

Co víme o historii vápničných slatinišť v Západních Karpatech

Our knowledge of the history of calcareous fens in the Western Carpathians

Petra Hájková^{1,2)}, Michal Hájek¹⁾, Michal Horskák¹⁾ & Eva Jamrichová^{1,2)}

¹⁾ Ústav botaniky a zoologie, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Kotlářská 2, 611 37 Brno; e-mail: buriana@sci.muni.cz

²⁾ Oddělení vegetační ekologie, Botanický ústav AV ČR, Lidická 25/27, 602 00 Brno

Abstract

We review and summarise the results of an ongoing project dealing with the Holocene history of calcareous fens in the Western Carpathians. Calcareous fens in the Inner Western Carpathians harbour a higher number of rare fen specialists than those in the Outer Western Carpathians even though the abiotic conditions are nearly the same. In order to identify the possible causes, we have studied the history of calcareous fens in the Western Carpathians using multi-proxy analyses including pollen, macrofossils of bryophytes, vascular plants and molluscs and radiocarbon dating. So far, we have dated the basal layers of 72 calcareous fens, 50 of which we have also analysed for biotic proxies. In addition, we analysed 12 profiles in detail to trace their Late Glacial and Holocene history. Most of the analysed calcareous fens are relatively young and originated largely in the Middle Ages and particularly after the Wallachian colonisation. The old fens are mainly located in the Inner Western Carpathians, where we reconstructed various succession pathways. Most of these fens contained open-fen plant and snail communities in the Late Glacial and Early Holocene, but were encroached by alder and spruce carrs in the Middle Holocene. Small open fen patches could probably persist during these forest phases, but we have documented them only rarely – in one case by means of plant macrofossils, and in another one through fossil mollusc shells. Only two of the studied calcareous fens (one in a lowland, the other in an inter-mountain basin) were sufficiently documented to be completely open throughout the Holocene, suggesting continuous persistence of fen communities. In one case, we revealed a unique case of reversed succession from an early-Holocene *Sphagnum fuscum* bog to a late-Holocene calcareous fen. Further, we recorded a number of rare calcareous-fen specialists in old fen deposits. We discuss the possibility of their persistence over the Holocene forest optimum. More profiles need to be analysed to obtain more detailed information on the historical distribution of particular fen species and possibilities of their surviving the Middle Holocene.

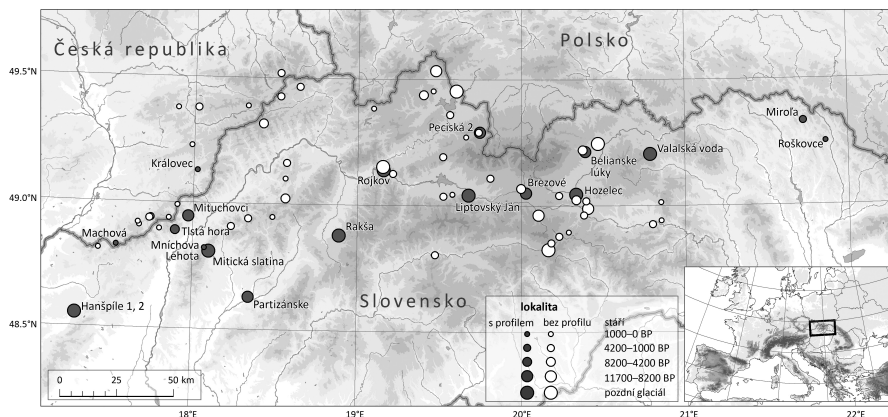
Key words: bryophytes, *Caricion davallianae*, macrofossils, molluscs, palaeoecology, relicts, succession

Nomenklatura: Kučera et al. (2012) – mechorosty, Marhold & Hindák (1998) – cévnaté rostliny (s výjimkou *Blysmus rufus* (Huds.) Link), Horskák et al. (2013) – měkkýši

Úvod

Naše znalosti o dlouhodobé dynamice jednotlivých vegetačních typů mohou být důležité pro hlubší pochopení současného druhového složení a jeho změn. Vápnitá slatiniště svazu *Caricion davallianae* představují jedinečné ekosystémy, jejichž historie není stále dostatečně prozkoumána, a to částečně i proto, že si paleoekologové v minulosti vybírali ke studiu spíše kyselá rašeliniště s lepšími podmínkami pro uchování rostlinných zbytků. Grootjans et al. (2006) shromáždili tehdejší znalosti o historii vápnitých slatin v Evropě, ze kterých vyplývá, že vápnité slatiny jsou dosti nestabilní ekosystémy. Nejdelší doba přetrvávání sukcesně stabilní vápnité slatiny, zjištěná v Německu, byla kolem 3000 let (Michaelis 2002), většinou však vápnité slatiny mají trvání mnohem kratší (Janssen 1972, Grootjans et al. 2002). Tato nestabilita může souviset hned s několika okolnostmi. Za prvé, vápnité slatiny podléhají autogenní sukcesi směrem ke kyselým přechodovým rašeliništím a ombrotrofním vrchovištím (Walker 1970, Hughes & Dumayne-Peaty 2002). Nahromaděná slatina postupně posouvá povrch se slatinnou vegetací dál a dál od vlivu vápníkem bohaté podzemní vody, až ho zcela izoluje a celý systém přechází na sycení srážkovou vodou chudou na minerály. Předpokládá se tedy, že vápnitá slatiniště převládala nad kyselými v plně glaciální a především v pozdně glaciální krajině (Ložek 1990). Vápnitá slatiniště jsou také ekosystémy chudé na živiny, z nichž především fosfor je pevně vázaný v karbonátech, ze kterých ho rostliny obtížně získávají (Rozbrojová & Hájek 2008). Rostliny adaptované na tyto podmínky nejsou konkurenčně zdatné a při zvýšeném přísunu živin rychle ustupují konkurenčně silnějším druhům (Wassen et al. 2005, Fujita et al. 2013). Snadno tak dochází ke změně v různé typy luční vegetace a následně třeba i k zarůstání lesem. Vápnité slatiniště musí mít také velmi vyrovnaný vodní režim, aby mohlo dlouhodobě existovat. To činí vápnitá slatiniště citlivými k hydrogeologickým změnám, člověkem podmíněným hydrologickým změnám i ke změnám klimatu. Všechny tyto změny se projevovaly během holocénu, kdy vápnitá slatiniště často zarůstala slatinnými lesy (Hájková et al. 2012a, 2015a).

Současný výzkum vápnitých slatinišť v Západních Karpatech ukázal, že jejich vegetace obsahuje celou řadu slatinných druhů, které jsou celoevropsky vzácné a velmi citlivé na změny vodního režimu, koncentrace živin nebo obhospodařování (Grootjans et al. 2005, Hájek 2005). Navíc jsou tyto druhy mnohdy prokazatelně vázány na Vnitřní Západní Karpaty (Horsák et al. 2007). Protože abiotické podmínky jsou ve Vnějších a Vnitřních Západních Karpatech podobné, nabízelo se vysvětlení zmíněných floristických rozdílů odlišnou historií vápnitých slatin. Populace některých slatiništních druhů ve Vnitřních Západních Karpatech by tak mohly mít reliktní charakter (např. *Carex dioica*, *C. hostiana*, *Trichophorum pumilum* a *Triglochin maritima*). Tuto hypotézu podpořily i výsledky korelativních studií, které prokázaly větší koncentraci slatinných specialistů na starých lokalitách bez ohledu na velikost lokalit (Hájek et al. 2011, Horsák et al. 2012). Zdálo se tedy, že tyto druhy musely na některých karpatských slatiništích přežívat po dlouhá tisíciletí. Proto jsme se chtěli pokusit ověřit toto dlouhodobé přežívání analýzou makrozbytků přímo



Obr. 1. – Mapa všech datovaných vápňitých slatinišť použitých v této práci. Plné symboly značí lokality, kde byl detailně analyzován celý paleoekologický profil. Profily Peciská 2 (pyl, makrozbytky jen fragmentárně; Rybniček & Rybničková 2002) a Liptovský Ján (pyl; nepublikováno) analyzovali manželé Rybničkovi. Další publikované profily: Tlstá hora a Královec (pyl, makrozbytky, měkkýši; Rybničková et al. 2005, Horskák & Hájková 2005), Machová (pyl, makrozbytky; Rybničková et al. 2005), Mnichova Lehota (makrozbytky, měkkýši; Hájková et al. 2012a), Partizánske (pyl, makrozbytky, měkkýši; Hájková et al. 2013), Belianske lúky (pyl, makrozbytky, krytenky; Hájková et al. 2012b), Miroľa a Roškovec (pyl, makrozbytky, měkkýši; Jamrichová et al. 2013), Brezové, Hozelec a Valalská voda (pyl, makrozbytky a měkkýši; Hájková et al. 2015a), Hanšpíle 1, 2 (pyl, makrozbytky, měkkýši; Hájková et al. 2015b).

Fig. 1. – Distribution of all dated calcareous fens used in this paper. Full symbols indicate sites with palaeoecological profiles analysed in detail. Profiles Peciská 2 (pollen, macrofossils only fragmentary; Rybniček & Rybničková 2002) and Liptovský Ján (pollen; non-published) were analysed by the Rybniček's. Other dated profiles: Tlstá hora and Královec (pollen, macrofossils, molluscs; Rybničková et al. 2005, Horskák & Hájková 2005), Machová (pollen, macrofossils; Rybničková et al. 2005), Mnichova Lehota (macrofossils, molluscs; Hájková et al. 2012a), Partizánske (pollen, macrofossils, molluscs; Hájková et al. 2013), Belianske lúky (pollen, macrofossils, testate amoebae; Hájková et al. 2012b), Miroľa and Roškovec (pollen, macrofossils, molluscs; Jamrichová et al. 2013), Brezové, Hozelec, and Valalská voda (pollen, macrofossils, molluscs; Hájková et al. 2015a), Hanšpíle 1, 2 (pollen, macrofossils, molluscs; Hájková et al. 2015b).

v profilech odebraných na starých slatiništích. Naším cílem bylo zjistit: 1) jaké typy sukcese vůbec na vápňitých slatiništích během holocénu proběhly; 2) zda staré lokality se vzácnými slatinovými druhy měly otevřený charakter po celý holocén; 3) zda na nich tyto druhy kontinuálně přeživaly a 4) zda se pozdně-glaciální slatinová vegetace podobala té dnešní. Protože dosavadní makrozbytkový záznam z vápňitých slatinišť slovenských Západních Karpat byl velmi fragmentární a omezený na flyšovou zónu Vnějších Západních Karpat (Rybniček & Rybničková 2002, Rybničková et al. 2005), bylo zapotřebí odebrat dostatečný počet profilů tak, aby rovnoměrně zachytily vývoj v různých nadmořských výškách a v různých částech Západních Karpat. Výsledky prezentované v tomto příspěvku jsou založené na datování vzniku 72 vápňitých slatinišť, analýze bazál-

ních vzorků ca 50 z nich a především na detailní multi-proxy analýze 13 paleoekologických profilů (obr. 1).

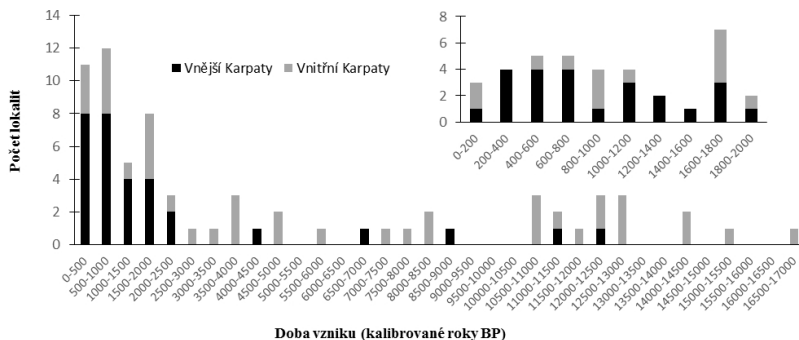
Metodika

Jednotlivé vzorky slatinného sedimentu a paleoekologické profily jsme odebírali buď přímo z výkopu (profily Hozelec, Belianske lúky 1, Brezové-profil, Hanšpile 1, Hanšpile 2, Rakša, Miroľa, Roškovec, Mituchovci a Valalská voda) nebo za použití ručních vrtáků (rašelinový křídlový vrták, Dachnovského sonda) a vibrační vrtné soupravy (profily Rojkov, Brezové-A1, Belianske lúky 2, jednotlivé bazální vzorky). Pro radiokarbonové datování byla použita metoda hmotnostního spektrometrického urychlovače (AMS) v radiokarbonové laboratoři na University of Georgia v Athens v USA. Většina vzorků byla datována pomocí vytríděných makrozbytků (nejčastěji semena, méně často kůra, mechorosty a jehlice), výjimečně byla použita netříděná část sedimentu (tzv. *bulk sediment*). Vzorky slatiny pro analýzu makrozbytků měly objem 100–200 ml a byly plaveny přes soustavu sít o velikosti ok 1, 0,63 a 0,20 mm. Následně bylo stanoveno procentické složení sedimentu a determinovány všechny makrozbytky za použití dostupné určovací literatury (např. Schweingruber 1978, Hedenäs 2003, Velichkevitch & Zastawniak 2006, Cappers et al. 2012) a především srovnávací sbírky semen na BÚ AV ČR v Brně a vlastní sbírky mechorostů a vegetativních částí rostlin. V profilech s obsahem vysráženého uhličitánu vápenatého (pěnovce) byly určovány také měkkýši. Makrozbytky a měkkýši se dobře doplňují z důvodu rozdílné tafonomie (fosilizace). Tam, kde se nezachovávají makrozbytky z důvodu příliš silného srážení pěnovce, který rostlinné zbytky inkrustuje a obalí, se dobře zachovávají ulity měkkýšů. Silné srážení pěnovce rovněž způsobuje nízkou produktivitu slatinné vegetace, což může být další důvod pro častou absenci rostlinných makrozbytků v pěnovcovém sedimentu. Pro měkkýše je ale takové prostředí ideální, vyskytují se ve velmi početných populacích a jejich schránky se dobře zachovávají. Naopak dřevitá rašelina bez pěnovce rozpouští ulity měkkýšů a pro rekonstrukci pak lze využít pouze rostlinné makrozbytky. Proto v profilech, kde se střídají různé typy sedimentů (pěnovec, ostřicová a dřevitá rašelina), jako je tomu na karpatských vápnitých slatiništích, je kombinace analýzy rostlinných makrozbytků a ulit měkkýšů velmi důležitá pro souvislou a komplexní rekonstrukci prostředí. Pro poznání vývoje krajinného kontextu a historie lidského vlivu na krajinu byla využita pylová analýza (použitou metodiku pylové analýzy viz např. Jamrichová et al. 2014).

Výsledky a diskuse

Stáří a reliktnost slatinišť

Ukázalo se, že pouze malá část pozdně glaciálních a raně holocenních vápnitých slatinišť přežila do dnešních dní (obr. 2). To vychází již z faktu, že pravděpodobnost zachování sla-



Obr. 2. – Časová distribuce vzniku vápňitých slatinišť v Západních Karpatech během posledních 17 tisíc let, založená na radiokarbonovém datování 72 bazálních vrstev. Popis os u velkého obrázku se vztahuje i k menšímu vloženému obrázku.

Fig. 2. – Temporal pattern in calcareous fen initiation in the Western Carpathians in the last 17 thousands years based on radiocarbon dating of 72 basal layers. The axes are the same in both figures.

tině vegetace a kontinuity ukládání organické hmoty s časem klesá. Většina dnešních vápňitých slatinišť vznikla během posledních 2500 let, přičemž nejvíce jich vznikalo během středověku, což bylo spojeno s odlesňováním při kolonizaci a následném obhospodarování krajiny. Zajímavý je poněkud častější vznik slatinišť mezi AD 200 a 400 než v následujících stoletích, je ale otázkou, jestli je to podmíněno klimaticky, lidským působením nebo je to, vzhledem k malému počtu opakování, pouze náhoda. Potvrdili jsme, že se stáří vápňitých slatinišť liší mezi Vnitřními a Vnějšími Západními Karpáty, přičemž většina starých slatinišť se vyskytuje ve Vnitřních Západních Karpatech. Celkově bylo 26 slatinišť starších než 2500 let a z toho pouze 5 se nacházelo ve Vnějších Západních Karpatech. 10 lokalit bylo pozdně glaciálního stáří. Vůbec nejstarší lokalitou je slatiniště Rojkov v údolí Váhu na severním okraji Velké Fatry, datované ca 17 000 cal. BP.

Tyto výsledky jsou ve shodě s naším předpokladem, že za výskytem vzácných reliktních druhů ve Vnitřních Západních Karpatech by mohla stát jejich odlišná historie. Větší počet starých lokalit naznačil možnost kontinuálního přežívání druhů, případně celých slatinňých společenstev. Už analýza bazálních vrstev však ukázala, že vývoj slatině vegetace se na jednotlivých starých lokalitách lišil. Zatímco mladá slatiniště vznikala buď v lese jako lesní prameniště nebo rovnou jako nelesní biotopy po odlesnění, stará slatiniště prošla složitějším vývojem (Hájková et al. 2012a, 2015a). Většina z nich měla na začátku svého vývoje v pozdním glaciálu otevřený, případně polootevřený charakter s jehličnatými dřevinami ve stromovém patře (*Pinus cembra*, *P. sylvestris* a *Picea abies*) a světlomilnými slatinňými druhy v podrostu. Na těchto slatinách žily také glaciální druhy měkkýšů (*Columella columella*, *Vertigo genesii*, *V. parcedentata* a *V. modesta* subsp. *arctica*), které na

karpatských slatiništích vyhynuly během raného a začátku středního holocénu. Většina starých vápnitých slatinišť prošla vývojovou fází slatinného lesa s olší a smrkem ve středním holocénu (lokality Brezové, Rakša, Mituchovci, Valalská voda a Rojkov). Otázka, zda na těchto lokalitách vůbec mohly slatinné druhy přežít, zůstává stále otevřená. Na základě recentních analogií se uvažuje o přežívání světlomilných druhů na lesních světlinách (Sádlo 2000). V případě karpatských slatinišť mohlo jít o migraci mezi malými otevřenými ploškami na pramenech, jak naznačují nálezy oogonií světlomilných parožnatků ve fázi olšového lesa na Brezovém (Hájková et al. 2015) nebo ojedinělé nálezy ulit světlomilných měkkýšů v olšině s dobře vyvinutým lesním měkkýším společenstvem na pěnovcovém prameništi Mituchovci v Bílých Karpatech (Moutelíková, nepubl.). Navíc řada druhů mohla přežít i na jiných typech stanovišť než dnes, například na říčních náplavech, tak jak to známe z kontinentálních oblastí Asie (*Trichophorum pumilum* a *Eleocharis quinqueflora*; Hájková nepubl.) nebo na březích potoků a mokřích vápencových skalách, kde rostou tyto druhy v Karpatech i dnes (*Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Tofieldia calyculata*).

Jediná lokalita, kde se nám podařilo zdokumentovat kontinuální existenci otevřeného vápnitého slatiniště během posledních 13 tisíc let, je lokalita Hozelec v Popradské kotlině, a to pomocí kombinace všech tří analyzovaných skupin, pylu, měkkýšů a rostlinných makrozbytků. Zaznamenat takovou kontinuitu je ojedinělé i v celoevropském měřítku (Michaelis 2002, Grootjans et al. 2006, Hájková et al. 2015a). Jednak proto, že vápnitá slatiniště jsou opravdu nestabilní ekosystémy, jednak také proto, že není jednoduché tuto kontinuitu zachytit, navíc je často potřeba kombinovat různé proxy metody. Příčinou stability slatinného ekosystému na lokalitě Hozelec může být specifický hydrologický systém s hlubinnou cirkulací minerálně bohaté vody sytící slatiniště. Vysoká hladina vody bránila expanzi olše, která jinak v okolí slatiniště ve středním holocénu podle pylové analýzy dominovala, a zároveň vysoký obsah bází v podzemní vodě (hlavně vápníku) blokoval sukcesi ke kyselým rašeliništím. Zaznamenali jsme zde i kontinuální výskyt řady mokřadních a slatinných plžů (např. *Euconulus praticola*, *Oxyloma elegans*, *Vertigo angustior* a *V. geyeri*). Z klíčového období středního holocénu se však bohužel nezachovaly rostlinné makrozbytky, protože místo odběru bylo v té době tvořeno jezírkem bez terestrické i vodní vegetace; ulity měkkýšů se do něj však dostávaly, pravděpodobně z jeho slatinných břehů. Plně vyvinuté slatinné měkkýší společenstvo s druhem *Vertigo geyeri*, které je v současné době striktně vázané na vápnitou slatinnou vegetaci a jeho strukturu (Horsák & Hájek 2005), je však dostatečným dokladem přítomnosti této vegetace na lokalitě. Kontinuální slatinné bezlesí jsme dokumentovali také na slatiništi u města Partizánske, syćeném horkými prameny (Hájková et al. 2013). Po celý holocén zde byla vegetace spíše produktivní s kontinuálním výskytem druhů *Cladium mariscus* a *Schoenoplectus tabernaemontani*. Rostl zde i rákos, i když dominovat začal až v subrecentní době. Chyběly zde slatinné mechorostry a nízké ostřice, naopak se vyskytovaly druhy náročnější na živiny (*Potentilla reptans* a *Lycopodium europaeus*). Pylová analýza zachytila pyl slatinného druhu prvosienky pomoučené (*Primula farinosa*) v raném holocénu, což naznačuje přítomnost mozaiky nízkobylinné a

vysokobylinné slatinné vegetace. Podobně výskyt slatinných měkkýšů naznačuje přítomnost méně produktivních slatinných plošek od středního holocénu. Na tomto příkladu se opět ukazuje výhoda multi-proxy přístupu.

Reverzní vývoj od vrchoviště k vápnitému slatiništi

Analýza dalšího pozdně glaciálního profilu na Spiši v rezervaci Belianske lúky ukázala zcela nečekaný reverzní vývoj od vrchovištní vegetace se *Sphagnum fuscum* v raném holocénu přes slatinnou olšinu s *Thelypteris palustris* až po současnou vegetaci vápnitého slatiniště s řadou slatinných specialistů (např. *Carex davalliana*, *C. lepidocarpa* a *Scorpidium cossonii*; Hájková et al. 2012b). Takový vývoj je dokumentován v literatuře jen výjimečně (Glaser et al. 1990, Hughes & Dumayne-Peaty, 2002) a nikdy ne na trajektorii od vrchoviště až po slatiniště se srážením pěnovce. Podmínkou takového vývoje je specifická kombinace topografických, klimatických a hydrologických podmínek. Prvním kritickým místem vývoje bylo uchycení rašeliníků na stanovišti syceném vápnitou podzemní vodou, jejíž pH rekonstruované podle složení krytenek bylo kolem 7. Roli mohlo hrát sušší klima v raném holocénu (10800 až 9650 cal. BP; Magny 2004), díky němuž byl nižší přísun podzemní vody. Rašeliníky, které nesnášejí přeplavování hlaviček vápnitou podzemní vodou, se tak mohly v sušších obdobích roku uchycovat. Také voda mohla být o něco méně vápnatá. *Sphagnum fuscum* jako bultový druh pak mohl poměrně rychle odrůst vlivu podzemní vody. Navíc rašeliníky jsou schopné vodu samy okyselovat a tak celý proces přechodu od vápnitého slatiniště k vrchovišti značně urychlovat, ne-li přímo řídit. Roztroušené jednotlivé bulty *S. fuscum* je možné potkat na vápnitých slatiništích Západních Karpat vzácně i dnes, například na slatiništi u Dobšinské ledové jeskyně. Nicméně raně holocenní bulty *S. fuscum* tvořily na lokalitě souvislý porost vrchovištního charakteru, který byl dlouhý zhruba 800 m a široký 40 až 80 m, což prokázal detailní průzkum lokality pomocí velkého počtu pedologických vrtů umístěných na transektech (Grootjans et al. 2005). Rovněž rozdílné druhové složení krytenkových společenstev fosilního vrchoviště a recentních samostatných bultů *S. fuscum* roztroušených na vápnitých slatiništích naznačilo, že se nejednalo o stejné porosty se stejnými podmínkami (Opravilová, nepubl.). Vrchovištní fáze byla ukončená vnějším alogenním zásahem v podobě požáru kolem roku 8500 cal. BP, který pravděpodobně způsobil pokles povrchu rašeliníště a následné zamokření, neboť část rašeliny shořela. Požár mohly podpořit suché podmínky na rašeliníšti. Do prostředí se po požáru pravděpodobně uvolnilo větší množství živin, a proto po něm vývoj směřoval ke slatinné olšině s *Eupatorium cannabinum* a *Thelypteris palustris*, která nehromadila téměř žádný organický materiál. Toto stádium trvalo celý střední a část pozdního holocénu a opět mohlo být zásadní pro přežívání, respektive nepřežívání slatinných druhů. V období let 3400 a 600 cal. BP se obnovilo vápnitě slatiniště, přesnější datum však není možné odečíst, protože slatina se ukládala velice pomalu. Je ovšem také možné, že pastva dobytka, která na lokalitě probíhala v 19. a v 1. polovině 20. století, způsobila mineralizaci svrchní části slatiny a část fosilního záznamu nám tak chybí, podobně jako na rašeliníštích v Al-

pách (Sjögren et al. 2007) nebo i v moravských Sudetech (Dudová et al. 2013). K obnově vápnného slatiniště mohlo přispět odlesnění krajiny, dále změny v hydrologických poměrech i vlastní odlesnění lokality lidmi.

Vegetace pozdně glaciálních vápnných slatinišť versus současná vegetace

Zajímavé je porovnání starých vzorků s recentní vegetací. Přestože část druhů je shodných (např. *Carex flava* agg., *C. nigra*, *C. paniculata*, *Juncus articulatus*, *Linum catharticum*, *Menyanthes trifoliata*, mechorosty *Campylium stellatum*, *Palustriella commutata* a *Scorpidium cossonii*) a máme je dokladované makrozbytky už z pozdního glaciálu a raného holocénu, řada slatinných specialistů (*Carex davalliana*, *C. diandra*, *C. dioica* a *C. hostiana*) v makrozbytkovém záznamu námi analyzovaných starých vrstev nalezena nebyla. U některých z nich se předpokládá, že se masivněji rozšířily až během holocénu, např. *Carex davalliana* (Moravec & Rybníčková 1964). Naše výsledky to víceméně potvrzují, nejstarší semena *Carex davalliana* jsme našli v sedimentu datovaném ca 5 tisíc kalibrovaných let před rokem 1950 (viz tab. 1). Tyto druhy se většinou objevovaly až po odlesnění starých i mladých vápnných slatinišť před několika sty lety, např. *Carex davalliana* (Rakša, Brezové, Demánová, Belianske lúky), *Carex dioica* (Brezové) nebo *Carex hostiana* (Rojkov). *Carex diandra* se v profilu slatiniště u obce Míroľa, které vzniklo po odlesnění kolem roku 930 AD, objevila až na přelomu 16. a 17. století a pravděpodobně se šířila ze slatinišť v podhůří. Protože tento druh má širší niku vůči pH, analýza sedimentů středně vápnných slatinišť by mohla přinést více informací o rozšíření této ostřice na karpatských slatiništích během holocénu. Obidowicz (1976) zaznamenal semena této ostřice v raně i středně holocenních sedimentech z jižního Polska, není tedy pochyb, že tento druh byl součástí slatinné vegetace ve střední Evropě již od raného holocénu. Z hlediska celkového druhového složení a přítomnosti některých charakteristických druhů se typická vegetace svazu *Caricion davallianae* v Západních Karpatech jeví jako relativně mladá. Zdá se, že tato vegetace vznikla kombinací běžných slatinných druhů (např. *Carex flava* agg.), pro které máme řadu dokladů z pozdního glaciálu, a druhů, které se šířily až během holocénu. Na starých lokalitách je druhové složení navíc obohaceno o vzácné reliktní druhy, u kterých předpokládáme, že na těchto lokalitách přežívaly od pozdního glaciálu, nicméně přímé důkazy většinou chybí (s výjimkou *Cladium mariscus*). Některé vzácné slatinné druhy ve starých vzorcích nalezeny byly, avšak na jiných lokalitách, než ze kterých je známe dnes. V případě druhů s průkaznou recentní vazbou na staré lokality (Hájek et al. 2011) jsme ve starých sedimentech našli semena *Triglochin maritima* a *Trichophorum pumilum* a pylová zrna *Primula farinosa* a *Pinguicula* cf. *vulgaris* (viz tab. 1).

Slatinné druhy v pozdním glaciálu a raném holocénu

V pozdním glaciálu a raném holocénu byly ve střední Evropě více rozšířené druhy s boreálním nebo kontinentálním typem rozšíření (např. *Meesia triquetra*, *Scorpidium scorpioides* a

Tab. 1. – Počet výskytů druhů, které mají prokazatelnou vazbu na stará vápnná slatiniště (calcareous-fen specialists podle Hájek et al. 2011), zaznamenaný pomocí makrozbytků (s – semena, d – dřevo) nebo pylů (p). Jsou uvedeny i další interpretačně zajímavé druhy cévnatých rostlin a mechorostů. Stáří použité pro zařazení druhu je v kalibrovaných letech BP (před rokem 1950). Použité zkratky a časové vymezení období: PG – pozdní glaciál (ca 15000–11700), Raný holocén (11700–8200 kal BP), Střední holocén (8200–4200 kal BP), Pozdní holocén (4200–1000), Subrecent (1000–0). Posledních tisíc let bylo z pozdního holocénu vyčleněno, aby se odlišily úplně nejmladší výskyty.

Tab. 1. – Number of occurrences of species with significant linkage to old calcareous fens (*calcareous-fen specialists* according to Hájek et al. 2011) based on macrofossil (s – seeds, d – wood) and pollen data (p). Other interesting fen species are also presented. Age is given in calibrated years before the present (i.e. before the year 1950). Abbreviations used: PG – Late Glacial (ca 15,000–11,700), Early Holocene (11,700–8,200 cal BP), Middle Holocene (8,200–4,200 cal BP), Late Holocene (4,200–1,000), Sub-recent (1,000–0 cal BP).

| Specialisté na vápnné slatiny | PG | Raný holocén | Střední holocén | Pozdní holocén | Subrecent |
|---|----|--------------|-----------------|----------------|-----------|
| <i>Blysmus compressus</i> (s) | 1 | - | 2 | 3 | 13 |
| <i>Carex dioica</i> (s) | - | - | - | - | 2 |
| <i>Carex hostiana</i> (s) | - | - | - | 2 | 2 |
| <i>Eleocharis quinqueflora</i> (s) | - | - | - | 1 | 2 |
| <i>Parnassia palustris</i> | - | - | - | - | - |
| <i>Pedicularis palustris</i> (s) | - | - | - | - | 1 |
| <i>Pinguicula vulgaris</i> (p) | - | 1 | - | - | - |
| <i>Primula farinosa</i> (p) | 1 | 1 | - | - | - |
| <i>Salix rosmarinifolia</i> | - | - | - | - | - |
| <i>Trichophorum pumilum</i> (s) | 1 | 1 | - | 2 | - |
| <i>Triglochin maritima</i> (s) | 1 | - | - | 1 | - |
| Ostatní druhy | | | | | |
| <i>Blysmus rufus</i> (s) | 2 | - | - | - | - |
| <i>Carex davalliana</i> (s) | - | - | 1 | 3 | 8 |
| <i>Carex diandra</i> (s) | - | - | - | - | 1 |
| <i>Carex viridula</i> (s) | 1 | - | - | 1 | 2 |
| <i>Carex lasiocarpa</i> (s) | 2 | - | - | - | 1 |
| <i>Eriophorum latifolium</i> (s) | - | - | - | 1 | 5 |
| <i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (s) | 1 | 1 | 1 | 3 | - |
| <i>Schoenus ferrugineus</i> (s) | - | - | - | - | 1 |
| <i>Taxus baccata</i> (d) | 1 | 1 | 2 | 4 | 3 |

Tab. 1. – Pokračování.

Tab. 1. – Continued.

| Mechorosty | PG | Raný holocén | Střední holocén | Pozdní holocén | Subrecent |
|-------------------------------|----|--------------|-----------------|----------------|-----------|
| <i>Calliergon giganteum</i> | 1 | - | 3 | 1 | 1 |
| <i>Meesia triquetra</i> | - | - | 2 | - | - |
| <i>Scorpidium scorpioides</i> | 1 | 1 | 1 | - | - |
| <i>Scorpidium cossonii</i> | 2 | 3 | 4 | 7 | 17 |

Trichophorum pumilum), které bývají tradičně označovány jako glaciální reliktů a v současnosti jsou vzácné a ustupující (např. Rybníček 1966, Dítě & Šoltés 2010). Nakolik hrálo pro výskyt těchto druhů klima a nakolik iniciální charakter slatinišť je zatím otázkou. Jejich ústup může být způsoben alespoň částečně i činností člověka v posledních staletích a desetiletích. Nicméně vápnitá slatiniště byla pravděpodobně více rozšířená než dnes (Ložek 1990) a jejich vegetace byla různorodá. V Karpatech byla ve starých vrstvách dokumentována celá řada dnes extrémně vzácných druhů. Například mech *Scorpidium scorpioides* rostl v pozdním glaciálu na Borské nížině (Hájková et al. 2012c, 2015b), v maďarských Karpatech (Magyari et al. 1999) nebo na Horehroní (Hájková, nepubl.) a na přelomu raného a středního holocénu na Liptově (Hájková nepubl.), v současnosti má však v Západních Karpatech pouze jediné dvě lokality na Kubínské holi (Dítě & Šoltés 2010). Ze Záhoří je však udáván ještě z padesátých let. V pozdně glaciálních sedimentech na Záhoří datovaných do období Allerød jsme ostatně našli více takto zajímavých druhů (Hájková et al. 2012c, 2015b). Například mech *Drepanocladus trifarius* (syn. *Calliergon trifarium*), který má dnes na Slovensku jedinou lokalitu v rezervaci Belianske lúky pod Tatrami (Šoltés & Novák 1999). Tam se nám ale bohužel nepodařilo prokázat jeho kontinuální přežívání, přestože jsme analyzovali dva profily. *Carex lasiocarpa* má na Slovensku ještě více lokalit, a na zkoumané lokalitě Hanšpile na Záhoří (Plavecký Peter) roste i dnes. Je velmi pravděpodobné, že se v území vyskytovala kontinuálně od pozdního glaciálu, doložit to však není možné, protože na lokalitě se v minulosti slatina těžila a celý holocénní záznam nám tak bohužel chybí. Nejzajímavější je ale výskyt *Blysmus rufus* (Huds.) Link, který rostl na Záhoří před 14 tisíci lety, o čemž svědčí početný nález jeho semen v profilu Hanšpile 2. Tento druh má dnes areál výskytu na pobřežních slatinách severní a severozápadní Evropy (Meusel et al. 1965) a na slaných loukách a aluviálních slatiništích ve střední Asii (von Wehrden et al. 2006, Hájková, nepubl.). Pro Záhoří jsou typické mocné vrstvy písečných dun, vytvořené v pozdním glaciálu mezi 16–14 tisíci lety BP (Fordinál et al. 2013). Právě v mezidunových sníženinách pod Malými Karpaty se vytvořila pestrá mozaika vápnitých slatinišť a mělkých jezírek, která trochu připomíná podobné biotopy na pobřeží západní Evropy, které místní botanici považují za jakési analogie glaciálních biotopů (Weeda 1996). Na Záhoří dále rostly i *Schoenoplectus tabernaemontani*,

Triglochin maritima, keřky *Betula nana*, mechorosty *Catoscopium nigratum* (dnes ve slovenských nížinách vyhynulý; Dítě et al. 2011) a *Hamatocaulis vernicosus* a v tůňkách *Potamogeton filiformis*, jehož semena jsou často nalézána právě v pozdně glaciálních sedimentech (Velichkevitch & Zastawniak 2006, Wohlfarth et al. 2006, Petr et al. 2013, Gałka et al. 2014). Tento druh má dnes arкто-alpinský areál a na Slovensku už neroste (Marhold & Hindák 1998).

Metodická poznámka

Jisté je, že zdokumentovat historii a přežívání slatinné vegetace i jednotlivých slatinných druhů není jednoduchý úkol. Je to způsobeno částečně limity samotných paleoekologických analýz. Důležitá je například tafonomie, tedy způsob zachovávání zbytků rostlin i živočichů. Pokud se v sedimentu nenajdou, nemusí to nutně znamenat, že druh nebyl v místě přítomný, jen se jeho zbytky nezachovaly. To se týká různých taxonomických skupin, cévnatých rostlin, mechorostů, měkkýšů nebo i třeba schránek krytenek. Co se týká rostlin, situaci komplikuje i krátkověkost semenné banky u řady druhů. Semena tak rychle vyklíčí a téměř žádná se neuloží v sedimentu. Navíc tyto metody jsou velmi pracné a tak není možné analyzovat velké objemy sedimentu na mnoha místech lokality. Vždy tak máme obrázek o vývoji slatiniště více či méně neúplný, je to jen takové nahlédnutí do historie. Řada otázek tak zůstává nezodpovězených a naše závěry jistě nejsou definitivní. Je pravděpodobné, že analýzy dalších profilů přinesou další zajímavá zjištění o výskytu a přežívání některých slatinných druhů nebo o netypických sukcesních řadách.

Závěr

Výzkum historie vápnných slatinišť ve slovenských Západních Karpatech přinesl celou řadu zajímavých zjištění. Většina slatinišť je relativně mladých. Část z nich vznikla jako lesní prameniště s *Carex remota*, *C. sylvatica* a *Glyceria nemoralis*, a teprve po odlesnění se na nich vyvinula světlomilná vegetace svazu *Caricion davallianae*. Další část vznikla de novo až po odlesnění během osídlování Karpat při Valašské kolonizaci. Ukázalo se také, že ve Vnitřních Západních Karpatech je mnohem více starých slatinišť pozdně glaciálního a raně holocénního stáří než ve Vnějších Západních Karpatech, což koreluje s vazbou některých slatinných druhů na slatiniště Vnitřních Západních Karpat (např. *Carex hostiana*, *Primula farinosa* a *Triglochin maritima*). Výzkum paleoekologických profilů na těchto starých lokalitách za využití multi-proxy přístupu ukázal různé typy sukcesního vývoje. Pouze na dvou vápnných slatiništích jsme prokázali souvisle otevřený charakter po celý holocén: pěnovcové slatiniště u obce Hozelec a rákosinové slatiniště s *Cladium mariscus* na teplých pramenech u města Partizánske. Ostatní studovaná slatiniště byla ve středním holocénu zarostlá slatinnými lesy s olší, břízou nebo smrkem, což mohlo být limitující pro in situ přežívání slatinných druhů rostlin i měkkýšů. Jak naznačuje přítomnost

oospor parožnatek v sedimentu na Brezovém nebo jednotlivé ulity světlomilných plžů na Mituhovcích v Bílých Karpatech, i v takových podmínkách se mohly vyskytovat malé tuňky nebo otevřené pěnovcové plošky, které poskytovaly slatinným druhům útočiště. Zdá se tedy, že silné prameny navázané na hlubinnou cirkulaci mohly být klíčové pro přežívání ve středním holocénu, kdy udržovaly alespoň malé otevřené plošky ve slatinných lesích. Zároveň vysoký obsah minerálů v podzemní vodě bránil sukcesi ke kyseljším typům slatinišť. Kromě toho jsme zaznamenali i unikátní reverzní sukcesi od vrchoviště se *Sphagnum fuscum* po vápnitě slatiniště se srážením pěnovce na Belianských lúkach. Takový vývoj umožnila zřejmě kombinace různých alogenních faktorů, jako suché klima na začátku holocénu, požár a změna hydrologických podmínek spojená s lidskou činností v krajině, pravděpodobně s odlesněním.

Ve starých sedimentech jsme zaznamenali celou řadu zajímavých druhů, tradičně označovaných jako glaciální reliktů. Naše výsledky jsou ve shodě s výsledky makrozbytkové analýzy z jiných území, dokládající, že druhy se současným boreálním rozšířením (např. *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus trifarius*, *Meesia triquetra* a *Carex lasiocarpa*) a druhy zasolovaných stanovišť dnes rostoucí poblíž pobřeží severní Evropy a ve střední Asii (např. *Blysmus rufus*, *Trichophorum pumilum* a *Triglochin maritima*) byly v chladných obdobích ve střední Evropě rozšířené více. Také jsme zaznamenali dřevo tisu (*Taxus baccata*) na 10 vápnitých slatiništích v různých obdobích celého holocénu (viz tabulka 1), které dokládá výskyt tohoto keře přímo na slatiništích. Dnes už tento druh na slatiništích neroste a je obecně vzácný v celé Evropě (Hageneder 2007), nicméně na podobných stanovištích byl zaznamenán i v západní Evropě (střední holocén; Deforce & Bastiaens 2007).

Závěrem lze říci, že druhové složení starých vzorků se jen zčásti podobá druhovému složení současné vegetace svazu *Caricion davallianae* ve slovenských Západních Karpatech a řada druhů typických pro tuto vegetaci ve fosilním záznamu před středním holocémem nalezena dosud nebyla (např. *Carex davalliana*, *C. dioica* a *C. hostiana*). Výskyt těchto druhů v pozdním glaciálu je možný, masivněji se ale rozšířily asi až po Valašské kolonizaci. Hledání dlouhodobých kontinuálních přežívání jednotlivých druhů je tak stále velkou výzvou do budoucna a bude vyžadovat makrozbytkovou a pylovou analýzu řady dalších slatinných profilů.

Poděkování

Výzkum byl podpořen grantem GAČR P504/11/0429. Publikace vznikla také s institucionální podporou Masarykovy University a s podporou dlouhodobého koncepčního rozvoje výzkumné organizace BÚ AV ČR – RVO 67985939. Rádi bychom také poděkovali kolegovi Danovi Dítě, který nás vždy provázel v terénu a většinu lokalit nám ukázal. Vděční jsme i všem, kteří nám pomáhali v terénu odebírat profily, především S. Němejcovi, J. Myšákoví, J. Ripkovi, L. Petrovi, B. Pelánkové, A. Lacinovi a dalším.

Summary

This paper summarises the current state of knowledge of the Holocene history of calcareous-fens in the Western Carpathians using radiocarbon-dated samples. Recent research of calcareous fen history in the Western Carpathians has provided a number of interesting results. Most of the calcareous fens studied are rather young, younger than 2500 cal. yrs. BP. Part of them originated as forest springs with species such as *Carex remota*, *C. sylvatica* and *Glyceria nemoralis*, and developed into a vegetation of open calcareous fens (*Caricion davallianae*) after deforestation during Wallachian colonisation. The Late Glacial and Early Holocene calcareous fens are concentrated in the Inner Western Carpathians, while only five of them were found in the Outer Western Carpathians. This is in agreement with the concentration of relict fen specialists (e.g. *Carex hostiana*, *Primula farinosa* and *Triglochin maritima*) in the Inner Western Carpathians. Based on multi-proxy palaeoecological research of complete peat profiles from the old fens, we demonstrated an open or semi-open character of fen habitats in the early stages of development (transition of Late Glacial to Early Holocene). Most of them were encroached by trees (alder, birch or spruce) in the middle Holocene, only two of them remained treeless throughout their development: a tufa-forming fen Hozelec and a reed swamp at Partizánske fed by hot springs. The spreading of alder carrs in the middle Holocene have been the bottleneck for heliophilous fen species to survive (both plants and land snails). Our find of *Characeae* oospores in the alder carr Brezové suggests the possibility of fen plants surviving even in alder carrs, when deep calcareous springs fed small pools and could maintain small open patches around these pools. Nevertheless, direct evidence is still missing. Moreover, we recorded reversed succession from a *Sphagnum fuscum* bog to a calcareous fen in the Belianske lúky Nature Reserve. This unique development was probably enabled by a specific combination of climatic, hydrological, topographical and anthropological conditions. In old deposits we recorded a number of interesting species traditionally considered as glacial relicts. Our results fit well with the results of studies from other regions documenting that recent boreal (e.g., *Drepanocladus trifarius*, *Meesia triquetra* and *Scorpidium scorpioides*) and continental species (e.g., *Triglochin maritima* and *Blysmus rufus*) were in cold periods more common and widely distributed in Central Europe. We can also conclude that old fossil samples have a species composition which is only partially similar to current vegetation of *Caricion davallianae*, and a number of typical species of this vegetation has not yet been found in Late Glacial or Early Holocene samples, which remains a challenge for further investigations.

Literatura

- Cappers T. J., Bekker R. M. & Jans J. E. A. (2012): Digital seed atlas of the Netherlands. Ed. 2. – Barkhuis & Groningen University Library, Groningen.
- Deforce K. & Bastiaens J. (2007): The Holocene history of *Taxus baccata* (yew) in Belgium and neighbouring regions. – Belg. J. Bot. 140: 222–237.
- Ditě D. & Šoltés R. (2010): Rozšírenie druhu *Scorpidium scorpioides* na Slovensku: minulosť a súčasnosť. – Bryonora 46: 66–69.
- Ditě D., Šoltés R., Hájková P. & Hájek M. (2011): Reliktný druh *Catocopium nigratum* (Bryophyta) na slatinných rašeliniskách Západných Karpát (Slovensko). – Bryonora 48: 14–20.
- Dudová L., Hájková P., Buchtová H. & Opravilová V. (2013): Formation, succession and landscape history of Central-European summit raised bogs: A multi-proxy study from the Hrubý Jeseník Mountains. – The Holocene 23: 230–242.
- Fordinál K., Maglay J., Nagy A., Elečko M., Vlačíky M., Moravcová M., Zlinská A., Baráth I., Boorová D., Žecová K. & Šimon L. (2013): Nové poznatky o stratigrafii a litologickom zložení neogénnych a kvartérnych sedimentov regiónu Záhorská nížina. – Geol. Pr., Správy 121: 47–87.

- Fujita Y., Venterink H. O., van Bodegom P. M., Douma J. C., Heil G. W., Hölzel N., Jabłońska E., Kotowski W., Okruszko T., Pawlikowski P., de Ruiter P. C., Wassen M. J. (2013): Low investment in sexual reproduction threatens plants adapted to phosphorus limitation. – *Nature* 505: 82–86.
- Gałka M., Tobolski K., Zawisza E. & Goslar T. (2014): Postglacial history of vegetation, human activity and lake-level changes at Jezioro Linówek in northeast Poland, based on multi-proxy data. – *Veg. Hist. Archaeobot.* 23: 123–152.
- Glaser P. H., Janssens J. A. & Siegel D. I. (1990): The response of vegetation to chemical and hydrological gradients in the Lost River peatland, northern Minnesota. – *J. Ecol.* 78: 1021–1048.
- Grootjans A. P., Geelen L., Jansen A. J. M. & Lammerts E. J. (2002): Restoration of coastal dune slacks. – *Hydrobiologia* 478: 181–203.
- Grootjans A. P., Alserda A., Bekker R. E. M., Janáková M., Kemmers R. F., Madaras M., Stanová V., Ripka J., van Delft B. & Wolejko L. (2005): Calcareous spring mires in Slovakia; jewels in the crown of the mire kingdom. – In: Steiner G. M. [ed.], *Mires, from Siberia to Tierra del Fuego*, *Stapfia* 85: 97–115.
- Grootjans A. P., Adema E. B., Bleuten W., Joosten H., Madaras M. & Janáková M. (2006): Hydrological landscape settings of base-rich fen mires and fen meadows an overview. – *Appl. Veg. Sci.* 9: 175–184.
- Hageneder F. (2007): *Yew – A History*. – Sutton Publishing, Stroud.
- Hájek M. (2005): Vascular plants. – In: Pouličková A., Hájek M. & Rybníček K. [eds], *Ecology and palaeoecology of spring fens in the western part of the Carpathians*, p. 63–68, Palacký University, Olomouc.
- Hájek M., Horsák M., Tichý L., Hájková P., Dítě D. & Jamrichová E. (2011): Testing a relict distributional pattern of fen plant and terrestrial snail species at the Holocene scale: a null model approach. – *J. Biogeogr.* 38: 742–755.
- Hájková P., Horsák M., Hájek M., Lacina A., Buchtová H. & Pelánková B. (2012a): Origin and contrasting succession pathways of the Western Carpathian calcareous fens revealed by plant and mollusc macrofossils. – *Boreas* 41: 690–706.
- Hájková P., Grootjans A., Lamentowicz M., Rybníček E., Madaras M., Opravilová V., Michaelis D., Hájek M., Joosten H. & Wolejko L. (2012b): How a Sphagnum fuscum-dominated bog changed into a calcareous fen: the unique Holocene history of a Slovak spring-fed mire. – *J. Quatern. Sci.* 27: 233–243.
- Hájková P., Žáčková P., Dudová L. & Hájek M. (2012c): Zajímavé nálezy vzácných mechorostů ve starých sedimentech. – *Bryonora* 50: 14–16.
- Hájková P., Jamrichová E., Horsák M. & Hájek M. (2013): Holocene history of a *Cladium mariscus*-dominated calcareous fen in Slovakia: vegetation stability and landscape development. – *Preslia* 85: 289–315.
- Hájková P., Horsák M., Hájek M., Jankovská V., Jamrichová E. & Moutelíková J. (2015a): Using multi-proxy palaeoecology to test a relict status of refugial populations of calcareous-fen species in the Western Carpathians. – *The Holocene* 25: 702–715.
- Hájková P., Petr L., Horsák M., Rohovec J. & Hájek M. (2015b): Interstadial inland dune slacks in south-west Slovakia: a multi-proxy vegetation and landscape reconstruction. – *Quatern. Int.* 357: 314–328.
- Hedenäs L. (2003): The European species of the *Calliergon-Scorpidium-Drepanocladus* complex, including some related or similar species. – *Meylania* 28: 1–117.
- Horsák M. & Hájek M. (2005): Habitat requirements and distribution of *Vertigo geyeri* (Gastropoda: Pulmonata) in Western Carpathian rich fens. – *J. Conchol.* 38: 683–700.
- Horsák M., Hájek M., Dítě D. & Tichý L. (2007): Modern distribution patterns of snails and plants in the Western Carpathian spring fens: is it a result of historical development? – *J. Mollus. Stud.* 73: 53–60.
- Horsák M., Hájek M., Spítale D., Hájková P., Dítě D. & Nekola J. C. (2012): The age of island-like habitats impacts habitat specialist species richness. – *Ecology* 93: 1106–1114.

- Horsák M., Juříčková L. & Picka J. (2013): Měkkýši České a Slovenské republiky. – Nakladatelství Kabourek, Zlín.
- Hughes P. D. M. & Dumayne-Peaty L. (2002): Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK. – *J. Ecol.* 90: 456–471.
- Jamrichová E., Hájková P., Horsák M., Rybničková E., Lacina A. & Hájek M. (2014): Landscape history, calcareous fen development and historical events in the Slovak Eastern Carpathians. – *Veg. Hist. Archaeobot.* 23: 497–513.
- Janssen C. R. (1972): The palaeoecology of plant communities in the Dommel valley, North Brabant, The Netherlands. – *J. Ecol.* 60: 411–437.
- Kučera J., Váňa J. & Hradílek Z. (2012): Bryophyte flora of the Czech Republic: update of the checklist and Red List and a brief analysis. – *Preslia* 84: 813–850.
- Ložek V. (1990): Mokřady v historickém pohledu. – *Památ. a Přír.* 15: 611–618.
- Magny M. (2004): Holocene climate variability as reflected by mid-European lake-level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. – *Quatern. Int.* 113: 65–79.
- Magyari E., Jakab G., Rudner E. & Sümegey P. (1999): Palynological and plant macrofossil data on Late Pleistocene short-term climatic oscillations in north-eastern Hungary. – *Acta Palaeobot., Suppl.* 2: 491–502.
- Marhold K. & Hindák F. (1998): Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia. – Veda, Bratislava.
- Meusel H., Jäger E. & Weinert E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora I. – Fischer Verlag, Jena.
- Michaelis D. (2002): Die spät- und nacheiszeitliche Entwicklung der natürlichen Vegetation von Durchströmungsmooren in Mecklenburg-Vorpommern am Beispiel der Recknitz. – J. Cramer, Berlin.
- Moravec J. & Rybničková E. (1964): Die *Carex davalliana*-Bestände im Böhmerwalddgebirge, ihre Zusammensetzung, Ökologie und Historie. – *Preslia* 36: 376–391.
- Obidowicz A. (1976): Geneza i rozwój torfowiska w Wolbromiu. – *Acta Palaeobot.* 17: 45–54.
- Petr L., Žáčková P., Grygar T. M., Pišková A., Křížek M. & Tremel V. (2013): Šúr, a former late-glacial and Holocene lake at the westernmost margin of the Carpathians. – *Preslia* 85: 239–263.
- Rozbrojová Z. & Hájek M. (2008): Changes in nutrient limitation of spring fen vegetation across environmental gradients in the West Carpathians. – *J. Veg. Sci.* 19: 613–620.
- Rybniček K. (1966): Glacial relics in the bryoflora of the highlands Českomoravská vrchovina (Bohemian-Moravian Highlands); their habitat and cenotaxonomic value. – *Folia Geobot. Phytotax.* 1: 101–119.
- Rybniček K. & Rybničková E. (2002): Vegetation of the Upper Orava region (NW Slovakia) in the last 11000 years. – *Acta Palaeobot.* 42: 153–170.
- Rybničková E., Hájková P. & Rybniček K. (2005): The origin and development of spring fen vegetation and ecosystems – palaeobotanical results. – In: Pouličková A., Hájek M. & Rybniček K. [eds], Ecology and palaeoecology of spring fens in the western part of the Carpathians, p. 29–62, Palacký University, Olomouc.
- Sádlo J. (2000): Původ travinné vegetace slatin v Čechách: sukcese kontra cenogeneze. – *Preslia* 72: 495–506.
- Schweingruber F. H. (1978): Microscopic wood anatomy. – Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf.
- Sjögren P., van der Knaap W. O., van Leeuwen J. F. N., Andrič M. & Grünig A. (2007): The occurrence of an upper decomposed peat layer or “kultureller Trockenhorizont”, in the Alps and Jura Mountains. – *Mires and Peat* 2: 1–14.
- Šoltés R. & Novák A. (1999): Calliargon trifarium (Bryophyta) in the Belianske lúky National Nature Reserve (Poprad Basin, Slovakia) confirmed. – *Thaiszia – J. Bot.* 9: 11–14.

- Velichkevich F. Y. & Zastawniak E. (2008): Atlas of the Pleistocene vascular plant macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 23. Herbaceous dicotyledons. – W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- von Wehrden H., Hilbig W. & Wesche K. (2006): Plant communities of the Mongolian Transaltay Gobi. – Feddes Repert. 117 (7–8): 526–570.
- Walker D. (1970): Direction and rate in some British postglacial hydroseres. – In: Walker D. & West R. G. [eds], Vegetation history of the British Isles, p. 117–139, Cambridge University Press, Cambridge.
- Wassen M. J., Olde Venterink H., Lapshina E. D. & Tanneberger F. (2005): Endangered plants persist under phosphorus limitation. – Nature 437: 547–551.
- Weeda E. J. (1996): Drie zeldzame kalkmossen in de Hollandse duinen: *Pleurochaete squarrosa*, *Rhytidium rugosum* en *Thuidium abietinum*. – Stratiotes 12: 5–28.
- Wohlfahrt B., Tarasov P., Bennike O., Lacourse T., Subetto D., Torssander P. & Romanenko F. (2006): Late Glacial and Holocene palaeoenvironmental changes in the Rostov-Yaroslavl' area, West Central Russia. – J. Palaeolimnol. 35: 543–569.