

Předneolitická krajina, vegetace a role moderního člověka ve střední Evropě

V průběhu poslední doby ledové (glaciálu) a na začátku doby poledové (holocénu) se odehrávaly dramatické změny v globálním klimatu. Většina tohoto období bývá popisována výraznou klimatickou nestabilitou, která musela významně ovlivňovat vegetaci i lidské populace. Tehdejší lovci a sběrači žili jako neoddelitelná součást ekosystémů, proto můžeme prostřednictvím studia tehdejšího rozšíření a vývoje vegetace také lépe porozumět jejich životním strategiím a dynamice. Mezi důležité a zajímavé otázky současné paleoekologie patří nejen rekonstrukce a interpretace různých fází glaciální a raně post-glaciální vegetace a klimaticky podmíněný vývoj společenstev, ale i vývoj vlivu člověka, který nakonec vedl ke vzniku kulturní krajiny.

Kvartérní paleoekologie spojuje ekologii s dalšími disciplínami (archeologií, klimatologií, geologií) na různých časových škálách. Zkoumá procesy, které leží za hranicí možnosti přímého pozorování a experimentů. Studuje dynamiku prostředí a ekosystémů, sukcesi způsobenou přirozenou nebo antropogenními disturbancemi (klima, oheň a lidský vliv). Zároveň se snaží dosáhnout co největšího časového rozlišení a spojit výsledky s moderními procesy. Nástroji paleoekologie jsou měřená data (tzv. proxy data) zpravidla z různých stratifikovaných sedimentů (jezerní sedimenty, rašeliniště, antropogenní sedimenty), která se získávají různými biologickými metodami, jako je analýza zbytků organismů (rostlinných makrozbytků, pylu, uhlíků, řas, pakomárů, ulit měkkýšů), analýzou chemických prvků, poměrů jejich izotopů. Datování se provádí pomocí měření poločasů rozpadu některých radioaktivních prvků (zejména uhlíku) a absolutním počítáním vrstvených sedimentů. Získaná data vždy vypovídají pouze o určité části skutečnosti. Důležitá je proto jejich správná interpretace.

táním vrstvených sedimentů. Získaná data vždy vypovídají pouze o určité části skutečnosti. Důležitá je proto jejich správná interpretace.

Klimatické pozadí

Období, které mělo asi zásadní význam pro vývoj anatomicky moderního člověka, začíná cca před 40 tisíci lety a končí s posledním výrazným chladným výkyvem před 8 200 lety, na začátku klimatického optima dnešní doby meziledové. Kulturně jde o období pozdní starší doby kamenné a střední doby kamenné – to je doba známých lovců a sběračů, kteří postupně vymizeli s nastupující neolitizací.

Období pozdního pleistocénu, jak jsou také starší čtvrtohory označovány, se tradičně zobrazuje drsným glaciálním klimatem. Dnes už ale víme, že tato představa odpovídá pouze relativně krátkému období okolo 21,5–22,5 tisíc let před dneškem. Klima před tímto glaciálním maxi-

mem a po něm v pozdní době ledové nebylo zdaleka tak drsné. Stále ale zůstává otázkou, jak se takovými změnám přizpůsobovala vegetace.

Modelování rozšíření různých typů vegetace se stalo žádaným tématem poté, co B. Frenzel (1968) publikoval na základě svých bohatých zkušeností z pobytů ve východní Evropě a Asii první ucelenou představu o rozšíření vegetace během doby ledové v Evropě. Do prostoru střední Evropy v glaciálním maximu umístil porosty jehličnatých stromů. Také současné simulace vegetace vrcholného glaciálu umísťují do střední Evropy tajgovou vegetaci, nicméně data z pylových analýz z této oblasti a tohoto období pro kalibraci modelů stále chyběla. Studium vegetace a klimatických změn má také jisté uplatnění při porozumění migracím lidských populací jako přizpůsobení se těmto změnám během mladších fází vrcholného glaciálu.

Počátkem holocénu začal díky relativně stabilnímu klimatu a oteplení probíhat proces zalesňování krajiny. Do prostoru střední Evropy imigrovala zcela nová garnitura druhů, které nakonec vytvořily temperátní opadavé lesy. Míra zalesnění byla toho času zřejmě nejvyšší, nicméně existují různé názory na to, zda byla kompletní či zda existovaly otevřené plochy a v jakém množství (Ložek 2004, Sádlo a kol. 2005, Vera 2000). To je zvláště důležité, považujeme-li tuto dobu za období lovců a sběračů, kteří se stali procesem zalesňování krajiny méně pohyblivými a pravděpodobně proto začali ovlivňovat lokální prostředí s daleko větší intenzitou. Ekosystémy sice považujeme v této době za přirozené se vyvíjející (tedy bez větších lidských zásahů), lidé ale mohli hrát významnou roli v přežití různých stepních elementů v obecně

1 Horská tundra s přežívajícím jedincem modřínu sibiřského (*Larix sibirica*) v pohoří Západního Sajanu. Takto mohla vypadat glaciální krajina vyšších poloh Českého masivu. Foto P. Kuneš

2 Bříza okrouhlolistá (*Betula rotundifolia*) na jižní Sibiři – analogie naší břízy trpasličí (*B. nana*), která v období glaciálu tvořila jednu z hlavních dominant tundrové vegetace na našem území. Foto P. Kuneš



zalesněné krajiny. Na druhou stranu zřejmě značně přispěli k vymření velkých savců v Evropě jako mamutů, srstnatých nosorožců nebo stepních zubrů (*Bison priscus*). Všichni výše zmínění savci byli velkými herbivory a jejich vymizení mohlo hrát ve vývoji vegetace zásadní roli. Vzhledem k tomu, že je poměrně složité najít zjevné stopy lovců a sběračů v ekosystémech střední Evropy paleoekologickými metodami, je velmi užitečné nejen studovat rozšíření a vývoj vegetace, ale i pátrat po vlivu člověka.

Jak vypadala vegetace ve střední Evropě v glaciálu a na začátku holocénu?

Podle tradičního pojetí bývá vývoj vegetace střední Evropy od doby ledové do doby meziledové popisován jako definitivní vítězství lesa nad bezlesím (stepí a tundrou). Studená glaciální období se považovala za bezlesá, zatímco oteplení na konci glaciálu způsobilo imigraci dřevin z refugií na jihu kontinentu. Dnes však máme k dispozici mnohem pokročilejší informace o klimatu během glaciálu, které vedly k četným návrhům a modelům ukazujícím, že středoevropská krajina nebyla vystavena vlivu drsných podmínek zdaleka během celé doby ledové (též Živa 2004, 1: 5–8; 2004, 2: 50–54).

Studium vegetace a klimatu tzv. interpleniglaciálu (fáze glaciálu starší než 30 tisíc let s četnými teplejšími výkyvy) na univerzitě v Cambridge přineslo informace o tom, že střední Evropa mohla v době teplejších výkyvů v glaciálu – tzv. interstadiálů – poskytovat útočiště i parkové vegetaci s jehličnatými dřevinami, možná i s vtroušenými listnáči. Bohužel tyto modely nebyly do nedávné doby podepřeny relevantními paleobotanickými daty. Řada takových dat pocházejících ze západní Evropy a jižního Polska navíc podporuje spíše tradiční představy o vegetaci vrcholného glaciálu. Dominantní složkou byla nelesní vegetace tvořená převážně stepními prvky, jako jsou různé druhy trav (lipnicovité – *Poaceae*), pelyňků (*Artemisia*), merlíků (*Chenopodium*), devaterníků (*Helianthemum*) a druhů z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Dřeviny, hlavně stromy, se v těchto oblastech vyskytovaly spíše sporadicky, rostly tu zejména chlad a sucho tolerující borovice lesní (*Pinus sylvestris*), bříza (*Betula*) a jalovec (*Juniperus*). Naproti tomu paleobotanická data z jižní Moravy, severovýchodního Rakouska a Panonické nížiny v Maďarsku, spojená zejména s pozdně paleolitickým osídlením, ukazují četné nálezy dřev z těchto archeologických kontextů a také ze sprašových sérií. Jde zejména o borovici lesní a b. límbu (*P. cembra*), modřín (*Larix*), smrk (*Picea*) a jalovec, výjimkou nebyly ani některé náročnější dřeviny jako jedle (*Abies*), habr (*Carpinus*), líska (*Corylus*), buk (*Fagus*), jasan (*Fraxinus*), dub (*Quercus*), tis (*Taxus*) a jilm (*Ulmus*). Představu nehostinné glaciální tundry před lety nabouralo také objevení vrcholné glaciálního profilu skrz pohřbenou rašelinu poblíž obce Bulhary na jižní Moravě (datováno 28 tisíc let před dneškem). Pylový záznam z tohoto profilu obsahuje značné množství jehličnanů (opět borovice lesní a límba, jalovec, modřín a smrk), ale také četné výskyty některých

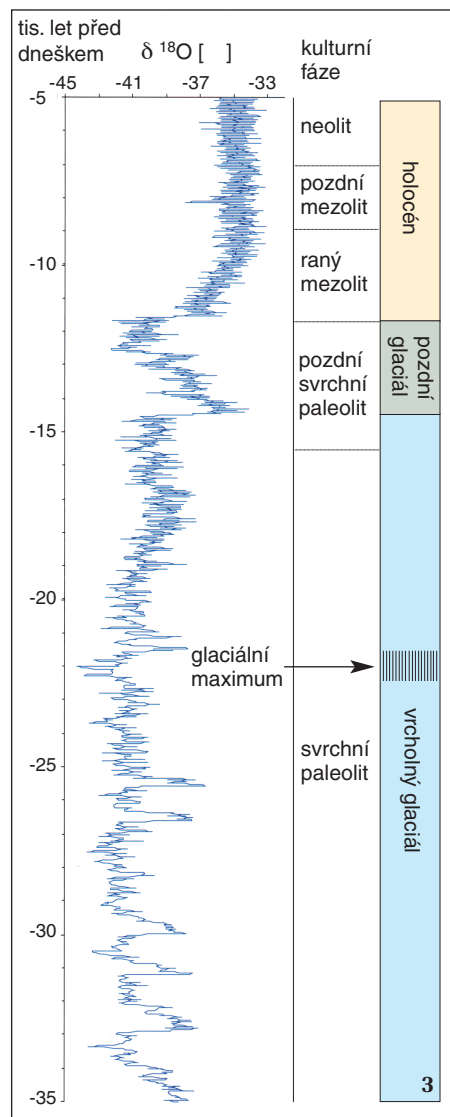
listnatých dřevin (jilm, javor – *Acer*, líska, lípa nebo dub).

Všechna tato zjištění naznačují, že i během nejchladnějších fází vrcholného glaciálu mohly v periglaciální krajině (v předpolí kontinentálního ledovce) existovat izolované ostrůvky stromů. Jejich stanoviště mohla být s největší pravděpodobností v údolích řek, což předpokládal už Frenzel, nebo v chráněných údolích mezi pohořími. To podporují i nové teorie o neexistenci trvale zmrzlé půdy (permafrostu) během teplejších období doby ledové či její diskontinuitě během chladnějších období.

Bohužel pro období kulminace posledního glaciálu před 21,5–22,5 tisíci lety máme ve střední Evropě k dispozici pouze údaje z nejmladší spraše, která vykazuje nejvyšší podíl subpolárních druhů, jak rostlin (Frenzel 1964), tak živočichů. Ty ovšem odrážejí jen poměry ve sprašové stepi sahající v průměru do 300–350 m nadmořské výšky, zatímco v případech výše položených nebo vlhčích oblastí se zatím musíme spokojit jen s modelovými daty. Z paleobotanických záznamů z jižní a východní Evropy vyplývá, že vegetaci tvořila glaciální step. Otázkou je, zda stromy byly schopny přežít glaciální maximum ve střední Evropě. Kladnou odpověď může přinést srovnání klimatu, které se mezi teplejšími a chladnějšími obdobími nelišilo, a jednoho z modelů vegetace během glaciálního maxima (BIOME, Harrison a Prentice 2003). Také výsledky paleobotanických analýz ukazují na masivní výskyt stromů v nejstarších fázích pozdního glaciálu, které známe ze slovenských Karpat i Českého masivu. Obecně lze říci, že klima během vrcholného glaciálu se vyznačovalo velkými lokálními a regionálními rozdíly, které výrazně ovlivnily rozšíření vegetace a zřejmě i existenci lokálních refugií dřevin.

Během posledních interstadiálů došlo k rozšíření tajgové vegetace. Ta se za studenějších období stáhla a znovu rozšířila na začátku holocénu. Toto velmi dobře dokumentují různé pylové záznamy ze střední a středně-východní Evropy. Zvláštní pozornost musíme věnovat zejména smrku ztepilému (*P. abies*), borovici límbě a modřínu opadavému (*L. decidua*). Ty se vyskytovaly během pozdního glaciálu i na začátku holocénu v západních Karpatech. Jejich rozšíření dále na západ je ale nejasné. Listnaté dřeviny se začaly objevovat na začátku holocénu, avšak velmi brzo, např. líska obecná (*C. avellana*) nebo jilm. Spolu s dalšími listnatými dřevinami, lípou (*Tilia*), javorem, jasanem a dubem vytvořily postupně smíšené doubravy. Tento typ vegetace s příměsí smrku přetrvával ve střední Evropě až do středního holocénu.

Různé hypotézy předpokládají, že v současnosti existují společenstva analogická společenstvům poslední doby ledové. D. A. Walker a kol. (2001) studovali vápnitou tundru na Aljašce, kterou označili za hypotetickou analogii „mamutí stepi“. Tento typ vegetace měl zřejmě hrát významnou roli při pastvě různých savců v době ledové. Podle klimatologických předpokladů byly jako analogie glaciální krajiny střední Evropy navrženy též lesní a stepní formace na jižní Sibiři. Možnost analogického srovnání fosilních a moder-



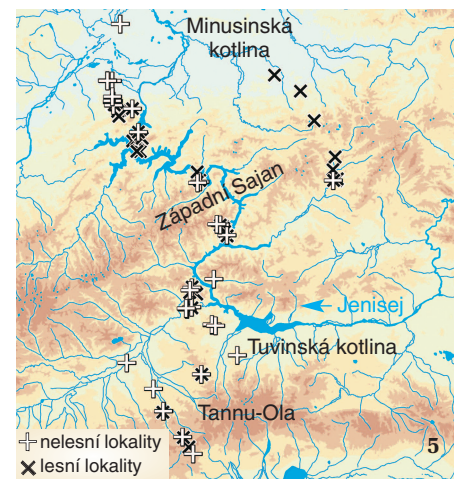
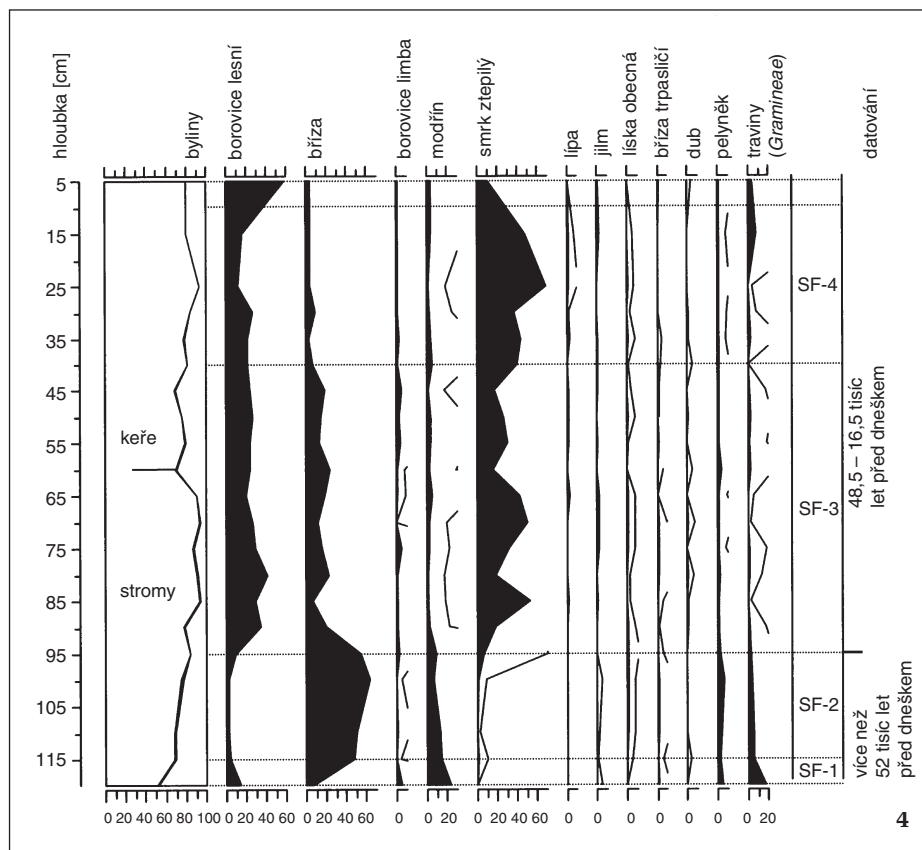
3 Chronostratigrafická tabulka s vyznačením všech zmiňovaných období; $\delta^{18}\text{O}$ je podíl množství izotopů ^{18}O a ^{16}O ve vzorku z Grónského ledovce (GRIP) ve vztahu k množství izotopů ^{18}O a ^{16}O obsažených ve standardu – vyšší hodnota souvisí s vyšší teplotou. Orig. P. Kuneš

ních pylových spekter je v paleoekologii velmi žádaným přístupem, nicméně při interpretacích si musíme uvědomit, že ve většině případů pracujeme s neanalogickými společenstvy (složením nesrovnatelnými s žádnými současnými) a s neanalogickými klimatickými podmínkami (nižším obsahem CO_2 v atmosféře, sezonním přísunem slunečního záření, kontinentálním zaledněním).

Les či bezlesí?

Odpověď hledejme na jižní Sibiři

Interpretace poznatků o glaciální vegetaci, získaných zejména pylovou analýzou z fosilních uloženin, by mohly být značně zpřesněny, pokud bychom našli moderní analogie glaciálního prostředí střední Evropy. Jak již bylo řečeno, tyto analogie prostředí a vegetace byly na základě předchozích vegetačních studií navrženy na jižní Sibiři, konkrétně v oblasti pohoří Západního Sajanu (Živa 2002, 2: 68–72) a Altaje. Tento předpoklad nejbližší glaciální analogie je navíc podpořen podobností současných klimatologických cha-



4 Pylový diagram z vrcholně glaciální lokality Šafárka (Spiš, Slovensko). Svislá osa znázorňuje hloubku sedimentu a zároveň čas. Na vodorovné ose je vyneseno procentuální zastoupení pylových zrn v jednotlivých vzorcích. Linky představují 10× zvětšení černých siluet. Pylové diagramy jsou základním nástrojem pro interpretaci v paleoekologii. Upraveno podle V. Jankovské a kol. (2002)

5 Mapa zkoumané oblasti vegetačních analogií na jižní Sibiři. Upraveno podle B. Pelánkové a kol. (2008)

rakteristik jižní Sibiře a paleoklimatologických modelů pro střední Evropu a také četnými biogeografickými souvislostmi eurosibiřských druhů se střední Evropou. Na jižní Sibiři se dnes střetávají tři hlavní biomy, odpovídající pleistocenní krajině střední Evropy: step, tundra a tajga. Rozsáhlé vegetační studie provedené v této oblasti týmem M. Chytrého z Masarykovy univerzity v Brně ukazují rozmístění vegetace na základě lokální topografie terénu, nadmořské výšky a ostrého gradientu kontinentality, která se zvyšuje od návětrných severních svahů do podhorských kotlin. Oblast je navíc prakticky bez vlivu člověka, čili zde můžeme sledovat přirozenou vegetaci.

Zmíněné studie v celé oblasti rozlišily základní typy vegetace, které mohly být dále použity pro analogická srovnání. Mezi hlavní typy lesní vegetace patří tajgové porosty vyskytující se převážně v severní části Západního Sajánu, které je možné dále rozdělit na vlhkou tajgu s dominantní jedlí sibiřskou (*Abies sibirica*) a břízou bělokorou (*Betula pendula*) s bohatším podrostem a s výskytem v relativně teplých a srážkově bohatších podmínkách, mezickou tajgu s jedlí sibiřskou a borovicí sibiřskou (*Pinus sibirica*; blíže příbuzná borovice limba) zvanou kedr ve studenějších, avšak stále vlhčích situacích a kontinentální tajgu s kedrem a smrkem sibiřským (*Picea obovata*) v oblastech se studeným klimatem a ještě dostatkem srážek. Naproti tomu hemiboreální lesy jsou orientovány na jižní svahy a do přechodové lesostepní zóny. Mezické hemiboreální lesy tvoří převážně bříza a borovice lesní a vyskytují se v relativně teplém a mezickém či sušším klimatu. Suché hemiboreální lesy s dominancí borovice lesní se nacházejí v místech s větší svazitostí terénu, většinou v kontaktu se stepí, zatímco lesy mongolského

s modřínem sibiřským (*Larix sibirica*) a kedrem jsou vázány již na velmi chladné zimní podmínky. Jižně orientované svahy pohoří a dále pak navazující kotliny (Tuvinská a Minusinská) pokrývá stepní vegetace s ojedinělými stromy v pásech podél řek. Minusinské kotlině dominuje luční a suchá step s eurosibiřskými druhy rodů kavyl (*Stipa*), kostřava (*Festuca*), smělek (*Koeleria*) a pelyněk. V druhově bohatších stepích navíc roste mnoho druhů dvouložných rostlin. Do stepí vstupují plošky bříza a topolů nebo křoviny s dominantním tavolníkem prostředním (*Spiraea media*) a čimšníkem trpasličím (*Caragana pygmaea*). Podstatně sušší a chladnější Tuvinské kotlině dominuje suchá step s druhy mongolského rozšíření, jako jsou dvouřadec (*Cleistogenes*), pelyňky, merlíkovité a chvojník *Ephedra dahurica*. V horách bývají často doprovázeny skalkami s větším počtem druhů, přítomen je např. vraněček *Selaginella sanguinolenta*. Poslední biom, tundra, je v pohoří Západního Sajánu zastoupen třemi vegetačními typy vyskytujícími se nad hranicí lesa. Patří k nim jednak vysokostébelné nivy, ale hlavně krátkostébelná horská tundra s výskytem různých druhů ostřic, brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*), mechů a lišejníků a keříčkovitá tundra s hlavní dominantou břízou okrouhlostou (*Betula rotundifolia*, obr. 2).

Nové nálezy a jejich interpretace

V nedávné době palynoložka V. Jankovská z Botanického ústavu AV ČR, v. v. i., v Brně získala a analyzovala několik palynologických profilů ze Západních Karpat (oblast Spišské a Popradské kotliny a údolí Bečvy na Vsetínsku). Dva byly radiouhlíkovou metodou datovány do období vrcholného glaciálu (až 40 tisíc let před dneškem), jeden je mladšího pozdněglaciálního stáří

(14 tisíc let před dneškem). Překvapení nastalo, když z diagramů všech tří profilů začaly vystupovat pylové křivky mnoha dřevin, a to v podstatně větší míře, než tomu bylo u příkladů zmiňovaných dříve. Navíc na lokalitě Šafárka na slovenské Spiši se začaly v rašelinném sedimentu ukazovat samotné šišky smrku nebo modřínu. K těmto paleobotanickým nálezům se zanedlouho přidal další, a to přímo z Prahy, z lokality Podbaba, kde byl pod 14 m spráše nalezen organický sediment s dřevem modřínu, které bylo datováno do období před 31 tisíci lety. Pylová analýza z tohoto vzorku ukázala opět přítomnost dřevin, také modřínu a smrku. Glaciální vegetaci a krajinu můžeme sledovat i v dalších palynologických sekvencích z Čech, které jsou mladšího pozdněglaciálního stáří.

Jak tedy přistoupit k interpretaci těchto nových nálezů? Zřejmě není správné dále uvažovat o drsném klimatu a krajině pokryté čistě lesopustou tundrou nebo stepí. Ke zpřesnění našich představ nám velmi napomohla přímá srovnání pylových spekter (analogizace) získaných jak v současných známých vegetačních typech na jižní Sibiři, tak v již zmiňovaných fosilních záznamech ze střední Evropy.

Moderní pylová spektra byla sbírána na téměř 300 km dlouhém transektu zahrnujícím všechny vegetační typy (obr. 5). Díky souběžnému studiu vegetace v okolí jsme se mohli ptát na vztah pylového spektra k vegetaci a případně i klimatickým charakteristikám. Z výsledků a statistického srovnání překvapivě vyplynulo, že pylové spektrum nejlépe odráží vegetaci na prostorové úrovni pouze v okolí 300 m, což svědčí o jeho lokální výpovědi. Pomocí pylového spektra a přítomnosti, nepřítomnosti či střídání jednotlivých pylových typů můžeme také dobře vysvětlovat klimatické charakteristiky.

Přímým statistickým srovnáním fosilních a moderních pylových spekter se ukázala míra jejich podobnosti. Ta následně umožnila přesnější interpretovat glaciální vegetaci zjištěnou doposud méně přesnou interpretací pylových spekter. Analogizace potvrdila předpoklady o lesnatosti glaciálních lokalit ve střední Evropě. Jako nejvíce zalesněná se ukázala zmiňovaná lokalita Šafárka, jejíž pylová spektra se nejvíce blíží spektrům z tajgových vegetačních typů na jižní Sibiři (obr. 4). Další vrcholně glaciální lokality z Beskyd a Prahy jsou blíže suššímu hemiboreálnímu lesu či v některých fázích mozaice lesa a bezlesí (tundry či stepi). Jako lesní se ukázaly i další lokality z pozdního glaciálu, přičemž pohybujeme-li se směrem od Karpat na západ, lesa znatelně ubývá. V Čechách pak najdeme výskyt stromů pouze v některých obdobích v souvislosti s příhodnými hydrologickými podmínkami, jaké byly např. na lokalitě Hrabanovská černava poblíž Labe. Není divu, že většina území Českého masivu, zejména pak vyšší polohy a nechráněná návětrná místa zůstávala celkově bezlesá se stepí nebo tundrou.

Výsledkem naší exkurze na jižní Sibiř je zjištění, že glaciální prostředí středně-východní Evropy nebylo zdaleka tak drsné, aby neumožňovalo výskyt lesní vegetace. Podle srovnání pomocí analogizací musíme dokonce začít počítat s Karpaty jako s důležitou oblastí glaciálních refugií mnoha, zřejmě nejen jehličnatých dřevin. Můžeme opět zmínit již jmenovaný smrk, modřín, borovici limbu, nelze však vyloučit ani případný výskyt náročnějších dřevin (buku, jedle, lísky nebo jilmu), jak zároveň předpokládají i studie ze severního Maďarska. Tajga tak zde mohla díky místním příznivým klimatickým podmínkám přežít i glaciální maximum. Podle modelů byly srážky dokonce příznivější než v jižní Evropě, což odpovídá poměrům, jaké vládne dnes na jižní Sibiři, kde se stýkají oblasti s relativně vlhkým a teplým létem s oblastmi se suchým kontinentálním klimatem.

A jaký to má význam pro člověka? Zjištění především dobře zapadají do kontextu s četnými paleobotanickými nálezy zmiňovanými v úvodu. Paleolitický člověk tedy zřejmě mohl žít v částečně zalesněné krajině jižní Moravy, která byla přehledná pro lov a zároveň poskytovala dostatek dostupného dřeva.

Ztraceni v lese? Aneb možné působení předneolitických lovců a sběračů na vegetaci

Časné postglaciální fáze jsou ve střední Evropě charakterizovány procesem zalesňování krajiny. Obecně lze říci, že zde nejprve vznikly pionýrské lesy s dominantní borovicí a břízou, které se posléze postupně měnily v temperátní opadavé lesy se zastoupením jilmu, lípy, javoru a dubu. Tato klimaxová vegetace přetrvává až do klimatického optima holocénu (cca před 6 000 lety). Poslední lovcí a sběrači si tak s rychle se měnícím životním prostředím museli osvojit specializovanější životní strategie a zdroje obživy. Dnes existují rozporuplné názory na předneolitické zemědělství – jedny udávají důkazy o záměrném pěstování plodin např. ve Švýcarsku,

jiné vysvětlují jakékoli takové nálezy náhodou či nepřesností dat. Jisté ale je, že ať už záměrné nebo nechtěné zásahy do přírody mohly hrát důležitou roli v šíření druhů, které našly lidské využití (např. ve stravě). Zahraniční literatura uvádí mnoho příkladů takového využití ve střední době kamenné (mezolitu): plody lísky, kotvice plovoucí (*Trapa natans*), malin, trnky, leknínu, merlíků, aj.

Zkoumáním pylových záznamů z přirozených sedimentů z období mezolitu můžeme sledovat specifické indicie o přítomnosti člověka v krajině. Tento fakt potvrzuje i statistické porovnání archeologických a pylových záznamů na různých prostorových škálách. Výsledky ukazují, že v prostoru střední Evropy hraje důležitou roli v souvislosti s mezolitickým osídlením výskyt pylových zrn vřesu (*Calluna vulgaris*), jitrocele kopinatého (*Plantago lanceolata*), lilku potměchuti (*Solanum dulcamara*), kotvice plovoucí, devaterníku, chmele (*Humulus*) či konopí (*Cannabis*), hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*) a také lísky. Musíme mít ale na paměti, že vyjmenované pylové typy mohou zahrnovat i více botanických druhů nebo i rodů, např. u rodu devaterník (*Helianthemum*) lze považovat za indikátor přítomnosti člověka druh *H. nummularium*, ostatní už spíše ne.

Jak si můžeme vysvětlovat přítomnost těchto pylových zrn a potažmo i druhů

rostlin v místech, která by za přirozených podmínek pokrýval les? Člověk jistě v té době již záměrně vypaloval části porostu, čímž vytvářel otevřené plochy a nezáměrně tak zvyšoval diverzitu rostlin na daném místě kolem sídlišť. To dokumentuje výskyt světlomilných a nitrofilních druhů, jako i častý výskyt mikroskopických uhlíků v pylových profilech. Na takových místech pak můžeme očekávat sekundární vegetaci s vřesem a jitrocelem, regenerační fáze po požárech s hasivkou, nebo eutrofizovaná a vlhká místa s lilkem, smldníkem (*Peucedanum*) či bolševníkem (*Heracleum*), nebo

6 Kurajská step v centrálním Altaji jako analogie nejdřsnějších podmínek a vegetace během glaciálu na našem území – suchá a druhově chudá kontinentální úzkolistá step s kavylou vláskovitým (*Stipa capillata*), *S. krylovii* a *S. orientalis* a kostřavou walliskou (*Festuca valesiaca*) na dně Kurajské kotliny. Roční úhrn srážek je zde mezi 250 a 300 mm, průměrná teplota v lednu -8 °C, průměrná teplota v červenci +10 °C. Foto M. Chytrý

7 Rozvolněný modřínový (*Larix sibirica*) les s podrostem keřové břízy okrouhlolisté (*Betula rotundifolia* – *B. nana* agg.) na horní hranici lesa na Ulaganské plošině v centrálním Altaji. Je to pravděpodobná analogie středoevropské pleistocenní lesotundry. Foto M. Chytrý



6



7

přímo prostředí sídliště. Vytváření prostředí s dominantním bylinným a křovinným patrem mělo zásadní význam také pro přilákání zvěře, kterou pak lidé snadněji loví. Nakonec nesmíme opomenout již zmiňovanou roli některých druhů (kotvice plovoucí, líska) jako potravy mezolitiků. Právě líska si zaslouhuje větší pozornost. V raném postglaciálu tvořila jednu z přirozených dominant. Velmi překvapující je ale náhlý a výrazný nárůst jejího pylu na mnoha lokalitách ve střední Evropě, jenž se na některých z nich objevil už na samém počátku doby poledové. Statistické analýzy opět ukázaly velmi úzký vztah nárůstu pylu lísky s mezolitickým osídlením. Tento problém byl detailněji studován i na významné mezolitické lokalitě kolem bývalého jezera Švarcenberk v jižních Čechách. V pylovém záznamu je zde velmi nápadný výskyt lísky již před cca 10 500 lety. Díky kombinovanému archeologickému

a paleobotanickému výzkumu v okrajových částech bývalého jezera byla nalezena řada dřevěných artefaktů datovaných do doby cca před 10 800 let, navíc byly v sedimentu nalezeny ohořelé skořápky lískových oříšků, které byly datovány do období před 10 400 let. Všechna tato zjištění o časném a masivním výskytu lísky na některých lokalitách a jejím vztahu k mezolitickému osídlení podporují hypotézu o jejím záměrném šíření člověkem. Ten mohl lísku transportovat i na velmi dlouhé vzdálenosti, nebo jen využívat a prosazovat její lokální zdroje na dané lokalitě.

Vliv člověka na prostředí a vegetaci v raném postglaciálu do začátku zemědělství se zdá být stále nevyřešen. Pravděpodobně je, že měl lokální charakter a jako takový je v paleoekologických záznamech jen velmi těžce měřitelný. Na druhou stranu striktní popírání a vylučování možnosti pěstování některých druhů rostlin, včetně obilovin,

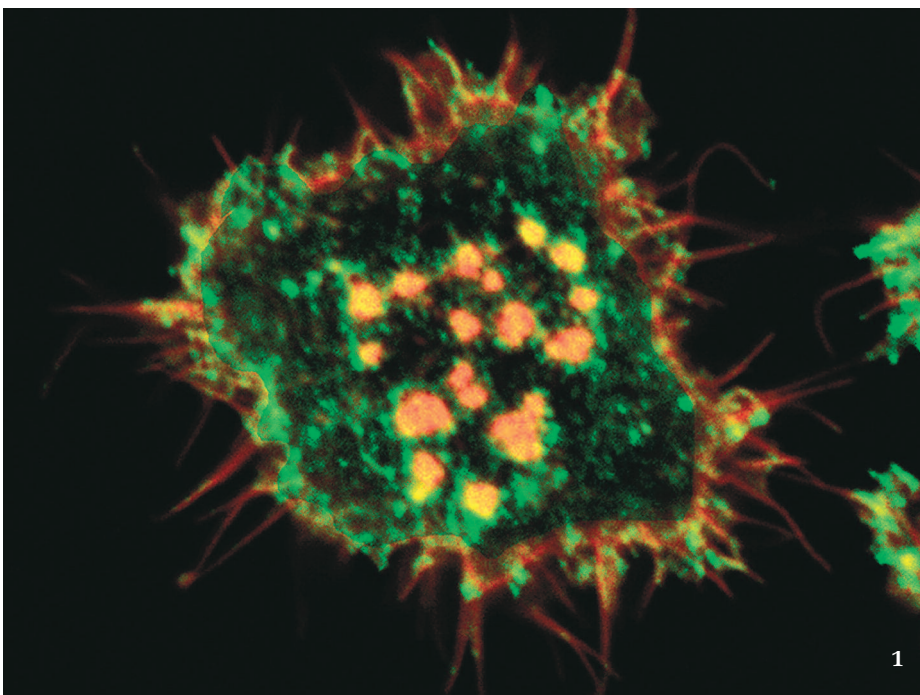
má stále menší oporu v množících se konzistentních paleoekologických záznamech. Pokud by se předpoklady o předneolitickém zemědělství v budoucnosti potvrdily, mělo by to zásadní vliv na formování neolitické teorie. Dnes se často diskutuje, zda se zemědělství ve střední Evropě vyvinulo lokálně pod vlivem nově přicházejících znalostí např. z jihovýchodní Evropy, či zda přišlo se zemědělství samotnými. Stav našeho poznání spíše nasvědčuje první možnosti. S tím souvisí i postupná a relativně dlouhotrvající změna, která vedla v pozdním mezolitu a neolitu k usedlému způsobu života a zemědělství. Konec mezolitu můžeme konečně také chápat jako symbolický konec přirozeného vývoje vedoucího k postupnému vzniku kulturní krajiny.

Výzkum podpořila Grantová agentura AV ČR (IAA6163303 a IAAX00020701).

Jan Brábek, Daniel Rösel

Améboidní invazivita nádorových buněk

Tvorba metastáz je podmíněna invazivitou nádorových buněk, tedy pronikáním nádorových buněk z primárního nádoru do okolní tkáně. V současné době jsou známy dva hlavní způsoby buněčné invazivity – mezenchymální invazivita závislá na degradaci mezibuněčné hmoty a nově popsaná améboidní invazivita charakterizovaná zvýšenou aktivitou kinázy ROCK (Rho-kinase) a schopností buněk působit větší silou na své okolí. Článek přibližuje současné názory na mechanismus invazivity nádorových buněk, včetně objevu nového způsobu – améboidní invazivity.



U většiny nádorových onemocnění je nejnebezpečnější vlastností nádorových buněk schopnost vytvářet sekundární ložiska, tzv. metastázy. Právě metastázy jsou příčinou přibližně 90 % úmrtí na nádorová onemocnění. Z tohoto důvodu je v biologickém i lékařském výzkumu věnována velká pozornost problematice tvorby metastáz. Soubor procesů, které vedou k jejich vzniku, se nazývá metastatická kaskáda (obr. 3).

Aby buňka mohla metastázovat, musí nejprve proniknout (invadovat) z primárního nádoru do okolní tkáně a následně i do krevního nebo lymfatického řečiště. V řečišti musí být navíc schopna přežít v suspenzi, tj. nezávisle na kontaktech s okolní tkání. Následně musí nádorová buňka opustit řečiště, opět proniknout do tkáně a v cílovém místě se začít dělit. Při tom všem musí ještě unikat buňkám imunitního systému. Ačkoli pro úspěšné metastázování je obvykle třeba, aby buňky absolvovaly celou metastatickou kaskádu, kritický bývá většinou první krok – průnik (invaze) buněk z původního nádoru do okolní tkáně. Studium invazivity nádorových buněk se proto v poslední době věnuje velká pozornost. Rozvoj nových technologií, zejména zobrazování pohybu buněk v živé tkáni v reálném čase a modely buněčné invazivity v trojrozměrném prostoru, přinesly mnoho nových poznatků.

V současné době jsou známy dva hlavní způsoby buněčné invazivity. Déle známá a lépe prostudovaná je mezenchymální invazivita. Tento typ je závislý na aktivitě extracelulárních proteáz – enzymů schopných odbourávat mezibuněčnou hmotu. Buňky invadující do mezenchymu využívají celou řadu proteáz, mezi nejdůležitější patří matrixové metaloproteinázy, katepsiny, uPAR (urokinase plasminogen activator receptor) a proteiny z rodiny ADAM (a disintegrin and metalloproteinase). Pomocí těchto proteáz buňka štěpí jednotlivé složky mezibuněčné hmoty, např. kolagen, čímž dojde k rozvolnění mezibuněčné hmoty a vzniku tunelů (cestiček), kterými buňka následně proniká do okolí. Nádorová buňka si pro invazi vytváří specializované struktury, mezi nejvý-