

I PŘÍRODA PLEISTOCÉNU

*Ivan Horáček, Jitka Horáčková, Jan Hošek, Lucie Juříčková,
Petr Pokorný, Nick B. Schafstall, Daniel Vondrák*

Časový rámeček, v němž se odehrává evoluce člověka a jeho kultur, vymezuje úsek geologické minulosti nazývaný čtvrtohory či kvartér. Je to období, během něhož dochází k radikálnímu ústupu bohatých třetihorních společenstev, explozivnímu nástupu moderních prvků fauny i flóry, včetně člověka, i plošnému rozšíření pokryvných sedimentů, které v předchozích útvech chybí (např. spraš). Čtvrtohory jsou úsekem globálního ochlazení, které v průběhu 63 milionů let třetihorní historie nemá obdoby. Základní charakteristikou této geologické epochy, trvající zhruba posledních 2,6 mil. let, je periodické střídání chladných a teplých úseků – ledových a meziledových dob, glaciálů a interglaciálů – a s tím související rozsáhlé přestavby vegetačního krytu, sedimentární dynamiky i struktury rostlinných a živočišných společenstev. Z historických i praktických důvodů členíme čtvrtohory či kvartér na holocén (současný interglaciál) a pleistocén (předchozí úsek, vůči holocénu vymezený poslední dobou ledovou).

Glaciální režim charakterizuje růst ledovců v polárních a subpolárních oblastech, zvětšování zóny chladného polárního vzduchu a průběžné vyvazování atmosférické vody z planetárního koloběhu. Díky celkovému snížení koncentrace vodní páry (tj. nejvýznamnějšího skleníkového plynu) klesá tepelná pohltivost atmosféry a současně i její odrazivost. Povrch kontinentů byl tak vystaven v sezónním i denním měřítku současně extrémnímu přehřívání i extrémnímu podchlazování a průběžnému vysoušení, a to zejména v oblastech sousedících s polární frontou, včetně Evropy. V této oblasti tak velkoplošně mizí dřevinná vegetace a ustavuje se chladné bezlesí s extrémními tepelnými výkyvy. Lesní porosty se však fragmentují i v oblastech tropických a subtropických. V důsledku vyvazání vody do ledovců klesá hladina oceánů. Pokles až o 130 m ve vrcholných fázích glaciálů, doložený geologickými doklady (suchozemská sedimentace či říční údolní síť na dně šelfových moří), odpovídá příslušné změně celkového objemu ledovců odhadované z rozsahu kontinentálního zalednění – z dnešních 24 milionům km³ na téměř 70 milionů km³ (tj. 1,8 % celkové planetární vody). Rozsáhlé oblasti mělkých okrajových moří se stávají souší a nejrůznější dnešní ostrovy jsou součástí pevnin (Británie Evropy, Sundy jihovýchodní Asie, Nová Guinea Austrálie atd.), pevninský most v oblasti Beringovy úžiny, zvláště mohutný v posledním glaciálu, umožňuje výměnu faun a flór mezi Asií a Amerikou, včetně člověka. Pro glaciální režim je typické chladné, srážkově velmi chudé, drsné kontinentální klima, otevřená bezlesá krajina se společenstvy stepního až tundrového typu, bez náročných interglaciálních prvků.

Pro interglaciální režim je (s výjimkou holocénu, kde působením člověka dochází k velkoplošnému odlesnění) pro naše zeměpisné šířky charakteristické výrazně teplé, srážkově bohaté klima, zapojený les s charakteristickou výškovou zonalitou (bohaté doubravy, habřiny a lipiny v nížinném stupni, buko-jedlové či javorové porosty v podhorském stupni a smrčiny ve stupni horském) a bohatá fauna s převahou náročných lesních a teplomilných prvků.

Tento obraz platí v plném rozsahu pro nejmladší úsek čtvrtohor. Jednotlivé cykly předchozích úseků se svým průběhem i klimatickými a environmentálními poměry zřetelně odlišují, v nejstarších úsecích čtvrtohor byly pak rozdíly interglaciálního a glaciálního režimu většinou již jen málo zřetelné. Obecně lze konstatovat, že v průběhu čtvrtohor se intenzita klimatických cyklů, jejich dopad na změny přírody a reakce společenstev na klimatické oscilace postupně zesilují.

I.1 Vývoj představ o povaze pleistocenní minulosti

Ivan Horáček a Jan Hošek

Termín čtvrtohory či kvartér – Quaternary – se sice objevuje již v nejstarších konceptech stratigrafické geologie (Arduino 1760), jeho věcná náplň však nabývá obrysy teprve v průběhu 19. a 20. století. Předznamenává ji ovšem dlouhá řada dílčích objevů a koncepčních obrátů provázených členitým spektrem alternativních zobecňujících hypotéz souběžně ovlivňujících názorové postoje zúčastněných badatelů, metodický výměr zkoumání tohoto úseku a v neposlední řadě i košatý kadlub sekundárního písemnictví a čítankových popularizací. Více než kde jinde se tu průběžně setkáváme s vytrvalou persisterancí překonaných názorových schémat, dezinterpretací a tendenci generalizací významových souvislostí jednotlivých zjištění i neméně zmatečnými manipulacemi s návazným pojmovým aparátem. Zvláště při četbě starších literárních pramenů je třeba mít tuto skutečnost na paměti a interpretace jejich věcného významu korigovat odkazy k rozvrhu dobových představ a pojmových rámců. Již z tohoto důvodu pokládáme za potřebné doplnit úvodní kapitoly této knihy stručným přehledem historických souvislostí oboru, pojmoslovných a interpretačních figur, které provázejí poznávání čtvrtohorní minulosti a vyznačují souvislosti, které je třeba při studiu pravěku brát v potaz.

I.1.1 Diluviální teorie vs. ledová doba

George Cuvier, bezpochyby nejlivnější přírodovědec závěru 18. století, zdůrazňuje jako jeden z nejočividnějších faktů geologické historie nejmladšího úseku univerzální přítomnost masivních uloženin štěrků a jílu ve všech nížinných oblastech země, místy překrývající pohřbené pozůstatky slonů, nosorožců a jiných forem dnešní fauny – doklad katastrofické záplavy globálního rozsahu navozující v celkem nedávné minulosti výchozí rozvrh současného zemského povrchu. Baterií detailních argumentů dotváří tuto hypotézu William Buckland (1823), který podává zevrubný přehled výsledků odkrytů

v celé řadě jeskyní v Anglii a Německu s četnými referencemi k analogickým nálezům z řady dalších oblastí. Všude nachází pod deskami krápníkové výzdoby masivní souvrství štěrků, skalních bloků a jílu s početnými kosterními pozůstatky zahrnujícími vedle prvků současné fauny doklady hyeny, nosorožce, slona či obrovského jeskynního medvěda popsaného z německých jeskyní Esperem a Rosenmullerem. Analogickou situaci dokládá i v řadě odkrytů v říčních údolích, kde uloženy štěrků a jílu dosahují mnohametrových mocností. Ukazuje, že jde o globální fenomén doložený obecně na všech kontinentech, a dokonce i na vrcholových polohách Alp, Karpat i středoasijských velehor, mimo stávající údolí místních řek. Logickým závěrem, který podrobně zdůvodňuje, je tedy přítomnost masivní globální záplavy, destruuující původní reliéf a pohřbívací členitá savčí společenstva zahrnující prvky, které nyní již na severní polokouli chybí. Touto hypotézou celkem elegantně vysvětluje i jiné záhady současných pokryvných formací – přítomnost mohutných eratických bloků krystalických hornin, pazourků, křídý či porfyrů v německých nížinách i v jižní Anglii, stovky kilometrů od zdrojových výchozů ve Skandinávii či v severním Skotsku. V této souvislosti je třeba připomenout, že termínem „jíl“ označuje sediment, jehož mnohametrové uložení jsou skutečně nejnápadnějším globálně rozšířeným fenoménem pokryvných formací: dnes jej označujeme termínem spraš (loess). Tento pojem (loess), poprvé použitý v kontextu půdních charakteristik německého Porýní K. C. von Leonhardem (1823), byl do obecného povědomí zaveden nejvýznamnějším geologem epochy C. Lyellem (1835). Ve svém stěžejním díle *Principles of Geology* označuje Lyell úsek minulosti předcházející současné době (který sedimentace spraše završuje) termínem „*Newest Pliocene*“ (1830), jenž později (1839) nahrazuje termínem pleistocén, a uvedený úsek definuje biostratigraficky specifickými rysy měkkýšší fauny s převahou současných forem. V interpretaci sedimentačních specifík pleistocénu se

zprvu s konceptem diluviální teorie rámcově ztožňuje. Mimo jiné i s ohledem k úvahám o původu spraší – vytríděná zrnitost spraší je s představou sedimentace ve vodním prostředí opadající záplavy na první pohled ve velmi dobrém souladu. Připomeňme v této souvislosti, že eolický původ spraše byl poprvé naznačen teprve Virletem d'Aoust (1857) pozorováními v Mexiku a průkazně demonstrován F. von Richthofenem (1878) na základě sledování na čínském sprašovém plató.

Alternativní obraz nejmladší geologické minulosti se v téže době souběžně formuje v kontextu naturfilosofické přírodovědy německé a švýcarské proveniencí. Poměry alpské přírody s morénami a masivními driftbloky daleko v předpolí současných ledovců názorně ukazují, že rozsah horského zalednění byl v nedávné minulosti nesrovnatelně větší. Johann Wolfgang Goethe tak již v letech 1823–1826 v sérii spisů vyvozuje, že současnému úseku předchází „doba velkého chladu“, a s odkazy k zalednění severských moří naznačuje, že driftbloky skandinávské žuly – findlingy, známé z mnoha míst Německa – byly přineseny ledovým příkrovem zamrzlého moře. Mnichovský botanik Karl Schimper zavedl pro tuto dobu označení „ledová doba“, které se záhy ujalo jako obecný termín, v sekundárním písemnictví hojně užívaný až do počátku 20. století jako ekvivalent termínů diluvium či pleistocén. Rigorózní glaciologická pozorování týkající se dynamiky horských ledovců jsou v prvních desetiletích 18. století završeny díly Charpentiera a zejména pak monografií Agassize (1840) dokládající realitu masivního zalednění velehor výsledky mimořádně detailních analýz. Jeho argumenty v plném rozsahu přijímá i Charles Lyell a v novém vydání *Principles of Geology* (1847) již představu ledové doby s masivním zaledněním velehor a severních oblastí klade jako hlavní charakteristiku pleistocénu.

Radikální revizi představy o charakteru kontinentálního zalednění přináší úvahy odvozené z poznatků o skandinávských a grónských ledovcích, které svým rozsahem i mocností řádově přesahují poměry horských zalednění. Zejména O. M. Torell (1875) dokazuje demonstrací masivních horninových vrypů vysvětlitelných pouze působením ledovce značné mocnosti, že specifické poměry severních oblastí střední Evropy je třeba interpretovat jako doklad prostorové expanze rozsáhlého kontine-

tálního ledovce. Obraz ledové doby se zaledněním evropských velehor a kontinentálním ledovcem, pokrývajícím severní oblasti střední Evropy, dokresluje pak přítomnost nezaledněné periglaciální zóny, z níž pochází doklady početných společenstev tundrových a stepních prvků demonstrované v řadě nalezišť česko-německého prostoru J. N. Woldřichem (1880, 1881; 1884; 1887) a A. Nehringem (1890).

Geologický kongres v roce 1885 fixuje tento obraz definicí kvartéru jako nejmladšího geologického úseku zahrnujícího dva oddíly: pleistocén, charakterizovaný přítomností ledové doby, a holocén („plná současnost“) odpovídající dnešní poledové době.

Monoglacialistický obraz čtvrtohor s radikálním dopadem ledové doby a obnovením poměrů v poledové době se stal v průběhu druhé poloviny 19. století závazným vysvětlujícím prizmatem evropské přírodovědy. Představa, že vpád ledové doby s expanzí chladnomilných prvků vytlačil teplomilná společenstva do středomořských refugií, odkud se jejich potomci (pozměnění odlišným vývojem v západo-mediteránních a východomediterránních refugiích) po odeznění glaciálu vrací do stredo-evropského prostoru, se stala doslova centrálním paradigma-tem evropské historické biogeografie. V nezměněné podobě vystupuje i jako základní hypotéza molekulární fylogeografie, nejaktuálnějšího směru biogeografického zkoumání (Hewit 2001).

I.1.2 Kvadriglacialistické intermezzo

Radikální průlom do představ o povaze pleistocénu vneslo třídílné kompendium A. Pencka a E. Brücknera *Die Alpen in Eiszeitalter* (1909–1911). Podrobná analýza výškové distribuce terasových stupňů pokrytých štěrkovými uloženinami v údolích alpských řek totiž jednoznačně ukázala přítomnost čtyř odlišných úrovní. Interpretační model předpokládající akumulaci štěrkových uloženin s ústupem ledovců vyplňujících údolí v době glaciálu a hloubkovou erozi údolního dna pravidelným sezónním působením divočících toků v teplých úsecích vysvětluje zmíněná empirická data jako nezpochybnitelný doklad přítomnosti čtyř nezávislých glaciálních úseků přerušovaných dlouhými úseky teplých meziledových dob – interglaciálů. Čtyři ledové doby, doložené odlišnými výškovými úrovněmi štěrkových

uloženin, označují Penck a Brückner jmény alpských řek: Würm (spodní terasa, nejmladší glaciál), Riss (svrchní terasa), Mindel a Günz (spodní a svrchní pokryvné štěrky, nejstarší glaciál), interglaciály přerušující glaciální režim pak termíny riss/würm, mindel/riss a günz/mindel. Klíčový význam přisuzují zejména interglaciálu mindel/riss oddělujícímu vysokým výškovým stupněm spodní terasy současných údolí (würm, riss) od pokryvných štěrků uložených vysoko nad hranou současných říčních údolí (mindel, günz).

Kvadriglacialistický obraz čtvrtohorní minulosti, podložený přesvědčivou empirickou evidencí Pencka a Brücknera, se záhy stal závazným rámcem stratigrafie čtvrtohor a spolu s akronymickou notací jednotlivých úseků – W-R/W-R-M/R-M-G/M-G – univerzálním souřadným systémem používaným v geologické praxi bez ohledu na původní vymezení dotyčných jednotek takřka do současnosti. Do rozvrhu kvadriglacialistického schématu (doplněného posléze o nejstarší glaciál – donau) byly průběžně implementovány i doklady připisované odlišným fázím kontinentálního zalednění – v evropském kontextu: *weichsel* (Vistulian), *poslední glaciál* (W) – *eem* (poslední interglaciál – R/W) – *saale* (=R) – *holstein* (=M/R) – *elster* (=M) – *cromer* (G/M), zcela

arbitrárně pak i jednotlivé doklady fosilních společenstev živočichů a rostlin, jejichž specifika byly zpětně poměry příslušných glaciálů a interglaciálů charakterizovány.

Prizmatem alpského kvadriglacialismu jsou již počátkem 20. století interpretovány i doklady kontinentálního zalednění. Tradičně jsou zde rozlišovány čtyři skupiny morén a jezerních, resp. říčních uloženin v předpolí ledovce, a v analogii s alpskou škálou nazvány dle řek: Visla (Weichsel), Varte (Warthe), Saale, Elster. Pro meziledové doby se zde vžily přinejmenším dva termíny, používané v nejrůznějších souvislostech i v současnosti. Eem (interglaciál doložený mořskou transgresí bezprostředně předcházející poslednímu glaciálu) a holstein (interglaciál mezi elsterským a saalským glaciálem). Jako klimatostratigrafická jednotka je termín visla (vistula, weichsel) ekvivalentem termínu würm a relevantním označením posledního glaciálu, stejně tak jako eem pro jemu předcházející interglaciál. V ostatních případech nejsou však relace mezi jednotkami severské a alpské škály ani jejich faktická klimatostratigrafická pozice nikterak jednoznačné a užívání příslušných termínů by mělo být omezeno na případy jasně související s jejich definičním kontextem (příslušné morény, uloženiny předledovcových jezer apod.).

RÁMEČEK 1

Zdroje paleoenvironmentálních dat

Poznatky o stanovištních a klimatických poměrech jednotlivých úseků a oblastí jsou získávány z nejrůznějších zdrojů, přímých i nepřímých. Centrální pozici tu tradičně zaujímá přímý fosilní záznam, v terestrických podmínkách čtvrtohor především kosterní pozůstatky obratlovců a ulity měkkýšů, v nevápnitých uloženiích pak pozůstatky rostlin a jejich pylový záznam. Pro paleoklimatickou analýzu jsou však taková data, stejně jako data z jiných zdrojů (např. instrumentální analýza sedimentárního záznamu), pouze nepřímými doklady. Jejich informační hodnota se odvíjí z nálezového kontextu a z poznatků o míře použitelnosti příslušných zjištění (odvozených z neontologických znalostí dnešních stanovištních nároků příslušných druhů, významu pozorovaných úložných poměrů, výpovědní hodnotě studovaných izotopů apod.), které, přísně vzato, nejsou bezprostřední součástí vlastního dokladu. Takovýmto záznamům minulosti, získaným odůvodněnou aproximací příslušného jevu říkáme (zejm. v souvislostech paleoklimatických) *proxy data*.

Zásadním zdrojem kontextuální informace jsou úložné poměry naleziště. Daleko nejvýznamnější jsou z tohoto hlediska souvislé vrstevné sledy, reprezentující delší úseky čtvrtohorní minulosti. Pořadí jednotlivých událostí lze zde totiž fixovat přímou superpozicí. Princip superpozice (mladší uloženiny jsou v nadloží starších) je centrálním operačním algoritmem historické geologie a spolu s principem vůdčích

fosilií (naleziště se stejnými fosiliemi pochází ze stejného časového horizontu) představuje základní operační nástroj stratigrafické analýzy a prostředek k uspořádání nepřehledného spektra jednotlivých dílčích nálezů. Fosilní záznam je uspořádán teleskopicky: velmi podrobně dokumentuje nejmladší úseky, čím delší je časová vzdálenost, tím neúplnější a nejasnější je fosilní záznam.

I.1.3 Biostratigrafie terestrického záznamu čtvrtohor

Nezávisle na uvedených názorových přestavbách je průběžně rozšiřován a zpřesňován faunový záznam čtvrtohorní minulosti, v první řadě nepřehlédnutelnými doklady savčí megafauny. Tuto skutečnost třeba připomenout zejména proto, že v kontextu operačních nástrojů historické geologie zaujímá paleontologie tradičně velmi zásadní postavení. Jednotlivé úseky geologické minulosti jsou vymezovány prvním a posledním výskytem vůdčích fosilií (dobře rozpoznatelných široce rozšířených forem s časově omezeným výskytem) v souvislých vrstevných sledech. Nálezy vůdčích fosilií a charakteristických společenstev příslušných časových horizontů umožňují pak relativní biostratigrafické datování zdrojových uloženin a korelaci časového zařazení jednotlivých vzájemně izolovaných nalezišť. Klíčovým předpokladem objektivní analýzy geologické minulosti (Lyell 1830) je proto podrobné paleontologické zhodnocení dostupných nálezů různých skupin fosilií podložené znalostmi jejich fenotypové dynamiky a vývojových trendů. V případě čtvrtohor se díky početným nálezům v různých typech sedimentu (jeskynní či jezerní sedimenty a výplně fosilních krasových dutin atp) stávají nejvýznamnější skupinou fosilií savci. Jednotlivé úseky čtvrtohorní historie jsou proto tradičně vymezovány specifikami savčí fauny.

Již závěrem 19. století je z nepřehlédnutelných dokladů savčí megafauny zřejmé, že klasickým faunám glaciálu předchází společenstva, která se svým složením výrazně odlišují jak od současných faun, tak od typicky pliocenních společenstev, v nichž zástupci dnešních linií invariantně chybí. Nejstarší úsek charakterizovaný společnou přítomností pliocenních i moderních linií (mastodonti, tapíři, antilopy vs. sloni, koně, tuři, jeleni)

byl podle početných nálezů z Toskánska označen termínem villafrank (podle Villafranca d'Asti). Další faunový komplex staršího pleistocénu, tvořený předkovskými formami dnešních linií, na úrovni druhů či rodů však odlišnými od forem nejmladších čtvrtohor, byl dokumentován početnými nálezmi v limnických uloženinách na pobřeží východní Anglie označovaných jako Cromer Forest Bed Series (s nejvýznačnější lokalitou Upper Freshwater Bed of West Runton). Diverzifikovaná společenstva tohoto typu, nacházená postupně i v jiných částech Evropy, jsou označována jako fauny cromerského typu, a termín *cromer* je posléze užíván jako implicitní součást kvadriglacialistického sledu (jako alternativní označení interglaciálu gūnz/mindel). Emblematický doklad teplomilné fauny mladších úseků pleistocénu, starší než typická glaciální společenstva, avšak jasně odlišné od villafranských i cromerských faun, poskytují již v závěru 19. století široce probírané nálezy hrochů a slonů v londýnských terasách Temže. Kvadriglacialistické schéma se sledem tří (resp. čtyř) odlišných interglaciálů poskytlo uvedené stadialitě faunového vývoje na první pohled relevantní stratigrafický rámec a neudivuje, že se interpretace faunových dokladů pojmoslovím kvadriglacialistické škály stala po většinu minulého století obecným pravidlem (Kurtén 1968). Kvadriglacialistické schéma se ostatně stává opěrným rámcem i pro stratigrafickou interpretaci vegetační historie čtvrtohor, založené především na podrobných analýzách záznamu z limnických sérií nizozemské oblasti (Zagwijn 1957 aj.).

Současně ovšem, již v průběhu první poloviny minulého století, se s narůstajícím objemem faunových dokladů a posuny metodických akcentů ukazuje, že faktická historie byla zjevně členitější, přiřazení jednotlivých dokladů k jednotkám kvadriglacialistické škály je nutně arbitrární a poplatné subjektivním názorům jednotlivých autorů a implicitní reference

ke klimatostratigrafickým predikcím kvadriglacialistického schématu nemusí mít v aktuálním záznamu reálnou oporu (Kormos 1938).

Vedle obecně atraktivních dokladů velkých savců se již v prvních desetiletích 20. století dostávají do centra pozornosti pozůstatky drobných savců – hlodavců, hmyzožravců a netopýrů –, které svou druhovou rozmanitostí, celkovou početností i biotikačním významem násobně překračují výpovědní potenciál velkých savců. Zejména v případě hlodavců je navíc zřejmé, že tempo evolučních transformací a vývojová dynamika je jak v úrovni společenstev, tak v jednotlivých vývojových liniích nesrovnatelně vyšší než u jiných skupin fosilií. Jinými slovy: ideální vůdčí fosilie pro praxi biostratigrafické analýzy je namísto hledat právě zde. V první třetině 20. století jsou tyto úvahy zpředměněny zejména ve studiích Hintona (1926), Mehelyho (1914), Kormose (1930, 1938) a Hellera (1930). Radikální syntézu získaných poznatků, založenou na podrobném hodnocení středoevropského fosilního záznamu, přináší série studií maďarského paleontologa Miklose Kretzoie (1941, 1956, 1969a, b), důsledně respektující požadavek založit biostratigrafický aparát nikoliv poplatností k obecně panujícím stratigrafickým schématům (kvadriglacialismus), ale na jednoznačně doložených a v praxi snadno rozpoznatelných specifikách reálného fosilního záznamu. Výsledkem podobného postupu je pak hierarchický sled biostratigrafických jednotek definovaných prostřednictvím vůdčích fosilií (jako *range zones*) a charakteristických, časově či lokálně specifických, druhových kombinací (jako *assemblage zones*). Takto vymezené stratigrafické jednotky umožňují objektivní stratigrafickou identifikaci všech jednotlivých dokladů z různých oblastí a zpětnovazebné ověřování a korekci jednotlivých biostratigrafických kritérií. Mnohačetnými návaznými výzkumy a meziregionální korelací byl pak tento biostratigrafický systém dopracován do podoby univerzálně použitelného datovacího nástroje s potenciálem vysokého časového rozlišení (Fejfar 1976; Fejfar, Heinrich 1981, 1983, 1986, 1990; Maul 1990; Rabeder 1981; Horáček 1981; Horáček, Ložek 1988 aj.).

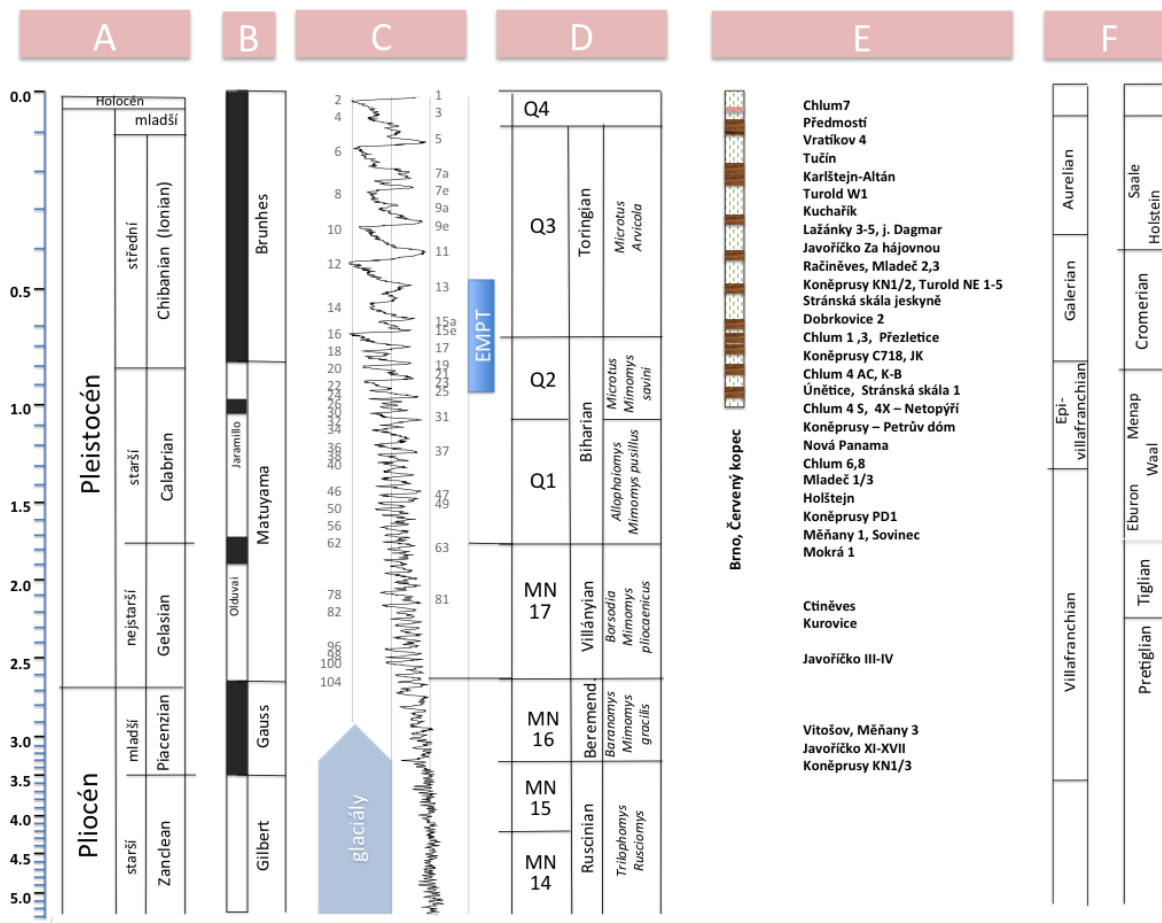
Ideální vůdčí fosilie pro tyto podrobné biostratigrafické analýzy poskytují v první řadě hraboši, v průběhu celých čtvrtohor (i v současnosti) domi-

nantní složka obratlovcích společenstev jak svou početností a populační hustotou (tedy i zastoupením ve fosilním záznamu), tak druhovou rozmanitostí v ekologickém i fylogenetickém slova smyslu. Extrémní tempo vývojových změn jednotlivých linií je zde těsně spjato s adaptivními přestavbami stoliček, které jsou obecně nejhojnějšími elementy fosilních dokladů. Přes specifika různých skupin sledují tyto přestavby rámcově shodné trendy – zvyšováním zubních korunek a zpožďováním tvorby kořenů, rozšiřováním bočních úseků bez sklovinového krytu a nárůst komplexity skusné plochy, zejména u první spodní a poslední horní stoličky. Rámcové časové určení tak poskytuje třeba i jediný zub. Při zastoupení více vývojových linií lze pak kombinací jejich výpovědí konfrontovanou s detailními poznatky týkajícími se historie jednotlivých linií získat velmi přesné vymezení příslušného časového úseku. Zlomovým momentem historie hrabošovitých je neukončený růst stoliček s úplnou ztrátou zubních kořenů. Vývojové linie, které tuto adaptaci získaly, se pak stávají záhy dominantní složkou společenstev a obraz fosilního záznamu se radikálně mění. Tento rozdíl vymezuje základní jednotky (Kretzoiova) biostratigrafického systému: stupně villány (kde bezkořenozubé formy zcela chybí) a bihar (kde dominantními prvky jsou zástupci bezkořenozubých rodů *Microtus* a *Lagurus*, přítomni jsou však i zástupci různých kořenozubých linií). V nejmladším stupni (*Steinheim* či *Toring*) však již většina z kořenozubých rodů chybí včetně rodu *Mimomys*, jehož poslední zástupce *M. savini* se po ztrátě zubních kořenů mění na rod *Arvicola*, představující vůdčí fosilii tohoto úseku.

V duchu tradičních biostratigrafických postupů tvoří uvedené základní jednotky kostru hierarchického stratigrafického systému doplněného sérií podjednotek s časově či lokálně omezenou validitou. Pro praktické použití se v posledních desetiletích minulého století ujala alternativní technika biostratigrafické klasifikace, předznamenaná koncepcí sledu neogenních savčích biozón, jednotek robustně definovaných v range i assemblage zone smyslu (obr. I.1.1 a I.1.2). Navrhl jí Piere Mein (1975) označením MN 1–17 (*Mammalian Neogene Zones*). Její poslední člen (MN 17) odpovídá přesně vymezení stupně villány. V návaznosti bylo navrženo i analogické vymezení jednoznačně rozlišitel-

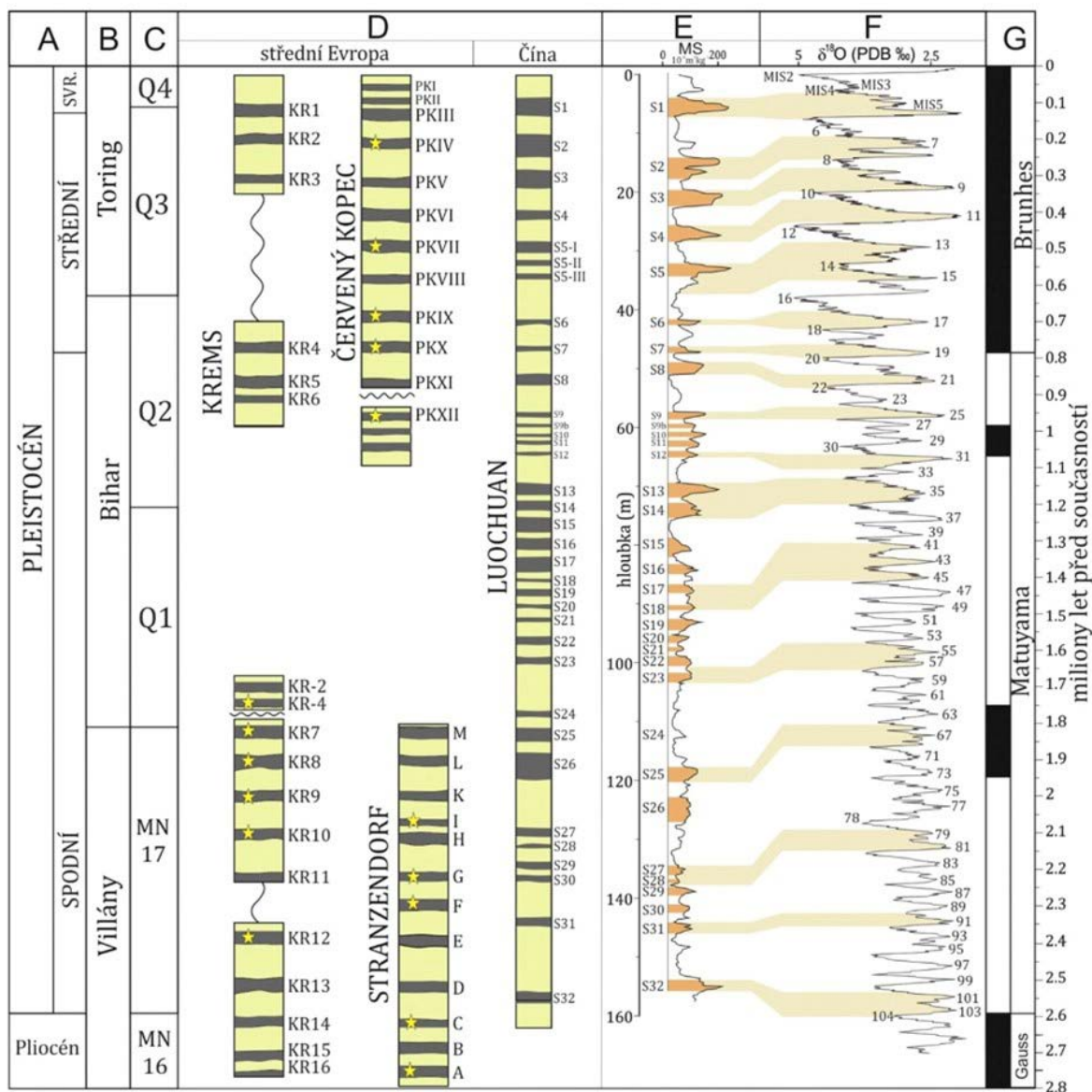
ných biozón pro praktickou biostratigrafii čtvrtohor (Horáček 1981): Q1 = spodní úsek biharia (rod *Microtus* je zastoupen pouze podrodem *Allophaiomys*, pravidelně jsou zastoupeny přežívající prvky villánských linií, např. *Borsodia*, *Mimomys pusillus*), Q2 = svrchní úsek biharia (*Borsodia*, *Mimomys pusillus* či podrod *Allophaiomys* chybí, dominantním

prvkem rodu *Microtus* je *M. pitomyoides/thenii* či *M. hintoni*, rod *Mimomys* omezen na velkou formu *M. savini*), Q3 = toring (moderní druhy rodu *Microtus*, *Arvicola*), Q4 = současný glaciální cyklus). Horáček a Ložek (1988) rozšířili uvedené stratigrafické schéma korelací s vývojem měkkýších společenstev a definicí dílčích subzon.



Obr. I.1.1 Přehled stratigrafického členění nejmladší geologické minulosti a výběr nejvýznamnějších nalezišť z území ČR. A – chronologický rámeček (v milionech let) a základní jednotky globální stratigrafie stanovené na marinním záznamu; B – magnetostratigrafické epochy a nejvýznamnější inverze; C – klimatostratigrafický záznam (marinní sekvence $\delta^{18}O$ – LRO4) – sled MIS stupňů (glaciály vlevo, interglaciály vpravo, EMPT – přechodový úsek starého a středního pleistocénu); D – základní jednotky biostratigrafické škály evropského terestrického záznamu (MN a Q biozóny, stupně a charakteristické asociace faunové biostratigrafie); E – přehled a rámcová stratigrafická pozice nejvýznamnějších nalezišť ČR; F – alternativní stratigrafické jednotky – vlevo: schéma užívané v interpretaci savčí makrofauny, zejm. v jižní Evropě, vpravo: termíny, původně vztahované k sekvenci glaciálních cyklů, tradičně užívané zejm. v západní Evropě. (Grafika: I. Horáček)

I.1 VÝVOJ PŘEDSTAV O POVAZE PLEISTOCENNÍ MINULOSTI



Obř. 1.1.2 Korelace pílřových evropských sprařových řeri s klimatostratigrafickou řkálou řtvrtohor. A – standardní stratigrafické řlenění kvartěru; B – jednotky tradičního biostratigrafického řlenění kvartěru; C – biozóny neogénu a kvartěru; D – stratigrafické řchéma řředoevropských a řínských sprařových řeri, s hvězdičkou horizonty s biostratigraficky významnými nálezy fauny (upraveno podle Horáček a Ložek 1988); E – křivka magnetické susceptibilitě sprařové řerie Louchuan a její korelace s izotopickou řkálou hlubokomořských sedimentů (upraveno podle Heslop a kol. 2011); F – křivka změn poměru izotopů ^{18}O a ^{16}O ($\delta^{18}\text{O}$) z hlubokomořských sedimentů s vyznačenými marinními izotopickými stupni (MIS) – dnes standardní referenční systém globální klimatostratigrafie řtvrtohor, lichými řísy jsou znařena teplá období (interglaciály a interstadiály), sudými řladná období (glaciály a stadiály); F – magnetostratigrafické epochy řtvrtohor (řerně úseky normální polaritě, řbíle úseky reverzní magnetické polaritě). (Grafika: Jan Hořek)

Problém počátku čtvrtohor

Vývoj přírody je proces, který můžeme nahlížet současně jako spojitý děj vzájemně navazujících událostí nebo jako sérii postupně se střídajících unikátních stavů, vzájemně víceméně nezávislých. Druhý pohled je výchozím postojem klasifikace. Kdy a v jakých souvislostech je na místě, lze však rozhodnout pouze arbitrárně. Tak je tomu také s vymezením jednotlivých úseků geologické minulosti. Na rozdíl od jiných útvarů nejsou čtvrtohory odděleny masivním vymíráním. Hranice mezi tímto útvarem a nejmladším úsekem třetihor, pliocénem, je tak tradičně spíše než konkrétním jednoznačně vymezitelným přelomem definována konvencí, úmluvou.

V tradičním pojetí jsou čtvrtohory obdobím (1) střídání ledových a meziledových dob a přítomností (2) moderních vývojových linií s vůdčími fosiliemi bezprostředně příbuznými dnešním formám včetně (3) člověka. Nároky na vůdčí pozici při stanovování počátku čtvrtohor byly vznášeny ze všech tří směrů a stejně často bylo předpokládáno, že přinejmenším v některých ohledech jsou příslušné zlomové události současné. Platí to i o prvních definicích čtvrtohor jako samostatného geologického útvaru (Lyell 1833). Zdůrazňuje se tu příliv dnešních rodů savčí fauny v důsledku ochlazení a ústupu tropické a subtropické třetihorní fauny. Moderní sloni nahrazují mastodonty, koně třetihorní hippariony a jako novinka se objevují i moderní tuři. Podle latinských jmen těchto rodů (*Elephas–Equus–Bos*) je takto definovaná hranice čtvrtohor označována někdy jako E-E-B hranice. Její dnešní datování sahá zhruba do úseku 3–3,4 milionu let. Zmíněné rody se však zdaleka neobjevují současně a přechodné období, kdy se vyskytují současně s třetihorními prvky, budilo nemalou pozornost již od konce 19. století. Podle italské lokality Villafranca d’Asti je tento typ faun a jemu odpovídající časový úsek nazýván villafrank.

Závazná rozhraní mezi velkými geologickými epochami jsou ovšem tradičně vymezována na marinním záznamu, který je souvislejší než záznam terestrický, změny společenstev tu nebývají ovlivňovány lokálními nepravidelnostmi a globální rozšíření mnohých mořských organismů skýtá možnost globální stratigrafické korelace. Oprávněně je tedy připomínán požadavek vymezit hranici pliocén/pleistocén také na mořském záznamu a typickou lokalitu tuto hranici fixující, stratotyp, ustavit právě zde. Důsledně byl naplněn rozhodnutím 18. světového geologického kongresu v Londýně v r. 1948, který definuje světově platnou hranici pliocén/pleistocén na stratotypu Santa Maria di Catanzaro v italské Kalábrii úsekem, kdy se poprvé ve Středozezemním moři objeví chladnomilný severoatlantický mlž *Cyprina islandica* a foraminifera *Hyalinea baltica*. V definici se praví, že hranice je na bázi takto definovaného stupně calabrian a jeho terestrického ekvivalentu villafranku. Tento ideový rozvrh hranice pliocén/pleistocén zůstává v zásadě platný i v současnosti, i když v detailech došlo k nemalým změnám. Ukázalo se například, že stratotypový profil Santa Maria di Catanzaro je fakticky velmi nekompletní, sedimenty starších čtvrtohor zde prakticky chybí a písčité vrstvy s prvním výskytem chladnomilných prvků vymezující dle původní definice počátek čtvrtohor (tzv. Gignouxova hranice „G-G“ – Gignoux 1910) je ostrým rozhraním jedině proto, že jí předchází velmi dlouhý sedimentační hiát. Její skutečné stáří je zhruba 600 tisíc let. Na podstatně lépe zachovaných sledech v sousedních profilech Le Castella a Vrica, zvolených posléze za nový stratotyp, se ukázalo, že příliv chladnomilných prvků má charakter spíše postupného obměňování fauny a periodicky se opakujících imigrací než invazní epizody synchronní u všech zúčastněných prvků. Masivní ochlazení (s přílivem chladnomilných dírkovců rodů *Globigerinna* či *Neogloboquadrina*) je ovšem na těchto profilech dobře patrné zejména v závěru paleomagnetického výkyvu olduvai (1,8 milionu let) a spodní hranice stupně calabrian, do roku 2009 představující současně hranici pliocén/pleistocén, byla takto fixována stratotypovým profilem Vrica, který se stal součástí závazného systému globální stratigrafie

(GSSP – Global Boundary Stratotypes Section and Point), jímž je od roku 1972 fixováno členění geologické minulosti Země.

Doklady ze sprašových sérií (Horáček 1981; Rabeder 1981) ukázaly, že v terestrickém fosilním záznamu této hranici velmi přesně odpovídá hranice biozón MN 17 a Q1, tj. faunových stupňů villány a bihar, jeden z nejdůležitějších mezníků faunového vývoje – vyznačuje jej expanze moderního hrabošího rodu *Microtus*, která přinesla takřka kompletní změnu struktury společenstev drobných savců. Možná ještě rozsáhlejší přestavba je však na struktuře fauny patrná na rozhraní biozón MN 16 a MN 17, tj. faunových stupňů villafrank (či ruscin) a villány. V této době mizí podstatná část třetihorních prvků (včetně např. mastodontů, tapírů, hipparionů) a objevuje se řada nových linií se zřetelnou souvislostí s dnešními rody. Drastická redukce fauny hmyzožravců v této době naznačuje masivní přestavbu ekologické struktury savčích společenstev. V téže době počíná tvorba spraší – spraše tohoto stáří nacházíme na bázi sprašových sérií jak v Číně, tak ve střední Evropě (Stranzendorf, Krems). Zřetelné ochlazení s nástupem střídání chladných a teplých úseků v marinním záznamu nastává v úseku MIS 104 ohraničujícím spodní úsek marinního stupně Gelasian (vymezeného rovněž hranicí magnetostratigrafických epoch gauss a matuyama; Pillans, Naish 2004; Gibbard a kol. 2005). Usnesením IUGS (International Union of Geological Science) v roce 2009 je proto hranice pliocén/pleistocén posunuta na počátek stupně gelasian. Tato hranice – 2,588 Ma – je fixována jako GSSP hranice neogénu a kvartéru na stratotypu Monte San Nicola v jižní Sicílii (Gibbard a kol. 2010). Do značné míry se tímto posunem naplnila i tradiční intence kongruentní definice čtvrtohor. Rozhraní MN 16/MN 17 je totiž počátkem po villafranku a nová data o prvních dokladech rodu *Homo* naznačují, že i první výskyt člověka lze klást právě sem.

1.1.4 Polyglacialismus a současné představy o kvartéřní minulosti

Kvadriglacialistické schéma alpské škály se stalo závažným obrazem kvartéřní minulosti vymezujícím po většinu minulého století rámec (v rutinní praxi s akronymními zkratkami W-R/W-R-M/R-M-G/M-D/G-D) pro stratigrafickou interpretaci všech jednotlivých dokladů tohoto úseku (např. v geologickém mapování). S nárůstem poznatků se ovšem od tohoto závazku odklání nejen biostratigrafická analýza. Řada nejasností vyvstává i s pokusy o přiřazení jednotlivých morén kontinentálního zalednění (a návazných říčních a jezerních uloženin) k jednotkám kvadriglacialistického schématu alpské škály. Také podrobné výzkumy terasových stupňů různých říčních údolí v oblastech mimo vlastní zalednění naznačují, že faktický počet chladných a teplých výkyvů byl větší, než předpokládá kvadriglacialistické schéma. Pionýrským dílem v tomto směru je v první řadě mimořádně robustní analýza terasového systému Vltavy Quida Záruby (Záruba 1940; Záruba a kol. 1977).

Konceptuální korekcí k řešení rozporů s kvadriglacialistickým modelem byl předpoklad sekundárních chladných a teplých výkyvů uvnitř jednotlivých glaciálů – chladných stadiálů a teplých interstadiálů (Soergel 1925; Woldstedt 1929; Zeuner 1935).

S dalším vývojem poznání se však snaha o jednoznačné rozlišení interstadiálů a interglaciálů, zvláště v hlubších úsecích čtvrtohorní minulosti, ukazuje jako nepříliš produktivní. K tomuto závěru vedou zejména poznatky ze studia souvislých sedimentárních sledů, zachycujících dlouhé úseky kvartéřní minulosti. V terestrickém záznamu jde v první řadě o sprašové série, kde jsou jednotlivé teplé úseky reprezentované specifickým půdním vývojem odděleny polohami větrem navátých spraší. Podmínky pro vznik a dálkový transport spraší jsou v mírném pásmu vázány výlučně na podmínky glaciálů. Sprašové horizonty vymezují tedy jednotlivé glaciály a současně konzervují uloženiny teplých úseků – půdní komplexy – a zabraňují jejich přestavbě následnými půdotvornými pochody. A protože typ půdy, její chemické a strukturní

charakteristiky jsou jednoznačně podmíněny poměry vegetačního krytu a charakterem klimatického vývoje, lze ze specifik jednotlivých půdních komplexů a úrovně zvětrávacích procesů velmi spolehlivě usuzovat rovněž na vegetační a klimatická specifika příslušného teplého období. Toto je v kostce vstupní rozvrh sprašové a půdní stratigrafie, přístupu, který byl rozpracován právě ve středoevropském prostoru (Kukla a kol. 1961; Kukla 1969, 1978, 1982) a vzhledem k objemu souběžných poznatků doznává zde nemalého uplatnění. Důležitým výsledkem výzkumu sprašových sérií bylo nejen obecné potvrzení naznačeného modelu. Prokázalo se, že půdní charakteriky jednotlivých interglaciálů jsou v řadě ohledů velmi odlišné, a tedy že i klimatický a vegetační vývoj jednotlivých cyklů, opakující se na řadě lokalit, nebyl zdaleka týž. Navíc rekonstrukce poměrů ve velkém množství sérií středoevropského prostoru ukázala, že střídání sprašových fází a interglaciálních půd je patrně hluboko do minulosti. Kombinace záznamu největších středoevropských sérií (Červený kopec v Brně, Krems a Stranzendorf v rakouském Podunají) spolu s nálezy měkkýší a obratlovcí fauny v jednotlivých horizontech (Ložek 1964; Binder 1977; Kukla 1978; Horáček 1981; Rabeder 1981; Kovanda a kol. 1995) poskytla velmi ucelený klimatostratigrafický rámec pro nejrůznější další referenční systémy terestrického záznamu. Podobně je tomu s vůbec nejúplnějšími sprašovými sledy, sériemi Luochuan, Xifeng či Jingbian v severní Číně (Kukla, An 1989; Yang, Ding 2010), které pokrývají souvisle celý úsek posledních 2,5 milionu let (obr. I.1.2). Faunové doklady ze sprašových sérií (zejm. Červený kopec, Krems, Stranzendorf) pak umožnily jednoznačnou korelaci relativních biostratigrafických škál se sledem jednotlivých glaciálních cyklů (Horáček 1981; Rabeder 1981; Horáček, Ložek 1988).

Současné výzkumy rozšiřují souvislý záznam sprašových sérií i řadou dokladů souvislých sedimentárních sledů jiných facií. Pro kontinentální poměry jsou klíčové zejména jezerní uloženiny – mimořádně kompletní záznam se specifickou dynamikou rozsivkových společenstev poskytují více než 200 m mocné uloženiny Bajkalu (Prokopenko a kol. 2006), podrobné informace s palynologickým záznamem vegetační historie čtvrtohor je k dispozici i z několika lokalit evropských – pilřového

významu jsou například vrty Grand Pile ve Francii (Woillard 1978), Tenaghi Philippon v severním Řecku (Tzedakis a kol. 2006) či sedimenty nejstaršího evropského jezera Ohrid v Severní Makedonii (Wagner a kol. 2014; kapitola I.5).

Vůbec nejvýznamnější informace o klimatické historii čtvrtohor poskytují ovšem sledy marinních uloženin, zejména pak série hlubokomořských sedimentů se záznamem planktonních a bentických mikrofosilií, s kontinuální sedimentační rychlostí (zhruba 2 cm za 1000 let) v ideálním případě nepřerušenu po stovky tisíc let. Velmi robustní doklady o průběžném střídání glaciálních a interglaciálních výkyvů přináší na tomto substrátu již první soustavné mikropaleontologické analýzy členitých marinních sledů v Itálii v padesátých letech minulého století, spojené zejména se jménem Cesare Emilianiho.

Průlomovým momentem se stává kombinace tradičních postupů kvantitativní paleoekologické analýzy mořských mikroorganismů (zejm. změny podílu teplomilných, resp. chladnomilných prvků) se spektrometrickou analýzou zastoupení různých izotopů makrobiogenních prvků v jejich schránkách (Emiliani 1955). Zásadním paleoklimatickým indikátorem se ukázal být procentuální podíl těžkého izotopu ^{18}O v celkovém objemu kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$), který se snižuje s přibývajícím teplotou vody. Vedle biotických informací představuje tato veličina nejvýznamnější *proxy* v současné výzkumné praxi.

Soustavnější poznatky umožňující využití tohoto typu dat v klimatostratigrafické analýze se však objevují teprve v průběhu sedmdesátých let (v první fázi zejm. ze severního a středního Atlantiku) díky rozvoji technických prostředků (hlubokomořské vrty) a analytických instrumentálních technik (radiometrické a paleomagnetické datování sedimentů, izotopová analýza apod.). Rutinní mnohačetná aplikace těchto metod na explozivně narůstajících souborech souvislých sledů hlubokomořských sedimentů, které se do laboratoří výzkumníků dostávají s rozvojem instrumentálních možností od přelomu šedesátých a sedmdesátých let, dokládá pak kontinuální sled střídání chladných a teplých úseků v průběhu celé kvartérní historie s nezvratnou přesvědčivostí. Tisíce souvislých vrtných záznamů z nejrůznějších oceánických oblastí, které jsou dnes k dispozici, otevírají možnost velmi

podrobných paleoenvironmentálních analýz a korelací s magnetostratigrafickými událostmi a absolutní chronologií.

Shodným rysem vysoce citlivého (high resolution) hlubokomořského záznamu je souběžná přítomnost dvou typů klimatických cyklů – fluktuací s amplitudou zhruba 1000 let (tzv. Dansgaard-Oeschgerovy cykly) a pravidelných dlouhodobých oscilací s amplitudou 23 tisíc, 40 tisíc nebo 100 tisíc let – střídání glaciálů a interglaciálů (glaciální cykly). Jednotlivé fáze glaciálních cyklů jsou průběžně číslovány – od současného interglaciálu (1) přes chladné a teplé výkyvy posledního cyklu (2, 3, 4) a úsek předchozího interglaciálu (5) až po odpovídající fáze hluboké předkvartérní minulosti – sudá čísla se vztahují k chladným výkyvům – glaciálům (resp. stadiálům), lichá k teplým výkyvům – interglaciálům (resp. interstadiálům). Tento sled marinních či kyslíkových izotopových stupňů (MIS či OIS) představuje dnes nejúplnější, nejúspornější a nejjednoznačnější vztažný systém chronostratigrafické korelace, použitelný nejen v globálním měřítku, ale i jako nástroj rutinní stratigrafické praxe v měřících lokálních a v terestrickém kontextu. V této souvislosti třeba zdůraznit velmi dobrou korelaci MIS a příslušných jednotek sprašové škály (Kukla 1977; 1978).

1.1.5 Příčiny ledových dob

Naznačený, důsledně polyglacialistický obraz nejmladší geologické minulosti začal nabývat nezpochybnitelných obrysů teprve počátkem sedmdesátých let minulého století. S poukazy, že střídání chladných a teplých úseků má do značné míry charakter rekurentního procesu, se do centra pozornosti postupně dostala rovněž představa o astronomických příčinách ledových dob, formulovaná sice již počátkem 20. století (Milanković 1920), avšak ve světle kvadriglacialistické evidence pokládaná dlouho za zcela irelevantní ryze teoretický model. Jejím jádrem byl předpoklad, že rozhodujícím zdrojem klimatických oscilací jsou změny insolace (objemu sluneční energie dopadající na zemský povrch), resp. odrážející periodické změny v poměrech zemské orbity a pohybu Země kolem Slunce. S použitím tří takovýchto parametrů (sklon zemské osy pohybující se v rozmezí 21–24° s periodicitou 25 ka,

pozice jarního bodu – precese s periodicitou 21 ky a excentricita zemské orbity s periodicitou 95 ky) vypočetl Milanković křivku příslušných změn insolace. Ta však nejenže ukazovala příliš velký počet periodických výkyvů, neodpovídající obecně přijatelnému kvadriglacialistickému schématu (žádný velký interglaciál apod.), ale ani nepřinesla nic, co by vysvětlovalo geologicky dobře doložené odlišnosti čvrtohorního režimu od poměrů předkvartérních. Milankovićovy insolační cykly pokračují s neztenčenou intenzitou hluboko do předkvartérní minulosti. Zvláště z tohoto důvodu nebyl dlouho Milankovićův model přijatelný ani pro důsledné stoupence polyglacialismu.

Změnu přinesl až koperníkovský převrat věd o Zemi v sedmdesátých letech 20. století. Mnohačetnou syntézou geofyzikálních, strukturně-geologických, mineralogických a petrologických, oceánografických, geomorfologických, historicko-geologických a paleontologických poznatků vzniká tehdy nový výkladový rámec geologické minulosti – globální tektonika či teorie litosférických desek. V plném rozsahu potvrzuje relevanci takřka zapomenuté Wegenerovy koncepce kontinentálního driftu a změny v konfiguraci oceánů a pevnin se stávají univerzálním vysvětlovacím principem. Kupodivu poskytují velmi uspokojivé vysvětlení rovněž pro kvartérní změny globálního klimatu a zdánlivou irelevanci Milankovićova modelu. Ukazují, že zdrojem postupného ochlazování, které charakterizuje globální klima již od počátku mladších třetihor, mohl být právě posun teplotně nestabilních kontinentálních mas do insolačně deficientních vysokých zeměpisných šířek a vznik trvale podchlazených oblastí kolem pólů, ovlivňujících klimatický režim celé planety (faktor v teoretické rovině předpovídaný již Lyellem, 1830).

V nejmladším úseku třetihor a ve čvrtohorách přistupuje k tomuto průběžně se prohlubujícímu vývoji další faktor – zdvih středových oblastí severních kontinentů. V první řadě se to týká Eurasie, kde tlak indické, africké a arabské desky působí masivní nasouvání uloženin druhohorních a třetihorních mořských pánví na kontinentální platformu, formování rozsáhlých pásmových pohoří a celkový zdvih eurasijské pevniny. Podstatná část největšího kontinentu se tak dostává do kilometrových výšek nad hladinou moře a stává se důležitým zdrojem

sezonality klimatu a generátorem postupného ochlazování planety. Alpská orogeneze, jak je tato obecná přestavba reliéfu souborně označována, probíhá v průběhu celých mladších třetihor, tj. více než 20 milionů let. Postupně se zesiluje a patrně nejintenzivnější je obecně v posledních dvou milionech let včetně současnosti. V plné míře to platí o zdvihu středoasijských velehor a vnitroasijských horských plošin. V důsledku celkového zdvihu kontinentů mizí vnitrozemská moře, říční sítě nabývají podoby zahloubených údolí s rychlým spádem. Rovněž tento faktor, omezující zadržování vody v krajině, přispívá k aridizaci rozsáhlých oblastí v centru kontinentů a zeslabení planetární schopnosti vyrovnávat periodické změny v celkovém objemu sluneční energie a jejím sezónním rozdělení. Zvyšuje se sezonalita klimatu a podchlazování subpolárních oblastí v úsecích s nižší insolací a Milankovičovy oscilace tak nabývají charakteru střídání glaciálů a interglaciálů.

Radikální zesílení této dynamiky pak nastupuje na přelomu staršího a středního pleistocénu, označuje se jako středopleistocenní revoluce nebo staro- až středopleistocenní přechodový úsek (*Early/Middle Pleistocene Transition*). Během tohoto úseku (MIS 22–15) se mění ráz glaciálních cyklů: zatímco ve starším pleistocénu mají charakter mírných výkyvů s průměrnou periodicitou 41 tisíc let a cel-

kem nevýraznými rozdíly mezi klimatem glaciálních a interglaciálních fází, od počátku středního pleistocénu výrazně převládá perioda 100 tisíc let s dominancí dlouhých a hlubokých glaciálních úseků. Tato změna se radikálním způsobem odrazila i v charakteru vývoje přírodního prostředí a reakci společenstev.

Posledním z výstupů koperníkovské revoluce věd o Zemi je zjištění, že klíčovou složkou globální klimatické regulace planety je systém oceánické cirkulace, vyrovnávající rozdíly v salinitě a teplotě oceánských mas a redistribující tyto komodity a živiny do hlubokomořského prostředí světového oceánu. Tento systém povrchové i hlubinné cirkulace je nazýván termohalinní výměník (THC – podrobně viz Horáček 2023). Kompletní obrat oceánické cirkulace systémem oceánických proudů termohalinního výměníku je odhadován na 1000 let. Zhruba s touto amplitudou probíhají i dočasné fluktuace jeho výkonosti (a tedy účinnost vyrovnávání lokálních teplotních nerovnováh), tak jak je na hlubokomořském záznamu odráží Dansgaard-Oeschgerovy cykly. Výkonost výměníku závisí obecně na řadě faktorů a při absenci některých se může i zastavit. Takovéto události mohou vést k radikálnímu poklesu teploty a počátku glaciálního režimu.

RÁMEČEK 3

Metody absolutního datování kvartérních sedimentů

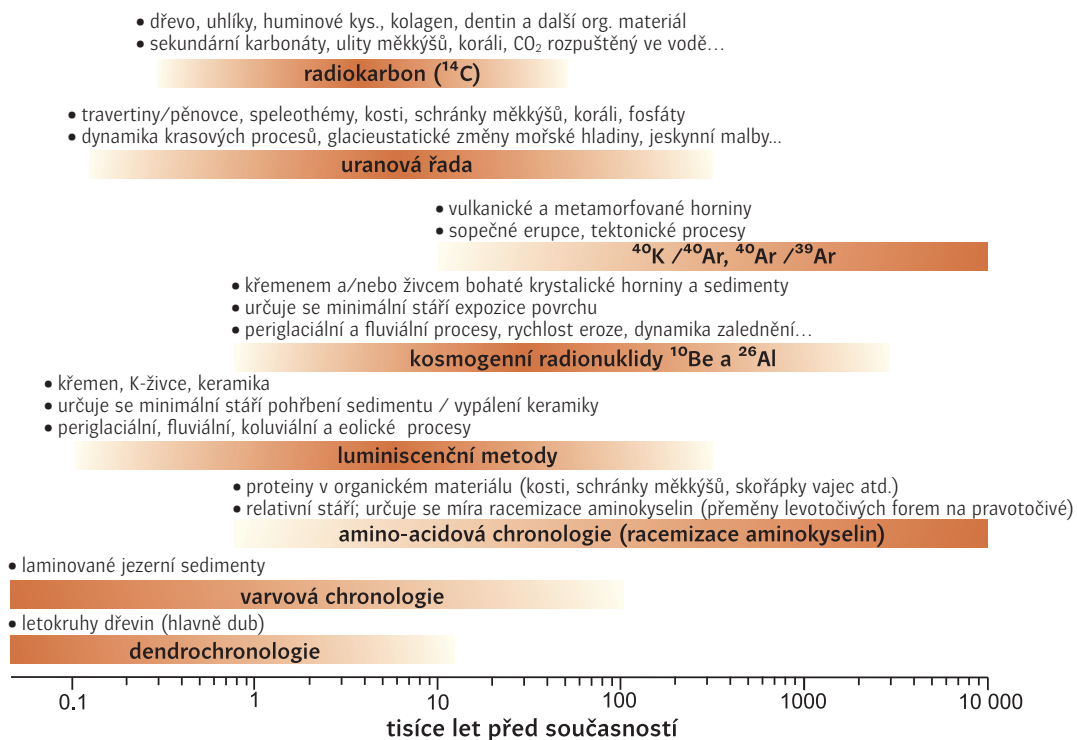
Moderní epochu výzkumu čtvrtohor vedle naznačených konceptuálních inovací a exponenciálního nárůstu empirické evidence i modelových rekonstrukcí provází v první řadě obrovský rozmach možností instrumentální analýzy. Klíčovou roli zde zaujímají vedle různých proxy soustav především postupy absolutního datování jednotlivých dokladů.

Revolučním momentem je v tomto smyslu objev nestabilního izotopu uhlíku ^{14}C – radiokarbonu (Ruben a kol. 1941), resp. jeho praktického využití v kvartérní chronostratigrafii, o které se zasloužil laureát Nobelovy ceny Willard Libby (Libby a kol. 1949). Během padesátých a šedesátých let minulého století došlo díky technologickým pokrokům k rozvoji a aplikaci řady dalších průběžně zdokonalovaných radiometrických metod (U/Th, K-Ar, Ar-Ar); navazující výzkum vlivu radioaktivního štěpení na okolní horninové prostředí pak umožnil relativně přesné časové zařazení stáří akumulace klastických sedimentů a archeologických nálezů pomocí metod optické a termální luminiscence (OSL, TL; Aitken a kol. 1963; Huntley a kol. 1985).

Instrumentálním milníkem je pak zavedení metody urychlovačové hmotnostní spektrometrie (Accelerator Mass Spectrometry – AMS) v polovině osmdesátých let, umožňující radiokarbonové datování řádově

menších vzorků organického materiálu s podstatně větší přesností, než je tomu u konvenční metody. Pomocí AMS je navíc možné měřit zastoupení terestrických kosmogenních radionuklidů (^{10}Be , ^{26}Al , ^3He , ^{36}Cl , ^{21}Ne) v minerálech, čímž se otevřela možnost relativně spolehlivého datování celé řady erozně-sedimentačních a periglaciálních procesů (Elmore, Phillips 1987).

V diagramu níže jsou uvedeny stručné charakteristiky nejčastěji používaných metod datování kvartérních sedimentů a jejich časový dosah.



(Grafika: Jan Hošek)

I.2 Nejmladší geologie střední Evropy: vstupní rozvrh čtvrtohorních změn

Jan Hošek a Ivan Horáček

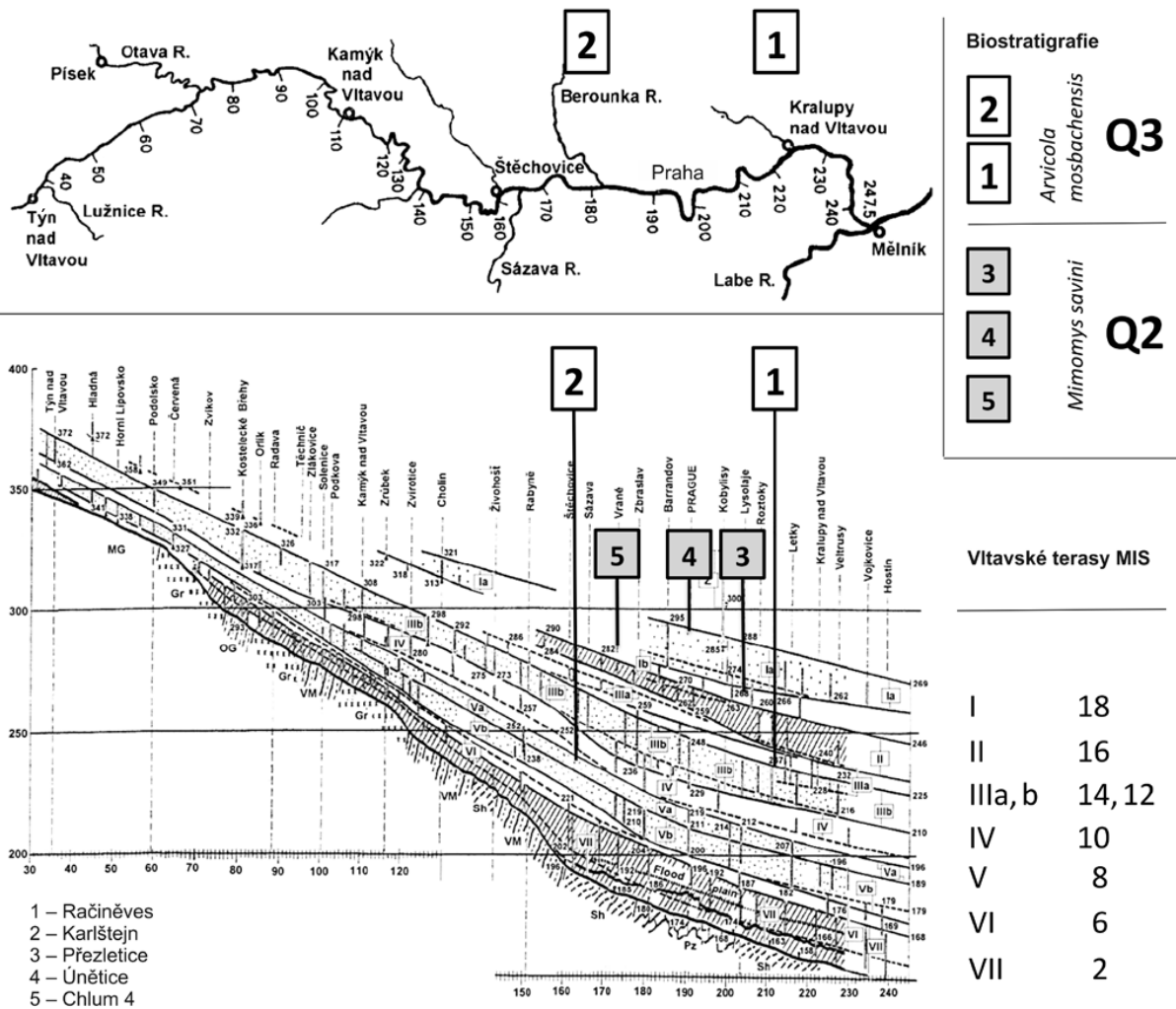
Čtvrtohory jsou z geologického hlediska úsekem vcelku zanedbatelným, který se v tradičním pohledu liší od předchozích epoch pouze intenzitou klimatických oscilací. Neudivuje tak, že standardní interpretační schémata (jako terasový systém alpských řek – viz předchozí kapitola) tu vycházela z předpokladu takřka výlučného vlivu exogenních faktorů – eroze, odnosu a sedimentace v tektonicky stabilizovaném kontinentálním prostředí. Horotvorné pohyby a další endogenní faktory geologického vývoje byly vnímány jako záležitost předkvartérních epoch. Tuto představu je třeba korigovat nejen vzhledem k shora zmíněným globálním klimatickým efektům, ale i k rozsahu vlivů, jimiž alpské vrásnění bezprostředně ovlivňuje nejmladší geologickou minulost našeho území.

I.2.1 Historie reliéfu

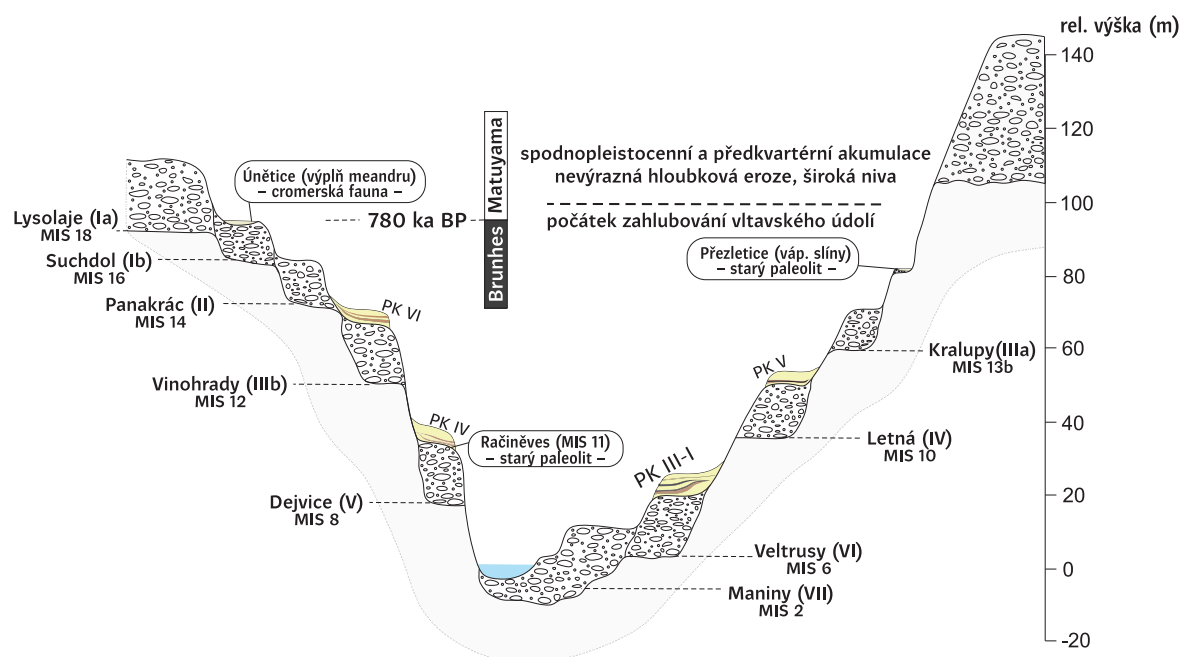
Je třeba mít na paměti, že ještě koncem miocénu zasahuje do bezprostředního sousedství našeho území záliv střeoevropského moře – Paratethydy – a vstupním rozvrhem krajinného vývoje Českého masivu jsou rozsáhlé přímořské nížiny s velmi malým spádem. Pohyb alpských a karpatských mas, regující na tlak indické, arabské a africké litosférické desky, se v naší oblasti projevuje postupným zdvihem celého území a zahlubováním říční sítě. Až do závěru staršího pleistocénu však tento vývoj nemění celkový nížinný charakter reliéfu české kotliny s členitými mokřady, slepými rameny pomalu tekoucích řek, rozsáhlými rákosinovými porosty apod. O tomto krajinném rázu svědčí nejen výrazný podíl mokřadních forem v staropleistocenních společenstvech (např. nápadně hojně nálezy bobrů – včetně zvláštního rodu *Trogotherium*, který počátkem středního pleistocénu vymírá), ale mj. i řada podivností ve složení současných společenstev, například ta, že plnou třetinu naší ptačí fauny tvoří formy úzce vázané na rákosiny a další mokřadní

stanoviště, která dnes zaujímají pouhých 3 % celkové rozlohy. Zásadní přestavba reliéfu naší krajiny nastává na konci staršího pleistocénu, kdy počíná současné období vyklenování Českého masivu. Soustavný tektonický výzdvih společně s efektem zvyšující se amplitudy glaciálních cyklů (viz níže) se projevuje zvětšováním spádu řek a intenzivní hloubkovou říční erozí. V této době počíná zahlubování údolní sítě českých řek a vytváření stávajícího souvislého sledu údolních terasových stupňů a odpovídajících štěrkopískových akumulací. Jednotlivé terasové úrovně různých řek Českého masivu lze do značné míry vzájemně korelovat (Záruba 1940; Balatka, Sládek 1965; Šibrava 1972; Tyráček a kol. 2004) a navázat na klimatostratigrafické schéma kvarterní minulosti (obr. I.2.1 a I.2.2; Horáček, Ložek 1988). Nejvyšší terasové uložení situované na hranách současných kaňonových údolí vltavského systému jsou dobře datovány jak biostratigraficky, tak magnetostratigraficky. Zásadní zdroj informací z tohoto pohledu poskytuje lokalita Únětice. Sedimenty opuštěného meandru vystupující v přímém nadloží suchdolské terasy, tj. 95 m nad dnešní hladinou, byly paleomagneticky datovány na rozhraní epoch brunhes/matuyama, 778 tisíc let BP (Kočí a kol. 1974), čemuž odpovídá i biostratigrafická interpretace bohaté obratlovčí a měkkýší fauny cromerského typu (Záruba a kol. 1977).

Biostratigrafickým kontextem je datováno i sedm nižších terasových úrovní, odpovídajících jednotlivým glaciálním cyklům, včetně dnešního cyklu (viselský glaciál – holocén), jemuž odpovídají štěrkopískové a nivní uložení současného údolního dna). Na jihovýchodních okrajích Českého masivu (jižní a východní Morava, Vídeňská pánev), kde se uplatňuje již spíše efekt zatížení masivu nasouváním alpských a karpatských mas, odpovídá tomuto úseku naopak mírný souvislý pokles, jehož důsledkem jsou mj. desítky metrů mocné akumulace štěrkopísků (např. tuňanská terasa v Brně) či souvislé akumulace sprašových sérií (srv. Červený kopec,



Obr. I.2.1 Podélný profil terasovým systémem Vltavy mezi Mělníkem a Týnem n. Vltavou. Římské číslice označují jednotlivé terasové stupně původního Zárubova schématu, doplněné o předpokládané korelace s jednotkami klimatostratigrafické škály (MIS), arabské číslice vyznačují naleziště relevantních faunových dokladů umožňujících biostratigrafické datování. Korelace terasového systému (terasy I–VII) s klimatostratigrafickou škálou (MIS) a biostratigrafickými doklady sedimentárního pokryvu příslušných terasových uloženin (1–5). (Zdroj: převzato ze Záruba a kol. 1977; Tyráček a kol. 2004)



Obr. I.2.2 Morfostratigrafické schéma terasového vývoje Vltavy (podle Záruby a kol. 1977; Ložka 1979 a Tyráčka 2001) s hranicí magnetostratigrafických epoch Brunhes a Matuyama a s naznačenou pozicí paleontologických a archeologických lokalit zmiňovaných v textu. (Grafika: Jan Hošek)

Krems atd.), které by v západních částech Českého masivu byly bezpochyby erodovány.

Současná tvářnost české kotliny se tedy formuje především v průběhu středního a mladšího pleistocénu v úseku posledních zhruba 500 tisíc let. Dřívejší období bylo přes nemalé podobnosti již zřetelně odlišné. V plné míře to platí i o takových skutečnostech, jako je složení společenstev nebo průběh glaciálních cyklů. Příkladně v savčí fauně se s typickými glaciálními společenstvy setkáváme teprve od počátku středního pleistocénu. Ve starším pleistocenu je charakteristická spíše značná podobnost jednotlivých společenstev – shodné druhy se objevují jak v glaciálních, tak interglaciálních kontextech, odlišnosti jsou pouze v zastoupení doplňujících náročných druhů. Nelze vyloučit, že rozsáhlé změny prostředí předznamenávající přechodový úsek staršího a středního pleistocénu (EMPT) rovněž podstatně přispěly k rozšíření areálu člověka. Na rozdíl od předchozího úseku je totiž od počátku středního pleistocénu náš druh v Evropě doložen zcela bezpečně (Mauer, Steinheim, Atapuerca atd.).

I.2.2 Sedimentární dynamika a litostratigrafický záznam

Geologický obraz čtvrtohor, nejmladšího úseku minulosti, je spojen s dynamikou pokryvných uloženin. Jejich formování odráží nejen reliéfovou dynamiku krajiny, ale v první řadě též působení klimatických faktorů podmiňujících charakter zvětrávání horninového substrátu, odnos, redepozici a postsedimentární změny příslušných zvětralin. Charakter sedimentační dynamiky kvartérních uloženin se tak jednoznačně odvíjí od specifík kvartérního klimatického režimu – střídání glaciálů a interglaciálů. Litostratigrafický záznam minulosti – sled sedimentačních událostí a změn zastížených sedimentů – tak poskytuje opěrnou informaci o klimatické a stanovištní dynamice zastíženého úseku a důležitý pohled do historie zkoumaného území. Ideální synoptický přehled změn sedimentační dynamiky, vegetačních charakteristik a klimatických podmínek v průběhu glaciálního cyklu je znázorněn na obr. I.3.1

a I.3.2. Podrobnější charakteristiky podáváme v následujících odstavcích.

Pro humidní a kvazi-stabilní klima interglaciálních období je charakteristický intenzivní půdní vývoj – přestavba pokryvných sedimentů a podložních hornin s výrazným podílem chemického zvětrávání v podmínkách vysokých teplot, dostatku srážek a působení vegetačního krytu.

Indexovou charakteristikou glaciálního režimu je naopak nestabilita klimatu a řídký vegetační kryt projevující se zvýšenou dynamikou erozně-sedimentačních procesů a akumulací nejrůznějších forem svahovin, které představují plošně nejrozsaáhlejší typ kvartérních uloženin. Unikátní komponentou čtvrtohorních pokryvných uloženin vázanou jednoznačně na podmínky glaciálů jsou nicméně spraše – produkt fyzikálního zvětrávání hornin a dálkového eolického transportu jejich prachových částic. S ohledem na jejich paleoklimatický a paleogeografický význam a fakt, že podstatná část paleolitických nálezů pochází z tohoto typu sedimentu, je vhodné sprašim věnovat samostatnou kapitolu.

I.2.2.1 Spraš – indexový sediment glaciálů

Spraše jsou jedním z nejrozšířenějších terestrických sedimentů (pokrývají zhruba 10 % povrchu kontinentů, především nížinné a střední polohy severní polokoule) a charakteristickou facií kvartéru, který nemá v předchozích geologických úsecích období. Tento typ sedimentu má celou řadu jedinečných vlastností, které více či méně souvisí s environmentálními specifiky glaciálního prostředí.

Extrémní amplitudy denních a sezónních teplotních výkyvů, charakteristické pro vrcholné fáze glaciálních úseků, jsou příčinou zvláštního typu fyzikálního zvětrávání hornin, tzv. deskvamace. Prachová zrna vzniklá tímto mrazovým rozpadem se společně s jemnozrnnou komponentou sypkých sedimentů (fluviální, ledovcové a proluviální akumulace, obnažené kontinentální šelfy, pouště) stává zdrojovým materiálem větrného transportu. V lesuprosté glaciální krajině je prach větrem přemístován na velké vzdálenosti a akumuluje v geomorfologicky příhodných místech. Díky tomu se spraš vyznačuje dokonalou zrnitostní vytríděností s naprostou převahou prachovité frakce (obvykle 70–90 %, jíl a písek tvoří ve spraši jen doplňující,

kontextuálně specifickou složku) a homogenní strukturou bez zřetelné laminace. Spraš však není pouhá nahromaděná prachu (Pécsi 1990). Klíčovým zdrojem vlastností spraše je vysoce specifická postsedimentární diagenese prachové akumulace – lesifikace (zesprašnění). Lesifikace je podmíněna zvláštním typem zvětrávání, označovaným jako sialiticko-karbonátové. Důležitou roli v tomto procesu hraje mráz a kapilární vlhkost. Dochází k iniciálnímu chemickému zvětrání prachových zrn živců s uvolněním mobilních kationtů sodíku, draslíku a vápníku. V podmínkách srážkově deficientního glaciálního klimatu ovšem nedošlo k úplnému vyplavení vápníku. Část zpětně agreguje na zrna silikátů a vzniká tzv. pelitomorfnní karbonát, který je hlavním zdrojem jedinečných vlastností tohoto sedimentu: spraš je mimořádně úživná pro rostliny, má hranolovitou odlučnost, svislé stěny sprašových odkryvů jsou dlouhodobě stabilní a je rovněž ideálním fosilizačním prostředím pro vápnité ulity měkkýšů a kosti obratlovců. Minerální komponenta spraší je kromě CaCO_3 (ve střední Evropě obvykle 7–15 %) tvořena především křemenem (~50 %), dále živci (~10 %), slídou (5–10 %) a těžkými minerály (<5 %) (Pelíšek 1969; Maruszczak, Wilgat 1995); z jílových minerálů výrazně převládá ilit a kaolinit (~80 %), v menším zastoupení se pak vyskytují montmorillonit a smektit, jejichž relativní množství se v evropských spraších zvyšuje směrem na východ (Rousseau a kol. 2007). Důležitou minerální složkou jsou i oxidy a hydroxidy železa (především limonit, goethit a hematit), díky kterým má spraš charakteristické okrové až světle rezavé zbarvení.

Spraše tedy jednoznačně vymezují chladné úseky (glaciály), současně však mohou uchovávat i uložení úseků teplých (interglaciály či interstadiály), které se vyznačují relativním sedimentačním klidem, akcelerací procesů chemického zvětrávání a zvýšenou intenzitou půdotvorby. V sedimentárně příhodných oblastech tak mohou být zachovány celé sledy po sobě následujících glaciálně-interglaciálních cyklů poskytující podrobný záznam specifik jednotlivých úseků. Takto vzniklá souvrství spraší a fosilních půd se označuje jako sprašové série.

Diagenetické a pedogenní procesy probíhající ve spraši jsou do značné míry ovlivněny charakterem regionálního klimatického vývoje a s tím

souvisejícím typem vegetačního pokryvu. To je dobře patrné na faciální divergenci evropských spraší, které jsou součástí více méně souvislého pásu táhnoucího se napříč celým kontinentem až do vnitroasijských stepí (European Loess Belt). Regionální facialita spraší a půd je patrná zejména podél současného SZ–JV a S–J klimatického gradientu, tj. z vlhkých oceánických oblastí v severozápadní a severní Evropě přes střední Evropu směrem k Mediteránu a Černému moři (Lekhmul a kol. 2021). Příмым důsledkem je například nižší intenzita ilimerizačních procesů interstadiálních a interglaciálních půd ve vnitřních částech kontinentu (Panonská pánev, východoevropské stepi), resp. zvýšená intenzita glejových, soliflukčních a krypturbačních procesů v severních a severozápadních okrajích (Belgie, Sasko, Polsko, Slezsko) a horských oblastech nižších zeměpisných šířek. Četné sedimentologické a paleopedologické výzkumy klasické sprašové geologie (např. Haase a kol. 1970; Kukla 1977; Pye 1987; Bronger, Heinkele 1989; Pesci 1990) doložily, že jsou tyto regionální rozdíly způsobeny především odlišnou úrovní zvětrávacích a pedogenetických procesů.

1.2.2.2 Spraš na území ČR – rozšíření a úložné poměry

Podstatná část střední Evropy, včetně našeho území, byla během pleistocénu nezaledněným koridorem mezi skandinávským a alpským ledovcem. Díky tomu zde ve vrcholných fázích glaciálů docházelo k průběžné akumulaci spraše, na geomorfologicky příhodných místech v relativně velkých mocnostech.

I když se dnes se spraší setkáváme především v nížinných polohách hlavních akumulačních oblastí (Polabí, moravské úvaly), jejich původní rozsah musel být podstatně větší, v postglaciální fázi značně redukován erozními a degradačními procesy. Dokládají to mj. izolované výskyty sprašových sedimentů v horském reliéfu (často i 1000 m n. m.), kde se zachovaly jako výplň sutových kuželů, bazální člen facie vchodových jeskynních sedimentů, ve skalních puklinách atd. Ve středoevropských podmínkách se spraše obvykle vyskytují v nadmořských výškách okolo 150–350 m, v oblastech s ročními úhrny srážek menšími než 700 mm. Ve vyšších, srážkově bohatších polohách (ale i v nížinách nejsevernějších okrajů) byly spraše během postglaciálního období odvápněny

a jsou zachovány v podobě tzv. sprašových hlín (prachovice, loess-like sediments, Loesslehm). Sprašové hlíny se od spraší liší rezavě hnědým zbarvením, výraznějším zastoupením jílové frakce (až 50 %), četnými limonitovými a manganovými konkréciemi a především pak výrazně nižším obsahem CaCO_3 (obvykle do 1 %) (Ambrož 1947).

V reliéfově členité oblasti Českého masivu docházelo k sedimentaci spraší především na závětrných (tj. k východu obrácených) stranách svahů, kde nezřídka dosahují mocností i více než 10 m. Často leží v nadloží štěrkových akumulací říčních teras a vyrovnávají původní stupňovitý povrch svahů hluboce zařizlých toků (obr. 1.2.2). Největší mocnosti dosahují spraše na terasovém stupni, jehož vytvoření předcházelo jejich sedimentaci. Výše, nad staršími terasami, jim časově odpovídá jen částečná akumulace a převažuje odnos. Proto jednotlivé členy sprašových sérií směrem na vyšší terasové stupně vyklíňují a vytvářejí typickou šupinovitou (teleskopickou) stavbu (Ložek 1979). Na Moravě, kde se hloubková eroze v pleistocénu tolik neuplatňovala, se největší akumulace dochovaly při východním okraji Českého masivu, resp. v úpatí svahů hlavních toků (Dyje, Svratka, Morava), kde se střídala eroze s akumulací, aniž muselo dojít k většímu zahloubení údolí. S ohledem na charakter popsaných úložných poměrů je zjevné, že se na takto vzniklém sprašovém souvrství uplatňují nejen procesy eolické, ale ve zvýšené míře i gravitační (svahové). Z těchto důvodů se zde obvykle setkáváme se značnými hiáty a diskordancemi vyvolanými intenzivním působením odnosných procesů. V chráněných úsecích, zejména v úpadech nebo pod svahy terasových stupňů dochází ovšem ke svahové akumulaci takto erodovaného materiálu. Nezanedbatelnou část sprašových sérií proto ve skutečnosti netvoří spraš, ale gravitačně redeponovaný sediment (obvykle směs spraše a fosilních půd), který akumuluje v chráněných úsecích, zejména v úpadech nebo pod svahy terasových stupňů (obr. 1.2.2). Z těchto důvodů jsou na našem území soustavnější sekvence sprašových sérií velmi vzácné, na rozdíl od nížinných oblastí středního a dolního Podunají či pontské oblasti, kde jsou na sprašových plató v důsledku omezené eroze povrchu a nízké intenzity periglaciálních procesů zachovány jedny z nejkompletnějších sérií v Evropě, pokrývající mnohde souvisle

časový úsek posledního miliónu let (Marković a kol. 2008; Lehmkuhl a kol. 2021). Přesto mají koluviální horizonty ve středoevropských sprašových sériích velký paleoklimatický význam. Bývají totiž vázány na specifické klimatické a vegetační poměry, obvykle souvisí s nestabilitou prostředí a vymezují přechod z teplejších úseků do klimaticky nepříznivých období či naopak. Zvláštní postavení mají v těchto eolicko-deluviálních sekvencích tzv. hlínopísky (*pellet sands*) – rytmicky zvrstvené agregáty velikosti pískových zrn tvořené prachem a půdními částicemi (Kukla 1975). Hlínopísky jsou produktem ronového splachu vysušeného povrchu indikující dlouhodobě suché období následované

sezónou přivalových dešťů. Ve fosilním záznamu akumulace hlínopísků reprezentuje suché stepní prostředí s vysokou sezonalitou klimatu. Zásadní význam svahovin ve sprašových sériích ovšem spočívá v tom, že často překrývají interglaciální a interstadiální fosilní půdy, čímž je velmi efektivně konzervují a umožňují jejich detailní studium (na rozdíl od svahovinami nečleněných sérií na sprašových plató, kde kvůli polygenetickému vývoji půd nelze v záznamu vyčlenit jednotlivé interstadiální fáze vývoje). Takto vzniklá souvrství půd, svahovin a spraše se nazývají pedokomplexy (PK) a vystupují jako zásadní stratigrafické jednotky pro členění terestrického záznamu pleistocénu.

RÁMEČEK 4

Spraš a instrumentální paleoklimatologie

Postdiagenetické a sedimentační procesy lze do jisté míry kvantifikovat a naměřené údaje využít při rekonstrukci regionálních paleoenvironmentálních podmínek jednotlivých úseků glaciálních cyklů. Mezi základní postupy v tomto smyslu patří především nástroje **environmentálního magnetismu** – měření magnetické susceptibility a remanentního magnetismu. Ve sprašových sériích tyto metody identifikují typ a velikost magnetických minerálů. Tyto parametry jsou přímo ovlivněny in situ pedogenezí a postsedimentárními procesy chemického zvětrávání (Heller a kol. 1991; Sun, Liu 2000). Získané křivky magneto-minerálních a granulometrických variací proto poskytují relativně efektivní nástroj paleoklimatické analýzy. Interpretační sylogismus se odvíjí od předpokladu, že během humidnějších období je zvýšená početnost a aktivita půdních bakterií, jejichž metabolická činnost se podílí na přestavbě krystalických struktur minerálů a vzniku extrémně jemnozrnných (supraparamagnetických) minerálních zrn (především magnetit, v menší míře také maghemit; Dearing a kol. 1996; Liu a kol. 2005). Magneto-mineralogická skladba spraší je řízena řadou dalších environmentálních (zvětrávacích) pochodů, které jsou také přímo vázány na klima – hydrolyza/alkalizace, oxidace/redukce, hydratace/dehydratace, rozpouštění/srážení. Chemická alterace způsobuje transformaci volných iontů železa (zejm. procesy oxidace Fe^{2+} , redukce Fe^{3+} , resp. jejich hydrolyza), což vede ke vzniku specifických magnetických minerálů (nejběžnější hematit a goethit) v závislosti na intenzitě a způsobu zvětrávání. Kvůli všem výše zmíněným pochodům je v paleopůdních a pedogenezí postižených horizontech magnetický signál obecně několikanásobně (3–5×) vyšší než v surové spraši (Evans, Heller 2001). Opomeneme-li specifika sibiřských a aljašských spraší, je tento model v základu platný víceméně ve všech regionech severní polokoule. Jeho relevance byla robustně potvrzena výzkumem nejkompletnějších sprašových sledů – sérií Luochuan, Xifeng a Nanjing v čínském sprašovém plató (Kukla 1977; An a kol. 1991), pokrývajících stratigraficky celý pleistocén a nejvrchnější úsek pliocénu. Naměřené hodnoty variací magnetické susceptibility perfektně odpovídají kyslíkovému izotopickému záznamu hlubokomořských sedimentů (obr. I.1.2), a umožňují tak přímou korelaci kvartérních klimatických oscilací terestrického a mořského prostředí.

Mimo nástroje environmentálního magnetismu patří mezi rutinní postupy instrumentální analýzy sprašových sérií také **metody geochemické**, v užším slova smyslu pak časově a finančně nenáročná prvková

analýza. Během chemické alterace sprašových uloženin dochází k migraci lépe rozpustných prvků (např. Sr, Ca, Mg), zatímco dotčený horizont je relativně obohacen o prvky imobilní (např. Rb, Ti, Al). Tento sylogismus poskytuje základní interpretační rámec nejen pro analýzu charakteru lesifikace, ale i pro rekonstrukce intenzity zvětrávání ve sprašových sériích, jejíž míru lze kvantifikovat vzájemným poměrem jednotlivých komponent příslušné alterační dynamiky. Analýza stabilních izotopů umožňuje kvantifikaci klimatických indikátorů ($\delta^{18}\text{O}$ a ^{10}Be), rekonstrukci vegetace a srážkových úhrnů ($\delta^{13}\text{C}$ z organických zbytků, analýza uhlovodíků) případně identifikaci provenience zdrojového materiálu ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$).

Aplikovatelnost instrumentálních metod se pak odvíjí v první řadě od pokroku v možnostech absolutního datování. Zásadní jsou v tomto smyslu metody luminiscenční (RÁMEČEK na str. 22) s časovým dosahem okolo 400 ka. To zahrnuje poslední čtyři klimatické cykly (MIS 11–2), tedy období, které je v evropském sprašovém záznamu zastoupeno zdaleka nejhojněji, a existují k němu tudíž i nejpodrobnější kontextuální informace. V kombinaci s dalšími datovacími metodami (AMS ^{14}C , amino-acidová chronologie, tefrochronologie) a velmi podrobným vzorkováním glaciálních úseků se otevřela možnost postihnout a precizně stratigraficky zařadit i efekty krátkodobých klimatických výkyvů nejmladších cyklů (např. Dansgaard-Oeschgerovy oscilace), resp. oddělených výkyvů uvnitř jednotlivých MIS zón. Klimatostratigrafické výstupy lze pak korelovat s ledovcovým záznamem, jezerními sedimenty či výsledky izotopových analýz speleothém (Maher 2016). Takovéto rozlišení, blížící se podrobným záznamům jezerních uloženin, bylo v dřívějších dobách těžko představitelné. Spraše se tak jeví (prizmatem současných instrumentálních analýz i díky svému plošnému rozšíření) jako ideální facie pro získání regionálních paleoklimatických informací na jemné stratigrafické škále a k rekonstrukci paleoenvironmentální rozmanitosti glaciálního prostředí.

1.2.2.3 Sedimentární specifika interglaciálního vývoje

Půdní vývoj je výsledkem dlouhodobého chemického zvětrávání lokálně specifických půdních substrátů. Jejich chemismus a mechanické vlastnosti výrazně ovlivňují specifika příslušných půdních typů. Nejrozšířenějším půdním substrátem je z důvodů probraných v předchozích odstavcích spraš. Terminálním produktem interglaciálního půdního vývoje na sprašových substrátech jsou odvápněné vícehorizontové hnědé až červené půdy s úplným vyplavením mobilních iontů a vysokým stupněm ilimerizace – separace půdního jílu vzniklého přeměnou živců na jílové minerály. Intenzita těchto přestaveb je úměrná teplotním a vlhkostním poměrům a celkové době jejich působení. V různých klimatických podmínkách se setkáváme s různými mezistupni těchto přestaveb, vzniklé iniciální půdy se pak stávají substrátem návazného půdního vývoje. Struktura výsledných půdních komplexů odráží specifika klimatického průběhu jednotlivých

interglaciálů. Zásadním činitelem neobyčejně zesilujícím fyzikální a chemické faktory půdotvorných procesů je působení kořenových a listových kyselin produkovaných lesním porostem. Stručně řečeno, určujícím faktorem půdního vývoje je v našich šířkách vegetace. Mezi charakterem vegetace, půdním vývojem a klimatickým režimem existují srozumitelné relace, od nichž se odvíjí mnohé z technik paleoklimatické a paleoenvironmentální interpretace nejmladší geologické minulosti. V těchto souvislostech je však nezbytně nutné mít na zřeteli komplementaritu zúčastněných procesů v různých kontextech a facialitu příslušných jevových forem. Erozi a transportu na jednom místě odpovídá sedimentace a s ní související změny na jiném místě.

Sedimentačním ekvivalentem rozpouštění a vyplavování solí z horninových substrátů a půd, typického jevu interglaciálního režimu, tak je mj. vznik travertinů, vápnitých jezerních uloženin, jeskynních sintrů (speleotém) a zvětrávacích kůr. Charakteristickým společným rysem těchto chemosedimentů je laminární vrstvení, vysoký podíl CaCO_3 a pestré

zastoupení doprovodných iontů (Mg, Fe, Al, Ba, Sr), jejichž koncentrace se mění nejen v závislosti na specifikách lokálního prostředí, ale i v závislosti na režimu klimatickém, podobně jako intenzita sedimentace. Karbonátové uloženiny jsou potenciálně datovatelné radiometrickými metodami (U/Th, viz RÁMEČEK na str. 22), důležitým předpokladem je zde však krystalizační homogenita a absence druhotných metasomatických alterací (možnosti, v případě karbonátových uloženin, vždy velmi aktuální).

Nejnápadnějším – a z archeologického hlediska patrně nejvýznamnějším – typem těchto uloženin jsou pramenné vápence – travertiny, zvláště pak velká sedimentární tělesa vázaná na vývěry hydrotermálních či specificky obohacených vod. Ty vytvářejí velké pramenné kupy často přecházející v systém jezerních kaskád, které se stávají ideálním sedimentačním prostorem pro uloženiny následného chladného období, kdy je tvorba travertinu zastavena. V travertinových komplexech je možné sledovat velmi podrobně jak vývoj příslušného tepleho období (roční přírůstkové vrstvy travertinu, otisky listů sousední vegetace, hojné pozůstatky ulit měkkýšů a koster obratlovců, mnohdy – zejména u pramenů s efuzí CO₂ – nahromaděné ve vysokých koncentracích), tak vývoj počátečních fází následných glaciálů (sled pokryvných uloženin, většinou s hojnými měkkýši, obratlovci i doklady člověka). Zvláště u velkých travertinových těles bývají ovšem úložné poměry mimořádně komplikované (postsedimentární deformace tělesa, druhotné podpovrchové rozpouštění travertinu, vyplňování podpovrchových dutin nadložním autochtonním i allochronním materiálem apod.) a jejich korektní interpretace ne zcela snadná. Tak je tomu nejen s travertiny eemskými (Gánovce, Horka-Ondrej, Burgtona aj.), ale i holocénními (Svatý Jan pod Skalou aj.) a zejména

pak s travertiny starších cyklů (Ehringsdorf, Bilzingsleben, Pažica, Dreveník, Tučín). Neméně komplikovaná je ovšem i stavba jeskynních výplní. Zde je nejvýznamnějším indikátorem interglaciálního režimu přítomnost krystalických speleotém – sintrů.

Faciálním ekvivalentem pramených vápenců, jezerní křídly či jeskynních speleotém je amorfní povrchový sintr, pěnitec. Vzniká srážením karbonátu na skalních stěnách z povrchového vodního filmu činností mikroskopických organismů. Tento sediment, dnes charakteristický pro vlhké horské a podhorské oblasti, je v nižších polohách vysoce signifikantním indikátorem klimatického optima interglaciálů, tím spíše, že v sedimentárních sledech skalních osypů či jeskynních vchodů tvoří nápadný šedavý vápnitý horizont. Ve všech naznačených případech je nezanedbatelným faktorem karbonátové sedimentace aktivita biogenní složky prostředí – zejména hub, lišejníků a řas. Podobně je tomu v případě půdní dynamiky solí železa a manganu, kde podstatnou úlohu hraje konsorcium chemolitotrofních bakterií, které výsledně fixuje půdní železo do inertní formy půdního magnetitu. Jeho obsah lze pak kvantitativně měřit jako magnetickou susceptibilitu. Křivky magnetické susceptibilitu takto získané ze souvislých sprašových sérií odpovídají velmi dobře příslušným sériím izotopických paleoteploz z marinního záznamu (Kukla, An 1989; obr. I.1.2) a tuto techniku lze tedy využívat jako nástroj kvantitativní paleoklimatické analýzy (viz RÁMEČEK na str. 28). Ve všech diskutovaných případech je intenzita chemosedimentace podstatně ovlivněna aktivitou příslušných organismů – ta závisí zjevně na teplotě a vlhkosti prostředí. Všechny tyto typy sedimentace charakterizují interglaciální režim, jejich omezení či zástava vyznačují konec interglaciálu, v průběhu glaciálu se s nimi setkáváme vždy jen výjimečně.

I.3 Průběh glaciálního cyklu: poslední cyklus jako model

Jan Hošek a Ivan Horáček

Tradiční ikonou znázorňující zobecněný průběh glaciálního cyklu je Iversenův diagram (Iversen 1954), v němž extrémní fáze cyklu – pleniglaciál a interglaciál – propojují přechodné úseky charakterizující postupné přestavby přírodního dění. Náznornou konkretizaci Iversenova schématu pro podmínky střední Evropy poskytuje diagram sestavený Kukulou (Pleiner a kol. 1978), který přetiskujeme v obr. I.3.1. Důležitou korekcí Iversenova schématu je skutečnost, že úseky interglaciálu a vrcholného glaciálu fakticky trvají jen velmi krátkou dobu, většinový obraz odpovídá spíše úsekům přechodovým.

Naznačené údaje, stejně jako níže uvedené charakteristiky průběhu glaciálního cyklu platí ovšem v plné míře pouze pro úsek mladšího a středního pleistocénu. O cyklech staršího středního pleistocénu a zejména pak o průběhu staropleistocenních cyklů jsou k dispozici informace většinou jen dosti neúplné, dokládající nicméně řadu odlišností od poměrů nejmladších cyklů. V každém případě obecným modelem pro vývoj prostředí v průběhu kvartérního klimatického cyklu jsou poznatky o podrobně dokumentovaném posledním glaciálním cyklu, tj. období svrchního pleistocénu (~130–11,7 ka, MIS 5–2; obr. I.3.2), zahrnující interglaciál eem (riss/würm) a viselský glaciál (würm). Období posledního glaciálu je tradičně děleno na časný glaciál (eoglaciál, ~100–70 ka BP, MIS 5d–5a), pleniglaciál (~70–15 ka BP, MIS 4–2) a pozdní glaciál (~15–11,7 ka BP, MIS 3) a pozdní (30–15 ka BP, MIS 2) (Lisiecki, Raymo 2005).

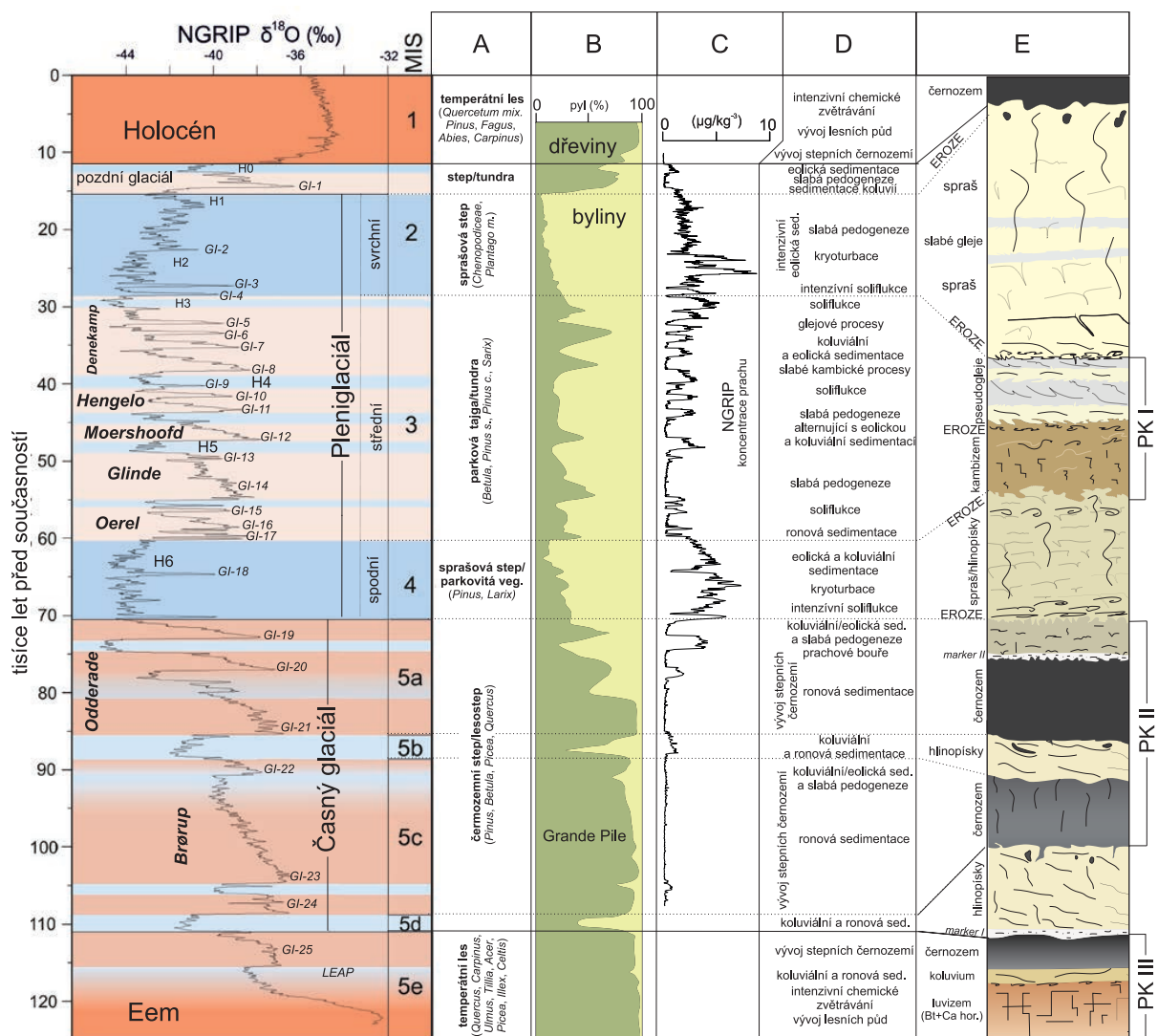
Díky teleskopické povaze fosilního záznamu je z posledního cyklu k dispozici velmi detailní a mnohočetná evidence zohledňující nejrůznější stránky přírodního prostředí v podrobném rozlišení, a to v měřítku prakticky globálním. Zvýšená pozornost věnovaná právě tomuto úseku je současně dobře opodstatněna také tím, že jde o úsek bezprostředně předcházející současnosti, v němž se tedy manifestují nejrůznější vývojové příčiny dnešního stavu.

Na rozdíl od předchozích úseků jsou zde k dispozici souvislé záznamy s rozlišením v úrovni stovek, či dokonce desítek let, přičemž mladší část je navíc v dosahu metod radiometrického datování (¹⁴C, viz RÁMEČEK na str. 22). Centrální pozici v těchto záznamech mají vrty ledovými příkrovy v Grónsku a Antarktidě (projekty GRIP, NGRIP, GISP, Camp Century v Grónsku, Vostok Dome A–D a EPICA v Antarktidě). Důležitými poznatky z těchto vrtů jsou i souvislé záznamy změn složení atmosférických plynů (ve vzduchových bublinách uzavřených v ledu), včetně izotopických poměrů, charakteru vzdušného aerosolu apod. Výsledky těchto sledování poskytují spolu s hlubokomořským záznamem nejpodrobnější paleoklimatickou informaci (obr. I.3.2).

Současně je však třeba v této souvislosti připomenout, že vývoj a poměry posledního glaciálního cyklu jsou v řadě ohledů velmi specifické a značně



Obr. I.3.1 Upravené Iversenovo schéma glaciálního cyklu s konkretizací přírodních podmínek našeho území. (Zdroj: Pleiner a kol. 1978)



Obr. I.3.2 Korelace kyslíkového izotopického záznamu z grónského ledovce (NGRIP Members 2004) s půdně-vegetačním a erozně-sedimentačním vývojem střední Evropy pro období posledních 125 ka. A – dominantní biomy středoevropských nížin a pahorkatin (zdroj: Ložek 1973 a Freunden a kol. 2014); B – poměr pylových zrn dřevin a bylin ze sedimentů jezera La Grande Pile (Vogézy, SV Francie) (zdroj: Woillard, Mook 1982); C – dynamika eolické sedimentace v severoatlantické oblasti na základě variací prachových částic v grónském ledovci (zdroj: Ruth a kol. 2007); D – převažující pedogenetické a erozně-sedimentační procesy středoevropských nížin a pahorkatin (zdroj: Ložek 1973; Jary 2000); E – idealizovaný sprašový záznam suché sprašové oblasti střední Evropy, zdroj: Ložek 1973, Hošek a kol. 2015. (Grafika: Jan Hošek)

odlišné od poměrů v předchozích cyklech, a to i přesto, že svá specifika měl zjevně každý glaciální cyklus. Základní příčinou je fakt, že v posledním glaciálu byl největší objem ledu soustředěn v oblasti severního Atlantiku. Severní Sibiř, Beringská oblast a Aljaška byla nezáleďněnou zónou se stepní vegetací umožňující průběžnou faunovou výměnu mezi asijskou pevninou a Severní Amerikou, včetně migrací člověka. Zásadním důsledkem specifické pozice kontinentálního ledovce byl ovšem atypický průběh glaciálního období. Ve sprašovém záznamu jej dokládají úseky černozemního půdního vývoje periodicky střídající sedimentaci spraší (PK I a PK II), v marinním a ledovcovém záznamu pak vedle zřetelné interstadiální fáze (střední pleniglaciál – MIS 3) šest hlavních klimatických událostí globálního významu značených jako H6–H1 (obr. I.3.2). Jsou nazývány Heinrichovými událostmi (nebo také Heinrichovy eventy – HE), podle amerického oceánologa, který objevil ve vrtech ze středního Atlantiku nepravidelná přerušení sedimentačního režimu polohami písku severských hornin (Heinrich 1988). Ty je možné vysvětlit jedině tak, že se velká část severského ledovce odlomila a přesula do tropického Atlantiku. Vedle bezprostředního ochlazení tropických šířek a oteplení severních oblastí způsobil tento masivní přínos mnoha miliónů tun sladké vody do tropického oceánu rozsáhlou přestavbu oceánické cirkulace, částečné obnovení termohalinního výměníku a razantní oteplení globálního klimatu. Díky tomu byl celý úsek posledního glaciálu obdobím klimaticky poměrně stabilním a příznivým, kdy klimatický vývoj nedospěl (možná s výjimkou závěrečného úseku svrchního pleniglaciálu – MIS 2) k extrémnímu stavu. Dopad HE na teplotní fluktuace oblasti severního Atlantiku je nejlépe zdokumentován na záznamu v grónských ledovcích (obr. I.3.2). Na křivkách izotopů kyslíku je patrné, že souběžně s dlouhodobými klimatickými cykly, shodně dokládány i hlubokomořským záznamem, charakterizují globální klimatický režim průběžné fluktuace s amplitudou 500 až 3000 let, označované jako tzv. Dansgaard-Oeschgerovy cykly, případně jako grónské stadiály (GS) a grónské interstadiály (GI) (Dansgaard a kol. 1993). Těch bylo celkově 25, s nejvyšší frekvencí během středního pleniglaciálu (MIS 3; Bond, Lotti 1995).

Velmi atypický je však ve srovnání s předchozími interglaciály také holocén, především dlouhou po-

čáteční přechodnou fází, během níž se (ještě před neolitickými zásahy do přírody) dostávají do střední Evropy různé faunové a vegetační prvky, které zde v předchozích teplých úsecích nikdy nebyly. V tomto směru je neobvyklá také holocenní imigrace buku, jedné z dřevin určujících celkový ráz dnešní středoevropské vegetace. V předchozím interglaciálu zde buk téměř zcela chybí.

I.3.1 Eemský interglaciál (MIS 5e, ~130 000–112 000 ka BP)

Počátek eemského interglaciálu je v porovnání s holocénem poměrně náhlý a jednoznačný – přechod z pleniglaciálního klimatického režimu do interglaciálního se odehrál v řádu stovek let (Kühl, Litt 2007). Zdá se, že během necelých 2000 let došlo k vytvoření plně zapojených vysoce diverzifikovaných lesních společenstev. Klima eemského interglaciálu bylo ve střední Evropě obecně teplejší a výrazně vlhčí než klima holocenní (Coope, Böcher 2000). Tomu odpovídá i vyšší hladina oceánů (eemská transgrese).

V terestrickém záznamu je typickým průvodním rysem eemu, a interglaciálního režimu obecně, zvýšená intenzita zvětrávání, vysoká mobilita solí a značný podíl chemických dějů v sedimentační dynamice. Díky vyšší teplotě vod a zvýšené koncentraci CO₂ se do roztoků dostávají nejen snadno rozpustné ionty jako Na⁺, K⁺, ale ve značných koncentracích také Ca²⁺ a další obtížněji uvolňované ionty, v nejteplejších fázích pleistocénu i SiO₂. V půdním vývoji je charakteristickým důsledkem masivní odvápnění, přeměna půdních živců na jílové minerály, segregace jílové složky a vznik složitých vícehorizontových půd. Úroveň tohoto procesu závisí na intenzitě a délce příslušného klimatického a vegetačního vývoje (a v podstatné míře, samozřejmě, také na poměrech půdního substrátu). Orientačním měřítkem tu může být zbarvení půdy, přesněji řečeno intenzita červeného a hnědého zbarvení odpovídající podílu Fe(OH)₃ v celkovém objemu solí*. Typickým

* Ve vysoce zvětralých půdách starších čtvrtohor jsou červeně zbarvené oxidační produkty železa převládající složkou půdních minerálů, v aridních úsecích mimořádně teplých a vlhkých interglaciálů docházelo pak i k jejich koncentraci do souvislých železitých kůr.

půdním typem eemského interglaciálu je v prostoru střední Evropy luvická hnědozem, vystupující nejčastěji ve sprašových sériích jako bazální člen pedokomplexu PK III. Eemské půdy vykazují ve srovnání s holocénními luvizeměmi vyšší stupeň zvětrávání primárních i jílových minerálů a obecně zvýšenou intenzitu iluviačních procesů (Sedov a kol. 2013). Výrazně teplejší podmínky dokládají mj. i četné nálezy měkkýšů druhu *Drobacia banatica* nebo *Soosia diodonta* v polohách eemských půd. Tyto druhy mají v současnosti areál rozšíření v teplých oblastech jihovýchodní Evropy (Ložek 2010). Vývoj illimerizované půdy probíhal v podmínkách temperátního lesa, který během eemu pokrýval téměř kompletní prostor střední Evropy, včetně některých biotopů, které jsou v současnosti přirozeně bezlesé. Vegetačně se eem od holocénu lišil především výrazným podílem atlanto-mediteránních dřevin (cesmína, břestovec, tis, břechtan), které rostly v tradičních evropských porostech zastoupených lískou, dubem, smrkem, jasanem, jilmem a lípou. Charakteristický je také vysoký podíl habru a naopak velmi malé zastoupení buku, vůdčího vegetačního prvku holocénu (Novenko a kol. 2008). Z paleobotanických dat dostupných ve vysokém rozlišení z několika německých lokalit lze usuzovat, že vývoj půd během eemu mohl být ve střední Evropě podobný jako v předchozích interglaciálech, resp. odpovídal schématu Iversonova cyklu (Iversen 1954); od současného holocénu se však pravděpodobně lišil výrazně delší dobou trvání mezokratického, tj. teplého a vlhkého období (Davis 1976).

V eemském interglaciálu končí klimatické optimum (MIS 5e) zhruba 119 ka BP zřetelným globálním ochlazením (MIS 5d). To je nejzřetelnější v antarktických ledovcových vrtech (Vostok), v Evropě dochází k rozhodujícím změnám s jistým zpožděním. Pozdní fáze eemského interglaciálu (~119 ka BP) se vyznačuje nástupem borovice na úkor temperátního lesa a zvýšeným podílem stepních prvků. Tomuto trendu předcházela tzv. pozdně eemský puls aridity (*Late Eemian Aridity Pulse* – LEAP; obr. I.3.2), který byl primárně detekován zvýšeným podílem eolické složky v sedimentech maarových jezer v regionu Eifel v Porýní a datovaný varvovou chronologií na 118 ka BP (Sirocko a kol. 2005). V paleopedologickém záznamu pedokomplexu PK III by této fázi mohla odpovídat poloha

(redeponovaných) spraší, oddělující spodní luvický horizont od svrchního černozemního. Vývoj černozemě by pak korespondoval s nástupem kontinentálnějších podmínek, které se v poměrech střední Evropy uplatňovaly ještě výrazněji než v sub-atlantické oblasti, kde černozemní horizonty z období eemu nejsou známy. Takovýto pedostratigrafický rozvrh je stále předmětem diskusí. Nově dostupná OSL data z profilu Dolní Věstonice (Antoine a kol. 2013) však tyto úvahy spíše podporují. Přestože se o době trvání eemu v kontinentálním prostředí stále vedou diskuse (např. Kukla a kol. 1997, 2002; Sánchez-Goñi a kol. 2010), na základě korelace vegetačního vývoje s mořským a ledovcovým izotopickým záznamem je pravděpodobné, že poslední interglaciál skončil s nástupem chladné oscilace MIS 5d, zhruba 112 ka BP, kdy dochází k prudkému rozvolnění vegetačního krytu a rozpadu souvislých lesních společenstev (Kukla a kol. 2002).

I.3.2 Časný glaciál (MIS 5d–5a; ~112–70 ka BP)

V počáteční fázi posledního glaciálu se vystřídalo několik fází výrazného oteplení a studené úseky s masivním ústupem dřevinné vegetace. Jde o období značné klimatické nestability, kdy se klimatický režim i struktura vegetace drasticky měnily během několika let či desetiletí. V průběhu tohoto úseku dochází k nárůstu kontinentálního ledovce v Severní Americe, poklesu hladiny světového oceánu a celkovému vysušení klimatu. V důsledku dočasného přehřívání a vyslazování severních oblastí Atlantiku zastavuje oceánický výměník, mizí Golský proud, oteplující režim se rychle mění na režim výrazně ochlazující a s postupem těchto oscilací nabývají stále větší účinnosti jednotlivé komponenty glaciálního režimu. Charakteristickým důsledkem této nestability je postupné vymizení náročnějších prvků. Vegetační kryt nabývá podoby řídké lesostepi s výrazným podílem bylinných a travních porostů a ostrůvkovitě rozptýlenými porosty nenáročných dřevin typu borovice, břízy, lísky a lokálními ostrůvkovitě náročnějších prvků, jedle, dubu, tisu apod. Průběžně vyššího zastoupení dosahují prvky suché otevřené krajiny (viz proporce dřevinných a travinných druhů

na obr. I.3.2) a takto přizpůsobené formy rozšiřují své areály a posléze pronikají i do oblastí střední Evropy. V sub-atlantické části Evropy (kde jsou tyto interstadiály tradičně označovány jako brørup – amersfoort a odderade, případně st. germain I a II) bylo během teplejších fází stepní společenstvo obohaceno o teplotně i vlhkostně náročnější dřeviny a byliny (dub, smrk, tis, chmel). Oproti tomu ve střední Evropě přetrvával spíše kontinentální ráz podnebí s výraznými teplotními rozdíly zimního a letního období. Celkově teplejší klima (v porovnání se stadiálními fázemi časného glaciálu) dokládají nálezy měkkých společenstev s indexovými druhy *Helicopsis striata*, *Pupilla muscorum*, *P. triplicata* či *Vallonia costata* (Ložek 1996). Klima však bylo, ve srovnání se západněji situovanými oblastmi, celkově velmi aridní, jak naznačuje hojná přítomnost xerothermní druhů měkkých *Granaria frumentum*, *Chondrula tridens* a *Helicopsis striata* (Klíma a kol. 1962). Nejbližší analogické asociace měkkých fauny jsou dnes známy z úpatí Uralu. Rozsah kontinentálních stepí, ve sprašových sériích vymezený černozezemí PK II, byl na území bývalého Československa zhruba podobný jako dnešní černozezemní okrsky. Výše se pravděpodobně táhl pás tajgy (Ložek 2011). Rozdílné klimatické a vegetační podmínky západní a střední Evropy během interstadiálů časného glaciálu jsou pravděpodobným důvodem odlišného paleopůdního vývoje těchto regionů: fosilní půdy, stratigraficky odpovídající stepním černozezemím PK II, jsou v západní Evropě zastoupeny šedozezemími, příp. černicemi (Mossbach Humus Zone v Německu, půdy Saint-Sauflieu a Bettencourt v severozápadní Francii) a nesou výrazné znaky degradace a hydromorfismu (Semmel 1968a; Bibus a kol. 2002; Antoine a kol. 2016). Paleopedologická korelace interstadiálních fází časného glaciálu s vnitřními oblastmi Panonské pánve je značně komplikovaná, neboť bazální půdy černozezemního typu, označované zde souhrnně jako V-S1 a stratigraficky řazené do MIS 5 (Marković a kol. 2006, 2009) jsou obvykle zachovány jako nediferencovaný komplex polygenetického charakteru.

Ve stredo-evropském sprašovém záznamu stadiální fázi MIS 5d s největší pravděpodobností odpovídá poloha koluviálních a eolických sedimentů, případně hlínopísků, oddělující pedokomplexy PK III a PK II (obr. I.3.2). Na bázi tohoto souvrství

(tj. na povrchu černozezemního horizontu) byla na některých lokalitách nalezena 2–3 cm mocná vrstvička jemnozrnného, velmi dobře vytríděného prachu s měkkější faunou *Pupilla triplicata*, indikující výrazně suché prostředí (srov. Klíma a kol. 1962). Původem této vrstvy jsou s největší pravděpodobností mohutné vnitrokontinentální bouře, které v podmínkách aridního klimatu transportovaly jemnozrnné částice dezintegrovaných černozezemních horizontů a společně s prachovitou klastickou složkou tento materiál přemístovaly na vzdálenosti až několika set kilometrů (Kukla 1977). Od spraše *sensu stricto* se tento sediment odlišuje především strukturálními parametry (převaha jemné až středně zrnitého prachu, absence jílu a písku) a velmi limitovanými lesifikačními procesy. Vzhledem k tomu, že se s těmito polohami setkáváme téměř výhradně ve sprašových sériích střední a východní Evropy, za jejich zdrojovou oblast jsou považovány rozsáhlé préríjní oblasti východoevropských planin (Kukla 1977). Část materiálu může pocházet i z místních zdrojů, jak dokládá asociace těžkých minerálů krystalických hornin Českého masivu nalezená v sedimentech této vrstvy (Cílek 2001). Obdobná vrstva se na některých lokalitách nachází také na povrchu PK II (marker II *sensu*; Kukla 1977). Polohy markerových horizontů představují poměrně důležitý stratigrafický prvek, umožňující korelaci příslušných sedimentárních sledů v regionálních i supraregionálních škálách.

I.3.3 Pleniglaciál (MIS 4–2; 70–14,7 ka BP)

Zhruba před 70 tisíci let nabývá dynamika environmentálních procesů plně glaciálního (pleniglaciálního) charakteru. Převládajícím faktorem sedimentačního prostředí se stávají fyzikální síly: působení extrémních teplot (v obou směrech!), mrazu, sucha, větru a periodických sezónních divočících řek. Na rozdíl od interglaciálního a do jisté míry i časné glaciálního režimu, kdy jsou svahy zpevněny vegetací, v pleniglaciálu se stává velmi vlivným sedimentačním činitelem gravitační svaňový pohyb s charakteristickým prohnětením transportovaných půdních mas (v tradičních interpretacích přičítaný soliflukci – pohybu po zmrzlém

permafrostovém substrátu). Pro spodní pleniglaciál (MIS 4, ~70–60 ka BP) je charakteristické značně nestabilní prostředí projevující se v sedimentárním záznamu střídáním svahové a eolické sedimentace, soliflukcí a častými erozivní rozhraními (např. Ložek 1968; Antoine a kol. 2013). Ve svrchním úseku MIS 4 již převažuje eolická sedimentace spraší (typicky se zvýšeným podílem hrubozrnné komponenty) s dominancí pupilové fauny (*Pupilla loessica*, *Pupilla alpicola*, *Columella columella*, *Vertigo pseudosubstriata*, *Vallonia tenuilabris* atd.), ilustrující všeobecný ústup lesa a vznik rozlehlých sprašových stepí.

Chudá společenstva obratlovcí mikrofauny charakterizující časný glaciál se počátkem MIS 4 obohacují o jednu z vůdčích fosilií glaciální fauny – hraboše úzkolebého, *Microtus gregalis*. V tomto a zejména v následujícím (MIS 3) úseku (ve východní části střední Evropy patrně i dříve) se objevují rovněž prvky teplejší stepi – svišti, dikobrazi, frčci, tchoř stepní, bizon apod. Prvky vrcholného glaciálu (pleniglaciálu), např. lumíci, pižmoň, sob, se ovšem objevují až v pozdějších fázích. Vegetace nabývá postupně podoby glaciální stepi. Charakteristickým rysem této formace jsou společenstva velmi specifického složení. Vedle trav v nich dominují merlíkovité, pelyňky, slanomilné prvky a porosty zakrslých dřevin typu *Betula nana*. Lokálně, zejm. kolem vodních toků, přechází step do řídkých porostů nenáročných dřevin, v podhorských údolích se místy (přínejmenším v karpatské oblasti) udržuje i jehličnatý les se smrkem a modřínem (Jankovská a kol. 2002). V nejchladnějších úsecích glaciálu se na nejexponovanějších místech objevují tundrové formace se sníženým podílem cévnatých rostlin, místy možná i mrazové pustiny takřka bez vegetace.

Oteplení, ke kterému došlo s nástupem středního pleniglaciálu (MIS 3; ~60–28 ka BP) v souvislosti s obnovením činnosti THC (Broecker a kol. 1985), umožnilo v některých oblastech rozvoj březoborové tajgy a omezené šíření i některých náročnějších listnatých dřevin. Série výrazných teplých pulsů, detailně zachycená v ledovcovém izotopickém záznamu (obr. I.3.2), se nejzřetelněji projevila v sub-atlantické části kontinentu, kde v některých úsecích mohly teploty vrůst až téměř na současnou úroveň (Coope 1973). V severozápadní Evropě se

v sekvencích klastických sedimentů objevuje několik rašelinných poloh datovaných radiokarbo-
nově na 58–54, 51–48, 46–44, 39–36 a 32–28 ka BP (Behre, van der Plicht 1992). Tvorba těchto organických sedimentů koresponduje s jednotlivými interstadiály uvnitř MIS 3, které byly podle typových holandských a německých lokalit pojmenovány jako oerel, glinde, moershoofd, hengelo a denekamp a později korelovány s příslušnými interstadiálními fázemi z grónských ledovců (obr. I.3.2). V suché sprašové oblasti střední Evropy přetrvával během středního pleniglaciálu stepní ráz krajiny se specifickými společenstvy trav a mozaikou řídkých boreálních lesů (Frenzel 1987; Ložek 2011; Feurdean a kol. 2014). Náročnější dřeviny (smrk, jasanovo-jilmové luhy atd.) byly pravděpodobně vázány pouze na říční nivy (Komar a kol. 2009; Jankovská, Pokorný 2008). Pásmo parkovité tajgy s porosty odolných dřevin mohlo být na některých místech vyvinuto i nad areálem dnešního rozšíření spraší, jak ukazují malakologické a palynologické analýzy svahovin a rašelinných sedimentů ze Západních Karpat či Slovenského krasu (Jankovská a kol. 2002; Ložek 2009).

Ve sprašových sériích suché sprašové oblasti je období středního pleniglaciálu vymezeno pedokomplexelem PK I. Ten je obvykle zachován v podobě specifického půdního horizontu odvápněné arktické hnědozemě (většinou v parautochtonní pozici) a iniciálních pseudoglejů, oddělených od sebe polohou svahovin. Nálezy měkkýšů *Trochulus hispidus*, *Succinea putris*, *Vallonia costata* či *Succinella oblonga* z vápnitých poloh hnědozemě v Dolních Věstonicích (Klíma a kol. 1962) dokládají relativně řídký vegetační porost, ale výrazně humidnější podmínky než v předcházejícím období. Četná radiokarbonová a OSL datování (např. Antoine a kol. 2013) opakovaně nasvědčují tomu, že hlavní pedogenetická fáze PK I probíhala během interstadiálu denekamp (32–28 ka BP), ačkoliv některé výsledky z moravských lokalit naznačují, že se mohl začít vyvíjet již v interstadiálu hengelo (39–36 ka BP) nebo během některého jiného předcházejícího teplého výkyvu (Richter a kol. 2009; Antoine a kol. 2013; Adameková a kol. 2021, 2022). Interpleniglaciální půdy podobného stáří byly v různých faciálních variacích popsány téměř ze všech regionů evropského sprašového pásma, kde vystupují jako důležité

pedostratigrafické jednotky posledního glaciálu*. Charakteristickým znakem PK I i většiny ostatních evropských pedokomplexů středního pleniglaciálu je jejich diskordantní pozice vůči podložním sekvencím a výrazné erozivní rozhraní na jejich povrchu (polohy soliflukčních sedimentů, vrstvičky štěrku atd.). To značí, že (1) svrchní část pedokomplexu byla v pozdní fázi MIS 3 anebo během MIS 2 značně redukována, (2) vzhledem k tomu, že většina zachovalých půd byla datována do středního a svrchního úseku MIS 3 (<40 ka BP), ve sprašovém záznamu chybí poměrně dlouhé období, během něhož jsou z jiných facií doloženy minimálně dva výrazné teplé pulsy (oerel, glinde). Interstadiálu glinde by mohla eventuálně odpovídat bohunická půda (boreální hnědozem) popsána ze sprašových lokalit střední Moravy (Valoch 1976) a jihozápadního Slovenska (Hošek a kol. 2015) datována do období 45–50 ka BP (Richter a kol. 2009; Adameková, Petřík 2022; Adameková a kol. 2021; Hošek a kol. 2015).

Plně vyvinutý glaciální režim se všemi průvodními jevy nastává ve střední Evropě s nástupem svrchního (vrcholného) pleniglaciálu (MIS 2; ~28–14,7 ka BP). Vyvázání značného množství atmosférické vody do pevninských ledovců mělo za následek pokles hladiny světového oceánu až o 120 m, výrazné vysušení klimatu a všeobecnou kontinentalizaci prostředí. Dominantním biotopem se v podmínkách střední Evropy stává sprašová step, charakteristická specifickou asociací bylinných druhů. Počítat lze s izolovanými prvky tundry a řídkými porosty některých odolných dřevin v nivách řek (Frenzel 1987). Zcela svébytného rázu nabývá i malakofauna, v které se mísí elementy kontinentálních stepí, subpolárních a vysokohorských biotopů společně s řadou běžných mezofilních druhů (podrobněji o biotopu sprašové stepi viz RÁMEČEK na str. 38). Zvýšená frekvence tvorby

mrazových klínů a dalších kryogenních fenoménů (soliflukce, polygonátní půdy atd.), datované v periglaciální zóně střední Evropy shodně do období MIS 2 (Vanderberghe, Nugteren 2001; Uxa a kol. 2024), svědčí o maximálním rozšíření permafrostu; na našem území pravděpodobně spíše nesouvislého, vázaného na příhodné hydrogeologické a geomorfologické oblasti (nivy řek okrajové oblasti sedimentárních pánví). V podmínkách extrémních teplotních výkyvů silně kontinentálního klimatu (roční průměr teplot byl sice nízký, často pod bodem mrazu, léta však byla poměrně teplá; Freunden a kol. 2014) docházelo v období zvýšené vlhkosti také k rozsáhlým půdotokům.

Ve sprašových sériích se proto, zejména ve spodním úseku vrcholného glaciálu, často setkáváme se soliflukčními polohami a sedimentačními hiáty (v sedimentárním záznamu obvykle chybí svrchní část PK I a spodní úsek vrcholného glaciálu). Humidnější období vrcholně pleniglaciálního klimatu jsou ve sprašových sériích reflektována tvorbou horizontů různých variant glejových půd a kryosolů. Ty mohou mít ve vlhčích okrscích sprašového pásma podobu nápadných komplexů (např. Erbenheimer Boden v Německu; Semmel 1968b). Nejvýraznější glejový horizont, popsáný z mnoha lokalit severozápadní a střední Evropy (včetně našeho území), je shodně datován do období 26,5–26 ka BP (Haesaerts, Van Vliet-Lanoë 1974; Haesaerts 1985) a koreluje pravděpodobně s grónským interstadiálem GI-4. Na Moravě tomuto teplejšímu období odpovídá nejmladší gravetienské osídlení, zdokumentované například na lokalitě Jarošov (Škrdla 2006). Polohy svahovin a glejů alternují s horizonty čisté spraše, která bývá často obohacena o hrubozrnější komponentu. Na souvislých profilech s vysokou sedimentační rychlostí je možné jednotlivé hrubozrnější polohy korelovat s vrstvičkami prachu v grónských ledovcích (Antoine a kol. 2009; Ujvári a kol. 2014). Nejvýraznější sprašová fáze nastává v nezaledněné části Evropy během posledního glaciálního maxima (*Last Glacial Maximum* – LGM; ~27–19 ka BP). Na našem území, sevřeném tou dobou v úzkém koridoru mezi skandinávským ledovcem a rozsáhlým systémem alpského zalednění, byla dynamika eolického transportu prachu umocněna ještě činností glaciálního fénu, způsobeného přítomností stabilní tlakové níže nad nedalekými ledovci. Sprašové akumulace

* Např. kambizemě a gleje komplexu Saint-Acheul/Villiers-Adam v severní Francii (Antoine a kol. 2003), resp. komplexů Gräselberger a Löhner Boden v Německu (Antoine a kol. 2009); tundrové gleje z Polska (komplex Komorniky; Jersak 1973; Jary 2009); dvojice slabě vyvinutých boreálních půd komplexu Vytachiv na Ukrajině (Rousseau a kol. 2001; Gerasimenko 2006); horizonty slabě vyvinuté černozemě či kambizemě alternující s vrstvami spraše ve středním a dolním Podunají (komplexy V-S1L1/Surduk soil/H2, Marković a kol. 2006; Novothny a kol. 2002).

zde proto na závětrných stranách dosahují mnohdy mnohametrových mocností.

O vysokém podílu prachových částic v atmosféře svědčí přítomnost spraší (sprašových hlín) i v polohách mimo oblast sprašových stepí (300–400 m n. m.) – na vrchovinách i v horském prostředí bývají často součástí svahovin a vyplňují suťové akumulace, tvoří bázi vchodových facií jeskynních sedimentů nebo bazální polohy sedimentárních výplní depresí (jezera, rašeliniště). Svrchní část sprašových sérií posledního cyklu obvykle pod-

lehla erozi, proto je absolutní datování konce sedimentace spraše problematické. Je však pravděpodobné, že v Evropě vyznívá s nástupem humidnějších podmínek pozdního glaciálu, v nichž byla obecně značně snížena dynamika eolického transportu a ve vlhčím prostředí se již nemohl plně uplatnit proces lesifikace. V sušších oblastech vnitřních částí kontinentu mohla tvorba spraší pokračovat výjimečně až do časného holocénu (Obrecht a kol. 2015). Obecnému vývoji přírodního prostředí v závěru viselského glaciálu je věnována následující kapitola.

Biotop glaciálního prostředí

RÁMEČEK 5

Tradiční interpretační schémata glaciálního prostředí se (z historických důvodů) odvíjí od severských analogií a zdůrazňují souvislou přítomnost permafrostu.

Ve světle stávajících poznatků se nicméně většina z těchto představ nezdá být pro oblast střední Evropy příliš opodstatněná. Poměry, které zde panovaly, byly velmi specifické a značně vzdálené od jakýchkoliv současných analogií. Naznačuje to již struktura společenstev živočichů (zejm. měkkýšů a obratlovců), která jsou – na rozdíl od rostlin – doložena stovkami početných dokladů. Jádro glaciálních společenstev tvoří několik málo druhů, které (či jejichž bezprostřední příbuzní) obývají dnes buď stepní oblasti východní Evropy a Střední Asie, nebo zónu severské tundry, či alpské pásmo středoevropských či středoasijských velehor, nebo kulturní step dnešní evropské krajiny. Jako doplňující prvky se zde uplatňují i další prvky dnešních otevřených formací. Mnohé z nich však v průběhu glaciálu vytvářejí specifické formy, občas pokládáné za samostatné, dnes vymřelé, druhy (*Talpa magna*, *Arvicola antiquus* aj.). Další charakteristickou složkou glaciálních společenstev je několik druhů, které se v těchto společenstvech objevují sice pravidelně, ve vyšším procentu však jen v některých úsecích. Charakteristickými prvky této skupiny jsou například hraboš sněžný (*Chionomys nivalis*), obyvatel volných suťových polí, dnes omezený na vysokohorské prostředí, nebo hraboš hospodárný (*Microtus oeconomus*), forma typická pro otevřené severské mokřady. Do této skupiny patří také náročné prvky teplé stepní krajiny jako evropský bison, poloosel, antilopa džejran, frčci rodu *Allactaga* či svišti (*Marmota*), které v pleniglaciálních společenstvech vystupují spíše jen ojediněle, podobně jako reliktní formy interglaciálních, resp. lesních prvků (*Sciurus*, *Clethrionomys* spp., *Sorex* spp.), které v pleniglaciálním úseku na většině území patrně chybí.

Glaciální společenstva se svým druhovým složením a zejména pak kvantitativními charakteristikami (diverzita apod.) výrazně liší nejen od dnešních společenstev subarktické zóny, ale i od jakýchkoliv společenstev jiných. Na rozdíl od dnešních, resp. interglaciálních společenstev obratlovců, jejichž podstatnou složku tvoří detritické větve potravních řetězců (potravní specialisté, hmyzožravci apod.), jsou glaciální společenstva jednoznačně organizována pastevně-kořistnickými vztahy. Naprostou většinu tvoří konzumenti zelené rostlinné hmoty (hraboši a velcí nepřežvykaví býložravci) a jejich predátoři (od sov, dravců, lasic, tchořů a rosomáka přes lišky či vlka až po hyenu, irbise a jeskynního lva a – v neposlední řadě – člověka), ostatní potravní orientace se zde uplatňují jen zcela okrajově. Nápadnou charakteristikou glaciálního fosilního záznamu, zejména úseků sprašové sedimentace, je neobyčejně častý výskyt pozůstatků velkých savců, a to nejen v místech druhotného nahromadění, jako je tomu v sídlištích paleolitických

lovců. Kostí mamuta, koně, soba či srstnatého nosorožce byly nalezeny snad v každé vesnické cihelně a ostatně i koncentrace velkých kostí v jeskynních výplních tohoto stáří je značná. Početné doklady zimovišť jeskynních medvědů v desítkách jeskyní horského a podhorského stupně střední Evropy nasvědčují nečekaně vysokým populačním hustotám těchto specializovaných býložravců. Představa chudé mrazové polopouště, kde krátké léto oživí lišejníkový porost na několikacentimetrovém dočasně rozmrzlém povrchu věčné mrzloty, je v této souvislosti absurdní. Obrovská stáda velkých býložravců, obývající sprašovou step, stejně tak jako početné tlupy půltunových jeskynních medvědů, spásajících brusinkové porosty, výmladky keřových dřevin a byliny květnatých luk, si lze v našich šířkách představit pouze tehdy, byla-li primární produkce rostlinné biomasy v průběhu vegetačního období přinejmenším stejně vysoká či vyšší než v současnosti. Podobně však musíme předpokládat, že vyšší než dnes musela být i dostupnost rostlinné biomasy pro ty savce, kteří na rozdíl od jeskynních medvědů nebyli schopni dlouhodobé hibernace. Druhou skutečnost si lze snadno představit – zima byla chudá na srážky a stepní vegetace, v podmínkách dlouhodobého sucha a mrazu dokonale konzervovaná, byla k dispozici takřka všude. V dobrém souladu s touto představou je i fakt, že v pleniglaciálních úsecích jsou převládající složkou herbivorů lichokopytníci (koně, nosorožci), chobotnatci (mamut), hlodavci a zajícovci, jejichž typ trávení se střevní fermentací je pro konzumaci suché rostlinné nekromasy mnohem účinnější než metabolismus přežvýkavců, kteří se výrazněji uplatňují jen v nejpříznivějších úsecích glaciálu. Nedostatek srážek vysvětluje v jistém smyslu také první předpoklad – vysokou produktivitu glaciálních stepí. Rozdíl v objemu sluneční energie dopadající na daný bod planety v glaciálu a interglaciálu činí dle klasických Milankovićových výpočtů pouze cca 5 %. Při minimální koncentraci atmosférické vody, charakterizující glaciální klima, a tedy podstatně snížení odrazivosti atmosféry (přinejmenším mimo oblast polární fronty), musel být úhrnný objem energie přímo dopadající na zemský povrch v našich šířkách během vegetační sezóny možná i nečekaně velký. Nelze tak vyloučit, že krátká vegetační sezóna pleniglaciálu mohla být i podstatně úživnější než dnes a rostlinná společenstva, které byla schopna se vyrovnat s obecným nedostatkem srážek a jejich specifickou sezónní distribucí, tak mohla být i výrazně produktivnější než dnešní společenstva střední Evropy. Kritickým bodem pro živočichy, jimž se takováto potravní nabídka otevírala, byla schopnost přežít dlouhou, velmi chladnou a na srážky chudou zimu. Intenzivní vývoj ve směru nárůstu tělesné velikosti či izolačních vlastností srsti (srv. mamut, srstnatý nosorožec, veledaněk) lze dokumentovat u řady linií (včetně drobných savců).

Na rozdíl od obratlovců pochází většina malakozoologických dokladů ze spraší, tedy ze sedimentárního prostředí, které se samo o sobě vyznačuje řadou vlastností ukazujících na stanovištní poměry. Složení sprašové malakofauny je podobně jako složení glaciálních faun obratlovců velmi specifické. Zahrnuje druhy žijící na vysokém severu jako *Vertigo parcedentata*, prvky arko-alpínské jako *Columella columella* nebo obyvatelé vnitroazijských stepí a velehor jako *Vallonia tenuilabris*, *Pupilla loessica* nebo *Vertigo pseudosubstriata*. Současně je zde charakteristická také přítomnost stepních xerotermů s těžištěm v teplých nížinách jižní poloviny Evropy, jako je *Helicopsis striata*, nebo vyložených termofilů skalních stepí jako *Pupilla triplicata*. Ve spraši se však běžně vyskytuje i řada mezofilních prvků běžných v mírném pásmu Evropy jako *Succinella oblonga*, *Trichia hispida* nebo *Arianta arbustorum* a lokálně i dalších, které mají těžiště ve středních a nižších polohách střední Evropy a směrem k severu obvykle vyznívají v pásmu tajgy. V bažinných a nivních spraších přistupuje k popsaným společenstvům ještě celá řada obyvatel mokřadů a periodických vod. Při hodnocení výpovědi malakofauny sprašové stepi je třeba brát zřetel nejen na podnebí, ale i na zvláštní půdní poměry, jaké v současnosti nemají v našich podmínkách obdoby. Ty byly nesporně limitujícím činitelem vylučujícím výskyt celé řady druhů, jejichž přítomnost lze očekávat mimo sprašové pásmo, které tvořilo jen menší část naší krajiny a v českých zemích se do značné míry krylo

s oblastí současné teplomilné květeny – termofytikem. Zde třeba zdůraznit, že hypsometrická a reliéfová členitost střední Evropy byla, jak se ukazuje, průběžně, i v dobách glaciálu, zdrojem poměrně vysoké členitosti fauny i flóry. Členitost reliéfu a geologické struktury střední Evropy tak vtiskuje historii glaciálního prostředí charakter členité plošné mozaiky, kombinující různé typy otevřených a polotevřených formací.

Přibývá dokladů o tom, že přinejmenším některé z náročnějších, resp. lesních prvků, pro něž je předpokládáno přežívání pouze ve středomořských refugiích, mohly přežívat i v ostrůvcích lesních porostů uvnitř střední Evropy. V chráněných podhorských údolích zůstávají enklávy stromové vegetace, specifická situace na okrajích vídeňské pánve vytváří předpoklady pro souvislou přítomnost hydrotermálních mokřadů, představujících oázy teplomilných vegetačních prvků a zdroje jejich rychlé areálové expanze v klimaticky příznivějších úsecích (Hošek a kol. 2024).

Ostatně plně rozvinutý glaciální režim se všemi průvodními rysy se objevuje až v závěru glaciálu a výraznou sprašovou fází, časově odpovídající největšímu rozšíření viselského kontinentálního ledovce (zhruba na úroveň Berlína) během LGM, souvislý glaciální režim vyznívá. S krátkým, avšak masivním oteplením v počátku pozdního glaciálu (14,7 ka BP) mizí ze střední Evropy, možná též přičiněním místních lidských populací, i poslední zbytky velkých savců – vlnatých nosorožců, mamutů apod. (Stuart 1991; Stuart a kol. 2002).

I.3.4 Pozdní glaciál

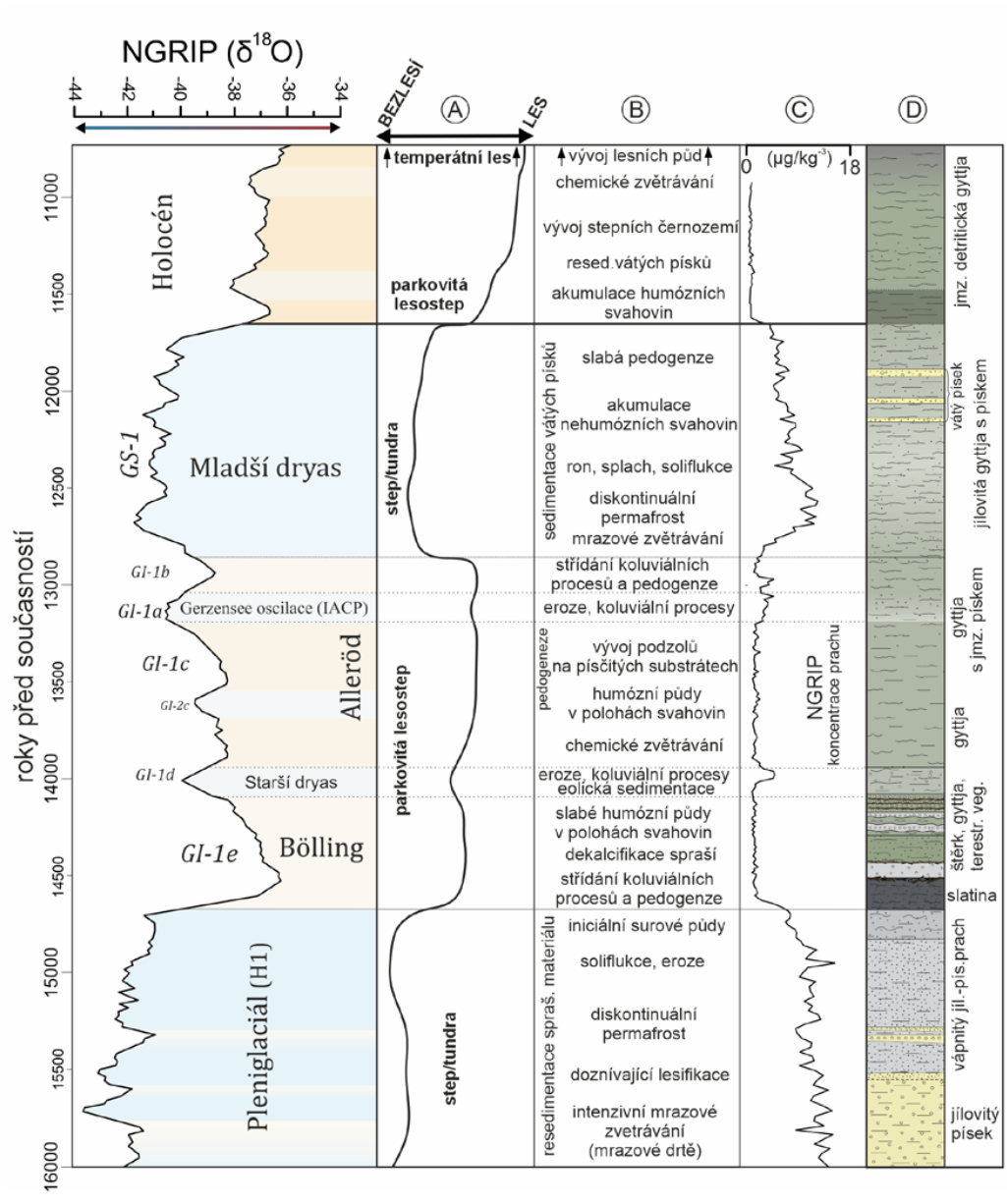
Postupný rozpad ledovcového štítu v severoatlantické oblasti, ke kterému došlo s koncem posledního glaciálního maxima (~16 ka BP) umožnil obnovení činnosti THC, což se projevilo globálním zvyšováním teploty (Lowe a kol. 2008). Přejichod do plně interglaciálního režimu byl však přerušeh obdohím výrazných klimatických výkyvů. Bezprostřední příčinou klimatické nestability tohoto období, souhrnně označovaného jako pozdní glaciál, bylo pravděpodobně opakované narušování právě se rodícího Golského proudu tavnými vodami Laurentinského ledovce na severoamerickém kontinentu (Clark a kol. 2001).

Sedimentace spraše je vystřídána počínající tvorbou půd nebo mírnou akumulací svahovin (obr. I.3.3). Výrazně se mění dynamika vodních toků – eroze a akumulace se dostávají do rovnováhy a divočící řeky přecházejí na režim meandrujících toků (Tyráček 1995; obr. I.3.4).

S citelným oteplením, které nastává po vrcholné fázi glaciálního maxima, dochází k poměrně rychlé deglacializaci Evropy (pomořanské stadium) a termální degradaci permafrostu. Tyto procesy po sobě zanechaly řadu depresních struktur, které byly v iničiální fázi zaplňovány okolním klastickým mate-

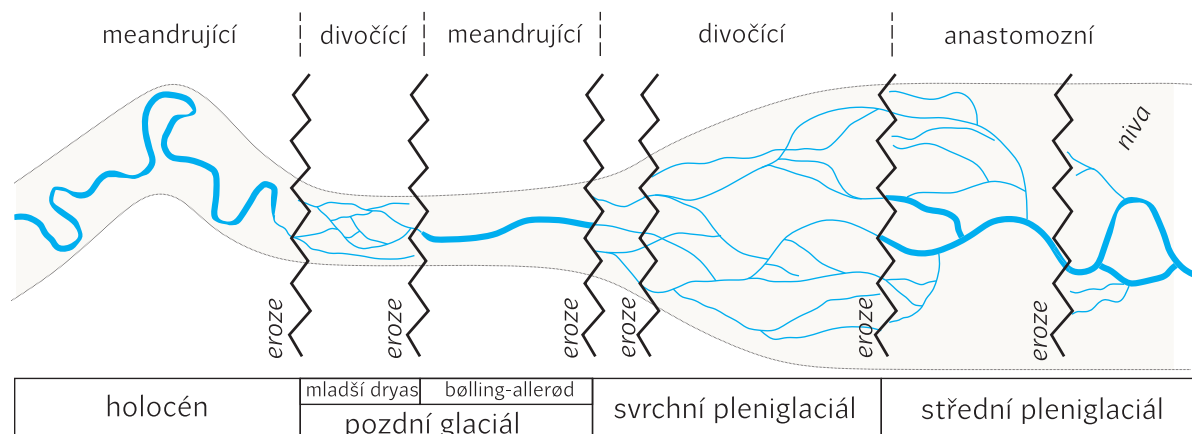
riálem (v nižších polohách také spraší), později limnickými a organickými sedimenty. Vzhledem k jejich plošnému rozsahu (zejm. v oblastech bezprostředně zasažených ledovcem, tj. severní a severozápadní Evropa a Alpy) a ideálním faciálním vlastnostem představují pozdně glaciální jezerní sedimenty klíčový zdroj paleoklimatické informace o tomto období.

Významným zdrojem informací o klimatickém vývoji pozdního glaciálu jsou výzkumy z baltské a jihoskandinávské oblasti (Iversen 1954; Berglund 1966), kde je možné sledovat ve vzájemné korelaci proces deglaciace a vývoje vegetace. Zvláště cenné jsou v tomto smyslu paleobotanické poznatky získané výzkumem tamních rašelinišť a jezerních sedimentů (Jönsen 1988; Birks 1993; Mortensen 2007). Na základě palynologických analýz opěrných severoevropských lokalit byl pozdní glaciál rozdělen na interstadiály *bølling* a *allerød* (podle typových dánských lokalit) a stadiály střední a mladší *dryas* (podle dryádky osmiplátečné, *Dryas octopetalla*, charakteristického rostlinného druhu tehdejší flóry; Mangerud a kol. 1974). Chronostratigrafie pozdního glaciálu byla později zpřesněna korelací jednotlivých vyčleněných biozón s kyslíkovým izotopickým záznamem grónského ledovce, který v současnosti představuje opěrnou referenční škálu severní



Obř. I.3.3 Půdně-vegetační a erozně-sedimentační vývoj střední Evropy na konci pleniglaciálu (Heinrichův event H1), v pozdním glaciálu a počátku holocénu v korelaci s kyslíkovým izotopickým záznamem z grónského ledovce (NGRIP Members 2004). A – křivka relativních změn v otevřenosti krajiny a dominantní biomy v kontinentální části střední Evropy, 200–600 m n. m. (zdroj: např. Pokorný 2002; Ložek 2007; Freunden a kol. 2014); B – převažující pedogenetické a erozně-sedimentační procesy v terestrické formaci středoevropských nížin a pahorkatin (zdroj: Walker 1995; Lowe a Walker 1997; Ložek 1973; 2007 a další podklady); C – dynamika eolické sedimentace v severoatlantické oblasti na základě změn podílu prachových částic v grónském ledovci (zdroj: Ruth a kol. 2007); D – komponovaný litostratigrafický profil jezerními sedimenty na Třeboňsku (zdroj: Hošek a kol. 2014; 2017). (Grafika: Jan Hošek)

I.3 PRŮBĚH GLACIÁLNÍHO CYKLU: POSLEDNÍ CYKLUS JAKO MODEL



Obr. I.3.4 Idealizované schéma změny říčního stylu od středního pleniglaciálu do holocénu (podle Janssens a kol. 2012). (Grafika: Jan Hošek)

polokoule pro přechodové období posledního glaciálu a současného interglaciálu (Lowe a kol. 2008; Rasmussen a kol. 2014; obr. I.3.3).

Zhruba před 14,7 tisíce let dochází v atlantské části Evropy k prudkému nárůstu teplot – interpretace fosilního záznamu brouků (Coleoptera) ze severozápadní Evropy (např. Coope, Joachim 1980; Atkinson a kol. 1987; van Geel a kol. 1989; Ponel, Coope 1990) naznačují, že průměrné červencové teploty zde vzrostly více než o 7 °C, lednové dokonce o 20 °C za sto let. Toto oteplení, korespondující s instadiálem bølling (GI-1e; 14,7–14 ka BP), bylo doprovázeno rychlým ústupem skandinávského ledovce a s určitým zpožděním také šířením pionýrských dřevin (borovice, bříza, osika, vrba, jalovec a další) na úkor stepních druhů. Ve srovnání s předchozím obdobím se sice jednalo o výrazně teplý úsek, klima však zůstávalo nadále spíše nestabilní, což se mj. projevilo frekventovanou erozí málo konsolidovaného povrchu. Nejvýraznější chladná oscilace nastala zhruba okolo 14 ka BP, kdy byl trend zlepšujících se klimatických podmínek přerušen 100 až 150 let trvajícím ochlazením středního dryasu (GI-1d), spojeného s částečnou kontinentalizací klimatu, zvýšenou dynamikou erozních procesů a akumulací vátých písků (Walker 1995; Brauer a kol. 2000). Během allerødu (GI-1c až GI-1a; ~14,2–12,9 ka BP) pokračuje na většině území Evropy všeobecný vzestup diverzity vedoucí

v oceánické části kontinentu ke vzniku prvních lesních společenstev, včetně náročnějších dřevin (dub, líska). Izotopická data z grónských ledovců ukazují, že v severním Atlantiku došlo začátkem a koncem allerødu ke dvěma zřetelným, zhruba sto let trvajícím chladným oscilacím (GI-2c a GI-1b). Ta pozdější se v některých regionech severní polokoule (včetně severoamerické oblasti) projevila nápadně i v terestrickém záznamu a pod názvem *Intra-Allerød Cold Period* – IACP (případně *Gerzensee oscillation*, podle jezera ve švýcarských Alpách, kde byla rozpoznána vůbec poprvé) je v poslední době včleňována do klasického chronostratigrafického schématu pozdního glaciálu (Levesque a kol. 1993; Ammann a kol. 2000; Lowe a kol. 2008). Na konci allerødu, zhruba před 13 tisíci let, dochází v německé části pohoří Eifel k explozi sopky Lacher See, což mělo krátkodobý vliv na environmentální vývoj severozápadní Evropy (viz RÁMEČEK na str. 44).

Prudké zhoršení klimatických podmínek, ke kterému došlo s nástupem mladšího dryasu (GS-1; ~12,9–11,7 ka BP), způsobilo opětový postup kontinentálního ledovce na jih (valy skandinávských morén Billingen, Skövde a Salpausselkä; Rainio a kol. 1995; Björck a kol. 1995) a částečný návrat ke glaciálním poměrům. Průměrné roční teploty během několika málo sezón klesly až o 10 °C, a přiblížily se tak hodnotám z pleniglaciálu (Atkinson a kol. 1987; Walker a kol. 1995); klima bylo výrazně

aridnější, krajina nabývá charakter otevřené tundry, ve vyšších polohách pak vzniká zóna mrazových pustín a v okolí větších toků dochází k eolické re-sedimentaci jemnozrnější klastické složky fluviálních sedimentů a akumulaci vátých písků, které v některých oblastech pohřbily půdy vyvinuté v předchozím interstadiálním období (viz RÁMEČEK na str. 46)

Mladší dryas (a s ním formálně i celý pleistocén) byl ukončen okolo 11,7 ka BP náhlým nárůstem teplot, korespondujícím již s nástupem současného interglaciálu – holocénu. V jeho časné fázi lze ještě identifikovat v ledovcovém, marinním i terestrickém záznamu dvě výraznější chladné oscilace – prebo-reální oscilace a tzv. event 8,2 ka (Björck a kol. 1997; Alley, Ágústssdóttir 2005).

Výše nastíněný klimatický vývoj pozdního glaciálu je charakteristický zejména pro oblasti pod bezprostředním vlivem Golského proudu, tzn. především sub-atlantickou část Evropy. Výrazný vliv hydroklimatických změn severního Atlantiku na přilehlé oblasti evropského kontinentu zde dokládá například velmi přesvědčivá korelace křivek ledovcového a lakustrinního izotopického záznamu, získaná z několika vápnatých jezer s varvovou sedimentací (von Grafenstein a kol. 1999; van Raden a kol. 2013).

Směrem na východ jsou však jednotlivé klimatické výkyvy pozdního glaciálu (a časného holocénu) stále méně zřetelné, v jižní části Evropy mohou mít dokonce i protichůdný charakter (Watts a kol. 1996; Davis a kol. 2003). Na našem území, anebo obecněji v kontinentální části střední Evropy, odpovídá sice klimatický vývoj pozdního glaciálu v hrubých rysech popsanému chronostratigrafickému schématu, v paleobotanickém jezerním a rašelinném záznamu zde však jednotlivé výkyvy vykazují mnohem menší amplitudu a některé krátkodobější oscilace se neprojevují vůbec – např. bølling a allerød se zde jeví jako jediné, víceméně homogenní teplé období (Pokorný 2002; Vočadlova a kol. 2015). V této souvislosti je však dobré připomenout, že palynologický záznam nemusí být zcela vhodný indikátor pro korelaci této oblasti s klimatickými fluktuacemi severního Atlantiku. Vedle makroklimatických parametrů je třeba mít na zřeteli také fakt, že zde místy patrně přežívaly i některé náročnější prvky, které se při mírném zlepšení klimatických podmínek mohly okamžitě šířit (Ložek 2007). Důležitá je

také skutečnost, že ve srovnání s oblastmi severní a severozápadní Evropy, kde jezerní sedimenty patří k nejhojněji zastoupeným kvartérním faciím, jde na našem území o fenomén dosti ojedinělý. Limnická prostředí mají u nás vesměs charakter pramenných mokřadů a rašelinišť, skutečná jezera faciálně ekvivalentní jezerům severským jsou zde zcela výjimečná. Nízké rozlišení dostupných sedimentárních archivů, společně s málo zřetelnou diferenciací vegetačního vývoje, může být zásadní příčinou, proč jednotlivé chladné výkyvy kratšího trvání nebyly doposud rozpoznány.

Cenné informace v tomto smyslu poskytla v nedávné době výplň zazemněných jezer v severní části Třeboňské pánve – nejkompaktnější a nejdetailnější sedimentární archiv postglaciálního období ve východní části střední Evropy (Pokorný, Jankovská 2000; Pokorný 2002; Hošek a kol. 2014, 2017; Kubovčík a kol. 2021; kapitola I.4). Doposud zde bylo objeveno 23 jezerních pánví až 12 m hlubokých, z nichž většina vznikla zhruba ve stejnou dobu – na přelomu pleniglaciálu a pozdního glaciálu (~16 ka BP) v souvislosti s termokrasovými procesy (degradace a eroze permafrostu povrchovou vodou; Hošek a kol. 2019). Okolí největších jezer (Švarcenberk, Velký Tisý) bylo během svrchního paleolitu a především mezolitu poměrně intenzivně osídlené (Šída a kol. 2007). Díky vysokému rozlišení zkoumaných lakustrinních sekvencí bylo možné porovnávat paleoklimatický vývoj této oblasti s dalšími evropskými regiony. Z transregionální korelace výsledků vyplynulo, že zdokumentované pozdně glaciální klimatické výkyvy se svým průběhem mnohem více podobají situaci popsané v subatlantické části Evropy – oblasti, kde byla, na rozdíl od kontinentální části Evropy, opakovaně demonstrována poměrně silná reakce ekosystému na krátkodobé klimatické oscilace identifikované primárně v marinním a ledovcovém záznamu severního Atlantiku (např. Goslar a kol. 1993; Lowe a kol. 1994; Ammann a kol. 2000; von Grafenstein a kol. 2000; Marshall a kol. 2002; van Raden a kol. 2013).

Ilustrativním příkladem mohou být krátkodobé chladné oscilace starší dryas a gerzensee (IACP), které se na zkoumaném území projeví jako období výrazně zvýšené dynamiky erozní-sedimentačních procesů (obr. I.3.3). V západní a severozápadní Evropě dochází během těchto úseků k citelnému

ochlazení (viz například zřetelný pokles hodnot $\delta^{18}\text{O}$ na záznamu jezer Ammersee v jihozápadním Německu a Gerzensee ve Švýcarsku; von Grafenstein a kol. 2000; van Raden a kol. 2013), zvýšenému přísunu alochtonní složky do jezer (např. Nolan a kol. 1999) a celkovému poklesu zastoupení

dřevinné vegetace v palynologickém záznamu (viz Walker 1995). Oproti tomu na jezerních lokalitách situovaných do kontinentálnější části Evropy se zmíněné oscilace projevily jen velmi nezřetelně nebo vůbec (viz Björck a kol. 1996; Velichko a kol. 2002; Makhnach a kol. 2004).

RÁMEČEK 6

Erupce vulkánu Laacher See

Pozdně glaciální historie střední Evropy byla před koncem interstadiálu *allerød* ovlivněna pro tento region málo obvyklou přírodní katastrofou. Byla jí sopečná erupce vulkánu, který dostal název po jezeře, jež následně vyplnilo jeho kráter (*maar*) – Laacher See. Lokalita se nachází v německém pohoří Eifel nedaleko dnešního města Koblenz (spolková země Porýní-Falc), kde toto maarové jezero, byť bylo uměle zmenšeno lidskými zásahy, zabírá úctyhodnou plochu 3,3 km² a dosahuje maximální hloubky 52 m. Erupce Laacher See je považována za jednu z nejvýznamnějších, ke kterým ve svrchním pleistocénu na severní polokouli došlo. Nešlo o erupci jedinou, ale o několik týdnů či maximálně měsíců trvající sled dílčích erupcí, které byly způsobeny expanzí plynů v důsledku přímého kontaktu magmatu s podzemní vodou (*freatomagmatické* erupce). Dvě z nich byly extrémně explozivní (tzv. *pliniovského* typu), díky čemuž erupční sloupec z přehřáté směsi popela, hornin a plynů zřejmě vystoupal až do výšky kolem 40 km. Odhadovaný objem celkově vyvrženého pyroklastického materiálu (tefry) byl alespoň 20 km³ (Schmincke a kol. 1999). Kvůli tomu došlo k destrukci okolní krajiny, kdy nejméně 1400 km² nejbližšího okolí kráteru bylo pokryto vrstvou tefry o mocnosti od 1 do 60 m. Bezprostředním důsledkem byly proto i rozsáhlé požáry a dočasné přehrazení nedalekého údolí Rýna následované katastrofickou povodní, která ovlivnila rozsáhlá území na dolním toku řeky. Tato území zahrnovala i dnešní severní část Lamanšského průlivu, jež tehdy byla součástí Doggerlandu, souše propojující kontinentální Evropu s Velkou Británií (Schmincke a kol. 1999; Riede 2016).

Důsledkem pliniovských fází erupce Laacher See byl také dálkový atmosférický transport tefry, jejíž přítomnost byla doložena třeba i v jižním Švédsku, Pobaltí či v severozápadní Itálii. Nejvíce dokladů o ní máme z Německa, Belgie, severovýchodní Francie a severozápadní části Švýcarska. S tím se pojí předpoklad, že událost měla environmentální dopady minimálně ve značné části Evropy, a to zejména kvůli současnému uvolnění obrovského množství síry (snad až kolem 150 Mt), jež se dostala až do stratosféry, kde v podobě aerosolů umenšovala množství slunečního záření, které dopadalo na zemský povrch. Dle dosavadních výzkumů s ní byl spojen například velkoplošný výskyt kyselých dešťů (*acidifikace*), dezertifikace, kontaminace životního prostředí fluorem a zejména ochlazení klimatu (Schmincke a kol. 1999; Riede, Kierdorf 2020). Někteří autoři dokonce předpokládají, že se toto ochlazení mohlo nápadně projevit na velké části severní polokoule (např. Abbott a kol. 2021; Stuchlík a kol. 2021).

Dlouho panovala představa, že dálkové šíření tefry neproběhlo východním směrem, a zcela tak minulo třeba území Česka. Že tomu tak není, ukázal výzkum sedimentů šumavských jezer realizovaný v poslední dekádě. Po prvotním nálezů příměsí tefry v jádrech ze zazeměného jezera Stará jímka v roce 2015 (Kletetschka a kol. 2018; Procházka a kol. 2019; obr. I.5.2 D) následovaly obdobné nálezy v sedimentech dalších šumavských jezer. Nález tefry Laacher See na Šumavě má několik důsledků. Můžeme díky němu výrazně zlepšit datování pozdně glaciálních sedimentů šumavských jezer, jelikož aktuálně je stáří tefry stanoveno na úzký časový interval 13 006 ± 9 calBP (Reinig a kol. 2021). Lze přitom očekávat, že

v budoucnu bude tento zásadní chronostratigrafický marker nalezen i v jiných částech Česka. Dále se jeví, že na Šumavě měla tato událost i přes velkou vzdálenost od zdrojového vulkánu vliv na tamější ekosystémy (více kapitola I.5.2). Z toho vyplývá, že lidé kultury epimagdalénienu mohli být na našem území ovlivněni erupcí jak nepřímo (např. imigrací z nejvíce postižených oblastí), tak do určité míry i přímo skrze změny v životním prostředí.

Přístup, který propojuje znalosti o tefrách a jejich stáří za účelem synchronizace a datování geologických, paleoenvironmentálních a archeologických záznamů se nazývá tefrochronologie. Využívá možnosti odlišit tefry z různých sopečných erupcí pomocí mineralogických a geochemických analýz, a to i v případě, že tvoří jen nepatrnou příměs v určitém sedimentárním záznamu (tzv. kryptotefry) (Lowe 2011). Nelze vyloučit, že v budoucnu bude v jezerních sedimentech z našeho území nalezena i jiná pozdně glaciální kryptotefra. Pokud se tak stane, půjde dozajista o sopečné sklo z některé z islandských erupcí.



Nahoře – současná podoba maaru Laacher See. Dole – čtyřicet metrů mocné souvrství vulkanického popela (tefry) z erupce Laacher See na lokalitě Wingertsbergwand nacházející se 1,3 km od břehu jezera Laacher See. Označeny jsou tefry ze tří hlavních fází erupce (viz Schmincke a kol. 1999): LLST – spodní Laacher See tefra, MLST – střední Laacher See tefra, ULST – svrchní Laacher See tefra. Nálezy kryptotefry Laacher See v šumavských jezerech dle chemického složení odpovídají MLST. (Foto D. Vondrák)

Pedogenetické procesy pozdního glaciálu

Významným zdrojem informací o pozdně glaciálním environmentálním vývoji jsou rovněž horizonty pohřbených půd. Nicméně vezme-li v úvahu obecný charakter pozdně glaciálního prostředí, v kterém převažovaly odnosné procesy nad akumulací, a relativně krátkou dobu interstadiálních fází, během nichž by se mohly půdy vyvíjet, jsou možnosti jejich zachování ve fosilním záznamu značně omezené. Nadto se (na rozdíl od plně glaciálních fází posledního klimatického cyklu) v tomto období již v takové míře neuplatňoval větrný transport klastického materiálu, který by vzniklé půdní horizonty chránil před erozí. Doklady o pedogenetických procesech pozdního glaciálu na našem území poskytují nejčastěji sedimentární sekvence svahovin včetně výplní jeskynních vchodů. Zvláště cenné jsou v tomto smyslu krasové oblasti, kde lze půdní vývoj korelovat s paleozoologickými a archeologickými doklady a ve vzácných případech zkoumat i v rámci souvrství pěnoveců (Ložek 1974; Ložek, Horáček 1992; Ložek, Cílek 1995). Množství paleoekologických výzkumů v těchto oblastech doložilo přítomnost humozních horizontů korespondujících s interstadiálními fázemi pozdního glaciálu, i když intenzita půdních procesů je ve srovnání s holocenními úseky (preboreál, časný atlantik) spíše zanedbatelná (Ložek, Cílek 1995). Půdní horizonty koluviálních sekvencí jsou však zachovány téměř vždy v sekundární pozici, obvykle jako tmavé horizonty hlinitého materiálu vyplňující klastickou matrix. Primární texturní znaky původní půdy jsou tak smazány (Kukla, Ložek 1957), což mnohdy znemožňuje studovat podrobněji faciální vývoj a historii samotných půd.

Z tohoto pohledu jsou mnohem cennější půdy ležící uvnitř sekvencí vátých písků. V Evropě se nejrozsáhlejší sledy tohoto sedimentu nacházejí v předpolí tehdejšího kontinentálního ledovce (pomořanské stadium) – v severozápadní a severní části střední Evropy. Zde docházelo během stadiálních fází k intenzivní resedimentaci jemnozrnné složky proglaciálních štěrkopísků. Ta akumulovala na příhodných místech v podobě dun vátého písku, který zde tvoří dominantní kvartérní facii (*European Aeolian Sand Belt*). Nejvyšší dynamika eolických procesů je vázána na mladší dryas (tzv. *Younger Coversand II*; Kasse 2002). Duny mlado-dryasových vátých písků často pohřbily i půdy vyvinuté během allerødu na vátých píscích ze stadiálu starší dryas (*Younger Coversand I*).

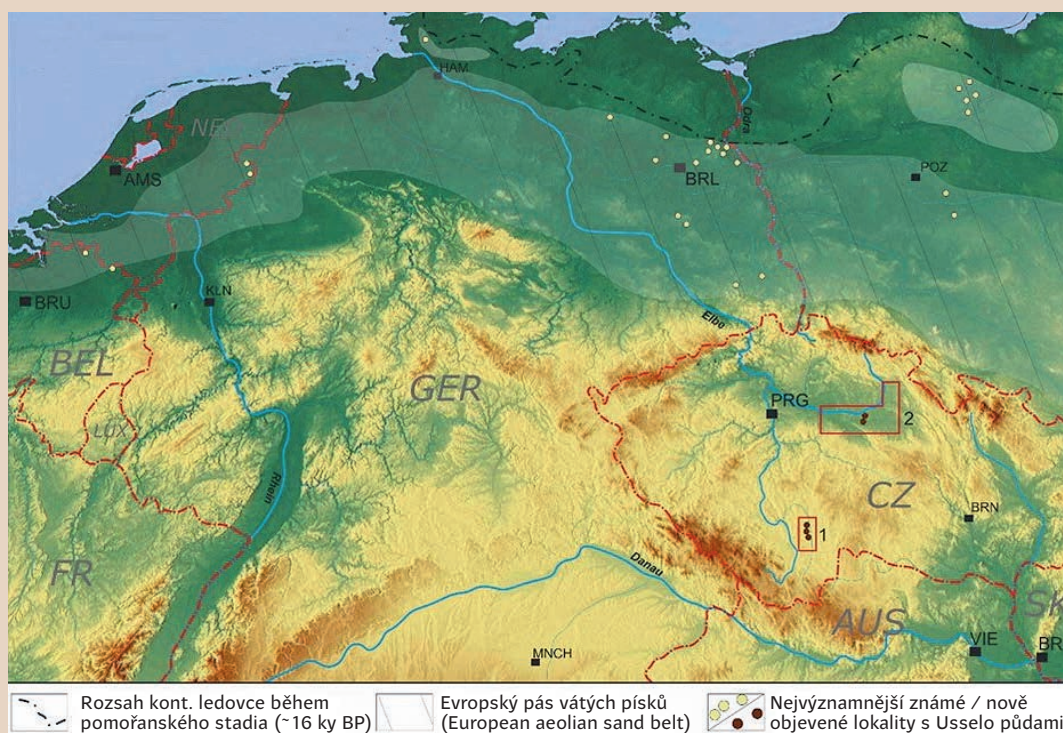
Tyto paleopůdy mají charakteristický faciální vývoj a pod souhrnným názvem *Usselo soils* (případně *Finnow soils*; podle typové holandské, resp. německé lokality) byly zdokumentovány na desítkách míst v Belgii, Holandsku, Německu a Polsku (viz mapa str. 47). Jedná se většinou o různé typy podzolů, které v rámci souvrství stadiálních vátých písků tvoří významný markerový horizont (Hijsszeler 1957; Manikowska 1982; Hoek 1997; Schirmer 1999; Kaiser a kol. 2009). Na povrchu *Usselo soils* se často nachází zřetelná vrstva uhlíků, o jejímž původu se stále vedou diskuse (přirozené požáry vs. antropogenní efekty; viz van Hoesel a kol. 2012). Tyto půdní horizonty poskytují důležitý zdroj paleoekologických informací o vývoji terestrického prostředí pozdního glaciálu, komplementární s poznatky z palynologických analýz rašeliníšť a jezer – umožňují mj. zkoumat v širších souvislostech dynamiku různého spektra environmentálních procesů, jakými jsou například sukcese lesních ekosystémů, eroze, požárová dynamika atd.

Díky petrograficky jednotnému charakteru substrátu a víceméně shodným úložným poměrům lze předpokládat, že rozhodujícím činitelem podílejícím se na vývoji zmíněných půd bylo klima. Klimatické podmínky panující během pedogeneze pak lze na základě různých instrumentálně analytických postupů do určité míry rekonstruovat. A vzhledem k jejich relativně velkému plošnému rozsahu v rámci evropského pásu vátých písků lze tyto markerové půdy, podobně jako pedokomplexy sprašových sérií, využít jako zdroj informací o geografické variabilitě klimatu.

46 **Prosím, proč jsou termíny *Usselo soils* a *Finnow soils* s velkými písmeny? Neměly by být. Navíc na této straně jsou to *Usselo soils* a na další *Usselo* půdy. Jednou kurzívou, pak zase ne... Sjednotit? Děkuji JF**

I. PŘÍRODA PLEISTOCÉNU

Usselo (Finnow) půdy byly popsány ze zeměpisných šířek zhruba mezi 55.–52. rovnoběžkou. Z jižnějších oblastí, včetně našeho území, kam zalednění posledního glaciálu nezasahovalo a kde je sedimentace vátých písků vázána víceméně pouze na bezprostřední okolí větších řek, nebyly tyto půdy donedávna známy. Nová zjištění v tomto smyslu přináší poznatky posledních let. Nálezy faciálně a stratigraficky odpovídajících půd pod dunami vátých písků v okolí Lužnice (viz Hošek a kol. 2017) umožňují posunout hranici výskytu *Usselo soils* v Evropě o více než 250 km jižněji, čímž se otevírá možnost zkoumat pedogenetické a další související environmentální procesy pozdního glaciálu v širším paleogeografickém kontextu. Perspektivní je z tohoto pohledu i výzkum v Polábí, kde byly v nedávné době objeveny pohřbené půdy podobných parametrů (Hošek a kol. 2018)



Přibližný rozsah vátých písků v rámci EASB (podle Zeeberga 1998) a nejvýznamnější lokality s *Usselo soils* (žlutě). Červeně jsou vyznačeny nově objevené lokality na Třeboňsku (1) a v Polábí (2).

I.4 Vývoj vegetace

Petr Pokorný

Ve srovnání s vývojem obratlovcích a měkkýších faun jsou naše stávající znalosti o vegetačním vývoji v období paleolitu na území České republiky podstatně fragmentárnější. Snad s výjimkou nejmladšího sledovaného úseku, viselského (würmského) pozdního glaciálu (MIS 2/1; pozdní paleolit dle archeologického členění). Platí to přinejmenším o nejsnáze determinovatelných a v největší míře využívaných rostlinných fosiliích – pylových zrnech, semenech, plodech apod. Příčinou je snadný zánik těchto zbytků vlivem biologického rozkladu a křehkost samotných sedimentárních záznamů, ve kterých se pozůstatky rostlin nejčastěji dochovávají – rašelin a jezerních sedimentů (obr. I.4.1). V suchých poměrech usnadňujících procesy oxidace, které v průběhu pleistocénu v naší části Evropy převažovaly, byla šance na dochování takových sedimentů a rostlinných fosilií v nich obsažených naprosto minimální.

Ve spraších, travertinech, jeskynních sériích apod. se zbytky rostlin téměř nemají šanci dochovat. Existují samozřejmě výjimky, jako jsou otisky rostlin v travertinech (Knebllová 1960), či nálezy

mimořádně trvanlivých semen dřestovce (*Celtis*) v jeskynních sintrech (Cílek a kol. 2000). Některé rostliny, v největší míře trávy, vytvářejí ve svých tkáních mimořádně trvanlivá silikátová tělíska mikroskopické velikosti, tzv. rostlinné opály neboli *fytolity*. Jejich poznání se ovšem teprve rozvíjí (Hošková a kol. 2021) a využití pro paleoekologické rekonstrukce je v jejich případě zatím spíše v počátcích. Zvláštní případ tvoří zuhelnatělé rostlinné zbytky, které vznikaly při požárech, případně v ohništích pravěkých lidí. Redukce dřeva a dalších rostlinných tkání až na téměř čistý uhlík umožňuje jejich dochování ve většině sedimentačních prostředí. Pokud nedošlo k jejich okamžité či postdepoziční fragmentaci, bývají takové zbytky poměrně snadno určitelné na základě mikroskopické anatomie. V případě dřevěných uhlíků obvykle na rodovou úroveň.

Pro naznačená omezení, která doprovázejí paleobotanický záznam pleistocenního období, se v následujícím textu nejprve zaměříme na všeobecný obraz vegetačního vývoje celé Evropy. Teprve počínaje obdobím mladého paleolitu (MIS 3) budeme schopni zaostřit pozornost přímo na území dnešní



Obr. I.4.1 a, b V hnědouhelných pánvích severovýchodního Německa pokračovala sedimentace jezerních usazenin a rašelin ještě během většiny pleistocénu. V dolu u Schöningenu a Helmstedtu v Dolním Sasku (a) stále probíhá detailní výzkum souvrství, která zachycují souslednost několika pleistocenních glaciálních a interglaciálních cyklů. V tomto místě byly mimo jiné nalezeny nejstarší známé dřevěné artefakty v podobě zahrocených kopí. Na fotografii pořízené ve Forschungsmuseum Schöningenu (b) je zachycen hrot takového kopí vyrobeného zřejmě ranými neandrtálci (*Homo heidelbergensis*) před více než 300 tisíci let (MIS 9; holštýnský interglaciál) z kusu smrkové větve. (Foto: Petr Pokorný)

České republiky. Až nejmladší sledované období, pozdní glaciál, nám však umožní detailnější pohled na vegetační vývoj v našem zájmovém území, včetně detailnějších rekonstrukcí podél hlavních environmentálních gradientů.

I.4.1 Základní rysy vegetačního vývoje v rytmu pleistocenního glaciálně-interglaciálního cyklu

Očividný fakt mimořádné geografické členitosti evropského subkontinentu vedl k formulaci základního výkladového rámce, kterým se řídí představy o vývoji místní flóry dodnes. V hrubých rysech vypadá následovně: základem kvartérní flóry střední a severní Evropy se stala „arktoterciální“ flóra pozdních třetihor. (Máme ji doloženu na mnoha místech, nejnověji dokonce až v severním Grónsku; Kjær a kol. 2022. Jde zároveň o příklad využití fosilní sedimentární DNA, tzv. sedaDNA, v paleovegetačních studiích. Tato metoda je dnes úplně v počátcích, ale dá se předpokládat, že její rozvoj bude bouřlivý.) Mnohočetné klimatické oscilace pleistocénu, které měly zesilující tendenci z hlediska trvání i amplitudy, nutily teplomilnou flóru migrovat do jižních refugií. Migracím však stály v cestě východo-západně orientované horské bariéry Pyrenejí, Alp a Karpat. Klimatickými oscilacemi a horskými bariérami způsobené vymírání je tedy obecným důvodem, proč došlo k postupnému ochuzení evropské flóry. Jeho míru můžeme odhadnout ve srovnání s bohatšími flórami severní Ameriky a východní Asie, kde sice také leží velká pohorí, ale mají většinou severo-jihní orientaci, a jsou proto lépe prostupná. Postupné ochuzování evropské flóry pozorujeme nejlépe na řadě významných druhů dřevin. Například *Sciadopitys* (česky pajehličník) nepřežil už ani nejstarší fáze pleistocénu, zatímco *Eucommia* (česky gumojilm) přežil až do pleistocénu středního. *Pterocarya* (lapina neboli paořeč), rod rozšířený dnes na Kavkazu a dále směrem na východ a dnes populární v evropských parcích a botanických zahradách, byl ve středoevropských lesích běžný až do sklonku předposledního (holštýnského; MIS 9) interglaciálu (Lang a kol. 2023; kapitola 1.4).

Z významných dřevin, které dominovaly lesům pliocénu (Zagwijn 1960; Popescu a kol. 2010), se

v teplých úsecích starého pleistocénu objevují, avšak v postupně zmenšující se míře, následující rody: *Carya*, *Castanea*, *Cedrus*, *Celtis*, *Cryptomeria*, *Eucommia*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Morus*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Pterocarya*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja*, *Tsuga* a *Zelkova* (Svenning 2003; Birks, Tinner 2016). Z dnešního pohledu se nejedná o vymřelé taxony, protože dřeviny všech jmenovaných rodů dodnes reliktně přežívají v klimaticky příznivých oblastech jihovýchodní Asie a Severní Ameriky. Některé z nich přežívaly v Evropě ještě do středního pleistocénu, avšak s nástupem drsných a dlouhých glaciálů kolem hranice geomagnetických epoch matuyama a brunhes (MIS 19; stáří zhruba 0,8 milionu let) začaly rychle ustupovat (Lang 1994).

V teplých interglaciálech svrchního pleistocénu se ve větší míře objevovaly již jen některé rody dnešního atlanto-mediteránního rozšíření, které eventuálně mohly dosahovat značného rozšíření i ve středoevropských poměrech: zimoztráz (*Buxus*), buk (*Fagus*), břečtan (*Hedera*), cesmína (*Ilex*) a tis (*Taxus*; Lang 1994; Kuneš, Abraham 2017). Okrajově byly stále ještě přítomny některé z dnešního pohledu „exotické“ dřeviny jako *Carya* a *Pterocarya*, jak bylo řečeno výše.

Klasickou oblastí paleobotanických výzkumů středního a svrchního pleistocénu jsou vulkanicky aktivní území ve Francii (obr. I.4.2), kde se již v 70. letech minulého století podařilo identifikovat celou řadu dlouhých záznamů v jezerních usazeninách explozivních kráterů, palynologicky je prozkoumat a následně korelovat s marinní izotopickou stratografií (Woillard 1978; de Beaulieu a kol. 2001). Na území České republiky disponujeme ojedinělými palynologickými doklady tohoto období na Ostravsku a v Moravské bráně (Kneblová-Vodičková 1960; Macoun a kol. 1965; Břízová 1994). Jezerní a další na organické zbytky bohaté sedimenty s rostlinnými nálezy (s pylem a makrozbytky) byly citovanými autory přiřazeny do teplého období tzv. holštýnského interglaciálu (MIS 11; korelace s marinní izotopickou referenční škálou dosud není uspokojivě vyřešena a občas, především na území Německa, bývá tento interglaciál korelován také s MIS 9), který následoval po ústupu halštrovského (Elster) zalednění. Více takových lokalit leží v polské části Slezska. V případě nejúplnějšího pylového záznamu z našeho území, ze sedimentů tzv. Stonavského



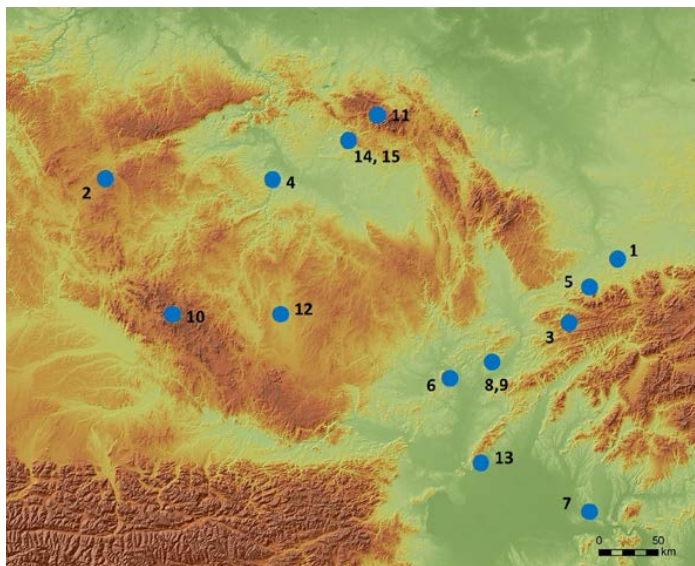
Obr. I.4.2 Francouzský palynolog Jacques-Louis de Beaulieu (*1942) demonstruje jednu z klasických lokalit středního a svrchního pleistocénu v explozivním kráteru (tzv. *maaru*) v oblasti Francouzského středohoří (*Massif Central*; jde o mokřadní sníženinu v pozadí). (Foto: Petr Pokorný)

jezera (obr. I.4.3; Kneblová-Vodičková 1960; Macoun a kol. 1965), není o tomto datování důvod pochybovat, ale u fragmentárnějších záznamů z české části Slezska zůstává stratigrafické zařazení spíše sporné. Potíž spočívá mimo jiné v důvodném podezření na redepozici pylových zrn z podstatně starších sedimentů, které v příslušném glacialakustrinním kontextu rozhodně nelze podceňovat. Dokladem

možné redepozice jsou například nálezy pylových zrn jedlovce (*Tsuga*) v těchto uloženinách. Jeho výskyt ve střední Evropě v příslušném období je totiž již téměř vyloučený.

Poslední úsek pleistocénu, jehož se v předchozích odstavcích uvedená paleovegetační charakteristika do jisté míry ještě týká, je opět výrazně teplý poslední interglaciál (eemský; jeho vrcholná fáze je korelována s MIS 5e). Téměř úplná absence buku ho odlišuje od předchozích interglaciálů a v neposlední řadě též od interglaciálu současného – holocénu (Müller a kol. 2003; Velichko a kol. 2005; Tzedakis 2007). Ojedinelé, a přitom solidní doklady vegetačních poměrů tohoto interglaciálu na našem území pocházejí z výplně jednoho z explozivních kráterů, tzv. *maarů*, jejichž výskyt byl nedávno doložen přímo na bavorsko-české hranici, v prostoru zhruba na půl cesty mezi Chebem a Mariánskými Lázněmi (Mrlina a kol. 2009; Hošek a kol. 2019). Lokalita nese název Neualbenreuth Maar a interglaciální sedimenty s dobře dochovanými pylovými zrny tu spočívají v superpozici nad sedimenty předchozího (saalského; MIS 8–6) zalednění (Stebich a kol. 2020). Pro unikátnosti i ilustrativní povahu tohoto záznamu se na jeho rysy podíváme podrobněji.

Souvislý pylový záznam na této mimořádné lokalitě zachycuje dlouhé glaciální období se střídáním otevřených stepních a lesostepních vegetačních formací. Ve třech nejteplejších úsecích v rámci trvání tohoto dlouhého období (interpretovaných autory jako MIS 7e, 7c, 7a) docházelo pokaždé k prudkému zalesnění nejprve borovicí a v další fázi též dřevinami, které střední Evropě dominují i v současnosti: smrkem (*Picea*), dubem (*Quercus*), jilmem (*Ulmus*), jasanem (*Fraxinus*), lískou (*Corylus*), lípou (*Tilia*) a habrem (*Carpinus*). Po velmi dlouhém, relativně chladném a poměrně monotónním ob-



Obr. I.4.3 Hypsometrická mapa ČR a nejbližšího okolí s vyznačením polohy paleobotanických lokalit citovaných v textu (číslováno vzestupně dle pořadí zmínek).

1 – Stonavské jezero, 2 – Neualbenreuth Maar, 3 – Jablůnka, 4 – Praha-Podbaba, 5 – Chlebovice, 6 – Bulhary, 7 – Parížské močiare, 8 a 9 – bývalé termální pole u Hodonína a bývalé jezero Vracov, 10 – Stará jíмка, 11 – Labský důl, 12 – bývalé jezero Švarcenberk, 13 – Šúr, 14 a 15 – Dračí díra a Čin-Čan-Tau. (Zdroj: Petr Pokorný)

dobí vrcholného saalského glaciálu s převahou stepí s roztroušenými dřevinami (tvořících dohromady pestrou „parkovou“ krajinu; kromě očekávatelných boreálních dřevin, jako jsou borovice (*Pinus*), bříza (*Betula*) a jalovec (*Juniperus*), se ovšem v nemalé míře uplatnily i dřeviny temperátní – jilm, dub, líska, habr a smrk) následovalo prudké oteplení, korelované s nástupem vrcholného eemského interglaciálu (MIS 5e). Zjevně se tu neprojevuje přechodové období klimatické nestability, které pod označením pozdní glaciál charakterizuje následující – vlastně už současnou – fázi hlavního klimatického cyklu řízeného Milankovićovými orbitálními změnami (viz dále).

Průběh eemského interglaciálu se vyznačoval vegetačním vývojem, který se téměř dokonale podobá vývoji v současném interglaciálu – holocénu. Vegetační sukcese tu postupně prochází, stejně jako v holocénu, následujícími hlavními stadii: borovo-březovým, fází listnatých lesů (s jilmy, duby, jasanem a především lískou, jejíž dominance je pro tento interglaciál typická – alespoň ve střední Evropě) a lesů jehličnatých (s dominantním smrkem, jedlí a tisem) s příměsí habru. Od vývoje v holocénu se ovšem poslední interglaciál odlišuje třemi hlavními rysy:

1. Téměř se neuplatnil buk, jak již bylo zmíněno výše.
2. Díky teplejšímu a oceáničtějšímu klimatu (ve srovnání s holocénem) se objevily, i když jen velmi okrajově, dřeviny, které dnes do střední Evropy nezasahují – cesmína a zimostřez.
3. Do vegetačního vývoje ještě výrazněji nezasáhl člověk, který je v holocénu naopak jedním z dominantních faktorů vývoje vegetace a veškeré živé a do jisté míry i neživé přírody.

Pro úplnost je třeba dodat, že nechybějí autoři (např. Pop, Bakels 2015; Roebroeks a kol. 2021), kteří se domnívají, že jsou na pozadí přirozeného vegetačního vývoje schopni lidský (*H. neanderthalensis*) vliv přece jenom rozpoznat. Je ovšem otázkou, jestli vůbec lze takový potenciální vliv odlišit od vlivu velkých lesních býložravců (Bradshaw a kol. 2003), v případě lidmi eventuálně způsobených požárů pak od vlivu přirozené požárové dynamiky.

Na příkladu saalského glaciálu a navazujícího eemského interglaciálu jsme ilustrovali vegetační

vývoj charakteristický pro celou současnou fázi čtvrtohor, která nastává zhruba před 800 tisíci let, s plným nástupem dominantní statisícileté periody Milankovićovými cykly řízené klimatické dynamiky. Konceptualizaci tohoto vývoje a jeho invariant provedl svého času dánský paleobotanik Johannes Iversen (1960). Jde o tzv. Iversenův cyklus, který kromě charakteristického střídání dominantních vegetačních formací zohledňuje též vývoj produktivity prostředí, půdních substrátů a dostupnosti klíčových biogenních prvků, zejména fosforu (Birks, Birks 2004; Wardle a kol. 2004). V mnoha ohledech devastující glaciální procesy dokázaly na druhou stranu zpřístupnit vegetaci čerstvě zvětralé podloží bohaté na minerální látky. Ekosystémy mírného klimatického pásma pak z tohoto zdroje těžily po většinu následujícího interglaciálního období. Zdroj se však postupně vyčerpával s tím, jak se vyvíjely půdy od bohatých stepních černozemí přes hnědé půdy eutrofních listnatých lesů až po oligotrofní rezivé půdy a podzoly lesů jehličnatých. Půdy jsou totiž ve vlhkém interglaciálním prostředí postupně promývány, vyluhují se z nich kationy a místo nich se v půdním prostředí kumulují protony (vodíkové ionty). Důležité biogenní prvky se přitom mobilizují a odtékají vodními toky do oceánů, takže se časem začíná projevovat jejich citelný nedostatek. Příslušný jev nese obecné označení retrogresivní sukcese (Wardle a kol. 2004).

Nejvíce předpokladů k aktivnímu spoluvytváření vlastností půdního prostředí mají dřeviny. Skrže kořeny žijící v symbióze s různými půdními organismy (nejdůležitější jsou nepochybně mykorrhizní houby; Kuneš a kol. 2011), skrže vlastnosti listového opadu a za přispění sekundárních metabolitů. Z krátkodobého hlediska bývají stromům podobné manipulace prostředím ku prospěchu, ale v dlouhodobější perspektivě se ukazuje, že trajektorie změn bývá v úhrnu jednosměrná, a tudíž za jinak stabilních podmínek v zásadě nevratná. Dochází k postupné geochemické degradaci celého ekosystému. Staří usedlíci, nároční na velké množství živin přítomných v půdě a závisející na jejich účinné recyklaci, jsou postupně znevýhodňováni a novým, méně náročným se tím otevírá prostor ke kolonizaci. Degradace se projevuje proměnou druhového inventáře (*species pool*), ale i poklesem celkové primární produkce. Naznačený vývoj vrcholí novým

nástupem nejchladnějších fází kvartérního cyklu, kdy klimatické podmínky vylučují existenci lesa vůbec, dosavadní půdní pokryv degraduje, úplně mizí nebo je pohřben pod vrstvou čerstvých zvětralin ve formě svahovin, spraší apod.

Ochuzení prostředí se tedy odehrávalo někde na průsečíku prostého zvětrávání a vyloužení (závislého na teplotě a na srážkách) a složitějších biologických dějů závislých na změnách vegetace a mikrobiálního života v půdním prostředí. Důležitou roli hrálo složení stromového patra. Z našich v současnosti dominantních dřevin jsou nejefektivnějšími recyklátory živin lípa, jilm a líska, jejichž opad se snadno rozkládá. Druhý extrém představují jehličnany, jejichž opad se rozkládá mnohem pomaleji a hojně se při něm uvolňují huminové kyseliny, které půdní prostředí ještě více okyselují a důležité živiny nevratně uvolňují do povrchových i podpovrchových vod. Někde uprostřed mezi oběma extrémny leží vliv bukového, habrového a dubového opadu.

Iversenův cyklus lze rovněž zasadit do rámce geochemického cyklu uhličitánu vápenatého. Náhlé ochuzení půd je v zásadě výsledkem dominového efektu, který nastává poté, co z půdy vymizí karbonáty, které snižují kyselost (pH) půdy a zpomalují vyluhování ostatních prvků tím, že omezují mineralizaci humusu. Karbonáty také blokují rozpustnost některých sloučenin, zejména biologicky aktivních fosfátů, a rozpad toxických kovových komplexů s jílovými minerály (Wardle a kol. 2004).

1.4.2 Vegetační vývoj v průběhu posledního glaciálu (MIS 5d – MIS 3)

Na konci výrazně teplého eemského interglaciálu (MIS 5e) reagovala vegetace na podmínky postupného, avšak zpočátku jen mírného ochlazování a na nárůst klimatické kontinentality (Stebich a kol. 2020). Střední Evropu opanovaly boreální lesy („tajga“) se smrkem (*Picea abies*, *P. omoricoides*), borovicí, modřínem (*Larix*), břízou a olšemi (*Alnus glutinosa*, *A. incana*). V rámci tohoto přechodného období došlo ke dvěma silným ochlazením, jejichž počátek je datován ~110 ka BP, respektive ~85 ka BP (Sánchez-Goñi 2022). Tyto výrazně chladné stadiály byly vynuceny dvěma insolačními minimy a tradičně jsou dokládány na základě paleobotanických dat,

kdy bývají označovány jako mélisey 1 a mélisey 2 (západní Evropa), hering a rederstall (střední Evropa), případě savukoski 1 a savukoski 2 (severní Evropa). Konkrétně ve střední Evropě se vyznačovaly rozvojem otevřených stepních formací (*Artemisia*, Poaceae, Chenopodiaceae; Caspers, Freund 2001), zatímco v protiběžných interstadiálních výkyvech označovaných jako brørup a odderade (podle středoevropské terminologie) docházelo k návratům zapojené jehličnaté tajgy (Helmens 2014).

Vlastní interglaciálně-glaciální přechod *sensu stricto*, MIS 5/4 (80–68 ka calBP), byl indukován prudkým snížením letní insolace v severních zeměpisných šířkách. Vyznačoval se jedním z nejrychlejších globálních hromadění ledu za posledních 400 tisíc let a s tím souvisejícím prudkým poklesem hladiny světového oceánu zhruba o 80 m (Ruddiman, McIntyre 1979). Pro vznik masivních ledových čepic na severních kontinentech byl nezbytný vydatný zdroj vlhkosti původem v nižších zeměpisných šířkách. To odpovídá posunu polární fronty daleko na jih, až někde na úroveň Biskajského zálivu (Florineth, Schlüchter 2000; Waelbroeck a kol. 2002). Západo-východní gradient kontinentality byl v důsledku této celkové konfigurace velice ostrý, takže srážek směrem na východ prudce ubývalo. V prostoru střední a východní Evropy se na trvale promrzlém substrátu rozvíjely chladné a suché formace otevřené „mamutí stepi“.

Následující dlouhé období MIS 4 a MIS 3 charakterizovaly mimořádně prudké klimatické oscilace, které nelze vysvětlit pouhými Milankovičovými orbitálními změnami. Tato dramatická klimatická variabilita se vyznačovala sledem zhruba 25 událostí oteplování a ochlazení v atmosféře nad Grónskem, které nejsou označeny Dansgaard-Oeschgerovy (D-O) cykly (Dansgaard a kol. 1984; Rasmussen a kol. 2014). Oscilace obvykle trvaly 500–2000 let (Johnsen a kol. 1992) a byly charakterizovány vysokou amplitudou (7–16 °C roční průměrné teploty) a rychlým (během několika desetiletí) oteplením následovaným novým poklesem teploty. Teplé fáze trvaly 100 až 2600 let (Rasmussen a kol. 2014; Wolff a kol. 2010). Tato proměnlivost klimatu působila opakovaná masivní zalednění a odlednění Alp (Mayr a kol. 2019). Paralelně docházelo ke skokovým oscilacím hladiny světového oceánu o přibližně 15–30 m (Sierro a kol. 2009).

Poslední glaciál byl zároveň charakterizován šesti masivními rozpady laurentinského (severoamerického) zalednění, které se opakovaly každých 7000–10 000 let. Tyto tzv. Heinrichovy události (HE – *Heinrich Events*) vždy podstatně ochladily povrch severního Atlantiku (Heinrich 1988; Bond a kol. 1993). Každá Heinrichova událost je definována jako událost spojená s ukládáním naplavených úlomků hornin (tzv. *Ice-rafted debris*; úlomky byly na povrch oceánu dopraveny tajícími ledovými krami) na dně severního Atlantiku, přednostně mezi 45 a 50° severní šířky.

Od identifikace těchto prudkých klimatických událostí v atmosféře Grónska (D–O) a v severním Atlantiku (HE) se výzkum soustředí na zkoumání regionálních projevů této prudké klimatické variability ve vegetačním záznamu a na její důsledky pro přežívání lidských populací (např. Duprat-Qualid a kol. 2017; Hardy 2010). Zejména v Evropě narostl počet pylových a speleotémových záznamů, které jejich důsledky dokládají. Celkově se ukazuje, že dopad těchto klimatických oscilací slábl směrem na východ, do nitra kontinentu (Feurdean a kol. 2014).

Paleobotanická data z území ČR ovšem pocházejí téměř výhradně z části období MIS 3 (Barron, Pollard 2002; Rybníčková, Rybníček 2014). Analýza letokruhů provedená na uhlících z archeologických lokalit jihomoravského gravettienu skutečně ukazuje velmi prudké klimatické zvraty (Beresford-Jones a kol. 2011; Pryor a kol. 2016). Určení těchto uhlíků (datovaných do rozmezí 40–25 ka calBP) zároveň dokládá dominanci boreálních druhů dřevin: borovice lesní (*Pinus sylvestris*), modřínu, smrku a borovice limby (*Pinus cembra*). Ojedinele se v souborech vyskytnou též klimaticky náročné dřeviny, jako jsou jedle (*Abies*; Pryor a kol. 2013 dokonce zmiňují nálezy zuhelnatělých jehlic a semene jedle na lokalitě DVII v Dolních Věstonicích), líska, buk, jasan, dub, tis a jilm (Willis, van Andel 2004; Svoboda 2020 se starší literaturou). Srovnatelné poznatky přinesly pylové analýzy z téhož prostoru (Svobodová 2002 a Svoboda 2020, obojí se starší literaturou; Svoboda a kol. 2015).

Data pocházející z nálezů uhlíků bohužel nelze interpretovat z hlediska zápoje lesního porostu. Poměrně zapojenou stromovou vegetaci se smrkem, modřínem, borovicí lesní a limbou však uka-



Obr. I.4.4 Dvě vegetační formace charakteristické pro současnou jižní Sibiř jako analogie k vrcholnému glaciálu (MIS 3, eventuálně MIS 2) na našem území: (a) hemiboreální les, (b) lesostepní krajina (tzv. expoziční lesostep) s břízami a modříny. (Foto: Petr Pokorný)

zují pylové záznamy v Jablůnce v předhůří Karpat na východní Moravě, v Praze-Podbabě (Jankovská 2008; Jankovská, Pokorný 2008) a u Chlebovic jižně od Ostravy (Pánek a kol. 2014). Poněkud jiná situace byla na okraji říční nivy v Bulharech, v archeologicky klíčovém prostoru Pálavy (Rybníčková, Rybníček 2014; záznam je radiokarbonově datován, i když bohužel ne zcela přesvědčivě, do klíčového úseku

před zhruba 30 ka calBP, kdy byl tento prostor využíván gravettskými „lovci mamutů“). Ukazuje spíše polootevřenou, „parkovou“ krajinu, což odpovídá klasickým interpretacím Frenzela (1968) i novějším paleovegetačním modelům (Huntley a kol. 2003). Výskyt pylu teplomilných dřevin v záznamu z Bulhar bohužel nelze pokládat za spolehlivý doklad jejich výskytu, vzhledem k přítomnosti prokazatelně redeponovaných pylových zrn terciárního či spodně kvartérního stáří. V pylových záznamech odpovídajícího období (MIS 3) se nicméně setkáváme s pylem temperátních listnatých (dub, líska, lípa, jasan atd.) i jehličnatých (jedle) stromů pravidelně, a to v celém širokém prostoru od Západních Karpat (Jankovská, Pokorný 2008) až po západní Evropu (Duprat-Quallid a kol. 2017).

Rostoucí poptávka po přesnější interpretaci výše popsaných pylových dat vyústila ve srovnávací studie moderních analogií tohoto typu vegetace v prostoru západní Sibiře (Pelánková, Chytrý 2009; Horsák a kol. 2010). Kvantitativní srovnání moderních pylových spekter ze Sibiře s fosilními pylovými spektry z České republiky a Slovenska podporuje hypotézu o výskytu zapojených lesních porostů během MIS 3 v Západních Karpatech; tyto porosty byly na základě kvantitativně podložených analogií (obr. I.4.4) interpretovány především jako tajga a hemiboreální les (Kuneš a kol. 2008). Na mnoha místech mohl takovým lesům dominovat modřín, a to nejen v Karpatech, ale například i ve středních Čechách (Jankovská, Pokorný 2015). Vzhledem k minimální produkci, nízké doletové vzdálenosti a obtížné určitelnosti modřínových pylových zrn je však tato interpretace prozatím nejistá. Rovněž dřevo a uhlíky modřínu jsou obtížně doložitelné, protože je na základě mikroskopické stavby téměř nelze odlišit od dřeva a uhlíků smrku.

I.4.3 Vegetace na vrcholu posledního glaciálu a otázka refugií teplomilné bioty na území ČR

Vrchol posledního glaciálu (MIS 2, ~26,5–19 ka calBP; chronologie dle Clarka a kol. 2009) pokládáme na celém území České republiky za převážně bezlesé

období, byť se moderní interpretace posouvá spíše ke krajinám lesostepním. V horských polohách byl z hlediska dřevin jistě limitující zimní mráz, zatímco v nížinách bylo příčinou omezeného výskytu dřevin spíše sucho. Kratší vegetační sezóna také mohla hrát významnou úlohu, zvláště ve vyšších polohách. Na nechráněných stanovištích (nehledě na nadmořskou výšku) jistě působil silný vítr, který dále zvyšoval fyziologický stres v dobách zimního nedostatku tepla a vláhy. Na základě současných analogií lze předpokládat, že kombinace extrémních klimatických faktorů favorizovala u rostlin vegetativní množení (klonální růst). V analogických poměrech na Sibiři běžně pozorujeme klonálně se množící plazivé formy dřevin (nejvíce u modřínů a jedlí, ale též například u lípy). Takoví jedinci téměř vůbec nekvetou a neplodí, takže je extrémně obtížné zachytit jejich přítomnost ve fosilních záznamech.

Navzdory uvedeným omezením dnes nelze pro období posledního vrcholného glaciálu pochybovat o rozptýleném výskytu odolných „tajgových“ dřevin na území střední Evropy, zejména ve středních nadmořských výškách – borovic (lesní a limby), stromových bříz (vedle tehdy hojné břízy trpasličí), smrků (jejich druhová identita je nejistá, takže mohlo teoreticky jít o severské, resp. sibiřské varianty blízké *Picea obovata* a *P. sibirica*). A ovšem též modřínů (opět s nejasnou druhovou příslušností), jejichž přítomnost do nedávné doby unikala pozornosti vzhledem k okolnostem popsaným výše. Dnes dokonce předpokládáme, že v případě modřínu šlo o vůbec nejrozšířenější dřevinu, analogicky k některým drsným krajinám dnešní Sibiře a Mongolska, kde panuje ostře kontinentální klima – tamější moderní pylové spady obsahují zhruba stejný, tj. zcela minimální podíl modřínového pylu a jak se ukazuje, ani modřínové makrozbytky nemají téměř šanci na zachování (Jankovská, Pokorný 2015).

Nejnovější výzkumy sice stále potvrzují převážně bezlesý charakter vrcholně glaciálních krajin, ale podstatná změna nastala ve vztahu k hodnocení významu tzv. kryptických refugií (nebo též mikrorefugií; oba termíny odkazují k omezeným možnostem jejich detekce) teplomilné bioty, řadu typicky interglaciálních dřevinných dominant nevyjímaje (Stewart, Lister 2001). Již pionýrské fylogeografické studie měřící genetickou příbuznost dnešních

populací poukázaly na hypotetickou přítomnost kryptického glaciálního refugia buku kdesi v širší středovýchodní Evropě (Magri 2007). *Smoking gun* (s odkazem na literární postavu Sherlocka Holmese) v podobě vrcholně glaciálního bukového listí, dřeva, uhlíku, bukvice či podobného makrozbytku se v inkriminovaném prostoru zatím objevit nepodařilo. Dnes ale přikládáme mnohem větší váhu neustále se množícím nálezům malého množství pylových zrn buku v období pozdního glaciálu (~16–11,5 ka cal BP; viz dále v textu) a na počátku holocénu, tedy dávno před prudkou velkoplošnou expanzí této dřeviny, ke které došlo relativně velmi nedávno (rámcově 4,5 ka calBP). Vzhledem k nemalé schopnosti pylových zrn létat ve vzdušných proudcích jde stále ještě o nepřímé důkazy, i když v některých případech je množství nalezených pylových zrn přinejmenším podezřelé.

Některé teplomilné dřeviny se v našem zájmovém prostoru šířily ihned s prvním postglaciálním oteplením v rámci pozdního glaciálu (tedy ještě před 11,7 ka calBP; tímto datem je určena spodní hranice holocénu). Pěkným příkladem takového chování je dub, jehož 11 200 let staré makrozbytky našli Jamrichová a kol. (2014) na lokalitě Parížske močiare v Podunajské nížině na jižním Slovensku. V takovém případě opět vyvstává důvodné podezření na přítomnost nedalekých glaciálních refugií, protože migrace odkudsi z daleka, například z refugií v okolí Středozemního moře, těžko může připadat v úvahu (Pearson 2006). Pylové analýzy sedimentů jezera Hypkaňa ve východoslovenském pohorí Vihorlat (Hájková a kol. 2016) poskytují další důvody k domněnce, že refugia mohla ležet nikoliv na dalekém evropském jihu, ale spíše severním a východním směrem, v relativně nedalekých hornatých terénech Západních Karpat. V nadmořské výšce 820 m tu byl doložen poměrně hojný výskyt pylových zrn jilmu, dubu a lísky v přechodném, stále však ještě chladném a suchém období pozdního glaciálu. Jmenované dřeviny tu prudce expandovaly okamžitě po prvním oteplení na počátku holocénu. Takové chování lze opět obtížně vysvětlit, aniž předpokládáme lokální, nebo aspoň nepříliš vzdálený výskyt.

Za vůbec nejpádnější důkaz přítomnosti listnatých lesů v Západních Karpatech v posledním vrcholném glaciálu můžeme pokládat dobře dato-

vaný soubor nálezů lesních plžů na celé řadě lokalit na vnitřní straně Karpatského oblouku na Slovensku (Juříčková a kol. 2014). Jde o druhy vysloveně vázané na listnaté dřeviny. Identická data pro Českou republiku přitom nic takového neukazují. Mezi dnešní ČR a Slovenskem podle všeho ležela biogeografická hranice kontinentálního významu, která oddělovala převážně otevřené krajiny na západě od částečně zalesněných horských krajin na východě. Příčinou byly nejspíš kontrastní vlhkostní poměry mezi oběma póly gradientu. Nejenže v horách celkově více prší, ale horské ledovce mohly v kombinaci s vlhkým mikroklimatem navazujících údolí a kotlin kompenzovat suché makroklimatické extrémy nejen v průběhu roku, ale i v rámci silně rozkolísaného vrcholně glaciálního makroklimatického režimu ovlivňovaného D–O oscilacemi a Heinrichovými událostmi stručně popsanými výše (Horáček a kol. 2015). Zatímco území dnešní ČR bylo sevřené kontinentálním ledovcem od severu a masivním zaledněním centrálních a západních Alp od jihozápadu, směrem na východ se prostor otevíral a cirkulace vzdušných mas tam zřejmě byla více ovlivněna teplým prouděním od jihovýchodu (Florineth, Schlüchter 2000). Také radiační poměry mohly být na východě podstatně příznivější, vzhledem k poloze za hranicí dosahu vlhkého atlantického proudění (ležela zhruba na území dnešní ČR), které bylo příčinou zvýšené oblačnosti na západním pólu gradientu.

Klíčová zjištění, která představují dlouho očekávaný průlom při řešení problému kryptických glaciálních refugií na území ČR a obecně v prostoru severně od Alp, ovšem přinesl až zcela nedávný objev rozsáhlého pole bývalých termálních vývěrů u Hodonína na jihovýchodní Moravě (Hošek a kol. 2024). Jejich aktivita je datována právě do období vrcholného glaciálu (počínaje již předchozím MIS 3) a pokračovala přes celý pozdní glaciál až do samého počátku holocénu. Na základě pylových analýz a především makroskopických otisků rostlinných částí (včetně celých listů) v silikátových pramenitých sintrech je zde jednoznačně doloženo glaciální refugium teplomilných dřevin, zejména v případě dubu (obr. I.4.5), lípy a jasanu. Organický materiál dochovaný v těchto sintrech lze přímo radiokarbonově datovat, takže určení stáří je tu naprosto



Obř. 1.4.5 Otisk dubového listu v silikátovém pramenném sintru od Hodonína, radiokarbonově datovaný do posledního vrcholného glaciálu (MIS 2). (Foto: Petr Pokorný)

jednoznačné. Význam objevu spočívá mimo jiné v tom, že poukazuje na klíčovou roli hydrotermální aktivity vázané na hluboké geologické zlomy, jejíž projevy jsou v okolí i uvnitř Západních Karpat relativně běžné. Tato hydrotermální aktivita byla podle všeho extrémně vysoká právě na vrcholu posledního glaciálu. Podílel se na ní zvýšený tektonický neklid spolu se zvýšeným přísunem tavných vod ze zaledněných horských masivů Západních Karpat a východních Alp. Voda postupovala do značných hloubek podél aktivních zlomů, kde došlo k jejímu prohrátí. Rozsáhlé termální vývěry pak kompenzovaly celkový nedostatek vláhy v regionu a v období zimních mrazů vytvářely mikroklimaticky příznivá refugiální prostředí.

1.4.4 Pozdní glaciál

Na základě interpretace grónského ledovcového záznamu v kombinaci s relativním datováním za pomoci vrstev vulkanického prachu (Blockley a kol. 2012) začalo období pozdního glaciálu pozvolným oteplováním poté, co v čase kolem 17 ka calBP odezněly dopady nejmladšího Heinrichova eventu (H1). Ihned ovšem následovala chladná stadiální oscilace nesoucí označení nejstarší dryas (16–14,7 ka calBP; název je odvozen od dryádky osmiplátečné, *Dryas octopetala*, rostliny boreálního až arktického rozšíření, jejíž trvanlivé kožovité listy byly ve vrstvách odpovídajícího stáří nalézány během pionýrských výzkumů v jižní Skandinávii). Po jejím odeznění se konečně dostavilo prudké oteplení (14,7 ka calBP; Lowe a kol. 1994), kterým začal dvoufázový interstadiál označovaný jako *bølling-allerød*, podle názvů dvou klasických dánských lokalit (dvoufázový proto, že byl proložen krátkou studenou oscilací, tzv. starším dryasem).

V průběhu interstadiálu *bølling-allerød* se klimatický systém naší planety ocitl už v zásadě v interglaciálním režimu. Nicméně záhy došlo k ještě jednomu prudkému zvratu, zpět do typicky glaciálních podmínek. Příslušná chladná oscilace s nepochybným globálním dopadem (Renssen a kol. 2018) nese označení mladší dryas (12,8–11,7 ka calBP). Dění opět souviselo s náhlým rozpadem ledovcových štítů v oblasti severního Atlantiku a následným zpomalením oceánické termohalinní cirkulace. Spouštěcí mechanismus tohoto zvratu však dodnes není uspokojivě objasněn. Poslední dobou se událost vysvětluje dopadem rozměrného asteroidu do zaledněné oblasti severozápadního Grónska. Pro tuto hypotézu skutečně hovoří rostoucí množství empirických dokladů (Sweatman 2021).

Pozdní glaciál je jediné období v rámci pleistocénu, ze kterého na území České republiky disponujeme hojností paleobotanických dokladů. Vývoj vegetace je tu doložen na mnoha lokalitách, což umožňuje prostorovou rekonstrukci na nejrůznějších environmentálních gradientech. Organické uložení se zachovanými rostlinnými zbytky pozdně glaciálního stáří nacházíme na bázi leckterého rašelinného či slatinného ložiska. Velmi často mají charakter sedimentů mělkých jezer, což samo o sobě



Obř. I.4.6 Letecký snímek Vlkovského přesypu na Třeboňsku s rybníkem Švarcenberkem (zcela v pozadí). Rozsah vodní plochy bývalého jezera téměř přesně odpovídal ploše dnešního rybníka. Vlkovský přesyp vznikl v pozdním glaciálu jako duna větrem transportovaného písku na okraji nivy Lužnice. (Foto: Petr Pokorný)

charakterizuje krajinu příslušného období jako velice pestrou a plnou drobných i větších mokřadů. Pro hojnost dílčích výzkumů se v dalším textu omezíme pouze na hrubá zevšeobecnění a nanejvýš podtrhneme význam výjimečných nebo dnes již klasických lokalit.

V interstadiálu *bølling-allerød* převládala v horských polohách, konkrétně na Šumavě v bývalém jezeře na lokalitě Stará jímka (Kletetchka a kol. 2018; 2019; Vondrák a kol. 2019) a v Krkonoších v Labském dole (Jankovská 2006; Engel a kol. 2010) keříková tundra s břízou trpasličí (*Betula nana*) a ojedinělými boreálními dřevinami, zatímco střední polohy, dříve převážně lesostepní, rychle zarůstaly boreální tajgou (tvořenou stromovými břízami, borovicí lesní a borovicí limbou, modřínem a ojediněle též smrkem; Petr, Novák 2014; Pokorný 2020). V nejsušších nížinách Čech a Moravy

ve stejnou dobu rekonstruujeme spíše otevřenou, výrazně mozaikovitou, v podstatě lesostepní krajinu (Petr, Novák 2014; Rybníčková, Rybníček 1972; Svobodová 1997).

Unikátní záznam celého pozdního glaciálu ve vysokém rozlišení pochází z lokality Švarcenberk v Třeboňské pánvi (Pokorný 2002; Hošek a kol. 2014; Kubovčík a kol. 2021). Toto bývalé jezero (obr. I.4.6) vzniklo, společně s více jak desítkou sousedních jezer, termokrasovými procesy spojenými s táním permafrostu, ke kterému došlo krátce před začátkem interstadiálu *bølling-allerød* (Hošek a kol. 2019). Krajina v okolí těchto jezer během fáze *allerød* (14–12,9 ka BP) postupně zarůstala borovými lesy, ale podíl stepních (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Helianthemum*) a tundrových (*Betula nana*, *Alnus viridis*) prvků zůstával ještě poměrně vysoký. Krátká chladná oscilace uvnitř tohoto interstadiálu



Obr. I.4.7 Odběr jezerních sedimentů z období pozdního glaciálu na lokalitě Dračí díra v Českém ráji. (Foto: Petr Pokorný)

se projevuje nárůstem podílu pelyňků a jalovce (*Juniperus*) a lze ji korelovat s tzv. oscilací gerzensee (13,2–13 ka; Ammann 2000). Mladší dryas tu začal rychlým ochlazením doprovázeným nárůstem podílu trav a opět pelyňků i jalovce, což indikuje náhlé otevření krajiny. Příslušné dění začíná nenadálým úhynem borových lesů a rozsáhlými požáry, které zanechaly stopy jak v záznamu jezera Švarcenberk, tak v půdách příslušného stáří, které jsou doslova nabity borovými uhlíky (Hošek a kol. 2017). Sušší klima v pozdější fázi mladšího dryasu je indikováno různými *proxy* indikátory, včetně rekonstruované nízké hladiny jezera, což je v souladu s poznatky ze západní i severní Evropy (Walker 1995).

Jihomoravská jezerní lokalita s rovněž podrobným záznamem období pozdního glaciálu, Vracov, je podstatně hůře interpretovatelná vzhledem k řídkému radiokarbonovému datování. Těsná blízkost této lokality ke glaciálním refugiím teplomilných listnatých dřevin ležícím na rozsáhlých vývěrech teplých artézských vod (viz výše) se nicméně odráží ve výskytu pylových zrn těchto náročných dřevin již v rámci pozdního glaciálu (Kuneš a kol. 2015). Stejný jev byl zaznamenán také východně od moravských hranic, na západoslovenské lokalitě Šúr (Petr a kol. 2013). Také v období pozdního glaciálu se tedy projevuje zásadní rozdíl ve vegetačním vývoji mezi východní a západní částí území dnešní České republiky, jehož vysvětlení spočívá v přítomnosti glaciálních refugií na východě.

Specifický typ vegetačního vývoje vykazují krajiny severočeských pískovců (Šída, Pokorný 2020). Na prvním místě je třeba zmínit záznam v organických sedimentech malého jezera na lokalitě Dračí díra v Českém ráji (obr. I.4.7), který začíná již přechodovým obdobím mezi vrcholným a pozdním glaciálem (18–14 ka calBP). Získané paleoenvironmentální informace dovolují pro toto přechodové období rekonstruovat převážně bezlesou krajinu s kombinací mnoha tundrových a stepních prvků, které byly charakteristické pro „mamutí step“. Podíl dřevin tu ovšem není zdaleka zanedbatelný, takže můžeme hovořit spíše o „mamutí lesostepi“. Mimořádně zajímavá je ovšem kombinace nalezených dřevin. Jedná se o směs druhů, které dnes mají boreokontinentální rozšíření: borovice lesní a borovice limby, modřínu, stromových i plazivých bříz (*Betula pendula*, *Betula nana*), olše zelené (*Alnus viridis*) a jalovce. V hojně míře je přítomen též smrk, který je v jiných pozdně glaciálních záznamech z území České republiky nanejvýš vzácnou příměsí. Nápadná je též přítomnost pylových zrn lísky obecné, což naznačuje přítomnost blízkého glaciálního (mikro)refugia této klimaticky náročné dřeviny.

Období mladšího dryasu (DR3) je zachyceno opět v záznamu z Dračí díry a též v nedaleké (opět jezerní) lokalitě Čin-Čan-Tau. Ani v jednom případě se DR3 ve vegetačním vývoji paradoxně vůbec neprojevuje jako klimaticky limitující perioda, ale naopak jako fáze pokračujícího zalesňování – expanze borovice a pokračujícího ústupu otevřených tundrových a stepních formací. Kvalita příslušného záznamu a jeho absolutní i relativní datování přitom nepřipouštějí přítomnost nějakého sedimentačního hiátu, který by způsobil chybu v interpretaci. Na lokalitách mimo pískovcová skalní města se přitom DR3 jeví jednoznačně jako perioda s právě opačnými rysy vegetačního vývoje – jako fáze řídnutí lesa a dočasné expanze stepních a tundrových společenstev. Toto zjištění znovu podporuje představu o hlubokých roklích pískovcových skalních měst jako možném refugiu klimaticky (zejména na vlhkost) náročných druhů uvnitř chladných oscilací pleistocénu.

I.5 Vodní členovci

Daniel Vondrák

Mezi zásadní zdroje informací o vývoji přírody v kvartéru patří i přírodní archivy bohaté na zbytky členovců. Vedle terestrických skupin, zejména pak v některých zemích tradičně studovaných brouků, o kterých samostatně pojednává kapitola I.6, obsahují některé z přírodních archivů také zástupce bohaté fauny členovců vodních (Elias 2010). Termínem zbytek je zde, jakož i jinde v kapitolách věnovaných členovcům, míněna dochovaná část těla nesoucí morfologické znaky, které jsou dostatečné pro takové taxonomické zařazení nálezu, jež je relevantní pro určitou paleoenvironmentální rekonstrukci. Někdy navíc dodáváme, že jde o zbytky subfosilní, abychom zdůraznili, že ve čtvrtohorních sedimentech obvykle nejsou petrifikované a zachovávající si řadu vlastností, které mají krátce po uhynutí živočicha, jehož těla byly součástí. Přírodními archivy bohatými na subfosilní zbytky vodních členovců jsou především jezerní sedimenty, které lze navíc, díky jejich vzniku kontinuální sedimentací, zkoumat ve vysokém časovém rozlišení. Studium zbytků vodních členovců v jezerních sedimentech zprvu našlo široké uplatnění zejména v Severní Americe, západní Evropě a Skandinávii, aktuálně je však s úspěchem uplatňováno celosvětově (Smol a kol. 2001). Pro úplnost lze zmínit, že rovněž říční sedimenty mohou obsahovat zbytky vodních členovců. V tomto případě však bývají takové nálezy početné jen u sedimentů některých pomalu tekoucích řek, které v mnoha ohledech, včetně charakteru sedimentace, částečně jezerní prostředí připomínají (Greenwood a kol. 2006; Howard a kol. 2009).

V případě ČR stály jezerní sedimenty dlouho stranou pozornosti kvartérních paleoekologů, kteří se zaměřovali spíše na různé terestrické sedimenty, fluviální sedimenty, případně záznamy získané z rašelinišť a slatinišť (Ložek 1973). Významnou roli v tom sehrál malý počet našich přírodních jezer, a to zejména těch větších, u kterých je šance, že v nich sedimentace probíhá již dlouhou dobu a sedimentární záznam je bez hiátů. Podobná situace však donedávna panovala i na Slovensku, ačkoliv

se tam nalézá řada horských jezer, což ukazuje, že dřívější výzkum jezerních sedimentů komplikovala na území obou dnešních států i technická náročnost odběrů a odlehlost lokalit, které se mnohdy nacházely v blízkosti tehdy přísně střežené státní hranice. Tento stav se však postupně změnil, přičemž v Česku tomu napomohly i zásadní nálezy sedimentů početných zazemněných jezer, ke kterým došlo zejména v posledních dvou dekadách (např. Vondrák a kol. 2015a, 2019a, 2021; Hošek a kol. 2016, 2019; obr. I.3.3; obr. I.4.7; obr. I.5.2D). Pokud se zaměříme pouze na jezera vzniklá v důsledku tání horských ledovců a degradace permafrostu, jsou jen z území Čech známy desítky zaniklých svrchně kvartérních jezer, což je počet pro danou kategorii řádově vyšší, než jaký je počet jezer zde dosud existujících. Sedimenty naprosté většiny z těchto bývalých přírodních nádrží mohou vhodně posloužit ke studiu pozůstatků vodní fauny a přispět k poznání minulosti.

Z pohledu výzkumu environmentálního kontextu dějin paleolitu lze nalezené zbytky vodních členovců využít několika způsoby, z nichž většina předpokládá, že daní živočichové mají určitý bioindikační potenciál. Nejjednodušším uplatněním je prosté doložení existence a polohy vodního prostředí v zájmovém území, např. v blízkosti archeologické lokality. Pokud jsou zbytky fauny blíže taxonomicky determinovány a jsou-li známy současné ekologické nároky nalezených taxonů, lze u daného vodního prostředí do značné míry určit též jeho základní povahu, a to často i na základě kvalitativních faunistických dat. V případě dostatečně početných nálezů zbytků a dostatečné mocnosti sedimentů reprezentující zajímavé období se nabízí studovat proměny konkrétního ekosystému v čase. V praxi se obvykle jedná o ekosystém typu jezero–povodí, jelikož děje v určitém jezeře jsou s ději v jeho povodí velmi úzce propojeny (např. Tichá a kol. 2023). Pro některé skupiny vodních členovců navíc existují i modely umožňující kvantitativní rekonstrukce některých parametrů prostředí pomocí moderních

kalibračních souborů dat o současných ekologických nárocích konkrétních taxonů (Juggins 2009). Takto rekonstruovaná *proxy* pro parametry prostředí v minulosti nemusejí nutně charakterizovat jen studovanou lokalitu, ale i podmínky v širší oblasti, např. změny teploty vzduchu v čase (Smol a kol. 2001). Ne každý studovaný záznam, byť třeba na zbytky fauny bohatý, je však pro kvantitativní rekonstrukce vhodný. Záleží vždy na tom, zda zájmová lokalita i zjištěné taxonomické složení fauny v jednotlivých časových úsecích mají v použitém moderním kalibračním souboru dat blízké analogie a zda rekonstruovaný parametr byl v daném místě a čase právě ten určující (Heiri, Lotter 2003; Juggins 2009).

Odlišným přístupem pro rekonstruování paleo prostředí prostřednictvím zbytků vodních členovců je jejich využití jako materiálu k chemickým analýzám. I takto mohou být získána kvantitativní *proxy data* pro určité parametry paleo prostředí, avšak v daných případech založená na principu doložení změn dostupnosti některých prvků či izotopů v kdysi obývaném ekosystému, které se odrazily v jejich poměrném zastoupení v tělech studovaných živočichů. Díky tomu lze získat informace například o klimaticky podmíněných změnách izotopického složení jezerní vody (Holmes 2001; Hardenbroek a kol. 2012), změnách její salinity (Quante a kol. 2022), produkci metanu u jezerního dna či eutrofizaci (Heiri a kol. 2012).

I u *proxy* založených na chemických analýzách zbytků však bývá obvykle nutné souběžně provést taxonomickou analýzu, jelikož taxonomická informace může být pro interpretaci chemických výsledků klíčová. Z toho důvodu se takto často studují jen zbytky konkrétního druhu. V praxi mohou být užitečnými zbytky i velmi malé objekty o délce v řádu prvních desítek mikrometrů, pokud je lze identifikovat pomocí morfologických znaků (obr. I.5.1). Vodní členovci po sobě samozřejmě zanechávají i ještě menší pozůstatky, pro nalezení morfologických znaků a separaci ze vzorku však nevhodné. Vedle drobných či fragmentovaných pevných struktur těla to mohou být i kousky měkkých tkání a nejrůznější produkty metabolismu. Lze očekávat, že na jejich detekci a využití bude v budoucnu cílit stále více molekulárně a zejména molekulárně-geneticky orientovaných výzkumů, které jsou zatím uplatňovány spíše u jiných skupin organismů, jako

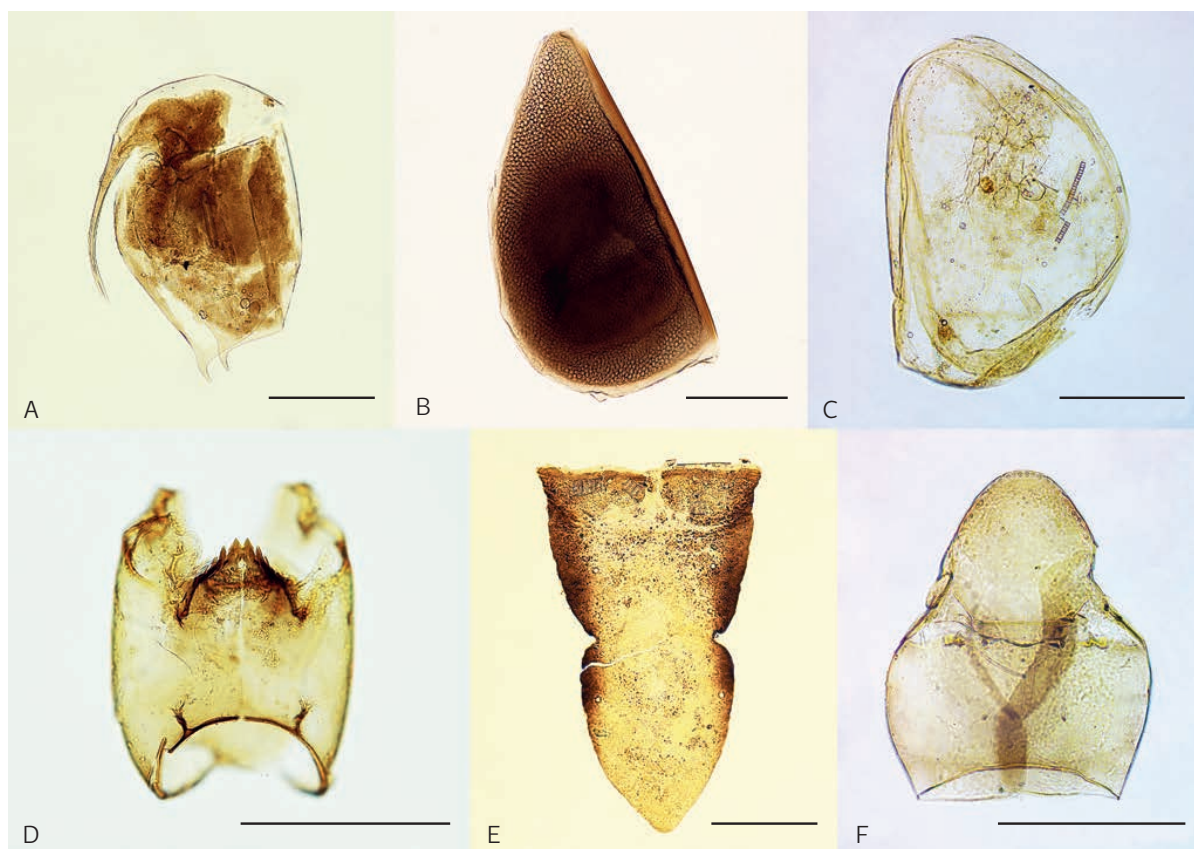
jsou cévnaté rostliny a obratlovci, u kterých máme k dispozici databáze s dostatkem srovnávacích dat (Capo a kol. 2023).

I.5.1 Skupiny vodních členovců využívané v paleoenvironmentálních rekonstrukcích

Jak již bylo nastíněno v předchozích kapitolách, poznání pleistocenního vývoje živé přírody se ve střední Evropě tradičně opírá zejména o studium nejrůznějších zbytků rostlin a kostí obratlovců. V některých zemích, a Česko je toho dobrým příkladem, hrají podobně zásadní roli též měkkýši, zejména pak ulitnatí plži (kapitola I.7). Všechny tyto skupiny organismů mají nejen velký bioindikační význam, ale také schopnost zanechávat v určitém typu přírodních archivů spoje pozůstatky po velmi dlouhou dobu. Nejinak je tomu i u některých skupin členovců kontinentálních vod.

Klíčovým faktorem umožňujícím zachování zbytků vodních členovců je zpevnění vnější kostry jejich těla (exoskeletu) nějakou látkou, která je dostatečně odolná proti chemické i biologické degradaci. Touto látkou je nejčastěji biopolymer chitin, který umožňuje dobré zachovávání zejména, avšak nikoliv výhradně, v anoxickém prostředí, které je v jezerních sedimentech obvyklé (Holcová a kol. 2020). Díky tomu lze v těchto sedimentech najít zbytky prakticky všech myslitelných taxonů členovců, případně jejich odolných stadií (vajíček, embryí apod.), které obývají samotné jezero, spodní části jeho přítoků či různá vlhká prostředí u jezerních břehů a jejichž vnější kostra je alespoň někde dostatečně chitinem zpevněna (Frey 1964; Vondrák, Juračka 2017; Dočkalová a kol. 2024).

Jedny z nejběžnějších a zároveň nejmenších chitinizovaných zbytků náležejí korýšům perloočkám (řád Cladocera; obr. I.5.1A a I.5.1B). Jejich vysoká početnost (abundance různých částí krunýřů někdy odpovídají i desetitisícům jedinců na 1 g sedimentu), možnost determinovat řadu taxonů až na druhovou úroveň a rozdílnost ekologických nároků je předurčují i ke kvantitativním rekonstrukcím parametrů prostředí, která původně obývaly (pH, změny výšky vodní hladiny, změny pokryvnosti vodní vegetace aj.) (Korhola, Rautio 2001). Užitečný přehled o zbytcích perlooček známých z jezerních sedimentů severo-



Obř. 1.5.1 Příklady zbytků vodních členovců využívaných v paleoenvironmentálních rekonstrukcích: A – kompletní krunýř perloočky *Bosmina longispina*; B – epifium perloočky *Daphnia longispina*; C – chitinizovaná část krunýře lasturnatky z nadčeledi Cypridoidea se zbytky končetin uvnitř; D – hlavová schránka pakomára *Heterotrissocladius grimshawi*-type; E – frontoclypeus chrostíka *Molanna nigra*; F – hlavová schránka potápníka (čeleď Dytiscidae). A–E – Prášílské jezero na Šumavě. F – lokalita Zahájí v Dolním Poohří. Měřítka vždy 0,25 mm. (Foto: Daniel Vondrák)

východních regionů Evropy podávají Szeroczyńska a Sarmaja-Korjonen (2007). Některé druhy perlooček jsou fakultativně či obligátně vázány na prostředí vodního sloupce a představují hlavní zástupce planktonních živočichů, tj. zooplanktonu, jejichž zbytky můžeme v jezerních sedimentech studovat. Naopak u jiných ekologicky významných skupin zooplanktonu, jako jsou koryši klanonožci (podtřída Copepoda) či vířníci (kmen Rotifera), se zbytky těl či tzv. trvalá vajíčka zachovávají jen vzácně nebo jen u malé části druhů (Frey 1964; Turton, McAndrews 2006). V případě klanonožců je na vině chitinem nedostatečně zpevněný exoskelet, u vířníků úplná absence chitinu v exoskeletu (kutikule).

Vedle perlooček patří mezi živočichy zanechávající běžně chitinizované zbytky různé zástupci roztočů pancířníků (řád Oribatida) (Solhøy 2001) a hmyzu (Elias 2010; Buckland a kol. 2014). Uvažujeme-li jen vodní taxony (obě skupiny mají totiž převážně suchozemské zástupce), existuje v případě pancířníků řada druhů vázaných na různé typy vodních a semiterestrických prostředí, díky čemuž je lze využít při paleoenvironmentálních rekonstrukcích. Významnější jsou však v tomto ohledu vodní zástupci hmyzu, a to zejména díky své mimořádně vysoké druhové diverzitě a zásadní ekologické roli ve stojatých i tekoucích vodách. Převažují mezi nimi bentické formy, tedy zástupci obývající

různé substráty dna, případně vodní vegetaci. Širší uplatnění v kvantitativních rekonstrukcích paleo-prostředí zatím našli jmenovitě brouci (řád Coleoptera; obr. I.5.1F), chrostíci (řád Trichoptera; obr. I.5.1E) a některé skupiny dvoukřídých (řád Diptera), především pakomárovití (čeleď Chironomidae; obr. I.5.1D; Elias 2010). Mnohé jiné skupiny vodního hmyzu lze s úspěchem využívat alespoň v kvalitativních rekonstrukcích (Courtney-Mustaphi a kol. 2024).

Pro získání bohatého materiálu chrostíků či vodních brouků je i v případě vhodných přírodních archivů třeba využívat relativně velké vzorky sedimentu o hmotnosti stovek gramů až několika kilogramů. Z tohoto důvodu, jakož i kvůli podobné velikosti zbytků, se obě skupiny studují často společně (Elias 2001). Vedle rekonstrukcí základního chemismu vody a zastoupení substrátů dna, včetně vodní vegetace, lze jejich prostřednictvím rekonstruovat například i některé hydrologické parametry, jako je rychlost proudění toků a průtočnost jezer (Greenwood a kol. 2006; Howard a kol. 2009; Buckland a kol. 2019; Vondrák a kol. 2019b). Pro určování nálezů je důležité jejich srovnání s recentním materiálem. Důvodem je jednak ona vysoká druhová bohatost obou taxonů, jednak absence dostačující determinační literatury zaměřené na jejich zbytky (Elias 2010). Zejména u brouků totiž nacházíme širší spektrum využitelných typů zbytků, které pocházejí z různých částí těl larev i dospělců. Analýza zbytků chrostíků je zaměřena převážně na hlavové sklerity ve vodě žijících larev, zejména pak na čelní štítek zvaný frontoclypeus (obr. I.5.1E) (Williams 1988).

Výsadní postavení mezi zbytky vodních členovců mají ty, které náleží larvám dvoukřídleho hmyzu z čeledi pakomárovití (v praxi se lze setkat i s neoficiálním jménem pakomáři). Důvodem je nejen skutečnost, že tyto larvy obvykle zanechávají ze všech hmyzích skupin zbytky nejpočetnější (konkrétně jde o jejich hlavové schránky; obr. I.5.1D), ale také úzká vazba výskytu zástupců této početné čeledi na teplotu (Walker 2001). Díky tomu jsou pakomárovití hojně využíváni za účelem rekonstruování průměrné teploty vzduchu nejteplejšího měsíce roku (T_{chir}), kterým je v případě severní polokoule obvykle červenec (Eggermont, Heiri 2012). Pro rekonstrukce T_{chir} v minulosti se ve střední Evropě

v současnosti nabízí aplikovat modely využívající moderní kalibrační soubory dat o distribuci pakomárovitých v jezerech ve Švýcarsku, Polsku či Skandinávii, případně jejich modifikace a kombinace (Heiri a kol. 2011; Luoto a kol. 2019; Kotrys a kol. 2020). Žádný z těchto kalibračních souborů dat však nelze prohlásit za ten, jenž je pro území Česka univerzálně nejvhodnější, a vytvoření tuzezemského brání nedostatek přírodních jezer. Volba některého ze zmíněných kalibračních souborů dat by proto měla vycházet z charakteru studované lokality a z nalezené fauny pakomárovitých, jež by v optimálním kalibračním souboru dat měly mít své analogie. Vedle T_{chir} lze díky analýze hlavových schránek pakomárovitých podobně rekonstruovat i některé další parametry prostředí, jakými jsou například salinita, úživnost prostředí (tj. koncentrace celkového fosforu ve vodě) či dostupnost rozpuštěného kyslíku u jezerního dna (Walker a kol. 1995; Hofmann, Winn 2000; Brooks a kol. 2001; Quinlan, Smol 2001). Podobně jako v případě chrostíků lze zbytky pakomárovitých někdy najít i v říčních sedimentech a využít je při studiu charakteru konkrétního úseku toku v minulosti (Howard a kol. 2010). Základní přehled metod a morfotypů pakomárovitých známých z palearktické oblasti představuje monografie Brookse a kol. (2007), kterou lze v případě determinačních klíčů konfrontovat s regionálními atlasy pro území Polska (Larocque-Tobler 2014) a Tater (Chamutiová a kol. 2020). Hlavové schránky (kapsuly) larev pakomárovitých často nejsou určitelné do druhové úrovně, protože nálezy bývají obvykle uváděny jako morfotypy, a to pro jednotnost i v těch případech, kdy je přiřazení k určitému druhu možné.

Analýzu pakomárovitých lze dále vhodně doplnit analýzou zbytků jiných skupin dvoukřídleho hmyzu. Vhodnými objekty jsou například zbytky larev koretovitých (čeleď Chaoboridae), které mohou přinést informace o míře rybní predace a dostupnosti rozpuštěného kyslíku u dna jezer (Luoto, Nevalainen 2009; Ursenbacher a kol. 2020). Vedle nich lze někdy vhodně využít zbytků muchničkovitých (čeleď Simuliidae) a kalužnatkovitých (čeleď Thaumaleidae), pomocí kterých můžeme poukázat na charakter rychleji tekoucích vod, případně na změny vlivu přítoků jezer (Walker 2001; Simmatis a kol. 2020). Ve výjimečných případech lze jako doplňující

začlenit i analýzu zbytků pakomárcovitých (čeleď Ceratopogonidae) a komárovitých (čeleď Culicidae) (Walker 2001). Využitelnými zbytky jsou ve výše uvedených případech nejčastěji hlavové schránky ve vodě žijících larev či jejich kusadla (mandibuly).

Vedle chitinu může být exoskelet vodních členovců zpevněn také uhličitanem vápenatým, resp. kalcitem. Tento případ se týká korýšů lasturnatek (třída Ostracoda), jejichž chitinizovaný karapax (obr. I.5.1C) bývá navíc chráněn dvěma kalcifikovanými valvami (Griffiths, Holmes 2000). Ačkoliv se lasturnatky vyskytují i v mírně kyselých vodách, je podmínkou plného zachování jejich valv uložení v zásaditých sedimentech. Na rozdíl od jiných paleoekologicky významných skupin vodních členovců, které jsou uvedeny v této kapitole, se lasturnatky běžně vyskytují také v mořském prostředí, kde se lze setkat s bentickými a planktonními druhy. V kontinentálních vodách tyto drobní živočichové obývají substráty dna i prostředí volné vody, avšak praví planktonní zástupci u nich chybějí. Základní přehled o druzích vyskytujících se v západní a střední Evropě a o určování jejich valv podává Meisch (2000). Jednotlivé druhy lasturnatek jsou ekologicky vázány zejména na různé typy substrátů určených habitatů a na různý chemismus vodního prostředí. Při studiu jezerních sedimentů jsou lasturnatky z hlediska kvantitativních rekonstrukcí paleoprostředí využívány jako *proxy* pro salinitu či iontové složení vody, a to buď prostřednictvím ekologických preferencí nalezených druhů (Mezquita a kol. 2005; Pint a kol. 2016), nebo prostřednictvím chemických analýz stopových prvků v kalcitu valv dominantních druhů (Quante a kol. 2022). Srovnáním poměru stabilních izotopů kyslíku zjištěného ve valvách dominantního druhu oproti standardu ($\delta^{18}\text{O}$) je dále možno získat i důležitý paleoklimatický *proxy* záznam. Poměry prvků i izotopů ve valvách, které jsou v průběhu života lasturnatek obměňovány, totiž vždy odrážejí složení konkrétním jedincem obývané vody (Holmes 2001). V určitých případech lze rekonstruovat klima, resp. jeho teplotní složku, i za využití druhového složení lasturnatek. Využívají se k tomu kalibrační soubory dat o moderní distribuci specifických kombinací druhů (faun), ze kterých lze kalkulovat průměrnou teplotu vody (Viehberg 2006), nebo je identifikován společný překryv rozsahů teplotních podmínek, při kterých

se v současnosti vyskytují jednotlivé druhy (*mutual climatic range*; princip této metody je ukázán na obr. I.6.3), ze kterého lze odvodit průměrnou teplotu vzduchu nejteplejšího a nejchladnějšího měsíce (tj. července a ledna), případně průměrnou roční teplotu vzduchu (Horne a kol. 2012; Quante a kol. 2022; Krahn a kol. 2024).

Zbytky všech výše zmíněných skupin vodních členovců se v jezerních sedimentech za příhodných podmínek zachovávají po dobu bohatě přesahující časovou škálu čtvrtohor. Kvantitativní rekonstrukce podmínek životního prostředí založené na zbytcích, jež jsou zpevněny chitinem, jsou teoreticky možné i u přírodních archivů starých několik desítek milionů let (např. Dumont a kol. 2020). V případě uhličitanem vápenatým zpevněných schránek lasturnatek pak toto časové rozpětí sahá teoreticky až do ordoviku (Cronin 2009). Na druhou stranu se však potýkáme se skutečností, že většina existujících čtvrtohorních archivů jezerních sedimentů svým stářím nedosahuje ani období posledního glaciálního maxima. Starší jezerní archivy se ve střední Evropě obvykle nedochovaly, a to zejména kvůli erozi způsobené různými fázemi zalednění a erozi zapříčiněné proměňujícími se vodními toky. Přesto však existují výjimky, které zaznamenávají informace o starších fázích pleistocénu, resp. paleolitu, které je třeba vyhledávat a zaměřovat na ně naši pozornost.

I.5.2 Pleistocenní záznamy faun vodních členovců

Přítomnost zbytků vodních členovců ve čtvrtohorních jezerních sedimentech byla na našem území známa již od konce 19. století (např. Frič, Vávra 1898), avšak větší pozornosti se jí dostalo až v šedesátých a sedmdesátých letech minulého století, kdy Adolf Absolon (*1937) z tehdejšího Geologického ústavu ČSAV studoval sukcesí lasturnatek na několika polabských lokalitách obsahujících jezerní křídla a popsal zde faunistickou změnu na počátku holocénu, v rámci které zde pozdně glaciální „candidová fauna“ s vůdčím druhem *Candona candida* byla během preboreálu nahrazena „cordátovou faunou“ s vůdčím druhem *Metacypris cordata* (Absolon 1973). Tento přechod odráží především

postupný a částečně klimaticky podmíněný zánik pozdně glaciálních polabských jezer, tedy transformaci těchto ekosystémů do podoby mělkých mokřadů. Absolon (1974) dále navrhl využití analýzy druhového složení lasturnatek jako nástroje pro odlišení sladkovodních vápenců řady pěnovec – alm – jezerní křída, které mají stejné chemické složení, avšak různou genezi.

Za základní kámen pozdějšího moderního studia zbytků vodních členovců v našich čtvrtohorních jezerních sedimentech lze však považovat spíše výzkum realizovaný na šumavských jezerech, který započal v roce 1979. Tehdejší objev negativních důsledků antropogenní acidifikace šumavských jezer se stal ihned spouštěčem zájmu o poznání přirozeného stavu těchto lokalit, který nebyl dostatečně znám. Právě výzkum zbytků vodních členovců uchovaných v sedimentech šumavských jezer, původně plánovaný jako doplněk k výzkumu recentní fauny, se stal klíčem k tomuto poznání (Fott J., osobní sdělení). Hlavní pozornost byla soustředěna na perloočky, jelikož mnohé z nich jsou acidosenzitivními druhy a jejich dramatické potlačení bylo v případě Černého a Čertova jezera dobře doloženo díky srovnání s historickými studiemi Antonína Friče (1832–1913) a jeho spolupracovníků. Dalšími českými průkopníky v oboru studia zbytků vodních členovců ve čtvrtohorních jezerních sedimentech se tak stali Jan Fott (*1939) a Miroslava Pražáková (*1942) z Přírodovědecké fakulty UK, kteří ve spolupráci s dalšími kolegy začali studovat nejmladší sedimenty šumavských jezer. Svě prvotní výsledky později shrnuli v práci Pražáková a Fott (1994). V téže době probíhal obdobný výzkum i na německé straně Šumavy, kde se jedním z jeho výsledků stal tzv. perloočkový pH-metr, tedy model pro kvantitativní rekonstrukci pH jezerní vody v minulosti (např. Krause-Dellin, Steinberg 1984; 1986). Na počátku devadesátých let byla u nás Janem Lellákem (1926–1993) z Přírodovědecké fakulty UK poprvé aplikována i analýza hlavových schránek larev pakomárovitých, a to opět na nejmladších šumavských jezerních sedimentech. Jeho práce, inspirovaná výzkumem na bavorské straně Šumavy (Emeis-Schwarz, Kohmann 1984; Steinberg a kol. 1984), zůstala sice nedokončena (Schmidt a kol. 1993), ale stala se inspirací pro Lellákovy následovníky, kteří pokračovali ve studiu holocenních

sedimentů šumavských jezer (např. Bitušík, Kubovčík 2000; Tátošová a kol. 2006; Tichá a kol. 2023). Později byly pro účely paleoenvironmentálních rekonstrukcí uplatněny na holocenních jezerních sedimentech i analýzy zbytků lasturnatek (Symonová 2002) a chrostíků (Vondrák a kol. 2019b), jiné skupiny vodních členovců, například brouci, však zatím ve větší míře využity nebyly.

Pokud se zaměříme na pleistocenní záznamy faun vodních členovců, je třeba přiznat, že těch publikovaných z území ČR je zatím velmi málo. Navíc většina z nich představuje výsledky analýzy hlavových schránek pakomárovitých a svým stářím nedosahuje ani posledního pleniglaciálu. Výjimkou co do výrazně vyššího stáří je záznam získaný ze středopleistocenních vápnitých nivních sedimentů na lokalitě Pátek – defilé v Poohří, ve kterém nálezy bohaté malakofauny a lasturnatek společně dokládají podobu nivy v některém z tehdejších interglaciálů (Kovanda a kol. 2005). Na tuto zatím ojedinelou studii však lze nepochybně navázat. Problematice výskytu pleniglaciálních a starších jezerních a jemných říčních sedimentů totiž bylo v ČR dosud věnováno relativně málo pozornosti. Prozatím víme alespoň to, že takové sedimenty existují a mohou pravděpodobně poskytnout i potřebné faunistické doklady například o době MIS 3 (lokalita Labský důl v Krkonoších; Engel a kol. 2010) či o některých úsecích středního pleistocénu (jezera vzniklá v návaznosti na tzv. halštrovské a sálské zalednění v širší oblasti Ostravska a oderské části Moravské brány; Macoun a kol. 1965).

Ostatní pleistocenní záznamy faun vodních členovců z ČR pokrývají závěr MIS 2 a počátek MIS 1, což v archeologickém členění odpovídá magdalénienu a epimagdalénienu (Reade a kol. 2021). V detailní stratigrafii záznamů v grónském ledu se jedná o období asi 17 430 až 11 650 calBP, které je členěno na grónský stadiál 2.1a (GS-2.1a), grónský interstadiál 1 (GI-1) a jeho dílčí fáze (teplejší a delší GI-1e, GI-1c3, GI-1c1 a GI-1a střídané chladnějšími a kratšími GI-1d, GI-1c2 a GI-1b) a závěrečný grónský stadiál 1 (GS-1) (Rasmussen a kol. 2014; obr. I.3.3). Ve středoevropském kontextu tomuto členění odpovídají pravděpodobně analogické výkyvy klimatu pojímané původně jako paleobotanické biostratigrafické zóny: starý dryas (resp. závěr pleniglaciálu), interstadiál *bølling-allerød* se třemi chladnými

výkyvy (oscilací aegelsee, starším dryasem a oscilací gerzensee; použití termínu starší dryas, někdy též střední dryas, je však v literatuře nekonzistentní a lze se s ním setkat i jako se synonymem k termínu oscilace aegelsee) a mladší dryas. Právě pro tento úplný závěr pleistocénu máme v Česku tolik přírodních archivů s jezerními sedimenty (např. Vondrák a kol. 2015a, 2019a; Hošek a kol. 2016, 2019a), že studium faun vodních členovců může být jedním z hlavních nástrojů detailního poznání tehdejších environmentálních změn.

Konec pleniglaciálu je dosud spolehlivě zachycen jen na lokalitě Dračí díra v Českém ráji (335 m n. m.), a to zejména prostřednictvím zbytků pakomárovitých (Pokorný, Šída 2020; Vondrák D., nepubl. data; obr. I.4.7). Zdá se, že na úplném závěru MIS 2 existovala už i některá jezera v Třeboňské pánvi a na Šumavě, jejich datování však v tomto ohledu není dosud uspokojivě vyřešeno (Kletetschka a kol. 2019; Vondrák a kol. 2019a; Kubovčík a kol. 2021). Starší ze dvou jezerních fází v záznamu z Dračí díry (ta mladší odpovídá GI-1a a GS-1) byla datována přibližně do období 17 000 až 16 000 calBP (Pokorný, Šída 2020) a je charakterizována kombinací taxonů známých dnes ze zarostlých, málo úživných jezer montánního vegetačního stupně se silně chladnomilnými taxony, které lze pokládat za u nás pravděpodobně vymřelé ještě před počátkem holocénu (Vondrák D., nepubl. data). Ten druhý z případů představují nálezy pakomárů rodu *Derotanyppus* (pravděpodobně *D. sibiricus*), kteří jsou v současné střední Evropě velmi vzácně nacházeni v drobných horských jezerech Karpat a běžněji se vyskytují třeba v některých regionech Sibiře (např. Nazarova a kol. 2011; Bitušík, Hamerlík 2014), a morfotypu *Hydrobaenus conformis*-type, jenž je v Evropě uváděn zejména z arktických jezer (např. Stur, Ekrem 2020). Tuto faunu dále doplňují další taxony chladných, oligotrofních vod, které se u nás, tedy dle úrovně dosavadního poznání, v holocénu objevují už jen vzácně v sedimentech šumavských jezer (např. *Sergentia coracina*-type, *Tanytarsus lugens*-type), případně taxony dokládáné zejména z chladných jezer s povodím bohatým na uhličitán vápenatý (např. *Psectrocladius calcaratus*-type, *Neozavrelia*). Šlo tedy o faunu neanalogickou k těm, které dnes střeoevropská jezera obývají, jež navíc dokumentuje, že povrchové vody v pískovcové kra-

jině Českého ráje tehdy ještě nebyly přirozeně kyselé. Na druhou stranu nebyly v sedimentech Dračí díry doloženy žádné globálně vymřelé taxony pakomárovitých, takové však z doby posledního glaciálu neznáme ani z jiných evropských lokalit (Vondrák D., nepubl. data).

Počátek interstadiálu *bølling-allerød* (asi 14 700 calBP) byl dobou, kdy u nás díky klimaticky podmíněnému ústupu horského zalednění na nejvyšších pohraničních horách a selektivnímu tání permafrostu v nižších polohách vznikla řada jezer (Hošek a kol. 2019; Vondrák a kol. 2019a; kapitola I.3.4). Fauny pakomárovitých, které se zatím podařilo rekonstruovat, ukazují na značný gradient úživnosti těchto nově vytvořených stojatých vod a nabourávají představu, že se v pozdně glaciální krajině nacházely jen druhově chudé ekosystémy jezer oligotrofních (tj. neúživných). Ilustrovat to lze na výškovém gradientu v západní části Česka. Rozlehlé Komořanské jezero v Mostecké pánvi (asi 230 m n. m.; obr. I.5.2A) dominované morfotypy rodu *Chironomus* už tehdy připomínalo ekosystémy extenzivně obhospodařovaných rybníků (Tichá a kol. 2019; Vondrák, Tichá 2022), jezera v Třeboňské pánvi (asi 410–420 m n. m.) s druhově pestrou faunou dominovanou druhem *Corynocera ambigua* a zástupci rodů *Chironomus*, *Dicrotendipes*, *Microtendipes* a *Polypedilum* měla spíše mesotrofní charakter (Hošek a kol. 2014; Kubovčík a kol. 2021; Vondrák D., nepubl. data) a živinami chudá byla především horská jezera na Šumavě (ta doposud studovaná se nacházela mezi 1008 a 1115 m n. m.; např. Kletetschka a kol. 2018; Dočkalová a kol. 2024). Právě v šumavských jezerech bychom v dané době našli další pozoruhodné morfotypy jako *Pseudodiamesa nivosa*-type, *Heterotrissocladus maeae-ri*-type a *Corynocera oliveri*-type, jejichž výskyt je v Evropě v současnosti vázán hlavně na oligotrofní jezera ve Skandinávii či v alpinském stupni velehor a které z holocenních sedimentů a dnešní fauny Česka už neznáme. *Corynocera oliveri*-type je jako minoritně zastoupený taxon znám i z jezer v Třeboňské pánvi, kde doplňoval pakomárovité s výše uvedeným, hojně zastoupeným taxonem *C. ambigua*-type. Ani *C. ambigua*-type, nynějšího obyvatele mělkých jezer ve Skandinávii, v naší současné fauně nepotkáme, jelikož zde tento pakomár pravděpodobně vymřel na počátku spodního holocénu



Obr. I.5.2 Současná podoba významných lokalit s jezerními sedimenty, u kterých byly rekonstruovány změny faun vodních členovců pro období pozdního glaciálu. A – bývalé Komořanské jezero v Mostecké pánvi; B – zazemněné jezero (nyní rybník) Švarcenberk v CHKO Třeboňsko; C – Plešné jezero v NP Šumava; D – zazemněné jezero Stará jímka v NP Šumava. (Foto: Daniel Vondrák)

(Brodersen, Lindegaard 1999; Kubovčík a kol. 2021). Výčet významných chladnomilných prvků je ještě třeba doplnit o ty, které jsou pro *bølling-allerød* a následný mladší *dryas* typické, ale po nástupu holocénu ještě nějaký čas přežívaly, případně vzácně ještě stále přežívají, alespoň v prostředí chladných šumavských jezer. Ve všech třech jezerních oblastech to byl *Tanytarsus lugens*-type, který byl v případě šumavských lokalit doprovázen morfotypy *Heterotrissocladius grimshawi*-type, *Micropsectra insignilobus/contracta*-type, *M. radialis*-type a *Paracladius* (Soldán a kol. 2012; Kletetschka a kol. 2018; Vondrák D., nepubl. data).

V kontrastu s pakomárovitými dosud neznáme žádné taxony perlooček, které by byly doloženy z našich pozdně glaciálních jezerních sedimentů a záro-

veň by se nyní na území Česka již nevyskytovaly. Je to zjevně dané jejich méně silnou vazbou na teplotu, malým počtem dosud prostudovaných přírodních archivů a také faktem, že některé vysokohorské či arktické perloočky, jež mohly s koncem glaciálu vymizet, jsou součástí komplexů kryptických druhů. Díky tomu takové druhy v subfosilním záznamu splývají s druhy morfologicky velmi podobnými, ale s jinými ekologickými preferencemi. Jako jediná výjimka byl uváděn reliktní druh *Bosmina logispina* (ve starší literatuře též *B. bohemica*; obr. I.5.1A), který se v pozdním glaciálu vyskytoval v šumavských jezerech a přežíval v některých z nich až do nástupu antropogenní acidifikace v 20. století (např. Frič, Vávra 1898; Pražáková a kol. 2006; Kletetschka a kol. 2018; Tichá a kol. 2023). Tento taxon je v současnosti

považován za starobyrou formu v rámci postglaciální speciace ovlivněného druhu *B. (Eubosmina) coregoni* (Błędzki, Szeroczyńska 2015), a navíc byl na našem území nedávno opětovně nalezen (Příkrýl I., osobní sdělení). Tatáž perloočka v pozdním glaciálu obývala rovněž jezera v Třeboňské pánvi (Vondrák D., nepubl. data).

Z hlediska budoucích kvantitativních rekonstrukcí klimatických změn v závěru posledního glaciálu lze očekávat, že na našem území sehraji zásadní roli zejména ty založené na analýze zbytků jezerních zástupců pakomárovitých. Dosud se však potýkáme s tím, že není snadné nalézt záznam, který by byl pro takovou regionálně vypovídající rekonstrukci optimální. Prioritním cílem, kterého lze takto dosáhnout, je výše uvedená rekonstrukce T_{chir} , jejíž úspěšné provedení má několik základních předpokladů. První je ten, že studované jezero či zaniklé jezero nebylo v době vzniku sedimentárního záznamu příliš hluboké, tj. mělo maximální hloubku do asi 30 m, aby jeho profundální zóna (část dna, na kterou dopadá méně než 1 % slunečního světla oproti hladině) nemohla trvale hostit chladnomilné druhy pakomárovitých i v relativně teplých obdobích. V Česku je toto pravděpodobně případ Černého a Čertova jezera na Šumavě. Druhou podmínkou je malý vliv přítoků na teplotu jezerní vody, kdy výsledky rekonstrukcí mohou být zkresleny u jezer s krátkou dobou zdržení vody a jezer sycených tavnou vodou z ledovců či vodou podpovrchovou. Třetí podmínkou je absence vlivu rozsáhlé anoxické vrstvy, která by taxonomické složení fauny pakomárovitých ovlivňovala více než teplota. A poslední, tedy čtvrtou, podmínkou je dostatečná analogičnost rekonstruované fauny s tou, se kterou pracuje příslušný moderní kalibrační soubor dat. Jediná publikovaná rekonstrukce T_{chir} z našeho území (stav na konci r. 2023) byla vytvořena na základě analýzy faun pakomárovitých ze zaniklého jezera Švarcenberk (Kubovčík a kol. 2021; obr. I.5.2B). Její hlavní slabinou je malý počet blízkých analogií u dílčích faun pakomárovitých vůči těm v použitém moderním kalibračním souboru dat, což bylo do značné míry způsobeno zejména bohatě zastoupeným pakomárem *C. ambigua*-type. Tento morfotyp zastupuje stejnojmenný druh, který se v Evropě vyskytuje poměrně vzácně a jehož skutečné teplotní preference (zjevný výskyt v širokém rozmezí teplot)

jsou v používaných moderních kalibračních souborech dat špatně postihnuty. Právě tento taxon tak velmi často silně komplikuje rekonstruování pozdně glaciálních teplot na mnoha střeoevropských lokalitách (Brodersen, Lindegaard 1999). Dalšími slabinami získané T_{chir} z jezera Švarcenberk jsou silné ovlivnění fauny pakomárovitých nedostatkem kyslíku u dna (hlubší partie jezera někdy obývalo jen několik málo na hypoxie adaptovaných druhů) a nepřiliš robustní datování záznamu. I tak však tato rekonstrukce přináší některé zásadní poznatky. Například ukazuje, že pravděpodobný přechod z pleniglaciálu do pozdního glaciálu, resp. interstadiálu *bølling-allerød*, byl v daném regionu jasně spojen s nárůstem letních teplot, přičemž celé následující období pozdního glaciálu bylo klimaticky velmi nestabilní, a to včetně mladšího dryasu. Možné dopady krátkých klimatických ochlazení v pozdním glaciálu, jež jsou známa ze severozápadní Evropy či Grónska, je však z výše uvedených limitů záznamu obtížné hodnotit. U jednoho z doložených období masového výskytu *C. ambigua*-type nelze vyloučit návaznost na oscilaci gerzensee. Rozdíl mezi T_{chir} na úplném závěru pleniglaciálu a na počátku holocénu byl rekonstruován asi na 6,5 °C. Přechod z mladšího dryasu do holocénu je v práci Kubovčíka a kol. (2021) rychleji reflektován pakomárovitými a až se zpožděním následuje změna pylového spektra, což dobře ilustruje výhodu této rychle reagující, teplotně senzitivní skupiny hmyzu při rekonstruování krátkých klimatických výkyvů v minulosti.

Daleko silnější signál ochlazení v mladším dryasu než na lokalitě Švarcenberk máme v Česku doložen ze šumavských jezer. Je zde patrný jak jeho dramatický začátek, tak i jeho náhlý konec. Na lokalitách Plešné jezero (1087 m n. m.; obr. I.5.2C) a Stará jímka (1115 m n. m.; obr. I.5.2D) se tento stadiál projevil přestavbou druhového spektra perlooček (Pražáková a kol. 2006; Kletetschka a kol. 2018) a ve vícero šumavských jezerech dominancí silně chladnomilných pakomárovitých, zejména *Micropectra radialis*-type, což je v daném případě konkrétní druh známý dnes z vysokohorských a arktických jezer (Kletetschka a kol. 2018; Vondrák D., nepubl. data). Prvotní výsledky rekonstrukce T_{chir} provedené na nálezech z Plešného jezera ukazují pro pozdní glaciál (GI-1 a GS-1) variace teploty nepřesahující 2,5 °C (Vondrák a kol. 2015b)

a absolutní hodnoty nepřesahující 8,6 °C, přičemž současná průměrná červencová teplota vzduchu (období 2001–2016) je zde asi 15,4 °C. Nárůst T_{chir} na hranici mladší dryas – holocén zde proto byl dramatický a tehdejší proměna faun vodních členovců byla z hlediska druhového složení i ekologických preferencí dominantních taxonů největší přestavbou v historii jezera (Pražáková a kol. 2006; Vondrák D., nepubl. data).

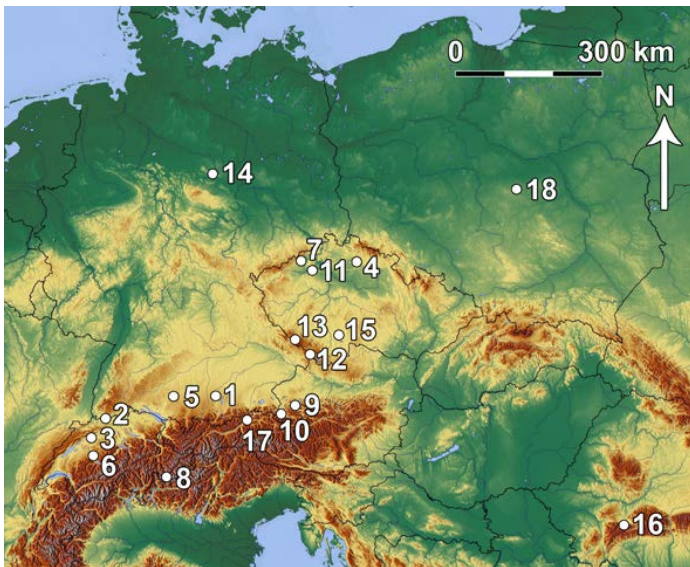
Zajímavým fenoménem, který během interstadiálu bølling-allerød překvapivě ovlivnil vodní členovce šumavských jezer, byla erupce Laacher See v německém Východním Eifelu, ke které dle posledních poznatků došlo 13 006 ± 9 calBP (Reinig a kol. 2021). Parametry této katastrofy byly úctyhodné (kapitola I.3.4, RÁMEČEK na str. 44) a odrazilily se v odpovídající devastaci regionů přilehlých kráteru a dolnímu toku Rýna (více viz Schmincke a kol. 1999). Otázka míry vlivu erupce na tehdejší klima je dosud předmětem debaty a hypotézy oscilují mezi relativně krátkodobým vlivem s dopady zejména v střeozápadní Evropě a dlouhodobými globálními důsledky (např. Abbott a kol. 2021). Erupci Laacher See odpovídající sopečné sklo bylo u nás nejprve nalezeno v sedimentech zaniklého jezera Stará jímka (Kletetschka a kol. 2018; Procházka a kol. 2019) a později i dalších šumavských jezer (např. Kletetschka a kol. 2019). Reakce faun vodních členovců v daných horizontech odpovídají přechodnému zvýšení úživnosti jezerního prostředí, přestože jsou šumavské lokality od kráteru Laacher See vzdušnou čarou vzdáleny téměř 500 km (Kletetschka a kol. 2018). Tyto výsledky tedy logicky naznačují možný vliv katastrofické erupce na epimagdalénské lovce a sběrače žijící tehdy na našem území, a to nejen skrze krátkodobé ochlazení klimatu. Ve střední vzdálenosti od kráteru (řádově 50 až 500 km) jsou totiž předpokládány velmi negativní dopady spadu sopečného popela (tefry), jmenovitě prachové bouře, dezertifikace, rychlé opotřebování zubů obratlovců kvůli všudypřítomným částicím sopečného skla a kontaminace životního prostředí fluorem (Riede, Kierdorf 2020). Archeologické doklady z nejvíce postižených regionů poukazují na opuštění rozsáhlých oblastí v Německu a Belgii, jež byly přírodní katastrofou nejvíce postiženy, a přesun části původních obyvatel jinam, například do oblasti dnešního Dánska (Riede 2016).

V případě území Česka si lze představit podobnou situaci jako v Dánsku, tedy spíše menší poškození životního prostředí a možnou imigraci populací ze západu. Tato hypotéza ale samozřejmě vyžaduje další výzkum.

I.5.3 Paleoenvironmentální rekonstrukce využívající subfosilní zbytky vodních členovců ve střeoevropském kontextu

Pro směřování budoucího výzkumu pleistocénu, resp. paleolitu, za využití subfosilních zbytků vodních členovců, je velmi užitečné znát širší kontext, zejména pak některé inspirativní výsledky studií z okolních zemí. Zmiňme zde proto alespoň v krátkosti několik málo střeoevropských lokalit a klíčových paleoenvironmentálních rekonstrukcí vzešlých z výzkumů jejich sedimentů. Primárně se při tom v této kapitole zaměříme na rekonstrukce klimatické, jelikož klima ovlivňuje prakticky všechny ekosystémy, člověka jako jejich součást nevyjímaje. Geografická poloha všech níže jmenovaných přírodních archivů, u kterých byly studovány zbytky vodních členovců, je prezentována na obr. I.5.3.

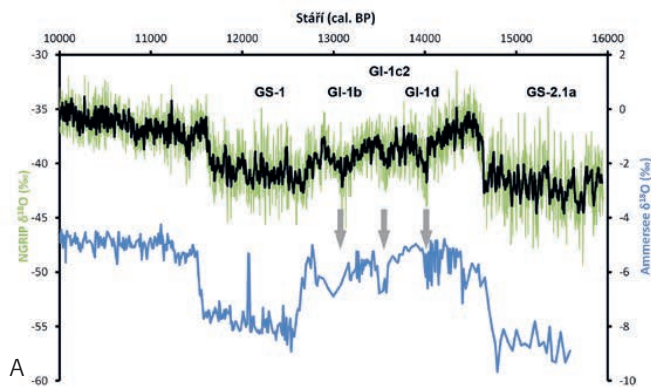
Jak již zaznělo v úvodu kapitoly I.5, některé zbytky vodních členovců lze za určitých okolností použít pro kvantitativní rekonstrukce některých parametrů klimatu v minulosti, jejichž poznání je pro pochopení vývoje přírody v pleistocénu zcela zásadní. V první řadě je proto třeba ozřejmit, jaká je naše motivace takové rekonstrukce vytvářet pro dílčí regiony, když záznamy získané z vrtů grónským ledovým štítem se mohou zdát dokonalou referencí klimatického vývoje v posledním glaciálu na severní polokouli. Důvodem je skutečnost, že projevy klimatických změn jsou regionálně specifické, a mohou se proto od situace v Grónsku více či méně odlišovat. Je tomu tak ostatně i v současné době. Vedle toho jsou klimatické změny v grónských záznamech nejčastěji interpretovány dle křivek prezentujících vývoj poměru stabilních izotopů kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$), které však odrážejí změny teploty i srážek dohromady. Velmi nízké hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ navíc mohou být důsledkem extrémně chladných zimních teplot v situaci, kdy nedošlo k odpovídajícímu poklesu teplot letních (Denton a kol. 2022). Poznatky získané



Obr. I.5.3 Pleistocenní přírodní archivy uvedené v textu podkapitol I.5.2 a I.5.3: 1. Ammersee, 2. Bergsee, 3. Burgäschisee, 4. Dračí díra, 5. Füramoos Ried, 6. Gerzensee, 7. Komořanské jezero, 8. Maloja Riegel, 9. Mondsee, 10. Nesselstalgraben, 11. Pátek – defilé, 12. Plešné jezero, 13. Stará jímka, 14. Schöningen 13 II, 15. Švarcenberk, 16. Tál dintre Brazi, 17. Unterangerberg, 18. Zábieniec. (Grafika: Daniel Vondrák)

z Grónska je proto třeba do kontextu historie klimatu ve střední Evropě promítat s určitou obezřetností.

Nejsnáze lze existenci regionálně specifického vývoje klimatu v pleistocénu doložit na nejmladších klimatických záznamech, kterých je k dispozici nejvíce a jsou nejpodrobnější. Rámcovou podobnost klimatického vývoje ve střední Evropě a v Grónsku nám dobře dokládá například velmi podrobný záznam z bavorského jezera Ammersee, jenž je založen na detekci $\delta^{18}\text{O}$ ve schránkách dominantních druhů lasturnatek nalezených v tamějších jezerních sedimentech (von Grafenstein a kol. 1999). Jeho mimořádně vysoké časové rozlišení činí v průměru asi 11 let. Při detailnějším srovnání získané křivky $\delta^{18}\text{O}$ s obdobnými záznamy $\delta^{18}\text{O}$ z Grónska pro období od GS-2.1a do spodního holocénu včetně si však můžeme všimnout i jistých odlišností (obr. I.5.4). Období GI-1 je sice přerušováno obdobnými negativními výkyvy, avšak opačné fáze s méně negativními hodnotami $\delta^{18}\text{O}$ jsou v záznamu z Ammersee co do amplitudy relativně vyrovnané. Oproti tomu je v grónském vrtnu NGRIP, ale i v dalších vrtech, jako jsou GRIP a GRIP 2, v průběhu GI-1 zřejmý trend snižujících se hodnot $\delta^{18}\text{O}$ směrem k počátku GS-1 (Andersen a kol. 2004; Rasmussen a kol. 2014). Dalšími rozdíly jsou například dynamičtější změny v průběhu GI-1e a GS-1 v případě Ammersee, které však později nebyly doloženy při



Obr. I.5.4 A – srovnání záznamu $\delta^{18}\text{O}$ ve valách lasturnatek *Fabaeformiscandona levanderi* a *Fabaeformiscandona triticaticosa* z jezera Ammersee ležícího v bavorském podhůří Alp (vrt AS96-1a; modrá křivka) s $\delta^{18}\text{O}$ záznamem z grónského ledu (vrt NGRIP – zelená křivka, černá křivka ukazuje průměr deseti sousedních hodnot ze zelené křivky); vyznačeny jsou dva stadiály na konci posledního glaciálu (GS-1, GS-2.1a) a tři chladné klimatické výkyvy v grónském interstadiálu 1 (GS-1b, GS-1c2, GS-1d), jejichž obdoby v záznamu z Ammersee naznačují šedivé šipky (data z von Grafenstein a kol. 1999 a Andersen a kol. 2004). B – současná podoba Ammersee (plocha 46,6 km², maximální hloubka 81 m). (Foto a grafika: Daniel Vondrák)

obdobné rekonstrukci realizované na sedimentech geograficky relativně blízkého hornorakouského jezera Mondsee (Lauterbach a kol. 2011). V jiných ohledech je však $\delta^{18}\text{O}$ záznam z Mondsee podobnější $\delta^{18}\text{O}$ záznamu z Ameersee než oněm z grónských vrtů. Rekonstrukce klimatických změn v minulosti je tedy třeba provádět pro jednotlivé regiony separátně, abychom podchytili geografickou variabilitu. Tato skutečnost je zjevně platná pro celé období pleistocénu, a logicky nejen pro něj.

Zmíněná regionální specifika klimatického vývoje lze demonstrovat i pomocí T_{chir} . Heiri a kol. (2014) doložili na geografické škále Evropy větší vliv chladných výkyvů během GI-1 a velmi chladnou dobu GS-1, tedy mladší dryas, v severozápadní části kontinentu, kdežto amplituda stejných chladných fází klimatu se ukázala být klesající směrem do jihovýchodních regionů. V ostrém kontrastu pak proti sobě stojí například pozdně glaciální záznam z drobného jezera Tăul dintre Brazi v rumunských Jižních Karpatech (Tóth a kol. 2012), ve kterém pozvolný přechod z GI-1 do holocénu téměř není přerušen mladším dryasem, a záznamy z Britských ostrovů, které dynamikou změn silně připomínají záznamy $\delta^{18}\text{O}$ z Grónska. Ale i v rámci Britských ostrovů byly takto rekonstruované teplotní výkyvy větší na severnějších lokalitách oproti těm situovaným jižněji (např. Francis a kol. 2021). Území Česka by tak mělo být v rámci Evropy středně senzitivní na projevy krátkých klimatických výkyvů spojených se změnami v proudění vody a vzdušných mas v severním Atlantiku. Dokonce nelze vyloučit ani regionální rozdíly uvnitř tohoto území. Budoucí rekonstrukce tak hypoteticky mohou ukázat třeba podobně dynamický vývoj jako na jihobavorském Ammersee v jihozápadní části Čech, a naopak méně dynamické změny, jaké známe prostřednictvím T_{chir} například z lokality Żabieniec ve středním Polsku (Płociennik a kol. 2011; Kotrys a kol. 2020), na severovýchodě Čech, na Moravě a ve Slezsku.

Zůstaňme ještě u rekonstrukcí T_{chir} a uvedme stručně v chronologickém pořádku ty nejzásadnější z nich, které jsou pro období pleistocénu na území širší střední Evropy k dispozici. Nejstarší dosud získaný záznam pochází z lokality Schöningen 13 II v Dolním Sasku (Rigterink a kol. 2024) a odpovídá podmínkám v MIS 9e až MIS 9a (úplný závěr interglaciálu reinsdorf a počátek následného glaciálu

před asi 300 tisíci let). Rekonstruované hodnoty T_{chir} jsou zde srovnatelné s holocenními, avšak ukazují značnou nestabilitu. Výskyt klimatických fází s velmi teplými léty a současná přítomnost stepní vegetace dokládají posun ke kontinentálnímu klimatu spojený s chladnými zimami a obecně s nástupem glaciálu. Tuto interpretaci podporují i na téže lokalitě provedené klimatické rekonstrukce založené na analýzách schránek lasturnatek (Krahn a kol. 2024). Pro následné období od MIS 8 do MIS 3 je ze střední Evropy publikováno jen velmi málo rekonstrukcí T_{chir} . Všechny zásadní navíc odpovídají lokalitám ležícím západně od našeho území, byť se řada potenciálně vhodných lokalit zjevně nachází třeba v Polsku (např. Miroslaw-Grabowska, Niska 2005, 2007).

Klíčový záznam zahrnující částečně přechod ze středního do svrchního pleistocénu pochází z lokality Füramoos Ried v německém Bádensku-Württembersku. Rekonstruovaná T_{chir} zde pokrývá období od závěru risského (sálského) glaciálu (MIS 6) až po 49 ka (tj. po interstadiál bellamont 1 v MIS 3) (Bolland a kol. 2021a, 2021b). Hodnoty T_{chir} jsou zde pro svrchní riss asi o 11 °C nižší oproti současnosti, následuje hiát v sedimentaci, díky němuž je rekonstruováno až ochlazování ve svrchním eemu, které následuje počátek posledního glaciálu. V místním názvosloví klimatických výkyvů je tento přechod charakterizován chladným stádiem A s T_{chir} asi o 6 °C nižší oproti současnosti, mírným oteplením asi o 2 °C trvajícím od počátku interstadiálu brørup přes stadiál B do počátku interstadiálu odderade (99 až 80 ka) a následným prudkým ochlazením. Pokles T_{chir} započal na konci interstadiálu odderade, v průběhu následného stadiálu C (80 až 77 ka) se postupně zpomalil a dosáhl při tom T_{chir} o 9 °C nižší oproti současnosti. Během nejmladší části záznamu (interstadiál dürnten, stadiál D a většina interstadiálu bellamont 1; 77 až 49 ka) pak hodnoty T_{chir} zůstávají nízké, a to asi o 6 až 7 °C chladnější než současné, což dobře ilustruje trend postupného, byť přerušovaného, ochlazování v MIS 4 a ve starší části MIS 3.

O T_{chir} v nejstarší a střední části eemu se alespoň v hrubém rozlišení dozvídáme ze záznamu ze zazemněného jezera Unterangerberg v severovýchodním Tyrolsku. Střední eem se zde jeví teplotně srovnatelný s dneškem, spodní a svrchní eem se

vyznačuje T_{chir} nižší až o 4 °C (Ilyashuk a kol. 2020). Sedimenty odpovídající mladší jezerní fázi této lokality pak poskytly možnost rekonstruovat T_{chir} pro starší polovinu MIS 3 (konkrétně 54,6 do 41,5 ka, tedy GI-14 až GI-10) a ukazují kolísání mezi stadiály a interstadiály v rozmezí hodnot o 5 až 10 °C nižších oproti současnosti (Ilyashuk a kol. 2022).

Třetí klíčovou středoevropskou lokalitou, která poskytla T_{chir} pro MIS 3, je někdejší jezero Nesselstalgraben v bavorské části Severních vápencových Alp. Studium 21 m mocného profilu jezerních sedimentů zde odhalilo záznam pro období 50 až 29 ka calBP a díky jeho vysokému rozlišení pravděpodobně doložilo i regionální specifika klimatického vývoje na úrovni střídání stadiálů a interstadiálů (též Dansgaard-Oeschgerovy události; kapitola I.3) odlišná od vývoje v Grónsku (Mayr a kol. 2019, 2022). Rekonstrukce T_{chir} zde během MIS 3 ukazuje teploty o 4 až 8 °C nižší oproti současnosti, tedy jen o málo mírnější než v případě výsledků z 80 km vzdálené lokality Unterangerberg. Mezi přednosti sedimentárního záznamu z Nesselstalgraben patří i fakt, že zachycuje zajímavé období kolem 42 ka calBP, kdy laschampská geomagnetická exkurze vedla k oslabení ozonoféry a většímu pronikání UV záření na zemský povrch. Dle některých názorů měla tato exkurze znatelný dopad na živé organismy a lidskou společnost a přispěla ke kulturním změnám na hranici středního a mladšího paleolitu (např. Channell, Vígliotti 2019). Důvod, proč nejmladší dochované jezerní sedimenty na Nesselstalgraben nepřesahují hranici MIS 2 / MIS 3, je spojen s počátkem maxima zalednění Východních Alp, které zde nastupuje kolem 29 600 calBP.

Dramatické rozšíření plochy ledovců v MIS 2 je též důvodem, proč pro většinu trvání tohoto období zatím nemáme žádné středoevropské rekonstrukce T_{chir} . Vhodné záznamy jezerních sedimentů lze očekávat v těch regionech, které byly zaledněním v posledním glaciálu méně ovlivněny než v glaciálu předminulém. Dokladem existence takovýchto výjimečných přírodních archivů je například Bergsee, jež se nachází nedaleko Rýna na nejjižnějším okraji Schwarzwald (Duprad-Oualid a kol. 2017).

Rekonstrukcí T_{chir} pro hranici MIS 2 / MIS 1 a zejména pro následný pozdní glaciál existuje naopak celá řada, avšak jsou mezi nimi značné kvalitativní rozdíly. Z nich zde nad rámec informací uvedených

v úvodu této kapitoly zmiňme jen ty nejrobustnější, které jsou dostatečně podrobné, kvalitně datované, příslušná jezera v daném období nevysychala a nehostila silně neanalogické fauny pakomárovitých. Takovou rekonstrukci reprezentuje například záznam z Burgäschisee, ležícího ve švýcarském kantonu Solothurn, který dokládá nárůst letních teplot ještě před hranicí MIS 2 / MIS 1 a před nápadným posunem křivek $\delta^{18}\text{O}$ v grónských záznamech směrem do méně záporných hodnot (Bolland a kol. 2020). T_{chir} rekonstruovaná na Burgäschisee tak ukazuje kolem 16 ka calBP hodnotu o asi 9,5 °C nižší oproti současné, která následně do 14,7 ka calBP postupně narůstá o 3 °C a na začátku GI-1 stoupá o dalších 3,5 °C. Pozvolný nárůst T_{chir} v téže době, avšak s výrazně menším celkovým oteplením a bez známk nárůstu produktivity, byl navíc doložen i na již zmíněné polské lokalitě Żabieniec (Plóciennik a kol. 2011; Pawłowski 2012). Uvedené rozdíly mezi trendy u středoevropských rekonstrukcí T_{chir} a trendy $\delta^{18}\text{O}$ v Grónsku lze opět vysvětlit regionálními rozdíly, odlišností výpovědí T_{chir} a $\delta^{18}\text{O}$, které jsou vtaženy k jiným parametrům klimatu, či kombinací obojího. Existence zmíněného oteplení ve středoevropském prostoru těsně před hranicí MIS 2 / MIS 1 by dále vysvětlovala, proč některá jezera na našem území mohla vzniknout ještě před počátkem pozdního glaciálu.

Z hlediska poznání klimatických změn během GI-1 je klíčový zejména záznam T_{chir} z jezera Gerzensee v nynějším švýcarském kantonu Bern. Pozoruhodný je i tím, že rekonstruovaná T_{chir} zde byla zároveň konfrontována s metodicky obdobnými pokusy o rekonstrukce letních teplot založenými na druhovém složení perlooček a pylového spektra (Hofmann 2000; Lotter a kol. 2000; Lotter a kol. 2012) a s detailními výsledky analýz $\delta^{18}\text{O}$ v jezerních karbonátech a biogenních jezerních karbonátech, včetně schránek lasturnatek (von Grafenstein a kol. 2013). Hranice MIS 2 / MIS 1, resp. GS-2 a GI-1, se tu v případě T_{chir} pojí s nárůstem hodnot o 2 až 3 °C, který je v průběhu GI-1 (tj. interstadiálu *bølling-allerød*) následován dalším nárůstem o 2 až 3 °C. Navýšení letní teploty ukázala i rekonstrukce vycházející z druhového složení perlooček, avšak hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ ve valvách lasturnatek a průměrné letní teploty odvozené z pylového spektra během GI-1 naopak klesají tak, jako je tomu u $\delta^{18}\text{O}$

v grónských záznamech. To naznačuje, že vegetace byla tehdy ve skutečnosti více než letními teplotami ovlivněna teplotami v jiné části roku, srážkovými úhrny či kombinací obojího. I v tomto případě se proto ukazuje, že klimatické změny je potřebné nazírat různou optikou, resp. pomocí různých *proxy dat*. V Gerzensee se dále podařilo prostřednictvím $\delta^{18}\text{O}$ ve valvách lasturnatek dobře doložit tři krátké chladné výkyvy v průběhu GI-1 známé z grónských vrtů (GI-d, GI-c2, GI-b), jakož i z lasturnatkových $\delta^{18}\text{O}$ záznamů z Ammersee a Mondsee. Všechny jsou zde velmi nápadné, avšak pouze ten nejmladší (GI-1b) je patrný i v T_{chir} , kde se projevuje jako pokles o 0,5 až 1 °C. S ohledem na nápadný projev GI-1b v tomto sedimentárním záznamu a jeho dobré časové ukotvení (těsně zde předchází depozici tefry z erupce vulkánu Laacher See; kapitola I.3.4, RÁMEČEK na str. 44) nese tento klimatický výkyv ve středoevropském kontextu jméno právě po uvedené lokalitě, tedy oscilace gerzensee.

Mladší dryas (GS-1) čili závěrečné ochlazení posledního glaciálu je zřetelně zaznamenán v mnoha středoevropských záznamech ukazujících změny faun pakomárovitých. Navzdory tomu je řada z těchto záznamů odvozených rekonstrukcí T_{chir} zkreslena kvůli soudobému vysychání tehdejších jezer či dominanci druhu *Corynocera ambigua* (kapitola I.5.2). U relevantních rekonstrukcí T_{chir} pak pozorujeme onen již výše zmíněný negativní vztah mezi mírou poklesu teplot na začátku mladšího dryasu a stoupající vzdáleností od Atlantiku. Prak-

tická absence známek ochlazení na východně situovaných lokalitách jako Tăul dintre Brazi (Tóth a kol. 2012) a Żabieniec (Płociennik a kol. 2011; obr. I.5.3) tak kontrastuje se záznamy z Alp, které reprezentuje například ten ze zazemněného jezera Maloja Riegel. Pro hranici GI-1a / GS-1 byl na poslední jmenované lokalitě rekonstruován prudký pokles o 4 °C z hodnoty T_{chir} blízké té současné, přičemž hranice GS-1 / holocén byla charakterizována prudkým nárůstem T_{chir} na hodnoty tu současnou převyšující (Ilyashuk a kol. 2009).

Tolik tedy k dosavadním příspěvkům analýz zbytků vodních členovců ke kvantitativním klimatickým rekonstrukcím ve střední Evropě. Závěrem však znovu připomeňme, že takovéto zbytky jsou při studiu pleistocénu důležité i pro poznání historie konkrétních lokalit, na nichž existoval nějaký typ vodního ekosystému. Některé z nich jsou rovněž lokalitami archeologickými, takže můžeme zároveň rekonstruovat prostředí, které tehdejší lidé obývali. Jako inspirativní příklad lze opětovně uvést Schöningen 13 II, kde vedle T_{chir} byly prostřednictvím lasturnatek rekonstruovány proměny tamějšího jezerního ekosystému během klimatických výkyvů v MIS 9, resp. na konci interglaciálu reinsdorf a těsně po jeho konci (Krahn a kol. 2021, 2024; Urban a kol. 2023; obr. I.4.1). Tato lokalita je totiž zároveň významným staropaleolitickým nalezištěm lidských artefaktů pro dobu kolem 300 ka (kapitola III.3, obr. I.4.1).

v kapitole III.3 nebude asi obrázek I.4.1. Je to ok?

I.6 Suchozemští brouci

Nick B. Schafstall a Daniel Vondrák

Mezi zbytky organismů, které mohou být využity jako cenný zdroj paleoekologických a bioarcheologických *proxy dat*, se řadí i pozůstatky brouků (Coleoptera). Přestože bylo jejich studium ve střední Evropě dosud spíše vzácné, nalezly subfosilní zbytky brouků za poslední zhruba století široké využití ve výzkumu kvartéru ve Spojeném království, Skandinávii, USA a Kanadě. Přelomovým byl na tomto poli zejména objev G. R. Coopeho v sedmdesátých letech 20. století který doložil, že jednotlivé druhy brouků si udržují podobné klimatické a ekologické nároky po většinu kvartéru (Coope 1978). Toto zjištění pak vedlo k začlenění studia zbytků brouků jako jednoho z nástrojů při výzkumech zaměřených na historii klimatu a proměn krajinného rázu. Důvodů, proč zbytky brouků mohou být využity jako zdroj kvalitních *proxy dat* pro podmínky prostředí, je však více. Brouci na environmentální změny reagují velice rychle, což je dáno jejich vysokou mobilitou (většina druhů umí létat) a relativně krátkou generační dobou (někdy mají i více generací za rok). Jejich vnější kostra (exoskelet) je velmi odolná i po úhynu jedince a velmi dobře se zachovává zejména za podmínek nedostatku kyslíku, které tlumí mikrobiální rozklad (obr. I.6.1). Dobře zachované subfosilní zbytky proto mohou přežít dobu delší, než je časová škála paleolitu.

K určování zbytků brouků, které mnohdy mají povahu fragmentů, jsou hojně využívány charakteristické mikrostruktury na povrchu exoskeletu. Ty mohou být dostatečné i pro rozpoznání konkrétních druhů. Důležitým specifikem nalezených zbytků je dále skutečnost, že obvykle reprezentují lokální faunu. Brouci mají, a platí to i ve střední Evropě, mimořádně vysokou druhovou diverzitu, která se samozřejmě promítá i do různorodosti a prostorové variability jejich rekonstruovaných faun. Jde ostatně o největší skupinu hmyzu, která se zhruba 400 000 popsánymi recentními druhy tvoří kolem 40 % druhové diverzity hmyzu, tedy zdaleka nejpočetnější skupiny živočichů (Bouchard a kol. 2017).

Brouci jsou také mimořádně rozrůzněni co do preferencí různých environmentálních nik a obývají většinu terestrických a sladkovodních prostředí od hlubin jeskyní až po extrémně chladné biotopy. Podobně pestrá je i škála jejich potravních zdrojů, která zahrnuje třeba listy, dřevo, mechy, pyl, nektar, semena, jiné živočichy, mršiny či houby. V řadě čeledí brouků nalezneme využívání všech těchto potravních zdrojů, existují však i výjimky, mezi které patří třeba převážně listožraví mandelinkovití (Chrysomelidae). Konkrétní druhy mívají naopak potravu vymezenou velmi úzce, nicméně potrava larev může být odlišná od té u dospělců. Běžné jsou například karnivorní larvy u v dospělosti herbivorních druhů. Herbivorní druhy dále často bývají zaměřeny na jednu či několik málo hostitelských rostlin (Jaenike 1990). Většina brouků je navíc stenotopní čili vázaná na konkrétní biotopy, které jsou prostorově omezeny na určitá území s jasně definovaným rozmezím vlhkosti (srážek) nebo teplot (např. Thiele 1977; Eyre a kol. 2005; Gomez a kol. 2020). Všechna výše uvedená specifika tak předurčují zbytky brouků být cenným zdrojem informací při paleoekologicky či archeologicky zacíleném výzkumu. V následujících kapitolách se zaměříme na využití zbytků brouků suchozemských.

I.6.1 Počátky využití brouků při studiu čtvrtohor

Subfosilní zbytky brouků se staly objektem zájmu již brzy po tom, co bylo zjištěno, že jejich stáří pravděpodobně odpovídá stáří okolního substrátu (tj. různých typů sedimentů či rašeliny), ve kterém byly nalezeny. Na konci 19. století pak bylo v návaznosti na to popsáno mnoho v pleistocénu údajně vymřelých druhů, často s výmluvnými a dnes již neplatnými názvy jako *Helophorus pleistocenicus* (Łomnicki 1894), *Platynus exterminatus* či *Lathrobium antiquatum* (Scudder 1900). Až o řadu dekád později položil švédský entomolog Carl H. Lindroth

(1905–1975) základy moderní kvartérní entomologie tím, že revidoval podobné nálezy známé ze Skandinávie (Lindroth 1948). V rámci toho jasně dokázal, že ony domněle vymřelé druhy byly popsány na základě znaků, které nejsou u dnešních zástupců ty určující. Vedle toho otestoval dobovou hypotézu (viz Henriksen 1933), že u zbytků brouků dochází post mortem k takovým změnám, které neumožňují synonymizaci s recentními taxony. Lindroth díky svému kritickému přístupu nakonec dokázal, že přes dílčí změny, ke kterým post mortem může dojít, jsou nálezy čtvrtohorního stáří obvykle velmi dobře ztotožnitelné s dodnes žijícími druhy, jelikož nedochází ke změně mikrostruktur na povrchu exoskeletu (Lindroth 1948). Tento závěr byl posléze potvrzen i Lindrothovými nástupci (např. Coope 1970; Ashworth 1979) a vedl k taxonomickému přehodnocení řady dřívějších nálezů.

Díky novému pohledu na subfossilní nálezy byly zároveň objeveny zásadní doklady o změnách areálů rozšíření brouků v minulosti. Tuto skutečnost ilustruje dnes již slavná práce Coopeho (1973), ve které byl nápadný, údajně vymřelý taxon, do té doby známý jen z glaciálních záznamů v Anglii, ztotožněn s druhem *Aphodius* (nyní *Alocoderus*) *holdereri*, jenž recentně obývá oblast Tibetu. Ve své době to byl revoluční poznatek, na nějž později navázaly podobné studie. Ty ukázaly, že i řada jiných druhů brouků známých na Britských ostrovech jen ze sedimentů z posledního glaciálu dnes žije v horských a boreálních oblastech Eurasie (Coope a kol. 2002; Coope 2006) a interglaciální druhy z téhož území nyní naopak obývají teplejší regiony (např. Coope 2007).

Geoffrey Russel Coope (1930–2011) díky svým zásadním objevům posunul kvartérní entomologii na novou úroveň. Během své kariéry vyškolil početné následovníky, kteří tento obor uplatnili v dalších částech světa. V osmdesátých a devadesátých letech pak byli stenotypní brouci a databáze o jejich klimatických nárocích používány jako zásadní zdroj *proxy dat* pro rekonstrukce teplotních změn v jednotlivých glaciálech a interglaciálech (Atkinson a kol. 1987; kapitola I.6.3). Ač je v současnosti těchto možných zdrojů již více (kapitola I.5.1), zbytky brouků mají na tomto poli stále své důležité místo a metody jejich využití jsou dále zlepšovány. Vedle paleoklimatických otázek mohou pomoci zodpovědět i otázky spojené s jinými typy

environmentálních změn, včetně těch navázaných na archeologické kontexty (kapitola I.6.4), a to téměř kdekoli na světě.

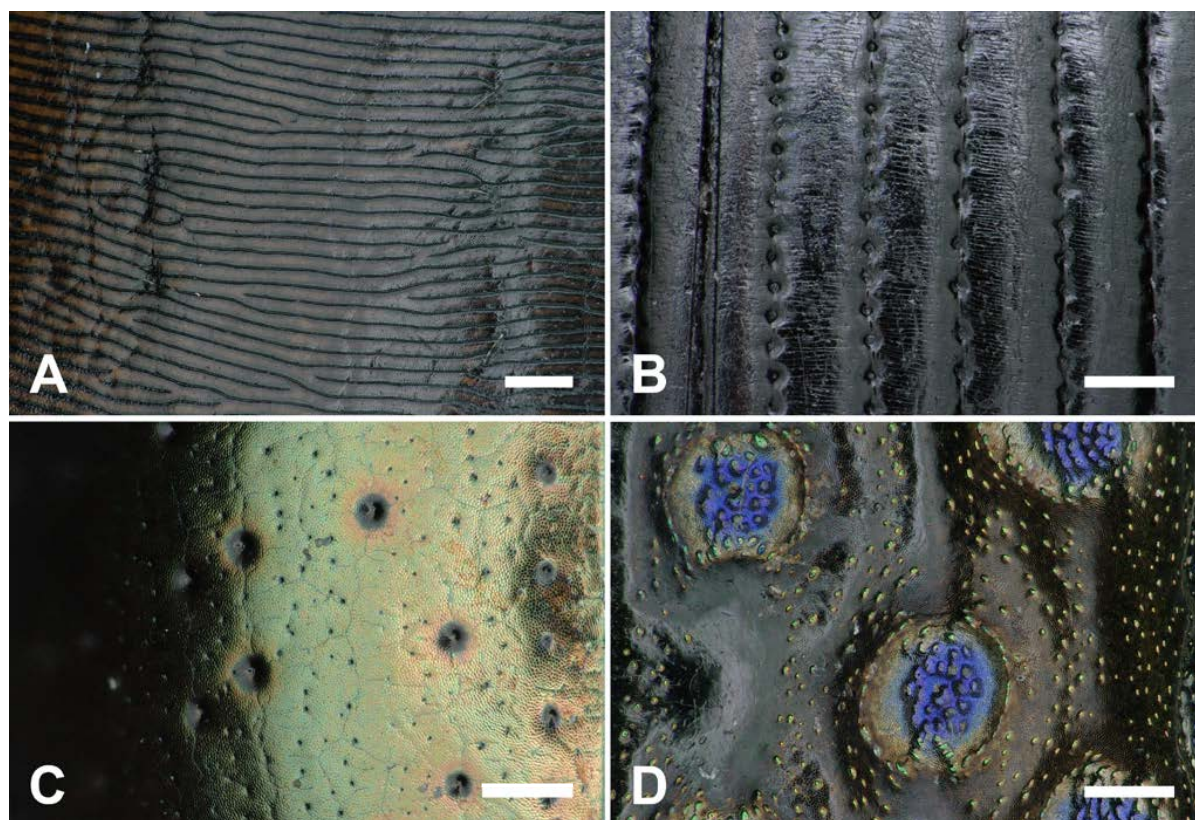
I.6.2 Extrakce zbytků brouků ze sedimentů a jejich následná identifikace

Zbytky suchozemských brouků mají, podobně jako zbytky vodních členovců, měkkýši či rostlinné makrozbytky, tu výhodu, že někdejší jedinci žili v blízkosti studovaného sedimentárního záznamu (obvykle do několika stovek metrů či maximálně několika kilometrů). Druhou výhodou je možnost tyto zbytky taxonomicky určit až na rodovou, či dokonce druhovou úroveň. Zachování zbytků bývá obzvláště dobré u nálezů s robustním exoskeletem, které byly uloženy ve vodou nasycených anoxických sedimentech (Elias 2010 a další citace tamtéž). Části exoskeletu pak zůstávají velmi stabilní a jsou nadále tvořené převážně chitinem, díky čemuž jsou prakticky totožné s odpovídajícím recentním materiálem. Z toho důvodu u nálezů ze čtvrtohorních sedimentů obvykle hovoříme o zbytcích nikoliv fosilních (ve smyslu petrifikace), ale subfossilních,



Obr. I.6.1 Příklad nejčastěji zachovaných a nejlépe determinovatelných zbytků broučího exoskeletu. Vlevo recentní exemplář střevlíčka *Pterostichus foveolatus* a vpravo krovky a dorzální hrudní štít (pronotum) téhož druhu nalezené v rašelině (stáří asi 1000 let, Vysoké Tatry; více viz Schafstall a kol. 2020). Měřítka 2 mm. (Foto: N. B. Schafstall s technickou pomocí L. Sandoval Salinas, grafické úpravy: Daniel Vondrák)

Prosím o dodání fotek bez písmen, dosadím je tam sám v přiměřené velikosti (jako viz str. 61). Děkuji JF



Obr. I.6.2 Příklady charakteristických mikrostruktur na povrchu krovek čtyř druhů brouků: (A) potápěč hnědý (*Colymbetes fuscus*); (B) *Necrophilus subterraneus*; (C) mandelinka *Chrysolina hyperici* a (D) pobřežník měďobarvý (*Elaphrus cupreus*). Orientace jedinců je vždy vertikální, tedy hlavou směrem nahoru, délka měřítka je vždy 0,25 mm. (Foto: N. B. Schafstall s technickou pomocí J. Růžičky, grafické úpravy: Daniel Vondrák)

jako je tomu i u zbytků jiných skupin členovců (kapitola I.5).

Nejnápadnějšími typy subfosilních zbytků brouků jsou krovky, dorzální hrudní štít (pronotum) a hlavová schránka (obr. I.6.1). Články nohou a tykadel vzhledem k jejich malé velikosti a obtížné taxonomické determinaci při analýze obvykle využívány nejsou. Ačkoliv v případě větších druhů brouků někdy nacházíme zájmové zbytky exoskeletu fragmentované, lze je i tak determinovat, a to díky charakteristickým mikrostrukturám na jejich povrchu (obr. I.6.2). Při determinaci je dále velmi nápomocné, když jsou analyzované vzorky sedimentu na zbytky bohaté a poškozené nálezy s určitou mikrostrukturou lze porovnat s nálezy lépe dochovanými, jež nesou vedle těžké mikrostruktury i jiné

nápadné morfologické znaky. Výhoda bohatých nálezů zbytků brouků tkví rovněž ve větší šanci nalézt více druhů, a tedy i ve větší šanci objevit mezi nimi zástupce se známou bioindikační hodnotou a nejlépe i vazbou na úzké rozmezí podmínek prostředí.

S ohledem na získání bohatého spektra zbytků brouků je potřeba vynaložit odpovídající úsilí a analyzovat vzorky sedimentu o dostatečném objemu, což bývá v případě organických sedimentů nejméně jeden litr (Coope 1986). Vzorky pro takovou analýzu bývají nejčastěji odebírány z rašelinišť, jezer, zazemněných jezer či zaniklých říčních ramen (např. Buckland a kol. 2019; Kuosmanen a kol. 2020), případně na archeologických nalezištích, pokud se na nich nacházejí nějaké akumulace organické hmoty. Ty mohou vyplňovat třeba různé příkopy, odpadní jámy

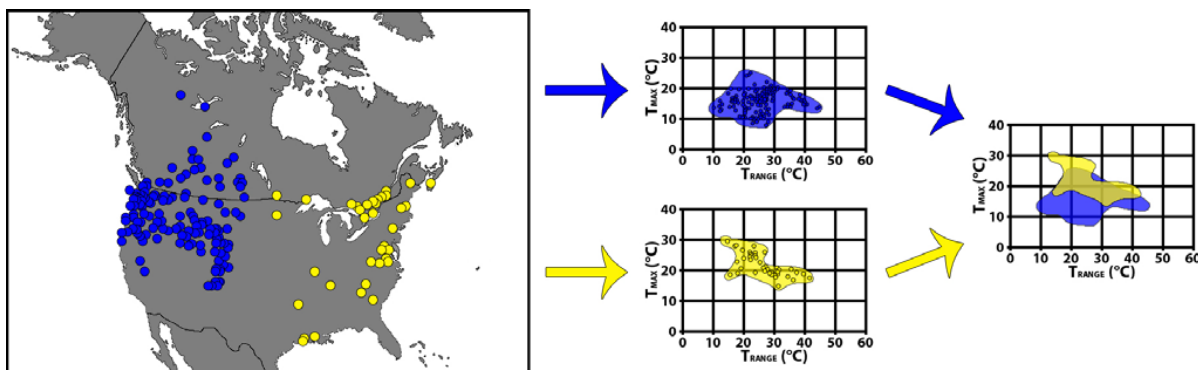
či studny (např. Smith 2013). V některých regionech Ruska, Kanady či na Aljašce jsou poměrně běžné přírodní výchozy vhodných organických sedimentů a rašeliny v říčních údolích, které se dají snadno vzorkovat a mohou zachycovat i historii několika glaciálních cyklů (např. Elias a kol. 1997; Elias, Matthews 2002). Takto dostupné přírodní archivy však ve střední Evropě obvykle chybějí, a je proto nutno potřebný profil před odběrem vzorků nejprve vykopat (např. Schokker a kol. 2004). Vzhledem k tomu, že k akumulaci organického materiálu často dochází na okraji sedimentačních pánví, musejí být terénní práce cílící na více proxy záznamů pečlivě naplánovány, aby se zajistilo, že získané vzorky budou vhodné pro všechny potřebné analýzy. Alternativou je využít na jedné lokalitě různá odběrová místa pro získání materiálu pro různá proxy, potom ale může nastat problém s časovou korelací získaných výsledků (Coope 1986).

S ohledem na potřebný velký objem vzorků se někdy v terénu přistupuje ještě k jeho redukcí kvůli usnadnění transportu a následnému uskladnění. V případě jemných sedimentů lze za tímto účelem uplatnit proplavení na jemných sítích, které objem vzorků před přesunem do laboratoře výrazně zmenší (Elias, Wilkinson 1983). Tento postup nelze uplatnit u rašeliny, a proto jsou někdy zbytky brouků z rašeliny vybírány přímo na lokalitě, což však může vést ke ztrátě řady menších zbytků a nežádoucímu nadhodnocení zbytků větších (Hayashi 2007). Vzorky rašeliny či sedimentu jsou následně v laboratoři ošetřeny tak, aby z nich byly zbytky brouků efektivně separovány. Používá se k tomu proplavení na sítu s oky o velikosti 0,2 mm a následné usušení zbývající frakce. Dalším krokem je pak metoda flotace, jejímž principem je rozdílná smáčitelnost povrchů různých materiálů. Tato metoda byla poprvé aplikována omylem a provádí se aplikací petroleje na vzorek a následným přidáním vody (Coope, Osborne 1968). Petrolej ulpí na chitinizovaných zbytcích, které jsou pak vyneseny vzhůru a plavou na hladině. Slitím frakce plovoucí na hladině, ze které se následně zbytky brouků vybírají, je separace cílových objektů značně urychlena. Méně efektivní je tento přístup u rašeliny, kdy ve slité frakci zůstává mnoho makroskopických rostlinných zbytků, avšak i v tomto případě dojde k úspoře času a získání většiny zbytků brouků (Rousseau 2011).

Osobní zkušenost navíc ukázala, že ještě před flotací je frakci, jež zůstala po proplavení na sítu, vhodné prohlédnout kvůli velkým kusům exoskeletu, které mohou být příliš těžké na to, aby během flotace vyplavaly k hladině. Z frakce získané díky flotaci lze vybírat zbytky brouků, ale třeba i jiných členovců, postupným pozorováním malých podvzorků na Petriho misce pod stereomikroskopem při deseti až patnáctinásobném zvětšení. Posledním krokem analýzy je samotné určování, které je vzhledem k vysoké diverzitě brouků časově náročné a předpokládá dostupnost rozsáhlých a co nejkompletnějších srovnávacích sbírek recentních faun brouků. V případě studia zbytků brouků na našem území poskytují zásadní srovnávací sbírky zejména přírodovědná muzea v Praze a ve Vídni (např. Schafstall a kol. 2020), využity ale mohou být i pečlivě vedené sbírky menších muzeí či obdobné sbírky privátní.

1.6.3 Klimatické rekonstrukce založené na subfosilních zbytcích brouků

Možnost využití zbytků brouků pro klimatické rekonstrukce začala být uvažována kvůli nálezům podobných faun brouků v různých typech sedimentů z různých glaciálů. Naopak interglaciální fauny byly jiné a postrádaly chladnomilné druhy (Coope 1978, 1979). Tento poznatek a dostatečně známá biogeografie mnoha druhů brouků v Severní Americe a západní Evropě nakonec vyústily ve vznik metody *mutual climatic range* (MCR), tj. společného rozsahu klimatických podmínek (Atkinson a kol. 1987). Pro oblast západní Evropy tato metoda využívá znalosti o ekologických preferencích asi 200 druhů dravých a mrchožravých brouků, tedy takových, kteří nejsou vázáni na hostitelské rostliny. Jejich rozšíření je proto podmíněno zejména vhodnými klimatickými podmínkami. Z areálů rozšíření těchto brouků a z dat získaných z meteorologických stanic nacházejících se v témže území jsou zjištěny obývané rozsahy klimatických proměnných, a to pro každý jednotlivý druh zvlášť. Hledán je pak společný překryv těchto rozsahů, který teoreticky umožňuje koexistenci všech nalezených druhů v blízkém okolí stejné lokality. Rekonstruovat tak lze průměrnou teplotu nejteplejšího (T_{max}) a nejchlad-



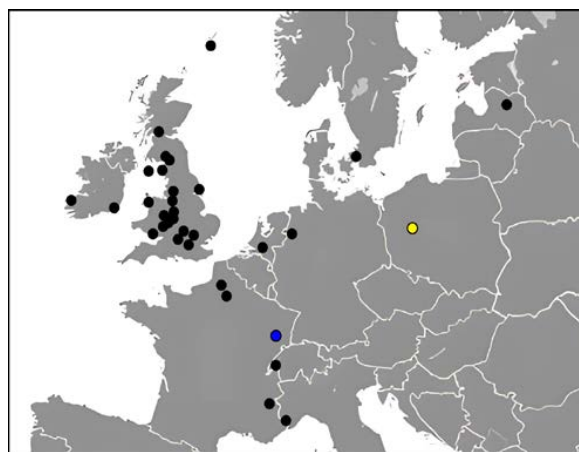
Obr. I.6.3 Princip rekonstrukce klimatu v minulosti pomocí metody MCR ukázaný na příkladu klimaticky omezeného rozšíření dvou druhů severoamerických brouků (mrchožrout *Aclypea bituberosa* – modře, střevlíček *Agonum octopunctatum* – žlutě) (Elias 2010, upraveno). Uvažovanými klimatickými parametry jsou zde průměrná teplota nejteplejšího měsíce (T_{max}) a rozdíl mezi ní a průměrnou teplotou nejchladnějšího měsíce (T_{range}). Výskyt obou brouků v minulosti na stejné lokalitě je teoreticky možný jen na překryvu druhově specifických rozsahů obou klimatických parametrů (viz graf zcela vpravo). (Grafika: Daniel Vondrák)

nejšího (T_{min}) měsíce v roce a průměrné roční srážkové úhrny (obr. I.6.3).

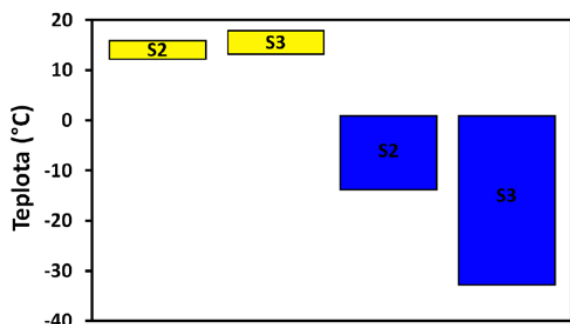
Právě prostřednictvím metody MCR doložili Atkinson a kol. (1987), že teplotní změny po vrcholu poslední doby ledové byly prudké a mnohem extrémnější, než jak do té doby naznačovaly pylové záznamy, zejména pak během ochlazení v mladším dryasu (GS-1). Nedlouho poté ukázali Witte a kol. (1998), že tyto klimatické fluktuace v závěru posledního glaciálu byly na škále západní Evropy konzistentní a zřejmě relativně podobné těm ve východněji položených regionech Evropy. Následně byla metoda MCR uplatněna u řady dalších záznamů se subfossilními zbytky brouků, a to zejména v Severní Americe (např. Elias a kol. 1996). Záznamy z lokalit se sedimenty reprezentujícími delší časové období, jako jsou asfaltová jezírka na slavné lokalitě Rancho La Brea v Kalifornii (Holden a kol. 2017), pak byly využity pro rekonstruování klimatických výkyvů v posledních 50 tisících let. Co se týče pleistocenních záznamů faun brouků, nelze si nevšimnout geografické nevyváženosti spojené s jejich využitím pro MCR, kde většina publikovaných evropských rekonstrukcí pochází z Britských ostrovů. Platí to pro období pozdního glaciálu (tj. GI-1e až GS-1) (obr. I.6.4) i třeba pro období předposledního interglaciálu eemu (MIS 5e), ačkoliv vhodné přírodní archivy se subfossilními zbytky brouků jsou z kontinentální Evropy dobře známy.

Tato nevyváženost je daná jednak absencí potřebných odborníků v některých zemích, jednak absencí dostatečně podrobných databází o klimatických preferencích brouků v odpovídajících regionech.

Rekonstrukce MCR pro eem na Britských ostrovech jasně dokládají, že průměrné letní teploty



Obr. I.6.4 Evropské lokality s pozdně glaciálními záznamy faun brouků, jež byly využity pro klimatické rekonstrukce založené na metodě MCR (Enayat 2015, upraveno). Archeologické lokality zde nejsou zahrnuty z důvodu možného zkreslení rekonstrukcí kvůli zvýšenému výskytu synantropních druhů brouků. Žlutý bod – Zabinko, modrý bod – La Grande Pile. (Grafika: Daniel Vondrák)



Obr. I.6.5 Příklad výstupu z databáze BugsCEP ukazující rekonstrukci teplot pomocí MCR pro dvě období na lokalitě Žabinko nacházející se u Poznaně v Polsku (obr. I.6.4). Horizont S3 stratigraficky těsně předchází horizontu S2, přičemž stáří obou spadá do GS-2.1a. Rekonstruovaný interval pro průměrnou teplotu nejteplejšího měsíce (červenec) je zobrazen žlutě, rekonstruovaný interval pro průměrnou teplotu nejchladnějšího měsíce (leden) je zobrazen modře. (Grafika: Daniel Vondrák)

tehdy dosahovaly i vyšších hodnot, než jaké známe ze současnosti (např. Coope 2001). Z kontinentální Evropy pak pro téže období existují dva důležité záznamy, jeden z francouzských Vogéz (La Grande Pile; obr. I.6.4; obr. I.3.2), který zachycuje období od konce předminulého glaciálu po konec posledního glaciálu (Ponel 1995), a druhý z Dolního Saska (oerel), jenž zachycuje období eemu, následné období MIS 4 a starší polovinu MIS 3 (Behre a kol. 2005). Oba jasně ukazují dramatické fluktuace klimatu na úrovni přechodu z minulého interglaciálu do posledního glaciálu a následného střídání stadiálů a interstadiálů.

Subfosilní zbytky brouků se však dají využít pro klimatické rekonstrukce i tam, kde chybějí robustní databáze o klimatických nárocích jednotlivých druhů, na nichž staví metoda MCR. Například pro Nový Zéland tak byl vyvinut přístup *maximum-likelihood envelope* (Marra a kol. 2004). U něj pak platí, že čím méně o rozšíření určitého brouka víme, tím větší je pro tento druh implementována nejistota ve vztahu k parametrům klimatu. Alternativní možností je vyjít z velmi detailních znalostí o klimatu na menším území, které zahrnuje jen části celkových areálů rozšíření cílových druhů brouků (více viz Porch 2007). Další metoda byla s úspěchem použita v severských oblastech (např. v Rusku), kde pouze několik vybraných bioindikačně významných

druhů bylo využito pro kvantitativní rekonstruování chladnějších, případně sušších období (např. Sher a kol. 2005).

Pro střední Evropu jsou klimatické rekonstrukce pleistocenního klimatu založené na zbytcích brouků dosud vzácné, a navíc jen málo podrobné (viz databáze BugsCEP – Buckland, Buckland 2006–2022). Dvě takové rekonstrukce byly provedeny za využití primárních dat z lokalit Lednica a Žabinko (obr. I.6.4; obr. I.6.5) v Polsku (Lem Dahl 1991a, 1991b) za účelem porovnání klimatických změn v daném regionu s početnými rekonstrukcemi MCR v západní Evropě (Witte a kol. 1998). Třetí studovanou lokalitou, která se rovněž nachází v Polsku, je Bełchatów. Tamější rekonstrukce MCR poskytla v kombinaci s jinými *proxy daty* představu o velmi chladném klimatu a přítomnosti arktické tundry kolem rozhraní MIS 3 a MIS 2 a v mladším dryasu (Kasse a kol. 1998). Jižně a jihovýchodně od Polska zatím žádná obdobná klimatická rekonstrukce provedena nebyla, a to s výjimkou Běloruska, kde se podařilo zachytit boreální a arktické fauny brouků z několika glaciálů, a naopak přítomnost mediteránních druhů v teplých období, např. v eemu (Nazarov 1984 podle Elias 2010). Budoucímu vytvoření kvalitních rekonstrukcí MCR pro střední Evropu by výrazně napomohlo doplnění dat o ekologických nárocích středoevropských druhů brouků, kteří se v západní Evropě nevyskytují.

I.6.4 Využití analýzy subfosilních zbytků brouků v rekonstrukcích krajinných typů a v archeologickém výzkumu

Jednotlivé druhy brouků jsou obvykle přizpůsobeny k životu v určitém biotopu, díky čemuž bývají jejich subfosilní zbytky využívány také pro rekonstrukce krajinných typů a jejich proměn. Takových rekonstrukcí lze dosáhnout kvantifikací poměrného zastoupení druhů vázaných na jednotlivé biotopy (např. druhů žijících ve vodním prostředí, ve volné krajině, v lese či druhů synantropních) a doložením jeho změn v čase. Například nahrazení druhů ekologicky vázaných na stromy ve prospěch druhů obývajících bezlesí tak ukazuje ústup lesa a nahrazení druhů vázaných na listnaté stromy druhy vázanými na jehličnany zas ukazuje proměnu lesního

ekosystému (např. Schafstall a kol. 2020). Podobně pokles relativního zastoupení vodních brouků a nárůst mokřadních a terestrických druhů naznačuje zánik prostředí volné vody kvůli zazemnění či nějakému jinému procesu vedoucímu k vysušení studované lokality (např. Bohncke a kol. 1987). V posledních letech byla rovněž věnována pozornost rekonstrukcím vlivu kůrovců (podčeleď Scolytinae) na lesní ekosystémy (Schafstall a kol. 2021). Výpovědní hodnotu rekonstrukce krajinných typů a v nich probíhajících disturbancí pak lze umocnit třeba souběžnou pylovou analýzou, analýzou rostlinných makrozbytků či analýzou uhlíků (např. Olsson, Lemdahl 2009). Jak již zaznělo, fauny brouků z jedné lokality reprezentují jen úzký výsek krajiny (Smith a kol. 2010), který může být odlišný od okolního průměru. Pro rekonstrukci podoby většího území je proto vhodné studovat vícero lokalit. Jen tak lze získat opravdu robustní výsledky ukazující historii určitého širšího území.

Některé brouci jsou velmi dobrými indikátory lidských aktivit. Nejčastěji se jedná o koprofágní druhy, které prospívají v prostředí s dostatkem domestikovaných savců, případně různé jiné synantropní druhy. Jejich výpovědní hodnota je však v době předzemědělského pravěku omezená a například zbytky koprofágních brouků pak indikují abundanci čtvrtohorní megafauny. Na řadě paleolitických lokalit sice chybějí větší mocnosti organických sedimentů, ve kterých se zbytky brouků typicky nacházejí, zajímavé nálezy mohou nicméně poskytnout i prostorově velmi omezené čochy detritu, například kolem kostí ulovených velkých savců (Coope 2007; Cocker a kol. 2021). Možnosti využití zbytků brouků v archeologicky zaměřeném výzkumu blíže představují Elias (2010) a Buckland a kol. (2014). Počet archeologických studií využívajících zbytky brouků prudce klesá od Britských ostrovů a západní Evropy směrem na východ. Pokud se však zaměříme výhradně na pleistocenní lokality, je tento rozdíl ještě nápadnější a studie ze střední Evropy bohužel zcela chybějí. Důvody jsou obdobné jako u nerovnoměrného využití metody MCR (kapitola

I.6.3), tedy v první řadě rozdílná míra využívání daného přístupu v různých zemích. Nepřekvapí proto, že zbytky brouků na středoevropských lokalitách nacházeny jsou, což dokládají i zmínky z území Moravy (např. Lauterer 1978), jen doposud nebyly detailně studovány.

Pokud odhlédneme od rekonstrukcí environmentálního kontextu archeologických lokalit a zaměříme se na rekonstrukce proměn krajinných typů na delší časové škále, vhodnými přírodními archivy ke studiu jsou v případě území Česka zejména rašeliny a jezerní sedimenty (kapitoly I.3.4; I.5; I.5.2). V případě úplného závěru pleistocénu se jako perspektivní jeví rovněž sedimenty pod převisy v písčivých krajinách (např. Pokorný, Šída 2020). Ani u těchto tří typů přírodních archivů však k výzkumu zbytků brouků na našem území zatím prakticky nedošlo. Jedinou výjimku představují sedimenty zaniklého šumavského jezera Stará jímka (N. B. Schafstall, D. Vondrák, neubl. data; obr. I.5.2D). Úsek sedimentárního záznamu se zvýšeným podílem organické hmoty a časově odpovídající allerødu (GI-1a až GI-1c1) zde přinesl objev fauny lesních brouků s bioindikačně významným lýkohubem matným (*Polygraphus poligraphus*), což je kůrovec úzce vázaný na smrk ztepilý (*Picea abies*). Díky těmto výsledkům a nálezům makroskopických rostlinných zbytků z téže lokality (Vondrák a kol. 2019a) se dozvídáme, že naše pohraniční hory nebyly na sklonku klimaticky mírného posledního interstadiálu výhradním prostředím horské tundry, jak bylo dříve předpokládáno. Minimálně některé z nich tehdy zjevně hostily specifické lesní ekosystémy. Ty se v případě Šumavy překvapivě nacházely i nad hranicí 1100 m n. m. Výsledky z lokality Stará jímka tak ilustrují potenciál analýzy subfossilních zbytků brouků pro prohloubení poznání životního prostředí v době paleolitu, kdy důležitou evidencí může někdy být i prosté doložení výskytu jednoho jediného druhu. Budoucí výzkum v ČR však dozajista přinese též klíčové rekonstrukce založené na robustních datech o výskytu celých pleistocenních broučích faun a jejich proměnách v čase.

I.7 Měkkýši

Lucie Juříčková a Jitka Horáčková

Měkkýši schránky se zachovávají v hojném počtu prakticky ve všech typech vápnatých sedimentů. Složení schránek měkkýšů, jejich morfologie, ale především jejich fosilní společenstva úzce souvisejí s klimatickými a ekologickými změnami prostředí, a proto se používají pro jeho rekonstrukci (Ložek 1964; Evans 1972; Goodfriend 1992a; Davies 2008; Allen 2017). Zejména ve střední Evropě je síť lokalit se sukcesemi pleistocenních měkkýšů velice hustá ve srovnání se zbytkem Evropy (Horáčková a kol., *v přípravě*).

I.7.1 Historie výzkumu pleistocenních měkkýších společenstev u nás

Připomeňme alespoň telegraficky nejdůležitější badatele, kteří se zasloužili o poznání a využití pleistocenních měkkýšů. Nejvýznamnější osobností počátků české kvartérní malakologie byl Josef Florián Babor (1872–1951) a jeho dílo *Měkkýši českého pliocénu a holocénu* (Babor 1901), které shrnovalo dosavadní kvartérní výzkumy na českém území. Přestože paleoekologie jako obor v té době ještě neexistovala, přináší toto dílo na svou dobu svěží myšlenky. Ocitujme alespoň toto: *Arcit' ani dobu ledovou nesmíme si představovati jako neproměnný umrtvující mráz, naopak lze dokázati kontinentální klima se střídáním obvyklých ročních saison s léty přímo horkými*. Toto pionýrské období skončilo v meziválečné době, kdy poněkud excentrický Jaroslav Petrbock (1881–1960) v řadě prací opakovaně upozorňoval na význam měkkýšů pro rekonstrukci vývoje přírody, ačkoliv sám tuto možnost vlastně pořádně nevyužil.

Zlomovou osobností ve výzkumu našich kvartérních měkkýšů byl bezesporu Vojen Ložek (1925–2020), který v poválečných letech spolu s archeologem Františkem Proškem započal zcela novou éru detailního výzkumu středoevropského kvartéru (např. Prošek, Ložek 1951, 1957). Po smrti Františka Proška se po boku Vojena Ložka vystří-

dala celá řada významných pedologů, paleozoologů, paleobotaniků, archeologů i geologů, především Libuše Smolíková, Jiří Kukla, Vladimír Šibrava, Ivan Horáček, Jiří Svoboda, Václav Cílek a mnozí další. Kvartérními měkkýši se však v tomto období kromě Vojena Ložka zabýval už jen Jiří Kovanda (1935–2020), jeho kompletní bibliografie byla nedávno publikována (Juříčková, Žák 2020).

Vojen Ložek byl vůdčí osobností oboru a bezesporu jej můžeme považovat za zakladatele moderní středoevropské kvartérní školy. Následující krátký přehled vyzdvihuje ty z jeho téměř 1500 publikací (všechny lze najít na <https://mollusca.sav.sk/malacology/Lozek/2021-Vojen-Lozek-bibliography.htm>), které zásadním způsobem posunuly poznání v oboru. Práci týkající se pouze problematiky pleistocénu sepsal více než 250 (Horáčková a kol., *v přípravě*). První etapa jeho přístupu, založeném na detailní znalosti recentních i fosilních měkkýšů na co nejširší škále lokalit při důkladné znalosti krajinného kontextu, vyvrcholila monografií *Quartärmollusken der Tschechoslowakei* (Ložek 1964). Již v této práci je poprvé představena dodnes používaná metodika odběru vzorků a jsou detailně popsány všechny typy kvartérních fosiliferních sedimentů, měkkýší stratigrafie a přehled všech dosud zkoumaných lokalit i zjištěných druhů. Jednotlivé druhy měkkýšů jsou zde rozděleny na základě zkušeností s jejich recentní ekologií i na základě jejich výskytů v kontextu společenstev celého kvartérního klimatického cyklu do deseti ekologických skupin, které jsou poté užívány jako nástroj k rekonstrukci sukcese daného stanoviště. Další důležitou studií je práce Ložek 1976a, kde je podrobně popsána měkkýší sukcese během střídání glaciálních a interglaciálních fází kvartérního klimatického cyklu. V práci Ložek 1982 jsou charakterizovány měkkýší zóny, vymezující stratigraficky jednotlivá období pleistocénu a holocénu, které jsou pak v díle Horáček a Ložek 1988 korelovány s obratlovčími zónami. V práci Ložek 1991a jsou podrobněji charakterizovány jednotlivé typy spraší

v kontextu jejich paleomalakologického záznamu, zatímco v modernějším příspěvku Ložek 2000 jsou šířeji komentovány hlavní problémy paleoekologie kvartérních měkkýšů.

RÁMEČEK 8

Jiří Kovanda

Přestože byl Jiří Kovanda vždy tak trochu ve stínu Vojena Ložka, nijak na něj nežáril a úzce s ním spolupracoval. Vždy obdivoval syntetické myšlení svého staršího kolegy a mentora a stal se také jeho pečlivým bibliografem, ale někdy i řidičem. Nicméně sám odvedl obrovský kus poctivé terénní práce a jím shromážděný materiál není dodnes řádně doceněn. Jiřímu Kovandovi bylo jasné, že získání kvantitativně bohatých vzorků je cestou k úspěchu, a tak propagoval metodu, které říkal „moto-floto“. Přímo v terénu proplavoval obrovská množství sedimentů v nejbližším použitelném potoku či prameni a domů pak nosil přímo vyplavené schránky měkkýšů. Na snímku v mládí s Vojenem Ložkem (vpravo) při takovém plavení.

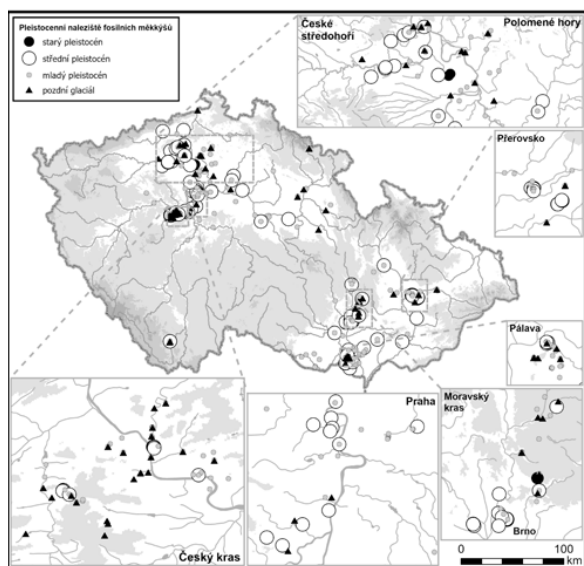


RÁMEČEK 9

Vojen Ložek

Vojen Ložek vypráví studentům o historii výzkumu pěnitců a jejich významu pro indikaci nejlhčích fází interglaciálů na jednom z mála míst v Čechách, kde lze srážení pěnitce pozorovat i dnes – ve skalní kapse nad Bubovickými vodopády v Českém krasu. K pochopení významu pěnitců mu dopomohla svačební cesta do Velké Fatry, kde mu došlo, že „mezera“ v osídlení jeskyní mezi paleolitem a neolitem je prostě daná tím, že „žádný rozumný savec včetně člověka si přece nenechá v jeskyni kapat na hlavu“ tak, jak se to stalo právě novomanželům Ložkovým v Růžovém převisu ve Vrátné dolině. Dnes dochází k biogennímu srážení pěnitců převážně ve vyšších nadmořských výškách, kde je vyšší srážkový úhrn. V sedimentárním záznamu jeskynních převisů jde tedy o nesporný důkaz vyšších srážek. Tento vpravdě newtonovský objev se odehrál v lůně přírody, ale jen díky tomu, že byl na něj Vojen Ložek teoreticky připravený. Ve stáří ho pak mrzelo, že je tento jeho „srdeční“ objev dosti ignorován ve světové literatuře, a tak napsal na své poměry ostrý článek do *Vesmíru* (Ložek 2012). Myslíme si, že právě tento článek výborně charakterizuje jednoho z největších československých přírodovědců.





Obr. I.7.1 Poloha 283 lokalit s pleistocenními sukcesemi měkkýšů v České republice se základním rozlišením jejich stáří. (Grafika: Jitka Horáčková)

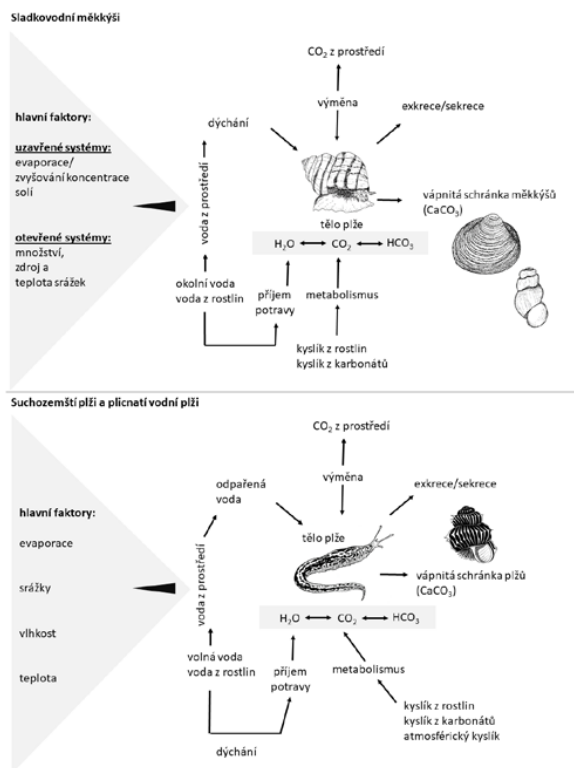
Na tuto tradici navázala generace žáků Vojena Ložka. Budujeme jak národní (česko-slovenskou) databázi kvarterních měkkýšů (Horáčková a kol. 2015; Horáčková a kol., *v přípravě*, nepublikovaná data), tak ve spolupráci s francouzskými kolegy Evropskou databázi kvarterních měkkýšů (<https://lgp.cnrs.fr/malacologie/>). Česko-slovenská databáze dosud obsahuje údaje o 454 pleistocenních lokalitách s fosilním záznamem měkkýšů o 226 druzích (v 1314 blíže zpracovaných vzorcích). Z toho 283 lokalit (obr. I.7.1) s 205 druhy se nachází v Česku, což představuje 93 % celkové recentní druhové bohatosti ulitnatých měkkýšů. Nahých plžů, tedy plžů bez schránky, se v Čechách vyskytuje 30 druhů. S výjimkou plžáků čeledi Arionidae, u nichž je schránka zcela redukovaná, se po nich ve fosilním záznamu zachovávají jen vápnité destičky (pozůstatky redukované schránky). Jejich determinace je však možná pouze do čeledí, proto nebyli do seznamu druhů pleistocenní fauny zahrnuti. Pravděpodobně se tedy fosilní záznamy co do druhové bohatosti blíží té recentní až z 95 %. Z hlediska prozkoumanosti pleistocenních lokalit a patrně i objemu dat se tak jedná, pokud je nám známo, o nejprobadanější území na světě. Zatímco vzorky holo-

cenních měkkýších sukcesí ze sbírky Vojena Ložka už jsou z větší části zpracované (např. Juříčková a kol. 2014a; Horáčková a kol. 2015), pleistocenní nejsou zpracované ani zdaleka. Vzhledem k tomu, že řada osnímkaných lokalit už dnes neexistuje, zůstává tento materiál, deponovaný v Národním muzeu v Praze, jedinečným a pro mnohé oblasti dnes i zatím jediným zdrojem informací o kvartéru.

I.7.2 Izotopy z měkkýších schránek jako zdroj informací o prostředí

Schránky měkkýšů jsou považovány za jakési archivy, ze kterých můžeme číst informace o paleo-prostředí. Ukládání uhlíčitanu vápenatého do schránky probíhá totiž jen za života zvířete, a de facto tedy přímo zaznamenává charakter prostředí (obr. I.7.2; Yapp 1979; Goodfriend 1992a). Díky tomu se staly takovéto rekonstrukce prostředí v posledních desetiletích součástí environmentální archeologie (Leng, Lewis 2016; Allen 2017).

Paleoteplota je tradičně měřena z poměru izotopů $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ (z něhož se pak vypočítá $\delta^{18}\text{O}$) ve vápenatých schránkách některých organismů, včetně vodních plžů, kde závisí na $\delta^{18}\text{O}$ okolní vody a její teplotě. Hodnota $\delta^{18}\text{O}$ vyjadřuje také teplotu kalcifikace schránky suchozemských plžů, která ale v důsledku teplotní závislosti dělení izotopů kyslíku mezi uhlíčanem ze schránky a tělními tekutinami měkkýšů může být obtížněji interpretovatelná (Yapp 1979; Grossman, Ku 1986). Složitost suchozemského prostředí a obtížnost přesného vymezení hodnot $\delta^{18}\text{O}$ v ulitách suchozemských plžů proto znesnadňuje využití ulit jako proxy pro teplotu. Výsledky měření je třeba kalibrovat v závislosti na typu prostředí, resp. zeměpisné šířce, což zatím proběhlo pouze v Severní Americe (Yanez a kol. 2019). Autoři zjistili, že $\delta^{18}\text{O}$ ulity se zvyšuje o 0,3–0,7 ‰ na každý nárůst teploty o 1 °C. Nově se objevuje metoda shlukovaných izotopů (Δ_{47}), která umožňuje nezávislý odhad teploty při formování karbonátů v měkkýších schránkách. Je založená na teplotní závislosti na stupni vazeb izotopů ^{13}C a ^{18}O v krystalové mřížce uhlíčitanu vápenatého (Eiler 2011). Tato slibná metoda je ale zatím v počátcích (Zaarur a kol. 2011, 2013; Dong a kol. 2020). V suchozemském prostředí je $\delta^{18}\text{O}$ také dobrým indikátorem množství srážek



Obr. 1.7.2 Výměna uhlíku a kyslíku mezi tělem a schránkou sladkovodních plžů a mlžů a suchozemských plžů a prostředí. (Zdroj: Leng, Lewis 2016, grafika: Jitka Horáčková)

(např. Goodfriend a kol. 1989; Prendergast a kol. 2015). Suchozemští plži si vytvářejí ulity v izotopické rovnováze se svými tělními tekutinami, které jsou zase přímo závislé na srážkové vodě, relativní vlhkosti prostředí, výparu vody a na teplotě. Vztah mezi průměrnými ročními srážkami a $\delta^{18}\text{O}$ je pak regionálně specifický (Prendergast a kol. 2015). Yanez a kol. (2019) zjistili, že v Severní Americe $\delta^{18}\text{O}$ ulit odpovídá $\delta^{18}\text{O}$ průměrných ročních srážek. $\delta^{18}\text{O}$ ulity se zvyšuje o 0,5–0,7 ‰ pro každé 1 ‰ nárůstu srážek $\delta^{18}\text{O}$.

Poměr izotopů $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (resp. z toho vypočítaná hodnota $\delta^{13}\text{C}$) v periostraku (tedy ve svrchní organické vrstvě) ulit zase ukazuje na převažující typ potravy, jinými slovy na zastoupení rostlin C3 nebo C4 typu (Goodfriend 1986; Metref a kol. 2003; Yanez a kol. 2009), přičemž C4 rostliny, které obvykle be-

reme jako indikátor teplejšího a suššího klimatu, indikuje zvýšená hladina izotopu ^{13}C . Uhlík v ulitě suchozemských plžů pochází hlavně z CO_2 získaného při dýchání. Hodnota $\delta^{13}\text{C}$ v ulitě je obecně o 10 ‰ vyšší než uhlík získaný z potravy (McConnaughey, Gillikin 2008). Změna koncentrace ^{13}C ve schránkách vodních měkkýšů také indikuje změny salinity a změny poměru CO_2 a O_2 ve vodě, interpretace je ale komplikovaná (Mátyas, Burns 1996; Kurata a kol. 2001).

Schránky měkkýšů lze rovněž využívat k určování stáří určitého sedimentu. Nejrozšířenější metodou je radiokarbonové datování. Jeho časový dosah se však hodí k datování holocenních či pozdně glaciálních vzorků ne starších než 55 tisíc let, většina pleistocenních vzorků je tedy již mimo dosah. Navíc může být toto datování poněkud zkresleno přítomností tak zvaného mrtvého uhlíku získaného především ze substrátu, který mohou měkkýši ostrouhávat. Uvádí se, že u velkých druhů plžů to může být 20–30 % (Goodfriend, Stipp 1983). To je pravděpodobně dáno tím, že tyto druhy potřebují více vápníku na stavbu svých ulit, a proto jej získávají nejen z rostlinné potravy, ale právě i ze substrátu. Malým druhům nejspíš stačí vápník z potravy, a proto jejich ulity obsahují nejvýše 10 % mrtvého uhlíku. Z toho důvodu se doporučuje používat pro radiokarbonové datování ulity menších druhů (Pigati a kol. 2010). Ne vždy to ale funguje spolehlivě, v některých případech byly vzorky i o tři tisíce let starší než reálně (Forman a kol. 2021). Svoji roli v neúspěšnosti radiokarbonového datování mohou hrát i vrstvičky vysráženého karbonátu na fosilních ulitách, které mohou výsledek datování zkreslit, pokud není materiál pečlivě vybírán. Limity radiokarbonového datování z ulit bude tedy ještě třeba přesněji vymezit.

Z měkkýších schránek však můžeme datovat i jinými způsoby. Například Molodkov (2012) testoval u pleistocenních suchozemských měkkýšů použití ESL (electron spin resonance), IR-OSL (infrared optically-stimulated luminescence) a U/Th datování ve srovnání s datováním z živočů a koreloval výsledek s určením stáří podle pylových analýz i dalších standardních relativních analýz. Datování bylo v dobré shodě, i když u U/Th datování je třeba zohlednit chování uranu při fosilizaci schránek. Nicméně potvrdil dobré možnosti datování těmito metodami

z měkkýších schránek, což by v budoucnosti mohlo pomoci s přesnějším určením stáří našich nálezů. K datování je možné využít i AAR (*amino acid racemization*) (Goodfriend 1992b), což je metoda založená na tom, že různé aminokyseliny obsažené ve schránce degradují různou rychlostí, resp. se mění jejich původně levotočivé formy na pravotočivé, takže právě poměr těchto dvou forem ve vzorku určuje stáří ulity. Slibné se ukazuje zejména datování z víček sladkovodních bahňavek rodu *Bithynia* (Penkman a kol. 2008). Zdá se, že pro toto datování budou využitelné i destičky nahých plžů (Penkman a kol. 2022). V současnosti je snaha využít toto datování v celoevropském kontextu v rámci ERC projektu s názvem EQuaTe, kterému jsme poskytli i víčka bahňavek a destičky slimáků z našich pleistocenních lokalit.

I.7.3 Využití společenstev měkkýšů pro rekonstrukci charakteru prostředí

Tradiční využití měkkýšů pro rekonstrukci paleo prostředí je založené na tom, že jejich schránky tvoří často bohatá fosilní společenstva jak co do počtu druhů, tak co do vysokých abundancí. Jejich složení v mladém a středním pleistocénu prakticky odpovídá složení současných společenstev, a proto můžeme aplikaci principu aktualismu (stejně druhy mají stejné ekologické nároky) podle nich rekonstruovat přírodní prostředí. Čím dále do kvartérní minulosti nahlížíme, tím více se však měkkýší společenstva liší od těch současných a rekonstrukce prostředí se stává obtížnou, až nemožnou (Ložek 1964; Horáček, Ložek 1988). Jednoduchá charakteristika paleo prostředí pomocí měkkýšů je založená na základním rozdělení ekologie druhů přítomných ve společenstvu. Ekologické nároky jednotlivých druhů jsou totiž často striktně vymezené, takže podle složení jejich souborů můžeme prostředí členit na vodní, resp. suchozemské, lesní, resp. nelesní a suché, resp. vlhké (Ložek 1964; Juříčková a kol. 2014a). Nároky některých konkrétních druhů nám pak umožňují rekonstruovat i další detaily stanoviště, jako je zápoj lesa, přítomnost padlého dřeva, bohatá podrostní vegetace, zapojený či nezapojený drn stepních porostů a podobně. Tyto informace získáváme pro konkrétní lokalitu, na které byly

měkkýší schránky nalezeny, zachovávají se totiž obvykle přímo tam, kde plži uhynou. Dá se tedy říci, že nám pomáhají rekonstruovat krajinný detail, nikoliv charakter většího krajinného celku, k čemuž je vhodnější pylová analýza (kapitola I.1.4).

Na rozdíl od výše zmíněných proměnných prostředí, jako jsou teplota nebo srážky, odvozených z izotopového složení měkkýších schránek, jednotlivé druhy reagují na celou škálu environmentálních charakteristik, a poskytují nám tedy v jistém smyslu objektivnější informaci o paleo prostředí. Změna jediného nebo několika málo faktorů nepostihuje stav prostředí v celé jeho rozmanitosti. Zatímco některé organismy reagují například na růst teploty poměrně rychle, pro jiné je klíčovým faktorem něco úplně jiného a růst teploty, považovaný často za hlavní ukazatel změny klimatu, je nemusí ovlivnit vůbec (viz dále). Sledujeme-li sukcesí celého společenstva organismů, nebo dokonce více modelových společenstev organismů, která pochopitelně reagují na celou škálu faktorů prostředí, získáme mnohem komplexnější obrázek vývoje přírodního prostředí než z křivky jedné nebo několika málo naměřených či vypočítaných veličin.

Kromě informací, získaných z interpretace měkkýších společenstev můžeme také na základě znalosti nároků konkrétních druhů rekonstruovat klimatické změny pomocí tzv. *transfer function models* (Rousseau 1991; Moine, Rousseau 2002; Horsák 2011). Horsák (2011) se pokusil ověřit tyto modely pomocí recentních společenstev mokřadních měkkýšů a ukázal, že ty faktory prostředí, které nejvíce ovlivňovaly recentní společenstva, mají i nejlepší predikční vlastnosti, čímž potvrdil význam studia druhového složení měkkýších společenstev pro rekonstrukce paleo prostředí.

I.7.4 Limity využití měkkýšů

Využití společenstev měkkýšů k rekonstrukci paleo prostředí má řadu výhod, ale i limity, které je nutné mít stále na mysli při interpretacích.

Pokud se měkkýší schránky na lokalitě vyskytují, je jich obvykle hodně – pracujeme tedy s celými společenstvy. Nicméně si musíme uvědomit, že tato fosilní společenstva nejsou zcela shodná s recentními, protože se obvykle akumulovala delší dobu.

Málokdy se dostaneme na rozlišení jemnější než několik desítek let (Frodlová a kol. 2018).

Stáří jednotlivých vrstev lze zjistit datováním přímo z měkkýších schránek (s některými omezeními a obtížemi viz výše), což lze využít kupříkladu k datování prvních prezencí určitých druhů ve střední Evropě. Z našich zkušeností ale víme, že první výskyt bývá často reprezentován jedinou schránkou, či dokonce jen malou částí rozbité schránky, a v takovém případě je pak vyšší pravděpodobnost kontaminace z nadložních vrstev, což je případ zejména svahovin.

Na rozdíl od pylu rostlin lze schránky v naprosté většině případů určit do druhu, dokonce se řada z nich zachovává vcelku. I z úlomků ulit lze ale jednotlivé druhy dobře určovat díky jejich často unikátní povrchové struktuře. Je možné, že bližším studiem povrchových struktur schránek se v budoucnu budeme moci dostat na ještě lepší rozlišení v čase i prostoru. Naprostá většina pleistocenních druhů je stejných jako dnes, ostatně jen 38 druhů z 205 dosud známých z českého pleistocénu již na našem území nežije nebo jde o druhy zcela vymřelé (viz dále). Analýzu měkkýších společenstev tedy může provést i zkušený recentní malakozoolog.

Měkkýší schránky se kumulují v různých typech vápnatých sedimentů na celé škále vlhkosti, od vody až po zcela suchá stanoviště. Vlhkost tedy není pro jejich zachování limitujícím faktorem, jako je tomu u pylových vzorků, tím je pouze vápnatost daného stanoviště (např. Ložek 1964; Evans 1972; Alexandrowicz 1987). Fosilní měkkýše tedy nenajdeme v oblastech s kyselým geologickým podkladem, jako jsou z větší části česká pohraniční pohoří, celá široká oblast západních Čech či pánevní oblasti, jako jsou Třeboňsko nebo Českobudějovicko, samozřejmě s výjimkou ojedinělých ostrůvkovitě se vyskytujících lokalit s vápnatějším podložím (např. Dyleňský kras, českokrumlovské vápence, krasové jevy kolem Lipenska aj.). I ve zcela nevápнатých oblastech však mohou hlubinné vývěry přinést na povrch vápník, jak je tomu např. na Křivoklátsku (Ložek 1976b), zcela běžné jsou pak sprašové závěje v nevápнатých oblastech.

Měkkýší schránky se vyskytují obvykle přímo tam, kde jejich majitelé žili. Oblast, ze které se kumulují, je obvykle velmi malá, v některých případech se dokonce jedná jen o několik málo metrů čtverečních.

Pomocí charakteristiky měkkýších společenstev tedy můžeme studovat krajinné detaily v převažující krajinné matrix včetně kupříkladu potenciálních mikrorefugií. Je však třeba si uvědomit, že akumulace schránek pod převisy, v jeskyních či svahovinách bývají směsí druhů, žijících i výše na svahu, na skále nad převisem či jeskyní, takže se obvykle pohromadě vyskytují druhy lesní se stepními z xerických okrajů skal. Takové nalezené společenstvo se pak skládá z několika sousedících společenstev. Toto místní mísení faun popisuje detailně Ložek (1964). V nivních sedimentech dochází k přemísťování schránek na větší vzdálenosti, ale také k nejvýraznějším disturbancím sedimentů (Horáčková a kol. 2023). Nedávná radiokarbonová datování ukázala, že i svahovinové sedimenty jsou náchylné k disturbancím (Korábek a kol. 2018, 2020). Nejméně disturbované bývají prameništní sedimenty a sedimenty v jeskynních vchodech a pod převisy.

Máme tedy možnost získat zcela reálný pohled na společenstvo měkkýšů konkrétní velmi malé oblasti. Z takových údajů je však těžko možné rekonstruovat vývoj určitého většího krajinného celku. Proto potřebujeme takovýchto sukcesí více, abychom z mozaiky lokálních poměrů složili vývoj celé krajiny. Naše poslední výzkumy ukazují, že v případě holocenní rekonstrukce potřebujeme alespoň dva profily na určitý charakteristický krajinný celek, jako je České středohoří, Český kras či Malá Fatra, abychom se dostali zhruba na 70 % jeho druhové diverzity, přičemž jeden profil jí zachytí sotva polovinu (Kubíková a kol., *v přípravě*). Pochopitelně nám ale i tak může nějaký krajinný prvek úplně uniknout. Zda podobné odhady platí i pro starší období, nevíme. Pro rekonstrukci vývoje krajiny na základě měkkýších schránek je každopádně zásadní mít reprezentativní počet co nejrozmanitějších lokalit ve zkoumané oblasti.

Již výše jsme zmínili, že při rekonstrukci paleo prostředí můžeme v mladém a středním pleistocénu využít princip aktualismu. Nicméně je třeba si uvědomit, v jaké části areálu jednotlivých druhů se nacházíme. Jejich ekologické nároky se totiž mění ve směru od centra areálu k jeho periferii, kde je druh obvykle limitovaný jedním nebo několika málo klíčovými faktory. To je zcela zásadní na našem území, neboť Čechy jsou křižovatkou areálových hranic řady druhů. Navíc je třeba si uvědomit, že

tyto hranice se posouvaly mezi jednotlivými interglaciály. Například paskovka *Caucasotachea vindobonensis* má glaciální refugium na západním Balkáně, odkud se k nám v holocénu rozšířila poměrně pozdě (Korábek a kol. 2023). V oblasti jejího refugia je to druh s poměrně širokou ekologickou valencí, obývající zastíněné i otevřené biotopy o různé vlhkosti. Na našem území, kde má v holocénu severozápadní hranici rozšíření, je to však výhradní obyvatel skalních stepí. Její výskyt zde je totiž limitovaný teplotou a nejteplejší lokality jsou z velké části právě na skalních stepích. Pokud bychom tedy soudili podle její ekologie na okraji areálu, interpretovali bychom její indikační hodnotu ve fosilních společenstvech chybně. V minulých interglaciálech tento druh dosahoval až do jižního Německa a hranice areálu byla tedy významně posunutá na západ (Mania 1995). Naopak západoevropský druh *Clausilia bidentata* se dostal na naše území až v holocénu a v minulých interglaciálech jej z České republiky nemáme doložený. Opět má v centru svého areálu rozšíření širokou ekologickou valenci, zatímco u nás se chová jako druh vyžadující lesní mikroklima. Ve svém šíření na východ je tedy pravděpodobně limitovaný kontinentalitou. Nejbližší výskyt ze tří minulých interglaciálů známe z jižního Německa (Limondin-Lozouet, Preece 2014). Právě znalost klíčových faktorů, které limitují šíření jednotlivých druhů, jsou zásadní pro jejich správnou interpretaci. Kupříkladu glaciální relikty v naší současné fauně, které v glaciálech obývaly stejný biotop sprašové stepi, se dnes vyskytují na různých biotopech, jejichž vlastnosti nám odhalují limity těchto druhů. Zatímco zrnovka *Pupilla triplicata* dnes obývá skalní stepi a limitujícím faktorem v interglaciálech je pro ni otevřenost krajiny, srstnatka *Trochulus hispidus* obývá v současnosti ruderalní stanoviště a limitem je pro ni dostatek živin a ostrouška *Columella columella* žije v nejvyšších horských polohách a limitem je pro ni nízká teplota. Při interpretacích výskytu jednotlivých druhů je také třeba brát v úvahu přirozeně disjunktivní areály. Například kalcikolní skalní druhy jsou svým výskytem omezené na vhodné vápencové skály, nebo alespoň na vápníkem bohatou skalní krustu. Když takové prostředí zmizí, zmizí i na něj navázaný specialista (Juříčková a kol. 2020).

I.7.5 Metodika vzorkování kvartérních měkkýšů

Klasickou metodou vzorkování kvartérních měkkýšů je odběr vzorků sedimentů o objemu přibližně 8 dm³ z jednotlivých vrstev obvykle 80 cm širokého profilu, jehož vrstvy/sedimenty jsou definovány litologickými charakteristikami (Ložek 1964). Počet druhů roste s velikostí vzorku a s dobou akumulace (Frodlová a kol. 2018). Stejně období, např. holocén, však může být zahrnuto jak ve třináctimetrovém profilu (Valča), tak v 70 cm mocném profilu (Fačkovský Klak) v Malé Fatře (Juříčková a kol. 2018), neboť to záleží na rychlosti sedimentace a objemu usazovaného materiálu v konkrétním prostředí. Nejmenější rozlišení ukládaných vrstev mají obvykle pěnovecové sedimenty, nicméně vrstvy o mocnosti menší než 5 cm nelze, vzhledem k velikosti schránek měkkýšů, smysluplně odebrat. U pleistocenních profilů je logicky rozlišení vrstev potažmo časových období obvykle mnohem hrubší. I získávání vzorků fosilních pleistocenních malakofaun může být oproti holocenním profilům poněkud obtížnější, vezmeme-li v úvahu dobývání materiálu kupříkladu z celých sprašových sérií s několika podchycenými klimatickými cykly v mnohametrových stěnách bývalých cihlen či lomů, které by se často jen těžko dalo realizovat bez pomoci těžké techniky, která vůbec umožňuje přístup k takovýmto profilům. Oproti tomu získávání materiálu z některých typů svařovin či pěnoveců může být poměrně snadné a obejde se i bez těžké techniky (kopané či vrtané sondy). Právě poměrně hustá síť cihlen, ale i lomů na těžbu vápence a podobných profilů, sedimentárními sledy poskytla v minulém století možnost získat významné množství fosilního materiálu měkkýšů z velké části našeho území, kterou již zmíněný Vojen Ložek a jeho spolupracovníci tehdy plně využili. V současné době většina z těchto lokalit podlehla zástavbě či zavažce, a je tedy nenávratně ztracena, což činí mnohý dosud nezpracovaný materiál cennějším a neopakovatelným.

Z glaciálních sedimentů je u nás nejčastějším typem spraš. Z tohoto typu prostředí máme bezmála polovinu všech údajů. Častým typem glaciálních sedimentů jsou i různé jezerní či fluviální sedimenty, které zahrnují necelých 13 % lokalit, 16 % lokalit pak představují různé výplně krasových kapes

a komínů či jeskyní. Vzácnějšími typy glaciálních sedimentů jsou mrazové drtě či váté písky. V interglaciálních sedimentech je obvykle větší diverzita různých typů fosiliferních sedimentů. Setkáváme se s pěnovcovými a nivními sedimenty, travertiny, sva-hovinami, výplněmi jeskyní a převisů, různými typy hlín a fosilních půd, a dokonce i písky (Ložek 1964).

I.7.6 Měkkýši v průběhu kvartérního klimatického cyklu

Druhá diverzita měkkýšů během neogénu postupně rostla a dosáhla vrcholu ve starším miocénu. Měkkýší fauna byla pestrá směsí faunistických prvků. Najdeme zde rody dnes v Evropě vymřelé, ale přeživší jinde, nejčastěji v Severní Americe nebo ve vnitřní Asii (např. *Strobilops*, *Negulus*, *Gastrocopta*), rody přeživší v mediteránu (např. *Cochlostoma*, *Pomatias*, *Poiretia*) i rody zcela vymřelé (např. *Klikia*, *Tropidomphalus*, *Polydotes*). Vznik současné fauny na rodové úrovni lze vysledovat až do eocénu, na druhové úrovni do středního miocénu. Máme zde ale i starobylý rod, známý už od paleocénu (*Carychium*). Na přelomu miocénu a pliocénu druhová diverzita poklesla, v průběhu pliocénu opět vzrostla a znovu poklesla na hranici pliocénu a kvartéru. Z tohoto období je u nás jen minimum lokalit situovaných především do mostecké pánve (Klika 1891; Harzhauser, Neubauer 2021).

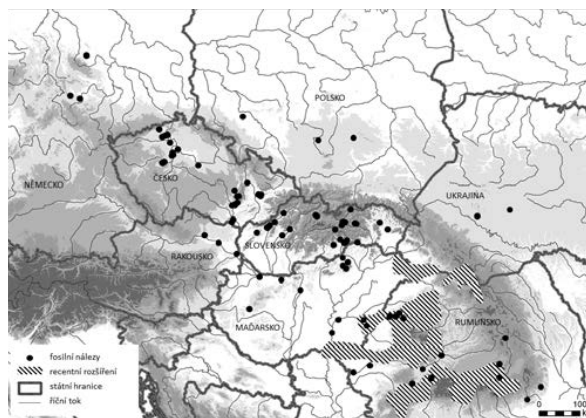
Měkkýší schránky v pleistocénu neprodělaly tak velké morfologické změny jako kupříkladu zuby savců (anebo to zatím nevidíme), a jsou tím pádem méně využitelné pro chronostratigrafii. Celkový počet druhů známých v pleistocénu ČR je 205, na území bývalého Československa jich je 226, avšak vzhledem k nejasnostem ohledně identity některých taxonů a množství nezpracovaného materiálu jich může být i více. Kvartérních vymřelých druhů je od nás známo jen šest, přičemž všechny jsou interglaciální: *Gastrocopta serotina* Ložek 1964 známá ze dvou slovenských lokalit a z Česka ze staropleistocenních lokalit Ctiněves pod Řípem a Koněprusy C 718, převážně staropleistocenní druh *Campylea capeki* Petrbock (1922) je známý z osmi lokalit na území bývalého Československa, v ČR z Českého krasu z celkem čtyř lokalit od Koněprus (Proškův dóm, Herget a Koněprusy C 718) a od Srbska (Chlum

C4), dále ze Stránské skály u Brna a z jeskyně Dagmar v Moravském krasu. Do středního pleistocénu přežil druh *Zonitoides sepultus* Ložek 1964, který je znám z jedné slovenské lokality, dále od Brna z Červeného kopce a Stránské skály a v Čechách pouze z Koněprus C 718 a druh *Platyla similis* (Reinhardt 1880), který je známý jen z Moravy (Mladeč a Stránská skála). Ve středním pleistocénu se naopak objevuje *Aegopis klemmi* Schlickum a Ložek 1965, známý z jediné slovenské lokality a dále od Dolních Kounic, z jeskyně Liščí díra u Brna a z Mladče, z Čech pouze z lokality Karlštejn-Altán. A konečně *Gastrocopta moravica* Petrbock (1956) je druhem přímo popsáným z jediné snad staropleistocenní lokality z Hlubné u Ochozu v Moravském krasu. Vyjma těchto vymřelých druhů se 32 dalších u nás v současnosti nevyskytuje, ale najdeme je mimo naše území, u interglaciálních druhů jde často o jižnější části Evropy, zejména jihovýchodní Alpy a Jižní Karpaty (Domokos a kol. 2018), zatímco u glaciálních se obvykle jedná o centrální Asii (Horsák, Chytrý 2010; Horsák a kol. 2010).

I.7.6.1 Interglaciály

Za klimaxovou faunu pleistocenních interglaciálů je tradičně považovaná tzv. banatiková fauna pojmenovaná podle indexového druhu *Drobacia banatica*. Jeho současné rozšíření je sotva poloviční oproti většině minulých interglaciálů (obr. I.7.3). Tento druh byl u nás dříve považován za indikátor zapojených lesů (např. Ložek 1964), ale v centru svého areálu rozšíření obývá i otevřené biotopy s vysokobylinnou vegetací v říčních nivách. Jaké byly jeho přesné ekologické nároky během jeho pleistocenních výskytů u nás, můžeme jen odhadovat, ale dá se předpokládat, že limitující pro něj byla teplota. Zdá se nicméně, že tento druh se u nás občas vyskytoval i v teplých výkyvech glaciálů (např. Ždánice, na Slovensku pak Brzotín, Hostovce a další). Nazývat jej indexovým druhem interglaciálů je tedy poněkud sporné.

Dalším tradičním indexovým interglaciálním druhem je teplomilná lesní *Soosia diodonta*. Stejně jako předchozí druh dnes žije pouze v Jižních Karpatech, kde má areál omezený jen na východní Srbsko a západní Bulharsko a Rumunsko a je poměrně vzácná. Výhodou obou druhů v archeologické praxi je, že



Obr. I.7.3 Současné a pleistocenní rozšíření druhu *Drobacia banatica*. (Zdroj: Domokos a kol. 2018, grafika Jitka Horáčková)

jsou velké a jejich dobře zachovalé schránky jsou snadno určitelné. Vzhledem ke kolísajícím hranicím jejich areálů není jasné, jestli se ve střední Evropě vyskytovaly během všech interglaciálů. Z toho důvodu navrhli Jäger a Ložek (2003) jako indexovou pro všechny interglaciály tzv. *Helix* a *Cepaea* faunu. Nicméně rešerše všech údajů ukázala, že se tyto druhy občas objevovaly i v teplých obdobích glaciálů. Za striktně interglaciální lze podle naší databáze považovat druhy *Aegopis klemmi*, *Azeca goodalli*, *Bulgarica cana*, *Clausilia cruciata*, *Daudebardia rufa*, *D. brevipes*, *Macrogastra densestriata*, *Pagodulina pagodula*, *Platyla similis*, *Soosia diodontata*, *M. ventricosa*, *Mastus bielzi*, *Vestia turgida* a *Zonitoides sepultus*, přičemž zdaleka ne všechny tyto druhy najdeme ve všech interglaciálech. Druhy *Aegopinella ressmanni*, *Fusulus interruptus*, *Macrogastra tumida* a *Retinella hiulca* pak známe vždy jen z jediné interglaciální lokality. Několik málo z těchto druhů má i chronostratigrafickou hodnotu (viz níže). Pozoruhodné je, že většina z nich má dnes převážně alpské či karpatské rozšíření, ukazující na možná glaciální refugia (viz níže) a především na vlhkost, nikoliv teplotu jako limitující faktor, ovlivňující interglaciální měkkýší faunu.

Nejstarší pleistocenní lokalitou fosilních měkkýšů (gelasian, MN 17) u nás je Ctiněves pod Řípem (Ložek 1979), odhadem ze samého počátku pleistocénu. Setkáváme se zde s velmi neobvyklými kombinacemi druhů, jakými jsou například druh

stepí s hlubokým půdním horizontem *Helicopsis striata*, druh skalních stepí s mělkou půdou *Granaria frumentum*, mokřadní *Vertigo antivertigo*, lesní *V. pusilla*, chladnomilný lesní *Discus ruderatus*, jihoevropský teplomilný druh *Truncatellina callicratis* i vymřelý druh *Gastrocopta serotina*. Je tedy zřejmé, že rekonstruovat charakter prostředí na základě současných ekologických nároků jednotlivých druhů je v tomto období nemožné. Na Moravě je z tohoto období snad Hlubná u Ochozu, odkud byl popsán vymřelý druh *Gastrocopta moravica*. Na Slovensku z tohoto období známe tři lokality (Plešivec – lom Csepkö, Modzele, Brekov), jejichž fauna má podobný charakter. Převažují teplomilné prvky, ale i náročné lesní druhy včetně jihokarpatských (*Agardhiella lamellata*, *Soosia diodontata*) a druhy mokřadů. Z tohoto období známe jediný výskyt velmi málo známého druhu *Lucilla inermis*, považovaného recentně za amerického imigranta. Identitu a původ tohoto taxonu bude třeba ještě ověřit.

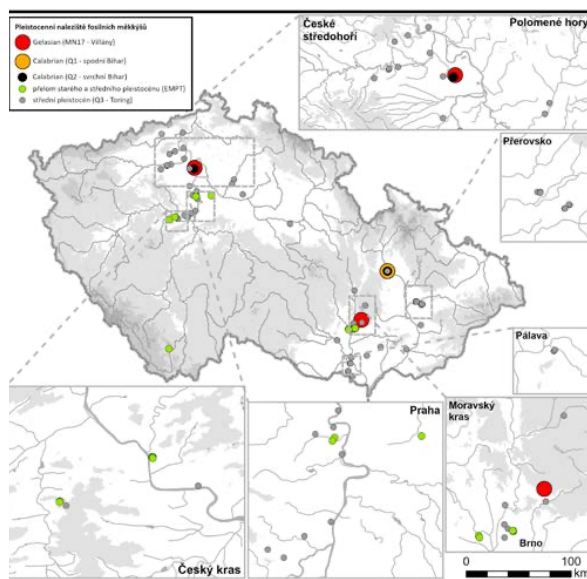
Pro faunu starého pleistocénu (calabrian, Q1, Q2) je u nás charakteristická výše zmíněná banatiková fauna, k níž se přidávají další druhy charakteristické pro toto období – *Gastrocopta serotina* a *Campylea capeki*. Tyto druhy kolem rozhraní starého a středního pleistocénu (*Early Middle Pleistocene Transition*, dále EMPT) u nás vymřely, nedá se ale říci, že jej přesně vymezují, jak se dříve předpokládalo (Horáček, Ložek 1988). Další charakteristické druhy starého pleistocénu jsou *Platyla similis*, *Azeca goodalli* a *Zonitoides sepultus*, o nichž bylo již dříve známo, že u nás přežily až do středního pleistocénu. Podíváme-li se do sousedních střeoevropských zemí, v Rakousku jsou jako stratigrafické druhy tohoto období uváděny *Gastrocopta serotina*, *Soosia diodontata*, *Campylea capeki*, *Archaegopis acutus* a *Pseudoklikia altenburgensis* (Döppes, Rabeder 1997). Dva poslední jsou vymřelé a od nás je neznáme. V Maďarsku je toto období stratigraficky vymezené jako *Viviparus boeckii* zóna s charakteristickou vodní faunou, která je zde z tohoto období známa lépe. Nejstarší fáze vymezující starý pleistocén je v Maďarsku *Gastrocopta serotina* zóna s charakteristickými suchozemskými druhy *G. serotina*, *G. moravica* a *Lucilla* cf. *inermis*. Vyskytují se rovněž druhy *Aegopis klemmi*, *Zonitoides sepultus*, které ale přežily i do středního pleistocénu. Všechny tyto druhy známe také od nás. Z druhů, které se

vyskytovaly i později, jsou v Maďarsku nejhojnější suchomilné druhy *Granaria frumentum*, *Chondrula tridens*, *Helicopsis striata* a *Caucasotachea vindobonensis* (Füköb a kol. 1995), je zde tedy jasný gradient úbytku vlhkosti. Celkový počet známých druhů starého pleistocénu Evropy je 152 (Harzhauser, Neubauer 2021). V Česku jich známe prozatím jen 54 (12 z glaciálů a 50 z interglaciálů), ovšem nejstarší materiál odpovídající obratlovčím zónám Q1 a Q2 známe prozatím pouze z jediných dvou nezpracovaných lokalit Mladeč v Moravském krasu a z profilu Ctiněves – Okresní skála. Poněkud více informací pak poskytlo 19 profilů z konce tohoto období.

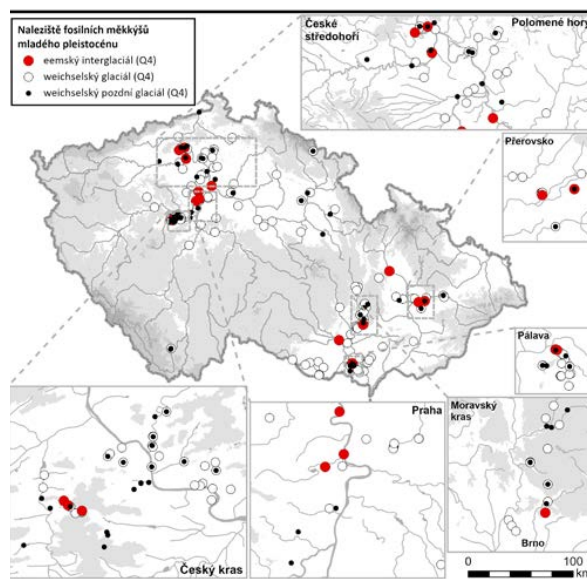
Zcela zásadní jsou profily z přechodu mezi starým a středním pleistocénem (EMPT), tedy z období, kdy se periodičita cca 40 tisíc let mezi jednotlivými cykly změnila v periodicitu cca 100 tisíc let. Z Moravy jsou z tohoto období zásadní profily Červený kopec (Ložek 1991b) a Stránská skála (Kovanda 1982, 1995; Ložek 1991b). Sukcese na Červeném kopci zahrnuje období tří glaciálních cyklů. V období kolem přechodu mezi starým a středním pleistocénem (MIS 20 a MIS 19) se zde glaciální fauna i s typickými druhy *Pupilla loessica* a *Valtonia tenuilabris* vyskytuje prakticky průběžně, tedy i v interglaciálech, ale neobsahuje prvky indikující glaciální maxima mladších glaciálů (*Vertigo parcedentata* a *V. pseudosubstriata*). K mírným fluktuacím dochází jen u interglaciálních prvků, přičemž interglaciální fauna je chudá a obsahuje pouze méně náročné druhy. Rozdíly mezi faunou glaciálů a interglaciálů jsou tedy jen malé. Naopak v profilu na Stránské skále, kde by mělo jít o stejné období, je zřetelné střídání glaciálů a interglaciálů, nicméně i zde najdeme ojedinělé výskyty lesních druhů v glaciálním kontextu. Vrcholně glaciální druhy se zde opět nevyskytují. V Čechách máme z tohoto kritického období k dispozici profily na Chlumu (Ložek 1969a) a Koněprusy C718 (Ložek 1972, 1974) v Českém krasu a profil v Úněticích u Prahy (Ložek 1969b). Mírný, ale zřetelný přechod mezi glaciálem MIS 20 a interglaciálem MIS 21 vidíme v Netopýří jeskyni na Chlumu a mezi MIS 17, MIS 18 a MIS 19 v profilu B-C v lomu na Chlumu u Srbska. Na rozdíl od moravských profilů zde nebyly nalezeny žádné vŕdčí glaciální druhy a fauna má celkově ráz mírnějšího klimatu. V interglaciálu MIS 17 se ale již objevují náročnější lesní druhy (*Campylea capeki*,

Helicodonta obvoluta či *Ruthenica filograna*). Vyznívání interglaciálu MIS 19 do glaciálu MIS 18 je vidět v Úněticích. Lesní fauna je podobná lokalitám v Českém krasu, navíc je zde ale fauna lužního lesa a úživných mokřadů. Glaciální fauna MIS 18 opět neobsahuje žádné indexové glaciální druhy. V profilu Koněprusy C718 je již bohatá fauna plně rozvinutého středopleistocenního interglaciálu MIS 17, indikující zapojený les s bohatou vegetací. Celkově tedy dochází k obohacování interglaciálních faun o citlivější lesní prvky od EMPT směrem k současnosti, ale interglaciální fauna srovnatelná s pozdějšími interglaciály a indikující zapojený les se vyskytuje až v MIS 17. Zajímavý je také rozdíl mezi celkově ochuzenými glaciálními faunami Čech a Moravy, kde v Čechách glaciální druhy indikují mírnější průběh MIS 18 a MIS 20 než na Moravě.

Pro interglaciální faunu středního pleistocénu (chibanian, Q3) jsou stratigrafickými druhy dnes západoevropská *Azeca goodalli*, alpský *Fusulus interruptus*, *Mastus bielzi* z jihovýchodní Evropy a vymřelý *Aegopis klemmi*. Poprvé se objevují druhy náročné na lesní či mokřadní mikroklima (*Causa holosericea*, *Columella edentula*, *Daudebardia rufa*, *D. brevipes*, *Eucobresia diaphana*, *Gastrocopta theeli*, *Laciniaria plicata*, *Macrogastra tumida*, *Merdigera obscura*, *Oligolimax annularis*, *Petasina unidentata*, *Plicuteria lubomirskii*, *Semilimax kotulae*, *Vertigo moulinsiana*, *Vestia turgida*, *Vitrea diaphana*) i východoevropská *Truncatellina costulata*. V Rakousku jsou jako stratigrafické druhy tohoto období uváděny *Aegopis klemmi*, *Soosia diodonta*, *Drobacia banatica* a *Pseudoklikia altenburgensis* (Döppes, Rabeder 1997). V Maďarsku je toto období charakteristické nástupem druhů rezistentních na chlad, především *Orcula dolium*, *Trochulus striolatus* a *Arianta arbustorum*, ale i druhů náročnějších na vlhkost *Clausilia pumila* a *Perforatella bidentata*. Podle posledně jmenovaného druhu se zde tato zóna jmenuje. Později vymírají druhy starého pleistocénu a objevuje se poprvé *Cochlodina orthostoma* a *Oligolimax annularis*. Následují typické interglaciální fauny s *Drobacia banatica*, *Soosia diodonta* a *Mastus bielzi*, *D. banatica* pak chybí v kontinentálnějším Zadunají (Füköb a kol. 1995). Středopleistocenní faunu střední Evropy můžeme srovnávat s faunou západní Evropy, kde je relativně dobře prozkoumaná (Limondin-Lozouet, Preece 2014). Je pro ni



Obr. I.7.4 Naleziště fosilních měkkýšů z období starého a středního pleistocénu v České republice. (Grafika: Jitka Horáčková)



Obr. I.7.5 Naleziště fosilních měkkýšů z období mladého pleistocénu v České republice. (Grafika: Jitka Horáčková)

typická takzvaná lyrodiscová fauna s vůdčími druhy *Zonitoides sepultus*, západoevropským endemitem *Neniatlanta pauli* a vymřelými druhy *Aegopinella bourdieri*, *Aegopis acieformis*, *Retinella (Lyrodiscus) elephantinum* a *Bradybaena chouquetiana*. Fauna podobného charakteru je dnes k nalezení na atlantických ostrovech a značí vyšší míru oceanity v Evropě, o čemž svědčí i posunutá hranice západoevropských druhů do Čech a vlhkomilné druhy v Maďarsku. V západoevropských profilech pak vidíme zřetelný pokles lesních druhů mezi interglaciály MIS 11 a MIS 9, přičemž současná lesní fauna severozápadní Evropy má zhruba poloviční druhovou diverzitu než středopleistocenní. Zejména pro interglaciál MIS 11 je pak charakteristický vysoký podíl stredoevropských druhů (Limondin-Lozouet, Preece 2014). I u nás pozorujeme výrazný pokles druhové diverzity interglaciální fauny od středního k mladému pleistocénu. Ve středním pleistocénu se u nás vyskytovalo 168 druhů, zatímco v pozdním pleistocénu 108 druhů. Srovnání druhové diverzity západní a střední Evropy ale komplikuje to, že téměř všechny západoevropské profily pocházejí z pěnových sekvencí, zatímco ve střední Evropě máme

mnohem větší diverzitu fosiliferních sedimentů. I počet profilů (v současnosti přes 60), které poskytují materiál středopleistocenního stáří, je daleko bohatší než ze starších období (obr. I.7.4).

Jediný pozdně pleistocenní interglaciál (eem, Q4) se vyznačuje plně rozvinutou lesní faunou podobnou současnosti, avšak s některými lesními prvky, které se již v Česku v holocénu neobjevují (*Gastrocopta theeli*, *Macrogastra densestriata*, *Retinella hiulca*) nebo se objevují jen velmi sporadicky (*Aegopinella ressmanni*, *Cepaea nemoralis*, *Pagodulina pagodula*). Právě alpské druhy *A. ressmanni* a *Retinella hiulca* se v ČR objevily pouze v eemu, a lze je tedy považovat za stratigraficky významné. Alpské prvky se dostávají až do středních Čech a indikují šťavnaté lesy, zde ovšem souběžně se suchými světlými lesy či přímo otevřenými stanovišti (*Euomphalia strigella*, *Chondrula tridens*, *Vertigo pygmaea*). Absence druhu chladných sutí *Causa holosericea* v Česku je rovněž unikátní pro eem. Zatímco starší sedimenty středopleistocenních interglaciálů se místy dochovávají jako měkkýší sukcese, eemský interglaciál u nás překvapivě neposkytuje ani jednu souvislou sukcesí, přestože máme k dispozici materiál

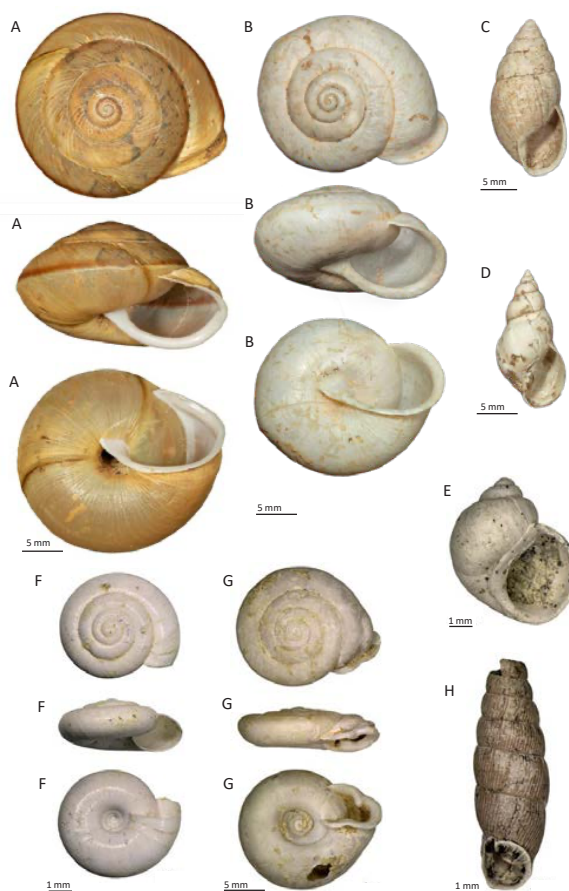
přinejmenším z 18 lokalit (obr. I.7.5). Nejčastěji se zachovává fauna klimatického optima. Tento fakt značně komplikuje možnost rekonstrukce měkkýší sukcese tohoto posledního interglaciálu, kdy se do proměny přírodního prostředí ještě nezapojil člověk, a nabízelo by se tak pro srovnání s holocenním, člověkem ovlivněným vývojem.

I.7.6.2 Fluktuační hranice interglaciálních druhů

Jak už bylo uvedeno, Česko je významnou zoogeografickou křižovatkou Evropy. Řada interglaciálních druhů u nás mívá severní nebo západní hranici areálu rozšíření, v menší míře i východní. Tyto hranice se ale mezi jednotlivými interglaciály mění. Rozdíly v rozšíření jednotlivých druhů mohou ukazovat na řadu klimatických či environmentálních charakteristik prostředí.

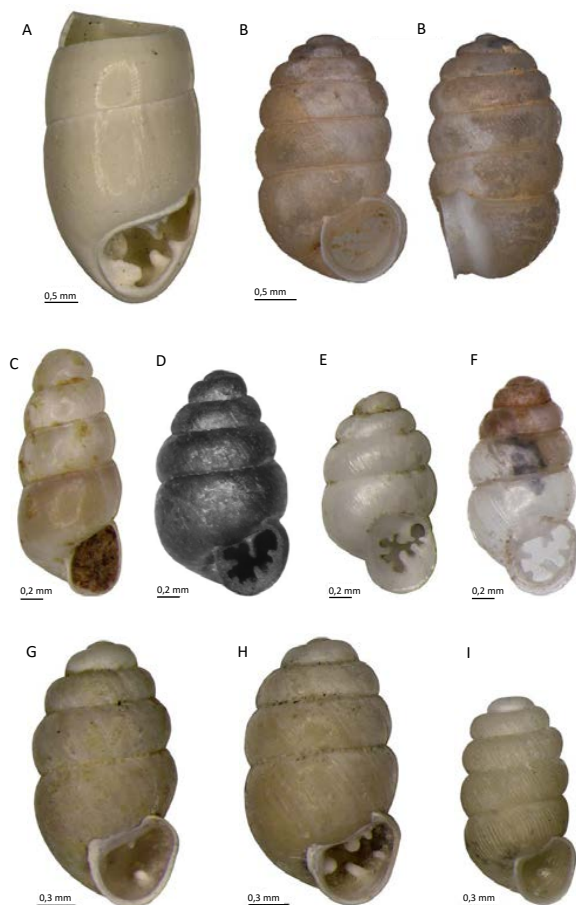
Asi nejprozkoumanější jsou fluktuační hranice karpatských druhů. Dendrofilní lesní druhy *Macrogastra borealis* a *Faustina faustina*, jejichž nejzápadnější hranice rozšíření sahala v holocénu až do Českého ráje (Juříčková a kol. 2020), se do Čech nikdy v pleistocénu nedostaly (anebo o tom nevíme). Naopak vlhkomilnější karpatské lesní epigeické druhy *Perforatella vicina* a *Macrogastra tumida* zasahovaly v minulých interglaciálech až do středních Čech, ale v holocénu se tak daleko nedostaly. Jejich výskyt indikuje vlhčí charakter minulých interglaciálů. Vůdčími druhy většiny minulých interglaciálů byly jihokarpatské prvky *Drobatia banatica* a *Soosia diodonta*, jejichž severozápadní hranice rozšíření ale v holocénu končí už na ukrajinsko-slovenských hranicích, resp. v Jižních Karpatech. Stejněho původu a recentního rozšíření je i *Mastus bielzi*, který k nám ale zasahoval jen na rozhraní starého a středního pleistocénu. Absence uvedených druhů svědčí o chladnějším charakteru posledního glaciálního cyklu. Euryvalentní karpatský druh *Plicuteria lubomirskii*, který je dnes poměrně častý ve středních Čechách, ale i jinde, se do Česka v minulých interglaciálech nedostal. Podobně dříve chyběl i druh pramenů *Bithynella austriaca*. Snadnější šíření těchto druhů v holocénu můžeme přičíst celkově prostupnější krajině.

Vlhčí a teplejší charakter eemského interglaciálu se šťavnatým zapojeným lesem indikuje i vyšší podíl alpských lesních druhů v naší fauně. Až do střed-



Obr. I.7.6 Významné pleistocenní druhy měkkýšů: A *Drobatia banatica* (údolí Steiul, RO) (foto: R. Coufal); B *Campylea capeki* (Stránská skála, CZ) (foto: R. Coufal); C *Mastus bielzi* (HU) (foto: R. Coufal); D *Ladislavella occulta* (Dolní Věstonice, CZ) (foto: R. Coufal); E *Lithoglyphus pyramidatus* (Niederhummel, D); F *Zonitoides sepultus* (Beeches Pit, West Stow, Suffolk, UK 11); G *Soosia diodonta* (Stránská skála, CZ); H *Macrogastra densestriata* (Měňany, CZ). (Foto: M. Horsák, není-li uvedeno jinak)

ních Čech se tak dostaly *Macrogastra densestriata*, *Pagodulina pagodula*, *Retinella hiulca* (Koněprusy) a *Aegopinella ressmanni* (Letky). Pouze pozdněglaciální až raněholocenní fluktuační na jih Čech a do Moravského krasu má u nás skalní alpský druh *Chilostoma achates*, který se posléze po zapojení lesa stáhl. Naopak dnes častý druh středních



Obr. 1.7.7 Významné pleistocenní druhy měkkýšů: A *Azeca goodalli* (Ismaning, D); B *Pupilla alluvionica* (Červený kopec u Brna, CZ); C *Platyla similis* (Mladeč, CZ); D *Gastrocopta moravica* (holotyp, Hlubná u Ochozu, CZ); E *Gastrocopta serotina* (Ctiněves u Řípu, CZ); F *Gastrocopta theeli* (údolí Aktel, Altaj, RU); G *Vertigo parcedentata* (Dolní Věstonice, CZ); H *Vertigo pseudosubstriata* (Dolní Věstonice, CZ); I *Truncatellina callicratis* (Tutting-Pocking, D). (Foto: M. Horsák)

a vyšších poloh *Causa holosericea*, který je pravděpodobně také alpského původu, je z Česka známý jen ze středního pleistocénu z Dobrkovic u Českého Krumlova. V holocénu je na příhodných místech poměrně běžný, ale jeho nejstarší nálezy pocházejí opět z Blanského lesa (Juříčková a kol. 2021). Tento druh obývá lesní sutě a je poměrně chladnomilný,

což mohlo blokovat jeho šíření v teplejším minulém interglaciálu.

I některé západoevropské druhy, které k nám dnes nezasahují nebo zasahují jen okrajově, měly v minulosti svou východní hranici areálu v Čechách. *Azeca goodalli* tak byla během starého pleistocénu rozšířená až do Českého krasu (Koněprusy, Herget), a ve středním pleistocénu přes České středohoří (Podsedice) dokonce až na Moravu (Mladeč). *Cepaea nemoralis* v eemském interglaciálu zasahovala až do středních Čech (Letky a Jenerálka u Prahy), a ve starém pleistocénu dokonce až na Slovensko. Z tohoto hlediska je její současné šíření, které je interpretováno jako invaze (Peltanová a kol. 2012), možné hodnotit jako přirozenou fluktuaci spojenou s mírnějšími zimami.

I některé teplomilné jihoevropské druhy se rozšířily až do střední Evropy a indikují výrazně teplejší klima nejstaršího pleistocénu oproti současnosti. *Pomatias elegans* byl doložen pouze z pravděpodobně staropleistocenního kontextu na západním Slovensku (Malé Bielice). Jihoevropský druh *Truncatellina callicratis* se na naše území dostal jen v nejstarším pleistocénu (Ctiněves pod Řípem). *Agardhiella lamellata* zasahovala ve starém pleistocénu na Slovensko (Plešivec – lom Csepkö) i na Moravu (Mladeč). Tyto teplomilné prvky později již nikdy do střední Evropy nedosáhly.

Zajímavý je případ druhu *Gastrocopta theeli*. V současnosti je jeho areál vymezený směrem na západ reliktními populacemi na Kavkaze, směrem na východ je pak běžnější a zasahuje až na Dálný východ. V Čechách se vyskytoval v eemském interglaciálu v Českém středohoří (Litoměřice II) a u Prahy (Letky) a u Pátku u Loun (Kovanda 2005). Jak si ale máme vysvětlit rozšíření tohoto asijského druhu až ve střední Evropě, zatím nevíme. Snad jej lze přičíst dálkovým výsádkům s ptáky (Simonová a kol. 2016).

Existují i holocenní druhy, které u nás nikdy dříve nebyly, tak zvané apochorní prvky, ale není jich tolik jako u savců. Jsou to západoevropské druhy *Balea perversa*, *Fusulus varians* a *Aegopinella nitidula* či kalcikolní druh z jihozápadní Evropy *Chondrina avenacea*, která se dostala pravděpodobně dálkovým výsádkem do Českého krasu už v allerødu a vyskytuje se zde průběžně dodnes. Teplomilné jihoevropské prvky *Morlina glabra* (zasahoval na Moravu), *Xerolenta obvia* a *Monacha cartusiana* dosáhly našeho

území rovněž až v holocénu a jejich šíření je velmi pravděpodobně ovlivněno lidmi. Naopak neoendemité Krkonoš (*Cochlodina dubiosa corcontica*) a Českého krasu (*Bulgarica nitidosa*) se k nám dostali dálkovými výsadky, a to zřejmě s ptáky z Východních Alp. V holocénu se poprvé do Čech dostal i karpatský druh *Plicuteria lubomirskii*. *Alinda biplacata* je pak velmi zajímavým druhem, který je dnes naprosto hojný po celé střední Evropě. Během celého pleistocénu jej však známe z pouhých 11 lokalit v ČR. Přitom v holocenní databázi má tento druh 927 záznamů. Původ tohoto druhu neznáme. Podobný nepoměr je i ve výskytu druhu *Urticicola umbrosus*, který je známý z 12 pleistocenních lokalit, zatímco v holocénu je znám z 233 záznamů. Oba zmíněné druhy vyžadují na živiny bohatá stanoviště, časté jsou v lužních lesích a zdá se, že jejich masivní rozšíření v holocénu souvisí s eutrofizací krajiny vlivem zemědělství, respektive masivní erozí půdy a tvorbou niv a v posledním století i s nadměrným přísunem živin do prostředí z průmyslu a z narůstající dopravy.

Z vodních druhů, které u nás dnes nežijí, byl zaznamenán submediteránní *Lithoglyphus pyramidatus* ze středopleistocenní lokality Račiněves v Dolním Polabí. U Labe (Čilec) se pak pravděpodobně ve stejném období objevil i mlž *Corbicula fluminea*, jehož rozšíření v Evropě sahá až do pliocénu, v západní Evropě se objevuje ve starém a středním pleistocénu a je uváděn jako interglaciální (Meijer, Preece 2000). Tento druh se k nám znovu rozšířil až recentně, kdy je považovaný za invazní.

Fluktuace hranic interglaciálních druhů byly pochopitelně zaznamenány i jinde v Evropě, dosvědčují dynamickou podobu jejich areálů a do budoucna si zaslouží bližší pozornosti (Limondin-Lozouet, Preece 2014; Limondin-Lozouet a kol. 2017).

I.7.6.3 Glaciály

Zatímco interglaciální fauna je velmi pestrá a vykazuje řadu rozdílů mezi jednotlivými interglaciály, jak bylo uvedeno výše, glaciální fauny pleistocénu jsou v zásadě velmi podobné, a to nejen na území ČR, ale prakticky v celém areálu glaciálních stepí (Binder 1977; Rousseau 1989; Ložek 1964; 2001; Moine 2014; Alexandrowicz 2014; Gaudenyi a kol. 2015; Carobene a kol. 2018). Je ovšem třeba předznamenat, že naprostá většina informací o glaciálních

faunách pochází ze sprašových oblastí, jež se rozkládají zhruba do výšek 350 m n. m. a které jsou z podstaty uniformním ekosystémem. O ostatním našem území máme z období glaciálů spíše sporadické informace. Glaciální fauny mimo sprašové oblasti jsou bez datování často obtížně identifikovatelné. V nesprašových zónách se v Česku až v posledním glaciálu objevuje druh sutí *Mediterranea depressa*, můžeme jej najít dokonce i v Podkrkonoší (Juříčková a kol. 2013). V glaciálech středního a pozdního pleistocénu se do Moravského krasu a Blanského lesa rozšířil alpský skalní druh *Chilostoma achates*. Takové nálezy ukazují, že právě skalnatá a suťová stanoviště mohla poskytovat měkkýšům poměrně příznivé podmínky i během glaciálů.

Sprašové stepi vytvářely během glaciálů obrovský biom, rozkládající se prakticky přes celý Palearkt. Obývaly je uniformní měkkýší fauny, jejichž zástupci jsou často eurytermní, drobní a krátkověcí, což jim umožňuje zvládat velké výkyvy mezi relativně horkým létem a mrazivou zimou. Jsou schopni se rychle šířit pravděpodobně za pomoci větru i ptáků, což umožňuje rychlé osidlování krajiny.

Podrobněji je zatím prozkoumaný východo-západní gradient mezi sprašemi západní a střední Evropy, který ukazuje na ubývání druhů směrem na západ a také na lokální obohacování sprašových společenstev v podhůří Alp (Moine 2014) i Karpat (Ložek 2001). Takovéto sprašové fauny ale spíše představují jakýsi ekoton.

Jak tedy vypadala typická glaciální společenstva společná celému pleistocénu? Chladnomilná fauna glaciálních maxim během glaciálů nepřevažovala. Jedná se o tzv. *Columella* faunu s druhy *Columella columella*, *Vallonia tenuilabris*, *Pupilla loessica* a *Trochulus hispidus*, avšak indexovými druhy glaciálních maxim jsou *Vertigo parcedentata* a *V. pseudosubstriata*. Druhý jmenovaný druh je obecně vzácný, v evropském pleistocénu je znám pouze z 16 lokalit, nicméně evidentně migroval do střední Evropy opakovaně. Nejvyšší abundance měl v období před 34 tisíci až 27,5 tisíce let (Kovanda 1995; Meng a kol. 2021). V nejméně chráněných polohách se vyskytovala tzv. *Pupilla* fauna, čítající druhy *Pupilla loessica*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia tenuilabris* a *Succinella oblonga*. Posledně jmenovaný druh okolí periodických sprašových louží vytváří v glaciálech typickou protáhlou formu zvanou *elongata*,

jejíž taxonomický status nebyl dosud blíže řešen. V teplejších sprašových oblastech se můžeme setkat s *Helicopsis striata* faunou, jejímiž typickými druhy jsou *Helicopsis striata*, *Vallonia costata*, *Pupilla muscorum*, *P. triplicata* a *Granaria frumentum*. Naopak na nejdřsnějších lokalitách se pak občas vyskytuje pouze *Pupilla loessica*, druh, který byl popsán ze střeoevropských spraší (Ložek 1964) a teprve dlouho poté byl objeven recentní ve stepích vnitřní Asie (Meng, Hoffmann 2009). V posledních letech probíhal v těchto oblastech intenzivní výzkum vycházející z předpokladu, že analogie dnes zaniklého biomu sprašové stepi nemůžeme hledat na dalekém severu, kde je zásadně odlišný režim insolace, ale ve stejných zeměpisných šířkách s kontinentálním klimatem, jaké zde panovalo v glaciálech, tedy právě ve stepích vnitřní Asie. Tyto výzkumy brzy přinesly ovoce ve formě objevení recentních zástupců druhů popsaných dříve ze střední Evropy jako fosilní. Kromě výše zmíněných druhů *P. loessica* a *Vertigo pseudosubstriata* se jedná o vodní *Odhneripisidium stewarti* (Meng, Hoffmann 2009; Horsák a kol. 2010) nebo nedávno synonymizované taxony popsané od nás jako *Pupilla muscorum* var. *robusta* a ve vnitřní Asii jako *Pupilla alluvionica* (Meng, Hoffmann 2008; Horsák a kol. 2016).

Při teplejších výkyvech během glaciálů a v interglaciálech se glaciální druhy stahují do interglaciálních refugií. Kromě toho vnitroasijského přežívají i v severní Skandinávii či v nejvyšších polohách evropských velehor (*Vertigo parcedentata*, *V. genesii*, *Columella columella*, *Vertigo modesta arctica* a vodní *Euglesa lilljeborgii*), případně na vápnatých písčínách s efemérními vodami v atlantické části Evropy (*Quickella arenaria*). Indexový druh sprašové stepi *Vallonia tenuilabris* se během celého glaciálního cyklu sporadicky vyskytoval i v interglaciálních kontextech, a nelze tedy vyloučit, že přežíval u nás interglaciální období ve vhodných stepních refugiích. V eemském interglaciálu už se ale neobjevuje a dnes nás od nejbližších lokalit dělí tisíce kilometrů.

Nejchladnější fáze glaciálu ale co do délky trvání v rámci celého období zdaleka nepřevažují. V teplejších výkyvech glaciálů se tak můžeme setkat s *Chondrula tridens* faunou, která obývá hluboké černozemní půdy, vytvářející se v těchto obdobích na spraši s typickými druhy *Chondrula tridens*,

Helicopsis striata, *Pupilla muscorum*, *Cochlicopa lubricella*, *Truncatellina cylindrica* a *Granaria frumentum*. *Fruticicola fruticum* fauna zase indikuje parkovité formace s roztroušenými křovinami či řídkými lesy, kde *Vertigo pusilla*, *Discus ruderratus*, *Clausilia pumila* a *Fruticicola fruticum* indikují vlhčí křoviny, zatímco *Chondrula tridens* a *Euomphalia strigella* sušší prostředí.

Pro periodické glaciální vody jsou typické druhy *Odhneripisidium stewarti*, *Ladislavella occulta* a *Omphiscola glabra*, které jsou známé z mladého pleistocénu v Polabí.

1.7.7 Glaciální refugia temperátních druhů

Interglaciální druhy měly během glaciálů několik možností, jak se vyrovnat se zhoršujícím se klimatem. V podhůřích zřejmě některé druhy fluktovaly po výškovém gradientu, což je u nás třeba případ druhů *Clausilia dubia* či *Arianta arbustorum*, které se v glaciálech objevují ve spraších, ačkoliv v interglaciálech ve stepích nežijí (Ložek 2001). Na západ se třeba stáhl druh *Clausilia rugosa*, který se zde opět stává součástí sprašových faun a indikuje jejich vyšší vlhkost, což je u nás zejména případ Pojizeří (Horáčková a kol. 2023). Většina druhů plžů ale ustoupila na jih.

Interglaciální druhy přežily glaciály v tzv. glaciálních či klimatických refugiích. Kde se tato refugia nacházela, je velice složité rekonstruovat. Pomáhá nám v tom kombinace fylogeografických metod a radiokarbonově datovaných fosilních nálezů. Původní představa, že tyto druhy přežily na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově nevypadá příliš reálně. Glaciální refugia v těchto oblastech byla zatím prokázána pouze pro sedm druhů žijících v interglaciálech ve střední Evropě (*Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Ena montana*, *Discus ruderratus*, *Cochlodina laminata*, *Vertigo pusilla*, *Aegopinella pura*) (Magnin 1991; Štamol, Poje 1998; Marković a kol. 2008; Girod 2011). Mnohem pravděpodobnější scénář ukazuje na refugia poněkud severněji v oblasti submediteránu. Pro tři druhy z čeledi Helicidae (*Helix pomatia*, *Helix thessalica* a *Caucasotachea vindobonensis*) a jeden druh z čeledi Hygromiidae (*Perforatella incarnata*) byla nalezena glaciální refugia v oblasti nízkých

pohoří lemujících z jihu Panonskou nížinu (Korábek a kol. 2023). Pro přesnou lokalizaci dalších refugií zatím nemáme data.

Rychlost šíření z těchto klimatických refugií do střední Evropy ovlivňuje vzdálenost refugií jednotlivých druhů a také terénní bariéry, jakými jsou vysoká pohoří. Proto je zřejmé, že snadné šíření není možné všude a že druhy využívaly tzv. migračních bran (Ložek 2009). Nicméně v posledních letech se stále častěji ukazuje, že i tak příslivečně pomalí živočichové, jakými jsou měkkýši, se dovedou v počátečních fázích interglaciálů objevit ve střední Evropě velice rychle (Korábek a kol. 2018, 2020, 2023). K tomu jim zřejmě dopomáhá řada typů pasivní disperze, jakými jsou vodní toky (Podroužková a kol. 2021, v *přípravě*) či ptáci (Simonová a kol. 2016).

Nicméně v posledních letech se stále častěji objevují doklady o přežívání interglaciálních lesních druhů v tzv. severních nebo též kryptických refugiích, resp. mikrorefugiích, tedy i ve střední Evropě. Takové doklady máme na základě fylogenetických analýz pro měkkýše z Alp (Pinceel a kol. 2005) a z Karpat, kde se jedná o fosilní doklady (Juříčková a kol. 2014b). Zdá se tedy, že minimálně v malých plochách na chráněných stanovištích se i ve střední Evropě zachovaly během posledního glaciálu lesy. V Západních Karpatech máme z různých fází posledního glaciálu (tedy včetně těch teplejších) datované doklady výskytu osmnácti lesních druhů, přičemž tři lesní druhy zde prokazatelně přežily poslední glaciální maximum (*Helicodonta obvoluta*, *Vitrea crystallina* a *Faustina faustina*) (Juříčková a kol. 2014b; Zajac a kol. 2020). Mohlo se jednat skutečně o mikrorefugia, ale měkkýši mohli přežít i v galeriových lesích, které se udržely v okolí řek. Kupříkladu dendrofilní lesní druh *Ena montana* přežil glaciál na Zlatné v nivě Dunaje (Juříčková a kol. 2014b).

Výše uvedené doklady napovídají, že glaciální krajiny střední Evropy byly pravděpodobně mnohem

pestřejší mozaikou drobných různorodých stanovišť, než jsme si dosud představovali. Právě měkkýši jako skupina schopná ukázat na krajinný detail jsou proto do budoucna velice vhodné pro zacílenější popis naší pleistocenní krajiny a jejích změn.

1.7.8 Závěrem

Ačkoliv máme v Česku nejspíš jednu z nejhustěji ovzorkovaných sítí pleistocenních lokalit měkkýšů na světě, zůstává tento unikátní materiál z větší části nezpracován a řádně nevyhodnocen. Protože stratigrafická hodnota měkkýšů není tak velká jako u savců, jsou naše představy o jejich stáří zatím jen přibližné. U naprosté většiny lokalit chybí moderní datování, které by zpřesnilo zařazení nalezených společenstev. Moderní datovací metody jsou v tomto směru slibnou možností, jak učinit přebohatý materiál ještě cennějším. Do budoucna nelze vyloučit ani využití tohoto materiálu k získání antient DNA. Zatímco u savců pozůstatků, především zubů, jsou podrobně rozpracované jejich morfologické změny během pleistocénu, u měkkýšů schránek se o podobnou analýzu dosud nikdo ani nepokusil, přestože materiál je bohatší než kosti savců. Především studium povrchových mikrostruktur schránek a jejich změn během pleistocénu teprve čeká na svoje využití. Problémem zůstává i rozložení lokalit v rámci Evropy, která je z hlediska pleistocenní malakofauny prozkoumána naprosto nerovnoměrně a v celých velkých oblastech o ní nevíme prakticky nic. Odborníkům na kvarterní měkkýše je navíc ve srovnání s dalšími kvartérními obory velice málo a jejich věkový průměr je neradostný. Přesto všechno věříme, že měkkýši jsou jednou z nejlépe využitelných skupin, při rekonstrukci prostředí v pleistocénu. Snad i tato kapitola přispěje k obnovení zájmu o jejich studium.

I.8 Obratlovci

Ivan Horáček

Problematika nálezů obratlovců v archeologických odkryvech, specifika fosilního záznamu této skupiny a jeho význam pro interpretaci nejmladší geologické minulosti významně přesahuje problematiku ostatních skupin biotického záznamu hned v několika směrech. Prvním je historický aspekt: od nejstarších archeologicky motivovaných výzkumů byly kosterní pozůstatky obratlovců, zejména velkých savců, dominantní složkou výzkumných inventářů. V nejednom případě se tyto nálezy staly i prvotním impulsem a vpsledku i centrálním objektem výsledných analýz. Obrovské množství nepřehlédnutelných dokladů glaciální megafauny, nacházených v celé Evropě po tisících v nejrůznějších lokálních odkryvech – sprašových a terasových sedimentech a jeskynních výplních –, se ostatně stalo jedním z klíčových vstupních impulsů tázání po specifikách nejmladší geologické minulosti. Platí ostatně dodnes: kosterní pozůstatky savců jsou velmi typickou doprovodnou komponentou takřka každého archeologického odkryvu a třeba je pokládat za potenciální zdroj cenných kontextuálních informací.

V tomto ohledu bychom mohli výzkum fosilních obratlovců začlenit do souboru různých pomocných věd historických a omezit naši kapitolu na výčet optimálních technik a postupů aplikovatelných v archeologické praxi. Byla by to ovšem hrubá chyba. Doklady obratlovců otevírají celou řadu přesahových souvislostí, pro biostratigrafické interpretace jsou bezpochyby naprosto klíčovým zdrojem. Jejich výpovědní potenciál se tu odvíjí od podrobných znalostí fenotypové proměnlivosti, vývojové dynamiky a historie jednotlivých linií, nashromážděných v průběhu takřka dvou staletí intenzivního studia této problematiky (Google Scholar zaznamenává o fosilních savcích Evropy přes 200 000 publikací), nyní konfrontovaných s datovým aparátem poskytovaným baterií dnes dostupných instrumentálních analýz. Informační pozadí oboru, které bychom měli při hodnocení jednotlivých dokladů důsledně zohledňovat, zahrnuje ovšem i poznatky o lokálních

specifikách společenstev, změnách jejich struktury a doprovodného kontextu.

Je nasnadě, že úhrnný objem podrobných výzkumů a rozsah dílčích poznatků, týkajících se čtvrtohorní historie různých skupin obratlovců, násobně překračují situaci u jiných skupin fosilií. Již z tohoto důvodu vyčerpávající přehled této problematiky nelze očekávat. Omezíme se pouze na velmi stručný výčet nejzávažnějších momentů. Základním krokem v tomto směru je zhodnocení tafonomického kontextu dotyčného fosilního společenstva – rozlišení, zda jde o *tanatocenózu* (agregaci pozůstatků jedinců na místě uhynulých), či *tafocenózu* (nahromadění pozůstatků potravní aktivity predátorů), příp. *oryktocenózu* (smíšené společenstvo z obou zdrojů). Standardním operačním nástrojem odlišení těchto typů je například rozbor zastoupení jednotlivých kosterních elementů a zhodnocení charakteru jejich fragmentace.

I.8.1 Metodický rámec výzkumu fosilních obratlovců

Je celkem nasnadě, že úhrnný objem podobných výzkumů a rozsah dílčích poznatků, které stran různých skupin obratlovců a jejich společenstev zohledňují, násobně překračuje poměry týkající se jiných skupin fosilií. Již z tohoto důvodu vyčerpávající přehled této problematiky na tomto místě nelze očekávat. Omezíme se proto na velmi stručný přehled nejzávažnějších momentů.

Z praktického hlediska je účelné obratlovice rozčlenit na několik distinktních tafonomických skupin. V ekologickém pojmosloví takové skupiny označujeme jako gildy či synusie – sestavy forem, působících v podobném prostředí, reagujících na vnější vlivy podobným způsobem a vstupujících do aktuálních kompetičních interakcí – v těchto směrech jasně odlišné od jiných podobných skupin. Příslušníky stejné synusie tedy z těchto důvodů spojuje i podobný charakter výskytu ve fosilním

záznamu včetně podobné vazby na určitý typ sedimentačního prostředí. V rámci savců, jejichž pozůstatky jednoznačně dominují ve fosilním záznamu obratlovců, tak lze rozlišit tři jasné skupiny:

(a) Velcí savci: jejich pozůstatky tvoří nejnápadnější a v laickém pohledu nejatraktivnější složku fosilního záznamu. Do této skupiny spadají zástupci řádů sudokopytníků, lichokopytníků, chobotnatců, šelem a primátů. Jde většinou o kurzoriální formy s velkou prostorovou aktivitou a obecně nízkými populačními hustotami v řádu jedinců na km² a výraznou dispozicí k leptokurické disperzi a nomádkým přesunům na velké vzdálenosti. Pravděpodobnost jejich výskytu ve fosilních uloženinách je obecně dosti nízká. Výjimkou jsou naleziště, v nichž je nahromaděno kosterních pozůstatků velkých savců důsledkem lovecké aktivity člověka, resp. jiných predátorů (doupata hyen), nebo tzv. šachtové fauny, kde k hromadění pozůstatků dochází pádem do vertikálních propastovitých dutin. Ve většině nalezišť jsou ovšem velcí savci zastoupeni pouze jednotlivými kusy. O to pečlivější bývá zpracování jejich dokladů, je hodnoceno zastoupení jednotlivých kosterních elementů, dentální materiál je podroben mikroskopické analýze obrušových stop a zastoupení izotopů C, O, N ve sklovině různých částí zubu či kostním kolagenu apod. S ohledem na obecně vzácné zastoupení ve fosilním záznamu jsou ovšem pro většinu linií velkých savců informace o charakteru variability, povaze vývojových transformací a reálném stratigrafickém rozšíření jednotlivých fosilních forem mnohdy velmi neúplné. V případě mnohých historických dokladů, které s přihlédnutím k vzácnosti materiálu nelze opomenout, třeba počítat s velmi nestandardními technikami sběru i absencí základních informací o nálezovém kontextu, v literárních referencích postupně nahrazovaných sekundárními post hoc stratigrafickými interpretacemi.

(b) Netopýři: Rovněž populační hustoty netopýřů jsou fakticky dosti nízké (u většiny druhů kolem 1 ex. na km²), průběžným prostorovým rozptylem překonávají však tyto savci všechny ostatní skupiny, letová aktivita se soustředí kolem vodních ploch a výskyt pozůstatků netopýřů v lakustrinních sedimentech není neobvyklý. Klíčovým tafonomickým faktorem této skupiny je však tvorba početných kolonií v jeskyních, skalních převiscích a skalních

šterbinách. V sedimentárních výplních takovýchto lokalit pak pozůstatky netopýřů mohou tvořit velmi podstatnou část fosilního záznamu, v sedimentech vnitrojeskynní facie často jedinou. Jednotlivé druhy netopýřů (v Evropě cca 40 druhů) se výrazně liší svými nároky na prostředí – jak co do charakteru stanovištní mozaiky, tak nároky na mikroklimatické podmínky úkrytů a mírou tolerance k různým extrémním stavům klimatického režimu. V tomto ohledu mohou být početnější tanatocenózy netopýřů zdrojem mimořádně členité a vysoce spolehlivé paleoenvironmentální informace. Přítomnost druhů striktně vázaných na jeskynní prostředí (vrápenci, létavec apod.) je v podmínkách střední Evropy nepochybnitelným dokladem interglaciálních podmínek.

(c) Drobní (zemní) savci: představují skupinu, která má co do využití ve stratigrafické a paleoenvironmentální analýze fosilních uloženin zcela výlučné postavení. Zástupci řádů hlodavců, hmyzožravců a zajícovců, kteří ji tvoří, jsou jak druhovou rozmanitostí, tak počty jedinců vůdčí složkou společenstev suchozemských obratlovců. Setkáme se s nimi ve všech typech prostředí, jejich populační hustoty se pohybují od stovek po statisíce jedinců na km². Většina z nich využívá potravní nabídku přizemní vegetace a zemních úkrytů a představuje klíčovou potravní základnu pro široké spektrum predátorů, v první řadě sov a dravců. Nestrávené kosterní pozůstatky z jejich potravy, vyvrhované ve formě vývržků, se v místech jejich pravidelných výskytů (zejména hnízdišť) mohou akumulovat v obrovských koncentracích. Takovéto tafocenózy poskytují současně kvantitativní informaci o dobové struktuře společenstev a velmi početný materiál ke srovnávacím morfologickým analýzám jednotlivých taxonů. Drobní savci jsou typickými r-stratégy s velmi krátkou generační dobou a mimořádně rychlým populačním obratem. Jejich populace jsou průběžně vystaveny velmi silnému selekčnímu tlaku, jehož důsledkem je rapidní adaptivní evoluce. Svými fenotypovými charakteristikami se tedy populace jednotlivých druhů z různých časových úseků mohou zřetelně lišit a charakter a tempo přestaveb lze vzhledem k početnosti jednotlivých vzorků podrobně kvantifikovat, podobně jako změny složení a struktury doprovodných společenstev. Z uvedených důvodů je skupina drobných zemních savců

ideálním zdrojem podrobné biostratigrafické informace i rámcových charakteristik stanovištních poměrů v širším okruhu naleziště.

Je skupinou, jejíž fosilní záznam je podobně jako v případě měkkýšů řádově bohatší a členitější než záznam jiných skupin. Mnohačetné poznatky o její historii z velikého množství evropských nalezišť pak otevírají možnost meziregionálních paleobiogeografických analýz, které spolehlivost biostratigrafických výpovědí výrazně zesilují.

Pozůstatky drobných savců jsou k dispozici takřka v každém nalezišti, rozsah a spolehlivost informací, které poskytnou, je ovšem přímo úměrná početnosti příslušných vzorků. Nezbytným předpokladem je tu tedy rozšíření terénního výzkumu o pečlivý odběr co největších objemů sedimentárních vzorků, jejich rozplavení na jemných sítích (<1 mm) a časově náročné vybírání a určování fragmentárních mikrofosilií z vysušeného koncentrátu.

Ostatní skupiny obratlovců jsou ve fosilním záznamu zastoupeny spíše okrajově a velmi nepravidelně, většinou jde o víceméně ojedinělé kosterní fragmenty (často obtížně určitelné), početnější soubory jsou výjimkou omezenou na menší počet nalezišť s velmi specifickými podmínkami. Z hlediska zastoupení a výpovědní hodnoty se navíc jednotlivé skupiny dosti liší.

(d) Plazi a obojživelníci: kosterní pozůstatky poměrně pravidelně doplňují malým podílem tafocenózy drobných zemních savců. V první řadě se to týká žab (zvláště nejhojnějších druhů objevujících se mimo vodní prostředí – skokani hnědí, ropuchy). Zejména v teplejších úsecích jsou hojnou součástí fosilního záznamu obratle hadů (nezaměnitelné díky kulovým artikulačním kloubům). V šachtových faunách nebo skalních štěrbinách, pravidelně využívaných k zimování, mohou hadí obratle tvořit drtivou většinu kosterního materiálu. Vedle recentních druhů střední Evropy se v interglaciálních faunách našeho území pravidelně objevují i formy, jejichž rozšíření je dnes omezeno na střeozemní oblast. Podrobný přehled viz např. Holman 1998; Ivanov 2007.

(e) Ptáci: kosterní pozůstatky ptáků se rovněž objevují pravidelně (se zastoupením zhruba v jednotkách procent) v kontextu tafocenóz, zpravidla jde o drobné kosti pěvců, jejichž určování je ovšem mimořádně obtížné. Některá naleziště nicméně po-

skytují kosterní doklady ptáků v nezanedbatelném podílu – většinou jde o formy identické s druhy současné západopaleoarktické fauny, s ohledem na výrazné stanovištní a trofické specializace jednotlivých forem, mohou se podobné soubory stát zdrojem velmi významné paleoenvironmentální informace (Jánossy 1987; Mourer-Chauvire 1993; Bochenski 1974, 2002; Mlíkovský 1995, 1996, 2002, 2009).

(f) Ryby: je nasnadě, že početnější zastoupení pozůstatků ryb je vázáno na sedimenty vodního prostředí (vedle čelistních kostí a požerákových zubů kaprovitých ryb jsou dobře určitelné i šupiny, v některých typech sedimentů dobře zachované). S ojedinělými doklady ryb se setkáváme i v tafocenózách drobných savců, zpravidla jde o jednotlivé amfícílní obratle bez možnosti druhového určení.

Základním typem kondenzované informace o obratlovčí fauně jednotlivých náleзовých celků jsou soupisy fauny: seznam zastoupených taxonů s jejich početnostmi. V této souvislosti třeba připomenout, že během 150 let, během nichž se tento typ výzkumu praktikuje, se nejednou dramaticky změnily názory na taxonomický statut a označení jednotlivých druhů, většinou bez jednotné odezvy. Týká se to i široce rozšířených vŕdčích fosilií s velkým množstvím nálezů – tak například srstnatý nosorožec (*Coelodonta antiquitatis*), jedna z nejvýznamnějších fosilií posledního glaciálu, figuruje v četné literatuře pod jmény *Rhinoceros antiquitatis*, *Rhinoceros tichorhinus*, *Rhinoceros leneensis*, *Atelodus antiquitatis*, *Atelodus tichorhinus*, *Atelodus leptorhinus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Dicero-rhinus antiquitatis*, *Stephanorhinus antiquitatis* či *Stephanorhinus tichorhinus*. Připomenout je třeba další banality nezbytně provázející hodnocení fosilních společenstev: proti přání paleontologů ne vždy umožňují dochované fragmenty přesné určení – korektní determinace odrážejí tuto skutečnost doplňujícími označeními „cf.“ (*confer* – třeba srovnat), „aff.“ (*affinis* – příbuzný jmenovanému taxonu) či „ex. gr.“ (ze skupiny, zpravidla velikostní, jmenovaného taxonu). Zvláště v případě vzácných taxonů či forem vymykajících se obvyklým rámcům je velmi žádoucí konfrontovat údaje sekundárního písemnictví s determinacími postupy příslušných primárních zdrojů.

Pro potřeby návazných analýz společenstev by měla být početnost jednotlivých taxonů důsledně

vyjadřována prostřednictvím MNI (minimální počet jedinců – nejvyšší počet identických elementů náležejících témuž druhu – např. levé první spodní stoličky, pravé pažní kosti apod.). Zvláště u velkých savců, kde bývá ve většině případů MNI=1, se běžně používá NISP – počet určených položek náležejících danému druhu a konkrétní výčty jednotlivých kosterních elementů.

Počet jedinců a procentuální podíl jednotlivých druhů zastoupených v daném fosilním společenstvu (dominance) je klíčovou proměnnou paleo-environmentální analýzy – podstatně rozšiřuje informaci, kterou poskytuje přítomnost či nepřítomnost druhů, o jejichž stanovištních nárocích jsme informováni z neontologických zdrojů. Obecně ceněny jsou v těchto souvislostech zejména závěry týkající se klimatických charakteristik, vycházející z neontologických poznatků o klimatických poměrech současných areálů příslušných forem. Odvíjejí se od metodických postupů navržených Hokrem (1951). Zvláštní zmínky si v této souvislosti zaslouží například „hraboší teploměr“ M. Kretzoie (1957, 1965; Kordos 1987 či komplikované modely Blain a kol. 2009; Lopéz-García a kol. 2011; Polly, Eronen 2011). Reálná výpovědní hodnota je tu ovšem podstatně ovlivněna faktickou relevancí vstupních parametrů (např. předpoklad vymezení stávajících druhových areálů klimatickými poměry), výsledné hodnoty klimatických proměnných tu tak mají většinou spíše jen orientační hodnotu.

Nezanedbatelnou proměnnou v analýze fosilních společenstev je zhodnocení tafonomického kontextu příslušného společenstva – rozlišení, zda jde o tanatocenózu (agregaci pozůstatků jedinců na místě uhynulých), či tafocenózu (nahromadění pozůstatků potravní aktivity predátorů), příp. o ryktocenózu (smíšené společenstvo z obou zdrojů). Standardním operačním nástrojem odlišení těchto typů je například rozbor zastoupení jednotlivých kosterních elementů a zhodnocení charakteru jejich fragmentace.

I.8.2 Historie a současný stav výzkumu čtvrtohorních obratlovců v ČR

Shora uvedená pravidla zpracování fosilních dokladů obratlovců se ustavila v závěru 19. století, kdy

jsou nálezy obratlovců různých společenstev různého stáří hlášeny z nejrůznějších oblastí Evropy. V neposlední řadě to platí i pro naše území.

Z výzkumů tohoto úseku třeba v první řadě vyzvednout pionýrský přínos Jan Nepomuka Woldřicha, profesora vídeňské univerzity, zejména pak jeho čtyřdílnou monografii o glaciálních společenstvech savců z výplní krasových dutin v Sudslavicích u Volyně (Woldřich 1880, 1881, 1884 – celkem 225 stran). Poprvé zde bylo v kvantitativním měřítku aplikováno plavení sedimentů a analýzy společenstev drobných obratlovců s výstupy do srovnávací analýzy zastoupených forem a rekonstrukce prostředí. Woldřich (1897) podává rovněž ucelený přehled dosavadních studií (A. Frič, G. Laube, J. Kořenský, K. Maška) a dokladů z našeho území včetně synoptického výčtu zastižených druhů – uvádí zde 126 forem savců a 66 dalších obratlovců.

Cenným zdrojem informací jsou pak rovněž ucelené přehledy fosilních a recentních savců Čech (dílem kompiláty z Woldřichových monografií a jiných pramenů, dílem originální údaje k dokladům ze sbírek Národního muzea), které postupně publikoval Josef Kafka (1892, 1900, 1909, 1916). Mimo jiné zde nalezneme soupis 97 nalezišť srstnatého nosorožce, 55 nalezišť mamuta, 28 soba atd.

Od poloviny 19. století nastupuje soustředěný zájem o jeskyně Moravského krasu a paleolitické doklady Moravy. Rozsáhlé výkopy J. Wankla, K. Mašky, M. Kříže, F. Koudelky, J. Szombatyho a dalších – zejména pak J. Kniese – nashromáždily od sedmdesátých let 19. století po třicátá léta 20. století obrovský inventář obratlovcí fauny, v první řadě velkých savců současného glaciálního cyklu.

Podrobný soupis dokladů z celkem 216 nalezišť moravského regionu podávají Skutil a Stehlík (1932), jen pro mamuta jde o 182 nalezišť, knižní soupis literárních pramenů do roku 1950 sestavil Skutil (1965), další podrobnosti jsou k dispozici ve spisech Rudolfa Musila (1956, 1972, 1995, 2002, 2014, 2018), který v poválečném období navazuje na tyto výzkumy rozsáhlými revizními studii a novými odkryvy (většinou ve spolupráci s K. Valochem). Z nich třeba připomenout například systematický mnohaletý výzkum staropleistocenní lokality Stránská skála (Musil 1965, 1968, 1972, 1995), jeskyní Kůlna (Musil 1969, 1988), Barová (Musil 1960), Pod Hradem (Musil 1965), Javoříčko –

Za hájovnou (Musil 2005) a dalších. V obsáhlém shrnutí poskytuje Musil (2018) souborný přehled dokladů z moravských lokalit současného glaciálního cyklu včetně podrobné interpretace faunové dynamiky tohoto období, v některých ohledech ovšem poznamenané ne zcela oprávněnou důvěrou ve stratigrafickou relevanci všech historických dokladů.

Výzkumy na území Čech jsou v první polovině 20. století omezeny na sérii prací A. Liebuse (1929, 1933, 1934), J. V. Želízka (1909, 1918, 1930) z několika lokalit v povodí Volyňky na Strakonicku a řadu příležitostných nálezů z četných výkopů J. Petrboka v Českém krasu (srv. např. Horáček a kol. 2022). K výraznému oživení dochází od počátku padesátých let. V této souvislosti třeba připomenout práce Hokra včetně pionýrského projektu paleoklimatického využití obratlovcích společenstev (Hokr 1951) a zejména pak rozmach komplexního výzkumu kvartérní minulosti návazujícího na objev Koněpruských jeskyní (1950). Členem týmu (Ložek, Prošek, Kukla, Vlček aj.) se v této době stal i Oldřich Fejfar (1931–2023), jehož další přínos je určujícím faktorem moderního výzkumu kvartérních obratlovců střední Evropy (Horáček a kol. 2024). Centrálním tématem jeho diplomního projektu se stalo zpracování obratlovcí fauny lokality Koněprusy C718, složitého sledu 17 vrstev zachycujících v podrobném záznamu průběh kompletního glaciálního cyklu staropleistocenního stáří. S faunovým záznamem zahrnujícím kolem 14 000 jedinců (MNI) 58 druhů jde o nejbohatší evropskou lokalitu podobného stáří. Metody kvantitativního výzkumu drobných savců vypracované v této souvislosti Fejfar souběžně aplikoval v celé řadě dalších nalezišť a postupně rozšiřoval nálezový aparát obratlovcích dokladů o nálezy z různých úseků kvartérní a předkvartérní minulosti (Fejfar 1954, 1956, 1961a, b, c, 1964, 1965 atd.) a detailní taxonomické analýzy řady vývojových linií (Fejfar 1959, 1966a, 1975 aj.).

Výzkumy tohoto typu pak pokračují i v současném úseku (Fejfar, Horáček 1983, 1990; Horáček, Ložek 1988; Horáček a kol. 2016 atd.).

Klíčovým přínosem Fejfara je vypracování široce použitelné koncepce biostratigrafického členění mladšího kenozoika na základě společenstev drobných savců navazující na pionýrské práce M. Kretzoie (1956, 1969a) a postupně rozšiřované a zpřes-

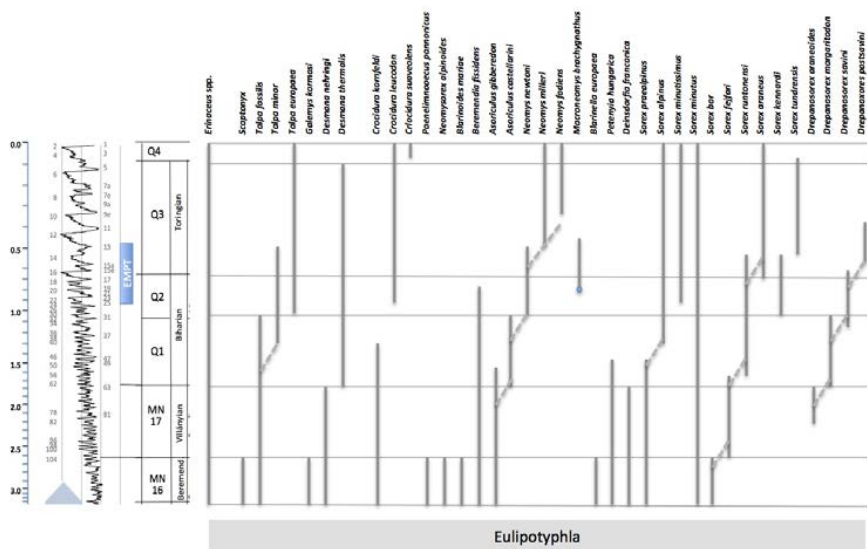
ňované sérií návazných prací (Fejfar 1976; Fejfar, Heinrich 1983, 1986, 1990; Fejfar a kol. 1987, 1998). V návaznosti na systém savčích biozón neogénu předložený Meinem (1975) navrhuje Horáček (1981) alternativní označení stupňů Fejfarovy hierarchické klasifikace (Fejfar 1976) pojmoslovím kvartérních biozón MN 17 (=villánium), Q1 (starší úsek biharia), Q2 (mladší úsek biharia), Q3 (toringium) a upřesňuje jejich definiční kritéria. Díky dokladům ze sprašových serií v Červeném kopci a v rakouských lokalitách (Krems, Stranzendorf) lze hranice jednotlivých biozón korelovat se sledem glaciálních cyklů, tj. s klimatostratigrafickým systémem čtvrtohorní minulosti (Horáček 1981; Rabeder 1981). Definiční aparát jednotlivých biozón a synoptický přehled biostratigrafické korelace měkkýšů a obratlovců podávají pak Horáček a Ložek (1988), tohoto schématu se přidržujeme i v následujícím textu; srv. obr. I.1.1 s přehledem stratigrafické pozice hlavních nalezišť čtvrtohorních obratlovců z našeho území.

Pomineme-li velké množství příležitostných nálezů velkých savců z různých lokálních odkryvů, můžeme shrnout, že z našeho území je celkem k dispozici kolem 995 nálezových celků se spolehlivým stratigrafickým kontextem (255 pleistocén, 740 holocén) zachycujících podrobně základní rysy obratlovcích společenstev jednotlivých stratigrafických úseků a povahu jejich historických změn. Výzkum čtvrtohorních obratlovců probíhá u nás i v současnosti jak v rámci muzejních institucí a univerzitních pracovišť (Přírodovědecká fakulta UK, Přírodovědecká fakulta MU), tak v rámci Akademie věd ČR (Geologický ústav, Archeologický ústav).

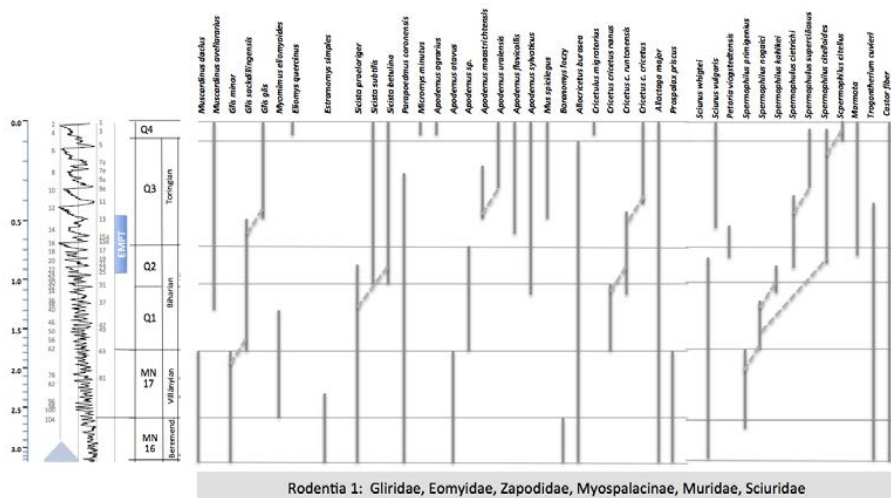
Na těchto pracovištích (v první řadě Národní muzeum, Praha; Moravské zemské muzeum, Brno, PŘF UK, Geologický ústav AV ČR, Archeologický ústav AV ČR Praha, Brno, Dolní Věstonice) jsou soustředěny i klíčové sbírkové fondy.

I.8.3 Kvartérní obratlovci střední Evropy

V následujícím textu přiblížíme problematiku čtvrtohorních obratlovců stručným přehledem vývoje obratlovcích faun a souvisejících výzkumných témat. Soustředíme se na nejčastější složky fosilního záznamu, zdůrazňované v literatuře jako opěrné poukazy ke stratigrafické a paleoenvironmentální

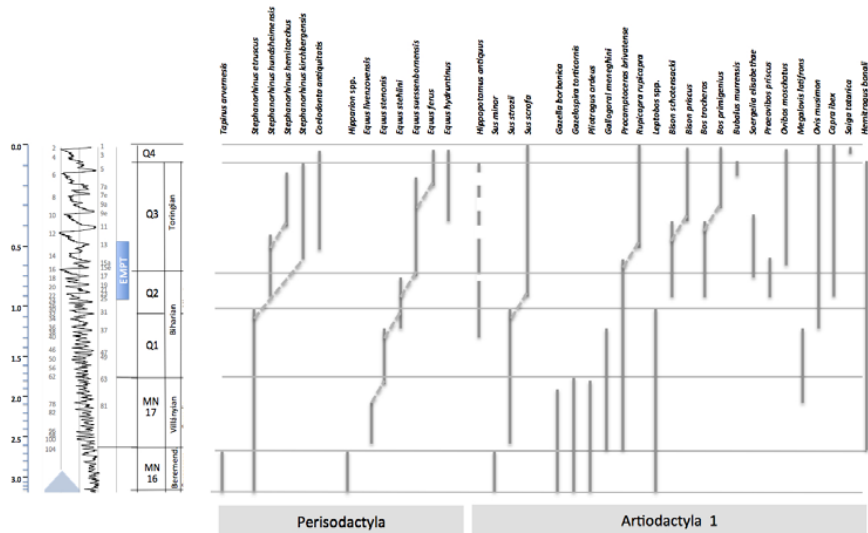


Obr. I.8.1a Hmyzožravci

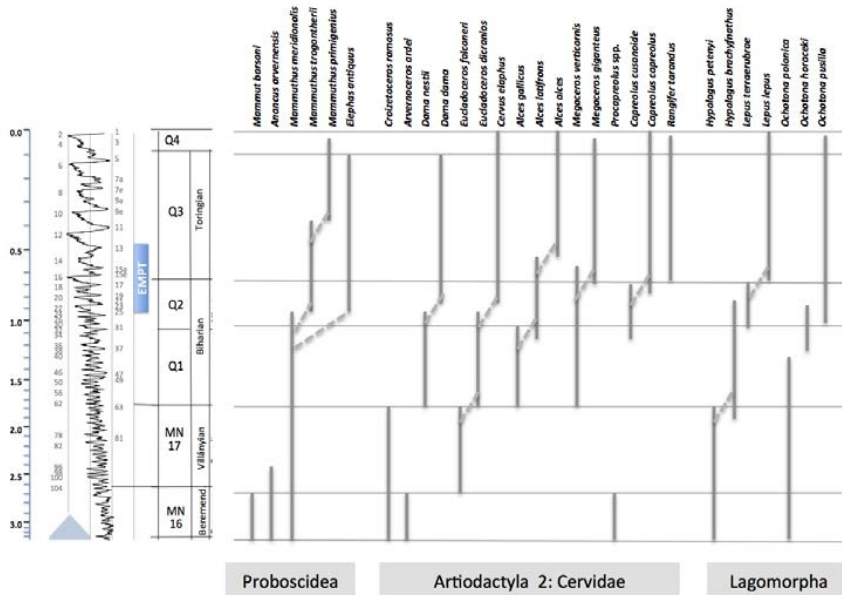


Obr. I.8.1b Hlodavci 1 – plši, myšivky, křečci, myšovití, veverkovití

Obr. I.8.1 Přehled stratigrafického rozšíření hlavních druhů savců zastoupených ve středoevropském čtvrtohorním fosilním záznamu. (Grafika: I. Horáček)



Obr. I.8.1e Lichokopytníci, sudokopytníci 1 (prasatovití, turovití)



Obr. I.8.1f Chobotnatci, sudokopytníci 2 (jelenovití), zajčkovci

interpretaci jednotlivých nálezových celků. V případě ptáků, plazů či obojživelníků, jejichž fosilní záznam je obecně mnohem chudší, se omezíme na orientační poznámky, většinu pozornosti tedy soustředíme na společenstva savců. Právě tato skupina poskytuje totiž typické vůdčí fosilie jednotlivých úseků čtvrtohorní minulosti, hojně nacházených forem, jejichž přítomnost vymezují kontrastně doložené první a poslední výskyty (FAD, LAD – *first appearance datum*, *last appearance datum*). Zvláště významné jsou v této souvislosti vývojové linie, jejichž přítomnost v Evropě počíná imigrací z mímoevropských areálů (těm věnujeme zvýšenou pozornost i v následujícím přehledu). Většina forem dominujících evropskému fosilnímu záznamu je ovšem spíše produktem vývojových přestavb rezidentních evropských linií. Zvláště v případě drobných zemních savců pokládáme fenotypově odlišné formy z různých časových úseků většinou za samostatné druhy. Tyto chronospecies představují pak významné vůdčí fosilie příslušných stratigrafických úseků. Kombinace stratigrafické výpovědi různých taxonů zastížených v daném společenstvu umožňuje pak značné zpřesnění výsledné stratigrafické interpretace. Jako orientační pomůcku k podobným interpretacím podáváme přehled stratigrafického rozšíření většiny středoeropských savčích linií (obr. I.8.1a–f).

V našem přehledu pomíneme doklady pliocenní fauny z našeho území reprezentované krasovými výplněmi nalezišť Měňany 3, Vitošov a bohatými doklady mikrofauny v sintrech javoříčských Jeskyní míru (Javoříčko VII, VIII, XI, XVIII). Jejich společným znakem je absence moderních forem, vysoká diverzita hmyzožravců s vymřelými rody *Blarinoides*, *Blarinella*, *Desmanella*, přítomnost křečičků rodů *Baranomys* a *Germanomys*, hrabošů *Mimomys gracilis* a *M. hassiacus*, či králíků *Hypolagus petenyi*, s nimiž se v kvartérních společenstvech již nesetkáváme, podobně jako se zástupci čeledi Eomyiidae a dalšími liniemi miocenních radiací.

I.8.3.1 Starší pleistocén

Náš přehled zahájíme charakteristikou fauny nejstaršího pleistocénu (villánium, MN 17). Tento úsek vymezuje dramatická změna, předznamenávající počátek čtvrtohor, v době zhruba 2,8–2,6 milionu

let, kdy se poprvé v globálním měřítku objevuje spraš indukující plošný rozvoj otevřených stepních formací. Je dobře patrná i ve faunovém záznamu – souběžně s rychlým vymizením posledních zástupců tříprstých třetihorních koníků rodu *Hipparion* se expanzí ze Severní Ameriky v Evropě poprvé objevuje rod *Equus* (*Equus livenzovensis* z několika nalezišť v jižní Evropě, shodně datovaných na 2,6 Ma). Z evropského fosilního záznamu mizí rovněž tapír, poslední zástupci mastodontů (*Mammot borsoni*, *Anancus arvernensis*), nově přicházejí formy několika linií středně velkých sudokopytníků (*Gallogoral* – nejstarší forma kamzíkovitých, *Hemitragus*, *Procaprocerus*) a nejstarší formy lišek a psů (*Vulpes alopecoides*, *Canis etruscus*), moderních medvědů (*Ursus etruscus*) či jezevce (*Meles thoralis*). Poprvé se objevuje staropleistocenní forma rysa (*Lynx issiodorensis*) a evropská puma *Puma pardoides* (forma pokládaná za předkovskou skupinu dnešní americké pumy – ta se v Americe objevuje teprve před 400 tisíci let). Spolu s tury rodu *Leptobos*, nosorožcem *Stephanorhinus* (= *Dicerorhinus*) *etruscus*, slonem *Mammuthus* (= *Archidiscodon*) *meridionalis*, velkým gepardem *Acinonyx pardinensis* a šavlozubými tygry rodů *Homotherium* a *Megantereon* je tato sestava typickou charakteristikou villafranšských faun podrobněji doložených zejména z četných nalezišť středozezemní oblasti.

Nejbohatší fosilní záznam biozóny MN 17 z území ČR poskytují výplně Javoříčských jeskyní. Jde ovšem výlučně o mikrofaunu vnitrojeskynní facie – početné kosterní pozůstatky jsou soustředěny v mezivrstvách sintrových kůr vyplňujících jeskyni. Od roku 1972, kdy probíhá výzkum, byly získány z 18 míst doklady nejméně 2000 jedinců 28 druhů: v dřtivé většině jde o netopýry, drobní zemní savci jsou zastoupeni asi 50 jedinci 16 druhů. Zatímco v javoříčských Jeskyních míru jde o doklady pliocenního stáří (MN 16), sedimenty nad dómem Gigantů starých Javoříčských jeskyní poskytly reprezentativní vzorek fauny typické pro starší úsek MN 17: rejsky *Petenya hungarica*, *Beremendia fissidens*, *Drepanosorex praeearaneus*, plchy *Muscardinus dacius*, *Glis minor*, myšiči *Apodemus atavus* či hraboše *Mimomys polonicus*, *Mimomys stenokorys*, *Mimomys reidi*, *Borsodia parvisinuosa*, *Pliomys hungaricus* aj.

Jiný typ záznamu ilustruje lokalita Ctiněves-Hýkovina, 14 m mocný profil fosilní úpatní série Řípu

(Fejfar, Horáček 1983). Fragmentární obratlovčí společenstva získaná z bazálních vrstev 16–25, s vůdčími druhy *Mimomys reidi*, *M. tornensis*, *M. pitymyoides*, *Borsodia* sp., *Beremendia fissidens*, *Allocricetus bursae* dokládají spolu s mocnými polohami karbonátových sintrů velmi teplé klima s převahou otevřených xerických stanovišť v pestré vegetační mozaice. Takovýto obraz ukazuje ostatně i řada dalších MN 17 nalezišť v jiných oblastech střední Evropy (Slovensko, Maďarsko, Rakousko, Německo). Proti předchozím úsekům dokládají obratlovčí společenstva zřetelně zvýšenou aridizaci s rozvojem teplých otevřených formací. Ve faunovém záznamu tuto skutečnosti ilustruje úbytek hmyzozřavců, zejména specializovaných vlhkomilných forem, a v první řadě pak nápadný nárůst zastoupení hrabošů adaptovaných vysokými korunkami stoliček ke konzumaci tvrdé travní biomasy. Tento trend, paralelně se projevující ve většině linií této skupiny, vrcholí v závěru biozóny MN 17 ve dvou liniích neukončeným růstem stoliček. Rod *Borsodia*, charakteristický prvek MN 17 společenstev, se tak mění na rod *Lagurus* (pestruška), jehož zástupci jsou typickými prvky stepní zóny i v současnosti. Souběžně se v závěru MN 17 objevuje i další bezkořenozubá linie – předek rodu *Microtus* (resp. členité skupiny příbuzných rodů v dnešním pojetí): *Allophaiomys deucalion*. Jeho původ není příliš jasný, ve společenstvech závěru MN 17 se objevuje jako poměrně vzácný prvek (u nás např. lokalita Mokrá 1). Rychle se však mění a od počátku biozóny Q1 vystupuje již jako výrazně diverzifikovaná forma *Allophaiomys pliocaenicus* představující dominantní složku společenstev drobných zemních savců v celé Eurasii i Severní Americe.

Protože suverénně nejčastější obratlovčí fosilii čtvrtohorních uloženin jsou zuby hrabošů, jsou uvedené skutečnosti důležitým vodítkem pro praxi stratigrafické analýzy: jsou-li všechny hraboší zuby s kořeny, jde takřka jistě o doklad MN úseku, převládají-li stoličky bez kořenů, jde jednoznačně o doklad mladších úseků.

Takový obraz je patrný od samého počátku biozóny Q1 (starší biharium = zóna *Allophaiomys pliocaenicus* – *Mimomys pusillus*). Hranici biozón MN 17 a Q1 (= villánium/biharium, dříve pliocén/pleistocén) charakterizuje velmi dramatická změna ve struktuře společenstev. Netýká se ovšem jen absolutní dominance rodu *Microtus* s.l. (*Allophaiomys*

plioceanicus) a dalších charakteristických přestaveb společenstev drobných zemních savců, ale i jiných skupin obratlovců. Zcela mizí například poslední formy hlodavčí čeledi Eomyidae, ze šelem například rod *Nyctereutes* (psík), hyeny rodu *Chasmodon*. Naopak poprvé se v Evropě objevují rody vystupující dále jako konstantní složky evropské čtvrtohorní fauny – srnec (*Capreolus*), jelen (*Cervus*), zástupci koz a ovcí (*Capra*, *Soergelia/Ammotragus*) či předkovská forma pižmoně (*Praeovibos*). Je patrná výrazná diverzifikace lasicovitých šelem, včetně předkovských forem dnešních kun, zoril, jezevce a lasic. Poprvé se v Evropě objevuje i přímý předek rosomáka (*Gulo schlosseri*).

Zlomovým momentem tu byla velmi pravděpodobně série chladných výkyvů (MIS 72–67) na počátku magnetostratigrafické epizody olduvai (1,8 Ma) přinášející patrně velkoplošné rozvolnění lesních formací a rozvoj souvislých otevřených koridorů aktivizujících expanzi prvků otevřené a polootevřené krajiny. Tento moment se již bezprostředně týká i historie člověka – jeho první mimoafrické doklady (Dmanisi) pocházejí právě z tohoto úseku.

Rovněž společenstva drobných savců tohoto úseku charakterizuje poměrně vysoká druhová diverzita s pravidelnou přítomností vzácných prvků včetně lokálně přežívajících linií pliocenní radiace. Strukturální kostru společenstva však univerzálně vymezuje dominance bazální linie rodu *Microtus* (*Allophaiomys plioceanicus*, typicky doprovázená přítomností drobné kořenozubé formy *Mimomys pusillus*, nejstaršími zástupci rodu *Lagurus* (*Lagurodon arankae*). V rámci hmyzozřavců se dominantní skupinou stává předkovská linie rejska obecného (*Sorex feffari-runtonensis*), pravidelně je přítomen obří rejsk *Beremendia fissidens* a drobná forma krtka *Talpa fossilis* – *T. minor*.

Struktura společenstev naznačuje krajinný ráz charakterizovaný velmi pestrá mozaikou nejrůznějších stanovištních typů s výrazným podílem otevřených formací typu souvislých stepních úseků v mírných glaciálních výkyvech a subxerických lesostepních travnatých stanovišť v obecně výrazně teplých interglaciálech. Stanovištní ráz připomínající africké savany dokresluje pravidelná přítomnost frakolínů a zejména pak rozšíření evropského fosilního záznamu o formu *Lycaon lycaonoides*, bezprostředně (včetně předkovské MN 17 formy

L. falconeri) příbuznou africkému psu hyenovitému, s nímž sdílí i velmi odvozené úpravy končetin disponovaných k vytrvalému běhu. Jinou šelmou objevující se v tomto úseku je obří hyena *Pachycrocuta brevirostis* (velikosti lva) vytěsňující předkovskou linii rodu *Hyaena* (*Pliocrocuta perrieri*), typickou pro předchozí úseky. V příhodných stanovištích jsou součástí středoevropské fauny i hroši (*Hippopotamus antiquus*), nosorožci (*Stepanorhinus etruscus*), gracilní koně (*Equus stenorhinus*, *E. altidens*), prasata (*Sus strozii*) a druhově rozmanitá sestava vrcholových predátorů (gepard *Acinonyx pardinensis*, evropský jaguár *Panthera gombaszogensis*, šavlozubí tygři *Megantereon cultridens*, *Homotherium latidens*). Bohužel z našeho území podobné doklady zatím chybí.

Celkem reprezentativní společenstva drobných savců, která jsou k dispozici z našich nalezišť, však ilustrují naznačené charakteristiky prostředí velmi názorně. Pro poměry interglaciálních úseků s výrazným zastoupením lesních a termofilních prvků jsou to například Holštejn, Sovinec či Koněprusy PD1, specifika glaciálního úseku s dominancí prvků otevřené krajiny a nízkým zastoupením okrajových starobylých elementů ukazuje například společenstvo lokalit Chlum 6,8 (srv. Musil 1966; Fejfar, Horáček 1983).

Výrazně teplejší klima interglaciálních úseků (v porovnání s dneškem) naznačuje přítomnost náročných teplomilných druhů netopýřů (*Rhinolophus ferruequinum*, *Miniopterus schreibersii*) v jeskynních sedimentech, včetně forem dnes omezených na areály v Zakavkazí a Střední Asii (*Myotis schaubi*, *M. frater*). Z jižní Evropy je doložen poslední výskyt starobylých žab rodu *Latonia* (Sorbelli a kol. 2021), další evropské doklady obojživelníků se již týkají současných forem.

Díky početným dokladům lze v průběhu biozóny Q1 sledovat postupně se rozšiřující fenotypovou radiaci *Allophaiomys pliocaenicus* s poměrně časným odštěpením linie hraboše sněžného (rod *Chionomys*). V závěru biozóny Q1 pak archaické fenotypy *Allophaiomys pliocaenicus* zcela mizí a dominantním prvkem společenstev se stává forma *Microtus pitymyoides* (= *M. thenii*) (Fejfar, Horáček 1983; Maul 2001; Maul, Markova 2007). Společenstva tohoto úseku dále charakterizuje zvýšené zastoupení teplomilných kořenozubých hrabošů rodu *Pliomys* a první výskyty předkovské linie rodu *Arvicola* – velkého kořenozubého hraboše *Mimomys savini*.

Objevují se první zástupci dnešního rodu zajíců *Lepus* souběžně s postupně mizejícím archaickým rodem *Hypolagus*, definitivně vymírajícím v průběhu následující biozóny.

Společenstva biozóny Q2 (mladší biharium = zóna *Microtus* – *Mimomys savini*) charakterizuje absence vůdčích prvků předchozího úseku – *Allophaiomys pliocaenicus*, *Mimomys pusillus* a dalších dosud běžných taxonů pliocenní radiace, nyní doložených jen v několika lokalitách ojedinělými posledními výskyty (*Hypolagus*, *Beremendia*, *Puma pardoides*, *Lynx issidorensis*). Generalizovanou přechodnou formou rodu *Microtus* (*M. pitymyoides*) nahrazuje forma s odvozenou asymetrickou stavbou m1, *Microtus hintoni* – *M. gregaloides*, představující dominantní prvek Q2 společenstev.

Souběžně s ní se zde ovšem objevují i zástupci dalších druhových skupin rodu *Microtus* s. l. (*Chionomys nivaloides*, *M. ratticepoides*, *M. arvalidens*) včetně poměrně velké formy *M. coronensis*, představující zřejmě předkovskou formu dnešního druhu *M. agrestis*, mokřadní formy typické pro přechodové úseky glaciálu a interglaciálu. Typická je zde i přítomnost poslední formy rodu *Mimomys*, *M. savini*, křečků *Allocricetus bursae*, kořenozubých hrabošů rodu *Clethrionomys* a *Pliomys*, stejně jako dominantní role předkovské formy rejska obecného, *Sorex runtonensis*, mezi hmyzožravci. Průběžné zvětšování velikosti v sesterském rodu *Drepanosorex* vrcholí v tomto úseku největší formou *D. savini*. Podobné je tomu i u křečků rodu *Cricetus* (*C. c. runtonensis*). Takovéto druhové složení, doplněné o jednotlivé doklady dalších vzácnějších forem nacházíme v tomto úseku shodně v rámci celé Evropy většinou i s velmi podobným procentuálním zastoupením jednotlivých druhů. Souvislé vrstevné sledy naznačují v těchto ohledech jen velmi malé rozdíly mezi interglaciálními a glaciálními společenstvy.

I.8.3.2 Přechodový úsek starého a středního pleistocénu

Tento stav předznamenává výchozí rozvrh přechodového období starého a středního pleistocénu (EMPT) – úseku pěti glaciálních cyklů (MIS 22–13), během nichž se dramaticky mění charakter klimatického režimu. Jde o jeden z nejvýznamnějších zlomů v historii pleistocénu, přinášející rovněž rozsáhlé

přestavby ve fauně obratlovců. Mizí poslední pozůstatky pliocenních radiací, z vývojové dynamiky linií, tvořících kostru společenstev předchozího úseku, se formují druhové okruhy současné evropské fauny. Tyto radikální přestavby ústící ve stabilizaci fenotypových charakteristik dnešních druhů jsou patrné takřka ve všech skupinách velkých i drobných savců (srv. obr. I.8.1).

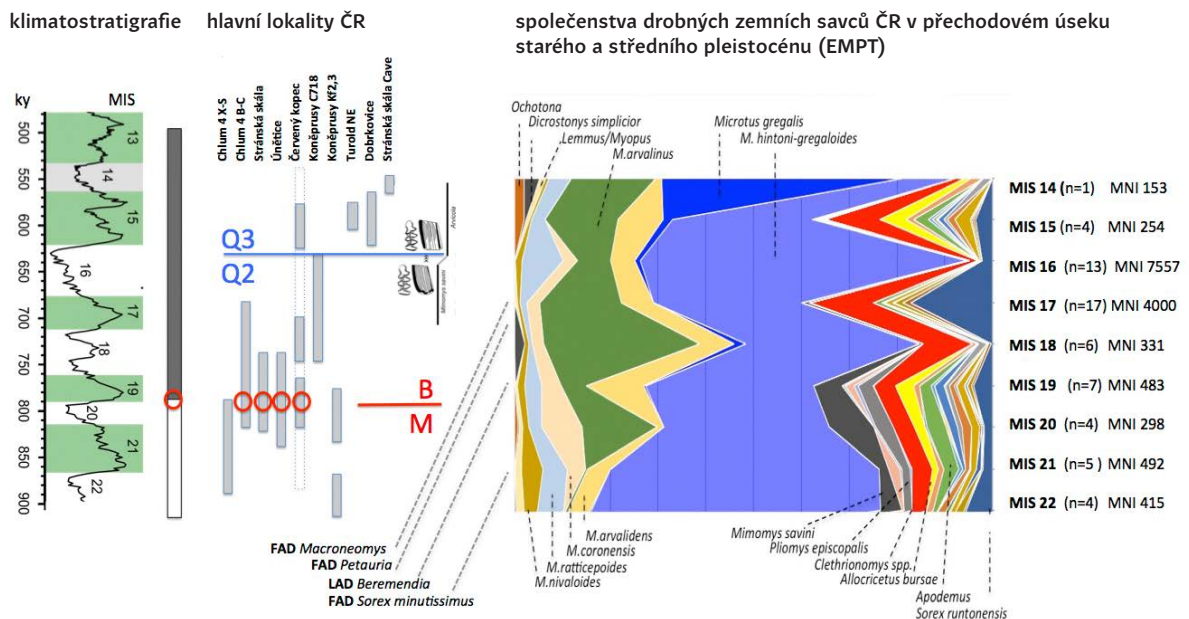
Pliocenní a staropleistocenní slon *Mammuthus meridionalis* je nahrazován robustnější formou s větším počtem zubních lamel, *M. trogontherii* – uvažuje se v tomto případě i o imigraci z Asie. Tato možnost je diskutována i v případě dalších faunových změn – například prvních výskytů srstnatého nosorožce (*Coelodonta antiquitatis*) – Uzunidis a kol. (2022) –, náhrady archaické formy nosorožce *Dicerorhinus etruscus* fenotypově odlišnými formami *Dicerorhinus hemitoechus* a *D. kirchbergensis*, typickými pro interglaciální fauny středního pleistocénu. Gracilní tuři rodu *Leptobos* jsou nahrazováni robustními zástupci rodů *Bison* (*B. schoetensacki*) a *Bos*, objevuje se předek losa (*Alces latifrons*), dnešní srnec a sob *Rangifer tarandus*. Z evropského fosilního záznamu mizí gepard, šavlozubí tygři, evropský jaguár *Panthera gombaszoegensis* a posléze i *Lycaon lycanoides*, objevuje se ovšem lev (*Panthera leo spelaea*) a levhart (*Panthera pardus*). Archaické formy vlků (*Canis etruscus*) a šakalů (*C. arnensis*) nahrazuje fosilní forma dnešního druhu – *Canis mosbachensis*. Je patrný ústup obří hyeny *Pachycrocuta brevirostris* (Iannucci a kol. 2021), nově však přichází *Hyaena* (*H. prisca*) a zejména vysoce sociální africká hyena skvrnitá *Crocuta crocuta* (Turner 1992; Sardella, Petrucci 2012), v evropském fosilním záznamu průběžně přítomná až do posledního glaciálu. Průběžnou součástí fosilního záznamu se od počátku EMPT stává i předkovská forma jeskynních medvědů *Ursus denningeri*. Bohaté nálezy z Q2 sedimentů Koněpruských jeskyní (včetně pozůstatků novorozenců) jsou nejstaršími doklady zimování a porodu v jeskyních, klíčové adaptace jeskynních medvědů středního a mladšího pleistocénu. V závěru EMPT úseku se v Evropě objevuje také himálajský medvěd ušatý *Ursus thibetanus* (Wagner a kol. 2012). Prvními výskyty jsou v Evropě doloženy i další formy podobných charakteristik – turovití kopytníci *Soergelia elisabethae* (u nás Koněprusy C718), *Praevibos priscus*, předek pižmoně (u nás Stránská skála,

Koněprusy C718) a *Hemitragus bonali* průběžně přítomný v Evropě až do počátku eemského interglaciálu – jeho bezprostředním příbuzným je tahr himálajský (*Hemitragus jemlahicus*).

V průběhu EMPT dochází k prodloužení glaciálního cyklu a prohloubení glaciálních úseků s výrazným zesílením sezonality. Souběžně s rychlým zahlabováním říční sítě mizí z krajiny do té doby široce rozšířené nížině říční laguny a mokřadní stanoviště, na jejichž místo nastupuje v glaciálních úsecích mozaika otevřených a polotevřených stepních a lesostepních formací. Rovněž ve středozevní oblasti je patrná tendence k aridizaci a rozvoji teplých polotevřených formací stimulujících areálové expanze forem tento typ krajiny využívajících. Vedle forem připomenutých v předchozím odstavci se to týká i člověka (Cuenca-Bescós a kol. 2011), který v tomto období proniká do jižní Evropy a kolonizuje průběžně řadu oblastí jihozápadní Evropy včetně západních okrajů střední Evropy (mauerská čelist „*Homo heidelbergensis*“; Wagner a kol. 2007).

Neméně dramatické přestavby jsou patrné rovněž ve skupině drobných savců. V této souvislosti třeba zmínit, že fosilní záznam tohoto úseku (MIS 23 – MIS 13) z našeho území je mimořádně bohatý, v první řadě díky souvislým vrstevným komplexům dokumentujícím sled jednotlivých glaciálních cyklů v přímé superpozici. K nejvýznamnějším patří sprašová série na Červeném kopci v Brně umožňující přímou korelaci jednotlivých cyklů s klimatostratigrafickou škálou čtvrtohor. Sled obratlovcích společenstev zde fixuje hranici biozón Q2 a Q3 do glaciálu MIS 16. K opěrným faunovým sledům tohoto úseku patří klasické lokality Stránská skála (Musil 1972, 1995), složitý komplex 3–4 glaciálních cyklů v prostoru 4. sluje na Chlumu u Srbska (Horáček a kol. 2016), doklady z lokality Přezletice (str. 183–184) a zejména koněpruské lokality Jižní komín a C718.

Poslední zmíněná lokalita s podrobně dokumentovaným sledem fauny 17 vrstevných celků od závěru glaciálu přes interglaciál až po počátek dalšího glaciálu je nepochybně nejbohatší evropskou lokalitou – bylo zde doloženo 58 druhů s minimálním počtem jedinců přes 13 000. Fejfar (1966b) odsud popsal i dva nové druhy savců, jejichž další evropské nálezy jsou omezeny na úsek EMPT, a jsou tedy skutečnými vůdčími fosiliemi tohoto úseku. Jde o *Dicrostonyx simplicior*, předkovskou formu



Obr. I.8.2 Přehled hlavních nalezišť ČR pokrývajících souvislémi vrstevnými sledy přechodový úsek starého a středního pleistocénu (EMPT) s doklady hranice biostratigrafických zón Q2 a Q3, magnetostratigrafické hranice brunhes/matuyama (B/M) a složení společenstev drobných savců v souborech dokladů jednotlivých klimatostratigrafických stupňů (MIS 22–14). (Originál: I. Horáček)

typického prvku středo- a mladopleistocenních glaciálních faun – lumíka *Dicrostonyx torquatus* a obřího rejska *Macroneomys brachygnathus*, velmi odlišného od jiných evropských linií čeledi. Nápadná podobnost s recentní himálajskou formou *Soriculus nigriscens* naznačuje možnou imigraci z této oblasti. Takto vysvětlujeme i nečekanou přítomnost velké poletuchy (*Petauria voigtetensis*) v pěti evropských nalezištích kolem hranice Q2/Q3 – u nás Chlum 4C. Jinými imigranty úseku EMPT jsou například předkovská forma podrodu *Colobotis* velkých stepních sýslů (*Spermophilus dietrichi*), rejskek *Sorex minutissimus*, jeden z nejmenších savců světa, lesní lumík *Myopus schisticolor* nebo poletuška *Pteromys volans* (Stránská skála – první fosilní doklad druhu). Dnešní areál velkých sýslů je omezen na stepní oblasti Střední Asie, Mongolska a Číny, další z uvedených druhů jsou vázány na zónu parkové tajgy – společným znakem všech nově přichozích jsou výrazné přizpůsobení životního cyklu projevům extrémní sezonality.

Mimořádně bohatý fosilní záznam z vrstevných sledů ČR (celkem 64 faunových celků, MNI > 14 000 jedinců) umožnil sledovat postup změn ve struktuře středoevropských společenstev EMPT s velmi podrobným rozlišením (obr. I.8.2). Přestože jádrová struktura společenstev se v zásadě nemění, radikální změna reakce společenstev na klimatické výkyvy glaciálních cyklů je velmi nápadná. Ve starším úseku EMPT (MIS 23–19) se společenstva glaciálních a interglaciálních úseků takřka neliší – charakteristická je zde kromě dominance *Microtus hintoni* a několika dalších druhů vysoká diverzita a vyrovnané početnosti doplňujících prvků společenstva. V mladším úseku EMPT (MIS 18–14) se situace viditelně mění. Zatímco v interglaciálních fázích odpovídá struktura společenstev rámcově dřívějším poměrům (i když již bez posledních reliktních pliocenních radiací, jako např. *Beremendia fissidens*, s nimiž se vzácně setkáváme ještě na počátku EMPT), v glaciálních úsecích se značně liší. Je patrná drastická redukce podílu lesních a teplomilných

prvků, zvyšování podílu *Microtus hintoni-gregaloides* a rozšiřování jeho fenotypové proměnlivosti, vyúsťující v závěru EMPT do fenotypu charakterizujícího druhový okruh *Microtus (Lasiopodomys, Stenocranius) gregalis*, dominantní prvek glaciální fauny středního a svrchního pleistocénu. V glaciálních společenstvech se objevují lumíci rodů *Lemmus*, *Myopus* a *Dicrostonyx*, zvýšeným podílem jsou zastoupeny i předkovské formy dalších dnešních druhů, v první řadě *Microtus arvalis (M. arvalinus)*, objevující se ve střední Evropě již ve starší fázi EMPT (obr. I.8.2).

I.8.3.3 Střední pleistocén

Uvedené charakteristiky společenstev závěru EMPT odpovídají již poměrům obratlovčích společenstev středního pleistocénu – biozóny Q3 (střední pleistocén, toring = zóna *Arvicola - Microtus*), biostratigraficky vymezené přítomností rodu *Arvicola*. Přelomový úsek je doklady z našeho území (Červený kopec, Chlum) i z nalezišť západní Evropy datován do závěru MIS 16 (Horáček a Ložek 1988; van Kolfschoten, Turner 1996). Rod *Arvicola* vzniká fylogenetickou transformací posledního zástupce rodu *Mimomys - M. savini*, rámcově synchronní s fenotypovou transformací *Microtus gregaloides - M. gregalis*. Je spojena se zastavením tvorby kořenů stoliček a rychlým rozvojem bezkořenozubé předkovské formy recentních zástupců rodu *Arvicola*.

Se ztrátou zubních kořenů jsou spojeny změny obrusové dynamiky zubů, jejichž dopad kompenzuje postupné zesilování sklovinnového pláště na předních hranách jednotlivých stoličkových záhybů. V tomto ohledu se populace z počátku biozóny Q3 (*Arvicola mosbachensis = cantiana*), připomínající uspořádáním skloviny ještě rod *Mimomys*, od současného hryzce vodního (*Arvicola amphibius/terrestis*) výrazně liší. Poměr síly skloviny zadních a předních hran stoličkových záhybů se v populacích hryzců snižuje průběžně během celé historie rodu. Jeho kvantitativní vyjádření (index SDQ – Heinrich 1978, 1982) je tak, zvláště v případech, kdy je k dispozici početnější vzorek hryzců, důležitým prostředkem biostratigrafického datování daného společenstva (Maul 2000). S tím jsou totiž v případě středopleistocenních dokladů nemalé potíže nejen

pro omezené možnosti instrumentálního datování tohoto úseku.

Zatímco v předchozích úsecích poskytují spolehlivá a vzájemně kompatibilní vodítka jak složení společenstev a úroveň vývojové diferenciace jednotlivých linií, tak specifika příslušných chronotaxonů, od konce EMPT je situace jiná. Nastupuje dynamická alternace glaciálních a interglaciálních společenstev, odlišujících se nejen v zastoupení okrajových elementů, ale i jádrovými druhy tvořícími dominantní kostru společenstva. V případě glaciálních společenstev jde v první řadě o hraboše *Microtus gregalis*, *Microtus arvalis* a *Microtus oeconomus*, lumíky rodu *Dicrostonyx* a *Lemmus*, doplněné křečky a sysly. V tomto ohledu jsou společenstva středopleistocenních glaciálů velmi jednotná a shodná s poměry posledního glaciálu, rozdílly nejstarších úseků Q3 naznačuje pouze přítomnost archaických morfotypů „*gregaloides*“ u *M. gregalis*, *Dicrostonyx simplicior* či *Arvicola mosbachensis* (srv. Stránská skála – jeskyně; Kučera a kol. 2009). Ve společenstvech středoevropských interglaciálů jsou všechny tyto druhy vzácné, dominantní kostru tvoří teplomilné a lesní formy (*Clethrionomys*, *Apodemus*, *Glis*, *Microtus subterraneus*, *Sciurus* apod.). V nejstarších interglaciálech středního pleistocénu vystupují pravidelně též *Pliomys episcopalis* a *P. coronensis-lenki* a fenotypová variabilita rodů *Clethrionomys* a *Glis* zahrnuje kusy odpovídající staropleistocenním formám *C. acrorhiza* a *G. sackdillingensis*, v mladších úsecích jde již jednoznačně o doklady recentních druhů (*C. glareolus*, *G. glis*). Interglaciální společenstva různých nalezišť (a různých interglaciálů) ukazují oproti glaciálním společenstvům nemalou variabilitu jak v zastoupení jednotlivých druhů, tak v jejich fenotypové struktuře – faktický taxonomický statut řady fosilních druhů popsaných z evropských středopleistocenních nalezišť (drobných i velkých savců) je obecně sporný, zřetelné vztahy všech těchto forem k recentním evropským druhům jsou ovšem zcela zřejmé. Na rozdíl od předchozích úseků platí pro glaciální cykly středního pleistocénu v různé míře tradiční scénář evropské paleobiogeografie: v době glaciálu byly areály interglaciálních forem omezeny na refugiální výskyt ve středomořské oblasti, odkud se rozšiřují do středoevropského prostoru s nástupem interglaciálních podmínek, během nichž glaciální elementy lokálně

vymírají. Je ovšem velmi pravděpodobné, že faktický průběh areálové dynamiky – postup šíření a přežívání jednotlivých druhů probíhal v různých glaciálních cyklech velmi odlišným způsobem a meziregionální rozdíly ve skladbě společenstev a adaptivní dynamice jejich členů mohly dosahovat značného rozsahu. Středopleistocenní doklady z našeho území podobný náhled zřetelně podporují. Bohužel ve většině případů jde o fragmenty společenstev bez jednoznačného stratigrafického kontextu, početnější soubory z ucelených vrstevných sledů jsou k dispozici pouze z několika lokalit. K nejcennějším patří souvrství přechodu glaciální a interglaciální fáze (pravděpodobně MIS 15–14) v lokalitě Dobrkovice II (Fejfar 1965), série interpretovaná jako sled fází MIS 9a–9c v jeskyni Za hájovnou u Javoříčka (Musil a kol. 2014) a zejména pak podrobný sled interglaciální výplně (pravděpodobně MIS 11) v Mladečských jeskyních (Mladeč 2 – Horáček, nepubl.) s bohatým inventářem drobných savců, obojživelníků a plazů (Ivanov 2006, 2007).

Obecně je nicméně třeba konstatovat, že fosilní záznam středního pleistocénu je na území ČR překvapivě chudý, zejména ve srovnání se situací v Německu a západní Evropě. V této souvislosti třeba připomenout zejména početné doklady z mohutných travertinových uloženin v oblasti Durynska (Weimar-Ehringsdorf, Bilzingsleben, včetně eemských travertinů Taubach a Burgtona) – odtud i jméno toringian pro biozónu Q3 –, souvislý sled několika glaciálních cyklů lignitového ložiska Schönigen či bohaté nálezy megafauny v oblasti Porýní.

Doklady z těchto nalezišť přesvědčivě dokumentují, že diferenciace středopleistocenní fauny na alternující společenstva glaciálních a interglaciálních úseků, odpovídající hlubokým rozdílům klimatických poměrů obou fází (otevřené stepní formace vs. zapojený les), se týká i synusie velkých savců. Interglaciální fauny střední Evropy tu charakterizuje přítomnost pralesního slona *Palaeoloxodon* (či *Elephas antiquus*, průběžně rozšířeného od počátku biozóny Q3 (MIS 15) ve středozemní oblasti, podobně jako nosorožci *Stephanorhinus hemitoechus* a *S. kirchbergensis*. Běžný je rovněž jelen *Cervus elaphus*, srnec *Capreolus capreolus*, daněk *Dama dama*, prase *Sus scrofa*, méně častý též los *Alces latifrons* – *A. alces*, veledaněk *Megaloceros giganteus* (sesterský rod *Dama*), pratur *Bos primigenius*

či bizon stepní *Bison priscus* příbuzný americkému bizonovi spíše než evropskému zubrovi (*Bison bonasus*) – Markova a kol. (2015). Tyto formy se objevují i ve společenstvech polootevřené parkové krajiny v mírnějších úsecích glaciálů, podobně jako makak magot (*Macaca sylvana*) či zástupci šelem – jezevec *Meles meles*, kočka divoká *Felis sylvestris*, rys *Lynx lynx*, liška *Vulpes vulpes*, vlk *Canis lupus*, levhart *Panthera pardus*, lev *Panthera spelaea* (= *leo*) či medvěd *Ursus arctos*. Během staršího úseku Q3 se poprvé v Evropě objevuje i dhoul (*Cuon priscus*). V mokřadních stanovištích se vyskytují bobři (*Castor*, *Trogotherium*), vychuchol (*Desmana*) či želva bahení (*Emys orbicularis*). Řeky západní Evropy osídluje (zřejmě jen v některých interglaciálech) hroch *Hippopotamus antiquus*, kterého v posledním interglaciálu (eem) doplňuje vodní buvol *Bubalus murrensis*.

Glaciální společenstva reprezentují například sloni rodu *Mammuthus* s průběžným nárůstem velikosti a počtu zubních lamel (*M. trogontherii* nabývá tak charakteristiky mladopleistocenního mamuta *M. primigenius* kolem MIS 11; Lister 2022), srstnatý nosorožec *Coelodonta antiquitatis*, sob *Rangifer tarandus*, kamzík (*Rupicapra*) a kozorožec *Capra ibex* či koně skupiny *Equus ferus*, z šelem kromě shora jmenovaných též hyena *Crocota crocuta* (= *spelaea*), rosomák *Gulo schlosseri* – *gulo* a velké formy rodu *Mustela* – tchoři a norci, diferencující se od předka dnešního hranostaje *Mustela palerminea*. V neposlední řadě je třeba připomenout rovněž masovými kosterními nálezy z jeskynních výplní doložené vývojové linie jeskynních medvědů (*Ursus spelaeus* včetně *U. ingressus* – Barlow a kol. 2021), transformující se v průběhu středního pleistocénu z předkovského taxonu *U. deningeri* (Rabeder et al. 2004). Zcela novým prvkem evropské fauny je poloosel *Equus hydruntinus* objevující se zde poprvé v rozmezí MIS 11–9 (Boulbes, Asperen 2019), podobně jako pižmoň (*Ovibos moschatus*), ze starších úseků středního pleistocénu doložený pouze z lokalit severního Německa (Raufuss, Koenigswald 1999). Typickou komponentou glaciálních faun jsou také doklady bělokurů (*Lagopus lagopus*, *Lagopus muta*), dnes omezených na severské oblasti a nivální zónu Alp.

I.8.3.4 Současný glaciální cyklus

Uvedené trendy vrcholí v současném glaciálním cyklu, který má z více ohledů ve vývoji evropské obratlovčí fauny charakter přelomového období. Tato skutečnost bezpochyby souvisí nejen s přítomností a působením člověka, ale především se specifikami klimatické a environmentální historie tohoto úseku, podrobně popsány v předchozích úvodních kapitolách (kapitola I.5). Možná nejnápadnějším z nich bylo velké množství napravidelných krátkodobých oscilací velmi značné amplitudy – setkáváme se zde s nejteplejšími i nejchladnějšími výkyvy středopleistocenní historie.

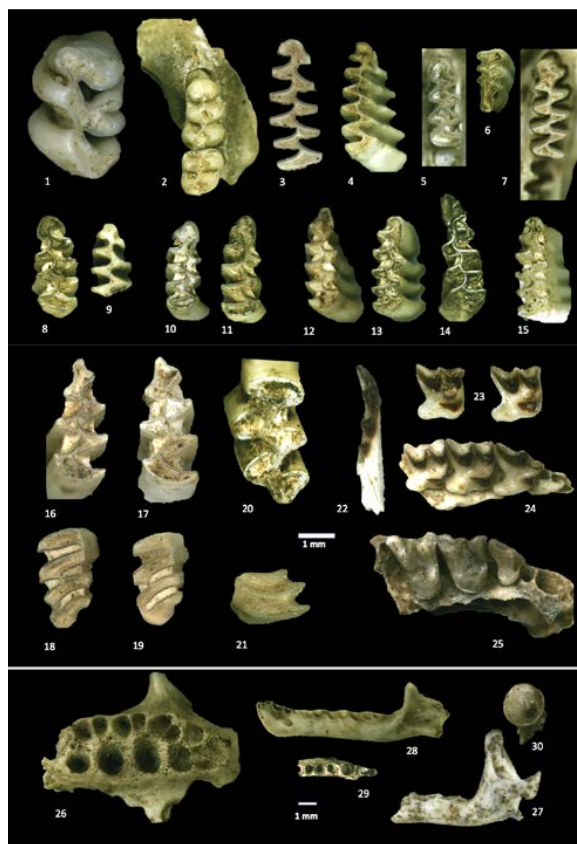
V prvním směru jde o eemský interglaciál (MIS 5). Jeho nástup charakterizuje prudké oteplením a zvlhčením klimatu (od glaciálního maxima MIS 6 datovaného na 138 tisíc let vzrostla během 6 tisíc let teplota o 12 °C, během následujících dvou tisíc let vystoupala pak k hodnotám o 3 °C vyšším než teplota holocénu – Kukla a kol. 2002). Tento stav přetrvával s mírným poklesem teplot po 13 tisíc let. Explozivní rozvoj zapojeného lesa, doložený robustní paleobotanickou evidencí (Zagwijn 1989), radikálně vytlačil prvky otevřené krajiny, některé (*Allocricetus bursae*) v tomto úseku vymírají (Horáček, Lebedová 2022) podobně jako evropský tahr *Hemitragus bonali*. Areálové expanze teplomilných lesních elementů ze středozevní oblasti ustavují v případě velkých savců zřejmě velmi rychle kompletní sestavu shora zmíněného interglaciálního společenstva s vřdčími druhy *Palaeoloxodon antiquus*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *S. kirchbergensis*, *Dama dama*, *Ursus arctos taubachensis* atd. Významným krajinným fenoménem v nížinách západní Evropy se stávají rozsáhlé říční laguny a mokřadní stanoviště s přítomností hrochů a vodního buvola *Bubalus murrensis*, jehož evropský výskyt je dokladem areálové expanze z jihoasijského prostoru, stimulované klimatickými událostmi daného období. Uvedené druhy indikují prostředí s mírnými zimami bez mrazů a s červencovými teplotami > 18 °C (van Kolfschoten 2000). V případě drobných savců, plazů a obojživelníků (jejichž disperzní potenciál je obecně nižší) se setkáváme ovšem již výlučně s dnešními středoevropskými druhy lesní fauny (*Clethrionomys glareolus*, *Glis glis*, *Apodemus* spp., *Sorex araneus*, *Microtus subterraneus* apod.).

Nástup glaciálu. Klimatické optimum interglaciálu (MIS 5e) končí zhruba před 117 tisíci let sérií chladných a teplých výkyvů vrcholících zhruba dva tisíce let dlouhým hlubokým ochlazením (MIS 5d). Během něj dochází zřejmě k rozpadu souvislé lesní vegetace a vzniku mozaiky lesních a otevřených stanovišť s reexpaníí forem stepních, resp. lesostepních formací (*Equus hydruntinus*, *Crocota crocuta*, *Cricetus cricetus*). V průběhu série teplých a chladných výkyvů, opakujících se během následujících 50 tisíc let (MIS 5c – MIS 5a) – srv. obr. I.3.2 – se ustavují diverzifikovaná společenstva tvořená jak elementy lesní interglaciální fauny, tak prvky glaciálních formací, s plynulým ochlazováním průběžně zastoupených stále vyšším podílem (van Kolfschoten 2000). Diverzitu těchto společenstev zvyšuje příchod forem typických pro teplá mozaikovitá stanoviště (*Macaca sylvana*), plášťové formace lesních porostů s bohatým bylinným podrostem (*Sicista* spp., *Muscardinus avellanarius*), nížinné mokřady (*Arvicola terrestris*, *Microtus agrestis*, *Neomys milleri*) a teplé stepní enklávy (*Spermophilus citelloides*). Dominantním prvkem společenstev drobných savců se stává hraboš polní *Microtus arvalis*. V tomto úseku, přinejmenším během čtyř tisíc let dlouhého hlubokého ochlazení MIS 5b, se významným podílem zapojuje do společenstev drobných savců *Microtus* (*Lasiopodomys/Stenocranius*) *gregalis* zprvu zřejmě v panonské oblasti (srv. např. Bojnice – Prepoštská jeskyně, Bulhary – podloží PKII), kde jsou též doloženy ojedinělé první doklady lumíka *Dicrostonyx torquatus*.

Vrcholný glaciál. Radikální změnu tohoto stavu přináší extrémní ochlazení stadiálu MIS 4 trvající téměř 10 tisíc let. V tomto úseku definitivně mizí většina interglaciálních elementů, vřdčí druhy interglaciální megafauny (*Palaeoloxodon antiquus*, *Dicerorhinus hemitoechus*, *D. kirchbergensis*) přechází krátce v Zakavkazí a v závěru tohoto úseku vymírají. Středoevropským společenstvům velkých savců dominuje mamut, srstnatý nosorožec, sob, pižmoň, eudominantním prvkem společenstev drobných savců se stává *Microtus gregalis*. Důležitou složkou obratlovčích společenstev je sovice sněžní (*Bubo* či *Nyctea scandiaca*), jejíž hnízdiště v jeskynních vchodech, pod skalními převisy či volně ve sprašové stepi jsou klíčovým zdrojem kosterních dokladů glaciálních drobných savců.

Pohříchu, spolehlivé podrobné informace o poměrech jednotlivých fází čásného glaciálu včetně MIS 4 jsou spíše ojedinělé už proto, že tento úsek je mimo dosah radiokarbonového datování. Patrně nejpodrobnější záznam poskytují početné materiály mnohaletého výzkumu rozsáhlého vrstevného sledu v bavorské lokalitě Hunas, původně pokládané za sled několika středopleistocenních cyklů (Heller 1983; Baumann 2011).

Drsné poměry spodního pleniglaciálu MIS 4 jsou přerušeny nástupem středního pleniglaciálu MIS 3 (60 tisíc až 30 tisíc let), úseku glaciálního klimatického optima s plným rozvojem specializovaných glaciálních společenstev. Klíčovou specifikou MIS 3 je rychlé střídání krátkodobých teplotních výkyvů oscilujících mezi mírným ochlazením, nedosahujícím ve většině výkyvů úrovně MIS 4, a výrazně teplejšími epizodami (souvisejících s oživením THC a relativní klimatické stability). Kontinentální klima se silnou sezonalitou vytváří během MIS 3 souvislý pás stepního biomu spojitý v rámci celé Palearktidy a aktivizuje areálové expanze jeho původních obyvatel ve Střední Asii a západní Sibiři a jejich postupný příliv do střední Evropy. Překvapivé výsledky molekulárně genetických analýz, datující divergence dálnévýchodních a evropských populací myšky drobné a myšice temnopásé (poprvé doložených v MIS 3) na 50 tisíc až 80 tisíc let, dokládají, že tyto migrace mohly mít i transkontinentální rozsah (srv. Horáček a kol. 2013). V různých úsecích MIS 3 se tak do střední Evropy dostává pištucha *Ochotona pusilla*, velcí sysel podrodu *Colobotis* (*Spermophilus superciliosus*), svišť *Marmota bobac*, frček *Allactaga major*, křečák *Phodopus sungorus* – tj. formy, které se stávají rezidentní součástí evropské glaciální fauny, vedle nich však též pestrůška *Lagurus lagurus*, dikobraz *Hystrix vinogradovi*, či stepní myšivka *Sicista subtilis* či křečák *Phodopus sungorus*, jejichž výskyt byl spíše ostrůvkovitý a omezený pouze na některé úseky MIS 3. Rezidentními prvky společenstev se staly formy vázané na tajgové, resp. tundrové prostředí, v první řadě lumíci rodů *Lemmus* a *Dicrostonyx*, se stávajícím rozšířením v nejsevernějších částech Eurasie. Do této skupiny by měl patřit i *Microtus gregalis*, aktuální molekulární analýzy ovšem ukázaly, že evropské fosilní populace se od populací dnešního areálu oddělily před cca 250 tisíci let,



Obr. 1.8.3 Příklad druhově bohatého vzorku obratlovčí mikrofauny z klimatického optima posledního glaciálu (MIS 3: Kubrychtova jeskyně). Zuby hlodavců (1–20), zajícovců (21), hmyzožravců (22–24, 27), netopýrů (25, 28, 29). Druhy dnešní fauny našeho území jsou označeny hvězdičkou (*). Horáček a kol. (2022).

1 frček *Allactaga major*; 2 křečák *Phodopus sungorus*; 3, 4 lumík *Dicrostonyx torquatus*; 5, 6 *norník *Clethrionomys cf. glareolus*; 7 pestrůška *Lagurus lagurus*; 8, 9 hraboš sněžný *Chionomys nivalis* (ad., juv.); 10, 11 hraboš hospodárný *Microtus oeconomus*; 12–14 hraboš úzkolebý *Lasiopodomys anglicus*; 15 *hraboš mokřadní *Microtus agrestis*; 16–19 lumíci *Myopus schisticolor* a *Lemmus lemmus*; 20 *hryzec vodní *Arvicola terrestris*; 21 pištucha *Ochotona pusilla*; 22–24, 27 *rejsek obecný *Sorex araneus*; 25, 28 *netopýr ušatý *Plecotus auritus*; 26 sysel *Spermophilus citelloides*; 29 *netopýr velkouchý *Myotis bechsteini*; 30 obratel ryby.

představují tedy samostatný, dnes vymřelý druh *Microtus anglicus* (Baca a kol. 2019).

V každém případě *Microtus gregalis* (resp. *anglicus*) tvoří spolu s hrabošem polním strukturní kostru společenstev MIS 3, kterou ve většině lokalit doplňují formy naznačující mokřadní stanoviště – *Microtus oeconomus*, *M. agrestis* a *Arvicola amphibius* či *Sorex araneus*. Jednotkovými procenty zde bývá zastoupen i norník (*Clethrionomys glareolus*) indikující stromové porosty či lesní stanoviště. V některých fázích je v lokalitách se skalním kontextem zastoupen vysokým procentem hraboš sněžný (*Chionomys nivalis*), náročný druh vázaný na otevřená suťová pole s bohatým bylinným krytem, společenstva s jeho výskytem obvykle zahrnují též frčka, sviště, dikobraza či pestršku. Zvláště typické to je pro střední, resp. mladší úsek MIS 3 (45 tisíc až 35 tisíc let).

Fauny tohoto úseku představují typická „neanalogická společenstva“ – seskupení forem s výrazně odlišnými ekologickými nároky, osídlující nyní velmi vzdálené areály. Realitu těchto seskupení dokládají nejen opakované nálezy v různých lokalitách, ale i ojedinělý doklad z Kubrychtovy jeskyně u Tetína poskytující intaktní hnízdo sovice sněžní (Horáček a kol. 2022; obr. I.8.3), dokumentující stav společenstva v rámci jedné hnízdní sezóny: zahrnuje 16 druhů drobných savců dokládajících v kontextu členitého reliéfu lokality mimořádně pestrá stanovištní mozaiku od mokřadních stanovišť a příbřežních stromových porostů po otevřená skalní stanoviště s hojným bylinným krytem a úživné stepní či lesostepní formace. Dominantní struktura MIS 3 společenstev naznačuje, že základní krajinný ráz vymezovala členitá mozaika stepních formací s ostrůvky řídkých křovinných a stromových porostů a mokřadními plochami v říčních údolích. O mimořádné produktivitě této mamutové stepi, srovnatelné s poměry afrických savan, vypovídají nejen členitá společenstva drobných herbivorů, ale i vysoké populační hustoty megafauny, zřejmě z početnosti jejich fosilních dokladů, násobně překračujících charakter fosilního záznamu jiných úseků. Vedle mamuta, srstnatého nosorožce, koní a sobů či veledaňka se zde setkáváme se širokým spektrem predátorů od početných lasicovitých šelem, lišek, vlků po levharta, lva a hyeny *Crocuta crocuta*. Z velkých savců severního rozšíření třeba připomenout

pižmoně, rosomáka a v tomto úseku se objevující lišku polární (*Vulpes lagopus*). Zvláštní postavení v tomto spektru zaujímal jeskynní medvěd, vysoce specializovaný herbivor spásající porosty květnatých luk a keříků podhorských oblastí.

Krátké chladné výkyvy provázející kvazistabilní podmínky středního pleniglaciálu MIS 3 většina přítomných druhů přežívá a základní struktura společenstev se v tomto období podstatně nemění. V rámci jednotlivých populací se však průběžně selektují (v duchu Bergmannova pravidla) jedinci k přežívání chladných úseků lépe disponovaní. Výsledkem je postupné zvětšování tělesné velikosti paralelně probíhající u většiny forem drobných i velkých savců (Storch 1974; Horáček, Sánchez-Marco 1984). Extrémně velké formy ze závěru MIS 3 byly dříve popisovány jako samostatné druhy, resp. poddruhy (*Talpa magna*, *Arvicola antiquus*, *Cricetus major*, *Equus germanicus*, *Canis lupus maximus* atd.). V případě nejhojnějších šelem glaciálu – zástupců rodu *Mustela* – je zvětšování tělesné velikosti patrné u hranostaje (*M. erminea*), u lasičky (*M. nivalis*) se naopak objevují formy extrémně malé, adaptující se patrně na predaci hlodavců přímo v jejich zemních norách (Vencová 2023).

Významné informace o charakteru obratlovčích společenstev závěru MIS 3 plynou rovněž z dlouhodobých výzkumů gravetských sídlišť (u nás zejm. Dolní Věstonice, Pavlov, Milovice, Předmostí – srv. Svoboda 2020; Svoboda a kol. 2015; kapitola III.8; Bochenski a kol. 2009; Wojtal a kol. 2016, 2018; Wertz a kol. 2015, 2016; Wilczyński a kol. 2015 aj.). Početnému inventáři kosterních dokladů zde dominují pozůstatky herbivorů a šelem lovených člověkem – mamut, sob, kůň, vlk, rosomák, nehledě na početné zastoupení menších forem – lišky (*Vulpes vulpes*, *V. lagopus*), zajíc a kuři (bělokuři, tetřev). Jednotlivými kusy je však zastoupeno velmi široké spektrum forem: srstnatý nosorožec, pratur, kozorožec, jelen, los/veledaněk, lev (*Panthera spelaea*), rys, medvědi (*Ursus arctos*, *U. spelaeus*), bobr, mezi ptáky dominuje krkavec a další krkavcovití pěvci (včetně straky, kavky, kavčete), vrubozobí a dravci včetně orla mořského a supů. Struktura fauny ilustruje členitou mozaiku vysoce produktivních stepních formací s enklávami křovinné a stromové vegetace a mokřadních stanovišť. Tento obraz potvrzují i doklady drobných

savců rozšiřujících standardní sestavu glaciálních společenstev (*Microtus gregalis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *Arvicola*) přítomností náročnějších, resp. lesních prvků (*Spermophilus citelloides*, *M. agrestis*, *Clethrionomys glareolus*).

1.8.3.5 Závěr viselského glaciálu

Radikální změnu podmínek přináší svrchní pleni-glaciál (MIS 2: 30 tisíc až 14 tisíc let) s nejchladnějším souvislým úsekem glaciálu (LGM – *last glacial maximum* 27 tisíc až 18 tisíc let). Vysoce produktivní mamutová step se postupně mění na mozaiku surových tundrových půd a chudých bylinných formací, náročnější formy (*Lagurus*, *Hystrix*, *Marmota*, *Spermophilus supercilliosus*, *Phodopus*) ze střední Evropy mizí.

V západní Evropě srstnatý nosorožec vymírá, ve střední Evropě je doložen již jen ojedinělými doklady. Molekulární analýzy fosilních dokladů ukazují, že původní evropskou populaci mamuta (poslední výskyt 24 tisíc let) nahrazuje na přelomu MIS 3/2 invaze sibiřské populace (Palkopoulou a kol. 2013; Baca a kol. 2016), patrně lépe disponované k využívání tundrových stanovišť. K ní náleží většina početných nálezů mamuta nejmladších úseků glaciálu, přežívajícího v severních oblastech střední Evropy až do samého počátku holocénu (10,5 ka; Fellows Yates a kol. 2017; Puzachenko a kol. 2017). Analogická výměna populací probíhá zřejmě i u dalších forem – evropské populace lumíka *Dicrostonyx torquatus* jsou s příchodem LGM zcela nahrazeny expanzí formy identické s recentní sibiřskou populací (Baca a kol. 2016), aktuálně jsou analogické vnitroareálové posuny doloženy například u hraboše polního (Baca a kol. 2023).

Během MIS 2 se v Evropě objevuje sajga (*Saiga tatarica*), kopytník dokonale adaptovaný na chudé polopouštní prostředí s extrémní sezonalitou (Nadachowski a kol. 2016). Údaje o výskytu sajgy ve starších úsecích jsou pokládány za nespolehlivé.

V závěru MIS 3 mizí ze střední Evropy hyena *Crocota crocuta*, poslední evropský výskyt v Itálii je datován na 30 tisíc let. Vymírá jeskynní medvěd (*Ursus spelaeus* včetně *Ursus ingressus* – poslední výskyt 24 tisíc let). Stručně řečeno, zhroucení evropské megafauny, s oblibou připisované člověku, má na svědomí v první řadě zánik mamutové stepi

během LGM. Rozsáhlé lokální extinkce a areálové fragmentace postihují v průběhu LGM zřejmě většinu evropských druhů všech tafonomických skupin. Některé z náročnějších druhů přežívají nicméně průkazně i na území střední Evropy ve vzájemně izolovaných mikrorefugiích (Sommer, Nadachowski 2006), zejm. v horských a podhorských oblastech. Optimální podmínky zde mohla poskytnout i vysokohorská stanoviště na povrchu velehorských ledovců (Horáček a kol. 2015; Horáček 2015).

Nevýrazné oteplování po odeznění LGM (18 tisíc až 14 tisíc let) a postupující deglaciace přispěly k určité stabilizaci glaciálních společenstev (Cooper a kol. 2015). Ve společenstvech drobných savců se vedle dominantních hrabošů *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus* a *Microtus arvalis* objevují v nízkých podílech i náročnější prvky otevřené krajiny, pravděpodobně reexpandující z lokálních refugií – *Ochotona pusilla*, *Phodopus sungorus*, *Cricetus cricetus*, *Sicista subtilis*, *Apodemus uralensis*, ve skalnatých oblastech *Chionomys nivalis* a *Clethrionomys glareolus*. V tomto úseku je patrná i jistá reexpanze mamuta, který v jeho závěru podobně jako další prvky glaciální megafauny ze střední a západní Evropy rychle mizí. Výrazným předělem v historii obratlovčích společenstev se tak stává dramatické oteplení návazných interstadiálů *bølling* a *allerød* (G1: 14 tisíc až 15 tisíc let) s rychlou expanzí křovinné a stromové vegetace (*Juniperus*) radikálně měnící ráz otevřených stepních formací. Vedle mnohačetných fragmentací areálů a lokálních extinkcí, postihujících většinu druhů glaciálních společenstev velkých savců, se mění výrazně i skladba a biogeografický obraz společenstev drobných savců. Jádrem společenstev zůstávají prvky otevřených formací *Microtus gregalis* a *M. arvalis*, početností se však podíl obou druhů vyrovnává, areálovou expanzí z jižních oblastí se středoevropská společenstva obohacují o další elementy teplé otevřené a polotevřené krajiny (*Apodemus uralensis*, *Apodemus flavicollis*, *Sicista betulina*, posléze i *Apodemus sylvaticus*) včetně forem, které v předchozích úsecích biozón Q3 a Q4 nejsou doloženy (*Crocidura leucodon*, *Micromys minutus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Apodemus agrarius*, *Eliomys quercinus*). Analogicky ve společenstvech velkých savců se vedle koně, soba, vlků a lišek objevují postupně i náročnější druhy polootevřených

a lesních stanovišť – srnec, prase, jelen, los, pratur, medvěd hnědý a bobr.

Tento vývoj, přerušovaný chladným výkyvem mladého dryasu (GS1: 12,8 tisíce až 11,7 tisíce let) s dočasnou reexpansí glaciálních prvků, však vykazuje nemalou geografickou variabilitu. Proti předchozím úsekům, v nichž jsou složení a početností struktura obratlovčích faun v rámci celé střední a západní Evropy rámcově shodné, v úseku pozdního glaciálu a staršího holocénu se setkáváme jak v postupu šíření interglaciálních elementů, tak v přežívání glaciálních prvků s nemalými regionálními odlišnostmi (Storch 1992; Horáček 2000). V západní části střední Evropy (včetně jižního Německa a západních oblastí Českého masivu) glaciální prvky (*Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*, lumíci rodů *Dicrostonyx* a *Lemmus*, sysli, křečci či pištucha) zcela mizí již na počátku tohoto období a podíl lesních prvků (*Clethrionomys glareolus*, *Glis glis*) rychle narůstá, v panonské oblasti představují jádrové druhy glaciální fauny (s výjimkou lumíků) významnou složku společenstev průběžně až do staršího holocénu. Na Moravě přežívají *Microtus gregalis* a *Dicrostonyx* až do staršího holocénu, seshora uvedenou sestavou teplomilných imigrantů se zde (na rozdíl od českých zemí) ovšem setkáváme již v celém úseku pozdního glaciálu. Silným termálním pulsem kolem 11,7 tisíce let, jímž začíná vlastní holocén, je aktivizováno další šíření teplomilných prvků a nárůst zastoupení prvků křovinných a lesních stanovišť (*Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis*, *Sicista betulina*, *Microtus subterraneus*, *Sciurus vulgaris*). V panonské oblasti a na Moravě se objevují rovněž další druhy, které z dřívějších Q3 a Q4 úseků od nás neznáme (*Crocidura suaveolens*, *Rhinolophus hipposideros*, *Mus spicilegus*, *Apodemus agrarius*, *Myotis blythii*, *Miniopterus schreibersii*, *Hypsugo savii*). Některé z nich postupují s jistým zpožděním i do Čech, jiné (posledních pět druhů) z našeho území (patrně v důsledku chladného výkyvu v závěru boreálu – 8,2 tisíce let) opět mizí.

Podrobné poznatky o vývoji obratlovčích společenstev střední Evropy v závěru glaciálu a starším holocénu, doložené početným fosilním záznamem téměř 70 souvislých vrstevných sledů ČR (40 Čechy, 30 Morava, > 30 Slovensko) skýtají velmi důležitou informaci také o obecných specifikách tohoto úseku a reálných poměrech krajinné historie. Na rozdíl

od fosilního záznamu měkkýšů či pylových spekter, zohledňujících bodově poměry vlastního naleziště (v případě pylového záznamu tedy vegetační dynamiku lakustrinních a mokřadních stanovišť), totiž tafocenózy drobných obratlovců poskytují realistický obraz stanovištní mozaiky okruhu několika km². Pro celý úsek staršího holocénu tak fosilní záznam obratlovců dokládá, zejména v jižních oblastech středoevropského prostoru, souvislou přítomnost teplých otevřených formací s dominancí hraboše polního (*Microtus arvalis*). Shora zmíněné apochorní prvky pozdněglaciální a holocenní fauny (pro něž chybí doklady z dřívějších úseků) jsou ostatně bez výjimky právě obyvateli teplého bezlesí, resp. subxerothermních lesostepních formací, podobně jako náročnější stepní prvky glaciálu, které svým reliktním výskytem společenstva těchto úseků doplňují (*Phodopus sungorus*, *Criceetus cricetus*, *Spermophilus citellus*). Ve společenstvech pozdního glaciálu a staršího holocénu se takřka ve všech oblastech setkáváme s myšivkou horskou (*Sicista betulina*), druhem vázaným na pestrá polotevřená stanoviště s bohatým bylinným podrostem, nyní vzácným reliktem v ostrůvkových mikroareálech Šumavy a Jeseníků. Analogickou areálovou expanzí v tomto úseku vykazují i jiné reliktní elementy dnešní fauny – *Apodemus uralensis* či *Microtus agrestis* (Knitlová, Horáček 2017a). Přes průběžně narůstající zastoupení prvků křovinných a lesních formací (*Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus subterraneus*) lze obecně konstatovat, že rozvoj lesních stanovišť probíhá ve všech oblastech střední Evropy relativně pomalu (zejména ve srovnání s historií eemského interglaciálu). Uvedené skutečnosti naznačují, že jednotlivým rysem krajinných přestaveb pozdního glaciálu a staršího holocénu je průběžně udržování dynamické mozaiky polotevřené parkové krajiny, která v kombinaci s reliéfovou členitostí střední Evropy a meziregionálními rozdíly formování lokálních společenstev zakládá mimořádnou diverzitu přírodních podmínek tohoto území, jíž historie lidského osídlení bohatě využívá.

LITERATURA K ČÁSTI I

- Abbott, P. M., Niemeier, U., Timmreck, C., ..., Sigl, M. (2021). Volcanic climate forcing preceding the inception of the Younger Dryas: Implications for tracing the Laacher See eruption. *Quaternary Science Reviews* 274, 107260.
- Absolon, A. (1973). Ostracoden aus einigen Profilen spät und postglazialer Karbonata-blagerungen in Mitteleuropa. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 13, 47–94.
- Absolon, A. (1974). Determination des Alms und verwandter Ablagerungen auf Grund der Ostracodenfauna (Determinace almu a příbuzných hornin na základě ostrakodové fauny. *Časopis pro Mineralogii a Geologii* 19, 269–279.
- Adameková, K., Petřík, J. (2022). The myth of 'Bohunician soil': A re-evaluation of the MIS 3 palaeosol record at the Brno-Bohunice site (Czechia). *Catena* 217, 106510.
- Adameková, K., Petřík, J., Světlík, I., ..., Bíško, R. (2021). Palaeopedologic research of new Upper Pleistocene loess-palaeosol record in Brno-Bohunice. *Geoscience Research Reports* 54, 41–50.
- Agassiz, L. (1840). *Etudes sur les glaciers*. Neuchatel.
- Aitken, M. J., Tite, M. S., Reid, J. (1963). Thermoluminescent dating: progress report. *Archaeometry* 6(1), 65–75.
- Alexandrowicz, S. W. (1987). Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych. *Geologia* 1–2, 3–240.
- Alexandrowicz, W. P., Łanczont, M., Buguckij, A. B., Kulesza, P., Dmytruk, B. (2014). Molluscs and ostracods of the Pleistocene loess deposits in the Halych site (Western Ukraine) and their significance for palaeoenvironmental reconstructions. *Quaternary Science Reviews* 105, 162–180.
- Allen, M. J. (2017). *Molluscs in Archaeology: Methods, Approaches and Applications*. Oxbow Books, Oxford.
- Alley, R. B., Ágústsdóttir, A. M. (2005). The 8 ka event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 24, 1123–1149.
- Ambrož, V. (1947). Spraše pahorkatin. *Sborník Státního geologického ústavu Československé republiky* XIV, 225–280.
- Ammann, B. (2000). Biotic responses to rapid climatic changes: introduction to a multidisciplinary study of the Younger Dryas and minor oscillations on an altitudinal transect in the Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 191–201.
- Ammann, B., Birks, H. J. B., Brooks, S. J., ..., Wick, L. (2000). Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas – a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 313–347.
- An, Z. S., Kukla, G., Porter, S. C., Xiao, J. L. (1991). Magnetic susceptibility evidence of monsoon variation on the loess plateau of central China during the last 130,000 years. *Quaternary Research* 36, 29–36.
- Andersen, K. K., Azuma, N., Barnola, J.-M., ..., White, J. W. C. (2004). High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431, 147–151.
- Antoine, A., Rousseau, D.-D., Moine, O., Kunesch, S., Hatté, C., Lang, A. (2009). Rapid and cyclic aeolian deposition during the Last Glacial in European loess: a high-resolution record from Nussloch. *Quaternary Science Reviews* 28, 295
- Antoine, P., Catt, J., Lautridou, J.-P., Sommé, J. (2003). The loess and coversands of northern France and southern England. *Journal of Quaternary Science* 18, 309–318.
- Antoine, P., Coutard, S., Guerin, G., ..., Paris, C. (2016). Upper Pleistocene loess-palaeosol records from Northern France in the European context: Environmental background and dating of the Middle Palaeolithic. *Quaternary International* 411, 4–24.
- Antoine, P., Rousseau, D.-D., Degeai, J.-P., ..., Lisá, L. (2013). High-resolution record of the environmental response to climatic variations during the Last Interglacial-Glacial cycle in Central Europe: the loess-palaeosol sequence of Dolní Věstonice (Czech Republic). *Quaternary Science Reviews* 67, 17–38.
- Arduino, G. (1760). Due lettere del sig. Giovanni Arduino sopra varie sue osservazioni naturali. *Nuova Raccolta d'Opuscoli Scientifici e Filologici* 6, 97–132.
- Ashworth, A. C. (1979). Quaternary Coleoptera studies in North America: past and present. In: T. L. Erwin a kol., eds., *Carabid Beetles*. Dr W Junk, The Hague.

- Atkinson, T. C., Briffa, K. R., Coope, G. R. (1987). Seasonal temperatures in Britain during the last 22,000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature* 325, 587–592.
- Babor, J. F. (1901). Měkkýši českého plistocaenu a holocaenu. *Archiv pro přírodovědné prozkoumání Čech* 11, 1–82.
- Baca, M., Nadachowski, A., Lipecki, G., ..., Wojtal, P. (2017). Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinctions of mammals in Europe: four case studies. *Geological Quarterly* 61, 291–304.
- Baca, M., Popović, D., Lemanik, A., Baca, K., Horáček, I., Nadachowski, A. (2019). Highly divergent lineage of narrow-headed vole from the Late Pleistocene Europe. *Scientific Reports* 9, 17799.
- Baca, M., Popović, D., Lemanik, A., ..., Nadachowski, A. (2023). Ancient DNA reveals interstadials as a driver of common vole population dynamics during the last glacial period. *Journal of Biogeography* 50(1), 183–196.
- Balatka, B., Sládek, J. (1965). *Pleistocenní vývoj údolí Jizery a Orlice*. Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Barisone, G., Argenti, P., Kotsakis, T. (2006). Plio-Pleistocene evolution of the genus *Castor* (Rodentia, Mammalia) in Europe: *C. fiber plicidens* of Pietrafitta (Perugia, Central Italy). *Geobios*, 39(6), 757–770.
- Barlow, A., Paijmans, J. L., Alberti, F., ..., Hofreiter, M. (2021). Middle Pleistocene genome calibrates a revised evolutionary history of extinct cave bears. *Current Biology* 31(8), 1771–1779.
- Barron, E., Pollard, D. (2002). High-Resolution Climate Simulations of Oxygen Isotope Stage 3 in Europe. *Quaternary Research* 58(3), 296–309.
- Beaulieu, J.-L. de, Andrieu-Ponel, V., Reille, M., Grüger, E., Tzedakis, C., Svobodova, H. (2001). An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the Middle Pleistocene stratigraphy from central Europe. *Quaternary Science Reviews* 20, 1593–1602.
- Behre, K. E., Plicht, J. (1992). Towards an absolute chronology for the last glacial period in Europe: radiocarbon dates from Oerel, northern Germany. *Vegetation History and Archaeobotany* 1(2), 111–117.
- Behre, K.-E., Hölzer, A., Lemdahl, G. (2005). Botanical macro-remains and insects from the Eemian and Weichselian site of Oerel (northwest Germany) and their evidence for the history of climate. *Vegetation History and Archaeobotany* 14, 31–53.
- Bellucci, L., Sardella, R., Rook, L. (2015). Large mammal biochronology framework in Europe at Jaramillo: the Epivillafranchian as a formal biochron. *Quaternary International* 389, 84–89.
- Beresford-Jones, D., Taylor, S., Paine, C., Pryor, A., Svoboda, J., Jones, M. (2011). Rapid climate change in the upper Palaeolithic: the record of charcoal conifer rings from the Gravettian site of Dolní Věstonice, Czech Republic. *Quaternary Science Reviews* 30, 1948–1964.
- Berglund, B. E. (1966). Late-Quaternary vegetation in eastern Blekinge, southeastern Sweden. I. Late Glacial Time. *Opera Botanica* 12, 1–180.
- Bibus, E., Rähle, W., Wedel, J. (2002). Profilaufbau, Molluskenführung und Parallelisierungsmöglichkeiten des Altwürmabschnitts im Lössprofil Mainz-Weisenau. *Eiszeitalter Und Gegenwart* 51, 1–14.
- Binder, H. (1977). Bemerkenswerte Molluskenfaunen aus dem Pliozän und Pleistozän von Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österr.* 3, 1–78.
- Birks, H. H. (1993). The importance of plant macrofossils in Late-Glacial climatic reconstructions: an example from Western Norway. *Quaternary Science Reviews* 12, 719–726.
- Birks, H. H., Birks, H. J. B. (2004). The rise and fall of forests. *Science* 305(5683), 484–485.
- Birks, J. B., Tinner, W. (2016). European tree dynamics and invasions during the Quaternary. In: F. Krumm and L. Vítková, eds., *Introduced tree species to European forests: challenges and opportunities*, European Forest Institute, 22–43.
- Bitušík, P., Hamerlík, L. (2014). *Průručka na určovanie lariev pakomárov (Diptera: Chironomidae) Slovenska, Časť 2. Tanypodinae*. Vydavateľstvo Belianum, Univerzita Mateja Bela, Banská Bystrica.
- Bitušík, P., Kubovčík, V. (2000). Sub-fossil chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) from the Černé lake and Prášílské lake (Bohemian Forest, Czech Republic). *Silva Gabreta* 4, 253–258.
- Björck S. (1995). A review of the history of the Baltic Sea, 13.0–8.9 ka BP. *Quaternary International* 27, 19–40.
- Björck, S., Rundgren, M., Ingólfsson, O., Funder, S. (1997). The Preboreal oscillation around the Nordic Seas: Terrestrial and lacustrine responses. *Journal of Quaternary Science* 12, 455–466.
- Blain, H. A., Bailon, S., Cuenca-Bescos, G., Arsuaga, J. L., de Castro, J. M. B., Carbonell, E. (2009). Long-term climate record inferred from early-middle

- Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56, 55–65.
- Błądzki, L. A., Szeroczyńska, K. (2015). Palaeolimnological evidence of *Bosmina* morphotypes appearance in the late Holocene. *The Holocene* 25, 557–561.
- Blockley, S. P. E., Lane, C. S., Hardiman, M., ..., Bronk Ramsey C. (2012). Synchronisation of palaeoenvironmental records over the last 60,000 years, and an extended INTIMATE event stratigraphy to 48,000 b2k. *Quaternary Science Reviews* 36, 2–10.
- Bohncke, S., Vandenberghe, J., Coope, R., Reiling, R. (1987). Geomorphology and palaeoecology of the Mark valley (southern Netherlands): palaeoecology, palaeohydrology and climate during the Weichselian Late Glacial. *Boreas* 16, 69–85.
- Bochenski, Z. (1974). *Ptaki młodszego czwartorzędu Polski*. PWN, Warszawa-Kraków.
- Bochenski, Z. (2002). Bird remains from Oblazowa-zoogeographical and evolutionary remarks. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 239–252.
- Bochenski, Z. M., Tomek, T., Wilczyński, J., Svoboda, J., Wertz, K., & Wojtal, P. (2009). Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science* 36(12), 2655–2665.
- Bolland, A., Kern, O. A., Allstädt, F., ..., Heiri, O. (2021a). Summer temperatures during the last glaciation (MIS 5c to MIS 3) inferred from a 50,000-year chironomid record from Füramoos, southern Germany. *Quaternary Science Reviews* 264, 107008.
- Bolland, A., Kern, O. A., Koutsodendris, A., Pross, J., Heiri, O. (2021b). Chironomid-inferred summer temperature development during the late Rissian glacial, Eemian interglacial and earliest Würmian glacial at Füramoos, southern Germany. *Boreas* 51, 496–516.
- Bolland, A., Rey, F., Gobet, E., Tinner, W., Heiri, O. (2020). Summer temperature development 18,000–14,000 calBP recorded by a new chironomid record from Burgäschisee, Swiss Plateau. *Quaternary Science Reviews* 243, 106484.
- Bond, G. C., Lotti, R. (1995). Iceberg discharges into the North Atlantic on millennial time scales during the last glaciation. *Science* 267, 1005–1010.
- Bond, G., Broecker, W., Johnsen, S., ..., Bonani, G. (1993). Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice. *Nature* 365, 143–147.
- Bouchard, P., Smith, A. B. T., Douglas, H., ..., Kanda, K. (2017). Biodiversity of Coleoptera. In: R. G. Foottit, P. H. Adler, eds., *Insect Biodiversity: Science and Society*, John Wiley & Sons Ltd., 337–417.
- Boulbes, N., Asperen, E. N. (2019). Biostratigraphy and palaeoecology of European *Equus*. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7, 301.
- Bradshaw, R. H. W., Hannon, G. E., Lister, A. M. (2003). A long-term perspective on ungulate-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management* 181, 267–280.
- Brauer, A., Günter, C., Johnsen, S. J., Negendank, J. F. W. (2000). Land-ice teleconnections of cold climatic periods during the last glacial/interglacial transition. *Climate Dynamics* 16, 229–239.
- Breda, M., Marchetti, M. (2005). Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alceini (Cervidae; Mammalia) from Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 24, 775–805.
- Brodersen, K. P., Lindegaard, C. (1999). Mass occurrence and sporadic distribution of *Corynocera ambigua* Zetterstedt (Diptera, Chironomidae) in Danish lakes. Neo and palaeolimnological records. *Journal of Paleolimnology* 22, 41–52.
- Broecker, W. S., Peteet, D. M., Rind, D. (1985). Does the ocean-atmosphere system have more than one stable mode of operation? *Nature* 315, 21–25.
- Bronger, A., Heinkele, T. (1989). Paleosol sequences as witnesses of Pleistocene climatic history. *Catena Supplement* 16, 163–186.
- Brooks, S. J., Bennion, H., Birks, H. J. B. (2001). Tracing lake trophic history with a chironomid-total phosphorus inference model. *Freshwater Biology* 46, 513–533.
- Brooks, S. J., Langdon, P. G., Heiri, O. (2007). The identification and use of Palaeartic Chironomidae larvae in palaeoecology. *Quaternary Research Association Technical Guide*, 10, 1–276.
- Brugal, J. P., Boudadi-Maligne, M. (2011). Quaternary small to large canids in Europe: taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International* 243(1), 171–182.
- Břízová, E. (1994). Vegetation of Holsteinian interglacial in Stonava-Horní Suchá (Ostrava region). *Sborník geologických věd (Anthropozoikum)* 21, 29–56.
- Buckland, P. I., Buckland, P. C. (2006). BugsCEP: Coleopteran Ecology Package (Software).
- Buckland, P. I., Bateman, M. D., Bennike, O., ..., Panagiotakopulu, E. (2019). Mid-Devensian climate

- and landscape in England: new data from Finningley, South Yorkshire. *Royal Society Open Science* 6, 190577.
- Buckland, P. I., Buckland, P. C., Olsson, F. (2014). Palaeoentomology: Insects and Other Arthropods in Environmental Archaeology. In: C. Smith, ed., *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer, New York, 5740–5755.
- Buckland, W. (1823). *Reliquiae diluvianae; or, observations on the organic remains contained in caves, fissures, and diluvial gravel, and on other geological phenomena, attesting the action of an universal deluge*. Murray, London.
- Capo, E., Barouillet, C. Smol, J. P., eds. (2023). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Volume 6 – Sedimentary DNA*. Springer, Cham.
- Carobene, D., Harzhauser, M., Mandic, O., Gatto, R. (2018). Taxonomy and Palaeoecology of continental Gastropoda (Mollusca) from the Late Pleistocene mammoth-bearing site of Bullendorf in NE Austria. *Rivista Italiana Di Paleontologia e Stratigrafia* 24(3), 509–534.
- Caspers, G., Freund, H. (2001). Vegetation and climate in the Early- and Pleniglacial in northern Central Europe. *Journal of Quaternary Science* 16(1), 31–48.
- Cílek, V. (2001). The loess deposits of the Bohemian Massif: silt provenance, paleometeorology and loessification processes. *Quaternary International* 76/77, 123–138.
- Cílek, V., Morávek, R., Ložek, V., Mikuláš, R., Pokorný, P. (2000). Staropleistocenní brekcie z oříšků břestovce z krasových výplní ve Vitošově. *Speleoforum* 19, 11–14.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., ..., McCabe, A. M. (2009). The last glacial maximum. *Science* 325, 710–714.
- Clark, P. U., Marshall, S. J., Clarke, G. K. C., Hostetler, S. W., Licciardi, J. M., Teller, J. T. (2001). Freshwater forcing of abrupt climate change during the last glaciation. *Science* 293, 283–287.
- Cocker, S., Pisaric, M. F. J., McCarthy, F. M. G., Vermaire, J. C., Beaupre, P., Cwynar, L. C. (2021). Dung analysis of the East Milford mastodons: dietary and environmental reconstructions from central Nova Scotia at 75 ka yr BP. *Canadian Journal of Earth Sciences* 58, 1059–1072.
- Coope, G. R. (1970). Interpretations of Quaternary insect fossils. *Annual Review of Entomology* 15, 97–121.
- Coope, G. R. (1973). Tibetan Species of Dung Beetle from Late Pleistocene Deposits in England. *Nature* 245, 335–336.
- Coope, G. R. (1978). Consistency of insect species versus inconsistency of Quaternary environments. In: L. A. Mound, N. Waloff, eds., *Diversity of Insect Faunas. Symposia of the Royal Entomological Society of London* 9. Blackwell Scientific, 176–187.
- Coope, G. R. (1979). Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 247–267.
- Coope, G. R. (1986). Coleoptera Analysis. 703–713. In: Berglund, B. E. (ed.): *Handbook of Holocene ecology and palaeohydrology*. Wiley, New York.
- Coope, G. R. (2001). Biostratigraphical distinction of interglacial coleopteran assemblages from southern Britain attributed to Oxygen Isotope Stages 5e and 7. *Quaternary Science Reviews* 20, 1717–1722.
- Coope, G. R. (2006). Insect faunas associated with Palaeolithic industries from five sites of pre-Anglian age in central England. *Quaternary Science Reviews* 25, 1738–1754.
- Coope, G. R. (2007). Beetle records: Middle Pleistocene of Europe. In: S. A. Elias, ed., *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, 172–179.
- Coope, G. R., Böcher, J. (2000). Coleoptera from the Late Weichselian deposits at Nørre Lyngby, Denmark and their bearing on palaeoecology, biogeography and palaeoclimate. *Boreas* 29, 26–34.
- Coope, G. R., Field, M. H., Gibbard, P. L., Greenwood, M., Richards, A. E. (2002). Paleontology and biostratigraphy of Middle Pleistocene river sediment in the Mathon Member, at Mathon, Herefordshire, England. *Proceedings of the Geologists' Association* 113, 237–258.
- Coope, G. R., Joachim, M. J. (1980). Lateglacial environmental changes interpreted from fossil Coleoptera from St Bees. In: N. W. Cumbria a kol., eds., *Studies in the Lateglacial of North-West Europe*. Pergamon Press.
- Coope, G. R., Osborne, P. J. (1968). Report on the coleopterous fauna of the Roman well at Barnsley Park, Gloucestershire. *Transactions of the Bristol and Gloucestershire Archaeological Society* 86, 84–87.
- Cooper, A., Turney, C., Hughen, K. A., Brook, B. W., McDonald, H. G., Bradshaw, C. J. (2015). Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holarctic megafaunal turnover. *Science*, 349(6248), 602–606.

- Courtney-Mustaphi, C. J., Steiner, E., von Fumetti, S., Heiri, O. (2024). Aquatic invertebrate mandibles and sclerotized remains in Quaternary lake sediments. *Journal of Paleolimnology* 71, 45–83.
- Cronin, T. M. (2009). Ostracodes: 963–665. In: V. Gornitz, ed., *Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments*. Springer, Dordrecht.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J. I. (1999). Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37, 353–373.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Rofes, J., ..., Castro, J. B. (2011). The Early–Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human expansion in Western Europe: a case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 60(4), 481–491.
- Čermák, S. (2009a). *Lagomorpha (Mammalia) pliocénu a pleistocénu Evropy: revize vybraných taxonů*. PhD disertace, PŘF UK Praha.
- Čermák, S. (2009b). The Plio-Pleistocene record of *Hypolagus* (Lagomorpha, Leporidae) from the Czech and Slovak Republics with comments on systematics and classification of the genus. *Bulletin of Geosciences* 84(3), 497–524.
- Čermák, S., Wagner, J., O., Fejfar, Horáček, I. (2007). New Pliocene localities with micromammals from the Czech Republic: a preliminary report. *Fossil Record* 10, 60–68.
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., ..., Bond, G. (1993). Evidence of general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364, 218–220.
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N., Hammer, C. U., Oeschger, H. (1984). North Atlantic climatic oscillations revealed by deep Greenland ice cores. In: E. J. Hansen, Takahashi, T., eds., *Climate Processes and Climate Sensitivity*. American Geophysical Union, Washington.
- D'Aoust, V. (1857). Observations sur un terrain d'origine météorique ou de transport aerien qui existe au Mexique et sur le phénomène des trombes de poussière auquel il doit principalement son origine. *Bulletin de la Société géologique de France*, Ser. 2, 129–139.
- Davies, P. (2008). *Snails: archaeology and landscape change*. Oxbow Books, Oxford.
- Davis, B. A. S., Brewer, S., Stevenson, A. C., Guiot, J., Contributors, D. (2003). The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews* 22, 1701–1716.
- Davis, M. B. (1976). Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man* 13, 13–26.
- Dearing, J. A. (1994). *Environmental Magnetic Susceptibility*. ChiPublishing, Kenilworth.
- Demek, J., Kukla, J. (1969). *Periglazialzone, Löss, und Paleolithikum der Tschechoslowakei*. Geografický ústav ČSAV, Brno.
- Denton, G. H., Toucanne, S., Putnam, A. E., Barrell, D. J. A., Russell, J. L. (2022). Heinrich Summers. *Quaternary Science Reviews* 295, 107750.
- Dočkalová, K., Stuchlík, E., Hamerlík, L., Bitušík, P., Turek, J., Svitok, M., Novikmec, M., Lackner, R., Dvořák, M., Kopáček, J., Tátosová, J., Camarero, L., Füreder, L., Vondrák, D. (2024). Cold mountain stream chironomids (Diptera) of the genus *Diamesa* indicate both historical and recent climate change. *Environmental Entomology*. nva052.
- Domokos, T., Deli, T., Varga, A., ..., Páll-Gergely, B. (2018). Distribution of *Drobacia banatica* (Rossmässler, 1838) over time and space (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae). *Brukenthal. Acta Musei* 13(3), 459–484.
- Donders, T., Panagiotopoulos, K., Koutsodendris, A., ..., Sadori, L. (2021). 1.36 million years of Mediterranean forest refugium dynamics in response to glacial–interglacial cycle strength. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 118(34), 2026111118.
- Dong, J., Eiler, J., An, Z., ..., Lu, F. (2020). Clumped and stable isotopes of land snail shells on the Chinese Loess Plateau and their climatic implications. *Chemical Geology* 533, 119–414.
- Döppes, D., Rabeder, G. (1997). Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. *Österreichische Akademie Der Wissenschaften* 10, 1–411.
- Dumont, H. J., Pocięcha, A., Zawisza, E., Szerczyńska, K., Worobiec, E., Worobiec, G. (2020). Miocene cladocera from Poland. *Scientific Reports* 10, 12107.

- Duprad-Oualid, F., Rius, D., Bégeot, C., ..., Appelt, O. (2017). Vegetation response to abrupt climate changes in Western Europe from 45 to 14,7k cal a BP: the Bergsee lacustrine record (Black Forest, Germany). *Journal of Quaternary Science* 32, 1008–1021.
- Eggermont, H., Heiri, O. (2012). The chironomid-temperature relationship: expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews* 87, 430–456.
- Eiler, J. M. (2011). Paleoclimate reconstruction using carbonate clumped isotope thermometry. *Quaternary Science Reviews* 30, 3575–3588.
- Elias, S. A. (2001). Coleoptera and Trichoptera.. In: J. P. Smol a kol., eds., *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological Indicators*. Kluwer Academic Publishers, 67–80.
- Elias, S. A. (2010). Advances in Quaternary entomology. *Developments in Quaternary Sciences* 12, 1–288.
- Elias, S. A., Anderson, K., Andrews, J. T. (1996). Late Wisconsin climate in the northeastern United States and southeastern Canada, reconstructed from fossil beetle assemblages. *Journal of Quaternary Science* 11, 417–421.
- Elias, S. A., Matthews, J. V., Jr. (2002). Arctic North American seasonal temperatures in the Pliocene and Early Pleistocene, based on mutual climatic range analysis of fossil beetle assemblages. *Canadian Journal of Earth Sciences* 39, 911–920.
- Elias, S. A., Short, S. K., Birks, H. H. (1997). Late Wisconsin environments of the Bering Land Bridge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 293–308.
- Elias, S. A., Wilkinson, B. J. (1983). Lateglacial insect fossil assemblages from Lobsigensee (Swiss Plateau). *Studies in the Late Quaternary of Lobsigensee*, 3. *Revue de Paleobiologie* 2, 184–204.
- Elmore, D., Phillips, F. M. (1987). Accelerator mass spectrometry for measurement of long-lived radioisotopes. *Science* 236(4801), 543–550.
- Emeis-Schwarz, H., Kohmann, F. (1984). Die Chironomiden (Diptera: Chironomidae) eines versauerten Bergsees, Kleiner Arbersee, Bayerischer Wald. *Gewässerversauerung in der Bundesrepublik Deutschland, Materialien* 1, 84, 397–407.
- Emiliani, C. (1955). Pleistocene temperatures. *The Journal of Geology* 63(6), 538–578.
- Enayat, M. (2015). *20,000 ¹⁴C years of climate and environmental change in Europe: A coleopteran-based reconstruction with an anthropocenic focus*. University of Umeå, magisterská práce.
- Engel, Z., Nývlt, D., Křížek, M., Tremel, V., Jankovská, V., Lisá, L. (2010). Sedimentary evidence of landscape and climate history since the end of MIS 3 in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Quaternary Science Reviews* 29, 913–927.
- Evans, J. G. (1972). *Land of snails in archaeology*. Seminar Press, London and New York.
- Evans, M. E., Heller, F. (2001). Magnetism of loess/paleosol sequences: recent developments. *Earth Science Review* 54, 129–144.
- Eyre, D. M., Rushton, S. P., Luff, M. L., Telfer, M. G. (2005). Investigating the relationships between the distribution of British ground beetle species (Coleoptera, Carabidae) and temperature, precipitation and altitude. *Journal of Biogeography* 32, 921–1106.
- Fejfar, O. (1954). *Nové nálezy fosilních savců na Zlatém koni u Koněprus a na Chlumu u Srbska*. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, magisterská práce.
- Fejfar, O. (1956). Seznam druhů fosilních savců z jeskyně C718 na Zlatém koni u Koněprus. *Věstník Ústředního Ústavu geologického* 31, 274–276.
- Fejfar, O. (1959). Fosilí zástupci rodu *Sicista* Gray, 1827, na území ČSR. *Časopis pro mineralogii a geologii* 4, 25–35.
- Fejfar, O. (1961a). Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei, ČSSR). I. Die Fundumstände und Stratigraphie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 111, 257–273.
- Fejfar, O. (1961b). Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei). II. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 112, 48–82.
- Fejfar, O. (1961c): Review of Quaternary Vertebrata in Czechoslovakia. *Prace Institutu Geologicznego Warszawa* 34, 108–118.
- Fejfar, O. (1964). The Lower Villafranchian vertebrates from Hajnáčka near Filakovo in southern Slovakia. *Rozprawy ÚÚG* 30, 1–115.
- Fejfar, O. (1965). Die unter-mittelpleistozäne Mikrommalier-Fauna aus Dobrkovice, Südböhmen. *Berichte der Geologischen Gesellschaft in der DDR für das Gesamtgebiet der Geologischen Wissenschaften* 10, 57–65.
- Fejfar, O. (1966a). Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei),

- ČSSR. V. *Allosorex stenodus* n. g. n. sp. aus Ivanovce A. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 123(3), 221–248.
- Fejfar, O. (1966b). Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 11, 680–691.
- Fejfar, O. (1970). Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnacka und Ivanovce (Slowakei), ČSSR. VI. Cricetidae (Rodentia, Mammalia. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie* 10, 277–296.
- Fejfar, O. (1975). *Pliomys lenki* auf dem Gebiet der Tschechoslowakein. *Acta Zoologica Cracoviensia* 20, 408–422.
- Fejfar, O. (1976). Recent research at Prezletice. *Current Anthropology* 17, 343–344.
- Fejfar, O., Heinrich, W. D. (1981). Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). *Eclogae geologicae Helvetiae* 4(3), 997–1006.
- Fejfar, O., Heinrich, W. D. (1986). Biostratigraphic subdivision of the European Late Cenozoic based on murid rodents (Mammalia). *Memorie della Società Geologica Italiana* 31, 185–190.
- Fejfar, O., Heinrich, W. D. (1990). Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In: H. Lindsday a kol., eds., *European Neogene mammal chronology*. NATO ASI Series A 180. Plenum Press, New York, 91–117.
- Fejfar, O., Heinrich, W. D., Lindsay, E. H. (1998). Updating the Neogene rodent biochronology in Europe. *Mededelingen Nederlands Instituut Voor Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60, 533–554.
- Fejfar, O., Heinrich, W. D., Pevzner, M. A., Vangenheim, E. A. (1997). Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133, 259–288.
- Fejfar, O., Horáček, I. (1983). Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR. *Schriftenreihe für Geologische Wissenschaften* 19(20), 111–207.
- Fejfar, O., Horáček, I. (1990). Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) of the Pliocene and Quaternary in Czechoslovakia. In: O. Fejfar, W. D. Heinrich, eds., *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids*, 125–132.
- Fejfar, O., Kovanda, J. (1969). Zoopaleontologic investigation of the Quaternary in Czechoslovakia. *Quaternary in Czechoslovakia (History of investigations between 1919–1969)*. Ústřední ústav geologický – Geofond, Praha, 49–67.
- Fellows Yates, J. A., Drucker, D. G., Reiter, E., ..., Krause, J. (2017). Central European woolly mammoth population dynamics: Insights from late pleistocene mitochondrial genomes. *Scientific Reports* 7(1), 17714.
- Feurdean, A., Perşoiu, A., Tanţău, I., ..., Zernitskaya, V., Gaudeny, T. (2014). Climate variability and associated vegetation response throughout Central and Eastern Europe (CEE) between 60 and 8 ka. *Quaternary Science Reviews* 106, 206–224.
- Fink, J., Kukla, G. (1977). Pleistocene climates in central Europe: at least 17 interglacials after the Olduvai event. *Quaternary Research* 7, 363–371.
- Florineth, D., Schlüchter, C. (2000). Alpine evidence for atmospheric circulation patterns in Europe during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Research* 54, 295–308.
- Forman, S. L., Hockaday, W., Liang, P., Ramsey, A. (2021). Radiocarbon age offsets, ontogenetic effects, and potential old carbon contributions from soil organic matter for pre-bomb and modern detritivorous gastropods from central Texas, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 583, 110671.
- Fostowicz-Frelik, Ł. (2008). First record of *Trogontherium cuvieri* (Mammalia, Rodentia) from the middle Pleistocene of Poland and review of the species. *Geodiversitas* 30(4), 765–778.
- Francis, C. P., Engels, S., Matthews, I. P., ..., Candy, I. (2021). A multi-proxy record of abrupt cooling events during the Windermere Interstadial at Crudale Meadow, Orkney, UK. *Journal of Quaternary Science* 36, 325–338.
- Frenzel, B. (1968). Pleistocene vegetation of Northern Eurasia – recent vegetation of Northern Eurasia resulted from a relentless contest between steppe and forest. *Science* 161, 637–649.
- Frenzel, B. (1987). Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters. *Mitteilungen Der Naturforschenden Gesellschaft Luzern* 29, 99–122.
- Frey, D. G. (1964). Remains of animals in Quaternary lake and bog sediments and their interpretation. *Archiv Für Hydrobiologie* 2, 1–114.
- Frič, A., Vávra, V. (1898). Výzkumy zvířeny ve vodách Českých. III. Výzkumy dvou jezer šumavských, Čer-

- ného a Čertova jezera. *Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech* X(3), 1–69.
- Frodlová, J., Hájková, P., Horsák, M. (2018). Effect of sample size and resolution on palaeomalacological interpretation: a case study from Holocene calcareous-fen deposits. *Journal of Quaternary Science* 33(1), 68–78.
- Füköh, L., Krolopp, E., Sümegi, P. (1995). Quaternary malacostratigraphy in Hungary. *Malacological Newsletter*, Suppl. 1, 1–218.
- Gaudenyi, T., Nenadič, D., Stejič, P., Jovanovič, M., Bogičević, K. (2015). Stratigraphic revision of the Quaternary material from the vicinity of Belgrade and the Serbian segment of the Tisza valley analysed by V. D. Laskarev. *Quaternary International* 357, 93–109.
- Geel, B., Coope, G. R., Hammen, T. (1989). Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology* 60, 25–129.
- Gerasimenko, N. (2006). Upper Pleistocene loess-palaeosol and vegetational successions in the middle Dnieper area, Ukraine. *Quaternary International* 149, 55–66.
- Gibbard, P. L., Head, M. J., Walker, M. J. (2010). Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Journal of Quaternary Science* 25(2), 96–102.
- Gibbard, P. L., Smith, A. G., Zalasiewicz, J. A., Barry, T. L., Cantrill, D., Coe, A. L., Waters, C. N. (2005). What status for the Quaternary? *Boreas* 34, 1–6.
- Gignoux, M. (1910). Sur la classification du Pliocène et du Quaternaire dans l'Italie du Sud. *Ac. d. Sc. Paris, Comptes Rendus* 150, 841–844.
- Girod, A. (2011). Land snails from Late Glacial and Early Holocene Italian sites. *Quaternary International* 24, 1, 105–116.
- Gomez, V. C. G., Verdu, J. R., Zurita, G. A. (2020). Thermal niche helps to explain the ability of dung beetles to exploit disturbed habitats. *Scientific Reports*. 10, 13364.
- Goñi, M. F. S. (2022). The climatic and environmental context of the late Pleistocene. In: F. Romagnoli, F. Rivals, eds., *Updating Neanderthals. Understanding Behavioural Complexity in the Late Middle Palaeolithic*. Elsevier, Academic Press, 17–37.
- Goodfriend, G. A. (1986). Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Biology* 35(2), 204–223.
- Goodfriend, G. A. (1992a). Rapid racemization of aspartic acid in mollusc shells and potential for dating over recent centuries. *Nature* 357, 399–401.
- Goodfriend, G. A. (1992b). The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 11(6), 665–685.
- Goodfriend, G. A., Magaritz, M., Gat, J. R. (1989). Stable isotope composition of land snail body water and its relation to environmental waters and shell carbonate. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53(12), 3215–3221.
- Goodfriend, G. A., Stipp, J. J. (1983). Limestone and the problem of radiocarbon dating of land-snail shell carbonate. *Geology* 11, 575–577.
- Grafenstein, U. von, Belmecheri, S., Eicher, U., ..., Ammann, B. (2013). The oxygen and carbon isotopic signatures of biogenic carbonates in Gerzensee, Switzerland, during the rapid warming around 14,685 years BP and the following interstadial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 391, 25–32.
- Grafenstein, U. von, Eicher, U., Erlenkeuser, H., Ruch, P., Schwander, J., Ammann, B. (2000). Isotope signature of the Younger Dryas and two minor oscillations at Gerzensee (Switzerland): palaeoclimatic and palaeolimnologic interpretation based on bulk and biogenic carbonates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 215–229.
- Grafenstein, U. von, Erlenkeuser, H., Brauer, A., Jouzel, J., Johnsen, S. J. (1999). A mid-European decadal isotope-climate record from 15,500 to 5000 years BP. *Science* 284(5420), 1654–1657.
- Greenwood, M. T., Wood, P. J., Monk, W. A. (2006). The use of fossil caddisfly assemblages in the reconstruction of flow environments from floodplain palaeochannels of the River Trent, England. *Journal of Paleolimnology* 35, 747–761.
- Griffiths, H., Holmes, J. A. (2000). *Non-marine ostracods & Quaternary palaeoenvironments*. Quaternary Research Association, London.
- Grossman, E. L., Ku, T. L. (1986). Oxygen and Carbon Isotope Fractionation in Biogenic Aragonite – Temperature Effects. *Chemical Geology* 59(1), 59–74.
- Haase, G., Lieberoth, I., Ruske, R. (1970). Sedimente und Palaöböden im Löss. *Petermanns Geographische Mitteilungen* 274, 99–212.
- Haesaerts, P. (1985). Les loess du Pléistocène supérieur en Belgique. Comparaisons avec les séquences d'Eu-

- rope centrale. *Bulletin de l'Association Française Pour l'Etude Du Quaternaire (Paris)* 22/23, 105–115.
- Haesaerts, P., Vliet-Lanoë, B. (1974). Compte-rendu de l'excursion du 25 mai 1974 consacrée à la stratigraphie des limons aux environs de Mons. *Annales de la Société Géologique de Belgique* 97 (2), 547–560.
- Hájková, P., Pařil, P., Petr, L., Chattová, B., Grygar, T. M., Heiri, O. (2016). A first chironomid-based summer temperature reconstruction (13–5 ka BP) around 49°N in inland Europe compared with local lake development. *Quaternary Science Reviews* 141, 94–111.
- Hardenbroek, M., Gröcke, D. R., Peter, E., Sauer, P. E., Elias, S. A. (2012). North American transect of stable hydrogen and oxygen isotopes in water beetles from a museum collection. *Journal of Paleolimnology* 48, 461–470.
- Hardy, B. L. (2010). Climatic variability and plant food distribution in Pleistocene Europe: Implications for Neanderthal diet and subsistence. *Quaternary Science Reviews* 29(5–6), 662–679.
- Harzhauser, M., Neubauer, T. A. (2021). A review of the land snail faunas of the European Cenozoic – composition, diversity and turnovers. *Earth-Science Reviews* 217, 103610.
- Hayashi, M. (2007). Beetle records: Late Pleistocene of Japan. 196–212. In: S.A. Eliot, ed., *Encyclopedia of Quaternary science*. Elsevier, Amsterdam.
- Heinrich, H. (1988). Origin and consequences of cyclic ice rafting in the northeast Atlantic ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research* 29, 142–152.
- Heinrich, W. D. (1978). Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkundliche Informationen* 2, 3–21.
- Heinrich, W. D. (1982). Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. *Zeitschrift Für Geologische Wissenschaften* 10(6), 683–735.
- Heiri, O., Brooks, S. J., Birks, H. J. B., Lotter, A. F. (2011). A 274-lake calibration data-set and inference model for chironomid-based summer air temperature reconstruction in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30, 3445–3456.
- Heiri, O., Brooks, S. J., Renssen, H., ..., Lotter, A. F. (2014). Validation of climate model-inferred regional temperature change for late-glacial Europe. *Nature Communications* 5(1), 4914.
- Heiri, O., Lotter, A. F. (2003). 9000 years of chironomid assemblage dynamics in an Alpine lake: long-term trends, sensitivity to disturbance, and resilience of the fauna. *Journal of Paleolimnology* 30, 273–289.
- Heiri, O., Schilder, J., Hardenbroek, M. (2012). Stable isotopic analysis of fossil chironomids as an approach to environmental reconstruction: state of development and future challenges. In *Proceedings of the 18th International Symposium on Chironomidae. Fauna norvegica* 31, 7–18.
- Heller, F. (1930). Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B – Geologie und Paläontologie, Beilage-Band* 63, 247–298.
- Heller, F. (1983). *Die Höhlenruine Hunas bei Hartmannshof (Landkreis Nürnberberger Land)*. Quartär-Bibliothek 4, Ludwig Röhrscheid Verlag, Bonn.
- Heller, F., Liu, X. M., Liu, T. S., Xu, T. C. (1991). Magnetic-susceptibility of Loess in China. *Earth and Planetary Science Letters* 103, 301–310.
- Helmens, K. F. (2014). The last interglacial-glacial cycle (MIS 5–2) re-examined based on long proxy records from central and northern Europe. *Quaternary Science Reviews* 86, 115–143.
- Henriksen, K. L. (1933). Undersoegelser over Danmark-Skoanes kvartaere Insektafauna. *Videnskabelige Meddelelser fra Danske naturhistorisk Foerening I Kjoebhavn* 96, 77–355.
- Hewitt, G. M. (2001). Speciation, hybrid zones and phylogeography-or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10(3), 537–549.
- Hijszeler, G. C. W. J. (1957). Late-glacial human cultures in the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 19, 288–302.
- Hinton, M. (1926). *Monograph of Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct*. Vol. 1. British Museum (Natural History), London.
- Hoek, W. (1997). Palaeogeography of late glacial vegetations. Aspects of late glacial and early Holocene vegetation, abiotic landscape, and climate in The Netherlands. *Netherlands Geographical Studies* 230, 1–147.
- Hoesel, A., Hoek, W. Z., Braadbaart, F., van der Plicht, J., Pennock, G. M., Drury, M. R. (2012). Nanodiamonds and wildfire evidence in the Usselo horizon postdate the Allerød-Younger Dryas boundary. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 109, 7648–7653.

- Hofmann, W. (2000). Response of the chydorid faunas to rapid climatic changes in four alpine lakes at different altitudes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 281–292.
- Hofmann, W., Winn, K. (2000). The Littorina transgression in the western Baltic Sea as indicated by subfossil Chironomidae (Diptera) and Cladocera (Crustacea). *International Review of Hydrobiology* 85, 267–291.
- Hofreiter, M., Rabeder, G., Jaenicke-Després, V., ..., Pääbo, S. (2004). Evidence for reproductive isolation between cave bear populations. *Current Biology* 14(1), 40–43.
- Hokr, Z. (1951). Methoda kvantitativního stanovení klimatu ve čtvrtohorách podle savčích společenstev. *Sborník ÚÚG* 18, 209–219.
- Holcová, K., Suchánek, V., Heřmanová, Z., Vondrák, D. (2020). The first evidence of bioerosion in chitinous lacustrine microfossils from glacial lakes (Late Pleistocene and Holocene, Bohemian Forest. *Palaios* 35, 317–326.
- Holden, A. R., Southon, J. R., Kipling, W., Kirby, M. E., Aalbu, R. L. (2017). A 50,000 year insect record from Rancho La Brea, Southern California: Insights into past climate and fossil deposition. *Quaternary Science Reviews* 168, 123–136.
- Holman, J. A. (1998). *Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe*. Vol. 38. Oxford University Press.
- Holmes, J. A. (2001). In: J. P. Smol a kol., eds., *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological Indicators*. Kluwer Academic Publishers, 125–152.
- Horáček, I. (1981). Comments on the lithostratigraphic context of the Early Pleistocene mammal biozones of central Europe. In: V. Šibrava, F. W. Shotton, eds., *Project 73/1/24, Quaternary glaciations in the northern hemisphere*. ÚÚG, Praha, 99–117.
- Horáček, I. (1990). On the context of Quaternary arvicolid evolution: changes in community development. In: O. Fejfar, W. D. Heinrich, eds., *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids*. ÚÚG, Praha, 201–222.
- Horáček, I. (2000). Glacial Cycles and Mammalian Biodiversity of Central Europe: Large Scale Migrations or Vicariance Dynamics? *Geolines* 11, 103–107.
- Horáček, I. (2015). Biodiverzita střední Evropy a kvartérní paleozoologie. *Vesmír* 94, 434–439.
- Horáček, I. (2023). Potíže s oceánským THC. *Vesmír* 102, 414–420.
- Horáček, I., Bláha, V., Wagner, J., Čermák, S., Žák, K., Ryšánek, K. (2016). Speleologie a výzkum kvartéru na Chlumu u Srbska: historie a současný stav. *Český kras* 42, 5–22.
- Horáček, I., Čermák, S., Wagner, J. (2022). Po stopách čtvrtohorního života. In: Žák, K., Cílek, V., Majer, M., eds., *Srdce Českého krasu. Obec Srbsko a krajina v jeho okolí*. Dokořán, Praha, 48–59.
- Horáček, I., Hadravová, T., Čermák, S., Žák, K. (2022). Pleistocenní fauna z Kubrychtovy jeskyně v Tetíně v Českém krasu. *Český kras* 22, 18–22.
- Horáček, I., Knitlova, M., Wagner, J., Kordos, L., Nadachowski, A. (2013). Late Cenozoic history of the genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia) in central Europe. *Plos One* 8(5), 62498.
- Horáček, I., Lebedová, K. (2022). Cricetinae in the Quaternary fossil record of the Czech Republic and Slovakia (Rodentia: Cricetidae). *Lynx, Series Nova* 53, 365–415.
- Horáček, I., Ložek, V. (1988). Palaeozoology and the mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozprawy Československé akademie věd – řada matematických a přírodních věd* 98(4), 1–106.
- Horáček, I., Ložek, V., Knitlová, M., Juříčková, L. (2015). Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain glaciers. In: S. Sázelová a kol., eds., *Forgotten Times and Spaces: New Perspectives in Paleoanthropological, Paleoetnological and Archeological Studies*. ARÚ Brno, Masaryk University, 363–377.
- Horáček, I., Maul, L. C., Mlíkovský, J., Sabol, M., Čermák, S., Wagner, J. (2024). In memory of Oldřich Fejfar. *Fossil Imprints* 80(2). III–XXVII.
- Horáček, I., Sánchez-Marco, A. (1984). Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 9, 560–576.
- Horáčková, J., Ložek, V., Juříčková, L. (2015). List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. *Quaternary International* 357, 207–211.
- Horáčková, J., Podroužková, Š., Juříčková, L. (2023). Holocene transformation of natural steppe into an agricultural landscape in the Polabí and Pojizeří

- Lowlands, Czech Republic, based on mollusc evidence. *The Holocene* 34(1), 109–119.
- Horne, D. J., Curry, B. B., Mesquita-Joanes, F. (2012). Mutual climatic range methods for Quaternary ostracods. *Developments in Quaternary Science* 17, 65–84.
- Horsák, M. (2011). Mollusc assemblages in palaeoecological reconstructions: an investigation of their predictive power using transfer function models. *Boreas* 40, 459–467.
- Horsák, M., Chytrý, M. (2010). Krajiny zamrzlé v čase I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové. *Živa* 58, 118–120.
- Horsák, M., Chytrý, M., Pokryszko, B. ..., Valachovič, M. (2010). Habitats of relict terrestrial snails in southern Siberia: Lessons for the reconstruction of palaeoenvironments of full-glacial Europe. *Journal of Biogeography* 37, 1450–1462.
- Horsák, M., Juříčková, L., Škodová, J., Ložek, V. (2016). *Pupilla alluvionica* Meng & Hoffmann, 2008: A Land Snail Extant in the Altai Refugium Recognised for the First Time in Central European Early-Middle Pleistocene Glacials. *Malacologia* 59, 2, 223–230.
- Hošek, J., Hambach, U., Lisá, L., ..., Knésl, I. (2015). An integrated rock-magnetic and geochemical approach to loess/paleosol sequences from Bohemia and Moravia (Czech Republic): implications for the Upper Pleistocene paleoenvironment in central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 418, 344–358.
- Hošek, J., Lisá, L., Hambach, U., ..., Horsák, M. (2015). Middle Pleniglacial pedogenesis on the north-western edge of the Carpathian Basin: a multidisciplinary investigation of the Biňa pedosedimentary section, SW Slovakia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 487, 321–339.
- Hošek, J., Pokorný, P., Kubovčík, V., ..., Bučkuliaková, S. (2014). Late glacial climatic and environmental changes in eastern-central Europe: Correlation of multiple biotic and abiotic proxies from the Lake Švarcenberk, Czech Republic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 396, 155–172.
- Hošek, J., Pokorný, P., Prach, J., ..., Trubač, J. (2017). Late Glacial erosion and pedogenesis dynamics: Evidence from high-resolution lacustrine archives and paleosols in south Bohemia (Czech Republic). *Catena* 150, 261–278.
- Hošek, J., Pokorný, P., Storch, D., ..., Horáček, I. (2024): Hot spring oases in the periglacial desert as the Last Glacial Maximum refugia for temperate trees in Central Europe. *Science Advances* 10, eado6611.
- Hošek, J., Prach, J., Křížek, M., Šída, P., Pokorný, P. (2019a). Buried Late Weichselian thermokarst landscape discovered in the Czech Republic, central Europe. *Boreas* 48(4), 988–1005.
- Hošek, J., Prach, J., Šída, P., ..., Dohnal, J. (2016). Sedimentární vývoj pozdně glaciální jezer u Veselí nad Lužnicí / Sedimentary development of the Late Glacial lakes near Veselí nad Lužnicí (South Bohemia). *Geoscience Research Reports* 49, 157–164.
- Hošek, J., Valenta, J., Rappich, V., ..., Pokorný, P. (2019b). Nově identifikované pleistocenní maary v západních Čechách. Newly identified Pleistocene maars in Western Bohemia (Czech Republic). *Geoscience Research Reports* 52, 89–96.
- Hošková, K., Pokorná, A., Neustupa, J., Pokorný, P. (2021). Inter- and intraspecific variation in grass phytolith shape and size: a geometric morphometrics perspective. *Annals of Botany* 127, 191–201.
- Howard, L. C., Wood, P. J., Greenwood, M. T., ..., Exterence, C. A. (2010). Sub-fossil Chironomidae as indicators of palaeoflow regimes: integration into the PalaeoLIFE flow index. *Journal of Quaternary Science* 25, 1270–1283.
- Howard, L. C., Wood, P. J., Greenwood, M. T., Rendell, H. M. (2009). Reconstructing riverine paleoflow regimes using subfossil insects (Coleoptera and Trichoptera): the application of the LIFE methodology to paleochannel sediments. *Journal of Paleolimnology* 42, 453–466.
- Huntley, B., Alfano, M. J., Allen, J. R., Pollard, D., Tzedakis, P. C., de Beaulieu, J. L., ..., Watts, B. (2003). European vegetation during Marine Oxygen Isotope Stage-3. *Quaternary Research* 59(2), 195–212.
- Huntley, D., Godfrey-Smith, D., Thewalt, M. (1985). Optical dating of sediments. *Nature* 313, 105–107.
- Chamutiová, T., Hamerlík, L., Bitušík, P. (2020). Sub-fossil chironomids (Diptera, Chironomidae) of lakes in the Tatra Mountains: an illustrated guide. *Zootaxa* 4819, 216–264.
- Channell, J. E. T., Vígliotti, L. (2019). The role of geomagnetic field intensity in Late Quaternary evolution of humans and large mammals. *Reviews of Geophysics* 57, 709–738.
- Iannucci, A., Mecozzi, B., Sardella, R., Iurino, D. A. (2021). The extinction of the giant hyena

- Pachycrocuta brevirostris* and a reappraisal of the Epivillafranchian and Galerian Hyaenidae in Europe: Faunal turnover during the early-middle Pleistocene transition. *Quaternary Science Reviews* 272, 107240.
- Ilyashuk, B., Gobet, E., Heiri, O., Lotter, A. F., Leeuwen, J. F. N., Knaap, W. O., Ilyashuk, E., Oberli, F., Ammann, B. (2009). Lateglacial environmental and climatic changes at the Maloja Pass, Central Swiss Alps, as recorded by chironomids and pollen. *Quaternary Science Reviews* 28, 1340–1353.
- Ilyashuk, E. A., Ilyashuk, B. P., Heiri, O., Spötl, C. (2020). Summer temperatures and lake development during the MIS 5a interstadial: New data from the Unterangerberg palaeolake in the Eastern Alps, Austria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 560, 110020.
- Ilyashuk, E. A., Ilyashuk, B. P., Heiri, O., Spötl, C. (2022). Summer temperatures and environmental dynamics during the Middle Würmian (MIS 3) in the Eastern Alps: Multi-proxy records from the Unterangerberg palaeolake, Austria. *Quaternary Science Advances* 6, 100050.
- Ivanov, M. (2006). Herpetofauna středního pleistocénu Mladečských jeskyní (Morava, Česká republika) a její paleoekologický význam. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Geologicae* 81, 235–252.
- Ivanov, M. (2007). Herpetological assemblages from the Pliocene to middle Pleistocene in Central Europe: palaeoecological significance. *Geodiversitas* 29(2), 297–320.
- Iversen, J. (1954). The Late-glacial flora of Denmark and its relation to climate and soil. *Danmarks Geologiske Undersøgelse Ser. II* (80) 11, 80–87.
- Iversen, J. (1958). The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. *Uppsala Universitets Årsskrift* 6, 210–215.
- Iversen, J. (1960). Problems of the early post-glacial forest development in Denmark. *Danmarks Geologiske Undersøgelse IV række* 4, 1–32.
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 243–273.
- Jäger, K.-D., Ložek, V. (2003). On the practicability of Palaeomalacological criteria for dating Pleistocene interglacial sites in Central Europe. *Veröffentlichungen des Landesamtes für Archäologie Sachsen Anhalt – Landesmuseum f. Vorgeschichte* 57, 273–280.
- Jamrichová, E., Potůčková, A., Horsák, M., Hajnalová, M., Barta, P., Tóth, P., Kuneš, P. (2014). Early occurrence of temperate oak-dominated forest in the northern part of the Little Hungarian Plain, SW Slovakia. *The Holocene* 24, 1810–1824.
- Jankovská, V. (2006). Late Glacial and Holocene history of Plešné Lake and its surrounding landscape based on pollen and palaeoalgalogical analyses. *Biologia* 61, 371–385.
- Jankovská, V. (2008). Slovak and Moravian Carpathians in the last glacial period—an island of “Siberian taiga” in Europe. *Phytopedon* 7, 122–130.
- Jankovská, V., Chromý, P., Nižnanská, M. (2002). Ša-fárka - first palaeobotanical data of the character of Last Glacial vegetation and landscape in the West Carpathians (Slovakia). *Acta Palaeobotanica, Kraków* 42(1), 29–52.
- Jankovská, V., Pokorný, P. (2008). Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). *Preslia* 80, 307–324.
- Jankovská, V., Pokorný, P. (2015). Native occurrence of larch (*Larix*) in Central Europe: Overview of currently available fossil record. In: S. Sázelová a kol., eds., *Forgotten times and spaces: New perspectives in paleoanthropological, paleoetnological and archeological studies*. ARÚ Brno; Masaryk University, 80–90.
- Jánossy, D. (1986). *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Akadémiai Kiadó et Elsevier, Budapest-Amsterdam.
- Janssens, M. M., Kasse, C., Bohncke, S. J. P., ..., Hoek, W. Z. (2012). Climate-driven fluvial development and valley abandonment at the last glacial-interglacial transition (Oude IJssel-Rhine, Germany). *Netherlands Journal of Geosciences*, 91(1–2), 37–62.
- Jary Z. (2000). Struktury peryglacialne vistuliańskiej sekwencji lessowej na Płaskowyżu Głubczyckim. In: M. Łanczont (ed.). *Glacja i peryglacja na międzyrzeczu Sanu i Dniestru, przewodnik seminarium terenowego II, Krasieczyn*, 50–52.
- Jersak, J. (1973). Lithology and stratigraphy of the loess on the Southern Polish Uplands. *Acta Geographica Lodziensia* 32, 74–96.
- Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dansgaard, W., ..., Steffensen, J. P. (1992). Irregular glacial interstadials recorded in a new Greenland ice core. *Nature* 359(6393), 311–313.
- Jönsson, B. L. (1988). *The late Weichselian macrofossil flora at Kullaberg, S Sweden, and its palaeoenvironment*.

- ronmental implications. Lundqua thesis 24. Lund University.
- Juggins, S. (2009). Transfer functions. In: V. Gornitz, ed., *Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments*. Springer, Dordrecht.
- Juříčková, L., Horsák, M., Horáčková, J., Abrham, V., Ložek, V. (2014a). Pattern of land-snail succession in Central Europe over the 15,000 years: Man changes along environmental, spatial and temporal gradients. *Quaternary Science Reviews* 93, 155–166.
- Juříčková, L., Horáčková, J., Ložek, V. (2014b). Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quaternary Research* 82, 222–228.
- Juříčková, L., Ložek, V., Horáčková, J., Tlachač, P., Horáček, I. (2013). Holocene succession and biogeographical importance of mollusc fauna in the Western Sudetes (Czech Republic). *Quaternary International* 23, 12, 1811–1823.
- Juříčková, L., Menšík, J., Horáčková, J., Ložek, V. (2021). Mollusc successions reveal northward postglacial shifts of Alpine species ranges (Bohemian Massif, Czech Republic). *The Holocene* 3, 1327–13381.
- Juříčková, L., Pokorný, P., Hošek, J., ..., Ložek, V. (2018). Early postglacial recolonization, refugial dynamics and the origin of a major biodiversity hotspot. A case study from the Malá Fatra mountains, Western Carpathians, Slovakia. *The Holocene* 28(4), 583–594.
- Juříčková, L., Šída, P., Horáčková, J., Ložek, V., Pokorný, P. (2020). The lost paradise of snails: Transformation of the middle-Holocene forest ecosystems in Bohemia, Czech Republic, as revealed by declining land snail diversity. *The Holocene* 30(9), 1254–1265.
- Juříčková, L., Žák, K. (2020). Vzpomínka na Jiřího Kovandu. *Malacologica Bohemoslovaca* 19, 61–70.
- Kadlec, J., Kletetschka, G., Vondrák, D. (2019). Evropa se rozpadá. *Vesmír* 98(149), 434–437.
- Kafka, J. (1892). Hlodavci země české žijící i fosilní. *Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech* VIII(5), 1–79.
- Kafka, J. (1900): Šelmy země české, žijící i fosilní. *Archiv pro přírodovědné prozkoumání Čech* X (6), 1–100.
- Kafka, J. (1909). Kopytníci země české žijící i vyhynulí. Ungulata, oddíl I. *Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech* XIV(5), 1–68. Praha.
- Kafka, J. (1916). Kopytníci země české žijící i vyhynulí. Ungulata, díl II. *Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech* XVI(3), 1–79.
- Kahlke, R. D., García, N., Kostopoulos, D. S., ..., Titov, V. V. (2011). Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30, 1368–1395.
- Kaiser, K., Hilgers, A., Schlaak, N., ..., Przegietka, K. (2009). Palaeopedological marker horizons in northern central Europe: characteristics of Lateglacial Usselo and Finow soils. *Boreas* 38, 591–609.
- Kasse, C. (2002). Sandy aeolian deposits and environments and their relation to climate during the last glacial maximum and Lateglacial in northwest and central Europe. *Progress in Physical Geography* 26, 507–532.
- Kasse, C., Huitzer, A. S., Krzyszkowski, D., Bohncke, S. J. P., Coope, G. R. (1998). Weichselian Late-Pleniglacial and Late-Glacial depositional environment, Coleoptera and periglacial climate records from central Poland (Belchatow). *Journal of Quaternary Science* 13, 455–469.
- Kjær, K. H., Winther Pedersen, M., De Sanctis, B., ..., Willerslev, E. (2022). A 2-million-year-old ecosystem in Greenland uncovered by environmental DNA. *Nature* 612(7939), 283–291.
- Kletetschka, G., Vondrák, D., Hrubá, J., ..., Stuchlik, E. (2018). Cosmic-impact event in lake sediments from Central Europe postdates the Laacher See eruption and marks onset of the Younger Dryas. *The Journal of Geology* 126(6), 561–575.
- Kletetschka, G., Vondrák, D., Hrubá, J., Knaap, W. O., Leeuwen, J. F. N., Heurich, M. (2019). Laacher See tephra discovered in Bohemian Forest, Germany, east of the eruption. *Quaternary Geochronology* 51, 130–139.
- Klika, B. (1891). Die tertiaeren Land- und Süßwasser-Conchylien des nordwestlichen Böhmen. *Archiv Für Die Naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* 7(4) 1–121.
- Klíma, B., Kukla, J., Ložek, V., de Vries, H. (1962). Stratigraphie des Pleistozäns und Alter des paläolithischen Rastplatzes in der Ziegelei von Dolní Věstonice (Unter-Wisternitz). *Anthropozoikum* 11, 93–145.
- Kneblová, V. (1960). *Paleobotanický Výzkum interglaciálních travertínů v Gánovcích: VI/4*. Slovenská akademia vied.

- Knebllová-Vodičková, V. (1960). Entwicklung der Vegetation im Elster-Saale-Interglazial im Suchá-Stonava-Gebiet: (Ostrava-Gebiet). *Anthropozoikum* 9, 129–174.
- Knitlová, M., Horáček, I. (2017a). Late Pleistocene–Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in central Europe. *PLoS One* 12(3), 0173668.
- Knitlová, M., Horáček, I. (2017b). Genus *Apodemus* in the Pleistocene of Central Europe: when did the extant taxa appear? *Fossil Imprint* 74(3–4), 460–481.
- Kočí, A., Ložek, V., Małkowski, Z. (1974). Palaeomagnetic investigation of the Suchdol Terrace of the River Vltava. *Studia Geophysica et Geodaetica* 18(3), 259–265.
- Koenigswald, W. (1992). Various aspects of migrations in terrestrial mammals in relation to Pleistocene faunas of Central Europe. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 39–47.
- Koenigswald, W., Heinrich, W. D. (1996). Kurze Charakterisierung der Veränderungen in der Säugetierfauna des Jungquartärs in Mitteleuropa. *Tübinger Monographien Zur Urgeschichte* 11, 437–448.
- Koenigswald, W., Heinrich, W. D. (1999). Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa – der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. *Kaupia, Darmstädter Beiträge Zur Naturgeschichte* 9, 53–112.
- Kolfschoten, T. van (2000). The Eemian mammal fauna of central Europe. *Netherlands Journal of Geosciences* 79(2–3), 269–281.
- Kolfschoten, T. van, Turner, E. (1996). Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. In: C. Turner, ed., *The Early Middle Pleistocene in Europe*. CRC Press.
- Komar, M., Lanczont, M., Madeyska, T. (2009). Spatial vegetation patterns based on palynological records in the loess area between the Dnieper and Odra Rivers during the last interglacial-glacial cycle. *Quaternary International* 198(1–2), 152–172.
- Korábek, O., Adamcová, T., Pročková, M., Petrusek, A., Hausdorf, B., Juříčková, L. (2023). In both directions: expansions of European land snails to the north and south from glacial refugia. *Journal of Biogeography* 5, 654–668.
- Korábek, O., Juříčková, L., Petrusek, A. (2020). Inferring the sources of postglacial range expansion in two large European land snails. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 58(4), 944–956.
- Korábek, O., Petrusek, A., Juříčková, L. (2018). Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 123(1), 218–234.
- Kordos, L. (1987). Climastratigraphy of Upper Pleistocene vertebrates and the conditions of loess formation in Hungary. *GeoJournal* 15, 163–166.
- Korhola, A., Rautio, M. (2001). Cladocera and other branchiopod crustaceans. In: J. P. Smol a kol., eds., *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological Indicators*. Kluwer Academic Publishers, 5–42.
- Kormos, T. (1930). Diagnosen neuer Säugetiere aus dem Oberpliozänen fauna des Somlyóberges bei Püspökföld. *Annales Musei Nationalis Hungarici* 27, 237–246.
- Kormos, T. (1938). *Mimomys newioni* F. Major und *Lagurus panonicus* Korm., zwei gleichzeitige verwandte Wühlmäuse von verschiedener phylogenetischer Entwicklung. *Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 57, 353–379.
- Kotrys, B., Plóciennik, M., Sydor, P., Brooks, S. J. (2020). Expanding the Swiss-Norwegian chironomid training set with Polish data. *Boreas* 49, 89–107.
- Kovanda, J. (1982). Pleistocenní měkkýši Brněnské kotliny. *Studia Geographica* 80, 181–201.
- Kovanda, J. (1995). Revision of the fossil molluscs of the upper part of the talus cone profile at the Stránská skála Hill near Brno. *Anthropos* 26, 137–144.
- Kovanda, J. (2005). Nová lokalita vzácného plže *Gastropoda theeli* (West.) od Pátku u Loun. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2004*, 59–61.
- Kovanda, J., Horáček, I., Symonová, R. (2005). Pátek, Levousy a Chlumčany – významné fosiliferní středopleistocenní lokality na pravém břehu Ohře mezi Louny a Libochovicemi. *Malacologica Bohemoslovaca* 3, 149–172.
- Kovanda, J., Smolíková, L., Horáček, I. (1995). New data on four classic loess sequences in Lower Austria. *Sborník geologických věd (Anthropozoikum)* 22, 63–85.
- Kowalski, K. (2001). Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria* 72, 3–389.
- Krahn, K. J., Tucci, M., Urban, B., ..., Schwalb, A. (2021). Aquatic and terrestrial proxy evidence for Middle Pleistocene palaeolake and lake-shore development

- at two Lower Palaeolithic sites of Schöningen, Germany. *Boreas* 50, 723–745.
- Krahn, K. J., Urban, B., Pinkerneil, S., ..., Schwalb, A. (2024). Temperature and palaeolake evolution during a Middle Pleistocene interglacial–glacial transition at the Palaeolithic locality of Schöningen, Germany. *Boreas*, 53, 504–524.
- Krause-Dellin, D., Steinberg, C. (1984). Evidence of lake acidification by a novel biological pH-meter. *Environmental Technology Letters* 5, 403–406.
- Krause-Dellin, D., Steinberg, C. (1986). Cladoceran remains as indicators of lake acidification. *Hydrobiologia* 143, 129–134.
- Kretzoi, M. (1941). Neue Antilopen-form aus dem Soproner Sarmat. *Földtani Közlöny* 71, 7–12.
- Kretzoi, M. (1956). Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. *Geologica Hungarica, Ser. Paleontologica* 27, 125–264.
- Kretzoi, M. (1957). Wirbeltierfaunistische Aufgaben zur Quartärchronologie der Jankovich-Höhle. *Folia Archeologica* 9, 16–21.
- Kretzoi, M. (1969a). Sketch of the late Cenozoic (Pliocene and Quaternary) terrestrial stratigraphy of Hungary. *Földtani Közlöny* 3, 179–204.
- Kretzoi, M. (1969b). Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie - Stand 1969. *Vertebrata Hungarica* 11, 155–193.
- Kretzoi, M., Vértes, L. (1965). The role of Vertebrate faunas and Palaeolithic industries of Hungary in Quaternary stratigraphy and chronology. *Acta Geologica Hungarica* 9, 125–144.
- Kubovčík, V., Hošek, J., Heiri, O., ..., Pokorný, P. (2021). Chironomid-based temperature and environmental reconstructions of the Last Glacial Termination in southern Bohemia, Czech Republic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 567, 110239.
- Kučera, J., Šůvová, Z., Horáček, I. (2009). Early Middle Pleistocene glacial community of rodents (Rodentia): Stránská skála cave. *Lynx, Series Nova* 40, 43–69.
- Kühl, N., Litt, T. (2007). 16. Quantitative time-series reconstructions of holsteinian and Eemian temperatures using botanical data. In: F. Sirocko, M. Claussen, M. F. Sánchez Goñi, T. Litt, eds., *Developments in Quaternary Sciences*. Volume 7. Elsevier, 239–254.
- Kukla, G. (1977). Pleistocene Land-Sea Correlations I. Europe. *Earth Science Reviews* 13, 307–374.
- Kukla, G. (1978). The classical European glacial stages: correlation with deep-sea sediments. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 6, 57–93.
- Kukla, G. (1999). Stratigraphy of loess sequence: advances and problems. *Loessfest '99, Extended Abstracts* University of Bonn and CQR, Royal Holloway, Univ. of London.
- Kukla, G. J., Bender, M. L., Beaulieu, J. L., ..., Winograd, I. J. (2002). Last interglacial climates. *Quaternary Research* 58(1), 2–13.
- Kukla, G., An, Z. S. (1989). Loess stratigraphy in Central China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72, 203–225.
- Kukla, G., McManus, J. F., Rousseau, D. D., Chuine, I. (1997). How long was the last interglacial. *Quaternary Science Reviews* 16, 605–612.
- Kukla, J. (1969). Die zyklische Entwicklung und die absolute Datierung der Löss-Serien. In: J. Demek, J., Kukla, eds., *Periglazialzone, Löss, und Paliolithikum der Tschechoslowakei*. Geografický ústav ČSAV Brno, 75–95.
- Kukla, J. (1975). Loess stratigraphy of Central Europe. In: K. W. Butzer, G. L.T. Isaac, eds., *After the Australopithecines*. Mouton, The Hague, 99–188.
- Kukla, J., Ložek, V. (1957). The problems of investigation of cave sediments. *Československý kras* 10, 19–83.
- Kukla, J., Ložek, V., Záruba, Q. (1961). Zur stratigraphie der Lössen in der Tschechoslowakei. *Quartär* 13, 1–29.
- Kuneš, P., Abraham, V. (2017). History of Czech Vegetation Since the Late Pleistocene. In: M. Chytrý a kol., eds., *Flora and Vegetation of the Czech Republic. Plant and Vegetation* 14, Springer, 193–227.
- Kuneš, P., Odgaard, B. V., Gaillard, M.-J. (2011). Soil phosphorus as a control of productivity and openness in temperate interglacial forest ecosystems. *Journal of Biogeography* 38, 2150–2164.
- Kuneš, P., Pelánková, B., Chytrý, M., Jankovská, V., Pokorný, P., Petr, L. (2008). Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. *Journal of Biogeography* 35, 2223–2236.
- Kuneš, P., Svobodová-Svitavská, H., Kolář, J., ..., Szabó, P. (2015). The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. *Quaternary Science Reviews* 116, 15–27.
- Kuosmanen, N., Čada, V., Halsall, K., ..., Clear, J. L. (2020). Integration of dendrochronological and palaeoecological disturbance reconstructions in temperate mountain forests. *Forest Ecology and Management* 475, 118413.

- Kurata, H., Minami, H., Kikuchi, E. (2001). Stable isotope analysis of food sources for salt marsh snails. *Marine Ecology Progress Series* 223, 167–177.
- Kurten, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe*. Routledge.
- Lang, G. (1994). *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse*. G. Fischer, Jena.
- Lang, G., Ammann, B., K., E., Behre, Tinner, W. (2023). *Quaternary Vegetation Dynamics of Europe*. Haupt Verlag, Bern.
- Larocque-Tobler, I. (2014). The Polish sub-fossil chironomids. *Palaeontologia Electronica* 17, 17.1.3A.
- Lauterbach, S., Brauer, A., Andersen, N., ..., DECLAKES participants (2011). Environmental responses to Lateglacial climatic fluctuations recorded in the sediments of pre-Alpine Lake Mondsee (northeastern Alps). *Journal of Quaternary Science* 26, 253–267.
- Lauterer, P. (1978). Several findings of subfossil insects from archaeological excavations in Moravia. *Acta Musei Moraviae Scientiae Naturales* 63, 117–122.
- Lehmkuhl, F., Böskén, J., Hošek, J., ..., Zeeden, C. (2018). Loess Distribution and Related Quaternary Sediments in the Carpathian Basin. *Journal of Maps* 14, 661–670.
- Lehmkuhl, F., Nett, J. J., Pötter, S., Schulte, P., Sprafke, T., Jary, Z., Hošek, J., ..., Hambach, U. (2021). Loess landscapes of Europe-Mapping, geomorphology, and zonal differentiation. *Earth-Science Reviews* 215, 103496.
- Lemdahl, G. (1991a). Late Vistulian insect assemblages from Zabinko, western Poland. *Boreas* 20, 71–77.
- Lemdahl, G. (1991b). Paleoeekologia kopalnych owadow -przykład z poznoglacjalnego stanowiska w Lednickim Parku Krajobrazowym. *Biblioteka Studiów Lednickich*, 129–141.
- Leng, M. J., Lewis, J. P. (2016). Oxygen isotopes in Molluscan shell: Applications in environmental archaeology. *Environmental Archaeology* 21(3), 295–306.
- Levesque, A. J., Mayle, F. E., Walker, I. R., Cwynar, L. C. (1993). A previously unrecognized lateglacial cold event in eastern North America. *Nature* 361, 623–626.
- Libby, W. F., Anderson, E. C., Arnold, J. R. (1949). Age determination by radiocarbon content: world-wide assay of natural radiocarbon. *Science* 109(2827), 227–228.
- Liebus, A. (1929). Ueber die Säugetierfauna der Quartärlagerungen aus der Umgebung von Ausig a. d. Elbe. *Lotos* 77, 117–146.
- Liebus, A. (1934). Eine quartäre Wirbeltierfauna aus der Umgebung von Krumau. *Lotos* 82, 5–38.
- Limondin-Lozouet, N., Preece, R. C. (2014). Quaternary perspectives on the diversity of land snail assemblages from northwestern Europe. *Journal of Molluscan Studies* 80, 224–237.
- Limondin-Lozouet, N., Villa, V., Pereira, A., ..., Nicoud, E. (2017). Middle Pleistocene molluscan fauna from the Valle Giumentina (Abruzzo, Central Italy): palaeoenvironmental, biostratigraphical and biogeographical implications. *Quaternary Science Reviews* 156, 135–149.
- Lindroth, C. (1948). Interglacial insect fossils from Sweden. *Arsbok Sveriges Geologiska Undersökn, Series: C* 42, 1–29.
- Lisá, L., Hošek, J., Matys Grygar, T., Bajer, A., Vandenberghe, D. (2014). Geoarchaeology of Upper Palaeolithic loess sites located within a transect through Moravian valleys (Czech Republic). *Quaternary International* 351, 25–37.
- Lisiecki, L. E., Raymo, M. E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ 18O records. *Paleoceanography* 20, 1–17.
- Lister, A. M. (2022). Mammoth evolution in the late Middle Pleistocene: The *Mammuthus trogontherii-primigenius* transition in Europe. *Quaternary Science Reviews* 294, 107693.
- Liu, Q. S., Torrent, J., Maher, B. A., ..., Zhao, X. X. (2005). Quantifying grain size distribution of pedogenic magnetic particles in Chinese loess and its significance for pedogenesis. *Journal of Geophysical Research-Solid Earth* 110, B11102.
- Lomnicki, A. M. (1894). Pleistocenské owady z Borislawia (Fauna Pleistocenica insectorum Boryslavensium). *Wydawnictwa Muzeum Imienia Dzieduszyckich* 4, 1–116.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Blain, H. A., ..., Arsuaga, J. L. (2011). Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Mousterian–Aurignacian transition in northern Iberia: The small-vertebrate assemblage from Cueva del Conde (Santo Adriano, Asturias). *Journal of Human Evolution* 61(1), 108–116.
- López-García, J. M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K., Pacheco, F. G. (2011). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham’s cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International*, 243(1), 137–142.

- Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Eicher, U., Hofmann, W., Schwander, J., Wick, L. (2000). Younger Dryas and Alleröd summer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 349–361.
- Lotter, A. F., Heiri, O., Brooks, S., Leeuwen, J. F. N., Eicher, U., Ammann, B. (2012). Rapid summer temperature changes during Termination 1a: high-resolution multi-proxy climate reconstructions from Gerzensee (Switzerland). *Quaternary Science Reviews* 36, 103–113.
- Lowe, J. J., Ammann, B., Birks, H. H., ..., Walker M. J. C. (1994). Climatic changes in areas adjacent to the North Atlantic during the last glacial-interglacial transition (14–9 ka BP): a contribution to IGCP-253. *Quaternary Science Reviews* 9, 185–198.
- Lowe, J. J., Coope, G. R., Lerndahl, G., Walker, M. J. C. (1995). The Younger Dryas climate signal in land records from NW Europe. In: S. R. Troelstra a kol., eds., *The Younger Dryas. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, 3–26.
- Lowe, J. J., Rasmussen, S. O., Björck, S., Hoek, W. Z., Steffensen, J. P., Walker, M. J. (2008). Synchronisation of palaeoenvironmental events in the North Atlantic region during the Last Termination: a revised protocol recommended by the INTIMATE group. *Quaternary Science Reviews* 27(1–2), 6–17.
- Lowe, J. J., Walker, M. J. C. (1997). *Reconstructing Quaternary Environments, 2nd edition*. Addison Wesley Longman, Harlow.
- Ložek, V. (1964). Quartämollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy ÚÚG* 31, 1–574.
- Ložek, V. (1968). Mittel- und jungpleistozane loss Serien in der Tschechoslowakei und ihre Bedeutung für die loss-Stratigraphie Mitteleuropas. *Report of the I. International Congress on Quaternary*, 525–549.
- Ložek, V. (1969a). Über die malakozoologische Charakteristik der pleistozänen Warmzeiten mit besonderer Berücksichtigung des letzten Interglazials. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften, A – Geologie Und Paläontologie*, 14(4), 439–469.
- Ložek, V. (1969b). Zur Sediment- und Bodenbildung im Altpleistozän der Böhmisches Masse. *Jahresschrift für mitteldeutsche Vorgeschichte* 53, 1–16.
- Ložek, V. (1972). Interglaciály v jeskyních. *Československý kras* 22, 7–22.
- Ložek, V. (1973). *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia, Praha.
- Ložek, V. (1974). Příroda Českého krasu v nejmladší geologické minulosti. *Bohemia Centralis* 3, 175–194.
- Ložek, V. (1974). Výzkum kvartérní malakofauny v jeskyních Zlatého koně. *Český kras* 9, 76–83.
- Ložek, V. (1976a). Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen. *Rozpravy ČSAV, Řada matematických a přírodních věd* 86(8), 1–97.
- Ložek, V. (1976b). Měkkýši pěnoveců U Eremita na Křivoklátsku. *Bohemia Centralis* 5, 147–157.
- Ložek, V. (1979). Ctiněves pod Řípem. pp. In C. Slovakia. In: V. Šibrava, ed., *Guide to Excursions – A Moravia B. Bohemia – International Geological Correlation Programme, 6th Session of the Project 24: Quaternary Glaciations in the Northern Hemisphere*. Ostrava, 80–84.
- Ložek, V. (1982). Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluscenbestände in Mitteleuropa. *Rozpravy ČSAV. Řada matematických a přírodních věd* 92(4), 1–106.
- Ložek, V. (1991a). Molluscs in loess, their paleoecological significance and role in geochronology – Principles and methods. *Quaternary International* 7(8), 71–79.
- Ložek, V. (1991b). Rozbor malakofauny z polohy 4. *Památky archeologické* 82, 5–47.
- Ložek, V. (1996). Pleistocene paleoenvironments. In: *Hunters between East and West. Interdisciplinary Contributions to Archaeology*. Springer, Boston, 15–36.
- Ložek, V. (2000). Palaeoecology of Quaternary Mollusca. *Sborník geologických věd (Anthropozoikum)* 24, 35–59.
- Ložek, V. (2001). Molluscan fauna from the loess series of Bohemia and Moravia. *Quaternary International* 76(77), 141–156.
- Ložek, V. (2009). Refugia, migrace a brány. II. Ve světle dnešních poznatků. *Živa* 58(5), 194–198.
- Ložek, V. (2010). Spraš a sprašová step – přehlížený biom ledových dob ii. spraš – významný prvek glaciální krajiny. *Živa* 4, 146–149.
- Ložek, V. (2011). *Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu*. Dokořán, Praha
- Ložek, V. (2012). Případ pěnitec. *Vesmír* 4, 235.
- Ložek, V., Cílek, V. (1995). Late Weichselian-Holocene sediments and soils in mid-European calcareous areas. *Sborník geologických věd (Anthropozoikum)* 22, 87–112.

- Ložek, V., Horáček, I. (1992). Slovenský kras ve světle kvartérní geologie. *Slovenský kras* 30, 29–56.
- Luoto, T. P., Kotryz, B., Płóciennik, M. (2019). East European chironomid-based calibration model for past summer temperature reconstructions. *Climate Research* 77, 63–76.
- Luoto, T. P., Nevalainen, L. (2009). Larval chaoborid mandibles in surface sediments of small shallow lakes in Finland: implications for palaeolimnology. *Hydrobiologia* 631, 185–195.
- Lyell, C. (1833). *Principles of Geology, Being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface, by Reference to Causes Now in Operation*. Vol. 3. Murray, London.
- Lyell, C. (1835). *Principles of Geology*, vol. IV, 4th edn., London.
- Lyell, C. (1847). *Principles of Geology*, vol. I, 7th edn., London.
- Macoun, J., Šibrava, V., Tyráček, J., Knebllová-Vodíčková, V. (1965). *Kvartér Ostravska a Moravské brány*. Ústřední ústav geologický, Praha.
- Magnin, F. (1991). *Mollusques continentaux et histoire quaternaire des milieux méditerranéens*. These doctoral. Université D'Aix-Marseille II, U.R.F des sciences géographiques et de l'aménagement.
- Magri, D. (2007). Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography* 35, 450–463.
- Maher, B. A. (2016). Palaeoclimatic records of the loess/palaeosol sequences of the Chinese Loess Plateau. *Quaternary Science Reviews* 154, 23–84.
- Maher, B. A., Thompson, R. (1991). Mineral magnetic record of the Chinese loess and paleosols. *Geology* 19, 3–6.
- Makhnach, N., Zernitskaja, V., Kolosov, I., Simakova, G. (2004). Stable oxygen and carbon isotopes in Late Glacial–Holocene freshwater carbonates from Belarus and their palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 209(1–4), 73–101.
- Mangerud, J., Svend, T., Berglund, E. B., Donner, J. J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3, 109–128.
- Mania, D. (1995). The earliest occupation of Europe: the Elbe-Saale region (Germany). *Analecta Praehistorica Leidensia* 27, 85–101.
- Manikowska, B. (1982). Gleby kopalne w wydmach Polski środkowej. *Roczniki Gleboznawcze* 33, 119–133.
- Marciszak, A., Ambros, D., Hilpert B. (2021). Mustelids from Sackdilling Cave (Bavaria, Germany) and their biostratigraphic significance. *Geobios* 68(2), 83–107.
- Markova, A. K., Puzachenko, A. Y., Kolfschoten, T., ..., Kuitens, M. (2015). Changes in the Eurasian distribution of the musk ox (*Ovibos moschatus*) and the extinct bison (*Bison priscus*) during the last 50 ka BP. *Quaternary International* 378, 99–110.
- Marković, B., Bokhorst, M. P., Vandenberghe, J., ..., Zöller, L. (2008). Late Pleistocene loess-palaeosol sequences in the Vojvodina region, north Serbia. *Journal of Quaternary Science* 23(1), 73–74.
- Marković, S. B., Hambach, U., Catto, N., ..., Frechen, M. (2009). Middle and Late Pleistocene loess sequences at Batajnica, Vojvodina, Serbia. *Quaternary International* 198, 255–266.
- Marković, S., Oches, E., Sumegi, P., Jovanovic, M., Gaudenyi, T. (2006). An introduction to the Upper and Middle Pleistocene loess-paleosol sequences of Ruma section (Vojvodina, Yugoslavia). *Quaternary International* 149, 80–86.
- Marra, M. J., Smith, E. G. C., Shulmeister, J., Leschen, R. (2004). Late Quaternary climate change in the Awatere Valley, South Island, New Zealand using a sine model with a maximum likelihood envelope on fossil beetle data. *Quaternary Science Reviews* 23, 1637–1650.
- Marshall, J. D., Jones, R. T., Crowley, S. F., Oldfield, F., Nash, S., Bedford, A. (2002). A high resolution late-glacial isotopic record from Hawes Water, northwest England: Climatic oscillations: Calibration and comparison of palaeotemperature proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 185(1–2), 25–40.
- Maruszczak, H., Wilgat, M. (1995). Stratigraphical and paleogeographical interpretation of the results of heavy mineral analyses in loesses of Vojvodina. In: H. Maruszczak, ed., *Problems of the Stratigraphy and Paleogeography of Loesses in Central Europe*. *Anales Universitatis Mariae Curie Sklodowska, Lublin*, 173–190.
- Mátyas, S., Burns, S. J. (1996). What can stable isotopes say about salinity? An example from the Late Miocene Pannonian Lake. *Pakios* 11, 1, 31–39.
- Maul, L. (1990). Überblick über die unterpleistozanen Kleinsaugerfaunen Europas. *Quartarpalaontologie* 8, 153–191.

- Maul, L. C. (2000). *Arvicola mosbachensis* (Schmidtgen 1911) of Mosbach 2: a basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies. *Senckenbergiana Lethaea* 80(1), 129–147.
- Maul, L. 2001. Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.-D. (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 3. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 40, 3.
- Maul, L. C., Markova, A. K. (2007). Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe. *Quaternary International* 160(1), 81–99.
- Wagner, G. A., Rieder, H., Zöller, L., Mick E. (eds.) (2007). *Homo heidelbergensis. Schlüsselfund der Menschheitsgeschichte*. Konrad Theiss Verlag, Stuttgart.
- Mayr, C., Stojakowits, P., Lempe, B., ..., Zolitschka, B. (2019). High-resolution geochemical record of environmental changes during MIS 3 from the northern Alps (Nesseltalgraben, Germany). *Quaternary Science Reviews* 218, 122–136.
- Mayr, Ch., Lücke, A., Stojakowits, P., ..., Zolitschka, B. (2022). Interstadial-stadial climate variability during MIS 3 recorded in the Nesseltalgraben paleolake (German Alps). In: G.S. Hassan a kol., eds., *IAL IPA Joint Meeting 2022: Lakes, Memories of the Landscape – Abstract Book*, National Scientific and Technical Research Council – Argentina, San Carlos de Bariloche, 275.
- McConnaughey, T. A., Gillikin, D. P. (2008). Carbon isotopes in mollusk shell carbonates. *Geo-Marine Letters* 28, 287–299.
- Mehely, L. (1914). Fibrinae Hungariae. Die tertiären und quartären würlzahnigen Wühlmause Ungarns. *Annales Musei historico-naturalis hungarici* 12, 155–243.
- Meijer, T., Preece, R. C. (2000). A review of the occurrence of *Corbicula* in the Pleistocene of North-West Europe. *Geologie En Mijnbouw / Netherlands Journal of Geosciences* 2(3), 241–255.
- Mein, P. (1975). Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. In: *In Proceedings of the VI Congress of the Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy*. Bratislava, 77–81.
- Meisch, C. (2000). *Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe*. *Suesswasserfauna von Mitteleuropa* 8/3. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Meng, S., Hoffmann, M. H. (2008). *Pupilla altaica* n. sp. und *Pupilla alluvionica* n. sp., two new species of Pupillidae (Gastropoda: Pulmonata: Pupilloidea) from the Russian Altay. *Mollusca* 26, 229–234.
- Meng, S., Hoffmann, M. H. (2009). *Pupilla loessica* Ložek 1954. *Quaternary Science Journal* 58, 55–69.
- Meng, S., Vasyliov, P., Khoptynets, I., Tkach, V., Maier, A. (2021). On the present habitats and ecology of *Vertigo pseudosubstriata* Ložek, 1954 (Mollusca, Gastropoda, Vertiginidea) in Central Asia and its distribution history in Central and Eastern Europe. *Journal of Quaternary Science* 36(6), 1090–1100.
- Metref, S., Rousseau, D. D., Bentaleb, I., Labonne, M., Vianey-Liaud, M. (2003). Study of the diet effect on $\delta^{13}\text{C}$ of shell carbonate of the land snail *Helix aspersa* in experimental conditions. *Earth Planetary Science Letters* 211, 381–393.
- Mezquita, F., Roca, J. R., Reed, J. M., Wansard, G. (2005). Quantifying species–environment relationships in non-marine Ostracoda for ecological and palaeoecological studies: Examples using Iberian data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 225, 93–117.
- Milanković, M. (1920). Théorie Mathématique des phénomènes Thermiques Produits par la Radiation Solaire. *Faculté des Sciences de l'Université de Belgrade*. Gauthier-Villard Edition, Paris.
- Milanković, M. (1936). *Durch ferne Welten und Zeiten*. Briefe eines Weltallbummlers, Koehler und Amelang, Leipzig.
- Mirosław-Grabowska, J., Niska, M. (2005). Isotopic and Cladocera records of climate changes of Early Eemian at Besiekierz (Central Poland). *Geological Quarterly* 49, 67–74.
- Mirosław-Grabowska, J., Niska, M. (2007). Reconstruction of environmental conditions of Eemian palaeolake at Studzieniec (Central Poland) on the basis of stable isotope and Cladocera analyses. *Quaternary International* 162–163, 195–204.
- Mlíkovský, J. (1995). Early Pleistocene birds of Stránská skála. In: R. Musil, ed., *Stránská Skála Hill. Excavation of Open-air Sediments 1964–1972*. *Anthropos* 26 (NS 18), 111–126.
- Mlíkovský, J. (1996). Tertiary avian faunas of Europe. Tertiary avian localities of Europe. *Acta Universitatis Carolinae. Geologica* 39(3–4), 777–818.
- Mlíkovský, J. (2002). *Cenozoic birds of the World. Part 1: Europe*. Ninox Press, Praha.

- Mlíkovský, J. (2009). Middle Pleistocene birds of Hundsheim, Austria. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 177(7), 69–82.
- Mlíkovský, J. (2012). Early Pleistocene birds of Stránská skála. In: R. Musil, ed., *Stránská Skála Hill. Excavation of Open-air Sediments 1964-1972*. *Anthropos* 26 (NS 18), 111–126.
- Moine, O. (2014). Weichselian Upper Pleniglacial environmental variability in north-western Europe reconstructed from terrestrial mollusc faunas and its relationship with the presence/absence of human settlements. *Quaternary International* 337, 90–113.
- Moine, O., Rousseau, D.-D. (2002). Terrestrial molluscs and temperature: a new quantitative transfer function. *Comptes Rendus Palevol* 1, 145–151.
- Molodkov, A. (2012). Cross-check of the dating results obtained by ESR and IR-OSL methods: Implication for the Pleistocene palaeoenvironmental reconstructions. *Quaternary Geochronology* 10(3), 188–194.
- Mortensen, M. F. (2007). Biostratigraphy and chronology of the terrestrial late Weichselian in Denmark. New investigations of the vegetation development based on pollen and plant macrofossils in the Slotseng basin. Ph.D. thesis, Aarhus University, Denmark.
- Mourer-Chauvire, C. (1993). The Pleistocene avifaunas of Europe. *Archaeofauna* 2, 53–66.
- Mrlina, J., Kämpf, H., Kroner, C., ..., Seidl, M. (2009). Discovery of the first Quaternary maar in the Bohemian Massif, Central Europe, based on combined geophysical and geological surveys. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 182, 97–112.
- Müller, U. C., Pross, J., Bibus, E. (2003). Vegetation response to rapid climate change in Central Europe during the past 140,000 yr based on evidence from the Füraamoos pollen record. *Quaternary Research* 59(2), 235–245.
- Musil, R. (1956). Mährischen Fundstellen pleistozäner Wirbeltiere. *Geologie* 5, 319–328.
- Musil, R. (1960). Die pleistozäne Fauna der Barová-Höhle. *Anthropos* 10 (NS 3), 1–37.
- Musil, R. (1965). *Die Bärenhöhle Pod hradem die Entwicklung der Hohenbären in letzten Glacial*. *Anthropos* 18 (NS 10), 17–92.
- Musil, R. (1966). Holstejn, eine neue altpleistozäne Lokalität in Mähren. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Naturales* 51, 133–168.
- Musil, R. (1968). Stránská skála: its meaning for Pleistocene studies. *CA* 9(5), 534–539.
- Musil, R. (1969). Die Entwicklung der Tiergesellschaft im Laufe der Sedimentation in der Kůlna Höhle, *Quartär* 20, 8–20.
- Musil, R. (1988). *Ökostratigraphie der Sedimente in der Kůlna Höhle*. *Anthropos* 24 (Sborník geologických věd (nová série) 16), 215–255.
- Musil, R. (2002). *Sloupsko-šošůvské jeskyně*. Gloria, Rosice.
- Musil, R. (2005). Jeskyně „Za Hájovnou“, výjimečná lokalita Javoříčského krasu. *Přírodovědné studie Muzea Prostějovska* 8, 9–42.
- Musil, R. (2014). *Morava v době ledové: prostředí posledního glaciálu a metody jeho poznávání*. Masarykova univerzita, Brno.
- Musil, R. (2018). Phenological analysis of the Last Glacial vertebrates from the territory of Moravia (the Czech Republic – continuity and change in faunistic communities. *Fossil Imprint* 74(3–4), 199–236.
- Musil, R., Děkanovský, O., Ivanov, M., Doláková, N., Mrázek, J., Juříčková, L., Lundberg, J. (2019). Dagmar Cave (Czech Republic, Moravian Karst), a unique palaeontological site of the Cromerian Interglacial. *Quaternary International* 504, 56–69.
- Musil, R., ed. (1972). Stránská skála I. *Anthropos* 20, Moravian Museum, Brno.
- Musil, R., ed. (1995). Stránská skála hill. Excavation of open-air sediments 1964-1972. *Anthropos* 26 (NS 18), 1–213.
- Nadachowski, A., Lipecki, G., Ratajczak, U., Stefaniak, K., Wojtal, P. (2016). Dispersal events of the saiga antelope (*Saiga tatarica*) in Central Europe in response to the climatic fluctuations in MIS 2 and the early part of MIS 1. *Quaternary International* 420, 357–362.
- Nazarov, V. I. (1984). A reconstruction of the Anthropogene landscapes in the northeastern part of Belorussia according to palaeontological data. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta (Transactions of the Palaeontological Institute)*. Publication 205(95). Izd-vo Akademii nauk SSSR, Moskva.
- Nazarova, L., Herzs Schuh, U., Wetterich, S., Kumke, T., Pestyakova, L. (2011). Chironomid-based inference models for estimating mean July air temperature and water depth from lakes in Yakutia, northeastern Russia. *Journal of Paleolimnology* 45, 57–71.
- Nehring, A. (1890). *Ueber Tundren und Steppen der Jetzt und Vorzeit, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna*. Ferd. Dümmlers Verlag, Berlin.

- Nolan, S. R., Bloemendal, J., Boyle, J. F., Jones, R. T., Oldfield, F., Whitney, M. (1999). Mineral magnetic and geochemical records of late Glacial climatic change from two northwest European carbonate lakes. *Journal of Paleolimnology* 22, 97–107.
- North Greenland Ice Core Project members (2004). High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431, 147–151.
- Novenko, E. Y., Seifert-Eulen, M., Boettger, T., Junge, F. W. (2008). Eemian and Early Weichselian vegetation and climate history in Central Europe: a case study from the Klinge section (Lusatia). *Review of Palaeobotany and Palynology* 151(1–2), 72–78.
- Novothny, Á., Frechen, M., Horváth, E., Wacha, L., Rolf, C. (2011). Investigating the penultimate and last glacial cycles of the Süttő loess section (Hungary) using luminescence dating, high-resolution grain size, and magnetic susceptibility data. *Quaternary International* 234, 75–85.
- Obrecht, I., Zeeden, C., Schulte, P., ..., Lehmkuhl, F. (2015). Aeolian dynamics at the Orlovat loess-paleosol sequence, northern Serbia, based on detailed textural and geochemical evidence. *Aeolian Research* 18, 69–81.
- Olsson, F., Lemdahl, G. (2009). A continuous Holocene beetle record from the site Stavsåkra, southern Sweden: implications for the last 10 600 years of forest and land use history. *Journal of Quaternary Science* 24, 612–626.
- P Jönsson, B. L. (1988). The late Weichselian macrofossil flora at Kullaberg, Sweden, and its palaeoenvironmental implications. *Lundqua thesis* 24, Aarhus University, Denmark.
- Palkopoulou, E., Dalén, L., Lister, A. M., Vartanyan, S., Sablin, M., Sher, A., ..., Thomas, J. A. (2013). Hol-arctic genetic structure and range dynamics in the woolly mammoth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1770), 20131910.
- Pánek, T., Hartvich, F., Jankovská, V., ..., Hradecký, J. (2014). Large Late Pleistocene landslides from the marginal slope of the Flysch Carpathians. *Landslides* 11, 981–992.
- Pawłowski, D. (2012). Early development of Late Vistulian (Weichselian) lacustrine sediments in the Żabieniec swamp (Central Poland). *Geochronometra* 39, 197–211.
- Pearson, R. G. (2006). Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution* 21(3), 111–113.
- Pecsi, M. (1990). Loess is not just the accumulation of dust. *Quaternary International* 7(8), 1–21.
- Pelánková, B., Chytrý, M. (2009). Surface pollen-vegetation relationships in the forest-steppe, taiga and tundra landscapes of the Russian Altai Mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 157, 253–265.
- Pelíšek, J. (1969). Lössablagerungen der trockenen Niederungsgebiete. *Internat. Kongress INQUA, Frankreich. Geogr.*, 18–36.
- Peltanová, A., Dvořák, L., Juříčková, L. (2012). The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. *Biologia* 67(2), 384–389.
- Penck, A., Brückner, E. (1909). *Die Alpen im Eiszeitalter*, Vol. 3. Tauchnitz, Leipzig.
- Penkman, K. E. H., Kaufman, D. S., Maddy, D., Collins, M. J. (2008). Closed-system behaviour of the intra-crystalline fraction of amino acids in mollusc shells. *Quaternary Geochronology* 3, 2–25.
- Penkman, K. E., Duller, G. A., Roberts, H. M., Colarossi, D., Dickinson, M. R., White, D. (2022). Dating the Paleolithic: Trapped charge methods and amino acid geochronology. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 119(43), e2109324119.
- Petr, L., Novák, J. (2014). High vegetation and environmental diversity during the late glacial and early Holocene on the example of lowlands in the Czech Republic. *Biologia* 69, 847–862.
- Petr, L., Žáčková, P., T., M., Grygar, Píšková, A., Křížek, M., Tremel, V. (2013). Šúr, a former late-glacial and Holocene lake at the westernmost margin of the Carpathians. *Preslia* 85, 239–263.
- Petrbok, J. (1956). Český kras ve výzkumu do roku 1950. *Anthropozoikum* 5, 9–46.
- Pigati, J. S., Rech, J. A., Nekola, J. C. (2010). Radiocarbon dating of small terrestrial gastropod shells in North America. *Quaternary Geochronology* 5, 519–532.
- Pillans, B., Naish, T. (2004). Defining the Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 23, 2271–2282.
- Pinceel, J., Jordaens, K., Pfenninger, M., Backeljau, T. (2005). Rangewide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: Evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology* 14(4), 1133–1150.

- Pint, A., Schneider, H., Frenzel, P., Horne, D. J., Voigt, M., Viegberg, F. (2016). Late Quaternary salinity variation in the Lake of Siebleben (Thuringia, Central Germany) – Methods of palaeoenvironmental analysis using Ostracoda and pollen. *The Holocene* 27, 526–540.
- Pleiner, R., ed. (1978). *Pravěké dějiny Čech*. Academia, Praha.
- Plóciennik, M., Self, A., Birks, H. J. B., Brooks, S. J. (2011). Chironomidae (Insecta: Diptera) succession in Żabińiec bog and its palaeo-lake (central Poland) through the Late Weichselian and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307, 150–167.
- Podroužková, Š., Čabla, A., Juříčková, L. (2021). The use of flood debris in malacological research: a case study from the Loděnice, a stream in the Czech Republic. *Archiv Für Molluskenkunde* 150(2), 133–146.
- Pokorný, P. (2002). A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International* 91, 101–122.
- Pokorný, P. (2020). Vegetace. In: Šída P., Pokorný P., eds., *Mezolit severních Čech III. Vývoj pravěké krajiny Českého ráje: Vegetace, fauna, lidé. Dolnověstonické studie* 25. ARÚ Brno, 105–109.
- Pokorný, P., Jankovská, V. (2000). Long-term vegetation dynamics and the infilling process of a former lake (Švarcenberk, Czech Republic). *Folia Geobotanica* 35, 433–457.
- Pokorný, P., Šída, P. (2020). Chronologický přehled vývoje vegetace severočeských pískovců s důrazem na nejnovější poznatky z Českého ráje. In: Šída, P., Pokorný, P., eds., *Mezolit severních Čech III. Vývoj pravěké krajiny Českého ráje: Vegetace, fauna, lidé. Dolnověstonické studie* 25, ARÚ Brno, 109–123.
- Polly, P. D., Eronen, J. T. (2011). Mammal associations in the Pleistocene of Britain: implications of ecological niche modelling and a method for reconstructing palaeoclimate. *Developments in Quaternary Sciences* 14, 279–304.
- Ponel, P. (1995). Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from La Grande Pile (Vosges, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114, 1–41.
- Ponel, P., Coope, G. R. (1990). Lateglacial and Early Flandrian Coleoptera from La Taphanel, Massif Central, France: Climatic and Ecological Implications. *Journal of Quaternary Science* 5, 235–249.
- Pop, E., Bakels, C. (2015). Semi-open environmental conditions during phases of hominin occupation at the Eemian interglacial basin site Neumark-Nord 2 and its wider environment. *Quaternary Science Reviews* 117, 72–81.
- Popescu, S. M., Biltekin, D., Winter, H., ..., Deaconu, F. (2010). Pliocene and Lower Pleistocene vegetation and climate changes at the European scale: Long pollen records and climatostratigraphy. *Quaternary International* 219(1–2), 152–167.
- Porch, N. (2007). Beetle records: Late Pleistocene of Australia. In: S. A. Elias, ed., *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, 179–190.
- Pražáková, M., Fott, J. (1994). Zooplankton decline in the Černé Lake (Šumava Mountains, Bohemia) as reflected in the stratification of cladoceran remains in the sediment. *Hydrobiologia* 274, 121–126.
- Pražáková, M., Veselý, J., Fott, J., Majer, V., Kopáček, J. (2006). The long-term succession of cladoceran fauna and palaeoclimate forcing: A 14,600-year record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biologia* 61, 387–399.
- Prendergast, A., Svevens, R. E., Barker, G., O'Connell, T. C. (2015). Oxygen isotope signatures from land snail (*Helix melanostoma*) shells and body fluid: Proxies for reconstructing Mediterranean and North African rainfall. *Chemical Geology* 409, 87–98.
- Procházka, V., Mizera, J., Kletetschka, G., Vondrák, D. (2019). Late Glacial sediments of the Stará Jímka paleolake and the first finding of Laacher See Tephra in the Czech Republic. *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)* 108, 357–378.
- Prokopenko, A. A., Hinnov, L. A., Williams, D. F., Kuzmin, M. I. (2006). Orbital forcing of continental climate during the Pleistocene: a complete astronomically tuned climatic record from Lake Baikal, SE Siberia. *Quaternary Science Reviews* 25, 3431–3457.
- Prošek, F., Ložek, V. (1951). Zpráva o výzkumu kvartéru v Letkách nad Vltavou. *Věstník ÚÚG* 26, 101–104.
- Prošek, F., Ložek, V. (1957). Stratigraphische Übersicht des tschechoslowakischen Quartärs. *Eiszeitalter Und Gegenwart* 8, 37–90.
- Pryor A. J. E., Pullen A., Beresford-Jones D.G., Svoboda J. A., Gamble C.S. (2016). Reflections on gravettian firewood procurement near the pavlov hills, Czech republic. *Journal of Anthropological Archaeology* 43, 1–12.

- Pryor, A. J., Steele, M. M., Jones, K., Svoboda, J. (2013). Plant foods in the Upper Palaeolithic at Dolní Věstonice? Parenchyma redux. *Antiquity* 87, 971–984.
- Puzachenko, A. Y., Markova, A. K., Kosintsev, P. A., ..., Bachura, O. P. (2017). The Eurasian mammoth distribution during the second half of the Late Pleistocene and the Holocene: Regional aspects. *Quaternary International* 445, 71–88.
- Pye, K. (1987). *Aeolian dust and dust deposit*. Academic Press, London.
- Quante, E., Pint, A., Frenzel, P. (2022). Nonmarine Ostracoda as proxies in (geo)archaeology – A review. *Geoarchaeology* 37, 711–732.
- Quinlan, R., Smol, J. P. (2001). Chironomid-based inference models for estimating end-of-summer hypolimnetic oxygen from south-central Ontario shield lakes. *Freshwater Biology* 46, 1529–1551.
- Rabeder, G. (1976). Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Alt-Pleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. *Beiträge Zur Paläontologie Österreichs* 1(5), 1–119.
- Rabeder, G. (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beiträge Zur Paläontologie von Österreich* 8, 1–373.
- Rabeder, G., Hofreiter, M., Withalm, G., Nagel, D. (2004). New taxa of alpine cave bears (Ursidae, Carnivora). *Publications du Musée des Confluences* 2(1), 49–67.
- Raden, U. J., Colombaroli, D., Gilli, A., ..., Eicher, U. (2013). High-resolution late-glacial chronology for the Gerzensee lake record (Switzerland): $\delta^{18}\text{O}$ correlation between a Gerzensee- stack and NGRIP. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 391, 13–24.
- Rainio, H., Saarnisto, M., Ekman, I. (1995). Younger Dryas end moraines in Finland and NW Russia. *Quaternary International* 28, 179–192.
- Rasmussen, S. O., Andersen, K. K., Svensson, A. M., ..., Ruth, U. (2006). A new Greenland ice core chronology for the late glacial and early Holocene. *Journal of Geophysical Research* 111, 108–135.
- Rasmussen, S. O., Bigler, M., Blockley, S. P., Winstrup, M. (2014). A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Las Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy. *Quaternary Science Reviews* 106, 14–28.
- Raufuss, I., Koenigswald, W. (1999). New remains of Pleistocene *Ovibos moschatus* from Germany and its geographic and stratigraphic occurrence in Europe. *Geologie En Mijnbouw* 78, 383–394.
- Reinig, F., Wacker, L., Oppenheimer, C., ..., Büntgen, U. (2021). Precise date for the Laacher See eruption synchronizes the Younger Dryas. *Nature* 595, 66–69.
- Renssen, H., Goosse, H., Roche, D.M., Seppä, H. (2018). The global hydroclimate response during the Younger Dryas event. *Quaternary Science Reviews* 193, 84–97.
- Riede, F. (2016). Changes in mid- and far-field human landscape use following the Laacher See eruption c. 13,000 BP. *Quaternary International* 394, 37–50.
- Riede, F., Kierdorf, U. (2020). The eruption of the Laacher See volcano (13,000 years BP) and possible fluoride poisoning amongst contemporaneous wildlife and human foragers—Outline of a hypothesis and the way to test it. *International Journal of Osteoarchaeology* 30, 855–871.
- Rigterink, S., Krahn, K. J., Kotrys, B., Urban, B., Heiri, O., Turner, F., Pannes, A., Schwalb, A. (2024). Summer temperatures from the Middle Pleistocene site Schöningen 13 II, northern Germany, determined from subfossil chironomid assemblages. *Boreas* 53, 525–542.
- Richter, D., Tostevin, G., Škrdla, P., Davies, W. (2009). New radiometric ages for the Early Upper Palaeolithic type locality of Brno-Bohunice (Czech Republic): comparison of OSL, IRSL, TL and ^{14}C dating results. *Journal of Archaeological Science* 36, 708–720.
- Richtshofen F. von (1878). Bemerkungen zur Lößbildung. *Verh Geol Reichsanst*, Berlin, 1–13.
- Roebroeks, W., MacDonald, K., Scherjon, F., ..., Gaudzinski-Windheuser, S. (2021). Landscape modification by Last Interglacial Neanderthals. *Science Advances* 7(51), 5567.
- Rousseau, D. D. (1989). *Dynamique évolutive des gastéropodes pléistocènes européens*. Centre des Sciences se la Terre. Université de Bourgogne.
- Rousseau, D. D. (1991). Climatic transfer function from Quaternary molluscs in European loess deposits. *Quaternary Research* 36, 195–209.
- Rousseau, D. D., Derbyshire, E., Antoine, P., Hatté, C. (2007). Loess Records Europe. In: A. E. Scott, ed., *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Oxford.
- Rousseau, D. D., Gerasimenko, N., Matviishina, Zh., Kukla, G. (2001). Late Pleistocene environments of

- Central Ukraine. *Quaternary Research* 56, 349–356.
- Rousseau, M. (2011). Paraffin flotation for archaeoentomological research: is it really efficient? *Environmental Archaeology* 16, 58–64.
- Royer, A., Yelo, B. A. G., Laffont, R., Fernández, M. H. (2020). New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 560, 110040.
- Ruben, S., Randall, M., Kamen, M., Hyde, J. L. (1941). Heavy oxygen (^{18}O) as a tracer in the study of photosynthesis. *Journal of the American Chemical Society* 63(3), 877–879.
- Ruddiman, W. F., McIntyre, A. (1979). Warmth of the subpolar North Atlantic Ocean during northern hemisphere ice-sheet growth. *Science* 204, 173–175.
- Ruth, U. (2007). Dust concentration in the NGRIP ice core. *Geophysical Research Letters* 34, L03706.
- Rybničková, E., Rybniček, K. (1972). Erste Ergebnisse paläogeobotanischer Untersuchungen des Moores bei Vracov, Südmähren. *Folia geobotanica et phytotaxonomica* 7, 285–308.
- Rybničková, E., Rybniček, K. (2014). Palaeovegetation in the Pavlovské vrchy hills region (South Moravia, Czech Republic) around 25,000 BP: the Bulhary core. *Vegetation History and Archaeobotany* 23, 719–728.
- Sánchez-Goñi, M. F. (2022). The climatic and environmental context of the late Pleistocene. In: Romagnoli F., Rivals F., Benazzi S., eds., *Updating Neanderthals. Understanding Behavioural Complexity in the Late Middle Palaeolithic*. Elsevier, Academic Press. Pp. 17–37
- Sanchez-Goni, M. F., Harrison, S. P. (2010). Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: Concepts and terminology. *Quaternary Science Reviews* 29, 2823–2827.
- Sardella, R., Petrucci, M. (2012). The earliest Middle Pleistocene *Crocota crocuta* (Erleben, 1777) at Casal Selce (Rome, Italy). *Quaternary International* 267, 103–110.
- Scudder, H. (1900). Canadian fossil insects. *Geological Survey of Canada, Publication* 2(710), 67–92.
- Sedov, S., Sycheva, S., Targulian, V., Pi, T., Díaz, J. (2013). Last interglacial paleosols with Argic horizons in Upper Austria and Central Russia: pedogenetic and paleoenvironmental inferences from comparison with the Holocene analogues. *E&G Quaternary Science Journal* 62(1), 44–58.
- Semmel, A. (1968a). Die Lößdecke im Dyckerhoff-Steinbruch bei Wiesbaden-Biebrich. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* 7, 74–79.
- Semmel, A. (1968b). Studien über den Verlauf jungpleistozäner Formung in Hessen. *Frankfurter geographische* 45.
- Sher, A. V., Kuzmina, S. A., Kuznetsova, T. V., Sulerzhitsky, L. D. (2005). New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals. *Quaternary Science Reviews* 24(5–6), 533–569.
- Schafstall, N., Kuosmanen, N., Kuneš, P., ..., Clear, J. L. (2021). Sub-fossil bark beetles as indicators of past disturbance events in temperate *Picea abies* mountain forests. *Quaternary Science Reviews* 275, 107289.
- Schafstall, N., Whitehouse, N., Kuosmanen, N., ..., Clear, J. L. (2020). Changes in species composition and diversity of a montane beetle community over the last millennium in the High Tatras, Slovakia: Implications for forest conservation and management. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 555, 109834.
- Schirmer, W. (1999). Dune phases and soils in the European sand belt. *GeoArchaeoRhein* 3, 11–42.
- Schirmer, W. (2003). Die Eben-Zone im Oberwürmlöss zwischen Maas und Rhein. *GeoArchaeoRhein* 4, 351–416.
- Schirmer, W. (2016). Late Pleistocene loess of the Lower Rhine. *Quaternary International* 411, 44–61.
- Schmidt, R., Fachter, E., Fott, J., ..., Veselý, J. (1993). *Acidification of Bohemian lakes: recent trends and historical development*. Závěrečná zpráva programu Ost-West, projekt GZ 45.168/1-276(b).
- Schmincke, H.-U., Park, C., Harms, E. (1999). Evolution and environmental impacts of the eruption of Laacher See Volcano (Germany) 12,900 a BP. *Quaternary International* 61, 61–72.
- Schokker, J., Cleveringa, P., Murray, A. S. (2004). Palaeoenvironmental reconstruction and OSL dating of terrestrial Eemian deposits in the southeastern Netherlands. *Journal of Quaternary Science* 19, 193–202.
- Sierro, F. J., Andersen, N., Bassetti, M. A., ..., Schneider, R. (2009). Phase relationship between sea level and abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 28(25–26), 2867–2881.
- Simmtatis, B., Baud, A., Gregory-Eaves, I., Francus, P., Smol, J. P. (2020). Subfossil Simuliidae track past

- river flow into an industrially contaminated lake. *Journal of Paleolimnology* 64, 179–192.
- Simonová, J., Simon, O. P., Kapic, Š., Nehasil, L., Horsák, M. (2016). Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: More evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies* 83(3), 422–426.
- Sirocko, F., Knapp, H., Dreher, F., ..., Sigl, P. (2016). The ELSA-Vegetation-Stack: Reconstruction of Landscape Evolution Zones (LEZ) from laminated Eifel maar sediments of the last 60,000 years. *Global and Planetary Change* 142, 108–135.
- Sirocko, F., Seelos, K., Schaber, K., ..., Degering, D. (2005). A Late Eemian aridity pulse in central Europe during the last glacial inception. *Nature* 436, 833–836.
- Skutil J. (1965). *Bibliografie moravského pleistocénu 1850–1950*. ARÚ Brno.
- Skutil, J., Stehlík, A. (1932). Moraviae fauna diluvialis. *Sborník Klubu přírodovědeckého v Brně* 14, 102–178.
- Smith, D. N. (2013). Defining an indicator package to allow identification of 'cesspits' in the archaeological record. *Journal of Archaeological Science* 40, 526–542.
- Smith, D., Whitehouse, N., Bunting, J. M., Chapman, H. (2010). Can we characterise 'openness' in the Holocene palaeoenvironmental record? Modern analogue studies of insect faunas and pollen spectra from Dunham Massey deer park and Epping Forest, England. *The Holocene* 20, 215–229.
- Smol, J. P., Birks, H. J. B., Last, W. M. (2001). *Tracking environmental change using lake sediments: Volume 4 – Zoological indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Smolíková, L. (1982). Fossil soils in loess series. *Studia Geophysica* 80, 107–133.
- Soergel, V. H. W. (1925). Die Säugetierfauna des altdiluvialen Tonlagers Ton Jockgrim in der Pfalz. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 77, 405–438.
- Soldán, T., Bojková, J., Vrba, J., ..., Tátosová, J. (2012). Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta* 18, 123–283.
- Solhøy, T. (2001). Oribatid mites. In: J. P. Smol a kol., eds., *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological Indicators*. Kluwer Academic Publishers, 81–104.
- Sommer, R. S., Nadachowski, A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36(4), 251–265.
- Sorbelli, L., Villa, A., Gentili, S., ..., Delfino, M. (2021). The Early Pleistocene ectothermic vertebrates of Pietrafitta (Italy) and the last Western European occurrence of *Latonia* Meyer, 1843. *Comptes Rendus Palevol* 26, 555–583.
- Stebich, M., Höfer, D., Mingram, J., ..., Kämpf, H. (2020). A contribution towards the palynostratigraphical classification of the Middle Pleistocene in Central Europe: The pollen record of the Neualbenreuth Maar, northeastern Bavaria (Germany). *Quaternary Science Reviews* 250, 106681.
- Steinberg, C., Meier, R., Emeis-Schwarz, H., Krause-Dellin, D., Arzet, K. (1984). Versauerung des Großen Arbersees, dokumentiert durch paläolimnologische Untersuchungen. *Sonderdruck Aus Vom Wasser* 63, 35–56.
- Stewart, J.R., Lister, A.M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 608–613.
- Storch, G. (1974). Zur Pleistozän-Holozän Grenze bei Arvicola in Süddeutschland. In: J. Kratochvíl, R. Obřtel, eds., *Symposium theriologicum II*. Academia, Praha, 347–353.
- Storch, G. (1992). Local differentiation of faunal change at the Pleistocene-Holocene boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 135–142.
- Stuart, A. J. (1991). Mammalian extinctions in the late Pleistocene of northern Eurasia and North America. *Biological Reviews* 66, 453–562.
- Stuart, A. J. (2005). The extinction of woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and straight-tusked elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) in Europe. *Quaternary International* 126, 171–177.
- Stuart, A. J., Kosintsev, P. A., Higham, T. F., Lister, A. M. (2004). Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature* 431(7009), 684–689.
- Stuart, A. J., Lister, A. M. (2007). Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg* 259, 287.
- Stuart, A. J., Lister, A. M. (2012). Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 51, 1–17.

- Stuart, A. J., Sulerzhitsky, L. D., Orlova, L. A., Kuzmin, Y. V., Lister, A. M. (2002). The latest woolly mammoths (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia: a review of the current evidence. *Quaternary Science Reviews* 21(14–15), 1559–1569.
- Stuchlík, E., Vondrák, D., Hořická, Z., Hrubá, J., Mijolovich, A., Kletetschka, G. (2021). Identification of the Younger Dryas onset was confused by the Laacher See volcanic eruption. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 118(4), e2022485118.
- Stur, E., Ekrem, T. (2020). The Chironomidae (Diptera) of Svalbard and Jan Mayen. *Insects* 11, 183.
- Sun, J. M., Liu, T. S. (2000). Multiple origins and interpretations of the magnetic susceptibility signal in Chinese wind-blown sediments. *Earth and Planetary Science Letters* 180, 287–296.
- Svenning, J. C. (2003). Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters* 6(7), 646–653.
- Svoboda, J. (2020). *Dolní Vestonice-Pavlov: Explaining Paleolithic Settlements in Central Europe*. Texas A&M University Press.
- Svoboda, J., Hladilová, Š., Horáček, I., ..., Zikmund, T. (2015). Dolní Věstonice IIa: Gravettian microstratigraphy, environment, and the origin of baked clay production in Moravia. *Quaternary International* 359, 195–210.
- Svobodová, H. (1997). Die Entwicklung der Vegetation in Südmähren (Tschechien) während des Spätglazials und Holozäns – eine palynologische Studie. *Verhandlungen Der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich* 134, 317–356.
- Svobodová, H. (2002). Vývoj vegetace. In: J. Svoboda, ed., *Paleolit Moravy a Slezska. 2. aktualizované vydání*. *Dolnověstonické studie* 8, ARÚ Brno, 48–51.
- Sweatman, M. B. (2021). The Younger Dryas impact hypothesis: review of the impact evidence. *Earth-Science Reviews* 218, 103677.
- Symonová, R. (2002). Předběžná zpráva o výzkumu ostrakodové fauny Čejčského jezera / Preliminary report on research of ostracods fauna of the Čejč Lake. *Geoscience Research Reports* 35, 109–110.
- Szeroczyńska, K., Sarmaja-Korjonen, K. (2007). *Atlas of subfossil Cladocera from Central and Northern Europe*. Friends of the Lower Vistula Society, Swiecie.
- Šibrava, V. (1972). The position of Czechoslovakia in the correlation system of the European Pleistocene. *Sborník geologických věd (Anthropozoikum), serie A* 8, 5–218.
- Šibrava, V. (1986). Correlation of European glaciations and their relation to the deep-sea record. *Quaternary Science Reviews* 5, 433–441.
- Šída, P., Pokorný, P., eds. (2020). *Mezolit severních Čech III: Vývoj pravěké krajiny Českého Ráje: Vegetace, fauna, lidé*. *Dolnověstonické studie* 25, ARÚ Brno.
- Šída, P., Pokorný, P., Kuneš, P. (2007). Dřevěné artefakty raně holocenního stáří z litorálu zaniklého jezera Švarcenberk. Human-driven and natural vegetation changes of the last glacial and early Holocene. *Přehled výzkumů* 48, 55–64.
- Škrdla, P. (2006). Mladopaleolitické sídelní strategie v krajině: příklad středního Pomoraví. *Přehled výzkumů* 47, 33–48.
- Štámol, V., Poje, M. (1998). The fossil and recent malacofauna of the Susak (Croatia) (Gastropoda: Prosobranchia, Basommatophora, Stylommatophora). *Malacologische Abhandlungen* 19, 103–117.
- Tátosová, J., Veselý, J., Stuchlík, E. (2006). Holocene subfossil chironomid stratigraphy (Diptera: Chironomidae) in the sediment of Plešné Lake (the Bohemian Forest, Czech Republic): Palaeoenvironmental implications. *Biologia, Bratislava* 61(Suppl), 401–411.
- Thiele, H. U. (1977). *Carabid beetles in their environments*. Springer, New York.
- Tichá, A., Bešta, T., Vondrák, D., Houfková, P., Jankovská, V. (2019). Nutrient availability affected shallow-lake ecosystem response along the Late-Glacial/Holocene transition. *Hydrobiologia* 846, 87–108.
- Tichá, A., Vondrák, D., Moravcová, A., Chiverrell, R., Kuneš, P. (2023). Climate-related soil saturation and peatland development may have conditioned surface water brownification at a central European lake for millennia. *Science of the Total Environment* 858, 159982.
- Torell, O. (1875). Über eine gemeinschaftlich mit den Herren Berendt und Orth nach Rüderesdorfer Kalkbergen unternommenen Ausflug. In: *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 27, 961–962.
- Tóth, M., Heiri, O., Vincze, I., Braun, M., Szabó, Z., Magyari, E. (2022). Limnological changes and chironomid-inferred summer air temperature from the Late Pleniglacial to the Early Holocene in the East Carpathians. *Quaternary Research* 105, 151–165.

- Tóth, M., Magyari, E. K., Brooks, S. J., Braun, M., Buczkó, K., Bálint, M., Heiri, O. (2012). chironomid-based reconstruction of late glacial summer temperatures in the southern Carpathians (Romania). *Quaternary Research* 77, 122–131.
- Turner, A. (1992). Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 22(2), 109–126.
- Turton, C. L., McAndrews, J. H. (2006). Rotifer loricas in second millennium sediment of Crawford Lake, Ontario, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 141, 1–6.
- Tyráček, J. (1995). Depositional changes in non-glaciated regions of central Europe. *Quaternary International* 28, 77–81.
- Tyráček, J. (2001). Upper Cenozoic fluvial history in the Bohemian Massif. *Quaternary International* 79(1), 37–53.
- Tzedakis, P. (2007). Pollen records, last interglacial of Europe. In: S. A. Elias, ed., *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, 2597–2605.
- Tzedakis, P. C., Hooghiemstra, H., Pälike, H. (2006). The last 1.35 million years at Tenaghi Philippon: revised chronostratigraphy and long-term vegetation trends. *Quaternary Science Reviews* 25(23–24), 3416–3430.
- Újvári, G., Molnár, M., Novothny, Á., Páll-Gergely, B., Kovács, J., Várhegyi, A. (2014). AMS14C and OSL/IRSL dating of the Dunaszekcső loess sequence (Hungary): chronology for 20 to 150 ka and implications for establishing reliable age-depth models for the last 40 ka. *Quaternary Science Reviews*. 106, 140–154.
- Urban, B., Krahn, K. J., Kasper, T., ..., Schwab, A. (2023). Spatial interpretation of high-resolution environmental proxy data of the Middle Pleistocene Palaeolithic faunal kill site Schöningen 13 II-4, Germany. *Boreas* 52, 440–458.
- Ursenbacher, S., Stötter, T., Heiri, O. (2020). Chitinous aquatic invertebrate assemblages in Quaternary lake sediments as indicators of past deepwater oxygen concentration. *Quaternary Science Reviews* 231, 106203.
- Uxa, T., Křížek, M., Krause, D., Moska, P., Murton, J. (2024). Optically Stimulated Luminescence Ages and Paleo Environmental Implications of Relict Frost Wedges in North Central Bohemia, Czech Republic. *Permafrost and Periglacial Processes* 35, 294–383.
- Uzunidis, A., Antoine, P. O., Brugal, J. P. (2022). A Middle Pleistocene *Coelodonta antiquitatis praecursor* Guérin (1980) (Mammalia, Perissodactyla) from Les Rameaux, SW France, and a revised phylogeny of *Coelodonta* Bronn, 1831. *Quaternary Science Reviews* 288, 107594.
- Valoch, K. (1976). Die altsteinzeitliche Fundstelle in Brno-Bohunice. *Studie Archeologického ústavu ČSAV v Brně* 4(1), 3–120.
- Vandenberghe, J., Nugteren, G. (2001). Rapid climatic changes recorded in loess next term successions. *Global and Planetary Change* 28, 1–9.
- Velichko, A. A., Catto, N., Drenova, A. N., Klimanov, V. A., Kremenetski, K. V., Nechaev, V. P. (2002). Climate changes in East Europe and Siberia at the Late glacial–holocene transition. *Quaternary International* 91(1), 75–99.
- Velichko, A. A., Novenko, E. Y., Pisareva, V. V., Zelinson, E. M., Boettger, T., Junge, F. W. (2005). Vegetation and climate changes during the Eemian interglacial in Central and Eastern Europe: comparative analysis of pollen data. *Boreas* 34, 207–219.
- Vencová, B. (2023). *Lasicovitě šelmy střední Evropy v kvartérním fosilním záznamu*. Diplomová práce, PČF UK, Praha.
- Viehberg, F. A. (2006). Freshwater ostracod assemblages and their relationship to environmental variables in waters from northeast Germany. *Hydrobiologia* 571, 213–224.
- Vočadlova, K., Petr, L., Žáčková, P., Křížek, M., Křížová, L., Hutchinson, S., M., Šobr, M. (2015). The Late Glacial and Holocene in Central Europe: a multi-proxy environmental record from the Bohemian Forest, Czech Republic. *Boreas* 44, 769–784.
- von Leonhard, K. C. (1823). *Charakteristik der Felsarten*. 3. Bde., 772 S., Heidelberg.
- Vondrák, D., Juračka, P. J. (2017). Příběhy z elektronového mikroskopu 7. Zoologická zahrada v jezerních sedimentech. *Živa* 65(1), 29–31.
- Vondrák, D., Kopáček, J., Kletetschka, G., ..., Kuneš, P. (2019a). Litostratigrafie a stáří sedimentů šumavských jezer: prvotní zhodnocení / Lithostratigraphy and age of the Bohemian Forest lake sediments: A first assessment. *Geoscience Research Reports* 52, 75–83.
- Vondrák, D., Krause, D., Hrubá, J., Kletetschka, G. (2021). The paleolake Stifter Hollow and signs of the last stage of Quaternary glaciation in the Plešné Lake cirque. *Silva Gabreta* 27, 1–15.

- Vondrák, D., Prach, J., Houfková, P. (2015a). Sedimenty postglaciálních jezer v ČR – unikátní přírodní archívy (českou) limnologií přehlížené. In: V. Rádková, J. Bojková, eds., *XVII. konference České limnologické společnosti a Slovenskej limnologickej spoločnosti „Voda – věc veřejná“ – Sborník příspěvků*. ČLS a Masarykova univerzita v Brně, 162–167.
- Vondrák, D., Schafstall, N. B., Chvojka, P., ..., Clear, J. L. (2019b). Postglacial succession of caddisfly (Trichoptera) assemblages in a central European montane lake. *Biologia* 74, 1325–1338.
- Vondrák, D., Tátosová, J., Kadlec, J., Heiri, O. (2015b). First chironomid-inferred mean July air temperature reconstruction from the Czech Republic: multi-proxy research of a lacustrine sediment core from Plešné Lake. In: A. Bernardová, K. Kodýdková, eds., *11th Conference of Environmental Archaeology – Book of Abstracts*. Faculty of Science of the University of South Bohemia in České Budějovice, 68.
- Vondrák, D., Tichá, A. (2022). Komořanské jezero aneb Historie českého Balatonu. *Živa* 70, 227–230.
- Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, C. J., McManus, F., Lambeck, K., Balbon, E., Labracherie, M. (2002). Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews* 21, 295–305.
- Wagner, B., Wilke, T., Krastel, S., ..., Vogel, H. (2014). The SCOPSCO drilling project recovers more than 1.2 million years of history from Lake Ohrid. *Scientific Drilling* 17, 19–29.
- Wagner, J. (2010). Pliocene to early Middle Pleistocene ursine bears in Europe: a taxonomic overview. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 179(20), 197–215.
- Wagner, J., Čermák, S., Horáček, I. (2011). The presence of *Ursus ex gr. minimus-thibetanus* in the Late Villányian and its position among the Pliocene and Pleistocene black bears in Europe. *Quaternaire, Hors-série* 4, 39–58.
- Walker, I. R. (2001). Midges: Chironomidae and related Diptera. In: J. P. Smol a kol., eds., *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological Indicators*. Kluwer Academic Publishers, 43–66.
- Walker, I. R., Wilson, S. E., Smol, J. P. (1995). Chironomidae Diptera: quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 950–960.
- Walker, M. J. C. (1995). Climatic changes in Europe during the last glacial/interglacial transition. *Quaternary International* 28, 63–76.
- Wardle, D. A. L., Walker, R. (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305, 509–513.
- Watts, W. A., Allen, J. R. M., Huntley, B. (1996). Vegetation history and palaeoclimate of the Last Glacial period at Lago Grande di Monticchio (Southern Italy). *Quaternary Science Reviews* 15, 133–153.
- Wertz, K., Wilczyński, J., Tomek, T. (2015). Birds in the Pavlovian culture: Dolní Vestonice II, Pavlov I and Pavlov II. *Quaternary International* 359, 72–76.
- Wertz, K., Wilczyński, J., Tomek, T., Roblickova, M., Oliva, M. (2016). Bird remains from Dolní Vestonice I and Predmosti I (Pavlovian, the Czech Republic). *Quaternary International* 421, 190–200.
- Wilczyński, J., Wojtal, P., Robličková, M., Oliva, M. (2015). Dolní Věstonice I (Pavlovian, the Czech Republic)–Results of zooarchaeological studies of the animal remains discovered on the campsite (excavation 1924–52). *Quaternary International* 379, 58–70.
- Williams, N. (1988). The use of caddisflies (Trichoptera) in palaeoecology. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 61, 493–500.
- Willis, K. J., van Andel, T. H. (2004). Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 23(23–24), 2369–2387.
- Witte, H. J. L., Coope, G. R., Lemdahl, G., Lowe, J. J. (1998). Regression coefficients of thermal gradients in northwestern Europe during the last glacial–Holocene transition using beetle MCR data. *Journal of Quaternary Science* 13, 435–445.
- Woillard, G. (1978). Grande Pile Peat Bog: A Continuous Pollen Record for the Last 140,000 Years. *Quaternary research* 9, 1–21.
- Woillard, G. M., Mook, W. G. (1982). Carbon-14 dates at Grande Pile: Correlation of land and sea chronologies. *Science* 215, 159–161.
- Wojtal, P., Wilczyński, J., Wertz, K., Svoboda, J. (2016). The scene of a spectacular feast (part II): Animal remains from Dolní Věstonice II, the Czech Republic. *Quaternary International* 252, 122–141.
- Wojtal, P., Wilczyński, J., Wertz, K., Svoboda, J. (2018). The scene of a spectacular feast (part II): Animal

- remains from Dolní Věstonice II, the Czech Republic. *Quaternary International* 466, 194–211.
- Woldřich, J. N. (1880). Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde. 1. Teil. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Akademie der Wissenschaften in Wien* 82, 7–66.
- Woldřich, J. N. (1881). Über die diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 84, 177–264.
- Woldřich, J. N. (1884). Über die diluviale Fauna von Zuzlawitz Winterberg im Bohmerwalde Dritter Theil. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 88, 978–1057.
- Woldřich, J. N. (1897). Übersicht der Wirbeltierfauna des „Böhmischen Massivs“ während der anthropozoischen Epoche. *Jahrbuch der k.k. geologischen Reichsanstalt* 47, 393–427.
- Woldstedt, P. (1929). *Das Eiszeitalter (Grundlinien einer Geologie des Quartärs)*. Stuttgart (Enke Verl.).
- Wolff, E. W., Chappellaz, J., Blunier, T., Rasmussen, S. O., Svensson, A. (2010). Millennial-scale variability during the last glacial: The ice core record. *Quaternary Science Reviews* 29(21–22), 2828–2838.
- Yanes, Y., Al-Qattanb, N. M., Rech, J. A., Pigati, J. S., Dodd, J. P., Nekola, J. C. (2019). Overview of the oxygen isotope systematics of land snails from North America. *Quaternary Research* 91, 329–344.
- Yanes, Y., Romanek, C. S., Delgado, A., ..., Ibáñez, M. (2009). Oxygen and carbon stable isotopes of modern land snail shells as environmental indicators from a low-latitude oceanic island. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 73, 4077–4099.
- Yang, S. L., Ding, Z. L. (2010). Drastic climatic shift at ~2.8Ma as recorded in eolian deposits of China and its implications for redefining the Pliocene-Pleistocene boundary. *Quaternary International* 219, 37–44.
- Yapp, C. J. (1979). Oxygen and carbon isotope measurements of land snail shell carbonate. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43, 629–635.
- Zaarur, S., Affek, H. P., Brandon, M. T. (2013). A revised calibration of the clumped isotope thermometer. *Earth and Planetary Science Letter* 382, 47–57.
- Zaarur, S., Olack, G., Affek, H. P. (2011). Paleo-environmental implication of clumped isotopes in land snail shells. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 75, 6859–6869.
- Zagwijn, W. H. (1957). Vegetation, climate and time-correlations in the Early Pleistocene of Europe. *Geologie en Mijnbouw* 19, 233–244.
- Zagwijn, W. H. (1960). Aspects of the Pliocene and Early Pleistocene vegetation in the Netherlands. *Mededelingen Geologische Stichting, C* 3, 1–78.
- Zagwijn, W. H. (1989). Vegetation and climate during warmer intervals in the Late Pleistocene of western and central Europe. *Quaternary International* 3, 57–67.
- Zajac, K. S., Pročków, M., Zajac, K., Stec, D., Lachowska-Cierlik, D. (2020). Phylogeography and potential glacial refugia of terrestrial gastropod *Faustina faustina*. *Organisms Diversity & Evolution* 20, 747–762.
- Záruba, Q. (1940). Příspěvek k poznání vltavských teras v Praze. *Rozpravy České akademie věd a umění, Třída II* 8, 1–21.
- Záruba, Q., Bucha, V., Ložek, V. (1977). Significance of the Vltava terrace system for Quaternary chronostratigraphy. *Rozpravy ČSAV* 87(4), 1–89.
- Zeeberg, J. (1998). The European sand belt in eastern Europe and comparison of Late Glacial dune orientation with GCM simulation results. *Boreas* 27(2), 127–139.
- Zeuner, F. E. (1935) The recent and fossil Prophalangopidae. *Stylops. A Journal of Taxonomic Entomology* 4, 102–108.
- Želízko, J. V. (1909). Diluviální fauna od Volyně v jižních Čechách. *Rozpravy České akademie věd a umění* 18, 1–15.
- Želízko, J. V. (1918). Der Steppeniltis (*Foetorius eversmanni* Less.) im Diluvium bei Wolin. *Rozpravy České akademie věd a umění* 21, 2, 1–10.
- Želízko, J. V. (1930) Neues zur diluvialen Fauna von Wolin in Südböhmen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie and Paläontologie* 1930, 53–71.