

Ekologický kontext extinkcí pleistocenní megafauny v naší přírodě

Protože pleistocenní megafauna byla početná a druhově i funkčně bohatá (blíže v článku na str. 261–265), lze právem očekávat, že značně ovlivňovala své prostředí. První ekologové a biogeografové studovali v 19. a na začátku 20. století hlavně kontinenty s téměř vybitou megafaunou, Evropu a Severní a Jižní Ameriku, a dospěli k závěru, že o vývoji ekosystémů rozhodují především klima a půda. Odtud pochází klimaxová teorie, podle níž se vegetace všude tam, kde to klima a půda umožňují, vyvíjí k uzavřenému lesu. Ještě v druhé polovině 20. století převládala představa, že velká zvířata žijí v ekosystému, aniž by nějak zásadně ovlivňovala jeho podobu. Dnes jejich úlohu vnímáme zásadně jinak – ve funkčně kompletních ekosystémech je megafauna jedním z hlavních hybatelů, který rozhoduje nejen o většině ekosystémových funkcí, ale i o výsledné podobě vegetace a celých biotů.

Americký ekolog Robert H. Whittaker (1920–1980), autor proslulého diagramu výskytu biotů na Zemi, si všiml, že na značné části souše nelze jen na základě teploty a srážek odhadnout, jaká tam bude finální podoba vegetace. Psal o „nejistých ekosystémech“ v oblasti mezi přibližně 5–25 °C průměrných ročních teplot a 500 až 1 500 mm ročního úhrnu srážek. Jak později ukázal jihoafrický ekolog William J. Bond (1948–2025), jde o oblast, kde o podobě vegetace rozhodují spolu s klimatem velcí býložravci, případně oheň, a kam také spadá většina souše kromě deštných lesů (tropických i mírného pásu), aridních stepí, pouští, tundry a tajgy (obr. 1). Tedy prakticky všechny biomy, kde sice klima umožňuje růst dřevin, ale období vegetačního klidu jim brání nepřerušovaně růst, a tím utéct tlaku býložravců.

Jak silný může být v kompletních ekosystémech herbivorní tlak, popsal jako první kanadsko-britský ekolog Tony Sinclair (*1944). Během výzkumů ve východoafrickém národním parku Serengeti zjistil, že tamní stáda býložravců konzumují ročně 60–80 % rostlinné biomasy neboli čisté primární produkce. To je mnohem víc než učebnicových přibližně 10 % napříč biomy, číslo získané sice terénními měřeními, ale vesměs v systémech ochuzených o původní megafaunu. Protože v principu neexistuje důvod, proč by se populace býložravců v kompletních ekosystémech neblížily potravním možnostem prostředí (predátoři dokážou regulovat pouze středně velké býložravce, v prostředí bez člověka je dospělá megafauna typu slonů regulována jen epidemiemi a hladem), musel být vliv pleistocenní megafauny na ekosystémy obrovský.

Lze si tedy představit, že ztráta megafauny ke konci posledního glaciálu strukturu a funkci ekosystémů kompletně proměnila. V paleoekologických záznamech jsou patrné rozsáhlé ekologické změny, reorganizace biotů, vznik nových společenstev a změny v režimech požárů. Všechny menší druhy rostlin i živočichů naší současné přírody se vyvinuly během posledních 15 milionů až 150 tisíc let, tedy v době, kdy megafauna strukturovala krajinu, a stanovištní preference bývají konzervativní v čase. Současná biota si tedy v sobě stále nese dědictví minulých ekosystémů, přestože jejich klíčoví aktéři již dávno zmizeli.

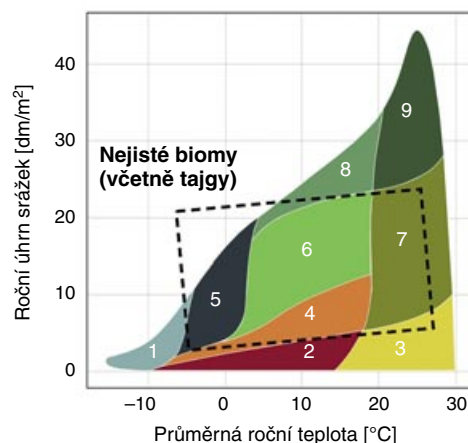
Megafauna a dynamika ekosystémů

Pod tlakem megafauny fungovala dynamika ekosystémů úplně jinak než nyní. Mnoho informací vychází z jiných částí planety, ale dají se vztáhnout také na území střední Evropy. Už vzhledem ke své velikosti a značným disperzním schopnostem megafauna propojovala nejen populace v krajině měřítku, ale také ekosystémy a biogeografické regiony. Megafauna napomáhala šíření rostlin formou semen v trávícím traktu nebo v srsti (viz článek na str. 286–289). Po jejím vyhynutí tak klesl genový tok mezi rostlinnými populacemi, snížila se schopnost rostlin kolonizovat nové lokality i možnost reagovat na změny klimatu. Lze si představit, že stejný dopad měla ztráta megafauny na mobilitu drobných živočichů navázaných na rostliny.

Megafauna často zkonsumovala biomasu na jednom místě a vyprázdnila se někde jinde. Trávení napomáhá uvolnit živiny z rostlinných pletiv. Migrující zvířata tak přesouvala živiny, jako třeba uhlík, dusík a fosfor, na značné vzdálenosti. Podobně

1 Nejisté biomy podle Roberta H. Whittakera (1975) a podle Williama J. Bonda (2005), zobrazené na mapě světa. Jde o oblasti, kde klima umožňuje vznik lesa, ale vyskytují se zde otevřené biotopy a savanové formace. Bond ještě mezi nejisté biotopy nezahrnul tajgu, protože si nevšiml paradoxu, že zde onu „nejistotu“ vytváří stejně jako v mírném pásu sezonnost vegetačního období. Orig. M. Konvička a J. Marešová, na základě původních publikací

Nejisté biomy (černě) podle W. J. Bonda (2005)



Whittakerovy biomy (1975)

tundra (1) temperátní opadavé lesy (6) tropické deštné lesy (9) subtropické pouště (3) křovinaté formace (4)
 tajga (5) temperátní deštné lesy (8) tropické sezonní lesy/savany (7) temperátní stepi a pouště (2)



probíhala výměna živin pomocí obojživelných zvířat mezi sladkovodními a terestrickými ekosystémy. Hroši se pasou na břehu, ale vyprazdňují ve vodě, a naopak třeba losi se pasou v mokřadech a přemísťují živiny na pevnou zem. Sodík, který se nachází především v mořích, byl pomocí megafauny transportován do vnitrozemí, a nyní jsou jeho větší koncentrace pouze kolem pobřeží. Výzkumy naznačují, že vyhynutí megafauny způsobilo změnu v rozložení živin v krajině a vedlo ke snížení produktivity suchozemských i vodních prostředí, zvýšení lokálnosti ekologických procesů a k celkovému zpomalení biogeochemických cyklů na planetě (Pires 2024). Cykly pak opět otevřel vliv člověka, ale úplně novým způsobem dálkového toku prvků a velkoplošnou eutrofizací.

Megafauna přispívala k diverzitě vegetace. Prvním příkladem jsou travobylinné ekosystémy (obr. na 2. str. obálky). Analýzy fosilní DNA ukazují, že v pleistocéních travních bylo mnohem více bylin. Širokolisté byliny dominovaly oproti travinám od začátku pleistocénu, a to nejen diverzitou, ale i biomasou a zastoupením v potravě megafauny (Bräthen a kol. 2021). Aktivita megafauny, nejen konzumace, ale také udusávání a rozhrabávání, vedou k obnažení půdy, kde mohou byliny klíčit a světlo může dosáhnout k povrchu půdy. Býložravci omezují konkurenčně silné rostliny, které při okusu nevyrostou příliš do výšky. Při velké druhové bohatosti rostlin dojde k tomu, že býložravci jsou méně vybíraví a konzumují biomasu bez rozdílu – experimentálně ukázáno na ovčích (Wang a kol. 2011). Omezovány jsou i rostliny pro býložravce jedovaté, protože jsou pošlapány. Známe množství bylin specializovaných přímo na obnaženou půdu, což potvrzuje jejich adaptaci na vysoké hustoty velkých býložravců. Byliny, které rostou v současných travobylinných ekosystémech, mohou odrážet ekologické interakce v minulosti (patřit tak mezi příklady anachronismů – viz níže), a jejich diverzita

klesá od vyhynutí megafauny. S úbytkem diverzity bylin v travních může souviset i úbytek diverzity a početnosti opylovačů, následuje snížená míra opylování zbývajících bylin. Býložravci mohli rovněž stimulat růst rostlin pro vlastní potřebu. Když se pasou na jednom místě několik týdnů, vyvolají „zelenou vlnu“ – pastva způsobí zvýšení růstu, rostliny se více množí vegetativně a oddalují reprodukci, takže pastvina si po delší dobu uchová kvalitnější píci.

Na podobném principu jako zmíněné travobylinné systémy fungovaly arktickoalpínské oblasti. Severská tundra s mechy, keřky a rašeliníšti je pravděpodobně degradovanou chladnou stepí (Zimov a kol. 2012). Obnažování půdy a pastva omezuje růst mechů, keřků a stromů, které zadržují vodu, a tím se zvyšuje transpirace půdní vlhkosti. Vzhledem k tomu, že se zvířata musejí pást po celý rok, v zimě rozhrabávají sněhovou pokrývku a půda hlouběji promrzá, což zabraňuje tání permafrostu a dochází k zadržování organické hmoty v hlubších vrstvách půdy. Bez megafauny se voda akumuluje, což vede ke zpomalení rozkladu a recyklace živin na povrchu, keřky způsobují snížení albeda, odrazivosti povrchů, a tím rychlejší oteplování, tání permafrostu a uvolňování uhlíku zadrženého v severských půdách do atmosféry. Chceme-li tyto procesy pozorovat, nemusíme cestovat až na daleký sever. Omezení pastvy v horské tundře Jeseníků a Krkonoš vedlo k dominanci keříkové vegetace, současné obnovení pastvy tam vrací diverzitu bylin a trav.

Svým působením se dá za velkého býložravce považovat i oheň. Neustálé odstraňování biomasy zabraňovalo shromažďování paliva, čímž megafauna kontrolovala frekvenci požárů. Vznikaly přirozené a časté změny ve vegetaci i pásy holé půdy, které působily jako přerušení nebo zpomalení šíření požárů. Také se předpokládá, že některé vlastnosti, které známe jako adaptace na přežívání požárů, původně vznikly jako přizpůsobení na život pod tlakem velkých

2 Tvrdý ekoton mezi loukou a lesem, který umožňuje existenci pouze minimální diverzity savanových druhů.

Třeboňsko

3 Krajina strukturně připomínající savanu se i v České republice zachovala v lokalitách, kde se nikdy neprosadila ani kolektivizace hospodaření, ani záměrné zalesnění každého kousku půdy. Takovou lokalitou jsou i zbytky jihomoravských záhumenků, dnes aktivně udržované. Motýlí ráj u Ždánic na Hodonínsku

4 Vruboun *Scarabaeus variolosus*. Vrubounovití brouci (Scarabaeidae) se specializují na využití trusu nejčastěji velkých zvířat. S vymizením megafauny jich spousta vyhnula a v současnosti mnoho z nich patří mezi ohrožené živočichy. Západní Makedonie, Řecko

býložravců (Bond a Keeley 2005). Může jít např. o regeneraci rostlin po požáru výhonky z dormantních pupenů.

Oheň je spojen s rozšířením lidské činnosti. Lidé využívali oheň, aby odstranili vegetaci, zúrodnili půdu nebo získali palivové dřevo. Časté ohně způsobené činností člověka od konce pleistocénu vedly k dalšímu poklesu početnosti megafauny a rozjel se začarovaný kruh, kdy se tím pádem více hromadila biomasa, a ještě více hořelo (Johnson 2009, Pires 2024).

Vliv megafauny na strukturu evropské krajiny

Analýzy pylu či rostlinných makrozbytků a spor koprofágických hub, společně konzervovaných v sedimentech jezer nebo mokřadů, ukázaly na řadě míst Evropy zarůstání krajiny hned po poklesu početnosti megafauny ke konci pleistocénu. Není divu, protože po defaunaci musel být uvolněn obrovský tlak, který působil na neuvěřitelné množství rostlinné biomasy. Ztráta megafauny s určitostí znamenala ztrátu velkého množství interakcí mezi býložravci a rostlinami a spousta



3

roślin byla ponechána bez svých původních konzumentů.

Jak by vypadala středoevropská krajina se zachovanou megafaunou? Informace můžeme získat pomocí rekonstrukcí krajiny předchozího eemského interglaciálu (před 130–115 tisíc let), který byl dokonce teplejší než současnost, srovnatelný s obdobím holocenního klimatického maxima, ale megafauna, ač se posouvaly areály jednotlivých druhů, nebyla vybita ani drasticky redukována. Pylové analýzy ukázaly, že až 60 % tehdejších dřevin byly druhy vyžadující otevřené podmínky, tedy duby, břízy a borovice, jakož i světlomilné keře typu lísky nebo trnky. V pylovém záznamu také převažují světlomilné byliny nad těmi tolerujícími zastínění. Převažující středoevropský biom tudíž nebyl ani hustým lesem, ani trávobylinnou formací bez dřevin. Byl parkovou krajinou se solitérními stromy a jejich skupinami, křovinami a vyšší i nižší bylinnou vegetací (Pearce a kol. 2023, Czyżewski a kol. 2026). Je celkem příznačné, že pro tento typ vegetace ani nemáme ustálený název – v anglické literatuře se používá spojení *pasture woodland* (pastevní les), v německé zase *Parkland* (parková krajina). Protože oba české překlady nesou zavádějící konotace (nešlo o les ve smyslu zákona o lesích ani o park v historicky-krajinářském smyslu), kloníme se k neutrálnějšímu a přesnějšímu termínu *temperátní savana*.

Růst dřevin byl kontrolován nejen okusovači, kteří je přímo konzumovali, ale také obřími býložravci, jako jsou třeba sloni, schopní strhávat a pošlapat i stromy. Semenáčky stromů, jež unikly zkáze, mohly získat naopak výhodu, protože býložravci odstraňovali konkurenční trávy a keře. K různorodé struktuře krajiny přispívali predátoři, kteří kontrolovali rozmístění středně velkých a menších býložravců prostřednictvím „krajiny strachu“, kde se kořist více zdržovala na bezpečných místech, na která tedy působil větší pastevní tlak, zatímco v teritoriích šelem se mohla

vegetace rozrůstat (Smith a kol. 2023). Otevřené trávníky bez stromů tak dominovaly na místech s velkými koncentracemi kopytníků, na zimovištích, tahových cestách, kde za sebou obrovská migrující stáda zanechávala otevřenou, udusanou krajinu, a na místech příliš exponovaných pro růst dřevin jako skalní hrany, kde se nacházejí dodnes. Zapojené lesy samozřejmě existovaly též, ale byly omezeny na místa hůře přístupná pro megafaunu, zejména strmé svahy a horské oblasti.

V glaciálu, kdy bylo chladno a sucho, bylo pro megafaunu ještě snadnější kontrolovat růst dřevin. Jedna z teorií vycházející z klimatických modelů přichází s tím, že by stromy mohly růst na větší ploše i v glaciálních podmínkách, ale nízké hladiny oxidu uhličitého v atmosféře zpomalovaly jejich růst. Pro tuto teorii hraje fakt, že expanze stromů ve střední Evropě předehřela holocennímu oteplení, které se odehrálo



4

mimo jiné na základě zvýšení hladiny oxidu uhličitého, a koreluje s vyhynutím mamutů. Prvky *temperátní savany* existovaly v Evropě i v glaciálech, jak dokládají pylové a makrozbytkové analýzy, a rozhodně nebyly glaciální biotopy druhově chudé. Ukazuje se, že v glaciálu nedošlo k totální výměně fauny, spousta druhů drobných živočichů a rostlin vázaných na *temperátní savanu* pravděpodobně přežívala ve velkých areálech během celého pleistocénu. Můžeme spekulovat, že to, co určovalo rozšíření živočichů, nebylo až tak měnící se klima, ale právě megafauna.

Dominance *temperátní savany* během celého pleistocénu formovala společenstva rostlin a živočichů adaptovaných na polootevřená a současně vlhká až mezofilní stanoviště. Dnes jsme takové druhy zatlačili do různých rozhraní, ekotonů nebo stanovišť udržovaných specializovanou péčí. Pakliže se ptáte, kolik takových druhů v naší přírodě je, bude odpověď snadná – jsou to skoro všechny (Czyżewski a kol. 2026). Skutečně hustý zapojený les, byť složený ze stanovištěně vhodných dřevin, ale ani uniformně obhospodařovaná louka či pastvina příliš mnoho druhů nehostí (obr. 2). Za většinu bohatství motýlů, rovnokřídlých a blanokřídlých, ale i ptáků, drobných savců, mechů, lišejníků a hub, které zde s námi dosud žijí, vděčíme ekotonům – jde tudíž o primárně savanové druhy (obr. 3).

Rozbití mezidruhových interakcí

Společně s megafaunou vyhynula spousta dalších organismů, z nichž pouze některé dokázaly navázat nové interakce s lidmi nebo domestikovanými zvířaty. Po světě najdeme příklady vyhynulých interagujících organismů mimo jiné mezi parazity, jako jsou specializovaná klíšťata a blechy, ale i mezi upíry – jihoamerickými letouny živícími se krví zvířat. Dva druhy upírů z celkových pěti známých vyhynuly spolu s megafaunou na konci pleistocénu. Žily v jeskyních, které využívala megafauna,



a nedokázaly se pak přizpůsobit na menší kořist. Další skupinou postiženou defaunací jsou vrubounovití brouci (Scarabaeidae) živící se trusem zvířat (obr. 4). Informace o této skupině dávají fosilizované kuličky trusu se specifickou morfologií a některé zcela jistě patřily vyhynulým druhům. Uvolnění kompetice také ovlivnilo přeživší druhy velkých býložravců. Např. početnost stád a areál rozšíření bizonů se zvětšily až na konci pleistocénu a začátku holocénu.

Kolem sebe vidíme mnoho příkladů anachronismů – adaptací na život s megafaunou. Anachronismus je vlastnost, ať už morfologická, nebo v chování, která dnes nemá ekologický význam, ale odráží ekologické interakce v minulosti. Klasickým příkladem je ovoce s velkým, jedlým oplo-

dím nebo jinými částmi semene, adaptované na disperzi trávícím traktem megafauny. Pro příklad opět nemusíme chodit daleko, za strom přizpůsobený šíření megafaunou je označována jabloň, jejíž plody zůstávají dlouho do zimy na stromech (obr. 5 a 6). Tam je může ukousnout tur, kůň, dříve i slon, jejichž trávícím traktem semena snadno projdou. Spadne-li jablko na zem, podléhá dužnina rychlému rozkladu a semena konzumují drobní hlodavci. Jiným a do očí bijícím anachronismem jsou trny a ostny keřů a stromů i větvičky rostoucí v širokých úhlech tak, aby znemožnily přístup okusovače hlouběji ke kmeni. Mladší stromky tropických vlnovců (*Ceiba*) mají trny na kmenech, což chránilo kůru před okusem a sedřením. Trnitost je známa i nám blízká středozevní vegetace.

Nejde však o adaptaci na okus ovce a kozami, jež jsou ve Středozeří nepůvodní, ale o obranu proti v této oblasti původním býložravcům – trpasličím slonům a hrochům, jelenovitým včetně daňky a turům.

Podobně můžeme za anachronismus považovat některé biotopové preference našeho hmyzu (obr. 7 a 8). Existují druhy motýlů, které potřebují narušenou půdu, na níž vyrostou statné živé rostliny, ale zároveň relativně vysokou travu v okolí, aby se měly kam schovávat, a přitom třeba jiné druhy žijící na stejném stanovišti preferují krátkostébelný drn. Máme množství druhů brouků vázaných např. na odumřelé dřevo poškozených, ale stále živých stromů na osluněných biotopech. V Evropě je nejohroženější hmyz ze světlých, nížinných lesů – tedy temperátní savany. Ekologové



5 a 6 Plody jabloní představují příklad anachronismů. Jablka zůstávají na stromě po dozrání až do zimy, kde na ně mohou dosáhnout velcí býložravci a přemístit semena ve svůj trávícím traktu. Pokud spadnou na zem, shnijí a semena jsou sežrána hlodavci a už nevzlíčí. Převzato z publikace R. N. Spenglera (2019), v souladu s podmínkami použití
7 Solitérní duby, Soutok. Hmyz, který se specializuje na mrtvé a umírající dřevo, často upřednostňuje samostatně rostoucí, osluněné stromy. V moderní ochuzené krajině jde o velmi vzácný



biotop. Takové stromy byly nedílnou součástí temperátní savany a vytvářeli je okusovači, ale také obři jako sloni, kteří dokázali lámat větve až celé stromy. V preindustriální krajině byly stromy ořezávané lidmi a představovaly kontinuální přísun dřeva. Foto D. Hauck

8 Ohniváček modrolesklý (*Lycaena alciphron*) si vybírá místa s řídkou vegetací, kde samičky přednostně kladou na statné rostliny šťovíků (*Rumex* sp.), což jsou typické druhy pastvin. Velké množství bylin potřebuje pro klíčení otevřenou půdu, kterou rozhrabávala megafauna, a tyto rostliny jsou často vyhledávány různými druhy na ně navázaného hmyzu.

9 Smíšená pastva dobytka je produktivnější a díky různým funkčním vlastnostem býložravců přispívá k pestrosti prostředí. Západní Thrákie, Řecko. Snímky A. Sucháčkové Bartoňové, pokud není uvedeno jinak

se často ptají, proč jsou biotopové nároky ohrožených druhů tak různorodé a specifické, a ochranáři často bojují s tím, aby na jedné lokalitě dokázali zajistit podmínky pro všechny tyto druhy. Pokud si představíme krajinu, na kterou se zmíněné druhy během svého vývoje přizpůsobily – dynamickou savanu plnou rostlin neustále bojujících se spásáním a okusem, ale také nacházejících výhody ve struktuře krajiny a vlastní diverzitě – ekologie těchto organismů nám začne dávat smysl, stejně jako nalezneme směr, jímž by se měla budoucí ochrana přírody ubírat.

Temperátní savana po megafauně

Jakmile přijmeme tezi, že dominantní vegetací střední Evropy byla po většinu pleistocénu savana, pochopíme, kde se vzala obrovská diverzita polopřirozených nebo člověkem podmíněných stanovišť – všech možných luk, pastvin, mezí, starých sadů, křovinatých formací a světlých lesů. Jde o zbytky pleistocenní savany, které byly dále udržovány lidskou činností. Takzvané tradiční hospodaření zahrnovalo po tisíceletí, v podstatě do průmyslové revoluce a leckde ještě dlouho po ní, stejná zvířata (např. turý, koně nebo prasata) a v zásadě i shodné postupy – kácení, lámání, narušování povrchu půdy a vypalování – jaké se v temperátní savaně vyskytovaly přirozeně.

Důležitým objevem savanové ekologie, se kterým původně přišli badatelé v afrických národních parcích, je komplementarita pastevního tlaku. Savana s pestrým velikostním a funkčním složením býložravců vyprodukuje za jednotku času násobně více zvířecí biomasy než pastva jednoho druhu, aniž by při tom vegetačně a produkčně degradovala. V některých afrických zemích byl tento objev záchranou tamního dobytčářství – a současně novou nadějí pro populace původních velkých zvířat. Stejný fenomén ale známe i z Evropy, měli jsme ho celou dobu před očima, jen jsme ho nedomyšleli. Smíšená pastva krav, koní, koz, drůbeže a prasat přece byla univerzálním znakem obecních pastvin, údajně „degradovaných“ stanovišť, která však živila chudší obyvatele evropského venkova. Nebude náhoda, že bývalé obecní pastviny, lokálně označované lada, dráhy nebo

draha, jsou dnes posledními refugii těch nejcitlivějších organismů, o která pečujeme náročnou simulací tradičního hospodaření. Se smíšenou pastvou domácích zvířat se dodnes setkáme třeba v Karpatech, Alpách, na Kavkaze a na Balkáně (obr. 9). Ideální situace pak najdeme tam, kde se kombinují zvířata domácí, jako skot a kůň nahrazující své vyhynulé předky, se zvířaty divokými, např. jelenovitými či kozorožci a kamzíky v Alpách. Současné rewildingové počiny, včetně ikonických Milovic, jsou založeny na vícedruhové pastvě – a je to vidět jak na stoupající únosnosti prostředí pro kopytníky, kdy pozorujeme pozitivní zpětnou vazbu mezi pastvou, regenerací vegetace a produktivitou půdy (Kaštovská a kol. 2025), tak na biodiverzitě těchto území (blíže v článku na str. 294–299 a CL–CLIII kuléru).

Temperátní savana tudíž není dávnou minulostí. Byla zde s námi do předvčerejška, její zbytky se leckde zachovaly a je jen na našich rozhodnutích, jakou jí dáme šanci do budoucna.

Článek byl podpořen Akademií věd ČR v rámci programu Strategie AV21: Krize biodiverzity a Technologickou agenturou ČR (SQ01010203).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živý.