

Kolísání a změny naší měkkýší fauny během kultivace střední Evropy 2. Skrytí imigranti a pohled do hlubší minulosti

V první části (Živa 2011, 6: 258–261) jsme se pokusili shrnout, co víme o historii a příchodu měkkýších druhů vázaných na naši kulturní krajinu, které se obvykle nezačleňují do malakocenóz přírodního rázu. Odpověď založená na fosilních dokladech je jednoznačná – zatím se nepodařilo najít žádný doklad o jejich výskytu na našem území ani v sousedství před neolitickou rolnicko-pastevkou kolonizací. Fosilní nálezy však rovněž přinesly zajímavá překvapení, totiž doklady o nedávných přistěhovalcích, kteří se nenápadně doslova vetřeli do běžných přírodních společenstev, takže dosud nikomu nepřišlo na mysl, že by mohlo jít o moderní imigranty. Nejlépe se pro ně hodí anglický termín *cryptic immigrants* čili skrytí nebo utajení novousedlíci.

Typickým příkladem takového imigranta je kupodivu třeba skelnatka drnová (*Oxychilus cellarius*) považovaná za celkem běžný lesní druh nižších poloh žijící ve vlhké hrabance, v sutích, na stinném úpatí skal i na řadě antropicky ovlivněných zarostlých stanovištích druhotného až ruderního rázu. Ve fosilním stavu se však objevuje jen v nejmladších povrchových vrstvách, takže zatím ani není jasné, zda u nás žila už v prehistorických dobách. Rovněž v pleistocenních interglaciálech nebyla na našem území nikde spolehlivě doložena, čili je na tom stejně jako známá suchomilka obecná (*Xerolenta obvia*), od níž se ovšem liší v tom, že se začleňuje do běžných lesních společenstev. Nicméně je třeba podotknout, že jde hlavně o místa, která nesou aspoň stopy lidských zásahů, nebo leží blízko osídlených okrsků.

Tím se liší od další pozoruhodné skelnatky hladké (*O. glaber*, obr. 2), která k nám zasahuje od jihovýchodu a mnohem těsněji se váže na stanoviště blízka přírodě, především na lesní sutě, přičemž je schopna žít i na místech xerotermního rázu, má-li dostatečně hluboký suťový kryt. Ve fosilním záznamu se v Čechách také vyskytuje jen v nejmladším holocénu, na jihovýchodě slovenských Karpat ji však lze najít i v poněkud starších středoholocenních vrstvách, takže toto místní šíření můžeme spíše hodnotit jako případ běžné, i když poměrně pozdní sukcese. Co se týká velmi řídkého výskytu tohoto druhu v pleistocenních interglaciálech, nutno vzít v úvahu, že jde v podstatě o jihoevropský prvek – u nás má svou severní až severozápadní hranici, která ve starších teplých obdobích nemusela vždy sahat až na naše území.

Podobným případem je historie vřetenatky obecné (*Alinda biplicata*, obr. 5), nejhojnějšího zástupce čeledi závořnatkovití (*Clausiliidae*) v našich zemích ležících přímo ve středu jejího výrazně středoevropského areálu. Jde o velmi přizpůsobivý druh, který stejně dobře prospívá v lesích přírodního složení od nížinných luhů až do montánního stupně, jako ve znečištěné urbanizované a industrializované krajině, nehledě k tomu, že v podobě tvarově vyhraněných místních ras je schopen obývat i suché skalní stepi. V poledové době se objevuje od počátku klimatického optima, avšak nejvyšších počtů dosáhl většinou až v mladém holocénu, tj. v posledních 2–3 tisíciletích. O to víc nás překvapí pohled do minulosti této vřetenatky: glaciál v českých zemích zřejmě nepřežila, avšak i v našich interglaciálech se objevuje jen zcela ojediněle; to svědčí o tom, že její pravlast ležela kupodivu někde jinde – nejspíše na severním Balkáně. Tím se řadí mezi mladé přistěhovalce, což by na základě jejího dnešního rozšíření nikdo nepředpokládal.

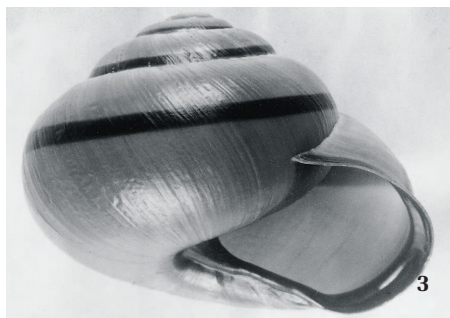
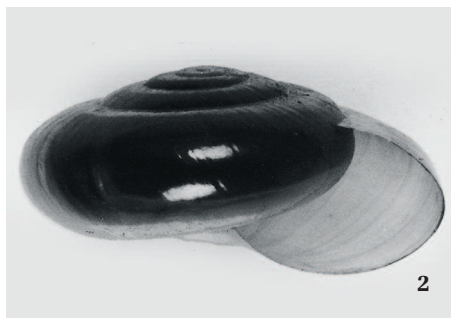
Podobnou historii vykazují i další druhy: nápadná stepní páskovka žíhaná (*Cepaea vindobonensis*) se v Čechách objevila až v klimatickém optimu holocénu, zhruba spolu s příchodem neolitických rolníků – mimochodem dostala se k nám ze své pravlasti v západopontické až severobalkánské oblasti, kudy přišli i oni. Naopak západní pestře zbarvená páskovka hajní (*C. nemoralis*, obr. 3) je sice známa z našich starších interglaciálů, ale dnes zůstává stále synantropem vázaným do blízkosti lidských sídlišť, nejhojněji v severních Čechách.

Za novodobé (holocenní) přistěhovalce lze považovat i vřetenatkovité plže zdobenku tečkovanou (*Itala ornata*, obr. 6) a vřetenovku zaměňenou (*Cochlodina commutata*) pocházející z jihoalpsko-dinárské oblasti, jakož i neodemitu vřetenku lesklou (*Bulgarica nitidosa*), která od klimatického optima obývá v poměrně silných populacích Český kras s přesahem do okrsků bazických hornin na sousedním Křivoklátsku. Ve středoevropském pleistocénu, ale ani v území mezi českými výskyty a jejich hlavním areálem na jihu, nenajdeme po těchto třech družích ani stopy, takže jde o dálkové výsadky v rámci poledové sukcese, které zůstaly vázány jen na určité příznivé omezené okrsky.

V rámci České vysočiny se jako novodobí přistěhovalci jeví i karpatské prvky skalnatka lepá (*Faustina faustina*, obr. 4) a vlahovka karpatská (*Monachoides vicinus*). Přestože v Západních Karpatech přežily poslední dobu ledovou, pronikly hlouběji do českých zemí až v mladší polovině holocénu, ne však v interglaciálech. Podobně východokarpatské druhy skelnatka východní (*O. orientalis*) nebo vrutenka karpatská (*Pseudalinda stabilis*, obr. 7) obsadily východní pohoří Západních Karpat až v mladším holocénu, tedy na sklonku klimatického optima, což se zřejmě odehrálo v rámci přirozené postglaciální sukcese.

1 Čedičová drolina na svahu Lhoty v Českém středohoří, kde žije hrotice obrácená (*Balea perversa*) v lipovém opadu na balvanech.
Foto L. Juříčková





Naproti tomu v posledním interglaciálu pronikla vrutenka karpatská až do Moravské brány v okolí Přerova.

Pokud se zmíněné migrace odehrály v interglaciálech, jde o jasné příklady přirozeného šíření v rámci sukcese během teplých období. Jelikož interglaciály představují na rozdíl od antropicky silně ovlivněného holocénu ryze přírodní prostředí, poskytují popsané migrace významné poučení k různým postglaciálním procesům, kde často nelze bezpečně rozlišit čistě přirozené děje od procesů ovlivněných člověkem, jako je zejména nezáměrné zavlečení.

Nejasné případy

Velmi nejasná historie je spjata ještě s dvěma dalšími druhy naší malakofauny. Je to především hrotice obrácená (*Balea perversa*, obr. 1 a 9), tzv. „hradní šnek“, který vyhlíží jako drobná nedorostlá vřetenatka a většinou se nacházel „pod kameny v rozvalinách hradů, u starých zdí a při skalách“ (Uličný 1892–95). Teprve v 60. letech 20. stol. se ukázalo, že často žije na čistě přírodních stanovištích, především v lipovém opadu na otevřených drovinách (Středohoří, Podyjí) a v poměrně silných populacích na vápencových bradlech Pálavy. Odtud je také znám jediný náš fosilní výskyt v mladší polovině holocénu (Ložek 1985). Areál hrotice zaujímá hlavně oceánskou a suboceánskou západní Evropu, kde se vyskytuje také na kmelech stromů a kde lze předpokládat i její pravlast, neboť byla zjištěna v interglaciálech hoxne a eem na Britských ostrovech. Vzhledem k těmto okolnostem by u nás mohla představovat imigranta z mladší poloviny holocénu, který se ve střední Evropě chová jako výrazně petrofilní prvek a snadno by mohl být pokládán spíše za starý relikv.

Údolníček šikmý (*Vallonia excentrica*) byl donedávna z našeho území uváděn jako poměrně vzácný druh. Příčinou byla jeho vazba na sušší trávníky, většinou na silikátových podkladech vyšších pahorkatin až vrchovin, jimž se po malakozoologické stránce nevěnovala patřičná pozornost. Ukázalo se však, že právě v takových oblastech je nejhojnějším druhem rodu *Vallonia*, jak dosvědčuje jeho rozšíření v Doupovských horách, Blanském lese, Posázaví nebo na Sedlčansku. Zato v oblasti suchého termofytika je pouze řídce roztroušen a na vyslovené xerothermních stanovištích chybí (krasové a skalní stepi). Běžný je v oceánské západní Evropě, např. na Britských ostrovech. Jako významný druh mezického bezlesí se v našich poměrech vyskytuje téměř výhradně na náhradních stanovištích víceméně ovlivněných člověkem a ve fosilním záznamu je vzácný. Vzhledem k těmto okolnostem lze předpokládat, že jeho expanze u nás proběhla až během velké středověké kolonizace dosud neosídlených území, čímž se řadí po bok moderních přistěhovalců.

Doplňkem k těmto druhům je nutno zmínit i problematiku původu kalcikolních (vápnoabytných) epilittických plžů ovsenky skalní (*Chondrina avenacea*, obr. 10) a žebernaté (*Ch. clienta*) a kuželovky skalní (*Pyramidula pusilla*; viz také Živa 1999, 3: 126–127). Jde o druhy přísně vázané na vápencové výchozy, většinou skalní stěny našich krasových oblastí, kde se plně vyvinul krasový ekofenóm. Vystupují většinou v silných populacích a jejich ulity se zachovaly v hojném počtu v holocenních uloženinách ve vchodech některých jeskyní a převisů, popř. v osypech na úpatí skalních stěn. Na druhé straně je překvapující jejich téměř naprostá absence v sedimentech pleistocénu, což by mohlo vyvolat představu, že jde rovněž o novo-

době přistěhovalce. Je to tím podivnější, neboť kuželovka skalní dosahuje v horách do subalpínského stupně a ovsenka žebernatá do subalpínského, což by ukazovalo na možnost bezproblémového přežití glaciálu na našem území. Zatím doklady pro tento předpoklad poskytl jeskyně Barová v sousedství Býčí skály v Moravském krasu, kde oba druhy byly zjištěny v časném posledním glaciálu, a osyp mrazových drtí (grèzes litées) v pavlovských vinicích na jihovýchodním boku Pálavy, pravděpodobně z téhož období. Kromě toho v sondě pod stěnou Soutěsky byla odkryta sprá s ulitami ovsenky skalní, která spolu s kuželovkou byla zjištěna i v interglaciálu na Turoldu. Oba druhy mají též několik málo nálezů v pleistocénu slovenských Karpat, včetně tamního endemita ovsenky karpatské (*Ch. tatrica*). Tato vzácnost pleistocenních nálezů epilittických kalcikolů dosud představuje jednu ze záhad kvartérní malakozoologie.

Invaze a expanze měkkýšů v divoké přírodě?

Lze ve sledech interglaciálních malakofaun zjistit stopy náhlého šíření určitých druhů, které by mohlo být analogií dnešních invazí nebo expanzí, avšak v rámci přírody nenarušené člověkem? Jako obdoba se v tomto případě nabízí nástup teplo- a vlhkomilné plžů fauny na přechodu z glaciálů do interglaciálů, který se podle jejich náhlého nástupu jak na samém počátku posledního, tak i kromerského (asi 700 tisíc let) interglaciálu zdá být ještě rychlejší než v případě holocénu, na jehož počátku se předpokládá překotné oteplení až o 8 °C ročního průměru během 1–2 století (podle rozboru vrťů v grónském ledovci). Jde o vysoce teplomilné fauny s hlemýžďí *Drobacia banatica* a *Sosia diodonta*, v kromeru též *Campylaea capeki*, a to již

2 Skelnatka hladká (*Oxychilus glaber*) je obyvatel lesních i otevřených sutí teplejších poloh. Ačkoli budí dojem starousedlého druhu, fosilní doklady ukazují, že jde o poměrně nedávného přistěhovalce. Rozměry 5,3 × 10,5 mm

3 Páskovka hajní (*Cepaea nemoralis*), náš nejpestřejší zbarvený hlemýžď, k nám proniká z oceánské západní Evropy. Zatím se však váže na lidská sídla a jejich kulturou dotčené okolí. Rozměry 17,5 × 22,5 mm

4 Skalná lepá (*Faustina faustina*) je karpatský endemit, který se přes severní Moravu rozšířil až na opuky východních Čech. V českých zemích není znám z pleistocénu a objevuje se zde až v mladém holocénu, přestože v centrálních slovenských Karpatech průkazně přežil poslední glaciál. Rozměry 11,5 × 19,5 mm

5 Vřetenatka obecná (*Alinda biplicata*) je dnes nejběžnějším zástupcem čeledi závornatkovití (*Clausillidae*) v českých zemích, v interglaciálech však patří k vzácným nálezům. Rozměry 18,0 × 4,3 mm

6 Zdobenka tečkovaná (*Itala ornata*), jejíž hlavní areál leží v jižních Alpách a sousedních dinárských pohoří, obývá u nás izolovanou enklávu na opukách Podorličí a vápencích severní Moravy, kam se v poledové době dostala vzdušným výsadkem. Rozměry 16 × 4 mm

7 Vručenka karpatská (*Pseudalinda stabilis*) je východokarpatský prvek, který pronikl do východní části slovenských Karpat teprve v mladém holocénu, v posledním interglaciálu však zasahoval až do moravských Karpat. Rozměry 14,8 × 4,0 mm

8 Nádolka moravská (*Vestia ranojevici moravica*) se do moravských Karpat a nejvýchodnějších Sudet dostala dálkovým výsadkem až z bulharských a srbských hor v klimatickém optimu poledové doby, ačkoli by snadno mohla budít dojem starobylého reliktu. Rozměry 14,6 × 3,7 mm

9 Hrotice obrácená (*Balea perversa*), připomínající nedospělé vřetenatky, obývá u nás daleko roztroušené zříceniny hradů a balvanité droliny. Svou pravlast však má v oceánské západní Evropě, odkud je známá i z pleistocenních interglaciálů, zatímco jediné fosilní doklady na našem území pocházejí z mladšího holocénu Pálavy. Jde tedy rovněž o novodobého přistěhovalce. Rozměry 8,2 × 2,4 mm

10 Ovsenka skalní (*Chondrina avenacea*) je trvale adaptovaná k životu na vápencových skalách. V lomu Solvay v Českém krasu žije jedna z nejsilnějších populací u nás. Foto L. Juříčková

11 Opravdový skvost, který v interglaciálech pronikl až do našich zemí, je drobná *Gastrocopta theeli*. Dnes bychom ji museli hledat až v Zakavkazí. Rozměry 1,7 × 0,9 mm. Snímky J. Brabence, není-li uvedeno jinak

v době, kdy půdy tvořící se na spraši byly teprve v silně vápnitém počátečním stadiu svého vývoje. Faunu sprašové stepi tedy téměř bezprostředně vystřídalo toto společenstvo teplých vlhkých hájů odpovídající

dnešním poměrům na samém jihu střední Evropy. Uvedené druhy překvapivě rychle obsadily celou rozlohu českých zemí i Slovenska s přesahem do středního Německa, rakouského Podunají i severního předpolí Karpat a Sudet.

Závěrečná úvaha a bilance

Pohled do dávné minulosti vycházející ze srovnání sukcesí měkkyší fauny v teplých obdobích kvartéru – interglaciálů na jedné a holocénu na druhé straně – odhaluje poledovou dobu jako svébytnou fázi spojenou ve střední Evropě s invazemi druhů, které k nám v minulosti nikdy nepronikly a jsou proto pro holocén charakteristické. Tyto invaze nejsou totožné s náhlým šířením jižních prvků na počátku interglaciálů, které patřily velmi teplým a vlhkým hájům a dosahovaly našeho území na samém počátku oteplení. Tato invaze neovlivněná člověkem má ovšem svou méně výraznou analogii i v raném holocénu, u nás třeba v nástupu hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*) nebo keřovky plavé (*Fruticola fruticum*). Teprve později je následuje řada druhů, které však zdaleka neobsadily tak rozsáhlé území jako třeba v posledním interglaciálu *Drobacia banatica*.

Tzv. moderní druhy, které odlišují holocén od interglaciálů, přicházejí až později po neolitické kolonizaci a zejména po rozmachu osídlení v době bronzové s pokračováním v době historické i současné. Nepatří také vlhkým hájům období klimatického optima, nýbrž kulturní krajině, která vytvořila ve střední Evropě podmínky, jaké zde v pleistocenních inter-

glaciálech nikdy nebyly – především rozsáhlé bezlesé plochy za teplého vlhkého podnebí, jemuž by v nenarušené přírodě odpovídal zapojený prales. Ten se však v holocénu uplatnil jen v dlouho neosídlených krajích, které nevyhovovaly pravěkému zemědělství a pastevectví. Řada teplých krajín v nižších polohách byla již zhruba od poloviny klimatického optima natolik ovlivňována lidskými aktivitami, že k vytvoření klimaxových pralesů, které by zhruba odpovídaly stavu dnešního podnebí a půd, zde v holocénu vůbec nedošlo. Příkladem je třeba Český kras i jiné podobné pahorkatiny, kde neolitem počínaje nepřetržitě nacházíme četné stopy lidí až do historické doby, takže krajinný a přírodní ráz zde není jen produktem přírodních sil, nýbrž dlouhodobé interakce přírodních pochodů s antropickými zásahy. Tento vývoj vedl k vytvoření specifického holocenního prostředí umožňujícího osídlení druhů, pro něž by střední Evropa v ryze přírodním stavu neposkytovala vhodné podmínky. Poledová sukcese malakofauny tento stav jasně obráží. Nejde přitom jen o invaze cizích druhů, nýbrž i o druhotné expanze starousedlých prvků, jako je třeba údolníček drobný (*Vallonia pulchella*), srstnatka chlupatá (*Trochulus hispidus*), drobnička válcovitá (*Truncatellina cylindrica*) nebo donedávna i znovka mechová (*Pupilla muscorum*) – původně druh sprašové stepi.

Poznatky, které nám poskytly rozbor vývoje měkkyší fauny v průběhu holocénu, lze stručně shrnout v těchto bodech:

- Podobně jako v postglaciální až současné vegetaci tvoří významnou složku archeo- a neofyty, se v rámci středoevropské malakofauny uplatňují tzv. moderní druhy plžů.
- Jejich nástup počíná v neolitu a pokračuje s přibývajícím intenzitou do současné doby.

- Jednotlivé druhy osídľují krajinu rychlými invazemi, které jsou dobře patrné, neboť se odehrávají většinou v otevřené obydlené krajině a imigranti se namnoze vyznačují nápadně zbarvenou ulitou i chováním (suchomilky, tmavoretky, lačník).

- K novodobým přistěhovalcům však patří i některé druhy, které se nenápadně začlenily do biocenóz blízkých přírodě a představují tudíž tzv. skryté imigranty (cryptic immigrants), kteří se ani vzhledem, ani chováním neodlišují od starousedlých druhů.

- Hospodářsky využívaná krajina holocénu představuje v rámci kvartérního klimatického cyklu zcela nové prostředí, které umožňuje nejen invaze geograficky cizích prvků, ale podporuje i místní expanze některých starousedlíků (kteří by za ryze přírodních poměrů hráli jen podružnou roli).

- V panenské přírodě pleistocenní minulosti upomínaly na holocenní invaze a expanze náhlé příchody a šíření teplomilných elementů na samém počátku interglaciálů.

- Popsaný stav podmíněný dlouhodobou interakcí lidských aktivit s přírodními procesy odlišuje holocén od všech dřívějších teplých fází čtvrtohor a propůjčuje tak holocénu výsadní postavení v rámci kvartérního klimatického cyklu.

Měkkyší však nečekli své poslední slovo, takže další překvapení nelze vyloučit.

