

PŘÍSPĚVEK K LIMNICKÉ ZOOGEOGRAFII DUNAJE

Mezi evropskými veletoky zaujímá Dunaj svoji geografickou polohou zvláštní postavení. Všechny řeky evropského trupu (Evropy bez ostrovů a poloostrovů) směřují na sever nebo na jih od hlavního evropského rozvodí, jen Dunaj tu tvoří výjimku: pramení na východních svazích Černého lesa a protéká východním směrem mezi dvěma horskými soustavami, hercynskou (variskou) na severu a alpskou na jihu. Úsek Dunaje až po Vídeň protéká alpským předpolím, které bylo důležitou migrační středoevropskou cestou od východu na západ a naopak. Pod Kremží pak vstupuje Dunaj do prostoru vídeňské pánve a za Děvínskou branou do pánve panonské.

Pouze nepatrný úsek (172 km) Dunaje z jeho celkové délky (2857 km) protéká podél hranic našeho státu. K tomu přistupuje skutečnost, že většinou pouze levý břeh tohoto veletoku je přístupný z naší strany. Přes všechny tyto skutečnosti můžeme však považovat Dunaj nejen za nejdůležitější řeku Slovenska, nýbrž celé ČSR, která má velký mezinárodní význam a to jak množstvím vody a vyrovnaností průtoků, tak i poměrně značným spádem, což představuje důležitou energetickou základnu pro plánované vybudování hydroelektráren.

Od roku 1951 jsem věnoval pozornost rozšíření některých skupin benthické fauny tohoto veletoku a jejich chronologickému vztahu k ostatním evropským povodím, zvláště pak k povodí labskému. Ke svému studiu jsem vybral takové skupiny, které mají omezenou schopnost rozšiřovací, ať již svým bezprostředním vztahem k daným podmínkám geografického prostředí (organismy stenotopní) nebo orgány svého těla, neschopnými překonávat v cestě stojící překážky. V tomto příspěvku nepodávám proto zoogeografický přehled veškeré benthické fauny tohoto typu, nýbrž pouze určitých skupin, které jsem si zvolil. Patří k nim z bezobratlých z hmyzu řád pošvatek (*Plecoptera*), podkmen korýšů (*Crustacea*) a kmen měkkýšů (*Mollusca*), z obratlovců podtřída ryb (*Pisces*). Zvláštní pozornost jsem věnoval pošvatkám, které byly podrobněji studovány ve zvláštním příspěvku (41).

Již Brinck (4) a Illies (23, 24, 25) ukázali na zvláštní význam pošvatek pro srovnávací zoogeografická studia. Dnešní zeměpisné rozšíření Plecopter je výsledkem dlouhého geohistorického vývoje, jímž prošel organismus ve velmi úzkém vztahu s geografickým prostředím. Tento vztah je u většiny druhů tak vyhraněný, že ostatní faktory, ovlivňující jejich rozšíření ustupují do pozadí. Pro nynější zeměpisné rozšíření pošvatek je zvláště typická malá aktivní schopnost pohybu. Pouze nepatrný počet druhů je schopen déle trvajícího letu. Kromě omezeného pohybu vyskytuje se u značného počtu druhů (*Taeniopteryx araneoides*, *Perlodes dispar*, *Perlodes microcephala* aj.) sklon k redukci křídel. Tento charakteristický znak se může vyskytovat i u jediného druhu v různých formách, jako např. u *Perlodes microcephala* (brachypterní, micropterní formy) apod. Je zajímavé, že téměř v každém rodě Plecopter se setkáváme s druhy micropterními nebo brachypterními. Mařan (33) považuje redukci křídel za velmi důležitý moment ve vývoji druhů hmyzu, jak ukázal na příkladech střevlíkovitých brouků *Carabus granulatus*, *Pterostichus vulgaris*, *Poecilus*

lepidus aj. Zatím co u *Coleopter* podle M a ř a n o v ý c h pozorování postihuje redukce křídel druh většinou v celém areálu jeho zeměpisného rozšíření, ukázali Brinck (4) a Illies (25) při studiu *Plecopter*, že některé druhy (*Perlodes microcephala*) se vyskytují na tomtéž biotopu jako formy vysloveně brachypterní, tak i jako formy s dokonale vyvinutými křídly. Při tom existuje mezi oběma formami řada přechodů. Příčina micropterismu u pošvatek nebyla až dosud spolehlivě vyřešena. U pošvatek, žijících v pramenných oblastech horských toků, existují druhy s redukovánými křídly vedle druhů s křídly dokonale vyvinutými. Podobně i na tocích v široce otevřených údolních nivách nacházíme vedle druhů krátkokřídých i druhy dlouhokřídle. Nemůžeme proto tento jev vysvětliti ani ekologicky (silné větrné proudění v horských oblastech), ani biologicky (význam micropterních samců při kopulaci). Tím se liší od výše organisovaných řádů hmyzu, kde individua s plně vyvinutými křídly jako formy primárního makropterismu možno v některých případech, považovat i za atavistické.

Poněvadž je schopnost pohybu letem značně omezena, mohou se druhy pohybovati převážně po zemi. Životní cyklus, vázaný na amfibický způsob života, zvyšuje ještě více závislost druhu na stanovišti. Druhy jsou tak vázány nejen anatomicky a morfologicky, nýbrž i bionomicky na určitá stanoviště. Při studiu rozšíření pošvatek přímo v terénu jsem došel k názoru, že i pasivní zavlečení jednotlivých druhů na vzdálenější stanoviště je velmi nepravděpodobné. Zvláště u druhů nížinných toků různých, dnes od sebe oddělených povodí, nepřichází tento způsob rozšiřování v úvahu, stojí-li v cestě některá z geografických překážek, např. pahorkatina, pohoří apod. Velmi často se vyskytují případy, že druh, vyskytující se velmi hojně na určitém toku zcela chybí na blízkém, nedaleko vzdáleném sousedním toku, i když ekologické a geografické podmínky jsou téměř shodné. Z uvedených důvodů můžeme proto považovati *Plecoptera* za vhodný objekt pro zoogeografická studia.

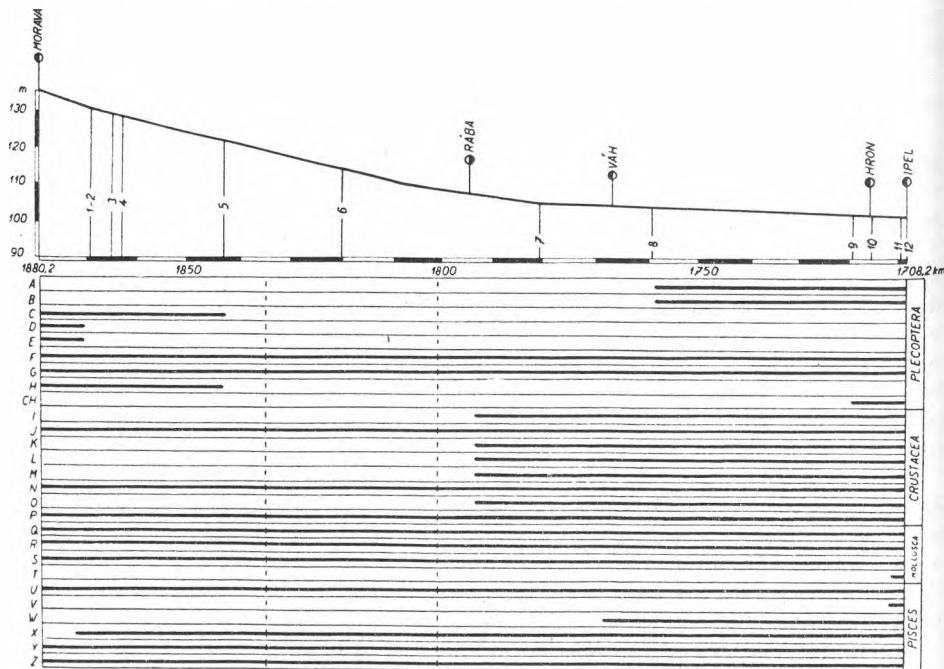
Kromě řádu *Plecoptera* jsem studoval i rozšíření korýšů (*Crustacea*), měkkýšů (*Mollusca*) a ryb (*Pisces*). Zvláště měkkýši (*Mollusca*) nám pomáhají zjišťovat geohistorické migrační cesty, poněvadž jejich ulity se uchovávají ve velmi dobrém stavu v geologických vrstvách. Zasluhou posledních conchylogických prací zvláště v Čechách, především výzkumy L o ŝ k o v ý m i (30) je měkkýši fauna dobře známa. Jak u korýšů, tak i u měkkýšů nemůžeme sice souhlasně s T h i e n e m a n n e m (50) zcela vyloučiti i pasivní zavlečení na kratší vzdálenosti. Přesto však hraje aktivní rozšiřování u příslušníků obou těchto skupin benthické limnické fauny důležitější úlohu než pasivní způsob rozšiřování. Také ryby (*Pisces*) mají omezenou schopnost pasivního rozšiřování, danou geografickými a ekologickými podmínkami říčního toku. Je proto velmi nepravděpodobné pasivní zavlečení jinými živočichy, např. ptáky, i když opět T h i e n e m a n n (50) tento způsob transportu u některých druhů nevyklučuje. Pokládáme tedy aktivní způsob rozšiřování v existujících i dřívějších říčních sítích za nejpravděpodobnější.

Při studiu dunajské fauny jsem si všiml vztahu recentní fauny k podmínkám geografického prostředí a pokusil jsem se řešit také chronologicky výskyt některých druhů dunajské fauny v ostatních povodích, zvláště povodí labském.

I. VZTAH RECENTNÍ DUNAJSKÉ FAUNY K PODMÍNKÁM GEOGRAFICKÉHO PROSTŘEDÍ

Spádová křivka Dunaje v československém úseku se výrazně odchyluje od vyrovnaného rovnovážného profilu. Je to způsobeno řadou zlomů, které rozdělují Komárenskou pánev na řadu ker, tvořících hrástě a prolomy (7). Některé kry se ještě dnes pohybují a tím dochází ke vzniku serií akumulačních a erosních úseků. Odchytky od

rovnovážného profilu pozorujeme zejména u Palkovičova (mezi km 1835 — km 1801),¹ kde převládající průměrný spád 0,4 ‰ se mění asi na $\frac{1}{3}$ své původní hodnoty (0,13—0,18 ‰) a směrem ke Komárnu se zmenšuje na polovinu (0,05—0,08 ‰), takže pod Komárnem dosahuje asi $\frac{1}{6}$ původní spádové hodnoty, kterou měl nad km 1820 (0,08—0,05 ‰). Odchylka v rovnovážném profilu je způsobena zlomem, jehož vznik můžeme datovat z doby mezi burdigalienem a helvetienem. Tehdy došlo k poklesu celého území na jihovýchodě od východního zlomu Malých Karpat a ke vzniku Komárenské panve. Táto pánev byla místy až 400 m hluboká a porušená řadou mla-



Obr. 1. Podélný profil Dunaje v československém úseku s rozšířením pošvatek (*Plecoptera*), korýšů (*Crustacea*), měkkýšů (*Mollusca*) a ryb (*Pisces*). Vysvětlivky: 1—12 — lokality, kde byly odebírány vzorky. Kroužky označují pravou nebo levou pobočku Dunaje (bílá polovina).

Plecoptera: A — *Brachyptera braueri*, B — *Taeniopteryx nebulosa*, C — *Protonemura auberti*, D — *Nemoura cinerea*, E — *Perlodes dispar*, F — *Isogenus nubecula*, G — *Iso-perla obscura*, H — *Iso-perla difformis*, CH — *Marthamea vitripennis*.

Crustacea: I — *Limnomysis benedeni*, J — *Jaera Sarsi*, K — *Chaetogammarus tenellus sovinskiji*, L — *Dikerogammarus haematobaphes fluviatilis*, M — *Dikerogammarus villosus bispinosus*, N — *Gammarus (Rivulogammarus) roeselii*, O — *Coryphium cirvispinum*, P — *Astacus leptodactylus*.

Mollusca: Q — *Theodoxus danubialis*, R — *Lithoglyphus naticoides*, S — *Dreissensia polymorpha*, T — *Fagotia esperi*.

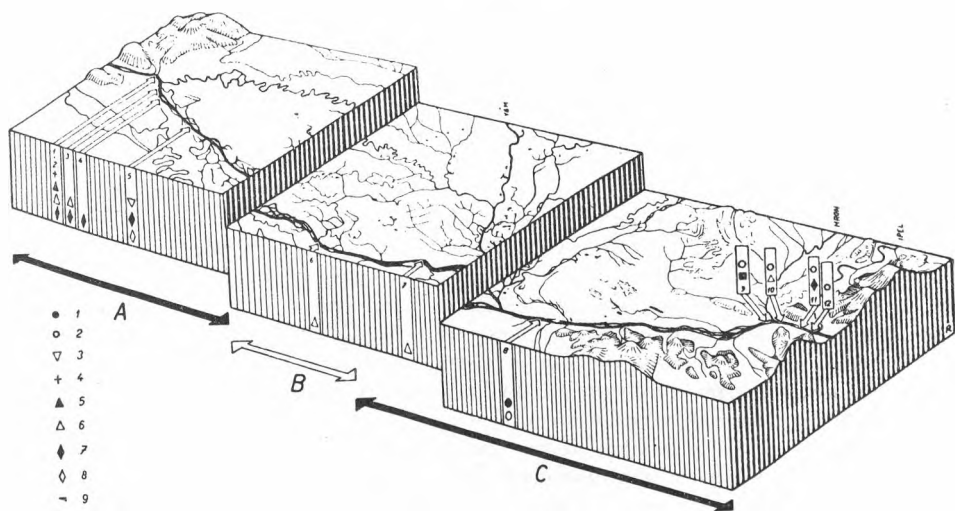
Pisces: U — *Huso huso*, V — *Acipenser nudiventris*, W — *Acipenser stellatus*, X — *Acipenser güldenstädti*, Y — *Gobio albipinnatus*, Z — *Lucioperca volgensis*.

Svislé přerušované čáry vymezují akumulační úsek u Palkovičova v km 1835 — km 1801.

¹ Kilometrůž toku s nulou u Suliny na břehu Černého moře.

dých zlomů, z nichž jeden zlom u Palkovičova se nejvýrazněji uplatňuje ve spádové křivce. Vyrovnávání poklesu se děje zanášením ve formě náplavových kuželů. Akumulace Dunaje v tomto úseku však není způsobena pouze tektonickou poruchou, nýbrž i zkrácením toku v km 1862 — km 1800, čímž dochází nad Dobrohoštěm k prohlubování dna a níže po toku k silnému nanášení.

Oba tyto činitele, jak geohistorický, tak anthropogenní nezůstávají bez vlivu na benthickou faunu Dunaje, jak se jeví v rozšíření studovaných druhů. V úzkém vztahu s geografickými podmínkami prostředí můžeme rozlišovat podle dosavadních výzkumů tři výrazné úseky (obr. 1 a 2).



Obr. 2. Blokdiagram československého úseku Dunaje.

Vysvětlivky: 1 — *Brachyptera braueri*, 2 — *Taeniopteryx nebulosa*, 3 — *Protonemura auberti*, 4 — *Nemoura cinerea*, 5 — *Perlodes dispar*, 6 — *Isogenus nubecula*, 7 — *Isoperla obscura*, 8 — *Isoperla difformis*, 9 — *Marthamea vitripennis*. Úseky Dunaje: A — nad hlavním akumulacním úsekem — km 1880,2 — km 1835; B — hlavní akumulacní úsek u Palkovičova — km 1835 — km 1801; C — pod hlavním akumulacním úsekem — km 1801 — km 1708,2.

1. Nad hlavním akumulacním úsekem u Palkovičova (mezi km 1880,2 — km 1835) se značným spádem (průměrný spád 0,39 ‰ na km), s dostatečně prokysličenou vodou a malými teplotnými výkyvy. Nad Bratislavou, zvláště v úzkém, zahloubeném údolí v prostoru Děvínské brány, kde Dunaj protéká krystalickými (jadernými) a obalovými horninami Malých Karpat na levém a Litaavských vrchů na pravém břehu má Dunaj v sevřeném korytě charakter horského toku: má velký spád, značnou rychlost proudu a je šterkonosný. Proto se setkáváme v tomto úseku s druhy, odlišujícími tento úsek toku od obou ostatních jako *Protonemura auberti*, *Nemoura cinerea*, *Perlodes dispar* a *Isoperla difformis*.

2. Hlavní akumulacní úsek u Palkovičova (km 1835 — km 1801) s malým spádem (0,35 ‰) a většími teplotnými výkyvy. Břehy i dno je místy bahnitě a bahnitopisčité a při mikrobiálních procesech ve vodě dochází k odnímání kyslíku, důležitého pro dýchání benthické zvířeny. Celý úsek je nápadný nedostatkem druhů, vyskytujících se jak v horním (prvém), tak i dolním (třetím) úseku. Vyskytují se tu druhy, zjištěné

v celé československé trati Dunaje a rozšířeně i dále na západ do Rakouska, jako koryš beruška Sarsova (*Jaera Sarsi* Val k.), rak bahenní (*Astacus leptodactylus* Esch.), blešivec hřebenatý (*Gammarus (Rivulogammarus) roeselii* Ger v.), z měkkýšů zubatka dunajská (*Theodoxus danubialis* C. Pfef.), kamenolep říční (*Lithoglyphus naticoides* C. Pfef.), slávička mnohotvárná (*Dreissensia polymorpha* Pallas), z ryb vyza velká (*Huso huso* L.),² jeseter malý (*Acipenser güldenstädti* Brandt), hrouzek běloploutvý (*Gobio albipinnatus* L u k a š), candát východní (*Lucioperca volgensis* Gmel.) aj.

3. Pod hlavním akumulčním úsekem (km 1801 — km 1708, 2 na československo-maďarské hranici s velmi malým spádem 0,08 ‰), s malými teplotními výkyvy a průměrnou teplotou vody nejvyšší ze všech úseků. U vtoku Ráby (km 1794) z levé strany ustává nanášení a Dunaj má charakter nížinného veletoku. Na km 1766 pod Komárnem se vlévá Váh spolu s Nitrou a Malým Dunajem, protékajícími aluviálními nánosy normálního říčního reliéfu, lemujícími na západě trnavskou, na východě jižní výběžky hronské sprašové tabule. V době letních povodní přinášejí tyto toky, podobně jako Hron a Ipel množství plavenin, které zbarvují vodu Dunaje v dlouhých úsecích okrově hnědě, způsobují usazování jemného pelitického materiálu v místech s nízkou rychlostí toku na balvany, kameny a štěrky a absorbují při zvýšených teplotách vody, zvláště v letních měsících, kyslík, potřebný pro dýchání oxybiontních živočichů bentické fauny. Tento úsek je kvalitativně odlišný od obou úseků předcházejících. Z řádu pošvatek jsou to druhy *Brachyptera braueri*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Marthamea vitripennis*, z koryšů *Limnomysis benedeni*, z koryšů různonožců *Chaetogammarus tenellus sovinskyi*, *Dikerogammarus haematobaphes fluviatilis*, *Dikerogammarus villosus bispinosus*, *Coryphium curvispinum devium*, z měkkýšů fagotka ostrá (*Fagotia esperi*), z ryb jeseter hladký (*Acipenser nudiventris* L o v.) a jeseter hvězdnatý (*Ac. stellatus* P a l.).

Kromě těchto tří úseků v československém úseku Dunaje existuje v blízkosti našich hranic ještě čtvrtý úsek, sahající až po visegrádkou soutěsku na maďarském území. Z ryb sem zasahuje sleděc pontokaspický Nordmannův (*Caspiolosa caspia nordmanni* A n t i p a), z koryšů *Gammarus fossarum danubialis*, z řádu pošvatek (*Plecoptera*) pravděpodobně dunajský endemit *Rhabdiopteryx hamulata* (K l a p.) známá z Dunaje dosud jen z Budapeště (26, 27, 39, 40).

V československé trati Dunaje mezi ústím Moravy (km 1880,2) a ústím Iplu (km 1708,2) bylo zjištěno celkem 9 druhů pošvatek (*Plecoptera*) a jejich rozšíření bylo porovnáno s rozšířením 8 druhů koryšů, 4 druhů měkkýšů a 6 druhů ryb. Tyto druhy náleží k pontokaspickým prvkům, které tomuto veletoku dodávají zvláštní tvářnost, odlišují jej tak od ostatních středoevropských řek a přibližují k zvíření jihoruských toků. Přitom pontokaspické druhy nepronikají stejně daleko. Některé z nich, jako např. koryš stejnonožec beruška Sarsova (*Jaera Sarsi* Val k.), zjištěná u nás B r t k e m (5), proniká až do Rakouska, kde byla nalezena S t r o u h a l e m (48) u Vídně, tj. 1929 km od ústí. Jiné pontokaspické druhy pronikly dosud po hlavní akumulční úsek u Palkovičova a výše proti toku nepronikly.

Můžeme proto v dunajské fauně rozlišovati nejméně tři typy rozšíření.

1. Evropské druhy, široce rozšířené, které nejsou vázány pouze na dunajské povodí, např. *Taeniopteryx nebulosa*, jelec tloušť (*Leuciscus cephalus* L.) aj.

2. Pontokaspické druhy se svým centrem rozšíření v dunajském povodí, pouze vyjímečně (*Gobio albipinnatus* L u k a š) (viz níže) vyskytující se i v jiných povodích.

3. Druhy endemické, vyskytující se pouze v řece Dunaji nebo v některém z přilehlých dílčích povodích, např. z pošvatek *Rhabdiopteryx hamulata* K l a p. aj.

² Vyskytovala se podle Hraběte a Olivy (20) dříve v dolním toku Moravy a Váhu.

Zeměpisné rozšíření druhů benthické dunajské fauny je určeno jejich vztahem k podmínkám geografického prostředí, s nímž tvoří nedílný celek. S tím souvisí i paleopotamologický vývoj tohoto veletoku od doby, kdy můžeme již předpokládat blízké příbuzenecké vztahy vymřelých zvířen k dnešním faunám. Thienemann (50) ve svém rozsáhlém kompendiu „*Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*“ ukázal, že druhy řádu *Plecoptera*, podkmeny koryšů, knene měkkýšů a podtřídy ryb, zvláště jeseterovitých (*Acipenseridae*) můžeme považovat za předpleistocenní příslušníky vodních toků, kteří již v třetihorách osidlovaly evropskou říční síť. Jakkoliv jsou dosud rekonstrukce třetihorní zvířeny v mnohých živočišných řádech obličné, můžeme se přiklonit k názoru, že zvířena mladších třetihor byla podobná dnešní. Snad jediné kromě některých pontokaspických druhů, o nichž se předpokládá, že osidlily střední Evropu až v době postglaciální migrační dunajskou cestou z východu, jsou ostatní uvedené studované druhy starší než evropské říční sítě. Z tohoto předpokladu pak je třeba vycházet při řešení zoogeografických otázek.

Z paleopotamologického vývoje Dunaje víme, že ještě v pleistocénu existovaly hydrografické poměry, odlišné od dnešních. V této době byl horní tok Rýna po Schaffhausen, Aara a také horní tok Rhony poplatné Dunaji, zatímco střední tok Rýna mezi Basilejí a Schaffhausenem střednímu toku Rhony (systém Doubs-Saône), tedy Středozevnímu moři. Tím bylo umožněno stěhování pleistocenní, hlavně interglaciální zvířeny černomořského (v geologickém pojetí pontokaspického) basénu do horních toků Rýna. Při tom není nutné předpokládati pro migraci benthické fauny z dunajského do rýnského a rhonského povodí rozsáhlé stálé říční toky. Podobně jako již Lauterborn (29) soudí i Zschokke (55), že pro migraci pleistocenní sladkovodní fauny postačí vodní síť i občasné tekoucími a periodicky stojatých vod, spojující obě povodí. Tak tomu bylo, jak ukázal Schmidle (44) v předpolí rýnského ledovce, který před svým čelem vytvořil v prostoru Bodamského jezera proglaciální jezero tavných ledových vod, odvodňované jak k hornímu Dunaji, tak i k hornímu Rýnu. Postupným poklesem hornorýnské příkopové propadliny bylo přerušeno ve starším pleistocénu odvodňování Rýna systémem rhonským a došlo ke spojení s pliocenním Prarýnem, který odvodňoval k Severnímu moři střední a dolní část rýnského povodí. Načepování alpského rýnského úseku nastalo v tomtéž období a bylo způsobeno snížením bodamské pánve. K trvalému přerušení obou povodí došlo teprve v době nedávné, jak se domnívá Schmidle (44), teprve počátkem postglaciálu v bühlském stadiu, které odpovídá daniglaciu severského zalednění.

Tyto hydrografické poměry můžeme sledovat v hrubých rysech zpět do pliocénu. Tehdá odtékal Rýn, jak jsme se o tom zmínili výše, vodním systémem Doubs-Saône na jihozápad k Středozevnímu moři a Aara se svými pobočkami Dunajem k Černému moři. Pronikala tedy pliocenní dunajská fauna Pradunajem mezi Švýcarskou Jurou a Švýcarskou plošinou až do prostor Neuchâtelského jezera a jezera Ženevského na západ. Je možné a pravděpodobné — jak tomu nasvědčují četné recentní bifurkace Aarských a rhonských poboček — že již v pliocénu docházelo vodními toky nebo stojatými vodami (jezera, bažiny) k migraci dunajské fauny na západ a rhonské na východ.

V pliocénu neexistovalo pouze spojení systémem Dunaj—Rýn—Rhône, nýbrž i s ostatními evropskými povodími. Zvláštní pozornost zasluhuje spojení Dunaje s labskou vodní sítí, které má význam pro stěhování dunajské fauny do Čech. Vývoj vodní

soustavy byl ovlivněn jak geologickými poměry podloží, tak hlavně tektonickými pohyby, které od křídové transgrese postihly Český masiv. V Čechách existovaly dvě samostatné hydrografické jednotky, které byly od sebe odděleny nevysokým, plochým jihočeským prahem ve směru Křemešník—Svidník—Čertovo břemeno—Třebošenské pohoří (11, 12, 14). Vývoj vodní sítě na jih od hlavního pliocenního evropského rozvodí souvisel s vývojem jihočeských pánví a severozápadní části rakouské lesní čtvrti (Waldviertel) poblíže našich hranic. Otázka přesné doby vzniku jihočeských pánví a jejich dalšího vývoje není dosud spolehlivě vyřešena (srov. Čech (6), Engelmann (16), Daneš J. V. (8), Dědina V., (11, 12, 14), Hauer R. (18), Balatka — Sládek (2)). Převážná většina autorů je toho názoru, že ve starších a mladších třetihorách odtékaly vody jihočeských jezer vitorazskou branou do povodí Dunaje levou pobočkou, jejíž směr byl rovnoběžný s řekou Kamp („Horner Fluss“) podle Schaffera (42). Přerušení odtoku do dunajského povodí nastalo podle Dědiny (14) počátkem pliocénu (Pont) v době tzv. pontské úrovně (540 m n. m.). Pro pliocenní tektonické pohyby svědčí i poslední výzkumy Krejčího³ v třeboňské pánvi, kde miocén je porušen pozdními pomiocenními tektonickými pohyby. Stopy po mladých tektonických pohybech zjistili Hromada a Fencel (21) v třeboňské pánvi. Střed pánve při dnešní Lužnici podle nich klesá, kdežto západní okraj Rudolfovského hřbetu stoupá. Tlakem alpského orogénu byla jižní část Českého masivu vyzvednuta. V té době, pravděpodobně ve středním nebo dokonce snad počátkem svrchního pliocénu, tedy později než jak soudí Dědina (14), prořezala Malá Vltava zpětnou erosi středočeský práh a u Orlíku počala odvodňovati jihočeské jezero k severu do labského povodí. Pokles hladiny jihočeských jezer v budějovické a třeboňské pánvi zvyšuje erosi činnosti i ostatních toků, stékajících do jihočeských pánví z jihu. Tak dochází k načerpávání Horní Vltavy, která ještě ve spodním pliocénu údolím řeky Feld Aistu byla poplatná Dunaji, podobně jako Maše odtékala podle Waldmanna (54) původně přes Kaplice a Horní Dvořiště do Mühlviertelu a poruchovou zónou Freistadtské pánve přes Kefemarkt k Dunaji. Mohla tedy dunajská sladkovodní zvířena proniknouti do říční sítě Českého masivu nejméně třemi říčními toky: řekou, odvodňující jihočeská jezera, Feld Aistem a vodním tokem v Mühlviertelu.

Geomorfologické a geologické výzkumy jihočeských pánví a přilehlého rakouského území nám umožňují usuzovati na charakter pliocenních toků v kvartéru, zatím co v třetihorách se setkává rekonstrukce říčních sítí se značnými obtížemi. Za nejzazší geologickou dobu, do níž můžeme sledovati v hrubých rysech a převážně teoreticky počátky české vodní soustavy, je oligocén. Ve starších třetihorách byl povrch Čech plochý a zarovnaný a byl součástí paroviny, prostírající se na území východoněmeckých hercynských pohoří, jak ukázal Philipp (38) v Durynsku. Tehda protékaly řeky v širokých údolích parovinného terénu jednak k severu do Saska a Durynska k severoněmeckému moři, jednak na jih a jihovýchod k moři ve vídeňské pánvi. Vzhledem k malým výškovým rozdílům mezi pramennou oblastí ve středních Čechách a erosi basí na severu, jihu a jihovýchodě, měly řeky mírný spád v širokých rozvěvených údolích a při tom jistě značné teplotné výkyvy vody. Můžeme proto podle předoligocenní konfigurace terénu souditi, že toky byly osídleny euryoekní, zvláště eurythermní zvířenou s větší ekologickou valencí. Podobné poměry existovaly i koncem paleogénu, v oligocénu, kdy můžeme již předpokládati první stopy vývoje našich vodních toků. Na rozhraní paleogénu a neogénu byl klidný vývoj Českého masivu přerušen tektonickými pohyby, které byly vyvolány mohutným vrásněním alpsko-

³ Podle ústního sdělení.

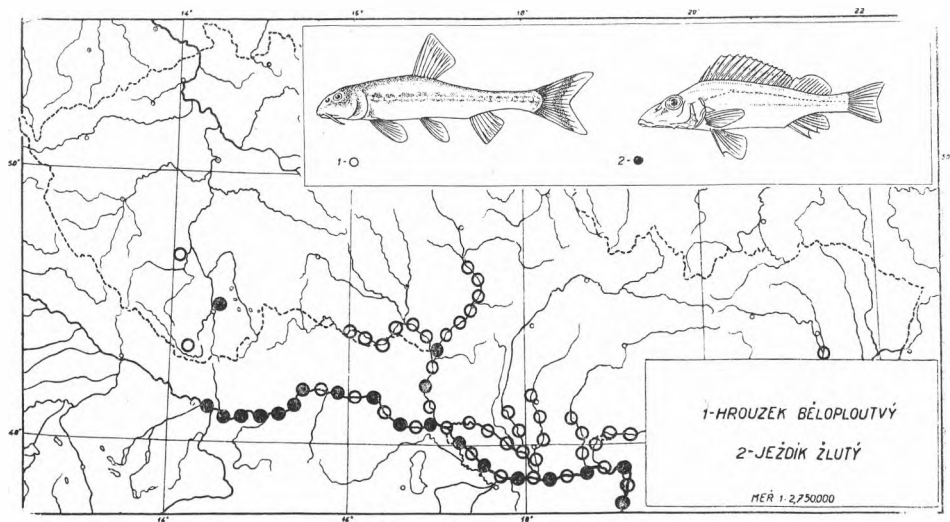
karpatského orogénu. V tomto období byla původně jednotná parovina roztržena soustavou rozsáhlých zlomů z řadu ker, které začaly se zvedat nebo klesat. Ve sníženinách vznikaly jezerní pánve s rozsáhlými jezery v severozápadních Čechách (Žitavská pánev) a i v jižních Čechách (Českobudějovická a Třeboňská pánev). Saxonskými pohyby byla opětně oživena říční výmolná činnost. Řeky, stékající ze středočeského prahu, vyplňovaly během neogénu sedimenty jezerní pánve, které pak po odvodnění jihočeských jezer Malou Vltavou vysehly. Dochází proto i v neogénu ke vzniku místních zarovnaných povrchů, které byly opětně rozčleněny pozdějšími pomocienními, pravděpodobně pliocenními tektonickými pohyby. Jak jsme ukázali výše, došlo k přerušení odvodňování jihočeských jezer do dunajského povodí v pliocénu. Do této doby mohla tedy proniknouti dunajská zvířena do Čech. Podle uložení štěrků, zjištěných v rakouské Lesní čtvrti (Waldviertelu) R. Hauerem (18) až do výšky 620 m n. m. (490—620 m) a Dědinových (14) předpokladů o výšce jihočeské jezerní hladiny (500—540 m n. m.) můžeme souditi, že tok odvodňující jihočeská jezera vitorazskou branou k Dunaji protékal ve výškách kolem 540 m n. m. V nepenlenisovaném, široce otevřeném terénu měl tok malý spád a podobný charakter jako toky na předoligocenní parovině v oblasti středočeských hercynských pohoří a Českého masivu. Mohla tedy pronikati do Čech především euryoekní zvířena, snášející značné teplotné výkyvy vody jak tomu nasvědčují teplotné poměry pliocénu.

Podle Schwarzbacha (45) bylo podnebí střední Evropy dosti podobné současnému, i když poněkud teplejší a vlhčí. Nasvědčují tomu i Mädlery (31) nálezy flóry u Frankfurtu nad Mohanem, kde řada nalezených druhů se vyskytuje i v dnešní době (*Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Corylus avellana* aj.) a vznik vegetačních pásem (pásma pouští, stepí, listnatého lesa a tajgy), jak ukázal Markov (32). Výskyt mrazů ve vyšších polohách ukazuje, že docházelo během roku k značným teplotným výkyvům. Schlechtendal (43) dokonce předpokládá, že již v miocénu docházelo k značnému poklesu teploty, jak zjistil na vegetaci (omrzutí) dolnolůžické miocenní hnědouhelné oblasti (Zschipkau, okr. Chotěbuz). Můžeme proto souditi, že geografické prostředí ani klimaticky, ani floristicky se nelišilo příliš od dnešního, v němž zjištěné druhy žijí.

Mezi studovanými druhy dunajské henthické fauny jsou zajímavé ty druhy, které pronikají Dunajem na západ a které jsou rozšířeny také v labské říční síti. Patří k nim z řádu pošvatek *Oemopteryx loewii*, *Taeniopteryx araneoides*, z podtřídy ryb pontokaspický druh hrouzek běloploutvý (*Gobio albiginnatus* Luk a š) a ježdík žlutý (*Acerina schraetser* L.).

Oemopteryx loewii a *Taeniopteryx araneoides* patří k druhům, které pronikají směrem na západ mezi hranicemi maximálního kontinentálního a alpského pleistocenního zalednění. Illies (24) předpokládá pro *Oemopteryx loewii* pronikání na západ do Holandska v pozdním glaciálu existující vodní cestou Dunaj—Rýn—Rhône. Kromě tohoto vodního systému existují ještě dvě naleziště mimo dnešní i glaciální dunajskou, rýnskou a rhonskou vodní síť: západní Čechy a jižní Polsko. Obě lokality, zvláště polská, nesouvisely však v pozdním glaciálu s dunajskou sítí. Naskýtá se nám proto otázka, jak oba, tyto málo vagilní druhy, podle dosavadních nálezů z východu pronikající prvky, rozšířily se do západní Evropy a od kdy můžeme datovat jejich existenci v určité oblasti. Také u ryb nacházíme příklady podobného zeměpisného rozšíření. Zvláště nápadný je případ pontokaspického druhu hrouzka běloploutvého. Tento druh žije podle Berga (3) v Dněpru. Donu, Volze (s Kamou). V dolních tocích Dněpru a Donu nebyl Bergem zjištěn. Podle Vladykova (53) je znám hrouzek běloploutvý z dolních toků Uhu, Latorice a v Černém močálu v Zakarpatské Ukrajině

na území SSSR, v Rumunsku podle Antipy (1) v řece Timiș a v kanále Bega. Podle Kuxe⁴ žije v potiské nížině na území ČSSR, na jižním Slovensku a proniká do dunajských přítoků. Tak byla chycena tato ryba u Bratislavy (Malý Dunaj u Prievozu, dr. Hejný lgt.), u Hodonína v Moravě (Hodyc lgt., Oliva det. 1950) a podle Kuxe i v Dyji (obr. 3). Mimo dnešní dunajskou vodní síť vyskytuje se hrouzek běloploutvý⁵ i v labském povodí ve Vltavě u Lipna a v Otavě u Písku. Druhý



Obr. 3. Mapa rozšíření ryb hrouzka běloploutvého (*Gobio albipinnatus* Lukaš) a ježdíka žlutého (*Acerina schraetser* L.).

druh ježdík žlutý (*Acerina schraetser* L.) žije v povodí Dunaje a pravděpodobně i ve slovenských a moravských dunajských přítocích, odkud nám dosud chybí údaje (srov. Hrabě a Oliva, 20). Heckel a Kner (19), uvádí podobné rozšíření, kromě toho však i údaje od Českých Budějovic, v jejichž blízkém okolí byl Kuxem v dokladovém materiálu zjištěn dunajský pontokaspický druh hrouzek běloploutvý. Je proto velmi pravděpodobné, že údaj Heckelův a Knerův, považovaný některými pozdějšími ichtology za mylný, je údajem správným.

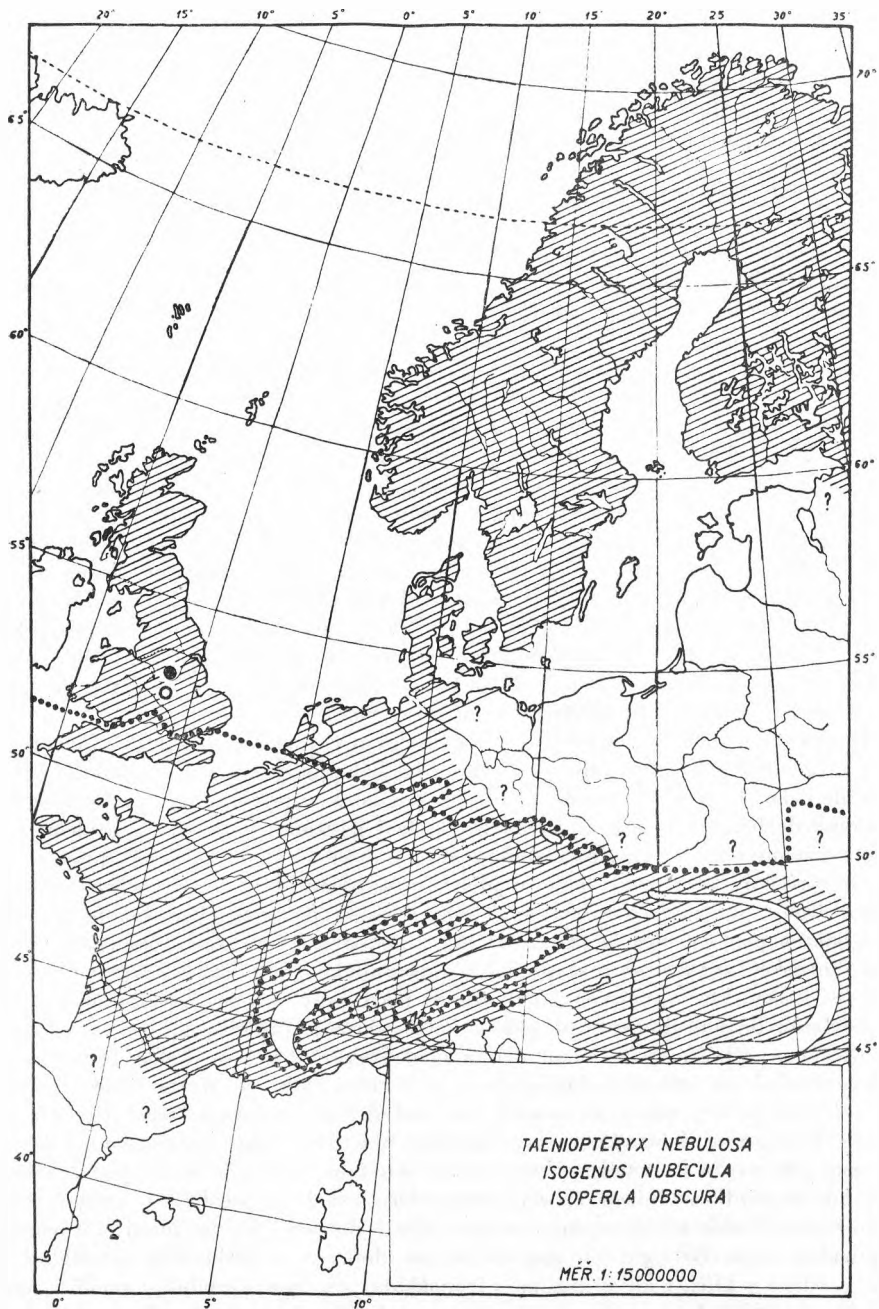
Bohužel, nemáme u žádného z uvedených druhů paleontologické pozdně terciární nebo kvartérní nálezy, abychom mohli provést rekonstrukce původního areálu a potvrdit i jejich výskyt v Čechách v dřívějších geologických obdobích. Jsme proto odkázáni na živočichy, kteří při fossilisačních procesech nepodlehli rozkladu nebo jejichž tělesné schránky se uchovaly v geologických vrstvách v takovém stavu, že mohou být přesně určeni do druhu. Zvláště v Čechách jsou dobře známi recentní i fosilní měkkýši zásluhou Ložkové a jejího studii. Vybral jsem proto měkkýše a z podkmene korýšů skořepatce. Příslušníci obou skupin jsou schopni malého aktivního pohybu podobně jako ryby a pošvatky a naopak jejich tělesné schránky se uchová-

⁴ Podle dokladového materiálu a laskavého ústního sdělení dr. Zd. Kuxe, věd. pracovníka zool. oddělení moravského musea v Brně.

⁵ Většina znaků u některých hrouzků nasvědčuje téměř typickému druhu *G. albipinnatus*. Odchytky, jimiž se jihočeské populace liší (velikost, výška těla apod.), jsou předmětem dalšího Kuxova studia.

vají velmi dobře ve starších geologických vrstvách. Z období halštrovsko-saalského interglaciálu z terasy řeky Unstrut (pobočka Labe) v Německu a z labské terasy u Čilce u Nymburka známe faunu, která v dnešní době má centrum svého rozšíření v jv. Evropě a dále na východ (např. *Corbicula fluminalis* Müll. v přední Asii). Řada druhů uváděná L o ů ž k e m (30) z pleistocenní čilecké terasy je orientálního původu. Jmenujeme jen druhy *Fagotia acicularis* F é r. (pontický druh), *Valvata naticina* (pont.-balt.), *Dreissensia polymorpha* P a l l. (původně pont.) atd. Podobně ze stejného interglaciálu uvádí E h r m a n n (15, str. 127) z oblasti staropleistocenního toku řeky Unstrut měkkýše, jejichž centrum recentního rozšíření leží na jv. Evropy a v přední Asii (*Lithoglyphus pyramidatus* Müll., *Corbicula fluminalis* Müll.) a K l i e (28, str. 62) skořepatce *Candona holzkampfi* H a r t. od Köchstedtu (západně od Halle), který je dnes rozšířen na Ukrajině, ve volžském povodí a pravděpodobně i v Maďarsku. Z těchto nálezů vysvítá, že již počátkem pleistocénu (1 000 000 let absolutní chronologie podle M i l a n k o v i č e) docházelo snad k invasi východoasijských a předoasijských druhů do střední a západní Evropy. Již z rozboru zeměpisného rozšíření dunajských *Plecopter* jsme ukázali na podkladě T h i e n e m a n n o v y (50) klasifikace, že pošvatky patří mezi praeglaciální prvky tekoucích vod. Jejich přítomnost ve střední Evropě před kvartérem pleistocenním obdobím je nesporná. Jestliže pošvatky osídlovaly již předpleistocenní evropské vodní toky, mohly se také pliocenní vodní sítě šířit na nová příhodná stanoviště z oblasti svého vzniku. I když neznáme dosud ohniska vzniku jednotlivých druhů, je jisté, že z východu pronikající druhy mohly proniknouti i do Českého prostoru říčními toky, jejichž charakter vyhovoval euryoekním formám. Když pak došlo ve středním a svrchním pliocénu k prořezání Malé Vltavy zpětnou erosi u Orlíku na jih a k odvodňování jihočeských jezer na sever do labské říční soustavy, postupovaly některé druhy k severu.

Takovým způsobem můžeme vysvětlit izolovaný výskyt pošvatky *Oemopteryx loewii* a *Taeniopteryx araneoides* a ryb hrouzka běloploutvého, popř. i ježdika žlutého v povodí Labe. U obou studovaných druhů pošvatek nepozorujeme, že by geografickou izolací docházelo u dnes oddělených populací k vzniku geografických plemen, jak je tento vývojový proces znám zásluhou M a ř a n o v ý c h (33, 34, 35) prací u výše organisovaných řádů hmyzu anebo u jiných výše organisovaných živočišných kmenů. Některé druhy pošvatek jsou konservativní a často na rozsáhlém bikontinentálním areálu, jako např. u druhu *Diura bicaudata* L. nedochází k rasové diferenciaci. Ostatní druhy dunajské fauny však vytvářejí buď geografická plemena, nebo se od původní formy liší znaky, které bychom mohli označit jako natio. Zatím co v dunajském toku jsou Děvínská brána, akumulací úsek u Palkovičova a Visegrádská soutěska fyzickogeografickými překážkami v šíření druhů pontokaspických, jsou Železná vrata nejen fyzickogeografickou, nýbrž i biologickou překážkou, kde se druhy sladkovodnímu prostředí přizpůsobily mnohem později než nad Železnými vraty (srov. B r t e k (5)). V úseku Dunaje nad Železnými vraty vytvořily plastické druhy pontokaspických živočichů rasy a formy a jsou tedy chronologicky starší než druhy z úseku pod Železnými vraty, kde se sladkovodnímu životu přizpůsobily mnohem později. U ryby hrouzka běloploutvého (*Gobio albiginnatus* L u k a š) zjistil B r t e k (5), že dunajské exempláře neodpovídají zcela B e r g o v u popisu (3), ba dokonce u některých nesouhlasí ani znaky, uvedené v klíči. I když musíme předpokládat značnou variabilitu znaků u těchto živočichů dunajské fauny, je zřejmé, že hrouzek běloploutvých vytváří v dunajském úseku odlišnou formu, kterou bychom mohli označiti jako morphu nebo natio. Tím pozoruhodnější je zjištění K u x o v o, že jihočeské populace tohoto druhu jsou od dunajských odlišné. Z pozorování obou autorů můžeme usouditi, že jihočeské popu-



Obr. 4. Mapa rozšíření extrémně euryoekních evropských druhů: *Taeniopteryx nebulosa*, *Iso-
genus nubecula* a *Isoperla obscura*. Výskyt obou druhů ve Velké Británii vyznačen kroužky.
Tečkované čáry ohraničují maximální rozsah pleistocenního pevninského a alpského zalednění.

lace hrouzka běloploutvého jsou starší než dunajské a tyto opět starší v úseku nad Železnými vraty než pod touto překážkou. Chronologické datování jihočeských populací nám umožňují geologické a geomorfologické výzkumy pánvi jihočeských mladotřetihorních jezer. Populace hrouzka běloploutvého, popřípadě i ježdíka žlutého a české populace pošvatky *Oemopteryx loewii* a *Taeniopteryx araneoides* jsou pliocenního stáří. Naopak biologické důkazy o recentním výskytu těchto druhů v Čechách a pliocenní nálezy měkkýšů pontokaspického a orientálního původu v terasách u Čilce u Nymburka (30) a ve středním Německu (Ehrmann, Klíe) svědčí o tom, že skutečně existovalo spojení mezi dunajskou a labskou vodní sítí v době poměrně nedávné. Podobné spojení existovalo i v miocénu, avšak pro toto období nemáme dosud žádných nálezů, které by odpovídaly druhům dodnes žijícím v oblasti dnešní panonské pánve. Také teplé, tropické podnebí, jemuž byla řada stenothermních druhů přizpůsobena, vylučuje výskyt přeživších druhů v pozdějším období pliocenním, kdy se podnebí postupně ochlazuje.

Kromě vodních cest, jimiž mohly pronikat druhy do jihočeského jezera a tím do labské říční sítě, existovala ještě jedna: cesta paleosvitavská, která ve svrchním miocénu spojovala dunajskou říční síť s labskou v prostoru dnešní Třebovky—Orlice. K přerušení tu došlo ve svrchním miocénu, tedy v době teplého tropického podnebí. Nemohly tedy proniknouti touto cestou do Čech druhy v pozdějším pliocenním období. Ty, které se paleosvitavskou cestou do labské sítě dostaly (druhy stenothermní), vyhynuly následkem pozdějšího ochlazení klimatu. Také z dnešní doby nemáme z pramenných oblastí Svitavy, Třebůvky ani Orlice zpráv o výskytu recentních nebo fosilních pontokaspických druhů, které by nás opraviovaly k názoru, že Paleosvitava jako migrační cesta byla možná pro stěhování dunajské limnické fauny do Čech.

Otázka přítomnosti pliocenních druhů v oblasti Českého masívu je úzce spjata s problémem přítomnosti těchto eurythermních živočichů v pozdějším chladném pleistocenním období. Můžeme proto si položit otázku: Přetrvaly tyto druhy následující klimatické období skutečně v jižních Čechách nebo snad jde o oscilaci areálů, zřejmě vyvolanou klimatickými změnami v kvartéru? Na tuto otázku nemůžeme dosud bezpečně odpovědět, i když máme dostatek přesvědčujících důkazů, svědčících pro jejich existenci od pliocénu v tomto prostoru. U suchozemských druhů hmyzu řádu *Orthoptera* řešil tento problém Mařan, u kmene měkkýšů Ložek (30). Poněvadž se jedná o druhy s malou rozšiřovací schopností (u obou druhů pošvatek jsou ♂♂ krátkokřídlí), může dojít k oscilaci v souvislé říční síti. Přerušení mezi dunajskou a labskou říční sítí nastalo v pliocénu — mohly se tedy druhy šířit do Čech pouze před rozdělením obou sítí. Na základě conchyologických a crustaceologických výzkumů v ČSSR (30) a ve středním Německu (15, 28) bylo zjištěno značné procento východních (orientálních), zvláště pontických prvků v limnické fauně. Tyto druhy osídlily středeoevropský prostor v období teplého a vlhkého klimatu, které v určitých fázích bylo teplejší než dnes. Mohly se proto v prostoru Českého masívu, ležícího mezi kontinentálním a alpským pleistocenním ledovcem udržeti druhy eurythermní, zatím co stenothermní druhy vyhynuly nebo ustoupily zpět na východ do oblastí klimaticky příznivější. Tak tomu bylo např. u stenothermního měkkýše *Fagotia acicularis* Féř., který dodnes žije v podobných, i když nestejných podmínkách v Podunají, zatím co ve středních Čechách a středním Německu je tento druh vyhynulý a nachází se pouze v kvartéřních terasových sedimentech. Eurythermní druhy se při postupném ochlazení klimatu přizpůsobovaly pozvolna změněným klimatickým podmínkám běhutých vod, aniž organismus podlehl změně geografického prostředí. Můžeme se proto právem domnívat, že právě eurythermní druhy benthické limnické fauny náleží k progresiv-

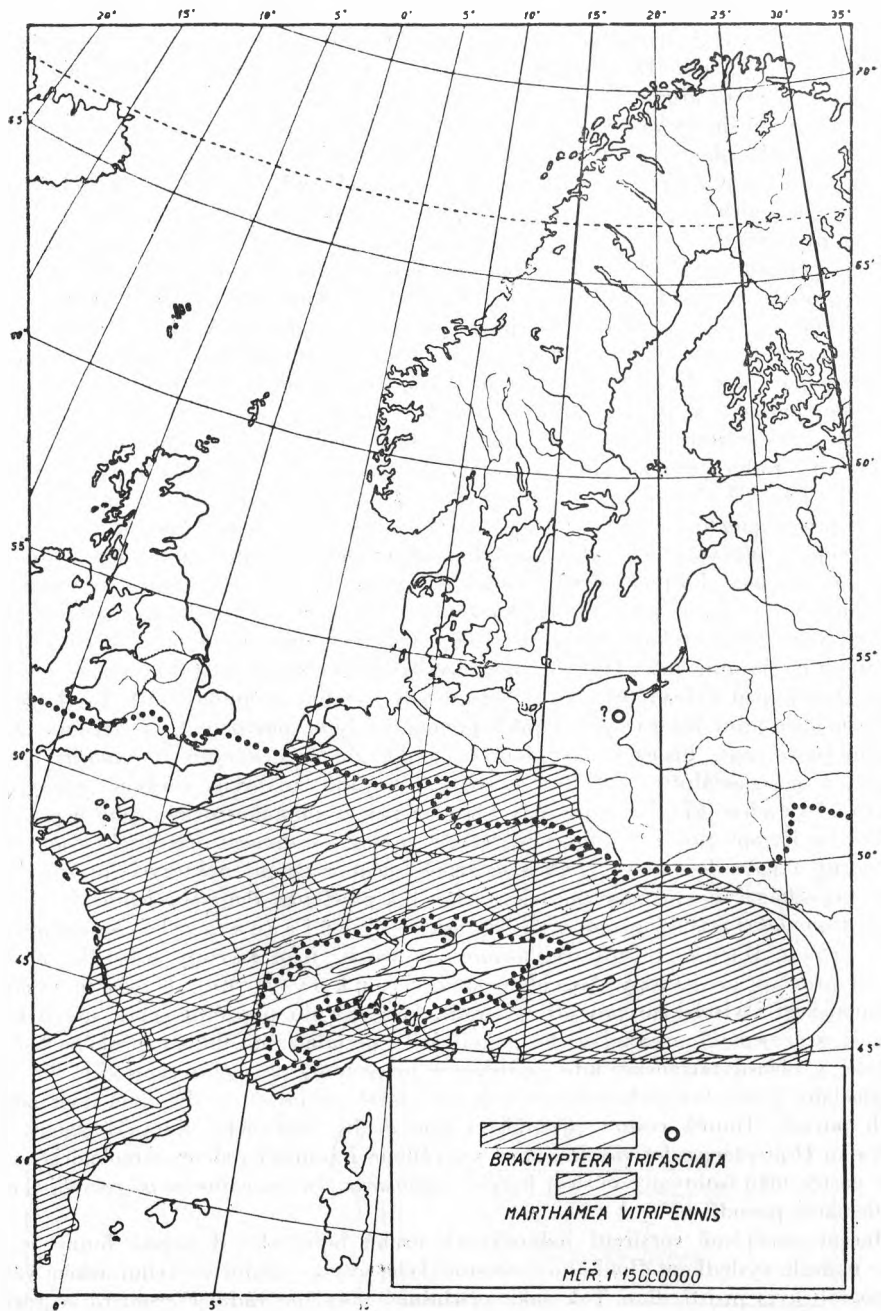


Obr. 5. Mapa rozšíření extrémně euryoekních druhů. Tečkované čáry viz obr. 4.

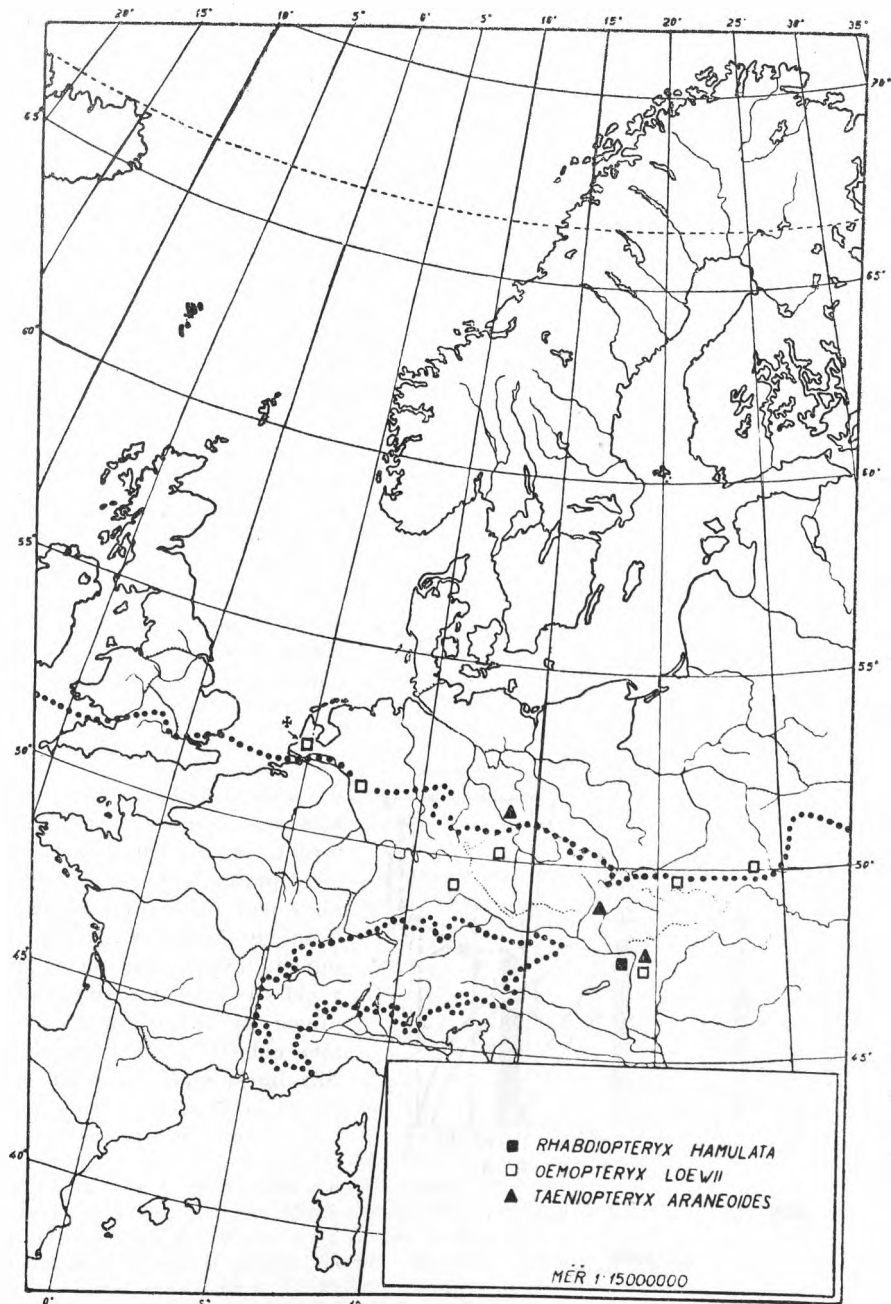
ním prvkům této zvířeny. Můžeme proto v areálu druhů pronikajících do českého prostoru rozlišovat dvě rozdílné populace: středočeská, spíše chladně eurythermní a panonská (dunajská pod Děvínskou branou) spíše teple eurythermní. Rozdílnost v geografických, zvláště klimatických podmínkách prostředí se projevuje právě u vývoje mladších druhů limnické fauny ve vzniku odchylek, které vedou vývojovým procesem přes geografická plemena k samostatným, i když blíže příbuzným druhům.

Thi enemann (50) i někteří ostatní autoři (H a n k ó (17) aj.) předpokládají, že pontokaspické druhy pronikly do říčních sítí střední Evropy až v době postglaciální. tj. v době nedávné, kdy většina říčních sítí byla již navzájem izolována. Snad jedině v době popleistocenní existovalo spojení mezi dunajskou, rýnskou a rhonskou říční sítí v prostoru pravých pramenných dunajských a aarských poboček na švýcarském území, kudy se mohly druhy těchto povodí vzájemně stěhovat. Výskyt pontokaspických druhů v ostatních střeoevropských povodích však nelze datovat z doby postglaciální, kdy tato povodí s dunajskou sítí nesouvisela. Nepředpokládáme-li možnost pasivního zavlečení můžeme si položit otázku: Jedná se skutečně zde o pontokaspické druhy? S touto otázkou souvisí i chronologické datování těchto druhů. Pontokaspické druhy osídlovaly prostor Černého moře a moře Kaspického jistě již v době třetihorní, kdy se fauna podobá již dnešní zvířeně. V té době prodělávají četné druhy původní vodní fauny proces přechodu z vody slané ve vodu sladkou. Tento přechod trvá neustále a můžeme jej u některých druhů, např. korýšů, pozorovat až do dnešní doby. Pronikaly tedy původní pontokaspické druhy do řek, stékajících do tohoto basénu již v třetihorách. jiné později za svými předchůdci. Na základě zeměpisného rozšíření dnešní dunajské zvířeny víme, že pontokaspické druhy jsou v tomto veletoku nesterjně rozšířeny. Některé pronikají do horního toku Dunaje, jiné se vyskytují ve středním a jiné pouze v dolním toku Dunaje pod Železnými vraty. Nejsou tedy všechny stejného stáří. Ty, které pronikly nejdále proti toku i do ostatních povodí, můžeme považovati za nejstarší. Z ryb k nim patří např. hruzek běloploutvý, ježdík žlutý, z korýšů *Gammarus roeselii*, o jehož postglaciálním původu ve střední Evropě vyslovil správně pochybnosti i S t r a š k r a b a (47). Můžeme tedy závěrem říci, že pontokaspické druhy nepronikaly do střední Evropy pouze v době postglaciální, nýbrž i v dobách dřívějších. Tento názor podporují i naše dosavadní znalosti o zeměpisném rozšíření některých jiných druhů, které nepočítáme mezi druhy pontokaspické. Tak ploštěnka *Polycelis felina* D a l y e l l, korýš *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* S c h ä f e r n a a ryba *Barbus meridionalis petenji* H e c k e l jsou třetihorními obyvateli jižní Evropy asijského původu, odkud pronikly do Evropy Aegeidou (srov. S t a n k o v i č (46)). U nás se vyskytují v dunajském i viselském povodí (Poprad), které až do pliocénu spolu souviselo. Je možné, usuzujeme-li na analogické podmínky v periglaciální oblasti alpského ledovce, že také v oblasti tatranské, kde existoval ledovec malaspinského typu (51, 52), bylo proglaciální jezero tavných ledovcových vod, které spojovalo vody obou dnes oddělených povodí. Toutéž cestou pronikly i jiné druhy amfibické limnické fauny jako pošvatka *Oemopteryx loewii*. Podobně vysvětlíme i pomocí paleopotamologického vývoje našich toků izolovaný výskyt korýše *Gammarus (Rivulogammarus) roeselii* G e r v. v oderském povodí.

Dnešní zeměpisné rozšíření jednotlivých druhů benthické dunajské fauny je, jak jsme ukázali, výsledkem dlouhého geohistorického vývoje druhu ve velmi úzkém vztahu s geografickým prostředím. Tak jako příslušníci bmyziho řádu *Plecoptera* se rozšířili v době postglaciální i příslušníci ostatních živočišných řádů. Druhy eurythermní, které, jak jsme uvedli výše, jsou progresivním prvkem limnické fauny a pronikly nejdále na sever až za polární kruh a na Britské ostrovy (obr. 4), jiné druhy se rozšířily pouze



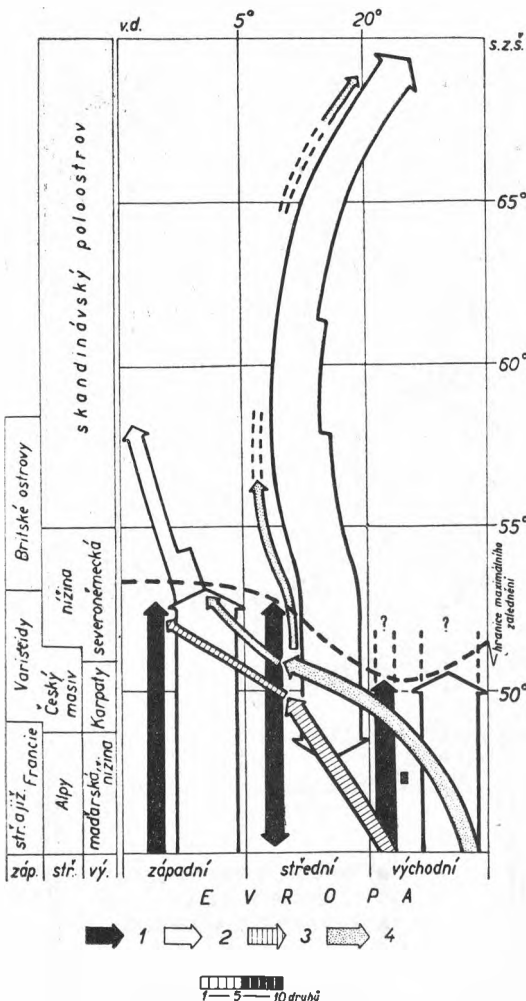
Obr. 6. Mapa rozšíření euryoekních endemitů Evropy. Tečkované čáry viz obr. 4.



Obr. 7. Mapa rozšíření euryoekních endemitů Evropy. Tečkované čáry viz obr. 4.

na Skandinávský poloostrov a nepronikly říčními sítěmi na Britské ostrovy (obr. 5). Tyto dosáhly Kanálu na západě později než první migrační vlna, tj. v době po ancylusovém období. Podobné rozšíření jako endemické druhy žížal má rozšíření i třetí skupina dunajské zvířeny, která dosud nepřekročila hranici maximálního pleistocenního zalednění (obr. 6, 7). Konečně máme v dunajské fauně druhy pontokaspické, odlišující tento tok a povodí od ostatních evropských povodí a přibližující jej k jihoruským tokům.

Závěrem podávám pro objasnění migrace fauny následující schema (obr. 8): rozdělení



Evropy na západní, střední a východní je empirické a odpovídá většinou orografickým celkům, uvedeným na levé straně schématu. Druhy euryoekní jsou vlastně v pojetí S v e n E k m a n n o v ě (49) „genuine Europäer“. Patří sem všechny druhy, které nepostoupily na sever za hranice maximálního kontinentálního zalednění. Ve schématu jsou vyznačeny černou šipkou. Prázdné šipky jsou druhy extrémně euryoekní, které pronikly na sever do Švédska i do Anglie. Konečně jsou to druhy endemické, např. pošvatka *Rhabdiopteryx hamulata* Kl a p., vyskytující se pouze v určitém úseku Dunaje. Tam, kde nemáme dosud zpráv o rozšíření řádu *Plecoptera*, nebo kde jsou nám neznámé oscilace areálů, je uveden otazník. Živočišné prvky euryoekní, pronikající na západ nebo severozápad, jsou označeny šrafovaně, prvky téhož původu, avšak extrémně euryoekní v oblasti Českého masivu mají svůj původ pravděpodobně v refugiu této oblasti (*Oemopteryx loewii*). Síla šipek značí počet druhů.

Obr. 8. Interglaciální a postglaciální migrace sladkovodní fauny v Evropě. Vysvětlivky: 1 — euryoekní druhy, 2 — extrémně euryoekní druhy, 3 — východoevropské euryoekní druhy, 4 — východoevropské extrémně euryoekní druhy.

V tomto příspěvku bylo studováno zeměpisné rozšíření některých živočišných skupin dunajské benthické fauny (*Plecoptera*, *Crustacea*, *Mollusca*, *Pisces*) a jejich vztah k ostatním povodím, zvláště povodí labskému. Pomocí conchyologických a crustaceologických výzkumů v Čechách (Polabí) a ve středním Německu (Unstrut, pobočka Saale) a náležu pontokaspických druhů v jižních Čechách, bylo zjištěno, že některé druhy dunajské fauny pronikly do Čech v době geologicky poměrně nedávné, kdy labská říční síť souvisela s dunajskou. Geomorfologické a geologické výzkumy v jihočeských pánvích prokázaly, že oddělení obou sítí nastalo v době poměrně nedávné, v pliocénu. Tato zjištění souhlasí i s výsledky zoogeografických šetření recentní i fosilní benthické fauny. Mezi živočišnými druhy benthické zvířeny můžeme považovat euryoekní druhy za progresivní, které pronikly pak dále k severu kvartérními říčními sítěmi. Nakonec je podán stručný nástin migrace fauny v glaciálech a interglaciálech.

LITERATURA

1. Antipa G., *Fauna ichtiologica a Romaniei*. Academia romana. Publicatiunile fondului V. Adamachi, No. XVI, 294 str., 51 tab. Bucuresti 1909. — 2. Balatka B., Sládek J., *Vývoj výzkumu říčních teras v českých zemích*. Knihovna ÚÜG, sv. 32, ČSAV, 288 str., tab. I.—XXXIV. Praha 1958. — 3. Berg L. S., *Ryby presnych vod SSSR i sopredelnych stran*. IV. vydání (ve třech svazcích). 1381 str., 943 obr., 1 mapa, AN SSSR, Moskva—Leningrad 1948—1949. — 4. Brinck P., *Studies on Swedish stoneflies*. Opuscula Ent., Supp. 11, I—XI, str. 1—250. Lund 1949. — 5. Brtek J., *Príspevok k poznaniu rozšírenia niektorých pre faunu ČSR nových alebo málo známych pontokaspických druhov živočíchov v Dunaji*. Biologia SAV, Bratislava 1953, 297—309. — 6. Čech Vl., *Vysvětlivky k severovýchodní sekci listu Tábor*. Věst. stát. geolog. ústavu LX, Praha 1933, 58—65. — 7. Čeppek L., *Tektonika Komárenské kotliny a vývoj podélného profilu čs. Dunaje*. Sborník ÚÜG, Praha 1938. — 8. Daneš J. V., *Geomorphologische Studien in den Tertiärbecken Südböhmens*. Mitt. d. geogr. Ges., Bd. 49, Wien 1906, 436—439. — 9. Dědina V., *Dunaj „Venkov“*, Praha 1926. — 10. Dědina V., *Tvář naší vlasti a její vývoj*. Škola vševědná, sv. 1, 160 str., Praha 1925.
11. Dědina V., *Les plates-formes d'abrasion et fluviales en Bohème*. C. R. du III^e Congrès des Géographes et Ethnographes Slaves en Yougoslavie, Beograd 1929, 80—81. — 12. Dědina V., *Přírodní povaha Československa a morfologický vývoj Českého masivu*. Čs. vlastivěda, sv. 1, Příroda, 2. vyd., Praha 1930, 14—46. — 13. Dědina V., *Piráství řek v rámci Českého masivu*. Otok ze sbor. IV. sjezdu ěsl. geografů v Olomouci, 5 str., Brno 1938. — 14. Dědina V., *Príspevok k morfologii jižních Čech*. Sbor. ěsl. spol. zem., sv. XLV, Praha 1939, 127—134. — 15. Ehrmann P., *Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Tierwelt Deutschlands*. Leipzig 1914. — 16. Engelmann R., *Entwicklung des böhmischen Flussnetzes seit der Terziärzeit*. Verh. d. 85. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. Wien 1913. — 17. Hankó B., *Ursprung und Verbreitung der Fischfauna Ungarns*. Arch. f. Hydrobiol., 23, 1931, 520—566. — 18. Hauer R., *Die Flusssysteme des n.-ö. Waldviertels*. 193 str., Gmünd 1952. — 19. Heckel J., Kner R., *Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie mit Rücksicht auf die angrenzenden Länder*. Leipzig 1858. — 20. Hrabě S., Oliva O., *Klíče našich ryb*. 100 str., 104 obr. ČSAV, Praha 1953.
21. Hromada K., Fencel J., *Zpráva o pedologickém mapování blat Cepského, Kočičího a části Zofinky v jižních Čechách*. Zprávy o geolog. výzkumech v r. 1955, Praha 1955. — 22. Hromádka J., *Průlom dunajský a půda Bratislavy*. „Bratislava“, Bratislava 1929. — 23. Illies J., *Die europäischen Arten der Plecopterengattung Isoperla Banks (Chloroperla Pictet)*. Beit. z. Ent., Bd. 2. 1952. — 24. Illies J., *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der europäischen Plecopteren*. Arch. f. Hydrobiol., 48, Stuttgart 1953, 35—74. — 25. Illies J., *Die Bedeutung der Plecopteren für die Verbreitungsgeschichte*

der Süßwasserorganismen. Verhandl. d. Int. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie, 12, 1955, 643—653. — 26. Klapálek Fr., Zur Kenntnis der Neuropteroiden von Ungarn, Bosnien und Herzegovina. Természet. Füzetek, 25, Budapest 1902, 161—180. — 27. Klapálek Fr., *Klíč evropských druhů čeledi Taeniopterygidae*. Čas. čes. spol. ent., 3, Praha 1906, 91—96. — 28. Klie W., *Ostracoda, Muschelkrebse*. Tierw. Deut., 34/III, Dahl, Jena 1938. — 29. Lauterborn R., *Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms*. I—III. Sitz.-Ber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mat.-Nat. Klasse. Abt. B. I. 1916, 6. Abh. II. 1917, 5. Abh. III. 1918. — 30. Ložek V., *Měkhýši československého kvartéru*. Rozpravy UUG, sv. 17, Praha 1955.

31. Mädlér K., *Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main*. Abhandl. Senkenbergischen Naturforsch. Ges., 446, Frankfurt am Main 1939. — 32. Markov K. K., *Paleogeografija*, Moskva 1951. — 33. Mařan J., *Význam geografické variability hmyzích druhů pro řešení otázek zoogeografických a vývojových*. Sbor. ent. odd. Nár. musea, XXIII, 1945, Praha 1945, 23—88. — 34. Mařan J., *Vliv ledových dob na faunu Evropy*. Sbor. čsl. spol. zem., Praha 1947. — 35. Mařan J., *Vliv ledových dob na vznik geografických ras a vikarisujících druhů některých Coleopter ve střední Evropě*. Ent. listy, XI, Brno 1948. — 36. Mařan J., *Původ a složení zvířeny Československa*. Orbis. Praha 1953. — 37. Mařan J., *Zvířena Československé republiky s hlediska ochrany přírody a krajiny*. In: Ochrana čs. přírody a krajiny, II. díl, Praha 1954. — 38. Philippi H., *Ueber die präoligozäne Landoberfläche in Thüringen*. Zeit. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin, 62. Bd., Berlin 1910, 305—404. — 39. Pongrácz S., *Újabb adatok Magyarország Neuroptera-faunájához*. Rov. Lapok, XX, str. 175—176, Budapest 1913, 177—178. — 40. Pongrácz S., *Magyarország Neuropteroidai*. Rov. Lapok, XXI, str. 9—12, Budapest 1914, 109—155.

41. Raušer J., *K poznání dunajských pošvatek (Plecoptera)*. Zool. listy, VI(XX), Brno 1957, 257—282. — 42. Schaffer Fr. X., *Geologie von Oesterreich*. 810 str. Wien 1951. — 43. Schlechtendal O., *Beiträge zur Kenntnis der Braunkohlenflora von Zschipkau und Senftenberg*. Naturw. Zeitschr., LXIX, str. 1896, 193—216. — 44. Schmidle K., *Die diluviale Geologie der Bodenseegegend*. Die Rheinlande, Nr. 8. 1914. — 45. Schwarzbach M., *Klimaty prošlogo (Das Klima der Vorzeit)*. Vvedenie v paleoklimatologii. Moskva 1955 (ruský překlad). — 46. Stankovič S., *Die Fauna des Ochridsees und ihre Herkunft*. Arch. Hydrobiol., XXIII, 1931, 557—617. — 47. Straškraba M., *Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Amphipoden in der Tschechoslowakei aus dem zoogeographischen Gesichtspunkt*. Acta Univ. Carol., biol., No 2, Praha 1958, 197—208. — 48. Strouhal H., *Einige bemerkenswerte Vorkommnisse von Wirbellosen besonders Isopoden in der Ostmark*. Festschr. f. Strand, Riga 1939. — 49. Sven Ekman, *Djurvärldens Utbredningshistoria på Skandinaviska Halvön*, Stockholm 1922. — 50. Thienemann A., *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*. Binnengewässer, Bd. XVIII, Stuttgart 1950.

51. Vitásek Fr., *Naše hory ve věku ledovém*. Knihovna čsl. spol. zeměpisné, 10, Praha 1924. — 52. Vitásek Fr., *Fysický zeměpis Tater*, Naše Tatry, Praha 1931, 15—215. — 53. Vladykov V., *Poissons de la Russie Sous-Carpathique*. Mém. soc. zool. de France, XXIX, 157 str., 29 obr., tab., 1 mapa, Paris 1931. — 54. Waldmann L., *Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte der Republik Oesterreich*, Blatt Drosendorf, Geol. Bundesanstalt, Wien, 64 str., Wien 1931. — 55. Zschokke F., *Der Rhein als Bahn und als Schranke der Tierverbreitung*. Verh. naturforsch. Ges. Basel, 30, Basel 1919, 137—188.

Ярослав Раушер

К ЛИМНИЧЕСКОЙ ЗООГЕОГРАФИИ ДУНАЯ

В данной работе автор занимается некоторыми видами бентической фауны Дуная. Для своего исследования он изучал животных с ограниченной способностью расширения. В этой работе изучены только некоторые организмы, которые были избраны как типичные. Из беспозвоночных принадлежат к этой группе веснянки (насекомые) и моллюски, из позвоночных рыбы. Как показали работы германских и шведских зоогео-

графов (Бринк, 1949 и Иллиес, 1952, 1953, 1955) веснянки очень способны для зоогеографических исследований. Они отличаются своим географическим распространением и видообразованием от других по эволюции младших групп насекомых (жуки и др.).

Первая глава посвящена отношению современной фауны к условиям географической среды на чехословацком участке Дуная и распространению фауны в продольном профиле этой реки. В продольном профиле Дуная можно отличать три участка (рис. № 1 и рис. № 2), которые отличаются фауной: над главным аккумуляционным участком (между км 1880,2 — км 1835), главным аккумуляционным участком у гор. Палковичово (км 1835 — км 1801) и под главным участком (км 1801 — км 1708,2). Кроме этих трех участков в Чехословакии существует еще четвертый, достигающий чехословацкую границу в вышеградских ущельях в Венгрии. В отдельных участках бентической фауны по количеству и качеству отлична. Виды, населяющие чехословацкую часть Дуная разделены по географическому распространению на европейские, широко распространенные виды, понто-каспийские и эндемичные виды.

Другая глава посвящена географическому распространению видов и возрасту исследованных видов (популяций) бентической дунайской фауны. По Тиенеманну (1950) большинство животных бентической фауны можно считать за предледниковых жителей проточных вод, которые уже во время третичной эпохи населили европейскую речную сеть. Вероятно, кроме некоторых понто-каспийских видов, которые населили среднюю Европу Дунаем из востока в последледниковую эпоху, все другие с т а р ш е, чем европейская речная сеть. В плейстоцене существовало еще отличное гидрографическое положение. В эти времена Дунай был соединен с верхними течениями рек, текущих в Северное и Средиземное моря, куда могла проникнуть дунайская фауна и после отделения верхних течений рек от дунайских, она распространилась в новых условиях географической среды в новых бассейнах. Это гидрографическое положение можно проследить до самого плиоцена. Во время плиоценской эпохи существовала не только связь между реками Дунаем, Рейнем и Роной, но и с речной сетью Лабе в Чехии. Во время миоценской эпохи имелись две самостоятельные гидрографические системы, отделенные невысоким плоским водоразделом в направлении: Кржемешник — Свидник — Чертовское бремя — Трешошские горы (Дедина 1929, 1930, 1939). С южных склонов этого водораздела реки оттекали к Дунаю, на север к Влтаве. Последние исследования в южночешских бассейнах (Крейчи, Фенцл и Громада 1955) показали, что в этом районе существуют молодые среднелиоценские или даже верхнелиоценские тектонические движения. В это время прекращено осушение южной Чехии до Дуная и началось осушение Малой Влтавой, которая прорезала южночешский водораздел и отвела воды на север в лабскую речную сеть. Об этих молодых плиоценских тектонических движениях свидетельствует тоже расширение фауны, которая живет теперь в Дунае и его притоках (нижних течениях) и отдельно в лабской речной сети. Такой прекрасенный ареал имеют виды *Oemopteryx loewii*, *Taeniopteryx araneoides* (отряд *Plecoptera*), моллюски, найденные в староплейстоценских террасах рек Лате в Чехии и Унструт в Германии и рыбы *Gobio albipinnatus* и *Acerina schraetser* (рис. № 3). Молодые группы животных создают эволюционным процессом через географические расы новые виды. После отступления континентального ледника к северу, они подвинулись к северу. Таким образом можно объяснить расширение видов в сегодня отдельных речных сетях (рис. № 7). Такое же прогляциальное озеро, как перед головой альпийского ледника, существовало вероятно тоже и в Высоких Татрах, которые покрыты ледником маласпинского типа. Так можно объяснить проникновение некоторых видов из бассейна реки Ваг до бассейна реки Поград напр. *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Sch ä f., турбеллярия *Polycelis felina* Dal., рыба *Barbus meridionalis petenyi* Н е с. и др. (С т р а ш к р а б а 1958).

Затем виды дунайской фауны отряда *Plecoptera* разделены на виды эвриекные и крайне эвриекные. Их сегодняшнее расширение является отражением отношения видов к условиям географической среды (рис. № 4 — 7). Конечно, автор предлагает схему межледникового и последледникового путей средневропейской и восточно-европейской и юговосточноевропейской фауны (рис. № 8). Разделение Европы на западную, среднюю и восточную искусственно и отвечает, большей частью, орографическому разделению. Эвриекные виды по С в е н Э к м а н у можно считать за европейцев. Принадлежат туда все виды, которые не поступили на север за границу максимального континентального оледенения. Они указаны темной стрелкой. Светлые стрелки — виды крайне эвриекные, которые поступили на север в Швецию и Великобрита-

нию. Наконец, гиды эндемичные (весьнянка *Rhabdiopteryx hamulata* Клар.), которые встречаются в определенном участке Дуная. В таком случае, где отсутствуют сведения по географическому распространению весьнянок, или где нам изменения ареалов не известны, написан вопросительный знак. Штрихованная стрелка значит эврикные элементы, проникающие к западу или северозападу, элементы того же происхождения, но крайне эврикные в области чешского массива по происхождению героятно в рефугии этой области (*Oemopteryx loewii*). Толщина стрелок значит количество видов.

Перевод с чешского Я. Рапшера

Jaroslav Rašer

CONTRIBUTION À LA ZOOGÉOGRAPHIE LIMNIQUE DU DANUBE

Dans cette contribution furent étudiées quelques espèces de la faune benthique du Danube. L'étude visa les groupes dont la capacité d'expansion est limitée, soit à cause de leur rapport avec les conditions du milieu géographique, soit à cause des organes de leur corps inaptes de surmonter les obstacles qu'ils rencontrent. Cet article n'a pas pour but de fournir une vue d'ensemble zoogéographique de la faune benthique de ce type; il ne s'occupe que de groupes déterminés, choisis comme représentatifs. Cela regarde d'entre les invertébrés l'ordre Plécoptères de la classe des insectes, le sous-branchement des crustacés et l'embranchement des mollusques; d'entre les vertébrés la sous-classe des poissons. Une attention toute particulière fut accordée aux Plécoptères lesquelles se montrent éminemment susceptibles pour les études zoogéographiques comparatives, comme l'avaient démontré Brinck (1949) et Illies (1952, 1953, 1955). Ce groupe ancien des insectes fut ensuite comparé aux groupes des insectes plus jeunes par l'évolution (les Coléoptères etc.).

Le chapitre sur le rapport de la faune récente danubienne avec les conditions du milieu géographique, présente un aspect géographique du Danube dans son secteur tchécoslovaque ainsi que la situation de la pente de ce courant en relation avec l'extension des espèces animales étudiées. Dans la courbe longitudinale de la pente du Danube, on fit distinguer trois secteurs (fig. 1 et 2): le secteur en aval du secteur principal d'accumulation (entre les kilomètres 1880,2 — 1835), le secteur principal d'accumulation près de Palkovičovo (kilomètres 1835—1801) et le secteur en amont du secteur principal (kilomètres 1801—1708,2). Outre ces trois secteurs, se trouvant au territoire tchécoslovaque, il y a encore le quatrième, situé hors du territoire de notre république et qui s'étend jusqu'au col de Visegrady dans le territoire hongrois. La faune benthique diffère du point de vue qualitatif et quantitatif dans les secteurs cités. Les espèces furent classées en européennes—très répandues. (fig. 4—5), pontocasiennes et endémiques.

On étudia, dans la deuxième partie de cette contribution, la distribution géographique et l'âge des espèces (populations) de la faune benthique du Danube. Comme l'avait démontré déjà Thienemann (1950), on peut considérer la plupart de la faune benthique comme les habitants prépleistocènes des courants d'eaux. Ils avaient peuplé le réseau fluvial européen sous la période tertiaire. Quelques espèces pontocasiennes font seuls l'exception—on suppose qu'elles n'avaient peuplé l'Europe centrale que sous la période postglaciaire par la voie migratrice de l'est (voie danubienne) —; cependant les autres espèces mentionnées sont antérieures au réseau fluvial européen. Une situation hydrographique différente avait existé encore pendant la période pleistocène. A cette époque, le Danube avait été relié aux courants supérieurs des réseaux fluviaux de la Méditerranée et de la mer du Nord où la faune danubienne pouvait pénétrer. Après avoir été séparés les courants supérieurs de Danube, la faune pouvait se distribuer plus loin quoique les conditions géographiques aient été changées dans le nouveau bassin. On peut suivre cette situation hydrographique jusqu'à la période pliocène. Sous cette période, il n'existait pas seulement une jonction par le système Danube-Rhin-Rhône, mais aussi avec les autres bassins européens. La jonction du Danube au réseau fluvial de l'Elbe, ayant une importance pour la migration de la faune danubienne à Bohême, mérite une attention toute particulière. En Bohême, il y avait à la période miocène

et au commencement de pliocène deux unités indépendantes hydrographiques séparées l'une de l'autre par un seuil plat et peu élevé dans le sens Krèmešník — Svidník—Čertovo břemeno — le massif de Třemošná (Dědina 1929, 1930, 1939). Le réseau fluvial de la Bohême du Sud était donc réparti en deux bassins: le sud au-delà de ce seuil était desservi par le Danube (le Proto-Danube), le nord par la Moldau (l'Elbe). L'évolution du réseau fluvial au sud de la ligne de partage des eaux principale (sous la période pliocène) était en rapport étroit avec l'évolution des bassins sud-tchèques ainsi qu'avec celle de la partie nord-ouest du quartier forestier autrichien (Waldviertel) près de la frontière tchécoslovaque. Le problème de préciser la date de la naissance des bassins sud-tchèques et leur évolution postérieure n'a pas encore reçu une solution définitive. Les recherches récentes dans les bassins sud-tchèques (Krejčí, Hromada et Fencel 1955) démontrent des vestiges indiquant les mouvements tectoniques dont l'existence on pourrait placer dans la période pliocène moyenne ou même avancée. A cette époque, le drainage par le Danube fut interrompu et la Petite Moldau, après avoir percé le seuil sud-tchèque près d'Orlík, commença à drainer le lac sud-tchèque entraînant ses eaux dans le bassin de l'Elbe. Ces mouvements tectoniques sous la période pliocène sont aussi attestés par la distribution de la faune qui forme un aréal cohérent dans le bassin du Danube et de ses affluents (les cours inférieurs) et isolément dans le bassin de l'Elbe aussi. Un tel aréal incohérent représentent les espèces *Oemopteryx loewii*, *Taeniopteryx araneoides* (l'ordre Plecoptera), les mollusques trouvés dans les terrasses pleistocènes de l'Elbe et dans celles de la rivière Unstrut en Allemagne, puis les poissons *Gobio albipinnatus* et *Acerina schraetser* (fig. 3). Dans les jeunes groupes des animaux la naissance des espèces se produit par le procès d'évolution par les races géographiques ou par natio. Ensuite, sous l'ère quaternaire, les espèces avaient pénétré plus loin au nord après la regression du glacier continental. Ainsi on peut expliquer la distribution des espèces même dans d'autres réseaux fluviaux, aujourd'hui séparés (fig. 7). Selon toute probabilité, un lac proglacial analogue à celui qui avait existé devant le front du glacier alpin (Schmidle 1914), s'étendait aussi dans les Hautes Tatras; c'était le glacier du type malaspin (Vitásek 1924, 1930). De cette façon s'explique la pénétration de quelques espèces du bassin de la rivière Váh à celui du Poprad; citons, à titre d'exemple *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Schäf., *Polycelis felina* Dal., *Barbus meridionalis petenyi* Hec., etc. (Straškraba 1958).

Les espèces de la faune danubienne de l'ordre Plecoptera furent différenciées en espèces euryoëchniques et extrêmement euryoëchniques. Leur distribution géographique actuelle est reflet de leur relation avec les conditions du milieu géographique (fig. 4-7). En concluant, l'auteur donne le schème de migration interglaciaire et postglaciaire de la faune de l'Europe centrale et orientale (fig. 8). La division de l'Europe en parties occidentale, centrale et orientale est empirique et elle correspond, au fond, aux unités orographiques. Les espèces euryoëchniques sont au fait „genuine Europäer“ dans la conception de Sven Ekman (1922). Ici appartiennent toutes les espèces qui ne dépasseront pas les limites maximum nord du glacier continental. Dans le schème, elles sont marquées de flèches noires. Les flèches blanches désignent les espèces extrêmement euryoëchniques qui avaient pénétré en Suède et en Angleterre. Enfin, il y a encore des espèces endémiques (Plecoptère *Rhabdiopteryx hamulata* Klap.), qui n'habitent qu'un certain secteur du Danube. Faute de données sur la distribution des Plécoptères, ou à cause des oscillations inconnues des aéraux, on marqua les lieux correspondants par les points d'interrogation. Les éléments euryoëchniques, qui se distribuent vers le nord et nord-ouest sont marqués en hachures; les éléments de la même nature — extrêmement euryoëchniques cependant — dans la zone du massif tchèque, tirent son origine probablement du refuge de cette zone (*Oemopteryx loewii*). L'épaisseur des flèches indique le nombre des espèces.

Traduit du tchèque par l'auteur