

# Ledová doba z pohledu zoologa

## II. Glaciál ve světle rozboru fosilních zocenenóz

Vojen Ložek, Ivan Horáček

Jak jsme uvedli v prvním dílu (Živa 2004, 1: 5–8), patřily nálezy fosilních obratlovců k prvním stopám, které vedly k poznání poměrů v ledových dobách. Teprve později se uplatnily pozůstatky rostlin a s velkým zpožděním i měkkýši. Dnešní rekonstrukce se opírají především o vyhodnocení různých stop periglaciálního klimatu v neživé přírodě doplněného podle možností o rozboru fosilní vegetace. Výpověď fosilních obratlovců se během času jaksi dostala do pozadí. Vzhledem k rozporům mezi svědectvím fosilních obratlovců a dnes všeobecně rozšířenou interpretací periglaciálních jevů se pokusíme především shrnout skutečnosti vyplývající z ekologických nároků glaciálních savců.

Struktura glaciálních společenstev je velmi typická. Jádrem společenstva tvoří několik málo druhů, jako doplňující prvky se uplatňují i formy dnešních otevřených formací. Mnohé z nich však vytvářejí specifické morfotypy, občas pokládáné za samostatné druhy (krtek *Talpa magna*, hryzec *Arvicola antiquus* aj.) chápané jako lokálně nebo v globálním měřítku dnes vymřelé.

Další součástí glaciálních společenstev je několik druhů, které se objevují pravidelně, ve vyšším procentu však jen v některých úsecích. Charakteristickými prvky této skupiny jsou např. hraboš sněžný (*Chionomys nivalis*), eusociální forma osídlující volná suťová pole, nebo hraboš hospodárný (*Microtus oeconomus*), forma typická pro otevřené severské mokřady. Do této skupiny patří také náročné prvky teplé stepní krajiny jako sajga, asijská antilopa džejran, frčkové r. *Allactaga* či svišti (*Marmota*), které v pleniglaciálních společenstvech (tedy v období vrcholu doby ledové) vystupují spíše jen ojediněle, podobně jako reliktní formy interglaciálních, resp. lesních prvků (veverka — *Sciurus*, norník — *Clethrionomys* spp., rejsek — *Sorex* spp.), jež v pleniglaciálním úseku na většině území patrně chybějí.

V každém případě je zřejmé, že jde o své-

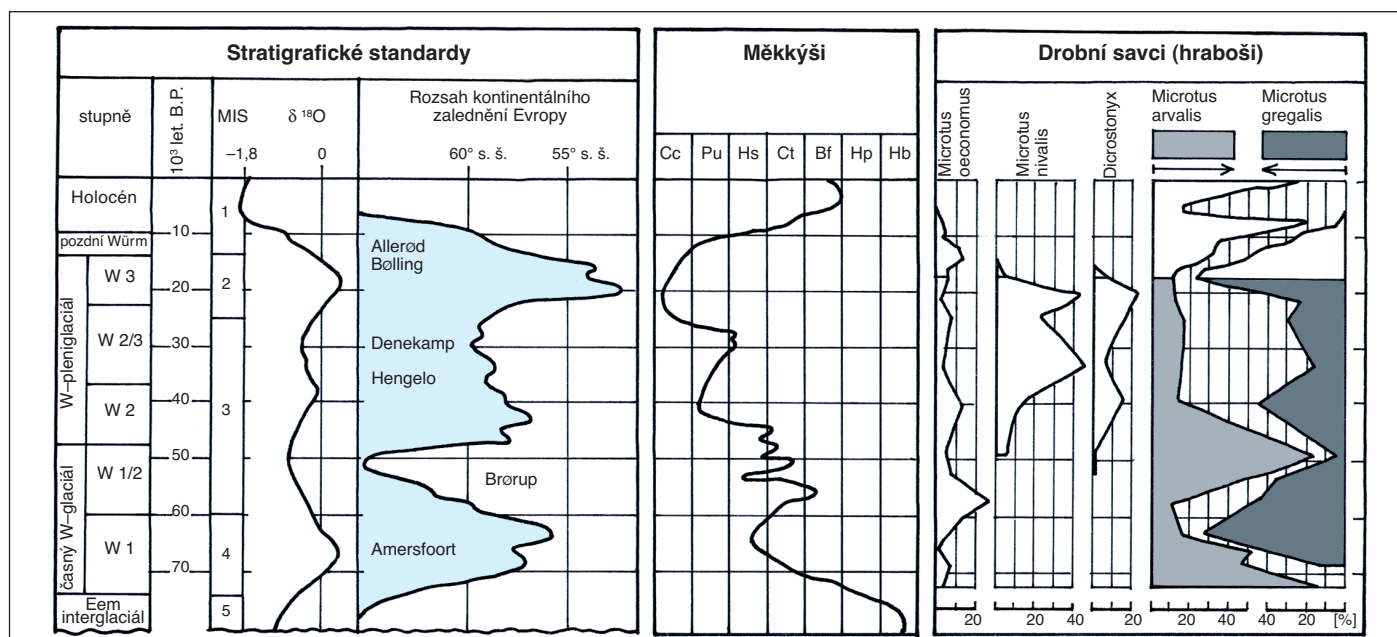
bytná společenstva, která se druhovým složením i kvantitativními charakteristikami (diverzita apod.) výrazně liší nejen od dnešních společenstev subarktické zóny, ale i od jakýchkoli společenstev jiných. Na rozdíl od dnešních, resp. interglaciálních společenstev obratlovců, jejichž podstatnou složku tvoří detritické větve potravních řetězců (hmyzožravci apod.), jsou glaciální společenstva jednoznačně organizována pastevně-kořistnickými vztahy. Naprostou většinu tvoří konzumenti zelené rostlinné hmoty a jejich predátoři, ostatní potravní orientace se zde uplatňují jen zcela okrajově.

Nápadnou charakteristikou glaciálního fosilního záznamu úseku sprašové sedimentace je relativně neobyčejně častý výskyt pozůstatků velkých savců, a to nejen v místech druhotného nahromadění, jako je tomu v sídlišťích paleolitických lovců. Kostí mamuta, koně či srstnatého nosorožce byly nalezeny snad v každé vesnické cihelně a ostatně i koncentrace velkých kostí v jeskynních výplních tohoto stáří je značná. Početné doklady zimovišť jeskynních medvědů v desítkách jeskyní horského a podhorského stupně střední Evropy svědčí rovněž o nečekaně vysokých populačních hustotách těchto specializovaných býložravců. Představa chudé mrazové polo-

pouště, kde krátké léto oživí lišejníkový porost na několikacentimetrovém dočasně rozmrzlém povrchu věčně zmrzlé půdy, je v této souvislosti absurdní. Obrovská stáda velkých býložravců obývajících sprašovou step, stejně tak jako početné tlupy pŕltunových jeskynních medvědů spásajících brusinkové porosty, výmladky keřových dřevin a byliny květnatých luk si lze v našich šířkách představit pouze tehdy, byla-li primární produkce ve vegetačním období přinejmenším stejně vysoká či vyšší než v současnosti a — pro ty savce, kteří nebyli schopni dlouhodobé hibernace jako jeskynní medvědi — zimní dostupnost bylinné nekromasy snadnější než dnes. Druhou skutečností si lze představit snadno — zima byla chudá na srážky a stepní vegetace, v podmínkách dlouhodobého sucha a mrazu dokonale konzervovaná, byla k dispozici takřka všude. Neudivuje současně, že v pleniglaciálních úsecích jsou převládající složkou býložravců lichokopytníci, chobotnatci, hlodavci a zajícovci, jejichž typ trávení se střevní fermentací je pro konzumaci suché rostlinné nekromasy mnohem účinnější než metabolismus přežvýkavců, kteří se výrazněji uplatňují jen v nejpříznivějších úsecích doby ledové. Nedostatek srážek vysvětluje v jistém smyslu také první předpoklad — vysokou produktivitu glaciálních stepí.

Rozdíl v objemu sluneční energie dopadající na daný bod planety v glaciálu a interglaciálu činí podle klasických Milankovičových výpočtů pouze asi 5 %. Při minimální koncentraci atmosférické vody charakterizující klima doby ledové a tedy podstatným snížením odrazivosti atmosféry (přinejmenším mimo oblast polární fronty), musel být úhrnný objem energie přímo dopadající na zemský povrch v našich šířkách během vegetační sezony možná i nečekaně velký.

*Průběh posledního glaciálu a změny v zastoupení charakteristických druhů střeoevropských společenstev drobných savců a vidčích druhů společenstev měkkýšů. Cc — Columella columella, Pu — Pupilla spp., Hs — Helicopsis striata, Ct — Chondrula tridens, Bf — Fruticicola fruticum, Hp — Helix pomatica, Hb — Drobia banatica. MIS — klimatostratigrafické stupně;  $\delta^{18}O$  — izotopická teplotní křivka. Podle I. Horáčka a V. Ložka 1988 kreslil S. Holeček*



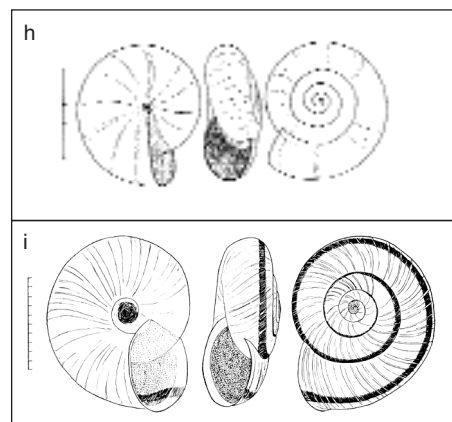
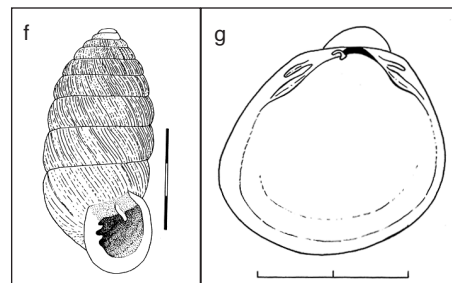
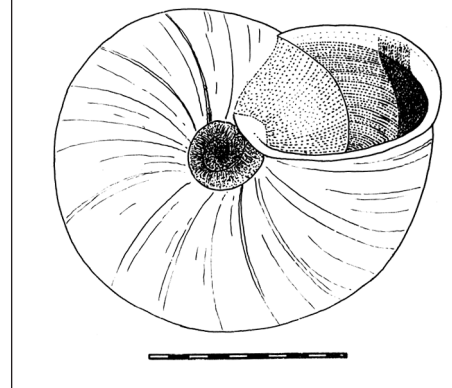
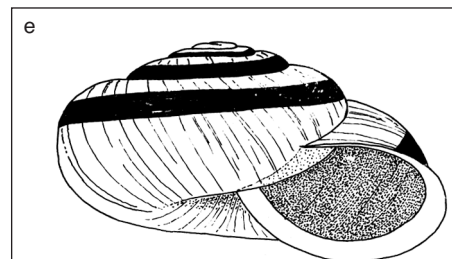
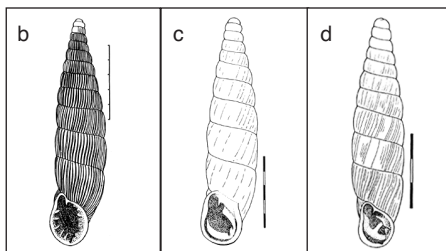
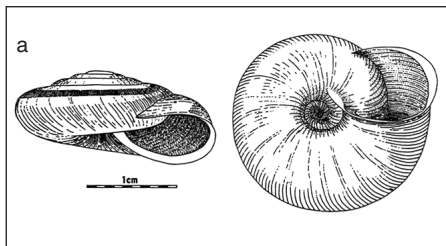
Nelze tak vyloučit, že krátká vegetační sezona pleniglaciálu mohla být i podstatně úživnější než dnes a rostlinná společenstva, která byla schopna vyrovnat se s obecným nedostatkem srážek a jejich specifickou sezonní distribucí, mohla být tak i výrazně produktivnější než dnešní společenstva střední Evropy. Kritickým bodem pro živočichy, jimž se takováto potravní nabídka otevírala, byla schopnost přežít dlouhou, velmi chladnou a na srážky chudou zimu. Zvětšení tělesné velikosti, hustá srst a další posuny odpovídající predikcím klasických biogeografických pravidel, tato společenstva charakterizují celkem výstižně.

Na rozdíl od obratlovců pochází většina malakozologických dokladů ze spraší, tedy ze sedimentárního prostředí, které se samo o sobě vyznačuje řadou vlastností ukazujících na stanovištní poměry, jejichž obdobu dnes jen stěží nacházíme v současné přírodě a zejména pak v subpolárním pásmu. Spraš je tvořena z větrem navátého prachu, což ukládá jak její úložné poměry a zrnitostní vytrídění, tak mineralogické složení. Není však pouhou nakupeninou prachu, nýbrž i půdou — i když ve srovnání s dnešními půdami zcela mimořádných vlastností. Dokládá to její skladba z jednotlivých zrn stmelovaných jemně rozptýleným kalcitem a jemně limonitické povlaky, které jí dodávají světle okrové zbarvení. Neméně důležitým dokladem je však i bohatá fauna měkkýšů a pyl někdejší vegetace. Všechno svědčí pro suché aridní prostředí, které však poskytovalo vhodné podmínky pro řadu plžů závislejších na průměrně bohaté stepní vegetaci. Radiometrická data (získaná pomocí  $^{14}\text{C}$ ) dokládají, že hlavní fáze nahromadění nejmladší spraše se zhruba kryje s největším rozsahem nejmladšího zalednění dosahující nejnižšího bodu v prostoru dnešního Berlína.

Složení sprašové malakofauny však vyvolává řadu otázek týkajících se poměrů ve středoevropském glaciálu. Výskyt druhů žijících na vysokém severu jako vrkoč *Vertigo parcedentata*, prvků arko-alpinských jako ostroústka válcovitá (*Columella columella*), nebo obyvatel vnitroasijských stepí a velehor jako údolníček *Vallonia tenuilabris*, zrnovka *Pupilla loessica* nebo vrkoč *Vertigo pseudosubstriata* sice ukazují na prostředí blízké poměrům v dnešní subpolární zóně, ovšem přítomnost stepních xertermů s těžištěm v teplých nížinách jižní poloviny Evropy, jako je suchomilka rýhovaná (*Helicopsis striata*), nebo vyzožená termofilů skalních stepí jako zrnovka třízubá (*Pupilla triplicata*) tuto představu již podstatně narušuje. Ve spraši se však běžně vyskytuje i řada mezofilních prvků běžných v mírném pásmu Evropy jako jantarka podlouhlá (*Succinella oblonga*), srstnatka chlupatá (*Trichia hispida*) nebo plamatka lesní (*Arianta arbustorum*) a lokálně i dalších, které mají těžiště ve středních a nižších polohách střední Evropy a směrem k severu obvykle končí v pásmu tajgy. Ve spraši však regionálně najdeme i takové druhy, jako je závoznatka malá (*Clausilia parvula*), která nedosahuje ani k břehům Severního a Baltského moře, nebo druh vlhkých karpatských lesů vrjetanatka nadmutá (*Vestia turgida*). První stoupá ve Wallisu přes 2 000 m, druhá stejně ve vápencových Tatrách, ovšem tyto polohy, ač v průměru chladné, mají dnes daleko mírnější zimy než subpolární pásmo. V bažinných a nivních spraších přistupuje k popsaným společen-



Úprava skusného povrchu spodních stoliček jeskynního medvěda (*Ursus spelaeus*) naznačuje, čím se tato charakteristická forma glaciálních společenstev živila — z podstatné části to byl býložravec



Východoalpiský endemit skalnice *Chilostoma achates* (a) žil v posledním glaciálu i na Pálavě, v Moravském krasu, Podjíví a v okolí Českého Krumlova ♦ Mnohozubka *Laciniaria plicata* (b) v glaciálu Slovenského krasu dává tušit, že zde bylo refugium poměrně teplomilných druhů, což potvrzuje teorii o pramatranském refugiu ♦ Roztroušené nálezy karpatských endemitů *Cochlodina cerata* (c) a *Faustina faustina* (e — viz obr. nahoře) v glaciálu Západních Karpat ukazují, že nižší až střední polohy zde tehdy byly pokryty horskými lesy s poměrně vyrovnaným mezoklimatem, které se velmi lišilo od poměrů ve sprašové stepi ♦ Na západě střední Evropy (v ČR jen na Jizevě) je ve spraších částá i závoznatka *Clausilia parvula* (d; viz též mapa na obr. dole), jejíž dnešní areál v jihozápadní části střední Evropy a jižnější Francii nasvědčuje, že nejzápadnější úsek sprašového pásma měl poměrně mírné podnebí bez krutých zim ♦ Dnešní výskyt závoznatky *C. parvula* má sice těžiště na západě střední Evropy, nezahnuje však do oblastí s výrazně přímořským podnebí. Podle V. Ložka kreslí S. Holeček ♦ Sudovka skalní (*Orcula dolium*), významný prvek Východních Alp a Západních Karpat (f), se vyskytuje ve spraších na úpatí těchto pohoří ♦ K středoevropským prvkům zasahujícím v glaciálu až na naše území patří i hrachovka *Pisidium stewarti*, která žila v kalcitrofních nádržích ve sprašovém pásmu. Obrázek ukazuje vnitřní stěnu pravé lastury s typickou vazovou jamkou (vyznačenou černě) omezenou do vnitřku lastury (g) ♦ V glaciálních svahovinách nad pásmem spraší, tedy v dnešním submontánním stupni, se vyskytuje skelnatka *Oxychilus depressus* (h), v současnosti obývající hrubší lesní sutě ♦ Západokarpatský endemit *Faustina cingulella* (i) dnes žije v podstatně vyšších polohách včetně alpského stupně. Měřítka ulit jsou v mm. Kresby V. Ložka

stvům ještě celá řada druhů mokradů a periodických vod.

Z hlediska dnešního výskytu jednotlivých druhů sprašových malakofaun jde

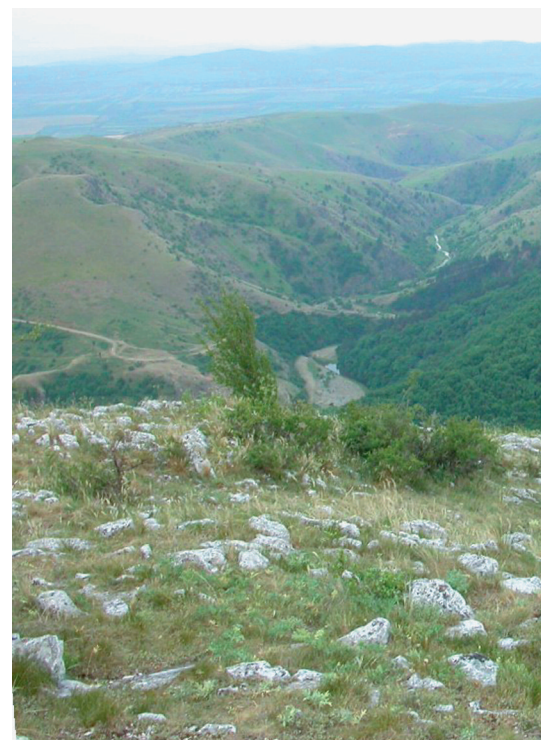
o společenstva nesourodá, neboť společný výskyt mnoha druhů, třeba ostroústka válcovitá, suchomilka rýhovaná a jantarka podlouhlá v dnešních poměrech vyhlíží

zcela nepravděpodobně. Analogicky tomu je i v případě obratlovcích společenstev glaciálu. Americký paleontolog C. Hibbard razil pro tento typ společenstev termín „disharmonické fauny“. Základní otázkou proto je, co uvedené druhy mají společného. Je to vazba na otevřená bezlesá stanoviště nebo schopnost na takových stanovištích žít. Z toho plyne i jejich odolnost vůči většinou velkým výkyvům teploty jak v denním a nočním, tak v ročním cyklu, neboť tyto výkyvy jsou na bezlesých plochách daleko větší než na povrchu půdy v zapojeném lese. Nicméně řada druhů vyžaduje aspoň ve vegetačním období podstatně vyšší teploty, než panují v subpolární zóně. Popsané nároky se vcelku shodují

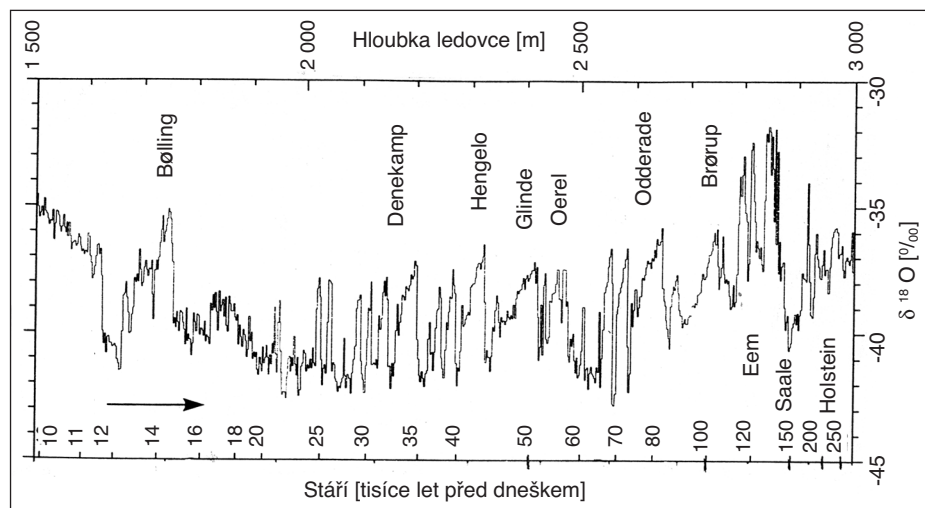
s odhady o rázu prostředí, v němž se tvořila spraš.

Při hodnocení výpovědi malakofauny sprašové stepi je třeba brát zřetel nejen na podnebí, ale i na zvláštní půdní poměry, jaké v současnosti nemají v našich podmínkách obdoby. Ty byly nesporně limitujícím činitelem vylučujícím výskyt celé řady druhů, jejichž přítomnost lze očekávat mimo sprašové pásmo, které tvořilo jen menší část naší krajiny a v českých zemích se do značné míry krylo s oblastí současné teplomilné květeny — termofytikem.

V českých zemích je ovšem jen málo míst ve vlhčích nebo výše položených oblastech, kde by se mohla zachovat pleniglaciální malakofauna. Daleko příznivější podmínky



Klimatická křivka posledního glaciálu — izotopické paleoteploty (podle změn koncentrace izotopů  $^{18}\text{O}$ , jehož podíl je teplotně závislý) zaznamenané ve vrtu Summit v Grónském ledovci. Nápadné je střídání výrazných teplotních výkyvů s amplitudou kolem 1 000 let (podle Dansgaard 1994), vlevo ♦ Pohled do kaňonu Cheilea Turzii v rumunských Karpatech s jeskyní Ungurasca. Ideální lokalita pro biostratigrafickou sondáž, nahoře



poskytují krasové okrsky slovenských Karpat, odkud pochází několik významných nálezů dokládajících, že v glaciálu žila vedle sprašových malakocenóz i odlišná společenstva odpovídající vyššímu vegetačnímu stupni, který již neměl tak výrazně stepní ráz.

Ve spraších v údolí Váhu mezi Žilinou a Hlohovcem se projevuje příměs mezofilních druhů (tj. se středními nároky na životní podmínky), která nepochybně souvisí s blízkostí horských pásem lemuujících tuto řeku. Jsou to plži žijící jednak běžně na vápencových skalách od podhorského stupně až do alpských poloh — sudovka skalní (*Orcula dolium*) a závornatka drsná (*Clausilia dubia*), jednak nenáročné mezofilní až mírně vlhkomilné druhy jako blyštivka rýhovaná (*Perpolita hammonis*), skelníčka průhledná (*Vitrea crystallina*), kuželík drobný (*Euconulus fulvus*), boděnka malinká (*Punctum pygmaeum*) nebo oblovka lesklá (*Cochlicopa lubrica*), které dnes žijí jak na otevřených plochách, tak v lesích a zasahují obvykle až do subalpenského stupně. Dokládají, že při úpatí hor přecházela sprašová step do vlhčích otevřených formací xeromezického rázu.

Hlouběji v horských údolích postupně

Profil odkrytý ve vchodu jeskyně Ungurasca dokumentuje sled místních změn prostředí a fauny v průběhu holocénu. Na bázi je glaciální poloha s typickou faunou (*Microtus gregalis*, *M. arvalis*), ale s nemalým podílem místně přetrvávajících interglaciálních prvků (*Sorex araneus*, *Sicista subtilis*, *Clethrionomys glareolus*, *Crocidura leucodon*). Šedavá jílovitá vrstva se sutí (a); hnědavá jílovitá se sutí (b) a žlutavá sprašová hlína (c), vlevo. Snímky I. Horáčka



mizí stepní prvky sprašové fauny, převahu nabývají již zmínění obyvatelé vápencových skal (*O. dolium*, *C. dubia*), k nimž se druží západokarpatské endemické prvky jako skalnatka horská (*Faustina cingulella*), dnes vázaná na montánní až alpský stupeň, dále vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*) s těžištem ve středních polohách a celokarpatská skalnatka lepá (*F. faustina*). Malakofauna subalpinského charakteru s hojnou *F. cingulella* byla zjištěna i v pleniglaciálu jeskyně Mažarná ve Velké Fatře ve výšce 830 m. Ve Slovenském krasu, zvláště v údolí Slané, přistupují k těmto druhům další teplomilné prvky jako vřetenatka mnohozubá (*Laciniaria plicata*), vlahovka karpatská (*Monachooides vicinus*) a rovněž epilittický (přisedle žijící) jižní prvek osvenka žebnatá (*Chondrina clienta*) zjištěný i ve spraši pod stěnou Soutěsky na Pálavě.

Z uvedených nálezů je zřejmé, že na úpatí a v nižších polohách hor, nejméně však do 900 m, navazoval na sprašovou step vlhčí stupeň s převahou stanovišť mezického charakteru, v němž se otevřené plochy zřejmě střídaly s porosty odolných dřevin (modřín, borovice). Tyto závěry se dosti shodují s rekonstrukcemi glaciální vegetace, které z předpolí Alp a spraší Vídeňské pánve uveřejnil B. Frenzel (1964) nebo ze Slovenského rudohoří V. Jankovská (2002). Zastoupení klimaticky náročných druhů zřetelně stoupá směrem k jihovýchodu, což nasvědčuje, že zejména ve Slovenském krasu nutno počítat s významnými glaciálními útočišti (refugii), kde mohla přežít do současnosti řada náročných druhů, zejména z řad karpatských endemitů. Jde o podporu hypotézy o tzv. pramatranském refugiu.

Dostí nečekané doklady ilustrující poměry glaciálu pocházejí z území, které se na první pohled jeví být pro podobné účely nejméně vhodné — z vrcholových partií Vysokých Tater, resp. jejich vápencových hřebentů — Belianských Tater. První lokalitou je Horní jeskyně na hoře Nový. Jako nálezště lumíků ji poprvé připomněl Nehring (1890). Leží vysoko nad hranicí lesa, ve výšce 1 810 m n. m. a je vyplněna

asi 50 cm mocným souvrstvím mrazové drti nabitě savčí mikrofaunou, v níž vedle glaciálních prvků typu hraboše úzkolebého (*Microtus gregalis*) a lumíka *Dicrostonyx gulielmi* nacházíme poněkud náročnější druhy typu *M. arvalis* či *M. oeconomus* a zejména pak velké množství rejsků šesti druhů, včetně druhů, které se dnes ve střední Evropě nevyskytují — rejsk *Sorex minutissimus*, *S. caecutiens* (= *arcticus* = *runtonensis*) (Fejfar a Sekyra 1964, Schaefer 1975, Horáček a Sánchez 1984). Radiokarbonové datování kamzičí lebky nalezené ve stejné lokalitě ukázalo stáří 32 000 let. Nález je z mnoha důvodů velmi podivný — kritický duch pak připomene, že při nepatrné moci a pohyblivosti sedimentu mohlo dojít k promísení s holocénními vývržky a kontaminací. Jako pokus o vyloučení podobných pochybností jsme proto v r. 1994 vyhloubili v blízké Muráňské jeskyni (1 560 m n. m.) téměř třímetrovou sondu, která odkryla pravidelně vrstvenou sérii s glaciálními polohami na bázi. Rovněž zde jsme v bazální poloze s typicky glaciální faunou našli náročné prvky typu norníka *Clethrionomys glareolus*, hraboše *Microtus* cf. *subterraneus*, rejska *Sorex araneus*, myšivky *Sicista* cf. *subtilis*. Zdá se, že takové bohaté diverzifikované a v pravém slova smyslu disharmonické společenstvo zde v době glaciálu skutečně žilo. Otázkou nicméně je: kde?

Široko pod diskutovanou vrcholovou oblastí Vysokých Tater se totiž rozprostíraly mohutné horské ledovce vyplňující rozsáhlé území. Vysvětlení je jediné: dotyčné společenstvo žilo skutečně na povrchu ledovce. Tato možnost není však zdaleka tak bizarní, jak by se na první pohled zdálo. Glaciální horské ledovce totiž vypadaly asi u nás poněkud jinak než dnešní reliktu v Alpách či jinde. Byly strukturální složkou reliéfu a tím, že zaplnily dnešní inverzní údolí zbavily reliéf jeho ochlazující funkce. Výsledný reliéf připomínal nejspíše rozlehlé horské plošiny jako někde v turecké Arménii. Mohutné sluneční záření v bezoblačné atmosféře letních měsíců mohlo rozpouštět povrch ledovců a měnit jej na

mnohametrovou vrstvu volně balvanité suti a prachových sedimentů přinesených větrem — prostředí ideální ke kultivaci různých hub a rostlinných diaspor i k přežívání jejich konzumentů a predátorů — v daném případě např. rejsků, kteří jsou v tomto podivném společenstvu zastoupeni velmi výrazně. Navíc oproti poměrům v nížinách, nebyla na horách nouze o snůh, ideální izolační vrstvu, pod níž drobní obratlovci i rostlinné diasporu přežijí sebekrutější zimu. Pátráme-li tedy po glaciálních refugii, neměli bychom vynechat oblasti, kde zdánlivě nic být nemohlo. Pod svícem bývá tma a možná tedy i na ledovcích refugiu.

#### Výpověď fauny a poměry v periglaciální zóně

Z uvedeného rozboru je zřejmé, že jak výpověď obratlovců, tak měkkýšů se značně liší od současných interpretací kryogenních jevů v tzv. periglaciální zóně (v předpolí ledovce), které líčí pleniglaciální prostředí jako období dnešních poměrů na vysokém severu. Složení fauny nasvědčuje, že podmínky byly sice velice drsné ve srovnání s dneškem, nicméně daleko příznivější než v dnešních subpolárních oblastech. Ke stejnému předpokladu vedou i některé závěry odvozené ze současného složení naší fauny. Jde především o možnosti přežití mnoha středoevropských druhů, zejména vázaných na určité areály, v našem případě především karpatských nebo alpsko-karpatských endemitů, kteří by sotva mohli obsadit svůj dnešní areál, kdyby se zpětně šířili z předpokládaných jihoevropských refugií. Prakticky všechny naše druhy s výjimkou obyvatelů podzemních vod jsou schopné přežít období zimních mrazů často i v oblastech, kde zimní ráz počasí trvá déle než tři měsíce, tj. v montánním až subalpinském stupni. Třeba jihoalpsko-dinárský element zemoun skalní (*Aegopis verticillus*), který k nám zasahuje nesouvislými severními výběžky svého postglaciálního areálu, žije v Blanském lese až do výšek kolem 900 m, kde ovšem chladné období přečká

vá v zapojeném listnatém lese v krytu mocné hrabanky. To je předpoklad pro přežití mnoha druhů teplých období, takže pokud se vyskytnou v glaciálu, nutno předpokládat přítomnost patřičného vegetačního krytu — zapojeného lesa.

Zoostrotigrafické poznatky také nasvědčují tomu, že řada kryogenních jevů vzniká sice nepochybně působením mrazu, není však vázána na periglaciální klima. Příkladem jsou mrazové sruby a hrubé sutě dnes v literatuře běžně uváděné jako produkt periglaciálního podnebí. Pokud bylo možno hrubé sutě a balvaniště pod skalními stupni sledovat ve fosiliferních výkopech, obvykle se ukázalo, že hlavní období jejich tvorby spadá do poledové doby, především pak do subboreálu, kdy na četných místech došlo k řícení jeskynních vchodů a rozpadu skalních výchozů, a to podle nálezů měkkých pod lesním krytem! Naopak přítomnost čistých spraší nebo jen drobné úlomkovitých sutí překrytých hrubými sutěmi s holocenní lesní faunou na úpatí skalnatých srázů ukazuje, že v době tvorby spraše, tedy v pleniglaciálu, se skalní výchozy nacházely v klidu. Z dalších pozorování stojí za zmínku, že v jihozápadní Francii existují útvary obvykle hodnocené jako mrazové klíny, které obsahují nakupeniny ulit teplomilných submediteránních druhů, jako je kruhouška lesní (*Pomatias elegans*) holocenního stáří, takže zřejmě nejde o periglaciální jev.

Co se týče věčně zmrzlé půdy, nutno se vypořádat s faktem, že jižním Německem se táhne severní hranice výskytu slepých

endemických předožabřých plžů obývajících podzemní vody. Ta zasahuje na naše území v Bílých Karpatech a odtud se táhne Slovenskem k východu. Na území Moravy žije v puklinových vodách Bílých Karpat endemit vývěrka slovenská (*Alzoniella slovenica*) rozšířená i ve Strážovských vrších a v pohorích na Horní Nitře. V jeskyni Mažarná ve Velké Fatře byl zjištěn jiný podzemní předožabřý plž patrně z r. *Paladilbiopsis*, ve výšce 830 m a v podzemních vodách Slovenského krasu na řadě míst zástupce r. *Hauffenia*. Jejich výskyt je v naprostém rozporu s představou existence souvislé trvale zmrzlé půdy. Rovněž výskyt glaciálních faun ve vysokých horských polohách nasvědčují, že poměry byly příznivější, než se dnes obvykle předpokládá, i když mnohem drsnější než v současnosti. V této souvislosti připomínáme nejen shora uvedené poznatky z Belianských Tater, ale i výsledky pylových analýz fosfátových hlín v alpské velehořské jeskyni Ramesch-Knochenhöhle (v nadm. výšce 2 000 m), které ukazují, že v průběhu celého glaciálu se v této oblasti vysoko nad hranicí lesa udržoval porost velmi bohatých květnatých luk s dominancí složnokvětých (Draxler a kol. 1986).

### Závěr

V konfrontaci s dnešními představami o prostředí v době ledové a s interpretací různých jevů považovaných za doklad periglaciálních poměrů lze výpověď fosilních faun shrnout do těchto bodů:

— zoocenózy doby ledové tvoří svěbytná směs prvků subpolárních a alpských s druhy kontinentálních stepí i řadou středoevropských mezofilů, jaká nemá obdobu v současnosti;

— fauna odpovídá převážně bezlesé krajině s drsné kontinentálním podnebí s poměrně teplým létem;

— sprašová společenstva měkkých v souladu s vlastnostmi spraše odpovídají svěbytnému typu prostředí — sprašovému ekosystému, který na území Evropy nemá současnou obdobu — značně odlišné od současného stavu byly také poměry alpského stupně velehor;

— bohatství a výskyt fauny až do alpského stupně ukazuje na prostředí, které bylo daleko úživnější než v dnešní subpolární zóně;

— podíl klimaticky náročných druhů výrazně stoupá jihovýchodním směrem, takže již Slovenský kras byl patrně refugiem mnoha těchto náročných druhů;

— zoostrotografie poskytuje důkazy, že mnohé jevy vykládané jako doklad periglaciálních podmínek vznikaly i v teplých obdobích;

— výskyt trpasličích slepých endemických předožabřých plžů v podzemních vodách jižní části střední Evropy je v příkřím rozporu s existencí dlouhodobě zmrzlých půd;

— složení a výskyt glaciální fauny svědčí sice pro drsné kontinentální podnebí a převážně bezlesou krajinu, nicméně odpovídá prostředí, které se ostře lišilo od poměrů v dnešní subpolární zóně.

## Staronový biopesticid

### Jaroslav Drobník

V 80. letech 20. stol. jsme se studenty mikrobiologie chodili na exkurze do fermentačního závodu Agrokombinátu Slušovice v Hrobicích. Protože jsme byli mikrobiologové, zajímalo nás zejména, jak se připravovala kultura bakterie sloužící jako biologický insekticid. Dodnes je vyhledávána ekologickými zemědělci, kteří nesmí ničit hmyzí škůdce syntetickými chemikáliemi. Jde o *Bacillus thuringiensis*, bakterii vytvářející spóry. V Agrokombinátu se kultura vyráběla ve fermentačních nádobách o obsahu 30 m<sup>3</sup> a používala se pod názvem BATHURIN k postřiku polních kultur ohrožovaných hmyzími škůdci.

Svou slávu si *B. thuringiensis* vydobyl pro způsob, jakým se stará o blaho svého potomstva. Při dovršení životního cyklu buňka vytvoří spóru, která má zachovat rod po dobu nepříznivých podmínek a současně syntetizuje zvláštní bílkovinu, která v buňce krystalizuje. Nazývá se proto bílkovina Cry, dříve se doznačovala jako  $\delta$ -endotoxin. Jejím specifickým úkolem je velmi výběrově zabíjet určitý hmyz, který se pak stane zdrojem výživy pro potomky bacila vyklíčivší ze spór. Evolucí vznikla široká paleta kmenů *B. thuringiensis* specializova-

ných na určité druhy nebo skupiny hmyzu.

Žádný kmen *B. thuringiensis* nezabíjí veškerý hmyz. Dnes se ve světových sbírkách uchovávají tisíce kmenů s různou výběrovostí toxického účinku, v mnoha případech omezenou na velmi úzké skupiny, většinou *Lepidoptera* (motýli, můry, moli), *Diptera* (mouchy), *Hymenoptera* (vosy, včely) a *Coleoptera* (brouci). Jen vzácně se najde druh bílkoviny Cry jedovatý pro *Nematody* (hádátka). Toxin Cry1Ba se širokým spektrem účinnosti je spíše výjimkou.

Rodinu toxinů určují zvláštní geny, kterých je popsáno a klonováno kolem 90. Jsou většinou umístěny — někdy ve skupinách — na plasmidech, což jsou relativně autonomní krátké kružnicové molekuly DNA, které se snadno mezi bakteriemi předávají v procesu konjugace. Proto se v jednom kmeni mohou setkat různé geny a tedy vznikat i různé bílkoviny Cry.

Tím se může tvořit široká paleta kombinací specifických bílkovin. Molekula toxinu má tři výrazné domény. Na základě jejich délky, složení a posloupnosti aminokyselin lze sestavit evoluční „strom“ jednotlivých kmenů. Označují se číslicí a malým a velkým písmenem. Fylogeneticky příbuzné

skupiny v zásadě odpovídají specifickému účinku na skupiny hmyzu, což svědčí o koevoluci domén. Nepravdělnosti, které v tomto schématu vznikají, jsou nejspíše způsobeny homologií rekombinací.

*Bacillus thuringiensis* je běžný mikrob žijící v půdě. S prachem se dostane na části rostlin, které jsou zdrojem potravy pro larvy hmyzu, v případě brouků i pro dospělce. Způsob výběrovosti a zabíjení, který vyvinul, je velmi rafinovaný. Když hmyz pozře krystal, který ulpěl na listu, bílkovina Cry se začne v jeho zažívacím traktu rozpuštět. Uvolněné molekuly se stanou substrátem pro trávicí proteázy a ty z nich uštípnu jeden nebo oba konce. Teprve takto upravená molekula má toxický účinek. Už na těchto dvou úvodních stupních začíná první hrubý výběr obětí. Krystal se rozpouští jen za určité kyselosti prostředí (pH). Larvy motýlů a dvoukřídých mají v zažívací trubici silně alkalické prostředí, kdežto brouci a jejich larvy neutrální nebo mírně kyselé. Proto toxiny působící na první skupinu mají ve struktuře převahu argininu, který je v případě molekul účinných na brouky nahrazen méně zásaditým lysinem. Další rozhodovací stupeň jsou trávicí enzymy, které musí odstříhnout správnou část molekuly.

Enzymatická úprava bílkovinné molekuly z krystalu slouží jako jemné vypilování klíče, který musí přesně zapadnout do zámku. Zámekem ve hmyzím zažívacím traktu jsou specifické povrchové bílkoviny — receptory — na výstelce trávicí trubice. V přesnosti tvaru klíče — bakteriální bílkoviny — a zámku — povrchové struktury střeva — je hlavní příčina vysoké výběrovosti bílkovin jednotlivých kmenů *B. thuringiensis*. Nenajde-li bílkovina „svou“