

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE



Dvoucestný vývoj evropské malakofauny
po neolitické kolonizaci

Bakalářská práce

Vypracovala: Adéla Barešová

Studijní program: B1501 Biologie

Studijní obor: 1501R027 Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

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

Olomouc 2021

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora:	Adéla Barešová
Název práce:	Dvoucestný vývoj evropské malakofauny po neolitické kolonizaci
Typ práce:	Bakalářská
Pracoviště:	Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
Vedoucí práce:	doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.
Rok obhajoby:	2021
Klíčová slova:	malakofauna, vývoj, vliv člověka, umělé ekosystémy, odlesňování, holocén, západní Evropa, střední Evropa
Počet stran:	40
Počet příloh:	0
Jazyk:	Český

ABSTRAKT

Holocén je pouze krátkou epizodou ve vývoji Země. Ale události, které se od jeho počátku odehrály a stále odehrávají, dramaticky změnilы tvář celé planety. V polovině holocénu, začátkem neolitu, se mezolitičtí lovci – sběrači od přichozích neolitických rolníků naučili budovat políčka a pěstovat plodiny. Ve stejném okamžiku evropská flóra zažívá boom listnatých lesů. Zemědělství a s ním spojené odlesňování působí silně proti zalesňování. Souboj prohrává les během doby bronzové, kdy v atlantické části Evropy a nížinách střední Evropy převládá bezlesá kulturní krajina. Lesní biocenózu uchránily pouze horské pásy a nepřístupné oblasti střední Evropy. V těchto oblastech vznikla bohatá plně vyvinutá lesní malakofauna. Naopak člověkem vytvořené otevřené ekosystémy jsou o lesní druhy ochuzené. Představují však útočiště pro druhy stepí, luk a pastvin, ale i druhů synantropních či ruderalních. Právě kulturní krajina a zbytky původní lesní vegetace představují dvojí vývoj malakofauny, jehož impulzem byla neolitická kolonizace.

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author:	Adéla Barešová
Title:	Two – way development of the European malacofauna after the Neolithic colonization
Type of thesis:	Bachelor
Department:	Department of Zoology
Supervisor:	doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.
The year of presentation:	2021
Key words:	malacofauna, development, anthropogenic impact, artificial ecosystems, deforestation, Holocene, Western Europe, Central Europe
Number of pages:	40
Number of appendices:	0
Language:	Czech

ABSTRACT

The Holocene is only a short episode in the evolution of the Earth. But events that have taken place and continue to take place since its inception have dramatically changed the face of the entire planet. In the Middle Holocene, at the beginning of the Neolithic, Mesolithic hunter-gatherers learned from the incoming Neolithic peasants to build fields and grow crops. At the same time, European flora is experiencing a boom in deciduous forests. Agriculture and related deforestation have a strong counteract to afforestation. The forest loses the battle during the Bronze Age when a forest-free cultural landscape prevails in Atlantic Europe and the lowlands of Central Europe. Only mountain ranges and inaccessible areas of Central Europe have preserved the forest biocenosis. In these areas, a rich fully developed forest malacofauna has emerged. On the contrary, man-made open ecosystems are depleted of forest species. However, they are a refuge for steppe, meadow and pasture species, as well as synanthropic or ruderal species. It is the cultural landscape and the remnants of the original forest vegetation that represent the two-way development of the malacofauna, the impulse of which was the Neolithic colonization.

PROHLÁŠENÍ

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

V Olomouci,.....

.....

PODĚKOVÁNÍ

Především děkuji své vedoucí práce doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce, trpělivost a přínosné poznámky. Dále děkuji Katedře zoologie, že mi umožnila pracovat pod vedením externího vedoucího. Těm přátelům, kteří mými přáteli zůstali, děkuji za jejich schovívavost a pochopení, neboť jsem s nimi nemohla trávit tolik času, kolik bych chtěla. Největší poděkování patří mé rodině, za jejich bezmeznou podporu během celého mého studia.

OBSAH

1	CÍL PRÁCE.....	7
2	ÚVOD	8
3	HOLOCÉN.....	9
3.1	Postglaciální Evropa	9
3.2	Nový začátek	10
4	ČLOVĚK.....	11
4.1	Mezolit – střední doba kamenná.....	11
4.2	Příchod zemědělců.....	12
4.3	Neolit – mladší doba kamenná	13
4.4	Eneolit – pozdní neolit.....	16
4.5	Doba bronzová.....	16
4.6	Doba železná.....	17
4.7	Říše Římská, Stěhování národů.....	18
4.8	Středověk, Novověk	18
5	MALAKOFAUNA.....	19
5.1	Západní Evropa.....	19
5.1.1	Britské ostrovy a Irsko	19
5.1.2	Francie	20
5.2	Střední Evropa	22
5.2.1	Německo, Lucembursko.....	22
5.2.2	Polsko	23
5.2.3	Česká republika	24
5.2.4	Slovenská republika	26
6	DISKUZE.....	28
7	ZÁVĚR.....	30
8	SEZNAM ZKRATEK.....	31
9	REFERENČNÍ SEZNAM.....	32

1 CÍL PRÁCE

Na základě dostupné literatury porovnáám vývoj malakofauny střední a západní Evropy od počátku neolitické kolonizace.

1. Charakteristika holocénu a obecného vývoje krajiny v průběhu celého období
2. Nastínění situace předcházející neolitické kolonizaci. Popis rozvoje společnosti se zaměřením na využití přírody.
3. Popis vývoje v druhové skladbě měkkýšů od počátku neolitu zvláště pro střední i západní Evropu.
4. Porovnání obou malakofaun a zhodnocení dopadů člověka na jejich vývoj.

2 ÚVOD

Evropská krajina je svědkem mnoha změn, které se odehrály v minulosti. Sled a charakter těchto proměn nám mohou pomoci pochopit palynologické analýzy, sedimentologické záznamy, archeologické nálezy či ledovcové vrty. Nezanedbatelným zdrojem informací představují rovněž fosilní záznamy schránek měkkýšů. Měkkýši obývají takřka všechny typy ekosystémů a jejich schránky dobře fosilizují v běžných vápenatých sedimentech. Jejich druhové složení odráží do velké míry stav okolního prostředí.

Jedna taková dramatická změna v druhovém složení měkkýšů nastala v polovině holocénu. Teplejší klima a dostatečná vlhkost ve srovnání se současností představovaly optimální podmínky pro rozvoj lesní vegetace a tím i bohaté malakofauny. Sílicí zemědělská činnost po neolitizaci Evropy rozvíjející se smíšené doubravy redukovala. S mizející lesní vegetací z krajiny mizely i citlivé lesní druhy měkkýšů. Naopak rozrušené půdy, rozšiřující se otevřená krajina a hustě osídlené oblasti vyhovovaly druhům otevřených habitatů, synantropům, ruderalním a suchomilným druhům.

Citlivá lesní společenstva mohla přetrvat pouze v oblastech, které byly pro člověka špatně přístupné. Takové oblasti představují především horská pásma. Horské klima, nepřístupný terén a těžké půdy byly pro pěstování zemědělských plodin nevhodné a neolitické rolníci se jim vyhýbaly. Vývoj lesních společenstev zde probíhal zcela přirozeně. Četnost málo zasažených oblastí s přirozenou lesní vegetací je výrazně větší ve střední části Evropského kontinentu. V západní části kontinentu je četnost těchto míst nízká. Naopak, zde zcela převládá kulturní krajina. Výrazná přeměna západní Evropy je následkem přístupné rovinaté krajiny a oceánského klimatu jež urychlilo acidifikaci půd.

Celá problematika přirozené lesní fauny a fauny kulturních ekosystémů představuje dvojí vývoj v rámci evropské malakofauny. Tato problematika je detailněji popsána v hlavní části textu.

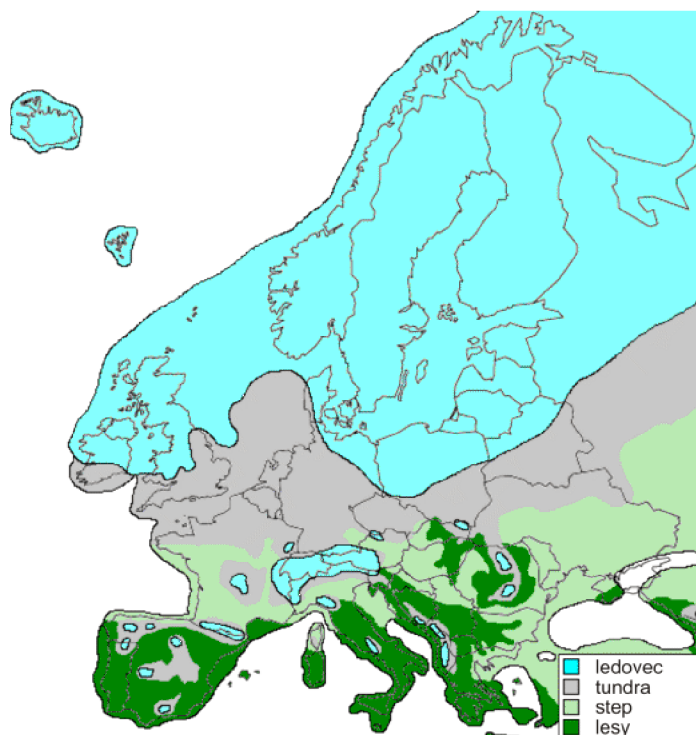
3 HOLOCÉN

Nejmladší geologické období kvartéru, jeho poslední interglaciál – holocén začalo před 11 700 lety. Od předešlého pleistocénu ho odděluje wúrmský/ viselský glaciál, známý spíše jako poslední doba ledová. Ta se v pozdním úseku projevila několika výraznými teplotními výkyvy. Mezi teplými interstadiály bøllingem a allerødem, proběhl chladný starý dryas. Mladý dryas pak představuje konec glaciálu, a tím uzavírá i celé období Pleistocénu (Ložek, 2007).

Holocén, jinak také postglaciál stále trvá. Z pohledu geologického času, by se mohlo zdát, že jde o bezvýznamný moment ve vývoji planety. Co ho činí výjimečným je přítomnost člověka. Člověka, který významně zasahuje do přirozených procesů a stává se autorem moderní podoby přírody.

3.1 Postglaciální Evropa

Střední Evropu během wúrmského zalednění svíraly dva kontinentální ledovce, na severu skandinávský a na jihu Alpský. Střední Evropa představovala koridor, který spojoval oceánský západ a kontinentální východ (obr. 1). Tlakové výše nad ledovci způsobovaly neustálé proudění mrazivých větrů skrze koridor.



Obrázek 1: Rozsah kontinentálního ledovce v Evropě před 20 000 lety (Regionální geologie ČR, VŠB, 2014).

Krajině tak dominovala pouze odolná nízká stepotundra s ostrůvky odolných jehličnanů. Diverzita byla velmi omezená. Mnoho teplomilných druhů vyhynulo. Některé se však stáhly do míst s vhodným mikroklimatem tzv. refugií, kde mohly přežít nepříznivý glaciální režim.

3.2 Nový začátek

Nástup holocénu přináší příznivější klimatické podmínky. Krajina postupně začíná zarůstat lesní vegetací, které zpočátku dominují pozdně glaciální druhy jako borovice, bříza, topol a vrba. V nížinách zatím stále převažuje step, na které se pasou stáda býložravců. Jako jeden z prvních teplomilnějších druhů se šíří líska. V krajině se pohybují kočovní lovci – sběrači, kteří se živí lovem zvěře, rybolovem a sběrem lesních plodů.

Oteplování klimatu pokračuje dál. Odtáváním ledovců se celosvětově zvyšuje mořská hladina, což především v přímořských oblastech, včetně atlantické části Evropy vede k výraznějšímu zadržování povrchových i podzemních vod. S ústupem ledovcových mas dochází i k odkrytí velkých ploch pevniny (Fröhlich a Vencl, 2006). Z říčních niv expandují náročnější druhy dřevin a dochází k změně druhové skladby lesní vegetace. Novému typu lesa vládnou dřeviny smíšených doubrav (*Quercetum mixtum*), jakými jsou jilmy, duby, lípy, javory a jasany. Díky listovému opadu vznikají úrodné hnědé lesní půdy a černozemně. Původně otevřené mokřadní ekosystémy zarůstají olší lepkavou. Stepní vegetace už ztrácí nadvládu nad krajinou. Přetrvává pouze na sušších lokalitách nebo jižních svazích. Doubravy se rozšiřují i do horských či vápencových oblastí, kde bychom je dnes už nenašli.

Do hustě zalesněné krajiny přicházejí první zemědělci. Trvale se usazují hlavně podél břehů řek a jezer nebo v bezlesích oblastech. Zakládají políčka často na místech, která předtím vypálili. Chovají hovězí dobytek a prasata, která se pasou na lesních mýtinách (Juříčková *et al.*, 2013; Kuneš *et al.*, 2008).

V okolí sídlišť se objevují ruderalní druhy rostlin – merlíky, jitrocele, pelyňky, Kokoška pastuší tobolka, Ječmen myší, maliníky apod. Les je zdrojem lesních plodů, hub a stavebního materiálu. Využívání určitých typů dřevin opět mění skladbu lesa. V doubravách se začíná šířit habr, který pak vystřídají jedle s bukem. Nevyužívaná políčka zarůstají pionýrskými druhy, nejčastěji břízou (Pokorný, 2011).

Lidská společnost se rozrůstá a dosavadní způsob obdělávání půdy již nestačí. Zlomovým momentem se stává výroba železa. S novými odolnými nástroji jsou lidé schopni obdělávat i těžké půdy v horských oblastech. Jednotlivé sídelní oblasti jsou oddělené přeměněným lesem, poli či pastvinami. Z krajiny se stává mozaika rozličných ekosystémů (Ložek, 2007).

4 ČLOVĚK

Člověk od počátku holocénu v různé míře zasahuje do přírody. Dopady jeho působení jsou viditelné v současné krajině. Původní přirozené ekosystémy postupně přetvářel v současnou kulturní krajinu.

4.1 Mezolit – střední doba kamenná

Když se stala Evropa po ústupu zalednění znovu obyvatelnou, znovu ji rychle kolonizovaly kmeny kočovných lovců – sběračů, kteří přicházeli převážně z jihu. Důmyslné nástroje ze dřeva, štípaných pazourků a sekaných kamenných čepelí (Vierra a Carvalho, 2019) používali k lovu zvěře, ptáků a ryb. Kromě masa či vajec tvořila dominantní část jejich jídelníčku rostlinná složka (lesní plody, hlízy, semena, ovoce, med), která byla oproti živočišné spolehlivějším zdrojem potravy. Poměrně snadno dostupné, vydatné a trvanlivé lískové ořechy, semena, kotvice nebo žaludy skladovali mezolitici ve velkém množství (Bobek *et al.*, 2018; Kuneš *et al.*, 2015; Vencel a Fridrich, 2007). Kmeny žijící v blízkosti moře sbírali na přilepšenou mořské mlže a plže jako třeba běžný druh *Phorcus lineatus* (García-Escárzaga *et al.*, 2019; Macklin *et al.*, 2000). Stavěli jen lehké přístřešky často na pomezí odlišných biotopů, aby tak získali co nejbohatší škálu zdrojů (Fröhlich a Vencel, 2006; Vencel a Fridrich, 2007). Jakmile je okolní příroda nedokázala uživit přesunuli se na nové místo. V blízkosti sídlišť rostly ruderalní druhy rostlin (*Artemisia*, *Humulus lupulus*, *Urtica*, *Impatiens*, *Plantago lanceolata*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilium* a další), jejichž výskyt pozitivně koreloval s činností člověka (Kuneš *et al.*, 2008; Vanhanen *et al.*, 2019).

Postupným oteplováním klimatu lesy rychle houstly. Zvěř se v neprostupné vegetaci obtížněji lovila (Ložek, 2007; Pokorný, 2011) a stěhování početných kmenů trvalo déle. Lovci – sběrači vytvářeli trvalejší sídliště v úrodných nížinách, údolích řek nebo v blízkosti jezer. Stále však využívali bohatých přírodních zdrojů v okolí (Kuneš *et al.*, 2008; Limondin-Lozouet, 1995; Ložek, 1973). Mezolitici byli velmi vynalézaví a uměli se poměrně dobře přizpůsobit měnícímu se prostředí. Jednotlivé evropské komunity lovců – sběračů si vytvářily vlastní lokální adaptace pro přežití. Například kmeny v severní Evropě si k pohybu v zasněžené krajině vyráběli sáně i lyže, přímořské skupiny vynikaly zas v tvorbě lodí, sítí, podběráků což jim umožnilo efektivnější lov i na volném moři (Fröhlich a Vencel, 2006). Na evropském kontinentu se nacházelo nespočet mezolitických sídlišť. Níže zmíněné oblasti jsou jen příkladem lokalit, kde kromě archeologických průzkumů byla provedena i malakologická analýza. Ta se uplatňuje především na místech, kde byly vhodné podmínky pro konzervaci schránek. V České republice

se nacházela větší mezolitická sídliště podél řek Ohře a Labe, ve středních a severních Čechách (Juříčková *et al.*, 2013; Svoboda, 2003, 2017; Svoboda *et al.*, 2018), okolo jezer v Jižních Čechách, na Jižní Moravě (Kuneš *et al.*, 2008). Ve Francii jsou data o mezolitických sídlech řeky Seiny, v místech Paříže a v údolí řeky Sommy (Granai a Limondin-Lozouet, 2014; Limondin-Lozouet, 1995), v Irsku u Lough Neagh a Dublinu (Preece *et al.*, 1986) v Polsku v Krakovském regionu a v nivě řeky Nidy (Alexandrowicz, 2021; Alexandrowicz a Gołas-Siarzewska, 2013).

Podle některých nálezů, se už mezolitičtí lidé snažili obohatit jídelníček vlastními výpěstky (Macklin *et al.*, 2000). Aby získali úrodnější půdu, pravděpodobně vypálili část okolního lesa (Preece *et al.*, 1986; Sevink *et al.*, 2018; Stančikaitė *et al.*, 2019) a na jeho místě pak budovali drobná políčka, která obdělávali „zahradnickým“ způsobem. V blízkosti mezolitických stavení bývají často nacházeny i hromádky ulit plžů. Mezolitičtí lidé je konzumovali coby obohacení jídelníčku nebo na přilepšenou při nedostatku masa. Plži pocházeli pravděpodobně z blízkého okolí. Jejich druhová skladba tak může prozradit něco o tehdejší podobě okolního prostředí. Nejvyšší počet nalezených hromádek pochází ze Středozeří, s dominancí velkých terestrických druhů z rodu *Otala* či *Helix*. Četné nálezy jsou i ve Střední Americe, kde původní Mayské kmeny sbírali sladkovodní plže rodu *Pomacea* a *Pachychilus*. Ulity z jeskyní v jižní a severní Číně obývané během mezolitu, zas patřili jedincům rodu *Mardagya* (Lubell, 2004). Přestože nový polousedlý způsob života znamenal první zásahy člověka do krajiny, z pylových analýz a nalezených uhlíků víme, že příroda se s nimi dokázala vypořádat (např. Bobek *et al.*, 2018; Kuneš *et al.*, 2015; Vanhanen *et al.*, 2019).

4.2 Příklad zemědělců

V oblasti „Úrodného půlměsíce“ a Anatólie (dnešní Irán, Irák, Turecko) vznikla civilizace prvních skutečných zemědělců. Z této oblasti se před 9 000 až 6 000 lety dostali až do Evropy (Bogucki, 1996). Kolonizace Evropy proběhla značně asymetricky (Budja, 2002, 2014). Zemědělci přicházející z Balkánu do střední Evropy se usazovali primárně v nížinách, úrodných pánvích a údolích řek. Středoevropské kontinentální podnebí, charakteristické vyššími srážkami převážně během teplých měsíců a výrazné sezonní rozdíly, podporují rozmanitost vegetace. K tomu přispívá i značně hornatý terén. Nicméně zmíněná sezónnost a s tím související omezení zdrojů hlavně během dlouhých zimních měsíců mohla přinutit některé mezolitické kmeny přijmout zemědělství a zajistit si neustálý přísun potravy. Do západní Evropy zemědělství pronikalo pomaleji. Západní Evropa má sice značně homogennější krajinu,

ale převládající oceánské klima je oproti kontinentálnímu mírnější a přináší trvalé celoroční srážky (Bogucki, 1996; Fröhlich a Vencl, 2006; Pavlů a Zápotocká, 2007). Zima bývá krátká a mírná, zdejší mezolitičtí lidé měli tedy i v tomto období dostatek zdrojů pro přežití.

Příchozí zemědělci se od domorodých lovců – sběračů lišili v mnoha ohledech (Vierra a Carvalho, 2019). Hlavním rozdílem byl zdroj obživy. Zemědělci se již neřídili dostupností potravy v okolí (Bouby *et al.*, 2020). Vybudovaná drobná políčka, na kterých pěstovali obilniny, jim zajišťovala neustálý a spolehlivý zdroj potravy. Na otázku, jak přesně k samotné neolitizaci domorodých mezolitických kmenů došlo, nelze jednoduše odpovědět. Existuje několik odlišných teorií. Podle Bogucki, (1996) je možné, že zemědělci své přebytky rozdávali mezi domorodé kmeny, které tak poznaly výhody stabilního způsobu života. Postupně přebíraly nové prvky zemědělství a nových technologií a začlenily se mezi zemědělce. Bentley *et al.*, (2002) se domnívá, že mezolitické ženy odcházely do zemědělských komunit, pro snazší způsob života a tím došlo k oslabení mezolitické společnosti. Pravděpodobná je i možnost, že se některé mezolitické skupiny samy dopracovaly k zemědělskému způsobu života kultivací divokých rostlin a „chovem“ divokých zvířat. Došlo k jakési neolitické pre-adaptaci (Budja, 2002). V současnosti se většina vědců přiklání k myšlence, že neolitizace v rámci celého evropského kontinentu neproběhla jednotně. K transformaci docházelo v různých koutech kontinentu, v závislosti na mnoha faktorech různě rychle. Příkladem mohou být pro zemědělství nevhodné oblasti, jako jsou hory, kde ještě dlouho mezolitičtí lovci – sběrači žili (Pavlů a Zápotocká, 2007).

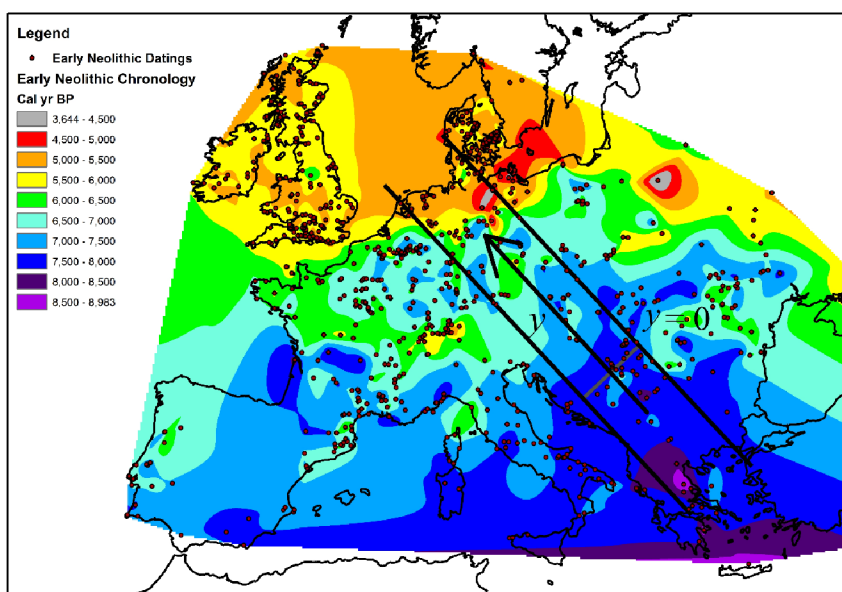
4.3 Neolit – mladší doba kamenná

Jedno z klíčových období v historii lidské společnosti, byla neolitická kolonizace, která znamenala postupný přechod k usedlému zemědělskému životu, ale neprobíhala v rámci Evropy jednotně (obr. 2). Ve střední Evropě se přechod z Mezolitu do zemědělského Neolitu obecně odhaduje v období po 6 000 kal. BP (Pavlů a Zápotocká, 2007; Vencl a Fridrich, 2007). V České republice pravděpodobně od 7 500 kal. BP (např. Bobek *et al.*, 2018), ve Švýcarsku 6 650 kal. BP (např. Colombaroli *et al.*, 2013), ve Francii 7 000 kal. BP (např. Granai a Limondin-Lozouet, 2014), v Anglii 6 100 kal. BP (např. Granai a Limondin-Lozouet, 2018), ve Skotsku 5 000 BP (např. Macklin *et al.*, 2000).

Evropští neolitici zemědělci byly potomky Anatolských rolníků a domorodých lovců – sběračů (Nikitin *et al.*, 2019). Jejich komunity žijící v různých částech Evropy, vytvořily vlastní kultury. Všechny spojovala technologická novinka, výroba keramiky. Podle různých typů keramiky se

pak rozlišují jednotlivé kultury v rámci Evropy. Celé Středozeemí během časného neolitu obývala srdcovková kultura (Cardium Pottery culture) (Vierra a Carvalho, 2019).

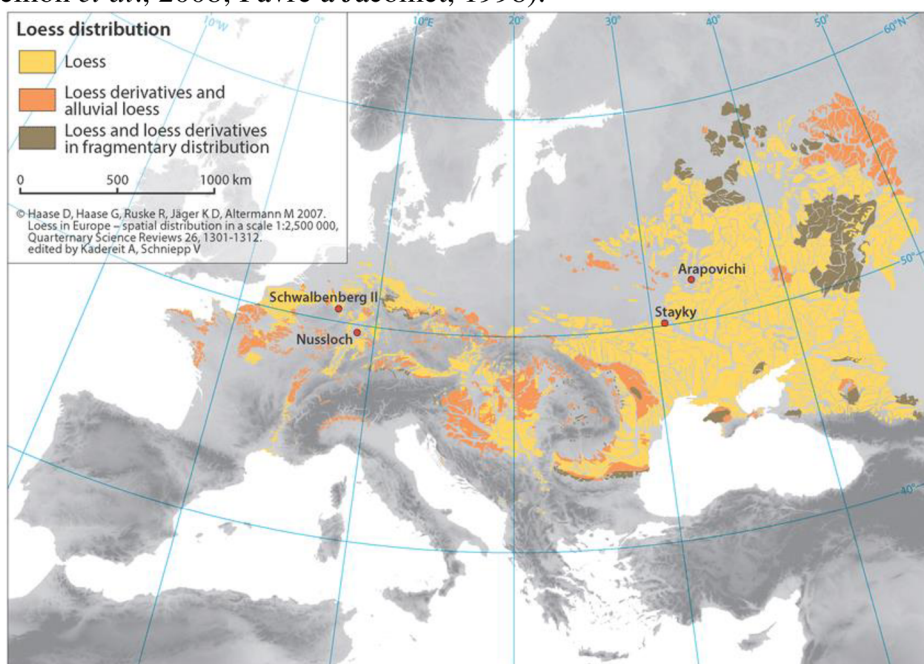
Pro střední Evropu byla významná kultura s lineární keramikou (Linear Pottery culture). Vznikla ve velké Dunajské nížině odkud se rozšířila přes střední Evropu do Francie, severního Polska a Německa. Stopy zanechala i u jezera Wauwilersee na úpatí Švýcarských Alp. Z ní se postupně odštěpily menší regionální kultury. Pařížskou pánev obývala kultura Cerny (Grani a Limondin-Lozouet, 2018). Podél polské řeky Odry později vznikala sídliště Lengyel kultury. Území Nizozemí, Dánska a Švédska patřilo zas Kultuře s nálevkovitou keramikou (Funnel Beaker culture) (Bogucki, 1996).



Obrázek 2: Chronologie neolitické kolonizace Evropy. Vymezený koridor značí oblast, odkud se neolitizace šířila a šipka y značí její směr (Isern *et al.*, 2012).

Rozšíření zemědělské praxe znamenalo sílící dlouhodobý vliv člověka na krajinu a druhovou skladbu vegetace i živočichů. Původní krajinu lidé postupně přetvářeli v krajinu kulturní. Rychlost přeměny se odvíjela od způsobu a intenzity zemědělství. Podstatou neolitického hospodaření bylo intenzivní obdělávání malých políček, tzv. hortikultura (Šizling *et al.*, 2016). Používaly se ruční nástroje (motyky, rycí tyče, hrábě), s kterými nešlo obdělávat těžké, kamenité či jílovité půdy. Proto se nejstarší neolitické kultury usazovaly v oblastech snadno obdělávatelné černozemě. Černozem se vyvíjí z karbonátových sedimentů, které v Evropě představuje především spraš. Sprašový pás se táhne napříč celou Evropou (obr. 3). Černozemě vznikají v teplých a sušších oblastech s ustickým vodním režimem (Ložek *et al.*, 2020). Sídliště byla budována v blízkosti vodního zdroje (jezera, řeky, pobřeží). Voda sloužila jak k závlaze polí, tak k napájení chovných zvířat (např. Pokorný, 2011; Vierra a Carvalho, 2019).

Chovaná zvířata se do Evropy dostala společně s prvními zemědělci. Ve vyšších nadmořských výškách se dařilo kozám a ovcím, v nížinách se choval především hovězí dobytek a prasata. Zvířata se pásala volně na travnatých stepích či v lesích. V zimních měsících je lidé shromažďovali v ohradách. Četné nálezy z jižní Francie a okolí Rhône ukazují, že lidé využívali k úkrytu zvířat i jeskynní komplexy. Sedimenty z těchto lokalit obsahují značné množství koprolitů (Delhon *et al.*, 2008). Přes zimu byl dobytek přikrmován letninou. Tvořily je větvičky a listí nejčastěji buku (*Fagus sylvatica*), jilmu (*Ulmus spp.*), dubu (*Quercus spp.*), lísky (*Corylus avellana*) či jasanu (*Fraxinus excelsior*) nasbírané z okolních lesů v době vegetační sezóny (Delhon *et al.*, 2008; Favre a Jacomet, 1998).



Obrázek 3: Uložení dobře vyvinutých sprašových oblastí v rámci evropského sprašového pásu. (Zvýrazněné lokality jsou klíčové pro danou oblast. Žlutá – spraš; oranžová – sprašové deriváty, aluviální spraš; hnědá – spraš a její deriváty v rozmístění fragmentů) (Kadereit a Wagner, 2014).

V Evropě dobíhá období atlantiku, které začalo globální chladnou klimatickou oscilací, tzv. „událostí 8 200 kal. BP“ (Alley a Agustsdottir, 2005). Zároveň tvoří i hranici mezi starým a středním holocénem (Dabkowski *et al.*, 2019; Horsák *et al.*, 2019; Walker *et al.*, 2012). Jde o nejteplejší a nejvlhčí úsek celého holocénu, proto se občas nazývá klimatickým optimem (7 300-6 900 kal. BP; Dabkowski *et al.*, 2019). Ve střední Evropě dochází k expanzi náročných dřevin smíšených doubrav „*Quercetum mixtum*“, s příměsemi jako jsou jilm, lípa, dub, jasan a na vlhčích stanovištích i olše (např. Juříčková *et al.*, 2019, 2020; Pokorný, 2011). Výjimku tvoří suché teplé oblasti, kde stále přetrvávají světlé lesostepi. První skupinky rolníků přicházející do Evropy se usadily právě v těchto lesostepích, jejichž půda je tvořena již zmíněnou úrodnou černozemí. Okolní les sloužil jako pastva, zdroj letniny a stavebního materiálu. Všechny zmíněné zásahy do lesní vegetace vedly k jejímu prosvětlování.

Střední Evropa zažívala pěstitelský boom. Naproti tomu, v západní Evropě, především v Británii už od počátku neolitu lidé upřednostňují chov a pastvu drobného dobytka. Rostlinná produkce byla druhořadým zdrojem obživy (Bouby *et al.*, 2020). O průběhu zemědělství v atlantické Evropě je málo záznamů. Existuje množství prací z doby neolitu, ale ty se týkají především megalitických kultur a jeskynních příbytků (Bogucki, 1996).

4.4 Eneolit – pozdní neolit

Eneolit přechodné období mezi neolitem a dobou bronzovou. Neolitická společnost rostla a s ní i spotřeba potravy. Aby lidé získali prostor pro nová pole, vypalovali lesní vegetaci. Metoda se nazývá žďáření (slash and burn) (Bobek *et al.*, 2018). Půdu pokryl popel, který půdu ještě obohatil a zúrodnil. Vrstvu uhlíků lze najít v sedimentologických profilech mnoha míst. Zemědělci tak získali vhodnou půdu pro pěstování i na málo úrodných místech. Půda intenzivně obdělávaných ploch byla brzy vyčerpána, nová setba se přesunula na jiné plochy. Původní plochy zarostly pionýrskými dřevinami jako je bříza nebo líska. Opětovně zarostlé plochy se žďářily a znovu osely. Šlo o tzv. cyklické hospodaření. Popel byl zatím jediným hnojivem, které neolitické rolníci znali (Ložek, 2007). Pěstovali pšenici, ječmen, čočku a hrách (Bobek *et al.*, 2018; Vierra a Carvalho, 2019).

V pylových záznamech se stále více objevují pionýrské druhy dřevin jako bříza, líska, borovice, topoly, které kolonizují narušené půdy či opuštěná pole. Častější jsou i plevely a ruderalní druhy rostlin (*Pteridium aquilinum*, *Calluna vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Humulus*, *Rumex*, *Artemisia*, *Chenopodium*, *Silene* apod.) (Kuneš *et al.*, 2008; Sevink *et al.*, 2018).

4.5 Doba bronzová

Nástup doby bronzové vedl k velkým změnám ve složení vegetace. Původních druhů dřevin lesů *Quercetum mixtum* díky intenzivnímu žďáření a kácení ubývalo. Postupně je nahradily náročnější dřeviny a především druhy (např. *Carpinus sp.*), které snášejí takový způsob hospodaření. K tomu mohlo napomáhat i celkově sušší klima probíhajícího subboreálu. Krajinu představovala mozaika roztroušených sídelních celků, které dělila políčka, pastviny, mýtiny a do různé míry ovlivněný les. Opakované a dlouhodobé zásahy do lesních ekosystémů vedly k ústupu náročných druhů dřevin jako jasanu, lípy, javoru, jilmu. Četné důkazy o vypalování jsou ze Severních Čech, z pískovcových oblastí z období 3 100-2 120 kal. BP (pozdní doba bronzová). Vypalování zdejších listnatých lesů vedlo k vyplavování živin z podloží (loužení). Na chudé půdě se rozrostla oligotrofní vegetace (Bobek *et al.*, 2018). V jižním Švýcarsku probíhalo mnohočetné vypalování lesní vegetace už od 6 100 BP, ale během 3 200-1 900 BP

dosahovalo nejvyšší intenzity (Tinner *et al.*, 1999). Polsko pokrývaly do 5 100 BP lesy, po 4 000 BP došlo k rychlému ústupu lesní vegetace ve prospěch travnatých plání (Alexandrowicz, 2009). První známky odlesňování v Severní Francii jsou z 6 500 kal. BP. Plošným odlesňování prošla po 4 200 BP, kdy převládla krajina otevřené travní vegetace (Granai a Limondin-Lozouet, 2018; Limondin-Lozouet a Preece, 2004). Počátkem neolitu a později doby bronzové na jihu Británie také došlo k redukci lesů ve prospěch travnatých ploch (Kerney *et al.*, 1980).

Odlesňování listnatých dřevin, zemědělství a preference určitých druhů dřevin postupně vedlo k urychlení přirozeného procesu acidifikace půd, kterému předcházelo vyplavení uhličitanu vápenatého (debazifikace). Okyselování půd je dlouhodobým procesem odehrávajícím se během každého interglaciálu. Jeho průběh sestává z několika fází, jež se promítnou i ve skladbě vegetace (Ford, 1990; Iversen, 1964). Listnaté dřeviny (lípa, jilm, javor čerpají z půdy vápník, který se vrací z tlející listové opadanky. Naopak, opad z jehličnatých dřevin tlí velice pomalu a uvolňuje huminové kyseliny, které půdu ještě více okyselují. Na pomezí těchto extrémů jsou duby, habry a buky, které expandují koncem atlantiku. Molekuly vápníku se z půdy snadno vyplavují do povrchových a podpovrchových vod. V západní Evropě, kde vládne vlhké oceánské klima a , probíhá vyluhování daleko rychleji. Acidifikací uvolněné oxidy železa vytvořili v půdě nepropustnou bariéru. Svrchní zamokřené vrstvy půd začaly rašelinit. V západní Evropě vznikla rozlehlá rašelinště a vřesoviště s acidofilní vegetací (smilkové trávníky, kyselé doubravy apod.). V Británii vznik většiny rašeliníšť spadá do období atlantiku a je spojeno s odlesňováním (Hájková *et al.*, 2012), to platí i pro území Skotska (Macklin *et al.*, 2000). Rašelinště vznikala i ve Francii, př. údolí řeky Sommy (Limondin-Lozouet, 1995). Ve střední Evropě probíhala acidifikace pozvolněji. V jižním Polsku, v Podhalí výraznější rozvoj rašeliníšť začíná ve 13. století (Alexandrowicz, 2013).

4.6 Doba železná

Železo se vyrábělo ve specializovaných výrobních oblastech odkud se vyváželo. Příkladem je Etrurie v dnešní Itálii. Zpracování nového kovu, vyžadovalo vysoké teploty. Z vytěženého dřeva se začalo získávat dřevěné uhlí. Rozšířilo se i tzv. pařezinové hospodaření. Větve určitých druhů dřevin byly pravidelně ořezávány, což podnítilo jejich zmlazení (obrážení nových větví). Pro tyto účely se využívaly lípa, líska či dub (Pokorný, 2011). V probíhajícím subatlantiku (4 000-500 BP) expanduje „nová“ dřevina, které zmlazování prospívá, a tou je habr (*Carpinus* spp.) (Hájek *et al.*, 2016).

Novinkou jsou kovové nástroje pro orbu polí. Železo je odolné, což umožnilo zemědělcům rozšířit svá pole i do oblastí s těžkou kamenitou půdou. Na kopcích vznikají velká opevněná „města“. Pole jsou budována ve vyšších nadmořských výškách. Dochází k dalšímu narušení již tak omezené lesní vegetace (Bobek *et al.*, 2018; Ložek, 1973).

4.7 Říše Římská, Stěhování národů

Mezitím co ve Středomoří vzniká Říše Římská, v Evropě se usazují Keltové. Po 1 990 BP Keltové přijímají kulturu germánských kmenů ze severu Německa. Rozrůstající se společnost vyčerpaná zemědělská půda již nezvládá uživit. Do Evropy vpadly nové kmeny Vikingů a později Hunů původem ze střední Asie. Později Hunové s Germány útočí na rozpadající se Západořímskou říši. Celoevropská krize vyústí v hromadnou migraci kmenů (4 000-7 000 AD), známou jako Stěhování národů (Great migration) (Ložek, 2007; Pokorný, 2011).

V proxy datech se zmíněný sled událostí projevuje regenerací lesní vegetace. Opuštěná sídliště, pole, louky a pastviny zarůstají pionýrskými dřevinami (Hájek *et al.*, 2016; Kaplan *et al.*, 2009).

4.8 Středověk, Novověk

Nástupem Středověku končí antická civilizace a začíná Novověk (AD 600-1 400). Novou éru zahájilo Středověké teplotní optimum (Medieval warm period; AD 650-1 250, Apolinarska *et al.*, 2018). Z krajiny se díky feudálnímu systému stává vlastnictví. Zemědělství je plánované a intenzivní. Lesní vegetace je na minimu. Rostoucí populaci Vrcholného Středověku zasáhla koncem 14. století morové epidemie. Mezi AD 1 400-1 900 proběhla suchá chladná klimatická anomálie, známa jako Malá doba ledová. Úbytek obyvatel umožnil v některých oblastech opětovné zalesnění (např. Alexandrowicz, 2013; Pokorný, 2011).

Počet obyvatel Evropy snížila i Třicetiletá válka, která přerušila veškerou rolnickou činnost. Do 19. století se krajina regenerovala (Migoń a Latocha, 2013). Později nastal prudký nárůst osídlování. Od 19. století dochází k expanzi osídlení a pokračujícímu odlesňování. Evropskou krajinu tvoří převážně uměle vytvořené ekosystémy.

5 MALAKOFAUNA

Měkkýši jsou všudypřítomní tvorové. Narazíme na ně v horských oblastech, nížinách, suchých stepích, skalách, mokřadech, řekách zkrátka všude (Ansart a Vernon, 2003). Mnoho druhů patří i k tzv. ekologickým indikátorům a jejich výskyt indikuje určitá charakteristická stanoviště (sezonní jezírka, tlející dřevo, prameniště, vápence, spraše apod.) Druhovú skladbu tedy do velké míry odráží stanovištní podmínky. Citlivě tak reagují na všechny změny v okolí. Omezená schopnost aktivního pohybu jim, na rozdíl od jiných živočichů, nedovoluje nepříznivým podmínkám uniknout. Zahynou na místě kde žili a kde se i zachovávají jejich schránky (Alexandrowicz a Gołas-Siarzewska, 2013; Horsák *et al.*, 2013; Ložek, 2011; Pfenninger *et al.*, 2003).

Zmíněné znaky z nich dělají skvělé pomocníky při studiu vývoje krajiny jak současné, tak i minulé. Jejich zachovalé schránky ve vápenatých sedimentech nám mohou leccos napovědět (např. Alexandrowicz, 2013; Ložek, 1973).

V první polovině holocénu se měkkýši vypořádávali „pouze“ s klimatickými změnami. Od druhé poloviny, od Neolitické kolonizace se potýkají především se změnami stanovišť, způsobených člověkem. Kolonizace se kryje s obdobím atlantiku, které se vyznačuje nejteplejším klimatem celého holocénu, proto se o něm občas hovoří jako o klimatickém optimu (7 300-6 900 kal. BP) (např. Dabkowski *et al.*, 2019; Ložek, 1973).

5.1 Západní Evropa

5.1.1 Britské ostrovy a Irsko

Klimatické optimum přispívalo k rozvoji lesní vegetace. Převážně podmáčenou bažinatou krajinu začaly zarůstat jilmy, šířila se i líska s duby. Zásluhou vlhkého klimatu stále docházelo na mnoha místech k záplavám či k průsakům spodních vod, rozsáhlé mokřadní ekosystémy tak přetrvávaly dál.

Po 8 630 BP v jižní Británii vzrůstá výskyt vlhkomilných druhů *Carychium minimum*, *Carychium tridentatum*, druhů vázaných na lesní vegetaci *Acanthinula aculeata*, *Clausilia bidentata*, *Discus rotundatus* a mokřadních druhů jako *Zonitoides nitidus*, *Vertigo antivertigo*, *Vertigo moulisiana*. Přítomnost suchomilného druhu *Vallonia costata*, naznačuje dostatek otevřených stanovišť (Davies a Griffiths, 2005).

Druhové složení fauny střední Anglie odpovídá stejnému vývoji. Zde se navíc vyskytl lesní druh *Aegopinella pura* žijící ve vlhkém listovém opadu (Meyrick a Preece, 2001).

Zároveň se zmizením *V. costata*, se zvýšila četnost *Valvata cristata* jež preferuje mělké zarostlé mokřady, indikuje kratší období záplav či dešťů (Davies a Griffiths, 2005). Následně (7 500-3 000 BP) se na jihu ostrovů opět šířila lesní vegetace. Klesla četnost *Vertigo angustior*, plž vázaný na otevřená mokřadní stanoviště. Dominujícími druhy byly *A. aculeata* a *C. tridentatum*. Vyskytly se druhy *Oxychilus alliarius* a *Oxychilus cellarius* preferující vlhká stinná stanoviště. V tomto období se prvně objevují *Leiostyla anglica*, *Spermodea lamellata*, *Pomatias elegans* a *Acicula fusca* druhy listnatých lesů značí uzavřenější les (Kerney *et al.*, 1980; Kerney *et al.*, 1964; Meyrick a Preece, 2001).

Na území Irska probíhal stejný proces. Nejprve došlo k šíření křovin, pak vlivem příznivějšího klimatu k šíření otevřeného lesa. Příležitostně docházelo k zaplavování vegetace, během kterých se objevily mokřadní druhy *Vertigo angustior* a *V. geyeri* (Preece *et al.*, 1986).

Střední Anglii dál pokrýval uzavřený les. Druhovú skladbu měkkýšů byla podobná jako na jihu. Navíc se vyskytla *Vitrea crystallina* a *Cochlodina laminata* náročnější lesní druhy. *Anisus leucostoma*, *Galba truncatula* a *Pisidium personatum* indikují silné zamokření, místy až stojaté mělké vody (Meyrick a Preece, 2001).

Jih Británie postihlo v pozdním holocénu (4 500-3 300 BP) výrazné odlesňování, které vyústilo v expanzi otevřených stepních ekosystémů. Došlo k výměně druhového složení. Lesní druhy, postupně nahradily druhy otevřené a stepní krajiny. Ustoupily *A. fusca*, *C. tridentatum*, *A. aculeata*, *Columella edentula* i *D. rotundatus*. Zvýšila se četnost druhů *Vertigo pygmaea*, *Vallonia costata*, *Euconulus fulvus*. Narůstá počet druhů narušených sekundárních stanovišť (od 3 300 BP) – *Punctum pygmaeum* pionýrský druh, *Pupilla muscorum* a *Helicella itala* vyskytující se na pastvinách. Objevuje se i lesní druh jako *Merdigera obscura*. V době Římské říše byly zavlečeny synantropní druhy *Monacha cantiana*, *M. cartusiana* a *Cornu aspersum* ze Středozeří (Kerney *et al.*, 1980; Kerney *et al.*, 1964).

V současné fauně Velké Británie a Irska jsou vzácné druhy mokřadní *V. moulinsiana*, *V. geyeri*, *V. angustior*, *Vertigo genesii*. K omezenému výskytu došlo u druhů vyžadující určitou míru zastínění jako *A. fusca*, *C. tridentatum* či *M. obscura*.

5.1.2 Francie

Bezlesé severní Francii před nástupem atlantiku místy dominovala olše. Rozšířené byly další dřeviny jako líska, lípa, dub a jilm. Díky vysoké vlhkosti klimatu i půdy krajiny tvořily hlavně bažiny, mokřady, ale i vlhké stepi (Granai a Limondin-Lozouet, 2014; Limondin-Lozouet a Preece, 2004).

Druhově bohatá malakofauna odrážela mozaikovitost krajiny v období mezolitu (11 400-11 212 kal. BP, Granai a Limondin-Lozouet, 2014; 10 682-10 293 kal. BP, Limondin-Lozouet a Antoine, 2001; 10 889-10 556 kal. BP, Limondin-Lozouet a Preece, 2004).

Zahrnovala druhy vlhkomilné *Aegopinella nitidula*, *Trochulus hispidus*, mokřadní druhy *V. antivertigo*, *V. moulinsiana*, stínomilné druhy *C. tridentatum*, *D. rotundatus*, *C. bidentata*, ale i méně početné stepní druhy *V. pulchella*, *V. costata*. V Normandii (St. Germain le Vasson) se vyskytují lesní druhy *P. elegans*, *A. aculeata*, *M. obscura* a vlhkomilná *V. crystallina* (Limondin-Lozouet a Preece, 2004). *V. crystallina* se vyskytla i v nivě řeky Seiny (Granai a Limondin-Lozouet, 2014). V údolí řeky Somy se objevila *Vitrea contracta*, vyžadující sušší lesní stanoviště (Limondin-Lozouet, 1995). V nedalekém Conty byla početná *C. columella*, mizející vlhkomilný druh *Oxyloma elegans* společně s *Catinella arenaria* druhem glaciálních stepí (Limondin-Lozouet a Antoine, 2001). Převaha stínomilných druhů naznačuje významnější rozvoj lesní vegetace v krajině.

Krajinná mozaika se zachovala až do atlantiku. Lesní vegetace je hustší. Světломilné stepní druhy jako *C. columella*, *P. muscorum* ustupují. Klesá počet silně vlhkomilného druhu *V. antivertigo*. Zároveň došlo k omezení výskytu i stepního druhu *V. pulchella*. V St. Germain se vyskytla *Lauria cylindracea*, *L. anglica* s *Helicigona lapicida*, které později z oblasti zmizeli. Vystřídaly je vlhkomilné lesní druhy *Hygromia limbata* a *C. edentula* (Limondin-Lozouet a Preece, 2004). Nedaleko města Rouen, v Alizay byla zaznamenána světломilná *Vallonia excentrica* vyskytující se na vlhkých trávnících (Granai a Limondin-Lozouet, 2014). Vysoká diverzita fauny i ekosystémů přetrvala do poloviny atlantiku, tj. pozdní mezolit až časný neolit (6 311-6 164 kal. BP, Limondin-Lozouet a Preece, 2004).

Následující fáze přináší výrazný pokles jak druhů, tak jejich abundancí. Rostl počet světломilných druhů, na úkor druhů snášejících zastínění. Výraznou dominantou malakofauny se stala *V. pulchella*, která obývá slunná otevřená stanoviště. *L. anglica* a *H. lapicida* mizí z oblasti Normandie. Pozvolna oblast kolonizují druhy *Vertigo alpestris*, *Helicodonta obvoluta* a *Balea perversa* (Limondin-Lozouet a Preece, 2004). Rovněž expandují *T. hispidus*, *C. lubrica* a druhy vázané na vlhké ekosystémy *G. truncatula*, *Succinella oblonga*, *C. minimum*, *Z. nitidus*, *Anisus spirorbis* (Granai a Limondin-Lozouet, 2014; Limondin-Lozouet, 1995; Limondin-Lozouet a Antoine, 2001; Limondin-Lozouet a Preece, 2004). Velmi vlhké klima v průběhu celého sub-boreálu (neolit až mladší doba bronzová), mělo výrazně pomoci v rozšíření bujného lesa. Nicméně, druhová skladba měkkýšů odpovídá bezlesé krajině s množstvím mokřadů či

periodických jezírek (*A. spirorbis*). Na vině je narůstající lidská činnost, především odlesňování.

S nástupem doby bronzové prudce klesá diverzita fauny i flóry. Výhradními zástupci měkkýšů jsou *V. pulchella*, *P. muscorum*, *H. itala*, *P. elegans* a *T. hispidus*. Chybí druhy lesních a mokřadních ekosystémů. Změna vrcholí na přelomu doby bronzové a doby železné (5 665-5 471 kal. BP, Limondin-Lozouet a Antoine, 2001; 4 889-4 523 kal. BP, Limondin-Lozouet a Preece, 2004). Pestrá krajinná mozaika se proměnila v jednotvárnou převážně travnatou plochu, která byla pravidelně udržovaná.

5.2 Střední Evropa

5.2.1 Německo, Lucembursko

Během würmského glaciálu zasahoval fenoskandinávský ledovec do severního Německa na úroveň Berlína. Na zbývající území tak působil výrazný glaciální režim. Společně s územím České republiky tvořilo spojovací koridor mezi západní a střední Evropou.

S nástupem přívětivějšího holocenního klimatu Lucembursko i Německo pokrývala bohatá krajinná mozaika. Dokazuje to ekologicky bohatá skladba malakofauny. Vyskytují se mezofilní, hygrofilní, světlomilné i stínomilné druhy. V okolí Lucemburského Direndallu se vyskytují druhy žijící ve vlhké listové opadance *Nesovitrea hammonis*, *V. crystallina*, *Vitrinobrachium breve*, dále *A. nitidula*, *C. tridentatum*, *A. aculeata*, *V. pusilla* a *M. obscura* (Granai *et al.*, 2020). Oblast Welschbillingu na Západě Německa byla bohatá na vlhkomilné druhy. Vysoká četnost *Radix peregra* naznačuje, přítomnost drobné říčky či stojaté vody (tůňka, jezírko, kaluž). Doprovodnými druhy byly *Z. nitidus*, *C. minimum*, *V. substriata*, *V. antivertigo*, *Succinea* a *Oxyloma*. Vyskytovaly se zde i stínomilnější druhy *Discus ruderatus*, *D. rotundatus* či jedinci čeledi *Clausillidae* (Meyrick, 2003).

Mezi 9 700-7 500 kal. BP se v Direndallu rozvíjí zapojený les, který je pravděpodobně podmáčený. Zásadní se stala čeleď *Succineidae*. Dalšími jsou *P. elegans*, *A. pura*, *C. laminata*, *Helicodonta obvoluta*, *Azeca goodalii*, *Sphyradium doliolum* a *Monachoides incarnatus* (Granai *et al.*, 2020). Na Německé straně narůstá četnost *R. peregra*. Na podmáčené půdě vznikají bažinná společenstva, která přetrvávají až do 9 547-9 256 kal. BP. Následně se v krajině rozvíjí lesní vegetace a spolu s ní i stínomilné druhy. Nejpočetnější je *D. rotundatus* a *C. tridentatum*. Dále se objevují heliofobní druhy *Ena montana*, *C. laminata*, *O. cellarius*, *Macrogastra plicatula*, *A. pura*. Na světlejších stanovištích je četná *V. costata* (Meyrick, 2003).

V Diredallu došlo po 7 500 kal. BP k redukci bažin. V krajině se rozvíjel smíšený opadavý les. Objevuje se *Platyla polita*, která podle Meyricka, (2001) ve střední Evropě značí nástup klimatického optima. Rozvoj lesa probíhá až do 3 500 kal. BP. Od 3 500-2 400 kal. BP probíhala těžba lesa, která měla negativní dopad na lesní druhy. Na rozšiřujících se mýtinách rostl výskyt *V. costata* a *P. muscorum*. Následovala fáze regenerace. Došlo k obnově původního lesního ekosystému (Granai *et al.*, 2020).

Ve Welschbillingu se *P. polita* objevila po 8 417-8 027 kal. BP společně se stínomilným druhem *H. lapicida*. Později během klimatického optima (5 317-4 815 kal. BP), s narůstající vlhkostí se obnovují bažiny a mokřady. Současnou malakofaunu zastupují *Cepaea nemoralis*, *M. obscura*, *M. incarnatus*, *H. obvoluta* a *Helix pomatia*.

5.2.2 Polsko

Velká část Polska dlouho podléhala vlivu ledovce. Zlepšení klimatu s nástupem holocénu (10 250 kal. BP) podmínilo šíření vegetace v bezlesé tundrové krajině. Podmáčená údolí s bažinami a mělkými jezírky zarůstaly olše, vrby a křoviny. Na svazích zas převažovaly jehličnaté dřeviny. Začaly se objevovat první lesní druhy (př. *Perforatella bidentata*, *V. substriata*) (Alexandrowicz, 2009b). Ústupem ledovce vznikala na severovýchodě četná jezera. Příkladem je i jezero Kojle, v jehož dně byly uvězněny ledovcové bloky, které s rostoucí teplotou v holocénu tály (Apolinarska *et al.*, 2018).

Teplé klima s vysokou vlhkostí zvýhodnilo šíření smíšeného listnatého lesa, na úkor jehličnanů. Během klimatického optima se lesní patro uzavírá. Druhovú diverzita lesní fauny je velmi vysoká. Hlavními představiteli jsou *Discus perspectivus*, *Ruthenica filograna*, *Aegopinella minor*. V Krakowské oblasti se objevují *D. rotundatus*, *A. pura*, *Monachoides vicinus* a *V. crystallina*. Mělká jezírka obývá *G. truncatula* s *A. leucostoma*. Přítomné jsou i vlhkomilné druhy jako *P. bidentata* nebo *C. minimum* (Alexandrowicz, 2009, 2021).

Pozdní holocén charakterizuje narůstající vliv člověka na krajinu. Výsledkem intenzivního odlesňování, jsou rozlehlé travnaté plochy. Fauna takových habitatů je poměrně chudá. Převažují druhy otevřené bezlesé krajiny, především *V. costata* a *V. pulchella*. Povodí řeky Nidy v jižní Polsku obývají i hygrofilní druhy *V. antivertigo*, *Succinea putris*, *S. oblonga*, *Perforatella rubiginosa* a *Cochlicopa lubrica* (Alexandrowicz a Gołas-Siarzewska, 2013). V Podhálské pánvi se objevují ještě *N. hammonis* a *M. vicinus* (Alexandrowicz, 2013). Podobná situace probíhala v okolí Krakova od 4 158-3 894 kal. BP až 2 865-2 718 kal. BP (Alexandrowicz, 2021). Podle Alexandrowicze, (2009b) tento stav odpovídá stratigrafické fázi

V. pulchella 5100-1000 kal. Druhová skladba zmíněné fáze odráží již počínající odlesňování, s tím spojený pokles lesních druhů a nástupem druhů stepních jakým je *V. pulchella*.

Po 1 000 kal. BP intenzivní využití půdy a narůstající antropogenní tlak dalo vzniknout otevřené krajině s poli a hospodářskou půdou. To se negativně odrazilo na diverzitě malakofauny. Převládající chudá stepní společenstva s *V. costata* a *V. pulchella*, doplňují druhy *Caucasotachea vindobonensis*, *Oxychilus inopinatus* a *Ceciliodes acicula*. Poslední dva druhy jsou vázané na zemědělskou krajinu.

Jezero Kojle po úplném odtání ledovcových bloků a usazení sedimentů mohlo být kolonizováno (1 150-1 650 BP). Prvotními druhy byly *Gyarulus crista*, *B. tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *V. cristata*, *Planorbis carinatus*, *Viviparus contectus* a *Gyarulus laevis*. Později místní faunu obohatí *Hippeutis complanatus*, *Gyarulus albus*, *Acroloxus lacustris*, *Valvata macrostoma*. Druhové složení přetrvává až do současnosti (Apolinarska *et al.*, 2018). Jezero Jaczno kolonizovaly druhy *G. cristata*, *Bythinia tentaculata*, *Acrocoxus lacustris*, *Anisus vortex*, *Stagnicola palustris* (Gałka *et al.*, 2019). Jde o druhy žijící v litorální zóně se značnou vegetací.

Romnický les je oblastí, která byla lidskou činností zasažena minimálně. Současně jeden z druhově nejbohatších lesů severovýchodní Evropy. Představuje refugium pro typicky lesní druhy, tj. *M. obscura*, *V. alpestris*, *R. filograna*, *Clausilia cruciata*, *Macrogastra ventricosa*, *M. latestriata*, *M. tumida*, *Nesovitrea petronella*. Poslední čtyři uvedené druhy jsou na Červeném seznamu ohrožených druhů Polska (Marzec, 2010).

5.2.3 Česká republika

Česka republika ležela během poslední doby ledové v asi 400 km širokém koridoru, který umožňoval migraci živočichů mezi západní a východní Evropou. Krajinný reliéf je značně heterogenní, tvoří ho nížiny, pahorkatiny, vrchoviny i horská pásma. Rozmanitost geomorfologie podporuje rozmanitost habitatů.

Krajinu v časném holocénu tvořila bohatá mozaika mokřadních, stepních a lesních habitatů. Lesní vegetace byla již značně rozvinuta a vytvářela i plně zpojená lesní stanoviště. Prvotní lesy osídlily ekologicky náročnější druhy měkkýšů (Ložek, 1972). Mozaikovitě prostředí Českého Ráje (10 400 kal. BP) představují druhy *M. plicatula*, *S. doliolum*, *V. pusilla* spolu s *D. ruderatus*, *C. lubricella*, *V. alpestris*, *T. hispidus* (Juříčková *et al.*, 2020). Malakofauna Moravského Krasu po 12 127 kal. BP představovaly *N. petronella*, *C. tridens*, *V. contracta*, *C. orthostoma*, *M. plicatula*, *D. perspectivus*, *C. laminata*, *M. incarnatus*, *P. polita* a *A. biplicata* (Juříčková *et al.*, 2019). Majoritní skupinou jsou lesní druhy.

Po chladném výkyvu 8,2 kal. BP na většině území dochází k výraznému rozvoji lesní vegetace a lesní fauny. *M. latestriata*, *Faustina faustina* se objevují v Českém Ráji, společně s *Bulgarica cana*, *Cochlodina orthostoma*, *R. filograna*, *Clausilia pumila* a *M. ventricosa*. Výskyt posledního druhu naznačuje zvýšenou vlhkost okolí (Juříčková *et al.*, 2020). Malakoufauně v severních Čechách mezi 8 348-8 192 kal. BP dominují druhy otevřené krajiny (*C. tridens*, *Helicopsis striata*, *Fruticicola fruticum*, *V. costata*, *Euomphalia strigella*) (Pokorný *et al.*, 2015). Na Broumovsku (8 476-8 292 BC) v Západních Sudetách převažují druhy *S. oblonga*, *Nesovitrea perpolita*, *V. angustior*, *Eucobresia diaphana*, *V. substriata*, které ukazují na vyšší vlhkost na stanovišti (Juříčková *et al.*, 2014).

V Krkonoších dochází již od časného atlantiku 6 501-6 423 BC k oslabení lesní fauny. Stále jsou dva druhy *Oxychilus depressus* a *V. contracta* (Juříčková *et al.*, 2014). České středohoří mezi 6 461-6 372 BP drží bohatou faunu lesních druhů (*Isognomostoma isognomostomos*, *M. plicatula*, *P. polita*, *C. pusilla*, *P. bidentata*). Následkem zvýšené vlhkosti dochází k částečnému obnovení mokřadních stanovišť. Teplé stepní oblasti osidluje *Oxychilus inopinatus* (Juříčková *et al.*, 2013). Severní Čechy jsou během 6 176-5 917 kal. BP značně využívány člověkem. Nově vzniklé sekundární stepi obývají *P. muscorum*, *V. pygmaea*, *Ch. tridens*, *H. striata*, *V. costata* a *V. pulchella* (Pokorný *et al.*, 2015). Vliv člověka na krajinu se projevuje i na Broumovsku. Redukcí lesních porostů se krajina prosvětluje a otevírá (Juříčková *et al.*, 2014). Lesní vegetace v Českém středohoří se mezi 5 721-5 636 BP postupně prosvětluje. Výsledná otevřená krajina přetrvává do současnosti (Juříčková *et al.*, 2013).

K ochuzení lesního společenstva dochází v okolí dolního toku řeky Ohře během doby železné (2 723-2 368 kal. BP). S nástupem Středověku převažovaly v oblasti druhy otevřené krajiny *V. ostata* a *Truncatellina cylindrica*. Na odlesněných stepních svazích se po 1920 kal. BP objevila *Xerolenta obvia* (Juříčková *et al.*, 2013). Ke snížení počtu lesních druhů došlo i v Českém Ráji. V pozdním holocénu (po 4 000 kal. BP) zde vyhynul vzácný druh *Truncatellina claustralis*, jehož současný areál výskytu je Turecko, Španělsko či Ukrajina a po 2 200 kal. BP lesní druh *V. alpestris* (Juříčková *et al.*, 2020). Vlivem lidských zásahů v Krkonoších vyhynuly (1 350 AD) *M. ventricosa*, *C. orthostoma*, *P. polita*, ale nachází se zde endemický druh *Cochlodina dubiosa corcontica*, *T. cylindrica* a *V. costata* (Juříčková *et al.*, 2014). Výrazně negativní dopad na diverzitu fauny a flóry v České republice mají od 19. století smrkové plantáže.

5.2.4 Slovenská republika

Základní topografické rysy Slovenska jsou dány karpatským obloukem. Na hranicích s Českou republikou leží vnější Západní Karpaty, vnitřní Západní Karpaty tvoří vnitrozemí Slovenska. Hranice s Polskem a Ukrajinou tvoří analogicky vnitřní a vnější Východní Karpaty.

Postglaciální tvář krajiny představovala krajinná mozaika plně rozvinutých lesů, světlých lesů, mokřadů, mělkých jezírek a slatinišť. Během časného holocénu (9 370–8 740 BP) se v Bílých Karpatech vyskytují druhy otevřené krajiny *V. costata* a *V. pygmaea* (Hájek *et al.*, 2016). Na Malé Fatře je fauna bohatší o lesní druhy *D. ruderatus*, *P. polita*, *A. pura*, *C. pumila*, *C. tridentatum*, *V. crystalina* (Juříčková *et al.*, 2018). Ve stejném období (9 310–8 050 kal. BP) se bohaté lesní společenstvo nachází i ve Východních Karpatech – *C. columella*, *V. substriata*, *N. petronella*, *E. montana*, *I. isognomostomos*, *R. filograna*, *Vitrea subrimata*, *Oxychilus depressus*, *F. Faustina*, *C. orthostoma*, *C. laminata* a endemický druh *Carphatica calophana*. Většina zmíněných lesních druhů žije v listovém opadu. Jejich výskyt ukazuje na značný rozsah listnatých dřevin už v časném holocénu. Podle Dabkowskeho *et al.*, (2019) už mezi 11 300–11 000 kal. BP do převažujících borovico-smrkových lesů proniká lípa s jilmem. Lesní vegetace zatím stále zůstává dostatečně prosvětlená.

Změna nastává přibližně po 8 200 kal. BP, kdy dochází k expanzi listnatých lesů (jilm, jasan, lípa, javor, líska) a postupnému uzavírání stromového patra. Znovu stoupá teplota a vlhkost, což značí přechod do klimatického optima (Dabkowski *et al.*, 2019). Oblast Malé Fatry zaznamenává mezi 8 100–6 800 kal. BP nárůst diverzity. Objevují se nové lesní druhy *C. orthostoma*, *Petasina unidentata*, *D. perspectivus*, *Ch. tridens* a endemit *Argna bielzi* (Juříčková *et al.*, 2018). Faunu Bílých Karpat (8 740–6 570 BP) obohatili *B. tentaculata*, *C. minimum*, *V. substriata*, *V. angustior*, *V. costata*. Vlhkomilné druhy *P. personatum*, *Pisidium casertanum* a *Vestia turgida* naznačují přítomnost většího množství vody (průsaky v půdě, mělká jezírka) (Hájek *et al.*, 2016). Výrazně vlhčí podmínky nastaly na Hozeleckém slatiništi v Západních Karpatech, což zvýšilo počet vlhkomilnějších druhů *V. antivertigo*, *Gyarulus acronicus*, *A. leucostoma* či *N. hammonis* (Hájková *et al.*, 2012). Během klimatického optima (6 235 kal. BP) se ve Východních Karpatech vyskytovali *M. incarnatus*, *T. claustralis*, *B. cana* a *S. doliolum*.

Zhoršené klima během sub-boreálu ochudilo lesní ekosystémy. Některé lokality navíc zasáhlo odlesňování probíhající v různé míře od atlantiku. Ještě okolo 4 760 BP ve Východních Karpatech dosahovala diverzita lesního společenstva svého maxima. Vyskytovali se zde

E. diaphana, endemit *Acicula parcelineata*, *Pseudalinda stabilis*. Nastávající redukci lesní vegetace naznačovaly stepní druhy *Ch. tridens* a *Caucasotacha vindobonensis* (Juříčková *et al.*, 2019). Západní Karpaty (4 850 kal. BP) zaznamenaly pokles lesních i mokřadních druhů a nástup druhů preferující otevřená stanoviště (*Ch. tridens*, *C. vindobonensis*). Na ruderálních stanovištích se objevuje endemit *Plicuteria lubomirskii*. Na slatiništích po 3 500 BP zvýšená půdní vlhkost redukovala druhy otevřené krajiny (Hájková *et al.*, 2012). V Bílých Karpatech se také objevují vlhkomilnější druhy jako *Z. nitidus* a *C. minimum*. Později některé oblasti především Západních Karpat byly trvale přeměněny v bezlesou kulturní krajinu (Dabkowski *et al.*, 2019; Hájek *et al.*, 2016).

6 DISKUZE

Holocén přinesl příznivější klima, které v Evropě podnítilo plošný rozvoj lesní vegetace. Ta se v západní a střední Evropě šířila různou rychlostí. V hornaté Střední Evropě se již během časného holocénu vyskytovaly oblasti plně zapojených lesních biocenóz. Naopak rovinatému západu vládly především stepní a mokřadní ekosystémy, z kterých postupně vznikaly světlé háje. Obecně lze však tvrdit, že koncem boreálu evropská krajina i příroda byla bohatě diverzifikovaná. Nástupem atlantiku se zvýšila teplota i vlhkost. Při nastalých podmínkách „klimatického optima“ mohly expandovat náročné druhy dřevin (jilm, lípa, javor, dub, olše).

V tento moment přišli do Evropy první neolitičtí rolníci. Usadili se v teplých suchých lokalitách posledních stepních biocenóz. Odlesňováním, budováním polí a luk zvrátily přirozený proces zalesňování. Na místo zalesněného kontinentu, na konci atlantiku převažovaly otevřené člověkem vytvořené ekosystémy. Výhodná heterogenní topografie střední Evropy uchránila les alespoň v horských oblastech. Nerušený vývoj lesní vegetace zde vedl k vzniku bukojedlin. Západní Evropa vhodný azyl pro les poskytnout nemohla. Pomalejší šíření lesních druhů z glaciálních refugií během časného atlantiku a následné intenzivní odlesňování neumožnilo úplný vývoj lesního společenstva. K záchraně nepřispěl ani rychlejší proces acidifikace půd, podnícený zemědělskými aktivitami.

Střední Evropu zemědělství zasáhlo dříve. Na území České republiky přišli první skupinky zemědělců 7 500 kal. BP (Bobek *et al.*, 2018), zatím co na jih Británie až 6 100 kal. BP (Granai a Limondin-Lozouet, 2018). V té době původně přírodní step v severních Čechách byla přeměněna v kulturní krajinu se stepními teplomilnými druhy (*Ch. tridens*, *P. muscorum*, *V. pygmaea*, *H. striata* apod.) (Juříčková *et al.*, 2014). Jih Británie až do 4 500 BP pokrývala vlhká až podmáčená lesní vegetace (*C. tridentatum*, *O. alliarius*, *O. cellarius*, *L. anglica*, *P. personatum*) (Kerney *et al.*, 1980; Kerney *et al.*, 1964; Meyrick a Preece, 2001). Na území severní Francie ještě na počátku atlantiku převažovaly otevřené mokřadní ekosystémy (*V. antivertigo*, *C. endentula*) s ostrůvky stinných stanovišť lesní vegetace (*L. anglica*, *H. lopicida*, *H. limbata*). V Krakowské oblasti vytrvala bohatá lesní fauna (*D. perspectivus*, *R. filograna*, *D. rotundatus*, *A. pura*, *M. vicinus*) až do počátku čtvrtého tisíciletí (Alexandrowicz, 2009, 2021). Lesy na jihu Lucemburska výrazněji narušila těžba dřeva 3 500 kal. BP. Zdejší vegetace se zregenerovala do původního stavu (Granai *et al.*, 2020).

Příchodem neolitických rolníků začíná proces transformace, která v celé Evropě vrcholí v době bronzové okolo 3. tisíciletí před Kristem. Přestože do západní Evropy přišla zemědělská praxe

a s ní spojené odlesňování později, lesní vegetace tu byla velmi rychle redukována na minimum. Od doby bronzové zcela převládají druhy bezlesé krajiny (*V. costata*, *P. muscorum*, *H. itala*, *V. pulchella*; (Kerney *et al.*, 1980; Kerney *et al.*, 1964; Limondin-Lozouet a Preece, 2004) Přístupná rovinatá krajina byla pro zemědělství příhodnější. Možná k tomu přispěl i fakt, že v severozápadní Evropě byly rozsáhlé oblasti úrodné černozemě.

Hornatý terén střední Evropy udržoval zemědělce po mnoho tisíciletí v nížinách. Až s vynálezem železa, mohli lidé začít odlesňovat a obdělávat těžké půdy ve vyšších polohách. Rozsah škod už nebyl takový, jako v nížinách a starosídelních oblastech. Přirozená nebo velmi málo ovlivněná lesní společenstva můžeme nalézt v severočeských Sudetách a především v pohoří Karpat (Juříčková *et al.*, a, b). Pohoří Karpat se často označují jako hotspot biodiverzity (Horsák *et al.*, 2019; Juříčková *et al.*, 2018). Jsou významným glaciálním refugiem pro lesní druhy (Horsák *et al.*, 2019). Migrace lesních druhů z Karpat do západní Evropy, nebyla dostatečně rychlá. Ne tak jako rychlost, s kterou člověk zvládl přeměnit krajinu celého kontinentu. Velkým evropskými refugii jsou i Apeninský poloostrov a Alpské pohoří (Pinceel *et al.*, 2005), kromě velkých refugii je Evropa posetá větším množstvím menších refugii (Stewart *et al.*, 2010; Tzedakis *et al.*, 2013).

7 ZÁVĚR

V historii vývoje Země, představuje neolitická kolonizace významný milník. Od neolitu lidé drží v ruce nástroje, kterými mění chod přírodních i geologických procesů. Podílí se na změně složení fauny i flóry, na erozi, hydrologickém systému, krajinném reliéfu i albeda.

Dramatické změny s nástupem neolitu, vytvořily dvojí typ prostředí, kterým se vývoj malakofauny ubíral. Prvním je uměle vytvořená bezlesá krajina s ochuzenou malakofaunou, která je dílem lidské činnosti. Druhý typ prostředí, představují pozůstatky nenarušených lesních biocenóz, které uchovávají bohaté lesní společenstvo.

8 SEZNAM ZKRATEK

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.)

9 SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY

Alexandrowicz, W. P. (2009). Malacostratigraphy of Vistulian and Holocene in Poland. *Studia Quaternaria*, 26, 55–63.

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>

Alexandrowicz, W. P. (2021). Natural and anthropogenic changes in the environment during the Holocene at the Kraków region (Southern Poland) from study of mollusc assemblages. *Geological Quarterly*, 65(1). <https://doi.org/10.7306/gq.1577>

Alexandrowicz, W. P., a Gołas-Siarzewska, M. (2013). Molluscan assemblages in Late Holocene deposits in Busko-Zdrój (Nida Basin, Southern Poland). *Geology, Geophysics a Environment*, 39(1), 5. <https://doi.org/10.7494/geol.2013.39.1.5>

Alley, R., a Agustsdottir, A. (2005). The 8k event: Cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews*, 24(10–11), 1123–1149. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2004.12.004>

Ansart, A., a Vernon, P. (2003). Cold hardiness in molluscs. *Acta Oecologica*, 24(2), 95–102. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(03\)00045-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(03)00045-6)

Apolinarska, K., Obremska, M., Aunina, L., a Gałka, M. (2018). Response of the aquatic plants and mollusc communities in Lake Kojle (central Europe) to climatic changes between 250 BCE and 1550 CE. *Aquatic Botany*, 148, 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.04.004>

Bentley, R. A., Price, T. D., Lüning, J., Gronenborn, D., Wahl, J., a Fullagar, P. D. (2002). Prehistoric Migration in Europe: Strontium Isotope Analysis of Early Neolithic Skeletons. *Current Anthropology*, 43(5), 799–804. <https://doi.org/10.1086/344373>

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>

Bogucki, P. (1996). The Spread of Early Farming in Europe. *American Scientist*, 84(3), 242–253.

- Bouby, L., Philippe, M., a Núria, R. (2020). Late Neolithic plant subsistence and farming activities on the southern margins of the Massif Central (France). *The Holocene*, 30(5), 599–617. <https://doi.org/10.1177/0959683619895576>
- Budja, M. (2002). Neolithisation Processes in Southeast Europe. *Godišnjak Centra Za Balkanološka Ispitivanja*, 32, 23–59.
- Budja, M. (2014). The Neolithisation of Euroasia: Archaeological, archaeogenetic and biomolecular perspectives. *Samara Journal of Science*, 3(3), 23–34. <https://doi.org/10.17816/snv20143204>
- Colombaroli, D., Beckmann, M., van der Knaap, W. O., Curdy, P., a Tinner, W. (2013). Changes in biodiversity and vegetation composition in the central Swiss Alps during the transition from pristine forest to first farming. *Diversity and Distributions*, 19(2), 157–170. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00930.x>
- Dabkowski, J., Frodlová, J., Hájek, M., Hájková, P., Petr, L., Fiorillo, D., Dudová, L., a Horsák, 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>
- Davies, P., a Griffiths, H. I. (2005). Molluscan and ostracod biostratigraphy of Holocene tufa in the Test valley at Bossington, Hampshire, UK. *Holocene*, 15(1), 97–110. <https://doi.org/10.1191/0959683605hl770rp>
- Delhon, C., Martin, L., Argant, J., a Thiébaud, S. (2008). Shepherds and plants in the Alps: Multi-proxy archaeobotanical analysis of neolithic dung from “La Grande Rivoire” (Isère, France). *Journal of Archaeological Science*, 35(11), 2937–2952. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.06.007>
- Favre, P., a Jacomet, S. (1998). Branch wood from the lake shore settlements of Horgen Scheller, Switzerland: Evidence for economic specialization in the late Neolithic period. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7(3), 167–178. <https://doi.org/10.1007/BF01374005>
- Ford, M. S. (Jesse). (1990). A 10 000 – Yr History of Natural Ecosystem Acidification. *Ecological Monographs*, 60(1), 57–89. <https://doi.org/10.2307/1943026>
- Fröhlich, J., a Vencl, S. (2006). *Nejstarší osídlení jižních Čech—Paleolit a mesolit*. Archeologický ústav AV ČR, Praha, v. v. i.

- Gałka, M., Sypniewski, J., a Apolinarska, K. (2019). Early Holocene succession of vegetation and molluscs in Lake Jaczno, East-Central Europe. *Quaternary International*, 524, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.07.010>
- García-Escárzaga, A., Gutiérrez-Zugasti, I., Cobo, A., Cuenca-Solana, D., Martín-Chivelet, J., Roberts, P., a González-Morales, M. R. (2019). Stable oxygen isotope analysis of *Phorcus lineatus* (da Costa, 1778) as a proxy for foraging seasonality during the Mesolithic in northern Iberia. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11(10), 5631–5644. <https://doi.org/10.1007/s12520-019-00880-x>
- 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>
- Granai, S., a Limondin-Lozouet, N. (2014). Contribution of two malacological successions from the Seine floodplain (France) in the reconstruction of the Holocene palaeoenvironmental history of northwest and central Europe: Vegetation cover and human impact. *Journal of Archaeological Science*, 52, 468–482. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.09.011>
- Granai, S., a Limondin-Lozouet, N. (2018). The Holocene expansion of grassland in northern Europe reconstructed from molluscan assemblages. *Boreas*, 47(3), 768–779. <https://doi.org/10.1111/bor.12304>
- Hájek, M., Dudová, L., Hájková, P., Roleček, J., Moutelíková, J., Jamrichová, E., a Horsák, 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>
- Hájková, P., Horsák, M., Hájek, M., Lacina, A., Buchtová, H., a Pelánková, B. (2012). Origin and contrasting succession pathways of the Western Carpathian calcareous fens revealed by plant and mollusc macrofossils. *Boreas*, 41(4), 690–706. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2012.00263.x>
- Horsák, M., Juříčková, L., a Picka, J. (2013). *Měkkýši České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek.

- Horsák, M., Limondin-Lozouet, N., Juříčková, L., Granai, S., Horáčková, J., Legentil, C., a Ložek, V. (2019). Holocene succession patterns of land snails across temperate Europe: East to west variation related to glacial refugia, climate and human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 524, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.03.028>
- Isern, N., Fort, J., a Linden, M. V. (2012). Space Competition and Time Delays in Human Range Expansions. Application to the Neolithic Transition. *PLOS ONE*, 7(12), e51106. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051106>
- Iversen, Johs. (1964). Retrogressive Vegetational Succession in the Post-Glacial. *Journal of Animal Ecology*, 33, 59–70. <https://doi.org/10.2307/2430>
- Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., Kovanda, J., Harčár, J., a Ložek, V. (2019). A glacial refugium and zoogeographic boundary in the Slovak eastern Carpathians. *Quaternary Research*, 91(1), 383–398. <https://doi.org/10.1017/qua.2018.68>
- Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., a Ložek, V. (2013). Mollusc succession of a prehistoric settlement area during the Holocene: A case study of the České středohoří Mountains (Czech Republic). *The Holocene*, 23(12), 1811–1823. <https://doi.org/10.1177/0959683613505347>
- Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., Škodová, J., Kosová, T., a Ložek, V. (2019). Did humans and natural forests coexist in close proximity? A case study of the Lateglacial and Holocene Mollusca in the Moravian Karst, Czech Republic. *Boreas*, 48(4), 929–939. <https://doi.org/10.1111/bor.12390>
- Juříčková, L., Horáčková, J., Ložek, V., a Horsák, M. (2013). Impoverishment of recent floodplain forest mollusc fauna in the lower Ohře River (Czech Republic) as a result of prehistoric human impact: Prehistoric human impact on floodplain forest mollusc fauna, Ohře River, Czech Republic. *Boreas*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/bor.12006>
- Juříčková, L., Ložek, V., Horáčková, J., Tlachač, P., a Horáček, I. (2014). Holocene succession and biogeographical importance of mollusc fauna in the Western Sudetes (Czech Republic). *Quaternary International*, 353, 210–224. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.02.029>
- Juříčková, L., Pokorný, P., Hošek, J., Horáčková, J., Květoň, J., Zahajská, P., Jansová, A., a Ložek, V. (2018). Early postglacial recolonisation, 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. <https://doi.org/10.1177/0959683617735592>

- Juříčková, L., Šída, P., Horáčková, J., Ložek, V., a 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. <https://doi.org/10.1177/0959683620919985>
- Kadereit, A., a Wagner, G. (2014). Geochronological reconsideration of the eastern European key loess section at Stayky in Ukraine. *Climate of the Past*, 10. <https://doi.org/10.5194/cp-10-783-2014>
- Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., a Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 28(27–28), 3016–3034. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028>
- Kerney, M. P., Brown, E. H., Chandler, T. J., Carreck, J. N., Lambert, C. A., Levy, J. F., Millman, A. P., a Godwin, H. (1964). Late-glacial and Post-glacial history of the Chalk escarpment near Brook, Kent. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 248(745), 135–204. <https://doi.org/10.1098/rstb.1964.0010>
- Kerney, M., Preece, R., a Turner, C. (1980). Molluscan and Plant Biostratigraphy of Some Late Devensian and Flandrian Deposits in Kent. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 291(1044), 1–43. <https://doi.org/10.1098/rstb.1980.0126>
- Kuneš, P., Pokorný, P., a Šída, P. (2008). Detection of the impact of early Holocene hunter-gatherers on vegetation in the Czech Republic, using multivariate analysis of pollen data. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(3), 269–287. <https://doi.org/10.1007/s00334-007-0119-5>
- Kuneš, P., Svobodová-Svitavská, H., Kolář, J., Hajnalová, M., Abraham, V., Macek, M., Tkáč, P., a 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. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.014>
- Limondin-Lozouet, N. (1995). Late-Glacial and Holocene Malacofaunas from Archaeological Sites in the Somme-Valley (north France). *Journal of Archaeological Science*, 22(5), 683–698.
- Limondin-Lozouet, N., a Antoine, P. (2001). Palaeoenvironmental changes inferred from malacofaunas in the Lateglacial and early Holocene fluvial sequence at Conty, northern France. *Boreas*, 30(2), 148–164. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2001.tb01219.x>

- Limondin-Lozouet, N., a Preece, R. C. (2004). Molluscan successions from the Holocene tufa of St. Germain le Vasson, Normandy (France) and their biogeographical significance. *Journal of Quaternary Science*, 19(1), 55–71. <https://doi.org/10.1002/jqs.812>
- Ložek, V. (1972). Holocene Interglacial in Central Europe and its Land Snails. *Quaternary Research*, 2(3), 327–334. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(72\)90053-1](https://doi.org/10.1016/0033-5894(72)90053-1)
- Ložek, V. (1973). *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia.
- Ložek, V. (2007). *Zrcadlo minulosti: Česká a slovenská krajina v kvartéru*. Dokořán.
- Ložek, V. (2011). *Po stopách pravěkých dějů: O silách, které vytvářeli naši krajinu*. Dokořán.
- Ložek, V., Cílek, V., Lisá, L., a Bajer, A. (2020). *Geodiverzita a hydrodiverzita*. Dokořán.
- Lubell, D. (2004). Are land snail a signature for the Mesolithic-Neolithic transition. *Documenta Praehistorica*, 31, 1–24. <https://doi.org/10.4312/dp.31.1>
- Macklin, M. G., Bonsall, C., Davies, F. M., a Robinson, M. R. (2000). Human-environment interactions during the Holocene: New data and interpretations from the Oban area, Argyll, Scotland. *The Holocene*, 10(1), 109–121. <https://doi.org/10.1191/095968300671508292>
- Marzec, M. (2010). Romincka forest—A malacofauna refuge of European significance. *Folia Malacologica*, 18(2), 71–82. <https://doi.org/10.2478/v10125-010-0006-z>
- Meyrick, R. A. (2001). The development of terrestrial mollusc faunas in the ‘Rheinland region’ (western Germany and Luxembourg) during the Lateglacial and Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 20(16–17), 1667–1675. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00031-2](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00031-2)
- Meyrick, R. A. (2003). Holocene molluscan faunal history and environmental change at Kloster Muhle, Rheinland-Pfalz, western Germany. *Journal of Quaternary Science*, 18(2), 121–132. <https://doi.org/10.1002/jqs.728>
- Meyrick, R. A., a Preece, R. C. (2001). Molluscan successions from two Holocene tufas near Northampton, English Midlands. *Journal of Biogeography*, 28(1), 77–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00516.x>
- 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>

Nikitin, A. G., Stadler, P., Kotova, N., Teschler-Nicola, M., Price, T. D., Hoover, J., Kennett, D. J., Lazaridis, I., Rohland, N., Lipson, M., a Reich, D. (2019). Interactions between earliest Linearbandkeramik farmers and central European hunter gatherers at the dawn of European Neolithization. *Scientific Reports*, 9(1), 19544. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56029-2>

Pavlů, I., a Zápotočká, M. (2007). *Archeologie pravěkých Čech 3—Neolit*. Archeologický ústav AV ČR, Praha, v. v. i.

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.

Pinceel, J., Jordaens, K., Pfenninger, M., a 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02479.x>

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

Pokorný, P., Chytrý, M., Juříčková, L., Sádlo, J., Novák, J., a Ložek, V. (2015). Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? *The Holocene*, 25(4), 716–726. <https://doi.org/10.1177/0959683614566218>

Preece, R., Coxon, P., a Robinson, J. (1986). New Biostratigraphic Evidence of the Postglacial Colonization of Ireland and for Mesolithic Forest Disturbance. *Journal of Biogeography*, 13(6), 487-. <https://doi.org/10.2307/2844814>

Rozsah kontinentálního ledovce v Evropě v období před 20 tisíci lety. Kvartérní vývoj na území České republiky. (2014). In Regionální geologie ČR. Technická univerzita Ostrava. Retrieved 14. 4. 2021 from the World Wide Web: http://geologie.vsb.cz/reg_geol_cr/11_obr/11_2_europeiceage_20000.gif

Sevink, J., van Geel, B., Jansen, B., a Wallinga, J. (2018). Early Holocene forest fires, drift sands, and Usselo-type paleosols in the Laarder Wasmeren area near Hilversum, the Netherlands: Implications for the history of sand landscapes and the potential role of Mesolithic land use. *CATENA*, 165, 286–298. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.02.016>

Stančikaitė, M., Simniškytė, A., Skuratovič, Ž., Gedminienė, L., Kazakauskas, V., a Uogintas, D. (2019). Reconstruction of the mid-to Late- Holocene history of vegetation and land-use in

- Petrešiūnai, north-east Lithuania: Implications from palaeobotanical and archaeological data. *Quaternary International*, 516, 5–20. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.09.029>
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., a Dalen, L. (2010). Refugia revisited: Individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 277(1682), 661–671. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272>
- Svoboda, A. J. (2003). *Mezolit severních Čech I*. Archeologický ústav AV ČR, Brno, v. v. i.
- Svoboda, A. J. (2017). *Mezolit severních Čech II*. Archeologický ústav AV ČR, Brno, v. v. i.
- Svoboda, J., Pokorný, P., Horáček, I., Sázelová, S., Abraham, V., Divišová, M., Ivanov, M., Kozáková, R., Novák, J., Novák, M., Šída, P., a Perri, A. (2018). Late Glacial and Holocene sequences in rockshelters and adjacent wetlands of Northern Bohemia, Czech Republic: Correlation of environmental and archaeological records. *Quaternary International*, 465, 234–250. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.05.009>
- Šizling, A. L., Pokorný, P., Juříčková, L., Horáčková, J., Abraham, V., Šizlingová, E., Ložek, V., Tjørve, E., Tjørve, K. M. C., a Kunin, W. (2016). Can people change the ecological rules that appear general across space?: Can people change ecological rules? *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1072–1084. <https://doi.org/10.1111/geb.12467>
- Tinner, W., Hubschmid, P., Wehrli, M., Ammann, B., a Conedera, M. (1999). Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology*, 87(2), 273–289. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00346.x>
- Tzedakis, P. C., Emerson, B. C., a Hewitt, G. M. (2013). Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology a Evolution*, 28(12), 696–704. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.001>
- Vanhanen, S., Gustafsson, S., Ranheden, H., Björck, N., Kemell, M., a Heyd, V. (2019). Maritime Hunter-Gatherers Adopt Cultivation at the Farming Extreme of Northern Europe 5000 Years Ago. *Scientific Reports*, 9(1), 4756. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41293-z>
- Vencl, S., a Fridrich, J. (2007). *Archeologie pravěkých Čech 2—Paleolit a mezolit (1.)*. Archeologický ústav AV ČR, Praha, v. v. i.
- Vierra, B. J., a Carvalho, A. F. (2019). The Mesolithic–Neolithic transition: The view from Southwest Europe and the American Southwest. *Quaternary International*, 515, 208–224. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.09.018>

Walker, M. J. C., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L. C., Fisher, D. A., Long, A. J., Lowe, J. J., Newnham, R. M., Rasmussen, S. O., and Weiss, H. (2012). Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: A Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science*, 27(7), 649–659. <https://doi.org/10.1002/jqs.2565>