

Biodiverzita střední Evropy a kvartérní paleozologie

IVAN HORÁČEK

1. Synoptická mapa jader evropské biodiverzity cévnatých rostlin a suchozemských obratlovců (Williams et al., 1999). Místa s nejvyšší druhovou hustotou, s vysokou druhovou hustotou a endemismem a výraznou úrovní endemismu jsou soustředěna v horských oblastech.

Povaha a zdroje biodiverzity, přirozené rozmanitosti přírody, se v posledních desetiletích oprávněně staly centrálním tématem organismální biologie. V dnešním výzkumu této problematiky se bohatě uplatňují především nejaktuálnější metodické možnosti současné vědy – molekulární biologie, komplexní analýza rozsáhlých databází a složité interpretační a matematické modely. Sběr empirických dat a pracné hledání přímých dokladů o historii současné biodiverzity k hlavnímu proudu těchto výzkumů nepatří. O to potřebnější je nezastupitelnost tohoto přístupu si alespoň občas připomenout. Životní jubileum Vojena Ložka je k tomu ideální příležitostí.

Více než sedmdesát let intenzivní vědecké aktivity jubilanta s celou plejádou pilířových objevů, ilustrujících historický rozměr střeoevropské biodiverzity, skýtá současně poučení, co je třeba při studiu této problematiky důsledně respektovat. Připomenout tu lze třeba ohled k interdisciplinární povaze předmětu, nutnost souběžné aplikace neontolo-

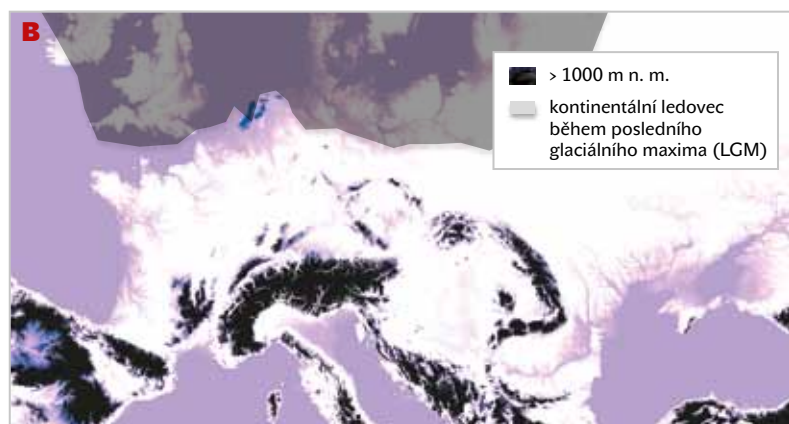
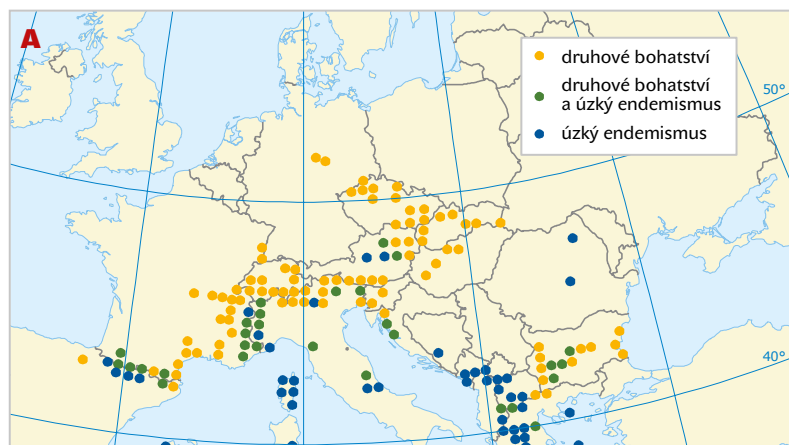
gických i paleontologických hledisek. Patrně hlavním poselstvím Ložkova působení je ovšem to, že určujícím úběžníkem přírodovědeckého zájmu a klíčovým zdrojem poučení musí být příroda sama ve svých konkrétních projevech. Ty jsou totiž invariantní vůči kolotání výkladových, ideologických a metodických schémat různých čítankových pravd a školních pouček. Poznatky umožňující překročit jejich rámec lze získat jedinečně z přírody. Tento výměr se pokusím doložit na dvou příkladech.

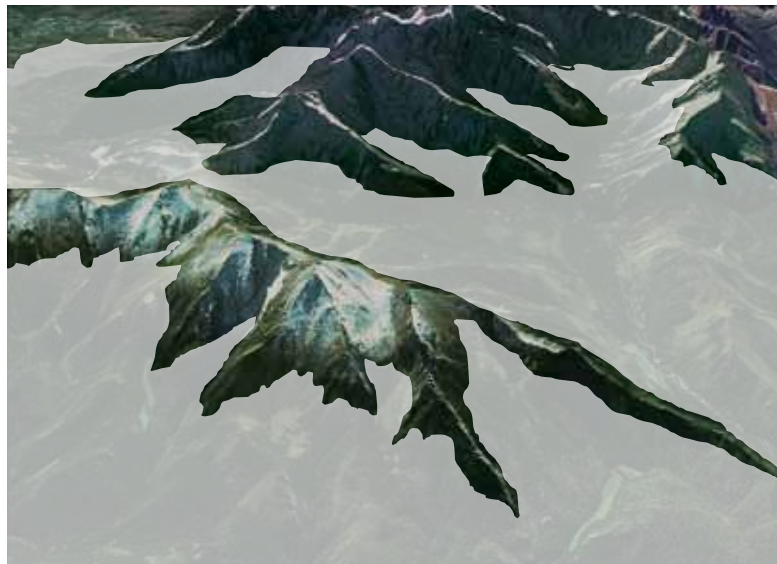
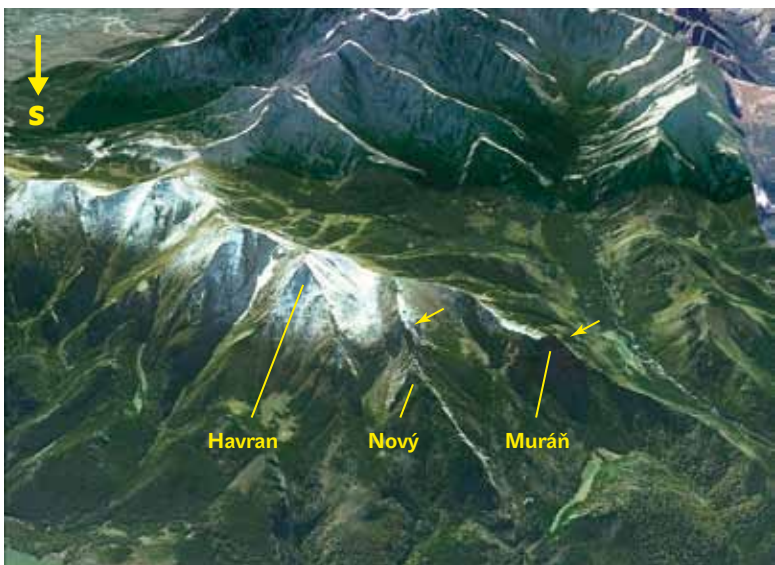
Jádrové oblasti biodiverzity

Jádrovými oblastmi střeoevropské biodiverzity jsou hory (obr. 1). V této souvislosti se tradičně hovoří o tzv. oreálním fenoménu: krajina s širokým rozpětím nadmořských výšek je členitější, vytváří široké spektrum mikroklimatických situací a pestrou mozaiku abiotických podmínek intenzivně obměňovaných vlivem erozních a sedimentačních procesů. Nejvýraznějším příkladem jedinečnosti horského fenoménu jsou zejména poměry alpského a niválního pásma – chladného bezlesí nad horní hranicí lesa (ve střední Evropě 1550–1800 m n. m.). To představuje sice jen necelá 3 % plochy evropského kontinentu, ale žije tu více než 2500 druhů cévnatých rostlin (přes 20 % evropské flóry). Podobné je to u řady skupin bezobratlých živočichů a obratlovců. [1] Většinou jde o formy úzce vázané na toto prostředí, často endemity. Přes 17 % flóry Alp tvoří endemické druhy alpské zóny.

Tradiční učebnicové vysvětlení praví, že jde o relikty doby ledové, kdy bylo chladné bezlesí rozšířeno na většině území nezaledněné Evropy. Historicky je tato interpretace založena především na bohatém fosilním záznamu obratlovců. Formy jako kamzík, zorožec, svišť, zajíc bělák, bělokur či hraboš sněžný, s nimiž se dnes setkáváme výlučně v alpské zóně velehor, představují přinejmenším v některých úsecích glaciálů pravidelnou složku fosilních společenstev celé střední Evropy. O většině jiných druhů to ovšem očividně neplatí. Biodiverzita velehor se jednoduchým vysvětlením vzpírá a ani dnes ji nelze snadno objasnit.

Standardními měřítky biodiverzity jsou druhová rozmanitost, podíl vzácných taxonů a úroveň endemismu. S rozvojem technik molekulární genetiky je lze konfrontovat s diverzitou genotypovou. Mezinárodní tým vedený P. Taberletem, jedním z tvůrců mo-





lekulární fylogeografie, shromáždil soubor floristických dat z alpinské zóny Alp a Karpat (přes 100 000 záznamů více než 1000 druhů) a souběžně analyzoval na 14 000 vzorcích specifika genetického polymorfismu. Navzdory obecně přijímaným předpokladům o vztazích mezi druhovou a genetickou rozmanitostí [2] (v obou případech jde přece o reakci na tytéž selekční faktory) zmíněný výzkum jednoznačně ukázal, že mezi oběma typy biodiverzity neexistuje, přinejmenším v Alpách, jakákoliv průkazná korelace. [3] Navíc vnitrodruhová geografická proměnlivost jednotlivých druhů se mnohdy zásadně liší. Běžné jsou značné rozdíly mezi různými lokálními populacemi, svědčící o jejich vzájemné izolaci a nezávislé historii. [4] Dostatečně přesvědčivé vysvětlení tohoto stavu neskýtá ani představa o omezeném počtu glaciálních refugií v podhůří Alp, formulovaná na základě prvních výsledků tohoto projektu zhruba před deseti lety. [5] Ta je ostatně problematická i z jiného důvodu. Drtivou část endemitů alpinské zóny charakterizuje velmi omezená schopnost šíření a pro předpokládaný posun areálů o stovky kilometrů neexistují recentní analogie. Za těchto okolností se stále naléhavěji vtírá jistá pochybnost: Není k plejádě dosavadních představ o areálové dynamice glaciálního cyklu a povaze glaciálních refugií alternativa, již jsme nevzali v potaz?

Určitou odpověď poskytují interpretace odvíjející se z docela jiných zdrojů. V našem případě jde o nálezy obratlovců z Vysokých Tater (obr. 2). První byly publikovány S. Rothem již r. 1882 z Horní jeskyně na Novém (1800 m n. m.). Jeden z otců kvartérní pa-

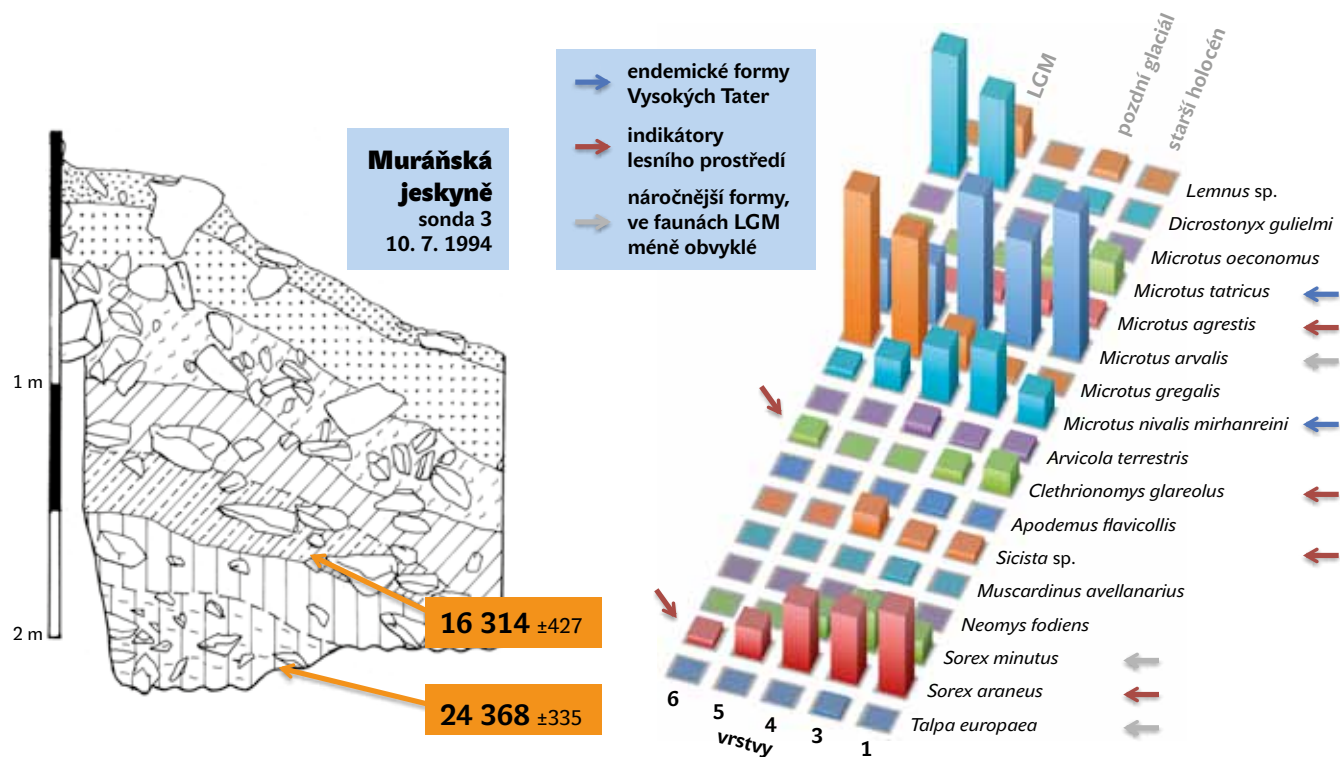
leontologie A. Nehring, jemuž byly nálezy zaslány, určuje zde celkem 23 druhů; vedle typicky glaciálních forem také náročnější prvky, které se v glaciální fauně objevují spíše výjimečně. Významný tatranský přírodovědec H. Schaefer zde intenzivně sbíral počátkem sedmdesátých let minulého století. Z lebky kamzíka získal radiometrické datum 30 000 let před současností a s překvapením dokládá, že podstatnou část společenstva tvoří pozůstatky rejsků (800 čelistí šesti druhů včetně dvou severských, které nebyly ze střední Evropy známy [6]), skupiny, která s ohledem na potravní nároky ve většině glaciálních společenstev chybí.

V téže době se intenzivním výzkumem holocenního vývoje alpinské zóny Tater zabývá i Vojen Ložek. Provádí zevrubnou revizi tatranských nalezišť a spolu se Schaeferem publikuje holocenní sled měkkýšů a obratlovců odkrytý před vchodem největší krasové prostory Belanských Tater – Muráňské jeskyně (1560 m n. m.). Záhada fauny z jeskyně na Novém zůstává však nerozřešena. Klíčovým problémem je litostratigrafický kontext fosilních dokladů – pocházejí z nepevněné mrazové drti, jež pokrývá dno jeskyně v mocnosti pouhých několika decimetrů. Jak dlouho se zde kosterní materiál hromadil? A představuje reálné společenstvo vymezeného časového úseku? To nelze za těchto okolností jednoznačně zodpovědět.

Ve snaze rozřešit záhadu glaciálních společenstev Belanských Tater jsme r. 1994 vyhloubili prostornou sondu v hlubší části Muráňské jeskyně a odkryli neporušený sled balvanitých sedimentů s mrazovou dr-

2. Geografická lokalizace nalezišť v Belanských Tatrách – jeskyně III na Novém a Muráňské jeskyně (vpravo nahoře), totéž optikou Google Earth a rekonstrukce reliéfu překrytého glaciálním ledovcem (vpravo dole).

Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc., (*1952) vystudoval Přírodovědeckou fakultu Univerzity Karlovy v Praze. Na katedře zoologie této fakulty vedl oddělení zoologie obratlovců. Zabývá se systematikou, evolucí a ekologií savců, zejména netopýřů, paleoekologií čtvrtohor a filosofickými přesahy přírodovědných témat.



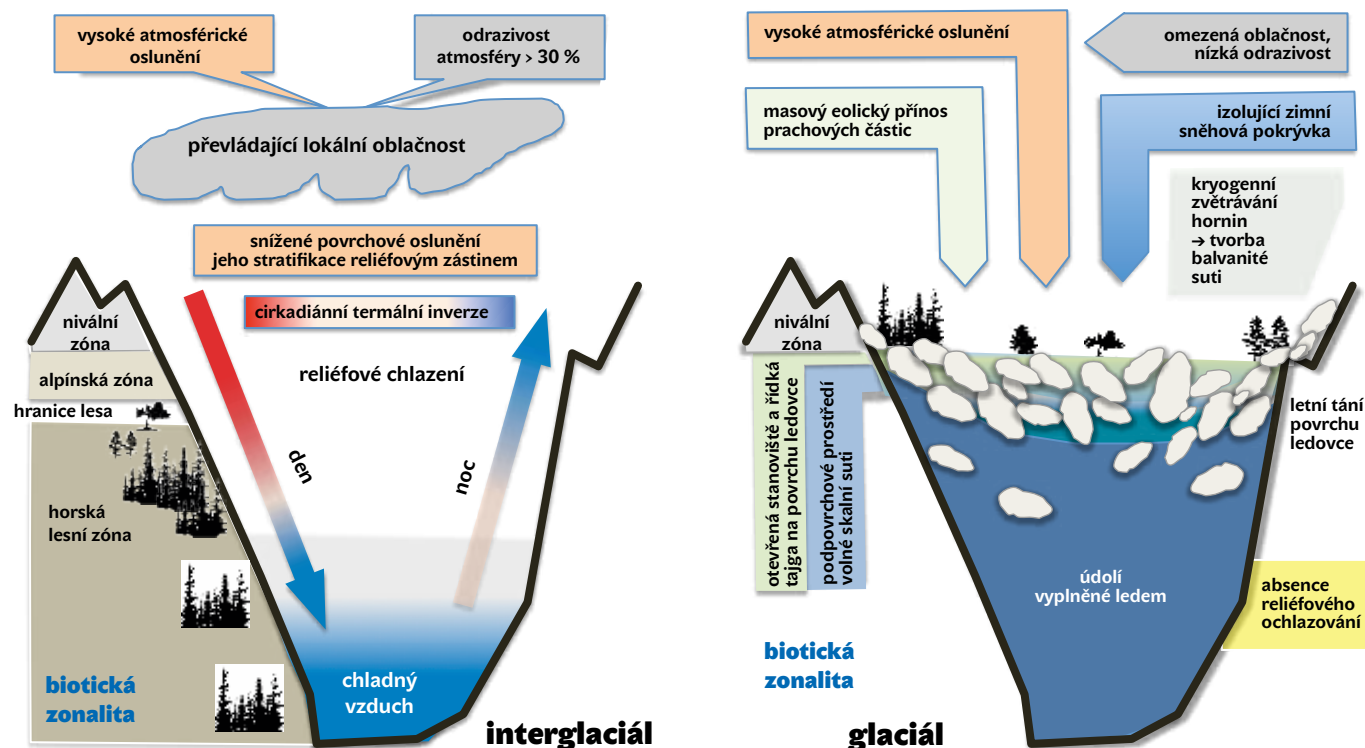
3. Schematický profil výplně Muráňské jeskyně s rozlišením jednotlivých vrstev a radiokarbonovým datováním. Vpravo: Procentuální zastoupení jednotlivých druhů drobných zemních savců v jednotlivých vrstvách na základě minimálního počtu jedinců (MNI). V oranžových rámečcích jsou výsledky radiokarbonového datování (v letech před současností). LGM = poslední glaciální maximum.

4. Interpretační model glaciálního prostředí velehor: schematický řez velehorským údolím v interglaciálu a glaciálu; zvýrazněny dominantní složky abiotického a biotického prostředí.

tí a prachovou výplní (obr. 3). Z dobře rozlišitelných vrstev jsme získali soubor kosterních pozůstatků nejméně 292 jedinců 30 druhů obratlovců. Spodní polohy pocházejí z nejméně chladnějšího úseku posledního glaciálu (LGM – last glacial maximum: 18–24 tisíc let před současností). Složení společenstev odpovídá rámcově poměrům v jeskyni na Novém – i zde jednoznačně převažují vůdčí prv-

ky glaciálu, vedle nich jsou však zastoupeni i hmyzožravci, náročné formy bylinných stanovišť (např. myšivka horská), a dokonce i lesní prvky včetně normika rudého a endemického hraboše *Microtus tatricus*.

Kde takové nečekané diverzifikované společenstvo vlastně žilo? V době vrcholného glaciálu byla údolí Vysokých Tater skoro jistě vyplněna mohutnými ledovci přetvářejícími pohoří na rozsáhlý ledovcový štít, z něž jako nehostinné ostrovy čněly ostré hřebeny nejvyšších hor (obr. 2). Podle dat z polské strany Belanských Tater končily splazy ledovců možná desítky kilometrů daleko a zbytky ledovců přetrvávaly až do počátku boreálu. [7] Na otázku, kde společenstva žila, zbývá te-





Dzeravá skala

Malé Karpaty,
Slovensko
2003–2005
MNI = 2013



57 000–49 700
47 000–44 600
37 370–36 900
34 100–35 100
31 770
24 760–24 800

vrstvy

100
50
MNI

11 9 8 7 6 5 4 3 2 1

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

36

37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

90

91

92

93

94

95

96

97

98

99

100

101

102

103

104

105

106

107

108

109

110

111

112

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

132

133

134

135

136

137

138

139

140

141

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162

163

164

165

166

167

168

169

170

171

172

173

174

175

176

177

178

179

180

181

182

183

184

185

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

201

202

203

204

205

206

207

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

219

220

221

222

223

224

225

226

227

228

229

230

231

232

233

234

235

236

237

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

248

249

250

251

252

253

254

255

256

257

258

259

260

261

262

263

264

265

266

267

268

269

270

271

272

273

274

275

276

277

278

279

280

281

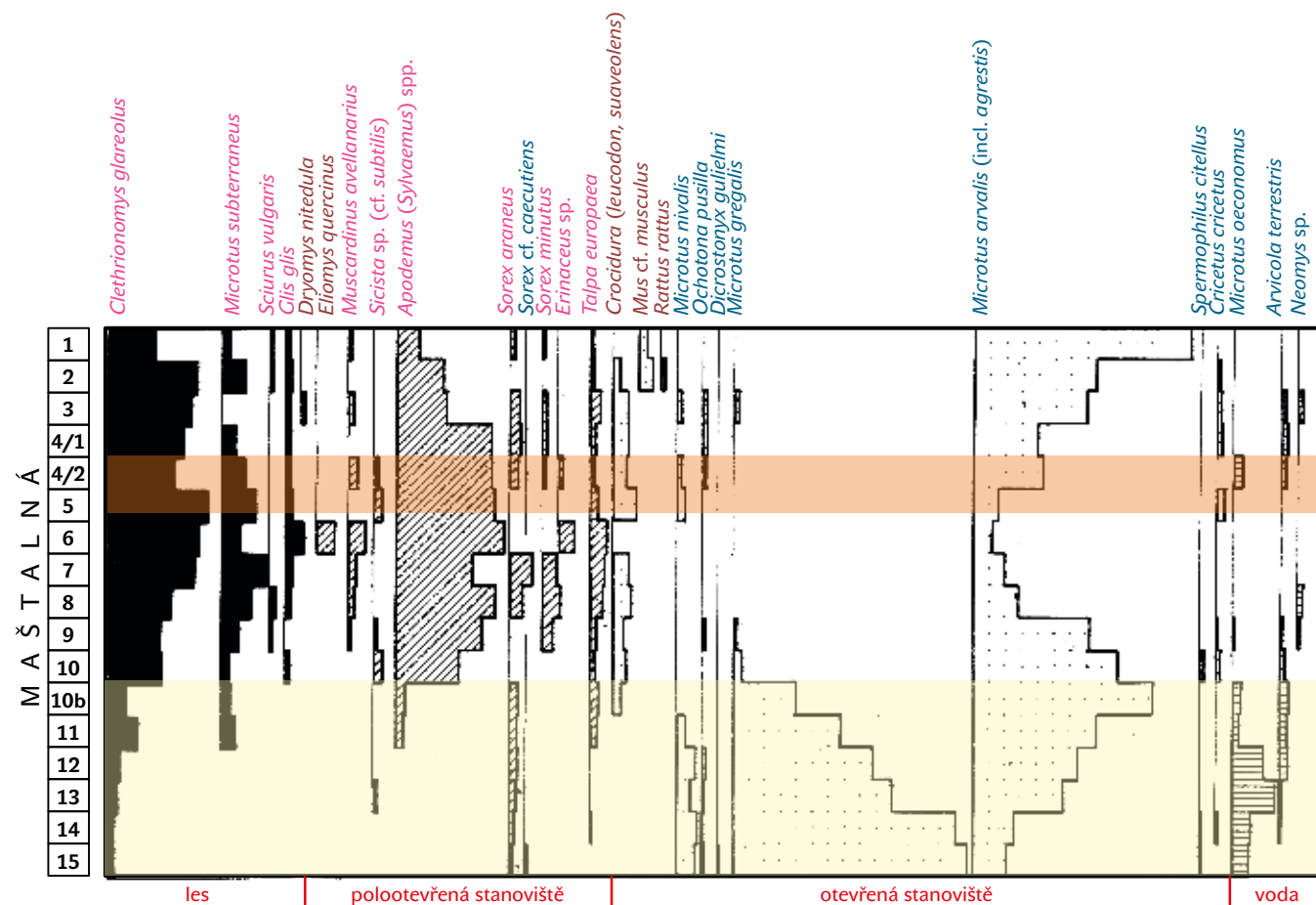
282

283

284

285

286



6. Typický obraz změn společenstva drobných zemních savců v průběhu nejmladšího úseku glaciálu a holocénu: sled vrstev vchodového valu jeskyně Maštalná ve Slovenském krasu (MNI=1851). Procentuální zastoupení paleochorních prvků glaciálních společenstev (modře), paleochorních prvků interglaciálu (červeně) a apochorních prvků holocénu (hnědě) v jednotlivých vrstvách. Žlutý pruh – úsek pozdního glaciálu, oranžový pruh – neolitické odlesnění.

Masivní ústup horských ledovců a s ním související hloubková eroze údolního reliéfu je odstranily s naprostou spolehlivostí. Nepřímých dokladů však není málo. Rakouští výzkumníci studující početné soubory jeskynních medvědů z Alp dokládají (mimo jiné palynologickými daty z medvědích pozůstatků) přítomnost bohatých květnatých luk a vegetace s produktivitou výrazně překračující dnešní poměry. [12] Jejich data se ovšem

týkají období 30–67 tisíc let před současností, které bylo v posledním glaciálu z klimatického hlediska nejpestřejší a bioticky nejprázdnější. Podrobnou informaci o historii fauny tohoto období poskytují i naše výsledky z jeskyně Dzeravá skála v Malých Karpatech (obr. 5). [13] Podobně jako lokality Hunas a Sesselfelsgrötte [15] v jižním Němce-

ku ukazují vedle stabilní jádrové struktury společenstev s dominantními prvky glaciální fauny i průběžnou přítomnost náročnějších prvků, včetně rejsků či indikátorů lesní vegetace (např. norníka rudého, *Clethrionomys glareolus*). Přinejmenším některé z nich zde přežívají celý glaciál, včetně jeho nejmłodnějšího úseku (LGM).

Počátky současných specifik

Druhé z témat, které chci na tomto místě připomenout, souvisí s neontologickým obrazem biodiverzity ještě intimněji. U skupin s velmi podrobným a spolehlivým fosilním záznamem lze v současné biotě střední Evropy rozlišit prvky *paleochorní*, které jsou na našem území známy z předchozích interglaciálů či glaciálů, a prvky *apochorní*, které se objevují poprvé teprve v současném interglaciálu – holocénu. U savců tvoří apochorní prvky třetinu současné fauny střední Evropy (35 ze 118 druhů). Pomineme-li 13 druhů cíleně introdukovaných, drtivou většinu apochorních druhů (20) nacházíme mezi drobnými zemními savci a netopýry. Většina je vázána na ryze antropogenní stanoviště a teplou otevřenou krajinu.

Takové prostředí se u nás objevuje poprvé v důsledku neolitické revoluce, usedlého zemědělského hospodaření, které k nám proniklo zhruba před 7500 lety. Příliv apochorních prvků je proto tradičně interpretován jako bezprostřední důsledek antropogenních změn krajiny. Faunový záznam velkého počtu souvisejících sledů vrstev holocenního vývoje (obr. 6), který je dnes díky výzkumné aktivitě Vojena Ložka a jeho žáků z území bývalého Československa k dispozici, poskytuje řadu dokladů, naznačujících, že některé

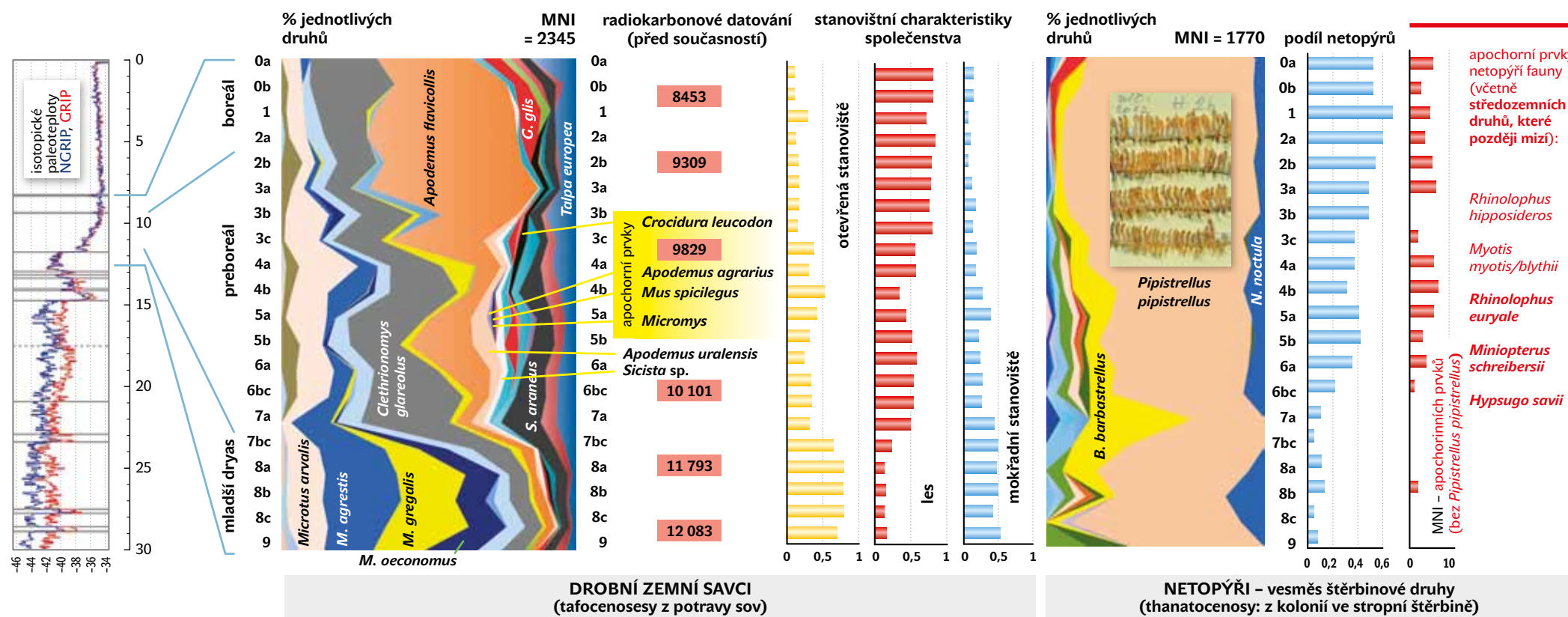
z apochorních prvků se mohly poprvé objevit ještě před nástupem neolitických změn. Bohužel ve většině případů jde pouze o jednotlivé kusy a při malých mocnostech vrstev nelze možnost náhodné kontaminace nikdy zcela vyloučit.

Robustní odpověď na podobné otázky přinesl až rozsáhlý výzkum sedimentů v postranním vchodu slavné jeskyně Býčí skála v Moravském krasu. V letech 2007–2013 jsme zde odkryli sled 21 dobře rozlišitelných suťových poloh o celkové mocnosti přes 10 m pokrývající souvisle časový interval od 12 500 do 8400 let před současností. Neporušenost vrstev a spolehlivost získaných vzorků fauny potvrdilo i radiokarbonové datování (obr. 7). Velmi bohatý fosilní záznam (nejméně 4525 jedinců 52 druhů obratlovců) podrobně dokumentuje s rozlišením cca 100 let změnu fauny v závěru glaciálu a nejstarším holocénu. Překvapivě dokládá, že takřka všechny apochorní prvky (včetně druhů, jejichž severní hranice rozšíření dnes leží jižně od našeho území) se na území střední Evropy objevují již na samém počátku holocénu, některé dokonce v průběhu mladšího úseku glaciálu, tedy několik tisíc let před příchodem neolitické civilizace. Jejich expanze tedy nebyla podmíněna vlivem člověka, jak se obecně soudí, ale velmi specifickým průběhem současného glaciálního cyklu a unikátní kombinací jeho klimatických a environmentálních projevů, zejména ve středomořské oblasti.

Ve svém důsledku tyto poznatky podtrhují výlučnost problematiky holocénu a potřebu jeho soustavného studia. Výzkumný program, který Vojen Ložek vytyčil [15] a po více než půl století soustavně naplňoval, je i nyní víc než aktuální.

Výzkum, z něhož vychází tento článek, byl podpořen grantem GAČR č. 13-08169S.

7. Složení společenstev drobných zemních savců a netopýrů v profilu Býčí skála. Vlevo: Korelace se standardní křivkou paleotplot z grónských vrtů NGRIP a GRIP (Lowe et al., 2008).



K DALŠÍMU ČTENÍ

- [1] Nagy L. et al. (eds.): Alpine Biodiversity in Europe. Springer, Berlin 2003.
- [2] Vellend M., Geber M. A.: Ecology Letters 8, 767–781, 2005.
- [3] Taberlet P. et al.: Ecology Letters 15, 1439–1448, 2012.
- [4] Mráz et al.: J. Biogeography 34, 2100–2114, 2007; Thiel-Egenter C. et al.: J. Biogeography 38, 772–782, 2011.
- [5] Tribsch A., Schönswetter P.: Taxon 52, 477–497, 2003; Schönswetter P. et al.: Molecular Ecology 14, 3547–3555, 2007.
- [6] Schaefer H.: Zoologische Anzeiger 195, 89–111, 1975.
- [7] Makos M., Nitychoruk J.: Geological Quarterly 55, 253–268, 2011.
- [8] Berger A., Loutre M. F.: Quaternary Science Reviews 10, 297–313, 1991.
- [9] Jost A. et al.: Climate Dynamics 24, 577–590, 2005.
- [10] Werner M. et al.: J. Geophysical Research 107 (D27), 4744, 2002.
- [11] Ivy-Ochs S. et al.: Quaternary Science Reviews 28, 2137–2149, 2009.
- [12] Döppes D. et al.: Quaternary International 245, 193–200, 2011.
- [13] Kaminská L. et al. (eds.): Pleistocene Environments and Archaeology of the Dzerava skála Cave, Lesser Carpathians, Slovakia. PAN Krakow 2005.
- [14] Freund G., Reisch L. (eds.): Sesselfelsgrötte VI: Naturwissenschaftliche Untersuchungen. Franz Steiner Verl., Stuttgart 2014.
- [15] Ložek V.: Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpravy ÚÚG, Praha 1964.