

## Krajiny zamrzlé v čase II. Jižní Ural – současná analogie střední Evropy ve starém a středním holocénu

V první části článku (Živa 2010, 3: 118–120) jsme ukázali, jak lze použít metodu současných analogií pro rekonstrukci ekologických procesů v zaniklých krajinách, a to na příkladu jihosibiřských pohoří jako analogie vrcholné glaciální střední Evropy. V tomto pokračování se z jižní Sibíře přesuneme do další pozoruhodné oblasti, která může vypovídat o historii středoevropské přírody. Ta se nachází na Jižním Uralu, o 2 000 km blíže k Evropě a obrazně také o několik tisíc let blíže k současnosti. Jižní Ural nabízí analogii období od přelomu pleistocénu a holocénu až po začátek holocenního klimatického optima, které se v paleoekologické literatuře označuje jako atlantik.

Fosilní pylové záznamy ukazují, že na konci pleistocénu, asi před 11 700 lety, převládaly v lesích středoevropských nížin a pahorkatin borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a bříza bělokora (*Betula pendula*), v jejichž podrostu se šířila líska. V následujícím teplém období starého až středního holocénu se do těchto lesů rozšířily duby, jilmy, lípy, javory a jasanů, které

vytlačily konkurenčně slabší borovice a břízy. Němečtí palynologové první poloviny 20. stol. zavedli pro tyto lesy označení Eichenmischwald neboli *Quercetum mixtum*, tedy smíšená doubrava. Smíšené doubravy se v palynologické literatuře tradičně považují za dominantní typ vegetace středoevropských nížin a pahorkatin v holocenním klimatickém optimu, avšak

ve světle současných znalostí dynamiky lesů je dosti obtížné představit si přirozený les, ve kterém by světlomilný dub trvale rostl ve společnosti ostatních jmenovaných dřevin. Porosty jilmů, lip, javorů a jasanů totiž vytvářejí poměrně hluboký stín (obr. 1, 2), ve kterém dub není schopen přirozené obnovy. Je tedy otázkou, jak vypadala krajina a lesy, které zanechaly fosilní pylový záznam tradičně interpretovaný jako smíšené doubravy. Výzkumem současných středoevropských lesů odpověď najít nelze, protože po klimatickém optimu smíšené doubravy zanikly vlivem šíření konkurenčně silného buku a později habru. Proto je potřeba podívat se do oblastí, kde se dnes společně vyskytují vůdčí dřeviny smíšených doubrav a zároveň tam chybí buk a habr.

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) dosahuje východní hranice rozšíření v ukrajinských Karpatech a habr obecný (*Carpinus betulus*) na střední Ukrajině. Naproti tomu dub letní (*Quercus robur*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*), javor mléč (*Acer platanoides*), jilm horský (*Ulmus glabra*) a jilm vaz (*U. laevis*) se vyskytují až na západních podhůřích Jižního Uralu, kde z hlavních dřevin smíšených doubrav chybí jen jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), jehož areál končí na Volze. Na východní straně Jižního Uralu se však nacházejí už jen lesy s borovicí lesní, modřínem, břízou bělokora a osikou, tedy s dřevinnou skladbou odpovídající středoevropskému pozdnímu glaciálu. V tomto území tedy můžeme srovnávat lesy analogické středoevropským lesům pozdního glaciálu a raného až středního holocénu, a tím získat představu o možných změnách diverzity, které tehdy proběhly ve střední Evropě.

Již po orientační návštěvě několika lokalit v lesostepní a lesní zóně na podhůřích



1a



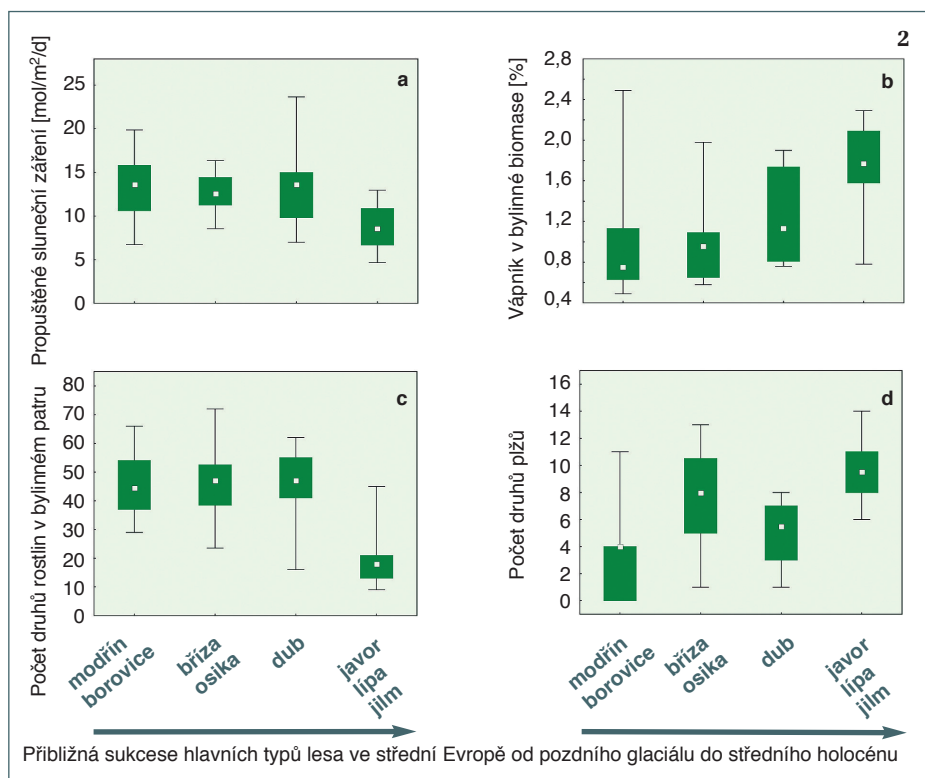


1 Hlavní typy lesa Jižního Uralu jsou analogické střeoevropským lesům pozdního glaciálu a raného holocénu. Modřínové, borové a březové lesy (a, b) odpovídají lesům pozdního glaciálu a samého počátku holocénu. Dubové lesy (c) jsou analogií středoevropských lesů suchých období raného holocénu a na Jižním Uralu se vyskytují na suchých stanovištích na kontaktu se stepí, často na místech ovlivněných požáry, jako na tomto snímku. Stinné lesy s javorem, lípou, jilmem a druhově chudým podrostem mezofilních bylin (d) jsou analogií zonálních lesů střeoevropských nížin a pahorkatin ve středním holocénu. Foto L. Tichý (a, d), Z. Otýpková (b) a S. Kubešová (c)



2 Světlo v podrostu (a) a obsah vápníku v biomase bylinného patra (b) ve srovnání s diverzitou cévnatých rostlin v bylinném patru (c) a plžů (d) na plochách 100 m<sup>2</sup> ve čtyřech hlavních typech jihouralských lesů. Jednotlivé typy lesů zleva doprava přibližně odpovídají střídání hlavních typů lesů ve střední Evropě mezi pozdním glaciálem a středním holocénum. Menší dostupnost světla ve stinných javorových, lipových a jilmových lesích způsobuje ústup mnoha druhů cévnatých rostlin typických pro historicky starší lesy a pokles celkového počtu rostlinných druhů v bylinném patru. Díky živinami bohatému a rychle se rozkládajícímu opadu javoru, lípy a jilmu a díky v těchto lesích rostlé dostupnosti vápníku i dalších živin a tím i diverzita společenstev plžů (velký rozptyl počtu druhů plžů v březových a osikových lesích je patrně způsoben variabilní vlhkostí těchto stanovišť). Upraveno podle M. Chytrého a kol. (2010) a M. Horsáka a kol. (2010)

Jižního Uralu je zřejmé, že smíšené porosty dubu s lípou, javorem a jilmem se nacházejí pouze tam, kde byly lesy v minulosti hospodářsky ovlivňovány nebo narušeny požárem. Častá je situace, kdy v rozsáhlejších lesních celcích nenarušených hospodařením zcela převládá lípa, javor nebo jilm, ale na jejich okrajích, na přechodu ke stepi, se vyskytuje úzký pás lesa s převahou dubu. Tyto lesní okraje místy nesou známky poškození požáry (obr. 1c), které v této oblasti většinou vznikají při suchých bouřkách ve stepi. Blesky, které nejsou do-





provázeny deštěm, snadno zapálí proschlý stepní trávník, kterým se požár šíří až k lesnímu okraji. Na těchto světlých a suchých místech se dub obnovuje snáze než lípa, jilm nebo javor. Při absenci požárů a jiného narušování však tyto dřeviny zmlazují v podrostu dubového lesa a když staré duby přirozeně odumrou, jsou zcela nahrazeny stinnými lipovými, javorovými nebo jilmovými lesy. Rozsáhlé porosty přirozených doubrav se vyskytují pouze na suchých stanovištích výslunných jižních svahů a v sušších oblastech na jihu lesostepní zóny. Tato pozorování naznačují, že tzv. smíšené doubravy starého a středního holocénu patrně nebyly tvořeny smíšenými porosty dubu a dalších dřevin, nýbrž krajinnou mozaikou světlých doubrav a stinných lesů s dominancí ostatních druhů stromů.

Nejen skladba dřevin, ale i společenstva lesních plžů Jižního Uralu ukázala až pozoruhodnou shodu s fosilními nálezy ze starého holocénu střední Evropy. V mnohém naznačovala ještě věrnější analógii, než jsme pozorovali na ruském Altaji pro vrcholný glaciál. Shodně s fosilními záznamy ze starého holocénu, které jsou ve střední Evropě detailně prostudovány díky Vojevu Ložkovi, je současná malakofauna Jižního Uralu druhově chudá, a to jak na jednotlivých lokalitách, tak v celkovém souboru druhů zaznamenaných na všech studovaných plochách. To je v příkrém kontrastu s výskytem vápnitých, vlhkých a vesměs nenarušených lesů, tedy stanovišť pro suchozemské plže velmi příznivých. Na nejbohatší lokalitě jsme našli pouze 14 druhů plžů, což je v průměru o polovinu méně, než lze na podobném stanovišti běžně zaznamenat v současné střední Evropě.

Chudá fauna plžů na Jižním Uralu zahrnuje pouze druhy se širokými, holarktickými nebo palearktickými, areály, které mají také širokou ekologickou valenci. Některé z těchto druhů mohly v oblasti přežít dobu ledovou, jiné se sem mohly rozšířit až v poledové době díky dobrému přizpůsobení k pasivnímu šíření. Klimaticky náročné druhy ze vzdálených jihoevropských refugií se však na Jižní Ural zatím nerozšířily, především kvůli svým omezeným migračním schopnostem a neprostupnosti okolních bezlesých oblastí pro náročné lesní druhy. Překvapivé byly také druhové kombinace nacházené v jihouralských společenstvech plžů, které jsou v naší současné malakofauně jen těžko představitelné. Především jde o společný výskyt stepního plže trojzubky stepní (*Chondrula tridens*; obr. 3) a horské vrásenky pomezí (*Discus ruderatus*, obr. 4). Ty se dnes ve střední Evropě na stejných stanovištích vůbec nepotkávají, ale jejich společný výskyt je znám z fosilních nálezů v sedimentech starého holocénu. Velmi hojná je v podhůří Jižního Uralu zmíněná vrásenka, která se zde běžně vyskytuje v nížinných a teplých lesích a nivách nížinných řek. Opět nepředstavitelný jev z perspektivy současné stredo-evropské malakofauny, ve které je tento druh vázán na horské oblasti. V nižších nadmořských výškách se u nás vrásenka, český zcela nevhodně pojmenovaná jako pomezí, vyskytuje jen na reliktních lokalitách se specifickým mikro-



klimatem, jako jsou podchlazené droliny Českého středohoří nebo úpatí Ledových slují v Národním parku Podyjí. Ve fosilním záznamu je však právě tento plž vůdčím druhem starého holocénu. Několik dalších druhů se na Jižním Uralu vyskytovalo v mnohem širším spektru stanovišť, než obsazují dnes ve střední Evropě, což opět odpovídá fosilním záznamům.

Velmi zajímavým poznatkem ze studia uralské analógie je, že šíření širokolistých teplomilných dřevin (lípy, javoru a jilmu) ve starém holocénu mohlo mít zásadní dopad na diverzitu rostlinných i měkkýších společenstev, ačkoli vzájemně protichůdný. Modřínové, borové, březové a osikové lesy, které odpovídají stredo-evropským lesům na sklonku pleistocénu, mají v podhůřích Jižního Uralu velmi bohaté bylinné patro zpravidla se 40–50 druhy cévnatých rostlin (obr. 2). Podobně druhově bohaté jsou i lesy dubové, avšak lesy lipové, javorové a jilmové mají obvykle jen 10–20 druhů rostlin v bylinném patře. Měření světla v podrostu ukázalo, že hlavním důvodem menší druhové diverzity těchto lesů je s největší pravděpodobností hustší stromové patro a zástin, který znemožňuje výskyt světlomilných druhů charakteristických pro ostatní typy jihouralských lesů. Počet lesních druhů adaptovaných na silnější zástin je v lesostepní krajině dosti omezený, a proto jsou stinné lesy druhově chudé. Toto pozorování nám může pomoci interpretovat změny stredo-evropské vegetace v první polovině holocénu. Pozdně glaciální a raně holocenní borové, březové a osikové lesy měly patrně velmi bohaté bylinné patro s druhy lesními, lučními a stepními. Se šířením lípy, javoru, jilmu a jasanu však došlo k zapojení stromového patra a ústupu světlomilných druhů. Druhově bohaté bylinné patro se zachovalo jen v některých lesích, které se udržovaly prosvětlené díky lesní pastvě a dalším hospodářským zásahům, např. v mochnových doubravách asociace *Potentillo albae-Quercetum*. Po ukončení tradičního hospodaření však lze i v těchto lesích dnes pozorovat šíření stinných dřevin a ústup mnoha druhů bylinného patra.

Na rozdíl od rostlin se nejméně druhů plžů na Jižním Uralu nachází v borových a modřínových lesích, více v lesích listnatých a vůbec nejvíce v lesích s dominancí

3 Jeden z mála našich stepních plžů – trojzubka stepní (*Chondrula tridens*). Ve střední Evropě byl tento plž typický pro parkovitou krajinu starého holocénu. Vlivem zarůstání stepních lokalit v posledních desetiletích bohužel z naší krajiny mizí. Na Jižním Uralu byl kromě početných stepních populací zcela nečekaně zjištěn také ve stinných lipových lesích. Výška ulity je okolo 10 mm.

4 Vrásenka pomezí (*Discus ruderatus*) je v současnosti jeden z mála našich plžů vázaných na horské oblasti, kde žije zcela běžně pod kůrou stromů. Reliktní výskyt v nižších a teplejších polohách je podmíněn specifickým mezoklimatem, které nabízejí pouze podchlazené droliny Českého středohoří nebo Ledové sluje v NP Podyjí. Zde představuje relikv z přelomu pleistocénu a holocénu, kdy se tento druh vyskytoval hojně i v nižších polohách. Šířka ulity je přibližně 7 mm. Snímky M. Horsáka

lípy, javoru a jilmu. Poslední tři jmenované dřeviny obsahují v listech vápník v biologicky snadno dostupné citrátové formě, zatímco bříza, osika a dub jej obsahují v obtížně rozpustné šfavelanové formě. V lipovo-javorovo-jilmových lesích je proto vápník z listového opadu dobře dostupný plžům, kteří jej potřebují pro tvorbu ulit. Listový opad se velmi rychle rozkládá, jak můžeme pozorovat i v naší přírodě, a představuje tak významný potravní zdroj. Je tedy pravděpodobné, že výrazný nárůst diverzity společenstev stredo-evropských lesních plžů v první polovině holocénu, doložený ve fosilním záznamu, byl urychlen šířením lípy, javoru, jilmu a také jasanu, který rovněž obsahuje citrátový vápník. Dobrá dostupnost vápníku v těchto lesích mohla pozitivně ovlivnit aktivitu různých půdních dekompozitorů, což vedlo k rychlejšímu obratu živin a patrně i k nárůstu diverzity dalších skupin půdních bezobratlých.

Na výzkumu přírody Jižního Uralu se spolu s autory článku podíleli E. Baisheva, J. Danihelka, M. Kočí, S. Kubešová, Z. Lososová, V. Martynenko, Z. Otýpková a L. Tichý. Výzkum byl umožněn díky finanční podpoře GA Akademie věd ČR (IAA6163303) a MŠMT ČR (MSM0021622416).