

ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA

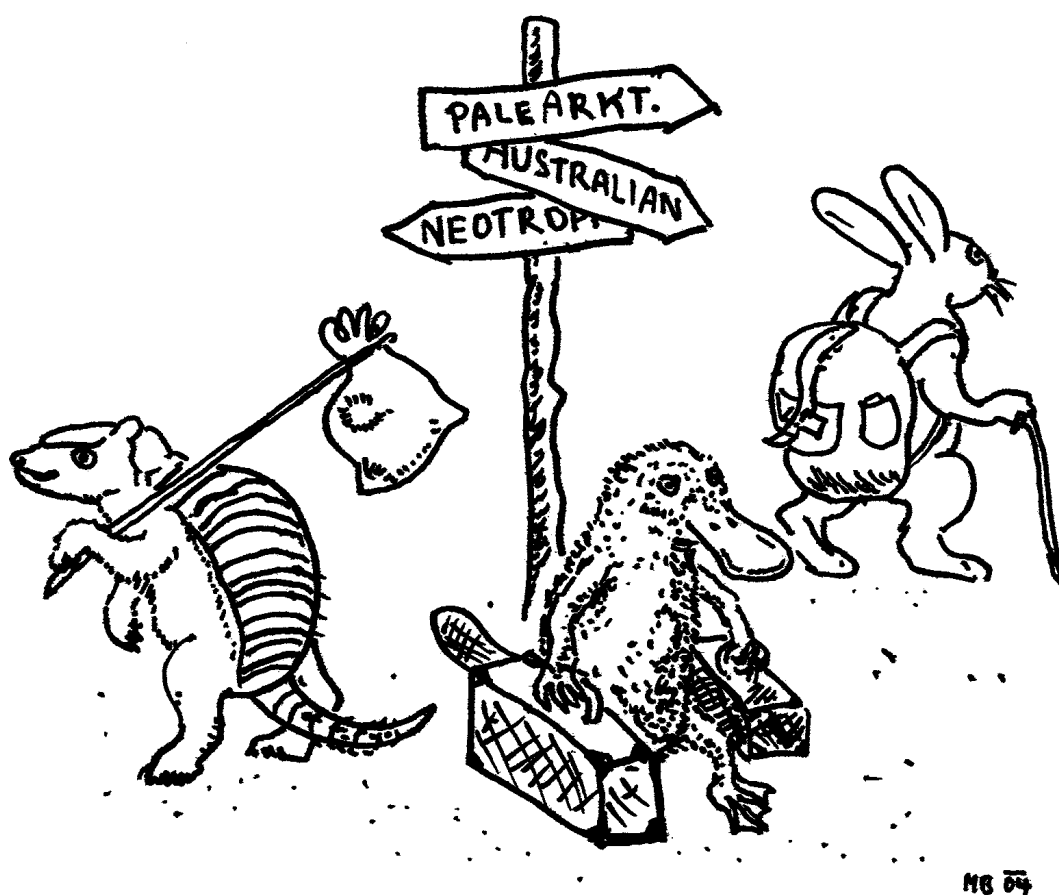
2004/2005

39. ROČNÍK

ÚVOD DO BIOGEOGRAFIE

přípravný text kategorie A, B

Jiří HÁJEK
Josef HOTOVÝ
Petr KOUTECKÝ
Jan MATĚJŮ



INSTITUT DĚTÍ A MLÁDEŽE
Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy



věnováno památce našeho učitele, kolegy a přítele

RNDr. Jana STOKLASY
(*1938 - †2004)

zakladatele české a mezinárodní biologické olympiády

OBSAH

ÚVOD	3
1. BIOSFÉRA A BIOCYKLY	4
1.1. Pevninský biocyklus	4
1.1.1. Biomy	5
1.2. Mořský biocyklus	6
1.3. Limnický biocyklus	7
2. AREÁL	9
2.1. Původ areálu	10
2.2. Struktura areálu	11
2.2.1. Velikost areálu	12
2.2.2. Tvar areálu	14
2.2.2.1. Zobrazení areálu	16
2.2.3. Poloha areálu	17
2.3. Vývoj (dynamika) areálu	19
2.4. Speciace	19
2.4.1. Mikroevoluční mechanismy	20
2.4.2. Typy speciace	24
2.4.2.1. Polyploidizace	27
3. OSTROVNÍ BIOGEOGRAFIE	30
3.1. Vliv plochy a diverzity stanovišť	30
3.2. McArthurova a Wilsonova teorie rovnovážného stavu	32
3.3. Evoluce na ostrovech	34
3.4. Ostrovní biogeografie a ochrana přírody	35
4. HISTORIE ZEMĚ	37
4.1. Teorie deskové tektoniky	37
4.2. Změny zemského podnebí	38
4.3. Oceánská cirkulace – globální změny počasí	39
4.4. Vývoj Země	41
4.4.1. Kambrium	42
4.4.2. Ordovik	44
4.4.3. Silur	44
4.4.4. Devon	44
4.4.5. Karbon	46
4.4.6. Perm	46
4.4.7. Trias	47
4.4.8. Jura	48
4.4.9. Křída	49

4.4.10.	Paleogén	51
4.4.10.1.	Paleocén	51
4.4.10.2	Eocén	51
4.4.10.3.	Oligocén	52
4.4.11.	Neogén	53
4.4.11.1.	Miocén	53
4.4.11.2.	Pliocén	53
4.4.12.	Pleistocén	54
4.4.13.	Holocén	55
4.5.	Vývoj přírody střední Evropy ve čtvrtohorách	56
5.	REGIONÁLNÍ BIOGEOGRAFIE	63
5.1.	Regionální fyto geografie	64
5.1.1.	Květenné říše světa	64
5.1.1.1.	Holoarktická říše	65
5.1.1.2.	Paleotropická říše	65
5.1.1.3.	Neotropická říše	65
5.1.1.4.	Kapská říše	66
5.1.1.5.	Australská říše	66
5.1.1.6.	Antarktická říše	66
5.1.2.	Fyto geografie Evropy	66
5.1.3.	Fyto geografie České republiky	72
5.2.	Regionální zoogeografie	74
5.2.1.	Zoogeografické členění mořského biocyklu	74
5.2.2.	Zoogeografické členění pevninského a limnického biocyklu	77
5.2.2.1.	Australská zoogeografická oblast	78
5.2.2.2.	Jihoamerická zoogeografická oblast	79
5.2.2.3.	Afrotropická zoogeografická oblast	80
5.2.2.4.	Indomalajská zoogeografická oblast	81
5.2.2.5	Nearktická zoogeografická oblast	82
5.2.2.6	Palearktická zoogeografická oblast	83
5.2.2.6.1.	Eurosibiřská podoblast	84
Apendix: NĚKTERÁ FAKTA O OCHRANĚ PŘÍRODY V ČR		85
LITERATURA		89
JMENNÝ REJSTŘÍK		91
VĚCNÝ REJSTŘÍK		96

ÚVOD

Biogeografie, letošní téma Biologické olympiády, je nauka o rozmístění organismů na Zemi. Sleduje jak areály současného rozšíření organismů, tak zákonitosti, které vedly k jejich vzniku. Biogeografie je vědou skutečně mezioborovou – jak sami uvidíte, dotkneme se vedle biologie také geografie nebo geologie. Zmíníme rovněž různá biologická témata včetně „laboratorní“ genetiky, ačkoliv biogeografie je v podstatě oborem „terénním“.

V první části popíšeme základní členění biosféry, především však na pevnině. Následovat bude podrobný popis areálu – nejdůležitějšího objektu, s nímž biogeografie pracuje. Dále se dotkneme velmi specifického problému biogeografie ostrovů, který má kupodivu blízko třeba i k ochraně přírody v našich „neostrovních“ podmínkách. Velmi důležitou částí je pohled do historie (historická biogeografie), který je naprosto nezbytný pro porozumění dnešnímu rozšíření organismů a vzniku současných společenstev. Zvláštní pozornost budeme věnovat vývoji střední Evropy ve čtvrtohorách, jehož výsledkem je naše současná krajina a příroda. V dalších částech se zaměříme na podrobnější popis současného rozšíření rostlin (regionální fyto geografie) a živočichů (regionální zoogeografie). Jistě vám zde chybí další skupiny (houby, bakterie a také řasy apod.) – to je dáno tím, že o nich víme výrazně méně než o rostlinách a „velkých“ živočiších a tak jsou jakékoli obecné úvahy o jejich rozšíření v podstatě nemožné. Ochrana přírody bude věnován přídavek (appendix) na konci textu. Považujeme toto praktické téma za velmi důležité a rádi bychom vás s ním seznámili, protože se s ním každý biolog dříve nebo později setká. Navíc má k biogeografii některými svými přístupy a „regionální“ povahou z témat plánovaných pro příští roky Biologické olympiády rozhodně nejbližší a je logické zařadit jej právě teď.

Jako u všech mezioborových témat narazíme na značné terminologické problémy. Jednotlivé disciplíny (zejména zoologie a botanika) prodělaly víceméně samostatný a nezávislý vývoj, což vedlo k tomu, že jeden a tentýž jev je v každém oboru nazýván jinak a naopak jeden pojem může znamenat v jednom oboru něco úplně jiného než v jiném. V některých případech narazíme na tyto zmatky i „uvnitř“ oborů, kdy se mezi sebou liší jednotlivé publikace různých autorů. Není v našich silách najít jednotné názvosloví. Pokusíme se různé systémy postavit vedle sebe, abyste se v nich mohli alespoň trochu vyznat.

Názvosloví našťastí není ve vědě, a doufáme, že ani v Biologické olympiádě, to hlavní. Mnohem důležitější je podstata jednotlivých procesů a jevů a jméno zůstává v pozadí (tím ovšem nechceme říct, že na správné a přesné terminologii nezáleží vůbec, nějak se domluvit musíme...). Proto i tento text a následně úlohy soutěže budou klást důraz hlavně na tuto „podstatu“. A jako každý rok připomínáme: brožurku berte jako stručného průvodce tématem, nikoliv jako učebnici, jejíž perfektní znalost je pro úspěch v soutěži nezbytná. Otázky vztahující se k brožuře se v soutěžních úlohách jistě objeví, ale mnohem důležitější pro vás bude obecný přehled, logické a „biologické“ myšlení. Neboť jednotlivé pojmy je možné nalézt v knihách, pokud svému problému rozumíte.

Autoři děkují zejména Janě LIŠKOVÉ a Petru ŠÍPKOVI za obětavé vychytávání nesmyslů, doplňování nedodělků a vůbec za všelikou pomoc při zvelebování předloženého textu.

1. BIOSFÉRA A BIOCYKLY

Část naší planety, která je obývána organizmy, se nazývá **biosféra**. Definice praví, že je tvořena nejenom vlastními živými organizmy (**biota**), ale také nejrůznějšími anorganickými i organickými látkami, které prostor mezi nimi vyplňují. Biosféra je neoddělitelně propojena s dalšími „sférami“: litosférou, hydrosférou a atmosférou. Řečeno jednoduše to znamená, že živé organizmy obývají vrchní vrstvu litosféry (především půdu – pedosféru, ačkoliv se udává, že bakterie se vyskytují v litosféře až do hloubky 1 km), prakticky veškeré zemské vodstvo a nejspodnější vrstvu atmosféry.

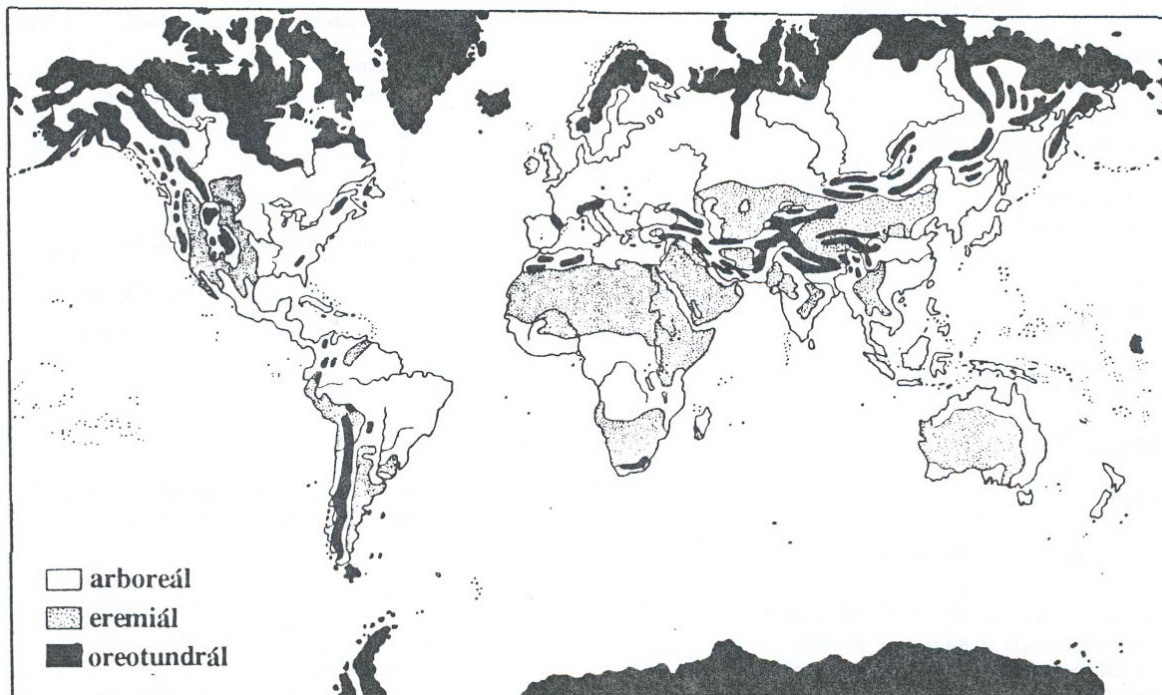
Biosféra se, dnes již spíše tradičně (a především v zoogeografii, botanika toto dělení nepoužívá), dělí na tři základní celky neboli **biocykly**, které jsou charakterizovány především odlišnými fyzikálními a chemickými podmínkami. Jedná se o biocyklus **pevninský** (suchozemský), **limnický** (pevninské vodstvo) a **mořský**. V některých publikacích se můžeme setkat ještě se čtvrtým celkem – tzv. „parazitoférou“, neboť životní děje parazitů žijících v těle jiných organismů mohou probíhat nezávisle na bezprostředních vlivech prostředí ostatních biocyklů.

1.1. Pevninský biocyklus

Pevninský biocyklus zahrnuje, jak sám název napovídá, veškerou souš – tedy přibližně 147 milionů km². K základním charakteristikám tohoto biocyklu patří velká různorodost a nesouvislost, neboť i hlavní kontinenty tvoří více či méně izolované ostrovy. Různorodost je dána především podnebím (klimatem), které se mění v závislosti na zeměpisné šířce, nadmořské výšce a poloze sledovaného území na kontinentu (oceanické versus kontinentální podnebí). Kolísání ekologických podmínek se opakuje také během dne a noci i v průběhu celého roku. O pevninském biocyklu se, na rozdíl od obou zbývajících, mluví jako o biocyklu atmosférickém. Jde o to, že naprostá většina organismů zde žijících je přizpůsobena k životu „na vzduchu“, což není zase až taková samozřejmost, jak by se mohlo zdát. Konečně, k souši patří ještě dvě další charakteristiky: nachází se zde drtivá většina všech známých druhů organismů (to je dáno především vysokým počtem nik) a naprostá většina biogeografických prací pojednává právě o pevninském biocyklu (oba tyto fakty jsou částečně zkráceny tím, že člověku se ve vodě zkrátka hůř bádá).

Někteří zoogeografové dělí pevninský biocyklus ještě dále na tři ekologicky vymezené jednotky (obr. 1), neboli **biochory** (fytogeografové toto členění nepoužívají a pracují až s jemnějším dělením na biomy). Lesní biochor – **arboreál** – je biotopově i druhově nejbohatší; tři základní lesní biomy jsou deštný rovníkový les (hylea), opadavý listnatý les (sylvea) a tajga. Biochor nelesního charakteru, s nedostatkem srážek, ale poměrně vysokou průměrnou teplotou se nazývá **eremiál**. Mezi základní biomy eremiálních oblastí patří pouště, polopouště, savany a stepi. Na biomy i počty druhů organismů je nejchudší třetí biochor – **oreotundrál**. Je vymezen průměrnou teplotou v nejteplejším měsíci v roce nepřesahující 10 °C. Tvoří jej dva biomy: oreální,

vyskytující se ostrůvkovitě na horách nad hranicí lesa, a tundra, zahrnující polární a subpolární oblasti.



Obr. 1. Biochory Země. Upraveno podle Lattin (1967).

1.1.1. Biomy

Biomy rozumíme velkoplošné ekosystémy, vymezené obdobnou fyziognomií vegetace, především její dominantní složky, nikoliv však shodným druhovým složením v nich žijících organismů. Například, trávy stepního biomu v Severní Americe a v Eurasii vypadají podobně, mají stejný životní cyklus, z větší části se však nejedná o totožné druhy. Rozlišujeme tzv. zonální biomy, které vymezují klimatické podmínky (především roční průběh teplot a srážek) příslušné zeměpisné šířky (zóny) a azonální biomy, které formují lokální zvláštnosti přírodních podmínek (např. nadmořská výška, přemokření půdy apod.) a proto nikdy netvoří souvislou zónu, ale vyskytují se roztroušeně „uvnitř“ zonálních biomů.

Hlavní zonální biomy jsou:

Tropické deštné lesy – biom oblastí kolem rovníku, vlhkých a teplých s velmi vyrovnaným podnebím (jen slabé rozdíly v průběhu roku). Dominují zde neopadavé listnaté dřeviny uspořádané do několika různě vysokých pater.

Savany – biom z jihu a ze severu navazující na tropické deštné lesy s dominancí travin a rozvolněných porostů nízkých dřevin (záleží na vlhkosti – v suchých oblastech dominují hlavně traviny, ve vlhčích hlavně dřeviny), typické je střídání období dešťů a období sucha. Mezi biomem tropických deštných lesů a savan nicméně ve skutečnosti existuje plynulý přechod.

Pouště a polopouště – biomy aridních (extrémně suchých) oblastí, zahrnující několik typů: aridní oblasti podmíněné globální atmosférickou cirkulací mezi 20. a 30. rovnoběžkou na obou polokoulích, aridní oblasti uvnitř kontinentů (sucho je zde způsobeno velkou vzdáleností od moří a izolací pohořím) a některé speciální typy (např. chladné přímořské pouště aj.).

Tvrdolesy (tzv. aetéziová vegetace) – biot na rozhraní subtropického a mírného pásu na okrajích kontinentů s přímořským klimatem (hlavně Středomoří, Kalifornie, Austrálie, Kapsko, Chile), charakteristický je vždyzelenými tvrdolistými dřevinami.

Mezofilní vždyzelené lesy – biot nahrazující tvrdolisté lesy na vlhčích místech (JV Asie, V Austrálie, V Brazílie, vzácně jinde, nejbliž Evropě zlomky na Kanárských a Azorských ostrovech a Madeiře), dominují neopadavé listnaté lesy s dřevinami, které nejsou přizpůsobeny letnímu suchu (na rozdíl od tvrdolisté vegetace).

Opadavé listnaté lesy mírného pásu – typický biot mírného pásu severní polokoule (na jižní polokouli jen vzácně na Novém Zélandu a v Jižní Americe), který dobře znáte, protože v něm žijeme.

Stepi mírného pásu – biot travinných ekosystémů mírného pásu, jeho vznik je podmíněn nedostatkem srážek v nitru kontinentů (sucho brání růstu dřevin). Název stepi se používá hlavně v Euroasii, v Severní Americe se označuje jako **prérie**, zatímco v Jižní Americe jsou to **pampy**.

Boreální jehličnaté lesy (tajga) – biot chladné zóny severní polokoule (na jižní polokouli téměř chybí, protože v odpovídajících zeměpisných šířkách je moře), dominantou jsou jehličnaté dřeviny, z listnatých dřevin se vyskytuje pouze několik nejodolnějších (břízy, vrby, topoly aj.).

Tundra – jedná se o bezlesou krajinu s velmi chladným podnebím, typickou charakteristikou je přítomnost **permafrostu** (trvale zmrzlé půdy). Hlavními oblastmi rozšíření tundry je severní okraj Eurasie a Severní Ameriky, na jižní polokouli se vyskytuje jen na okrajích Antarktidy a přilehlých ostrovech.

Z neznámějších azonálních biotů jmenujme alespoň:

Mangrovy – biot „periodicky zaplavovaných lesů“ na mořském pobřeží tropické zóny.

Slaniska – ekosystémy ovlivněné vysokou koncentrací solí.

Rašelinště – častý azonální bezlesý biot v zóně tajgy. V menší míře se může tento typ mokřadů vyskytovat též v oblastech tundry či listnatých opadavých lesů.

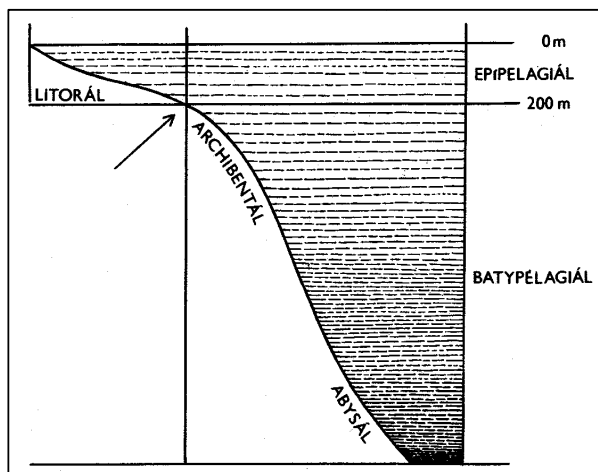
Orobiomy – azonální bioty ovlivněné nadmořskou výškou. Ve větších pohořích tvoří výškové stupně, které se podobají zonálním biotům.

1.2. Mořský biocyklus

Největší rozlohu (1,37 miliardy km³) zaujímá biocyklus mořský (zahrnuje 99,98 % povrchové vody). Vyznačuje se jednoduší; výkyvy jednotlivých ekologických faktorů jsou malé a probíhají velmi pomalu v prostoru i čase – rozmanitější jsou pouze pobřežní oblasti. K důležitým charakteristikám tohoto biocyklu patří značná průměrná hloubka moří (cca 3800 m) a s tím související vysoký tlak vodního sloupce a nedostatek světla ve větších hloubkách (naprostá tma se udává od hloubky cca 1000 m). Pro organizmy je důležitý rovněž příznivý izotonický vztah mezi vnitřním prostředím organismů a okolní vodou (průměrná salinita (= slanost) oceánů je 35‰). V dávných mořích život vznikl (ačkoliv to asi nebyly moře jak je známe dnes, tehdejší podmínky byly dost

odlišné od současnosti), žije zde zdaleka největší množství živočišných kmenů, které se mimo moře často ani nevyskytují.

Mořský biocyklus bývá tradičně dělen na tři základní biochory (obr. 2). Dno mělkých moří (kontinentální šelf do hloubky 200 m) se nazývá **litorál** a žije v něm naprostá většina dosud známých mořských organismů (což může být opět zkresleno tím, že v hlubinách se špatně bádá). Mimořádné postavení mezi litorálními stanovišti zaujímají korálové útesy a to jak druhovou diverzitou tak i produktivitou. Biochor mořských hlubin dostal název **abysál** (někdy bývá odlišována



Obr. 2. Členění mořského biocyklu. Upraveno podle Buchar (1983).

ještě přechodná zóna kontinentálního svahu – **archibentál**). Oba tyto biochory obývají organismy žijící na dně (bentos) nebo jsou ke dnu alespoň vázány (potravou, některým stádiem životního cyklu apod.). Třetí biochor se nazývá **pelagiál**, čili „volná voda“. Pelagiál je co do počtu druhů poměrně chudý a jeho obyvatelé jsou na mořském dně prakticky nezávislí. Pelagiál výrazně člení teplota vody. Tropická moře charakterizuje velmi nízká produktivita (srovnatelná s pouštními biomy), neboť zde chybí živiny, které se ztrácejí do hlubokých vrstev vody a sedimentů. Chladná moře jsou mnohem bohatší, neboť zde dochází k promíchání vrchních a spodních vrstev vody, což živiny vrací do oběhu.

Nutno podotknout, že výše zmíněné členění je opět čistě zoologické. Cévnatých rostlin je v mořích velmi málo a to pouze u pobřeží v hloubkách max. několika desítek metrů, takže podrobnější botanické členění nemá valného významu.

1.3. Limnický biocyklus

Tento biocyklus je svou rozlohou (pouhých 236 000 km²) nejmenší. Tvoří jej především jezera a říční síť. Podobně jako v případě souše se jedná o celek velmi různorodý a fragmentovaný. Jednotlivé části limnického biocyklu se mohou značně lišit zejména salinitou, teplotou, hloubkou atd. Velmi důležitým faktem je to, že se jedná o biocyklus velmi mladý, respektive do současnosti se nezachovalo z limnického biocyklu nic staršího než 60 milionů let – právě na tolik se totiž odhaduje stáří nejstaršího současného jezera na světě – Bajkalu. Většina současných říčních systémů je daleko mladších. V limnickém biocyklu došlo k velké diferenciaci vývojových linií vzniklých v moři, ale nevyvinuly se zde téměř žádné nové skupiny (kmény, třídy apod.). Jednou z výjimek by mohly být ryby (a tedy i čtvernožci), názory paleontologů však nejsou jednotné.

Dá se říci, že limnický biocyklus je „včleněn“ mezi pevninu a moře. S oběma se totiž úzce prolíná. S mořským biocyklem komunikuje říčními deltami, kde se mísí sladká a slaná voda v tzv. vodu brakickou (sladká voda je

definována salinitou $<0,5\text{‰}$). Brakické vody jsou obývány širokým spektrem organismů mořských, sladkovodních i specialisty právě na vody brakické. Pouze někdy je úzká bariéra brakické vody organizmy překračována (např. některými rybami a korýši během jejich vývojového cyklu). Větší provázanost můžeme zaznamenat mezi limnickým a pevninským celkem. Existuje celá řada přechodných biotopů (rašeliniště, půdní vody, apod.) a rovněž mnoho organismů je svým životem vázáno na oba biocykly (např. většina vodního hmyzu).

Další dělení limnického biocyklu je nejasné a příliš se neužívá. Většina publikací se spokojuje s dělením na vody stojaté a tekoucí, doplněné někdy ještě o vody efemerní (občasné). Ichtyologové, či spíše rybáři, rozdělují vodní toky na pásma (u nás pstruhové, lipanové, parmové, cejnové) podle rychlosti proudění a dalších stanovištních podmínek

2. AREÁL

Základní objektem studia biogeografie je areál. Areál je pro biogeografii tím, čím je například populace pro populační ekologii. Nauka o areálech se nazývá chorologie nebo areografie. Areál výskytu získáme tak, že všechna místa výskytu příslušného taxonu zaneseme pomocí geografických souřadnic do mapy a zobrazíme v podobě souvislých nebo izolovaných ploch. Základní úrovní areálu je **areál druhový**, který vychází z rozmístění lokalit výskytu jednoho druhu (zakreslením všech druhových areálů získáme představu o areálu rodovém; podobně můžeme postupovat i u vyšších taxonů).

V souvislosti s výskytem druhu je třeba zmínit důležité pojmy – **naleziště** (lokalita) a **stanoviště**. Zatímco nalezištěm myslíme konkrétní místo výskytu, kde se daný organizmus nachází, stanoviště je soubor všech podmínek prostředí (včetně biotických), které naleziště charakterizují. Zejména u živočichů ale ne všechny nálezy musí reprezentovat vhodné stanoviště. Občas se stává, že dojde k náhodným nálezům druhu mimo oblast pravidelného výskytu (typická jsou pozorování zatoulaných ptáků, v ČR např. plameňák růžový – *Phoenicopterus ruber*, pelikán bílý – *Pelecanus onocrotalus*, či ibis hnědý – *Plegadis falcinellus*), které nám o rozšíření daného druhu příliš nevyprávějí (upozorňují nás spíše na jeho vysokou pohyblivost).

Další komplikaci při definici areálu představují některé (opět zpravidla dobře pohyblivé) druhy, které během svého života obývají několik odlišných území (a odlišných stanovišť). Na jednom území například shánějí potravu, na jiném se rozmnožují, a ještě jinde mohou zimovat. Ze souboru nálezů z jednotlivých území potom můžeme vytvářet areály potravního či reprodukčního výskytu druhu, nebo můžeme vynést všechny nálezy do jednoho celkového areálu výskytu. Biogeografie nejčastěji pracuje s areály zahrnující území, na kterých dochází k rozmnožování (tzv. **euareál**). Přesuny mezi dílčími areály se nazývají **migrace** (různé významy pojmu migrace viz box).

Rostliny (a v menší míře i živočichové) jsou často lidmi zavlékány do oblastí, kde se původně nevyskytovali, často na podobná stanoviště jako doma. Pro stanovení areálu se samozřejmě berou v úvahu pouze původní lokality, tzv. **primární areál**, na rozdíl od **areálu sekundárního** (druhotného neboli adventivního). Častěji tento problém řeší botanika. A to samozřejmě mluvíme pouze o rostlinách vyskytujících se „planě“, o rostlinách v přímé kultivaci (okrasná zahrádka, vědecká laboratoř, obilné či jiné pole) se většinou taktně mlčí.

Migrace

Migrace je termín hojně používaný v několika různých biologických odvětvích. V každém z nich ovšem znamená něco úplně jiného.

Nejznámější je asi význam používaný v zoologii. Zde migrací rozumíme přesídlení části nebo dokonce všech jedinců daného druhu z jednoho území na jiné (zpravidla s aktuálně příznivějšími životními podmínkami). Rozlišujeme tzv. migrace **nepravidelné** a **pravidelné**. Mezi nepravidelné migrace řadíme např. výskyt druhu mimo svůj stálý areál výskytu v době přemnožení (invaze) nebo náhodný výskyt – „toulky“ dobře pohyblivých organismů (ptáci, savci). Daleko častější jsou migrace pravidelné, neboli „tahy“. Jsou vyvolávány sezónními změnami podnebných podmínek a můžeme je opět dělit na tahy jednosměrné (např. jihoevropští lišajové táhnoucí v létě do střední Evropy) a obousměrné (migrace na zimoviště, na místa rozmnožování či za potravou a zase zpět).

Jiné pojetí migrace používá botanika. V botanice o migraci hovoříme v souvislosti s kolonizací nových území a následnou změnou tvaru areálu, nebo jeho posunem. Živočichové, bezobratlí i obratlovci, tuto kolonizaci samozřejmě rovněž provozují, termín migrace se však v tomto případě neuvádí.

Do třetice, také v genetice existují migrace. Zde se jedná o pohyb (tok) genetické informace mezi jednotlivými populacemi. Podrobněji je tento problém zmíněn v kapitole o mikroevolučních mechanismech (kap. 2.4.1.)

Slovo migrace se samozřejmě objevuje i v dalších biologických oborech, např. v parazitologii (pravidelný přesun určitého vývojového stádia parazita z jednoho orgánu do jiného), hydrobiologii (cyklický pohyb planktonu během dne od hladiny ke dnu), ...

2.1. Původ areálu

Areály druhů nejsou stabilní. Tak, jak se měnily podmínky na zemském povrchu (např. velké výkyvy podnebí), měnilo a přizpůsobovalo se i rozšíření jednotlivých druhů, některé druhy vymíraly a vznikaly jiné. Všechny tyto procesy probíhaly (a stále probíhají) přirozeně, jako výsledek působení přírodních faktorů. V poslední době se však stále výrazněji uplatňují také procesy, ve kterých hraje roli člověk.

Zřetelné ovlivňování areálů rozšíření rostlin a živočichů člověkem začíná domestikací některých druhů a vznikem zemědělství před několika tisíci lety. Někteří badatelé se ovšem domnívají, že již paleolitičtí lovci se významným způsobem zasloužili o vymírání především velkých savců na konci posledního glaciálu. Až při pohybu do nových území si však jednotlivé lidské kultury braly s sebou své oblíbené plodiny a zvířata a umožnily jim tak dostat se i do oblastí, kde by se nikdy neobjevily nebo kam by se „vlastními silami“ rozšířily mnohem později (záměrné zavádění organismů do nových území se nazývá **introdukce**). Zároveň se přidalo velké množství dalších druhů, které nebyly šířeny záměrně a „svezly“ se s předešlými (např. polní plevy). Třetí skupinu tvoří druhy, které se samy šíří do člověkem pozmeněného prostředí (např. skřivan polní – *Alauda arvensis* – a další ptáci). V podmínkách střední Evropy se první zemědělci a s nimi první velká vlna „nových“ druhů objevili před více než 7000 lety

v mladší době kamenné – neolitu. Od té doby bylo podobných vln ještě několik. Zejména v poslední době se rychlost těchto procesů zvyšuje – díky technice lidé mnohem více cestují a přesouvají mnohem více materiálu, navíc výrazně rychleji a na výrazně větší vzdálenosti než kdykoliv předtím. Podrobnější přehled naleznete v brožurce k ročníku 2002/2003 „Člověk a ostatní organizmy“.

Druh, který se dostane *díky člověku* do území, kde se předtím nevyskytoval, se označuje jako **nepůvodní** neboli **allochtonní** neboli **zavlečený** (na rozdíl od **původních**, **autochtonních**). Jeho nový areál se označuje opět jako nepůvodní nebo allochtonní nebo také **sekundární** či **adventivní** (protikladem je areál přirozený, primární - autochtonní). U většiny druhů je jejich allochtonní výskyt pouze krátkodobou záležitostí, protože nenajdou v novém prostředí vhodné podmínky k životu a zejména k rozmnožování. Některé druhy (jejich počet se pohybuje řádově pouze v jednotkách procent počtu nepůvodních druhů) však dokáží v novém prostředí přežít delší dobu. Pokud se začnou i samovolně rozmnožovat a udržení nepůvodní populace přestane být závislé na opakovaném zavlečení, označujeme je jako **zdomácnělé** (**naturalizované**). Pouze některé z nich najdou tak vhodné podmínky nebo se dokáží do té míry přizpůsobit novým podmínkám, že se začnou samovolně šířit a zvětšovat svůj sekundární areál. Takové druhy pak označujeme jako **invazní**. Podrobnější přehled nalezneme opět v zmiňovaném předloňském textu.

Jak sami uvidíte, i původní areály výskytu druhů jsou velmi různorodé a nějaká zobecnění o nich jsou velmi obtížná. U mnohem rozmanitějších a navíc časově nestálých nepůvodních areálů je to prakticky nemožné. Proto se biogeografie zaměřuje hlavně na primární areály a sekundární v tichosti opomíjí.

2.2. Struktura areálu

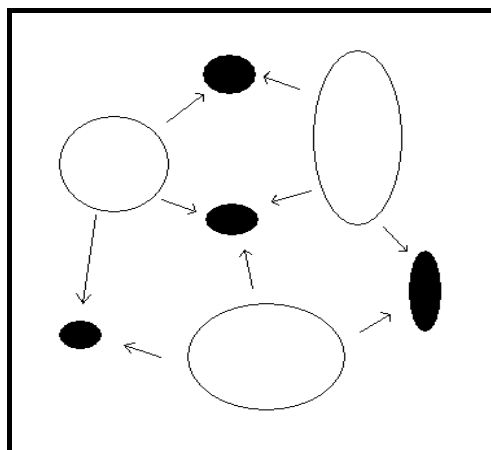
Hned na počátku této podkapitoly musíme říci, že areál má poměrně složitou a heterogenní (nestejnorodou) strukturu. Je to dáno variabilitou míst, které jednotliví jedinci – či spíše jednotlivé dílčí populace – obývají. Jedinci a populace nejsou proto na území areálu rozmístěni zcela souvisle a pravidelně. Pro většinu souše platí, že čím rozlehlejší je areál, tím rozmanitější kombinace ekologických faktorů tvoří životní podmínky pro jednotlivé populace.

Tradiční popis struktury areálu se opírá právě o kvalitu životních podmínek. Území s nejlepšími podmínkami pro daný druh se nazývá **specifické optimum** a tvoří jádro areálu. Od optima směrem k hranici areálu se podmínky postupně zhoršují (tato část areálu se nazývá **pejus**), až k tzv. **pesimu**, které leží vně hranice areálu a daný druh se tam již nevyskytuje. Často se stává, že populace obývající pejus se odlišují od populací obývajících specifické optimum (např. u druhů hmyzu, kde se vyskytují makropterní (okřídlené) i mikropterní (bezokřídle) formy, převažují při hranicích areálu jedinci makropterní schopní snadno kolonizovat příhodné nové území; jiným příkladem je častá partenogeneze u populací obývajících okraj areálu, zatímco populace ve specifickém optimu se rozmnožují bisexuálně).

Častým jevem je však plynulá změna (**klinální variabilita**) vlastností druhu od jednoho kraje areálu ke druhému, která je dána gradientem

podnebných podmínek, takže typické specifické optimum nemusí být vyvinuto. Např. tzv. **Bergmannovo pravidlo** říká, že s klesající průměrnou teplotou podnebí se zvětšuje velikost těla (např. odlišná velikost jednotlivých poddruhů tygra – *Panthera tigris*). Příklady jsou především mezi teplokrevnými obratlovci, na ostatní skupiny organizmů se příliš nevztahují.

V dnešní době se dostává do popředí jiný přístup ke struktuře areálu vycházející přímo z rozmístění jedinců příslušného druhu. Na areál (nebo jeho dílčí část oddělenou od ostatních reprodukční bariérou) nahlíží jako na dynamický systém, který nazývá **metapopulace**. Ta se skládá z několika populací, které mezi sebou komunikují prostřednictvím migrace jedinců. Dynamiku dodává metapopulaci střídavý úspěch v rozmnožování jednotlivých populací. Z populací, které se v daném období úspěšně rozrůstaly (označují se jako zdrojové z angl. source), pak dochází k migraci jedinců do populací méně úspěšných (označují se jako propadové z angl. sink) (viz obr. 3). Tímto způsobem je zajištěna stabilita jednotlivých populací i v lokálně nepříznivých podmínkách. Naopak velká vzdálenost jednotlivých populací, která znemožní migraci jedinců, může vést k zhroucení metapopulačního systému a k zániku lokálních populací.



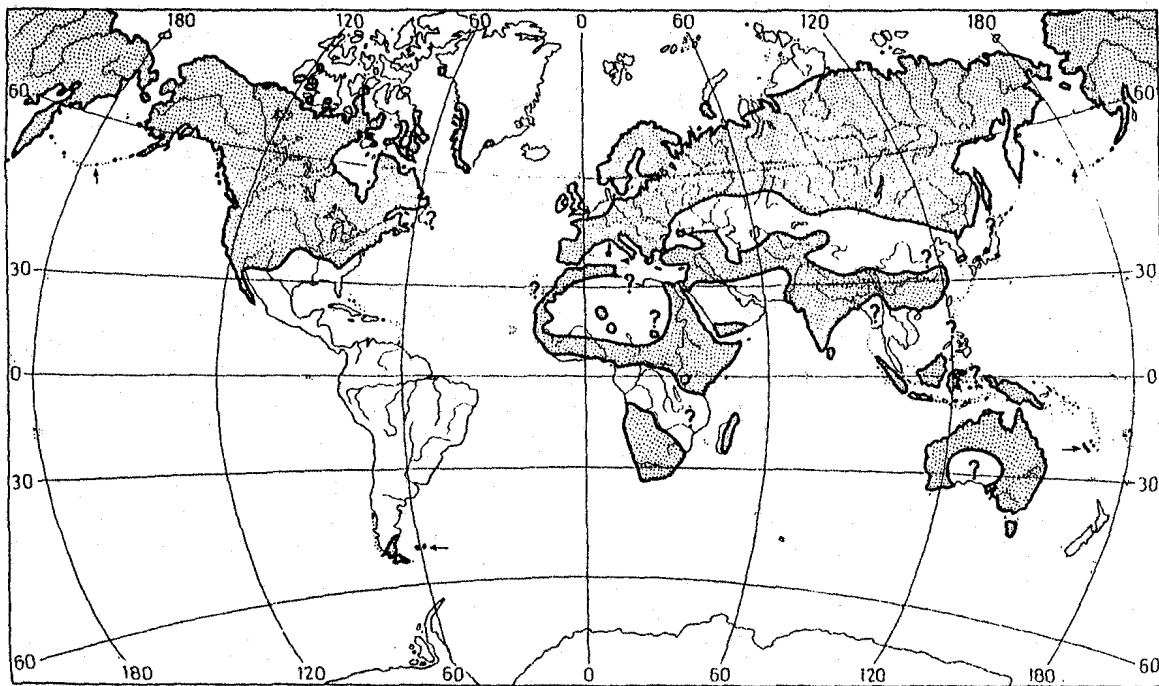
Obr. 3 Teoretický model metapopulace zachycené v konkrétním čase. Zdrojové populace jsou bílé a šipky vyznačují směr migrace do černých propadových populací.

2.2.1. Velikost areálu

Velikost areálu je jedním z nápadných rozdílů mezi jednotlivými taxony. Obecně lze podle velikosti areály dělit na tři skupiny, i když hranice mezi nimi nejsou příliš ostré.

Makroareály (v botanice se používá spíše termín eurychorní nebo též eurygrafické rozšíření). Za makroareál považujeme území zahrnující alespoň jeden kontinent nebo většinu území příslušné zóny moří. Extrémním příkladem jsou **areály kosmopolitní** – tedy takové, které zahrnují prakticky celý svět. Kosmopolitní rozšíření mají někteří pelagičtí mořští živočichové (nemají žádné překážky v šíření), na souši jsou primárně kosmopolitně rozšířené spíše rostliny (např. kapradina hasivka orličí (*Pteridium aquilinum*), jejíž spory jsou větrem šířitelné na velkou vzdálenost), ze živočichů se mohou kosmopolitními areály pochlubit někteří ptáci (např. sokol stěhovavý – *Falco peregrinus*, orlovec říční – *Pandion haliaetus*, volavka bílá – *Egretta alba*). Kosmopolitní jsou ale především druhy rozšířené po celé pevnině (záměrně i náhodou) člověkem – domácí zvířata, kulturní plodiny, jejich škůdci a paraziti, např. potkan obecný (*Rattus norvegicus*) a samozřejmě i člověk sám. Kromě kosmopolitních areálů řadíme mezi makroareály také ty, které zahrnují všechny tropické oblasti (kosmotropické nebo též cirkumtropické rozšíření – např. koráli, papoušci aj.), mírné pásy obou polokoulí (bipolární rozšíření – např. vorvaňovci čeledi

Ziphiidae) nebo oblast kolem pólu (cirkumpolární – např. sovice sněžní (*Nyctea scandiaca*)) a další, zejména druhy tundry a tajgy.



Obr. 4. Příklad kosmopolitního areálu rozšíření: sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*).

Mezoareály (mezochorní nebo mezografické rozšíření) jsou takové, které zahrnují větší území v rámci jedné zoogeografické oblasti, resp. fytozoogeografické říše. Do této kategorie patří většina areálů rozšíření druhů a rodů.

Mikroareály (stenochorní nebo stenografické rozšíření) jsou nejmenší areály zahrnující pouze relativně malou část kontinentu. Někdy se mikroareály přirovnávají k ostrovům – a to jak ve smyslu izolované pevniny v moři, tak ve smyslu izolovaných biotopů uprostřed odlišných podmínek na pevnině – např. jeskyně, jezero, horský masív. V extrémním případě může být mikroareál pouze monotopní – druhy se vyskytuje pouze na jediném nalezišti. Někdy se mikroareály označují nepřesně také jako endemické (endemitní), viz box.

Endemizmus

Endemit je velmi relativní pojem. Obecně lze říci, že to je taxon, jehož celý areál rozšíření je omezený na určitou oblast, obvykle malou (záleží na měřítku, se kterým pracujeme: při pohledu na střední Evropu je malou oblastí např. jedno pohoří, při pohledu na celou Zemi může být dost „malý“ třeba celý kontinent). Jinými slovy: endemit nějakého území žije pouze na tomto území a nikde jinde. Obvykle se zabýváme endemizmem na úrovni druhů či poddruhů, ale zejména při globálním pohledu na celou Zemi má smysl hledat endemické rody, čeledi i vyšší taxony. Veliký význam má endemizmus v regionální biogeografii (viz. kap. 5) – právě na endemizmu vyšších taxonů (čeledi, řády) byly stanoveny fytozoogeografické a zoogeografické oblasti (hovoříme např. o endemitech palearktické oblasti).

V botanice se rozlišují tzv. **paleo-** a **neoendemity**. Jako paleoendemity se označují taxony, které jsou vývojově staré a jejich současné rozšíření je tak

většinou zbytkem někdejšího širšího areálu. Vzhledem k výrazným podnebným změnám, a tedy změnám areálů, ve čtvrtohorách se obvykle za paleoendemity označují taxony vzniklé dříve než ve čtvrtohorách. V naší flóře takové druhy nemáme, nejbližší se vyskytují v Karpatech a Alpách. Z nám přece jen známějšího Slovenska lze uvést jako příklad lýkovec kříčkovitý (l. slovenský) (*Daphne arbuscula*) omezený pouze na vápence Muránské planiny nebo karpatský endemit lomikámen Wahlenbergův (*Saxifraga wahlenbergii*). Naopak neoendemity jsou taxony mladé, vzniklé až ve čtvrtohorách (některé díky tehdejším podnebným změnám, které rozdělily někdejší souvislejší areály druhů a v každé z nových částí se vyvinul samostatný taxon). Do této kategorie patří všechny české rostlinné endemity. Pokud vynecháme rody, ve kterých dochází díky zvláštním systémům rozmnožování k rychlé tvorbě nových taxonů (které jsou samozřejmě zpočátku omezené pouze na malé území svého vzniku, např. jestřábník – *Hieracium*, jeřáb – *Sorbus* nebo ostružiník – *Rubus*), je možné české endemity na úrovni druhů spočítat na prstech (a to ještě některé z nich jsou některými autory považovány pouze za poddruhy širěji rozšířených druhů): rožec kuříčkolistý (*Cerastium alsinifolium*), kuříčka Smejkalova (*Minuartia smejkalii*), k. krkonošská (*M. corcontica*), tučnice česká (*Pinguicula bohemica*), lipnice jesenická (*Poa riphaea*), zvonek český (*Campanula bohemica*), z. jesenický (*C. gelida*), hvozdík moravský (*Dianthus moravicus*).

Uvnitř některých skupin organismů (savci, ptáci) byla pozorována větší velikost areálu ve vyšší zeměpisné šířce a naopak. Tento jev označovaný jako **Rapoportovo pravidlo** pravděpodobně nemá obecnou platnost a i u skupin, kde byl pozorován, platí obvykle pouze na severní polokouli. (což vyplývá z toho, že na severní polokouli je větší plocha souše).

2.2.2. Tvar areálu

Tvar areálu může být stejně variabilní jako jeho velikost. Většinou je vyjádřen plošně – trojrozměrně jsou udávány areály především v mořích, kde se udávají různé hloubky.

Nejdůležitější informací o tvaru areálu je to, zda existuje komunikace mezi všemi dílčími populacemi druhu (**areál souvislý – kontinuální**), nebo jestli jsou jednotlivé populace izolovány (**areál disjunktivní**). Nejrozsáhlejší kontinuální areály existují v mořském biocyklu. Na pevnině se naopak i kosmopolitní areály jeví jako disjunktivní díky značné vzdálenosti jednotlivých kontinentů (výjimku tvoří člověk se svými komenzály a parazity a jeho rozvinutý dopravní systém). Disjunktivní areály se skládají ze dvou či více oddělených subareálů neboli **areál**. Tyto subareály mohou mít **reliktní charakter** (pozůstatek po dřívějším širším rozšíření, více viz box), ale může se jednat také o nově vznikající populace v podobě tzv. „dálkových výsadek“ části populace na území mimo souvislé rozšíření druhu.

Relikty

Podobně jako u endemizmu, jedná se i v tomto případě o dosti relativní pojem. Za relikty považujeme taxony, které byly kdysi rozšířeny na větším území a do současnosti se z někdejšího areálu zachovaly už jen zbytky. Přitom rozlišujeme, jestli mají reliktní rozšíření v celém areálu – **absolutní relik** – nebo jestli mají reliktní rozšíření pouze v části svého areálu – **relativní relik**. Příkladem absolutního reliktu je rod jinan (*Ginkgo*). Tento rod byl v několika družích kdysi rozšířen po celé severní polokouli, ale do současnosti se dochoval pouze v JV Asii (a pouze jediný druh, známý j. dvojlaločný, *G. biloba*). Zároveň na tomto příkladu vidíme jistou vazbu mezi pojmem relikta a endemitem – rod jinan je v současnosti zároveň endemitem JV Asie. Tato situace je pro absolutní relikty dosti typická. Příkladem relativního reliktu je ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*). Má souvislý cirkumpolární areál s reliktními populacemi v pohořích střední Evropy – v celém areálu tedy rozhodně reliktem není, reliktem z doby ledové je pouze v těchto pohořích.

Relikty můžeme dělit také podle stáří (v které době daný taxon vznikl). Mezi rostlinami najdeme dokonce druhohorní relikty (vedle zmíněného jinanu např. cykasy – *Cycadophyta*). V Evropě jsou nejstarší relikty třetihorní (některé jsme zmínili jako paleoendemity, více jich je v jižní Evropě, např. šerík obecný (*Syringa vulgaris*), jírovec maďal (*Aesculus hippocastanum*) nebo smrk omorika (*Picea omorica*), které známe i u od nás jako okrasné rostliny). V kapitole o historii přírody ve čtvrtohorách zmíníme příklady reliktních ještě mladších (např. glaciálních reliktních z doby ledové a reliktních z doby postglaciálních stepí).

Území rozšíření reliktních označujeme jako **refugia** (útočiště). Tento termín však není vyhrazen pouze pro relikty. Útočiště může mít kterýkoliv druh – jedná se o zmenšené území (oproti původnímu areálu), kde druh přežije období nepříznivých životních podmínek a odkud se po zlepšení podmínek může zase rozšířit. Krásným příkladem jsou některé evropské druhy rostlin a živočichů, které před zaledněním ustoupily do svých refugií v oblasti Středomoří a odtud se po oteplení opět šířily do střední Evropy.

Rozdíl mezi endemizmem a reliktností

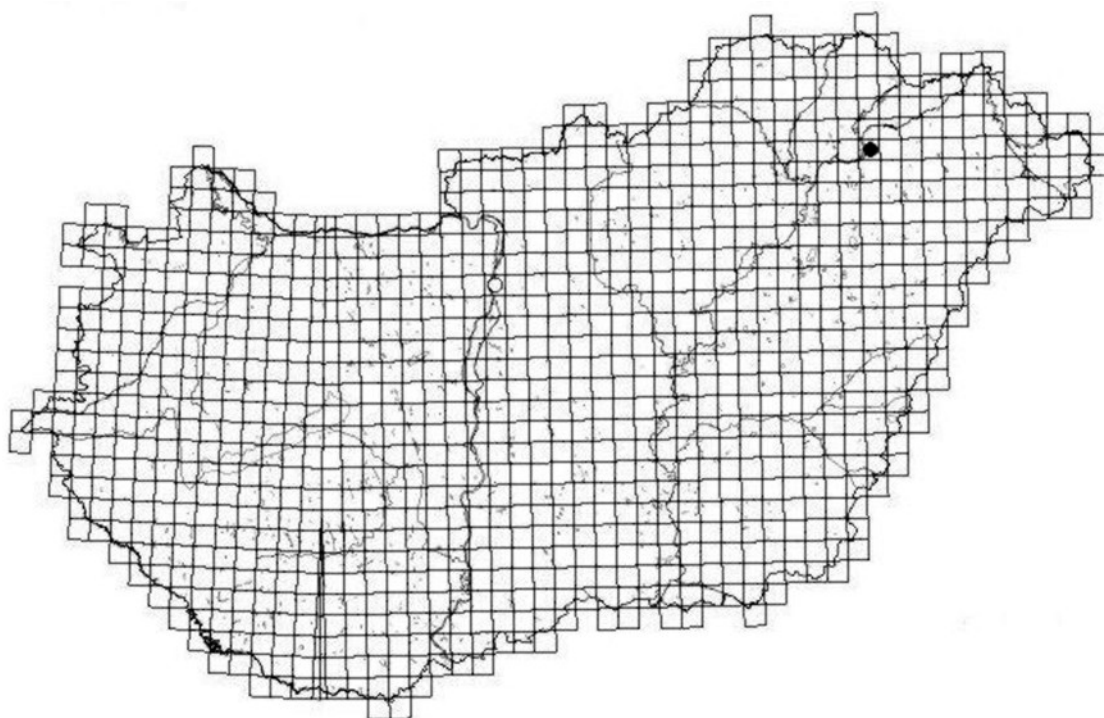
Na první pohled by se mohlo zdát, že oba pojmy poněkud splývají. Za určitých situací může být skutečně jeden taxon jak reliktem, tak endemitem. V obou případech také platí, že daný taxon má ve srovnání s některými jinými menší areál. Je tu přesto jeden důležitý rozdíl. Endemismus je záležitost statická: porovnáváme velikosti současného areálu taxonu se současnými areály jiných taxonů, pracujeme tedy v *jediném* časovém okamžiku. Naopak reliktnost je věc dynamická: všímáme si rozdílů ve velikosti areálu *jednoho* taxonu v minulosti a v současnosti, tedy v *různých* časových obdobích.

2.2.2.1. Zobrazení areálu

Pro větší názornost rozšíření jednotlivých taxonů se v praxi hojně využívá zobrazení areálu výskytu na mapě (kartogram). Nejjednodušší formou zobrazení je vynesení všech nálezů v podobě bodů a vytvoření tzv. **mapy bodové**. Pokud máme k dispozici dostatek údajů a zároveň máme dobrou představu o pohyblivosti sledovaného taxonu, můžeme spojit krajní body a vytvořit plošnou **obrysovou mapu** areálu.

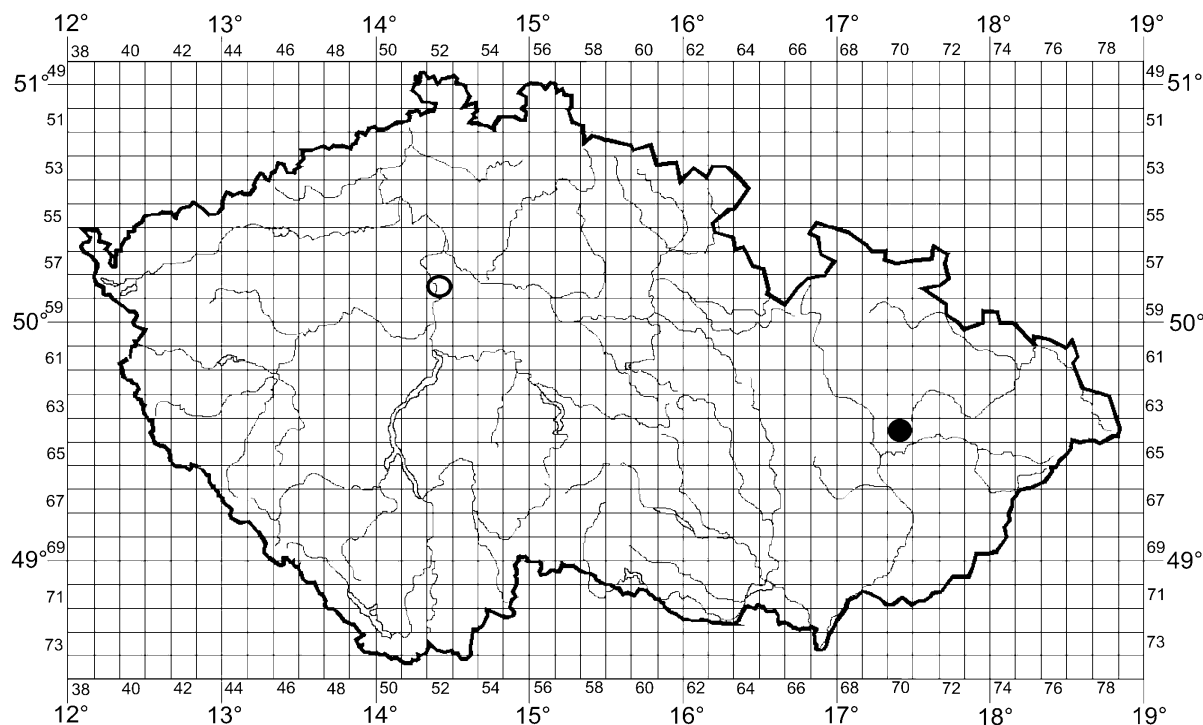
Zejména pokud sledujeme prezenci druhu na určitém území (ČR, Evropa apod.), které nemusí zahrnovat celkový areál výskytu, využívají se v poslední době stále více tzv. **mapy síťové** (neboli rastrové zobrazení). Jedná se o systém polí („čtverců“) vázaných na zeměpisné souřadnice. V Evropě se běžně používají dva typy síťového mapování.

První typ je tvořen čtverci 10×10 km (případně 100×100 km pro území velikosti Evropy), které jsou pravidelně vázány na zeměpisné souřadnice. Tento typ zobrazení se používá zejména v okolních zemích a má výhodu v tom, že všechna standardní pole jsou stejně velká. Nicméně vzhledem k tomu, že směrem k rovníku se velikost plochy ohraničené souřadnicemi zvětšuje, dochází k „rozvírání“ a vytváření nestandardních nadbytečných trojúhelníků mezi čtverci.



Obr. 5. Síťová mapa Maďarska se čtverci UTM (Universal Transverse Mercator) 10×10 km. Jednotlivé čtverce jsou označeny mezinárodními zkratkami – např. plné kolečko odpovídá čtverci EU 32.

Druhým typem, používaným také v České republice, je síť čtyřúhelníků o velikosti $6'$ zeměpisné šířky a $10'$ zeměpisné délky (cca $11,2 \times 12$ km pro území střední Evropy). Výhodou je, že nevznikají žádné trojúhelníky, na větším území by ovšem byly jednotlivé „čtverce“ různě veliké. V případě málo pohyblivých skupin živočichů a zejména nepohyblivých rostlin má smysl čtverce ještě dále dělit na menší jednotky. Většinou se používá dělení na čtyři „podčtverce“ $3' \times 5'$.

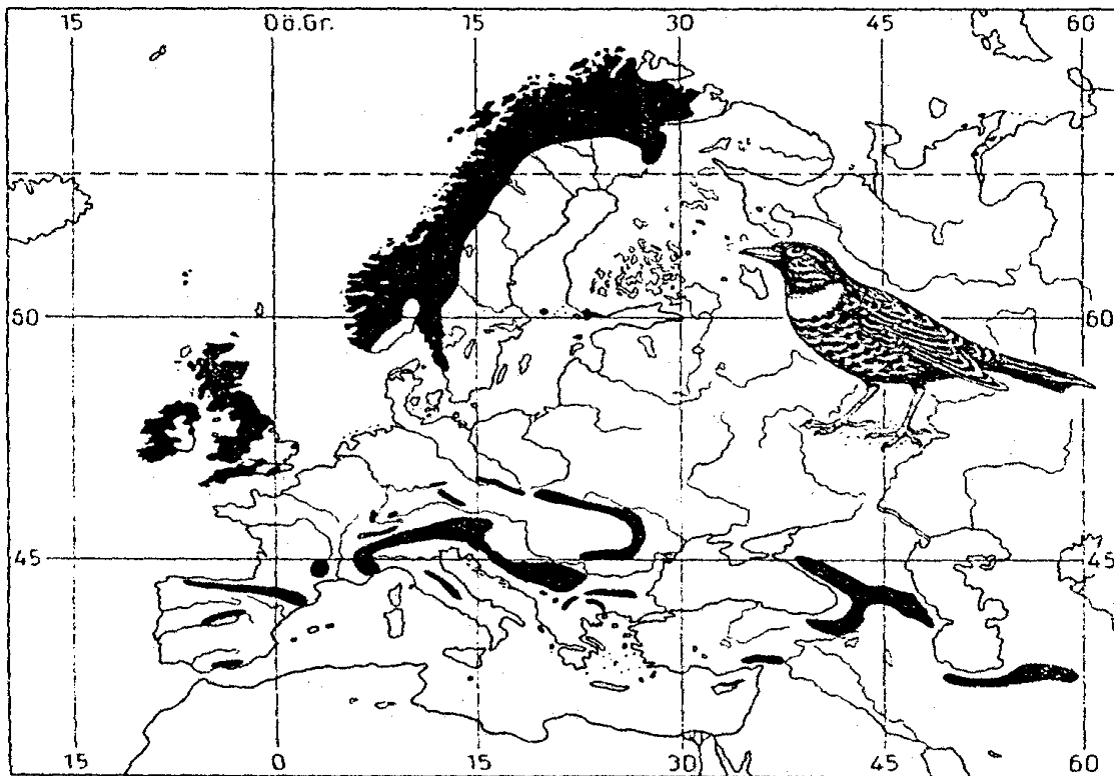


Obr. 6. Síťová mapa ČR; prázdné kolečko má kód 5852, plné kolečko 6470 (jednotlivé řádky a sloupce jsou očíslovány od 00 do 99, pro označení pole se udává nejprve číslo řádku a pak číslo sloupce, při dělení na čtyři „podčtverce“ se přidává ještě písmeno a – d); podle potřeby můžeme různými symboly, případně barvou symbolů odlišovat např. staré a nové údaje apod.

2.2.3. Poloha areálu

Geografická poloha areálu má velký indikační význam, protože odráží ekologické nároky druhu, ale také vztahy s ostatními organizmy, které podmiňují jeho výskyt (platí pouze pro přirozené areály). Středně velké a velké areály jsou nejčastěji protaženy ve směru rovnoběžkovém (zonální areály), což odpovídá zonálně uspořádanému podnebí Země. Zonální areály mohou být spojitě i nesouvislé. Nesouvislost je většinou dána různou nadmořskou výškou, která může podnebí některých území dané zóny výrazně ovlivňovat. Mezi nejběžnější evropské nesouvislé rozšíření patří areály arкто-alpínské (tundra + alpínské zóny pohoří mírného pásu), boreo-montánní (tajga + horské lesy mírného pásu) (viz obr. 7.), nebo mediteránně-středoevropský (oblast středomoří + nejteplejší enklávy střední Evropy). Pro typologii areálů podle jejich polohy v klimatických zónách existuje celá řada botanických i zoologických publikací, jejichž záběr však překračuje možnosti této brožury.

V souvislosti s polohou areálu musíme zmínit ještě jeden důležitý pojem: **faunistický / floristický prvek**. Takovým prvkem je skupina druhů, která obývá stejný typ areálu a ve většině případů má i stejný geografický původ. Význam faunistických / floristických prvků je zejména v regionální biogeografii (kap. 5.).



Obr. 7. Disjunktivní boreomontánní areál kosa horského (*Turdus torquatus*). Upraveno podle Lattin 1967).

Kromě vlastní polohy areálu je důležitá také **vzájemná poloha areálů** (např. areály poddruhů jednoho druhu). Areály **allopatrické** jsou od sebe izolovány a nikde se nestýkají. Pokud se areály dotýkají, nazýváme je **parapatrické**. Částečně nebo úplně se překrývající areály nazýváme **sympatrické**. Velký význam má vzájemná poloha areálů zejména při speciaci (vzniku nových druhů) a extinkci (vymírání druhů) (viz následující kapitoly).

Vikariance (vikarizace, vikarizmus)

Speciálním případem allopatrických areálů je **vikariance** (v úzkém slova smyslu, neboli **geografická vikariance**). Jde o situaci, kdy se dva blízké příbuzné taxony vyskytují každý v samostatném areálu, ale přitom v podobných podmínkách prostředí (jeden druh ve svém území jakoby nahrazuje druhý). Toto uspořádání vzniká, pokud je areál společného předka rozdělen (např. změnou podnebí) na několik nekomunikujících částí, které se vyvíjejí samostatně, což může vést až ke vzniku samostatných taxonů. Velmi typickým příkladem je rod dřípátka (*Soldanella*), ve kterém nacházíme několik dvojic vikarizujících druhů: d. horskou (*S. montana*) s centrem rozšíření v Alpách a d. uherskou (*S. hungarica*) rostoucí v Karpatech a jinou (první dvojici jen vzdáleně příbuznou) podobně rozšířenou dvojici d. alpskou (*S. alpina*) a d. karpatskou (*S. carpatica*). Jde o dosti častý případ taxonů, jejichž společný předek byl v chladnějších obdobích rozšířen ve všech středoevropských pohořích a během holocénního oteplení se zachoval ostrůvkovitě pouze v nejvyšších horách, kde se díky izolaci vyvinuly samostatné taxony.

Jiným případem je **ekologická vikariance**. V tomto případě se vikarizující taxony sice vyskytují alespoň v části areálu sympatricky, ale na odlišných stanovištích. Krásný příklad nalezneme opět mezi dřípatkami. V Alpách ve sněhových výležiskách se vyskytuje dvojice podobných druhů *S. minima* a *S. pusilla*, které ale těžko najdeme na společné lokalitě (u nás nerostou a proto nemají ustálené české jméno, latinská jména lze přeložit jako d. nejmenší a d. maličká). První z nich totiž roste pouze na kyselých substrátech (např. žula), zatímco druhý pouze na bazických (např. vápenec). Právě vazba na určitý typ hornin je jedním z častých příkladů ekologické vikariance, ale lze najít i další (vlhko × sucho, lesní × nelesní stanoviště apod.). Zvláštním případem ekologické vikariance je tzv. výšková vikariance, kdy nacházíme jeden taxon v nižších polohách a druhý příbuzný ve vysokých horách.

Někdy se hovoří ještě o tzv. **pseudovikarianci**, kdy sice existuje dvojice jakoby vikarizujících druhů, které ale nejsou blízce příbuzné a nevznikly tedy v důsledku rozdělení areálu společného předka.

2.3. Vývoj (dynamika) areálu

Velikost, tvar a poloha areálu není v čase stálá. Podléhá cyklickým i více méně náhodným změnám, které se projevují zvětšováním areálu (expanze), zmenšováním (restrikce), přemístěním (translokace, časté např. v dobách ledových), nebo rozpadem na několik nových areálů.

Nové areály vznikají v souvislosti s reprodukční izolací jednotlivých populací a vznikem nových druhů v procesu zvaném **speciace**. Vznikající areál je většinou omezen na malé území, teprve později se v příznivých ekologických podmínkách jeho velikost zvětšuje. Ke vzniku makroareálů však dochází poměrně zřídka, většinou se takový areál, díky variabilitě podmínek a následnému procesu speciace, opět rozpadá na areály poddruhů či nových druhů.

Změny velikosti a hranic areálů mohou být způsobené mnoha různými faktory. Nejčastěji jim předcházejí klimatické změny. Schopnost druhu šířit se na nové vhodné lokality nazýváme **vagilita** (zahrnuje jak schopnost aktivního pohybu, tak přizpůsobení k pasivnímu pohybu, který zpravidla též představuje významnou složku vagility).

Zmenšování areálu může představovat buď jednu fázi neustálého střídání expanzí a restrikcí a nebo může být předzvěstí postupného vymírání (extinkce) daného druhu. Je třeba podotknout, že dobu přežívání druhu určují především biotické vztahy (vztahy s ostatními organizmy) ve společenstvech. V současné době je to bohužel stále více vliv člověka. Za normálních okolností je rychlost speciace vyšší než rychlost extinkce.

2.4. Speciace

Jak již bylo uvedeno, speciací rozumíme primárně genetickou diferenciaci populací spojenou se vznikem nových druhů. V následujících kapitolkách si přiblížíme jednotlivé typy speciací a jejich základní charakteristiky, ale ještě předtím musíme alespoň krátce zmínit nejdůležitější mikroevoluční mechanismy, které se při speciaci uplatňují a díky nimž se od sebe jednotlivé populace odlišují.

2.4.1. Mikroevoluční mechanismy

Mikroevolucí označujeme evoluční změny v populacích patřících k témuž druhu, které se projevují i v krátkém časovém úseku. Mikroevoluční procesy vyvolávají kvantitativní a kvalitativní změny genetické struktury populace a my si je v následujících odstavcích alespoň trochu přiblížíme.

Prvním z těchto mechanismů je **přirozený výběr (selekce)**. Uplatňuje se, pokud jsou splněny tři předpoklady: dědičnost znaků z rodiče na potomka (a je dost jedno, jakým způsobem, proto taky Darwin mohl teorii přirozeného výběru vytvořit v době, kdy se o mechanismu biologické dědičnosti v podstatě nic nevědělo), variabilita mezi potomky a nadprodukce potomstva. Nechejme zatím stranou dědičnost a podívejme se zbylé dva předpoklady. Ani v rámci jedné populace jednoho druhu nejsou všichni jedinci *úplně* stejní (pokud odhlédneme od specialit jako jsou třeba druhy rozmnožující se výhradně nepohlavně). Drobné rozdíly se mohou týkat velmi různých znaků, od fyzické podoby přes fyziologii po chování. Zároveň existuje v populacích (které zrovna nevymírají) alespoň mírná nadprodukce potomstva. Protože se na daném místě a v daném čase může uživit pouze určitý počet jedinců, přebyteční musí vymřít. V této situaci působí přirozený výběr: přežijí jen ti jedinci, kteří jsou nejlépe přizpůsobení (tj. nesou kombinaci vlastností, která dobře odpovídá momentálním podmínkám; rozlišujme pro tuto chvíli znak – to je třeba barva srsti – a vlastnost, v podstatě formu znaku: srst bílá, šedá, černá, ...), zatímco nejhůře přizpůsobení potomci zhynou. Nebo jinak řečeno: ti rodiče, kteří nesou nejlepší kombinaci vlastností, vyprodukují více životaschopných potomků (kteří tu kombinaci zdědí) než ostatní. Díky tomu bude podíl „nejlepších“ vlastností v následující generaci vyšší než byl v minulé (tj. ponese je větší podíl jedinců). Tohle se každou generaci opakuje a populace se tedy postupně mění – přizpůsobuje se.

Slovo „životaschopný“ zde v podstatě znamená „rozmnožování schopný“, neboť o to jde – předat svoji specifickou kombinaci vlastností do další generace. Jedinec, který umře před rozmnožením, jako by nebyl (stejně jako jedinec, který se vůbec nenarodil). Právě množstvím potomků se totiž životaschopnost měří, v řeči evoluční biologie se mluví o **zdatnosti** (anglicky **fitness**).

Nyní se oklikou vrátíme k dědičnosti. V současnosti se o přirozeném výběru (a dalších evolučních procesech) mluví jazykem genetiky. Víme, že každý znak je kódován jedním nebo několika geny, např. můžeme mít gen pro barvu srsti) Jednotliví jedinci se liší kombinací alel, tj. různých forem daného genu (jedna alela podmiňuje bílou srst, jiná šedou, atd.). Přírodní výběr pak určuje, které alely se dostanou do další generace (prostřednictvím úspěšných jedinců, kteří se rozmnožili, tedy předali svoji genetickou informaci). Díky tomu se zastoupení jednotlivých alel v populaci v čase mění, postupně převládají alely podmiňující znaky nejlépe se hodící na momentální podmínky prostředí. Proces „přizpůsobování se“ tedy můžeme chápat jako postupnou změnu v zastoupení jednotlivých alel.

Ještě poznámka. Vidíte, že přirozený výběr funguje díky *vnitrodruhové* konkurenci. Uvědomte si z toho plynoucí naprostou nesprávnost obecně představy o přirozeném výběru. Ano, je to „boj o život“ (resp. příležitost

k rozmnožování), ale nikoliv mezi různými druhy, nýbrž mezi příslušníky *jednoho* druhu. Nebojuje hodný zajíček proti zlé krvelačné lišce, ale dva zajáci mezi sebou. Lišce stačí k večeři ulovit jen jednoho. Jde tedy o to, který ze dvou zajíců je rychlejší a uteče (nikoliv lišce, ale druhému zajáci – liška je pouze „vnějším“ faktorem, který určuje, jaká vlastnost bude selektována) a tedy přežije a s ním přežijí alely podmiňující rychlejší běh.

Speciálním typem přirozeného výběru je **pohlavní výběr**. V tomto případě nehraje roli selekčního činitele (který určuje, jestli se jedinec rozmnoží) okolní prostředí, ale jedinci opačného pohlaví vlastního druhu. Například samice si vybírá, kterému samci dovolí, aby se s ní spáril (ale může to být i naopak nebo si vybírají oba). Zajímavé je, že znaky, které určují úspěšnost v pohlavním výběru, jsou často velmi bizarní a svému nositeli dokonce mohou i trochu škodit (kdyby je neměl, tak by se nerozmnožil, ale jinak by se mu žilo snadněji, třeba by se mu lépe utíkalo před predátory): všechny ty paví ocase, jelení paroží, nesmyslně pestré barvy, apod. Celé téma je velmi fascinující a rozsáhlé (i sám Darwin o něm napsal samostatnou knihu), takže opět nezbyvá než odkázat na literaturu (naštěstí z evoluční biologie vyšlo v češtině poslední době skoro vše podstatné).

Abyste mohlo dojít ke speciaci na základě přirozeného výběru, musí napřed dojít k nějakému rozdělení původní populace na části, které každá žijí v jiném prostředí a na kterou tedy působí jiní selekční činitelé. Díky tomu se nové populace časem rozrůzní a časem mohou být rozeznány jako samostatné taxony.

Přirozený výběr je „systematický“ proces. To znamená, že pokud vystavíme různé populace nelišící se zastoupením jednotlivých alel stejným podmínkám (stejným selekčním tlakům), povede selekce ve všech případech ke shodnému výsledku. Vedle toho se ale v evoluci uplatňují i mechanismy, které jsou náhodné, tedy takové, že u stejných výchozích populací vystavených stejným podmínkám povedou k různému výsledku. Souhrnně je lze označit jako **genetický posun** (anglicky genetic drift, občas se proto setkáte s česko-anglickým hybridem **genetický drift**).

Genetický posun je náhodná změna frekvence alel v populaci z generace na generaci způsobená mechanismem pohlavního rozmnožování. Pro jednoduchost si představte jeden gen se dvěma alelami, které jsou v dané populaci zastoupeny v určitém poměru (jakémkoliv, například 50 : 50%). Jedinci v populaci vyprodukují gamety, ve kterých budou alely v tomtéž poměru. Při nekonečně velké populaci se všechny gamety dostanou do další generace a výsledný poměr alel bude stejný jako počáteční. V konečně velké populaci se ovšem vzniku potomstva zúčastní pouze část vyprodukovaných gamet, takže do další generace se dostane jen část alel (ty, které byly ve „šťastných“ gametách). Které gamety to budou, je dáno náhodou. Náhodou se může stát, že se jedné alely dostane do další generace více, než odpovídá původnímu poměru (a druhé samozřejmě o to méně) a výsledný poměr se změní (například na 53 : 47%). V dalších generacích se to opakuje stále dokola a zastoupení alel náhodně kolísá. Takové působení genetického posunu v populaci je pomalé, ale má tím větší dopad, čím je populace menší (v nekonečně velké populaci by genetický posun nepůsobil). Díky genetickému posunu se zastoupení alel v izolovaných populacích, které

byly na začátku stejné, může vyvíjet náhodně různým směrem. V některých případech se dokonce může stát, že časem díky těmto náhodám jedna z alel z populace vymizí a zůstane pouze druhá. Tuto situaci nazýváme odborně **ztráta**, resp. **fixace alely**.

Genetický posun můžeme pozorovat u alel, které jsou selekčně neutrální, což znamená, že rozdíly ve zdatnosti jedince jimi podmíněné jsou nulové nebo zanedbatelné a selekce (přirozený výběr) nepůsobí. U alel, které výrazně ovlivňují fitness jedince, je slabý a pomalý vliv genetického posunu jakoby zastíněn mnohem silnějším vlivem selekce.

Hra na genetický posun

Pro pochopení mechanismu genetického posunu (je to opravdu důležité!) si můžete vyzkoušet jednoduchý experiment. Vezměte si karty a rozdělte si je podle barvy na červené a černé (to jsou naše dvě alely, formy „genu“ pro barvu karty). Každá karta představuje konkrétní kopii, konkrétní kousek DNA. Dejme tomu, že se může každá gameta kombinovat s každou (to je dosti volné kritérium, předpokládáme hermafrodita s možností allo- i autogamie (zygota je tvořena jak splynutím vlastní a cizí gamety (allogamie) tak splynutím dvou vlastních gamet (autogamie), což ale například u rostlin není až tak vzácné. Pokud chcete, můžete uspořádání zkomplikovat zavedením striktní allogamie nebo oddělených pohlaví, což omezí kombinovatelnost gamet, ale základní efekt se projeví tak jako tak). Na začátku máme dvacet gamet vyprodukovaných nultou generací, ve kterých je určitý poměr alel (nemusí to být 10:10, kvůli uspořádání hry by to měla být jakákoliv sudá čísla). Dále víme, že do další generace se může dostat jen deset gamet. Tedy vyberte z vašich dvaceti karet náhodně deset a podívejte se na poměr barev v další generaci. Téměř jistě se bude lišit od původního. I tato generace vyprodukuje 20 gamet, poměr alel (barev) v nich samozřejmě bude ten „nový“ (každá z karet se „zkopíruje“, přesně tak, jak se kopírují řetězce DNA; v našem příkladu vznikají z jedné původní kopie pouze dvě nové, z deseti karet dvacet, proto taky ta zmíněná sudá čísla). A opět vyberte deset gamet přecházejících do další generace a podívejte se na nový poměr alel. Pokud si budete hrát dost dlouho, uvidíte, že poměr náhodně kolísá a třeba dojdete i ke ztrátě/fixaci jedné z barev. A co je důležité – pokud začnete hru znovu (z vašeho výchozího poměru) a vytvoříte stejný počet generací jako poprvé, dojdete téměř jistě k jinému výsledku. A potřetí opět k jinému.

Ve skutečnosti se genetický posun týká najednou velkého množství genů (které mají obvykle více než dvě formy). Vidíte, že i pouhá náhoda stačí k rozrůzněni původně stejných populací, které časem mohou ztratit i schopnost účinně se křížit (potomci křížení budou tvořit méně potomků než jedinci rozmnožující se „uvnitř“ populací nebo budou dokonce sterilní). Může tedy dojít ke vzniku dvou samostatných taxonů. Podobně jako v případě působení selekce je i pro genetický posun důležitá izolace populací, i poměrně malý tok genů z jedné populace do druhé je schopný následky posunu překrýt a udržovat poměr jednotlivých alel v obou populacích stejný (a to ten výchozí).

U genetického posunu je na rozdíl od selekce velice důležitá velikost populace (viz box). Čím je populace menší, tím je vliv náhody výraznější. Vraťte se k vašim kartám. Namíchejte do desíti karet nějaký výchozí poměr barev a pak zkuste několikrát náhodně vybrat z těch deseti karet pět a porovnejte výsledné poměry s výchozím. Pak totéž zopakujte s dvaceti kartami (se stejným poměrem červených a černých), ze kterých budete vybírat deset, a pak ještě se čtyřiceti, ze kterých budete vybírat dvacet. Zjistíte, že průměrná odchylka od původního poměru v procentuálním vyjádření s velikostí „populace“ klesá. Zjištěná závislost samozřejmě platí i pro genetický posun – zatímco ve velkých populacích jsou jeho projevy slabé (poměr alel se mění jen velmi pomalu), v malých mohou být velmi výrazné.

Efektivní velikost populace

Genetická velikost populace závisí nejen na celkovém počtu reprodukčně aktivních jedinců, ale i na rozmnožovacím systému. V podstatě jde o počet možných kombinací jedinců při páření (a tedy genetické informace od nich pocházejících). Například u tzv. harémových zvířat, kdy se rozmnožování účastní velké množství samic a jen několik samců, je možných kombinací mnohem méně než by bylo u stejně početné populace s vyváženým poměrem pohlaví. Proto se při výpočtech genetického posunu velikost populace nějak přepočítává podle způsobu rozmnožování (možných kombinací) na tzv. **efektivní velikost populace**. To je velikost populace s „normálním“ rozmnožováním, která by jevila stejnou intenzitu genetického posunu jako populace studovaná. Efektivní velikost populace je ovlivňována i jinými faktory: náhodným rozptylem v množství potomstva jednotlivých rodičovských párů, početnosti následných generací, reprodukční překryv generací atd.

Zvláštním případem genetického posunu jsou jevy označované jako efekt hrdla láhve a efekt zakladatele. **Efekt hrdla láhve** (často narazíte na anglickou verzi **bottle-neck effect**) se vyskytuje u populace, která prošla silným snížením početnosti, ale přežila a později se její početnost opět zvýšila. Genetická variabilita takové populace je ale většinou výrazně menší než byla před snížením početnosti – došlo k ochuzení o alely, které se „nevešly“ do „hrdla láhve“ (nebyly v těch několika jedincích, kteří přežili, ale vymřely spolu se svými nešťastnými nositeli). Typickým příkladem efektu hrdla láhve mohou být ohrožené druhy živočichů, které jsou chovány v záchranných chovech, například bizon americký (*Bison bison*), či nosorožec tuponosý (*Ceratotherium simum*). Současné populace jsou potomky několika posledních žijících zvířat, takže genetická variabilita populace je prakticky nulová.

Z hlediska biogeografie je mnohem podstatnější **efekt zakladatele** (anglicky **founder effect**). Jde o situaci, kdy nová populace vznikla z několika původních jedinců, kteří se odštěpili od nějaké původní populace. Představte si kolonizaci nějakého ostrova. Daný druh má početnou populaci na pevnině, z níž se náhodou dostane několik jedinců na vzdálený ostrov, kde najdou vhodné prostředí, silně se rozmnoží a založí novou populaci. Genetická variabilita ostrovní populace bude výrazně menší než variabilita populace pevninské – na

ostrov se v několika původních jedincích dostaly jen některé alely, zdaleka ne všechny, které se vyskytují na pevnině. Variabilita populace závisí na jejich zakladatelích. Pokud se náhodou na ostrov dostanou alely na pevnině vzácné, může nová populace vypadat i výrazně jinak než mateřská. Efekt zakladatele se ale neuplatňuje jen při kolonizaci ostrovů. Jeho působení si můžeme představit třeba u malých populací, které se odštěpily na okraji areálu nějakého druhu (případ parapatrické speciace, viz níže). Uplatňuje se také u zavlekaných organismů, kdy do sekundárního areálu je na začátku obvykle zavlečeno jen několik jedinců. U zavlečených organismů dokonce může efekt zakladatele způsobit nečekané problémy při jejich identifikaci. Představte si taxon, který je v primárním areálu hodně variabilní (např. se vyskytují rostliny nízké až vysoké s modrými až bílými květy, se všemi možnými kombinacemi a přechody mezi těmito extrémy). Pokud se do sekundárního areálu dostanou jen extrémní formy (při jednom zavlečení jen několik jedinců vysokých bělokvětvých, při druhém několik nízkých modrokvětvých), může se v sekundárním areálu, kde nevidíme přechodné formy, zdát, že jde o dva velmi dobře odlišitelné taxony.

V přírodě samozřejmě prakticky neexistuje situace, kdy by působil jen přírodní výběr a neuplatňoval se genetický posun a naopak. Intenzita obou procesů závisí zejména na (efektivní) velikosti populace – ve velkých populacích převládá spíše vliv selekce, v malých spíše vliv genetického posunu. Díky genetickému posunu jsou malé populace obecně náchylnější k rychlým změnám (proto taky mnohdy stojí na počátku vzniku nového taxonu).

Zbývá krátce zmínit ještě dva zbývající mikroevoluční procesy. První z nich je **mutace**. Jde o změny genetické informace (jakékoliv, od velmi malých jako je záměna jediného nukleotidu v celém dlouhém řetězci DNA, až po velké, jako jsou přestavby, spojování a rozpad celých chromozómů nebo dokonce znásobení celých chromozomových sad). Různé alely jednoho genu jsou v podstatě mutacemi pozměněná jedna společná předloha. Právě mutace tak generuje genetické odlišnosti mezi jedinci jednoho druhu, které jsou jedním z předpokladů pro fungování selekce a vlastně i genetického posunu. Zároveň však mohou mutace generovat variabilitu i „o úroveň výše“. Minimálně některé změny DNA (hlavně ty „menší“) lze považovat za víceméně náhodné. Je pravděpodobné, že v jednotlivých populacích se vyskytnou různé změny a vznikají tak rozdíly mezi populacemi. Ty mohou někdy být příčinou reprodukční izolace a tedy vzniku nového taxonu.

Poslední z mikroevolučních procesů se v řeči evoluční biologie a populační genetiky označuje jako **migrace**. Jde o pohyb genetické informace (neboli tok genů) mezi jednotlivými populacemi, příp. mezi jednotlivými druhy (při mezidruhovém křížení). Tento proces působí „proti“ vlivu ostatních tří – snižuje odlišnosti mezi jednotlivými populacemi. Proto je pro vznik nových taxonů nutné omezení migrace neboli oddělení těchto taxonů (ať prostorové nebo pomocí různých reprodukčně izolačních mechanismů).

2.4.2. Typy speciace

Z hlediska vzájemné polohy areálů rozeznáváme několik základních typů speciace (viz schématický obrázek č. 8.):

Allopatrická (geografická) speciace je v přírodě pravděpodobně nejčastější. Dochází k ní, jestliže jsou jednotlivé populace druhu dostatečně dlouho izolované neprostupnou geografickou bariérou (např. hory, řeka, zalednění). V typickém případě se jednotlivé populace vyvinou nejprve v geografické poddruhy, které se dále izolují v samostatné druhy.

Parapatrická speciace. K tomuto typu speciace dochází tehdy, jestliže se v některé populaci z okraje areálu vytvoří odlišnost, která se v dané populaci zafixuje. Díky vzniku reprodukčně izolačních mechanismů dojde následně k úplnému odštěpení od původního druhu.

Sympatrická speciace. K sympatrické speciaci dochází mezi populacemi v rámci jediného areálu. V přírodě je poměrně častá u rostlin (např. sympatrická speciace polyploidizací, hybridizací či obojím najednou), u živočichů je zřejmě mnohem vzácnější než předchozí typy speciace.

Aby mohlo obecně ke speciaci dojít, musí být nově vznikající taxony mezi sebou reprodukčně izolovány (nesmí se křížit buď vůbec nebo se alespoň musí křížit přednostně uvnitř vlastní skupiny), protože jinak by se vzniklé rozdíly setřely („smísily“ by se). U allopatrické nebo parapatrické speciace je to jednoduché – křížení brání prostorové oddělení nových populací. Složitější situace je u sympatrické speciace – zde musí vzniknout tzv. reprodukčně izolační mechanismy (viz box). K jejich vzniku dojde v situaci, kdy kříženci jsou z nějakých důvodů méně životaschopní (= mají v průměru méně potomků) než jedinci rozmnožující se „uvnitř“ své skupiny. Nejsnadněji si lze představit situaci, kdy každý z nově vznikajících taxonů preferuje jiný typ potravy a má nějaké speciální přizpůsobení k jejímu získávání (u živočichů) nebo preferuje určitá stanoviště (u rostlin). Kříženec leží svými znaky obvykle „mezi“ rodiči, díky čemuž není schopen „pořádně“ získávat potravu nebo růst na stanovištích ani jednoho ani druhého typu a pokud musí využívat stejné zdroje jako rodičovské taxony, tak v konkurenci s nimi podléhá. Jeho jedinou (a dosti nepravděpodobnou a tedy vzácnou) nadějí je „vynalezení“ nějakého třetího typu potravy nebo stanoviště, pro kterou bude mít nejlepší přizpůsobení zrovna on, ale pak zase začne být zpětné křížení s rodiči nevýhodné pro něj.

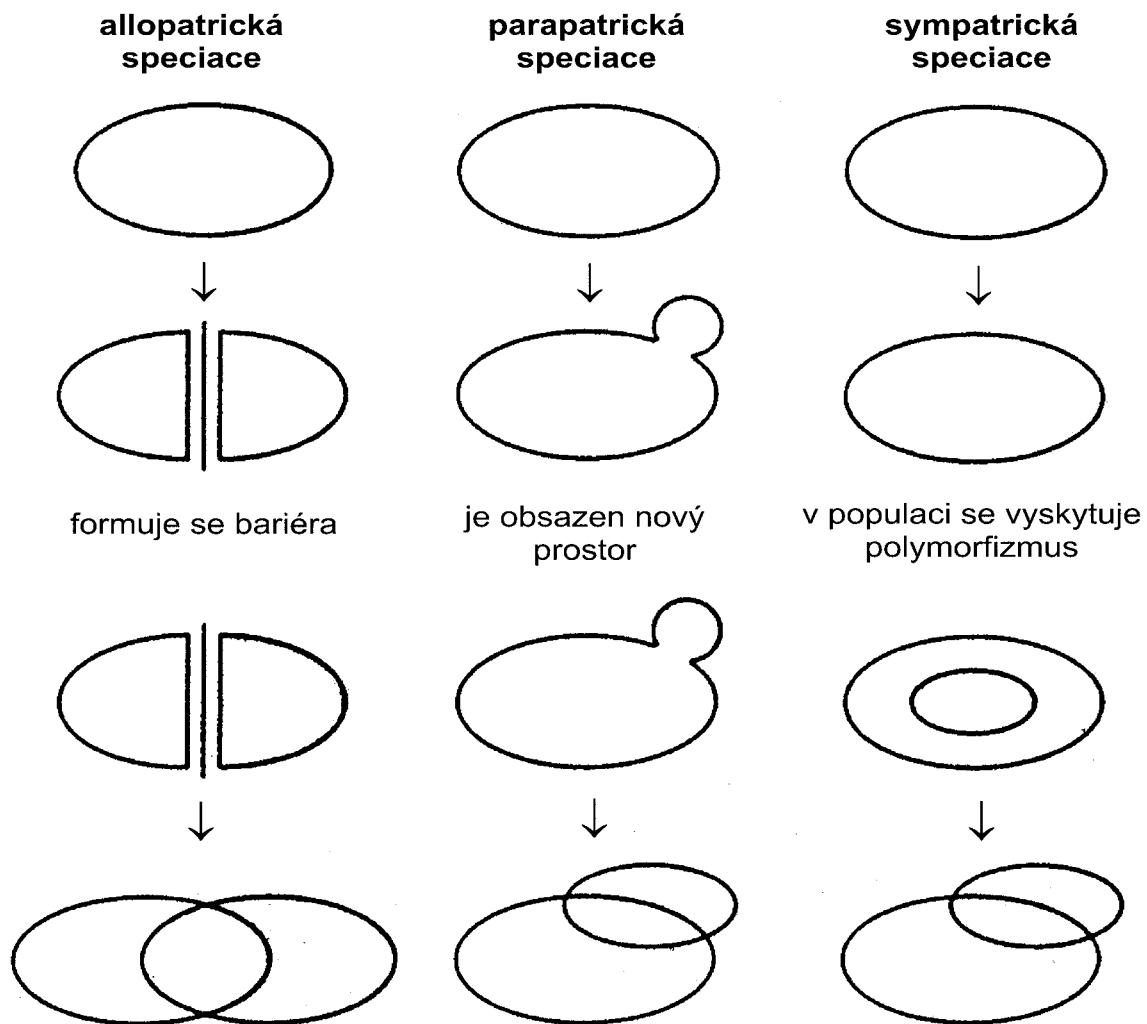
Reprodukčně izolační mechanismy

Úspěšnému křížení jedinců dvou příbuzných samostatných druhů zabraňují **biologické reprodukčně izolační mechanismy (RIM)**. Tyto mechanismy mohou snižovat životaschopnost či plodnost hybridů (*postzygotické RIM*) nebo znemožňovat splynutí jejich pohlavních buněk (tzv. *prezygotické RIM*).

Postzygotické RIM jsou například genetická inkompatibilita (neschopnost tvorby gamet kvůli různosti genetické informace od jednotlivých rodičů, např. se liší počty chromozómů nebo spolu chromozómy dobře nepárují, díky čemuž neproběhne správně meióza) nebo embryonální mortalita.

Mezi prezygotické RIM patří například *stanovištní izolace* (paraziti na různých hostitelích, jiné biotopové preference), *časová izolace* (např. nepřekrývající se doba kvetení u rostlin v průběhu sezóny), *etologická izolace* (sexuální přitažlivost mezi samci a samicemi různých druhů je velmi malá –

feromony, předkopulační chování), *mechanická izolace* (odlišná stavba kopulačních orgánů hmyzu), *pylová inkompatibilita rostlin* a další.



Obr. 8 Schématický průběh jednotlivých typů speciace

Adaptivní radiace

Jako adaptivní radiaci označujeme rychlé rozrůznění (speciaci) jednoho předka v mnoho dceřiných taxonů. S jistým zjednodušením lze tvrdit, že je typická pro situaci, kdy onen předek obsadil nové, volné prostředí (prázdne niky) bez konkurence jiných organismů. Pak může dojít ke specializaci na různý způsob života (u živočichů např. různý typ potravy, u rostlin specializace na různá stanoviště) a následně k vytvoření reprodukčních bariér a vzniku samostatných taxonů.

S projevy adaptivní radiace se často setkáváme na oceánských ostrovech, zvláště geologicky mladých, které pro ni poskytují ideální podmínky – představují relativně malé, uzavřené a izolované prostředí, takže se na ně dostane jen omezený počet organismů, které pak nacházejí volné prostředí, které mohou obsadit. Příklady najdeme jak mezi živočichy (např. Darwinovy pěnkavy – rody *Geospiza*, *Camarhynchus*, *Cactospiza*, *Platyspiza*, *Certhidea* a

Pinaroloxias – na Galapágách a šatovníci – čeleď Drepanididae – na Havajských ostrovech), tak mezi rostlinami (např. sukulentní netřeskovité rostliny rodu *Aeonium* nebo rod *Argyranthemum* příbuzný kopretinám na Kanárských ostrovech). Mimo oceánické ostrovy můžeme jako příklad adaptivní radiace uvést rozruznění ryb cichlid ve středoafričských jezerech.

2.4.2.1. Polyploidizace

Jedním z důležitých mechanismů sympatrické speciace je **polyploidizace**, tedy vznik polyploidů. Nejprve se pokusíme vysvětlit některé základní pojmy. „Základní“ stav u rostlin a živočichů (u jiných organismů to může být jinak) je diploidie. To znamená, že organismus má od každého chromozómu ve svém genomu právě dvě kopie, jednu zděděnou od otce a jednu od matky. U polyploidních organismů došlo ke zmnožení celých chromozómových sad, takže v genomu najdeme od každého chromozómu více kopií, např. čtyři, tj. dvě od otce a dvě od matky, vzácně se vyskytují i liché násobky. (Na tomto místě upozorňujeme na jistý terminologický zmatek – pokud budete číst o průběhu meiózy a pohlavním rozmnožování nebo o tzv. rodozměně u rostlin, používají se pojmy diploidní a haploidní v trošku jiném smyslu: normální počet chromozómů v tělních buňkách se označuje jako diploidní (i u polyploida!), poloviční počet, který najdeme v gametách, jako haploidní). Podle počtu chromozómových sad označujeme stupeň ploidie. Počet chromozómů v jedné sadě se nazývá **základní chromozomové číslo** a značí se písmenem x . Počet chromozómů v somatických buňkách se označuje „ $2n$ “. Somatické buňky diploidního organismu tedy obsahují dvě sady, lze tedy psát $2n = 2x$, u triploidního organismu jsou to tři sady ($2n = 3x$), u tetraploidního čtyři ($2n = 4x$), atd.

K polyploidizaci může docházet různým způsobem. Jedním z mechanismů je narušení normálního buněčného dělení (mitózy), kdy dojde ke zdvojnásobení počtu chromozómů, které ale není následováno jejich rozchodem do nových buněk (tj. všechny zůstanou v jedné buňce). Může to být způsobeno například tepelným šokem, mechanickým poškozením nebo některými látkami (známý je např. alkaloid kolchicin, který se používá k umělému vytváření polyploidů). Pokud se to stane na začátku ontogeneze organismu při prvním dělení zygoty, je celý jedinec polyploidní. Je také možné, že k polyploidizaci dojde později a polyploidní je jen část (třeba jen jedna větev rostliny) organismu. Protože u rostlin vznikají pohlavní buňky až na konci ontogeneze (narozdíl od mnohobuněčných živočichů), budou mít gamety vzniklé v květech na této větvi také zdvojnásobený počet chromozómů a jejich kombinací může vzniknout polyploidní potomstvo. Druhým hlavním mechanismem je výskyt tzv. neredukovaných gamet – to znamená, že při tvorbě gamet dojde k poruše v meióze, díky které mají některé gamety stejný počet chromozómů jako tělní buňky a nikoliv normální poloviční. Zatímco prostým znásobením počtu chromozómů v somatických buňkách mohou vznikat jen sudé ploidní stupně, křížení normální („redukované“) a neredukované gamety umožňuje vysvětlit vznik lichých ploidních stupňů. Liché ploidní stupně mohou vznikat také při mezidruhovém křížení rodičovských druhů lišících se počtem sad chromozómů.

Podle původu chromozómů se rozlišují dva typy polyploidie. Jako **autopolyploidie** se označuje situace, kdy všechny chromozómy pocházejí od

jednoho jedince (došlo ke zdvojení), případně od jedinců jednoho druhu, kteří mají chromozómy (ve smyslu pořadí bazí DNA) téměř stejné. Naopak pokud dojde ke zkřížení dvou různých druhů a následné polyploidizaci u křížence, hovoříme o **allopolyploidii**.

U živočichů a u hub je polyploidie obecně vzácná, u rostlin je mnohem hojnější. Odhaduje se, že alespoň jednou ve své evoluci jí prošla asi většina krytosemenných rostlin (odhady se pohybují zhruba mezi 50–70% dnešních druhů) a naprostá většina kapradin (podle některých autorů 95%), častá je asi i u mechorostů a některých skupin řas, vzácná je naopak u nahosemenných rostlin.

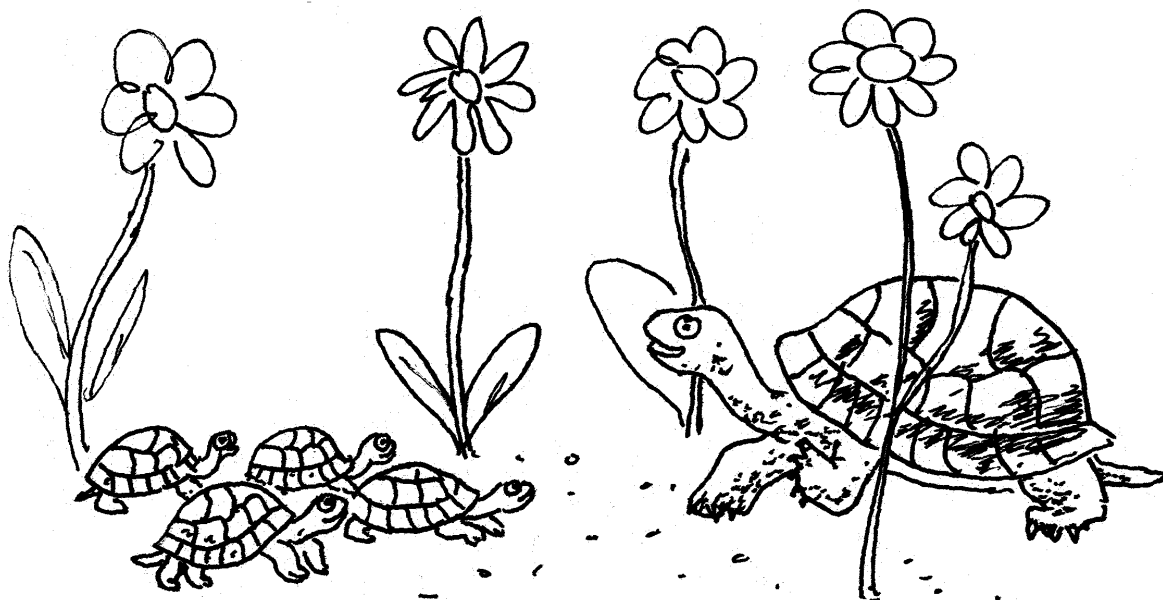
V některých rodech může opakovaná polyploidizace (auto- i allo-) vést k celým polyploidním komplexům, ve kterých nacházíme několik „základních“ diploidních druhů, od nich odvozených tetraploidů, křížením tetraploidů a diploidů a následnou polyploidizací vzniklých hexaploidů, atd. V některých případech se objevují i mezilehlé liché ploidní stupně (triploidi, pentaploidi, atd.), často je to spojeno se speciálními rozmnožovacími systémy (liché ploidie vzniknou křížením různých sudých ploidních stupňů, zvláštní způsoby rozmnožování je pak pomáhají dlouhodobě udržet). Existují i rody, kde diploidní druhy již vymřely a známe jen odvozené polyploidy. Počet chromozómových sad (stupeň ploidie) může dosahovat velmi vysokých hodnot, rekord drží zřejmě druh *Ophioglossum reticulatum* (rod se česky jmenuje hadilka neboli hadí jazyk, patří mezi kapradiny), který může mít až 1440 chromozómů a jde zřejmě o 96-ploidní druh.

Důležitou vlastností polyploidů je, že jednotlivé ploidní stupně jsou od sebe většinou dobře reprodukčně izolovány. Kříženci první generace mohou sice vznikat, ale obvykle jsou neplodní (lichý počet sad chromozómů, díky čemuž není možná normální meióza a tedy tvorba gamet). Polyploidizace je tak jednou (velmi častou) z možností, jak může dojít k reprodukční izolaci a následně speciaci sympatricky se vyskytujících taxonů. Přiznáváme ale, že skutečnost není tak jednoduchá jako nastíněné základní schéma. V některých případech může docházet i k toku genů mezi jednotlivými ploidními stupni, takže izolace není dokonalá. Podrobný popis těchto jevů, byť nesmírně zajímavých, je ale dosti složitý a značně přesahuje možnosti této brožurky.

Krátce (skutečnost je opět daleko komplikovanější) zmíníme některé další jevy, které umožňují sympatrickou speciaci u rostlin, vzácněji i u živočichů. Někdy může vzniknout nový druh i hybridizací dvou různých druhů i bez polyploidizace, zejména pokud k ní dochází opakovaně. Velmi rozmanité možnosti poskytují různé „podivné“ způsoby rozmnožování rostlin jako např. apomixie (základní přehled viz brožurka BiO Rozmnožování organizmů z roku 2000). U některých skupin rostlin snadno dochází k přestavbám chromozómů, jejich spojování nebo naopak rozpadu, což je opět důvodem k reprodukční izolaci (podobně jako u polyploidizace případní zpětní kříženci nemají sudý počet chromozómů nebo se jejich přestavěné chromozómy správně nepárují a nemohou normálně tvořit gamety). Podobná situace je i u některých živočichů, například u rejska obecného (*Sorex araneus*), jehož areál výskytu sahá od Španělska po střední Sibiř. V rámci celého areálu vytváří tento druh několik

desítek chromozómových ras, které jsou více či méně reprodukčně izolovány (nikoli však sousedící rasy).

Ještě závěrečná poznámka. Všechny tyto „podivnosti“ značně narušují obecnou představu o speciaci jako o „štěpení“ mateřským druhů na druhy dceřinné. Tato představa platí víceméně dobře pro většinu živočichů, ale zejména u rostlin se významně uplatňují i další způsoby speciace, což bohužel mnohé knihy o evoluci ignorují (asi je píše hlavně zoologové). Jak vidíte, díky autopolyploidizaci může jeden rodičovský druh dát vznik jedinému „potomkovi“ (není zde žádná dichotomie, žádný rozpad areálů), a co je horší, při allopolyploidizaci nebo hybridizaci vzniká nový druh „spojením“ nějakých dvou rodičovských druhů, které se od sebe kdysi oddělily. V některých skupinách rostlin (např. zmíněné polyploidní komplexy) se tak setkáváme s doslova síťovitou evolucí. Polyploidie také mohou vznikat několikrát nezávisle (na několika různých lokalitách a v různém čase, ale ze stejných rodičů), což opět kontrastuje s obecnou představou jedné speciální události.



A HLAVNĚ SI DĚTI PAMATUJTE, ŽE OBŘI JSOU JEN
TAKOVÉ POKÁDKOVÉ VÝMYSLY.

MB 05

3. OSTROVNÍ BIOGEOGRAFIE

Ostrovni biogeografie je nejmladším oborem biogeografie a v současné době prochází velmi dynamickým vývojem. Základním předpokladem celé koncepce ostrovni biogeografie je **heterogenita prostředí**, v němž organizmy žijí. V takovém prostředí se střídají nehostinné plochy s plochami, na kterých daný druh nalézá vhodné podmínky ke svému životu. Klasickým příkladem jsou ostrovy rozestlé po mořských pláních. Ovšem v kontextu ostrovni biogeografie má termín **ostrov** daleko širší význam. V tomto pojetí mohou být ostrovy oddělené horské oblasti, oázy v poušti, jezera, jeskyně, výchozy určitých typů hornin, ale i městské parky a pro parazity to v jistém smyslu mohou být jejich hostitelské organizmy. Jak vyplývá z tohoto krátkého výčtu, je „ostrůvkovitost“ prostředí naprosto běžným jevem a ostrovem může být takřka cokoli. Záleží pouze na druhu, z jehož pohledu dané prostředí studujeme.

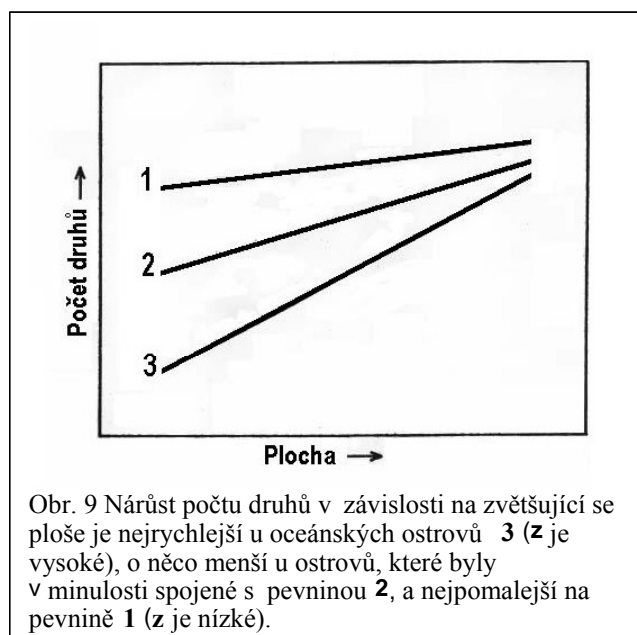
Na biogeografii ostrovů lze pohlížet třemi různými způsoby, které bývají často chápány jako alternativní způsoby vysvětlení druhového bohatství ostrovních společenstev. Ve skutečnosti se tyto přístupy vzájemně prolínají a doplňují.

- První způsob je zaměřen na **diverzitu stanovišť** a vhodnost ostrovů jako stanoviště pro různé druhy.
- Druhým způsobem je McArthurova a Wilsonova **teorie rovnovážného stavu**.
- Třetí způsob je **evoluční**, sleduje interakci mezi osídlováním ostrova a probíhajícími evolučními procesy.

3.1. Vliv plochy a diverzity stanovišť

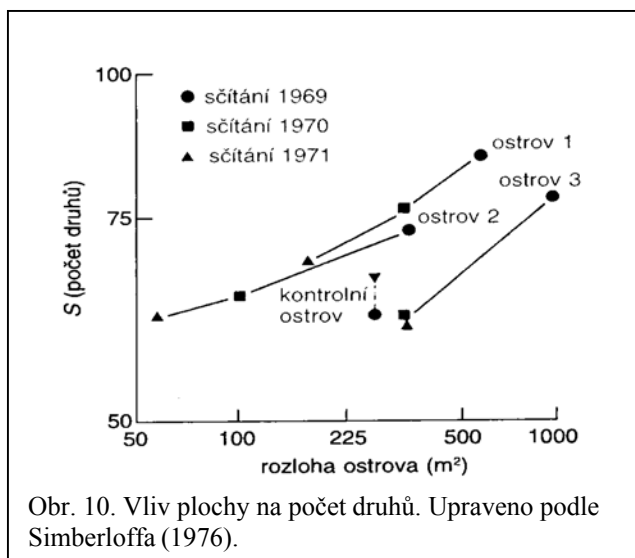
Nejjednodušší způsob vysvětlení výskytu většího počtu druhů na větších ostrovech vychází ze skutečnosti, že větší oblasti prostě zahrnují více odlišných typů stanovišť.

Počet druhů se s rostoucí plochou zvětšuje podle vztahu $S = cA^z$, kde S představuje druhovou bohatost, A plochu v km^2 , c je konstanta udávající počet druhů je-li $A = 1$ a konečně z je konstanta udávající sklon křivky. Obvykle tato konstanta, která je specifická pro dané prostředí, nabývá hodnot 0,2 až 0,3. Její hodnoty ale rostou s rostoucí izolovaností prostředí (obr. 9). Znamená to, že v rámci nahodile zvolené pevninské oblasti (s výjimkou tropických pralesů, kde z může nabývat hodnot až 0,8) je nárůst počtu druhů s rostoucí plochou výrazně



pozvolnější ($z = 0,1$ až $0,15$) než například u oceánských ostrovů nebo jeskynních komplexů ($z = 0,35; 0,7$).

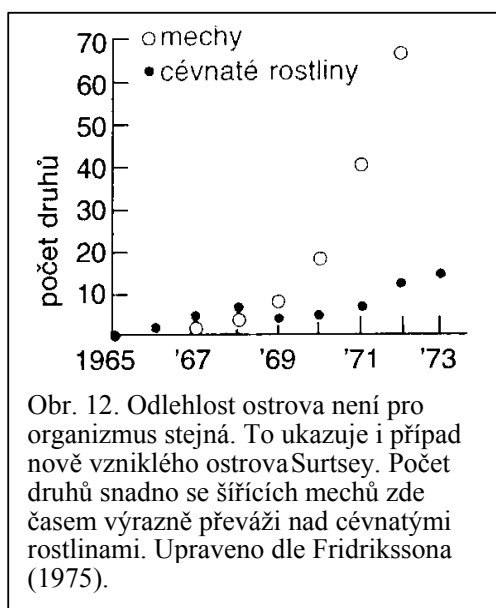
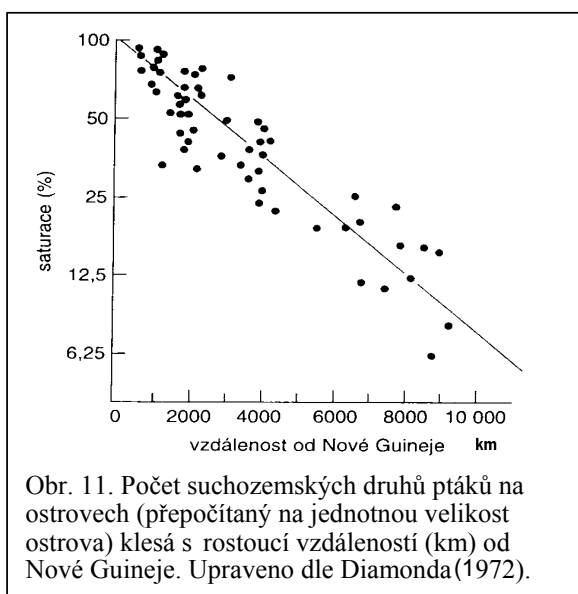
Počet druhů se nezvyšuje pouze s plochou, ale i s rostoucí diverzitou stanovišť. Avšak plocha a diverzita vzájemně úzce souvisí a není tedy možné rozhodnout, který z faktorů má pro počet druhů větší význam.



Představu o vlivu plochy ostrova na počet druhů poskytuje pokus na mangrovových ostrovech (jedná se o velmi homogenní prostředí) v „Bay of Florida“. Na několika malých ostrovech proběhla inventarizace počtu druhů hmyzu, pavouků, štírů a stejnonožců a následně byla za pomoci motorové pily a hrubé síly zmenšena rozloha ostrůvků. Pokles počtu druhů se projevil již v následujícím roce (viz obr. 10) (Simberloff 1976).

Předcházející část ukazuje, jak se mění počet druhů v závislosti na ploše. To ale nevysvětluje, proč se na srovnatelně velké ploše pevniny vyskytuje více druhů než na ostrově.

Jedním z vysvětlujících faktorů je odlehlost ostrova (obr. 11), která není pro různé druhy stejná (obr. 12). Znamená to tedy, že ostrov může být natolik odlehlý, že není v silách daného druhu se na něj dostat nebo zatím neměl dostatek času, aby ostrov nalezl. Skutečnost, že na ostrově žije méně druhů než

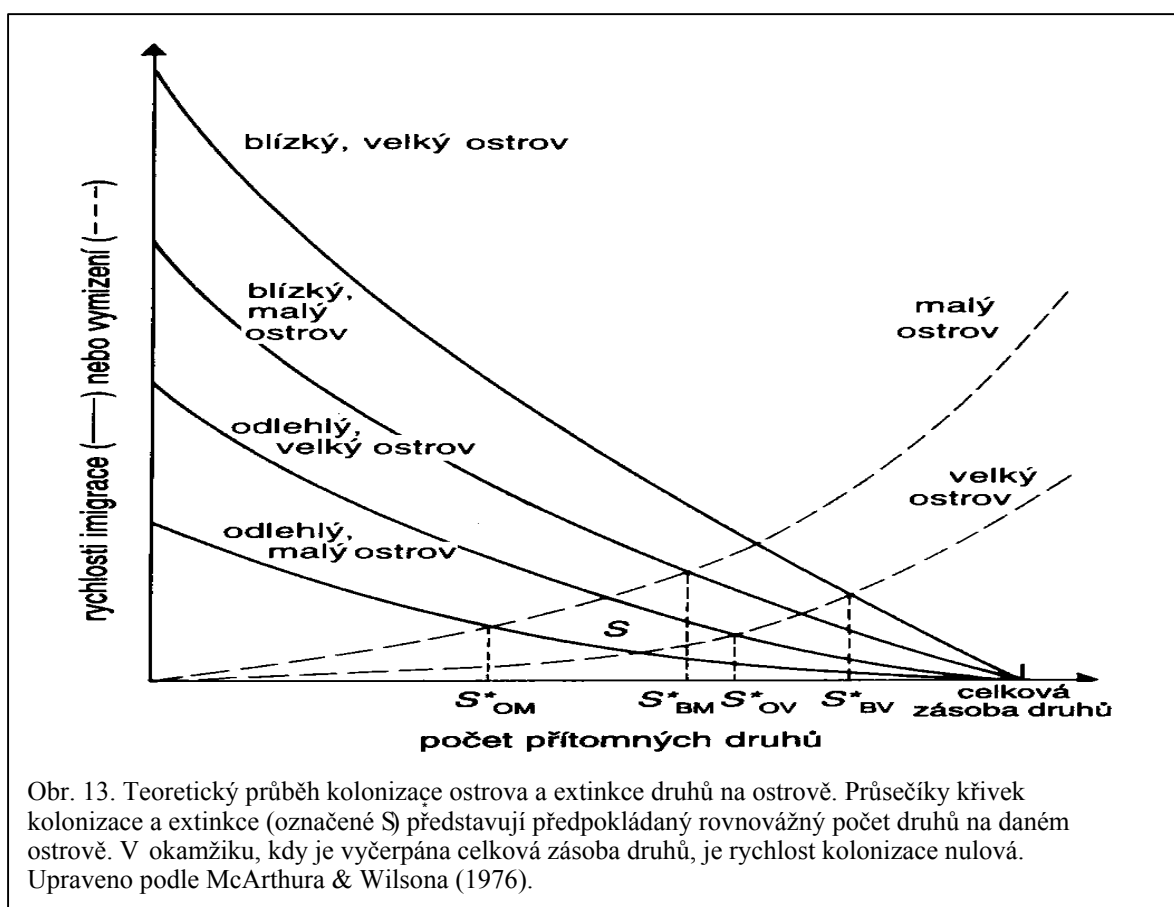


srovnatelně velké ploše pevniny, je tedy zapříčiněna nižší diverzitou stanovišť a odlehlostí ostrova.

3.2. McArthurova a Wilsonova teorie rovnovážného stavu (Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie)

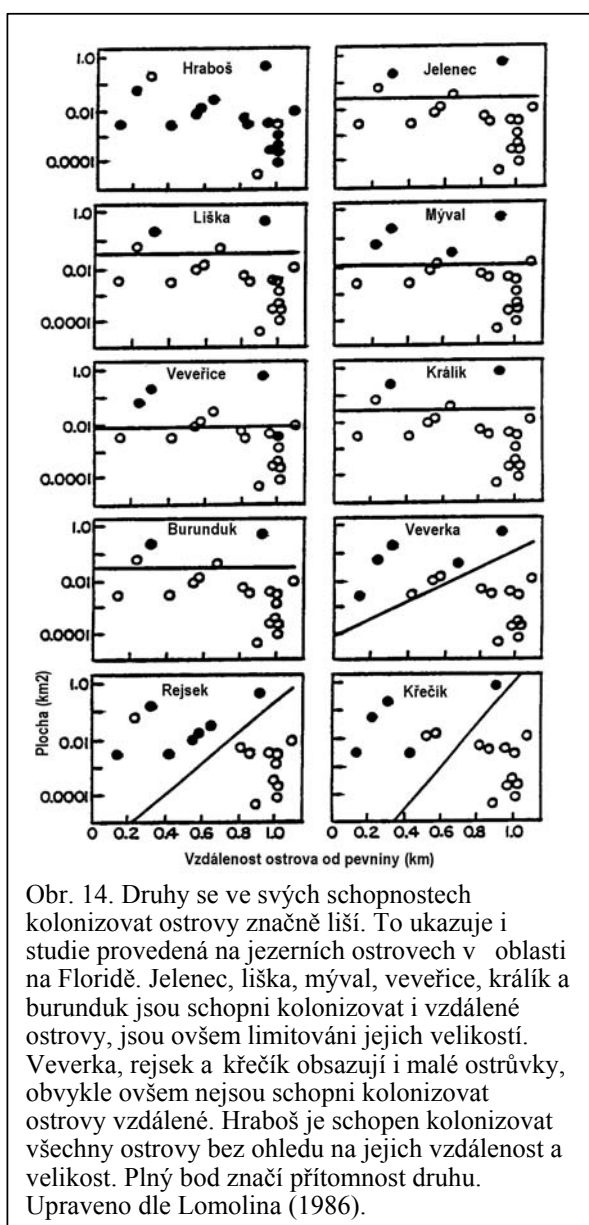
Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie je založena na dvou hlavních procesech, které na ostrovech probíhají. Jedná se především o **kolonizaci** ostrova novými druhy a o náhodné **vymírání** (extinkci) některého ze stávajících druhů. Na ostrově se jednoduše čas od času objeví nějaký druh, který tu doposud nebyl, a naopak některý druh vyhyne. Jestliže předpokládáme, že všechny druhy mají stejnou šanci kolonizovat daný ostrov a zároveň jsou stejně náchylné k vymření, klesá pravděpodobnost kolonizace lineárně s každým novým druhem, který se na ostrově objeví. V okamžiku, kdy se počet druhů na ostrově vyrovná počtu druhů přicházejících pro kolonizaci ostrova v úvahu (tzv. „species pool“), klesne pravděpodobnost kolonizace na hodnotu nula. Naproti tomu pravděpodobnost, že nějaký druh vyhyne, se zvyšuje s rostoucím počtem druhů na ostrově.

Výsledkem těchto dvou procesů je určitá dynamická rovnováha v celkovém počtu druhů, které se na daném ostrově vyskytují (obr. 13). Tato rovnováha nastává v čase, kdy se pravděpodobnost kolonizace vyrovná pravděpodobnosti extinkce. Dynamická rovnováha znamená, že počet druhů na ostrově je v čase přibližně neměnný, ale druhové složení se může měnit.¹



¹ Tento jev je doložen pokusy na mangrovových ostrůvcích v oblasti Florida Keys. Na několika z nich byla chemicky kompletně vyhubena fauna bezobratlých. Asi za 200 dnů se celkový počet druhů ustálil na stejné úrovni jako před zásahem, druhové složení ale bylo jiné a průběžně se měnilo přibližně o 3 druhy během dvou let (SIMBERLOFF & WILSON 1969).

Rovnovázný počet druhů na ostrově je zásadně ovlivňován několika skutečnostmi. Jsou to především: velikost ostrova, izolovanost ostrova, „species pool“ (tj. počet druhů, které mohou ostrov kolonizovat) a stáří ostrova. Pravděpodobnost kolonizace ostrova je totiž vyšší, čím větší je plocha ostrova a čím blíže pevniny se ostrov nachází. Pro případného kolonizátora je přirozeně snazší najít velký a blízký ostrov než ostrov malý a vzdálený (viz obr. 5). Naopak na malých ostrovech mohou přežít pouze méně početné populace druhů, které tak snáze podléhají nahodilému vyhynutí. Pravděpodobnost extinkce tedy s rostoucí plochou ostrova klesá. Velké ostrovy by tedy měly být osídleny větším počtem druhů než ostrovy malé a ostrovy vzdálené.



V reálném světě celou situaci poněkud komplikuje skutečnost, že kolonizační schopnosti jednotlivých druhů nejsou rovnocenné (viz obr. 14). Na ostrovech se tedy jako první objeví druhy, které se snadno šíří. Jsou to například mechy a kapradiny šířící se pomocí spor, lišejníky, drobní živočichové (želvušky, vířníci, pavouci, korýši, hmyz), mořští ptáci. Schopnost kolonizovat ostrov však není dána pouze schopností šíření, ale záleží i na ostatních vlastnostech druhu. Přežití druhu na ostrově závisí také na tom, zda tam druh nalezne pro sebe příznivé prostředí. Například semenožravý pták se nemůže usadit na ostrově dříve, než se tam objeví rostlina, jejímiž semeny se živí, predátor může osídlit pouze ostrov s dostatečným množstvím kořisti (predátoři na ostrovech často úplně chybí) a epifytická rostlina se na bezlesém ostrůvku také neuchytí. Zajímavé je, že mezi první úspěšné kolonizátory pustých sopečných ostrovů krom mechů a kapradin patří i mrchožravý hmyz a pavouci, kteří se živí neúspěšnými

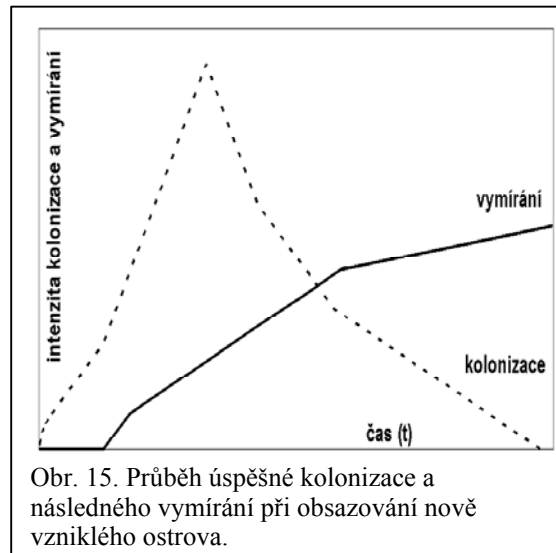
kolonizátory.

Ve skutečnosti se tedy pravděpodobnost úspěšné kolonizace ostrova z počátku mírně zvyšuje (první kolonizátoři připravují podmínky pro další druhy), avšak s přibývajícím druhem dochází i ke zvýšení míry konkurence na ostrově a zlomu v míře úspěšné kolonizace. Od tohoto bodu hodnota její

pravděpodobnosti klesá až k nule, která je dosažena v okamžiku, kdy je vyčerpán celý „species pool“ (všichni možní kolonizátoři již ostrov obsadili) (obr. 15).

Teorie rovnovážného stavu je v řadě předpokladů shodná s teorií diverzity stanovišť. Obě uvažují větší počet druhů na větších ostrovech a vliv odlehlosti ostrova na jeho druhové bohatství.

Specifickou vlastností teorie rovnovážného stavu je ustavení dynamické rovnováhy v počtu druhů na ostrově. Obě teorie však současně zanedbávají proces evoluce a tedy vznik nových druhů.



3.3. Evoluce na ostrovech

Evoluční procesy probíhající na ostrovech mohou mít v některých případech na druhové bohatství větší vliv než kolonizace a extinkce. V malých a izolovaných populacích, typických pro ostrovní společenstva, se mikroevoluční procesy (hlavně genetický posun) projevují mnohem výrazněji než ve velkých a náhodnou migrací promíchávaných populací na pevnině.

Dokladem pro rychlý průběh evoluce na ostrovech je vysoký počet endemických druhů, který se zvyšuje s rostoucí a déle trvající izolovaností.²

Nejen vlastnosti ostrova, ale i vlastnosti daného druhu ovlivňují schopnost vytvářet endemické formy. Takovou klíčovou vlastností je především schopnost šíření. Nejvyšší počty endemických druhů se vyskytují ve skupinách s nízkou a naopak nejnižší ve skupinách s vysokou schopností šíření. U dobře se šířících druhů se v důsledku přílivu nových imigrantů nemohou výrazně uplatnit uvedené mikroevoluční procesy.

V evolučních změnách postihujících ostrovní populace organismů je možné pozorovat určité trendy. Jedná se především o změnu velikosti těla – obří (gigantismus) a trpasličí (nanismus) ostrovní formy – ztrátu schopnosti šíření a rozšíření spektra obývaných biotopů (ekologické niky).

Tendence některých organismů vytvářet v podmínkách ostrovních biotopů velké (ještěři, někteří hlodavci, stromové formy u jinak bylinných hvězdicovitých rostlin) nebo naopak malé formy (třetihorní sloni ze středomořských ostrovů dorůstající velikosti ovce) je dobře doložená. Dosud ji ale nejsme schopni uspokojivě vysvětlit. Jedna z teorií vypracovaných pro

² Při srovnání druhového bohatství cichlid jezera Tanganika (starobylé a hluboké jezero Africké příkopové propadliny) a Rudolfova jezera (= jezero Tana, vodní nádrž izolovaná po přerušení spojení s řekou Nil teprve před 5 000 lety) byl nalezen značný rozdíl v počtu druhů i v míře endemizmu. Tanganika hostila 214 druhů cichlid, z toho 80 % endemitů, kdežto v Rudolfově jezeře žilo 37 druhů, z nichž pouhých 16 % bylo endemických (Fryer & Iles 1972).

živočichy předpokládá existenci určité energeticky optimální velikosti těla, které se všechny druhy snaží dosáhnout (malé se zvětšují, velké zmenšují). Tento posun ale není možný v prostředí s velkým počtem druhů a vysokou intenzitou konkurence (na pevnině) a projeví se až v druhově chudém prostředí ostrova. Poněkud obecnější možnost je opět založena na absenci konkurence a predace na ostrově. Daný druh se tak může lépe přizpůsobit lokálním podmínkám. Stromové formy rostlin jsou naopak vysvětlovány velkou mírou konkurence. Ostrovy častěji kolonizují byliny (lépe se šíří), ale konkurence mezi nimi posléze vede k prosazení vyšších forem.

U ostrovních druhů se často setkáváme se ztrátou schopnosti šíření, není totiž kam se šířit, ba je zde dokonce velké riziko, že pokud se jedinec pokusí přesunout někam daleko, skončí v moři. Výsledkem jsou nelétavé formy ptáků, hmyzu (umožňuje to i častá absence predátorů) a velká těžká semena rostlin.

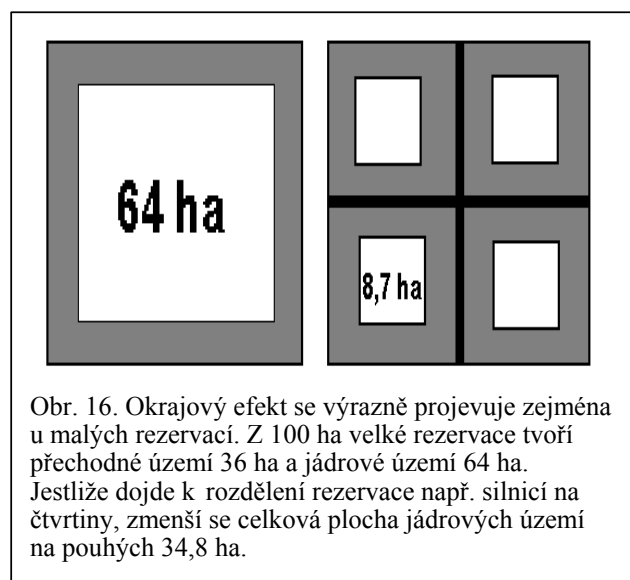
Darwinovy pěnkavy z Galapážského souostroví a Havajští šatovníci jsou typickými příklady obsazování nových ekologických nik (viz box Adaptivní radiace, kap. 2.4.2.). To v těchto případech dokonce vedlo až ke vzniku nových druhů. Na ostrovech jsou zdroje (potrava, voda, úkryty atp.) velmi omezené, důsledkem toho je vysoká míra konkurence (kompetice) především mezi jedinci téhož druhu (využívají tentýž zdroj). Konkurenční tlak je tudíž nutí využívat i jiné, alternativní zdroje a tím pádem dochází obsazování nik nových.

Společenstva ostrovů mohou být druhově chudší nejen proto, že doba potřebná k jejich kolonizaci nebyla dostatečně dlouhá, ale také z důvodu časového omezení probíhající evoluce.

3.4. Ostrovní biogeografie a ochrana přírody

Překvapivé, i když po úvaze logické, je využití teorie ostrovní biogeografie v ochraně přírody. Rezervace a chráněná území jsou vlastně ostrovy původního prostředí uprostřed moře lidmi silně ovlivněné krajiny a stejně tak se i chovají. Důsledkem jejich omezené velikosti je stejně jako u ostrovů ochuzování druhového bohatství (ostrovní efekt), což je v přímém rozporu s primární funkcí rezervací, tj. uchovávat druhové bohatství. Možností, jak se tohoto negativního jevu vyvarovat, je zakládat rezervace dostatečně velké, aby uchovaly co nejvíce druhů. To je v praxi často nemožné, a proto se objevila otázka, zda je lepší více malých nebo méně velkých rezervací.

Malé rezervace snáze podléhají ostrovnímu efektu druhového ochuzování a více se v nich projevuje tzv. **okrajový efekt**. Dochází k velkému nárůstu přechodných okrajových biotopů (např. přechod mezi loukou a lesem) – **ekotonů** a drastickému zmenšení vnitřní plochy rezervace (obr. 16). V ekotonech se projevuje vliv obou biotopů a mohou zde tudíž žít úplně jiné druhy, než které



bylo původně zamýšleno chránit. Ve velkých rezervacích nedochází k tak výraznému poklesu počtu druhů vlivem ostrovního efektu a neprojevuje se ani efekt okrajový. Naopak malé rezervace díky své vzájemné izolaci snáze odolají zhoubným účinkům epidemických chorob, které by mohly zlikvidovat jednu velkou rezervaci. Jsou-li tyto malé rezervace zakládány v rámci velké heterogenní oblasti, mohou dokonce hostit více druhů než rezervace velká.³ Některé druhy, zvláště ty s nízkou populační hustotou, je možné účinně chránit pouze ve velkých oblastech. Pro takové případy je vhodná jedna velká rezervace.⁴

Jednoznačná odpověď na otázku, zda je lepší více malých nebo méně velkých rezervací, pravděpodobně neexistuje a dokonce se jí lze několika způsoby i poměrně snadno vyhnout. Určitou míru vymírání, které je v každé rezervaci nevyhnutelné, lze totiž kompenzovat migrací. Na této myšlence je založena takzvaná krajinná ekologie a aktivní tvorba krajiny. Cílem je propojit jednotlivé rezervace (biocentra) sítí biokoridorů a přechodů v jakousi síť (v ČR se nazývá ÚSES – územní systém ekologické stability). Problémem zůstává nedostatek znalostí o vlastnostech a potřebách různých druhů. Vhodný biokoridor např. pro vydru může znamenat nepřekonatelnou překážku pro sysla a naopak. Také nevíme, jaké důsledky může přinést propojení některých izolovaných populací, které se na lokalitě mohou udržovat právě díky její izolaci.

Jinou možností je několikastupňová ochrana přírody. Je logicky nemožné vyloučit veškerou lidskou činnost z rozsáhlých území. Je proto volena méně přísná ochrana celku (chráněné krajinné oblasti). Ve výjimečných situacích jsou přísně chráněna i velká území (národní parky), ovšem i zde jsou vyčleněny určité menší plochy, kde je ochrana méně přísná (I. až III. zóna národního parku).

I přes některá doporučení a návrhy plynoucí z teorie ostrovní biogeografie závisí ochrana přírody hlavně na dobrých znalostech ekologie jednotlivých druhů a především vůli je chránit.

³ Na největším ostrově Galapážského souostroví Isabele se vyskytovalo 344 druhů suchozemských rostlin. Na skupině menších ostrovů o stejné celkové ploše však bylo zjištěno 609 druhů (Quinn & Harrison 1988).

⁴ Minimální životaschopná populace medvěda grizzlyho, s 95% pravděpodobností, že přežije 100 let, by měla obsahovat 50 až 90 jedinců. Na základě znalosti velikosti teritoria zjistíme, že rezervace by měla mít rozlohu 1000 až 13500 km² (Shaffer & Samson 1985).

4. HISTORIE ZEMĚ

V předchozích kapitolách jste se dočetli o některých vlastnostech areálu výskytu různých taxonů, především pak, že tyto areály nejsou v čase stálé, neboť se mění v souvislosti se změnami biotických a především abiotických podmínek okolního prostředí. Zmiňovány byly také některé důvody, které mohou být příčinou těchto změn, především pak schopnost organismů na změny v prostředí reagovat, ať již změnou ve stavbě těla či fyziologickými přizpůsobeními nebo jednoduše přesunem do míst, jejichž podmínky jim lépe vyhovují.

Podíváme-li se však na areály výskytu některých organismů, zjistíme, že vypadají poněkud zvláště a že je na základě znalostí jejich způsobu života a možností šíření nejsme schopni vysvětlit. Jako příklad si můžeme uvést areál výskytu ptáků z podtřídy běžců (Ratitae), kam patří mj. africký pštros dvouprstý (*Struthio camelus*), jihoamerický nandu pampový (*Rhea americana*), australský emu (*Dromaius novaehollandiae*) nebo novozélandský kivi jižní (*Apteryx australis*). Tito ptáci jsou vzájemně příbuzní, což znamená, že vznikli z jednoho předka, jehož potomci se následně rozšířili na současná místa výskytu. Otázka, která se naskýtá, zní, jak se takový kivi jižní, který není schopen létat ani plavat, dostal na Nový Zéland, jenž je natolik odlehlý, že na něm před příchodem člověka nežili žádní savci (s výjimkou dvou druhů netopýrů), kteří jsou pro šíření na velké vzdálenosti mnohem lépe uzpůsobeni. Zároveň nesmíme zapomenout, že se i většina ostatních příslušníků podtřídy běžců musela nějak dostat na kontinenty, které v současnosti obývají, a že k šíření přes oceán nejsou vybaveni lépe, než zmiňovaný kivi. Odpovědí by mohlo být, že předek běžců schopen létat byl, tudíž se rozšířil na výše zmiňovaná místa a teprve pak všichni jeho potomci nezávisle na sobě ztratili schopnost letu. To však není příliš pravděpodobné a navíc je to v rozporu s paleontologickými doklady. Mnohem jednodušší vysvětlení nám nabízí obor s biologii zdánlivě nesouvisející - geologie. Podobně jako rozmístění organismů a složení fauny a flóry na Zemi není jednotné a stálé, tak ani poloha jednotlivých kontinentů nebyla vždy taková, jak ji známe v současnosti. Abychom mohli správně pochopit skladbu bioty na naší planetě v přítomnosti, je nezbytné přiblížit si její historický vývoj. Na současné rozšíření organismů měly totiž velký vliv události během dlouhé historie Země, především pak dva faktory: již zmiňované změny v poloze kontinentů a měnící se podnebí. Právě tyto dva jevy nám umožňují vysvětlit nejen jak ptáci z podtřídy běžců překonali moře, ale i mnohé další podivnosti v rozšíření organismů, které jsou jinak vysvětlitelné dosti těžko.

4.1. Teorie deskové tektoniky

Teorii o pohybu kontinentů jako první formuloval v roce 1912 Alfred Wegener pod názvem **teorie kontinentálního driftu**. Ta byla od té doby na základě novějších poznatků postupně modifikována, takže dnes hovoříme o **teorii (modelu) deskové tektoniky**. Tato teorie vysvětluje většinu tektonické a seismické aktivity ve svrchním obalu planety Země vzájemným působením litosférických desek, které nemusí vždy přímo souviset s rozdělením povrchu Země na kontinenty a oceány. Každá z těchto desek je v relativním pohybu

vzhledem k deskám ostatním. Jednotlivé desky jsou od sebe odděleny třemi typy rozhraní: 1. oceánskými hřbety (kde vzniká oceánská kůra), 2. hlubokomořskými příkopy (kde je zemská kůra tavena a tím de facto zaniká) a 3. transformními zlomy (kde kůra nevzniká ani nezaniká). Základním principem deskové tektoniky je, že množství kůry vyprodukované na rozhraních typu 1 musí odpovídat množství kůry zanikající na rozhraních typu 2.

4.2. Změny zemského podnebí

Jedním z charakteristických rysů podnebí na naší planetě je střídání ročních období. Tento jev je někdy chybně vysvětlován mírně eliptickým tvarem zemské oběžné dráhy, neboli že v zimě je zima proto, jelikož v té době je Země od Slunce nejdál. Kdyby tomu tak bylo, musela by být zima nebo léto na obou polokoulích současně; jak ovšem víme, je tomu přesně naopak. (Pozn.: zemská oběžná dráha je sice opravdu eliptická, ale Země je Slunci nejbliže v lednu, takže na severní polokouli tento faktor působí naopak velmi mírné oteplení v zimě a mírné ochlazení v létě.) Excentricita (výstřednost) zemské oběžné dráhy je na tak velkou změnu podnebí příliš malá (činí pouze $\pm 2\%$). Střídání léta a zimy je způsobeno sklonem zemské osy vůči ekliptice (rovině oběžné dráhy) o $23,5^\circ$. V létě je severní polokoule ke Slunci mírně přivrácena a v zimě odvrácena, zatímco na jižní polokouli je tomu naopak. V rovníkových oblastech se Slunce na své zdánlivé dráze oblohou odchyľuje od zenitu (nadhlavníku) jen mírně a je tam proto po celý rok téměř stálá teplota. Z uvedených údajů by bylo možné vyvodit, že na jižní polokouli budou chladnější zimy a horká léta, neboť se tam účinek sklonu osy sčítá s působením měnící se vzdálenosti od Slunce (Austrálie je v tamním létě Slunci nejbliže nejen zdánlivě, ale i kilometricky). Jelikož ale v přírodě nic není jednoduché, kupodivu opak je pravdou. Je to způsobeno tím, že na jižní polokouli leží většina rozlohy moří a oceánů a toto obrovské množství vody svou tepelnou kapacitou, která je větší než kapacita souše (tj. stejná plocha vody potřebuje na ohřátí o jeden stupeň Celsia podstatně víc tepla než stejná rozloha pevniny), působí jako ohromný tepelný akumulátor, který na jižní polokouli snižuje rozdíly mezi létem a zimou podstatně účinněji než na severu.

Sklon zemské osy ani excentricita zemské oběžné dráhy nejsou stále stejné, mění se s určitou periodou. Vývoj podnebí na Zemi podle současných poznatků nejvíce ovlivňovaly právě změny parametrů zemské oběžné dráhy spolu se změnami polohy kontinentů. Jako první dal tyto skutečnosti do souvislosti a jejich vliv na změny podnebí popsal srbský vědec Milutin Milanković, po kterém byly později pojmenovány. Konkrétní parametry a popis Milankovićových cyklů jsou uvedeny v rámečku.

Základy Milankovičovy teorie

V krátkodobém i dlouhodobém měřítku množství sluneční energie, které dopadá na zemský povrch, kolísá. Různé zeměpisné šířky, a tedy proměnlivé části moře a pevniny, získávají různá množství tepla, což se projevuje změnami atmosférického a oceánického proudění. V ročním měřítku mluvíme o střídání ročních dob, ale v dlouhodobém cyklu je obraz podstatně složitější:

1. Sklon zemské osy se mění v periodě 40 tisíc let v rozmezí od 21,8° do 24,4° a v současnosti se snižuje o polovinu úhlové vteřiny (0,00013°) za rok. Maxima dosáhl před 10 tisíci lety. Má vliv na pozici polárních kruhů a tropických obratníků. Cyklus 40 tisíc let je charakteristický pro teplé a chladné oscilace svrchního pliocénu a starého pleistocénu před 2,5 - 1 milionem let.

2. Země obíhá kolem Slunce po eliptické dráze, jejíž excentricita se mění od nuly (kruhovatá dráha) do 0,06 v cyklu necelých 100 tisíc let. V průběhu posledních 100 tisíc let dosahovala excentricita hodnotu 0,02 nebo méně. Současná hodnota je 0,0167 a maximum 0,019 dosažené před 10 tisíci lety bylo velmi nízké. Podstatná maxima se odehrávala před 110, 200, 300, 600, 700 a 960 tisíci lety. Menší maxima před 400, 500, 800 a 880 tisíci lety. Stotisícový klimatický cyklus ovládá klima posledního milionu let a přehlazuje důležitější čtyřicetitisícový cyklus, pravděpodobně proto, že ledovce narostly do takových rozměrů, že teplotní setrvačnost systému potlačila kratší cyklus. Při vysoké excentricitě je sezónní rozdíl v množství sluneční energie mezi nejbližším (perihelion) a nejuvzdálenějším (aphelion) bodem zemské dráhy vzhledem ke Slunci až 30 %, v současné době dosahuje asi 7 %, při kruhové dráze je nulový.

3. Třetí cyklická variace se nazývá **precese** zemské osy. Následkem gravitačního působení Slunce a Měsíce opisuje zemská osa kruh, který je dokončen každých 26 tisíc let.

Milankovičovy orbitální parametry se dají vystopovat až do paleozoika a jejich postavení je zřejmě ústřední.

Důležité je, že každá světová šířka reaguje poněkud odlišně na každý ze tří základních Milankovičových parametrů. Například hladiny jezer na Saharě nejvíc reagují na precesní cyklus přibližně 21 tisíc let, zatímco severský ledovec je řízen nejdelším cyklem. Výsledkem je mnoha úrovně předivno skládajících se či vylučujících se reakcí zemského systému. Pokud do klimatického systému navíc zavedeme pozorovaný megacyklus 250 tisíc let a kratší cykly o délce trvání 12, 7, 3 a 1 tisíc let, získáváme soustavu, která je bez hierarchické analýzy naprosto nepřehledná. Kromě toho totiž ještě existují cykly o délce trvání 7, 20, 100, 400 let i cykly trvající až 200 milionů let. V takovém případě se nemůžeme divit, že někteří klimatologové považují slovo cyklus za neslušné a na objevitele nových cyklů se dívají jako na nepřítele!

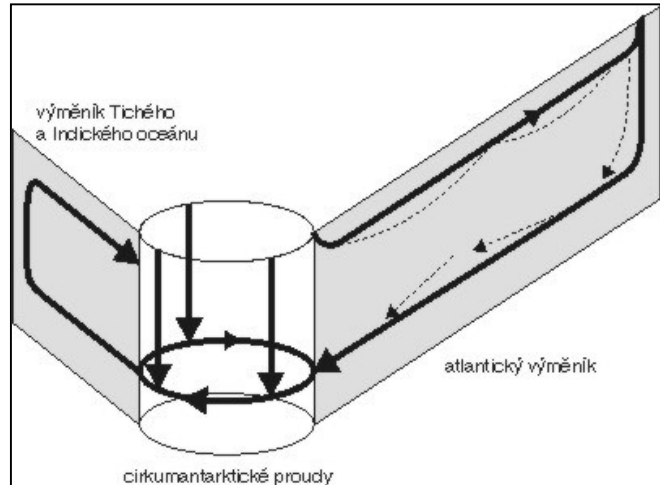
převzato z článku Cílek (1995c)

4.3. Oceánská cirkulace – globální změny počasí

Jedním z nejdůležitějších faktorů, jež určují chod počasí na celé Zemi, je oceánské proudění neboli cirkulace. V globálním měřítku existují dva velké systémy atmosférické cirkulace: ENSO (El Niño-Southern Oscillation) a NAO (North Atlantic Oscillation). Překládáme je jako jižní oscilace-El Niño a severoatlantická oscilace. Základem ENSO i NAO je oceánický výměník termohalinní cirkulace.

V oceánech se cirkulace odehrává přibližně ve třech patrech, která jsou na různých místech propojena “výtahy” – místy výstupů či poklesů různě teplých a slaných vod. Jako první patro můžeme označit povrchovou, větrem podmíněnou cirkulaci, jež se odehrává do hloubek okolo 1000 m a jejímž typickým představitelem je Gofský proud v Atlantickém oceánu. Druhé patro tvoří střední cirkulace, která byla dlouho považována za jednotvárnou, pomalou a nezajímavou, než se v posledních letech ukázalo, že právě zde dochází ke zkratům mezi povrchovým a hlubokým prouděním. Spodní patro pak vytváří již zmiňovaný oceánský výměník (obr.

17), který je též známý jako termohalinní výměník nebo hluboký slaný proud. Oceánský výměník propojuje atlantickou a tichomořskou cirkulaci a představuje tak hlavní globální rozvod původně sluneční energie zachycené oceánem. Oceánský výměník v zásadě teče v nejhlubším patře oceánu, ale zároveň přibírá vody ze středního patra a také v dlouhých úsecích vystupuje na povrch a opět sestupuje dolů. Srdcem výměníku



Obr. 17. Schéma oceánského výměníku

je antarktická cirkulace. Antarktida je obklopena pásmem riftových hřbetů, které stáčí hlubinné proudění do velkého oválu obepínajícího celý kontinent - jako by se při dně kolem Antarktidy točil obrovský vír. Z tohoto víru vycházejí dvě větve, z nichž jedna probíhá Atlantikem (říká se jí atlantický výměník - Atlantic Conveyor) a určuje severoatlantickou oscilaci a druhá prochází Tichým oceánem (protivýměník Tichého a Indického oceánu - Pacific and Indian Anticonveyor) a ovlivňuje jižní oscilaci.

Činnost výměníku si můžeme představit následujícím způsobem. V subtropické oblasti jižního Atlantiku dochází k obrovskému odparu. Odpařená voda je nahrazována studenou vodou, která proudí středním patrem směrem od Antarktidy. Tato voda se v rovníkové atlantické oblasti rychle otepluje, ale díky odparu získává větší hustotu. Ponořuje se do hloubek okolo 800 m a směřuje dál k Islandu. Severoatlantická oscilace je založena na rozdílu tlaků, a to na pověstné azorské výši a islandské níži, o kterých často slyšíme v televizních předpovědích počasí. Vinou silných západních větrů, které unášejí mořskou vlhkost dál do Eurasie, ztrácí severní Atlantik asi 0,18 milionu m³/s. Tato chybějící voda musí pochopitelně odněkud přitéct a tím je dán základní směr středního a hlubokého proudění v Atlantiku - směrem od Antarktidy. Tento proud však mezitím podešel rovník, smísil se s těžkými, slanými vodami rovníkového pásma a je teplý. Na povrch vystupuje zejména v zimě, kdy od severu vanou silné polární větry (podobné těm, které odhrnují povrchové vody systému ENSO u peruánských břehů - viz dále), v oblasti kolem Islandu. Zde atlantický výměník odevzdá teplo, voda ztratí určitou část objemu, ztěžkne a

ponoří se. Putuje pak nazpátek podél dna Atlantiku, až konečně jižně od mysu Dobré naděje opět narazí na srdce výměníku - na cirkumantarktické proudění. Tím se dostane do výše zmiňovaného velkého víru, který je navíc sycen sladkými, ale velmi chladnými vodami padajícími z antarktického šelfu. Tato směs pak podél dna Tichého a Indického oceánu vstupuje do protivýměníku a účastní se systému ENSO.

Podstatou jižní oscilace jsou rovněž rozdíly v atmosférickém tlaku, a to zhruba nad Jižní Amerikou a Austrálií. Je-li rozdíl tlaku veliký, pak směrem od Jižní Ameriky vanou silné větry, které v podobě monzunu přinášejí vláhu do jihovýchodní Asie, Indie a k východnímu pobřeží Afriky. Je-li rozdíl tlaku malý, pak větry ztrácejí sílu a srážky padají nad pouštními oblastmi And nebo vyprší nad mořem. Monzun zeslábně a Indii odkázanou na vodu odpařenou v tropické části Tichého oceánu postihne sucho. Rozdíly v tlaku si představme jako houpačku: čím je tlak v Jižní Americe vyšší, tím je v Austrálii nižší.

Rozdíl atmosférického tlaku přímo závisí na teplotě oceánu. Za normální situace narážejí mořské větry na hradbu And, která je stáčí na sever. Silné pobřežní proudění odtlačuje povrchovou vrstvu teplé vody a umožňuje tak výstup živinami bohatých, hlubších chladných vod, kterým říkáme Peruánský nebo Humboldtův proud. Správná funkce jižní oscilace však vytváří past, které říkáme El Niño. Silné větry pasátové cirkulace nejenom ženou mraky s vláhou napříč Tichým oceánem, ale také tlačí na mořskou hladinu. Postupně zvyšují hladinu oceánu u Austrálie až o 20–40 cm. A když větry zeslábnou, tak se tato voda pochopitelně vrací nazpět k pobřeží Jižní Ameriky. A je to přitom ta nejteplejší povrchová voda, ohřátá tropickým sluncem. Příliv teplé vody blokuje výstup hlubokých studených proudů. Pobřežní vody se oteplí až o 11 °C a houpačka se ustálí v katastrofické středové poloze. Vzorec celkové cirkulace nad Tichým oceánem se změní, teplé proudění se stáčí až ke Skalistým horám, kde panuje buď velmi teplé počasí, anebo vzdušná vlhkost vymrzne v podobě sněhové kalamity.

Pro oba systémy, ENSO i NAO, je nesmírně důležitá funkce spojnic, které jsme pracovně označili jako “výtahy” mezi jednotlivými patry výměníku. Víme o nich zatím velmi málo. Severoatlantická oscilace má takové výtahy nejméně tři - leží v oblasti Sargasového, Labradorského a Grónského moře. Tyto výtahy si představme jako víceméně ohraničené oblasti, ve kterých dochází k vertikálnímu mísení pomocí sestupujícího a vystupujícího proudění. Je zde směšována povrchová a hluboká voda, takže voda z povrchu může vstupovat do středního nebo spodního patra oceánického proudění a naopak.

4.4. Vývoj Země

V následujících odstavcích bude stručně nastíněn vývoj naší planety z hlediska změn v globálním podnebí a polohy jednotlivých kontinentů s poznámkami o vlivu těchto událostí na rozšíření organismů. Pro úplnost začneme od samotných počátků.

Všeobecně se soudí, že Země vznikla před 4560 miliony let kondenzací kosmického prachu i větších těles. Postupným ochlazováním původně tekutého zemského tělesa se na jeho povrchu vytvořila pevná kůra, na níž v důsledku

pokračujícího ochlazování planety kondenzovaly vodní páry (na které byla tehdejší atmosféra bohatá), čímž vznikly oceány a moře. Jejich existence byla nejspíše klíčovým momentem pro vznik života. Podmínky mimo vodní prostřední byly totiž pro existenci života (alespoň v té formě, jaký známe dnes) velmi nepříznivé a pro nás jen obtížně představitelné. Atmosféra se pravděpodobně skládala kromě již zmiňovaných vodních par převážně z methanu, amoniaku a vodíku. Kyslík v tehdejší atmosféře patrně úplně chyběl (atmosféra měla tudíž redukční vlastnosti, nikoliv oxidační jako je tomu dnes), takže neexistovala ani ozónová vrstva okolo Země, která má v současnosti funkci jakéhosi ochranného štítu pro život proti zhoubným vlivům z vesmíru. Na povrch planety tak dopadalo nejen velké množství meteoritů, které dnes z větší části shoří při průchodu atmosférou, ale především ultrafialové záření, jež má na většinu životních pochodů negativní vliv. Prvotní život se proto mohl rozvíjet pouze v hlubších vodách, neboť s přibývajícím hloubkou vody ubývá nejen světla (středněvlnného záření), ale i množství ultrafialového (tedy krátkovlnného) záření.

Jak je zřejmé z předchozího odstavce, jedním z důležitých milníků ve vývoji podnebí na Zemi byl vznik fotosyntézy, který je na základě některých nepřímých důkazů kladen do období před minimálně 3750 milióny let. Prvními producenty kyslíku byly pravděpodobně sinice nebo jiné fotosyntetizující prokaryotní organizmy. Než se však začal kyslík uvolňovat do atmosféry, bylo ho obrovské množství spotřebováno při nejrůznějších oxidačních reakcích, především se železem. Teprve poté, co byla všechna dostupná povrchová ložiska dvojmocného železa zoxidována na železo trojmocné, mohla se začít měnit původní anaerobní atmosféra na atmosféru aerobní. K tomu došlo před 1800–2000 milióny let.

Spolehlivé fosilní doklady nejstarších mnohobuněčných organizmů, o kterých bude tato brožura převážně pojednávat, pocházejí z doby před přibližně 590 milióny let, tedy z období pozdního prekambria. Jedná se o celé společenstvo organizmů a jeho poměrně náhlé objevení ve fosilním záznamu je dáváno do souvislosti se zvýšením koncentrace kyslíku v atmosféře. Podle lokality v jižní Austrálii, odkud bylo popsáno, je toto společenstvo nazýváno jako **ediakarská fauna** (někdy též vendská), neboť většina těchto fosilií je považována za živočichy, ačkoliv jejich souvislost s ostatními živočichy mladších období je dosud nejasná.

Na konci období prekambria (přibližně před 570 až 540 milióny let) došlo k rozpadu tehdejšího superkontinentu Rodinie doprovázenému největším kontinentálním zaledněním v historii Země (i v tropickém pásmu dosahovaly ledovce až k pobřeží), které mělo charakter několika ledových dob. Toto výrazné ochlazení podnebí, které muselo mít vliv i na oceánské prostředí, pravděpodobně způsobilo vymření ediakarské fauny.

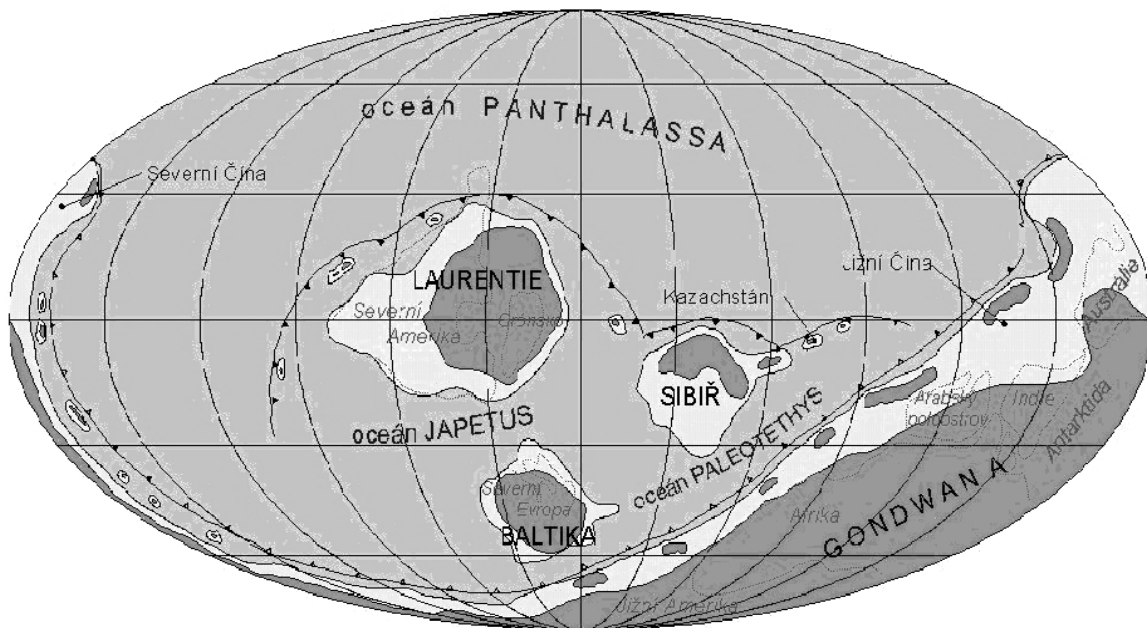
4.4.1. Kambrium (543 až 490 miliónů let)

Během celého kambria docházelo k postupnému globálnímu oteplování podnebí. Výkyvy ve výšce mořské hladiny dosáhly maxima na počátku

středního a na konci svrchního kambria. Ve spodním a středním kambriu docházelo naopak k poklesu mořské hladiny.

Paleogeografická situace v kambriu je výsledkem procesů, které mají svůj počátek ve svrchním prekambriu (starohorách), v rozpadu superkontinentu Rodinie. Již ve spodním kambriu lze na základě paleomagnetických výzkumů vyčlenit pět kontinentů: Převážně na jižní polokouli se rozprostíral mohutný kontinent Gondwana, tvořený dnešní Antarktidou, Afrikou, Jižní Amerikou, Austrálií a indickým, arabským, severočínským a jihočínským subkontinentem. V rovníkové oblasti se nacházely sibiřský a kazašský kontinent a dále kontinent Laurentie, tvořený dnešním Grónskem a velkou částí dnešní Severní Ameriky. V oblasti jižního polárního kruhu, mezi Laurentií a Gondwanou, se nacházel kontinent Baltika, tvořený dnešní severní Evropou. Ostatní stavební jednotky budoucí Evropy (včetně částí dnešního českého masivu) byly v té době začleněny v severním okraji Gondwany. Mezi Baltikou a Laurentií se otevíral oceán Japetus. Prostor mezi Baltikou a Gondwanou vyplňoval oceán Paleotethys. Na severní polokouli se rozprostíral oceán Panthalassa (obr. 18).

Ústup ledovců na počátku kambria způsobil zvýšení hladiny moří a v důsledku toho zaplavení nížinných pobřežních oblastí kontinentů, čímž vznikla rozsáhlá mělká přibřežní (epikontinentální) moře. Životní prostředí tehdejších organismů bylo ve srovnání se současnou situací dosti uniformní (jednalo se pouze o různé typy mořského prostředí a hlavním diferencujícím parametrem byla hloubka). Celosvětové oteplení oživilo oceánskou cirkulaci, což mělo za následek transport vod bohatých na fosfor z hlubin na mělčiny. Tím se vytvořily podmínky pro rozvoj fytoplanktonu, který svojí činností následně zvýšil obsah kyslíku v atmosféře. Toto množství kyslíku již bylo schopné alespoň částečně pohlcovat ultrafialové záření dopadající na zemský povrch z kosmu a díky tomu se i mělké vody staly obyvatelnými pro většinu organismů. Následkem zvýšení obsahu fosforu v oceánských vodách však bylo také zvýšení množství vápníku. Většina skupin tehdejších organismů však nebyla na takovéto koncentrace vápníku zvyklá, a proto jeho přebytky ukládala ve formě vnějších a vnitřních schránek a koster. Toto náhlé objevení mnoha skupin organismů ve fosilním záznamu je označováno jako kambriická exploze. Dalším důvodem pro náhlý vznik a diferenciaci mnoha forem organismů bylo velké množství volných ekologických nik po vymřelé ediakarské fauně.



Obr. 18. Rozložení kontinentů ve svrchním kambriu

4.4.2. Ordovik (490 až 443 miliónů let)

Do konce spodního ordoviku pokračovalo oteplování podnebí. Ve svrchním ordoviku se však podnebí celkově ochladilo a v polárních oblastech Gondwany došlo ke vzniku rozsáhlého zalednění. Hladina světového oceánu se zvedala až do svrchního ordoviku, kdy kulminovala. Celkově byla o několik set metrů vyšší než je hladina dnešní. Značné části tehdejších kontinentů byly zalaty mělkým epikontinentálním mořem. Na konci ordoviku došlo v souvislosti se vznikem ledovců k významnému poklesu hladiny světového oceánu.

Pozice hlavních kontinentálních bloků byly v ordoviku podobné jako v kambriu. Gondwana se rozkládala převážně na jižní polokouli a během celého staršího paleozoika vykonávala složité rotační pohyby. Ze severního okraje Gondwany se během ordoviku oddělilo několik tzv. perigondwanských mikrokontinentů, které se pohybovaly na sever, směrem k Baltice a Laurentii. Jako první se oddělil mikrokontinent Avalonie (její východní část se dnes nachází v Evropě a je za ni považována například většina Anglie). Baltika se začala rychle přibližovat k Laurentii a tím docházelo k uzavírání oceánu Japetus. Laurentie se nacházela v rovníkové oblasti a přibližoval se k ní také sibiřský kontinent.

Vznik kontinentálních ledovců v pozdním ordoviku měl pravděpodobně vliv i na rozšíření tehdejších organismů, ačkoliv většina forem života byla stále ještě odkázána na vodní (převážně mořské) prostředí.

4.4.3. Silur (443 až 417 miliónů let)

Na počátku siluru došlo k významnému globálnímu oteplení, které vyvrcholilo v devonu. Na pólech chyběly ledové čepice a rozsáhlé části kontinentů byly zalaty mořem. Na konci siluru došlo k poklesu mořské hladiny.

V siluru vznikl spojením Laurentie, Baltiky a Avalonie nový kontinent Laurusie. Laurusie se nacházela v rovníkové oblasti, sibiřský, kazašský a severočínský kontinent se rozkládal na severní polokouli v mírných

zeměpisných šířkách. Na pozici Gondwany v siluru existuje více názorů. Jižní pól mohl být v oblasti dnešní střední Afriky nebo mohl být v oblasti dnešní Jižní Ameriky a Gondwana by pak ležela severněji, blíže k Laurusii. Většina Gondwany se však zcela jistě nacházela v polárních oblastech a pouze oblast odpovídající dnešní Austrálii zasahovala do tropického pásma.

Až do středního siluru byly všechny pevniny, bez ohledu na zeměpisnou šířku a podnebné poměry, jen nehostinnou pustinou, kde skalní podklad byl kryt maximálně jen povlakem sinic a řas. Díky postupnému oteplování podnebí, které se v blízkosti rovníku změnilo až na tropické, a kolísání hladiny (místy až úplnému vysychání) šelfových moří došlo v pozdním siluru ke vzniku suchozemských rostlin. Tyto nejstarší rostliny známé ze svrchnosilurských sedimentů jsou řazeny do skupiny *Rhyniophyta*.

4.4.4. Devon (417 až 354 miliónů let)

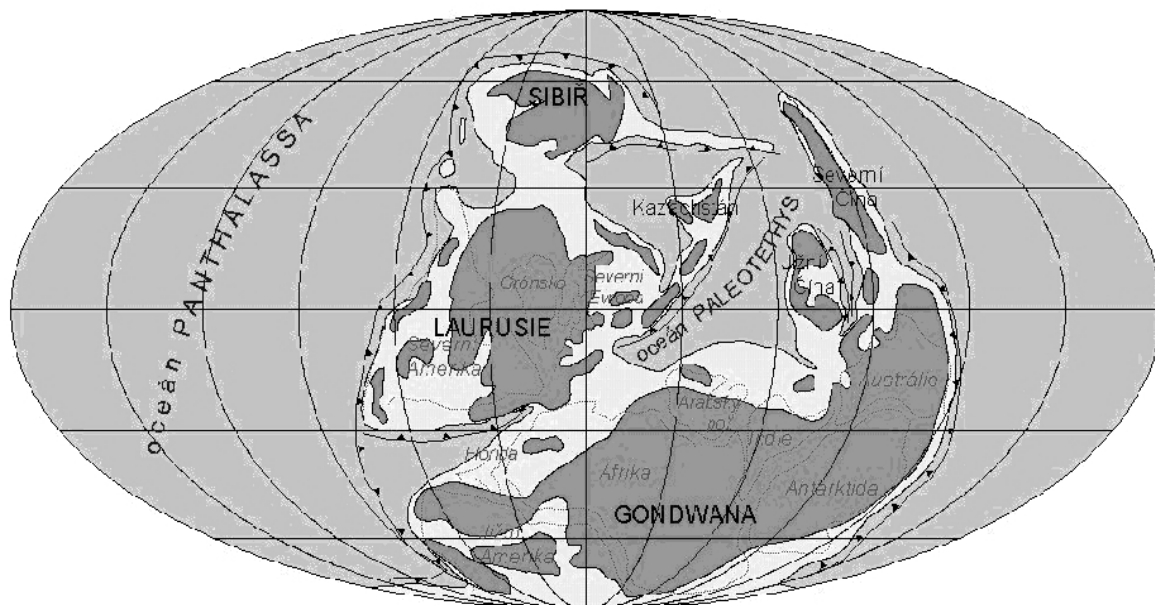
Do středního devonu přetrvávalo velmi teplé aridní (suché) podnebí, ve svrchním devonu však začalo ochlazování, které vyvrcholilo na hranici devonu a karbonu. Došlo rovněž k zalednění jižních polárních oblastí Gondwany. Hladina světového oceánu se do svrchního devonu zvyšovala, avšak na konci devonu došlo opět k jejímu poklesu.

Postavení hlavních kontinentálních bloků bylo podobné jako v siluru. Laurusie se nacházela v rovníkové oblasti a přibližoval se k ní sibiřský a kazašský kontinent. Od Gondwany se oddělil jihočínský a severočínský kontinent. Gondwana se nacházela na jižní polokouli, ale stejně jako v siluru nejsou názory na její přesnou lokalizaci jednotné (obr. 19).

Na konci siluru a ve spodním devonu se hlavní tektonická aktivita přesunula do oblasti oceánu Paleotethys, neboť byla ukončena kaledonská orogeneze (vrásnění), jejímž průvodním jevem byl všeobecný výzdvih mořského dna, při kterém došlo ke změlčení moře (díky tomu byla většina kontinentů od středního devonu vzájemně oddělena pouze pásem šelfových moří) a někdy i k úplnému vynoření do té doby zaplavených pevnin. Za ustupujícím mořem zůstávaly bahnitě močály, mělké laguny a rozsáhlá jezera. Teplé vody prosluněných mělkých vodních nádrží, obohacených o živiny splachované z pevniny, však byly chudé na kyslík.

Existence suchozemských rostlin měla za následek mj. vznik humusové vrstvy, která již v raném devonu umožnila výstup na souš některým skupinám bezobratlých a rozvoj (adaptivní radiaci) roztočů, štírů a bezkřídlého hmyzu. Ve středním devonu se objevily další skupiny rostlin. Dominovaly plavuně (*Lycopodiophyta*), dále se objevily primitivní skupiny přesliček (*Equisetophyta*) a kapradin (*Polypodiophyta*) a předchůdci nahosemenných rostlin, tzv. předsemenné rostliny (*Progymnospermae*) a snad i první nahosemenné (*Gymnospermae*). Plavuně vytvořily první stromové formy (řád *Lepidodendrales*) a na řadě míst došlo poprvé ke vzniku souvislého vegetačního pokryvu. V důsledku toho se množství kyslíku v atmosféře zvýšilo (podle odhadů různých autorů) na 20 až 50% dnešního stavu. Ozónová vrstva byla ale slabší a tedy i méně účinná při odštiňování ultrafialového záření než je tomu dnes. Poměrně náhlý vznik mnoha skupin živočichů, včetně obojživelníků (k jejich vzniku pravděpodobně přispěly i mělké,

na kyslík chudé a často vysychající vodní nádrže) bývá dáván do souvislosti se vzestupem množství kyslíku v atmosféře.



Obr. 19. Rozložení kontinentů ve svrchním devonu

4.4.5. Karbon (354 až 290 miliónů let)

Pro období karbonu bylo typické podnebí se značnými teplotními rozdíly mezi rovníkovými a polárními oblastmi, takže se poprvé v historii Země vytvořila klimatická pásma, jak je známe v současnosti. Na Gondwaně, v oblasti jižního pólu, se nacházelo rozsáhlé zalednění. Střídání glaciálů (dob ledových) a interglaciálů (dob meziledových) způsobovalo rychlé kolísání hladiny světového oceánu. Tyto podmínky byly v oblastech s vlhkým (humidním) podnebím ideální pro vznik ložisek černého uhlí (docházelo zde k značnému hromadění rostlinných zbytků, zejména stromových forem plavuní, přesliček a kapradin, a jejich rychlému překrývání sedimenty).

Karbon byl obdobím výrazné tektonické aktivity. Došlo ke spojení Laurusie se sibiřským a kazašským kontinentem. V oblasti dnešní Evropy se vyvrásnilo variské pohoří. Dále vznikala horská pásma při dnešním jihovýchodním a jižním pobřeží Severní Ameriky. Tento soubor tektonických procesů vyvrcholil ve svrchním permu sjednocením Laurusie a Gondwany v superkontinent Pangea.

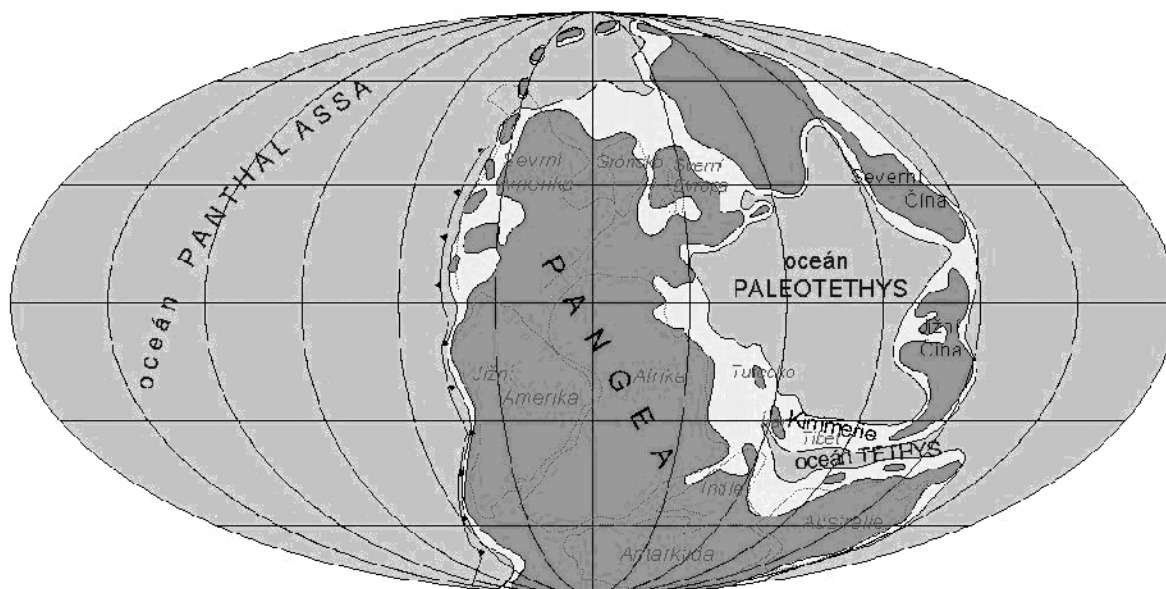
Na území Laurusie, zejména v její jižní části ležící v rovníkové oblasti, panovalo tropické podnebí. Oblasti bývalého mořského dna, vyzdviženého po spojení Laurusie se sibiřským a kazašským kontinentem, se změnily v mělké vodní pánve, laguny a sladkovodní jezera, oddělená od sebe vyzdviženými horstvy. Břehy bažin a močálů zarůstaly bujnou vlhkomilnou vegetací, jejímuž rozvoji přálo teplé vlhké podnebí a velké množství oxidu uhličitého, které zůstávalo v ovzduší po častých vulkanických erupcích. Naopak gondwanská květena, silně ovlivněná kontinentálním ledovcem, se výrazněji rozvíjela pouze v teplejších meziledových dobách. Je zajímavé, že tehdejší kaprad'osemenné rostliny každoročně shazovaly listy, podobně jako mnohé současné dřeviny mírného pásma.

4.4.6. Perm (290 až 248 miliónů let)

Pro perm byla charakteristická značná aridizace podnebí (snižování úhrnu srážek). Na Gondwaně přetrvávalo počátkem permu rozsáhlé zalednění, které však již během spodního permu začalo ustupovat. V postglaciálním období došlo k vzestupu mořské hladiny a v oblastech mírných pásů se vytvořily vhodné podmínky pro vznik uhelných slojí (podobně jako již několikrát předtím během karbonu). V průběhu permu však hladina světového oceánu celkově klesala, čímž se zvětšila rozloha souše.

Postavení kontinentů v permu se v porovnání se svrchním karbonem výrazněji nezměnilo. Na území dnešní Evropy probíhaly poslední fáze variské orogeneze, vrcholila také aleghanská orogeneze v oblasti Apalačí a Quachity na dnešním východním okraji Severní Ameriky. V uralské oblasti došlo po předchozím propojení evropské oblasti se sibiřským a kazašským kontinentem k vyvrásnění mohutného horského pásma. Vznikl jediný superkontinent Pangea. Severočínský a jihočínský kontinent spolu s Pangeou obklopovaly zbývající východní část oceánu Paleotethys. V oblasti severního okraje Gondwany se začaly vytvářet základy oceánu Tethys (obr. 20).

V důsledku ústupu moře a zvětšení rozlohy pevniny se v druhé polovině permu postupně měnil ráz krajiny. Bujná vegetace, charakteristická pro předchozí karbonské i počátek permského období a závislá na dostatku vody, začala pomalu mizet. Podnebí se stávalo sušším a na mnohých místech zemského povrchu se vysychající bažiny a močály měnily v polopouště a pouště. Díky silné erozi se odkryla mnohá ložiska teprve nedávno vzniklých uhlonosných souvrství, při jejichž zvětrávání reagoval organický uhlík s atmosférickým kyslíkem. Procentuální zastoupení kyslíku v atmosféře pokleslo z přibližně 30% současného stavu na 15%. Zároveň se v ovzduší zvyšovalo množství oxidu uhličitého, které způsobilo skleníkový efekt (tento jev nemá za následek pouhé zvýšení globálních teplot a tím změnu rozlohy jednotlivých klimatických oblastí, ale především zpočátku zvýšené kolísání teplot během roku doprovázené zvětšováním rozdílů mezi jednotlivými ročními obdobími) a přispělo tak ke zvětšování rozlohy pouští. Snížení množství kyslíku v atmosféře se projevilo i v mořském prostředí. Podle některých odhadů klesl obsah kyslíku v mořské vodě až na jednu pětinu normálního stavu. Byly zaznamenány také výrazné výkyvy salinity moří. Rovněž silné sopečné erupce, k nimž došlo koncem permu v oblasti dnešní jižní Číny a na Sibiři, mohly znatelně ovlivnit charakter tehdejšího podnebí. Všechny tyto změny měly za následek nejrozsáhlejší známé vymírání v dějinách Země, které postihlo (podle údajů různých autorů) 77–96% mořských i suchozemských druhů živočichů. Nešlo o katastrofu, ale o pozvolný proces táhnoucí se celým pozdním permem (tedy po dobu více než 10 miliónů let). K výrazným změnám došlo rovněž u rostlin – místo stromovitých forem přesliček, plavuní a kapradin zcela převládly nejrůznější skupiny nahosemenných rostlin.



Obr. 20. Rozložení kontinentů ve svrchním permu

4.4.7. Trias (248 až 206 miliónů let)

Podnebí ve spodním triasu se od předchozího permu příliš nelišilo, neboť přetrvávalo teplé a suché (aridní) podnebí a na souších převládaly pouště a polopouště. Teplotní rozdíly mezi rovníkem a póly nedosahovaly vysokých hodnot a nebyly vytvořeny polární ledové čepice. Ve středním triasu se podnebí postupně stávalo vlhčím, mnohé z vyschlých pánví se začaly plnit vodou a s přibývajícím vlhkostí začalo přibývat také zeleně. Ve spodním a svrchním triasu došlo k rozsáhlým vzestupům hladiny světového oceánu a okrajové části pevniny byly zality mělkým mořem.

Trias patřil k tektonicky poměrně klidným obdobím. Kontinenty byly po celé období spojené v jediný superkontinent Pangea vytvořený v permu. Zásadní změnu prodělala pouze oblast oceánu Paleotethys. Došlo k jejímu postupnému uzavírání, a to v důsledku vzniku oceánu Tethys. Na konci triasu se začala formovat oblast Mosambického zálivu, čímž byl zahájen proces vedoucí k oddělení Indie, Antarktidy a Austrálie od Afriky a tím i ke vzniku Indického oceánu.

Ve spodním triasu došlo k rozsáhlé radiaci většiny skupin organismů, které přežily vymírání na konci permu. Suché a teplé podnebí spolu s absencí bariér pro šíření v terestrickém prostředí umožnilo všeobecné rozšíření mnoha linií plazů. Na konci triasu však došlo k masovému vymírání, jehož příčiny dodnes nejsou jasné a které svým rozsahem bylo srovnatelné s vymíráním na konci křídý (vymřelo přes 20% všech čeledí, resp. 50% všech tehdy žijících druhů živočichů).

4.4.8. Jura (206 až 144 miliónů let)

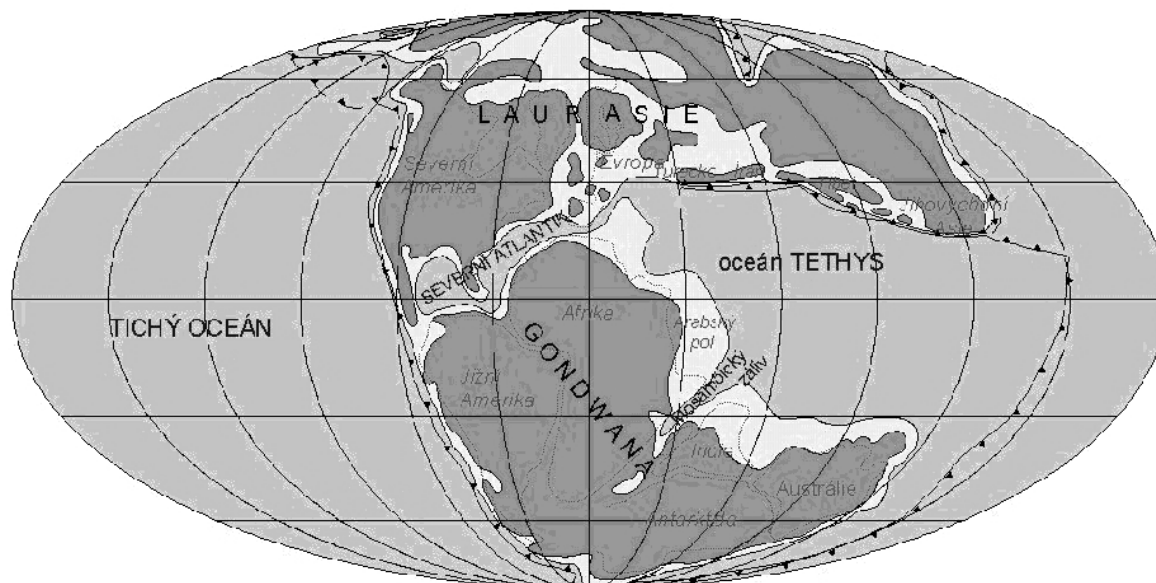
V období jury i nadále přetrvávalo teplé podnebí, postupně se ale zvyšovala vlhkost (humidita) podnebí. Na pólech však stále chyběly ledové čepice a rozdíly teplot mezi póly a rovníkem nedosahovaly vysokých hodnot. Jednalo se o období typicky skleníkového klimatu. Výrazněji se rozrůznila klimatická a tím i biogeografická pásma. Hranice tropické oblasti se oproti současnému stavu

posunula daleko na sever i na jih, naopak chladné pásmo boreální se rozkládalo pouze na severu Laurasie.

Pokračovalo formování oceánu Tethys. Ve střední juře jeho středozemní výběžek dosáhl západního okraje Pangey a začal tento superkontinent štěpit na dva menší útvary, Laurasii (dnešní Asie, Evropa, Grónsko a Severní Amerika) a Gondwanu (dnešní Jižní Amerika, Afrika, Antarktida, Austrálie a Indie). Dno oceánu Tethys postupně klesalo a v rozšiřujícím se prostoru, na styku africké desky s jižním okrajem Laurasie, se začala otevírat severní část Atlantského oceánu. Pokračovalo také rozšiřování Mosambického zálivu (vznikajícího Indického oceánu), čímž se blok tvořený Indií, Austrálií a Antarktidou oddělil od zbylé části Gondwany. Oceán Paleotethys se v juře úplně uzavřel. Prostor oceánu Panthalassa se vlivem rozpínání Atlantiku začal zužovat (tento trend pokračuje dodnes) a od jury se označuje jako Tichý oceán. Na západním okraji Laurasie proběhlo na konci jury silné, tzv. nevadské vrásnění. Značná vulkanická činnost probíhala také na západním okraji Jižní Ameriky (obr. 21).

Od počátku jury se zvyšovala hladina světového oceánu. Ve spodní juře moře zaplavilo střední a západní část Evropy. Ve střední juře výška mořské hladiny dosáhla maxima, zaplaveno bylo asi 25% rozlohy kontinentů (celá západní část Severní Ameriky, převážná část Asie, část Afriky a Indie a západní Austrálie). Byla to jedna z největších mořských záplav v dějinách Země. Na konci jury došlo k výraznému poklesu hladiny oceánů (k regresi).

Počátkem jury došlo díky mnoha volným ekologickým nikám, uvolněným při vymírání na konci triasu, k bouřlivému rozvoji řady linií obratlovců, především dinosaurů, ale i mnohých dalších. Tím, že se Laurasie začala ve střední juře vzdalovat od Gondwany, došlo k prolomení bariéry, kterou do té doby prapevnina Pangea představovala pro mnohé mořské živočichy. Vzniklou průrvou mohli migrovat mezi oceánem Tethys na východě a Tichým oceánem na západě.



Obr. 21. Rozložení kontinentů ve svrchní juře

4.4.9. Křída (144 až 65 miliónů let)

Podnebí na začátku křídý bylo podobné jako v juře, (i nadále byl pro ně typický silný skleníkový efekt - průměrná teplota na Antarktidě je odhadována na 14°C), ale ještě vlhčí. V polárních oblastech nebyla trvalá sněhová ani ledová pokrývka. V závěru tohoto období se ale podnebí postupně ochlazovalo.

V období křídý proběhla řada významných paleogeografických změn. Pokračoval rozpad Gondwany a také Laurasie se postupně začala štěpit. Rozšiřující se severní Atlantik začal oddělovat Severní Ameriku od Eurasie a také Grónsko se začalo oddělovat od dnešní Kanady. Ve spodní křídě začalo oddělování Jižní Ameriky od Afriky a vznikala tak jižní část Atlantiku. Prostor mezi Jižní a Severní Amerikou (oblast dnešní Panamské šije) byl zalit mělkým mořem. Mezi Afrikou a Indií se otevíral Indický oceán a Indie se také oddělila od bloku Antarktidy a Austrálie (k jeho rozpadu došlo až v eocénu). Od Indie se dále oddělil ostrov Madagaskar (obr. 22).

V pozdní křídě postihla Zemi podobná mořská záplava (transgrese) jako ve střední juře (zaplavena byla ještě větší část střední a západní Evropy, severní Afriky a Arabského poloostrova, Indie, Japonska, Severní i Jižní Ameriky a Austrálie). Tato záplava bývá dávána do souvislosti s tehdejšími pohyby Středoatlantského hřbetu, jehož vyzdvižením stoupla hladina světových oceánů až o 250 m (!) oproti současnému stavu. Na konci křídý došlo k prudkému celosvětovému ústupu moře, kdy se plocha kontinentů zvětšila o 30% (jedná se o největší známé jednorázové zvětšení plochy souše).

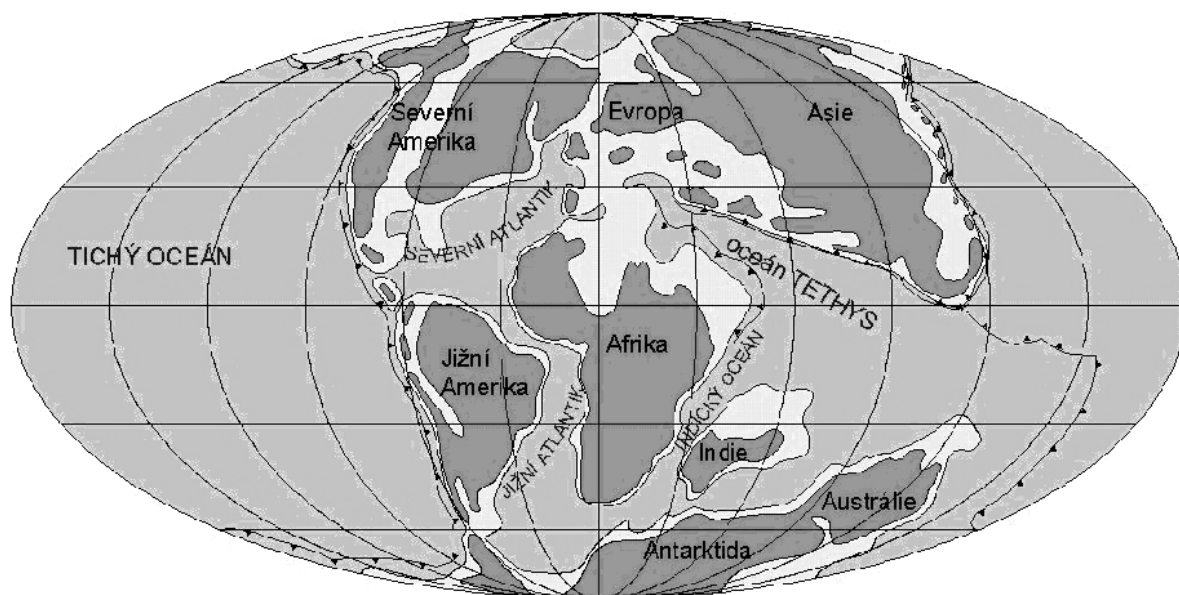
Ve spodní křídě se objevily první krytosemenné rostliny (*Magnoliophyta* neboli Angiospermae), které poměrně rychle převládly nad do té doby dominantními nahosemennými (důvodem byla zřejmě lepší ochrana reprodukčních orgánů, ale také koevoluce s hmyzem, který zajistil mnohem efektivnější opylování než mají větrosnubné nahosemenné). Díky všeobecně vyšší průměrné teplotě prostředí, než je dnes, se po téměř celé období křídý dařilo i na severu Země (např. na území dnešního Grónska) teplomilnému rostlinstvu.

Ve svrchní křídě se obnovil neklid zemské kůry, jenž vyústil v rozsáhlé horotvorné pochody, které byly příčinou výše popsaných změn v rozloze a vzájemném poměru souší a moří. Postižena byla tichomořská oblast a západní okraj amerického kontinentu, kde byly v té době vyzdviženy Kordillery. Započalo tak mohutné vrásnění označované jako alpínské, které se projevilo i v oblasti eurasijské a v některých oblastech dokonce doznívá dodnes. Zatímco v některých oblastech se z mořských hlubin vynořily vysoké horské štíty, jinde pevniny klesaly a byly zaplavovány mořem. Neklid zemské kůry se projevil také zvýšenou vulkanickou činností. V západní Indii došlo k rozsáhlým sopečným erupcím, při nichž se vylila obrovská množství lávy (bazaltového magmatu) nazývaná Dekánská plošina. Množství oxidu siřičitého a uhlíčitého, které se při těchto erupcích dostalo do ovzduší, vyvolalo celkové ochlazení. Velký význam měl i následný spád kyselých dešťů, který se projevil v snížené alkalitě moří a oceánů. Rozpadající se pevniny ovlivnily dosavadní směr a sílu mořských proudů, což také výrazně ovlivnilo podnebné podmínky tehdejšího světa. Všechny popsané důsledky horotvorných pochodů byly v závěru křídý ještě umocněny srážkou Země s velkým asteroidem, který dopadl do oblasti dnešního

Mexického zálivu (tato srážka je doložena iridiovou vrstvičkou přítomnou v tehdejších sedimentech po celé Zemi).

Prudký pokles teploty a značné zúžení pásu s tropickým a subtropickým podnebím byly nepochybně jednou z příčin vymření velkého množství celých skupin nejen suchozemských (např. dinosaurů a ptakoještěřů), ale i mořských (např. plesiosaurů, ichthyosaurů, mosasaurů, z bezobratlých především amonitů) organismů na konci křídy. Příčin, které vedly ke katastrofálnímu zdecimování druhohorního organického světa, bylo víc a hlavně spolu navzájem úzce souvisely. Narušení životních podmínek a ohrožení existence jednoho jediného typu organismu nepochybně vyvolalo reakci celého složitého potravního řetězce. K postupnému vymírání řady skupin organismů navíc docházelo po celé období pozdní křídy.

ŘIKAJÍ SI PRAPTÁCI A
JSOU NEUVĚŘITELNĚ INFANTILNÍ
A NAIVNÍ. KDO TO KDM VIDĚL,
LÍTAT BEZ POŘÁDNÝ BLÁNY.



Obr. 22. Rozložení kontinentů ve svrchní křídě

4.4.10. Paleogén (65 až 23,8 miliónů let)

Na počátku paleogénu již byly vyčleněny současné kontinenty. Pouze Antarktida a Austrálie se oddělily až během eocénu. Mezi Evropou a Asií, v předpolí Uralu, se nacházelo Turgajské moře. Asii a Severní Ameriku spojoval během celého terciéru kontinentální most v oblasti dnešní Beringovy úžiny.

Jižní a Severní Ameriku stále oddělovalo mělké moře. Indický subkontinent se posunoval k severu a v oligocénu došlo k jeho kolizi s eurasijskou deskou za vzniku himalájského pohoří (obr. 23).

Probíhalo intenzivní rozpínání mladých oceánů vyjma oceánu Tethys, který se postupně uzavíral. V oligocénu se začal vytvářet i Severní ledový oceán (vznikl spojením původního Arktického oceánu se severní částí Atlantického oceánu). V oblasti severního Atlantiku se hlavní tektonická aktivita přesunula do oblasti Středoatlantického hřbetu mezi Grónskem a severní Evropou, neboť vzdalování Grónska od Kanady již dále nepokračovalo. Na konci paleogénu započalo oddělování Arabského poloostrova od Afriky, čímž vzniklo Rudého moře. Výška hladiny světového oceánu během paleogénu značně kolísala (oscilovala).

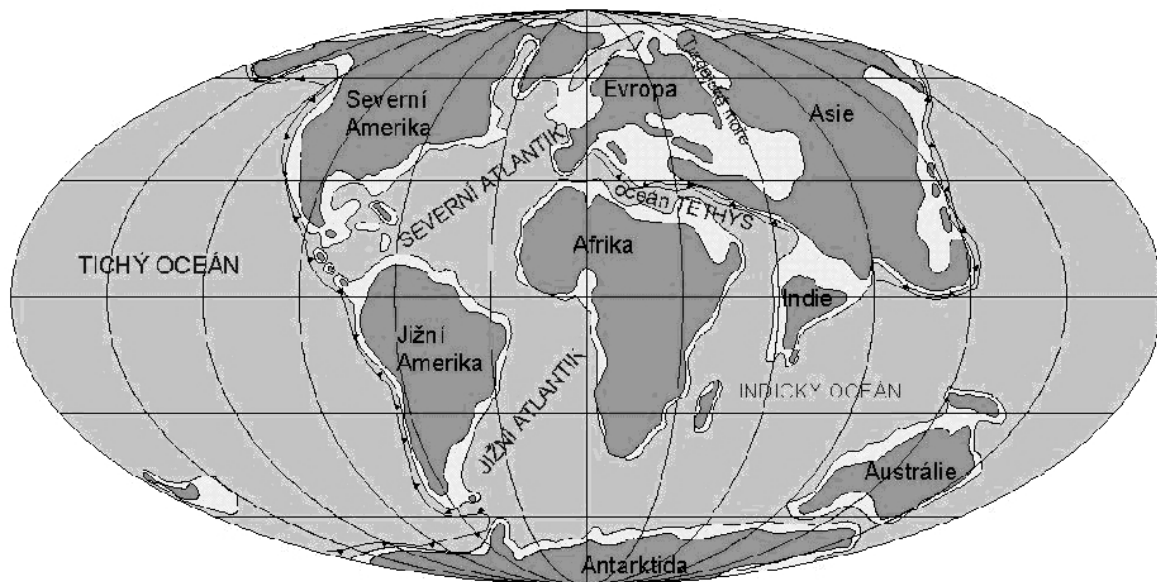
4.4.10.1. Paleocén (65 až 54,8 miliónů let)

Po počátečním krátkém chladném období, které přetrvalo z konce křídý, panovalo po zbytek období teplé podnebí, s podnebím subtropickým až tropickým. Došlo k rychlému rozvoji většiny skupin organismů, které přežily vymírání na konci křídý.

4.4.10.2 Eocén (54,8 až 33,7 miliónů let)

Podnebí bylo teplé jako v paleocénu, ale vlhčí. Nejenom ve střední Evropě, ale i ve vyšších zeměpisných šířkách se až do konce eocénu znovu dařilo teplomilnému rostlinstvu i živočišstvu, a proto někteří autoři označují eocén jako období tropických pralesů. Vegetace v těchto krajinách připomínala tropické oblasti dnešní střední Ameriky, Indie nebo jižní Číny. Rostly zde palmy, fikovníky, skořicovníky, vavříny, magnólie a další teplomilné rostliny.

Na konci eocénu došlo k poklesu teplot a v důsledku toho vyhynula (alespoň v Evropě) řada skupin živočichů vázaných na tropické podnebí (např. mnohé skupiny obojživelníků, plazů, letounů, ale také vačnatci). Hranice mezi eocénem a oligocénem je v paleontologickém záznamu natolik výrazná, že byla francouzskými přírodovědci označena jako “grande coupure” (velký předěl). Na konci eocénu, v důsledku poklesu mořské hladiny, ke kterému došlo v souvislosti s ochlazením podnebí a růstem polárních ledovců, v nichž se ukládalo velké množství vody, se pravděpodobně poprvé obnažil pevninský most mezi Severní Amerikou a Asií v místě dnešní Beringovy úžiny (ta však tehdy byla mnohem širší), který umožňoval s různě dlouhými přestávkami v závislosti na kolísající výšce mořské hladiny migraci suchozemských živočichů až do konce pleistocénu.



Obr. 23. Rozložení kontinentů v eocénu

4.4.10.3. Oligocén (33,7 až 23,8 miliónů let)

V oligocénu se vytvořilo zalednění na Antarktidě a začalo se výrazně ochlazovat. V Evropě byl náhlý pokles teplot umocněn vyzdvižením Alp. Protože Alpy mají rovnoběžkový průběh, oddělily jižní oblasti Evropy, ve kterých se udrželo teplé podnebí, od střední a severní Evropy, kde klima dostalo ráz mírnějšího podnebí. Z oblasti severně od Alp zmizely teplomilné rostlinné druhy, které byly nahrazeny odolnějšími opadavými listnatými stromy (duby, buky, habry, olšemi, břízami, ořešáky, jilmy a javory). Nejprve do Asie a po částečném vyschnutí Turgajského moře i do Evropy pronikla po pevninském mostě ze Severní Ameriky řada skupin živočichů, kteří obsadili ekologické niky uprázdňené těmi, kteří na konci eocénu vymřeli. Mnohé z nich se rozvinuly do nového bohatství druhů. U několika vývojových linií obojživelníků se nezávisle na sobě objevily neotenické formy jako reakce na méně příznivé podnebné podmínky.

Ke konci oligocénu znovu nastalo pozvolné oteplování.

4.4.11. Neogén (23,8 až 1,8 miliónů let)

Po celý mladší terciér byl patrný trend vedoucí ke globálnímu ochlazení s vyvrcholením v kvartéru (v pleistocénu).

Postavení kontinentů v neogénu se podobalo dnešnímu stavu. Došlo k finálním fázím alpínské orogeneze a k uzavření oceánu Tethys. Během alpínské orogeneze vzniklo obrovské horské pásmo, které se táhne od atlantického pobřeží Evropy přes Malou Asii až do jihovýchodní Asie. Toto pohoří je dnes představováno pohořími Atlas a El Ríf v severní Africe, Sierra Nevada, Pyreneje, Apeniny, Alpy, Karpaty, Dinaridy a dalšími pohořími až po Himaláje. Na konci neogénu se v důsledku karibského vrásnění vynořila oblast panamské šíje, čímž došlo ke spojení obou Amerik a tímto vrásněním byla také dotvářena pásemná pohoří na západě Severní i Jižní Ameriky. Severní Amerika byla stále spojená s Asií v oblasti dnešní Beringovy úžiny.

4.4.11.1. Miocén (23, 8 až 5,3 miliónů let)

V miocénu bylo podnebí i přes zalednění jižního pólu relativně teplé, podobně jako na konci oligocénu, začalo však podléhat větším výkyvům.

V některých oblastech, zejména v Severní Americe, došlo k rozšiřování stepí a k ústupu pralesa směrem k jihu. Ve Starém světě se uchoval komplex rozsáhlých pralesů v Africe a v celé jižní Evropě, dále v Malé a Přední Asii, severní Indii a jižní Číně. Vlivem alpínského vrásnění ve středomořské oblasti došlo ve druhé polovině miocénu k vytvoření pevninských spojení mezi Afrikou, Evropou a Asií, které umožnilo šíření živočichů vázaných na výše zmíněné pralesy z Afriky do jižní Evropy a Asie. Zároveň bylo přerušeno spojení zbytku oceánu Tethys (tedy dnešního Středozemního a Černého moře) s Indickým oceánem. Na našem území se díky teplému podnebí znovu na nějaký čas objevily datlovníky, vavříny a další teplomilné listnáče.

4.4.11.2. Pliocén (5,3 až 1,8 miliónů let)

Podnebí v časném a středním pliocénu bylo obdobné jako dnes, avšak teplejší. Optima dosáhlo v období před 4,3 až 3,3 milióny let, kdy ve střední Evropě byly průměrné teploty v létě až o 3°C a v zimě až o 4°C vyšší než dnes. Od té doby se podnebí na severní polokouli postupně ochlazovalo a stávalo sušším. Nastal rozsáhlý ústup pralesů a zvětšování plochy otevřené krajiny. Ve střední Evropě se objevily jehličnany, jejichž porosty pokryly rozsáhlá území. Tvořily je zejména smrkové a jedlové lesy, které nejlépe odolávaly přibývajícimu chladu.

V pozdním pliocénu došlo k náhlé změně klimatického chodu Země. Pohyby himalájsko-alpského pásma vedly nejen k výzdvihu Tibetské plošiny, ale také k rozsáhlým změnám mořského dna v severním Atlantiku. Skotsko-grónský práh (někdy nazývaný též faersko-islandský hřbet), ležící mezi Faerskými ostrovy, Islandem a Grónskem, až do pozdního pliocénu částečně vyčníval nad hladinu a odděloval stratifikované (teplotně rozvrstvené), většinu roku zamrzlé Norské moře od jižního Atlantiku. Před 2,3 milionu let došlo k rychlému poklesu faersko-islandského hřbetu do hloubky 1300 m, čímž se změnila oceánská cirkulace. Teplá voda z rovníkové oblasti mohla pronikat dál na sever, kde se setkávala se suchým severským vzduchem, odpařovala se a v podobě sněhových srážek se podílela na růstu kontinentálního ledovce. Tektonický neklid byl doprovázen vulkanickou činností. Protože prach vyvrhovaný při sopečných erupcích odráží sluneční záření, přispívaly tak k ochlazení zemského systému. Kontinentální ledovce na severní polokouli se začaly šířit směrem k jihu a zároveň vysokohorské ledovce sestupovaly do údolí. Oceánské fauny se změnily na chladnomilné (např. tehdejší podmínky ve Středozemním moři se podobaly mnohem chladnějšimu Baltskému moři současné doby). Začal cyklický vývoj podnebí se střídáním ledových a meziledových dob.

Jaké podmínky musí nastat, aby začaly ledové doby?

Ačkoliv Milankovičovy cykly působí v nějaké formě na Zemi pravděpodobně po celou dobu její existence, zdaleka ne vždy se musí projevit

zaledněním. Aby mohlo dojít k příchodu ledové doby, musí pro ni být vytvořeny podmínky – blízko pólů musí být dostatečně velká a vysoká pevnina, která musí dostávat určité množství srážek, aby ledovce vůbec mohly vzniknout. Tato pevnina musí být zároveň umístěna mimo dosah teplých mořských proudů a zemská atmosféra nesmí obsahovat přemíru skleníkových plynů, hlavně vodní páry. A protože kontinenty neustále putují, atmosféra se mění v závislosti na vývoji globálního ekosystému a mořské proudy závisí na konfiguraci oceánického dna a směru větrů, dochází k průniku všech faktorů příznivých pro příchod ledových dob v nepravidelných, časově odlehlých obdobích zemského vývoje.

převzato z článku Cílek (1995c)

Následující charakteristiky posledních dvou období se týkají především severní polokoule. Kontinenty jižní polokoule nebyly následky ledových dob poznamenány tolik jako kontinenty polokoule severní, neboť se na nich s výjimkou nejvyšších pohoří nevytvořily kontinentální ledovce (ledovým příkrovem byla pokryta pouze Antarktida, na ní se však ledovec vytvořil již v oligocénu).

4.4.12. Pleistocén (1800 až 10,3 tisíce let)

Hlavním mechanismem globálních změn ve starém pleistocénu (1800 až 780 tisíc let) se pravděpodobně staly Milankovičovy cykly sluneční aktivity. Pro toto období je charakteristické střídání ledových a meziledových dob v cyklu trvajícím asi 40 tisíc let. Ve střední Evropě bylo výrazně kontinentálnější podnebí s teplejším a sušším létem a celkově mírnější zimou než v současnosti.

Na začátku středního pleistocénu (780 až 130 tisíc let) se změnil krátký, tj. asi 40 tisíc let trvající glaciální cyklus, na sérii dlouhých, tj. asi 100 tisíc let trvajících, ledových dob, jež jsou od sebe odděleny interglaciály o průměrné délce 20 tisíc let. Důvod této změny není zatím úplně jasný, ale pravděpodobně k ní došlo proto, že se plocha kontinentálního ledovce zvětšila natolik, že za krátké období interglaciálu nestačil roztát a díky teplotní setrvačnosti byl omezen krátký cyklus. Ledové doby tohoto období patří k největším v celých čtvrtohorách. Nebyla to však homogenní období naprosté zimy, jednotlivé glaciály byly totiž přerušovány více či méně teplými mezidobími, tzv. interstadiály.

Mladší pleistocén (130 až 10,3 tisíc let) zahrnuje poslední interglaciál a přibližně 100 tisíc let trvajících poslední ledovou dobu. Ta však byla přerušena nejméně 22 teplými mezidobími, při kterých se průměrná roční teplota mohla zvýšit až o neuvěřitelných 10°C. Nejzajímavější na těchto cyklech ovšem je, že mohou nastoupit i skončit během několika desítek (pravděpodobně 40 až 70) let (znamená to, že během období odpovídající jedné lidské generaci může na jednom místě nastat změna podnebí odpovídající rozdílu mezi Prahou a severním polárním kruhem!). Příčina těchto oscilací bývá nejčastěji hledána v náhlé změně mořské cirkulace.

4.4.13. Holocén (10300 let až současnost)

Zahrnuje poslední interglaciál, který dosti naivně nazýváme dobou poledovou. Nemáme totiž nejmenší důvod předpokládat, že i toto období skončí jinak než předchozí meziledové doby – příchodem glaciálu.

Ani podnebí tak krátkého období, jakým je holocén, není uniformní, poměrně běžné jsou posuny průměrných ročních teplot až o 2°C. První polovina holocénu byla teplá a vlhká, kdežto druhá má méně vyrovnaný klimatický chod. Podrobnější vývoj přírody střední Evropy v holocénu přináší následující kapitola.

Názvy geologických období Země

	prekambrium		
Paleozoikum (prvohory)	kambrium		
	ordovik		
	silur		
	devon		
	karbon		
	perm		
Mesozoikum (druhohory)	trias		
	jura		
	křída		
Kenozoikum	terciér (třetihory)	paleogén (starší t.)	paleocén
		eocén	
	neogén (mladší t.)	oligocén	
		miocén	
	kvartér (čtvrtohory)	pleistocén (starší č.)	pliocén
		holocén (mladší č.)	

4.5. Vývoj přírody střední Evropy ve čtvrtohorách

Pokud odhlédneme od samotné fylogeneze organismů, je pro pochopení hlavních zákonitostí formujících současnou faunu a flóru střední (a vlastně celé) Evropy důležitý jen nepatrný zlomek geologické historie, v podstatě posledních deset až patnáct tisíc let, zahrnujících konec (zatím) poslední doby ledové a dnešní dobu meziledovou (tzv. poledovou), holocén. Předtím samozřejmě také existovala fauna (zvířena) a flóra (květena), ale ve střední Evropě se z ní do dnešní doby nezachovalo prakticky nic a tak se jí „nemusíme“ zabývat.

Na úvod se ale přece jen poohlédneme do trošku vzdálenější historie. Ve čtvrtohorách (kvartéru), tedy v posledních 2 milionech let (někde se uvádí i víc, až 5 miliónů) je pro zemské podnebí charakteristické střídání chladných a suchých dob ledových (**glaciály**) a teplejších a vlhčích dob meziledových (**interglaciály**). Toto dělení je samozřejmě hrubě zjednodušené, uvnitř dob ledových se střídaly chladnější (**stadiály**) a teplejší výkyvy (**interstadiály**), totéž v dobách meziledových (je samozřejmě možné, že něco takového se odehrávalo i v dávnějších geologických dobách, jenom ty změny již nejsme schopni doložit, protože čím dál do minulosti, tím horší rozlišovací schopnost naše metody mají). Glaciálních cyklů proběhlo v kvartéru několik, tradičně se rozeznává 5 dob ledových, ale zřejmě jich bylo mnohem víc (snad až přes dvacet).

Názvy ledových dob

V praxi se v Evropě používají dva klasifikační systémy ledových dob. V *alpském* systému se glaciály (posledních pět) označují jmény řek, u kterých byly objeveny a jako „klasické“ lokality byly popsány morény alpského ledovce z toho kterého glaciálu. Od nejstaršího po nejmladší to jsou: **donau**, **günz**, **mindel**, **riss**, **würm**. Interglaciály se označují pomocí sousedních glaciálů, např. „interglaciál riss/würm“.

V *severském* systému mají glaciály označení podle řek (hlavně v severním Německu), u nichž se našly zbytky morén kontinentálního ledovce: zalednění Elster (česky halštrovské), Saale (sálské), Warthe (varstké) a Weichsel (viselské). První z nich odpovídá zřejmě mindelu, následující dva rissu a poslední würmu. Interglaciály mají jména podle míst, kam dosahovala v té době nejvýše mořská hladina (díky velkému množství vody vázanému v ledovcích kolísá „nadmořská výška“ mořské hladiny, rozdíl mezi vrcholem glaciálu a interglaciálu je mnoho desítek metrů). Interglaciál mezi halštrovským a sálským zaledněním se označuje Holstein (Holštýn), mezi vartským a viselským Eem.

Názvy starších glaciálů neexistují hlavně proto, že se po nich nezachovaly identifikovatelné pozůstatky v podobě říčních teras nebo morén. Všechny byly totiž zničeny a přeměněny při pozdějších zaledněních. Proto je taky těžké se celkového počtu glaciálů dopátrat. Nejvyšší uváděné počty vychází ze studia vzduchu uzavřeného v bublinách v antarktickém ledovci – podle hloubky pod povrchem lze bubliny datovat (alespoň relativně, starší/mladší) a některé parametry ukazují na celkové vlastnosti podnebí v té době (např. poměr zastoupení dvou izotopů kyslíku, který se mění v závislosti na teplotě).

Flóra Evropy na konci terciéru měla zřejmě ráz flóry mírného pásu, stejně jako v současnosti, ale byla mnohem bohatší než dnes. V současnosti je jí nejpodobnější flóra mírného pásu východní Asie, kde se zachovalo mnoho druhů (i rodů), které v Evropě vymřely. O něco méně (ale stále více než v Evropě) se z třetihorních prvků zachovalo i v Severní Americe. Dobře je to vidět na dřevinách (u bylin to asi bude podobné, ale dřeviny se mnohem lépe zachovávají ve fosilním záznamu, podle kterého poznáme, že kdysi rostly i v Evropě). Příklady krytosemenných dřevin uvádí tabulka 1, kde je uveden počet recentních druhů ve vybraných rodech listnatých dřevin, které byly v třetihorách rozšířeny v mírném pásmu celé severní polokoule. Vidíte, že některé rody v Evropě úplně chybí (zvýrazněny tučně) nebo jsou zastoupeny výrazně menším počtem druhů než v Americe a zejména v Asii. Z nahosemenných dřevin v Evropě během čtvrtohor vymřely např. tisovec (*Taxodium*), sekvoje (*Sequoia*), zerav (*Thuja*), cypřišek (*Chamaecyparis*), douglaska (*Pseudotsuga*), jinan (*Ginkgo*), aj.

Tab. 1.

Rod	Evropa	SV Am.	V Asie
Ambroň (<i>Liquidambar</i>)		1	1
Buk (<i>Fagus</i>)	2	1	7
Dřezovec (<i>Gleditschia</i>)		2	7
Dub (<i>Quercus</i>)	18	37	66
Habr (<i>Carpinus</i>)	2	2	25
Jasan (<i>Fraxinus</i>)	3	4	20
Javor (<i>Acer</i>)	9	10	66
Jeřáb (<i>Sorbus</i>)	5	3	18
Jilm (<i>Ulmus</i>)	3	4	30
Jírovec (<i>Aesculus</i>)	1	3	4
Kaštanovník (<i>Castanea</i>)	1	4	7
Katalpa (<i>Catalpa</i>)		2	4
Liliovník (<i>Lyriodendron</i>)		1	1
Lípa (<i>Tilia</i>)	3	4	20
Morušovník (<i>Morus</i>)		1	6
Olše (<i>Alnus</i>)	4	5	14
Ořechovec (<i>Carya</i>)		11	4
Ořešák (<i>Juglans</i>)	1	5	4
Pajasan (<i>Ailanthus</i>)			3
Šácholan (<i>Magnolia</i>)		8	20
Topol (<i>Populus</i>)	4	4	33

Značné ochuzení evropské přírody způsobily opakující se ledové doby. S postupujícím ochlazováním na začátku glaciálu musely relativně teplomilnější organizmy ustupovat směrem k jihu, vrchol dob ledových přečkávala v refugiích v jižní Evropě (Pyrenejský, Apeninský a Balkánský poloostrov), odkud se v dobách meziledových navracela zase zpět. Během těchto opakovaných migrací některé druhy vymřely (nestihly postupovat dostatečně rychle, týká se to hlavně, ale nikoliv výhradně, migrace od severu na jih). Důvodem, proč je vliv ledových dob silnější v Evropě než v Americe a v Asii, je postavení pohoří. V Evropě jsou hlavní vysoká pohoří (Pyreneje, Alpy, Karpaty) postavena víceméně rovnoběžkově a představují tak pro severo-j jižní směr migrace silnou bariéru, která značně prodlužuje migrační cesty (je třeba „jít“ kolem hor), což některé druhy nestihly. Naopak v Severní Americe i východní Asii je severo-j jižní migrace v podstatě volná, hory zde mají buď poledníkový směr (to je další výhoda – stále se na nich mohou zachovávat výškové vegetační stupně) nebo víceméně chybí. Důvod mnohem větší bohatosti Asie oproti Severní Americe je zřejmě v plynulé vazbě přes vlhké subtropy až na tropický pás, takže zde asi vzniklo v různých podnebných podmínkách více druhů. Svoji roli ale sehrály zřejmě i ledové doby, byť ne tak výrazně jako v Evropě. I Severní Amerika má

totiž jisté migrační bariéry (i když mnohem jižněji než Evropa): je z jihu poměrně silně omezená Mexickým zálivem a také pásem suchých subtropů (zatímco ve východní Asii je vlhko, což je pro druhy mírného pásu příznivější).

Podobné zákonitosti platí samozřejmě i pro živočichy, zvláště pro méně pohyblivé skupiny.

V **glaciálech** panovalo ve střední Evropě poměrně drsné silně kontinentální podnebí – v průměru poměrně chladné (ale ne trvalý mráz – v krátkém létě zřejmě bylo dost teplo, v zimě zase hodně zima) a hlavně dosti suché. Území Čech se rozkládá na východním okraji oblasti, která byla sevřená mezi dvěma kontinentálními ledovci (severským a alpským). Východněji ležící oblasti už byly o něco mírnější (nížiny Maďarska a dál na východ hlavně teplotně, pohoří Karpat hlavně díky vyššímu množství srážek, které se na horách zachytily, narozdíl od české roviny). Nejpodobnější podmínky můžeme dnes hledat někde na jižní Sibiři (altajská pohoří a přilehlé oblasti), byť úplně stejné asi nebudou (třeba nikde nesedimentuje spraš, pro vrcholné glaciály velmi typická).

V nižších oblastech střední Evropy (s nejkontinentálnějším podnebím) převládaly v glaciálech chladné kontinentální stepi, jaké v Evropě v současnosti nenajdeme. Rostla v nich pestrá směs rostlin, podle dnešních zkušeností zde byly druhy teplomilné, suchomilné, tundrové, ruderalní, slaniskové. Dominovaly druhy čeledi merlíkovité (*Chenopodiaceae*), pelyňky (*Artemisia*), chrpy (*Centaurea*), různé světlomilné keřičky (devaterník – *Helianthemum*, chvojníky – *Ephedra*, aj.), místy snad taky trávy (lipnicovité – *Poaceae*). Ve středních polohách, které byly přece jen o něco vlhčí, převládala tundrová vegetace podobná tundrám dnešní Skandinávie (z této vegetace pocházejí nálezy dryádky osmiplátečné (*Dryas octopetala*), podle které se chladné výkyvy poslední doby ledové označují jako Dryas I, II a III). V druhovém složení se smísily druhy skutečně severské, které do střední Evropy ustoupily před kontinentálním ledovcem, a druhy původem z vysokých středoevropských hor (hlavně Alpy a Karpaty), které sestoupily do nižších poloh. Právě z těchto tunder nám zůstaly dnešní glaciální relikty a arкто-alpínské druhy (viz kap. 5.1.2. – Fytogeografie Evropy). Roztroušeně na nejpříhodnějších místech se vyskytovaly drobné lesíky, hlavně s borovicí lesní (*Pinus silvestris*), snad i s klečí (*P. mugo*), břízami (*Betula*) a lískou obecnou (*Coryllus avellana*), možná i s dalšími dřevinami. Kolem potoků rostly vrbové (*Salix*) křoviny a vysokostébelné bylinné porosty s kytkami jako upolín (*Trollius*), kýchavice (*Veratrum*), tužebník (*Filipendula*), různé ostřice (*Carex*), atd. Tento typ vegetace se zachoval bez větších změn dodnes. Ve vyšších polohách (nad 500–600 m) byly už jen chudé lišejníkové tundry a v nejvyšších horách mrazové pustiny a horské ledovce (u nás s jistotou Šumava, Krkonoše, Jeseníky).

Už nedaleko na východ v Karpatech to ale bylo jinak. V chráněných karpatských kotlinách zřejmě po celý glaciál přežívaly opravdové lesy, tvořené modříny (*Larix*) a borovicí limbou (*Pinus cembra*) i b. lesní, smrkem a břízami, analogii můžeme vidět opět někde na jižní Sibiři. To, že takové lesy chyběly v podobných nadmořských výškách v Čechách, je vysvětlováno nedostatkem vláhy, která byla v glaciálu výrazným limitujícím faktorem (stejně důležitým jako zima). Karpaty coby mohutné pohoří zachycovaly přece jen více vláhy než

nízký a plochý Český masív (Golfský proud a západní větry určující charakter středoevropského podnebí existovaly stále, byť v zeslabené podobě).

Rovněž pleistocénní fauna se od té nynější poměrně značně lišila. Rozlišujeme dva základní typy: tzv. fauny mamutové, charakteristické pro studená období a adaptované k bezlesému prostředí (glaciály), a fauny antiquové (podle slona lesního – *Palaeoloxodon antiquus*), které byly naopak charakteristické pro teplá a vlhká období s převahou lesa (interglaciály).

Poslední antiquová fauna se vyskytovala v poslední době meziledové. Kromě již zmiňovaného slona lesního a nosorožce Merckova (*Dicerorhinus kirchbergensis*) se tehdy vyskytovalo i mnoho současných evropských lesních druhů jako jsou jelen, srnec, tur, bizon, ale také veverka či myšice lesní. S nástupem posledního glaciálu (würm) se začínají objevovat velcí savci – mamut (*Mammuthus*), nosorožec srstnatý (*Coelodonta antiquitatis*), medvěd jeskynní (*Ursus spelaeus*), lev jeskynní (*Panthera spelaea*) – setkáváme se však dosud s řadou lesních druhů. Vrcholný glaciál je charakteristický nástupem subarktických prvků – lumík (*Lemmus*), liška polární (*Alopex lagopus*), sob (*Rangifer tarandus*), pižmoň (*Ovibos moschatus*) – k nimž se připojují druhy horských stepí, např. pišťucha (*Ochotona*), svišť (*Marmota*). Rovněž mamuti, nosorožci srstnatí, velké šelmy a kopytníci se běžně vyskytují, lesní prvky však zcela mizí. Pozdní glaciál se vyznačuje především vymřením celé řady velkých pleistocénních savců (mamuti, nosorožci, medvěd jeskynní...). Drobná subarktická a stepní fauna se postupně začíná stěhovat k severu a na východ. Tento trend dále pokračuje v následujícím holocénu.

Některé způsoby zkoumání historie přírody

Palynologie. Největší množství údajů o dávné vegetaci máme z analýzy pylových zrn. Povrch pylových zrn tvoří látka sporopolenin, která je velmi odolná (moc nezvětrává, skoro nic ji nežere, ani bakterie a houby ne). Ve vhodném prostředí (bez kyslíku a spíše kyselá pH) vydrží vnější „skořápka“ pylových zrn velmi dlouho, v extrémních případech až řádu sto tisíců let. Zároveň je povrchová struktura pylových zrn dosti specifická a umožňuje pylová zrna určovat, často až do druhů nebo alespoň do rodů, výjimečně jen do čeledí (jisté problémy dělají např. trávy, i když i tam se v poslední době dostáváme na nižší úroveň). Pokud získáme vhodný sediment (hlavně rašelina), umožní nám spektrum zachovalých pylových zrn rekonstruovat okolní vegetaci. Musíme brát nicméně v úvahu, že některá pylová zrna mohou být vzduchem zanesena na velkou vzdálenost.

Ostatní rostlinné zbytky. Z rostlin se mohou zachovat za určitých okolností i jiné části než pyl (semena, u dřevin kousky dřeva). Ty je někdy možné určit a podle toho rekonstruovat složení společenstva. Zvláště velký význam má tato metoda v archeologii (co jedli či pěstovali na poli lidé kdysi dávno, ale i to něco vypovídá o tehdejších přírodních podmínkách).

Řasy. Některé řasy mají odolné schránky, např. křemité (rozsivky) nebo se sporopoleninem (některé zelené řasy). Podle druhového složení lze usuzovat na vlastnosti vody, ve které řasy žily, a podle toho na další věci (např. jestli bylo teplo nebo zima).

Obratlovci. Především savci se uchovávají, díky své kostře a především zubům, ve vápnitěm prostředí. Nejvýznamnějšími nalezišti jsou místa, kde se kostry hromadí až druhotně – například jeskyně. V jeskyních nalézáme často kosti jejich obyvatel, ale hlavně jejich kořisti (tzv. taphocenózy). Tyto nálezy nám pomáhají zejména při hrubší historické orientaci. Kromě jeskyní se mohou obratlovci uchovávat ve větším množství rovněž v pramenech s vývěry CO₂. Udušení živočichové se uchovávají ve vodě srážející travertiny (příkladem je známá slovenská lokalita Gánovce).

Měkkýši. Měkkýši patří mezi nejvýznamnější skupiny dokumentující vývoj přírody. Díky své úzké vazbě na substrát, reliéf a mikroklima jsou měkkýši přesností interpretace podobni rostlinám. Na rozdíl od rostlin se však daleko lépe uchovávají. Zbytky schránek (tzv. konchilie) jsou nalezitelné všude na vápnatých podkladech a i z fragmentů jsou poměrně dobře určitelné.

Členovci. Z členovců jsou pro stratigrafii (určování stáří a původu vrstev) čtvrtohor využívány především lasturnatky (Ostracoda). Jejich schránky se, podobně jako v případě měkkýšů, nacházejí ve vápnatých, především limnických sedimentech a také v travertinech. Z dalších členovců jmenujme alespoň brouky, jejichž chitinózní kostra se uchovává v některých rašelinných sedimentech.

Datování. Poznat, z které doby náš výzkumný objekt pochází, je základ všeho. Základní možnosti datování jsou dvě – relativní a absolutní. Relativní datování se uplatní při studiu nějakého vrstevnatého sedimentu (rašeliniště, dno jezera, výplň jeskyně) – lze říct, že horní vrstvy jsou mladší než spodní (funguje to samozřejmě pouze za předpokladu, že pořadí vrstev není „zpřeházené“, např. nějakým badatelem, který lokalitu překopal už před námi). Zároveň můžeme posuzovat druhové složení zachovalých zbytků organismů – lze předpokládat, že dva sedimenty obsahující zbytky stejných organismů pochází zhruba ze stejné doby. Metody absolutního datování nám dovolí přímo určit stáří objektu v rocích (s nějakým chybovým intervalem). U sedimentů, u nichž známe rychlost ukládání (např. rychlost tvorby rašeliny), můžeme stáří velmi přibližně odhadovat podle hloubky nálezu studovaného objektu. Asi nejvýznamnější je ale datování pomocí radioaktivních prvků. Pro objekty staré řádově tisíce až desítky tisíc let je to především datování radiouhlíkové. Této metody se využívá pro stanovení stáří biologických materiálů. Sledujeme zastoupení radioaktivního izotopu ¹⁴C. Známe jeho poločas rozpadu, víme, že do těla organismu se může dostat pouze z atmosféry, známe jeho současné zastoupení v atmosféře a předpokládáme, že bylo v historii víceméně neměnné. Potom jsme ze současného množství (kolik ho ještě v materiálu zbylo) schopni snadno spočítat, kdy daný organismus žil. (Hlavní vadou této metody je předpoklad stálého zastoupení ¹⁴C v atmosféře – už víme, že to není úplně pravda, ale zároveň už jsou poměrně hluboko do minulosti známé příslušné korekce výpočtu). Z dalších metod lze uvést např. dendrochronologii (studium letokruhů – ty tvoří něco jako čárový kód, různě staré vzorky můžeme skládat k sobě, pokud se překrývají, u některých dřevin jsou známé řady o délce už několika tisíc let).

Absolutní data se uvádějí buď v letech „před současností“ (BP, before present) nebo podle kalendáře (před našim letopočtem – BC, before Christ = před Kristem, resp. našeho letopočtu – AD, Anno Domini = léta Páně). Pokud

někde narazíte na stejné zkratky s malými písmeny, jsou to tzv. nekalibrovaná data (podle ¹⁴C bez korekce na jeho proměnlivé množství).

Po několika teplých a zase chladných výkyvech konce glaciálu (chladné se označují jako Dryas I–III, teplé Bölling a Alleröd) přišlo definitivní oteplení zhruba okolo 10300 BP. Tím končí pleistocén (starší čtvrtohory) a začíná holocén (mladší čtvrtohory). První období holocénu se označuje jako **preboreál** (10300–9800 BP). Vyznačuje se postupným oteplováním a zvlhčováním podnebí. Vegetaci stále dominovalo bezlesí, hlavně stepi a lesostepi (už nikoliv drsné glaciální, ale asi spíše travnaté, toho typu, jaké nacházíme dnes na východní Ukrajině a dál do evropské části Ruska), začíná se šířit boro-březovo-lískový les, z „nových“ dřevin je masovější pouze výskyt olše (*Alnus*). Z období postglaciálních stepí zůstalo v naší flóře množství druhů s těžištěm rozšíření mnohem východněji uvnitř euroasijského kontinentu. Díky dalšímu vývoji (zarůstání krajiny lesem) jsou tyto stepní prvky v současnosti spíš vzácné, protože mohly přežít jen na plošně malých místech, kde se udrželo trvalé bezlesí, mnohé z nich patří mezi chráněné druhy (viz také kapitola 5.1.2).

Následuje období **boreálu** (9800–8000 BP), ve své druhé polovině již hodně teplé (tepleji než dnes) a vlhké. Stále pokračuje zarůstání krajiny souvislejším lesem a zmenšování plochy bezlesí, od jihu se do střední Evropy dostávají další dřeviny: jilmy (*Ulmus*), jasan (*Fraxinus*), duby (*Quercus*), lípy (*Tilia*), javory (*Acer*), v horách se formují klečové porosty. Ke konci boreálu došlo zřejmě k výraznému obohacení prostředí o živiny – v teplém a vlhkém podnebí začal rychle mineralizovat do té doby hromadící se humus (na rychlý rozklad bylo předtím buď moc zima nebo moc sucho). Výsledkem byly bohaté lesní porosty následujícího období, atlantiku.

Atlantik (8000–6000 BP) znamenal klimatické optimum holocénu. V krajině zcela převládl les, především smíšené porosty se zastoupením výše zmíněných listnatých dřevin a s bohatým bylinným patrem, v nivách řek se formuje vegetace tzv. tvrdého luhu. Plocha bezlesí klesla na své holocenní minimum. Někdy v první polovině atlantiku dorazilo ale do střední Evropy zemědělství (podle archeologického názvosloví začíná neolit), čímž začíná výrazný lidský vliv na krajinu. Zemědělství (zatím jen v nejteplejších oblastech středních Čech a jižní Moravy) znamenalo především odlesnění, čímž možná zachránilo stepní druhy. Zároveň nastal také příliv mnoha nových druhů (obilí, polní plevely, domácí zvířata, druhy lidských sídlišť). Změna krajiny byla velmi výrazná (někdy je nazývána neolitickou revolucí), její intenzitu lze srovnat se současnou silnou přeměnou krajiny. Koncem atlantiku do lesních porostů středních a vyšších poloh pronikly další dřeviny – buk (*Fagus sylvatica*) a jedle (*Abies alba*).

Následující období se nazývá **epiatlantik** (6000–3250 BP). Jde o kontinentálnější (sušší) výkyv podnebí. V tomto období se dotváří víceméně současná podoba lesů – vzniká stupeň bučin a jedlin, ke konci období domigroval i poslední dominantní druh, habr (*Carpinus betulus*). Zároveň je velmi silný vliv člověka. Odlesnění krajiny dosahuje svého pravěkého vrcholu (doba bronzová) a proniká i do relativně chladnějších krajů. Velkou inovací je

vynález orby (eneolit, již začátkem epiatlantiku), který znamená snadnější odlesňování (díky snadnějšímu obdělávání získané půdy) a také první větší vlnu eroze půdy. Dále se formuje „pastevní“ typ krajiny. Drastická je změna lesních porostů, kde dochází k obrovskému ochuzení o živiny a změnu na dnešní chudé typy (kyselé doubravy apod.). Hlavní důvody jsou asi dva – vyčerpání naakumulovaných živin (z doby před atlantikem) a také lesní pastva a další hospodaření v lese (hrabání steliva apod.), které také z lesního ekosystému odnášejí velké množství živin.

Další fází je **subboreál** (3250–2750 BP), což byl (jak název napovídá) kontinentální výkyv („malý boreál“) se střídáním teplejších a chladnějších období.⁵

Poslední fází je **subatlantik** (2750 BP – současnost), obvykle členěný na dvě fáze (subatlantik I a II s hranicí okolo 1300 BP, tedy 700 našeho letopočtu). Celkově jde o vlhčí období ve srovnání s předchozím, ale s velkými výkyvy (pozor – zřejmě zde opět trošku pracuje efekt vyššího rozlišení detailů v méně vzdálené minulosti). Jsou zaznamenány jak chladné výkyvy (829 n. l. je historicky doloženo zamrznutí Nilu, v 17.–19. století tzv. malá doba ledová), tak teplé (středověké klimatické optimum 12. století, doznívající ještě za Karla IV. – pěstování vína v Praze!). Vývoj vegetace je dosti dramatický. Na začátku subatlantiku se celkem nic podstatného nestalo, malou výjimkou je vznik kosení luk snad v době železné. Velkým zlomem je období stěhování národů, kdy dochází ke značnému snížení hustoty osídlení a krajina značně zarůstá lesem. Se začátkem středověku následuje opačný vývoj a velké odlesnění, dosahující vrcholu v 17.–18. století (těžba dřeva pro potřeby průmyslu), což si vynutilo vznik moderního lesnictví (tehdejší odlesnění bylo větší než dnes, kdy máme pocit, jak jsme na tom špatně!). Odlesnění podhorských krajů na začátku středověku mělo za následek výraznou vlnu eroze a vznik dnešních říčních niv s velkými záplavami a sedimentací povodňových hlín. Vznik středověké krajiny je podobně silným zlomem jako byla neolitická revoluce a jaký zažíváme v současnosti.

Na závěr je třeba zmínit vznik současné „průmyslové“ krajiny, velká intenzita zavlékání nepůvodních druhů apod. Podrobnější informace o vlivu člověka na krajinu najdete v brožuře ke 37. ročníku BiO (2002/2003) – Člověk a ostatní organizmy.

⁵ V části literatury se členění posledních tří uvedených období uvádí jinak, není to úplně jednoznačné – např. se nevyděluje epiatlantik a hranice atlantiku a subboreálu se klade kolem 5000 BP

5. REGIONÁLNÍ BIOGEOGRAFIE

V předcházejících kapitolách jsme se seznámili s obecnými charakteristikami a ději majícími „na svědomí“ různorodost organismů na Zemi a zmínili jsme rovněž historii samotné planety Země, která měla pro celosvětový výskyt rostlin a živočichů klíčový význam. V této kapitole popíšeme současné složení fauny a flóry a jejich rozdělení do hlavních fytogeografických, respektive zoogeografických oblastí.

Území celé Země můžeme podle rozdílů daných klimatickými, ekologickými a historickými vlivy rozdělit na určité vnitřně homogenní a od sebe navzájem odlišné jednotky (v botanice se těmito jednotkám říká obecně **fytochoriony**, zoologie žádný obecný termín neuzívá). Vyšší jednotky jsou definovány na základě výskytu endemických taxonů (zejména čeledí a rodů), nižší jednotky jsou charakterizovány především rozdíly vůči okolí. Zajímají nás tedy především taxony, které se v jednom území vyskytují a ve druhém ne, a které vytváří mezi těmito územími kontrast. A hledáme zejména situace, kdy má více různých taxonů stejné nebo velmi podobné rozšíření (areály), což ukazuje na nějakou společnou vlastnost území, kde se vyskytují.

Musíme si nicméně uvědomit několik omezení, která v reálném světě veškeré definice sledovaných území komplikují.

Prvním problémem je, že areály taxonů v naprosté většině nepokrývají celé charakterizované území. Většina se jich nachází v jakémisi optimu příslušného území, od něhož směrem k periférii jejich počet zpravidla klesá. Naopak do okrajových částí jednotlivých území často zasahují taxony charakterizující sousední území, takže hranice mezi biogeografickými jednotkami, tak jak je můžete najít popsané v textu nebo nakreslené na mapě, jsou umělou konstrukcí a v přírodě reálně neexistují. Je nutné je chápat jako užitečné zjednodušení pro stručný popis příliš složité reality.

Druhým omezením je měřítko. To totiž velice ovlivňuje, s jakými taxony musíme pracovat. Pokud se zabýváme malým územím (třeba jednoho státu), je oprávněné zkoumat rozdíly na úrovni druhů nebo i poddruhů. Naopak pokud se zabýváme obecným členěním celé Země, druhové rozdíly v podstatě nemají smysl a je nutné zaměřit se nejméně na úroveň rodů a čeledí. Do značné míry to souvisí s historií a rychlostí evoluce. Rozdíly mezi regiony malého území jsou často dány procesy v řádu tisíců let, tedy jsou dosti „mladé“ a je proto třeba zkoumat srovnatelně „mladé“ taxony jako jsou druhy. Vyšší a tedy starší taxony už nám nic neřeknou, protože ve většině případů budou ve srovnávaných územích prakticky stejné (neměly čas se rozrůznit). I v případě druhů se většinou v měřítku malého území vlastně nezabýváme evolučními procesy (např. rozrůznění druhů v jednotlivých regionech), ale studujeme rozdíly dané různými podmínkami prostředí (třeba nadmořská výška) nebo různou migrační historií. Naopak rozdíly mezi kontinenty mohou být i desítky miliónů let staré (viz kap. 4 – Historie Země). To je doba, ve které jsou evoluční procesy nezanedbatelné a musíme se tedy poohlédnout po srovnatelně starých taxonech, u nichž se mohou nějaké rozdíly projevit. Příliš „mladé“ druhy nám mnoho neřeknou proto, že většina z nich neměla čas se dostatečně rozšířit a jsou tedy

specifické pro jedno konkrétní území, takže na základě nich by snad bylo možné nějaká území vymezit, ale už by nebylo možné uvažovat o jejich dalších vztazích (úvahy jako „flóra Severní Ameriky je příbuznější flóre Evropy než flóre Austrálie, protože s Evropou sdílí ty a ty rostliny, zatímco s Austrálií nesdílí skoro nic“ – na úrovni druhů totiž žádný kontinent nesdílí s jiným skoro nic).

Protože botanika i zoologie používají jiné názvosloví územních jednotek a ani jejich vymezení není shodné, uvádíme, v zájmu přehlednosti, v dalších kapitolách zvlášť regionální fytogeografii a regionální zoogeografii.

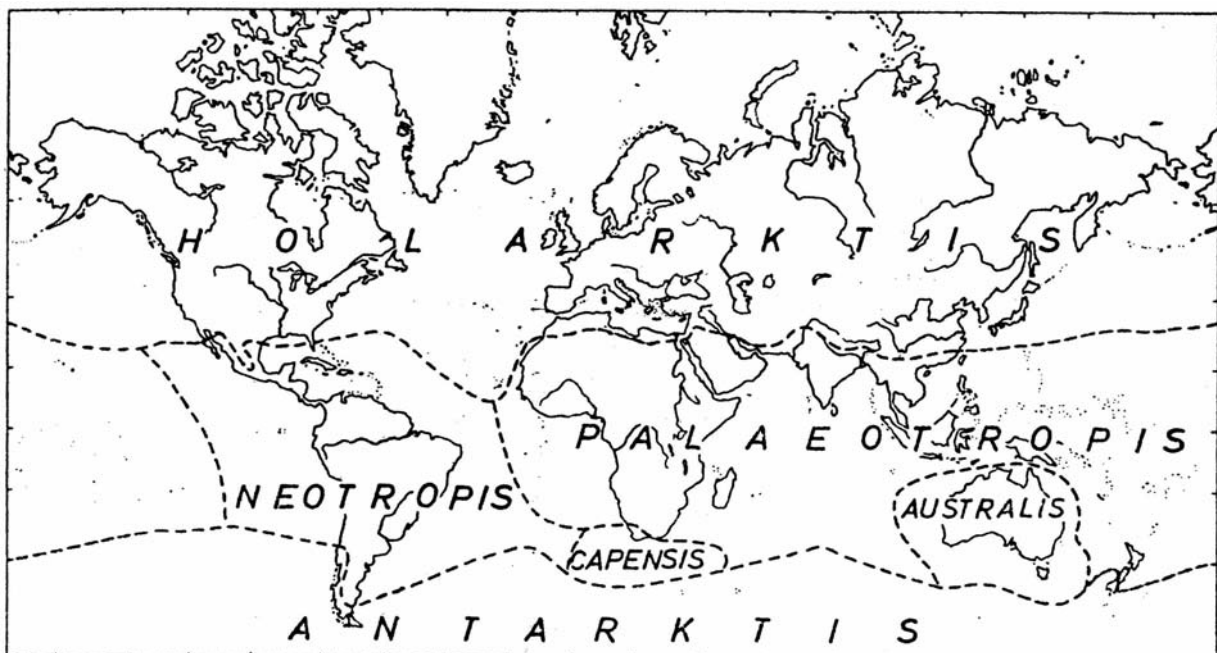
5.1. Regionální fytogeografie

Fytogeografické dělení se týká v podstatě jen souše. Důvodem je značná homogenita mořského prostředí, která způsobuje podobnost jednotlivých oblastí s jedinou výjimkou, a to je (v podstatě hlavně klimatický) gradient od rovníku k pólům. A přízně se si ještě jedno – suchozemské vyšší rostliny studuje rozhodně víc lidí (a historicky déle) než mořské řasy, zvláště ty mikroskopické, takže o nich existuje mnohem více údajů, ze kterých je možné dělat obecné závěry.

Podle měřítká můžeme fytochoriony hierarchicky uspořádat. Nejvyšší jednotka se označuje říše. Jednotlivé říše se dělí na jednu až několik zón (odpovídajících základním klimatickým pásům – arktickému, boreálnímu, mírnému,...), každá zóna na jednu až několik oblastí, atd. (Pozor! V české literatuře panuje jistá terminologická nejednotnost: někdy je říše v našem pojetí označována jako oblast a člení se dále na podoblasti, a ty na provincie.). V následujícím přehledu se zaměříme na dvě úrovně. Nejprve si popíšeme základní rozdělení Země na květenné říše a pak se detailněji zaměříme na území, ve kterém žijeme, tedy na Evropu (se zvláštním zřetelem k Evropě střední).

5.1.1. Květenné říše světa

Celá plocha zemské souše se dělí na 6 květenných říší (část literatury používá pojem oblast, my se zde přidržíme terminologie používané v Květeně ČR a Klíči ke květeně ČR) (obr. 24).



5.1.1.1. Holoarktická říše

Holoarktická říše zahrnuje celou severní polokouli s výjimkou tropických oblastí. Jednotnost flóry většiny severní polokoule do jisté míry vyplývá z poměrně dlouhého spojení Severní Ameriky a Euroasie v jeden kontinent (Laurasie). Bohatost flóry (vezmeme-li v úvahu rozlohu oblasti) je však poměrně malá. Celkem obsahuje asi 40 endemických čeledí. Jako příklad typických holoarktických prvků (tj. skupin zde vzniklých, majících zde nejvíce druhů a jen vzácně pronikajících do jiných říší) můžeme uvést např. čeledi vrbovité (*Salicaceae*), pryskyřníkovité (*Ranunculaceae*), brukvovité (*Brassicaceae*), růžovité (*Rosaceae*), prvosenkovité (*Primulaceae*), lomikamenovité (*Saxifragaceae*), miříkovité (*Apiaceae*), zvonkovité (*Campanulaceae*), z rodů např. rod ostřice (*Carex*) ze šáchorovitých (*Cyperaceae*) nebo některé skupiny lipnicovitých (*Poaceae*) a hvězdicovitých (*Asteraceae*).

Vzhledem k obrovskému rozsahu je území holoarktidy dosti různorodé, což se projevuje samozřejmě i rozdíly ve flóře (zvláště na nižší taxonomické úrovni). Zahrnuje arktické oblasti, mírný pás i subtropické oblasti, oblasti s vlhkým oceanickým podnebím i velmi suché oblasti uvnitř kontinentů, nížiny i velké a vysoké horské systémy, atd. Území holoarktidy bylo ze všech květenných říší nejvíce poznamenáno dobami ledovými, které způsobily ochuzení flóry, byť v různých částech s různou intenzitou (viz. kap. 4 – Historie Země).

5.1.1.2. Paleotropická říše

Paleotropy zahrnují tropický pás Afriky, Asie a Tichomoří (Polynesie) a patří k druhově nejbohatším. Tato říše má asi 40 endemických čeledí, z tropických rodů se pouze zde vyskytuje téměř polovina (zatímco jen asi 13% je pantropických, tj. vyskytujících se v celém tropickém pásu, v Paleotropické i Neotropické říši). Paleotropickými prvky jsou např. čeledi láčkovkovité (*Nepenthaceae*), banánovníkovité (*Musaceae*), pandanovité (*Pandanaceae*), některé morušovité (*Moraceae*), kam patří např. velmi druhově bohatý rod *Ficus*. Význačné jsou sukulentní pryšcovité (*Euphorbiaceae*) a sukulentní rod *Aloë* (čeleď *Asphodelaceae*), které jsou v neotropické květenné říši jakoby nahrazeny jinými sukulenty, a to čeledí kaktusovitých (*Cactaceae*), resp. rodem *Agave* (čeleď *Agavaceae*). Odlišnými rody jsou v obou tropických říších zastoupeny také palmy (*Arecaceae*).

5.1.1.3. Neotropická říše

Neotropická říše zabírá americkou část tropů, tedy jih Severní Ameriky, střední Ameriku a většinu Jižní Ameriky. Má asi 35 endemických čeledí, z typických prvků stojí za zmínku vedle výše uvedených např. čeledi bromeliovitě (*Bromeliaceae*) a papájovitě (*Caricaceae*), podstatnou část svých druhů zde mají čeledi pryšcovité (*Euphorbiaceae*) s výjimkou sukulentních typů nebo lilkovité (*Solanaceae*).

5.1.1.4. Kapská říše

Kapská říše je svojí rozlohou nejmenší květennou říší, ale druhově (vzhledem k rozloze) jednou z nejbohatších. Má 7 endemických čeledí, výrazný je endemismus na úrovni rodů (21%) a tedy i druhů. Charakteristickými zástupci jsou čeleď kosmatcovitých (*Mesembryanthemaceae*) nebo rod *Protea* z čeledi *Proteaceae* (která je rozšířená na celé jižní polokouli, ale zastoupená jinými rody). Podobně travám příbuzná čeleď *Restionaceae* má v Kapsku jiné rody než na zbytku jižní polokoule. Centrum rozšíření zde mají i rody vřesovec (*Erica*) (v Kapsku asi 600 druhů, v Evropě jen něco málo přes deset), pelargonie (*Pelargonium*) nebo šťavel (*Oxalis*) a mnohé jednoděložné geofyty (rostliny s podzemními hlízkami či oddenky) jako jsou čeleď ocúnovité (*Colchicaceae*) a rody *Amaryllis* nebo *Clivia* z amarylkovitých (*Amaryllidaceae*).

5.1.1.5. Australská říše

Australská říše je omezena na Austrálii a přilehlé ostrovy, nepatří do ní ale Nový Zéland, který je řazen do paleotropické říše. Australská oblast má dosti svéráznou flóru, protože je od ostatních pevnin dlouhodobě izolována. Nejvýraznějším zástupcem je rod blahovičnick (*Eucalyptus*) z čeledi myrtovitých (*Myrtaceae*), dále například některé rody z již zmíněných čeledí *Proteaceae* a *Restionaceae* a nebo zástupci akácií (*Acacia*, česky též kapinice) s fylkladii, tj. zelenými zploštělými větvičkami, které nahrazují listy (můžeme je znát i ze Středomoří, kde jsou často pěstovány, stejně jako blahovičnický).

5.1.1.6. Antarktická říše

Tato říše zahrnuje vedle antarktického kontinentu i přilehlé ostrovy, nejjižnější část Nového Zélandu a Jižní Ameriky. Zdejší rostliny jsou pozůstatkem kdysi bohaté flóry antarktického kontinentu, který nebýval vždy v nepříznivé poloze na jižním pólu. V současné době je ale květena antarktické říše velmi chudá. Centrum rozšíření zde mají např. rody *Gunnera* (*Gunneraceae*), *Azorella* (miříkovité – *Apiaceae*) a *Donatia* (*Stylidiaceae*), v Patagonii jsou dokonce 2 endemické čeledi. Vlastní antarktický kontinent má pouze dva původní druhy: metlici *Deschampsia antarctica* z lipnicovitých (*Poaceae*) a *Colobathus crassifolius* z hvozdíkovitých (*Caryophyllaceae*). Zajímavostí antarktické květenné říše je výskyt velkého množství pro jižní polokouli zcela exotických holoarktických prvků, které sem v pleistocénu pronikly po pohořích Kordiller a And až ze Severní Ameriky, např. rody blatouch (*Caltha*), pryskyřník (*Ranunculus*), lomikámen (*Saxifraga*), pampeliška (*Taraxacum*), ostřice (*Carex*) aj.

5.1.2. Fytogeografie Evropy

V následující části se zaměříme na detailnější popis území, ve kterém žijeme. Na území Evropy jsou výrazné dva klimatické gradienty, které do značné míry určují složení flóry a vegetace. Směrem od jihu k severu postupně

klesá průměrná roční teplota a v souvislosti s ní i délka vegetační sezóny a naopak roste délka a „mrazivost“ zimy (to je důležitý faktor, výskyt některých středomořských druhů je limitován ani ne tak nízkou průměrnou roční teplotou jako spíš pravidelným výskytem silnějších mrazů). Druhý gradient je západovýchodní: od oceánického podnebí na západě (dostatek srážek, relativně malý teplotní rozdíl mezi létem a zimou, tj. mírné zimy a poměrně chladná vlhká léta) po kontinentální podnebí na východě (výrazně menší množství srážek, výraznější teplotní rozdíl mezi dosti studenou zimou a dosti teplým létem a také velmi rychlý přechod z jednoho období do druhého).

Na rozdíl od fytogeografického členění celé Země se hlavní rozdíly fytochorionů v rámci Evropy již netýkají čeledí a rodů, ale hlavně druhů. Často budou odlišnosti jen kvantitativní, to znamená že v jednom území je určitá charakteristická skupina druhů, tzv. **květenný element**, zastoupena více než v jiném a jiný květenný element zase naopak. Proto se nejprve musíme seznámit s květennými elementy.

Druhy můžeme třídit podle různých kritérií (a podle toho se rozeznávají různé typy květenných elementů): např. podle jejich současného rozšíření, podle doby jejich vzniku, podle místa jejich vzniku, podle hlavních ekologických nároků, atd. Právě současné geografické rozšíření druhu (bez ohledu na jeho historický vznik) je nejpoužívanějším kritériem. Druhy s podobným areálem sdružujeme do tzv. **geoelementů**. Je nutno poznamenat, že se neuvažují adventivní (sekundární areály) – tedy území, do kterých se daný druh rozšířil prokazatelně díky člověku. Klasifikace tak různorodých objektů jako jsou areály rostlinných druhů je samozřejmě značně složitá a nejednoznačná, takže se u různých autorů může lišit. Proto se zaměříme jen na víceméně ustálené příklady z Evropy, a zejména z Evropy střední.

Druhy temperátně evropského geoelementu (někdy označován jako středoevropský geoelement v širším slova smyslu) se vyskytují v celém mírném pásu Evropy, od západní Evropy až po Ural. Tyto druhy jsou mírně oceánicky laděné, což se projevuje tím, že nedosahují do východní (nejkontinentálnější) části Eurasie. Příkladem je mnoho druhů našich listnatých lesů, z dřevin např. olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), líska obecná (*Corylus avellana*) a dub letní (*Quercus robur*), z bylin samorostlík klasnatý (*Actaea spicata*), nebo sasanka hajní (*Anemone nemorosa*), z lučních druhů např. zvonek rozkladitý (*Campanula patula*).

V rámci temperátně evropského geoelementu jsou rozlišovány ještě tři užší skupiny druhů, tzv. subelementy. Druhy středoevropského subelementu (neboli středoevropského geoelementu v užším smyslu) jsou vázány hlavně na mírně oceánickou střední Evropu. Z dřevin je to např. buk lesní (*Fagus sylvatica*) a dub zimní (*Quercus petraea*), z bylin dymnivka dutá (*Corydalis cava*) a devětsil bílý (*Petasites albus*). Některé jiné druhy jsou vázány pouze na západní Evropu, kde se silně projevuje oceánické podnebí. Jsou sdružovány do atlantického subelementu. Jeho typičtí zástupci se souvisle vyskytující skutečně jen v úzké zóně kolem západního pobřeží Evropy a do střední Evropy téměř nezasahují (z naší květeny k nim můžeme řadit snad jen velmi vzácný vřesovec čtyřřadý, *Erica tetralix*). Další, tzv. subatlantické druhy mají těžiště rozšíření v západní

Evropě, ale dosahují různě daleko na východ. Příklady jsou náprstník červený (*Digitalis purpurea*) dosahující původně asi jen do Německa a u nás pouze pěstovaný a zplaňující, mokřýš vstřícnicolistý (*Chrysosplenium oppositifolium*) s východní hranicí areálu právě u nás nebo vřes obecný (*Calluna vulgaris*) zasahující přes střední Evropu až do Pobaltí a přilehlé části Ruska. Subatlantské druhy u nás najdeme nejčastěji v chladnějších a vlhčích oblastech, často na živinami chudých půdách s kyselou reakcí (horské oblasti, písky, rašeliniště), častěji v západní polovině státu. Protikladem subatlantských druhů jsou druhy s těžištěm rozšíření posunutým poněkud k východu do kontinentálnějšího podnebí, stále ještě ale ve středoevropské (v širším slova smyslu) lesní zóně (zhruba severní Ukrajina a střední část evropské části Ruska). Jde o druhy sarmatského subelementu. Příkladem jsou některé u nás velmi vzácné a ohrožené druhy jako koniklec otevřený (*Pulsatilla patens*) nebo kozinec písečný (*Astragalus arenarius*). Často jde o relikty z období raného holocénu, kdy bylo už teplo, ale krajinu ještě nepokrýval zapojený les a mezi lesními porosty bylo dost stepních nebo lesostepních ploch.

Druhy několika dalších geoelementů jsou vázány vysloveně na kontinentální podnebí, které již neumožňuje růst souvislého lesa. Jde tedy o druhy lesostepí a stepí. Proto se s nimi u nás setkáváme v nejteplejších (a zároveň nejkontinentálnějších) územích, kde se stepní biotopy vyskytují. Podobně jako sarmatské druhy se k nám šířily od východu na začátku holocénu (některé možná už na konci pleistocénu) a z tehdejšího hojného výskytu se zachovaly jako relikty. Prvním z kontinentálních geoelementů je geoelement pontický. Pontické druhy mají těžiště rozšíření ve stepích na severním pobřeží Černého moře, v jižní Ukrajině a Rusku. Izolovanou oblastí s kontinentálním podnebím a výskytem pontických druhů ve střední Evropě je Uherská nížina, označovaná též jako Panonská (podle římské provincie Pannonia). Většina (ale ne všechny) pontických prvků zasahuje do střední Evropy právě přes Maďarsko, proto se označují také jako ponticko-panonské. Příkladem pontických druhů jsou kostřava žlábkatá (*Festuca rupicola*) (jeden z vůdčích druhů našich stepních trávníků), hlaváček jarní (*Adonis vernalis*) nebo len žlutý (*Linum flavum*). O něco menší nároky na kontinentalitu podnebí mají druhy subpontické, typické pro přechodnou lesostepní zónu, např. trnka obecná (*Prunus spinosa*) nebo sasanka lesní (*Anemone sylvestris*).

Druhý kontinentální geoelement je označován jako jihosibiřský. Jihosibiřské druhy mají těžiště areálu ještě východněji než druhy pontické, až v lesostepní zóně jižní Sibíře, zhruba mezi pohořími Ural a Altaj. Ve střední Evropě se s nimi setkáváme na velmi různorodých stanovištích, od teplomilných trávníků (válečka prapořitá, *Brachypodium pinnatum*, nebo jahodník trávnice, *Fragaria viridis*) přes listnaté lesy (lilie zlatohlávek, *Lilium martagon*) po horské oblasti (kýchavice Lobelova, *Veratrum lobelianum*). Pro jistou podobnost jsou pontický a jihosibiřský geoelement někdy spojovány do jednoho geoelementu ponticko-jihosibiřského.

Velmi okrajově do střední Evropy zasahují zástupci geoelementu orientálně-turanského. Jde o druhy s hlavním rozšířením v extrémně kontinentálních stepích až polopouštích Blízkého a Středního Východu a

centrální Asie. Půdy v těchto oblastech jsou často zasolené a právě na vnitrozemských slanicích se s nimi můžeme setkat. V Česku se vyskytují pouze výjimečně (například již vyhynulý slanorožec evropský, *Salicornia prostrata*), větší počet druhů lze nalézt až v panonské oblasti jižního Slovenska a v Maďarsku, vedle zmíněného slanorožce např. pelyněk slanomilný (*Artemisia santonicum*). Původ v orientálně-turanské oblasti mají také některé ruderalní člověkem zavlečené druhy osídlující minerály bohaté půdy, zvláště z čeledi merlíkovitých (*Chenopodiaceae*), jako např. lebeda lesklá (*Atriplex sagittata*).

V jižní Evropě (ve Středomoří) mají těžiště rozšíření druhy mediteránního geoelementu, které vyžadují teplé podnebí s mírnou a vlhkou zimou téměř bez mrazů a horké suché léto. Do střední Evropy vlastní mediteránní druhy nezasahují, setkáváme se zde ale s druhy submediteránními, které snášejí o něco chladnější podnebí (zvláště zimu). Jsou u nás rozšířeny v nejteplejších krajích podobně jako druhy pontické, ale osidlují jiná stanoviště – spíše výslunné svahy v pahorkatinách než rovinaté nížiny a dna údolí, ve kterých je zima o něco chladnější díky zimním inverzím. Zástupcem submediteránního geoelementu je u nás např. dub pýřitý (dub šípák, *Quercus pubescens*) a mnohé další druhy teplomilných doubrav.

Některé teplomilné druhy mají areály „kombinující“ výše uvedené geoelementy. Například existují druhy ponticko-mediteránní (např. některé druhy kavylů, *Stipa*) a atlantsko-mediteránní (výskyt směrem k severu a východu není limitován nízkými průměrnými ročními teplotami, ale spíš zimními mrazy, takže jsou rozšířené v teplém Středomoří a pak podél západního pobřeží Evropy daleko na sever, např. cesmína ostrolistá – *Ilex aquifolium* zasahuje až do jižního Norska).

V severní polovině Evropy mají své centrum další dva geoelementy, které ve střední a jižní Evropě potkáváme pouze na chladnějších lokalitách, zejména v horách. Jedním z nich je boreální geoelement s centrem rozšíření v pásu tajgy. Na rozdíl od předešlých vegetačních typů vytváří tajga víceméně souvislý pás kolem celé severní polokoule. Toto rozšíření mají ale jen některé tajgové druhy (tzv. cirkumboreální). Jiné jsou vázány pouze na americkou nebo jen euroasijskou část tajgy. I v boreálním pásu se projevuje západovýchodní gradient oceanity, resp. kontinentality podnebí, takže některé druhy jsou vázány jen na část euroasijské tajgy. Dokonce můžeme najít několik dvojic příbuzných druhů, kdy je jeden relativně kontinentálnější a jeden oceáničtější. Například smrk ztepilý (*Picea abies*) roste ve střední Evropě a Skandinávii, od východní Skandinávie směrem na Sibiř ho ale střídá smrk *Picea obovata*. Mnohem víc na východ do kontinentu je posunutá dvojice modřínů: záposibiřského *Larix sibirica* a východosibiřského *Larix dahurica*. Z našich rostlin patří k boreálnímu geoelementu mnoho druhů jehličnatých lesů a horských luk a také mnohé druhy rašelinišť (např. suchopýr úzkolistý, *Eriophorum angustifolium*, a vachta trojlístá, *Menyanthes trifoliata*). Některé další druhy označujeme jako subboreální. Ty mají centrum rozšíření v boreálním pásu, ale zasahují výrazně dál na jih do oblasti opadavých lesů. Jejich zástupcem je např. borovice lesní (*Pinus sylvestris*).

Ještě severněji, až v oblasti tundry (v Evropě jen nejsevernější cíp Skandinávie a nejsevernější části Ruska), se vyskytují druhy arktické. Zástupce pravého arktického geoelementu u nás samozřejmě nenajdeme, stejně tak v podstatě ani druhy subarktické s těžištěm rozšíření poněkud jižněji, v přechodné zóně mezi tajgou a tundrou. Některé druhy, které se vyskytují v Arktidě, však rostou v nejvyšších polohách našich hor.

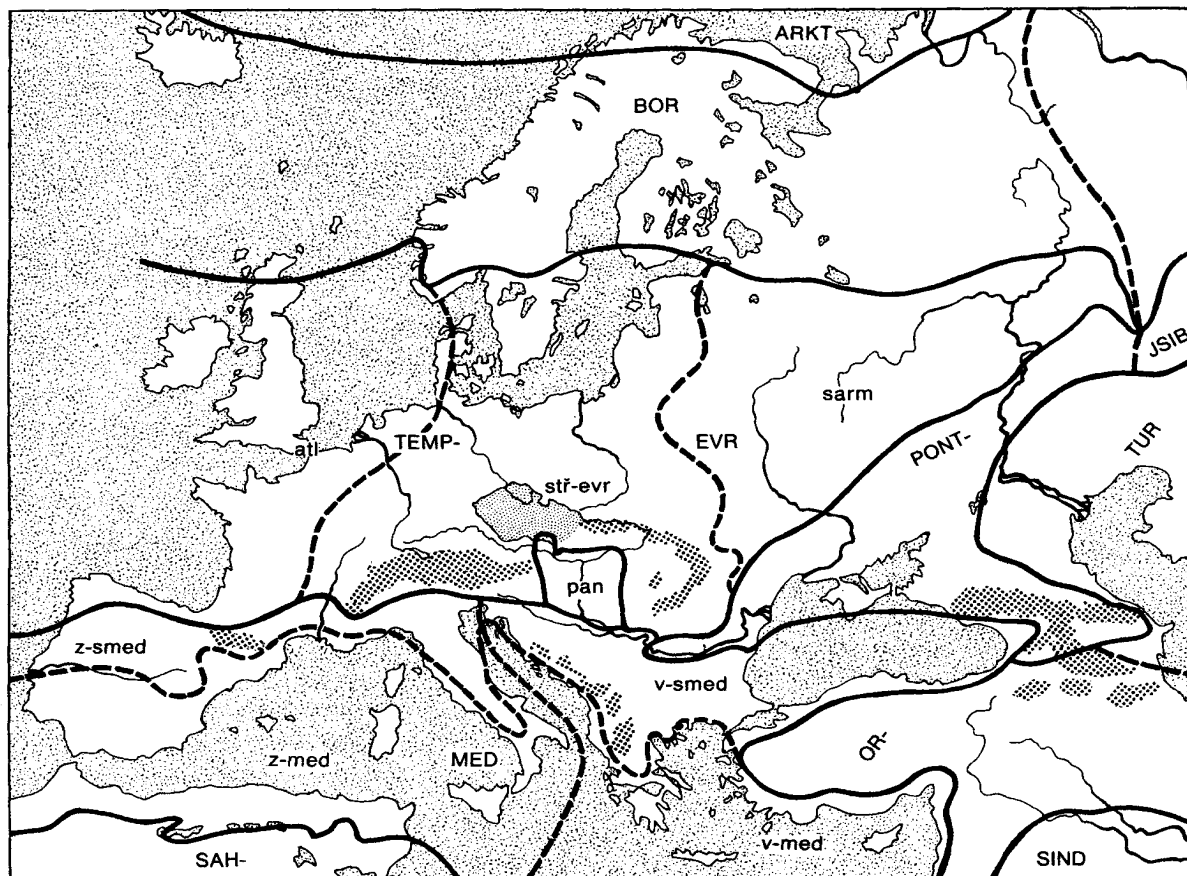
Vysokohorské oblasti jsme prozatím úmyslně vynechali, protože jsou dosti specifické a z obecného obrazu se vymykají. S rostoucí nadmořskou výškou klesá průměrná roční teplota podobně jako při pohybu na sever (na severní polokouli, na jižní je to samozřejmě naopak), takže horské oblasti se svým způsobem podobají severským oblastem. Díky tomu hostí druhy, které se v okolní krajině nevyskytují a díky horským systémům se dostávají daleko na jih od svého souvislého rozšíření. Extrémním případem jsou některé holoarktické prvky, které pronikly přes pohoří Kordiller a And ze Severní Ameriky do neotropické a dokonce až do antarktické květenné říše. Na druhou stranu se horské polohy od severských podmínek poněkud liší, a to tím víc, čím blíže jsou k rovníku. Zachovávají si totiž některé klimatické charakteristiky své oblasti, které jsou jiné než v polárních oblastech – např. jiné délky ročních období, jiné rozložení srážek v průběhu roku (třeba mediteránní hory mají i přes celkově vyšší srážkové úhrny stále typická letní období sucha) nebo jiný světelný režim („normálně“ dlouhé dny oproti polárním dnům a nocím). Středoevropská (a severnější) pohoří tak mají flóru a vegetaci do značné míry podobnou severským oblastem, ale hory subtropů a zejména tropů jsou nápadně odlišné a velmi specifické.

Středoevropské (a samozřejmě i asijské a severoamerické) hory mají díky vývoji přírody ve čtvrtohorách (viz kap. 4.5.) mnoho druhů, které se vyskytují také v arktidě. Shrnují se do geoelementu arkticko-alpidského, resp. subarkticko-subalpidského (alpidy = evropská a asijská pohoří vzniklá při alpínském vrásnění; někdy se místo termínu alpidský používá méně přesný termín alpínský). Díky malé výšce našich hor je u nás takových druhů jen několik, např. ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*) nebo vrba bylinná (*Salix herbacea*). Mnohem více takových druhů lze najít ve vysokých Karpatech nebo v Alpách, např. populární dryádku osmiplátečnou (*Dryas octopetala*), která se nejbližší našim hranicím vyskytuje již na západním Slovensku (izolovaná lokalita na Súlovských skalách, plošněji pak na vápencích Malé Fatry). V podstatě jde o glaciální relikty (tedy druhy, které zde rostly v období glaciálů), které ale poněkud změnily stanoviště. V glaciálech toho totiž na vrcholcích našich hor moc nerostlo (byla tam už moc zima) a dnešní horské druhy sídlily někde ve středních polohách. S holocénním oteplováním z nich byly vytlačovány teplomilnějšími „přivandrovalci“, a stěhovaly se jednak na sever a jednak do vyšších nadmořských výšek, kde se některé zachovaly dodnes.

Některé druhy jsou vázány pouze na hory střední Evropy a do severských oblastí nezasahují. Takové druhy zahrnujeme do středoevropsko-alpidského (nebo -subalpidského) geoelementu, příkladem je borovice kleč (*Pinus mugo*). Mnohem více takových druhů mají opět vyšší pohoří Alp či Karpat, buď společných (geoelement alpsko-karpatský) nebo omezených pouze na jednu

soustavu. Některé jiné druhy jsou rozšířeny ještě dále do Asie (do sibiřských pohoří jako je Altaj nebo na Kavkaz), podle toho se rozlišují další drobné horské geoelementy.

Nyní se můžeme vrátit k fytogeografickému členění Evropy. Jak uvidíte, bude do značné míry odpovídat výše uvedeným geoelementům.



Obr. 25. Květenné oblasti a podoblasti Evropy a přilehlých území: ARKT – arktická oblast, BOR – boreální oblast, TEMP-EVR – temperátně evropská oblast (ATL – atlantická podoblast, STR-EVR – středoevropská podoblast, SARM – sarmatská podoblast), MED – mediteránní oblast (Z-SMED – záposubmediteránní podoblast, V-SMED – východosubmediteránní podoblast, Z-MED – západomediteránní podoblast, V-MED – východomediteránní podoblast), PONT-JSIB – ponticko-jihosibiřská oblast (PAN – panonská podoblast), OR-TUR – orientálně turanská oblast, SAH-SIND – saharo-sindská oblast. Upraveno podle Slavík (1988).

Celá Evropa spadá do holoarktické květenné říše. Z jejích oblastí jich na území Evropy zasahuje šest (viz obr. 25). **Arktická oblast** je zastoupena pouze v nejsevernější část kontinentu (nejsevernější cíp Skandinávie a nejsevernější Rusko). Typické je pro ni drsné arktické podnebí, dominantním typem vegetace je tundra. **Boreální oblast** zabírá severní Evropu (Island, Skandinávie a přilehlá část Ruska). Převládajícím typem vegetace boreální oblasti je jehličnatý les – tajga. Většina Evropy s podnebím mírného pásu a vegetací listnatých opadavých lesů spadá do **temperátně evropské oblasti**. Ta se dále člení na poddoblasi atlantickou, středoevropskou a sarmatskou. Ve flóře převládá temperátně evropský geoelement, ale ve středních a vyšších polohách je hojný i geoelement (sub)boreální a vzácně se objevují i další (stepní, horské, atd.). **Ponticko-jihosibiřská oblast** se rozkládá a území jižní Ukrajiny a jižní části evropského

Ruska a dále směrem na jižní Sibiř. Převládajícím typem vegetace je travnatá step, protože výskyt lesa je limitován nedostatkem srážek. Její zvláštní izolovanou součástí je panonská podoblast v Maďarsku. Někdy je do ponticko-jihosibiřské oblasti zahrnován i Kavkaz, který je ale některými autory (a zřejmě oprávněně) považován za zcela svébytnou a samostatnou jednotku. **Středozevní (mediteránní) oblast** zabírá nejižnější Evropu s charakteristickým subtropickým podnebím, které je teplé, celkově poměrně suché a navíc s „obráceným“ chodem srážek (prší nejvíce v zimě a nejméně v létě, což je naopak než u většiny ostatních klimatických oblastí včetně našeho podnebí mírného pásu). V mediteránní oblasti převládají samozřejmě druhy (sub)mediteránního geoelementu, pouze v horách se objevují druhy „severnější“. Mediteránní oblast se dělí na vlastní mediterán ležící těsně při pobřeží Středozevního moře a severněji ležící submediterán a každá z těchto částí na podoblast východní a západní, s hranicí probíhající zhruba Jaderským mořem, takže se rozlišuje podoblast západomediteránní, západosubmediteránní, atd. **Orientálně-turanská oblast** (neboli středoasijská oblast) je velmi aridní a do Evropy zasahuje pouze okrajově na jihovýchodě v okolí Kaspického moře a přibližuje se ještě v centrálním Turecku. Hlavním vegetačním typem jsou zde silně kontinentální stepi až polopouště. Jako přídavek uvedeme ještě v podstatě geograficky již mimo Evropu ležící (ale evropskými turisty často navštěvovanou a botanicky velmi zajímavou) **makaronéskou oblast** (Kanárské, Azorské a Kapverdské ostrovy, Madeira a v některých vymezeních část pobřeží západního Maroka). Místní podnebí je v zásadě mediteránní, ale vzhledem k poloze v moři výrazně vlhčí, což je zřejmě klíčový faktor, který během glaciálu umožnil přežití množství třetihorních druhů, které ve vlastním evropském mediteránu vymřely.

5.1.3. Fytogeografie České republiky

V poslední kapitole se zastavíme u detailního fytogeografického členění naší vlasti. V průměru odpovídá naše květena typické květeně temperátně evropské oblasti a její střeoevropské podoblasti, pouze na nejižnější Moravu zasahuje svým severozápadním okrajem oblast ponticko-jihosibiřská (svoji panonskou podoblastí). Díky výrazné výškové a klimatické členitosti našeho území jsou ale mezi jednotlivými regiony nápadné rozdíly, které umožňují podrobnější členění.

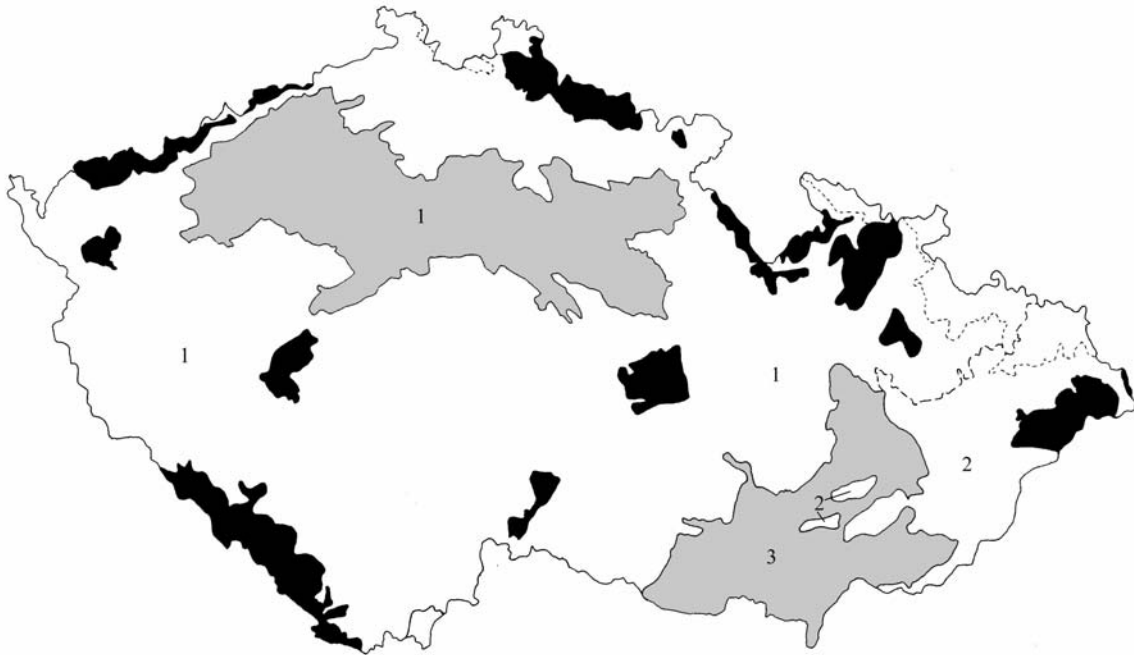
V současnosti je českými botaniky využíváno členění vytvořené pro účely Květeny ČR, které dělí naše území na 3 oblasti a 3 obvody (viz obr. 26) s 99 fytogeografickými okresy. (Pozor! Slovo „oblast“ je v tomto systému v jiném smyslu než při fytogeografickém dělení světa, v terminologii je bohužel zmatek). Tyto oblasti jsou v podstatě definovány podle nadmořské výšky a s ní se měnící průměrné teploty. Střední polohy s typickou flórou a vegetací jsou označovány jako **mezofytikum**. Teplé části jižní Moravy a středních Čech s v podstatě extrazonálním výskytem teplomilných druhů i společenstev (stepi, teplomilné doubravy), se označují jako **termofytikum**. Horské polohy s chladnomilnější flórou představují oblast **oreofytika**. Členění na tyto oblasti se poněkud vymyká obvyklé fytogeografické praxi a je českou specialitou (jinde se moc nepoužívá) – oblasti se sice rozlišují na základě výskytu (či absence)

určitých skupin druhů, ale tyto skupiny jsou definovány spíše podle ekologických nároků jednotlivých druhů než striktně podle jejich areálů.

„Napříč“ dělení na termofytikum, mezofytikum a oreofytikum lze v Česku rozlišit tři (popř. čtyři) fytogeografické obvody. Kriteria jsou zde „klasická“ (všímáme si hlavně areálů druhů). Nejvýraznější je obvod panonský, vlastně výběžek panonské podoblasti, zabírající nížinu a přilehlé pahorkatiny jižní Moravy. Velký počet panonských prvků proniká i do nejnižších poloh Bílých Karpat, takže i ty jsou řazeny ještě k panonské oblasti, i když geologicky patří ke Karpatům. Druhý obvod, českomoravský, zabírá celé Čechy a západní polovinu Moravy. Tradičně je označován jako hercynský. (Označení je to ale trochu nepřesné, tento pojem odvozený od jména německého pohoří Harz se původně používal pro širší území Českého masívu a hor středního Německa). Třetí je karpatský obvod, zabírající karpatská pohoří a vněkarpatské sníženiny. Čtvrtým regionem, byť v Květeně ČR nerozlišovaným, je tzv. polonský obvod zasahující na Ostravsko, Opavsko, osoblažský a vidnavský výběžek a asi také do Frýdlantského výběžku v Čechách. Jeho významnou charakteristikou je alespoň krátkodobé pokrytí kontinentálním ledovcem v předposlední době ledové (riss), které zde zanechalo velmi specifický plochý reliéf. Zároveň má tato oblast (zvláště na Ostravsku, kde je nejtypičtěji vyvinutá) pro Česko netypické podnebí (poměrně teplé a zároveň vlhké – teplé oblasti v Čechách i jižní Moravě jsou spíš suché), které umožňuje výskyt několika specifických rostlinných společenstev (neobvyklé kombinace jinak běžných druhů) s centrem rozšíření severněji, v Polsku.

Při ještě jemnějším pohledu je naše území děleno na 99 fytogeografických okresů, z toho 21 ve dvou obvodech termofytika (českém a panonském), 63 ve dvou obvodech mezofytika (českomoravském a karpatském) a 15 ve dvou obvodech oreofytika (českomoravském a karpatském).

Pro doplnění stručně uvedeme ještě jeden pojem, který se ve fytogeografii používá. Podobně jako na vyšší (celosvětové nebo evropské) úrovni můžeme i na úrovni jednoho státu dělit druhy podle jejich geografického rozšíření. V praxi se používá systém tzv. **fytochorotypů** (čili areálytypů). Každý fytochorotyp zahrnuje druhy s podobným rozšířením ve studovaném území, které je dané místním klimatem, reliéfem, geologickými podmínkami atd. Fytochorotyp je tak detailněji (lokálněji) zaměřenou analogií geoelementů. Protože nebere v úvahu celkové rozšíření druhů, ale jen rozšíření druhů v zájmovém území, mohou se uvnitř jednoho fytochorotypu setkávat prvky různých geoelementů, které mají v daném území podobné rozšíření. Použití fytochorotypů má svůj smysl – vedle obecných podmínek prostředí mohou například vyjadřovat migrační historii daného území (u nás existuje např. skupina druhů, které jsou rozšířené víceméně jen na Moravě, tedy v karpatské části našeho území, a jiná skupina druhů, které jsou rozšířeny pouze v jižních Čechách, kam migrovaly z Alp). Konkrétní příklady z našeho území lze nalézt v prvním díle Květeny ČR nebo v celkem dobře dostupném Klíči ke květeně ČR, takže odkazujeme na tuto literaturu.



Obr. 26. Fytogeografie České republiky. Šedě – termofytikum, černě – oreofytikum, zbytek (bíle) – mezofytikum; 1 –českomoravský obvod, 2 – karpatský obvod (včetně dvou exkláv v panoniku), 3 – panonský obvod, čárkovaná čára – hranice mezi českomoravským a karpatským obvodem (ostatní hranice obvodu se shodují s hranicemi termo- a mezofytika), drobně čárkovaná čára – jižní hranice polonského obvodu. Upraveno podle Slavík (1988).

5.2. Regionální zoogeografie

Zoogeografické členění Země vychází z analýzy většiny dosud známých areálů zoologických taxonů. Nezávisle na sobě jsou členěny biocykly mořský a pevninský společně s limnickým.

Základní jednotkou je **zoogeografická oblast** (regio), územní celek, který se významně liší strukturou své fauny od ostatních oblastí. Jednotlivé oblasti jsou podle stupně znalostí jejich faun nestejně dokonale rozčleněny na podoblasti a ty opět na provincie. S postupujícím zmenšováním zoogeografických územních celků se silně snižuje i počet endemických taxonů, které by byly vhodné k jejich definování a obdobně je stále nezřetelnější i průběh jejich hranic. Vzhledem k omezenému rozsahu této brožury bude v následující stati podrobnější členění uvedeno pouze pro palearktickou oblast, do které spadá i území České republiky.

Kategorií nadřazenou zoogeografické oblasti je říše (regnum), avšak tato kategorie není příliš používána. V mořském biocyklu totiž říše odpovídají jednotlivým biochorům (viz tab. Zoogeografické členění mořského biocyklu), v pevninském biocyklu se pak jedná o seskupení jedné nebo dvou (výjimečně i více) zoogeografických oblastí (viz tab. Zoogeografické členění pevninského a limnického biocyklu), které však není úplně ustáleno a v pojetí různých autorů se dosti liší.

5.2.1. Zoogeografické členění mořského biocyklu

Základní zoogeografické členění mořského biocyklu je podřízeno ekologickým kritériím (viz tab. 2). Nezávisle na sobě jsou rozčleněny litorál, pelagiál a abysál světových moří a oceánů.

Pelagiál je členěn pouze na malý počet podoblastí z důvodu omezené prostorové izolace populací jednotlivých druhů (všechna vývojová stadia planktonních druhů jsou neustále unášena mořskými proudy, které do značné míry ovlivňují i nektonní (aktivně se pohybující) druhy; navíc chemické i fyzikální vlastnosti životního prostředí se mění téměř vždy plynule). Samostatně je členěn epipelagiál (do hloubky 200 m) a batypelagiál (hloubky větší než 200 m). Oblasti epipelagiálu mají shodné názvy a podobný průběh hranic jako litorál (pouze jižní hranice tropické oblasti probíhá u epipelagiálu jižněji a na severu zahrnuje i Středozevní moře). Odlišná terminologie batypelagiálu vyjadřuje výraznější zasahování areálů druhů tropických šířek směrem k pólům (i v rovníkových šířkách je v těchto hloubkách voda značně chladná) a jeho jednoduchá rajonizace je způsobena poměrně malými znalostmi fauny.

Litorál je naopak členěn výrazně, k čemuž přispívá i poloha pobřeží většiny oceánů, probíhající převážně v poledníkovém směru. Možnosti šíření fauny litorálu podél pobřeží jsou tak značně omezeny vzhledem k odlišnému podnebí v různých zeměpisných šířkách. Ještě účinnější je izolace jednotlivých pobřeží příslušnými kontinenty (např. tropická fauna Tichého a Atlantského oceánu oddělená americkou pevninou), ale i širým mořem, protože většina litorálních druhů žije přisedle a šíří se planktonními larvami, jejichž životnost je časově značně omezená (za normálních okolností nemohou překonat např. vzdálenost mezi brazilským a africkým pobřežím).

Abysál nenavazuje bezprostředně na litorál, mezi ně je včleněn ještě archibentál, neboli fauna příkrých kontinentálních svahů. Ta má však přechodný charakter a je druhově natolik chudá, že její zoogeografické členění nemá smysl. Rozčlenění abysálu jak je uvedeno v tabulce je nutno chápat pouze jako orientační, neboť současné znalosti hlubokomořské fauny jsou stále značně kusé. Jisté však je, že dosti zvláštní postavení mají hlubiny Středozevního moře izolované od Atlantského oceánu vysokým prahem v Gibraltarské úžině, jenž sahá 320 m pod hladinu. Práh způsobuje, že ve Středozevním moři nedochází s přibývajícím hloubkou k takovému poklesu průměrné roční teploty, který je typický pro hlubiny světového oceánu. Gibraltarský práh dále brání tomu, aby do Středozevního moře pronikala typická chladnomilná abysální fauna. V hlubinách tohoto moře proto žijí především eurybatické (tj. obývajícím široké rozmezí hloubek) druhy litorálu. Jako samostatná hlubinná zóna abysálu je někdy vyčleňován tzv. hadál (hlubiny pod 6000 m) zahrnující především faunu hlubokomořských příkopů. Současné poznatky naznačují, že fauny jednotlivých příkopů mají díky vzájemné izolaci ostrovní charakter.

Složení fauny pevninského i limnického biocyklu bylo na mnoha místech značně ovlivněno lidskými zásahy, především pak introdukcemi (záměrnými i nechtěnými). Naproti tomu mořský biocyklus byl ze zoogeografického hlediska činností člověka ovlivněn minimálně. Nejvýraznějšími zásahy byly výstavby Suezského a Panamského průplavu, které umožnily migraci vodních živočichů mezi Rudým a Středozevním mořem, resp. Atlantským a Tichým oceánem. Vážnější následky mělo vybudování Suezského průplavu, neboť k oddělení Rudého a Středozevního moře došlo dříve (v mladším miocénu, tedy před 10 až 15 milióny let) než v případě Atlantského a Tichého oceánu (k němu

došlo v pozdním pliocénu, tedy před 2 až 5 milióny let) a navíc Středozevní moře je do značné míry odděleno od světového oceánu, díky čemu není jeho fauna vystavena tak silné konkurenci a tudíž je mnohem citlivější k vnějším zásahům (podobně jako fauna ostrovů). Nejvíce postiženou skupinou byli přisedlí bezobratlí živočichové, jejichž početnost byla výrazně snížena dravými druhy (např. hvězdicemi), které se nově rozšířily (částečně i díky lodní dopravě) z Rudého moře. Vzhledem k nevelké rychlosti migrace přistěhovalců z řad litorální fauny můžeme jejich šíření pozorovat i dnes, po více než sto letech od otevření Suezského průplavu, a to v západní části Středozevního moře.

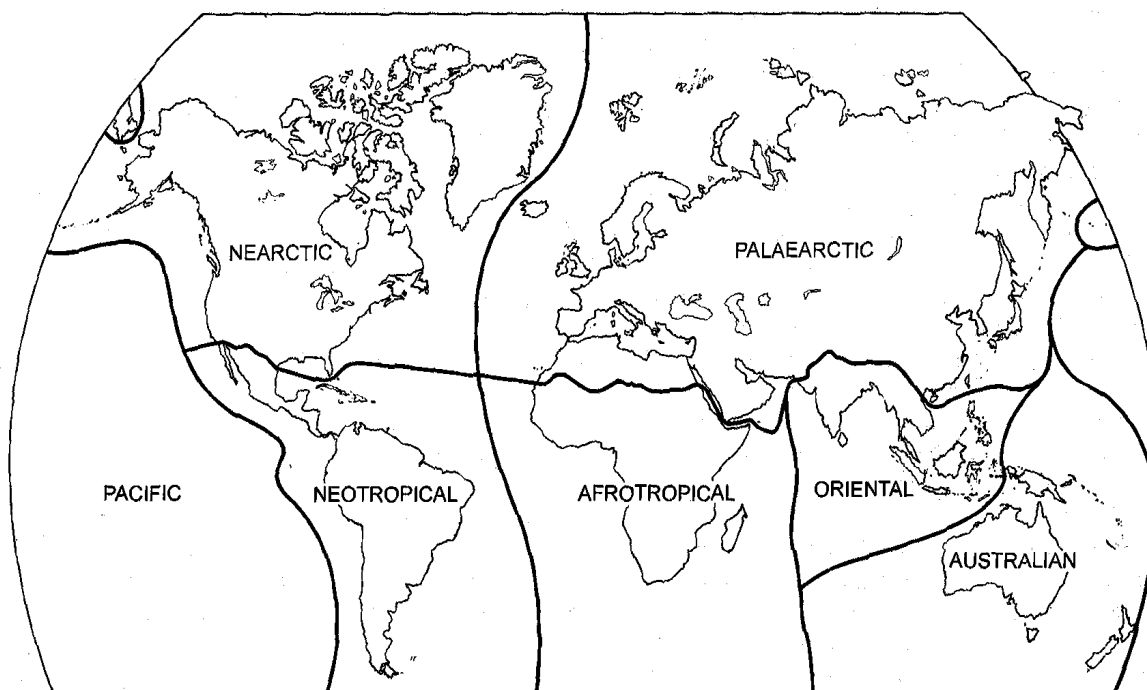
Tab. 2. Zoogeografické členění mořského biocyklu. Převzato z Buchar (1983).

Říše	Oblast	Podoblast
Litorál	Boreální	Atlantsko-mediteránní
		Sarmatská
		Severoatlantská
		Baltská
		Severopacifická
		Arktická
	Tropická	Indo-západopacifická
		Východopacifická
		Západoatlantská
		Východoatlantská
	Antiboreální	Jihoafriká
		Jihoaustralská
		Peruánská
		Kerguelenská
		Antiboreálně americká
Antarktická		
Epipelagiál	Boreální	Arktická
		Euboreální
	Tropická	Atlantská
		Indopacifická
Antiboreální		
Batypelagiál	Arktická	
	Centrální	
	Antarktická	
Abysál	Arktická	
	Atlantská	Severozápadní
		Severojihovýchodní
		Mediteránní
	Karibská	
	Indická	
	Pacifická	Severozápadní
		Centrální
	Antarktická	Cirkumpolární
		Atlantsko-indická
Australská		
Tichomořská		

5.2.2. Zoogeografické členění pevninského a limnického biocyklu

Oba biocykly zahrnují především takové druhy, které jsou svojí existencí vázané na pevniny obklopené souvislým světovým oceánem, jenž tvoří významnou překážku v jejich šíření. Jako příklady charakteristických živočichů jednotlivých zoogeografických oblastí jsou v následujícím textu využívány především čeledi savců, ptáků a primárně sladkovodních ryb (to jsou skupiny ryb, které se vyvinuly v limnickém biocyklu a nemohou se šířit mořským prostředím), především proto, že většina z nich je všeobecně známých nebo snadno dohledatelných v populárních encyklopediích (doporučujeme edici Svět zvířat vydanou nakladatelstvím Albatros).

Základní zoogeografické členění pevninského a limnického biocyklu je přehledně uvedeno v tabulce 3. Geografické vymezení jednotlivých oblastí je patrné z obrázku 27, proto budou v dalším textu zmiňované pouze některé drobnosti, které nejsou z obrázku dobře patrné.



Obr. 27. Zoogeografické oblasti Země

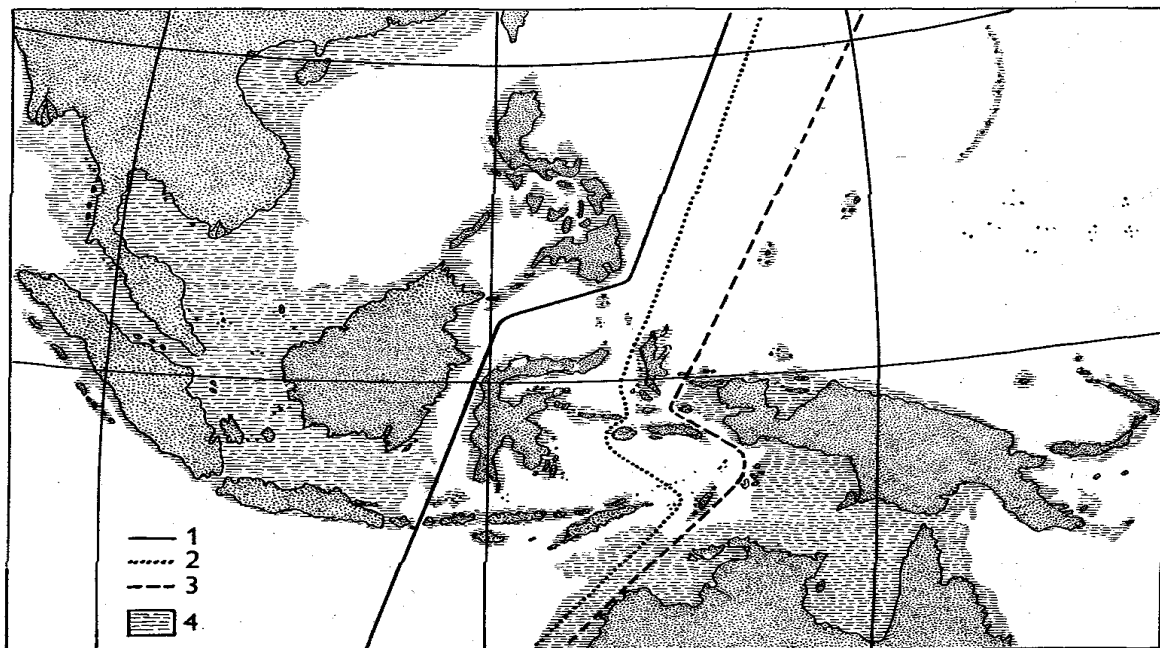
Tab. 3. Zoogeografické členění pevninského a limnického bicyklu. Upraveno podle Wallace (1876) a Lydekker (1896), převzato z Buchar (1983).

Říše	Oblast	Podoblast
Notogea	Australská	Australská kontinentální
		Novozélandská
		Polynéská
		Havajská
		Wallacea
Neotropis (=Neogea)	Jihoamerická (=Neotropická)	Brazilská
		Chilsko-patagonská
		Antilská
		Středoamerická
Paleotropis	Afrotropická (=Etiopská)	Africká
	Indomalajská (=Orientální)	Madagaskarská
		Indická
		Malajská
		Indonéská
Holarktis	Nearktická	Kanadská
		Východonearktická
		Západně-centrální
		Kalifornská
	Palearktická	Eurosibiřská
		Mediterránní
		Středoasijská
		Východopalearktická

5.2.2.1. Australská zoogeografická oblast

Austrálie je s výjimkou Antarktidy v současnosti jediným kontinentem, který nemá přímé pevninské spojení s jiným kontinentem. Díky této izolaci, která trvá prakticky od konce druhohor, se v australské oblasti vyvinula velice svébytná fauna. Předkové současných živočichů se do Austrálie dostali ve dvou vlnách. První přišla na konci druhohor nebo počátkem třetihor z Jižní Ameriky přes Antarktidu (ptakořitní savci – Monotremata a vačnatci – Metatheria, z ptáků běžci – Ratitae, želvy čeledi matamatovití – Chelidae a další), druhá v neogénu z jihovýchodní Asie (např. letouni – Chiroptera a savci čeledi myšovití – Muridae, papoušci – Psittaciformes, ještěři z čeledi agamovití – Agamidae a varanovití – Varanidae). Další živočichové přišli do australské oblasti až s člověkem. Nejprve to byl pes, který přišel s předky původních Austrálců a jehož zdivočelou formu známe pod jménem dingo. Po kolonizaci Austrálie a okolních ostrovů Evropany se do oblasti dostali další živočichové (velbloudi, prasata, jeleni, lišky, králíci, myši domácí, krysy, potkani, několik druhů pěvců, ropucha obrovská, kapr, pstruh a další).

Australská oblast zahrnuje 3–5 podoblastí (viz tab. 3), podle toho, zda k ní počítáme i Havajské ostrovy a je-li vyčleněna jako samostatná podoblast **Wallacea**, která je přechodným územím mezi australskou a indomalajskou zoogeografickou oblastí (obr. 28).



Obr. 28. Různé pojetí rozhraní mezi indomalajskou a australskou zoogeografickou oblastí. Území mezi liniemi je označováno jako přechodné území zvané „Wallacea“. 1 – Wallaceova linie, 2 – Weberova linie, 3 – Lydekerova linie, 4 – maximální rozsah Asie a Austrálie při poklesu mořské hladiny během pleistocénu. Upraveno podle Lattin (1967).

5.2.2.2. Jihoamerická zoogeografická oblast

Podobně jako Austrálie byla Jižní Amerika po téměř celé období třetihor izolována od ostatních kontinentů, a proto se i zde vyvinula velice osobitá fauna. K oddělení Jižní Ameriky od zbývajících kontinentů došlo však přeci jen o něco později než v případě Austrálie, a proto byla v případě savců kolonizována kromě vačnatců i placentály. Obě tyto skupiny se vyvíjely vedle sebe a vytvořily celou řadu pozoruhodných forem, z nichž některé dosáhly i značných rozměrů (např. obří pozemní lenochodi čeledi Megatheriidae a pásovci čeledi Glyptodontidae). Za zmínku rovněž stojí obří nelétaví draví ptáci čeledi Phororhacidae, kteří dorůstali větší výšky než současný africký pštros dvouprstý (*Struthio camelus*). Koncem pliocénu došlo ke spojení Jižní Ameriky s Amerikou Severní, které bylo logicky následováno promísením faun obou kontinentů. Z fosilních nálezů víme, že mnozí savci, ale i již zmiňovaní obří nelétaví draví ptáci, se ve svrchním pliocénu vyskytovali až do oblastí dnešní jižní Kanady. Poměrně záhy po spojení obou Amerik však nastaly tzv. ledové doby. Na rozdíl od Evropy, kde má většina pohoří rovnoběžkový průběh, mají severoamerická pohoří průběh poledníkový, takže rozpínajícímu se ledovci nestálo nic v cestě. Díky tomu byla ve vrcholných glaciálech pokryta ledovým příkrovem více než polovina rozlohy Severní Ameriky. Většina původní severoamerické fauny byla i spolu s novými přistěhovalci z neotropické oblasti zatlačena na jih kontinentu a do Jižní Ameriky. Na rozdíl od původní jihoamerické fauny, která se po dobu přibližně 60 miliónů let vyvíjela v tropických podmínkách, byli severoameričtí živočichové mnohem lépe adaptovaní na chladné podmínky, které po nástupu ledových dob nastaly, a díky tomu lépe obstáli v nezvykle silné konkurenci, která nastala po zatlačení faun obou kontinentů převážně na území Jižní Ameriky. V důsledku toho tehdy

vymřela většina původní savčí jihoamerické fauny. Kromě často zmiňovaných vačnatců však vyhynula i většina původních placentálů. Někteří však ledové doby přežili a vymřeli paradoxně až začátkem holocénu. Jejich vyhynutí je někdy dáváno do souvislosti s příchodem člověka do této oblasti.

Většinu současné jihoamerické fauny tedy tvoří relativně nedávní přistěhovalci ze Severní Ameriky. Kromě mnoha čeledí ptáků a placentálních savců stojí za zmínku též jediná čeleď ocasatých obojživelníků vyskytující se na jižní polokouli, mločíkovití (Plethodontidae). Naopak naprostá většina primárně sladkovodních ryb je původní a na rozdíl od většiny suchozemských obratlovců, kteří mají z výše zmiňovaných důvodů nejbližší příbuzenské vztahy s faunou nearktickou, má nejbližší k fauně etiopské oblasti. Důvodem je propojení říčních systémů obou kontinentů, které bylo postupně přerušeno v průběhu pozdní křídy (viz kap. 4 – Historie Země).

Oblast bývá většinou rozdělována na 4 podoblasti (viz tab. 3).

Fauna Antarktidy

Původní fauna Antarktidy měla přímé vazby na faunu jihoamerickou a australskou (viz kapitola 5.2.2.1), ale během oligocénu byla kompletně zničena rozrůstajícím se kontinentálním ledovcem, který tento kontinent úplně pokrýl. I v současnosti má antarktická zvířena nejbližší ke zvířeně Jižní Ameriky a také Nového Zélandu, resp. ostrůvků ležících jižně od něho. Kromě bezobratlých (vířníků – Rotatoria, želvušek – Tardigrada, roztočů – Acarina a chvostoskoků – Colembola) je trvale obydlena pouze čtyřmi druhy tuleňů (Phocidae) a několika druhy ptáků z řádu tučňáci (Sphenisciformes) a čeledí chaluhovití (Stercorariidae) a štítonosovití (Chionidae; tato čeleď je endemická pro Antarktidu a subantarktické ostrovy).

Díky takto neobyčejně chudé fauně má území Antarktidy v rámci zoogeografického členění pevninského biocyklu zvláštní postavení. V některých publikacích je chápáno jako podoblast jihoamerické zoogeografické oblasti, v jiných je pro Antarktidu spolu s nejj jižnější částí Jižní Ameriky, jižním cípem Jižního ostrova Nového Zélandu a blízkými ostrovy (např. Kergueleny a další) vyčleněna zvláštní zoogeografická říše archinotis.

5.2.2.3. Afrotropická zoogeografická oblast

Fauna Afriky, podobně jako fauny ostatních kontinentů vzniklých rozpadem Gondwany, se vyvíjela po celé období starších třetihor (paleogénu) izolovaně. Ostatní Gondwanské kontinenty se od Afriky postupně vzdalovaly a od Eurasie byla oddělena mořem Tethys. Teprve na přelomu oligocénu a miocénu vzniklo spojení Afriky s Eurasií přes oddělující se Arabský poloostrov. Na rozdíl od současnosti byla většina tohoto území tehdy pokryta tropickou vegetací, což umožnilo promísení faun obou území. Na africké savany, jimž do té doby dominovali především hrabáči (Tubulidentata), damani (Hyracoidea), chobotnatci (Proboscidea) a již vymřelí kopytníci čeledi Arsinoitheriidae, pronikli zástupci čeledi nosorožcovití (Rhinocerotidae) a především přežvýkaví sudokopytníci (Ruminantia), mj. i předkové současných antilop, které jsou v dnešní době pro africké savany tak typické. Opačným

směrem, tedy do Eurasie, se vydali především chobotnatci, kteří posléze přešli i Beringovu úžinu a osídlili nejprve Severní a poté i Jižní Ameriku, kde poslední zástupci této skupiny vyhynuli přibližně ve 3. století př. n. l. (jejich vymření je některými autory dáváno za vinu Mayům). Jedinými dalšími savci, kteří kromě chobotnatců expandovali z Afriky do Eurasie, byli vyšší primáti (Anthropoidea).

Následky ledových dob byla fauna etiopské oblasti postižena poměrně málo. Díky poloze v převážně rovníkové oblasti nezasahoval do Afriky kontinentální ledovec a vysokohorské ledovce nesestoupily do nižších poloh. Přes poměrně úzké a v období pleistocénu již pouští pokryté spojení s Eurasií neproniklo na území etiopské oblasti mnoho přistěhovalců z oblasti palearktické (jednou z mála výjimek je rod *Equus* z řádu lichokopytníků, do kterého jsou kromě koně řazeni i osli – vyskytují se nejen v Africe, ale především v jižní Asii – a zebry), takže její fauna nemusela čelit silné konkurenci, jako tomu bylo v případě fauny neotropické oblasti. Ledové doby se tak na území Afriky projeví především snížením rozlohy tropickým deštných pralesů a vytvořením pouští. Ve starším holocénu se rozloha pralesů postupně opět zvětšovala až na takřka původní úroveň a naopak rozloha pouští se zmenšila na minimum (podle některých autorů Sahara dokonce úplně zanikla). Před přibližně 5 tisíci lety, v období označovaném v Evropě jako atlantik, kdy nastalo klimatické optimum současného interglaciálu, tak odpovídala severní hranice etiopské zoogeografické oblasti severnímu pobřeží afrického kontinentu (území dnešní Sahary pokrývala savana, na které žili mj. žirafy a sloni, a také zde teklo několik velkých řek obývaných mj. hrochy). Od té doby se však rozloha Sahary začala postupně opět zvětšovat a severní hranice etiopské oblasti se posunuje směrem k jihu (tento trend pokračuje dodnes).

Oblast je členěna na 2 dobře definované podoblasti (viz tab. 3). Na Madagaskaru se díky jeho velikosti neprojevuje příliš silně ostrovní efekt (viz kap. 3), a proto se zde zachovala řada skupin živočichů, kteří na kontinentě již vyhynuli (např. hmyzožraví savci z čeledi bodlínovití a velké množství druhů poloopic, z nichž některé ale na ostrově naopak vznikly). Část původních obratlovců však byla vyhubena lidmi, kteří na ostrov připluli přibližně v 10. století pravděpodobně z jihovýchodní Asie (např. celá čeleď Aepyornithidae, což byli velcí nelétaví ptáci příbuzní pštrosům).

5.2.2.4. Indomalajská zoogeografická oblast

Po oddělení od Afriky v pozdní juře putoval současný indický subkontinent severovýchodním směrem jako velký ostrov (nebo malý kontinent), na kterém se vyvíjela fauna nezávisle na zbývajícím světě. V oligocénu došlo ke srážce Indie s asijským kontinentem. Indická deska se však dále pohybovala směrem k severu a v místě kontaktu se začalo zdvihat pohoří Himaláje spolu s tibetskou náhorní plošinou (tento trend pokračuje dodnes, takže nejvyšší hora světa se stále zvyšuje). Vyzdviženy byly sedimenty moře, které původně oddělovalo Indii od Asie, takže dnes můžeme např. ve výšce 6000 m n. m. nalézt fosílie typických mořských živočichů, např. amonitů. Po kontaktu obou kontinentů došlo podobně jako v jiných případech k promísení faun, které bylo ale poměrně

záhy ukončeno zdvihajícími se Himalájemi, které se stávaly pro většinu živočichů nepřekonatelnou překážkou.

Také fauna indomalajské oblasti nebyla podobně jako fauna oblasti afrotropické příliš citelně poznamenána ledovými dobami. Pevninský ledovec tak daleko k jihu nezasahoval, díky rovníkové poloze himalájský ledovec nestoupil do nižších nadmořských výšek a Himaláje navíc účinně bránily přílivu imigrantů ze severu. V obdobích vrcholného glaciálu ale díky poklesu hladiny světového oceánu došlo k napojení indonéských ostrovů na pevninu a podobně jako v jiných případech propojení dosud oddělených oblastí k promísení faun. Po opětovném oddělení ostrovů od pevniny se pak na nich zachovalo i několik druhů, které na pevnině později vymřely (např. orangutani – rod *Pongo*).

Oblast bývá většinou rozdělována na 3 podoblasti (viz tab. 3). Někteří autoři vyčleňují filipínské souostroví jako čtvrtou samostatnou podoblast.

5.2.2.5 Nearktická zoogeografická oblast

Nearktická oblast byla od druhohor až do středního eocénu spojena pevninským mostem přes Grónsko a Špicberky s Evropou a zároveň oddělena mořem od všech ostatních kontinentů. Krátce po přerušení spojení s Evropou se poprvé v historii vynořila z moře oblast dnešní Beringovy úžiny, která umožnila promísení faun Severní Ameriky a Asie. Toto spojení trvalo s kratšími i delšími přestávkami až do konce poslední doby ledové. Na konci třetihor, v pliocénu, byla fauna nearktické oblasti nakrátko výrazně obohacena přistěhovalci z Jižní Ameriky. Poměrně záhy po spojení obou Amerik však skončil pliocén, začal pleistocén a s ním nastaly tzv. ledové doby. Na rozdíl od Evropy, kde má většina pohoří rovnoběžkový průběh, mají severoamerická pohoří průběh poledníkový, takže rozpínajícímu se ledovci nestálo nic v cestě – důsledky této situace byly již nastíněny v charakteristice neotropické zoogeografické oblasti (kap. 5.2.2.2.). Během poslední doby ledové imigrovalo do prostoru kontinentálního mostu v oblasti Beringovy úžiny větší množství eurasijských druhů schopných čelit drsnému podnebí tohoto území, jež nebylo v té době zaledněno (např. vlk, rosomák, los, sob a mnoho dalších). Jejich dalšímu postupu do vnitrozemí Severní Ameriky však bránil rozsáhlý pevninský ledovec. Když roztál, zvýšila se opět hladina oceánu, takže nemohla proběhnout obdobná migrace opačným směrem.

Z dnešního hlediska zajímavý je výskyt vačnatců na území Severní Ameriky. Ti zde totiž pravděpodobně vznikli v průběhu křídy a jejich výskyt je na základě fosilních nálezů dokumentován až do spodního miocénu, kdy na tomto území nejspíše v důsledku ochlazení podnebí vymřeli. Ještě během křídy se rozšířili do Evropy, kde však koncem eocénu vyhynuli, a do Jižní Ameriky, odkud se na území nearktické oblasti nakrátko vrátili po propojení obou kontinentů v pliocénu. V současnosti jsou ve fauně nearktické oblasti zastoupeni pouze jedním až dvěma druhy, které se sem rozšířily až v holocénu.

Severní polovina oblasti je většinou vyčleňována do podoblasti, která zaujímá ekosystémy tundry a tajgy. Jižní polovina je od východu na západ členěna podle klimatických podmínek, rostlinstva a především výskytu živočichů na tři další podoblasti (viz tab. 3).

5.2.2.6 Palearktická zoogeografická oblast

Současné rozsáhlé území palearktické oblasti prošlo během třetihor několika významnými změnami. Území dnešní Evropy bylo až do středního eocénu spojeno pevninským mostem se Severní Amerikou a zároveň odděleno od Asie Turgajským mořem ležícím východně od dnešního pohoří Ural (do současnosti se z něho zachoval pouze zbytek ve formě Kaspického moře), které teprve začátkem oligocénu vyschlo natolik, že umožnilo imigraci živočichů z Asie. Velké části Evropy byly v paleogénu navíc pod mořskou hladinou (zaplavena byla severní Francie, jižní Anglie a Belgie, mořské zálivy spojené četnými rameny s mořem na severu zasahovaly až do Švýcarska, Bavorska, Rakouska, na jižní Moravu a podél oblouku dnešních Karpat pokračovaly až do Rumunska), takže současná Evropa byla vlastně souostrovím u západního pobřeží Asie. Během neogénu se mořská hladina postupně snížila natolik, že se naopak velké části Severního a Jaderského moře staly souší, došlo k napojení Britských ostrovů na pevninu a k propojení Španělska se severní Afrikou. O propojení území palearktické oblasti s oblastí afrotropickou a nearktickou a jejich vlivu na faunu dotčených území byla zmínka v předchozích kapitolách (kap. 5.2.2.3. a 5.2.2.5.). Rovněž připojení poloostrova Přední Indie k asijskému kontinentu za vzniku pohoří Himaláje již bylo zmíněno v kapitole 5.2.2.4.

Na faunu palearktické oblasti, podobně jako na faunu oblasti nearktické, měly velký vliv ledové doby. Ve vrcholných glaciálech dosahovalo čelo severského pevninského ledovce v Evropě až k severním svahům Karpat a severních sudetských pohoří. Navíc se rozšířily nebo vznikly horské ledovce ve vysokých pohořích (Alpy, Kavkaz), které zasahovaly daleko do nížin (např. čelo alpského ledovce dosahovalo ve vrcholných glaciálech až k jižním svahům Šumavy a do Pádské nížiny). Narozdíl od teplomilné fauny nearktické, která měla možnost ustoupit před postupujícím ledovcem do zbytků tropů Jižní Ameriky, většina původní teplomilné třetihorní palearktické fauny vymřela. S jejími zbytky se můžeme dnes setkat především v indomalajské oblasti (např. tapíři, kteří žili ještě v miocénu i na našem území). Avšak i chladnomilnější druhy musely před postupujícím ledovcem ustoupit. Většina jich přežila období vrcholných glaciálů ve svých refugích na Pyrenejském a Balkánském poloostrově, odkud se v holocénu šířily zase zpět do střední Evropy (na klimaticky podobně vhodný Apeninský poloostrov se kvůli Alpám a především rozpínajícímu se alpskému horskému ledovci nepodařilo proniknout téměř žádnému druhu žijícímu původně severně od Alp). Následkem rozdělení populací druhů obývajících původně souvislý areál a jejich vzájemné dlouhodobé izolaci na výše zmíněných poloostrovech vznikly často z jednoho druhu druhy dva (např. kuňka obecná – *Bombina bombina* a k. žlutobřichá – *B. variegata*). Na základě nejnovějších výzkumů se však zdá, že alespoň část středoevropských druhů přežívala i období vrcholných glaciálů na stejném území, avšak pouze na omezených územích (např. v údolích) a v malých, navzájem izolovaných populacích, protože ani na jednom z vhodných

jihoevropských poloostrovů se nenašly jejich fosilní pozůstatky z pleistocénního období.

Na areály vodních živočichů měly kromě vlastních ledových dob velký vliv především konce těchto období. Při tání ledovců totiž vznikala tzv. příledovcová jezera, která zaplavila rozsáhlá území a propojila tak často povodí některých řek, která byla do té doby bariérou pro šíření druhů obývajících tato povodí. Kromě povodí jednotlivých řek došlo v některých případech i k propojení vnitrozemských jezer s mořem, které bylo provázeno mimo jiné i změnou salinity. Jako příklad může sloužit propojení Černého moře, které bylo v období vrcholného glaciálu slaným vnitrozemským jezerem, s Kaspickým mořem a Aralským jezerem. Zajímavý je rovněž postglaciální vývoj dnešního Baltského moře. Na počátku postglaciálu existovalo na jeho území rozsáhlé sladkovodní jezero, které obklopovalo čelo pevninského ledovce. Toto jezero se postupně změnilo napojením na světový oceán v mělké moře (tzv. Yoldiové moře, které existovalo v letech 7500 až 7000 př. n. l.) a to po opětovné izolaci opět ve vnitrozemské jezero. Teprve okolo roku 5000 př. n. l. vzniká opět moře, jehož hladina dodnes mírně klesá a zároveň se snižuje i jeho salinita.

Oblast bývá většinou rozdělována na 4 podoblasti (viz tab. 3). Podrobněji se budeme věnovat podoblasti eurosibiřské, neboť k ní náleží také území České republiky.

5.2.2.6.1. Eurosibiřská podoblast

Eurosibiřská podoblast zaujímá severní polovinu palearktické oblasti a její jižní hranice v zásadě odpovídá hranici oblasti, která byla alespoň v obdobích vrcholných glaciálů pod přímým vlivem zalednění. Z této skutečnosti vyplývají hlavní rozdíly mezi faunou této podoblasti a faunou ostatních, jižněji položených oblastí, ve kterých mohly přežít rozsáhlejší zbytky původní třetihorní palearktické fauny. Eurosibiřská podoblast je dále členěna na pět nižších jednotek, které nazýváme provincie, z nichž čtyři jsou zonálně uspořádané. Jsou to provincie tundry, tajgy, listnatých lesů a stepí. Pátou je provincie kavkazských hor, na jejímž území se stýká eurosibiřská podoblast s podoblastmi středoasijskou a mediteránní a která je navíc charakteristická vysokou mírou endemismu. Ze všech druhů živočichů, které byly na Kavkaze dosud zjištěny, se jich 30% vyskytuje pouze zde, např. krtoš kavkazský (*Prometheomys schaposchnikovi*), kozorožec kavkazský (*Capra caucasica*), velekur kavkazský (*Tetraogallus caucasicus*) a mnohé další. Někdy je vyčleňována jako šestá ještě středoevropská provincie montánních až alpínských poloh, jejíž fauna obsahuje také značné množství endemitů. Většina jich obývá Alpy, ale nemalé množství zasahuje i do dalších pohoří (např. kamzík horský, *Rupicapra rupicapra* nebo svišť horský, *Marmota marmota*), kde kromě nich žijí i místní endemické druhy (např. hrabošík tatranský, *Microtus tatricus* (dříve *Pitymys tatricus*), který je endemitem Karpat).

Kromě jihovýchodní Moravy, která se rozkládá v oblasti provincie stepí, náleží převážná část území České republiky k provincii listnatých lesů, proto i většina druhů našich živočichů jsou představitelé fauny těchto provincií. Ostatní druhy jsou především zástupci fauny mediteránní podoblasti a dále také

provincií tajgy a tundry podoblasti eurosibiřské. Jejich výskyt na našem území je důsledkem polohy České republiky uprostřed Evropy a především pak postglaciálního vývoje, podobně jako v případě rostlin.

APENDIX – NĚKTERÁ FAKTA O OCHRANĚ PŘÍRODY V ČR

Ochrana přírody je v ČR, stejně jako ve většině evropských států, realizována státními a soukromými institucemi. Státní instituce a organizace, zřizované a financované státem za účelem ochrany přírody, jsou: **Ministerstvo životního prostředí (MŽP)**, **Agentura ochrany přírody a krajiny (AOPK)**, **Česká inspekce životního prostředí**, **oblastní referáty životního prostředí**, **Správy národních parků a chráněných krajinných oblastí**. Na ochraně přírody se také částečně podílí zoologické a botanické zahrady.

V soukromém sektoru je situace méně přehledná, působí zde celá řada neziskových organizací a občanských sdružení. Na svůj provoz získávají organizace finanční prostředky ve formě státních dotací, členských poplatků a příspěvků dobrovolných dárců. Z těch známějších můžeme jmenovat: Český svaz ochránců přírody (provozuje síť stanic a útulků pro handicapované živočichy), Hnutí Brontosaurus, Greenpeace, Děti Země, Hnutí Duha a Občanské sdružení Arnika. Nejdůležitější společenskou funkci těchto organizací lze, kromě konkrétních projektů, vidět především v medializaci nedostatků ochrany přírody.

V České republice je na různé úrovni státem chráněno celkem 15,86% území z celkové rozlohy státu (stav k 31. 12. 2002). To je sice více než průměr zemí Evropské unie (12,3%), ale daleko méně než u sousedních států jako je Polsko (32,5%), Rakousko (27,1%) a Slovensko (23,0%). Podle přísnosti ochrany a velikosti plochy rozeznáváme několik druhů chráněných území.

Nejpřísnějším stupněm ochrany velkoplošného území je **národní park (NP)**. Podle zákonné definice se jedná o rozsáhlá území, jedinečná v národním či mezinárodním měřítku, jejichž značnou část zaujímají přirozené nebo lidskou činností málo ovlivněné ekosystémy, v nichž rostliny, živočichové a neživá příroda mají mimořádný vědecký a výchovný význam. Národní parky se také jako jediné vyhlášují zákonem, který rovněž stanoví jejich hranice. Pro připomenutí, máme celkem čtyři národní parky: Krkonošský NP (rozloha 36 300 ha), NP Šumava (68 520 ha), NP Podyjí (6 300 ha) a NP České Švýcarsko (7 900 ha).

Mírnějším stupněm ochrany velkého území jsou **chráněné krajinné oblasti (CHKO)**. Ty jsou definovány jako rozsáhlá území s harmonicky utvářenou krajinou, charakteristicky vyvinutým reliéfem, významným podílem přirozených ekosystémů lesních a travních porostů, s hojným zastoupením dřevin, případně s dochovanými památkami historického osídlení. Chráněné krajinné oblasti vyhláší vláda republiky nařízením. V České republice je celkem 24 CHKO a jejich plocha tvoří 13,9 % rozlohy státu. Jsou to:

CHKO Beskydy	CHKO Jeseníky	CHKO Orlické hory
CHKO Bílé Karpaty	CHKO Jizerské hory	CHKO Pálava
CHKO Blaník	CHKO Kokořínsko	CHKO Poodří
CHKO Blanský les	CHKO Křivoklátsko	CHKO Slavkovský les
CHKO Broumovsko	CHKO Labské pískovce	CHKO Šumava
CHKO České středohoří	CHKO Litovelské Pomoraví	CHKO Třeboňsko
CHKO Český kras	CHKO Lužické hory	CHKO Žďárské vrchy
CHKO Český ráj	CHKO Moravský kras	CHKO Železné hory

Chráněná území malého plošného rozsahu jsou souhrnně označována jako maloplošná zvláště chráněná území. Pod tímto názvem se skrývají celkem čtyři typy chráněných území shodně vyhlášených místními orgány ochrany přírody:

Národní přírodní rezervace (NPR) – je menší území mimořádných přírodních hodnot, kde jsou na přirozený reliéf s typickou geologickou stavbou vázány ekosystémy významné a jedinečné v národním či mezinárodním měřítku. Do této kategorie patří také nejstarší chráněné území u nás, a to Žofínský prales v Novohradských horách, který byl vyhlášen již v roce 1838.

Definice **přírodní rezervace (PR)** je v podstatě shodná s definicí národní přírodní rezervace, od které se odlišuje pouze nižším významem a přísností ochrany.

Národní přírodní památka (NPP) – je útvar menší rozlohy, zejména geologický či geomorfologický útvar, naleziště nerostů nebo vzácných či ohrožených druhů ve fragmentech ekosystémů, s národním či mezinárodním významem, a to i takový, který vedle přírody formoval svou činností člověk.

Analogicky s předchozím případem i zde je pro lokality menšího významu zaveden nižší stupeň ochrany, tzv. **přírodní památka (PP)**.

Na území ČR je celkem 2133 maloplošných zvláště chráněných území, z toho 101 NPR, 110 NPP, 1175 PP a 737 PR. Maloplošná zvláště chráněná území jsou viditelně označena tabulkami s konkrétním označením kategorie a případně i červenými pruhy na hraničních stromech, dvěma z vnější a jedním z vnitřní strany rezervace.

Dalšími typy chráněných území, se kterými je možné se u nás setkat, jsou **biosférické rezervace**. Jsou to velkoplošná chráněná území se suchozemskými nebo přímořskými ekosystémy, která jsou mezinárodně uznávána v rámci programu UNESCO „Men and the biosphere“ (Člověk a biosféra) a obsahují reprezentativní ukázky prostředí typické pro danou oblast. V České republice bylo doposud uznáno celkem šest biosférických rezervací: Bílé Karpaty, Krkonoše, Křivoklátsko, Pálava, Šumava a Třeboňsko.

K ochraně krajinného rázu s určitými estetickými prvky je lokálními samosprávami občas vyhlášen tzv. **přírodní park**. V takovém území sice mohou platit určitá omezení, ovšem z hlediska ochrany přírody nemá tato kategorie přílišný význam.

Zvláštní kategorií ochrany přírody je takzvaný **památný strom**. Tímto způsobem jsou na základě rozhodnutí místních orgánů ochrany přírody chráněny mimořádně významné stromy, skupiny stromů a stromořadí. Okolo každého památného stromu platí ochranné pásmo, kde je zakázáno provádět činnost, která by strom mohla poškodit. Zajímavé je vymezení tohoto pásma. To je kruhového tvaru o poloměru, který se rovná desetinásobku průměru stromu měřeného 130 cm nad zemí. Dnes je již evidováno přes 14 000 jednotlivých památných stromů.

Ochraně přírody je v Evropské unii věnována značná pozornost. Důsledkem povinnosti sladit naše právní předpisy s předpisy platnými v EU je vytvoření nové soustavy chráněných území evropského významu, zvané **Natura 2000**. V rámci tohoto projektu probíhá v posledních několika letech rozsáhlé mapování přírodních stanovišť na území našeho státu a jeho prostřednictvím budou vybrána nejhodnotnější území s výskytem vybraných rostlinných a živočišných druhů a přírodních stanovišť. Celkem se mapuje výskyt 65 druhů ptáků, 55 druhů dalších živočichů, 40 druhů rostlin a 58 typů přírodních stanovišť. Podle směrnice č. 79/409/EHS o ochraně volně žijících ptáků jsou na základě výskytu zájmových druhů (čáp černý, orel mořský, skřivan lesní, slavík modráček atd.) vyhlášovány tzv. **ptačí oblasti (SPA)**. Pro přírodní stanoviště (horská rašeliniště, slaniska, suťové lesy atd.) a vybrané druhy rostlin a živočichů (koniklec otevřený, pelyněk Pančičův, střevíčník pantoflíček; tesařík obrovský, perlorodka říční, sysel obecný atd.) jsou podle směrnice č. 92/43/EHS vyhlášována **zvláštní chráněná území (SAC)**. Zařazení území do soustavy Natura 2000 umožní získat ze státního rozpočtu a fondů EU finanční prostředky na šetrné hospodaření, které zabezpečí zachování a případnou obnovu chráněných fenoménů.

Vybrané právní předpisy ochrany přírody platné v ČR

Mezinárodní úmluvy:

- Úmluva o mezinárodním obchodu s ohroženými druhy volně žijících živočichů a rostlin (sdělení č. 572/1992 Sb.).
- Úmluva o ochraně stěhovavých druhů volně žijících živočichů (sdělení č. 127/1994 Sb.).
- Dohoda o ochraně netopýrů v Evropě (sdělení č. 208/1994 Sb.).
- Úmluva o biologické rozmanitosti (sdělení č. 134/1999 Sb.).
- Úmluva o ochraně evropských planě rostoucích rostlin, volně žijících živočišných a přírodních stanovištích (sdělení č. 107/2001 Sb.).

Ochrana přírody:

- **Zákon č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny.**
- **Vyhláška č. 395/1992 Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona č. 114/1992 Sb.**
- Vyhláška č. 75/1996 Sb., kterou se stanoví nebezpečné druhy zvířat.
- Vládní návrh zákona o podmínkách provozování zoologických zahrad.

CITES:

- Zákon č. 16/1997 Sb., o podmínkách dovozu a vývozu ohrožených druhů volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin.
- Vyhláška č. 82/1997 Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona č. 16/1997 Sb.

Dále se ochrany přírody týkají zákony a příslušné vyhlášky:

O myslivosti a rybolovu,

O České inspekci životního prostředí,

O musejních sbírkách a

O ochraně zvířat proti týrání.

Další informace o ochraně přírody je možno nalézt na těchto internetových stránkách:

- CITES homepage <http://www.cites.org>
- Ministerstvo životního prostředí <http://www.mzp.cz>
- Agentura ochrany přírody a krajiny ČR <http://www.nature.cz>
- Správa Chráněných krajinných oblastí ČR <http://schko.ten.cz>

LITERATURA:

Použitá a doporučená literatura:

- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R., 1997: Ekologie, jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství University Palackého, Olomouc, 949 pp.
- BÍLÝ M., HÁJEK J., KOUTECKÝ P. & KRATZEROVÁ L., 2000: Rozmnožování organismů. Biologická olympiáda 2000/2001, 35. ročník. IDM MŠMT, Praha, 128 pp.
- BRIGGS D. & WALTERS S. M., 2001: Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého, Olomouc, 531 p.
- BUCHAR J., 1983: Zoogeografie. SPN, Praha, 199 pp.
- CÍLEK V., 1995a: El Niño jezulátko. *Vesmír*, 74(5): 257-262.
- CÍLEK V., 1995b: Klima minulosti a budoucnosti. Část III. Klima ve čtvrtohorách. *Ochrana přírody*, 50(1): 10 - 13.
- CÍLEK V., 1995c: Milankovičovy cykly. Astronomické teorie klimatických změn. *Vesmír*, 74(9): 488 - 491.
- CÍLEK V., 1998: Dialog mezi mořem a větrem. NAO: tekutá časomíra severoatlantické oscilace. *Vesmír*, 77(7): 367-371.
- HÁJEK J., KOUTECKÝ P., LIBUS J., LIŠKOVÁ J., SRBA M., STRÁDALOVÁ V., ŠEJNOHOVÁ L., ŠÍPEK P. & ZAPOMĚLOVÁ E., 2002: Člověk a ostatní organizmy, Biologická olympiáda 2002/2003, 37. ročník. IDM MŠMT, Praha, 107 pp.
- HENDRYCH R., 1984: Fytogeografie. SPN, Praha, 220 pp.
- LOŽEK V., 1973: Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha.
- MAZÁK V., 1977: Jak vznikl člověk (Sága rodu Homo). Práce, Praha, 400 pp.
- MUSIL R., 1987: Vznik, vývoj a vymírání savců. Academia, Praha, 292 pp.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. [ed.], 1998: Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, Praha, 341 pp + 1 mapa.
- POKORNÝ P., 2004: Velký bratr uděluje lekci. Sibiřské řešení záhady ledových dob. *Vesmír* 83(5): 276–281.
- ROČEK Z., 2002: Historie obratlovců. Evoluce, fylogeneze, systém. Academia, Praha, 512 pp.
- SKALICKÝ V., 1988: Regionálně fytogeografické členění. In: HEJNÝ S. & SLAVÍK B. [eds.]: Květena České socialistické republiky 1, pp. 103-121. Academia, Praha.
- SLAVÍK B., 1988: Fytogeografická charakteristika. In: HEJNÝ S. & SLAVÍK B. [eds.]: Květena České socialistické republiky 1, pp. 65-102. Academia, Praha.
- STORCH D. & MIHULKA S., 2000: Úvod do studia současné ekologie. Portál, Praha, 156 pp.
- ZÁRUBA B., 2001: Svět pravěku. Albatros, Praha, 151 pp.

Ostatní použitá literatura:

- BELOVSKI G. E., 1987: Extinction models and mammalian persistence. 35-37, In: SOULE, M. E., (Ed.), *Viable populations for conservation*. Cambridge university press, 189 pp.
- DIAMOND J. M., 1972: Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifauna of South-west Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of the USA*, 69: 3199-3203.
- FRIDRIKSSON, S., 1975: *Surtsey: Evolution of Life on a Volcanic Island*. Butterworths, London.
- FRYER G. & ILES T. D., 1972: *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HARMAN W. N., 1972: Benthic substrates: their effect on freshwater molluscs. *Ecology*, 53: 271-272.
- HOLLOWAY J. D., 1977: *The lepidoptera of Norfolk Island, their Biogeography and Ecology*. Junk, The Hague.
- JENÍK J., 1996: *Ekosystémy*. Karolinum, Praha, 135 pp.
- LATTIN G. DE, 1967: *Grundriss der Zoogeographie*. G. Fischer, Jena.
- LOMOLINO M. V., 1986: Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 1-21.
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1967: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MAŘAN J., 1958: Zoogeografické členění Československa. *Sborník Československé společnosti zeměpisné*, 63: 89-110.
- PRIMACK R. B., KINDLMANN P. & JERSÁKOVÁ J., 2001: *Biologické principy ochrany přírody*. Portál, Praha, 348 pp.
- PRUNER L. & MÍKA P., 1996: Seznam obcí a jejich částí v České republice s čísly mapových polí pro síťové mapování fauny. *Klapalekiana*, 32 (Suppl.): 1-115.
- QUINN J. F. & HARRISON S. P., 1988: Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75: 134-140.
- SHAFFER G. R. & SAMSON F. B., 1985: Population sizes and extinction: a note on determining critical sizes. *American Naturalist*, 125: 144-152.
- SIMBERLOFF D. S. 1976: Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57: 629-648.
- SIMBERLOFF D. S. & WILSON E. O., 1969: Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278-296
- WALTER H. & STRAKA H., 1970: *Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 478 p.
- WILLIAMS C. B., 1964: *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, New York.

paleogeografické mapy světa na

<http://www.upol.cz/resources/geology/paleogeografie.html>

JMENNÝ REJSTŘÍK

- agamovití – 78
akácie – 66
ambroň – 57
amoniti – 50, 81
antilopy – 80
banánovníkovité – 65
běžci – 37, 78
bizon – 59
bizon americký – 23
blahovičník – 66
blatouch – 66
bodlínovití – 81
borovice kleč – 58, 70
borovice lesní – 58, 69
borovice limba – 58
bromeliovitě – 65
brukvovitě – 65
bříza – 52, 58
buk – 52, 57, 61
buk lesní – 67
cesmína ostrolistá – 69
cichlidy – 26, 34
cykasy – 15
cypřišek – 57
damani – 80
datlovníky – 53
devaterník – 58
devětsil bílý – 67
dingo – 78
dinosauři – 48, 49
douglaska – 57
dryádka osmiplátečná – 58, 70
dřezovec – 57
dřípatka alpská – 18
dřípatka horská – 18
dřípatka karpatská – 18
dřípatka uherská – 18
dub – 52, 57, 61
dub letní – 67
dub pýřitý – 69
dub šípák – 69
dub zimní – 67
dymnivka dutá – 67
emu – 37
fíkovníky – 52
habr – 52, 57, 61
hadilka neboli hadí jazyk – 28
hasivka orličí – 12
hlaváček jarní – 68
hrabáči – 80
hrabošík tatranský – 84
hroši – 81
hvězdnicovitě – 65
hvozdík moravský – 14
hvozdíkovité – 66
chaluhoovití – 80
chobotnatci – 80, 81
chrpa – 58
chvojník – 58
chvostoskoci – 80
ibis hnědý – 9
ichthyosauři – 50
jahodník trávnice – 68
jasan – 57, 61
javor – 52, 57, 61
jedle – 61
jelen – 59
jeřáb – 14, 57
jestřábník – 14
jilm – 52, 57, 61
jinan dvojlaločný – 15, 57
jírovec maďal – 15, 57
kaktusovitě – 65
kamzík horský – 84
kapinice – 66
kapradiny – 45, 47
kaštanovník – 57
katalpa – 57
kavyl – 69
kivi jižní – 37
koniklec otevřený – 68
kos horský – 18
kosmatcovité – 66
kostřava žlábkatá – 68
kozinec písečný – 68
kozorožec kavkazský – 84
krtoš kavkazský – 84
kůň – 81
kuňka obecná – 83
kuňka žlutobřichá – 83
kuřička Smejkalova – 14
kuřička krkonošská – 14
kýchavice – 58
kýchavice Lobelova – 68
láčkovkovité – 65
lasturnatky – 60
lebeda lesklá – 69
len žlutý – 68
lenochodi pozemní – 79
letouni – 78
lev jeskynní – 59
lichokopytníci – 81

lilie zlatohlávek – 68
 liliovník – 57
 lilkovité – 65
 lípa – 57, 61
 lipnice jesenická – 14
 lipnicovité – 58, 65, 66
 líska obecná – 58, 67
 liška polární – 59
 lomikámen – 66
 lomikámen Wahlenbergův – 14
 lomikamenovité – 65
 los – 82
 lumík – 59
 lýkovec kříčkovitý (l. slovenský) – 14
 magnólie – 52
 mamut – 59
 matamatovití – 78
 medvěd grizzly – 36
 medvěd jeskynní – 59
 merlíkovité – 58, 69
 metlice – 66
 miříkovité – 65, 66
 mločíkovití – 80
 modřín – 58
 modřín východosibiřský – 69
 modřín západosibiřský – 69
 mokryš vstřícnolistý – 67
 morušovité – 65
 morušovník – 57
 mosasauři – 50
 myrtovité – 66
 myšice lesní – 59
 myšovití – 78
 nandu pampový – 37
 náprstník červený – 67
 netřeskovité – 26
 nosorožcovití – 80
 nosorožec Merckův – 59
 nosorožec srstnatý – 59
 nosorožec tuponosý – 23
 ocúnovité – 66
 olše – 52, 57, 61
 olše lepkavá – 67
 orangutan – 82
 orlovec říční – 12
 ořechovec – 57
 ořešák – 52, 57
 osli – 81
 ostružiník – 14
 ostružiník moruška – 15, 70
 ostřice – 58, 65, 66
 pajasan – 57
 palmy – 52, 65
 pampeliška – 66
 pandanovité – 65
 papájovité – 65
 papoušci – 78
 pásovci – 79
 pelargonie – 66
 pelikán bílý – 9
 pelyněk – 58
 pelyněk slanomilný – 68
 pěnkavy Darwinovy – 26, 35
 pišťucha – 59
 pižmoň – 59
 plameňák růžový – 9
 plavuně – 45, 47
 plavuně stromové – 45
 plesiosauři – 50
 poloopice – 81
 potkan obecný – 12
 primáti vyšší – 81
 prvosenkovité – 65
 pryskyřník – 66
 pryskyřníkovité – 65
 pryšcovité – 65
 přesličky – 45, 47
 pštros dvourstý – 37, 79
 ptakoještěři – 50
 ptakořitní – 78
 rejsek obecný – 28
 rosomák – 82
 rostliny kaprad'osemenné – 46
 rostliny krytosemenné – 49
 rostliny nahosemenné – 45, 47, 49
 rostliny předsemenné – 45
 rozsivky – 59
 roztoči – 80
 rožec kuříčkolistý – 14
 růžovité – 65
 samorostlík klasnatý – 67
 sasanka hajní – 67
 sasanka lesní – 68
 sekvoje – 57
 skořicovníky – 52
 skřivan polní – 10
 slanorožec evropský – 68
 slon lesní – 59
 sloni – 81
 smrk – 58
 smrk omorika – 15
 smrk ztepilý – 69
 sob – 59, 82
 sokol stěhovavý – 12, 13

sovíce sněžní – 12
srnec – 59
sudokopytníci přežvýkaví – 80
suchopýr úzkolistý – 69
svišť – 59
svišť horský – 84
šácholan – 57
šáchorovité – 65
šatovníci – 26, 35
šeřík obecný – 15
štítonosovití – 80
šťavel – 66
tapíři – 83
tisovec – 57
topol – 57
trnka obecná – 68
tučnice česká – 14
tučňáci – 80
tuleni – 80
tur – 59
tužebník – 58
tygr – 12
upolín – 58
vačnatci – 78, 82
vachta trojlistá – 69
válečka prapořitá – 68
varanovití – 78
vavříny – 52, 53
velekur kavkazský – 84
veverka – 59
vířníci – 80
vlk – 82
volavka bílá – 12
vorvaňovci – 12
vrba – 58
vrba bylinná – 70
vrbovité – 65
vřes obecný – 67
vřesovec – 66
vřesovec čtyřřadý – 67
zebry – 81
zerav – 57
zvonek český – 14
zvonek jesenický – 14
zvonek rozkladitý – 67
zvonkovité – 65
želvušky – 80
žirafy – 81

Abies alba – 61
Acacia – 66
Acarina – 80

Acer – 57, 61
Actaea spicata – 67
Adonis vernalis – 68
Aeonium – 26
Aepyornithidae – 81
Aesculus hippocastanum – 15, 57
Agamidae – 78
Agavaceae – 65
Agave – 65
Ailanthus – 57
Alauda arvensis – 10
Alnus – 57, 61
Alnus glutinosa – 67
Aloë – 65
Alopex lagopus – 59
Amaryllidaceae – 66
Amaryllis – 66
Anemone nemorosa – 67
Anemone sylvestris – 68
Angiospermae – 49
Anthropoidea – 81
Apiaceae – 65, 66
Apteryx australis – 37
Arecaceae – 65
Argyranthemum – 26
Arsinoitheriidae – 80
Artemisia – 58
Artemisia santonicum – 68
Asphodelaceae – 65
Asteraceae – 65
Astragalus arenarius – 68
Atriplex sagittata – 69
Azorella – 66
Betula – 58
Bison bison – 23
Bombina bombina – 83
Bombina variegata – 83
Brachypodium pinnatum – 68
Brassicaceae – 65
Bromeliaceae – 65
Cactaceae – 65
Cactospiza – 26
Calluna vulgaris – 67
Caltha – 66
Camarhynchus – 26
Campanula bohemica – 14
Campanula gelida – 14
Campanula patula – 67
Campanulaceae – 65
Capra caucasica – 84
Carex – 58, 65, 66
Caricaceae – 65

Carpinus – 56
Carpinus betulus – 61
Carya – 57
Caryophyllaceae – 66
Castanea – 57
Catalpa – 57
Centaurea – 58
Cerastium alsinifolium – 14
Ceratotherium simum – 23
Certhidea – 26
Chamaecyparis – 57
Chelidae – 78
Chenopodiaceae – 58, 69
Chionidae – 80
Chiroptera – 78
Chrysosplenium oppositifolium – 67
Clivia – 66
Coelodonta antiquitatis – 59
Colchicaceae – 66
Colembola – 80
Colobathus crassifolius – 66
Corydalis cava – 67
Coryllus avellana – 58, 67
Cycadophyta – 15
Cyperaceae – 65
Daphne arbuscula – 14
Deschampsia antarctica – 66
Dianthus moravicus – 14
Dicerorhinus kirchbergensis – 59
Digitalis purpurea – 67
Donatia – 66
Drepanididae – 26
Dromaius novaehollandiae – 37
Dryas octopetala – 58, 70
Egretta alba – 12
Ephedra – 58
Equisetophyta – 45
Equus – 81
Erica – 66
Erica tetralix – 67
Eriophorum angustifolium – 69
Eucalyptus – 66
Euphorbiaceae – 65
Fagus – 57
Fagus sylvatica – 61, 67
Falco peregrinus – 12, 13
Festuca rupicola – 68
Ficus – 65
Filipendula – 58
Fragaria viridis – 68
Fraxinus – 57, 61
Geospiza – 26
Ginkgo biloba – 15, 57
Gleditschia – 57
Glyptodontidae – 79
Gunnera – 66
Gunneraceae – 66
Gymnospermae – 45
Helianthemum – 58
Hieracium – 14
Hyracoidea – 80
Ilex aquifolium – 69
Juglans – 57
Larix – 58
Larix sibirica – 69
Larix dahurica – 69
Lemmus – 59
Lepidodendrales – 45
Lilium martagon – 68
Linum flavum – 68
Liquidambar – 57
Lycopodiophyta – 45
Lyriodendron – 57
Magnolia – 57
Magnoliophyta – 49
Mammuthus – 59
Marmota – 59
Marmota marmota – 84
Megatheriidae – 79
Menyanthes trifoliata – 69
Mesembryanthemaceae – 66
Metatheria – 78
Microtus tatricus – 84
Minuartia smejkalii – 14
Minuartia corcontica – 14
Monotremata – 78
Moraceae – 65
Morus – 57
Muridae – 78
Musaceae – 65
Myrtaceae – 66
Nepenthaceae – 65
Nyctea scandiaca – 12
Ochotona – 59
Ophioglossum reticulatum – 28
Ostracoda – 60
Ovibos moschatus – 59
Oxalis – 66
Palaeoloxodon antiquus – 59
Pandanaceae – 65
Pandion haliaetus – 12
Panthera spelaea – 59
Panthera tigris – 12
Pelargonium – 66

Pelecanus onocrotalus – 9
Petasites albus – 67
Phocidae – 80
Phoenicopterus ruber – 9
Phororhacidae – 79
Picea abies – 69
Picea obovata – 69
Picea omorica – 15
Pinaroloxias – 26
Pinguicula bohemica – 14
Pinus cembra – 58
Pinus mugo – 58, 70
Pinus silvestris – 58, 69
Pitymys tatricus – 84
Platyspiza – 26
Plegadis falcinellus – 9
Plethodontidae – 80
Poa riphaea – 14
Poaceae – 58, 65, 66
Polypodiophyta – 45
Pongo – 82
Populus – 57
Primulaceae – 65
Proboscidea – 80
Progymnospermae – 45
Prometheomys schaposchnikovi – 84
Protea – 66
Proteaceae – 66
Prunus spinosa – 68
Pseudotsuga – 57
Psittaciformes – 78
Pteridium aquilinum – 12
Pulsatilla patens – 68
Quercus – 57, 61
Quercus petrea – 67
Quercus pubescens – 69
Quercus robur – 67
Rangifer tarandus – 59
Ranunculus – 66
Ranunculaceae – 65
Ratitae – 37, 78
Rattus norvegicus – 12
Restionaceae – 66
Rhea americana – 37

Rhinocerotidae – 80
Rhyniophyta – 44
Rosaceae – 65
Rotatoria – 80
Rubus – 14
Rubus chamaemorus – 15, 70
Ruminantia – 80
Rupicapra rupicapra – 84
Salicaceae – 65
Salicornia prostrata – 68
Salix – 58
Salix herbacea – 70
Saxifraga – 66
Saxifraga wahlenbergii – 14
Saxifragaceae – 65
Sequoia – 57
Solanaceae – 65
Soldanella alpina – 18
Soldanella carpatica – 18
Soldanella hungarica – 18
Soldanella montana – 18
Sorbus – 14, 57
Sorex araneus – 28
Sphenisciformes – 80
Stercorariidae – 80
Stipa – 69
Struthio camelus – 37, 79
Stylidiaceae – 66
Syringa vulgaris – 15
Taraxacum – 66
Tardigrada – 80
Taxodium – 57
Tetraogallus caucasicus – 84
Thuja – 57
Tilia – 57, 61
Trollius – 58
Tubulidentata – 80
Turdus torquatus – 18
Ulmus – 57, 61
Ursus spelaeus – 59
Varanidae – 78
Veratrum – 58
Veratrum lobelianum – 68
Ziphiidae – 12

VĚCNÝ REJSTŘÍK

abysál – 7

aetéziová vegetace – 5

Agentura ochrany přírody a krajiny – 85

allopolyploidie – 27

arboreál – 4

areál adventivní – 11

areál allochtonní – 11

areál allopatrický – 18

areál autochtonní – 11

areál disjunktivní – 14

areál druhový – 9

areál kontinuální – 14

areál kosmopolitní – 12

areál parapatrický – 18

areál primární – 9, 11

areál přirozený – 11

areál sekundární – 9, 11

areál souvislý – 14

areál sympatrický – 18

areál výskytu – 9

arela – 14

archibentál – 7

atlantik – 61

autopolyploidie – 27

biocyklus limnický – 4

biocyklus mořský – 4

biocyklus pevninský – 4

biocykly – 4

biochory – 4

biosféra – 4

biosférická rezervace – 86

biota – 4

boreál – 61

boreální jehličnaté lesy – 6

bottle-neck effect – 23

Česká inspekce životního prostředí – 85

datování – 60

diverzita stanovišť – 30

donau – 56

druh allochtonní – 11

druh autochtonní – 11

druh invazní – 11

druh naturalizovaný – 11

druh nepůvodní – 11

druh původní – 11

druh zavlečený – 11

druh zdomácnělý – 11

ediakarská fauna – 42

efekt hrdla láhve – 23

efekt okrajový – 35

efekt zakladatele – 23

efektivní velikost populace – 23

ekoton – 35

endemizmus – 13

epiatlantik – 61

eremiál – 4

euareál – 9

fauna antiquová – 59

fauna mamutová – 59

fitness – 20

fixace alely – 22

founder effect – 23

fytochorion – 63

fytochorotyp – 73

genetický posun – 21

genetický drift – 21

geoelement – 67

glaciál – 56, 58

günz – 56

heterogenita prostředí – 30

chráněná krajinná oblast – 85

interglaciál – 56

interstadiál – 56

introdukce – 10

izolace časová – 25

izolace etologická – 25

izolace mechanická – 25

izolace stanovištní – 25

klinální variabilita – 11

kolonizace – 32

květenný element – 67

litorál – 7

makroareál – 12

mangrovy – 6

mapa bodová – 16

mapa obrysová – 16

mapa síťová – 16

metapopulace – 12

mezoareál – 13

mezofilní vřdyzelené lesy – 5

mezofytikum – 72

migrace – 9, 24

migrace nepravidelné – 10

migrace pravidelné – 10

mikroareál – 13

mindel – 56

Ministerstvo životního prostředí – 85

mutace – 24

naleziště – 9
národní park – 85
národní přírodní památka – 86
národní přírodní rezervace – 86
Natura 2000 – 87
neoendemit – 13
oblast arktická – 71
oblast boreální – 71
oblast makaronéská – 72
oblast orientálně-turanská – 72
oblast ponticko-jihosibiřská – 71
oblast středozevní (mediteránní) – 71
oblast temperátně evropská – 71
oblast zoogeografická – 74
oblastní referáty životního prostředí – 85
opadavé listnaté lesy mírného pásu – 6
oreofytikum – 72
oreotundrál – 4
orobiomy – 6
ostatní rostlinné zbytky – 59
ostrov – 30
paleoendemit – 13
palynologie – 59
památný strom – 86
pampy – 6
pejus – 11
pelagiál – 7
permafrost – 6
pesimum – 11
pohlavní výběr – 21
polopouště – 5
polyploidizace – 27
pouště – 5
pravidlo Bergmannovo – 12
pravidlo Rapoportovo – 14
preboreál – 61
precese zemské osy – 39
prérie – 6
prvek faunistický – 17
prvek floristický – 17
přírodní památka – 86
přírodní park – 86
přírodní rezervace – 86
přirozený výběr – 20
pseudovikariance – 19
ptačí oblasti (SPA) – 87
pylová inkompatibilita rostlin – 25
rašeliniště – 6
refugium – 15
relikt absolutní – 15
relikt relativní – 15
reliktní charakter – 14
reprodukčně izolační mechanismy
biologické – 25
reprodukčně izolační mechanismy
postzygotické – 25
reprodukčně izolační mechanismy
prezygotické – 25
riss – 56
savany – 5
selekce – 20
slaniska – 6
speciace – 19
speciace allopatrická (geografická) – 24
speciace parapatrická – 25
speciace sympatrická – 25
specifické optimum – 11
Správy chráněných krajinných oblastí – 85
Správy národních parků – 85
stadiál – 56
stanoviště – 9
stepi mírného pásu – 6
subatlantik – 62
subboreál – 62
tajga – 6
teorie (model) deskové tektoniky – 37
teorie kontinentálního driftu – 37
teorie rovnovážného stavu – 30
termofytikum – 72
tropické deštné lesy – 5
tundra – 6
tvrdolisté lesy – 5
vagilita – 19
vikariance – 18
vikariance ekologická – 18
vikariance geografická – 18
vymírání – 32
vzájemná poloha areálů – 18
Wallacea – 78
würm – 56
základní chromozomové číslo – 27
zdatnost – 20
ztráta alely – 22
zvláštní chráněná území (SAC) – 87

Biologická olympiáda, 39. ročník – 2004/2005

Úvod do biogeografie

přípravný text kategorie A, B

Autoři: Mgr. Jiří Hájek, Mgr. Josef Hotový, Mgr. Petr Koutecký,
Jan Matějů

Ilustrace: Mgr. Michal Bílý, Ph.D.

Recenzenti: RNDr. Petr Benda Ph.D., RNDr. Roman Fuchs,
RNDr. Jiří Sádlo

Vydal: Institut dětí a mládeže MŠMT, Praha 2004

Tiskárna: PAMAT spol. s r. o. – tiskárna PressArt
Sámova 12, Praha 10

Náklad: 2000 ks

Neprošlo jazykovou úpravou

ISBN: 80-86784-16-9