

Ledová doba z pohledu zoologa

I. Glaciální fauna a historie její výpovědi

Ivan Horáček, Vojen Ložek

V poslední době opět ožívá zájem o poměry ve studených obdobích čtvrtohor (kvartéru) — v glaciálech — v souvislosti s možnými důsledky různých ohrožení života na Zemi (jaderná válka a nověji možnost srážky planety se Zemí). Na druhé straně i časté zprávy o oteplování Země a ústupu ledovců rovněž upozorňují, že naše klima může podléhat značným změnám. Přístupy k rekonstrukci prostředí v ledových dobách jsou mnohostranné. Nicméně v dnešní době nabyly vrch poznatky z neživé přírody doplněné řadou dat o vývoji fosilní vegetace, zatímco zoologické doklady, ač bohaté, se jaksi ocitly na vedlejší koleji, ačkoli jejich konfrontace se současnými představami ukazuje na vážné rozpory (R. Musil 2002).

Abychom přiblížili tuto složitou problematiku, je potřeba shrnout, jak se vyvíjely názory na glaciál a jeho dopady na živou přírodu. Již r. 1832 usoudil A. Bernhardt z výskytu bludných balvanů severovýchodních horů v severním Německu, že tuto oblast kdysi pokrývaly ledovce. Souběžně se množily zprávy o nálezích pozůstatků arktických savců zejména v Anglii a Německu, které v této době byly chápány jako doklad výrazně chladného období (Bucklin 1819, Lyell 1830). K podobným závěrům vedly i pionýrské studie o geomorfologii alpských ledovcových údolí (Charpentier 1814, Agassiz 1842, 1865). Představa ledové doby se však plně prosadila, až když švédský pracovník Otto Torrel upozornil r. 1875 na ledovcové rýhy ve vápencích u Rüdersdorfu u Berlína. Souběžně přibývaly i stále početnější doklady paleontologické, především nálezy „teplých a studených“ faun obratlovců, zejména savců, které časově předcházely obdobným pozorováním fosilních flór a bezobratlých živočichů a které posléze zhodnotil ve své stěžejní práci o fauně dnešních i bývalých tundr a stepí A. Nehring (1890). Ze 70. let 19. stol. pak pocházejí údaje o glaciální flóře, které zveřejnil A. G. Nathorst. Naproti tomu to, o čem vypovídali fosilní měkkýši, nebylo ještě správně pochopeno vzhledem k nedostatečné znalosti jejich ekologických nároků, což se promítlo dokonce až do první třetiny 20. stol. (Geyer 1924). Z našich autorů zasluží zmínky J. N. Woldřich i jeho současníci, kteří rozlišovali fauny tundrové, stepní, pastevní a lesní, F. Babor, který ve své

monografii českých kvartérních měkkýšů z r. 1901 uvedl sice na svou dobu nezvykle obsažný seznam světové literatury, ale jen velmi neurčitě rozlišil mezi malakofaunou dob ledových (glaciálů) a meziledových (interglaciálů). Jak je patrné, autoři byli většinou na správné stopě, nebyli však s to sestavit celkový obraz poměrů jednotlivých klimatických fází vzhledem k omezenému počtu dokladů a nedostatku korelací mezi biologickým a geovědným přístupem. Tento stav znalostí se u nás v podstatě udržel až do 2. světové války.

Tehdy dochází k zásadnímu obratu podminěnému především uplatněním nových geologických a geomorfologických kritérií zabývajících se tzv. periglaciálními jevy. Jde o produkty působení mrazu, jako jsou pochody nazývané soliflukce a kryoturbace, a některé formy reliéfu, především pseudokary, balvanové proudy, kryoplanační terasy, mrazové sruby apod., nehledě k deformacím povrchových vrstev, jako jsou mrazové klíny, kotle, involuce nebo vrstvy rozvlečené i po velmi mírných sklonech. Termín periglaciál původně označoval klimatogenní jevy v předledovcové zóně, později se však všeobecně začal používat pro procesy a jevy význačné pro oblasti studeného podnebí bez ohledu na blízkost ledovců (Washburn 1973). Vývoj a stav poznání periglaciálních jevů na našem území velmi zevrubně a kriticky shrnul J. Sekyra (1960) v monografii Působení mrazu na půdu, na niž pak víceméně navazují všechny pozdější práce o této tematice. Zhruba v téže době se rozvíjí i výzkum kvartérních

měkkýšů vycházející z podrobných rozborů jejich ekologie, který ve spolupráci se sedimentologií a pedologií ukázal význam této skupiny pro podrobnou rekonstrukci prostředí v různých klimatických fázích (Ložek 1964). Výsledkem všech uvedených výzkumů, zejména však interpretace periglaciálních jevů, byla představa, že poměry v české kotlině byly ve vrcholných fázích glaciálů podobné jako v subpolárním pásmu, takže v krajině převládala tundra, popř. studená step na trvale zmrzlé půdě (věčná mrzlotičila permafrost), která mohla sahat i do stometrových hloubek. To, že naše země leží ve zcela jiné zeměpisné šířce s odlišným slunečním chodem a že v živočišných i rostlinných společenstvech glaciálu se objevují i druhy, jejichž nároky se zcela vymykají subpolární zóně, zůstalo bez patřičné odezvy. Stejně jako vztah zmíněných periglaciálních jevů k obdobným pochodům, které se u nás odehrávají i v současnosti, i když třeba nenápadně a plíživě.

Zde je na místě zdůraznit, že popsaná představa se týká jen určitých časových úseků glaciálů, které označujeme jako vrcholný glaciál (pleniglaciál), zatímco glaciál jako celek představuje celý soubor klimatických fází, v nichž podnebí i tvárnost krajiny procházely značnými změnami. Společným jmenovatelem bylo jen daleko drsnější a kontinentálnější podnebí než v současnosti nebo v dobách meziledových (interglaciálů) a rovněž malé zastoupení až obecný nedostatek lesa, který naopak zcela převažoval v obdobích teplých, včetně dnešní doby, pokud by nebyla ovlivněna člověkem. Takových teplých a studených období, tzv. glaciálních cyklů, opakujících se s amplitudou

Tradiční představa o vlivu glaciálů na biotu: Klimaticky náročné a lesní prvky teplých úseků přežívají ve vzájemně izolovaných středomořských refugích, zatímco většinu kontinentu pokrývá drsná periglaciální stepotundra obývaná společenstvy chladnomilných stepních a tundrových forem (vlevo) ♦ Současné poznatky ukazují, že model kompletní výměny fauny v průběhu každého glaciálního cyklu (střídání glaciálních a interglaciálních společenstev) v jižní Evropě neplatí. S výjimkou přílivu pestrušky r. Lagurus zůstávají místní společenstva bez podstatných změn v průběhu celého cyklu. Vůdčí prvky středoevropských glaciálních společenstev (lumíci, hraboš úzkolebý apod.) zde chybí. Přechodová zóna mezi středoevropským a jihoevropským typem faunové dynamiky byla pravděpodobně hlavním refugiem pro většinu náročných středoevropských prvků (vpravo)



40 nebo 100 tisíc let, se během čtvrtohor vystřídalalo nejméně 20.

Prvotní příčinou glaciálních cyklů jsou periodické změny v poměrech zemské orbity a pohybu Země kolem Slunce a jim odpovídající změny v úhrnné energii dopadající na povrch naší planety. Dopad těchto energetických změn na globální klima nebyl ovšem zdaleka vždy týž. Podstatným faktorem zesilujícím či zeslabujícím výsledný efekt je totiž také konfigurace kontinentů a charakter oceánické cirkulace, která je hlavním tepelným výměníkem naší planety. Na výrazném zesílení klimatických fluktuací v posledních pěti milionech let se tak v první řadě podílí centralizace Antarktidy kolem jižního pólu, masivní soustředění kontinentů na severní polokouli a mohutný zdvih jejich středových oblastí (viz centrální část Asie). V úseku posledních 2,4 milionu let lze střídání ledových a meziledových dob doložit v celosvětovém měřítku, přičemž zvláště mohutné klimatické fluktuace charakterizují úsek posledních 550 tisíc let. Je vcelku nasnadě, že tento klimatický režim musel ve

větší či menší míře zasáhnout podstatnou část planetárního ekosystému i populace jednotlivých druhů. Tato úvaha je jádrem modelu oscilační areálové dynamiky předloženého Dynessiem a Janssonem (2000, 2002) jako Orbitally Forced Range Dynamics (ORD). Zmínění autoři ukazují, že periodicky se opakující ochlazení subpolárních oblastí a mírného pásma vytváří silný selekční tlak, v jehož důsledku se: a) zvětšuje schopnost migrace a pohyblivost, b) relativní velikost areálů a dynamika jejich změn, c) následkem migrace se stírají lokální specifika místních populací, d) vznikají soubory geneticky homogenních druhů s velkými areály, které jsou e) odolné vůči extinkčním tlakům (vymírání) i speciálním tendencím (vzniku nových druhů).

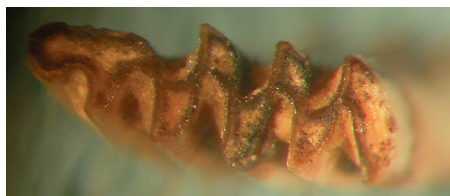
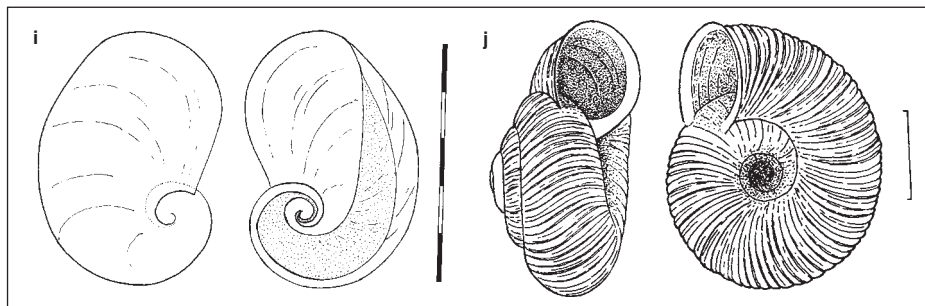
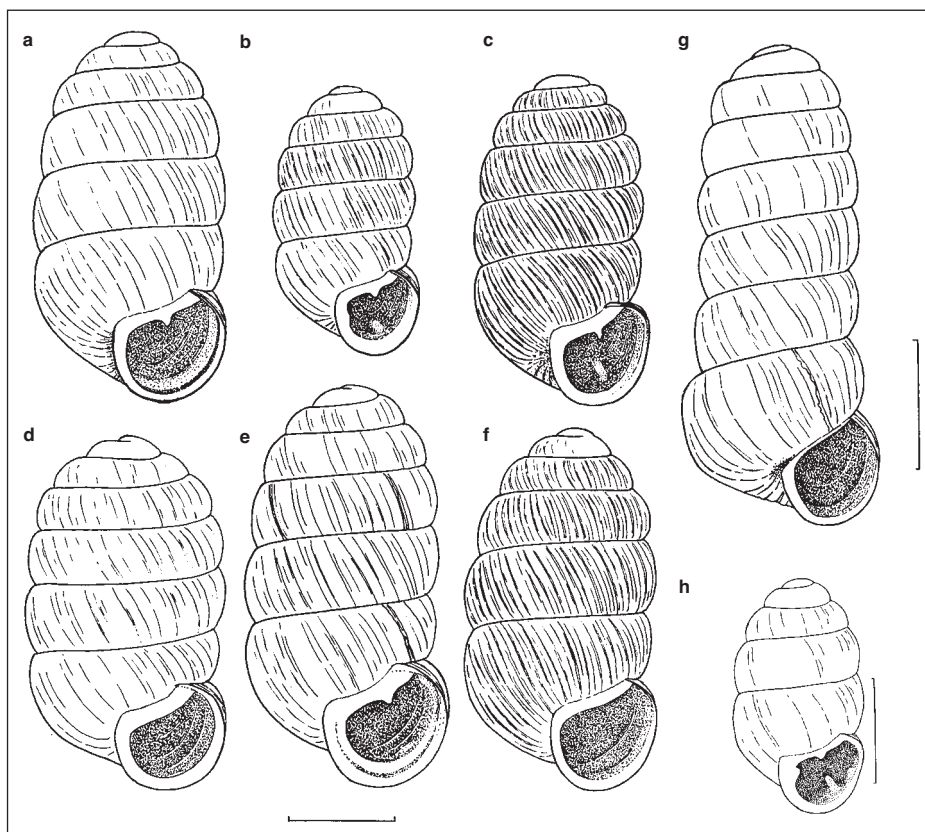
V řadě ohledů je model ORD zevšeobecněním tradičního paradigmatu evropské biogeografie, podle něhož interglaciální prvky a společenstva přežívaly glaciální úseky, kdy naše území bylo osídleno severkými společenstvy, ve vzájemně izolovaných jihoevropských refugijích, odkud se s oteplením opět

šířily do svých původních areálů (viz obr.), podobně jako glaciální prvky žijící dnes na vysokém severu či v alpském pásmu velehor. Jinými slovy, tradiční model nepočítá s přežíváním interglaciálních prvků mimo středozevní oblast a předpokládá, že glaciální společenstva jsou vlastně zonální společenstva subarktických oblastí, která v důsledku příhodných podmínek dočasně rozšířila svůj areál do středozevní oblasti. Tento náhled se obecně přijímá jako mnohačetné vysvětlení různých areálových skutečností (podvojně allopatrické druhy apod.) takřka již 150 let. Jako výchozí hypotéza figuruje i v kontextu nejmodernějšího směru historické biogeografie — molekulární fylogeografie. Výsledky molekulární fylogeografie jednotlivých rostlinných i živočišných taxonů ukazují však současně, že se jednotlivé taxony v postupu svého šíření značně liší a že genetické vzdálenosti středozevních a středozevních populací mnohých druhů nasvědčují spíše dlouhodobé, často i miliony let dlouhé vzájemné izolaci než tomu, že by středozevní populace byly zdrojem pro holocenní osídlení středozevněho prostoru (Bilton a kol. 2001).

Jak se však jeví tyto závěry ve světle fosilního záznamu? A neškrtá dnešní fosilní záznam poněkud jiný obraz než tradiční pohled, široce přijímaný jako vstupní předpoklad fylogeografických interpretací? Za pozornost stojí již dílčí problém, který na první pohled nijak problematický není: měly pleniglaciální fáze opravdu takový ráz jako dnešní subpolární pásmo? A jsou příslušné učebnicové analogie používané v těchto souvislostech na místě?

Cílem naší rozvahy je kriticky shrnout svědectví středozevních glaciálních faun, především měkkýšů a savců — možná jako

Statistice ulit zástupců r. Pupilla (a-f) — zrnovka, se zachovaly v glaciálních spraších: v horní řadě vidíme P. muscorum (a), která dnes žije v suchých trávnících holarktické oblasti a zasahuje až na vysoký sever, zatímco P. triplicata (b) je výrazně teplomilný druh skalních stepí od Španělska do Zakavkazí se severní hranicí v našich zemích; P. sterri (c) dnes obývá převážně slunné vápencové skály v jižní polovině Evropy až vnitřní Asie od extrémně xerothermních poloh na okraji nížin až do alpského stupně velehor. Spodní řada zobrazuje formy známé ve střední Evropě jen ze spraší a příbuzných uloženin: P. alpicola densegyrata (d) je patrně sprašovou rasou druhu P. alpicola žijící dnes na vápenných mokřadech v Alpách i Karpatech; ulita uprostřed patří jedné z typicky sprašových forem z okruhu P. muscorum (e); P. loessica (f) dnes žije v horských pustinách vnitřní Asie. V nejchladnějších spraších nacházíme drobné ulity plžů Columella columella (g) a Vertigo parcedentata (h). První žije jak na severu tak ve středozevních velehorách, druhý na vysokém severu Evropy. Na periferii sprašové zóny se roztroušeně vyskytoval i slímáček Semilimax kotulae (i), dnes u nás omezený na montánní až alpský stupeň. Vůdčí druh našich spraší Vallonia tenuilabris (j) dnes obývá stepi a horské pustiny vnitřní Asie včetně jižní Sibíře, zatímco u nás vymřel během pozdního glaciálu před 12 tisíci lety. Všechna měřítka ulit jsou v mm. Orig. V. Ložka. Zuby lumika Dicrostonyx gulielmi, vůdčí fosilie poslední doby ledové (vlevo dole). První spodní stolička hraboše úzkokolebého (Microtus gregalis), další z vůdčích forem glaciálních savčích společenstev. Dnes je rozšířený na severu Eurasie a ve středozevních velehorách (vpravo dole).





podklad k hlubší diskusi, která by mohla realističtěji ozřejmit poměry glaciálů a uvedla na pravou míru některé dnes víceméně vžitě představy.

Fosilní doklady — obratlovci

Flóra glaciálních sedimentů pozůstává z roztroušených nálezů, z nichž část podporuje představu podobnosti se subpolárními oblastmi, jiné však ukazují na značné rozdíly, jako třeba pylové analýzy ze spraší Vídeňské pánve, které provedl B. Frenzel (1964), nebo z jeskynních výplní v Moravském krasu — např. jeskyně Barová (H. Svobodová 1992), stejně jako řada rozborů ze Západních Karpat (V. Jankovská 2002).

Fauna je ve fosilním záznamu zastoupena dvěma skupinami — obratlovci a měkkýši, jejichž výpovědi se vzájemně doplňují. Pozůstatky živočichů poskytují ve srovnání s rostlinami některé výhody, z nichž je třeba připomenout alespoň následující:

- vyskytují se především v těch oblastech, kde je nedostatek rostlinných fosilií, zejména v teplých suchých pahorkatinách a nížinách, jakož i ve všech oblastech krasových;

- jejich naleziště umožňují spolehlivou korelaci se sedimentologií, pedologií a archeologií;

- nálezy pocházejí z velmi různých stanovišť od údolních mokřadů přes svahy všech orientací po vrcholové partie;

- obě skupiny mají ovšem svá specifika, která musíme při hodnocení jejich výpovědi brát v potaz. V obou případech je prvořadým předpokladem zachování fosilií vápnité prostředí.

V případě obratlovců je ovšem i v podmínkách mimořádně příhodného fosilizačního prostředí, jako jsou vápnité sedimenty krasových oblastí či spraše, pravděpodobnost nálezů fosilií velmi nízká. Ve srovnání s měkkýši jsou totiž mimořádně nízké i přirozené populační hustoty obratlovců — u velkých kopytníků a šelem, netopýrů a ptáků činí řádově několik jedinců/km², u drobných zemních obratlovců může sice jít až o stovky či desetitisíce jedinců/km², avšak rovněž většina z nich žije v hustotách mnohem menších. Pomineme-li řadu izolovaných dokladů několika druhů velkých

*Vlevo početné kosterní pozůstatky z potravy sovice sněžné (*Nyctea scandiaca*). Pro tyto nahromaděné kosterní fragmenty je rovněž charakteristická kombinace s mrazovou drtí ostrohranných úlomků horniny a sprašovou hlinou. Snímky I. Horáčka ♦ Mapa zalednění Evropy. Podle P. Woldstedta (1958) kreslil S. Holeček*

savců (mamut, nosorožec), jejichž nálezy tradičně budí obecnou pozornost při těžbě hlín, hloubení základů apod., musíme konstatovat, že co do fosilního záznamu obratlovců jsme do značné míry odkázáni na druhotnou koncentraci kosterních pozůstatků. Jedním typem podobných míst jsou vertikální krasové dutiny či z prohlubní volně vyvěrající CO₂ (mofety), což funguje jako přirozené pastě, nebo podzemní nory sociálních savců (např. jezevec), které různé drobné obratlovce užívají jako pravidelné úkryty a zimoviště. Kosterní soubory nahromaděné tímto způsobem, označujeme jako thanatocenózy — jejich charakteristikou je proporciální zastoupení všech kosterních elementů a nápadná převaha některých skupin (hadí, žáby, zajáci).

Nejdůležitějším zdrojem koncentrace kosterních pozůstatků obratlovců a podstatným faktorem jejich fosilního záznamu je působení predátorů, v první řadě sov a dravců. Soubory tohoto původu označujeme termínem tafocenózy. Mají většinou pestřejší druhovou skladbu reprezentující mozaiku společenstev vyskytujících se v širším loveckém okruhu příslušného predátora. V posledním glaciálním cyklu byl široce rozšířeným a velmi vlivným predátorem také člověk a osteologické soubory získané výzkumem paleolitických sídlišť jsou pro mladopleistocenní historii velkých savců patrně nejrozsáhlejším zdrojem informací. Typickým příkladem jsou klasické soubory z našeho území, především z gravettských sídlišť jako Dolní Věstonice či Pavlov. Podobně jako analogické soubory z dalších oblastí (např. Krakov) jsou bezpochyby poznamenány výraznou loveckou specializací našich předků, preferenčním lovením několika druhů (mamut, sob, kůň) a značnou prostorovým rozptylem jednotlivých fragmentů.

Glaciální tafocenózy drobných obratlovců

se na první pohled liší od analogických uloženin interglaciálních (včetně holocenních) nejen svým charakteristickým složením (většinu společenstva tvoří několik druhů hrabošů (především *Microtus gregalis*, *M. arvalis*, lumík *Dicrostonyx guilielmi*), ale i mimořádně vysokou koncentrací fosilií, jakou z interglaciálních uloženin neznáme. V nejednom případě jde o soubory několika tisíc jedinců. Příčinou této koncentrace jsou hnízdní specifika příslušného predátora — sovice sněžné (*Nyctea scandiaca*). Stejně jako jiné sovy využívá dlouhodobě totéž hnízdo, avšak na rozdíl od nich hnízdí přímo na zemi, s oblibou rovněž uvnitř jeskynních vchodů a pod převisy. V takovýchto místech, stejně jako ve sprašových odkryvech, nacházíme pak takřka čisté polohy kosterních pozůstatků nepostížené druhotným přemístěním (rozptylem), jako v případě sov hnízdicích na skalních římsách, výklencích apod. Pro kvantitativní paleoekologické analýzy jsou hnízdivé akumulace sovice sněžní takřka ideálním objektem. Jejich skladba nemusí však vždy poskytovat věrohodný obraz poměrů reálných společenstev. Sovice preferuje zcela jednoznačně otevřená stanoviště a loví oportunisticky, tj. využívá kořist nejhojnější, resp. nejsnáze dostupnou. Při interpretaci takovýchto tafocenóz je tak třeba počítat také s tím, že kdyby se v jejím potravním okruhu vyskytovaly ostrůvky lesa, jejich obyvatelé nebudou ve výsledné tafocenóze zastoupeni, přinejmenším ne v odpovídající početnosti. Nicméně, přes tuto skutečnost je takřka v každé glaciální tafocenóze zastoupen alespoň některý z prvků, které do standardní představy glaciální fauny jaksi nezapadají. Rejsci r. *Sorex*, norňci r. *Clethrionomys* či myšívka *Sicista subtilis* se tu však objevují jako jednotlivé fragmenty a jejich podíl na celkové tafocenóze takřka nikdy nepřesahuje 1 %.

Jak tyto disharmonické fauny interpretovat? Jde skutečně o reálná glaciální společenstva? Nemůže být přítomnost náročnějších prvků spíše výsledkem druhotné kontaminace např. z mladších holocenních poloh? Takovou možnost nelze v zásadě nikdy zcela vyloučit a při hodnocení podobných dokladů je třeba postupovat mimořádně obezřetně. Ostatně, i dnes mnozí drobní

obratlovcí v podzemních prostorách běžně zimují a do skulin v jeskynních výpních aktivně zalézají — typicky např. plch velký (*Glis glis*), který bývá z nejdnejsí jeskynní glaciální fauny uváděn. Nebezpečí nekorektních interpretací a zavádějících závěrů lze podstatně omezit, klademe-li mimořádný důraz na: (1) intaktní úložné poměry příslušné nálezuve polohy a techniku odběru vzorků vylučující případnou kontaminaci (ideálním případem jsou souvislé sedimentární sledy, kde jednotlivé časové úseky jsou vzájemně odděleny mohutnými polohami hlinitých uloženin), (2) opakování podobných jevů v různých lokalitách a oblastech. V této souvislosti třeba však zdůraznit, že nálezy lesních, resp. náročných druhů v glaciálním kontextu nejsou zdaleka ojedinělé. Za posledních 20 let jsme podobných dokladů z našeho území nashromáždili mnoho. Z 36 glaciálních tafocenóz 14 obsahovalo atypické, vesměs lesní prvky. V případě 8 nalezišť šlo o rejska *Sorex araneus*, ze 7 nalezišť je k dispozici norník *Clethrionomys* (vedle středoevropského druhu *C. glareolus* také severský *C. rutilus* a pravděpodobně i další tajgový druh *C. rufocanus*, jehož odlišení od středoevropského druhu je ovšem dosti obtížné).

Rovněž rozborů rozsáhlých kosterních souborů z mladopaleolitických nalezišť ukazují cosi podobného jako nahromadění kostí drobných savců z potravy sovice sněžní. I zde v nepatrném podílu překvapivě nacházíme izolované doklady náročných lesních či teplomilných prvků, jako divoká kočka, rys či kuna lesní. Opakované doklady podobných skutečností tu naznačují, že přinejmenším lokálně některé z náročných interglaciálních prvků přežívaly nepříznivé glaciální období i na našem území, a to i v době pleniglaciálu.

Díky výzkumům posledních desetiletí umožňuje fosilní záznam rovněž posouzení meziregionálních odlišností v postupu faunogeneze i ve struktuře glaciálních faun. Přestože glaciální fauny jsou svou skladbou a energetickou strukturou vzácně jednotné v rámci celé střední Evropy — přinejmenším ve srovnání s faunami holocenními, jisté regionální rozdíly konstatovat lze. Velmi zřetelné jsou mezi jižním Německem, Moravou, slovenskými Karpaty a panonskou oblastí. V karpatské oblasti a v Panonii je zřejmě průběžně zastoupení rodů *Clethrionomys* a *Sicista*, pestrušky r. *Lagurus* zde ovšem takřka úplně chybí. V severní části střední Evropy (Polsko, Duryňsko) je situace opačná.

Česká kotlina zaujímá v tomto směru dosti specifické postavení — je poměrně chudá na typické glaciální prvky typu lumíků. Ty odsud mizí — podobně jako v jižním Německu, již v závěru glaciálu, na rozdíl od Německa či Panonie je ovšem v Čechách holocenní nárůst početnosti náročných interglaciálních prvků zřetelně opožděn. Ještě zřetelnější meziregionální rozdíly zjišťujeme při porovnání poměrů středoevropských s doklady (doposud pohříchu nepříliš početnými) z jihovýchodní Evropy a Turecka. Tam totiž co do struktury savčích společenstev takřka žádné rozdíly mezi glaciálními a interglaciálními společenstvy konstatovat nelze. V obou případech zůstává jádro společenstva zachováno, stejně jako i značná druhová rozmanitost a proporcionální zastoupení lesních prvků, teplé polootevřené krajiny a stepních biotopů. Jedinou zřetelnou změnou je příliv pestrušek rodů *Lagurus* a *Eolagurus*, které dnes v této oblasti zcela chybě-

jí. Na rozdíl od střední Evropy se tam nesetkáme s druhy jako *Microtus gregalis* či *Dicrostonyx guillemi*. Zdá se dokonce, že tyto dominantní prvky středoevropské glaciální fauny nepřekračují Dunaj a jižně od Dunaje se oscilační areálová dynamika, předpovídáná modelem ORD, uplatňuje pouze okrajově.

Nejnovější poznatky z oblastí rumunských Karpat naznačují, že přechodná oblast mezi středoevropským prostorem a balkánskou oblastí mohla být nejdůležitějším refugiálním prostorem pro řadu prvků středoevropské interglaciální fauny a právě jejímu výzkumu by měla být věnována zvýšená pozornost.

Fosilní doklady — měkkýši

Korelace fosilního záznamu savců s poměry u měkkýšů, jejich reakce na změny klimatických a stanovištních poměrů je v mnohých směrech velmi odlišná, otevírá ale spoustu perspektivních možností. Měkkýši se vyskytují ve všech vápňitých sedimentech i v některých půdách, suchozemských i vodních, obvykle v množství dovolujícím statistické zpracování. Většinou jde o původní společenstva — malakocenózy fosilizované v místě sedimentace (spraše, jezerní křídý) nebo o směsi malakocenóz, v nichž se uplatňují jak společenstva fosilizovaná na místě akumulace příslušného sedimentu, tak ulity přinášené s materiálem z jeho sběrné oblasti. Příkladem jsou svařoviny a naplaveniny, které obsahují jak ulity druhů pohřbené v místě, kde původně žily, tak ulity transportované společně s horninovým materiálem naplaveným vodou nebo sneseným se svahů. Druhotné koncentrace ulit, např. z vytržidných náplavů, hrají menší roli, než v případě pozůstatků obratlovců.

V našich podmínkách pochází největší počet nálezů glaciálních měkkýšů ze spraší. Obvykle jde o dobře zachovalá původní společenstva představující velmi charakteristickou složku ekosystémů sprašové stepi, která v současné Evropě nemá obdobu. Tvoří je svažná směs prvků subarktických a arkoalpinských, k nimž se druzí i některé druhy vnitroasijských stepí a horských pustin, nehledě k některým teplomilným obyvatelům stepí a skal jižní Evropy a konečně mnoha běžným druhům středoevropské kulturní krajiny. Jde o velice charakteristické a vyhraněné fauny, které poskytují s mírnými regionálními rozdíly poměrně jednotný obraz v celém rozsahu evropské sprašové zóny od Normandie až do jižního Povolží.

Sprašové fauny přes své velké rozšíření však představují jen jednu ze složek glaciální malakofauny. V českých zemích zaujímají spraše nejnížší teplé suché oblasti zhruba do 300 m n. m., lokálně do 350 m, výjimečně až do 400 m.

Ve vyšších vlhkých oblastech se nacházejí společenstva, v nichž se jednak uplatňují některé druhy měkkýšů spraše, jednak mnoho dalších druhů, které se ve spraších nevyskytují. Doklady pocházejí především z karpatské oblasti, kde jsou příznivější podmínky pro fosilizaci ulit než v českých zemích, místy i v polohách odpovídajících dnešnímu montánnímu stupni, v němž leží např. jeskyně Mažarná ve Velké Fatře u Blatnice, kde v pleniglaciálním horizontu najdeme druhy dodnes hojně žijící v těchto polohách, jako je třeba skalnatka horská (*Faustina cingulella*) nebo kuželovka skalní (*Pyramidula pusilla*), a na sklonku glaciálu i zástupce jižních prvků z r. ovsenka (*Chond-*

rina). Ještě výrazněji se náročnější, dnes převážně lesní druhy uplatňují v dolině středního Hronu pod Nízkými Tatrami a jejich počet dále vzrůstá ve Slovenském krasu. Pod stěnami Pálavy sprašová společenstva rovněž přecházejí do malakocenóz s výskytem obyvatel vápencových pohoří, jako jsou ovsenka žebnatá (*Chondrina clienta*) nebo dnes u nás vymřelý alpský druh skalnatka achátová (*Chilostoma achates*) s podstatně vyššími nároky na vlhkost, než mají typicky sprašové druhy.

Z této diferenciace glaciálních malakofaun lze usuzovat, že vedle zóny sprašové stepi existovala ve vyšších a chladnějších polohách vlhká zóna parkovité krajiny připomínající poměry v dnešním supramontánním stupni, ale s podstatně sušším kontinentálním podnebím, v níž směrem k jihovýchodu vzrůstal podíl klimaticky náročných druhů.

Složení malakocenóz v kvartéru střední Evropy nápadně obráží rozdíl mezi teplými a studenými výkyvy. Zatímco glaciální fauny odpovídají převážně bezlesé krajině, v teplých obdobích včetně současnosti mají naprostou převahu společenstva lesní. Významnou otázkou jsou refugia teplomilných a lesních druhů v glaciálech, z nichž celá řada nepochybně musela přežít v prostoru svého dnešního rozšíření, což se týká především řady alpských a karpatských endemitů. Fosilní doklady jsou zatím známé jen u některých druhů. Z karpatských prvků jde o plže nádoalku nadmutou (*Vestia turgida*), dnes žijícího především v horských lesích, zjištěného ve spraších jižního Slovenska i uherských nížin, a o převážně fatranského endemita *Faustina cingulella*, v současnosti vázaného především na vápencové skály v montánním až alpiském stupni, který v glaciálu sestoupil až do submontánních poloh, avšak přežíval i ve výškách mezi 800 až 1 000 m. V chráněných polohách pod Nízkými Tatrami nebo ve Slovenském krasu zřejmě přežívala i západokarpatská vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*). V českých zemích je zatím doložen pleniglaciální výskyt epilittické ovsenky *Ch. clienta* na Pálávě.

Porovnáme-li výpověď fosilních měkkýšů a savců, je třeba uvědomit si významný rozdíl související s jejich fyziologií. Savci jsou díky stále tělesné teplotě daleko méně závislí na výkyvech podnebí než poikilotermní měkkýši, což se nápadně projevuje v druhovém bohatství, které u savců zůstává i v glaciálech poměrně vysoké, zatímco u měkkýšů během studených období výrazně klesá. Na druhé straně měkkýši díky svým malým rozměrům a úzkému vztahu k půdě mohou využívat v daleko větší míře drobných mikroklimaticky příznivých stanovišť v chráněných polohách. V glaciálech ovšem hraje podstatnou roli nedostatek zapojených lesů, jejichž opadanka účinně chrání půdu před teplotními i vlhkostními extrémy, což omezuje možnosti přežití řady lesních druhů.

Nicméně složení glaciálních společenstev obratlovců a měkkýšů se podstatně liší od současné fauny v subpolární zóně, s níž je středoevropský glaciál dnes běžně srovnáván. Ve světle paleozoologických poznatků se tato představa jeví jako problematická. Výpovědi fauny tak naznačují, že tradiční představy o poměrech a rozsahu periglaciální zóny bude třeba radikálně přehodnotit a že kritické rozvaze bude třeba podrobit i možnost alternativní interpretace geomorfologických a sedimentačních skutečností tradičně připisovaných klimatickým a sedimentárním specifikám periglaciální oblasti.