

Krajiny zamrzlé v čase

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

Představitel nejednoho přírodovědce jistě mnohokrát zaujala myšlenka stroje času, s jehož pomocí by mohl navštívit určitou krajinu nebo lokalitu v různé vzdálené minulosti. Tato představa je živena touhou objasnit zákonitosti, které pozorujeme v současných společenstvech a jen stěží pro ně nalzáme vysvětlení pomocí běžných znalostí 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 nepřímo stopovat na základě fosilních záznamů nebo v poslední době také pomocí fylogeografických a dalších genetických metod.

Tradiční přístup k rekonstrukci vývoje krajiny a společenstev organismů na základě fosilního záznamu poskytuje množství nenahraditelných informací. Je však dobré mít stále na paměti různá interpretační úskalí. V první řadě je fosilní záznam selektivní, závislý na vlastnostech stanovišť, která umožňují zachování určitého typu fosilií. Tak např. pro zachování schráněk měkkýšů je nutný dostatek vápníku, zatímco pro zachování pylového záznamu jsou vhodnější podmáčená a spíše kyselá stanoviště. Filtr vhodných sedimentačních podmínek nám tak může svědectví minulé reality velmi zkreslit. Nabízí se metafora pohledů klíčovou dírkou, která rozsáhlý prostor za dvěma zužuje na několik jednotlivostí. Jak typická byla pro určitou oblast a dobu společenstva, která rekonstruuje podle zachovalých fosilií?

Nejde jen o záznam mimořádných podmínek s mimořádnou kombinací druhů? To jsou jedny z mnoha otázek, které si můžeme klást, bohužel většinou bez naděje dobrat se věrohodné odpovědi.

Selektivita se projevuje i na úrovni jednotlivých druhů. Různé druhy mají různou schopnost zachování při daných fosilizačních podmínkách, např. někde se zachovávají jen pevná semena nebo schránky. Palynologové znají mnoho rostlinných druhů, které se ve fosilních pylových záznamech nacházejí jen velmi zřídka, nebo vůbec, jako je modřín (*Larix*, obr. 2) a velká část druhů opylovaných hmyzem. Zejména v případě běžně používané pylové analýzy přistupuje další neméně podstatné omezení – determinační obtíž. Některé taxony nelze určit blíže než do rodu nebo čeledi, případně do určité druhové skupi-

ny nebo pylového typu, který ovšem často sdružuje taxonomicky a ekologicky odlišné druhy. Problémy tím zdaleka nekončí. Při rekonstrukcích spoléháme na to, že se ekologické nároky druhů během historie výrazně neměnily a znalost ekologie recentních druhů běžně aplikujeme na fosilní populace. V poslední době se však objevují důkazy, že stanovištní vazby druhů se mohly měnit, např. v souvislosti s biotickými interakcemi, které se ve fosilních společenstvech mohly lišit od současných. Navíc mohly při přechodu od fosilních k recentním populacím probíhat významné evoluční změny. Poslední z podstatných problémů paleorekonstrukcí souvisí s časovým intervalem zachyceným jednotlivými fosilními vzorky. I vzorky odebrané z velmi tenkých vrstev sedimentu mohou odrážet dlouhý časový úsek, po který vznikaly. Je velmi pravděpodobné, že některé druhy fosilních společenstev, která rekonstruuje na dané lokalitě, se zde nemusely vůbec potkat v čase.

Alespoň pro relativně nedávná období čtvrtohor lze interpretaci historického vývoje přírody zpřesnit studiem současné přírody takových území, jejichž přírodní podmínky a druhová skladba jsou obdobou (analogií) situací známých z fosilních záznamů. Metoda současných analogií koriguje mnohá z popsaných zkreslení paleorekonstrukcí na základě fosilního záznamu. Její nespornou výhodou je, že můžeme zkoumat krajinu jako celek a v ní všechny typy společenstev bez ohledu na podmínky nutné pro jejich fosilizaci. Můžeme zjistit četnost druhů v krajině a poznat složení celých společenstev bez

1 Představu vrcholné doby ledové někde v podhůří Západních Karpat navozuje krajina Kurajské kotliny na Altaji. Suché dno kotliny, kde spadne v průměru 250 mm srážek ročně, porůstá převážně suchá step, ale v nivách říček stékajících z okolních hor rostou smrkovo-modřínové lesy. Rovněž na okolních horských svazích, které zachycují více srážek než dno kotliny, jsou hojné lesy s modřínem, smrkem a limbou. Foto M. Chytrý



ztráty druhů, které se špatně zachovávají nebo nejsou z fosilních zbytků určitelné. Na druhé straně však nemůžeme vyloučit možnost, že podmínky prostředí dané analogie neodpovídají přesně historickému stavu. Také není jasné, jaký vliv má časová vzdálenost současných a fosilních společenstev, která se navíc často nacházejí ve vzdálených oblastech. Svědectví analogie je proto vhodné testovat na taxonomicky odlišných skupinách organismů, mezi nimiž nejsou přímé biologické vazby.

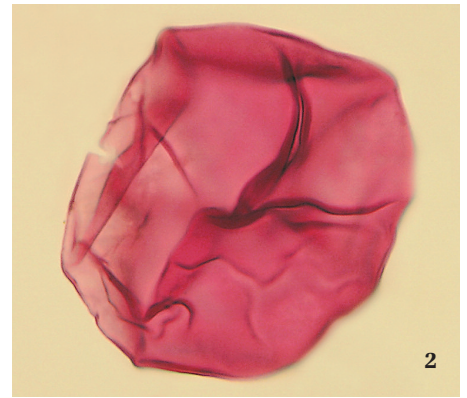
V tomto článku se pokusíme ukázat, jak stimulující poznatky lze získat studiem současných analogií středoevropského vrcholného glaciálu na jižní Sibiři, a v jeho druhém dílu se zaměříme na současnou analogie středoevropského starého a středního holocénu (= doby poledové) na Jižním Uralu. Současně se pokusíme přiblížit výhody kombinovaného studia dvou odlišných taxonomických skupin, suchozemských plžů a rostlin.

Jižní Sibiř – cesta do středoevropského glaciálu

V posledních letech výrazně vzrostl zájem o rekonstrukci středoevropské krajiny a přírody v období posledního glaciálního maxima. Toto období, kdy evropský kontinentální ledovec naposledy postoupil k jihu, je zcela zásadní pro pochopení vzniku a vývoje našich současných biotických společenstev. Tehdy došlo k poslednímu silnému klimatickému omezení výskytu mnoha teplomilných druhů, které se v následujících teplejších obdobích postupně šířily ze svých refugií. Správné rozlišení skupiny druhů, jež u nás přežily glaciál, od druhů, které přeživaly ve vzdálených refugiích, má mnohé důsledky pro pochopení vývoje a formování naší přírody až do současnosti. Pod tíhou stále přibývajících důkazů v poslední době padla dvě klasická, vzájemně provázaná paleoekologická paradigmatata. Byla to jednak představa doby ledové jako zcela bezlesé krajiny pokryté chladnou sprašovou stepí a tundrou, jednak představa, že zdrojem postglaciálního osídlování střední Evropy dřevinami byla výhradně jihoevropská refugia (Živa 2004, 1: 5–8; 2: 50–54; 2009:

4: 146–149; 5: 194–198). Rozhodující důkazy přinesly v posledních 20 letech pylové analýzy fosilních rašeliništních sedimentů z jižní Moravy (profil Bulhary manželů Rybníčkových), Západních Karpat (profil Šafárka a Jablůnka Vlasty Jankovské) a několika lokalit z Maďarska (studie britské paleoekoložky Katherine Willis a jejích maďarských kolegů). Tyto nové fosilní nálezy jasně ukazují, že i v době vrcholného glaciálu se na mezoklimaticky příhodných místech vyskytovaly ostrůvky lesa i v suchých nížinných oblastech sprašové zóny (podrobnosti o sprašové stepi viz také článek V. Ložka na str. 98–101 tohoto čísla). Pro postglaciální šíření mnohých dřevin proto nebyla nutná vzdálená jihoevropská refugia a následná migrace. Ve skutečnosti přežily glaciál ve střední Evropě a po oteplení se pouze mozaika refugií propojila. Zde je nutno připomenout, že limitujícím faktorem pro výskyt lesa v době ledové nebyl jen chlad, ale také sucho. Ve střední Evropě se ve vrcholném glaciálu vyskytovaly hlavně odolné druhy jehličnatých stromů (modřín, borovice lesní a limba, méně i smrk), bříza a místy i olše (viz obr. na 2. str. obálky). Vyloučit nelze ani lokální výskyt malých populací teplomilnějších širokolistých stromů (např. buku, jilmu nebo dubu).

Zpřesnění představ krajiny a ekosystémů středoevropského glaciálu bylo získáno studiem současných analogických ekosystémů na jižní Sibiři. V letech 2003–06 jsme s týmem brněnských biologů prováděli výzkumy v pohořích Západní Sajan (Živa 2002, 2: 68–72) a Altaj. Klimatická a vegetační data naznačovala, že tato pohoří mohou představovat nejlepší současnou analogii glaciálních ekosystémů střední Evropy, v protikladu k tradiční představě analogie v arktických oblastech. V arktických krajinách sice nalezneme řadu druhů, které v průběhu starého holocénu na většině území střední Evropy vyhynuly a dodnes přežily pouze jako vysokohorské glaciální relikty (např. drobný plž vrkoč severní – *Vertigo modesta*, obr. 3), v mnoha dalších charakteristikách se však tyto oblasti od podmínek doby ledové liší. Arktida leží mnohem severněji, převažují



2

zde nevápňité substráty, je mnohem vlhčí a není zde vytvořen stepní biom. Západ severní Evropy byl během posledního glaciálu pokryt ledovcem a rostliny a živočichové se do těchto oblastí stěhovali až v poledové době z východněji položených nezaledněných oblastí.

Studiem současné vegetace a recentního pylového spadu na asi 650 lokalitách Západního Sajanu a ruské části pohoří Altaj a současné fauny suchozemských plžů na asi 120 lokalitách na Altaji jsme jednoznačně prokázali, že se ekosystémy těchto pohoří nápadně shodují s poměry středoevropského glaciálu. To potvrdilo srovnání recentních pylových spekter z jižní Sibiře s vrcholné a pozdně glaciálními fosilními pylovými záznamy z České republiky a Slovenska (viz článek P. Kuneše v Živě 2008, 4: 146–150). Průzkum jihosibiřských společenstev suchozemských plžů odhalil velmi zajímavé a zcela nové skutečnosti. Na Altaji jsme našli žijící populace druhů, které Vojen Ložek pro prozkoumání fosilních faun mnoha desítek sprašových profilů na území České republiky a Slovenska označil jako indexové (tj. typické) druhy společenstev chladných sprašových stepí vrcholného glaciálu. Tyto druhy po odeznění doby ledové ve střední Evropě vyhynuly až na několik relictálních výskytů ve velehorách, kde se však zachovaly jen některé z nich. Šest ze sedmi

2 Pylová zrna modřínu (*Larix*) se nacházejí velmi zřídka nejen ve fosilním pylovém záznamu, ale i v současném pylovém spadu, a to dokonce na místech v těsném sousedství modřínových lesů. Znamená to, že zjištění jen několika málo pylových zrn modřínu ve fosilním záznamu pravděpodobně dokládá, že v okolí daného místa byly v minulosti modřínové lesy. Foto B. Pelánková

3 Vrkoč severní (*Vertigo modesta*) patří k největším zástupcům rodu, i když dorůstá maximálně 2,7 mm. Je typickým představitelem druhu s cirkumpolárním a v Evropě arktalpínským rozšířením. Jeho výskyt v okresech vysokohorské tundry Alp a Karpat jsou zbytkem mnohem rozsáhlejšího areálu z doby ledové.

4 Drobný vrkoč *V. parcedentata* byl dlouho považován za vyhynulý, typický glaciální druh střední Evropy. Teprve začátkem 90. let 20. stol. byl nalezen živý na izolované lokalitě v jižním Norsku a zcela nedávno roztroušen v rozsáhlých oblastech Střední Asie. Výška ulity dosahuje okolo 2,2 mm.



3



4



indexových druhů jsme zjistili na našich studijních plochách na Altaji. I tam však byl jejich výskyt omezen na makroklimaticky chladné oblasti, jejichž průměrná lednová teplota nepřevyšovala $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$. Pohoří Altaj totiž nabízí neobyčejnou možnost pohybovat se na pomyslné časové ose podél výrazného gradientu klimatické kontinentality. Ten probíhá od nížiných, relativně teplých a vlhkých oblastí na severozápadě směrem k silně kontinentálním územím na jihovýchodě, kde extrém představují dvě chladné a suché mezihorské kotliny – Kurajská a Čujská. S rostoucí nadmořskou výškou od severozápadu k jihovýchodu klesá teplota a vlivem srážkových stínů za horskými hřebeny také klesá úhrn srážek. Můžeme začít výpravu na luční stepi s válečkou prapořitou (*Brachypodium pinnatum*) nebo v březovém a borovém lese, které jsou druhovým složením velmi podobné odpovídající vegetaci u nás, a skončit v oblasti, která je klimaticky zcela totožná s dobou ledovou.

Recentní plži dokládají, že v některých ohledech jsou podmínky klimaticky nejdřívějších oblastí Altaje snad ještě tvrdší než v obdobích chladných klimatických výkyvů vrcholného glaciálu u nás. Naše nálezy indexových druhů vrcholného glaciálních plžů jsou unikátní i ze zoogeografického hlediska. Většina těchto druhů nebyla až do r. 2008 z Asie vůbec udávána. Za všechny uvedme vrkoče *Vertigo parcedentata* (obr. 4), popsáno již v 19. stol. na základě fosilních ulit ze sprašových sedimentů střední Evropy. Až v r. 1993 byly publikovány nálezy žijících populací v okolí osady Kongsvoll v národním parku Dovrefjell v Norsku. Je zajímavou shodou, že právě v tomto parku byl vysazen pižmoň severní (*Ovibos moschatus*), další druh typický pro středoevropský vrcholný glaciál.

Jak už to tak bývá, objevení žijících populací glaciálních plžů v Asii viselo ve vzduchu a tyto nálezy nezávisle na naší skupině učinili i kolegové z Německa, kteří ve stejné době prováděli výzkum na Altaji. Podobné nálezy získal z oblasti

Bajkalu paleomalakolog Richard Preece, pracující s týmem britských archeologů. Stefan Meng, malakolog z německého týmu, se věnuje výzkumu měkkýšů Střední Asie již řadu let a našel tyto indexové druhy i v severním Mongolsku, na Ťan-šanu a v okolí Bajkalu. Společně s botanikem Matthiasem Hoffmannem zde jako první spolehlivě prokázal výskyt žijících populací zrnovky sprašové (*Pupilla loessica*). Tu popsal Vojen Ložek z českých sprašových sedimentů jako vůdčí fosilii glaciálních sprašových stepí, kde se vyskytovala hojně v klimaticky nejdrsnějších obdobích. Právě tento plž je jediným zástupcem malakofauny v chladné a suché oblasti Čujské kotliny, kde se však nachází hlavně na chráněných místech (viz obr. na 2. str. obálky). V této klimaticky nejdrsnější oblasti ruského Altaje se však vyskytuje pouze v řídkých modřínových lesích a v keříčkové tundře s trpasličí břízou okrouhlostou (*Betula rotundifolia*), tedy biotopech vázaných na severně orientované svahy a úzká údolí, kde se udržuje větší vlhkost než v okolní suché krajině.

Snad nejdůležitější výpovědi altajských plžů je zjištění, že naprostá většina populací indexových druhů této oblasti je vázána na chráněná stanoviště s výskytem stromů nebo alespoň březových keříčků v podmáčené tundře. Výjimkou je již zmíněná zrnovka sprašová, která se jako jediný z indexových druhů plžů vyskytuje častěji na suchých otevřených místech chladných oblastí. Nejvyšší koncentrace indexových druhů byla nalezena v rozvolněných lesích s modřínem a smrkem porůstajících bazické slatiniště. Na dvou lokalitách takové slatinné lesy sousedily s otevřeným slatiništěm, které se lišilo pouze nepřítomností stromů (obr. 5). Na ploše bezlesého slatiniště se vyskytoval jen vrkoč bezzubý (*V. genesii*, obr. 6), který není ve střední Evropě zcela typický pro sprašové sedimenty a hojněji se vyskytoval až v pozdním glaciálu, kdy byl právě obyvatel otevřených bazických mokřadů. Naopak v sousedním slatinném lese byla zjištěna největší koncentrace inde-

5 Krajina Altaje v okolí městečka Aktaš – údolí se slatinnými lesy a otevřenými slatiništi. V místě nelesního slatiniště byla zjištěna bohatá populace vrkoče bezzubého (*Vertigo genesii*), kdežto v přilehlém lese se nacházela největší koncentrace druhů plžů charakteristických pro glaciální období střední Evropy (např. ostroústka válcovitá – *Columella columella* a vrkoč *V. pseudosubstriata*). Šipky ukazují místa vzorkování společenstev plžů.

6 Drobný mokřadní vrkoč bezzubý je v současné Evropě hojný pouze ve Skandinávii, kde obývá minerálně bohatá otevřená slatiniště, většinou ve vyšších polohách (velmi hojně např. v národním parku Dovrefjell v Norsku). Ve střední Evropě se hojně vyskytoval v pozdním glaciálu, kdy byl obyvatel bazických mokřadů. Na Slovensku jej můžeme nalézt v nejstarších sedimentech pěnovečkových prameništ, která vznikla na rozhraní ledové a poledové doby. Výška ulity je okolo 1,9 mm. Snímky M. Horská, není-li uvedeno jinak

xových druhů vůbec. Tyto nálezy tak dokazují, že přežívání většiny typických druhů plžů středoevropského glaciálu bylo podmíněno výskytem dřevin, které jim poskytovaly útočiště pro přežití v podmínkách drsného glaciálního klimatu. Kamínky do mozaiky představ o vrcholném glaciálu, které nezávisle získali malakologové a palynologové, tak do sebe začínají zapadat: krajiny v karpatské a panonské oblasti měly tehdy spíše charakter lesostepi a lesotundry, a nikoli zcela bezlesé stepi a tundry.

Na výzkumu přírody jižní Sibiře se spolu s autory článku podíleli zejména J. Danihelka, N. Ermakov, V. Jankovská, M. Hájek, P. Hájková, M. Kočí, S. Kubešová, P. Kuneš, P. Lustyk, Z. Otýpková, B. Pelánková, P. Pokorný, B. Pokryszko, J. Roleček, M. Řezníčková, P. Šmarda a M. Valachovič.