

Historie vegetace zaniklého jezera Šúr od pozdní doby ledové po dnešek

Pro rekonstrukci dlouhodobého vývoje lokální vegetace jezer je vhodná analýza makrozbytků, tedy částí rostlinných nebo živočišných těl, které se zachovávají v sedimentu na dně jezera. Díky vodnímu prostředí nedochází k jejich rozkladu, a tím se sediment stává přirozeným archivem, co žilo v jezeře a jeho okolí v minulosti. Nejčastější rostlinné zbytky zahrnují semena, plody a listy, můžeme ale určit i další charakteristické části rostlinných těl vhodné pro rekonstrukci vegetace. Díky znalosti ekologických nároků současných druhů lze také odvodit podmínky prostředí, které na lokalitě panovaly v dávné minulosti.

Analýza rostlinných makrozbytků se jako metoda pro studium historie vegetace začala používat na konci 19. stol. (např. Reid 1899). Po r. 1916, kdy byla vyvinuta pylová analýza (první pylový rozbor fosilního pylu tehdy učinil švédský přírodovědec Lennart von Post), došlo k utlumení použití makrozbytkové analýzy až do 60. let minulého století. Poté, co se ukázalo, že i pylová analýza nese určitá omezení, se obě metody staly rovnocennými. Makrozbytky mají oproti pylu výhodu, že se šíří na kratší vzdálenosti, a proto jsou vhodnější ke studiu minulých změn v lokálním měřítku. Další předností makrozbytkové analýzy je možnost určení taxonů až na druhovou úroveň, zatímco u pylu to jde často jen do čeledi nebo rodu. Makrozbytky dokážou zachytit i výskyt takových druhů, které produkují málo pylu, či ho neprodukují vůbec, jako např. mechy a parožnatky čeledi *Characeae*.

V oblasti Západních Karpat se paleoekologický výzkum s využitím makrozbytků

analýzy soustředil zejména do vyšších nadmořských výšek, kde se bádalo na sedimentech prameništ, slatiništ, rašeliníšť a jezer, zatímco nížiny na Slovensku zůstávají dodnes málo prostudované. V Západních Karpatech se přitom předpokládá, že zde mohly přežít některé teplomilné (převážně lesní) druhy poslední dobu ledovou (např. Jankovská a Pokorný 2008, Magri a kol. 2006). Paleoekologický výzkum v této oblasti je proto zásadní pro pochopení vývoje evropské flóry.

Předmětem našeho zájmu se staly jezerní sedimenty uložené v mělké pánvi pod jihovýchodními svahy Malých Karpat, v nadmořské výšce přibližně 130 m (Petr a kol. 2013). Dnes se zde nachází národní přírodní rezervace Šúr, která chrání největší reliktní olšovou slatinu ve střední Evropě (obr. 1). Jezerní sedimenty obsahovaly dostatečné množství makrozbytků rostlin potřebných k odvození dlouhodobé sukcese lokální vegetace od pozdního glaciálu (konec poslední doby ledové) po

dnešek. Jezero bylo rozlehlé, ale velmi mělké (přibližně 2,5 m), což koresponduje s dalšími jezery nacházejícími se v tektonických depresích, např. Komořanským jezerem na úpatí Krušných hor (Jankovská a Pokorný 2013) nebo jezery Vracov a Čejč na jižní Moravě (Břízová 2002).

Jednou z důležitých složek jezerního ekosystému, ovlivňujících řadu procesů, jsou vodní makrofyty (ponořené, plovoucí a vynořené pobřežní rostliny). Hrají hlavní roli při tvorbě a stabilizaci jezerního sedimentu, jako je např. gyttja (organické usazeniny tvořené převážně částmi rostlin a řas, zejména rozsivek). Makrofyty recyklují živiny ze sedimentu a z vody, což ovlivňuje úživnost (trofii) jezera, a poskytují potravu a prostředí pro život mnoha dalších organismů. Hlavní faktory, které působí na strukturu a složení vodní vegetace v jezeře, jsou hloubka vody, chemismus, úživnost (množství fosforu, dusíku, draslíku), alkalita (obsah bazických iontů), pH a teplota. Jestliže známe druhové složení vegetace v minulosti, lze tyto faktory prostředí zpětně zrekonstruovat.

Pozdní glaciál

Jako pozdní glaciál (ca 12 700 – 9 600 př. n. l.) označujeme poslední fázi doby ledové charakteristickou výrazným oteplením – zlepšením klimatu, které zpočátku kolísalo. Minimální průměrné červencové teploty v období 14 000 – 12 700 př. n. l. dosahovaly v oblasti severní Panonie nejméně 13 °C. Výrazné oteplení minimálně na 17 °C bylo zaznamenáno v obdobích bölling a alleröd (ca 12 700 – 11 000 př. n. l.). Během mladšího dryasu (11 000 – 9 600 př. n. l.) se však ochladilo a teploty klesly k 14 °C (Renssen a Isarin 2001). Zlepšení klimatu vyvolalo postupné odtávání kontinentálního skandinávského ledovce a menších horských ledovců, a také migraci rostlin a živočichů severním směrem z jihoevropských glaciálních útočišť (refugií), kde přežili nepříznivé přírodní podmínky. Během pozdního glaciálu vedly rychlé změny klimatu k zvýšené erozní činnosti, takže nestabilní substrát, většinou chudý na humus, zvýhodňoval pionýrské rostliny osídlující raná sukcesní stadia.

V tomto období rostly v jezeře Šúr makroskopické řasy parožnatky (rody *Chara*,

1 Na místě zaniklého jezera Šúr na západním Slovensku se dnes nachází zaplavovaný olšový slatinový les.

2 Stratigrafická tabulka se zrekonstruovanými minimálními průměrnými červencovými teplotami (Minimum Mean July Temperature, MMJT) odvozenými ze současných nároků rostlinných druhů, s vyznačením sukcese vegetace jezera.

Podle: J. Mangerud a kol. (1974), upraveno na základě vlastních dat

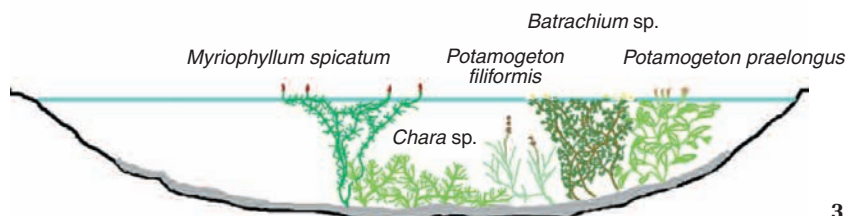
3 Rekonstrukce vegetace během pozdního glaciálu (12 700 – 9 600 př. n. l.) ve zkoumané části jezera Šúr. Česká jména rostlin jsou uvedena v textu.

4 a 5 Rekonstrukce vegetace studované části jezera z období středního holocénu – atlantiku (obr. 4, zde z doby kolem 6 000 let př. n. l.) a pozdního holocénu – subatlantiku (obr. 5, kolem 3 000 let př. n. l.)



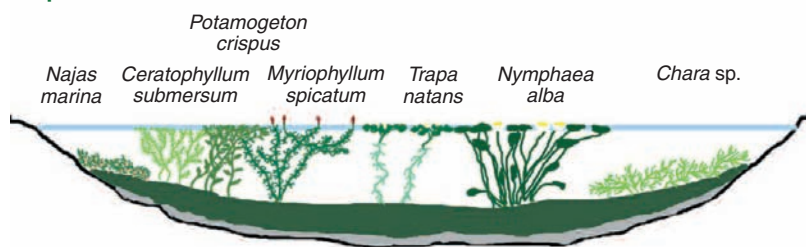
[př. n. l./n. l.]	pozdní holocén	subatlantik	MMJT 16 °C	Vegetační sukcesní řada třída <i>Lemnetea</i> svaz <i>Alnion glutinosae</i>	2
1 000 n. l. 0					
1 000 př. n. l.	střední holocén	subboreál	16 °C	svaz <i>Nymphaeion albae</i> třída <i>Phragmito-Magno-Caricetea</i> třída <i>Bidentetea tripartitae</i>	
2 000 př. n. l.					
3 000 př. n. l.					
4 000 př. n. l.					
5 000 př. n. l.	atlantik	18 °C			
6 000 př. n. l.					
7 000 př. n. l.	časný holocén	boreál	15 °C	svaz <i>Potamion</i>	
8 000 př. n. l.		preboreál			
9 000 př. n. l.	pozdní glaciál	mladší dryas alleröd starší dryas bölling	12,5 °C	třída <i>Potametea</i> třída <i>Charetea</i>	2
10 000 př. n. l.					
11 000 př. n. l.					
12 000 př. n. l.					

12 700 – 9 600 př. n. l.



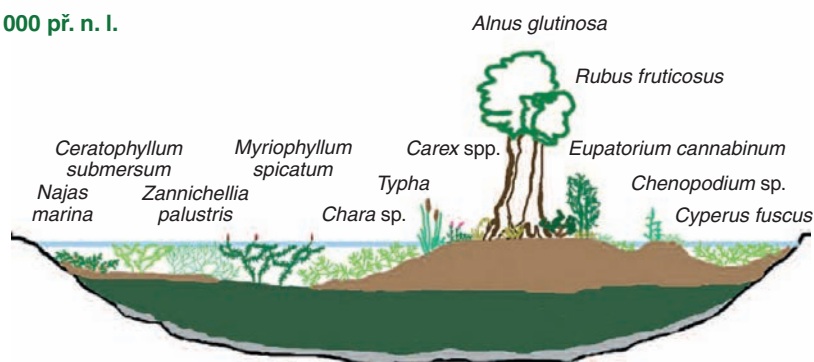
3

6 000 př. n. l.



4

3 000 př. n. l.



5

Nitella/Tolypella), rdesty (*Potamogeton filiformis* a r. dlouholistý – *P. praelongus*, obr. 7), stolístek klasnatý (*Myriophyllum spicatum*) a lakušníky (*Ranunculus* subgen. *Batrachium*, viz obr. 3). Vzhledem k výskytu těchto druhů lze říci, že jezero bylo tehdy vápnité, bazické, oligo- až mezotrofní, čisté s průhlednou vodou a písčitém, štěrkovitým či jílovitým dnem. Všechny tyto taxony se velmi často nacházejí v pozdně glaciálních sedimentech po celé Evropě, což naznačuje jejich tehdejší širo-

ké geografické rozšíření. V litorální zóně jezera se vyskytoval orobinec širokolistý nebo úzkolistý (*Typha latifolia/angustifolia* – na základě makrozbytků nelze tyto dva druhy rozlišit) a šáchor tmavý (*Cyperus fuscus*), na březích již rostly olše (o. lepkavá – *Alnus glutinosa*), břiza bělokorá nebo pýřitá (*Betula pendula/pubescens*) a borovice (*Pinus* sp.). Stromy však ještě netvořily souvislý vegetační kryt, je-likož docházelo k erozi anorganického substrátu a splachům tohoto materiálu do

jezera. Minimální průměrná červencová teplota na této lokalitě musela být během pozdního glaciálu nejméně 12,5 °C.

Časný holocén – preboreál a boreál

Současná doba meziledová – holocén, vyznačující se teplým klimatem, začala přibližně 9 600 př. n. l. a trvá dodnes. Časný holocén zahrnuje období preboreál a boreál, ca 9 600 – 6 900 př. n. l. Na začátku holocénu se teplota skokově zvýšila a minimální průměrné červencové teploty dosáhly v oblasti severní Panonie 17 °C (Renssen a Isarin 2001). V jezerech tehdy došlo k expanzi vodních a bažinných druhů a ukládání organického sedimentu gyttji na dně.

Vodní vegetace v tomto období obsahovala jak taxony spíše pozdně glaciálního charakteru, jako jsou rdest dlouholistý, stolístek klasnatý a lakušníky, tak i rostliny náročnější na živiny a teplotu, např. rdest prorostlý (*P. perfoliatus*) a zejména růžkatec (*Ceratophyllum* sp.), šejdračku bahenní (*Zannichellia palustris*) a řečanku přímořskou (*Najas marina*). Tato vegetace převážně ponořených vodních rostlin zakořeněných ve dně náleží do svazu *Potamion*, vyznačujícího se tvorbou malého množství biomasy oproti sukcesně navazujícímu svazu *Nymphaeion albae* (viz dále). Voda v jezere Šúr byla v tomto období mezo- až eutrofní, spíše bazická, bohatá vápníkem a zřejmě zasolená. Na březích jezera a v jeho litorálu rostly dále např. orobinec širokolistý/úzkolistý, ostřice nedošáchor (*Carex pseudocyperus*), lilek potměchuť (*Solanum dulcamara*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) nebo pryskyřník lítý (*Ranunculus sceleratus*). Ze strumů se v okolí vyskytovaly olše a stromové břízy, ale půdní substrát ještě nebyl zcela stabilizován kořeny stromů, což vedlo ke splachům anorganického materiálu do jezera. Na stále polootevřenou (ne zcela zalesněnou) krajinu ukazuje také výskyt světlomilného vranečku brvitého (*Selaginella selaginoides*). Minimální průměrné červencové teploty dosáhly 15 °C.

Střední holocén – atlantik

Během tohoto období (ca 6 900 – 3 900 př. n. l.) dochází ke zlepšení klimatu, proto se nazývá klimatickým optimem nebo teplotním holocenním maximem, jelikož teploty byly ve středních zeměpisných šířkách vyšší o 1–3 °C než dnes (vztaheno k preindustriálním teplotám). Jezera byla stále většinou bazická a produktivní.

V atlantiku dominovaly v jezere Šúr porosty kotvice plovoucí (*Trapa natans*, obr. 8), leknínu bílého (*Nymphaea alba*), stulíku (*Nuphar* sp.), růžkatce bradavčitého (*C. submersum*), rdestu kadeřavého (*P. crispus*), okřehku menšího/hrbatého (*Lemna minor/gibba*), řečanky přímořské a stolítku klasnatého (viz obr. 4). Převážná většina těchto rostlin patří do výše zmíněného svazu *Nymphaeion albae* (vegetace mohutných vzplývavých vodních rostlin), a to do společenstev, která mají optimum výskytu v přirozeně eutrofních vodách teplých oblastí temperátní zóny, v tomto případě *Nymphaeion albae-Nupharetum*, *Nymphaeion albae a Trapetum natan-tis*. Druhy svazu *Nymphaeion albae* jsou většinou K-strategové (účinně využívají

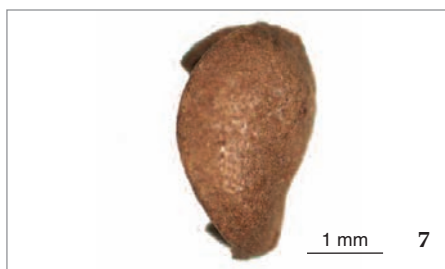
zdroje a jsou konkurenceschopné) a jejich porosty přetrvávají na stanovišti dlouhou dobu, čímž přispívají k rychlému hromadění odumřelé biomasy a zazemňování vodní nádrže (Chytrý a kol. 2011). V důsledku toho docházelo na některých místech jezera na konci středního holocénu ke snižování hladiny a k postupnému přechodu od vodních společenstev k terestrickým, náležejícím do třídy *Phragmito-Magno-Caricetea* (vegetace rákosin a vysokých ostřic), z níž se zde vyskytoval rákos obecný (*Phragmites australis*), karbinec evropský (*Lycopus europaeus*), kyprej vrbice (*Lythrum salicaria*), skřípíneček jezerní (*Schoenoplectus lacustris*) či lilek potměchuť. Výrazně zastoupení měly jednoleté nitrofilní druhy obnažovaných den třídy *Bidentetea tripartitae*, jako merlík sivý/červený (*Chenopodium glaucum/rubrum*), merlík bílý (*C. album* agg.), rdesno (*Persicaria* sp.), pryskyřník lýtý a šťovík přímořský (*Rumex maritimus*). Na vyvýšených místech rostl bez černý/hroznatý (*Sambucus nigra/racemosa*), ostružiník křovitý (*Rubus fruticosus* agg.) a také olše lepkavá.

Voda v jezeře byla tehdy eutrofní, zasařená a s vyšším obsahem vápníku a dalších bazických iontů. Pravděpodobně docházelo ke každoročnímu kolísání hladiny a obnažování dna, které kolonizovaly hlavně jednoleté byliny. Jezerní sediment již neobsahoval písek, což vypovídá o stabilizaci půdního substrátu kořeny rostlin v okolí jezera. Minimální průměrná červencová teplota měla v tomto období hodnotu 18 °C.

Střední holocén – subboreál

Subboreál (ca 3 900 – 500 př. n. l.) je vnímán jako závěr klimatického optima. V této době se celá plocha jezera stala členitou mozaikou různých porostů vázaných na odlišná stadia zazemňovacího procesu (obr. 5). V některých částech byl přítomný tůň s parožnatkami (*Chara* sp.), šejdračkou bahenní, řečankou přímořskou, růžkatcem bradavčítým a stolítkem klasnatým. Ve stále zaplaveném substrátu rostla mařice pilovitá (*Cladium mariscus*, obr. 6) nebo skřípíneček Tabernaemontanus (*S. tabernaemontani*). Na sušších místech mezi tůňmi bychom našli již od počátku subboreálu vlhkomilný krtičník hlíznatý (*Scrophularia nodosa*), sadec konopáč (*Eupatorium cannabinum*), dále ostřici ostrou (*C. acutiformis*), ostřici nedošáchor, pcháček rolní nebo žlutoštený (*Cirsium arvense/brachycephalum*), kyprej vrbice, karbinec evropský i různé kapradiny a také ostružiník křovitý, bez černý/hroznatý a olše lepkavou. Kolísáním vodní hladiny v důsledku velkého přísunu vody v jarním období a postupným vysycháním v průběhu léta vznikala periodicky obnažovaná místa, která byla osídlována jednoletými druhy – merlíkem sivým/červeným, m. bílým, rdesnem blešníkem (*P. lapathifolia*) a šáchohem tmavým. Výskyt šejdračky bahenní, řečanky přímořské, růžkatce bradavčitého, merlíku sivého/červeného nebo m. bílého a skřípínečka Tabernaemontanova ukazuje na přítomnost velkého množství živin, vyšších koncentrací solí a vyššího obsahu vápníku.

Jako hlavní faktor, který určoval, zda se konkrétní místo zazemní dříve, nebo poz-



ději, zřejmě vystupovalo lokální druhové složení vodní vegetace. Pokud převládaly druhy produkující velké množství biomasy (např. kotvice plovoucí, leknín bílý), došlo v těchto místech k zazemnění dřívě než v ostatních částech jezera. Minimální průměrná červencová teplota dosahovala nyní 16 °C.

Pozdní holocén – subatlantík

V subatlantiku (500 př. n. l. až dnes) proběhlo úplné zazemnění jezera a vznik slatiniště, které bylo kolonizováno olšemi (svaz *Alnion glutinosae*). V důsledku narušování (disturbancí) nebo cyklické sukcese olšového lesa docházelo k otevírání korunového zápoje, tvorbě prohlubní s vodou a přežívání světlomilných vodních rostlin převážně z třídy *Lemnetea* (růžkatec bradavčitý, okřehek trojbrázdý – *Lemna trisulca*, voďanka žabí – *Hydrocharis morsus-ranae*) a bažinných druhů (orobinec širokolistý/úzkolistý, skřípíneček jezerní). Výskyt zmíněných druhů indikuje stanoviště s vyšším obsahem živin a solí. Minimální průměrná červencová teplota činila v subatlantiku 16 °C.

Závěr

Dlouhodobá vegetační sukcese jezera Šúr byla řízena postupným zazemňováním jezera organickým materiálem. Sukcesní řada (znázorněná na obr. 2) se velmi podobá jiným sukcesním holocenním řadám mnoha středoevropských nížinných jezer. Obecně dochází postupně k přechodu od vodních společenstev (např. třída *Potamogeta*) k terestrickým (např. třída *Phragmito-Magno-Caricetea* nebo svaz *Alnion glutinosae*).

Rekonstrukce teplot na základě nalezených rostlinných druhů v makrozbytkovém

6 Plod mařice pilovité (*Cladium mariscus*) může plout po vodě a tak se efektivně šířit. Mařice je ve střední Evropě považována za glaciální relik. Dnes patří k ohroženým druhům nejen v České republice, ale i na Slovensku, v Polsku, Lotyšsku, Estonsku, Rusku a dalších státech. Úbytek této světlomilné rostliny pravděpodobně souvisí především se zazemňováním jezer, vývojem slatinišť a rašeliníšť, expanzí lesa a následným zastíněním, ale také s činností člověka, který odvodňováním podmáčených luk a přeměnou na pole nebo obhospodařované louky výrazně snížil množství vhodných stanovišť v průběhu posledních staletí.

7 Vnitřní oplodí (endokarp) rdestu dlouholistého (*Potamogeton praelongus*) se často uchovává v subfosilním záznamu. Tento druh tvořil v pozdním glaciálu a časném holocénu běžnou složku vegetace stojatých a mírně tekoucích vod v západoevropských a středoevropských nížinách. Upřednostňuje chladnou, čistou, průzračnou vodu a anorganický substrát dna bohatý na vápník.

Ústup tohoto dnes již ohroženého druhu ze střední Evropy byl způsoben úbytkem vhodných stanovišť v důsledku přirozené eutrofizace vod a expanzí zdatnějších druhů makrofyty v průběhu holocénu.

8 Kotvice plovoucí (*Trapa natans*) se nachází v makrozbytkovém záznamu ve formě tzv. harpunek, které se odlamují z koncových hrotů oříšků. Kotvice představuje třetihorní relik náročný na teplotu a živiny, v ČR i na Slovensku velmi vzácný. V Evropě měla největší rozšíření v období teplotního maxima (atlantiku). Její pozdější ústup byl často spojován se zhoršením klimatu, avšak novější teorie se přiklání k úbytku následkem přirozeného zazemňování nížinných jezer během středního a pozdního holocénu. Všechny snímky a orig. A. Potůčková

záznamu byla použita v Podunajské nížině poprvé. Srovnání lze ale provést např. s lokalitou Parížské močiare na jižním Slovensku (Jamrichová a kol. 2014), kde se na počátku holocénu nacházela mělká tůň s makrofyty. Na tomto místě se událo ještě znatelnější oteplení na začátku holocénu, kdy se průměrná minimální červencové teploty v mladším dryasu pohybovaly kolem 10 °C a během časného holocénu dosáhly 16 °C (Potůčková, nepublikované údaje). Co se týče dalších environmentálních faktorů, během mladšího dryasu byla voda v tůni oligo- až mezotrofní a ihned na začátku holocénu došlo k přirozené eutrofizaci. O tom vypovídá přítomnost druhů náročných na živiny, jako je např. růžkatec bradavčitý a r. ostnitý (*C. demersum*). Stejná změna podmínek prostředí na přelomu pozdního glaciálu/holocén byla popsána i na lokalitě Šúr.

Výzkum byl financován projektem Grantové agentury Univerzity Karlovy 309011.

Seznam použité literatury najdete na webových stránkách Živy.