

Refugia, migrace a brány

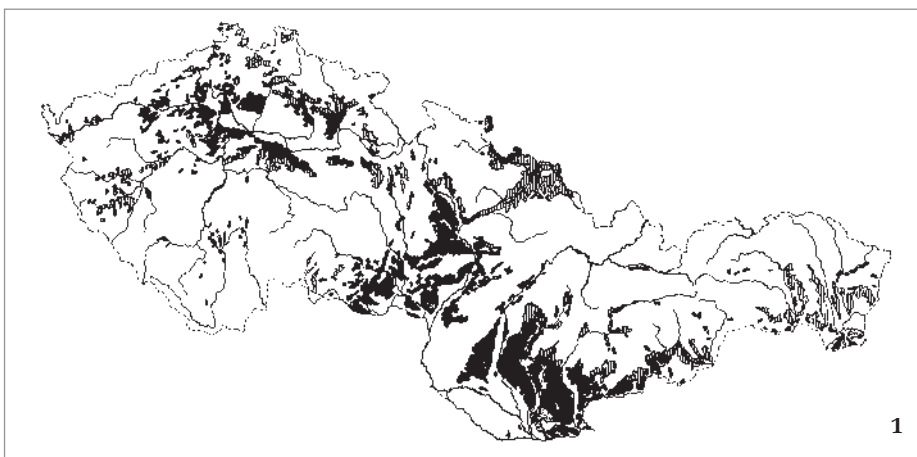
II. Ve světle dnešních poznatků

In memoriam Karlu Dominovi a meziválečné generaci mladých geobotaniků

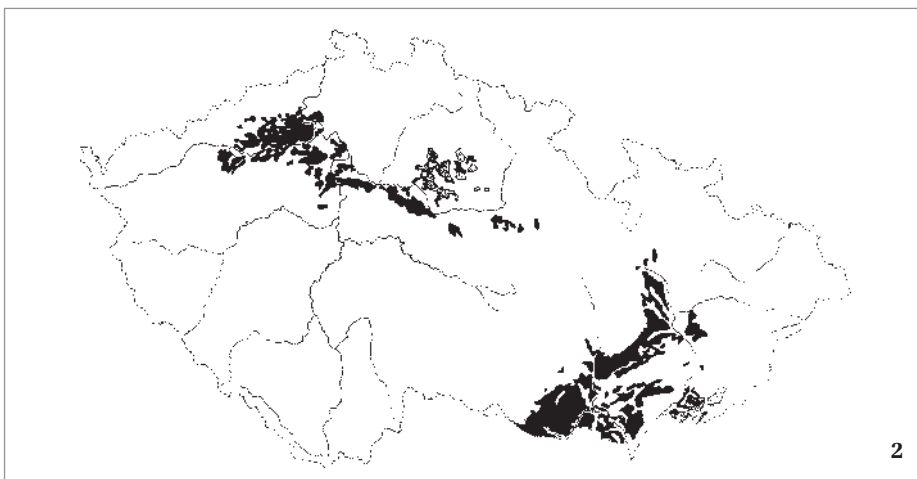
V první části naší studie (Živa 2009, 4: 146–149) jsme uvedli, že problematika vyjádřená v titulu se v druhé polovině 20. stol. dostala mimo hlavní proud botanických i zoologických zájmů, takže zůstala spíše předmětem úvah než jednoznačných závěrů opřených o věcné doklady. Dnes po 60 a více letech je situace jiná, neboť právě ty obory, které mohou poskytnout významnou oporu i přímé doklady pro biogeografické závěry, zaznamenaly velký pokrok a mohou tak vrhnout světlo na řadu problémů. Také spolehlivé poznatky o možnosti změn areálů a schopnosti přežívání jednotlivých druhů v měnícím se prostředí nabyly podstatně na významu s předpovídanými změnami světového podnebí. Platí zde, že chceme-li správně chápat současnost, hledejme poučení v minulosti.

V prvním dílu jsme jmenovitě uvedli obory, poznatky i činitele, které by mohly podstatně upřesnit řešené floro- a faunogenetické závěry. Jsou to fosilní doklady fyto- i zoopaleontologické, vliv dnes již vymřelých velkých býložravců, výskyt, činnost i migrace pravěkých etnik, výpověď charakteristických půd a sedimentů, pře-

devším sraše, přírodní prostředí v jednotlivých fázích vývoje neživé i živé přírody v době od posledního glaciálu do současnosti, jakož i možnosti dálkového šíření rostlin a málo pohyblivých živočichů (viz také Živa 1973, 5: 180–184). Téměř ve všech vyjmenovaných případech máme dnes po ruce doklady, které k tomu mají co říci.



1



2

Refugia hrají významnou roli zejména v souvislosti s kvartérními glaciály i interglaciály, které byly vždy provázeny velkými přesuny rostlin i živočichů do míst, kde překvaly pro ně nepříznivé klimatické období. U nás šlo především o stanoviště, kde mohly přežít druhy nesnášející studené podnebí glaciálů a odkud se opět mohly zpětně rozšířit na naše území v následujícím teplém období. Největší zájem se proto soustřeďuje na glaciální refugia naší současné flóry a fauny, především z hlediska jejich geografické polohy a vzdálenosti od našeho území, popř. možnosti jejich přežití přímo na něm. Objevit takové místo a doložit zde výskyt příslušného druhu v prokázane pleniglaciálním sedimentu je ovšem krajně obtížný úkol. V případě obratlovců nebo rostlin by šlo nejspíš o krasovou jeskyni v teplé chráněné poloze, kde by bylo možné najít určité kosterní pozůstatky nebo rostlinné makrozbytky, nejspíše zuhelnatělé plody, v inventáři mladopaleolitické kulturní vrstvy. V případě plžů je naděje na vhodný nálezu o něco větší, neboť ulity se hojně zachovávají i v povrchových uloženinách. V úvahu připadají zejména dva krasové okrsky – Český kras a především Pálava, které by nejspíše mohly poskytnout vhodná refugia aspoň pro některé klimaticky méně náročné druhy. Nicméně na území českých zemí se prozatím nepodařilo žádné významné refugium zjistit s výjimkou nálezu plže ovsenky žebnaté (*Chondrina clienta*) ve spraši pod pozdně glaciálním a holocenním souvrstvím na úpatí stěny Soutěsky na Pálavě.

Refugia teplomilných druhů ve slovenských Karpatech

Skutečná refugia druhů teplých období však byla objevena ve slovenských Karpatech – jednak na úpatí vrchu Farkašovo v údolí Hronu u Německé a pak v údolí Slané pod Brzotínem ve Slovenském krasu. Na obou místech nepochybně přežila glaciál i řada lesních druhů, především

1 Výskyt sraše (černě) vyznačuje rozsah srašové stepi, nejvýznamnějšího glaciálního biomu v nezaledněném pásmu, jehož klíčová role unikala předválečným paleobiologům a západní severoevropskými badateli není doceněna ani dnes. Fosilní doklady ukazují, že šlo o svěbytný typ bezlesí, které se výrazně lišilo od dnešních stepí i tunder. Řada jeho obyvatel našla nový domov v současné kulturní krajině. Šrafované plochy vyznačují výskyt nevápnitých větrem navátých (eolic-kých) hlín, do nichž sraše přecházejí ve vyšších nebo vlhčích oblastech.

2 Černozemě (černě) a příbuzné půdy (tečkované) vyznačují oblasti, kde se udržela řada stepních prvků během raného holocénu až do příchodu neolitických rolníků, kteří většinu černozemí změnili na kulturní step. Ta tvořila v Čechách uzavřenou enklávu a na Moravě výběžek rozsáhlého černozemí panonského. V černozemí se v holocénu nikdy plně nerozvinula lesní malakofauna a přežila řada starousedlých stepních druhů. Oba orig. V. Ložka



3 Hrana krasové plošiny u jeskyně Tří Volů v Českém krasu představuje extrémně konzervativní stanoviště, které v průběhu času podléhalo jen malým změnám, jak dokazují nálezy flóry a fauny z její výplně, která poskytla i doklady pobytu pravěkých lidí z epipaleolitu, neolitu, eneolitu i starší doby železné.

4 Kodská stěna v Českém krasu, k jihu obrácené chráněné stanoviště kriticky ohroženého včelníku rakouského (*Dracocephalum austriacum*) a dalších xerothermů, je význačnou ukázkou refugia teplomilné flóry a fauny (zrnovka žebnatá – *Pupilla sterrii* a z. třízubá – *P. triplicata* a donedávna i suchomilka rýhovaná – *Helicopsis striata*). Ve stěně se nachází jeskyně s nálezy z mladší doby kamenné a bronzové i fosilní ulity zmíněné malakofauny dokládající její přežití od počátku poledové doby. Snímky V. Ložka, Jr. (3 a 4)

5 Skalnatka horská (*Faustina cingulella*), paleoendemit Západních Karpat, žije na vápencových a dolomitových skalách v montánním až alpinském stupni, kde občas nacházíme skupiny mnoha jedinců na stropech převisů jako na Velkém Rozsutci. V glaciálu sestoupila i do podhorských poloh, v nichž se zachovala jako relikv v Súlovských skalách. Foto V. Ložek

6 Skalnatka lepá (*F. faustina*) přežila ve slovenských Karpatech podle fosilních dokladů celý glaciál, naproti tomu její výskyty na východě České vysočiny zřejmě vznikly až imigrací během poledové doby. Foto J. Brabenec

plži skalnatka lepá (*Faustina faustina*) a vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*). V obou případech jde o karpatské endemity, k nimž se přidalo ještě několik dalších druhů žijících dnes v horských lesích, zvláště vřetenatka nadmutá (*Vestia turgida*). Obdobnou výpověď poskytují i nedávné paleobotanické výzkumy Vlasty Jankovské z Karpat severovýchodní Moravy (Jablůňka) a středního Slovenska (Šafárka), stejně jako druhově chudé malakofauny z glaciálních vrstev Velké Ružinské jeskyně severozápadně od Košic. Dokládají, že v poměrně rozsáhlé oblasti nižších karpatských pohoří, která nebyla nikdy zaledněna, přežívaly glaciál prvky submontánních až montánních lesů, v případě plžů většinou karpatské endemity.

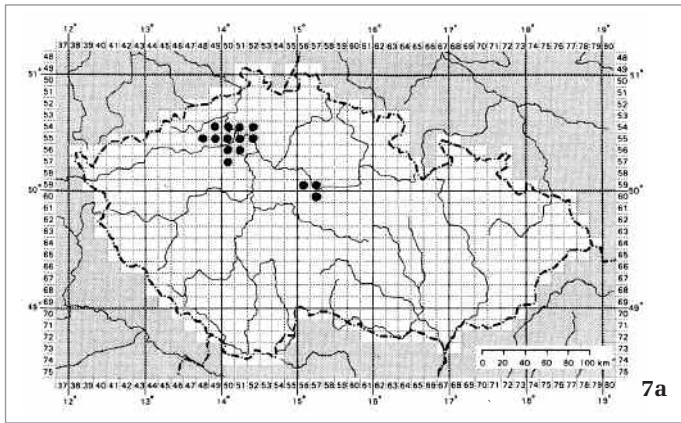
Uvedené nálezy nasvědčují, že se i v rámci Karpat nacházely podobné okrsky jako Holdhausovy refugiální masivy v alpské oblasti, kde přežívala glaciál řada druhů jinak vázaných na teplá období přímo v rámci svého současného výskytu. Některé druhy plžů supramontánního až alpinského stupně, především skalnatka horská (*Faustina cingulella*), sestoupily v glaciálu do těchto nižších poloh, kde dnes již nežijí (Farkašovo, Sásová u Banské Bystrice). Mohli bychom se pozastavit nad tím, že tato glaciální refugia neleží v teplých xerothermních pahorkatinách nebo v nížině, nýbrž v nižších stupních hor, které byly klimaticky drsnější. Pravděpodobné vysvětlení spočívá v tom, že se v nízkých polohách rozkládala sprašová step, která uvedeným druhům nemožná poskytnout vhodné podmínky.

Z těchto dosud nepočtených, nicméně jasných dokladů lze vyvodit, že refugia druhů teplých období není třeba hledat až někde v jižní Evropě, jak se donedávna často předpokládalo, nýbrž v sousedství našeho území a zčásti i přímo na něm. S tím je v souladu i skutečnost, že v jižních oblastech, např. na jižním úpatí Alp nebo na Balkáně, se v glaciálních vrstvách zatím nepodařilo nalézt malakofaunu význačnou pro teplá období střední Evropy.

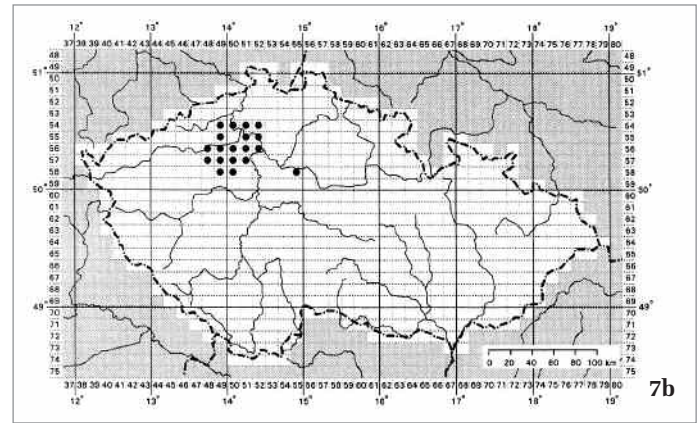
Refugia chladnomilných druhů a lokální relikty

Opačným a vcelku známějším příkladem jsou refugia chladnomilných druhů, v glaciálu obecně rozšířených ve středoevropském prostoru. Jde nejen o vyložené severské relikty, jako je ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*) nebo lomikámen sněžný (*Saxifraga nivalis*), ale i o relikty spíše regionálního až lokálního rázu, jako jsou třeba izolované výskyty boreo-montánní vrásenky pomezní (*Discus ruderatus*) u podchlazených drolin, např. u Ledových slují v Podyjí nebo na několika místech v nejteplejší části Českého středohoří.

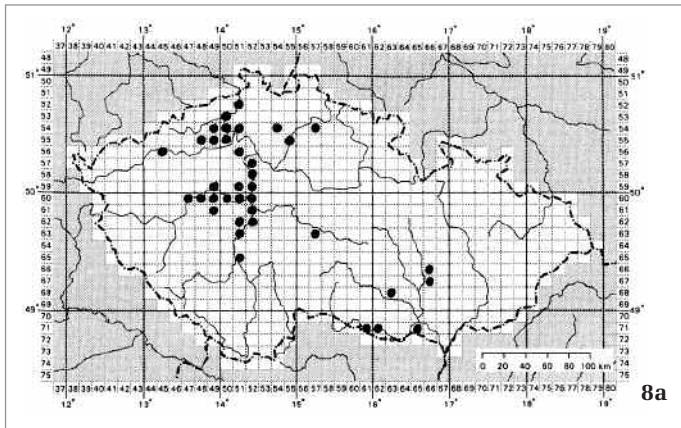
Charakter lokálních relikvů mají i některé druhy hojně ve starších fázích holocénu, které se tu a tam zachovaly na izolovaných stanovištích i v krajinách, kde jinak dnes už dávno nežijí, jako např. plž montánních lesů závornatka křížatá (*Clausilia cruciata*) v Železných horách (údolí Chrudimky – Krkanka). Za refugia lze považovat i některé skalní stepi nebo izolované krasové oblasti, jako je třeba Český kras, kde se dodnes vyskytují drobní plži zrnovka



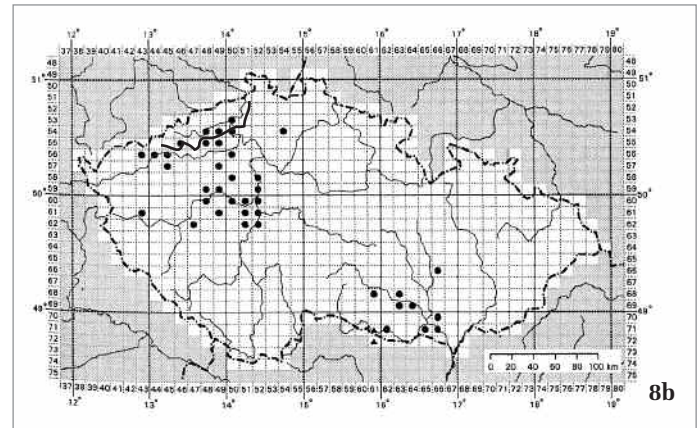
7a



7b



8a



8b

žebrenatá (*Pupilla sterrii*) a z. třízubá (*P. triplicata*), které v glaciálu a nejstarším holocénu žily v mnohých krajinách, kde po nich dnes není ani stopy. Něco podobného platí o jihoevropské, velmi teploborné drobničce jižní (*Truncatellina claustralis*), která se v nejteplejších krajinách střední Evropy rozšířila až během poledového klimatického optima, tedy v době poměrně nedávné, a dnes dožívá na chráněných skalnatých místech našich krasů a na drolných sopečných vrchů Českého středohoří nebo v kaňonu Dyje v NP Podyjí. Obdobná refugia představují i některé mokřady, zejména v křídových oblastech severní poloviny Čech (Českolipsko, Kokořínsko) nebo na čedičích Doupských hor, kde přežívá mokřadní plž blyštivka skleněná (*Perpolita petronella*), jejíž maximální výskyt spadá do časného holocénu a pozdního glaciálu.

Z uvedených příkladů vyplývá, že naše krajina poskytla značně širokou škálu stanovišť, kde mohou přežít relikty z různých fází nejmladšího kvartéru od pleni-glaciálu až do současnosti. Abychom v této pestré směsici rozpoznali skutečné relikty a jejich refugia, je třeba mít po ruce patřičné fosilní doklady (což u měkkýšů je možné), jinak se můžeme snadno dostat na scestí. Tak třeba terikolní stepní skelnatka zemní (*Oxychilus inopinatus*) žijící na několika místech ve vnitročeské xerothermní enklávě sice budí dojem starého stepního reliktu, ve skutečnosti je však novodobým přistěhovalcem, který se u nás poprvé objevil až v mladší době kamenné – neolitu. Obdobně i jihoalpsko-dinárský prvek, nápadný velký plž zemou skalní (*Aegopis verticillus*), jehož výskyty se dnes soustřeďují v Blanském lese, na Tiché Orlici, v Moravském krasu nebo v NP Podyjí a který v interglaciálech pronikal až

hluboko do středního Německa, není starým reliktem, neboť nepřežil poslední glaciál, nýbrž mladoholocenním přistěhovalcem jak jednoznačně dokládají jeho postglaciální nálezy. Lze předpokládat, že obdobnou, paleontologicky bohužel stěžejně doložitelnou historii má řada dalších drobných živočichů i rostlin.

Migrace a brány

Migrace a brány vyžadují podobný přístup, i když jejich základní průběh v prostoru i čase lze v některých případech poměrně dobře určit pouhým odhadem, máme-li k dispozici poznatky o geologickém dění a klimatických změnách v příslušném regionu, což je i případ střední Evropy. Je celkem jasné, že nástup drsného podnebí i samotný postup zalednění podmínil šíření severských druhů do jižnějších pásem a že obrovský rozsah sprásové stepi táhnoucí se od Normandie až do Číny umožnil snadné šíření dnešních vnitroasijských stepních druhů až do střední Evropy, nehledě k sestupu vysokohorských prvků do pahorkatin až nížin. Obdobně pak při následujícím oteplení chladnomilné nebo horské druhy opět ustoupily daleko k severu nebo do velehor, stejně jako stepní se stály do aridních končin vnitřní Asie a na jejich místo nastoupily na teplo a vlhko mnohem náročnější převážně lesní druhy. Současným refugiem některých stepních druhů se staly zbytkové stepní enklávy, později často druhotně rozšířené s nástupem zemědělských kultur. Tyto základní migrace jsou dnes plně potvrzeny množstvím fosilních dokladů, z nichž však vyplývají některé opravy starších představ, zejména co se týče působení glaciálního podnebí.

V zásadě se rovněž potvrdil i názor předválečných botaniků o migraci teplo-

milných prvků cirkumpanonskými předhořími Karpat i Alp, tedy dáckou a ilyrskou cestou (viz první část seriálu v Živě 2009, 4: 146–149). Ukázalo se však, že situace byla složitější, jelikož řada klimaticky poměrně náročných druhů zřejmě přežila glaciál přímo v těchto předhořích, jak dosvědčují nedávné nálezy fosilních plžů i savců ve Slovenském krasu, takže zdaleka nejde jen o migrační cesty, nýbrž o celé řetězce refugií upomínající na Holdhausovy refugiální masivy při okraji Alp. Přitom nejde jen o xerothermní prvky, ale též o mnohé obyvatele lesů včetně řady karpatských endemitů. Z výpovědi fosilních měkkýšů je zřejmé, že migrace stepních xerothermů proběhly především v období od pozdního glaciálu do časného holocénu, kdežto vlhkomilnější lesní druhy dosáhly dáckou cestou Západní Karpaty až během postglaciálního klimatického optima, kdy i v těchto velmi teplých pahorkatinách převažoval zapojený les. Ten se dokonce mistry rozšířil až do severovýchodní písečné pusty, jak dosvědčuje nález citlivých karpatských druhů, zejména řasnatky žebrenaté (*Macrogastera latestriata*) v maďarské rezervaci Bátorliget, a jak již v r. 1933 předpokládal K. Domin v článku Problém maďarské pusty. Podrobnosti migrací jednotlivých druhů v širším regionálním rámci však mohou osvětlit jen další cílené výzkumy.

Z hlediska fauny českých zemí mají značný význam migrace karpatských a alpských prvků směrem do hor a pahorkatin České vysočiny. Ve starších pracích se jako migrační cesta karpatských lesních druhů často uvádí pás sudetských pohoří severní Moravy a severovýchodních Čech. Co se týče plžů, nejvíce karpatských prvků se soustředilo v podhoří Orlických hor, především na křídových slánovcích v povodí

7 Izolované areály mnohých druhů rostlin a plžů vykazují pozoruhodné paralely jako výskyt stepního terikolního plže skelnatky zemní (*Oxychilus inopinatus*, a) a čičorky pochvaté (*Coronilla vaginalis*, b) v české xerothermní enklávě (moravské výskyty plže *O. inopinatus* nejsou vyznačeny).

Podle V. Ložka, čičorka pochvatá podle B. Slavíka (1998)

8 Jiným příkladem takové paralely je rozšíření xerothermního plže zrnovky třízubé (*Pupilla triplicata*, a) a jeřábu dunajského (*Sorbus danubialis*, b), kdy se v Čechách výrazně projevuje jako lokální hranice vltavská linie, v tomto případě podmíněná především říčním fenoménem. Podobně je tomu i u dalších druhů, z rostlin např. chrpy chlumní (*Centaurea triumfetti*) nebo lociky vtrvalé (*Lactuca perennis*). Podle V. Ložka, jeřáb dunajský podle B. Slavíka (1998)

9 Jeskyně Mažarná na boku Tlsté ve Velké Fatě (830 m n. m.) poskytla doklady o vývoji malakofauny od konce vrcholného glaciálu do současnosti, mimo jiné i o přežití epilittického jižního prvku ovsenky žebornaté (*Chondrina clienta*). V pozdní době kamenné byla i tato horská, poměrně obtížně přístupná jeskyně osídlena. Foto V. Ložek, Jr.



obou Orlic, kde mají téměř souvislé rozšíření hlemýždi skalnatka lepá (*Faustina faustina*) a vlahovka karpatská (*Monachoides vicinus*). Oba druhy průkazně přežily glaciál přímo na území slovenských Karpat, zatímco na Moravu a odtud až do východních Čech se zřejmě dostaly až v holocénu. Je příznačné, že do vyšších poloh severomoravských Sudet – Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku téměř nepronikly, zato však obývají řadu míst v jižních položených pahorkatinách a vrchovinách, především na vápencích Moravského krasu, v okolí Javoříčka a Mladče a odtud směrem k severozápadu přes Hřebečov do podorlické oblasti a jižněji až k údolí Svatky (údolí Hodonínky, Tišnovsko). Zdá se, že jejich šíření probíhalo na široké frontě, nezasáhlo však až na jihozápadní Moravu. Pozoruhodné je, že se podobnou cestou vydala i již zmíněná řasnatka žebornatá, citlivý lesní prvek známý z řady nálezů v Moravském a Javoříčském krasu, ale i z Hurychova dolce u Vysokého Mýta a dokonce až z pískovcového převisu Kopřivák v Žehrovské oboře v Českém ráji (Živa 2006, 1: 34). Tyto nálezy pocházejí až z mladšího úseku holocenního klimatického optima, tedy z doby největšího rozmachu svěžích zapojených listnatých lesů. Později však řasnatka žebornatá rychle mizí, takže v současnosti je známa již jen z Moravskoslezských Beskyd, pralesa Razuly a údajně i z Jezernického údolí v Oderských vrších. V Bílých Karpatech, které průběžně obývala v téže době, se dodnes udržela jen na slovenské straně pod bradly Chmelové. Z dalších karpatských druhů, které pronikly až do Čech, se sluší uvést epigeickou skelníčku karpatskou (*Vitrea transsylvanica*), která zde dodnes žije v roztroušených okrscích nebo jednotlivých lokalitách, např. v Macošě

a Pustém žlebu v Moravském krasu, na bělokarpatské Javořině, v okolí České Třebové a překvapivě daleko na severozápadě v Ještědském pohoří. Ojedinelý výskyt na Věnci v Pošumaví může mít souvislost s Alpami. Tyto lesní druhy pronikaly do Čech Třebovskou bránou v době, kdy již byla souvisle zalesněna, tedy ve středním holocénu. Ovšem ve starších pracích, třeba u K. Domina, představuje tato brána, podmíněná především vápnitým slínovcovým podkladem, spíše cestu východních xerothermů, což potvrdily i nálezy stepních plžů v pěnovcích v Hurychově dolci, ovšem na počátku holocénu, kdy zde žila trojzubka stepní (*Chondrula tridens*) a významný xerotherm žitovka obilná (*Granaria frumentum*). Lze očekávat, že další výzkum fosiliferních usazenin, především pěnovců, by počet dokladů tohoto typu ještě podstatně rozmnožil.

Co se týče migrantů alpského původu, již jsme se zmínili o alpské skalnici achátové (*Chilostoma achates*) ve starém holocénu a pozdním glaciálu jižních Čech a jižní Moravy a o alpsko-dinárském zemounu skalním (*Aegopis verticillus*), který se dostal až do středních Čech prostřednictvím vltavského říčního koridoru. Nabízí se i zajímavá analogie s karpatskou řasnatkou *Macrogastra latestriata* – alpský endemit řasnatka alpská (*M. densestriata*), která se tu a tam vyskytuje ve středním holocénu vnitročeských pahorkatin (Český kras, Křivoklátsko), a dokonce až ve středním Německu; v mladším holocénu na sever od Alp vymřela.

Refugia a migrace – nové poznatky

Na závěr našich úvah se pokusíme podat hodnotící přehled původních představ o refugiích a migracích ve světle nových studií z posledních 60 let.

Hlavní roli sehrály obecné poznatky o vývoji naší přírody a krajiny v kvartéru, které v meziválečném období ještě spočívaly spíše na odhadech než na věcných dokladech. Největší význam má přehodnocení poměrů v glaciálu na základě nových fosilních dokladů z oblastí, které donedávna byly málo známé a kam se přenášely poznatky z jiných, přírodně odlišných krajin, především ze severozápadní Evropy. Jde hlavně o pochopení významu správové stepi jako nadregionálního biomu a jeho odkazu současné době v podobě řady rostlinných i živočišných druhů, s nimiž se dnes běžně setkáváme v kulturní středoevropské krajině. Nelze opomenout, že šlo i o široký biokoridor spojující naše země s východem. Výzkum správové stepi, která je jedinečným příkladem sepectí neživých a živých složek do jediného vyhraněného ekosystému, ukázal, že otázky přežívání a hlavně migrací organismů je třeba vždy řešit v rámci jejich postavení v příslušných ekosystémech, zejména v závislosti na všech geofaktorech.

V rámci paleozoologie se konečně plně uplatnil i význam měkkýšů jakožto nejhojnější a nejrozšířenější skupiny fosilí kontinentálního kvartéru, která osvětlila poměry v rozsáhlých oblastech s minimálním výskytem jiných fosilí, především rostlinných. Rozbory fosilních malakofaun uvedly na pravou míru představy odvozené z výskytu tzv. periglaciálních jevů (Živa 2004, 1: 5–8; 2: 50–54) a vzhledem k úzké vazbě měkkýšů na určitá stanoviště umožnily i bližší lokalizaci refugií klimaticky náročné bioty během glaciálů, která ležela mnohem blíže našemu prostoru, než se donedávna předpokládalo. Významnou roli přitom sehrála úzká korelace charakteristických společenstev měkkýšů s jednotlivými typy sedimentů

10 Pěnovcové ložisko v Hurychově dolci u Vysokého Mýta poskytlo doklady o migracích Třebovskou bránou, kdy se zde na počátku holocénu objevili stepní plži žitovka obilná (*Granaria frumentum*) a trojzubka stepní (*Chondrula tridens*), později v mladším klimatickém optimu však i citlivé lesní prvky, jako řasnatka žebernatá (*Macrogastra latestriata*).

Orig. V. Ložka

11 Řasnatka žebernatá – plž karpatských horských lesů, velmi citlivý k antropickému narušení, se v klimatickém optimu holocénu rozšířil přes Moravu až do severovýchodních Čech, kde však opět vyhynul (+). Její příbuzná řasnatka alpská (*M. densistriata*) obdobně pronikla do Čech z Alp a rovněž v mladším holocénu vyhynula (X).
Orig. V. Ložka, s použitím mapy M. Lisického

a půd v rámci kvartérního klimatického cyklu, nehledě k poznatku, že jsou s to šířit se i dálkovými vzdušnými výsadky, takže mohou přes svou malou pohyblivost rychle reagovat i na prudké změny podnebí.

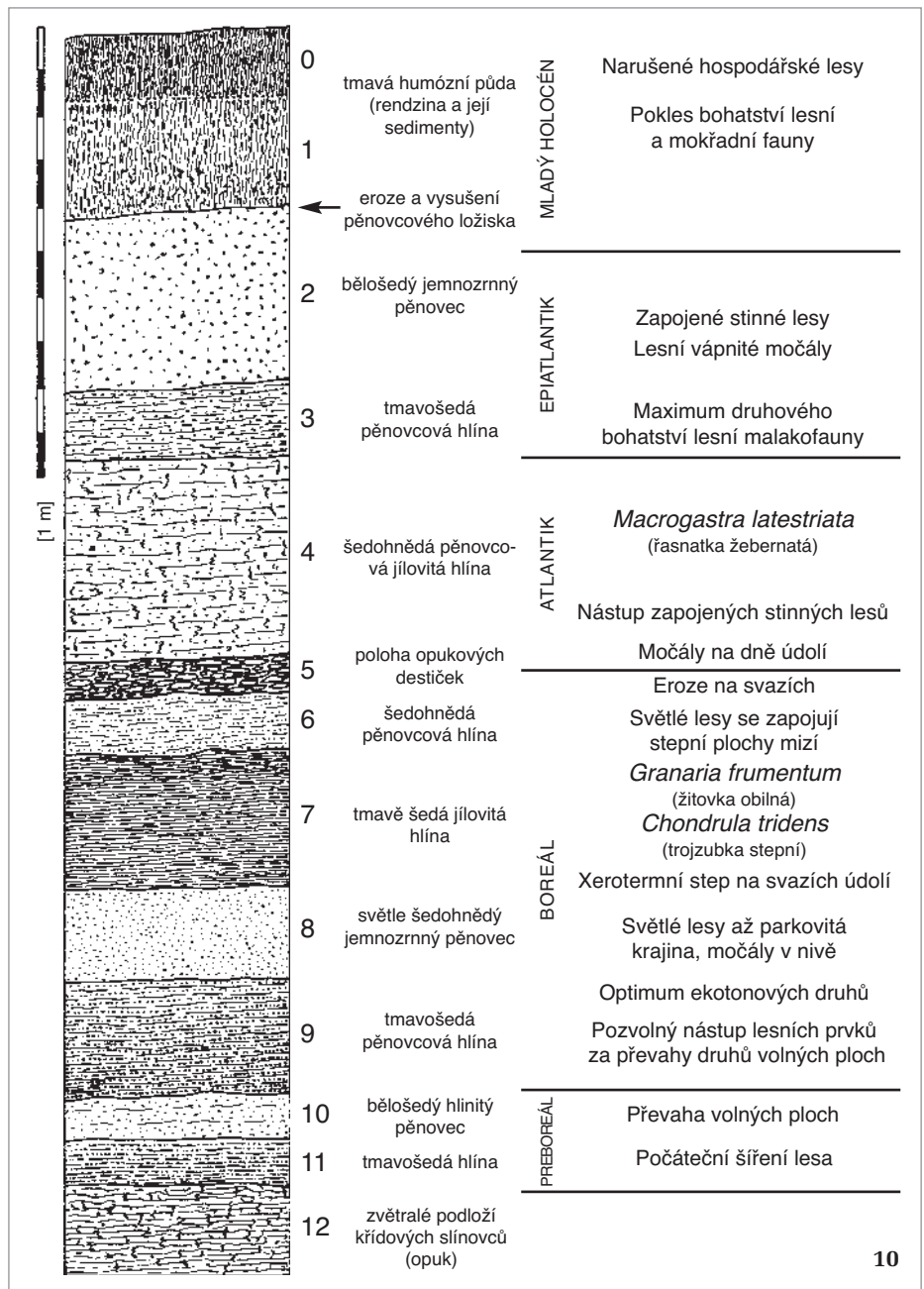
Naše předchůdce z meziválečného období by jistě potěšila rehabilitace pramátranské oblasti jako významného refugia teplomilné bioty během glaciálů a zvláště pak entomology nové kladné přehodnocení Holdhausových massifs de refuge, jejichž analogie nacházíme i ve velké části Karpat.

Z lokálních záležitostí se potvrdila funkce Třebovské brány, kterou se do Čech šířily nejen xerothermní a stepní druhy na počátku holocénu, ale i citlivé lesní prvky během holocenního klimatického optima. Naproti tomu Moravská brána se zatím neprokázala jako hlavní koridor vstupu sarmatských elementů do českých zemí, ale ani jako překážka pro šíření vlhkomilných obyvatel karpatských pralesů dále k západu.

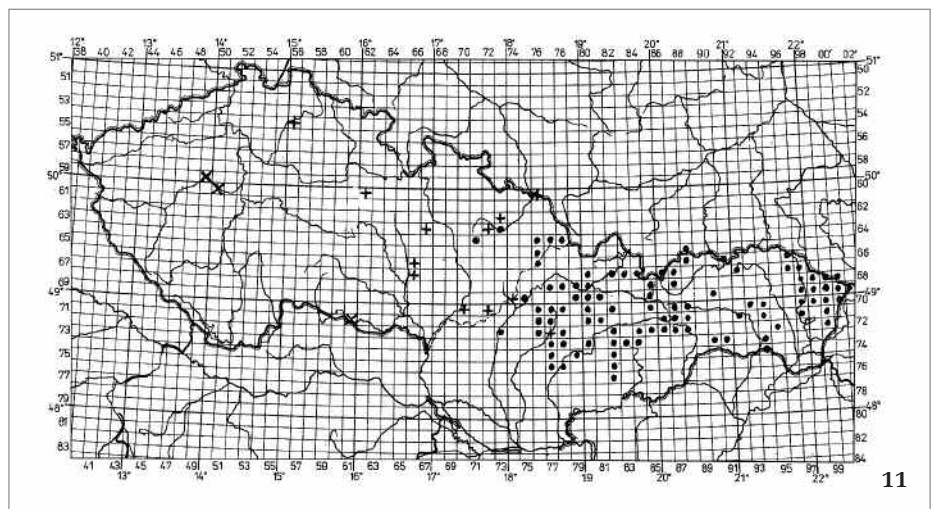
Z poznatků obecné platnosti je třeba vzdvíhnout nutnost diferenciacce mezi jednotlivými regiony, především že hornatá střední Evropa má značně odlišné poměry než rovinatá severní a severozápadní Evropa a že díky své mnohem vyšší stanovištní diverzitě poskytla daleko více refugií druhům přežívajícím glaciál, takže nemusely migrovat daleko k jihu nebo jihozápadu. Rovněž mnoho stepních prvků přeživalo nebo dokonce kulminovalo během glaciálu na sprašové stepi. Význam sprašové stepi není doceněn pracovníky ze západní a severozápadní Evropy, kde se tento biot uplatnil jen okrajově, takže jejich názory na biogeografickou problematiku kvartéru nelze bez kritického odstupe promítat do střední Evropy.

Obraz refugií a migrací není ovšem ani dnes úplný, takže dosud zbývá řada problémů k řešení – třeba jak vznikly izolované výskyty karpatských endemitů vřetnatky nadmuté na Šumavě nebo vlahovky karpatské dokonce až ve Francké Juře. Není zatím rovněž známo, kde ležela původní domovina řady novodobých imigrantů, jako je třeba suchomilka obecná (*Xerolenta obvia*) nebo bezočka šídlovitá (*Cecilioides acicula*).

Z našeho rozboru vyplývá závěrečné poučení, že každá fáze kvartérního klima-



10



11

tického cyklu zanechala po sobě nějaký ten relik, i když třeba jde jen o plevelného obyvatele dnešní zemědělské krajiny, a že naši předchůdci v době první republiky mívali dobrý odhad, což lze kupodivu říci i o některých jejich předchůdcích z doby císaře pána, kdy J. F. Babor ve

své monografii čtvrtohorních měkkýšů z r. 1901 napsal doslova: „Arcit' ani dobu ledovou nesmíme si představovati jako neproměnný umrtvující mráz, naopak lze dokázati kontinentální klima se střídáním obvyklých ročních saison s léty přímo horkými.“