

Refugia, migrace a brány

I. Ohlédnutí za starými problémy

In memoriam Karlu Dominovi a meziválečné generaci mladých geobotaniků

Listujeme-li v přírodovědných časopisech z meziválečného období, setkáváme se s četnými články i krátkými zprávami o nových nálezech rostlin (méně i živočichů) v karpatské a panonské oblasti, provázenými úvahami o reliktech, migrantech i cestách, kterými se k nám tyto prvky šířily, popř. z kterého staršího období se u nás zachovaly. Opětovně se objevují jména tehdejší mladé botanické generace jako J. Dostál, P. Sillinger, V. Krajina, M. Deyl a ovšem i K. Domin, a také termíny jako ilyrská nebo dácká cesta, Pramatra, prvek pontický, panonský, sarmatský a mnohé další, vedle úvah, kde přežily ledovou dobu, kudy se šířily a ve kterých obdobích tyto děje probíhaly. S blížícím se koncem 1. republiky podobné úvahy jaksi vyznívají do ztracena a po válce se již dostaly mimo hlavní proud botanických zájmů, i když jejich stopy lze sledovat až do současnosti, ale bez takového ohlasu, jaký nesporně měly v předválečné době. Zmíněné úvahy většinou nedospěly k nějakým spolehlivě ověřeným závěrům, což souvisí s tehdejší stavem poznání širšího přírodního kontextu. Dnes však opět nabývají na aktuálnosti, jednak vzhledem k množství nově zjištěných skutečností, jednak s předpokládanými změnami podnebí a jejich dopadem na živou přírodu.

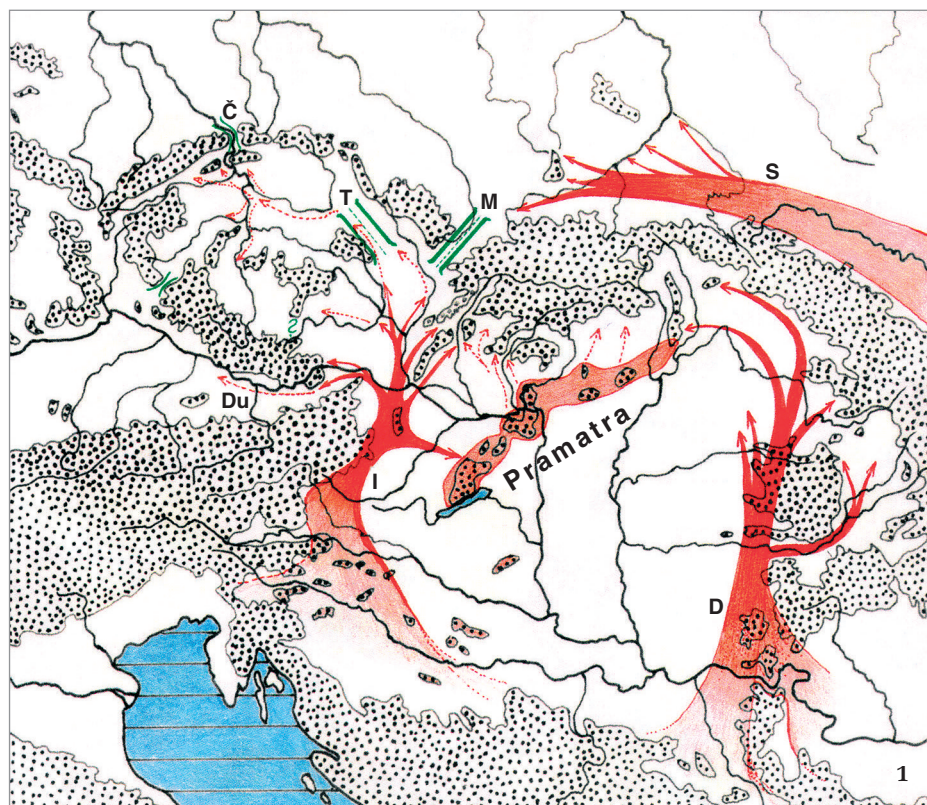
Abychom mohli spravedlivě hodnotit poznatky a odhady výše uvedených autorů, bude účelné stručně osvětlit stav znalostí v době jejich výzkumů, který ovlivnil i jejich přístup k otázkám floro- i faunogeneze střední Evropy. Již tehdy byl znám

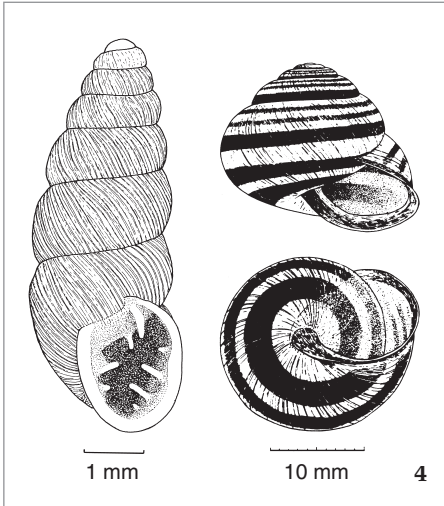
vliv ledové doby na živou přírodu, který zanechal ve střední Evropě některé velmi jasné stopy, jako třeba výskyt ostružiníku morušky (*Rubus chamaemorus*) v Krkonoších a ještě v daleko větší míře četné fosilní nálezy subpolárních savců v kvartér-

ních uloženinách, jako byli sob, polární liška, pižmoň nebo lumčí. Obdobně i nálezy vysokohorských druhů – kozorožce, kamzíka nebo sviště v nízkých polohách. Jinak však byly představy o prostředí v období glaciálu velmi zjednodušené – obvykle to byla tundra, sprašová step byl v této době ještě neujasněný pojem stejně jako teplejší výkyvy (interstadiály) nebo územní diferenciace. Nicméně bylo zřejmé, že teplomilné prvky glaciálů na našem území nepřežily a musely se stáhnout do jižněji položených útočišť (refugií) a odtud po postglaciálním oteplení opět migrovat na svá dnešní stanoviště. Diskutabilní zůstávala otázka o možnosti přežití teplomilných prvků flóry i fauny v chráněných okrajích na našem území – přednost však měla představa o klimaticky podmíněných migracích. Mnohonásobné opakování takových přesunů během střídání jednotlivých glaciálů a interglaciálů nebylo tehdy ještě na pořadu dne, i když již od r. 1909 bylo po ruce velkolepé dílo A. Pencka a E. Brücknera *Die Alpen im Eiszeitalter* (Alpy v době ledové) popisující čtyři velké glaciály oddělené třemi teplejšími interglaciály. Nehledě k tomu nás J. F. Babor zmiňuje tři glaciály oddělené dvěma interglaciály již v r. 1901! Nesmíme opomenout ani problém tzv. terciérních (třetihorních) reliktních, z nichž některé mohly přežít i celý kvartér ve vhodných středoevropských refugiích. V každém případě se však pozornost obrací k dějům vyjádřeným titulem našeho článku – refugiím, migracím i trasám, kterými se migrace ubíraly, včetně míst, kde bylo nutné proniknout překážkami, obvykle horskými pásmy. Takové průchody se označovaly jako brány v souladu s některými topografickými názvy, jako byla především Moravská brána, v menších rozměrech pak Česká nebo Slovenská brána, nehledě k novotvořeným názvům, např. Třebovská brána.

Co se týče zoologie, středem zájmu byli především již zmíněni severští nebo vysokohorští savci, popř. druhy vnitroasijských stepí, jejichž fosilní nálezy představovaly od 19. stol. celkem spolehlivé indikátory glaciálního prostředí – o toto poznání se zasloužil především A. Nehring (1890) svou studií o fauně pravěkých i současných tunder a stepí. Naproti tomu měkkýši jak recentní zpracování J. Uličným (1892–5), tak kvartérní (Babor 1901) zatím nebyli využitelní obdobným způsobem vzhledem k nedostatečné znalosti jejich ekologie a korelace s charakteristickými sedimenty a půdami. Tento z dnešního hlediska stěžejní pochopitelný stav trval v celém meziválečném období, jak dosvědčují

1 Refugia a migrační cesty xerotermních a stepních druhů ve střední Evropě. Cesty (červeně): S – sarmatská, I – ilyrská, D – dácká, Du – dunajská; brány (zeleně): M – Moravská, T – Třebovská, Č – Česká (labská); tečkovaně – hornaté oblasti. Nejsevernější refugium představovala Pramatra zasahující okrajově na jižní Slovensko (Kováčovské kopce, Cerová vrchovina). Migrace z jihu se vyhýbají Uherské nížině, jak předpokládal již K. Domin a později rozvedl J. Dostál (Věda přírodní 1933 a 1943). Orig. V. Ložka





2 Epilitický plž ovsenka žeberratá (*Chondrina clienta*) tráví vegetační dobu na povrchu holých vápencových skal (skály pod Spišským hradem), kde snáší prudké výkyvy teploty i vlhkosti. Tento jižní prvek nepochybně přežil poslední glaciál v Západních Karpatech (Pálava, Velká Fatra, Slovenský kras), jak dokládají fosilní nálezy. Foto J. Brabenec

3 Výplav ulit plžů z holocenních uloženin (vchod jeskyně Pustožlebská-Zazděná v Moravském krasu) ukazuje bohatství fosilních měkkýšů, které v členitých krajinách střední Evropy představují nejhojnější fosilie kvartéru.

4 Ulita ovsenky žeberraté (vlevo) se vyznačuje tmavě fialově hnědou barvou a ozubeným ústím. Páskovka žíhaná (*Cepaea vindobonensis*, vpravo) je ponticko-východo-submediteránní hlemýžď, který v Čechách obývá izolovanou, k severozápadu vysunutou enklávu, kam se pravděpodobně dostal Třebovskou bránou. Vzhledem k tomu, že se objevuje současně s osídlením neolitickými zemědělci, nelze vyloučit, že jeho příchod do Čech souvisí s migrací tohoto etnika. Oba orig. V. Ložka

5 Extrémně teplým stanovištěm ve výběžku pramatské oblasti na nejjižnějším Slovensku jsou k jihu obrácené divoce rozežrané skalnatiny v poloze (prostoru trati) Skály v rezervaci Kováčovské kopce-juh (Burdov), kde roste nebo žije řada druhů, které se jinde na Slovensku nevyskytují, např. svlačec kantaberský (*Convolutulus cantabrica*) nebo kavyl *Stipa crassiculmis*.

údaje v dílech tak zkušených malakologů, jako byl v Německu D. Geyer (1924) a jak si stěžuje ještě v r. 1954 též K. Holdhaus (viz níže).

Určitou výjimku představují přechetné, většinou kratší články a studie J. Petrbocka uveřejněné v meziválečných až poválečných letech, které popisují malakofauny z různých kvartérních sedimentů. Obsahují jednoduchá malakostratigrafická schémata, ne však bližší korelace měkkýšů společenstev s jednotlivými fázemi kvartérního klimatického cyklu nebo s tehdy již známými sukcesemi fosilní flóry, nehledě k tomu, že se Petrbock nikdy blíže nezabýval otázkami refugií, reliktních nebo migrací. Proto ani jeho příspěvky nedosáhly širšího ohlasu a podobně tomu bylo i s nálezy fosilních malakofaun v sousední cizině. Nelze se proto divit, že K. Holdhaus (1954) ve své známé monografii *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas* (Stopy ledové doby ve fauně Evropy), proslulé zejména v entomologických kruzích, odbyl měkkýše jen několika odstavci jako skupinu zcela podružného významu, přestože jde o nejhojnější zoofosilie kvartéru!

Z předchozího přehledu je zřejmé, že naši přírodovědci zabývající se vývojem rozšíření československé flóry i fauny byli odkázáni především na odhady vyplývající z charakteru dnešního výskytu a ekologických požadavků jednotlivých recentních druhů. Své úvahy rozvíjeli v poměrně omezeném kontextu, neboť nebylo ještě zvykem brát v potaz široké souvislosti jako:

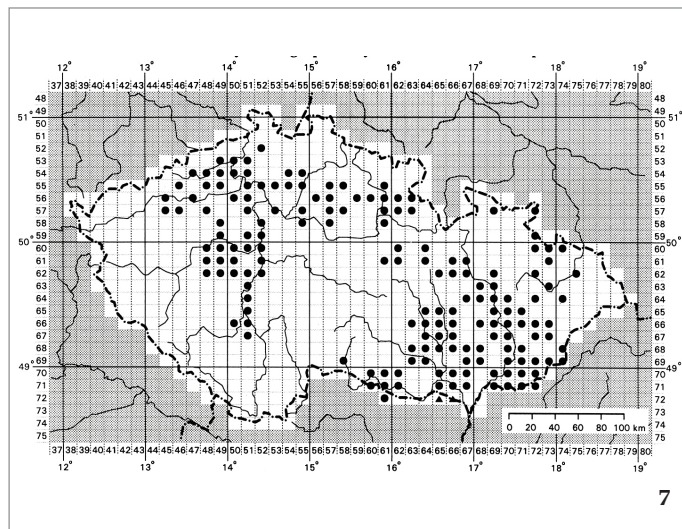
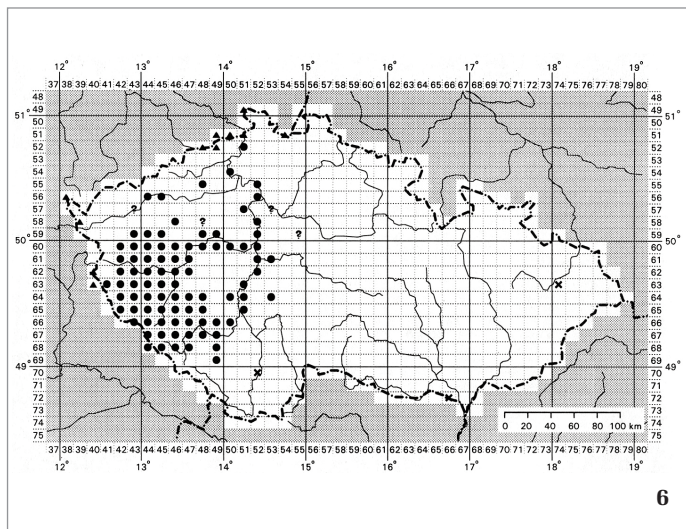
- výskyt a výpověď charakteristických půd a sedimentů,

- výskyt a výpověď co nejširšího spektra kvartérních fosilií,
- přítomnost velkých, dnes již vyhynulých býložravců a vliv jejich pastvy a tahů na přírodní prostředí,
- výskyt, činnost a migrace pravěkých etnik.

Kromě toho v té době ještě nebyly známy nebo správně chápány některé významné skutečnosti ovlivňující i usměrňující faunu i florogenezi střední Evropy:

- Rozsah a prostředí sprásové stepi, která ve střední a jižní zóně střední Evropy představovala jakýsi nulový bod, od něhož se odvíjel postglaciální vývoj přírody a krajiny (podobně jako v severní Evropě od ústupu ledového štítu).
- Poměry v jednotlivých fázích poledového vývoje diferencované podle jednotlivých regionů. Příkladem může být existence karpatských pralesů v Moravské bráně a na Ostravsku ve středním holocénu nebo staroholocenní parková krajina v Slovenském krasu.
- Existence pravěkého osídlení spojeného s pastevečtvím ve vysokohorských polohách, v některých krasových oblastech nebo v severočeských pískovcích.
- Možnost šíření dálkovým, především vzdušným výsadkem i v případě živočichů, kteří nejsou schopni ani rychlého pohybu, ani letu, jako jsou především měkkýši, nebo rostlin, jejichž diaspory nemají možnost šířit se větrem (srov. Živa 1973, 5: 180–184).

Navzdory těmto převážně dobovým nedostatkům došli zejména botanici k řadě zajímavých závěrů, které se promítají i do



6 Vltavská linie je významnou hranicí areálů mnoha rostlin i živočichů, jak je obecně známo o zimostrázku alpském (*Polygala chamaebuxus*), avšak platí i pro řadu dalších prvků, kde zejména střední Vltava tvoří jejich východní hranici. Příkladem je třeba jehlice plazivá (*Ononis repens*), jak uvádí fytokartogram B. Slavíka (1998).

7 Třebovská brána je naznačena i dnešním výskytem řady rostlin, jako je např. jetel červenavý (*Trifolium rubens*), fytokartogram B. Slavíka, a rovněž jetel bledožlutý (*T. ochroleucon*) a alpský (*T. alpestre*), podobně i hrachor černý (*Lathyrus niger*), voskovka menší (*Cerintho minor*) nebo i jeřáb břek (*Sorbus torminalis*). Na počátku holocénu šlo i o mnohem významnější xerofily, jak dokládá fosilní nález stepních plůž *Grannaria frumentum* a *Chondrula tridens* v Hurýchově dolci u Vysokého Mýta. Z archivu autora

některých současných prací, o nichž se ještě zmíníme dále.

Refugia – útočiště organismů v době změn podmínek

Refugia se těšila vždy velkému zájmu, především v souvislosti s drastickými klimatickými změnami během kvartéru. Šlo především o zjištění míst, která poskytovala možnost přežití teplomilných druhů během glaciálů, pokud možno nejbližší k našemu území (Živa 2004, 1: 5–8; 2: 50–54). Zájem se soustředil zejména na jihovýchod, kde se předpokládaly vhodné poměry ve vnitromadarských pohořích. Podle sopečného pohoří Mátra, na jih od slovenských hranic, se uvedený prostor označoval jako Pramatra, která bezprostředně zasahovala i na Slovensko do Cerové vrchoviny. O Pramatře se mnohokrát zmiňují všichni v úvodu jmenovaní botanici jako o refugiu, kde zřejmě přečkala glaciál řada našich xerotermů včetně některých reliktních z terciéru. Pramatra byla osidlována druhy, které do ní pronikaly z jižněji položených refugií. Významný je postřeh, který uveřejnil K. Domin (1933) v článku Problém maďarské pusty (Alföldu), v němž zdůrazňuje, že pro zachování a šíření vysoce xerotermních prvků měla Velká uherská nížina jen zcela podřadný význam, jelikož její vegetace je z velké části antropicky změněna.

Pokud jde o migraci xerotermů od jihu, nepronikaly pustou, nýbrž teplými pahorkatinami v předhoří Karpat na východě nebo Alp na západě. Tento názor plně přejímají i další autoři, zejména pak J. Dostál (1934) ve svém přehledu Rozšíření teplomilné vegetace v Československu, kde předpokládá, že naprostá většina teplomilných prvků pronikla na naše území teprve v poledové době (holocénu), a to různými cestami, především přes Pramatru východní dávkou a západní lylyrskou cestou z jihu a dále pak na jižní Slovensko a Moravu z panonské oblasti. Východní – pontické elementy se pak rozšířily až do xerotermní enklávy uvnitř Čech cestou sarmatskou severně od Karpat. Proto v některých starších pracích najdete poněkud nezvyklé termíny jako pontická flóra v Čechách, ale panonská na jižní Moravě a Slovensku (Čs. vlastivěda I. Příroda, 1930). Nelze opomenout ani názor, že přežití aspoň některých xerotermů přímo na našem území není bráno v úvahu.

I když v tehdejších příspěvcích není nikde blíže popsáno, v kterých postglaciálních fázích a za jakých podmínek se svrchu popsané procesy odehrávaly, lze shledat, že jsou v dobrém souladu se současným stavem poznatků o vývoji v Karpatské kotlině. Naproti tomu sarmatská cesta do Čech při bližším pohledu na fyzicko-geografickou mapu musí nutně vyvolat vážné otázky, ne-li pochyby, o nichž se zmíníme později při popisu migrací.

Co se týče živočichů (a nepochybně i rostlin), je třeba věnovat pozornost problému massifs de refuge (refugiální masivy) v Alpách, které podrobně rozebírá K. Holdhaus (1954) jako významná refugia mnoha málo pohyblivých druhů během glaciálů a které se s rozvojem poznání vývoje kvartérní přírody dnes dostávají do nového světla. Uvedený francouzský název zavedli již švýcarští botanici Chodat a Pampanini (1902) pro ta alpská pohoří, která zůstala během celého glaciálu nezaledněná, takže se osvědčila jako útočiště, v nichž původní živočichové i rostliny mohli přežít glaciál. Tento předpoklad se sice opírá jen o úzce vymezené stanovištní požadavky určitých endemitů nebo subendemitů, představuje však fenomén, který se zdaleka neomezuje jen na Alpy a bude mít podstatný význam pro pochopení poměrů ve středoevropském glaciálu.

Cesty šíření organismů – migrace a brány

Migrace jsou stejně jako refugia úzce spjaty se střídáním ledových a meziledových dob, a proto se běžně popisují a diskutují ve fyto- a zoogeografických dílech. Při hodnocení výše zmíněných migračních cest byly jejich přibližné trasy zatím vytyčeny jen povšechně. Nebraly se však v úvahu další významné okolnosti, které mohly migrace jak podpořit, tak znemožnit. Především jde o jejich chronologické postavení v rámci jednotlivých fází vývoje prostředí od vrcholného glaciálu přes pozdní glaciál a holocén až po současnost. Ty se mohly vzájemně značně lišit v zastoupení nebo i plné převaze lesů či otevřených ploch, stavem půd, vlhkostí i teplotou, případně i intenzitou akumulací nebo erozních pochodů. Jako příklad lze uvést nejlhčí fázi holocénu koncem boreálu a ve starším atlantiku, dopad krátkého studeného výkyvu před 8 200 lety nebo nevyrovnaného klimatu v subboreálu (1 400 až 700 př. Kr.), kdy se prostředí mohlo značně odlišovat od současného stavu, z něhož autoři nutně museli vycházet vzhledem k tehdejšímu nedostatku takových poznatků. Poměry se mohly měnit i v průběhu migrační cesty, zejména v transektu zhruba severozápadně-jihovýchodního směru, např. od severozápadních Čech do panonské oblasti. Nemalý význam měl i reliéf krajiny spolu s geologickým podkladem.

A zde se musíme vrátit k výše zmíněné migraci sarmatskou cestou, která se ani zdaleka nejví tak jednoznačně jako poměry v Karpatské kotlině, což platí především pro výrazně xerotermní prvky. Lze si ještě celkem dobře představit jejich postup jižním Polskem někdy na počátku holocénu, kdy zde dočasně panovaly stepní podmínky a otevíral se široký prostor. Vstup do českých zemí však uzavíraly hory a vrchoviny s jediným větším přerušením, jímž je Moravská brána oddělující Karpaty od České vysočiny.

Brány v souvislosti s migracemi představují vždy určitý problém, neboť často dovolují průchod jen určitým druhům vzhledem k přítomnosti případných dílčích bariér. Tak průlom Labe Labskými pískovci je sice vynikající proudový koridor pro říční druhy a obyvatel nív, ale z hlediska xerotermů se aspoň v dnešním stavu jeví jako značně problematický



8 Chráněné rokle a skalnatiny Slovenského krasu hrály podle nedávných nálezů fosilní malakofauny obdobnou úlohu jako sousední refugium Pramatra, neboť zde glaciál přežila i řada druhů, které v západnější části střední Evropy nacházíme jen v sedimentech teplých období. Na snímku skalní ostroh Ceger na okraji Silické planiny nad Brzotínem, v jehož čelní stěně je jeskyně s nálezy keramiky z neolitu, eneolitu i latěnu jako doklad pohybu pravěkých lidí i na takto těžko přístupných místech.

9 Význam Slovenského krasu jako refugia teplomilných rostlin i živočichů dokládá také výskyt některých druhů, mezi nimiž zaujímá přední místo endemit ruměnice turňanská (*Onosma tornensis*).

10 Pohled přes kaňon Kačáku mezi Svatým Janem pod Skalou a Hostimí v Českém krasu na Svatojanskou skálu (vlevo) a Květnou (vpravo), na jejichž vrcholech se nacházejí hradiště štitarské kultury z přechodu doby bronzové do železné. Několik generací botaniků a zoologů, kteří zde zkoumali flóru a faunu, donedávna netušilo, že v samém středu národní přírodní rezervace Karlštejn sídlili pravěcí lidé, kteří zde nepochybně pásli svá domácí zvířata. Snímky V. Ložka, Jr., není-li uvedeno jinak



vzhledem k naprosto nepříznivému geologickému podkladu (kyselé kvádrové písčovce) i vlhkému podnebí, čímž se zásadně liší od navazujícího skalnatého kaňonu České brány, která výše proti proudu tvoří vstup do Českého středohoří a má vysoce xerothermní ráz. Moravská brána je sice poměrně prostorná a nízká položená, ale ve středním holocénu byla pokryta vlhkými zapojenými lesy obývanými bohatou malakofaunou s řadou podhorských druhů v délce přes 60 km, jejichž zbytky se tu zachovaly dodnes. V současnosti se proto jeví spíše jako cesta podhorských druhů do nížiny než jako koridor, jímž se šířily

stepní druhy od severovýchodu. Jako daleko schůdnější se nabízí trasa moravskými úvaly, pokračující pak Boskovickou brázdou na horní Svitavu lemovanou pásem vápnatých hornin české křídly, která je jen úzkým rozvodním hřbetem oddělena od nižší oblasti v okolí Litomyšle a Vysokého Mýta, kde se již setkáváme s řadou teplomilných prvků. Tento pás křídových hornin, který zde přerušuje široký val krystalinických vrchovin a hor obklopujících Čechy, pak představuje další vstup do nitra Čech – Třebovskou bránu, jejíž význam rozebírá např. K. Domin (1943).

Z předchozího rozboru je zřejmé, že se hlavní pozornost soustředila na teplomilnou vegetaci popř. faunu panonské a karpatské oblasti. Poněkud stranou zůstaly Čechy s izolovanou xerothermní enklávou, severojižní vltavskou linií, na níž končí lokální areály řady druhů, i branami umožňujícími vstup od jihu nebo jihozápadu. Vzhledem ke své uzavřenosti, ale i mnohem obtížnějšímu získávání fosilních dokladů jsou proto Čechy daleko tvrdším oříškem, který v mnohém směru teprve čeká na své rozlousknutí.

Cesty šíření rostlin i živočichů, vznik reliktní a refugií jsou diskutovány v mnoha botanických, zoologických i obecně biogeografických pracích z první poloviny 20. stol., téměř vesměs na podkladě odhadů vycházejících ze současného rozšíření a ekologie jednotlivých druhů, někdy i celých společenstev. Občas je brán v potaz i reliéf terénu a význačné horniny, zejména vápence, bazické vyvřeliny, hadce a vůbec podklady zřetelně charakterizované specifickou vegetací. Zato ostatní možné činitele většinou nejsou přiměřeně zohledněny, jednak kvůli nedostatku přesnějších údajů o jejich působení, jednak proto, že dosud nebyly rozpoznány nebo popsány.

Cílem druhé části naší studie proto bude zhodnotit, jak se tyto dnes již přes půlstoletí staré odhady jeví ve světle nových poznatků, které jednak přinesly přímé fosilní doklady o změnách rozšíření jednotlivých druhů v minulosti a zároveň odhalily řadu dalších činitelů, jež mohou podstatně upřesnit nebo i zcela změnit původní představy.