

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA EKOLOGIE A ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



Holocenní dynamika nivní malakofauny
v Podkopaninské rokli

Diplomová práce

Vypracovala: Adéla Barešová

Studijní obor: 1501T004 Hydrobiologie

Forma studia: Prezenční

Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Olomouc 2023

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora:	Adéla Barešová
Název práce:	Holocenní dynamika nivní malakofauny v Podkopaninské rokli
Typ práce:	Diplomová
Pracoviště:	Katedra ekologie a životního prostředí
Vedoucí práce:	doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.
Rok obhajoby:	2023
Klíčová slova:	holocén, měkkýši, sukcese, Český kras, pěnovce
Počet stran:	33
Počet příloh:	0
Jazyk:	Český

ABSTRAKT

Krasové oblasti představují stěžejní zdroj informací pro studium kvartéru. Důvodem jsou četné pěnovcové lokality. Přednosti těchto sladkovodních vápenců, jsou: pravidelnost sedimentace, možnost přesného stratigrafického datování a výborné fosilizační podmínky. Na území CHKO Český kras je jednou z takových lokalit Podkopaninská rokli. Paleomalakologický výzkum profilů nivy protékajícího Mlýnského potoka, pomohl objasnit dopady klimatických změn mladého holocénu na místní malakofaunu, ale i na samotné pěnovce. Místní ekosystém nejvíce zasáhly dvě klimatické události, které nepřímo ovlivnila i lidská činnost. První byl subboreál, kdy výrazně suché klima napomohlo šíření druhů otevřené krajiny na úkor původního bohatého lesního společenstva. V tomto období také došlo k přerušení srážení pěnovců – jev známý jako „*tufa-decline*“. Druhou událostí byla „Malá doba ledová“. Výrazné erozní procesy, způsobené vydatnými srážkami a povodněmi, se nejen negativně podepsaly na fauně a flóře, ale zničily i pěnovcové kaskády. Konečná fáze sukcese lokální malakofauny, s převahou druhů otevřené krajiny, byla ovlivněna zásahy člověka do krajiny.

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author:	Adéla Barešová
Title:	Holocene dynamics of floodplain malacofauna in the Podkopaninska george
Type of thesis:	Master
Department:	Department of Ecology and enviromental sciences
Supervisor:	doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.
The year of presentation:	2023
Key words:	Holocene, molluscs, sucesion, Bohemian Karst, tufa
Number of pages:	33
Number of appendices:	0
Language:	Czech

ABSTRACT

Karst areas represent a key source of information for the study of the Quaternary. The reason for this are the numerous tufa sites. The advantages of these freshwater limestones are the regularity of sedimentation, the possibility of accurate stratigraphic dating and excellent fossilization conditions. The Podkopaninská Gorge is such a site in the territory of the Bohemian Karst. The paleomalacological study of the floodplain profiles near the Mlýnský Potok has helped to clarify the impact of the climatic changes of the Late Holocene on the local malacofauna and the tufa themselves. The local ecosystem was mainly influenced by two climatic events, which were also indirectly influenced by human activities. The first was the Subboreal, when a much drier climate favored the expansion of open landscape species at the expense of the original rich forest community. During this time, tufa sedimentation ceased – a phenomenon known as "tufa-decline". The second event was the "Little Ice Age". Significant erosion processes, caused by heavy rains and floods, not only damaged the fauna and flora but also destroyed the tufa cascades. The last phase of succession of the local malacofauna, in which species of the open landscape predominate, was influenced by human intervention in the landscape.

PROHLÁŠENÍ

„Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením vedoucího doc. RNDr. Lucie Juříčkové, Ph.D. a použila jsem pouze uvedené bibliografické zdroje.“

V Olomouci,.....

.....

PODĚKOVÁNÍ

V první řadě bych ráda poděkovala Katedře ekologie a životního prostředí zato, že mi bylo umožněno pracovat pod externím školitelem. Děkuji vedoucí mé práce, Lucce Juříčkové, za její vstřícný přístup, trpělivost a její nedocenitelnou pomoc při práci se vzorky. Mám nesmírné štěstí, že se mohu učit od takového odborníka. Dále bych chtěla poděkovat Martinu Rulíkovy, za jeho přátelské zázemí plné podpory, které poskytuje svým studentů oboru hydrobiologie. Největší díky, patří mé rodině–rodičům a mým největším fanouškům, babičce s dědou. Vděčím jim za nekonečnou podporu a pochopení.

OBSAH

1	CÍL PRÁCE.....	7
2	ÚVOD	8
2.1	„Tufa-decline“	8
2.2	Podkopaninská rokle.....	9
3	METODIKA.....	11
3.1	Zpracování fosilního materiálu.....	11
3.2	Charakter profilu.....	12
3.3	Datování a chronologie.....	12
3.4	Tabulky a grafy.....	13
4	VÝSLEDKY	14
5	DISKUZE.....	20
5.1	Průběh sukcese	20
5.1.1	Epiatlantik	20
5.1.2	Subboreál.....	21
5.1.3	Subatlantik.....	21
5.1.4	Subrecent	22
5.2	Srovnání s profilem Pod Zubákem	22
5.3	Osídlení.....	23
5.4	Významné druhy.....	24
5.5	Ustupující a zmizelé druhy	25
5.6	Shrnutí	26
6	ZÁVĚR.....	27
7	SEZNAM ZKRATEK.....	28
8	SEZNAM OBRÁZKŮ	29
9	SEZNAM TABULEK.....	29
10	SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY	30

1 CÍL PRÁCE

- Kvalitativní a kvantitativní zpracování fosilního materiálu odebraného během roku 1969 RNDr. Vojenem Ložkem DrSc. v blízkosti obce Západní Kopanina.
- Zpracování získaných dat.
- Zhodnocení vývoje druhové diverzity malakofauny a jejich interpretace ve vztahu s vývojem okolní krajiny.

2 ÚVOD

Krasové oblasti často skrývají svědectví o historii tamní krajiny. Představují celosvětově významné lokality pro paleontologii, geologii, archeologii, ale i klimatologii. Jsou považovány za nepostradatelná modelová území, především pro studium kvartéru (Ložek, 1992). V Čechách je takovou oblastí CHKO Český Kras rozkládající se mezi Prahou a Zdicemi. Území tvoří převážně prvohorní pískovce silurského a devonského stáří a zároveň jde o oblast, kde se nachází četné pěnovecové lokality (Žák *et al.*, 2002).

Pěnovec, jinak označované jako sladkovodní vápenec, vznikají vysrážením z vod bohatých na hydrogenuhličitan vápenatý, nejčastěji v blízkosti vývěru podzemních krasových vod. Vysrážení probíhá pouze za specifických podmínek. Klíčovými faktory jsou množství půdního humusu, aktivita půdních bakterií, přítomnost a složení vegetace, teplota a vlhkost. Biologickým rozkladem humusu se do okolní půdy uvolňuje oxid uhličitý – v půdě Českého krasu je ho až 5 %. Pronikající průlinové a puklinové vody jsou přítomností CO₂ postupně okyselovány a následně rozpouštějí vápenec. Ten, je pak odnášen dál podzemními vodami a stává se součástí vod krasových. K finálnímu vysrážení horniny u vývěru dochází odčerpání oxidu uhličitého okolní vegetací (Cílek *et al.*, 2014; Pilous, 2020). I drobné narušení jednoho z faktorů křehkého pěnovecového „metabolismu“, zastaví sražení a může vést k rozpouštění již usazených vrstev.

Stále narůstající množství studií pěnovců potvrzují jejich nedocenitelnost. Výraznou předností vápenatých pěnovců je jejich pravidelnost sedimentace v průběhu tisíců let, což poskytuje vysoce přesná stratigrafická data. Navíc uchovávají značné množství fosilizovaných částí rostlin i živočichů, a jako karbonáty umožňují přesné a přímé datování. Poskytují celou škálu dat, především při paleoenviromentálních rekonstrukcích vývoje krajiny a pro geochemické rekonstrukce vývoje klimatu (Dabkowski, 2014).

2.1 „Tufa-decline“

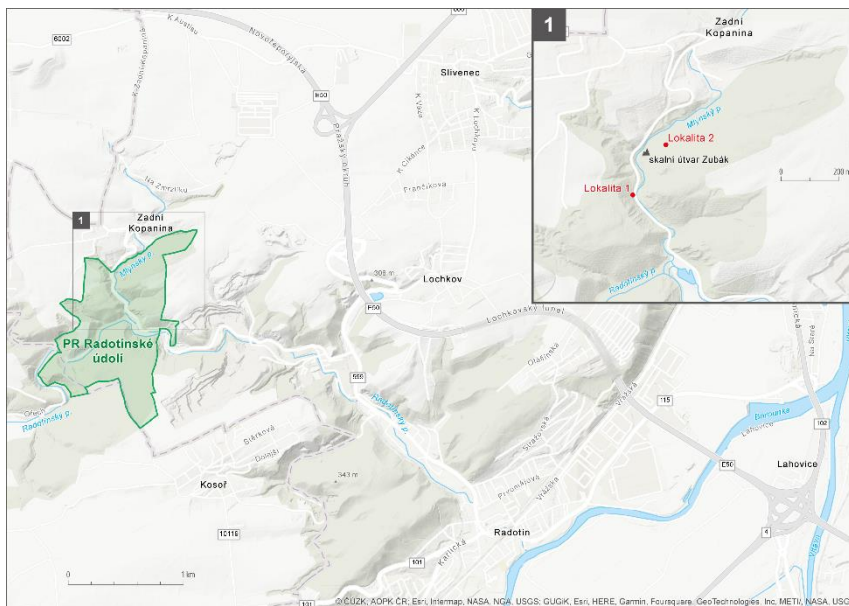
V 90. letech minulého století radiokarbonová data získaná z pěnovecových oblastí celé Evropy odhalila jev pojmenovaný jako „tufa decline“ (Goudie *et al.*, 1993), který v průběhu let potvrdila řada další studií (Wehrli *et al.*, 2010; Dramis *et al.*, 2014; Luzon *et al.*, 2017; Granai *et al.*, 2020). Po skončení würmského glaciálu nastoupil holocén (10 000 nekal. BP, Mangerud *et al.*, 1974, resp. 11 700 kal. BP podle současné stratigrafie), během kterého došlo k pozvolnému oteplování klimatu a šíření náročné lesní vegetace v jinak stepní krajině. Zároveň, následkem intenzivního odtávání ledovců, se zvýšila hladina spodních vod a došlo

k zadržení vod povrchových (Fröhlich a Vencl, 2006). Během vrcholné fáze, tzv. „klimatického optima“ (7 300– 6 900 kal. BP; Dabkowski *et al.* 2019), byly podmínky pro srážení pěnoveců ideální. Dostatečná teplota, vysoká vlhkost a bujná vegetace umožnily vznik mohutných pěnovecových útvarů (Dabkowski, 2014). V průběhu sub-boreálu, ale došlo k jejich náhlému omezení. Na některých lokalitách se pěnovce dokonce zcela přestaly srážet.

Pěnovce jsou natolik citlivým systémem, jehož fungování je závislé na mnoha faktorech, že nelze určit jednu hlavní příčinu, proč k propadu srážení došlo. Goudie *et al.* (1993) uvedli více jak dvacet možných příčin. Na globálním měřítku pravděpodobně působily především přirozené klimatické mechanismy (úbytek či zvýšení srážek, pokles teploty, eroze, snížení evaporace), které na lokálním měřítku později umocnila sílicí činnost člověka (odlesňování, hrazení toků, čerpání povrchové i podzemní vody, znečištění).

2.2 Podkopaninská rokle

Geologické průzkumy nedaleko obce Zadní Kopanina koncem šedesátých let odhalily zbytky rozsáhlé pěnovecové kaskády ukryté pod vrstvami svahovin a hrubých sutin. Lokalita odhaleného profilu je součástí nivy Podkopaninské rokle přírodního parku Radotínské na území CHKO Český Kras (Ložek, 1992, 2008). Přítomnost svahovin a jejich mocnost mohou být následkem mechanismů, jež vedly k zániku a erozi kaskády. Malakoanalýza může pomoci odhalit ekologické procesy, které v pozdním holocénu Podkopaninskou rokli formovaly.



Obrázek 1: Poloha PR Radotínské údolí s vyznačenými profily v Podkopaninské rokli. (lokalita 1 – profil odebraný V. Ložkem; lokalita 2 – profil Pod Zubákem odebraný J. Hlaváčem, více v kap. 5.2)

Měkkýši jsou skupinou známou pro svou silnou vazbu na vegetaci a lokální podmínky prostředí. Díky dobrým znalostem ekologických nároků jednotlivých druhů a sledování vývoje druhového složení malakofauny směrem do minulosti, lze relativně snadno odvodit vývoj

okolní krajiny. Mezi měkkými najdeme i velké množství tzv. ekologických indikátorů. Další výhodou je, že jejich schránky dobře fosilizují na vápenatých substrátech a lze je následně dobře zpracovat jak kvalitativně, tak i kvantitativně (Pfenninger *et al.*, 2003; Horsák *et al.*, 2013).

3 METODIKA

Nedaleko obce Zadní Kopanina byl 21. dubna 1969 odkryt pod vrstvami svahovin pěti metrový pěnovecový profil. V původní studii Ložek (2008) nezmiňuje postup získání fosilního materiálu z této lokality, zjevně ale šlo o standardní postup odběru fosiliferních sedimentů, kdy ve vykopaném profilu jsou na základě makroskopických odlišností odděleny jednotlivé lithologické vrstvy sedimentu. Následně je ze středu jednotlivých vrstev odebráno po 8 dm³ materiálu. Každý odebraný vzorek je rozplaven na sítu a následně v laboratorních podmínkách vysušen. Získané vzorky obsahují kromě fosilizovaných schránek měkkýšů i rostlinné zbytky či tělní části členovců (Ložek, 1964).

Vzorky v této podobě Vojen Ložek zpracoval až v roce 2008, kdy je s pomocí stereoskopického mikroskopu letmo prošel, předběžně determinoval a dále již netřídil. Výsledkem je tabulka nalezených druhů, reprezentující jejich přítomnost či nepřítomnost v jednotlivých vrstvách profilu (Ložek, 2008). Popsaný přístup je metodou semi-kvantitativní, jejíž nevýhodou je časté podhodnocení skutečné druhové diverzity fosilního materiálu (Menšík, 2018). Metoda relativně dobře funguje pro menší vzorky. V minulosti tímto způsobem byl zpracován fosilní materiál řady profilů na území celého Československa (Horáčková *et al.*, 2015).

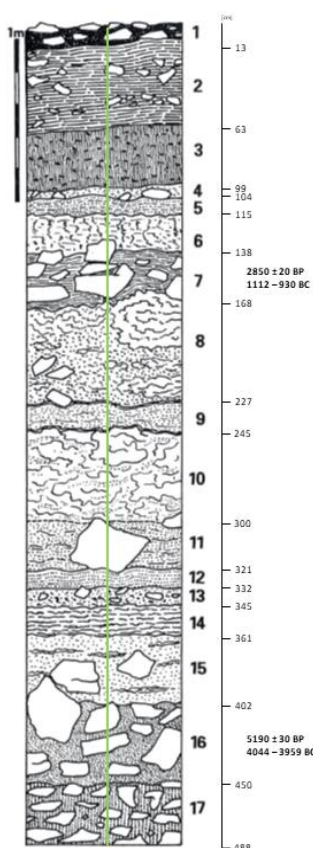
3.1 Zpracování fosilního materiálu

Pro účely diplomové práce jsem vzorky zpracovala jak kvalitativně, tak kvantitativně. Fosilizované schránky jsem oddělila od organického, převážně rostlinného materiálu. Schránky jednotlivých vrstev profilu jsem determinovala, spočítala a jednotlivé druhy vytřídila do skleněných epruvet opatřených determinačním štítkem. Determinovaný vytříděný materiál jsem předkládala doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. ke kontrole. Pro každou vrstvu jsem vybrala i několik kusů uhlíků, které se ve vzorcích vyskytovaly, pro případnou budoucí radiokarbonovou analýzu.

Práce s fosilními schránkami měkkýšů, bývá oproti té s recentními, náročnější. Ve fosilním materiálu se zřídka zachovávají celé schránky. S velikostí schránky klesá pravděpodobnost jejího kompletního zachování. Fosilizované schránky jsou navíc zbaveny svrchní organické konchinové vrstvy – periostraka, která jim propůjčuje v „čerstvém“ stavu zbarvení, a může tvořit i typické povrchové útvary (např. mázdrité šupinky u *Acanthinula aculeata*). Determinátor pracuje se směsí střeptů a fragmentů. Samotná determinace, je tak

převážně založená na druhově specifických konchologických znacích (povrchová struktura, rýhy, žebra, jizvy či stavba obústí).

Další komplikace u fragmentovaného materiálu je způsob počítání jedinců. Existuje několik metod různě časově náročných a přesných. Pro kvantitativní analýzu jsem kombinovala dvě metody. První metodu jsem aplikovala u drobných schránek (např. rody *Vallonia*, *Carychium*, *Vertigo*, *Punctum*), které se zachovaly vcelku. U větších fragmentovaných ulit jsem jedince počítala podle převládajícího znaku – počet vrcholů (*apex*) nebo počet obústí. Pro ploché střepy jsem použila obdobnou metodu, spočívající v počítání střepů nesoucích alespoň fragment obústí, píštěle (*umbilicus*), cívky či vrcholu (*apex*).



Obrázek 2: Nákres profilu Podkopaninská rokle (převzato z Ložek (2008)); 1-6 – svahový materiál; 7 – hrubá vápencová suť s hlinitou výplní rázu redziny; 8-17 – pěnovec různé zrnitosti se zpevněnými hlízkami, čočkami, lavičkami a roztroušenými kusy vápence.

Pravidla pro počítání jedinců nejsou přesně daná, a tak záleží především na vlastních kritériích osoby, jež sčítání provádí. Výsledné počty schránek mohou být u dvou osob jiné, nicméně poměry v zastoupení jednotlivých druhů se pravděpodobně příliš lišit nebudou. Výše uvedený způsob sčítání je ale v posledních letech používán standardně (Juříčková *pers. com.*).

3.2 Charakter profilu

Záznam o mocnosti vrstev profilu Zadní Kopanina je v původní práci (Ložek, 2008) vyobrazen pouze nákresem s měřítkem (viz Obr. 1). Vrstvy jsou označeny číslem, ale nelze vyčíst jejich mocnost. Hodnoty mocností jednotlivých vrstev jsem s pomocí měřítka odečetla ze středu nákresu (zelená linka), zaokrouhlila na cm a graficky vyznačila u původního nákresu.

3.3 Datování a chronologie

V roce 2008 byla provedena na směsi schránek z vrstvy 7 a 16 radiokarbonová analýza. Data získána metodou AMS byla kalibrována v programu Oxcal verze 4.3. Opět jsem je vyznačila (obr. 2). Podle Vojena Ložka vrstvy 17–9 spadají do období epiatlantiku, 8–7 do subboreálu a svrchní vrstvy 6–2 do subatlantiku.

Jedná se o jemnou stratigrafii *sensu* Jäger (1969), která je stále platná a používaná. Holocén je členěn na preborál (9 500–8 500 kal. BC), boreál (8 500–6 500 kal. BC), atlantik

(6 500–4 800 kal. BC), epiatlantik (4 800–1 400 kal. BC), subboreál (1 400–700 kal. BC), subatlantik (700 kal. BC–700 kal. AD) a subrecent (od 700 kal. AD).

V literatuře se pravděpodobně častěji setkáme s hrubější chronologií *sensu* Mangerud *et al.* (1974), která rozlišuje pozdní glaciál (13 000–10 000 BP), preboreál (10 000–9 000 BP), boreál (9 000–8 000 BP), atlantik (8 000–5 000 BP), subboreál (5 000–2 500 BP) a subatlantik (od 2 500 BP). V textu, především pak v diskusi, budu pracovat s prvním typem členění.

Nepřehlednost může představovat uvádění dvojího formátu dat, tj. BC/AD a BP, které lze vyřešit jeho sjednocením. K datu formátu BC přičteme 1950, odpovídající „současnosti“ a získáme tak formát data BP. Na převod nemá provedení či neprovedení kalibrace vliv.

3.4 Tabulky a grafy

Výsledky získané kvalitativně—kvantitativním zpracování fosilního materiálu jsou znázorněny pomocí grafů a tabulek vytvořených v programu Microsoft Excel verze 2303.

Tabulka 2 a obrázek 7 představují základní data. Tabulka 1 zobrazuje soupis všech nalezených druhů měkkýšů (včetně skupiny *Ostracoda*) a jejich četnost v jednotlivých vrstvách. Druhy jsou rozděleny do ekologických skupin *sensu* Ložek (1964) a Juříčková *et al.* (2014) (viz tabulka 1). Zaneseny jsou i charakteristiky profilu (vrstvy, mocnosti, datace).

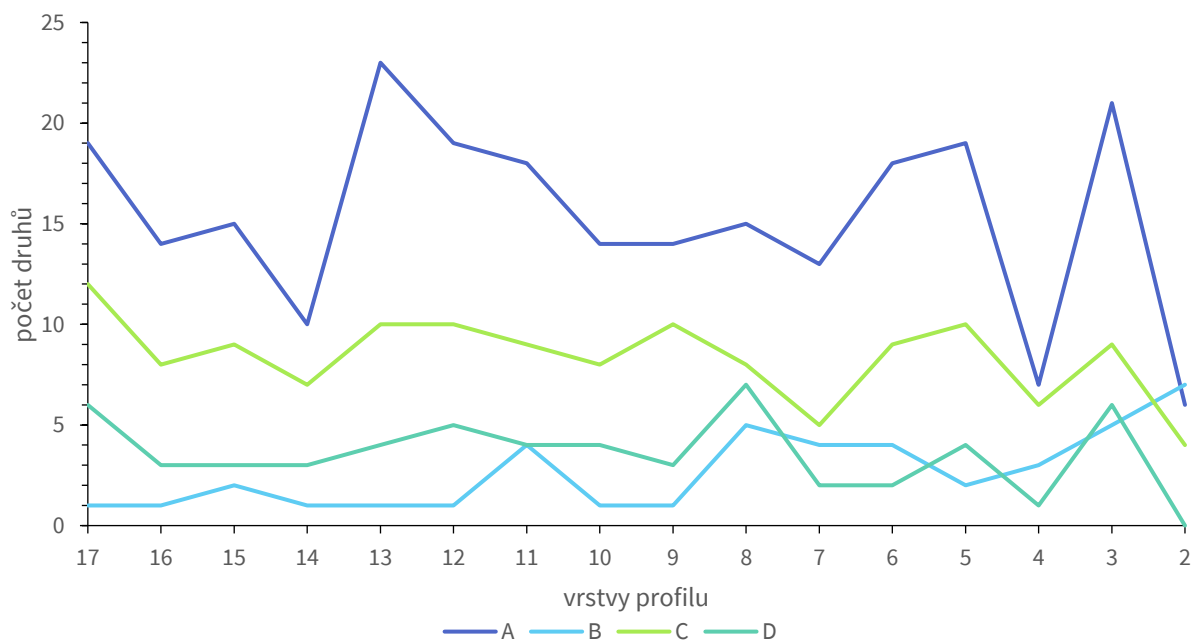
Dále jsou výsledky představeny MSS (graf 1, 2) a MSI (graf 3, 4) spojnicovými grafy. MSS grafy zobrazují počet druhů měkkýšů nalezených v rámci profilu. MSI grafy zobrazují počet individuí napříč profilem, převedené na procentuální zastoupení. V grafech nejsou započítány počty schránek následujících položek – *Cochlicopa* sp., *Truncatellina* sp., *Oxychilus* sp., *Pisidium personatum/casertanum*.

Tabulka 1: Ekologické skupiny měkkýšů.

ekologická skupina		typ stanoviště
A	les " <i>sensu lato</i> "	1 zapojený les " <i>sensu stricto</i> "
		2 les a příležitostně otevřená stanoviště
		3 vlhký a lužní les
B	bezlesí	4 suché otevřené habitaty
		5 otevřená stanoviště (od vlhkých luk po step)
C	mezické	6 převážně suché habitaty
		7 středně vlhká a jiná rozmanitá stanoviště (generalisté, synantropové)
		8 převážně vlhké habitaty
D	mokřady, voda	9 Mokřad
		10 Voda

4 VÝSLEDKY

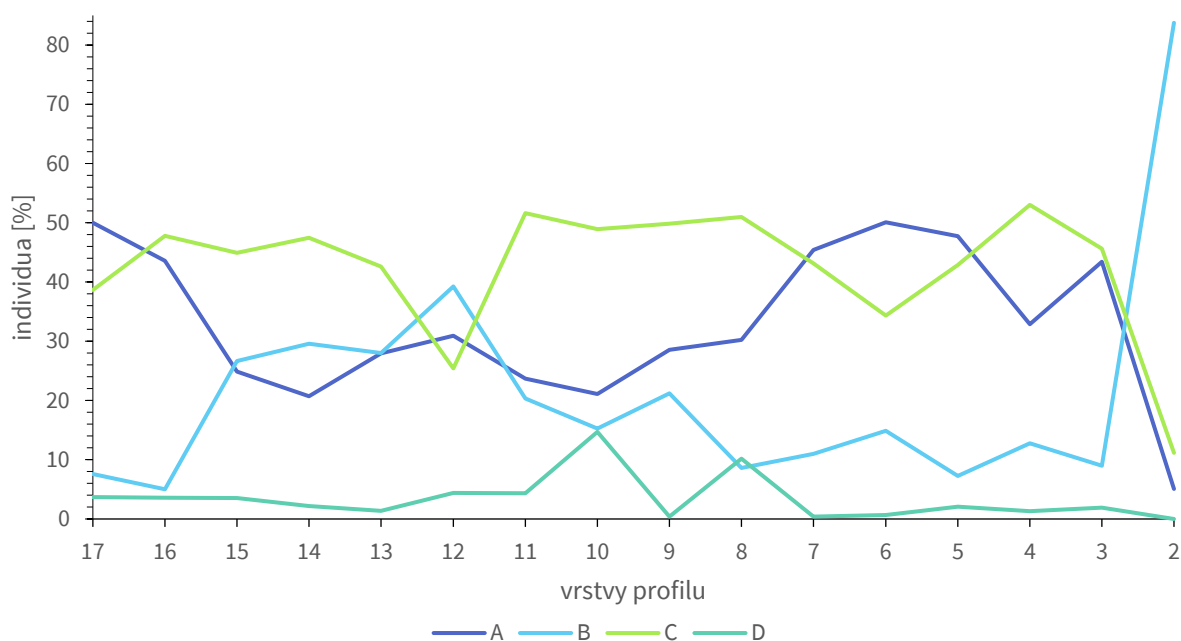
Ze všech vrstev téměř pěti-metrového profilu byl získán dostatek fosilního materiálu. Kvalitativní analýzou byla zjištěna přítomnost minimálně 64 druhů měkkýšů. V minulosti zde panovaly vhodné podmínky i pro skupinu *Ostracoda*, jejichž výskyt potvrdily nalezené schránky ve vzorcích vrstev 17 až 10 (viz tabulka 2).



Obrázek 3: Podkopaniská rokle; MSS – druhové spektrum hlavních ekologických skupin. (A – les, B – bezlesí, C – mezické, D – mokřadní/ vodní)

Už v bazální vrstvě 17 se setkáme s bohatou malakofaunou s dominancí skupiny A (obr. 3). Kromě přítomnosti citlivých lesních druhů *sensu stricto* jako *Ena montana*, *Macrogastra ventricosa*, *Petasina unidentata* a *Cochlodina laminata*, zde byl hojný *Discus rotundatus* preferující světlejší lesy. Jeho četnost v této vrstvě dosahuje maxima a směrem k povrchu jedinců pozvolna ubývá. Přítomné byly i *Urticicola umbrosus* a *Columella edentula* obývající vlhká lesní stanoviště nedaleko vody. V této vrstvě jako jediné v celém profilu byla zaznamenána přítomnost *Pseudotrachia rubiginosa*, jež vyžaduje bezprostřední kontakt s vodou a jejíž přítomnost je doložena jedinou schránkou. Stejně je tomu u suchomilné *Bulgarica nitidosa*, která se na území Českého krasu objevuje už na počátku boreálu (nepublikovaná data). Objevila se i *Nesovitrea petronella*, jejíž výskyt je doložen také ve vrstvě 15. S jejími populacemi se dnes v nížinách setkáme převážně v rámci reliktních mokřadů Kokořínska. Zmíněné druhy doprovázelo množství indiferentních druhů (sk. C) jako *Cochlicopa lubrica*, *Euconulus fulvus* či *Carychium tridentatum* (tab. 2).

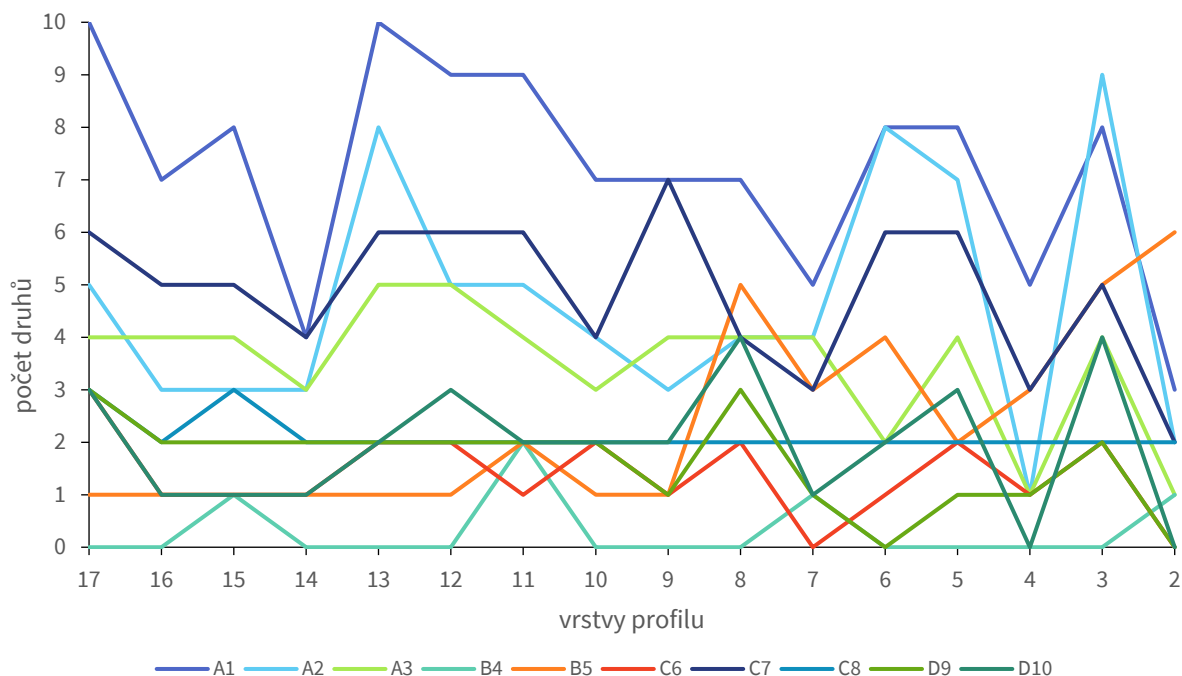
V souvrství 16–15 posílila skupina C, konkrétně vlhkomilnější druhy C8 (obr. 4). Vysokých četností dosáhli *C. tridentatum* společně s *Vitrea crystallina*. V hojném počtu byly i typické mokřadní druhy *Zonitoides nitidus* a *Carychium minimum* (tab. 2). Došlo k poklesu v počtu lesních druhů *s. s.* a prvně se objevil nový druh *Fruticicola fruticum* světlých lužních lesů či hájů (obr. 4, tab. 2), který je dnes v Českém krasu vzácný. Ve vrstvě 15 byla nalezena schránka *Cecilioides acicula* (tab. 2). Pravděpodobně se jedná o prohrabaného jedince ze svrchních vrstev. Rytí v půdě je typickým znakem pro tento heliofilní stepní druh, který je na našem území znám až od doby železné.



Obrázek 4: Podkopaninská rokle; MSI – spektrum individuí hlavních ekologických skupin. (A – les, B – bezlesí, C – mezické, D – mokřadní/ vodní)

Vrstvy 14–12 vykazují zřetelné změny ve složení malakofauny. V předchozím souvrství četnost i variabilita lesních druhů vykazovaly klesající trend, který vyvrcholil nápadným propadem ve vrstvě 14 (obr. 4, 5). Ve svrchnější 13. vrstvě druhová diverzita skupiny zas naopak rapidně rostla, u A1 až o šest druhů (obr. 5). Za zmínku stojí výskyt citlivého lesního druhu *Cochlodina orthostoma*, který se opět objevil až ve svrchní vrstvě 3. Nově zaznamenanými druhy byly *Cepaea horstensis*, *Helix pomatia* a *Helicigona lapicida*. Kromě zmíněných se objevila i pro Český kras vzácná *Clausilia pumila* (tab. 2). Relativně drobná závornatka vyžadující vlhkou půdu aluviálních či lužních stanovišť. Stejně tak výrazně klesl počet jedinců vlhkomilné skupiny C8. To ale neplatí pro druhy otevřených habitatů. Naopak, jejich četnost v souvrství vzrostla o několik desítek % a vrcholu dosáhla ve 12. vrstvě (obr. 6). Svou hojností převýšily skupiny ostatních, přestože šlo o pouhé dva druhy – *Vallonia costata*

a *Cochlicopa lubricella* (tab. 2). Potřeba je zdůraznit i výskyt dvou významných druhů v 11. vrstvě. Prvním druhem je reliktní *Truncatellina claustralis* indikující konec klimatického optima. Druhým *Caucasotachea vindobonensis* jež se na naše území dostal současně s neolitickou kolonizací (tab. 2).

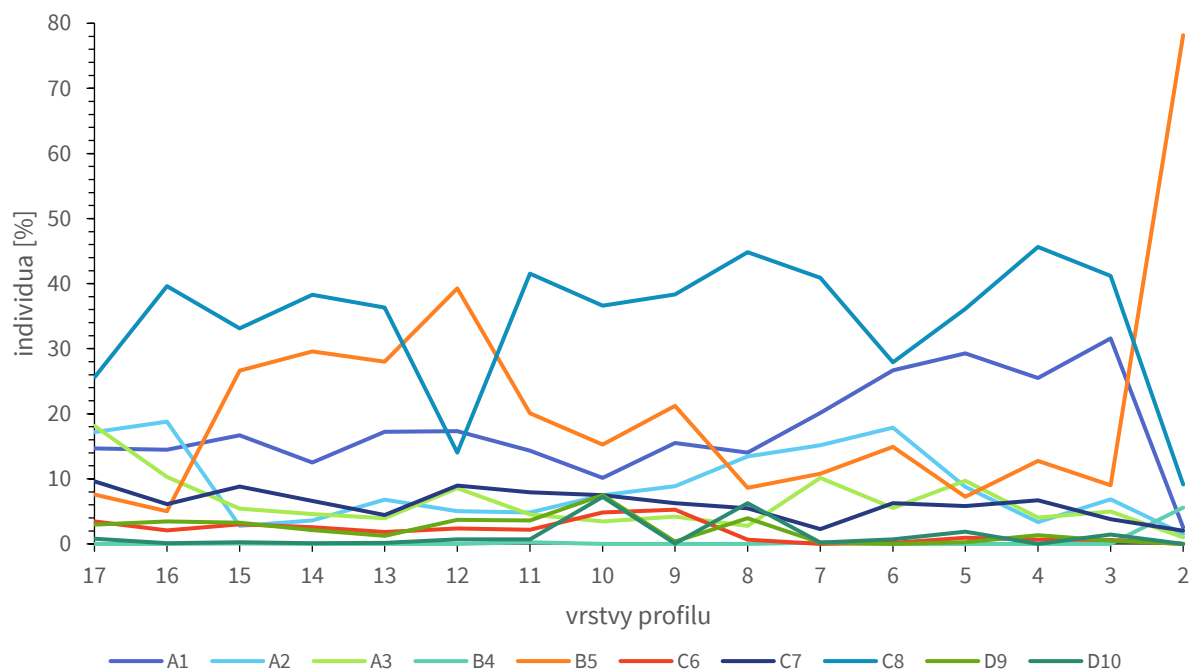


Obrázek 5: Podkopaninská rokle; MSS – druhové spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny. (A1 – zapojený les, A2 – převážně les, A3 – vlhký a lužní les, B4 – suché otevřené habitaty, B5 – otevřené habitaty, C6 – suché habitaty, C7 – generalisté, C8 – vlhké habitaty, D9 – mokřady, D10 – voda)

Z grafů MSS i MSI je od vrstvy 12 směrem k povrchu patrný klesající trend v množství i diverzitě zejména typicky lesních druhů (obr. 3, 5). U několika skupin nastal drobný výkyv v rámci souvrství 10–6 (obr. 4). Po předchozím drobném úbytku druhů C7 v 10. vrstvě se ve svrchnější 9. prvně vyskytla *Vitrina pellucida* společně s výrazně vlhkomilným plžem *Vitrea contracta* (obr. 5, tab. 2).

Pozoruhodná je situace společenstva vrstvy 8. Dva předchozí druhy zmizely, ale k celkové diverzitě přibýlo několik významných druhů. Zjištěn byl, dnes již vzácný karpatský prvek, *Bulgarica cana*, který se hojně vyskytoval v listnatých či smíšených lesích v době optima. Společně se znovu objevily lesní druhy *H. laticosta* a *C. pumila*. Podstatná je přítomnost *Truncatellina cylindrica* coby moderního prvku, společně s *Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella* a *Vertigo pygmaea*. Jmenované druhy vyžadují otevřená, stepní či přímo xerothermní stanoviště. Prostředí poskytovalo vhodné podmínky i pro mokřadní druh *Vertigo antivertigo*. Významná je přítomnost *Radix labiata* a hojný výskyt *Pisidium personatum* obývající drobné proudící toky (tab. 2).

Po mírném ochuzení diverzity ve vrstvě 7, se v souvrství 6–5 objevilo druhově bohaté společenstvo měkkýšů s dominancí skupiny A (obr. 5). Místní faunu obohatil druh teplých suťových lesů *Oxychilus glaber*. Potvrzené jsou i relativně hojné počty jedinců *E. montana*, *C. pumila*, *C. laminata*, *D. rotundatus* a lužních *Clausiliidae*. Nalezeno bylo i více jedinců *Clausilia dubia* a *V. pellucida* (tab. 2).



Obrázek 6: Podkopaninská rokle; MSI – spektrum individuí pro všechny nalezené ekologické skupiny. (A1 – zapojený les, A2 – převážně les, A3 – vlhký a lužní les, B4 – suché otevřené habitaty, B5 – otevřené habitaty, C6 – suché habitaty, C7 – generalisté, C8 – vlhké habitaty, D9 – mokřady, D10 – voda)

Nejsvrchnější tři vrstvy (4–2) profilu odhalily nejdramatičtější změny ve vývoji malakofauny. Většinu ekologických skupin postihl ve vrstvě 4 úbytek druhů (obr. 3, 5). Nejsilněji byla zasažena skupina A2 (obr. 5), kdy přetrval jediný druh *D. rotundatus*. Zmizely i všechny mokřadní a vodní prvky (tab. 2).

V následující 3. vrstvě nastal zvrát v diverzitě měkkýšího společenstva. Nejvíce druhů náleželo ekologickým skupinám A1, A2, C7 a B5 (obr. 5). Zaznamenán je i jediný výskyt teplomilného obyvatele suťových hájů *Helicodonta obvoluta*. Spolu s ním se znovu objevila *C. orthostoma*. A relativně vysokého počtu dosáhla řada druhů jako *D. rotundatus*, *M. ventricosa*, *V. costata*, *C. tridentatum* nebo *P. personatum* (tab. 2)

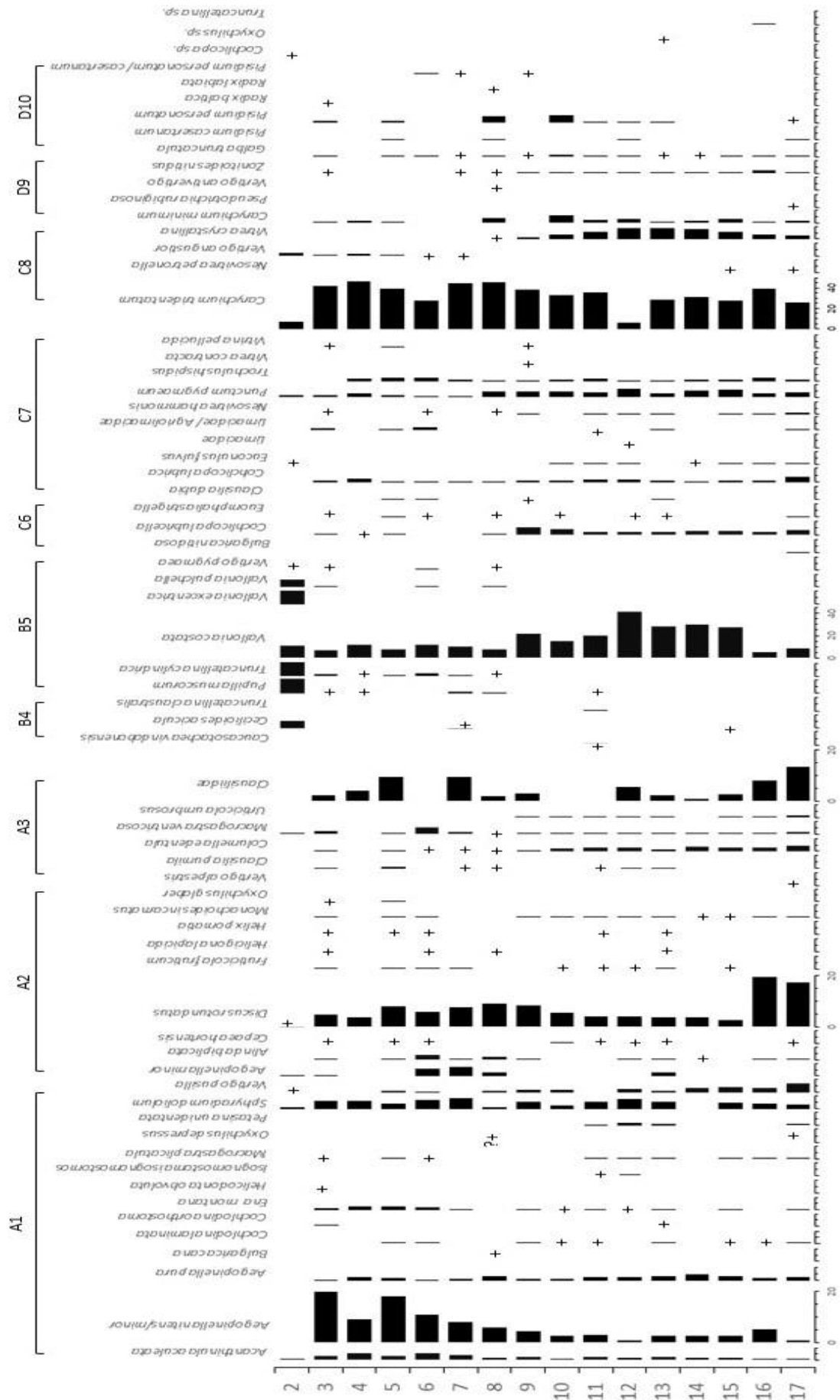
Vzorek 2. vrstvy naznačuje výrazné změny podmínek v rokli, jejíž následný stav již původní bohatou malakofaunu déle neudržel. Došlo k extrémnímu snížení diverzity, kdy původních 40 bylo redukováno na 18 druhů. Několik přítomných lesních druhů a generalistů přetrvalo jen ve velmi omezeném počtu několika jedinců (tab. 2). Výjimku představovala pouze

skupina B, které narozdíl od zbylých skupin v četnost vzrostla (obr. 5). Již zmíněné moderní prvky jako *T. cylindrica* a *C. acicula* dosáhly svého maxima (tab. 2).

Tabulka 2: Kvantitativní a kvalitativní zastoupení měkkýšů nalezených v profilu Podkopianská rokle (? - nález s nejistou determinací, + - výskyt skupiny; ekologické skupiny *sensu* xxxxx; biostratigrafická indikace: + - význačné druhy spraší, (+) – místní/ příležitostné druhy spraší, ! – význačné druhy teplých období, – eurytermní druhy teplých období, !! – vůdčí druhy teplých období (indexové), G – druhy přežívající glaciál mimo sprašové pásmo, (G) – dtto jako relikty, M – moderní přistěhovalci/ vůdčí druhy mladého holocénu)

eko. sk.	bi. in.	vrstva/ hloubka [cm]	radiouhlíkové datování nekal. BP																			
			17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2				
			5190 ± 30 4044-3959											2850 ± 20 1112-930								
		druhy	448-450	450-402	402-361	361-345	345-332	332-321	321-300	300-245	245-227	227-168	168-138	138-115	115-104	104-99	99-63	63-13				
A	1	!	<i>Acanthinula aculeata</i>	14	13	26	23	90	26	32	3	30	18	19	32	43	8	48	2			
A	1	!	<i>Aegopinella nitens/minor</i>	14	72	36	29	95	13	46	10	51	61	35	64	276	13	284				
A	1	!	<i>Aegopinella pura</i>	45	29	43	50	118	34	42	5	11	37	4	3	28	4	8				
A	1	!	<i>Bulgarica cana</i>										1									
A	1	!	<i>Cochlodina laminata</i>	8	1	1		2		1	1	6		2	8							
A	1	!	<i>Cochlodina orthostoma</i>					1										3				
A	1	!	<i>Ena montana</i>	3		2		9	1	5	1	5		2	12	46	4	23				
A	1	!	<i>Helicodonta obvoluta</i>															1				
A	1	!	<i>Isognomostoma isognomostomos</i>						2	1												
A	1	!	<i>Macrogastra plicatula</i>	16	2	2		4	10	3				1	4			1				
A	1	(G)	<i>Oxychilus depressus</i>	1									?	1								
A	1	!	<i>Petasina unidentata</i>	16				38	31	3												
A	1	!	<i>Sphyradium dolium</i>	55	55	66		200	107	85	11	62	16	37	39	58	9	88	2			
A	1	(!)	<i>Vertigo pusilla</i>	112	53	61	40	49	39		7	21	12		1	25			1			
A	2	!	<i>Aegopinella minor</i>					95					26	33	35			2	2			
A	2	!	<i>Alinda biplicata</i>	16	11		1	4	11			5	21	4	23	5		11				
A	2	!	<i>Cepaea hortensis</i>	1				1	1	1	4				1	1		?	1			
A	2	!	<i>Discus rotundatus</i>	297	278	37	39	124	57	59	21	98	92	34	33	120	5	69	1			
A	2	(!)	<i>Fruticicola fruticum</i>			1		4	1	1	1			2	2	5		9				
A	2	!	<i>Helicigona lapicida</i>					1					1					1				
A	2	!	<i>Helix pomatia</i>					1		1				1	1	1		1				
A	2	!	<i>Monachoides incarnatus</i>	17	3	1	1	9	6	12	2	3			7	7		4				
A	2	!	<i>Oxychilus glaber</i>												7			1				
A	2	G	<i>Vertigo alpestris</i>	1																		
A	3	(G)	<i>Clausilia pumila</i>					2	2	1												
A	3	(!)	<i>Columella edentula</i>	75	37	37	37	55	39	46	9	11	9	1	1	14		8				
A	3	!	<i>Macrogastra ventricosa</i>	24	3	2	5	2	2	16	2	2	1	6	31	5		33	2			
A	3	!	<i>Urticicola umbrinosus</i>	25	6	3		6	9	6	2	3										
A	3		<i>Clausiliidae</i>	227	114	35	10	74	78			34	18	41		142	6	29				
B	4	!!	<i>Caucasotachea vindobonensis</i>							1												
B	4	M	<i>Cecilioides acicula</i>			1								1					11			
B	4	!!	<i>Truncatellina claustralis</i>							3												
B	5	+	<i>Pupilla muscorum</i>							1							1	1	25			
B	5	(!)	<i>Truncatellina cylindrica</i>										2	5								
B	5	(+)	<i>Vallonia costata</i>	147	78	378	335	985	595	305	57	254	82	44	68	116	17	100	22			
B	5	o	<i>Vallonia excentrica</i>																23			
B	5	G	<i>Vallonia pulchella</i>										4		4			10	11			
B	5	(G)	<i>Vertigo pygmaea</i>										1		2			1	1			
C	6	!	<i>Bulgarica nitidosa</i>	3																		
C	6	(!)	<i>Cochlicopa lubricella</i>	58	32	43	29	64	35	33	17	63	6			12	1	8				
C	6	(!)	<i>Euomphalia strigella</i>	6				1	1		1		1		1	4		1				
C	7	(+)	<i>Clausilia dubia</i>					2				1		2	12							
C	7	(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i>	67	14	14	4	31	29	22	5	14	7	3	3	5	3	13				
C	7	(+)	<i>Euconulus fulvus</i>	20	3	7	1		4	4	2								1			
C	7	(+)	<i>Limacidae</i>																			
C	7	(+)	<i>Limacidae/ Agriolimacidae</i>	3				4		1					11	10		15				
C	7	(+)	<i>Nesovitrea hammonis</i>	20	3	8		4	3	5		1	3		1			1				
C	7	(+)	<i>Punctum pygmaeum</i>	58	39	82	56	107	94	59	16	53	44	3	4	24	4	25	3			
C	7	+	<i>Trochulus hispidus</i>	18	36	14	14	8	5	30	5	4	3	5	15	41	3					
C	7	o	<i>Vitrea contracta</i>									1										
C	7	(G)	<i>Vitrea pellucida</i>									1						1				
C	8	!	<i>Carychium tridentatum</i>	440	569	385	346	973	84	543	124	442	466	196	160	596	66	590	13			
C	8	(G)	<i>Nesovitrea petronella</i>	1		1																
C	8	(G)	<i>Vertigo angustior</i>											1	1	6	2	5	5			
C	8	(+)	<i>Vitrea crystallina</i>	54	47	84	88	304	129	90	13	17	1									
D	9	G	<i>Carychium minimum</i>	34	18	41	22	35	42	42	24		39			4	2	6				
D	9	(+)	<i>Pseudotrichia rubiginosa</i>	1																		
D	9	(G)	<i>Vertigo antivertigo</i>										1									
D	9	(+)	<i>Zonitoides nitidus</i>	22	36	5	2	8	14	13	4	4	1	1				1				
D	10	(+)	<i>Galba truncatula</i>	9	2	4	1	1	7	4	7	1	7	1	4	9		3				
D	10	(+)	<i>Pisidium casertanum</i>	5				2	2				4		3							
D	10	?	<i>Pisidium personatum</i>	1				5	2	7	20		53		19			17				
D	10	(+)	<i>Radix baltica</i>															?				
D	10		<i>Radix labiata</i>										1									
D	10		! <i>Ostracoda</i>	+	+	+	+	+	+	+	+											
D	10		<i>Pisidium personatum/ casertanum</i>										1	1	4							
?			<i>Cochlicopa</i> sp.																1			
?			<i>Oxychilus</i> sp.					1														
?			<i>Truncatellina</i> sp.		2																	
celkový počet druhů			39	28	30	22	40	36	36	28	28	35	25	33	35	17	40	18				
období			EPIATLANTIK									SUBBOREÁL			SUBATLANTIK							

Obrázek 7: Malakodiagram Podkopaninská rokle – MSI histogramy. (+ - výskyt jednoho jedince)



5 DISKUZE

5.1 Průběh sukcese

Kvalitativně-kvantitativní analýza měkkýšího společenstva Podkopaninské rokle skutečně potvrdila Ložkovo stratigrafické rozdělení vrstev profilu, tj. epiatlantik až subatlantik.

5.1.1 Epiatlantik

Radiokarbonová datace schránek 16. vrstvy (4 044–3 959 kal. BC) odpovídá stratigrafickému členění *sensu* Jäger (1969), tj. epiatlantik 4 800–1 400 kal. BC.

Na rozdíl od relativně vyrovnaného atlantiku, je epiatlantik přezdíván jako „období klimatického neklidu“. Přestože docházelo ke střídání vlhčích a sušších výkyvů (Ložek, 2011), celková vlhkost byla ve srovnání s následujícím vývojem klimatu velmi vysoká. Důkazem jsou masivní nárůsty pěnovcových ložisek (např. sv. Jan pod skalou, Petránka, Čertova strouha, Švarcava) a jeskynních pěníců (Ložek, 1985, 2001, 2007). Právě vysoká vlhkost posílila krasové vyvěračky, v jejichž blízkosti pak mohly vznikat rozsáhlé vápnité močály s pěnovcovými kaskádami a hrazenými jezírky. Takovým případem byla i niva Mlýnského potoka v Podkopaninské rokli, kde profil odhalil pěnovce různé zrnitosti ve vrstvách 17–8. Přítomné zpevněné útvary a poměrně velké kusy vápence, naznačující přítomnost komplexnějších pěnovcových útvarů.

S koncem atlantiku z krajiny mizí staroholocenní druhy jako *Discus ruderatus*, *Clausilia cruciata*, *Vertigo substriata*, *Pupilla sterii*, *Chondrula tridens*, *Nesovitrea petronella* nebo *Helicopsis striata* (Ložek, 2007; Podroužková *et al.*, 2020). Žádný ze zmíněných druhů se ve fosilním materiálu neobjevil. Výjimkou jsou pouze dva jedinci *N. petronella* ve vrstvách 17 a 15, kteří přečkali na vhodném vlhkém stanovišti s dostatkem listového opadu. Vysokou vlhkost potvrzuje i vysoká četnost *C. tridentatum* a *V. crystallina*. Pěnovec zde vytvořil korýtko či již zmíněná jezírka se stojatou vodou, v kterých mohli prospívat bentičtí korýši skupiny *Ostracoda* (vrstvy 17–10).

Klima epiatlantiku nadále poskytovalo vhodné podmínky pro šíření a rozvoj zapojených lesů. V krajině expandovaly především ušlechtilé dřeviny smíšených doubrav (*Quercetum mixtum*) s pozdějším výskytem jedle, buku a habru (Podroužková *et al.*, 2020). Mohly se tak objevit i náročné lesní prvky jako *P. unidentata* či *C. orthostoma*. Diverzita lesní malakofauny dosahovala v tomto období svého maxima.

Situace v Podkopaniské rokli byla pravděpodobně složitější. Neboť v tom samém období se společně s bohatou skupinou typicky lesních druhů vyskytovaly v hojném počtu i druhy světlých lesů a otevřených stanovišť. Příkladem je stabilní výskyt výrazně suchomilného prvku *C. lubricella* obývající stepi či xerothermní háje. Stejně tak přítomnost *V. costata* – suchomilný plž otevřených stanovišť, který je schopen alespoň v minimální míře snést zastínění. Zároveň se zde vyskytovaly i druhy silně mokřadní (např. *Z. nitidus*) a druhy vyžadující bezprostřední kontakt s vodou (např. *P. rubiginosa*).

5.1.2 Subboreál

Mladší holocén začíná krátkodobým obdobím subboreálu, jež přineslo výrazně suché stepní podmínky. Klimatický „zlom“ zapříčinil četné eroze a denudační procesy. Uvolněný materiál byl pak nejčastěji transportován do říčních niv, kde výsledné akumulární procesy změlčily říční koryta a urychlily zazemňování starých ramen (Ložek a Cílek, 1995; Ložek, 2011). Sucho, značné eroze a akumulace postihli většinu pěnovcových lokalit i do takové míry, že už nikdy nedošlo k opětovnému vzniku větších útvarů, což je případ i studované lokality. V půdních pěnovcových sledech lze období subboreálu rozeznat podle přítomnosti rendziny se sutí (Ložek, 2007). Přítomnost rendziny v profilu Podkopaniské rokly, potvrzuje vrstva 7 (obr. 2) i radiokarbonová analýza schránek (1 112–930 kal. BC).

Výraznou reakci malakofauny na nastalé suché klima lze zaznamenat už v 8. vrstvě. Úbytkem nebo výraznějším prosvětlením lesní vegetace lze vysvětlit viditelný nárůst druhové diverzity u skupiny B5 (tab. 2, obr. 5). Nápadná je vysoká diverzita i četnost vodních a vlhkomilných druhů v 8. vrstvě. Případná inverznost rokly mohla zmírnit dopady stepního klima a zamezit vyschnutí mokřadních ekosystémů na jejím dně.

5.1.3 Subatlantik

Omezení solární aktivity, tzv. „850 kal. BC event“, způsobil klimatický zvrát, který zasáhl především severní polokouli (Wang *et al.*, 2012). Proxy data z Krkonošských rašelinišť určila nástup chladného a výrazně vlhkého klimatu v Evropě od 2 800 kal. BP (Speranza, 2000). Během srážkově bohatého subatlantiku docházelo k masivním sesuvům půd. Výsledkem mohly být i intenzivní svahové procesy vedoucí ke vzniku sutí v Podkopaniské rokli, které dokládá souvrství 6–2 (obr. 2).

Sutě pohřbily celou pěnovcovou kaskádu, což se projevilo redukcí vodních druhů. Výjimkou je *Galba truncatula*, která se objevuje i na přechodných mokřadních stanovištích. Lesní druhy opět získaly mírnou převahu nad prvky otevřených stanovišť, především skupiny

A2 a A3. Zvýšenou vlhkost klimatu potvrzují vysoké četnosti především *C. tridentatum*, *M. ventricosa* a *C. pumila*.

Zajímavé je výrazné ochuzení malakofauny ve vrstvě 4 (obr. 5). Stejnou situaci ukazuje i 3. vrstva profilu 2 malé pěnovecové terásky nad nedalekým masivem Zubák, který zpracoval Hlaváč (2006, více v kap. 5.2). Měkkýší společenstva na obou těchto lokalitách vykazují ve svrchních pěti vrstvách velice podobný vývoj – úbytek prvků skupiny B s převahou lesních a vlhkomilných druhů; náhlé zchudnutí malakocenózy; následný návrat relativně bohaté fauny s převahou skupiny A2, C a výrazným podílem B; výsledné společenstvo s dominancí druhů otevřených stanovišť a několika málo početných hajních a indiferentních druhů (A2, C7).

5.1.4 Subrecent

Příčiny zchudnutí fauny 4. vrstvy (resp. i 3. vrstvy profilu 2) musely způsobit poměrně „nedávné“ děje, neboť se jedná o vrstvy svrchní. Za nedávnou událost s výrazně destruktivním charakterem můžeme považovat „Malou dobu ledovou“. Podle Wanner *et al.* (2022) tato chladná klimatická anomálie trvala dlouhé období mezi daty 1250 až 1860 AD. Samotné „malé době ledové“ předcházela série extrémně deštivých a chladných let (1 000–1 300 CE). Neustávající srážky saturovaly půdu vodou a zvyšovaly průtoky řek, jež vedly k častým devastujícím záplavám (Hradecký a Brázdil, 2006; Lombardi *et al.*, 2023).

Území PR Radotínské údolí protíná směrem od pravého břehu řeky Berounky k obci Zadní Kopanina hluboká terénní deprese (obr.1). Mlýnský potok protékající Podkopaninskou rokličí je součástí povodí Berounky, která je levým přítokem Vltavy. Vše nasvědčuje tomu, že i Podkopaninskou rokličí se prohnaly ničivé povodně. Výsledné eroze v krajině se musely nutně projevit i na lokální fauně.

Na základně zmíněných skutečností bych souvrství 4–2 zařadila do období subrecentu, na rozdíl od Ložkova subatlantiku. Ze stavu malakofauny ve 3. vrstvě je patrná reakce na vlhké klima „Malé doby ledové“. Konec sukcese pak odpovídá obecnému vývoji v rámci Českého Krasu (Ložek, 2001; Hlaváč, 2006; Podroužková *et al.*, 2020) , tj. převahou prvků otevřené krajiny nad prvky lesními.

5.2 Srovnání s profilem Pod Zubákem

Studovaný profil lze srovnat s profilem pěnovecové terasy (obr. 1), který pro svůj paleomalakologický výzkum Českého krasu vykopal a zpracoval RNDr. Jaroslav Hlaváč, Ph.D. Výsledky jsou uvedeny v jeho disertační práci z roku 2006. Čtyř metrový profil byl vyhlouben v blízkosti Mlýnského potoka v Podkopaninské rokliči, nedaleko skalního masivu Zubák.

Radiokarbonová analýza uhlíků, odebraných z bazální vrstvy 16 určila jejich staří (5 620–5 380 kal. BC) odpovídající období atlantiku. Malakologická analýza tohoto profilu potvrdila přítomnost 56 druhů. Poměr jednotlivých ekologických skupin i dynamika vývoje malakofauny je v souladu s mnou studovaným profilem (profil 1).

Skupina lesních druhů byla druhově nebohatší během atlantiku a epiatlantiku. Zasáhl ji jeden mírný propad diverzity s následným nárůstem. Hojnější tu byly *B. cana* a *C. laminata*, naopak výrazně nižší četnost oproti mému profilu 1 vykazovaly *A. aculeata*, *A. pura*, *C. edentula* a *D. rotundatus*. Přítomný byl i teplomilný prvek *Merdigera obscura* obývající habitaty s lesní či křovinnou vegetací na vápenatých substrátech. Diverzita lesních druhů směrem k povrchu klesala.

Bohatost druhů otevřené krajiny rostla s koncem epiatlantiku. Moderní prvky *P. muscorum* a *T. cylindrica* tu měly časnější výskyt než v oblasti profilu 1. Navíc je zde doložen výskyt teplomilného stepního měkkýše *Chondrula tridens*, který v současnosti mizí z krajiny, vlivem zarůstání dříve krátkostébelných lokalit po vymizení pastvy.

Skupina C měla podobný vývoj jako skupina lesních druhů. Navíc se svrchních vrstvách vyskytoval drobný plž *Sucinella oblonga*. Preferuje vlhká příbřežní stanoviště, ale objevuje se i na vlhčích loukách. Skupina vykazovala vysokou diverzitu i abundanci zvláště ve svrchních vrstvách. Zdejší mokřadní a vodní druhy byly obohaceny o *Oxyloma elegans*. Tento plž vyhledává mokřadní osluněnou vegetaci v blízkosti vody, ale vyskytuje se i na bahnitých březích vod. Od začátku subatlantiku mokřadních i vodních druhů ubývalo až zcela zmizely.

Nejdramatičtější změnu malakofauny, jež nastala ve vrstvě 3, jsem podrobněji popala v textu výše (5.1.4 Subrecent). Měkkýší společenstva ukazují na omezenější výskyt mokřadů v okolí profilu Pod Zubákem. Vegetační kryt byl pravděpodobně více otevřený nebo zde bylo více suchých osluněných ploch, které v hojném počtu osidlovaly *T. cylindrica* či *Ch. tridens*. Erozní činnost Mlýnského potoka původní pěnovcovou terasu podtrhla. V erozní rýze se v současnosti ukládají nové pěnovce.

5.3 Osídlení

Evropa začátkem atlantiku procházela tzv. neolitickou kolonizací. Na území České republiky probíhala asi od 7 500 kal. BP (Bobek *et al.*, 2018). Představuje přeměnu mezolitické společnosti lovců-sběračů v rolníky a pastevce, žijícím usedlým zemědělským životem. Trvalá neolitická sídliště jsou v Českém krasu datována od 8 000 kal. BP, svědčí o tom pozůstatky

pravěkých sídel jako hradiště u Tetína nebo hradiště Kotýz (Žák *et al.*, 2014). Sílicí hospodaření vedlo k omezení přirozeného vývoje lesní vegetace. Lidská společnost začala cíleně měnit okolní krajinu. S objevy nových odolných kovů se zemědělství stávalo stále efektivnější a rozšířilo se i do vyšších méně úrodných poloh. V profilech bývají nalézány artefakty především knovízské kultury z doby bronzové (Ložek, 2007; Podroužková *et al.*, 2020). Profily v Podkopaniské rokli bohužel žádné archeologické nálezy neodkryly.

Na začátku doby železné (přibližně od subboreálu) rostla i spotřeba dřeva. Lesní vegetace měla možnost mírné revitalizace prakticky jen během období stěhování národů, středověkých pandemií a třicetileté války (např. Alexandrowicz, 2013; Hájek *et al.*, 2016; Migoń a Latocha, 2013; Pokorný, 2011). Od středověku byly běžné i zásahy do říční sítě – jako regulační opatření, výstavba hamrů a mlýnů (Ložek, 2011). Industrializace a vývoj technologií, odstartovaných průmyslovou revolucí velkou měrou formovaly a stále formují okolní krajinu.

Zásahy člověka byly téměř vždy spojeny s odlesňováním. Nová otevřená kulturní krajina je však méně odolná vůči přírodním živlům. Nezpevněná zemědělská plocha trpí především vlivem dešťových srážek, erozí a splachem půd. Na živiny bohaté půdy, jež se tímto způsobem dostanou do říční sítě, negativně ovlivňují vodní ekosystémy. Naopak, během letních měsíců má otevřená krajina sklon k přehřívání a vysychání. Řadě suchomilných druhů však takové biotopy poskytly vhodná stanoviště, která by z jinak zalesněné krajiny zmizela. Na pastvinách či kosených loukách se vyskytuje starousedlý pleistocenní druh *P. muscorum* společně s *Ch. tridens*. Od neolitizace se na našem území začali šířit další i druhy jako mediterání *C. acicula*, *C. vindobonensis* nebo *Xerolenta obvia*, která vyhledává stanoviště v blízkosti staveb, naspů či lomů.

5.4 Významné druhy

Ve fosilním záznamu z Podkopaniské rokly se dochovaly schránky potvrzující výskyt několika významných druhů, které jsou dnes zapsané na Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky (Hejda *et al.*, 2017).

Prvním je *Bulgarica cana*. Dendrofilní druh závornatky se dnes vzácně vyskytuje pouze ve vlhkých zachovalých listnatých lesích a představuje indikátor přírodních až pralesových lesů nezasazených lidskou činností. Jedinci nejčastěji vyhledávají úkryt pod kůrou nedávno padlých stromů. V minulosti, především během klimatického optima, byl na našem území hojněji rozšířen. Současný častější výskyt je na území Čech omezen jen na oblast Křivoklátska, v Českém krasu, kde jsou dnes lesy výrazně ovlivněné činností lidí, se recentně nevyskytuje.

Naopak neoendemit *Bulgarica nitidosa* je téměř ohrožený druh, jenž se dostal do povodí Berounky s počátkem klimatického optima pravděpodobně dálkovým výsadkem z východních Alp. Přesto, že jde o místy hojného plže, jeho výskyt je vysoce nepravidelný a ostrůvkovitý. Vyskytuje se na sutích či okrajích skalních stepí v povodí řeky Berounky. V oblasti Radotínského údolí, preferuje vlhká a chladná přirozená stanoviště.

Drobný plž *Truncatolina claustralis* je zranitelným mediteránním reliktem z doby posledního interglaciálu. V Čechách dosahuje své nejsevernější hranice areálu. Vyskytuje se na polozastíněných vápenatých stanovištích případně v listovém opadu lip. V rámci Českého Krasu je dnes nejhojnější v NPR Koda, výskyt ve studovaném profilu ukazuje na jeho plošnější rozšíření v teplejších fázích holocénu.

Dalším vzácným plžem je *Nesovitrea petronella*, který je vedený jako zranitelný druh. Na území Čech se hojněji vyskytuje v oblastech pohraničních hor. Žije v opadance horských lesů či na vlhkých horských loukách. V nížinách ho najdeme vzácně, a to v reliktních mokřadech převážně oblasti Kokořínska. V Českém krasu se recentně nevyskytuje.

Ohrožený druh *Vertigo angustior* je typickým prvkem zachovalých mokřadů s vápenatým substrátem. Druh je chráněný také systémem NATURA 2000 jako deštníkový druh zachovalých mokřadů. Lze ho spatřit i na břehové vegetaci. Jeho výskyt je na území České republiky roztroušený, ale ve sledované oblasti má kontinuální výskyt až do současnosti.

Cochlodina orthostoma je téměř ohroženým prvkem krasových oblastí. Preferuje stanoviště stinných vápenatých skal případně oblasti zachovalých horských lesů. Roztroušeně se vyskytuje na celém území ČR. V Českém krasu se v současnosti vyskytuje pouze v centrální oblasti pouze na pravém břehu Berounky a jeho vymizení ve sledované oblasti indikuje její ovlivnění lidskou činností.

Poledním významným vzácným druhem je, téměř ohrožený druh, *Pseudotricchia rubiginosa* který z území Českého krasu vcelku plošně ustupuje. Hojněji se vyskytuje pouze v Radotínském údolí. Obývá stanoviště v blízkosti vod, vlhké louky či lužní lesy.

5.5 Ustupující a zmizelé druhy

Podroužková *et al.* (2020) ve své publikaci zpracovala veškeré dostupné záznamy terénních průzkumů na celém území CHKO Český kras. Z této komplexní práce lze zjistit stav současné malakofauny. Z oblasti Podkopaninské rokle zmizely citlivé lesní druhy, několik mokřadních prvků a relikty, které jsem zachytila ve studovaném profilu:

- druhy, které se v současnosti nevyskytují v Podkopaniské rokli, ani v PR Radotínské údolí: *A. pura*, *C. pumila*, *C. orthostoma*, *M. plicatula*, *M. ventricosa*, *P. unidentata*, *R. baltixa*, *V. crsytallina*
- druhy, nepřítomné v Podkopaniské rokli, ale vyskytující se v PR Radotínské údolí: *C. dubia*, *O. depressus*, *R. labiata*, *V. antivertigo*
- druhy, vyskytující se v rámci PR Radotínské údolí jen v Podkopaniské rokli: *F. fruticum*, *Ch. tridens*
- druhy, vyskytující se v rámci CHKO Český kras jen v PR Radotínské údolí: *O. glaber*, *P. rubiginosa*

5.6 Shrnutí

Český kras je specifický svým vápencovým podložím a rozmanitým reliéfem, které dávají vzniknout pestré mozaice biotopů. Většinu území pokrývá lesní vegetace, mezi kterou se na slunných ploškách a jižních svazích objevují krasové stepi či buše. Území protínají i četná údolí a rokle se svým typickým inverzním charakterem (Podroužková *et al.*, 2015, 2020). Široká škála mikrohabitátů poskytuje dostatek stanovišť pro bohatou faunu, včetně té měkkýší.

Stejná je/byla i Podkopaniská rokle. Nivní mokřady na dně rokle s kaskádami jezírek, byly během epiatlantiku obklopeny lesní vegetací, která se ale nikdy zcela neuzavřela. Rozprostíral se zde prosvětlený vlhký hájový les, ve kterém prosperovala velmi bohatá malakofauna, kde se vedle citlivých prvků zapojeného lesa (*C. orthostoma*, *I. isognomostomos*, *P. unidentata*) vyskytovali druhy prosvětlených lesů a otevřených ploch jako *T. claustralis* či *C. lubricella*.

Nástup subboreálu byl začátkem konce tvorby pěnovců. Sušší klima způsobilo pokles vydatnosti toků a tím ukončilo srážení pěnovců a četné půdní eroze je dále narušily. Zasaženy byly všechny pěnovcové lokality na území Českého krasu (např. Koda, Císařská rokle, Čertova strouha, Švarcava, Ložek, 1985, 2001; Horáčková *et al.*, 2014) i mimo něj, včetně podkopaniských kaskád, které toto období nevratně zničilo. Pro lesostepní druhy a druhy otevřené krajiny byly naopak sušší podmínky subboreálu příznivé.

Pouze do doby chladnějšího ničivého subatlantiku, který zakončila ještě ničivější „Malá doba ledová“. Přežilo jen několik generalistů a stepních prvků. S postupnou obnovou hájů se v rokli se znovu objevila *C. orthostoma* společně s *H. obvoluta*. Finální stav sukcese, s drtivou početní převahou druhů otevřených a světlých stanovišť je výsledkem lidské činnosti v krajině.

6 ZÁVĚR

Pěnovcové profily nivy Mlýnského potoka pomohly objasnit nástrahy, kterým musela malakocenóza Podkopaninské rokli v průběhu mladší poloviny holocénu čelit. Přestože během „klimatického optima“ v rokli převažovala lesní vegetace s bohatou malakofaunou, nikdy se plně nevyvinula v uzavřený les. Což je společný rys pro severovýchodní blok Českého krasu, navíc výskyt lesních druhů měkkýšů směrem k Praze klesá (Ložek, 2011).

Celá oblast je dlouhá tisíciletí osídlena a využívána lidmi. V rokli sice nebyly objeveny žádné pozůstatky po lidské činnosti, ale zcela vyloučit ji nemůžeme. Od neolitu odlesňovaná okolní krajina umocnila průběh klimatických změn, ke kterým od nástupu atlantiku docházelo. Možná právě proto, se středověká „Malá doba ledová“ stala jednou z nejničivějších událostí nejmladší geologické doby. Neustávající vydatné srážky způsobovaly v otevřené kulturní krajině mohutné sesuvy půd a časté ničivé povodně. Procesy neminuly ani Podkopaninskou rokli. Pěnovcové kaskády, jejichž tvorbu přerušil suchý boreál, byly kompletně poškozeny erozemi a zasypány sutěmi. V současnosti však srážení pěnovců na lokalitách stále v menší míře probíhá.

Dopady na místní malakocenózu byly fatální. Z vcelku bohaté měkkýší fauny, zbyl jen fragment, který představovalo několik odolných generalistů a stepních druhů. A přesto že, později došlo k částečné regeneraci, výsledný stav malakofauny je „produktem“ především novodobých zásahů člověka do krajiny – nadměrná regulace a výstavba příčných překážek na tocích, extenzivní způsob zemědělství, odlesňování a urbanizace.

7 SEZNAM ZKRATEK

Použila jsem stejné vysvětlení zkratk jako ve své bakalářské práci (Barešová, 2021).

AD – pro latinské „Anno Domini“ znamenající „Léta Páně“; označuje letopočet o narození Ježíše Krista; českým ekvivalentem je zkratka n. l., tedy „našeho letopočtu“

BC – pro anglické „before Christ“ znamenající „před Kristem“; označuje letopočet před narozením Ježíše Krista; českou zkratkou je př. n. l. neboli „před naším letopočtem“

BP – pro anglické „before present“ znamenající „před současností“; jednotka času pro události, které nastaly před vznikem radiokarbonového měření v roce 1950; současnost je odbornou společností stanovena k 1. leden 1950; data tak neodpovídají kalendářním rokům

kal. BP – kalibrovaná data „před současností“, která byla převedena na kalendářní data pomocí kalibračních křivek získaných srovnáním radiokarbonových dat vzorků, které byly nezávisle získány pomocí různých metod (letokruhy, schránky živočichů, rašelina apod.)

8 SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Mapa PR Radotínské údolí z vyznačenými profily Podkopaninské rokle.

Obrázek 2: Nákres profilu Podkopaninská rokle převzato z Ložek (2008)

Obrázek 3: Podkopaninská rokle; MSS – druhové spektrum hlavních ekologických skupin

Obrázek 4: Podkopaninská rokle; MSI – spektrum individuí hlavních ekologických skupin

Obrázek 5: Podkopaninská rokle; MSS – druhové spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny.

Obrázek 6: Podkopaninská rokle; MSI – spektrum individuí pro všechny nalezené ekologické skupiny.

Obrázek 7: Malakodiagram Podkopaninská rokle – MSI histogramy.

9 SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Ekologické skupiny měkkýšů.

Tabulka 2: Kvantitativní a kvalitativní zastoupení měkkýšů nalezených v profilu Podkopaninská rokle

10 SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY

Alexandrowicz, W. P. (2013). Molluscan communities in Late Holocene fluvial deposits as an indicator of human activity: A study in Podhale basin in South Poland. *Ekológia (Bratislava)*, 32(1), 111–125. <https://doi.org/10.2478/eko-2013-0010>

Barešová, A. (2021). *Dvoucestný vývoj evropské malakofauny po neolitické kolonizaci* [Bakalářská práce]. Univerzita Palackého v Olomouci.

Bobek, P., Svobodová, H. S., Werchan, B., Švarcová, M. G., a Kuneš, P. (2018). Human-induced changes in fire regime and subsequent alteration of the sandstone landscape of Northern Bohemia (Czech Republic). *The Holocene*, 28(3), 427–443. <https://doi.org/10.1177/0959683617729443>

Cílek, V., Majer, M., a Žák, K. (2014). *Český kras—Klíč k české krajině*. Academia.

Dabkowski, J. (2014). High potential of calcareous tufas for integrative multidisciplinary studies and prospects for archaeology in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 52, 72–83. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.07.013>

Dabkowski, J., Frodlová, J., Hájek, M., Hájková, P., Petr, L., Fiorillo, D., Dudová, L., a Horský, M. (2019). A complete Holocene climate and environment record for the Western Carpathians (Slovakia) derived from a tufa deposit. *The Holocene*, 29(3), 493–504. <https://doi.org/10.1177/0959683618816443>

Dramis, F., Fubelli, G., Calderoni, G., a Esu, D. (2014). Holocene aggradation/degradation phases of tufa dams in northern Ethiopia and central Italy: A palaeoclimatic comparison between East Africa and Mediterranean Europe. *Zeitschrift Für Geomorphologie*, 58(4), 419–434. <https://doi.org/10.1127/0372-8854/2014/0140>

Fröhlich, J., a Vencl, S. (2006). *Nejstarší osídlení jižních Čech—Paleolit a mesolit*. Archeologický ústav AV ČR, Praha, v. v. i.

Goudie, A. S., Viles, H. A., a Pentecost, A. (1993). The late-Holocene tufa decline in Europe. *The Holocene*, 3(2), 181–186. <https://doi.org/10.1177/095968369300300211>

Granai, S., Dabkowski, J., Hájková, P., Naton, H.-G., a Brou, L. (2020). Holocene palaeoenvironments from the Direndall tufa (Luxembourg) reconstructed from the molluscan succession and stable isotope records. *The Holocene*, 30(7), 982–995. <https://doi.org/10.1177/0959683620908659>

Hájek, M., Dudová, L., Hájková, P., Roleček, J., Moutelíková, J., Jamrichová, E., a Horský, M. (2016). Contrasting Holocene environmental histories may explain patterns of species richness and rarity in a Central European landscape. *Quaternary Science Reviews*, 133, 48–61. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.12.012>

Hejda, R., Farkač, J., a Chobot, K. (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky: BEZOBRATLÍ. *Příroda*, 32.

Hlaváč, J. (2006). *Vývoj přírodního prostředí Českého krasu v holocénu na podkladě malakostratigrafických analýz* [Disertační práce]. Univerzita Karlova v Praze.

Horáčková, J., Ložek, V., a Juříčková, L. (2014). Měkkýši národní přírodní rezervace Koda v Českém krasu. In *Bohemia centralis* (Roč. 32, s. 189–211). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

Horáčková, J., Ložek, V., a 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. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.03.007>

Horský, M., Juříčková, L., a Pícka, J. (2013). *Měkkýši České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek.

Hradecký, J., a Brázdil, R. (2006). Climate in the Past and Present in the Czech Lands in the Central European Context. In *Landscapes and landforms of the Czech republic* (s. 19–28). Springer.

Jäger, K. D. (1969). Climatic Character and Oscillations of the Subboreal Period in the Dry Regions of Central European Highlands. *Quaternary Geology and Climate*. The Proceeding of the VII Congress of the International Association for Quaternary Research, Washington D.C.: National Academy of Sciences).

Juříčková, L., Horský, M., Horáčková, J., Abraham, V., a Ložek, V. (2014). Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: Main changes along environmental, spatial and temporal gradients. *Quaternary Science Reviews*, 93, 155–166. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.03.019>

Lombardi, R., Davis, L., a Therrell, M. D. (2023). Flood variability in the common era: A synthesis of sedimentary records from Europe and North America. *Physical Geography*, 44(2), 121–135. <https://doi.org/10.1080/02723646.2021.1890894>

Ložek, V. (1964). *Quartär mollusken der Tschechoslowakei* (I.). Nakladatelství Československé akademie věd. <https://kramerius5.nkp.cz/view/uuid:af722140-9384-11ea-830f-005056827e51?page=uuid:02d289ea-08f2-4f31-99e2-f5528537c6a1>

Ložek, V. (1985). Malakofauna splachových uloženin v Čertově strouze u Malé Chuchle a její význam pro postglaciální historii okolní krajiny. In *Bohemia centralis* (Roč. 14, s. 225–241). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

Ložek, V. (1992). Sít opěrných profilů k vývoji krajiny Českého krasu. *Bohemia centralis*, 21, 47–67.

Ložek, V. (2001). Společenstva měkkýšů v pěnovicích ve Svatém Janu pod Skalou a jejich porovnání s pěnovci v údolí Švarcavy v Českém krasu. In *Holocenní vápence a krasový Pramen ve Svatém Janu pod Skalou v Českém krasu*. (Roč. 13, s. 37–46). Český geologický ústav.

Ložek, V. (2007). *Zrcadlo minulosti: Česká a slovenská krajina v kvartéru*. Dokořán.

Ložek, V. (2008). Zánik pěnovcové sedimentace v Podkopaninské rokli (přírodní rezervace Radotínské údolí, Český kras). *Český kras*, XLVI, 5–10.

Ložek, V. (2011). *Po stopách pravěkých dějů: O silách, které vytvářeli naši krajinu*. Dokořán.

Ložek, V., a Cílek, V. (1995). Late Weichselian-Holocene sediments and soils in mid-European calcareous area. *Sborník Geologických Věd*, 22, 87–112.

Luzon, A., Gauthier, A., Perez, A., Pueyo-Anchuela, O., Mayayo, M. J., a Munoz, A. (2017). Late Pleistocene-Holocene palaeoenvironmental evolution of the Anamaza River valley (Iberian Range, NE Spain): Multidisciplinary approach on the study of carbonate fluvial systems. *Quaternary International*, 437, 51–70. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.06.004>

Mangerud, J., Andersen, S. T., Berglund, B. E., a Donner, J. J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3(3), 109–126. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1974.tb00669.x>

Menšík, J. (2018). *Kvartérní měkkýši Blanského lesa* [Diplomová práce]. Univerzita Karlova v Praze.

Migoń, P., a Latocha, A. (2013). Human interactions with the sandstone landscape of central Sudetes. *Applied Geography*, 42, 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2013.03.015>

Pfenninger, M., Posada, D., a Magnin, F. (2003). Evidence for survival of Pleistocene climatic changes in Northern refugia by the land snail *Trochoidea geyeri* (Soós 1926) (Helicellinae, Stylommatophora). *BMC Evolutionary Biology*, 13.

Pilous, V. (2020). Ohrožení pěnovcových vodopádů Českého ráje v souvislosti s klimatickými změnami. *Ochrana přírody*, 4, 16–20.

Podroužková, Š., Ložek, V., Horáčková, J., a Juříčková, L. (2015). Měkkýši Národní přírodní rezervace Karlštejn v Českém krasu. *Malacologica Bohemoslovaca*, 14, 21–73. <https://doi.org/10.5817/MaB2015-14-21>

Podroužková, Š., Ložek, V., Juříčková, L., Horáčková, J., Beran, L., a Hlaváč, J. (2020). *Měkkýši Českého krasu* (Roč. 40). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

Pokorný, P. (2011). *Neklidné časy: Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí*. Dokořán.

Speranza, A. (2000). Improving the time control of the Subboreal/Subatlantic transition in a Czech peat sequence by 14C wiggle-matching. *Quaternary Science Reviews*, 19(16), 1589–1604. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00108-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00108-0)

Wang, T., Surge, D., a Mithen, S. (2012). Seasonal temperature variability of the Neoglacial (3300-2500 BP) and Roman Warm Period (2500-1600 BP) reconstructed from oxygen isotope ratios of limpet shells (*Patella vulgata*), Northwest Scotland. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 317, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.12.016>

Wanner, H., Pfister, C., a Neukom, R. (2022). The variable European Little Ice Age. *Quaternary Science Reviews*, 287, 107531. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107531>

Wehrli, M., Mitchell, E. A. D., van der Knaap, W. O., Ammann, B., a Tinner, W. (2010). Effects of climatic change and bog development on Holocene tufa formation in the Lorze Valley (central Switzerland). *The Holocene*, 20(3), 325–336. <https://doi.org/10.1177/0959683609351901>

Žák, K., Ložek, V., Kadlec, J., Hladíková, J., a Cílek, V. (2002). Climate-induced changes in Holocene calcareous tufa formations, Bohemian Karst, Czech Republic. *Quaternary International*, 91(1), 137–152. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(01\)00107-0](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(01)00107-0)