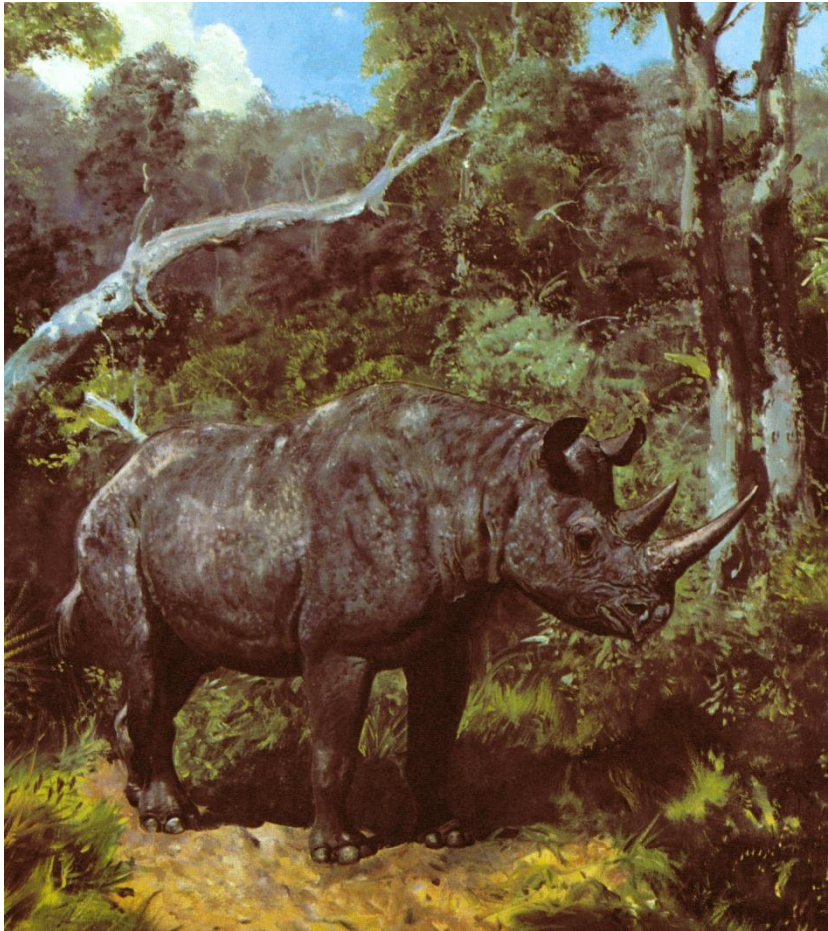
# Klimaticky podmíněné změny fauny obratlovců v Pleistocénu

- Interglaciály = ANTIKVOVÁ FAUNA
  - slon lesní (*Palaeoloxodon antiquus*), nosorožec Merckův (*Dicerorhinus kirchbergensis*), nosorožec etruský (*Dicerorhinus etruscus*), jelen, srnec, tur, zubr, prase, daněk, liška, plch, myšice, norník
- Glaciál = MAMUTOVÁ FAUNA:
  - mamut severní (*Mammuthus primigenius*), srstnatý nosorožec (*Coleodonta antiquitatis*), kůň sprašový (*Equus ferus germanicus*), sob, pižmoň, sajga, svišť, pištucha, zajíc bělák, medvěd jeskynní, liška polární

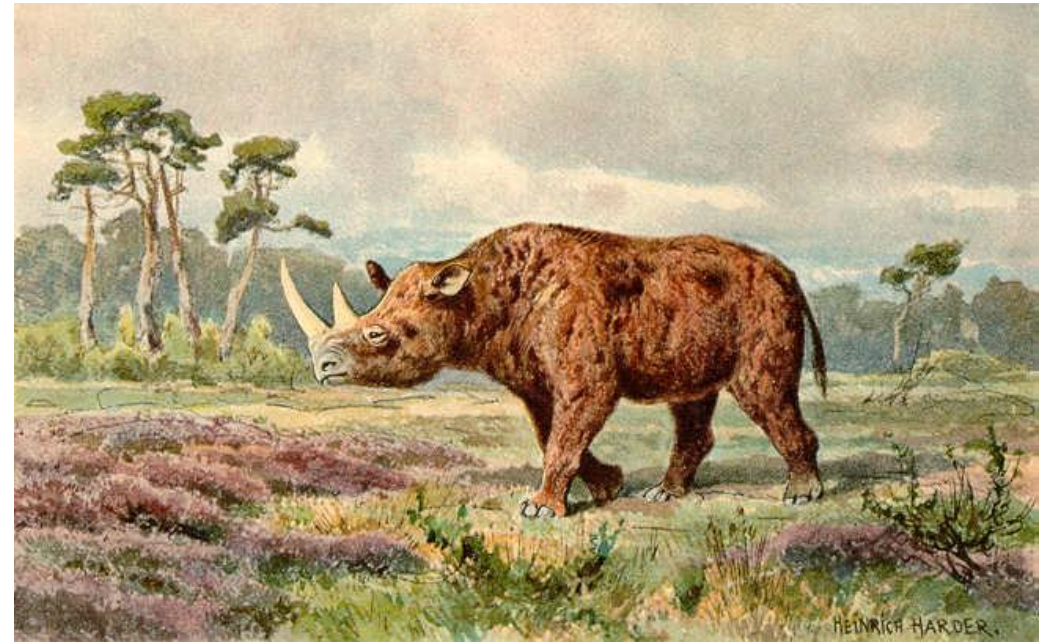


# Antikvová fauna

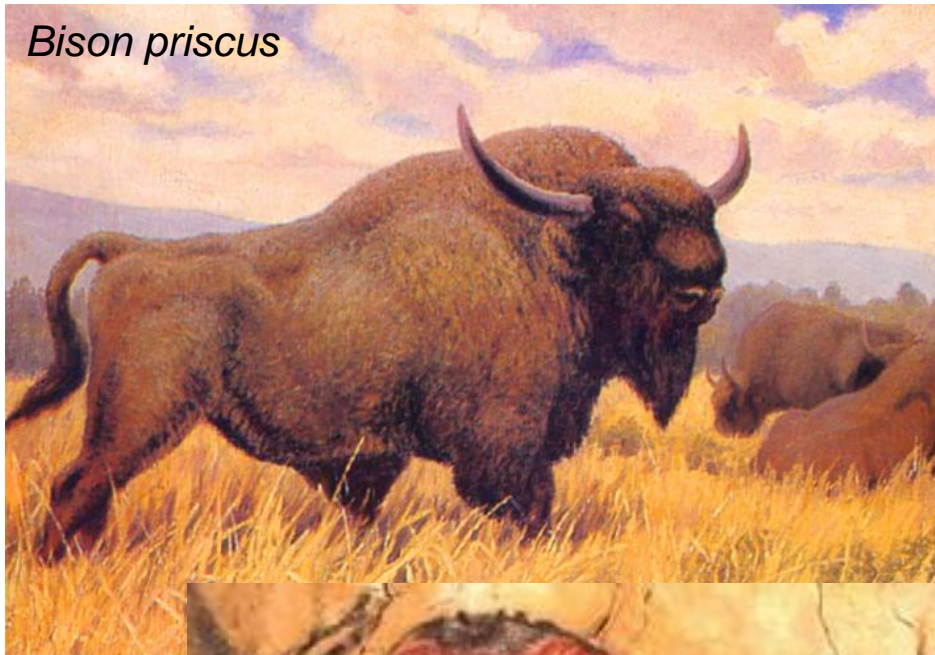
*Dicerorhinus/Stephanorhinus etruscus*  
– interglaciály spodního a počátku  
středního pleistocénu



*Dicerorhinus/Stephanorhinus kirchbergensis*  
– interglaciály středního a svrchního pleistocénu



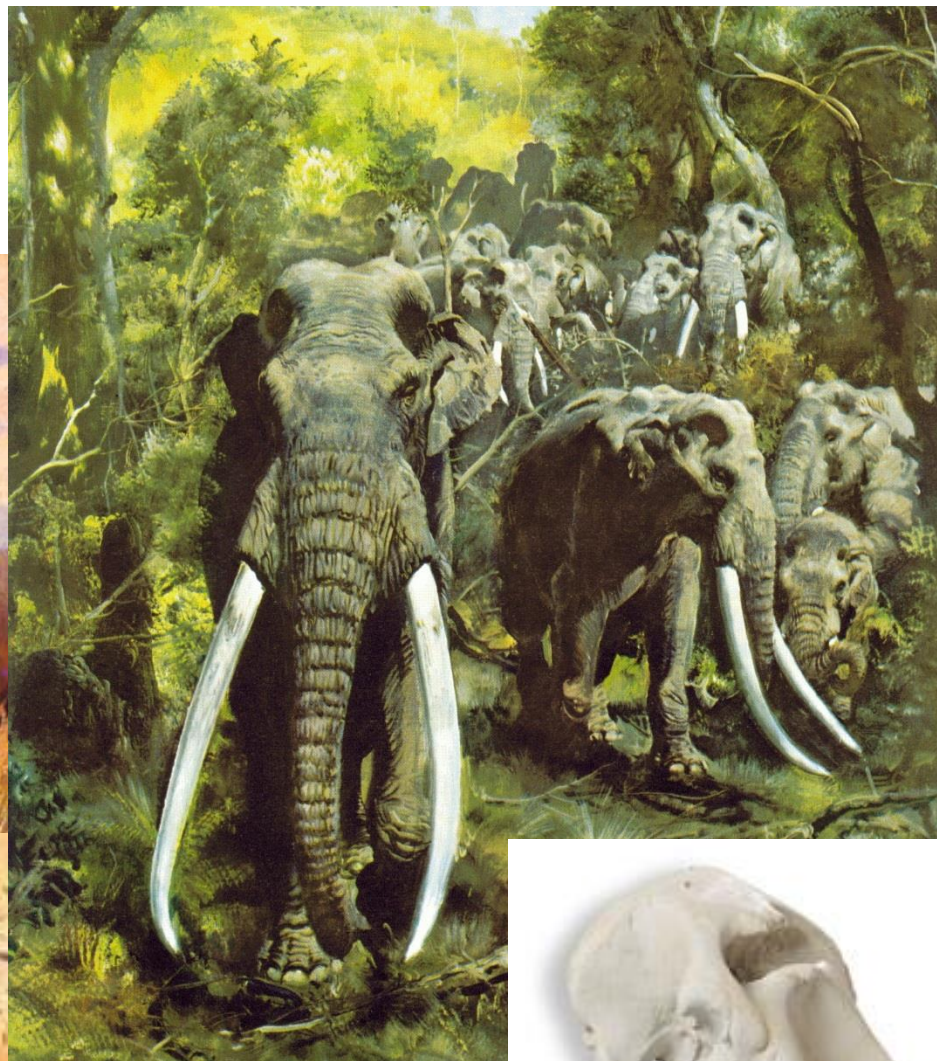
# Antikvová fauna



*Bison priscus*



*Altamira Cave*



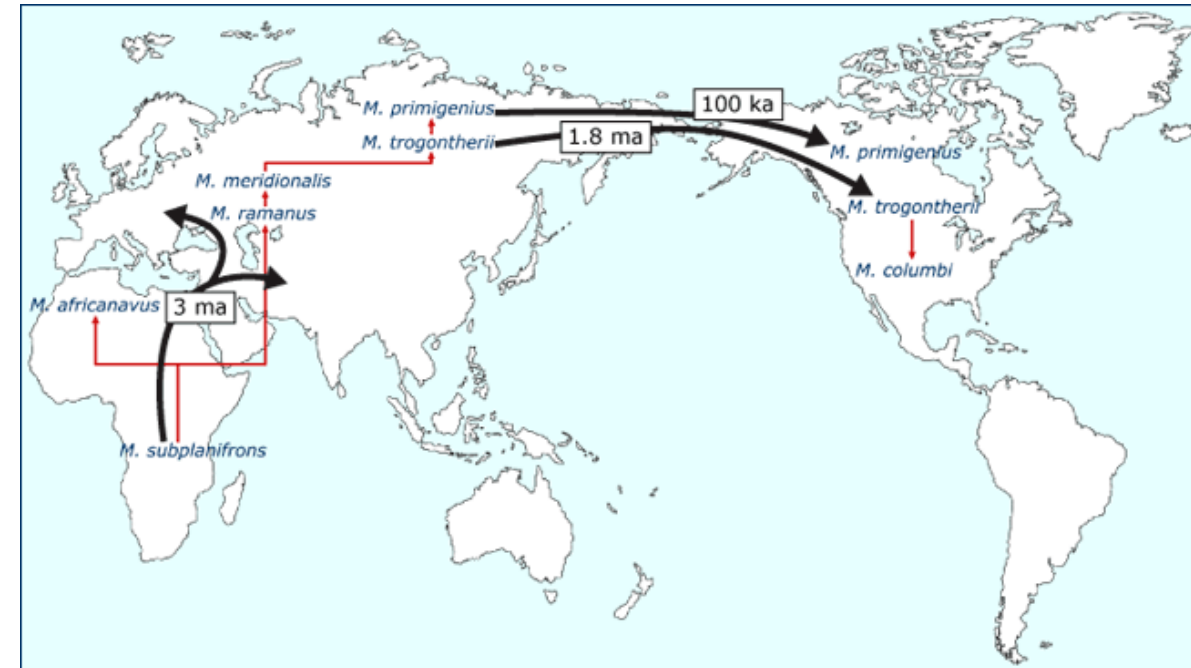
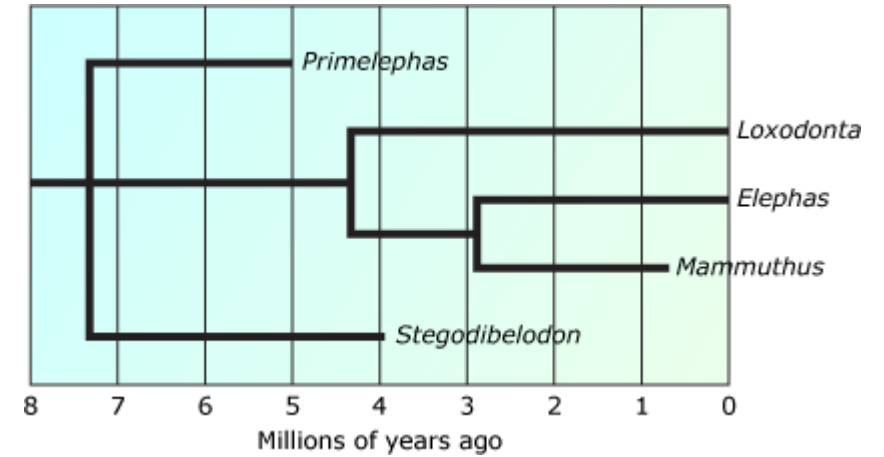
*Palaeoloxodon antiquus*



# Mamutová fauna

## rod Mamut (*Mammuthus*)

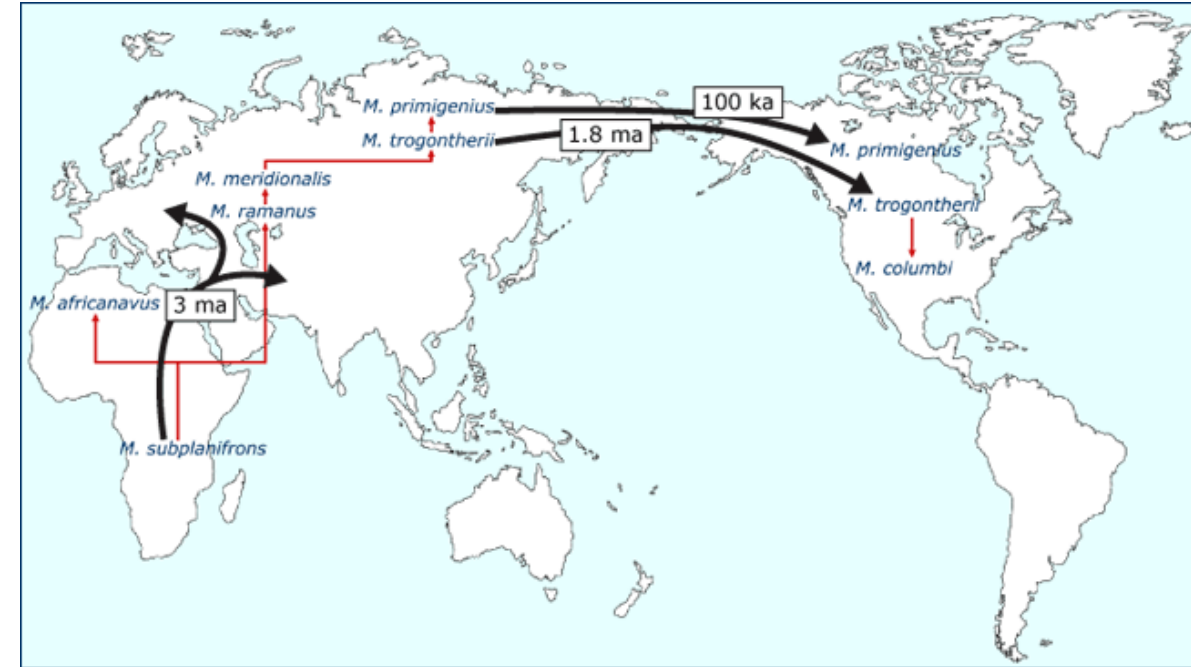
- Poprvé popsáni Johannem Friedrichem Blumenbackem r. 1799
  - *Elephas primigenius* → *Mammuthus primigenius*
- Žili v období cca. 3 Ma – 11 500 BP
- Vyvinuli se v Africe před cca. 3-4 mil. Let
  - *Loxodonta* → zůstali v Africe (*L. africana*)
  - *Elephas* → dvakrát se rozšířili z Afriky
    1. Ve středním Pliocénu do Asie (11 500 BP vymřel v Africe) → *Elephas maximus*
    2. Ve svrchním Pliocénu do Asie a Evropy → extinkce
  - *Mammuthus* → rozšířil se z Afriky do Evropy, Asie i zpět do Afriky



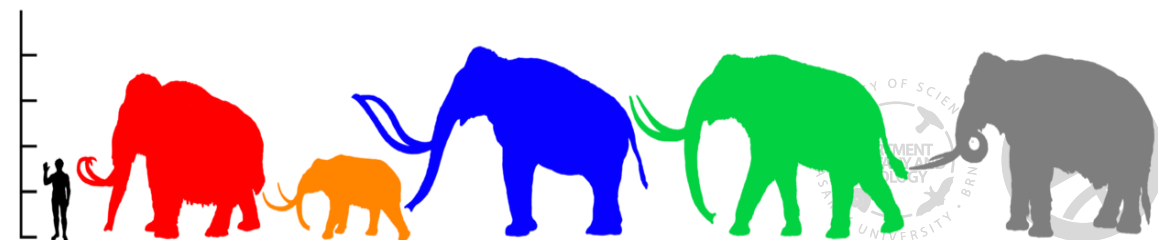
<https://ucmp.berkeley.edu/mammal/mesaxonia/elephantidae.php>

# rod Mamut (*Mammuthus*)

- ***M. subplanifrons***
  - 4 Ma BP v Africe
- ***M. rumanus***
  - ve svrchním pliocénu/spodním pleistocénu (3,5–2,5 Ma) se dostává do Evropy a do Asie
  - nález v Rumunsku (3,2–3 Ma) a v Číně (3,4–2,8 Ma)
- ***M. meridionalis***
  - během spodního pleistocénu (2,6–1,7 Ma) se rozšířil do celé stepní Euroasie
  - okolo 1,7 Ma se přes Beringovu úžinu dostal na americký kontinent, kde se začal vyvíjet v samostatnou větev – ***M. columbi*** (největší druh mamuta dosahující až 4 m výšky)



- *Mammuthus primigenius*
- *Mammuthus exilis*
- *Mammuthus columbi*
- *Mammuthus trogontherii*
- *Mammuthus meridionalis*



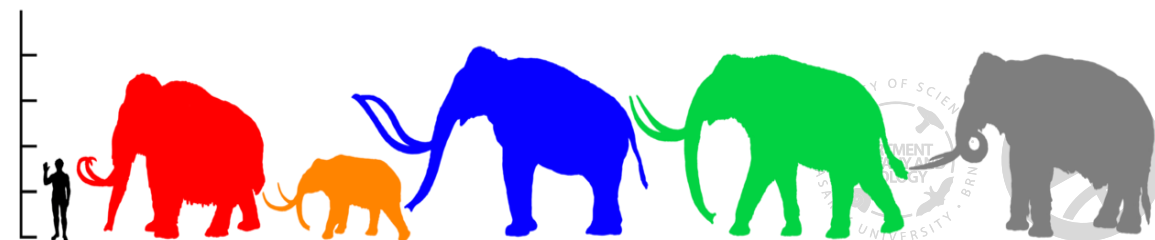
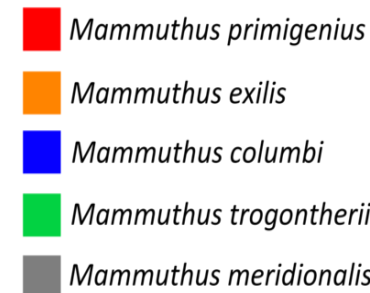
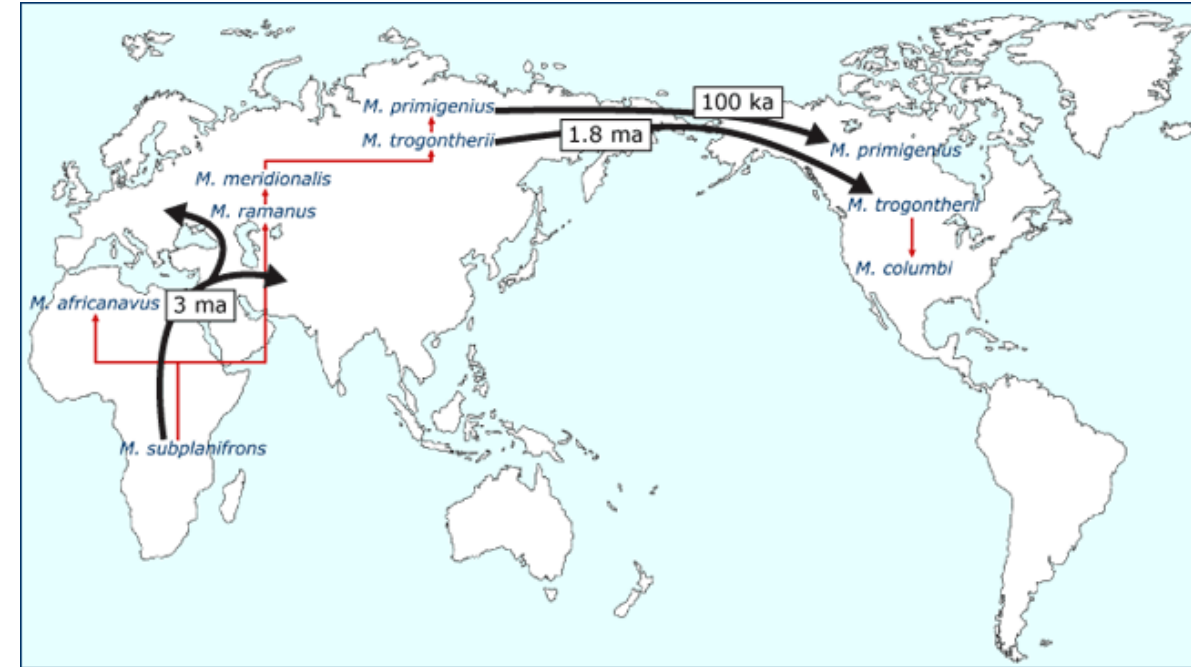
# rod Mamut (*Mammuthus*)

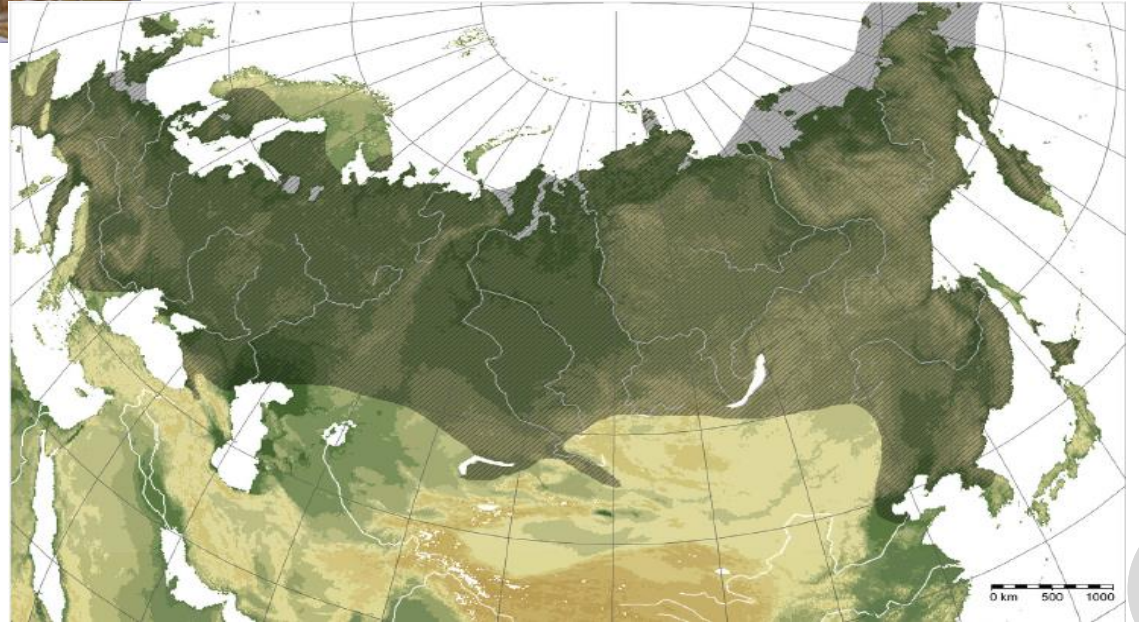
- ***M. trogontherii***

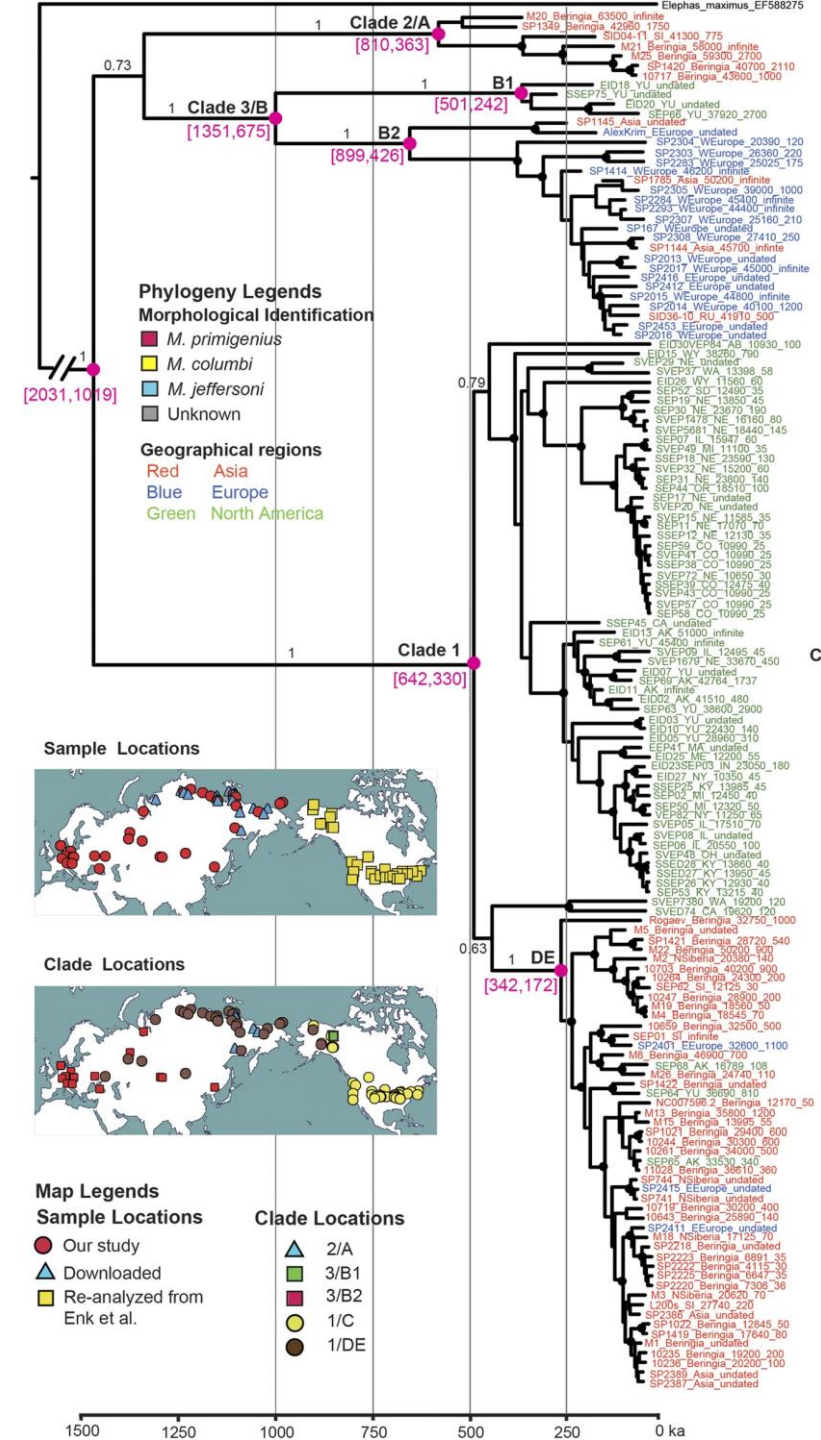
- první fosilní nálezy v Číně (1,6–1,3 Ma)
- pravděpodobně je však starší a vyskytoval se i ve spodním pleistocénu ve stepích severně od Himalájí
- okolo 1,2 Ma největší rozšíření (stoličky nalezeny u Černého moře)
- nálezy i v Evropě: kostry v Srbsku (1– 0,4 Ma) a VB (0.7 Ma), zuby v Německu (640–620 ka)

- ***M. primigenius***

- svrchní pleistocén (150–4 ka)
- byli vyhubeni okolo 10 ka, izolovaná stáda se však udržela na Wrangelově ostrově až do 4 ka
- vyvinul se z *M. trogontherii* díky změnám klimatickým podmínkám (chladnější klima), obýval tak tedy spíš tundru než step







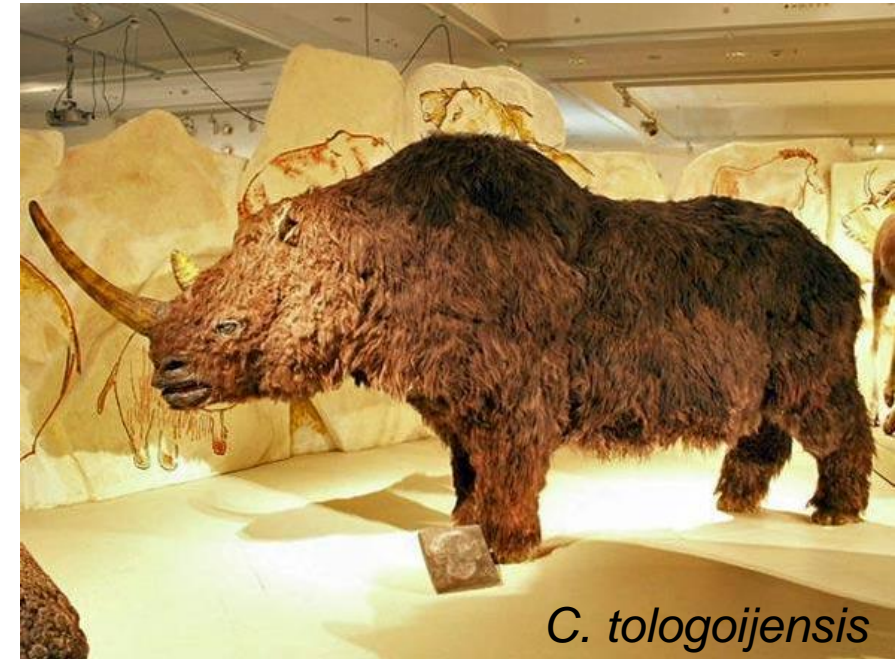
Chang et al. (2017)

# Nosorožci (*Coelodonta*)

- ***Coelodonta thibetana***
  - nejstarší druh, fosilní nález v JZ Tibetu (3,7 Ma)
- ***C. nihowanensis***
  - fosilní nález v Číně (2,55–2,16 Ma)
  - menší s tenčími končetinami
  - původ všech druhů v centrální Asii
- ***C. tologoijensis***
  - nález u Bajkalu (78 ka)
  - jako první z rodu *Coelodonta* se dostal do Evropy
  - známky expanze na sever Sibiře
- ***C. antiquitatis***
  - vyhynul jako jeden z posledních druhů mamutové fauny před ~10 ka



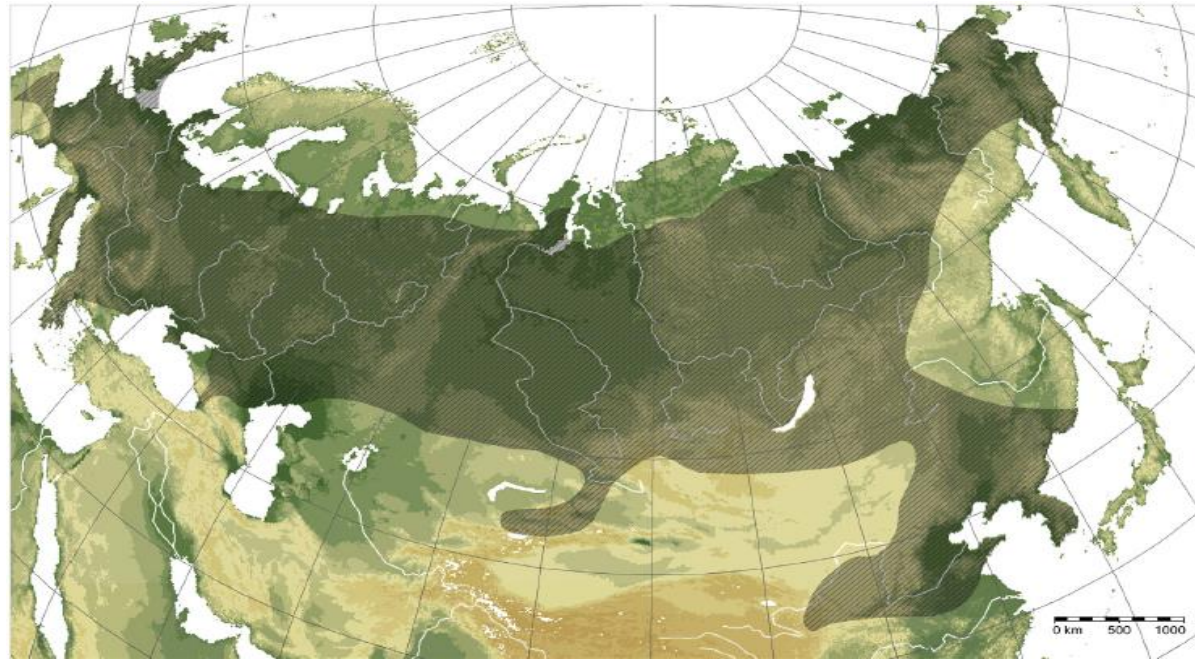
*C. thibetana*



*C. tologoijensis*

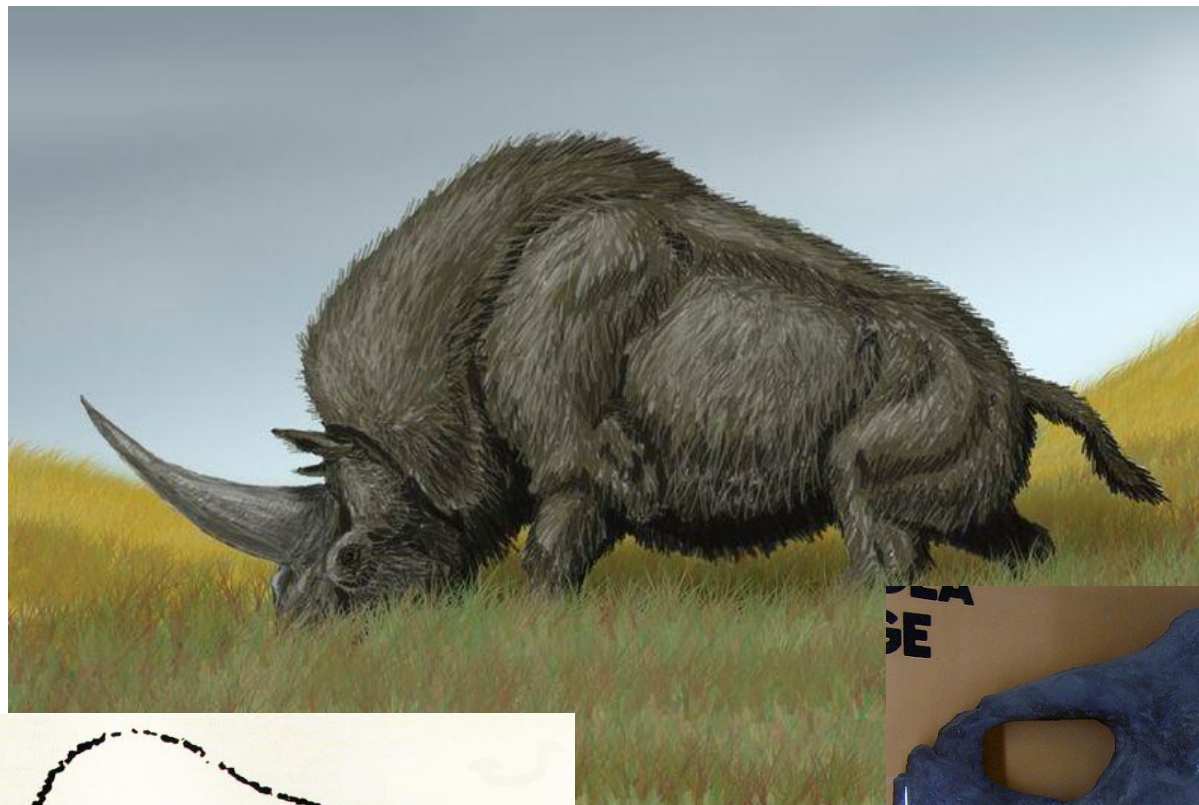


**nosorožec srstnatý (*Coleodonta antiquitatis*)**



# Nosorožec jednorohý (*Elasmotherium sibiricum*)

- První Elasmotéria se objevila na konci pliocénu
- *E. sibiricum* žilo ve středním a svrchním pleistocénu (poslední jedinci vymřeli před 29 ka)
- Výška v kohoutku až 2,7 m, délka 5–6 m

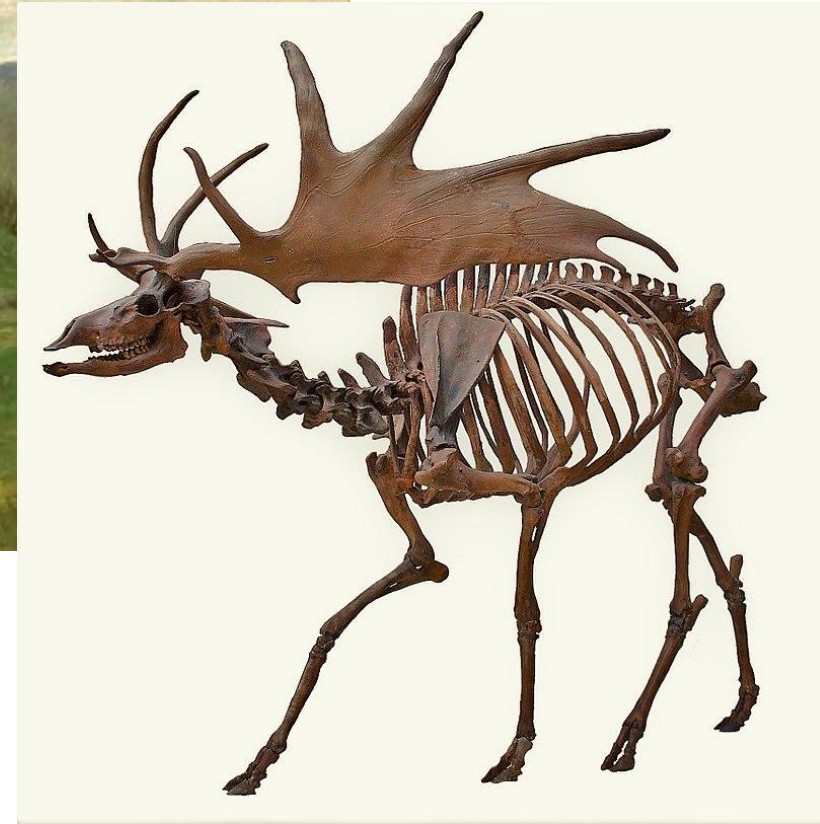


Rouffignac  
Cave



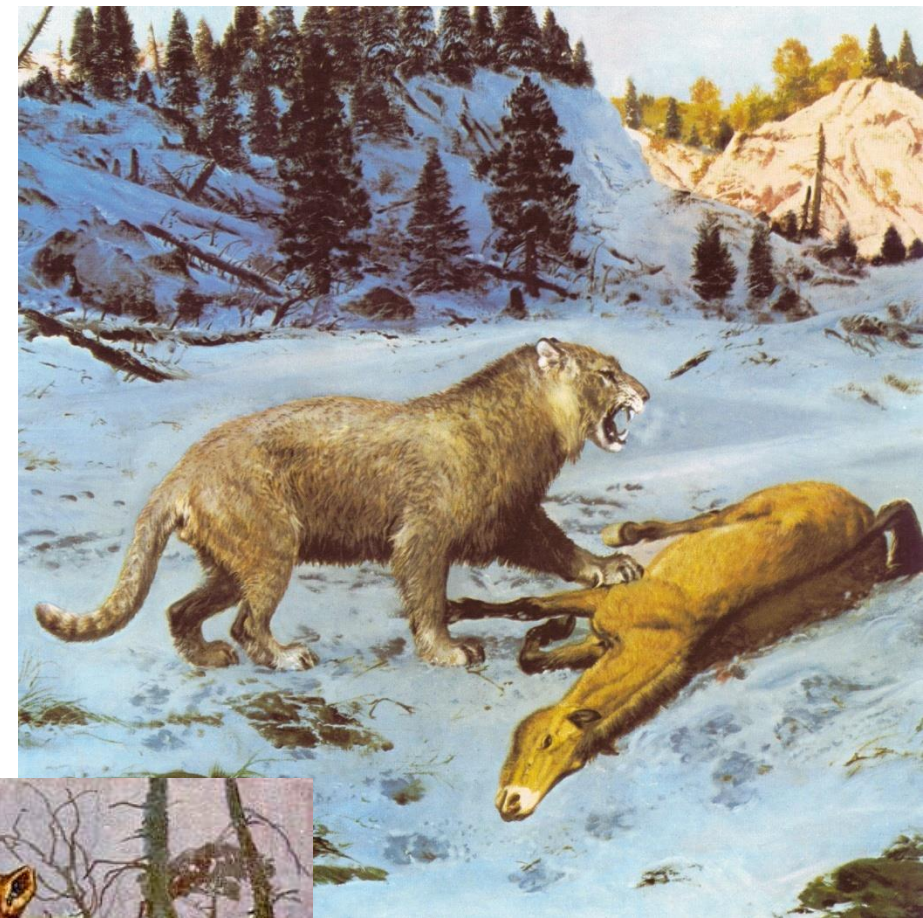
# Veledaněk (*Megaloceros giganteus*)

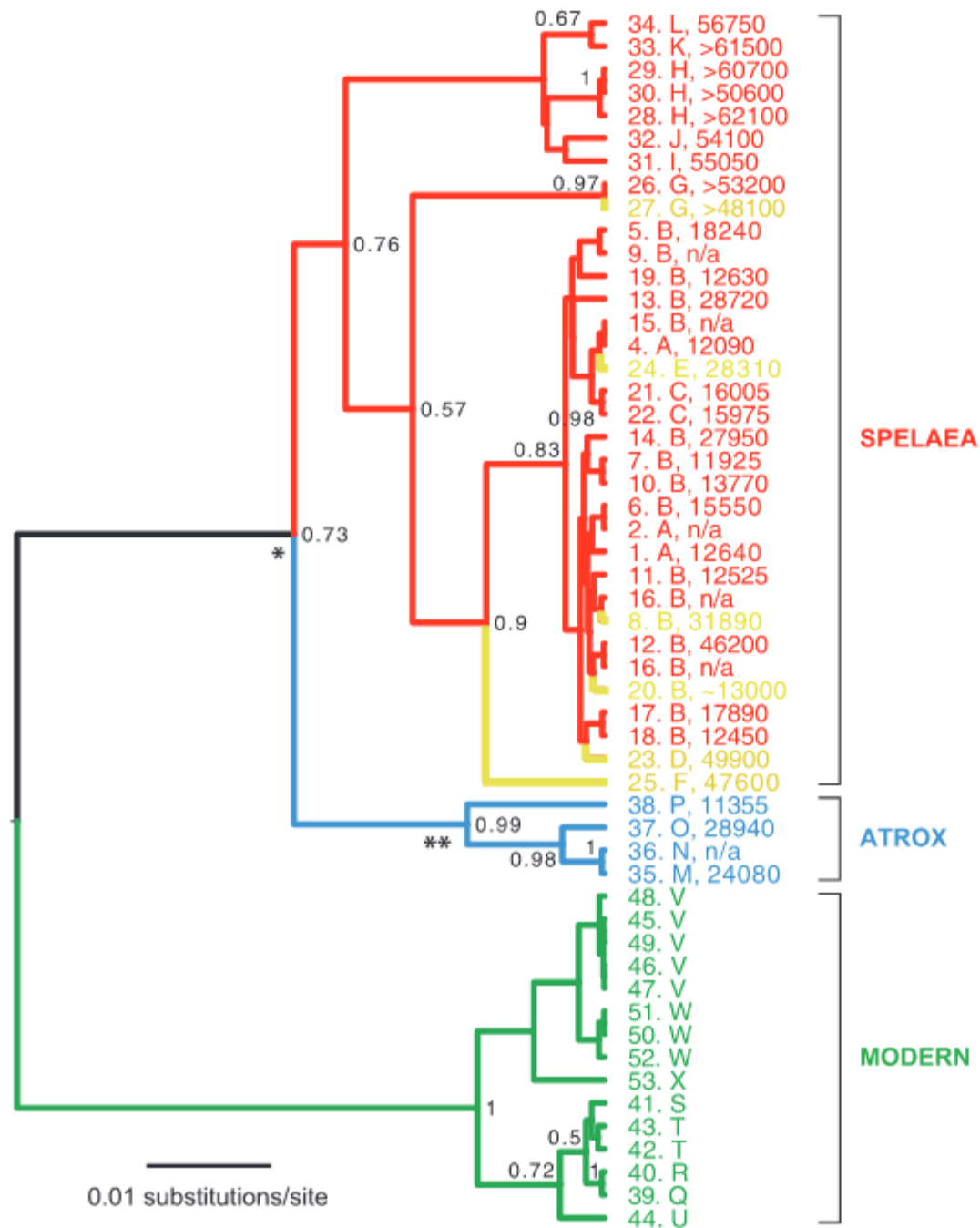
- Největší z jelenovitých – výška v kohoutku >2 m, délka ~3 m, rozpětí paroží až 3,7 m
- Eurasijský druh
- Holstein až spodní holocén (~400–7.5 ka), nejdéle přežívali na Sibiři
- Vymřel cca 7 700 BP



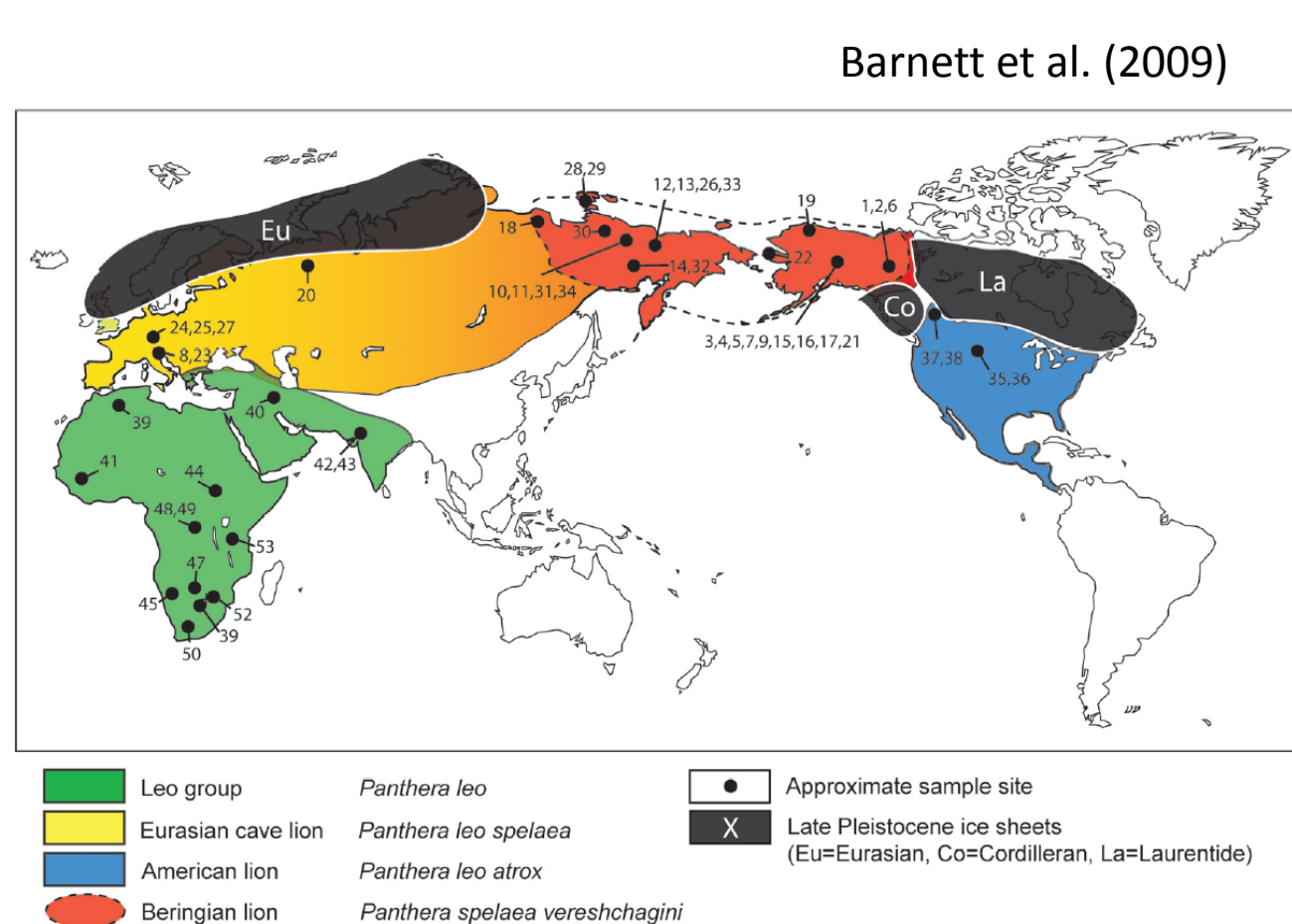
# Velké šelmy pleistocénu

- **Lev jeskynní (*Panthera leo spelaea*)**
  - Vyvinul se v Evropě před cca. 600 ka
  - Od linie směřující k současným lvům se oddělil před cca. 1.9 Ma
  - Vyhynul 13 000 BP



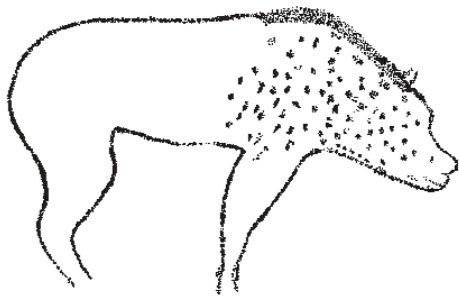


**Fig. 2** Evolutionary relationships among lions estimated using Bayesian phylogenetic analysis of the mitochondrial HVRI. Colours and numbers correspond to those in Fig. 1. Nodes with posterior probabilities greater than 0.5 are labelled. Haplotypes and mean uncalibrated radiocarbon dates are given (where available). TMRCA estimated from a combined HVRI and ATP8 data set are indicated:  
\*337 000 BP (95% HPD: 194 000–489 000 BP).  
\*\*200 000 BP (95% HPD: 118 000–346 000 BP).

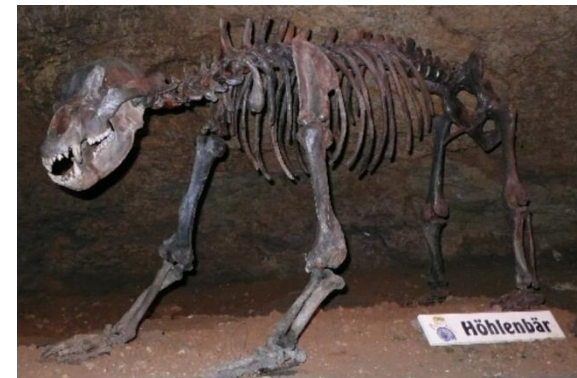


# Velké šelmy pleistocénu

- Medvěd jeskynní (*Ursus spelaeus*)
  - Vyhynul 24 000 BP
- Hyena jeskynní (*Crocota crocuta spelaea*)
  - Vyhynula 14-11 000 BP

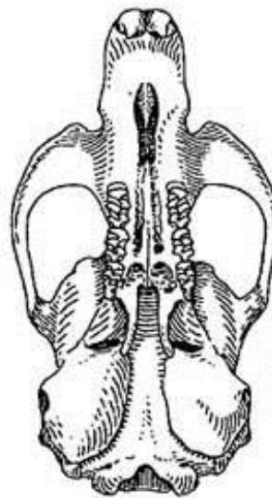


Chauvet Cave, France



# Drobní obratlovci

- Hraboš úzkolebý (*Microtus gregalis*)
- Křeččík šedý (*Cricetus migratorius*)
- Pištůcha stepní (*Ochotona pusilla*)



# Změny malakofauny v Pleistocénu

- Interglaciály → BANATICOVÁ FAUNA
  - lesní společenstva, přítomnost jižních prvků
  - skalnice (*Helicigona banatica*), elona dvojzubá (*Soosia diodonta*)
- Glaciál (časný, pleniglaciál, pozdní)
  - Sprašová step → STRIATOVÁ FAUNA
    - suchomilka rýhovaná (*Helicopsis striata*)
  - Černozemní step → TRIDENSOVÁ FAUNA
    - trojzubka stepní (*Chondrula tridens*)





# Malakofauna posledního glaciálu

- Specifická směs druhů, které dnes obývají naprosto odlišná stanoviště:

1. Stepní (dnes často xerofilní) druhy
2. Euryvalentní (dnes některé i ruderalní) druhy
3. Horské, chladnomilné druhy (některé dnes boreomontánní)

suchomilka rýhovaná  
ad. 1) (*Helicopsis striata*)



zrnovka trojzubá  
(*Pupilla triplicata*)



zrnovka žebernatá  
(*Pupilla sterrii*)



srstnatka chlupatá  
ad. 2) (*Trochulus hispidus*)



jantarka podlouhlá  
(*Succinella oblonga*)



blyštivka rýhovaná  
(*Nesovitrea hammonis*)



# Malakofauna posledního glaciálu

- Specifická směs druhů, které dnes obývají naprosto odlišná stanoviště:

1. Stepní (dnes často xerofilní) druhy
2. Euryvalentní (dnes některé i ruderální) druhy
3. Horské, chladnomilné druhy (některé dnes boreomontánní)

ad. 3) chladnomilné druhy sprašové stepi

a) přežily v Evropě:

zrnovka alpská  
(*Pupilla alpicola*)



vrkoč  
(*Vertigo parcedentata*)



ostroústka válcovitá  
(*Columella columella*)



b) nepřežily v Evropě:

vrkoč  
(*Vertigo pseudosubstriata*)



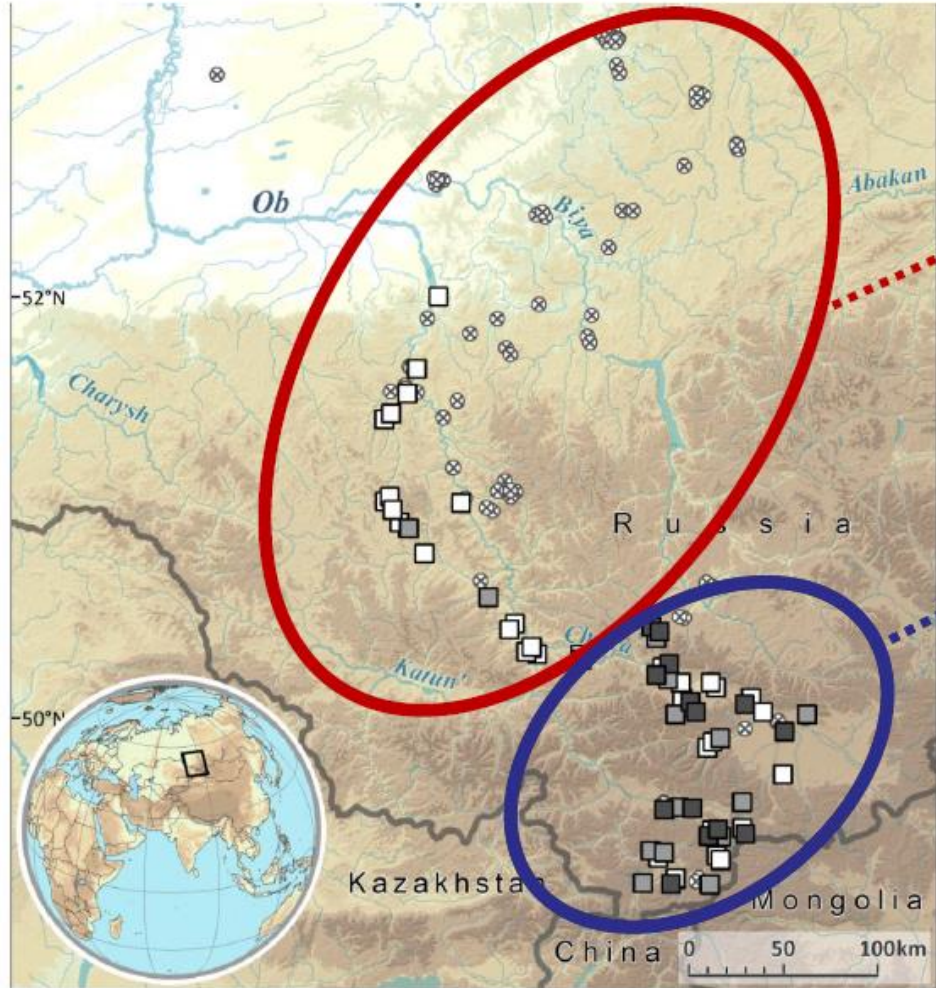
údolníček  
(*Vallonia tenuilabris*)



zrnovka sprašová  
(*Pupilla loessica*)



P



relativně vlhko a teplo

sucho a chladno  
potenciálně analogie krajiny  
posledního glaciálního maxima:

- Kurajská step
- Čujská step
- plošina Ukok

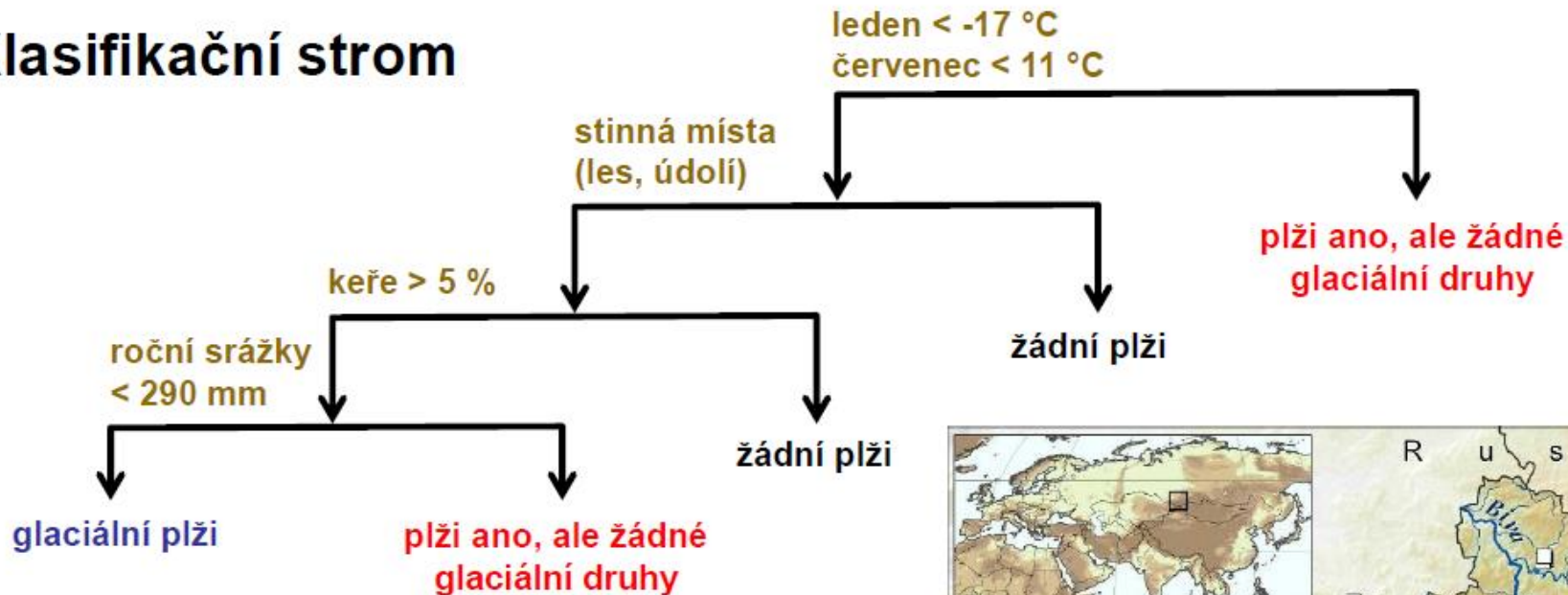
- ⊗ lokality bez glaciálních plžů
- - ■ lokality s 1-6 glaciálními plži

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

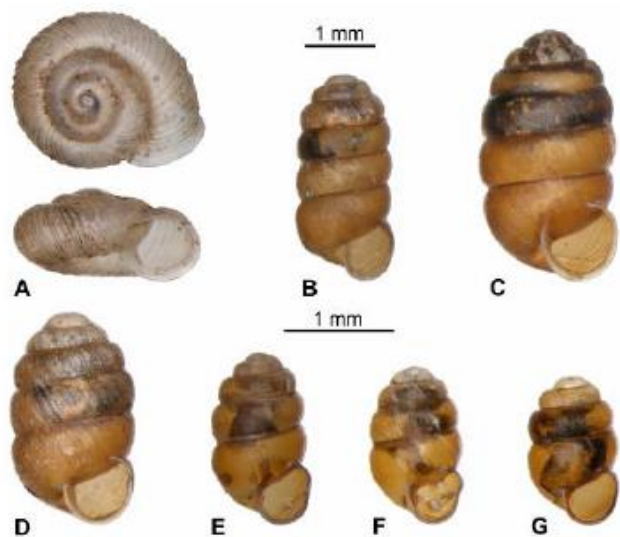
(Horsák et al. 2015)



# Klasifikační strom

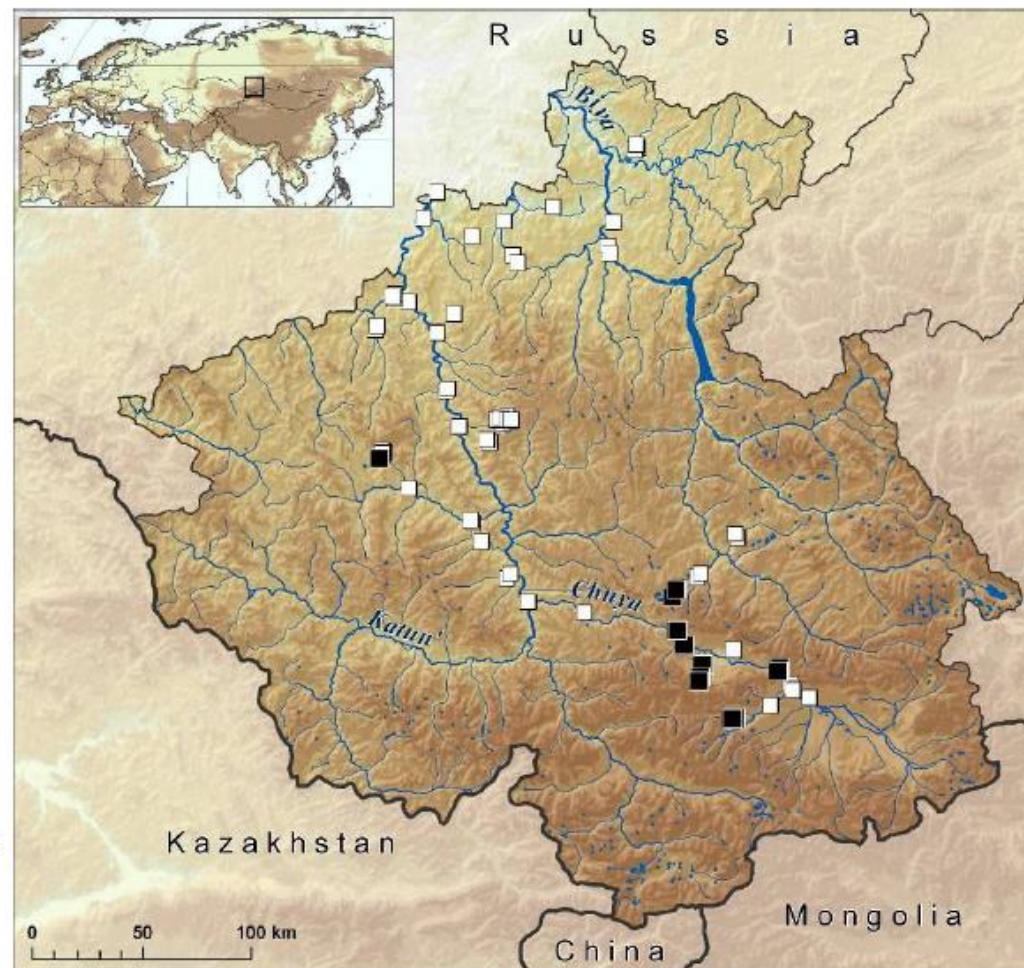


tajga s modřínem a břízou zakrslou



□ lokality bez glaciálních plžů

■ lokality s glaciálními plži



(Horsák et al. 2010)



# Glaciální refugia lesních druhů plžů

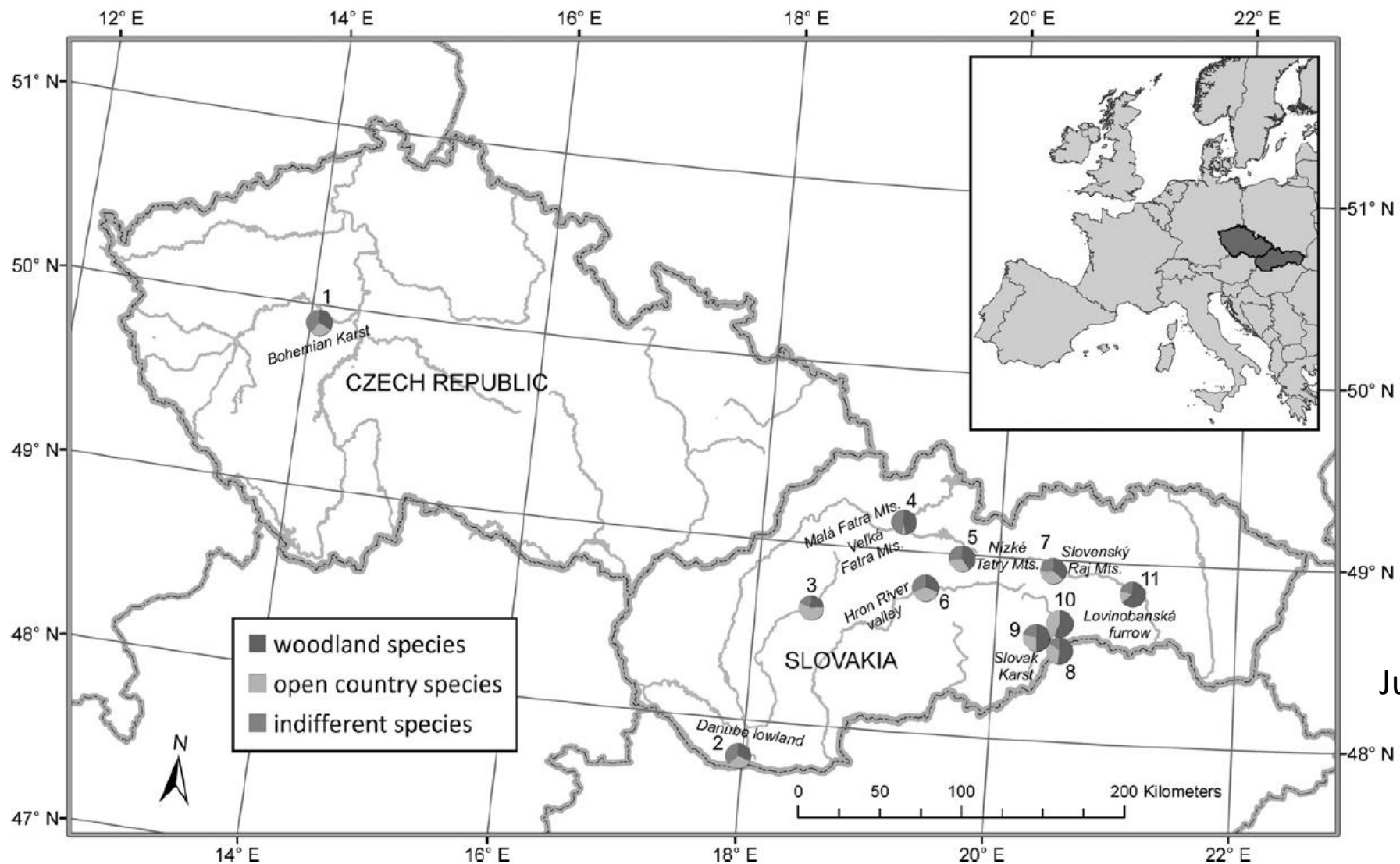
**Table 2**

Records of strictly forest land snail species radiocarbon-dated mollusc assemblages of ten Central European refugia from the last glacial period. Records of species are marked in gray.

Recent zoogeography	Species	Bohemian massive	Western Carpathians								
		Kobyla	Zlatná	Brálie	Stankovany	Ohniště	Farkašovo	Medvedia	Maštalná	Hámorská	Brzotín
Wider European or Central European	<i>Acanthinula aculeata</i>										
	<i>Aegopinella pura</i>										
	<i>Cochlodina laminata</i>										
	<i>Cochlodina orthostoma</i>										
	<i>Isog. isognomostomos</i>										
	<i>Daudebardia rufa</i>										
	<i>Merdigera obscura</i>										
	<i>Ena montana</i>										
	<i>Macrogastra plicatula</i>										
	<i>Helicodonta obvoluta</i>										
	<i>Oxychillus depressus</i>										
	<i>Petasina unidentata</i>										
	<i>Platyla polita</i>										
	<i>Ruthenica filigrana</i>										
	<i>Sphyradium doliolum</i>										
	<i>Vitrea diaphana</i>										
Carpathian	<i>Macrogastra latestriata</i>										
	<i>Faustina faustina</i>										
	<i>Faustina rossmaessleri</i>										
	<i>Vitrea transsylvanica</i>										



# Glaciální refugia lesních druhů plžů

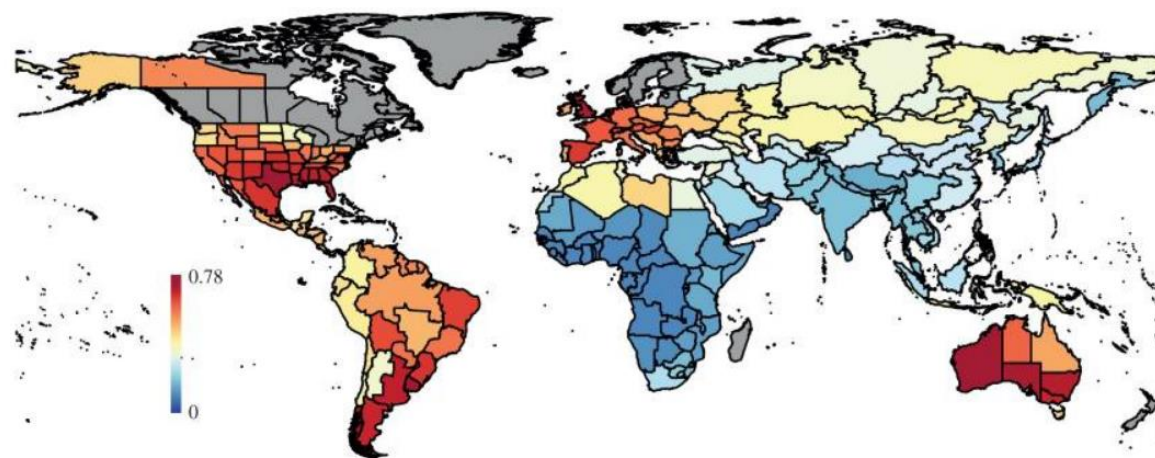
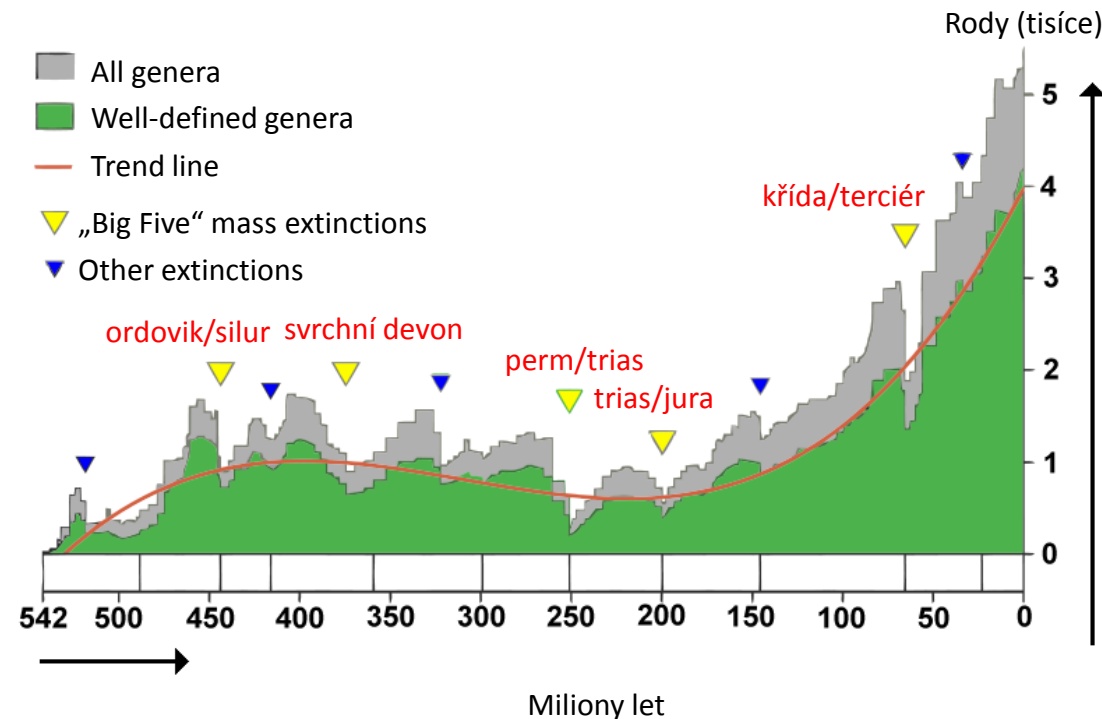


Juříčková et al. (2014)

# Vymírání na konci glaciálu

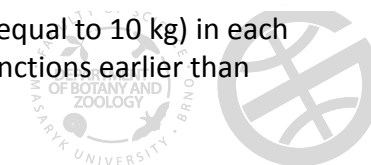
# Vymírání megafauny

- Na konci pleistocénu vymírají **celé linie velkých savců táhnoucí se kvartérem**: mnoho druhů vymírá ještě před koncem glaciálu – korelace s příchodem moderního člověka
- V posledních 50 tis. letech extrémní vymírání velkých (> 44 kg) terestrických obratlovců – 6. světové vymírání?
- Geografické rozdíly: největší dopad v Jižní a Severní Americe a Austrálii; relativně malý v subsaharské Africe a jižní Asii (přežil slon, nosorožec)
- V Eurasii vymřelo okolo 37 % druhů



The proportion of extinct large mammal species (more than or equal to 10 kg) in each TDWG country during the last 132 000 years, only counting extinctions earlier than 1000 years BP.

Sandom et al. (2014)





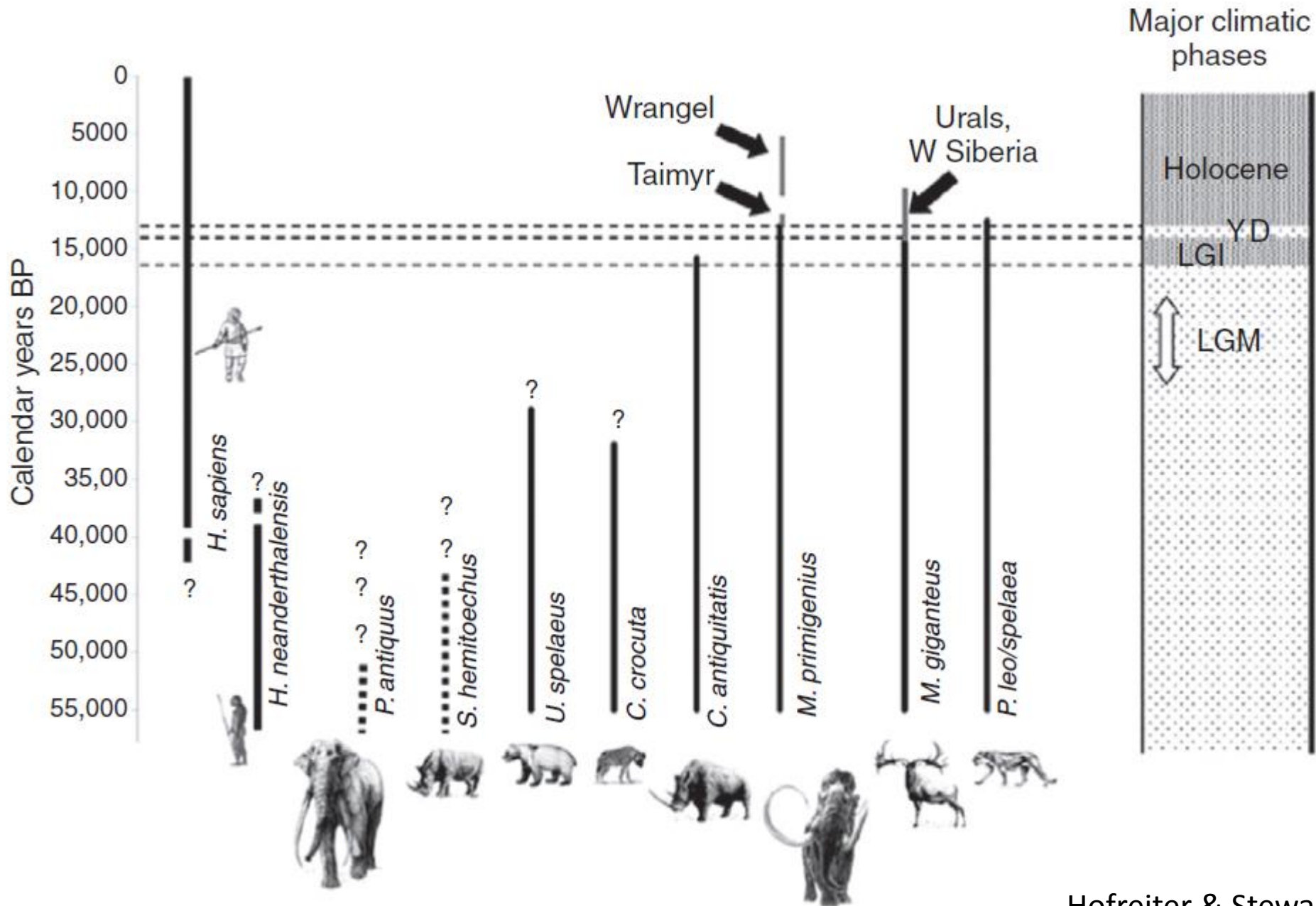
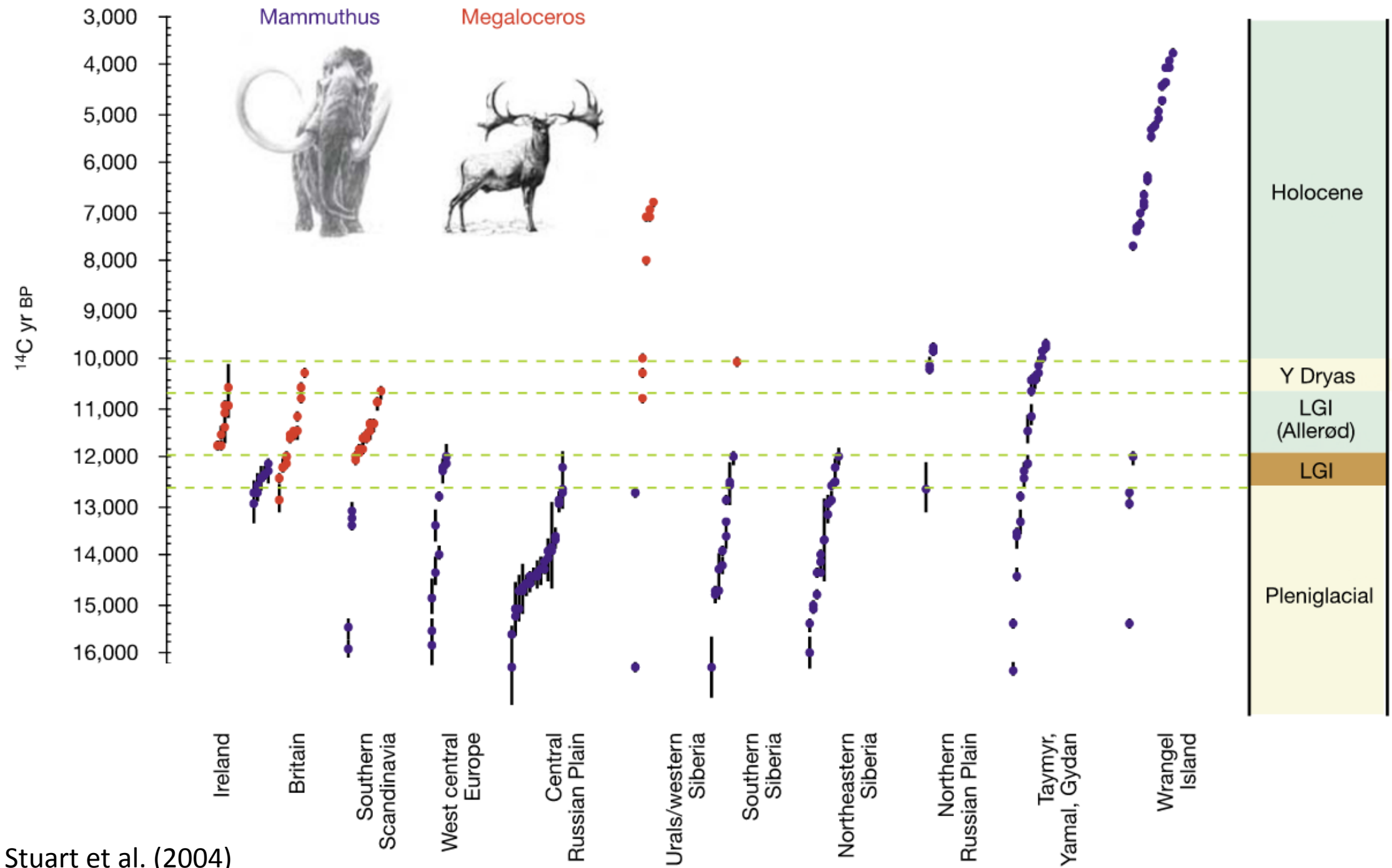


Figure 3. Megafaunal extinctions. Timing of the extinction of different megafauna species in Europe and northern Asia based on direct radio carbon dates: *Homo sapiens* (human), *Homo neanderthalensis* (neanderthal), *Palaeoloxodon antiquus* (straight-tusked elephant), *Stephanorhinus hemitoechus* (steppe rhino), *Ursus spelaeus* (cave bear), *Crocuta crocuta* (cave hyena), *Coelodonta antiquitatis* (woolly rhino), *Mammuthus primigenius* (woolly mammoth), *Megaloceros giganteus* (giant deer), *Panthera leo spelaeus* (cave lion). Grey lines indicated by arrows show survival of species in geographically restricted regions (LGM: last glacial maximum; YD: Younger Dryas). Reproduced with permission after [105].



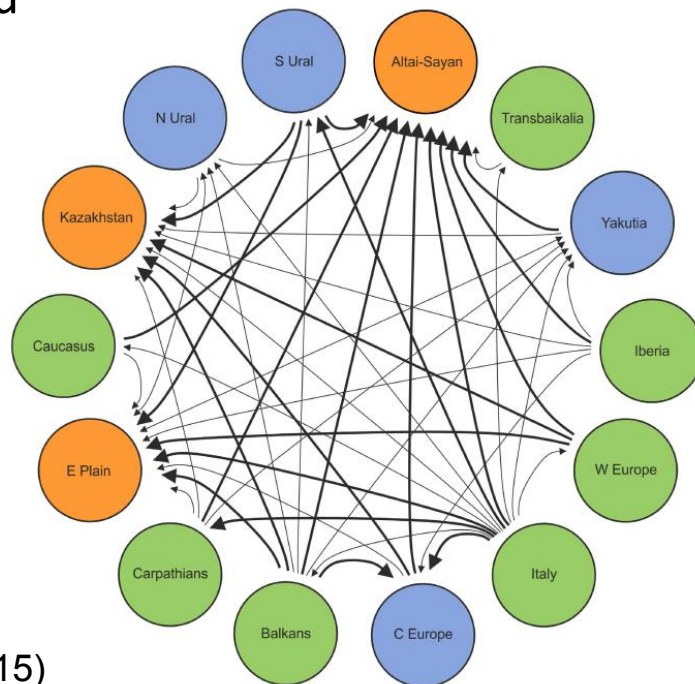
Stuart et al. (2004)



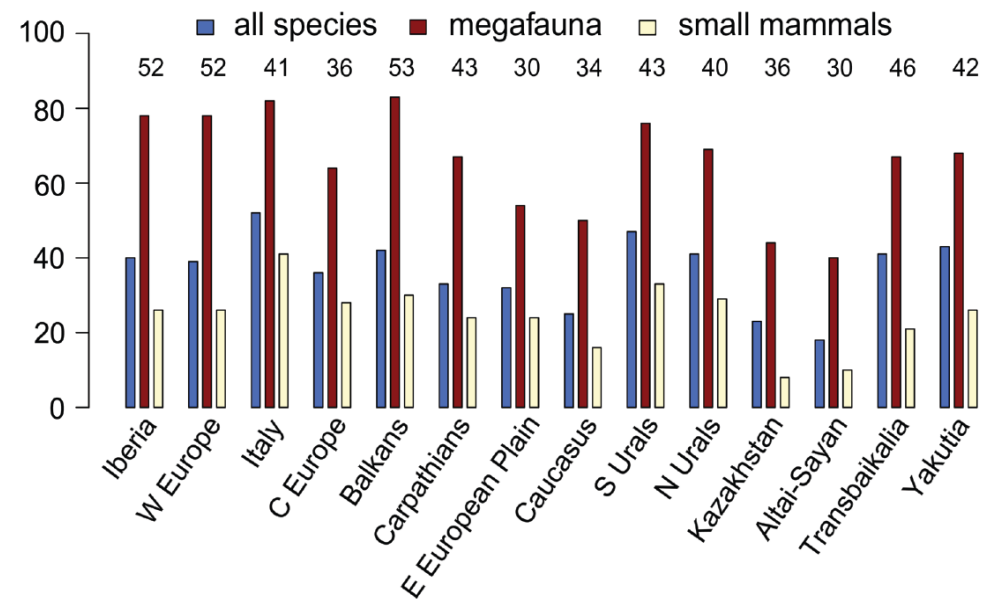
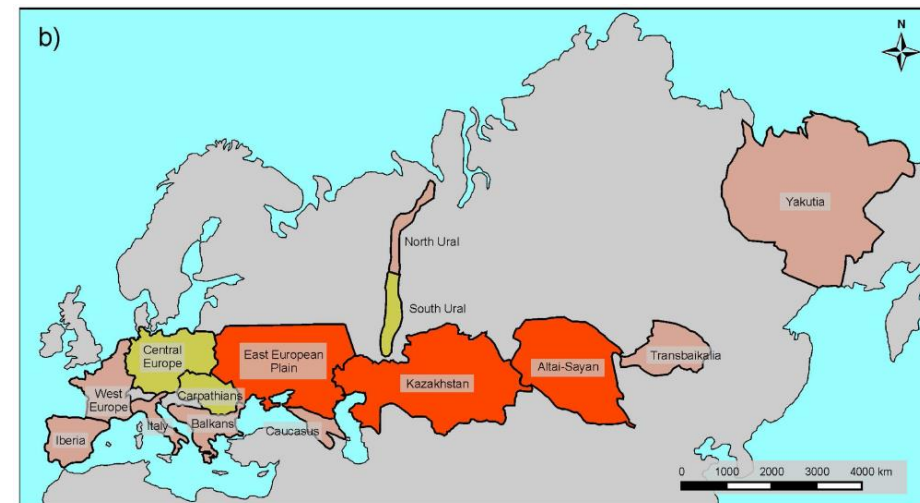
# „Refugium“ glaciální fauny

- Ze všech regionů Eurasie, nejméně druhů savců posledního glaciálu vymřelo v altajsko-sajanské oblasti a v Kazachstánu
- Areály savců posledního glaciálu se stáhly hlavně do altajsko-sajanské oblasti, Kazachstánu a na Východoevropskou nížinu

Directions of the Holocene retractions of Last Glacial species (note that “X → Y” indicates retraction from X to Y, not migration from X to Y). Thin lines mean 7–12 species retractions, thick lines more than 13 species retractions. The most important refugia for Pleistocene species are marked in orange, the less important are marked in blue and other regions are green.



Pavelková Řičánková et al. (2015)



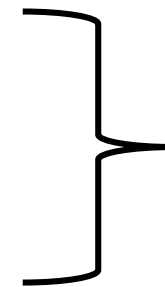
Pavelková Řičánková et al. (2017)



# Příčiny vymírání

- **Prehistoric overkill hypothesis**
  - Vyhubení megafauny lidmi
- **Climatic/environmental change hypothesis**
  - Vymírání v důsledku klimatických změn, ubývání biotopů a potravy
- **Hyperdisease hypothesis**
  - Rozsáhlá epidemie (Lyons et al. 2004)
- **Bolide impact hypothesis**
  - Dopad meteoritu

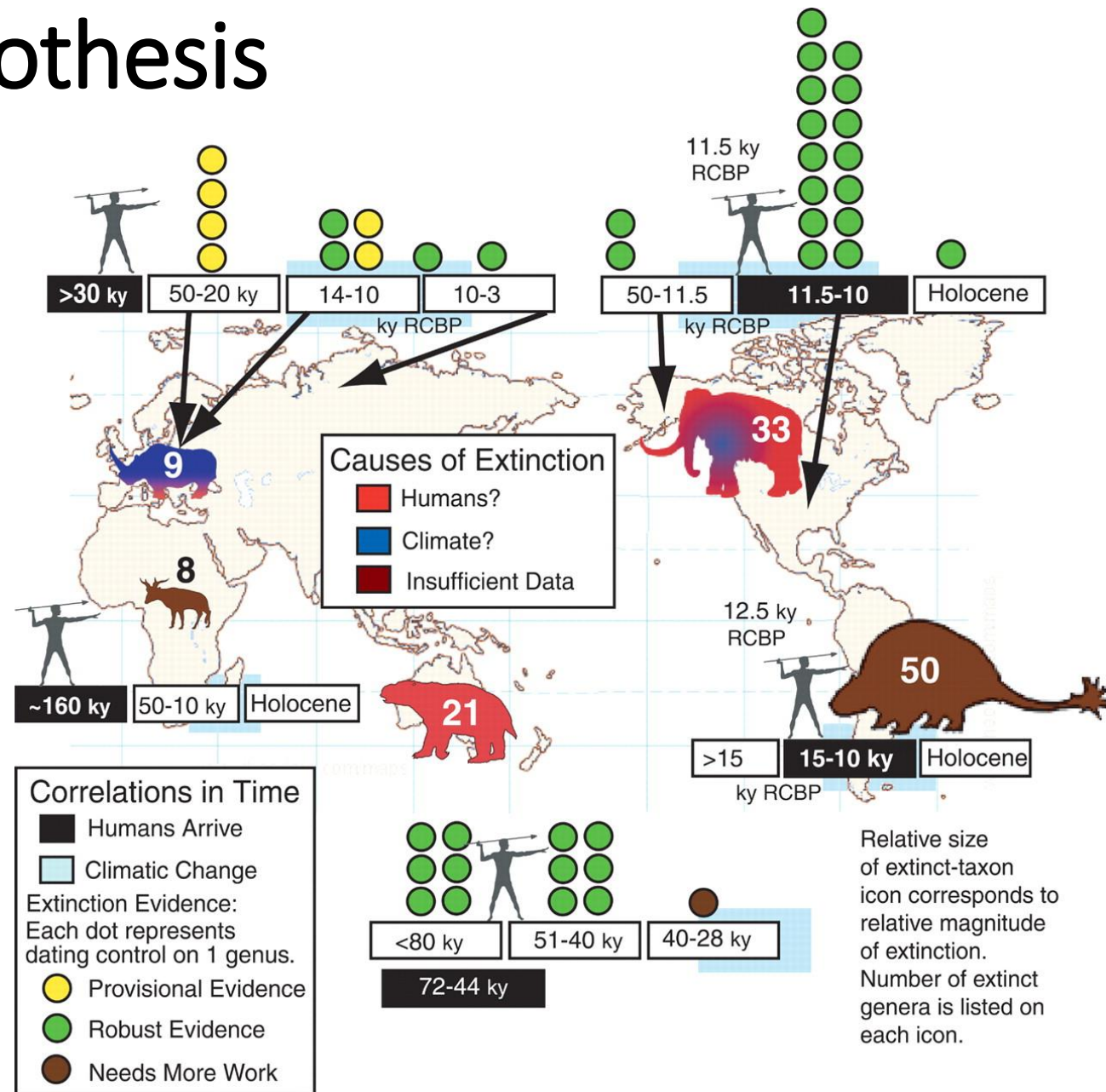
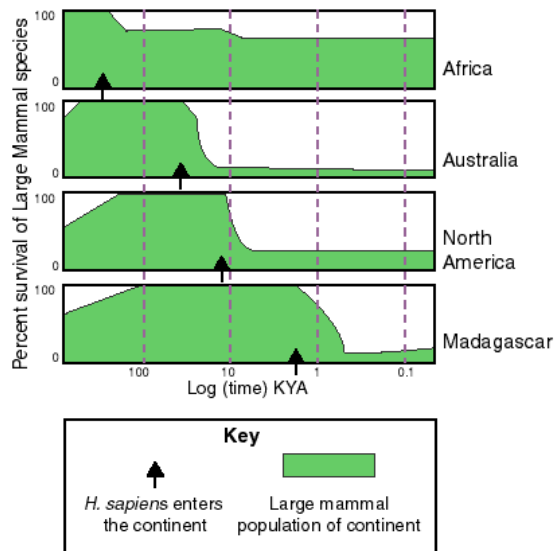
	Počet vymřelých rodů za posledních 50 tis. let	Míra extinkce (%) savců >44 kg	Počet rodů savců, které přežily do holocénu
Eurasie (severní)	9	37	17
Afrika	8	17	38
Austrálie	21	91	2
Severní Amerika	33	72	13
Jižní Amerika	50	83	10



Velmi malá podpora

# Prehistoric overkill hypothesis

- Paul S. Martin (1967): "blitzkrieg" (blesková válka), na základě dokladů v Sev. a Již. Americe
- Vysoká podpora pro S.a J. Ameriku a Austrálii → vymírání koreluje s příchodem lidí

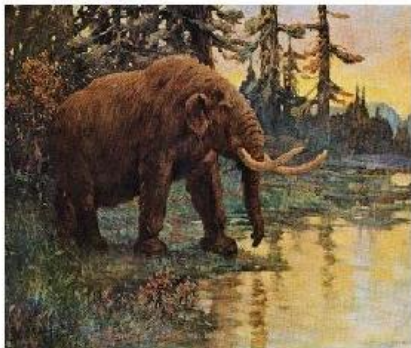


# Prehistoric overkill hypothesis

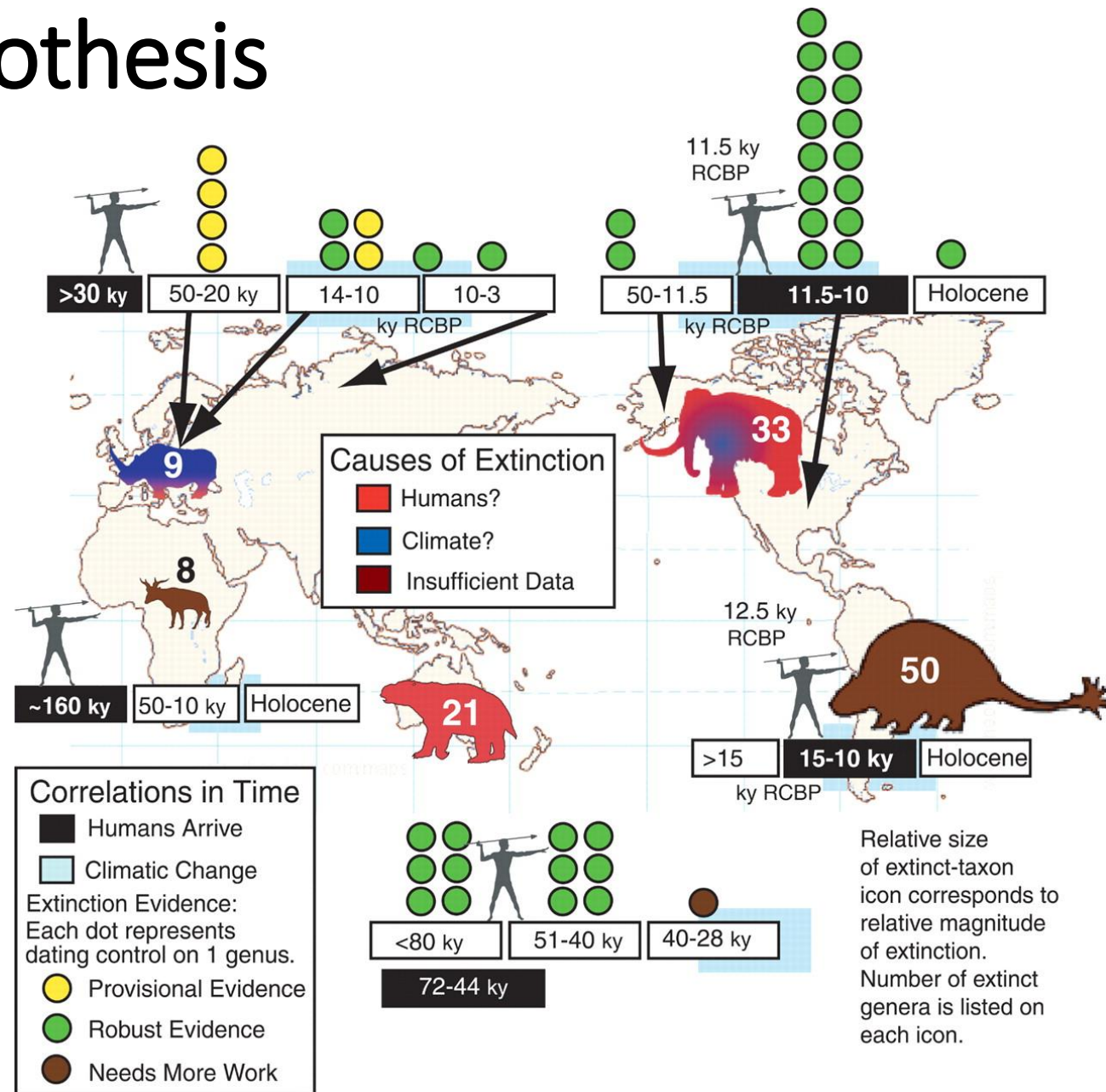
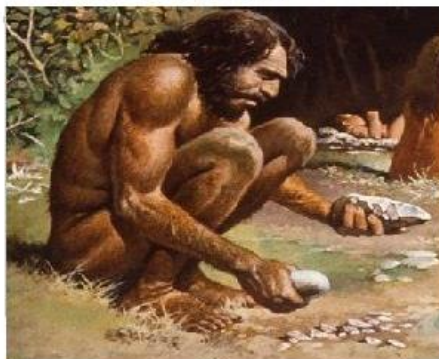
- Malá podpora pro Eurasii → vymírání koreluje spíše se změnou klimatu
- Často těžké odlišit od změn klimatu

## WHO WOULD WIN?

The mighty megafauna beasts

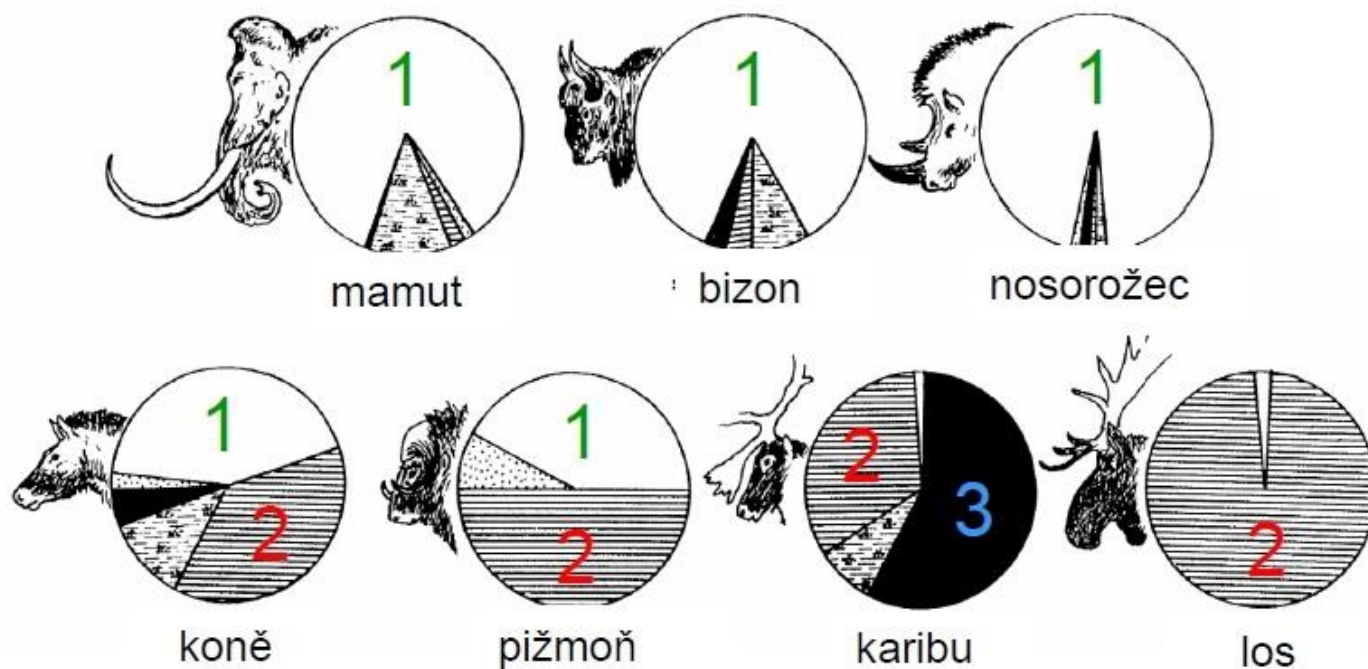


Some autistic ape with some sharp rocks



# Climatic/environmental change hypothesis

- Vysoká podpora pro Eurasii (severní polovinu, pro jižní málo údajů)
- Koncem glaciálu oteplení a zvlhčení klimatu
  - Dramatický úbytek rozlohy stepí → úbytek pastvin
  - Přejít z plošné mozaiky glaciální stepi na vegetační zónaci v holocénu → homogenizace prostředí?
  - Více srážek → hlubší sníh → špatná dostupnost potravy
  - Mírnější a vlhčí zima (mrazy přicházejí pomaleji) → stařina uhnívá



1 – trávky  
2 – dřeviny  
3 – mechy a lišejníky

Guthrie (2001)

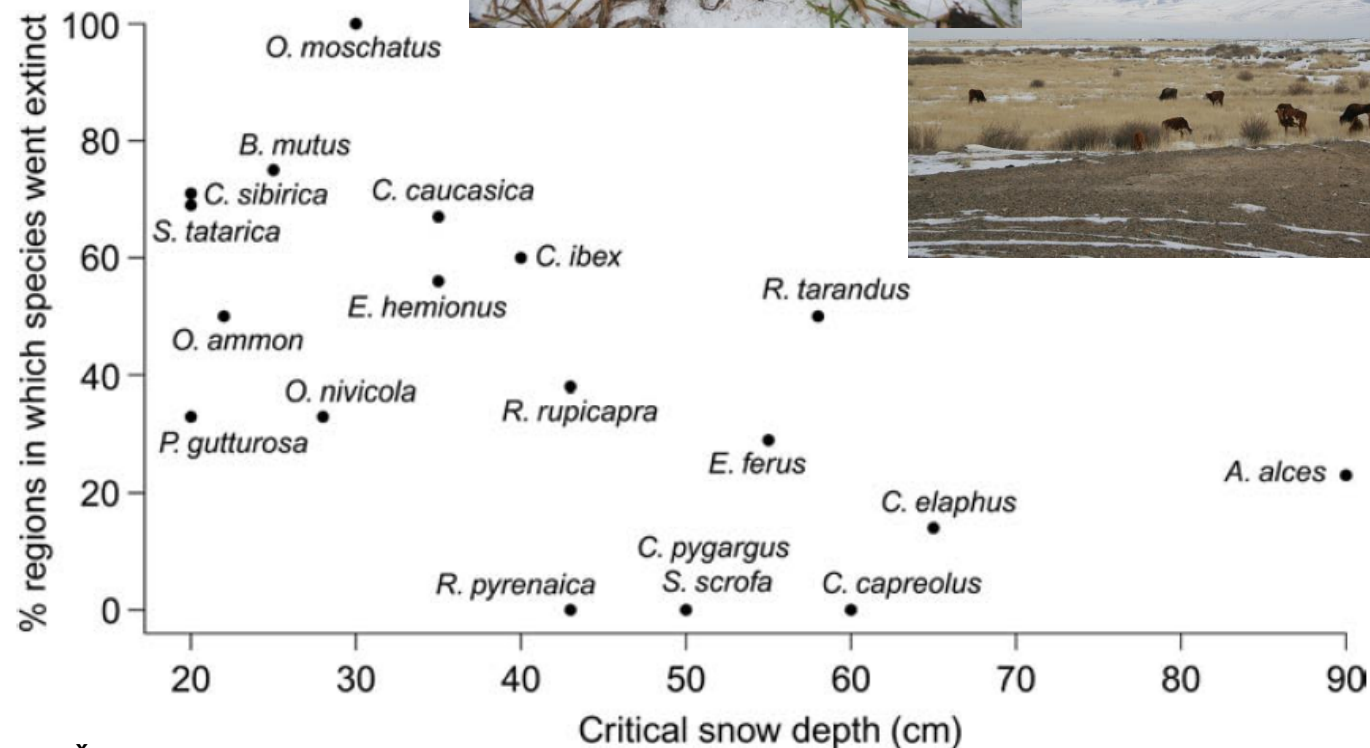


# Climatic/environmental change hypothesis

- Vysoká podpora pro Eurasii (severní polovinu, pro jižní málo údajů)
- Koncem glaciálu oteplení a zvlhčení klimatu
  - Dramatický úbytek rozlohy stepí → úbytek pastvin
  - Přejít z plošné mozaiky glaciální stepi na vegetační zónaci v holocénu → homogenizace prostředí?
  - Více srážek → hlubší sníh → špatná dostupnost potravy
  - Mírnější a vlhčí zima (mrazy přicházejí pomaleji) → stařina uhnívá



Foto: M. Hejzman



Pavelková Řičánková et al. (2017)

# Pozdně glaciální společenstva savců

- Přežívající druhy glaciální stepotundry (hraboš úzkolebý, sob polární)
- Druhy teplejších stepí (pištůcha stepní, křečík šedý)
- Druhy křovin až lesů (myšice, norník rudý)
- Narůstá početnost hraboše polního na úkor úzkolebého
- Narůstá také přítomnost tolerantních vlhkomilných druhů (hryzec vodní, hraboš hospodárný a rejsek obecný)
- Rovněž se hojněji objevují druhy lemových formací (např. myšivka a bělozubka)
- Naprostá většina glaciálních druhů vymírá; již na počátku u nás mizí liška, pižmoň, bizon, lumík velký, masožravci, později zajíc bělák; (mamut, nosorožec, veledaněk a medvěd vymřeli již v LGM; sob vymřel až v boreálu)
- Tarpan stepní (*Equus ferus*) přežívá až do 18. st.
- V panonské oblasti se objevují první plši





# Pozdně glaciální malakofauna

- Mizí některé vúdčí glaciální druhy (*Pupilla loessica* a *Vertigo parcedentata*)
- Přežívá údolníček (*Vallonia tenuilabris*), ostroustka válcovitá (*Columella columella*) je hojná v mokřadech
- V bazických mokřadech hojně vrkoč bezzubý (*Vertigo genesii*) - vyhynul v boreálu) a v. Geyerův (*V. geyeri*)
- Stepní společenstva s hojnou zrnovkou trojzubou (*Pupilla triplicata*) a údolníčkem žebernatým (*Vallonia costata*)
- Příchod mezofilních druhů: blyštivka rýhovaná (*Nesovitrea hammonis*), kuželík drobný (*Euconulus fulvus*), boděnka malinká (*Punctum pygmaeum*), plamatka lesní (*Arianta arbustorum*)
- Méně také křovinné druhy: keřnatka vrásčitá (*Euomphalia strigella*), síměnka trojzubá (*Carychium tridentatum*), keřovka plavá (*Fruticicola fruticum*), vrkoč lesní (*Vertigo pusilla*)

Arianta arbustorum



Foto: J. Hlásek

Euomphalia strigella



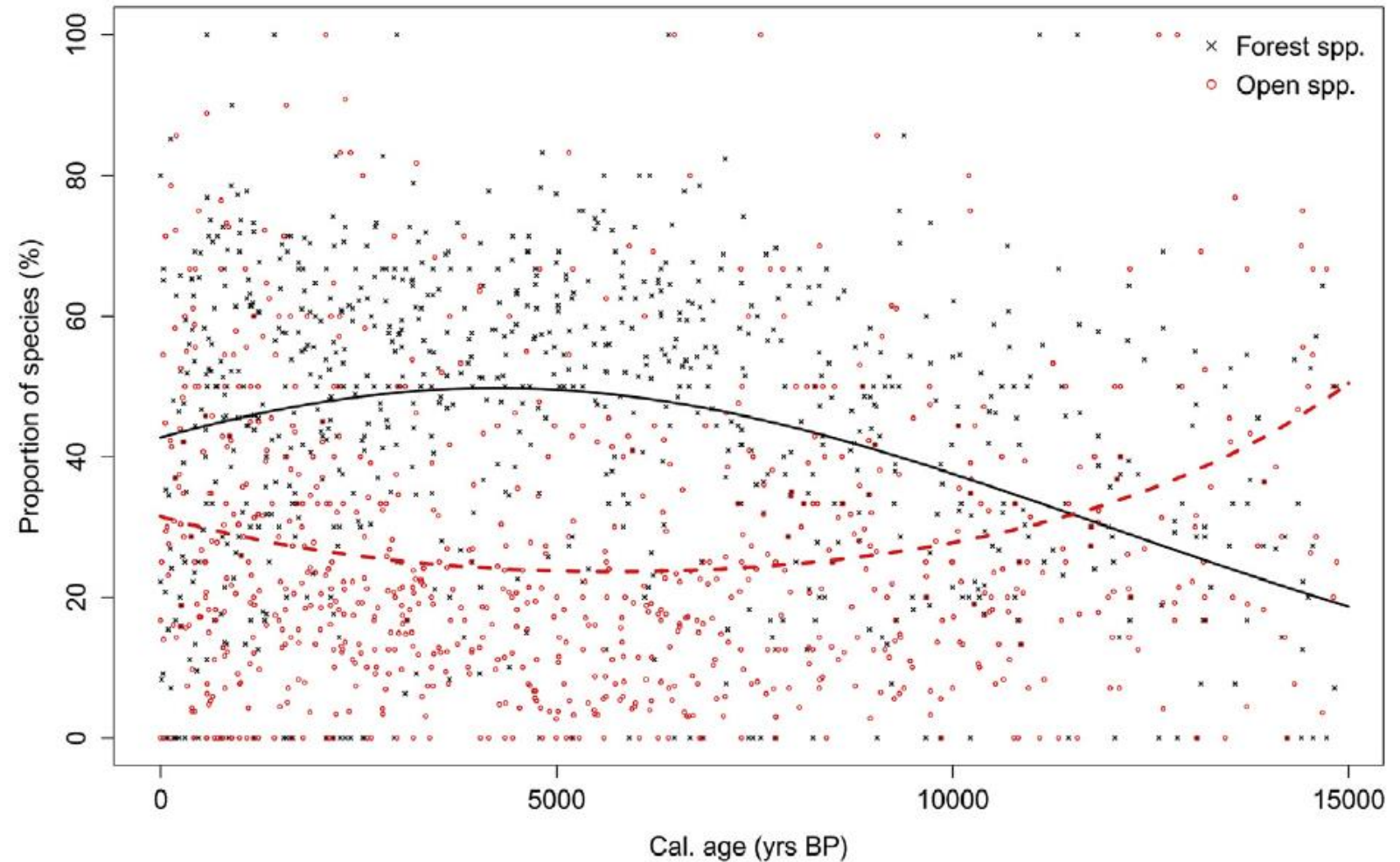
Fruticicola fruticum





## Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and temporal gradients

Lucie Juričková<sup>a,\*</sup>, Michal Horsák<sup>b</sup>, Jitka Horáčková<sup>a,d</sup>, Vojtěch Abraham<sup>c</sup>, Vojen Ložek<sup>a</sup>



# Fauna raného holocénu (11 700–8 200 BP)

- Šíření lesní fauny a druhů parkovité krajiny
  - **měkkýši**: vúdčími druhy jsou keřovka plavá (*Fruticicola fruticum*), keřnatka vrásčitá (*Euomphalia strigella*) a vrásenka pomezní (*Discus ruderatus*) → RUDERÁTOVÁ FAUNA
  - **velcí savci**: jelen, srnec, los, zubr, pratur, divoké prase, bobr
  - velcí býložravci a ekosystémoví inženýři bobři se mohou podílet na udržování bezlesí
- V teplejších a sušších oblastech **rozvoj** společenstev produktivnějších a druhově bohatších **černozemních step**
  - **ústup mnoha typických druhů glaciálních stepí** - zrnovka sprašová (*Pupilla loessica*), vrkoč *Vertigo parcedentata*)
  - **řada prvků glaciálních stepí však přežívá** - suchomilka rýhovaná (*Helicopsis striata*) a trojzubka stepní (*Chondrula tridens*), mezi savci např. hraboš úzkolebý, h. hospodárný, pištucha stepní, lumík, tarpan)
  - **šíří se xerothermní prvky** - žitovka obilná (*Granaria frumentum*) a drobníčka válcovitá (*Truncatellina cylindrica*)



# Fauna středního holocénu (8 200–4 200 BP)

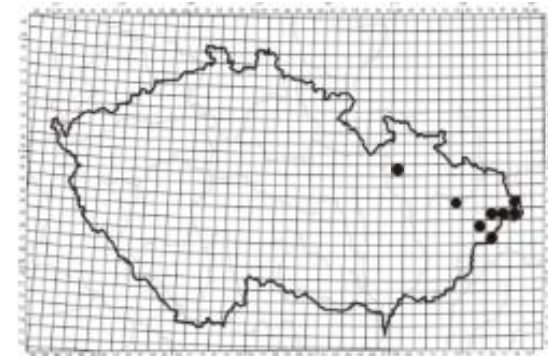
- Vymírají význačné druhy glaciálních stepí, které se ještě udržely ve stepích staršího holocénu: pištucha, lumíci, divoký kůň
- Dál se šíří lesní fauny
  - **měkkýši**: na počátku přežívání „ruđeratových faun“ s vrásenkou pomezní (*Discus ruderatus*), poté jejich ústup
    - šíření náročných lesních druhů: častá je vřetenatka mnohozubá (*Laciniaria plicata*); šíří se řasnatka žebernatá (*Macrogaster latestriata*) - karpatský prvek, dnes vzácná; *M. densestriata* - alpský prvek, dnes vyhynulá; vřetenka šedivá (*Bulgarica cana*) - dnes řídce roztroušený druh
    - dálkové výsadky zakládají izolované populace, dnes v některých případech považované za endemické - vřetenatka (*Vestia ranojevici moravica*), vřetenovka *Cochlodina cerata opaviensis*)
  - **velcí savci**: hojní zejména jelen, srnec, los, zubr, pratur, divoké prase, bobr



vřetenka  
*Bulgarica cana*



řasnatka  
*Macrogaster latestriata*



recentní rozšíření  
*Macrogaster latestriata*; ve středním holocénu byla rozšířena na západ až po Český ráj

# Děkuji za pozornost!

Poděkování patří Roldovi, Horsičovi a Milanovi za poskytnutí učebních materiálů 😊 Díky!

