

Sborník geologických věd	Antropozoikum 24	Pages 35–59	10 figs.	9 tabs.	4 pls.	ČGÚ Praha 2000	ISBN 80-7075-412-5 ISSN 0036-5270
--------------------------	------------------	-------------	----------	---------	--------	----------------	--------------------------------------

Palaeoecology of Quaternary Mollusca

Paleoekologie kvartérních měkkýšů

VOJEN LOŽEK¹

Received September 29, 1998

Key words: Quaternary Mollusca, Present-day and fossil Malacocoenoses, Sediments, Soils, Taphonomic contexts, Malacological Ecostratigraphy

LOŽEK, V. (2000): Palaeoecology of Quaternary Mollusca. – Sbor. geol. Věd, Antropozoikum, 24, 35–59. Praha.

Abstract: Mollusca occur practically in all calcareous Quaternary sediments and soils. Their palaeoenvironmental interpretation rests largely on knowledge of the recent fauna as well as of local taphonomic contexts, particularly as concerns the catchment area from which the shells were transported into the deposits in question. Fossil assemblages that are referable to living molluscan communities pose no interpretive problems, however, a number of Pleistocene assemblages exists which have no present day analogy. Such malacofaunas may be interpreted only in close correlation with characteristic properties of sediments or soils in which they are incorporated. The best example is represented by peculiar snail assemblages of the loess. Their composition provides convincing evidence that several species had environmental requirements differing from those at present. The study of fossil malacofaunas covers a wide range of habitats and environments so that it enables the landscape development to be reconstructed in detail. This is particularly important in regions where other fossil groups are lacking. Within broad chronological context they provide also reliable chronological data. A multilateral application of Mollusca to various problems of the Quaternary Era still suffers from lack of correlation with other main groups of Quaternary fossils as well as of a sufficient number of records from many regions.

Kořenského 1, 150 00 Praha 5-Smíchov

PROBLEMS

The purpose of this paper is to review some of the progress that has been made in recent years in our knowledge of the interpretation of Quaternary molluscan faunas. The area dealt with in this paper is Central and Western Europe where the great majority of malacologically treated sites are situated in well known stratigraphic contexts. Molluscan shells generally occur in high numbers in a wide range of deposits with sufficient CaCO₃ content. Best fossilization conditions are thus given in areas consisting of calcareous sediments, particularly in karstlands, in the loess zone as well as in most low-lying regions with Tertiary and Quaternary substrates. These areas are generally rich in archaeological findings, whereas plant remains are rather rare or lacking, so that fossil mollusc provide the main evidence of past environments over vast areas, particularly in the warm-dry South-East (inner Bohemia, Vienna Basin, Pannonian Lowland).

Although mollusca have been collected since the start of modern palaeontological research, their importance remained underestimated or misinterpreted for a long time, particularly in comparison with that of fossil flora or vertebrate fauna. Even though a number of monographs and detailed studies published during the second half of this century considerably supported the application of mollusca to Quaternary problems (ALEXANDROWICZ 1987, DANILOVSKIJ 1955, EVANS 1972, FALK-

NER 1969, FUHRMANN 1973, FÜKÖH et al. 1995, KERNEY 1977, LOŽEK 1964, 1967, 1976, 1982, 1986, MANIA 1973, PUISSÉGUR 1976 etc.), the evidence provided by fossil malacofaunas was not fully utilized till now.

There are two reasons for this state of knowledge: (1) The trend to evaluate mollusca primarily from chronostratigraphic point of view – and (2) an insufficient stratigraphic treatment of many fossiliferous deposits. Of importance is also the fact that fossil malacofaunas were commonly evaluated by zoologists without experience in Quaternary problems as well as in determining of poorly preserved fragmentary materials. For instance, the famous German malacologist D. GEYER (1927) paid considerable attention to Quaternary malacocoenoses and described exactly their sequence in limnic and marshland habitats, but misinterpreted their correlation with depositional environments characterizing warm or cold climatic phases. This resulted from his ignorance of the Quaternary climatic cycle and its relation to depositional and pedogenic processes which were, however, poorly known at that time. It is also important to emphasize that many studies deal with aquatic and wetland species which provide much less useful data on climatic fluctuations than terrestrial malacocoenoses. For this reason, our study is focused particularly on woodland and steppe communities closely associated with warm or cold intervals.

Only new investigations after the World War II focused on a precise correlation between Quaternary sedi-

ments and soils and the incorporated molluscan communities (KOWALSKI and BERGER 1966) demonstrated how sensitively the malacofauna reflects climatic and environmental changes, on which the Quaternary stratigraphy is predominantly based and which alternate much more rapidly than phylogenetic changes in molluscan species, so that molluscs can be applied as index fossils only to general subdivisions of the Quaternary. It will be obvious from the foregoing that the Mollusca may play the most important role in close correlation between specific molluscan assemblages and sediments or soils characterizing particular phases of the climatic cycle including changes in occurrence of particular index species in time and space. Such an approach means that molluscs are of prime importance to Quaternary ecostratigraphy which must be based on a precise knowledge of ecological requirements of particular species as well as communities. It should be stressed that most sediments and soils depend on the same environmental factors as molluscs which can thus provide valuable evidence of the character of the whole ecosystems.

BASIC PRECONDITIONS FOR MALACOLOGICAL ECOSTRATIGRAPHY

A successful application of Mollusca to Quaternary ecostratigraphy must be based on a reliable knowledge of the following aspects:

A. Precise knowledge of the ecological requirements of particular species at the present time with respect to the following factors:

- **Climate:** The occurrence of species and communities in particular climatic zones, altitudinal belts (Pl. I/1) as well as regions with special reference to the close relation of molluscs to soil microclimate; for instance, forest soils are characterized by much lesser fluctuations in temperature and moisture than open-country soils, so that woodland snails are mostly confined to warm intervals (characterized by closed woodland).
- **Substrate:** The relation of molluscs to physical and chemical qualities of rocks, and above all, of soils considerably control the character of malacofauna. For example, we may mention specific malacocoenoses from loess (Tab. 1) which lived on loess raw soils rich in CaCO_3 and other mineral components (LOŽEK 1965, 1991, ROUSSEAU 1991).
- **Vegetation:** The vegetation affects the malacofauna by local environments characterizing particular vegetational formations; for instance, dendrophilous and edaphophilous elements in woodlands; heliophilous open-ground species; relations to chemical properties of certain plant species, particularly to their accessible calcium content, which are expressed by the positive effect on snail fauna living in the litter of trees containing the citrate calcium, even on acidic bedrock (WÄREBORN 1969, WALDÉN, GÄRDENFORS and WÄREBORN 1992).

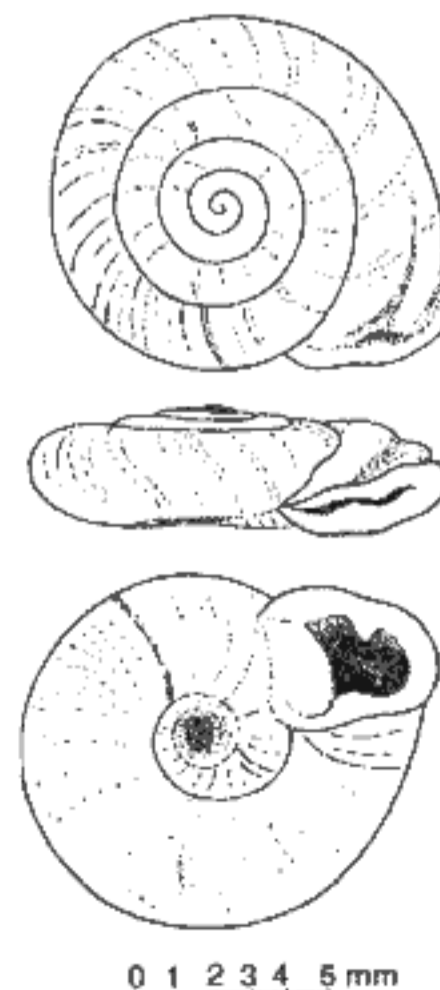
Of further factors which should be considered, the dispersal rates of particular species are important. They can be stated on the basis of gradual colonization of newly created habitats, such as quarries (Pl. I/2), castle ruins, railway embankments etc., or by observations of riparian drifts (Pl. III/1) and new occurrences along streams.

Of prime importance is a precise knowledge of present and past ranges of molluscan species in particular Quaternary regions (TAYLOR 1965), for instance of Alpine or Carpathian elements in the adjacent uplands and partly also lowlands of Germany, Austria and Czech Lands. Another important factor may be the age of prehistoric landnam which supported or hindered the expansion of various species and communities (LOŽEK 1982).

The above mentioned factors should be assessed in the context of whole biocoenoses in relation to complete ecosystems, first of all to phytocoenoses. There remains, however, a crucial question to which extent these present-day observations can be of use in interpreting the past (TAYLOR 1965). Therefore, the second basic precondition must be fulfilled:

B. The correlation between malacofauna and environments in various phases of the Quaternary climatic cycle characterized on the basis of sedimentological and pedological criteria (LOŽEK 1976). The following molluscan communities may be distinguished:

- Assemblages that are referable to living molluscan communities which usually characterize the warm intervals (thermomeres) of the younger half of the Quaternary. Minor changes in comparison with the present state manifest themselves mostly in the areal extent of the range of particular species. For instance, the interglacial malacocoenoses with south-eastern elements, such as *Drobacia banatica* (RSSM.) or *Soosia diodonta* (FÉR.) (Fig. 1) differ otherwise only in minor details from modern malacocoenoses living in deciduous mesic forests of warm mid-European uplands (Tab. 2/P, Pl. II/1, 2).



1. *Soosia diodonta* (FÉRUSAC) – index species of mid-European interglacials, living in the South Carpathians and North Balkans at present.

Table 1. European loess Mollusca

Widespread loess species	Regional/local loess species	Occasional loess species	Swamp loess species
<i>Columella columella</i> (MART.)	<i>Arianta arbustorum</i> (L.)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLL.)	WETLAND SPECIES
<i>Helicopsis striata</i> (MÜLL.)	<i>Catinella arenaria</i> (B.-CH.)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLL.)	<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (A. SCH.)
<i>Pupilla densegyrata</i> LŽK	<i>Clausilia dubia</i> DRAP.	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLL.)	<i>Succinea putris</i> (L.)
<i>Pupilla loessica</i> LŽK	<i>Clausilia parvula</i> FÉR.	<i>Limacidae/Agriolimacidae</i>	<i>Zonitoides nitidus</i> (MÜLL.)
<i>Pupilla muscorum</i> (L.)	<i>Granaria frumentum</i> (DRAP.)	<i>Perpolita hammonis</i> (STRÖM)	AQUATIC SPECIES
<i>Pupilla sterri</i> (VTH)	<i>Neostyriaca corynodes</i> (HELD)	<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAP.)	<i>Anisus leucostoma</i> (MÜLL.)
<i>Succinella oblonga</i> (DRAP.)	<i>Orcula dolium</i> (DRAP.)	<i>Semilimax kotulae</i> (WEST.)	<i>Anisus vortex</i> (L.)
<i>Trichia hispida</i> (L.)	<i>Pupilla triplicata</i> (STUD.)	<i>Vertigo modesta</i> (SAY)	<i>Aplexa hypnorum</i> (L.)
<i>Vallonia tenuilabris</i> (A. BR.)	<i>Trichia sericea</i> (DRAP.)	<i>Vertigo pygmaea</i> (DRAP.)	<i>Bithynia troscheli</i> (PAASCH)
<i>Vertigo parcedentata</i> (A. BR.)	<i>Trichia striolata</i> (C. PFR)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLL.)	<i>Gyraulus acronicus</i> (FÉR.)
	<i>Vallonia costata</i> (MÜLL.)	AQUATIC SPECIES	<i>Pisidium casertanum</i> (POLI)
	<i>Vertigo pseudosubstriata</i> LŽK	<i>Galba truncatula</i> (MÜLL.)	<i>Pisidium obtusale</i> (LAM.)
	<i>Vestia turgida</i> (ROSSM.)	<i>Pisidium stewarti</i> PRESTON	<i>Planorbis planorbis</i> (L.)
			<i>Radix ovata</i> (DRAP.)
			<i>Stagnicola glaber</i> (MÜLL.)
			<i>Stagnicola diluvianus</i> (AND.)
			<i>Valvata pulchella</i> (STUD.)

All loess species are able to live in open grounds, most of them under severe temperature and moisture conditions.

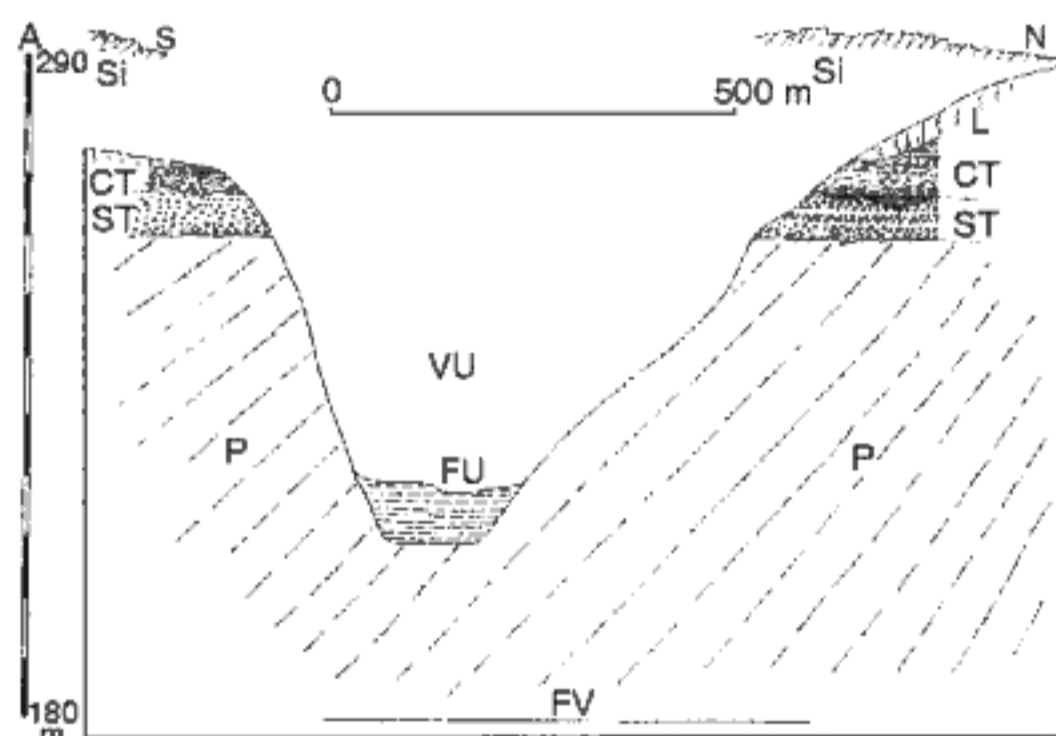
• Communities largely different from modern faunas which are characteristic of various phases of cold intervals or of transitional time-spans. Some fossil snail communities show a very specific composition which has no analog in modern European malacofauna. This is particularly true of loess assemblages and their equivalents (Tabs. 1, 8 – Farkašovo) as well as of certain Late Glacial malacocoenoses in which *Discus ruderatus* (FÉR.) is associated with *Chondrula tridens* (MÜLL.) or other steppe elements. Also the faunas from Pleistocene and Postglacial chernozems are not identical, which reflects different climatic conditions during the formation of the soils.

There can be no doubt that the older is the warm phase, the more the composition differs of its malacocoenoses from analogous molluscan communities in the area in question (Tabs. 3/A, 5/A; HORÁČEK and LOŽEK 1988). These differences manifest themselves both in the occurrence of extinct species and of species whose range changed to the present time to such extent that they may be today considered exotic (e. g. *Gastrocopta* species, FÜKÖH et al. 1995).

When comparing the Pleistocene malacofauna with

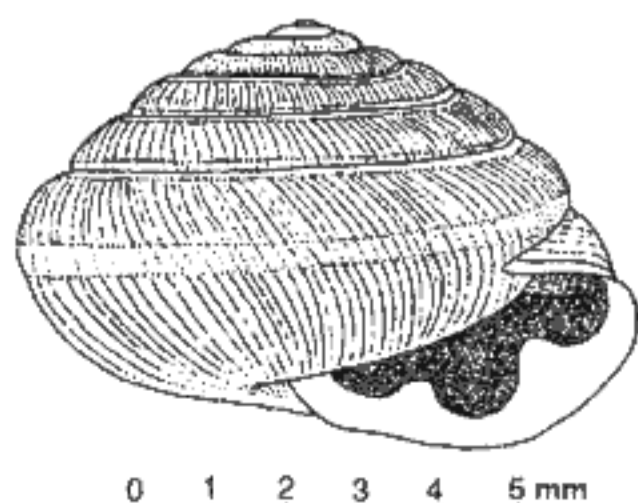
present-day communities it must be taken into account that most of European territory has been affected by agriculture since prehistoric times. In areas colonized by Neolithic farmers the land use could last to 8 millenia, which considerably affected whole ecosystems including their malacofauna (KÖRNIG 1966, LOŽEK 1982).

In view of the foregoing data it seems most reasonable to interpret the Quaternary malacofaunas in correlation with specific conditions of the Quaternary past which have no modern analogies in many cases. This is



3. Únětice (near Prague), Holý vrch – the present-day situation of Cromerian tufa and marl deposits (CT) overlying the Suchdol (90m) terrace of the Vltava River (ST). During the tufa deposition (CT) the site in question was situated in a broad open valley of the Vltava. Since this time the terrace plateau was dissected by deep valley cuts (VU) so that the tufa lies today 50 m above the adjacent floodplain of the Únětice Brook (FU) and 90 m above the Vltava floodplain (FV) located in a canyon-like valley 2 km easterly. L – loess, P – Proterozoic shales, Si – ridge of Proterozoic silicites forming the cut-bank of the Suchdol terrace, A – altitude (cp. Tab. 3).

2. *Perforatella bidentata* (GMELIN) – species characteristic of riverine forests and alder carrs which probably survived the glacial phases within its present-day range in Central Europe (cp. Tab. 3, Fig. 3).



particularly true of Early Quaternary faunas which often reflect landscape environments very different from those of modern fauna in the area in question (Tab. 3/A, Fig. 2). For instance, no rocky river canyons existed in the Bohemian Massif at the beginning of the Quaternary. They gradually developed only during the Pleistocene and provided much more suitable habitats for the molluscan fauna than the former gently undulated low relief peneplain (Fig. 3).

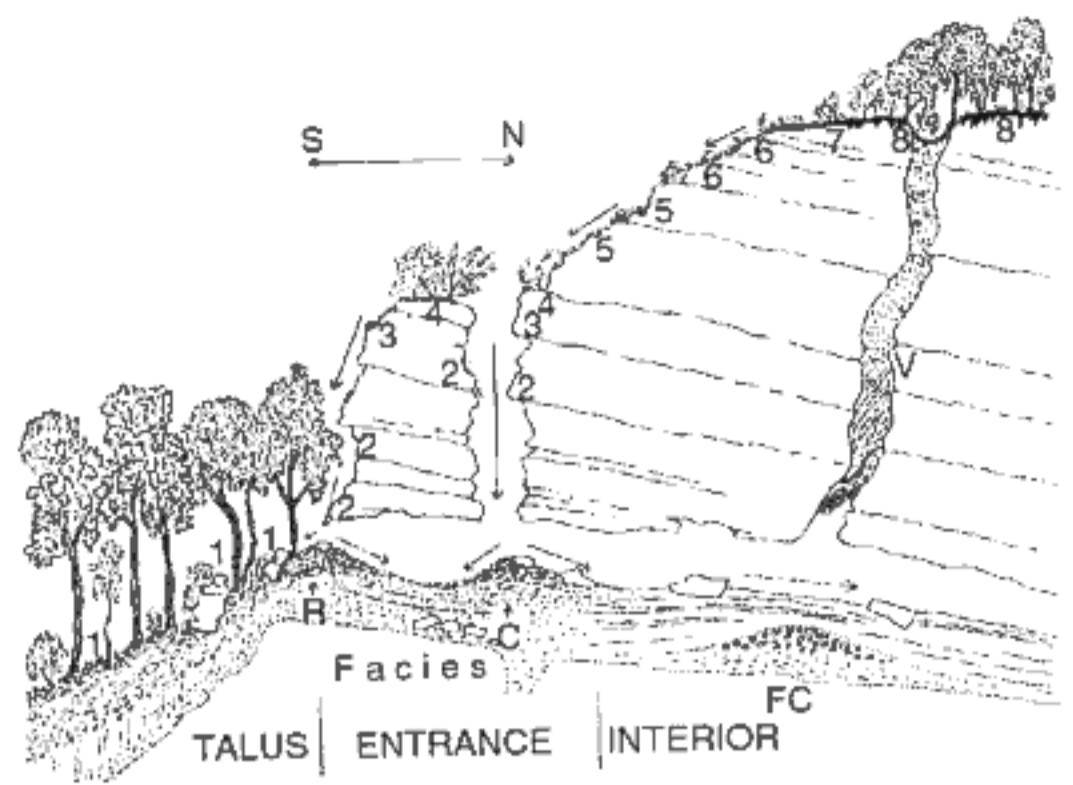
COLLECTING AND INTERPRETING FOSSIL MOLLUSCA

Collecting fossil shells should respect the prerequisites discussed in the foregoing chapter. What merges from this discussion is the following:

- Thoroughly cleaned and well-stratified sections.
- Examination of all distinguishable fossiliferous strata. If a calcareous layer seems to be macroscopically shell-free, it is useful to take small spot samples and to wash them in the field in order to show the presence of shells.
- All shells inclusive of small fragments should be extracted, which is possible only by washing. Even the smallest fragments are in certain cases well determinable and may belong to important species, for instance the keeled fragments of *Drobia banatica* (RSSM.) or *Aegopsis verticillus* (LAM.).
- To obtain a sufficiently rich material which could permit a statistical treatment of the molluscan assemblage.
- The most complete determination of all shells including the smallest fragments.

The determination and statistical treatment, if any, generally represent only the first step towards a complex interpretation of the fauna or faunal sequence in question. It should be based on further important data which may be summarized as follows:

- The catchment area from which the shells are transported into the deposit in question. The malacologist should know in detail the situation of the locality in order to recognize the environments in which the transported molluscs lived. For instance, deposits at the foot of slopes or rock walls include not only the species living in the area of the site itself, i. e. at the slope foot, but also shells transported from higher parts of the slopes or rocks apart from those derived from occasional stream drifts in the valley where the site is located. This is particularly true of cave entrance deposits which mostly contain shells coming from several different habitats (Fig. 4).
- To distinguish whether the fossil fauna is referable to one living assemblage or represents a mixture of various malacocoenoses as well as to recognize the admixture coming from different habitats occurring in the catchment area.



4. Transport of shells into cave-entrance deposits. R – entrance rampart, C – accumulation cone below an open vertical light hole, FC – fossil cone below a light hole filled up by old cemented sediments (V). Components of the snail assemblage incorporated in the rampart deposits: 1 – autochthonous malacocoenosis living in the scree forest in the rampart area; parautochthonous shells replaced from the following habitats: 2 – shaded rock walls, 3 – open rock walls, 4 – scrub patches, 5 – rocky steppe, 6 – steppe on deeper soil at the upper plateau margin, 7 – scrub zone at the woodland margin (ecotone), 8 – xeric plateau woodland (cp. Tab. 2, Pl. II/2).

- To distinguish the autochthonous component consisting of species living in the deposition area from parautochthonous components including shells transported at the same time from its surroundings as well as the allochthonous component represented by shells reworked from eroded older deposits (Tab. 5). For instance, shells derived from glacial loess often occur in sediments of postglacial prehistoric sites. In a similar manner shells of glacial species (e. g. *Vallonia tenuilabris* (A. BR.)) can be reworked in young floodplain sediments due to erosional activity of streams.

Results of the above analysis provide basis for a comparison with present-day conditions at the study site which allows to state:

- The differences in ecological requirements of particular faunas, and:
- The differences in the occurrence of particular species or assemblages.

It is useful to study also some present-day processes which may be used as a model for the past faunal succession, for instance, the colonization of abandoned quarries and brick-yards, spoil banks, road or railway embankments which may serve as models for the change at the boundary of cold and warm phases in the Quaternary past.

EXISTING DATA AND PROBLEMS

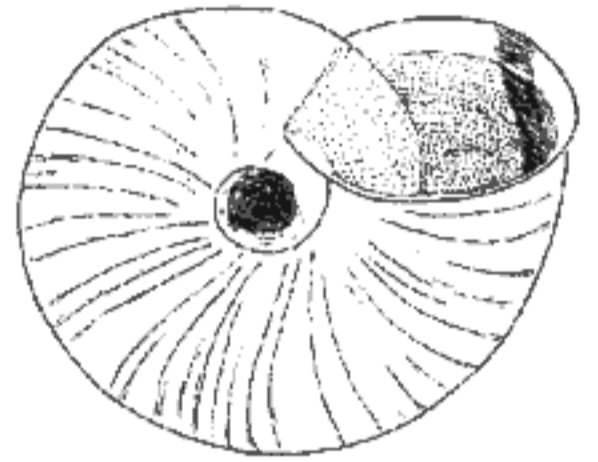
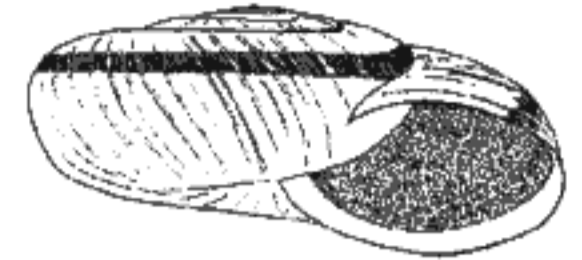
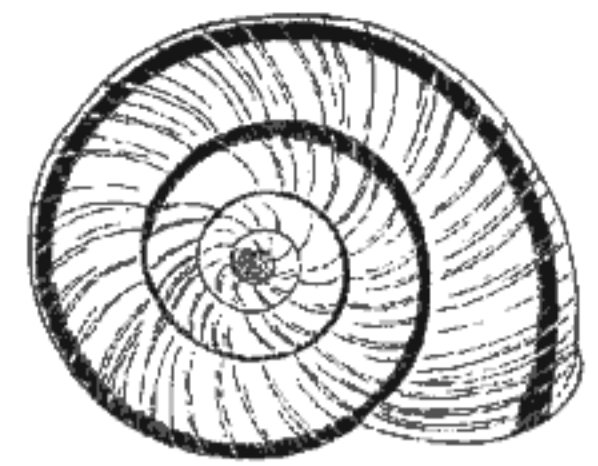
Investigations respecting the above discussed prerequisites show a close relation between the kinds of sediments and soil types and their malacofauna. Of particular concern are the steppe assemblages from loesses and Pleistocene chernozems which clearly express the integrity of these ecosystems whose components are not only molluscan assemblages but also the sediments or soils in

question. The malacofaunal sequence of the loess series represents an excellent example of ecostratigraphic subdivision (LOŽEK 1965, 1976, 1991).

During the course of the Quaternary climatic cycle regular wide-ranging changes in biodiversity can be traced. The loess phases are characterized by low species and habitat diversity within the moderate belt of Euroasia; by contrast, the warm intervals which are in Central Europe characterized by overall woodland expansion attain the highest species as well as landscape diversity (Tab. 4, Pl. III/2).

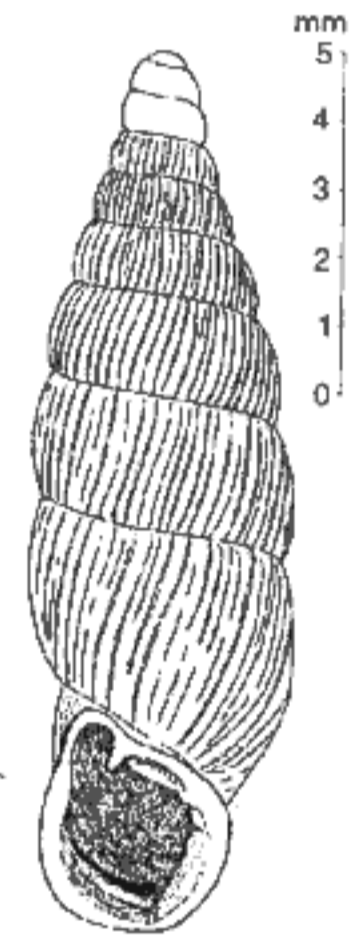
The differentiation of Quaternary malacofauna in space is controlled by the following factors:

- **Altitudinal belts:** Both the faunas of warm and cold intervals depend on the altitude; typical loess faunas are thus found only in lowland and lower upland belts, for instance *Helicopsis striata* (MÜLL.) occurs only in so-called dry loess regions, at higher elevations which lie out of the typical loess zone some species of alpine grassland are found, such as *Faustina cingulella* (RSSM.) (Fig. 5) and *Vertigo alpestris* ALD. in the West Carpathians which do not occur in loesses (LOŽEK 1980).
- **Regions:** Even monotonous loess assemblages include certain species which characterize particular regions. For instance, *Vestia turgida* (RSSM.) (Fig. 6) occurs in loesses of the Carpathian Basin, *Neostyriaca corynodes* (HELD) in those of Alpine foothills, *Clausilia parvula* FÉR. is locally frequent in the loess of western Central Europe, *Orcula dolium* (DRAP.) at the foot of the Carpathians and Alps.
- **Particular periods of time:** Besides these differences there exist changes in time which are best observable in warm intervals – interglacials. Even though different interglacials may provide nearly identical snail assemblages in certain regions, woodland faunas never became established in the same species composition. For example, the alpine element *Macrogastra densestriata* (RSSM.) extended north of the Alps in the Postglacial climatic optimum, whereas in older warm intervals its occurrence is confined only to earlier Middle Pleistocene interglacials. In Central Europe one of the interglacials is characterized in contrast to other ones by the spread of western species such as *Azeca goodalli* (FÉR.) or *Cepaea nemoralis* (L.) but also of the alpine *Fusulus interruptus* (C. PFR.) as well as of the extinct *Aegopis klemmi* (SCHL. and LŽK.) (Tab. 5). Of particular interest is the occurrence of the eastern element *Gastrocopta theeli* (WEST.) in the Last Interglacial. Early Pleistocene interglacials are characterized by the occurrence of several extinct species, such as *Zonitoides sepultus* LŽK., *Campylaea capeki* PBK or *Acicula diluviana* (HOCKER) which represent chronostratigraphic index fossils and are often associated with high amounts of *Granaria frumentum* (DRAP.).
- In interglacials as well as in the Holocene a sequence of molluscan assemblages is observable which corre-



5. *Faustina cingulella* (ROSSMAESSLER) – rupestral species living in supramontane to alpine belts of high limestone West Carpathians; it survived the glacial phases at lower elevations.

0 5 10 mm



6. *Vestia turgida* (ROSSMAESSLER) – Carpathian Clausiliid living in damp montane forests as well as in sheltered subalpine to alpine habitats. It survived the glacial phases within its present-day range as documented by loess records in Carpathian foothills.

sponds to particular climatic phases in a similar way as the changes in vegetation (LOŽEK 1993). This is mainly true of the Holocene which shows a development from the Late Glacial open landscape through early Holocene parkland and steppe formations to the climatic optimum with maximum woodland species richness continuing in a gradual depauperization in the Late Holocene combined with a re-expansion of several steppe elements as well as immigration of southern species in the deforested agricultural landscape (LOŽEK 1993). An analogous developmental pattern can be observed also in older interglacials, for instance, in the Cromerian of Zlatý Kůň (near Koněprusy) or Stránská skála (near Brno), where phases corresponding to those of the Holocene can be distinguished (e.g. LOŽEK 1972 and KOVANDA 1995).

Table 2. Pustý Žleb Gorge (Moravian Karst): the development of molluscan fauna since the Weichselian Pleniglacial

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species		Locality		
				Z	Š	P
A	1	!	<i>Acanthinula aculeata</i> (MÜLLER)	-	-	+
		!	<i>Aegopinella pura</i> (ALDER)	-	-	+
		!!	<i>Aegopis verticillus</i> (LAMARCK)	-	-	+
		!	<i>Cochlodina laminata</i> (MONTAGU)	-	-	+
		!	<i>Cochlodina orthostoma</i> (MENKE)	-	-	+
		!	<i>Daudebardia rufa</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+
		!!	<i>Discus perspectivus</i> (MÜHLFELDT)	-	-	+
		(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	-	+	-
		!	<i>Ena montana</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+
		(!)	<i>Faustina faustina</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	+
		!	<i>Helicodonta obvoluta</i> (MÜLLER)	-	-	+
		!	<i>Isognomostoma isognomostomos</i> (SCHRÖTER)	-	-	+
		!	<i>Macrogastrea plicatula</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+
		!	<i>Monachoides incarnatus</i> (MÜLLER)	-	-	+
		(G)	<i>Oxychilus depressus</i> (STERKI)	-	-	+
		!	<i>Petasina unidentata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+
		!	<i>Platyla polita</i> (HARTMANN)	-	-	+
		!	<i>Ruthenica filograna</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	+
		!	<i>Sphyradium doliolum</i> (BRUGUIÈRE)	-	-	+
		(!)	<i>Vertigo pusilla</i> MÜLLER	-	+	+
!	<i>Vitrea diaphana</i> (STUDER)	-	-	+		
!	<i>Vitrea subrimata</i> (REINHARDT)	-	-	+		
2	W(M)	!	<i>Alinda biplicata</i> (MONTAGU)	-	-	+
		(+)	<i>Arianta arbustorum</i> (LINNÉ)	+	+	+
		!	<i>Cepaea hortensis</i> (MÜLLER)	-	-	+
		!	<i>Discus rotundatus</i> (MÜLLER)	-	-	+
		G	<i>Semilimax kotulae</i> (WESTERLUND)	+	-	-
		(!)	<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	-	+	-
		!	<i>Helix pomatia</i>	-	-	+
W(H)	(G)	<i>Eucoberesia diaphana</i> (DRAPARNAUD)	-	+	-	
	(+)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	-	+	-	
3	!	<i>Macrogastrea ventricosa</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	
B	4	(+)	<i>Granaria frumentum</i> (DRAPARNAUD)	-	+	+
		+	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	+	-	-
		+	<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	+	-	+
		(+)	<i>Pupilla triplicata</i> (STUDER)	-	-	+
	XL	(G)	<i>Chondrina clienta</i> (WESTERLUND)	-	+	+
		(G)	<i>Pyramidula pusilla</i> (VALLOT)	+	+	+
5	!	<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+	
	(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	+	+	+	
	G	<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	-	+	+	
C	6	(!)	<i>Cochlicopa lubricella</i> (PORRO)	-	+	-
		(!)	<i>Euomphalia strigella</i> (DRAPARNAUD)	-	+	-

C	7	(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	-	+	+
		(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	-	+	+
		(+)	<i>Perpolita hammonis</i> (STRÖM)	-	+	-
		Me (+)	<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAPARNAUD)	-	+	+
		(+)	<i>Trichia cf. sericea</i> (DRAPARNAUD)	+	+	-
		!	<i>Vitrea contracta</i> (WESTERLUND)	-	-	+
		(G)	<i>Vitrina pellucida</i> (MÜLLER)	-	-	+
	R(W)	Mp (+)	<i>Clausilia parvula</i> FÉRUSSAC	-	-	+
		(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	-	+	+
		!	<i>Helicigona lapicida</i> (LINNÉ)	-	-	+
	8	!	<i>Laciniaria plicata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+
		!	<i>Carychium tridentatum</i> (RISSO)	-	+	+
		(!)	<i>Columella edentula</i> (DRAPARNAUD)	-	+	-
		G	<i>Perpolita petronella</i> (L. PFEIFFER)	-	+	-
+		<i>Succinella oblonga</i> (DRAPARNAUD)	+	-	-	
D	9	(G)	<i>Vertigo substriata</i> (JEFFREYS)	-	+	-
		G	<i>Carychium minimum</i> MÜLLER	-	+	-
		(G)	<i>Vertigo angustior</i> JEFFREYS	-	+	-
10	G	<i>Zonitoides nitidus</i> (MÜLLER)	-	+	-	
		<i>Pisidium personatum</i> MALM	-	+	-	
Number of species				8	27	45

Explanation to Table 2

Z – Zazděná Cave, entrance – layer 11: Loess-like loam with fine angular debris, final Pleniglacial. The snail assemblage consists of a few tolerant elements which are partly characteristic of loess (*H. striata*, *P. sterri*, *S. oblonga*), partly of loess-like sediments at higher elevations (*A. arbustorum*, *S. kotulae*). The record of *Pyramidula pusilla* documents its survival during the glacial. The malacocoenosis reflects open stony grassland under severe climatic conditions.

Š – Štajgrovka – pale brown fine-grained loose tufa at the basis of a spring tufa deposit, Late Weichselian. The malacofauna is rather rich in species which are climatically tolerant and mostly reflect open environments. However, there are also snails indicating the starting climatic amelioration (*Gr. frumentum*, *Ch. clienta*, *C. tridentatum*) and the transition from open country to parkland conditions (*Fr. fruticum*, *V. pusilla*).

P – Present-day malacofauna from the bottom part of the Pustý Žleb Gorge – example of a fully developed warm-climate assemblage dominated by rich woodland malacocoenoses including even some interglacial index species, such as *Aegopsis verticillus* or *Discus perspectivus*. Open ground elements are confined to vertical limestone rock walls. This fauna represents a Holocene equivalent of interglacial assemblages.

General explanation (to Tables 2–9)

Ecologic characteristics

Main ecologic groups (ecogroups): A – woodland in general, B – open grounds in general, C – woodland/open grounds, D – wetlands and aquatic habitats.

Ecologic groups: 1 – closed forest, 2 – predominantly woodland, locally semi-open to open habitats; W(M) – mesic, W(S) – xeric, W(H) – damp; 3 – moist woodland, alder carrs, riverine forests; 4 – warm-dry grassland or rocks; S – in general, XL – limestone rocks, S(W) – partly shaded habitats; 5 – open grounds in general (moist grassland to steppe); woodland/open grounds: 6 – predominantly dry, 7 – mesic or various: Me – in general, MR – mesic rocks, R(W) – rocks, scree woodland; 9 – wetlands, banks, 10 – aquatic habitats.

Biostratigraphic characteristics

+ – characteristic loess species, ++ – index loess species, (+) – local or accidental loess species, G – species surviving the glacial out of the loess zone, (G) – ditto, as relics, ! – warm-climate species, !! – interglacial index species, (!) – eurythermal warm-climate species, M – modern (= Postglacial) immigrants.

Locality

+ – occurrence; +?, 3? – determination approximate; (+), (2) – allochthonous (= reworked) shells.

Table 3. Malacofaunas of calcareous swamps from different climatic phases

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species		Locality			
				A	B	C	
A	1	!!	<i>Campylaea capeki</i> (PETRBOK)	6	-	-	
		!	<i>Cochlodina laminata</i> (MONTAGU)	2	-	-	
		!!	<i>Discus perspectivus</i> (MÜHLFELDT)	3	-	-	
		(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSAC)	22	-	-	
		!	<i>Ena montana</i> (DRAPARNAUD)	8	-	-	
		!!	<i>Macrogastra densestriata</i> (ROSSMÄSSLER)	6	-	-	
		!	<i>Monachoides incarnatus</i> (MÜLLER)	10	-	-	
		!!	<i>Perforatella diboithryon</i> (KIMAKOWICZ)	3	-	-	
			cf. <i>Semilimax</i> sp.	10	-	-	
	(!)	<i>Vertigo pusilla</i> MÜLLER	1	-	-		
	2	W(M)	(+)	<i>Arianta arbustorum</i> (LINNÉ)	1?	-	-
			!	<i>Cepaea hortensis/nemoralis</i>	2	-	-
			G	<i>Semilimax kotulae</i> (WESTERLUND)	-	1	-
		W(S)	!	<i>Aegopinella</i> cf. <i>minor</i> (STABILE)	17	-	-
	(!)		<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	90	-	-	
W(H)	(+)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	9	-	-		
3		(G)	<i>Clausilia pumila</i> C. PFEIFFER	450	-	-	
		!	<i>Macrogastra ventricosa</i> (DRAPARNAUD)	2	-	-	
		(G)	<i>Perforatella bidentata</i> (GMELIN)	291	-	-	
		!	<i>Urticicola umbrosus</i> (C. PFEIFFER)	8	-	-	
B	4	S	(+)	<i>Granaria frumentum</i> DRAPARNAUD	989	-	-
			+	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	-	-	+
			(+)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLLER)	663	-	-
			+	<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	-	15	-
	S(W)	!!	<i>Truncatellina claustralis</i> (GREDLER)	1	-	-	
	5		++	<i>Columella columella</i> (MARTENS)	-	11	-
			+	<i>Pupilla muscorum</i> (LINNÉ)	-	2	+
			(!)	<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSAC)	7	-	-
			(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	672	142	+
			G	<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	48	1	-
++			<i>Vallonia tenuilabris</i> (A. BRAUN)	-	5	+	
++			<i>Vertigo parcedentata</i> (A. BRAUN)	-	1	-	
(G)	<i>Vertigo pygmaea</i> (DRAPARNAUD)	32	-	-			
C	6		(!)	<i>Cochlicopa lubricella</i> (PORRO)	224	-	-
			(!)	<i>Euomphalia strigella</i> (DRAPARNAUD)	234	-	-
	7	Me	(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	77?	61	-
			(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	-	22	-
			(+)	<i>Limacidae/Agriolimacidae</i>	6	1	+
			(+)	<i>Perpolita hammonis</i> (STRÖM)	10	26	-
			(+)	<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAPARNAUD)	-	5	-
			+	<i>Trichia hispida</i> (LINNÉ)	-	23	-
			(+)	<i>Trichia sericea</i> (DRAPARNAUD)	171	-	-
	R(W)	(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	-	4	-	
G		<i>Vertigo alpestris</i> ALDER	-	4	-		

C	8	!	<i>Carychium tridentatum</i> (RISSO)	8	-	-
		(G)	<i>Perpolita petronella</i> (L. PFEIFFER)	-	2	-
		+	<i>Succinella oblonga</i> (DRAPARNAUD)	16	1	-
		(G)	<i>Vertigo substriata</i> (JEFFREYS)	1	2	-
D	9	G	<i>Carychium minimum</i> MÜLLER	2	-	-
		(+)	<i>Oxyloma</i> sp.	64	-	-
		G	<i>Pupilla alpicola</i> (CHARPENTIER)	-	55	+
		(+)	<i>Succinea putris</i> (LINNÉ)	-	364	-
		(!)	<i>Vallonia enniensis</i> (GREDLER)	7	-	+
		(G)	<i>Vertigo angustior</i> JEFFREYS	33	-	-
		(G)	<i>Vertigo antivertigo</i> (DRAPARNAUD)	26	-	-
		G	<i>Vertigo genesii</i> (GREDLER)	-	2	+
		!	<i>Vertigo moulinsiana</i> (DUPUY)	1	-	-
	10	(+)	<i>Anisus leucostoma</i> (MILLET)	58?	6	+
		(G)	<i>Bathyomphalus contortus</i> (LINNÉ)	2	-	-
			<i>Bithynia</i> sp.	2?	-	-
		(+)	<i>Galba truncatula</i> (MÜLLER)	27	85	+
		(+)	<i>Gyraulus acronicus</i> (FÉRUSSAC)	2?	-	-
		G	<i>Gyraulus crista</i> (LINNÉ)	5	-	+
			<i>Lymnaea stagnalis</i> (LINNÉ)	18	-	-
		(+)	<i>Pisidium casertanum</i> (POLI)	30	15	+
			<i>Pisidium milium</i> HELD	2	-	-
		(+)	<i>Pisidium obtusale</i> (LAMARCK)	6	-	+
	<i>Pisidium personatum</i> MALM	3	-	-		
G	<i>Pisidium stewarti</i> PRESTON	-	-	+		
(+)	<i>Planorbis planorbis</i> (LINNÉ)	4	-	-		
(+)	<i>Radix ovata</i> (DRAPARNAUD)	34	18	-		
	<i>Radix peregra</i> (MÜLLER)	-	-	+		
	<i>Sphaerium corneum</i> (LINNÉ)	2?	-	-		
(+)	<i>Stagnicola palustris</i> agg.	4	-	+		
	<i>Unionidae</i>	1	-	-		
	<i>Valvata cristata</i> MÜLLER	9	-	-		
(+)	<i>Valvata pulchella/piscinalis</i>	2	-	-		
Number of species				59	26	18

Explanation see Table 2.

A – Únětice – Holý vrch (near Prague): loose tufa overlying the 90 m-terrace of the Vltava River, at present situated 60 m above the floodplain of the Únětice Brook (tributary of the Vltava) under very dry conditions. Early phase of the Cromerian Interglacial characterized by extreme habitat and species diversity. Most of species are locally or regionally extinct. The deposit in question formed in toeslope position at the margin of a broad river flood-plain with swamps and oxbow lakes bordered by warm woodland with patches of xerothermic open grounds on adjacent slopes.

B – Ružbachy – Horbek (Spišská Magura Mts, North Slovakia): loose tufa at the basis of a thick travertine body, Middle Pleistocene in age. Rich hygrophilous malacocoenoses of a moist, probably late-glacial phase, characterized by the lack of main-ecogroup A species, dominated by tolerant open-ground (B) and indifferent elements (C) with admixture of several snails preferring small water bodies. The assemblage reflects predominantly open environments under rather severe climatic conditions.

C – Dolní Chabry near Prague, brickyard: lentil shaped tufaceous marl intercalation in Weichselian pleniglacial loess containing an assemblage which consists partly of loess species, partly of very tolerant swamp elements (*Pupilla alpicola*, *Vertigo genesii*, *Pisidium stewarti*), and reflects a wetland patch within the glacial loess steppe.

Table 4. Martinka Cliff (Pálava Hills, South Moravia): Changes in molluscan assemblages at the foot of the cliff since the Weichselian pleniglacial

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species		Layer			R	
				A	B	C		
A	1	!	<i>Acanthinula aculeata</i> (MÜLLER)	-	-	+	-	
		!	<i>Aegopinella pura</i> (ALDER)	-	-	+	-	
		!	<i>Bulgarica cana</i> (HELD)	-	-	+	-	
		!	<i>Cochlodina laminata</i> (MONTAGU)	-	-	+	+	
		!!	<i>Discus perspectivus</i> (MÜHLFELDT)	-	-	+	-	
		(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+	-	
		!	<i>Ena obscura</i> (MÜLLER)	-	-	-	+	
		!	<i>Macrogastra plicatula</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	-	
		!	<i>Monachoides incarnatus</i> (MÜLLER)	-	-	+	+	
		!	<i>Platyla polita</i> (HARTMANN)	-	-	+	-	
		!	<i>Sphyradium doliolum</i> (BRUGUIÈRE)	-	-	+	-	
	(!)	<i>Vertigo pusilla</i> (MÜLLER)	-	-	+	-		
	2	W(M)	!	<i>Alinda biplicata</i> (MONTAGU)	-	-	+	+
			(+)	<i>Arianta arbustorum</i> (LINNÉ)	-	+	-	-
			!	<i>Discus rotundatus</i> (MÜLLER)	-	-	+	-
!			<i>Oxychilus glaber</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	+	+	
W(S)		!	<i>Aegopinella minor</i> (STABILE)	-	-	+	+	
		(!)	<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	-	-	+	-	
		!	<i>Helix pomatia</i> LINNÉ	-	-	+	+	
3	W(H)	(+)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	-	-	+	-	
		(G)	<i>Clausilia pumila</i> C. PFEIFFER	-	-	+	-	
B	4	M	<i>Cecilioides acicula</i> (MÜLLER)	-	-	-	+	
		(+)	<i>Granaria frumentum</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	+	
		+	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	-	+	-	-	
		M	<i>Oxychilus inopinatus</i> (ULIČNÝ)	-	-	+	+	
		+	<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	-	-	+	+	
		(+)	<i>Pupilla triplicata</i> (STUDER)	-	-	+	+	
		M	<i>Xerolenta obvia</i> (MENKE)	-	-	-	+	
	5	XL	(G)	<i>Chondrina clienta</i> (WESTERLUND)	-	-	+	+
			(G)	<i>Pyramidula pusilla</i> (VALLOT)	-	-	+	+
		S(W)	!!	<i>Cepaea vindobonensis</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+	+
	6		!!	<i>Truncatellina claustralis</i> (GREDLER)	-	-	+	-
			++	<i>Pupilla loessica</i> LOŽEK	+	-	-	-
			(!)	<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+	+
			(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	-	+	+	+
	7	Me	G	<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	-	-	-	+
(!)			<i>Cochlicopa lubricella</i> (PORRO)	-	-	+	-	
(!)			<i>Euomphalia strigella</i> (DRAPARNAUD)	-	+	+	-	
C		(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	-	+	-	-	
		(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	-	-	+	-	
		(+)	<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	+	

C	7	Me	+	<i>Trichia hispida</i> (LINNÉ)	-	+	-	-
			G	<i>Vitrina pellucida</i> (MÜLLER)	-	-	-	+
			!	<i>Vitrea contracta</i> (WESTERLUND)	-	-	+	-
		R(W)	!	<i>Balea perversa</i> (LINNÉ)	-	-	+	+
			(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	-	-	+	+
			!	<i>Laciniaria plicata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	-
		G	<i>Vertigo alpestris</i> ALDER	-	-	+	-	
8	!	<i>Carychium tridentatum</i> (RISSO)	-	-	+	-		
Number of species					1	6	40	24

Explanation of ecologic and biostratigraphic characteristics see Table 2.

The Pálava Hills are vertical cliffs consisting of Jurassic limestones and form an isolated mountain range within the lowlands of the Vienna Basin. The deposit in question is situated at its north-west-facing foot (Pl. III/2).

A – Light ochreous loess-like loam with scattered limestone blocks – Weichselian pleniglacial. There occurs only a very poor malacofauna represented by the pleniglacial index species *Pupilla loessica* reflecting a cold-steppe environment repeatedly disturbed by block scree movement.

B – Light brownish grey angular debris with loamy matrix and scattered blocks – Weichselian Late Glacial. The species-poor grassland assemblage including several elements with higher moisture (*Arianta arbustorum*, *Cochlicopa lubrica*) or warmth requirements reflects a cool-climate parkland characterized by a patchwork of xeric and mesic grassland with scrub patches.

C – Medium coarse scree with loose dark grey humic matrix and mass occurrence of shells. The fully developed mesic to medium damp woodland fauna reflects a closed predominantly mesic woodland characteristic of the moistest phase of the Holocene Climatic Optimum (Early Atlantic). 10 species are regionally extinct at present (cp. the column R). Open-ground xerothermophiles come from the adjacent open rock walls.

R – The depauperized present-day fauna is dominated by open-ground xerothermophiles, the woodland component is strongly reduced. During the second half of the Holocene the area in question was intensively settled, deforested and steppified.

As for the Holocene, molluscs can provide the same evidence as the vegetation, particularly in areas where fossil plant remains are rare or lacking. Molluscs also document the survival of steppe ecosystems during the course of the mid-European Postglacial (Tab. 6).

- Changes in environmental requirements of particular species during the course of the Quaternary belong to the most interesting and most discussed problems. Nevertheless, in the case of certain species they may be accepted at any rate, above all as the earliest Pleistocene is concerned. For instance, at the Plio/Pleistocene boundary there occur assemblages which consist of such species as *Helicopsis striata* (MÜLL.), *Discus ruderatus* (FÉR.), *Vertigo angustior* JEFFR., *Vertigo pusilla* MÜLL., *Granaria frumentum* (DRAP.) as well as the extinct *Gastrocopta serotina* LŽK. (Fig. 7) whose present-day ecologic requirements are very different from each other and whose coexistence has no analogy at present (see Tab. 7, Pl. IV/1).
- Migrations of molluscs became manifest mainly in warm intervals when Middle Europe was repeatedly recolonized by demanding, predominantly woodland elements from refuges in the South. Of prime importance is the immigration from the Southeast characterized by such species as *Drobacia banatica* (RSSM.), *Soosia diodonta* (FÉR.), *Mastus bielzi* (KIM.) or *Pseudalinda stabilis* (L. PFR) whereas the above mentioned immigration from the West or Southwest

is less frequent (*Cepaea nemoralis* (L.), *Azeca*, *Fusulus interruptus* (C. PFR), *Pagodulina*, *Helicigona lapicida* (L.) etc. Of particular concern are the changes in areas of distribution during the course of the Holocene, when in the climatic optimum the Alpine *Macrogastera densestriata* (RSSM.) extended to Bohemia and Central Germany and in the early Holocene *Chilostoma achates* (RSSM.) colonized southern Bohemia and Moravia, whereas the Carpathian *Macrogastera latestriata* (A. SCHM.) invaded the mid-Moravian uplands. Also *Bulgarica cana* (HELD) was widespread in the climatic optimum, whereas at present it lives only on less or more isolated relictual habitats in the area of German-Bohemian Highlands.

- Expansion of many snail species during the mid-European Postglacial was hindered also by the prehistoric landnam. Several woodland districts which have been isolated since the early Neolithic, i. e. in the Atlantic phase, by deforested agricultural zone, were not colonized by a number of otherwise widespread woodland species, such as *Helicodonta obvoluta* (MÜLL.), *Isognomostoma isognomostomos* (SCHR.), *Petasina unidentata* (DRAP.), *Vitrea diaphana* (STUD.), various *Clausiliidae* etc. This is particularly true of the Pálava Mts. and the western part of České Středohoří Mts. where these species would undoubtedly find suitable life conditions. In the Postglacial their expansion was reduced by prehistoric deforestation, whereas in interglacial they were widespread over

Table 5. Mladeč-Třesín (North Moravia): Pleistocene malacofaunas from caves in comparison with the present-day snail community

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species	Layer		R			
			A	B				
A	I	!	<i>Acanthinula aculeata</i> (MÜLLER)	-	-	+		
		!!	<i>Acicula diluviana</i> (HOCKER)	+	-	-		
		!	<i>Aegopinella cf. nitens</i> (MICHAUD)	+	-	+		
		!	<i>Aegopinella pura</i> (ALDER)	-	-	+		
		!!	<i>Aegopsis klemmi</i> SCHLICKUM & LOŽEK	+	+	-		
		!!	<i>Azeca goodalli</i> (FÉRUSSAC)	+	-	-		
			<i>Clausilia cf. cruciata</i> STUDER	+	-	-		
		!	<i>Cochlodina laminata</i> (MONTAGU)	+	+	+		
		!	<i>Cochlodina orthostoma</i> (MENKE)	-	-	+		
		!	<i>Daudebardia brevipes</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+		
		!	<i>Daudebardia rufa</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+		
		!!	<i>Discus perspectivus</i> (MÜHLFELDT)	+	-	+		
		!!	<i>Drobacia banatica</i> (ROSSMÄSSLER)	+	-	-		
		!	<i>Ena montana</i> (DRAPARNAUD)	+	-	+		
		(!)	<i>Faustina faustina</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	+		
		!!	<i>Fusulus interruptus</i> (C. PFEIFFER)	+	-	-		
		!	<i>Helicodonta obvoluta</i> (MÜLLER)	+	+	+		
		!	<i>Isognomostoma isognomostomos</i> (SCHRÖTER)	+	-	+		
		!!	<i>Macrogastra densestriata</i> (ROSSMÄSSLER)	+	-	-		
		!	<i>Macrogastra plicatula</i> (DRAPARNAUD)	+	-	-		
		!	<i>Monachoides incarnatus</i> (MÜLLER)	+	+	+		
		!!	<i>Pagodulina pagodula</i> (DESMOULINS)	+	-	-		
		!	<i>Petasina unidentata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+		
		!	<i>Platyla polita</i> (HARTMANN)	-	-	+		
		!	<i>Ruthenica filograna</i> (ROSSMÄSSLER)	+	-	+		
		!!	<i>Soosia diodonta</i> (FÉRUSSAC)	+	-	-		
			<i>Semilimax semilimax</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+		
		(!)	<i>Vertigo pusilla</i> MÜLLER	-	-	+		
		!	<i>Vitrea diaphana</i> (STUDER)	-	-	+		
		!	<i>Vitrea subrimata</i> (REINHARDT)	+	-	-		
			cf. <i>Vitrinobrachium</i> sp.	+	-	-		
		!!	<i>Zonitoides sepultus</i> LOŽEK	+	-	-		
		2	W(M)	!	<i>Alinda biplicata</i> (MONTAGU)	+	-	+
				(+)	<i>Arianta arbustorum</i> (LINNÉ)	+	-	+
				!	<i>Cepaea hortensis</i> (MÜLLER)	+	-	+
				!!	<i>Cepaea nemoralis</i> (LINNÉ)	+?	-	-
!	<i>Discus rotundatus</i> (MÜLLER)			+	-	+		
!	<i>Limax</i> sp. (cf. <i>cinereoniger</i> WOLF)			+	-	-		
!	<i>Oxychilus glaber</i> (ROSSMÄSSLER)			+	-	+		
!	<i>Aegopinella minor</i> (STABILE)			+	-	+		
(!)	<i>Fruticola fruticum</i> (MÜLLER)			+	+	+		
!	<i>Helix pomatia</i> LINNÉ			-	-	+		
W(H)	(+)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	+	-	-			

A	3	(G)	<i>Clausilia pumila</i> C. PFEIFFER	+	+	-		
		!	<i>Macrogastra ventricosa</i> (DRAPARNAUD)	+	-	+		
		(G)	<i>Monachoides vicinus</i> (ROSSMÄSSLER)	+	-	+		
		(+)	<i>Vestia turgida</i> (ROSSMÄSSLER)	+	-	-		
B	4	S	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	-	+	-		
			<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	-	+	-		
		S(W)	!!	<i>Cepaea vindobonensis</i> (FÉRUSSAC)	-	-	+	
	5		+	<i>Pupilla muscorum</i> (LINNÉ)	-	+	-	
			(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	-	+	+	
			++	<i>Vallonia tenuilabris</i> (A. BRAUN)	-	+	-	
C	6	(!)	<i>Euomphalia strigella</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+		
	7		(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	-	-	+	
			(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	+	-	+	
			(+)	<i>Perpolita hammonis</i> (STRÖM)	-	-	+	
		Me	(+)	<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	
			(+)	<i>Trichia sericea</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	
			!	<i>Vitrea contracta</i> (WESTERLUND)	-	-	+	
			(G)	<i>Vitrina pellucida</i> (MÜLLER)	-	-	+	
			Mr	(+)	<i>Clausilia parvula</i> FÉRUSSAC	-	-	+
				(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	+	+	+
	8		!	<i>Helicigona lapicida</i> (LINNÉ)	+	-	+	
			!	<i>Laciniaria plicata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+	
			G	<i>Vertigo alpestris</i> ALDER	-	-	+	
		!	<i>Carychium tridentatum</i> (RISSO)	-	-	+		
		(!)	<i>Columella edentula</i> (DRAPARNAUD)	-	-	+		
		+	<i>Succinella oblonga</i> (DRAPARNAUD)	+	-	-		
Number of species				39	13	46		

Explanation see Table 2.

A – Red clayey loams with scree in the Great Mladeč Cave – early Middle Pleistocene interglacial (pre-Holsteinian) woodland assemblage with high proportion of extinct or regionally extinct elements, partly of west-European character. The open-country main ecogroup (B) is not represented.

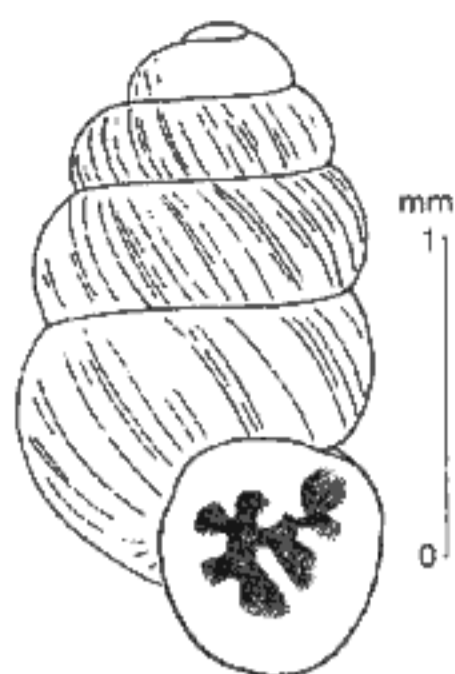
B – Yellowish cave loams exposed in the cave hospital: the malacofauna is dominated by open-country species (Main ecogroup B), but includes also reworked fragments of interglacial species (Main ecogroup A).

C – Present-day malacofauna of the Třesín Hill representing a modern equivalent of former interglacial warm-climate assemblages.

most of Central Europe, because the zone of deforested landscape did not exist. By contrast, the deforestation and following steppification supported the expansion of a number of species, probably even of *Cepaea vindobonensis* (FÉR.) and without doubt of young immigrants, such as *Oxychilus inopinatus* (UL.) or later *Cecilioides acicula* (MÜLL.) and several *Helicellinae*. The same holds true also for most of present occurrences of *Pupilla muscorum* (L.) which was widespread in the Pleistocene, but is mostly confined to open anthropogenic habitats at present.

- The problem of relicts from various periods of time can be solved in Mollusca often on the basis of fossil

records. In Central Europe the main problem is the possibility of survival of demanding species through glacial intervals. As for fossil molluscan records, there are very favourable conditions to confirm this possibility, particularly at the foot of sheltered south-facing slopes in warm limestone hill countries, where the surviving of some species may be assumed. Although a number of fossil faunas from such sites are available at present, for instance from the southern slopes of the Pálava Mts. in south Moravia, a reliable fossil evidence of glacial occurrences of demanding species is still lacking, perhaps except for *Chondrina clienta* (WEST.) at Pálava (see Fig. 10). Only much farther in the southeast, in the Slovak



7. *Gastrocopta serotina* LOŽEK – extinct species known from snail assemblages characterising the Plio/Pleistocene boundary which have no analogue in later phases (cp. Tab.7, Pl. IV/1).



8. *Cochlodina cerata* (ROSSMAESSLER) – West Carpathian endemic which probably survived the glacial phases in sheltered areas of southern Carpathian foothills (Slovak Karst, cp. Tab.8, Pl. IV/2).

Karst, there exist some indications that such species as *Faustina faustina* (RSSM.) or *Cochlodina cerata* (RSSM.) (Fig. 8) survived here the glacial (Tab. 8 – Slaná River, Pl. IV/2). In contrast to this, the present-day malacofauna of cultivated landscapes includes several species whose optimum coincides with the loess phase of glacials [*Pupilla muscorum* (L.), *Trichia hispida* (L.)].

- Fossil molluscan assemblages provide detailed evidence of local environments, especially of the existence of open grounds within woodland areas. On the one hand it is a case of the survival of aboriginal steppe species from the glacial to the present in chernozem areas settled since the Neolithic; as example, we may mention *Helicopsis striata* (MÜLL.) which could be considered glacial relic in this context, whereas *Chondrula tridens* (MÜLL.) had its optimum at the beginning of the Holocene when the chernozem steppes became established, similarly also *Vallonia costata* (MÜLL.). On the other hand, molluscs document also the persistence of open meadow wetlands at times prior to the cultivation which refers particularly to heliophilous representants of the genus *Vertigo*, such as *V. angustior* JFFR., *V. antivertigo* (DRAP.) or *V. pygmaea* (DRAP.), apart from obviously relictual snail species, such as *Pupilla alpicola* (CHARP.) or *Vertigo geyeri* LIND. in calcareous fens (Alps, Carpathians). It is likely that wet meadows in valleys of major brooks were preserved due to the activities of beavers (SCHOTT 1934). It is important to emphasize that Quaternary malacology provided reliable evidence of the persistence of steppes in the warmest and driest areas of Central Europe from Middle Holocene to the present. This was due to the early Neolithic landnam in areas with last steppe patches where the agricultural colonization hindered the expansion of closed woodland and rapidly enlarged the grassland areas. This supported further existence and re-expansion of the above mentioned aboriginal steppe species (Thuringian Basin, inner Bohemia, Vienna Basin, Pannonia Basin (KÖRNIG 1966, LOŽEK 1982).

Changes in ecological requirements of a number of species are best documented by the composition of loess malacocoenoses where there coexisted in extensive ar-

eas such species as *Succinella oblonga* (DRAP.), *Trichia hispida* (L.), *Helicopsis striata* (MÜLL.), most *Pupilla* species as well as *Vallonia tenuilabris* (A. BR.), *Vertigo parcedentata* (A. BR.) or *Columella columella* (MART.). The latter survived up to the present only in remote regions with very different environmental conditions. Of interest in this context are two mid-European *Pupilla* species – *P. sterri* (VTH) and *P. triplicata* (STUD.) which are today markedly petrophilous xerothermes confined to rocky or very stony habitats, whereas in cold phases they lived in flat loess steppes, often together with such species as *Columella columella* (MAT.) or *Pupilla alpicola* (CHARP.) (cp. Comments on selected species).

As for the reconstruction of environmental conditions associated with various types of habitats during the course of the Quaternary, malacocoenoses provide evidence of rather different value. There is a group of molluscan assemblages which reflect even such dramatic climatic events as the alternation of glacials and interglacials only by minor changes due to the survival of most of their characteristic species. This is true of the great majority of aquatic and wetland communities as well as of some grassland or steppe malacocoenoses. Here belong also most euryoecic elements which usually inhabit various anthropogenic habitats in the cultural landscape at present. The best palaeoenvironmental evidence is given by woodland malacofauna which includes the main body of interglacial index species. These malacocoenoses are characterized also by the highest species diversity and regional differentiation (LOŽEK 1993) and in a number of cases provide basic stratigraphical records. Therefore, from the stratigraphic point of view, malacology provided the most valuable records in the upland regions of Central and partly also West Europe, i. e. in the belt of German-Bohemian Highlands, at lower elevations in the West Carpathians and their foothills, in hilly countries along the Danube and in other similar regions. In great lowlands, be it in the North or in the Carpathian Basin, the reflection of

Table 6. Vojnice (NW Bohemia): Postglacial sequence of malacofaunas from floodplain deposits consisting of chernozem sediments

Ecologic and biostratigraphic characteristics	List of species	Depth (in cm)											
		450	400	350	300	250	200	150	100	50	0		
		500	450	400	350	300	250	200	150	100	50		
A	1 (G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	+	-	-	+?	-	-	-	-	-	-	
	2	W(M) !	<i>Cepaea "hortensis/vindobonensis"</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
		W(S) (!)	<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	3	(G) !	<i>Clausilia pumila</i> C. PFEIFFER <i>Macrogastra ventricosa</i> (DRAPARNAUD)	+?	-	-	-	+?	-	-	-	-	-
B	4	S +	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-
		(+)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLLER)	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-
	5	+	<i>Pupilla muscorum</i> (LINNÉ)	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+
		(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		G	<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
(G)	<i>Vertigo pygmaea</i> (DRAPARNAUD)	+	-	-	-	+	-	+	+	+	+		
C	6	(!)	<i>Euomphalia strigella</i> (DRAPARNAUD)	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-
	7	Me (+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-
		(+)	<i>Limacidae/Agriolimacidae</i>	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+
8	!	<i>Carychium tridentatum</i> (RISSO)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
D	9	G	<i>Carychium minimum</i> MÜLLER	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+
		G	<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. SCHMIDT)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
		(+)	<i>Succinea putris</i> (LINNÉ)	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-
		(G)	<i>Succinea/Oxyloma</i> sp.	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-
		(!)	<i>Vallonia enniensis</i> (GREDLER)	-	-	+?	-	-	-	-	+	+	+
		(G)	<i>Vertigo angustior</i> JEFFREYS	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-
		(G)	<i>Vertigo antivertigo</i> (DRAPARNAUD)	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+
	G	<i>Zonitoides nitidus</i> (MÜLLER)	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	
	10	(+)	<i>Anisus leucostoma</i> (MÜLLER)	+?	-	-	+	-	-	-	-	-	-
			<i>Anisus spirorbis</i> (LINNÉ)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
		(+)	<i>Aplexa hypnorum</i> (LINNÉ)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
			<i>Bithynia tentaculata</i> (LINNÉ)	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
		(+)	<i>Galba truncatula</i> (MÜLLER)	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+
			<i>Gyraulus albus</i> (MÜLLER)	-	-	+?	+	-	-	-	-	-	-
			<i>Gyraulus crista</i> (LINNÉ)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
		G	<i>Gyraulus laevis</i> (ALDER)	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
		(+)	<i>Pisidium casertanum</i> (POLI)	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
		(+)	<i>Pisidium obtusale</i> (LAMARCK)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
			<i>Pisidium subtruncatum</i> MALM	-	-	-	+?	-	+	-	-	-	-
		<i>Radix peregra</i> (MÜLLER)	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	
(+)	<i>Radix cf. ovata</i> (DRAPARNAUD)	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-		

Explanation see Table 2.

The site in question is situated in the chernozem area of the Lower Ohře Lowland which has been settled since Neolithic times and is characterized by well-preserved steppe biocoenoses.

The 5 m thick depositional sequence include a monotonous malacofauna consisting mainly of open wetland and small water bodies species associated with dry to mesic grassland species in rather high amounts coming from adjacent valley slopes. Woodland elements (main ecogroup A) are very rare, being probably derived from stream drifts transported from the spring area of the Suchý Brook which is situated at higher elevations out of the chernozem zone. This malacofaunal pattern is characteristic of dry chernozem areas settled since the early Neolithic.

Table 7. Ctiněves-Hýkovina (Central Bohemia), malacocoenoses reflecting peculiar environmental conditions at the Plio/Pleistocene boundary

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species		Layer		
				A	B	
A	1	(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	+	+	
		(!)	<i>Vertigo pusilla</i> MÜLLER	+	+	
	2	W(S)	(!)	cf. <i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	+	+
		!!	<i>Gastrocopta serotina</i> LOŽEK	+	+	
3	(G)	<i>Clausilia pumila</i> C. PFEIFFER	-	+		
B	4	(+)	<i>Granaria frumentum</i> (DRAPARNAUD)	+	+	
		+	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	+	+	
		(+)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLLER)	+	+	
		!!	<i>Truncatellina callicratis</i> (SCACCHI)	+	+	
	5			<i>Pupilla</i> sp. (alpicola group)	+	+
(!)			<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSSAC)	+	+	
(+)			<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	+	+	
G			<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	+	+	
(G)			<i>Vertigo pygmaea</i> (DRAPARNAUD)	+	+	
C	6	(!)	<i>Cochlicopa lubricella</i> (PORRO)	+	+	
		(!)	<i>Euomphalia</i> cf. <i>strigella</i> (DRAPARNAUD)	+	+	
	7	Me	(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	-	+
			(+)	cf. <i>Trichia sericea</i> (DRAPARNAUD)	+	-
		R(W)	(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	+	+
			G	<i>Vertigo</i> cf. <i>alpestris</i> ALDER	+	-
8	+	<i>Succinella oblonga</i> (DRAPARNAUD)	+	+		
D	9	(G)	<i>Vertigo angustior</i> JEFFREYS	+	+	
Number of species				20	20	

Explanation see Tab. 2.

The deposit in question consists of loams high in CaCO₃ with coarse basalt scree and horizons of brown plastosols at the foot of a basalt dome (Mt. Říp). Layer A is a basalt scree at the basis of the sequence, B is a brown loam in the middle part. The whole deposit is Latest Pliocene or Earliest Pleistocene in age. Both snail assemblages consist of species which do not coexist at present due to very different ecologic requirements: *Discus ruderatus* – *Chondrula tridens* – *Truncatellina callicratis* – *Helicopsis striata* – *Vertigo angustior* – *V. pusilla* as well as the extinct *Gastrocopta serotina*. It may be assumed that ecologic requirements of many species changed since this time. Such a fauna may reflect a patchwork of woods and open places under moderate climatic conditions differing from those in later Quaternary phases.

climatic changes based on malacofauna is much less distinct although some groups may provide important ecologic data (*Pisidium* – MEIER-BROOK 1975). Traceable differences between warm and cold intervals in continental steppe areas in the East as well as in strongly oceanic regions of south-west Europe are equally less expressed. This regional differentiation is, however, still poorly treated which is also true of South Europe due to lack of trustworthy fossil evidence, although many valuable discoveries can be expected as suggested by several available records (BRUNNACKER et al. 1969).

COMMENTS ON SELECTED SPECIES

Carychium tridentatum (RS.) – appears at the beginning of the Holocene and shows a very rapid increase in the Late Atlantic which coincides with abrupt decrease in *Vallonia costata* (MÜLL.). Consequently it characterizes the postglacial climatic optimum at which time it occurs in a number of habitats where it is extinct at present. It is frequent also in interglacial deposits.

Cochlicopa species – *C. lubrica* (MÜLL.) and *C. nitens* (GALL.) survive the glacials (*C. lubrica* locally in loess),

Table 8. Snail assemblages from Pleistocene footslope deposits

Ecologic and biostratigraphic characteristics	List of species	Farkašovo			Bank of Slaná						
		11	10	5	16	11b	6				
1	!	<i>Aegopinella "nitens/minor"</i>	1	-	-	-	-	-			
	!	<i>Causa holosericea</i> (STUDER)	1?	1?	-	-	-	-			
	(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	-	1	-	1?	1?	-			
	(!)	<i>Faustina faustina</i> (ROSSMÄSSLER)	10	13	2	116	24	18			
	!	<i>Helicodonta obvoluta</i> (MÜLLER)	-	-	-	3	2	1			
	!	<i>Isognomostoma isognomostomos</i> (SCHR.)	-	-	-	7	5	1			
	!	<i>Monachoides incarnatus</i> (MÜLLER)	-	-	-	-	1	-			
	(G)	<i>Oxychilus depressus</i> (STERKI)	4	2	-	-	-	1?			
	!	<i>Petasina unidentata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	-	1	-	-			
	!!	<i>Soosia diodonta</i> (FÉRUSSAC)	-	-	-	-	1	-			
	!	<i>Vitrea diaphana</i> (STUDER)	-	-	-	-	3	-			
A	W(M)	(+)	<i>Arianta arbustorum</i> (LINNÉ)	-	-	-	1	-	2		
		!	<i>Limax</i> sp.	-	-	-	-	1	-		
			<i>Oxychilus</i> sp.	-	-	-	-	1	-		
		G	<i>Semilimax kotulae</i> (WESTERLUND)	-	-	-	-	1	-		
		W(S)	(!)	<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	-	-	-	1	-	-	
	<i>Cochlodina cerata</i> (ROSSMÄSSLER)		1	1?	-	3?	3	1			
3	W(H)	(+)	<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	26	20	7	16	3	1?		
		(G)	<i>Monachoides vicinus</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	-	1	-	-		
		(+)	<i>Vestia turgida</i> (ROSSMÄSSLER)	-	-	1	1?	-	-		
B	4	S	(+)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLLER)	-	-	-	1	-	-	
			+	<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	2	5	23	2	3?	-	
			(+)	<i>Pupilla triplicata</i> (STUDER)	-	5	-	-	-	-	
		XL	(G)	<i>Chondrina clienta</i> (WESTERLUND)	-	-	-	-	2	-	
5			(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	13	11	10	-	3?	-	
			++	<i>Vallonia tenuilabris</i> (A. BRAUN)	-	-	12	2?	-	-	
C	7			<i>Milax</i> sp. (?rusticus)	-	-	-	1	-	-	
			Me	(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	-	-	-	1	-	-
				+	<i>Trichia "hispidia/sericea"</i>	-	-	-	-	-	1
				!	<i>Vitrea contracta</i> (WESTERLUND)	-	-	-	8	-	1
			R(W)	(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	40	21	31	43	17	2
				!	<i>Laciniaria plicata</i> (DRAPARNAUD)	-	-	-	9	14	2?
				(+)	<i>Orcula dolium</i> (DRAPARNAUD)	205	151	46	27	7	-
	G	<i>Vertigo alpestris</i> ALDER	-	1	2	1	3	1			
8			(!)	<i>Columella</i> sp.	-	-	-	1	-	-	
			+	<i>Succinella oblonga</i> (DRAPARNAUD)	1?	-	25	-	-	-	
			(G)	<i>Vertigo substriata</i> (JEFFREYS)	-	-	-	1	-	-	
D	9	(+)	<i>Succinella cf. putris</i> (LINNÉ)	-	-	-	2	1	-		
Number of species				11	12	10	24	20	12		

Explanation see Table 2.

At Farkašovo (southern foot of the Low Tatra Mts in Central Slovakia) medium coarse screes with loess-like matrix include snail assemblages consisting partly of characteristic (*Pupilla*, *Vallonia tenuilabris*, *Succinella oblonga*) or local (*Vitrea crystallina*, *Clausilia dubia*, *Orcula dolium*) loess species, partly of species which occurred during the loess phases in moister uplands out of the loess zone (*Faustina faustina*, *Oxychilus depressus*, *Vertigo alpestris*). In the Slaná Valley (Slovak Karst, SE Slovakia) near Brzotín a very thick deposit of screes rich in clayey loamy matrix contain mixed malacocoenoses with a number of rather demanding woodland snails which probably survived the glacials in protected areas of Carpathian Foothills (*Faustina faustina*, *Cochlodina cerata*, *Laciniaria plicata*). In both cases the malacofauna reflects a parkland. A precise placing of the Slaná-Valley local fauna into the sequence of Quaternary climatic cycle remains problematic.

Table 9. Pavlov-vineyard: Molluscan faunas from cryoclastic debris (grèzes litées)

Ecologic and biostratigraphic characteristics		List of species		Layer			
				A	B	C	
A	1	!	<i>Aegopinella nitens/minor</i>	+	-	-	
		(G)	<i>Discus ruderatus</i> (FÉRUSSAC)	+	-	-	
		!	cf. <i>Isognomostoma isognomostomos</i> (SCHR.)	+	-	-	
		!	<i>Vitrea subrimata</i> (REINHARDT)	+	-	-	
2	W(S)	(!)	<i>Fruticicola fruticum</i> (MÜLLER)	+	-	-	
		!!	<i>Gastrocopta theeli</i> (WESTERLUND)	+	-	-	
B	4	(+)	<i>Granaria frumentum</i> (DRAPARNAUD)	+	+	+	
		+	<i>Helicopsis striata</i> (MÜLLER)	+	+	+	
		(+)	<i>Chondrula tridens</i> (MÜLLER)	+	+	+	
		+	<i>Pupilla sterri</i> (VOITH)	-	+	-	
		(+)	<i>Pupilla triplicata</i> (STUDER)	-	+	+	
	XL	(G)	<i>Chondrina clienta</i> (WESTERLUND)	+	-	-	
		(G)	<i>Pyramidula pusilla</i> (VALLOT)	+	-	+	
	5		+	<i>Pupilla muscorum</i> (LINNÉ)	-	+	-
			(!)	<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSSAC)	+	+	-
			(+)	<i>Vallonia costata</i> (MÜLLER)	+	+	+
			<i>Vallonia excentrica</i> STERKI	-	+	-	
++			<i>Vallonia tenuilabris</i> (A. BRAUN)	-	+	-	
(G)			<i>Vertigo pygmaea</i> (DRAPARNAUD)	-	+	-	
6	(!)	<i>Cochlicopa lubricella</i> (PORRO)	+	-	+		
C	7	(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (MÜLLER)	+	-	-	
		(+)	<i>Trichia</i> cf. <i>sericea</i> (DRAPARNAUD)	-	+	-	
	R(W)	(+)	<i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD	+	+	+	

Explanation see Table 2.

The deposit in question is situated at the southeastern foot of the Pálava Hills in South Moravia (Vienna Basin). It represents a sequence of cryoclastic debris (grèzes litées), probably of Middle Pleistocene age, with thin loess-like (layer B) or humic (C) intercalations. The lowermost (A) layer is a medium coarse scree with brownish red loamy matrix. The three incorporated molluscan assemblages represent equivalents of those from the basal part of a loess series – the lowermost one (A) a declining interglacial (woodland with open patches), the middle one (B) a cold oscillation (loess steppe of warmer type) and the uppermost one (C) a warmer early glacial interval (continental steppe with humic rendzina soils). The occurrence of *Granaria frumentum*, *Chondrina clienta*, *Pyramidula pusilla* and *Gastrocopta theeli* are of particular interest. All faunas reflect a peculiar environment characterized by the substrate consisting of fine angular limestone debris rather poor in matrix (cp. Fig. 9).

whereas *C. lubricella* (PORRO) appears in large quantities at the beginning of warm phases, particularly of the Holocene, often in localities where it is lacking at present.

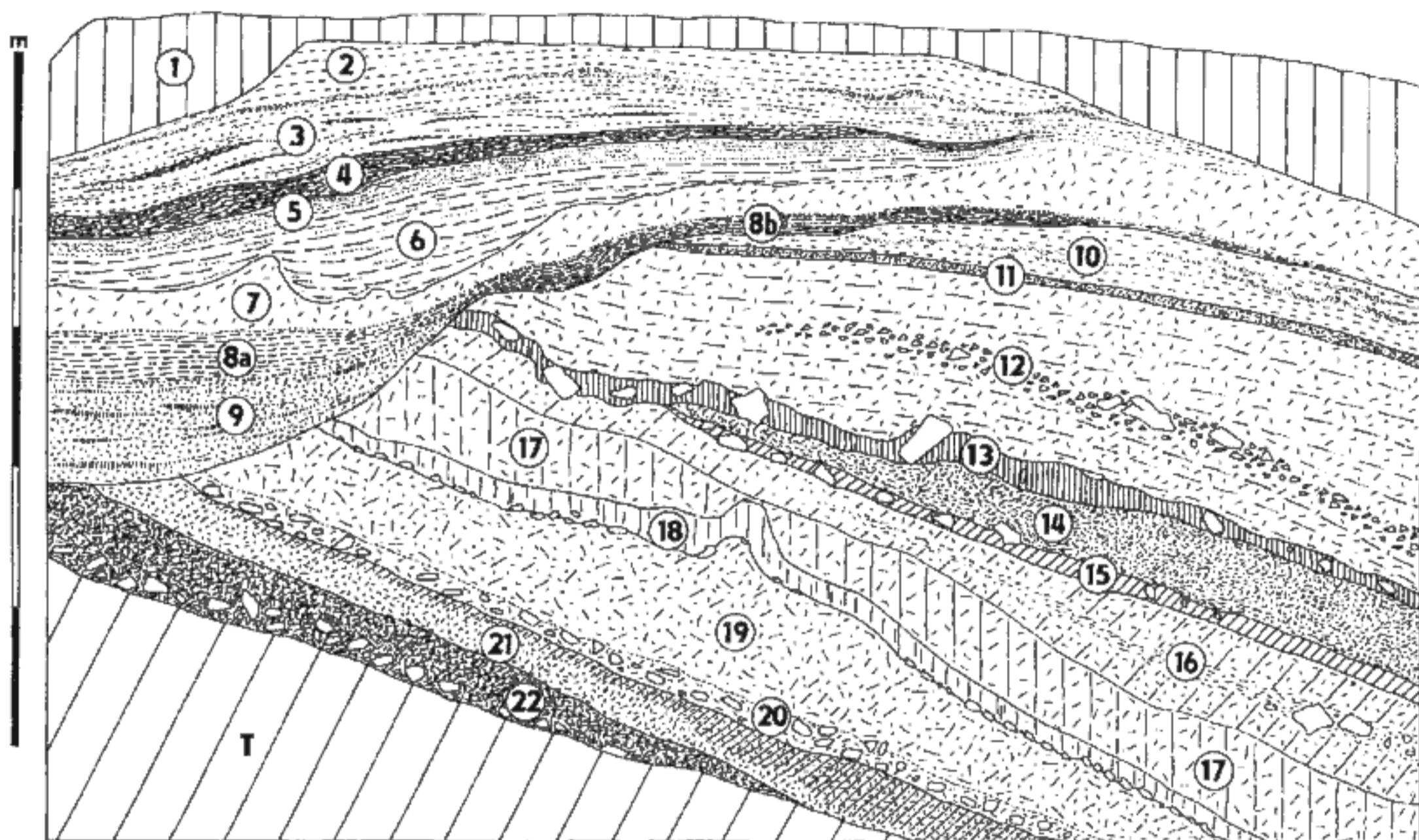
Pyramidula pusilla (VALLOT) – although it lives in cold high mountains environments at present, its Pleistocene records are very rare, both in glacials and interglacials. This fact is puzzling, since *Pyramidula* is confined to karstlands which are very rich in various sites with abundant fossil molluscan faunas (see *Chondrina*).

Vertigo species – *V. antivertigo* (DRAP.) and *V. angustior* JEFFR. are characteristic of moist meadows and nutrient-rich open wetlands where also *V. pygmaea* (DRAP.) lives in high numbers. In Holocene floodplain deposits they occur throughout the Holocene which sug-

gests that open habitats persisted in valleys during the whole Postglacial even in regions covered by woodland.

Granaria frumentum (DRAP.) – living at present in open warm-dry habitats in southern and southwestern Central Europe. It appears already in the early Holocene, but rises to the highest values only in the Holocene climatic optimum. Its occurrences are often situated in rocky open habitats forming patches within closed woodland areas which suggests that this is obviously due to higher temperatures. Nevertheless, in the Pleistocene it occurs in early glacial chernozems or even in certain loesses.

Chondrina species – their fossil occurrence corresponds to that of *Pyramidula* being very rare even in karstlands. Both *Chondrina* and *Pyramidula* are obvi-



9. Pavlov-Vineyards gravel pit (South Moravia) – the deposit in question consists of cryoclastic debris (Jurassic limestones) representing a peculiar environment strongly differing from that of the adjacent loess landscape. 1 – arable soil, 2, 3, 7, 9, 10, 12, 14, 17, 19 – angular cryoclastic debris (white, yellowish to light greyish brown), 8a, 13, 15, 21 – dark humic horizons (rendzina soils), 5, 11 – calcareous crusts, 6, 16, 18 – horizons rich in loess-like matrix, 20 – coarser scree, 4 – brownish red soil sediment, 22 – coarser scree with brownish red matrix, T – talus; (cp. Tab. 9, Fig. 10).

ously confined to very stony open environments (bare rocks, screens) as documented, for instance, by their occurrences in grèzes litées near Pavlov (S. Moravia) where *Ch. clienta* (WEST.) and *P. pusilla* (VALLOT) (Fig. 10) were recorded in several early glacial layers (Tab. 9, Fig. 9). Glacial occurrence of *Ch. clienta*, *Ch. tatica* LŽK and *Pyramidula* has been known also from the Mažarná Cave in the Velká Fatra Mts. (Central Slovakia), so that it seems to be possible that these species survived the glacial in the West Carpathians. By contrast, *Chondrina avenacea* (BRUG.) in the Bohemian Karst was recorded only in the Postglacial.

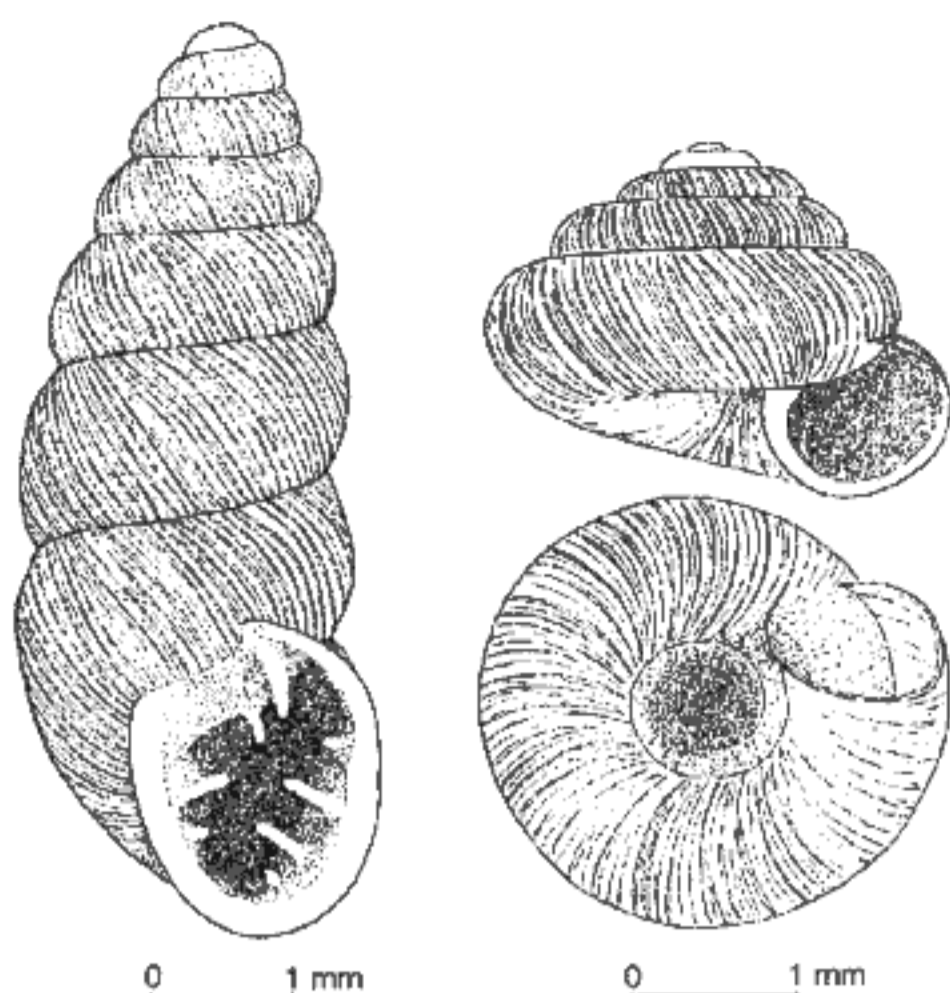
Pupilla species – all *Pupilla* species occur abundantly in loesses. They are very variable, their identification being sometimes difficult, particularly in the case of Pleistocene populations. At present, they are ecologically differentiated: *P. sterri* (VTH.) and *P. triplicata* (STUD.) are confined to warm-dry rocky habitats, *P. sterri* occurring even in the alpine belt; *P. muscorum* (L.) prefers today semi-xeric grasslands on soft soils, mostly in cultivated landscapes; *P. alpicola* (CHARP.) lives in calcareous wetlands.

Vallonia costata (MÜLL.) and *V. pulchella* (MÜLL.) – both species which coexist at present in numerous places show a strongly differentiated occurrence patterns in the past. *V. costata* occurs locally in loesses, currently in late glacial or early interglacial/postglacial phases, in which it attains its highest values. At present it tolerates also partly shaded habitats. By contrast, *V.*

puchella is purely heliophilous and much less frequent in Pleistocene deposits being mostly associated only with damp environments. It occurs in highest amounts in the Late Holocene, particularly in cultivated areas which it prefers also at present. This is also true of *V. excentrica* STERKI which is, however, more abundant in West Europe. *V. enniensis* (GREDLER) is a heliophilous element of moist lowland meadows, today endangered by human activities.

Discus ruderatus (FÉRUSAC) – is a well known index fossil widespread in the early Holocene with reduced present-day range confined to mid-European mountains and boreal forests. Its environmental requirements have been discussed by R. DEHM (1967). It is of interest that *D. ruderatus* lived in the Late Glacial and early Holocene mostly in environments which considerably differed from those of his present habitats. This is particularly documented by its associates, such as *Chondrula tridens* (MÜLL.), *Vallonia costata* (MÜLL.) or *Cochlicopa lubricella* (PORRO). *D. ruderatus* occurs also in various phases of the Pleistocene, particularly in early Pleistocene interglacials in malacocoenoses which suggest that it considerably changed its ecological requirements since this time (Tab. 3, 7).

Semilimax kotulae (WESTERLUND) – this species living at present in montane to alpine belts occurs in small numbers in loesses and other glacial (incl. of Late Glacial) sediments at lower elevations, particularly in hilly areas where it disappeared during the earliest Holocene.



10. *Chondrina clienta* (WESTERLUND) and *Pyramidula pusilla* (VALLOT) – epilithic calcicolous snails confined to bare limestone rocks, very rare in Pleistocene deposits. They probably survived the glacial phases in well-sheltered karstland habitats within their present-day mid-European range (cp. Tabs. 9, 2, Pl. II/2).

Aegopis verticillus (LAMARCK) – East Alpine-Dinaric element, index species of interglacials in the area of mid-European uplands to highlands as well as of the West Carpathians. By contrast, in the Postglacial it occupied only a limited area north of the Alps in the southern half of the Bohemian Massif only during the second half of the Holocene (Tab. 2).

Aegopinella minor (STABILE) – only fully developed adult shells enable this species to be identified on conchological basis. Its expansion occurred in the early Postglacial, when *Ae. minor* extended even into the montane belt where it is extinct at present (high limestone Carpathians). In comparison with other *Aegopinella* species it prefers rather dry often semi-open habitats.

Perpolita petronella (L. PFEIFFER) – occurs in high amounts in the early Postglacial, usually in wetland contexts; its range became reduced since the beginning of climatic optimum.

Oxychilus species – only *O. depressus* (STERKI) and *O. glaber* (ROSSM.) were recorded in the Pleistocene of Central Europe; *O. glaber* very rarely in old interglacials (Mladeč), *O. depressus* also in glacial contexts. Other *Oxychilus* species are very young Late Holocene or modern immigrants.

Cecilioides acicula (MÜLLER) – in Central Europe a modern immigrant mostly confined to calcareous soils in cultivated areas. The shells of this subterranean species are often replaced into deeper strata which leads to false dating of such records.

Cochlodina cerata (ROSSMÄSSLER) – in the West Carpathians this species has been recorded in low numbers in glacial deposits which indicates that it might survive the glacial in the area of its present distribution. Al-

though it prefers woods and shaded places, it is able to live also among rocks and screes or under stones on open hillsides, especially at higher altitudes.

Clausilia dubia DRAPARNAUD – numerous records in mid-European glacial deposits inclusive of loesses, partly out of its recent range, indicate that *Cl. dubia* may be considered glacial relict in a number of areas, particularly at lower elevations.

Bulgarica cana (HELD) – a number of records from deposits of the Postglacial climatic optimum document that this dendrophilous woodland species considerably reduced his range during the Late Holocene. Scattered occurrences in interglacial climatic optima.

Fruticicola fruticum (MÜLLER) – occurs in a wide range of habitats from riverine forests to semi-xeric scrub, bushes or hedgerows. In the Pleistocene past it mostly reflects environments rich in ecotones, such as edges of woods, i. e. parklands. Therefore it is characteristic of the transition periods between cold and warm phases as well as of warmer intervals in early glacials. It is abundant in the first half of the Holocene, later its range becomes gradually reduced. In most cases it occurred together with *Euomphalia strigella* (DRAP.).

Helicellinae – only *Helicopsis striata* (MÜLL.) is aboriginal in Central Europe occurring frequently in steppe phases of the Pleistocene and early Holocene, particularly in loesses and chernozem soils. Other *Helicellinae* colonized Central Europe only during the latest Holocene and their invasion continues also at present (*Cernuella neglecta* (DRAP.) in Central Germany and Bohemia).

Trichia hispida (L.) and *Tr. sericea* (DRAP.) – both closely related species occur abundantly in loesses; *Tr. hispida* in the Middle and Late Pleistocene, *Tr. sericea* in older glacials (early Middle and Old Pleistocene). The relation of the loess races of *Tr. hispida* and *Tr. sericea* to living populations has not been cleared until now. In certain areas, for instance in the Bohemian Karst, *Tr. sericea* is characteristic of the first half of the Holocene, later it became extinct, although it lives in other areas of inner Bohemia.

Faustina cingulella (ROSSM.) – rupestral snail living on limestone rocks in the subalpine to alpine belts of the West Carpathians. In glacial phases it lived at lower elevations (corresponding to the present submontane belt), where it survived the cold-climate periods.

Helix pomatia – the Roman snail is an important index fossil of interglacials in the younger half of the Pleistocene. During early Holocene it recolonized Central Europe south of great northern lowlands, at present it lives in highest amounts in cultivated areas.

CONCLUSIONS

The aim of this study was to present a review of available observations on the palaeoecological significance of Quaternary molluscs, particularly on their contribution to the knowledge of environmental conditions in the

recent geological past – the Quaternary. Our results based on evidence from Central and Western Europe show that fossil shells may elucidate a number of palaeoenvironmental problems of the Quaternary Era. The major conclusions may be summarized as follows:

1. The study of fossil malacofaunas covers a wide range of habitats and environments, so that it enables the landscape development to be reconstructed in considerable details.

2. In a number of regions Mollusca provide the main evidence of palaeoenvironmental development and stratigraphy of the Quaternary due to lack of other groups of fossils. This is particularly true of warm-dry regions densely settled since prehistoric times.

3. Fossil molluscs play an important role in Quaternary ecostratigraphy since they give the possibility to identify precisely particular phases of the Quaternary climatic cycle in close correlation with sediment and soil development.

4. Within broad chronological context they provide also a number of chronostratigraphic data, particularly with respect to the gradual retreat of several Pleistocene species extinct at present or living in remote regions.

5. Multilateral application of molluscs to problems of the Quaternary Era still suffers from lack of contextual analyses, since correlation with further main groups of Quaternary fossils, i. e. with plants and vertebrates, remains poorly known even today and a number of regions where fossil molluscs undoubtedly occur in abundance have not been malacologically examined.

Translated by the author

Recommended for print by J. Vašítko

References

- ALEXANDROWICZ, S. W. (1987): Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych (Malacological analysis in Quaternary research). – *Geologia*, 12, 1–2, 240 pp. Kraków.
- BRUNNACKER, K. - BASLER, DJ. - LOŽEK, V. - BEUG, H. J. - ALTEMÜLLER, H. J. (1969): Zur Kenntnis der Löss im Neretva-Tal. – *Neu. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 132, 2, 127–154, 10–14. Stuttgart.
- DANILOVSKIJ, I. V. (1955): Opornyj litologo-stratigrafičeskij razrez otložnij skandinavskogo oledeneniya ruskoj ravniny i rukovodijaščije četvertyčnyje molljuski. – *Trudy VSEGEI*, N.S., 9, 202 pp, I–XXII, 1 tab. Moskva.
- DEHM, R. (1967): Die Landschnecke *Discus ruderatus* im Postglazial Süddeutschlands. – *Mitt. d. Bayer. Stsamml. f. Pal. u. hist. Geol.*, 7, 135–155. München.
- EVANS, J. G. (1972): Land Snails in Archaeology. – *Studies in Archaeol. Science*, 436 pp. Seminar Press, London-New York.
- FALKNER, G. (1969): Die Bearbeitung ur- und frühgeschichtlicher Molluskenfunde. – *DFG Forschungsber.*, 15, 112–140, 7–8.
- FUHRMANN, R. (1973): Die spätweichselglaziale und holozäne Molluskenfauna Mittel- und Westsachsens. – *Freiberg. Forsch.-H.*, C 278, Pal., 121 pp., 1–21. Leipzig.
- FÜKÖH, L. - KROLOPP, E. - SÜMEGI, P. (1995): Quaternary Malacostratigraphy in Hungary. – *Mal. Newslet., Suppl.* 1, 219 pp. Gyöngyös.
- GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwassermollusken. – 3. Aufl., 224 pp., I–XXXIII. K. G. Lutz, Stuttgart.
- HORÁČEK, I. - LOŽEK, V. (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary Past: scope of the approach and selected results. – *Rozpr. Čs. Akad. Věd, Ř. mat. příř. Věd*, 98, 4, 102 pp. Praha.
- KERNEY, M. P. (1977): British Quaternary non-marine Mollusca: a brief review. – *Brit. Quat. Studies, Rec. Adv.*, 31–42. Clarendon Press, Oxford.
- KÖRNIG, G. (1966): Die Molluskengesellschaften des mitteldeutschen Hügellandes. – *Mal. Abh.*, 2, 1, 1–112. Dresden.
- KOVANDA, J. (1995): Revision of fossil molluscs of the upper part of the talus cone profile at the Stránská Skála Hill near Brno. – *Anthropos ser.*, 26 (N.S. 18), 127–136. Brno.
- KOWALKOWSKI, A. - BERGER, L. (1966): Zastosowanie metody paleomalakologicznej do badań nad rozwojem gleb w holocenie (Palacomalacological analysis in Investigations on Development of Soils in Holocene). – *Fol. Quat.*, 23, 27 pp. 1. Kraków.
- LOŽEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. – *Rozpr. Ústř. Úst. geol.*, 31, 374 pp., I–XXXII, I–IV. Praha.
- (1965a): Das Problem der Lössbildung und die Lössmollusken. – *Eiszeitalter u. Gegenw.*, 16, 61–75. Öhringen.
- (1965b): The relationship between the development of soils and faunas in the warm Quaternary phases. – *Sbor. geol. Věd, Antropozoikum*, 3, 7–33, I–III. Praha.
- (1967): Beiträge der Molluskenforschung zur prähistorischen Archäologie Mitteleuropas. – *Ztschr. Arch.*, 1, 88–138. Berlin.
- (1972): Holocene Interglacial in Central Europe and its Land Snails. – *Quat. Research*, 2, 3, 327–334. New York-London.
- (1976): Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen. – *Rozpr. Čs. Akad. Věd, Ř. mat. příř. Věd*, 86, 8, 97 pp., 10 tab. Praha.
- (1980): Quaternary Molluscs and Stratigraphy of the Mažarná Cave. – *Čs. Kras*, 30, 67–80, 2 tab. Praha.
- (1982): Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluskenbestände in Mitteleuropa. – *Rozpr. Čs. Akad. Věd, Ř. mat. příř. Věd*, 92, 1, 106 pp., 1–8, 1–3. Praha.
- (1986): Mollusca analysis. – In: Berglund, B. E. (Ed.): *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, Chapt. 36, 729–740. J. Wiley & sons. Chichester.
- (1991): Molluscs in loess, their paleoecological significance and role in geochronology – Principles and Methods. – *Quaternary International*, 7/8: 71–79. Pergamon Press, Oxford.
- (1993): Diversity changes in mid-european molluscan fauna during the Postglacial. – *Ekológia*, 12, 3, 247–258. Bratislava.
- MANIA, D. (1973): Paläoökologie, Faunenentwicklung und Stratigraphie des Eiszeitalters im mittleren Elbe-Saalegebiet auf Grund von Molluskengesellschaften. – *Geologie*, 21, Bh. 78/79, 175 pp., 3. Beil. Berlin.
- MEIER-BROOK, C. (1975): Der ökologische Indikatorwert mitteleuropäischer *Pisidium*-Arten (Mollusca, Eulamellibranchia). – *Eiszeitalter u. Gegenw.*, 26, 190–195. Öhringen.
- PUISSÉGUR, J.-J. (1976): Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. – *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 3, 241 pp., pl. 1–28. Dijon (Paris).
- ROUSSEAU, D.-D. (1991): Statistical Analyses of Loess Molluscs for Paleoecological Reconstructions. – *Quaternary International*, 7/8, 81–89. Oxford.

SCHOTT, C. (1934): Kanadische Biberwiesen, ein Beitrag zur Frage der Wiesenbildung. – Z. Gesell. Erdkde. Berlin, 370 bis 374. Berlin.

TAYLOR, D. (1965): The study of Pleistocene nonmarine mollusks in North America. – The Quat. of U.S., 597–611. Princeton University Press, Princeton.

WALDÉN, H. V. - GÄRDENFORS, U. - WÄREBORN, I. (1992): The impact of acid rain and heavy metals on the terrestrial mollusc fauna. – Proc. 10th Malac. Congress, 425–435. Tübingen.

WÄREBORN, I. (1969): Land molluscs and their environments in an oligotropic area in southern Sweden. – Oikos, 20, 2, 461–479. Copenhagen.

Paleoekologie kvartérních měkkýšů

(Resumé anglického textu)

VOJEN LOŽEK

Předloženo 29. září 1998

Měkkýši patří mezi nejhojnější fosilie kvartéru a často se hojně vyskytují tam, kde jiných kvartérních fosilií je nedostatek. Přesto nejsou dodnes plně doceněni a využiti, což souvisí s nedostatečnou znalostí jejich ekologie v korelaci se sedimentačním prostředím kvartérních uloženin, nehledě k tomu, že zpracováním fosilních malakofaun byli často pověřováni zoologové, kteří je sice dovedli dobře určit, neměli však bližší představu o poměrech v kvartéru, takže určený materiál nebyli s to řádně vyhodnotit. Nutno zdůraznit, že podrobné členění kvartéru se opírá o klimatické změny, které se odrážejí nejen ve vývoji fauny a flóry, nýbrž i ve změnách různých sedimentů a půd. Určitý sediment nebo půda jsou složkami téhož ekosystému jako fauna v nich zachovaná, takže malakostratigrafie kvartéru se opírá především o ekostratigrafická data.

Úspěšné využití měkkýšů v kvartérní ekostratigrafii vyžaduje splnění dvou základních podmínek:

1. Znalost vztahu měkkýšů k prostředí, tj. k podnebí, substrátu, vegetaci i k pravěkému osídlení včetně poznatků o rychlosti šíření jednotlivých druhů.

2. Korelace malakofauny s prostředím jednotlivých fází kvartérního klimatického cyklu, charakterizovaným na základě dalších, zejména sedimentologických a pedologických kritérií. To umožňuje správné uplatnění poznatků o ekologii současných měkkýšů v kvartérní minulosti, zejména při hodnocení těch společenstev, která nemají recentní analogii (zvl. spraše). Další podmínkou je sběr a zpracování fosilních schránek přizpůsobený požadavkům výzkumu kvartéru. Schránky i jejich úlomky musí být získány ze všech fosiliferních vrstev dokonale očištěných a podrobně stratifikovaných profilů, pokud možno v počtu umožňujícím statistické vyhodnocení. Krom vlastního určení musí kvartérní malakozoolog znát možnosti přínosu ulit do fosiliferních vrstev, což dovoluje rozlišit, zda jde o jedinou malakocenózu nebo celý soubor různých společenstev, i rozlišení složky autochtonní, tj. druhů žijících přímo v sedimentačním prostoru, od složky parautochtonní, zahrnující ulity transportované ze širšího okolí, nehledě k složce alochtonní, k níž náleží ulity přemístěné ze starších uloženin.

Takto získané výsledky je pak třeba porovnat se současným stavem na zkoumané lokalitě a stanovit rozdíly v ekologických nárocích jednotlivých faun i ve výskytu jednotlivých druhů, popř. společenstev.

Díky splnění popsaných předpokladů se podařilo v širším středoevropském prostoru stanovit poměrně podrobnou korelaci mezi sedimenty a půdami jednotlivých fází kvartérního klimatického cyklu a příslušnými společenstvy měkkýšů. Týká se to zejména sprašových sérií, které poskytují nejuplněnější údaje. Optimální podmínky poskytují nízké teplé pahorkatiny a krasová území. V této oblasti ležící v sousedství dvou velkých zalednění, severoevropského a alpského, se také nejvýrazněji projevují rozdíly mezi jednotlivými klimatickými výkyvy; v rovinnatých severních nížinách, na stepních planinách východní Evropy nebo ve výrazně oceánských oblastech na západě jsou tyto rozdíly méně výrazné.

Podobně jako dnešní malakofauna byly i kvartérní malakocenózy diferencovány podle výškových vegetačních stupňů, vykazovaly regionální rozdíly, nápadné zejména v teplých obdobích, ale sledovatelné i v monotónních společenstvech spraší. K tomu přistupovaly změny v čase, i když základní schéma cyklického vývoje zůstávalo zachováno. Na přechodu různých klimatických fází se projevovaly sukcese společenstev, navazující na sukcese fytoocenóz a vývoj půd. Tyto rozdíly lze využít zejména při podrobném členění teplých období, především postglaciálu, kdy lze rozlišit i jednotlivé migrační směry a konfrontovat je s různými překážkami, např. s vytvořením odlesněné kulturní krajiny počínaje neolitem, která zamezila další migraci některých lesních druhů. Lze zachytit i změny stanovištních nároků některých druhů oproti dnešnímu stavu, což platí zejména pro některé členy sprašových společenstev a pro fauny ze starého pleistocénu.

Uvedená zjištění vrhají světlo i na některé dosud diskutované problémy, především na otázku reliktnů, zejména přežívání teplomilných prvků během glaciálu, dále pak na podrobné zachycení základních vegetačních formací, především lesa a stepi na menších plochách, což hraje významnou úlohu ve správném pochopení postglaciálního vývoje živého světa střední Evropy a jeho současného stavu.

Ukázalo se rovněž, že z hlediska rekonstrukce minulých přírodních podmínek vykazují malakocenózy různých typů stanovišť rozdílnou výpovědní hodnotu. Společenstva vodní a mokřadní a do jisté míry i společenstva luční až stepní se vyznačují podstatně menšími změnami v průběhu glaciálů a interglaciálů než společenstva lesní, která zahrnují největší počet vůdčích druhů jak z hlediska ekostratigrafie, tak chronostratigrafie.

Z předchozího rozboru vyplývají tyto základní výsledky:

1. Studium fosilních malakofaun zachycuje velmi širokou škálu různých typů prostředí, takže umožňuje rekonstruovat obraz vývoje krajiny do značných podrobností.

2. V řadě oblastí jsou měkkýši hlavním zdrojem biologické informace o vývoji prostředí i stratigrafii kvartéru vzhledem k nedostatku jiných druhů fosilií. Jde především o suché teplé krajiny, osídlené již v hlubokém pravěku.

3. Fosilní měkkýši se plně uplatňují v rámci ekostratigrafie kvartéru tím, že umožňují přesnou identifikaci jednotlivých fází kvartérního klimatického cyklu v těsné korelaci s vývojem sedimentů a půd.

4. V širším časovém rámci poskytují i řadu cenných chronostratigrafických dokladů, především vzhledem k postupnému mizení dnes již vymřelých pleistocenních druhů a v regionálním rámci i k výskytu nových imigrantů, což platí především pro postglaciál.

5. Klimatické změny, zejména střídání teplých a studených období, se nejvýrazněji projevují ve změnách malakocenóz v teplých suchých pahorkatinách až vrchovinách, kde společenstva glaciální otevřené krajiny vždy vystřídala v teplých obdobích plně rozvinutá lesní společenstva. V rovinnatých oblastech s převahou vodních a mokřadních malakocenóz, stejně jako na stepních rovinách, jsou rozdíly v malakofauně méně výrazné.

6. Všeestranné využití kvartérních měkkýšů je dosud v počátcích, i když první kroky byly již učiněny. Zbývá provést přesnější korelaci s dalšími hlavními skupinami kvartérních fosilií, rostlinami a obratlovci, a rovněž zbývá dosud mnoho oblastí, kde se kvartérní měkkýši nepochybně hojně vyskytují, nebyli však zatím blíže zkoumáni, což platí především pro hornaté části jižní Evropy.

Vysvětlivky k tabulkám

Tabulka 1. Měkkýši evropských spraší.

Všeobecně rozšířené sprašové druhy; regionální/místní sprašové druhy; příležitostně druhy spraší; druhy bažinných spraší. Všechny sprašové druhy mohou žít v otevřené krajině, většina z nich i v drsných teplotních i vlhkostních podmínkách.

Tabulka 2. Pustý žleb v Moravském krasu: vývoj malakofauny od viselského pleniglaciálu.

Z – vchod j. Pustožlebské Zazdění – vrstva II: sprašovitá hlína s ostrohrannou drtí, konec pleniglaciálu. Malakocenóza pozůstává z nečetných druhů, zčásti význačných pro spraše (*H. striata*, *P. sterri*, *S. oblonga*), zčásti pro sprašovité uloženiny vyšších poloh (*Arianta*, *S. kotulae*). Nález *Pyramiduly* dokládá její přežití během glaciálu. Společenstvo odpovídá kamenitým holím v drsném podnebí.

Š – Štajgrovka – světle hnědý jemně písčité pěnovec na bázi pěnovecového ložiska. Druhově dosti bohatá malakofauna je klimaticky nenáročná a odpovídá převážně otevřené krajině. Zahrnuje ovšem i druhy indikující počátek oteplení (*G. frumentum*, *Ch. clienta*, *C. tridentatum*) a přechod k parkovité krajině (*F. fruticum*, *V. pusilla*).

P – Současná malakofauna ze dna Pustého žlebu – příklad plně rozvinutého společenstva teplého období s převahou bohatých lesních malakocenóz s některými vůdčími druhy interglaciálů jako *Ae. verticillus*, *D. perspectivus* etc. Druhy otevřené krajiny pocházejí ze skalních stěn. Příklad postglaciálního ekvivalentu interglaciálních malakofaun.

Obecné vysvětlivky k tabulkám 2–9

Ekologické charakteristiky

Hlavní ekologické skupiny: A – les všeobecně, B – otevřená krajina všeobecně, C – les i bezlesí, D – mokřady a vodní stanoviště.

Ekologické skupiny: 1 – zapojený les, 2 – převážně les, místy i polootevřená až bezlesá stanoviště: W(M) – svěží, W(S) – suchá, W(H) – vlhká, 3 – zamokřené lesy, luhy, olšiny, 4 – xerothermní bezlesí nebo skály: S – všeobecně, XL – vápencové skály, S(W) – částečné zastínění, 5 – bezlesí všeobecně (vlhké louky až stepi); les i bezlesí: 6 – převážně suché, 7 – svěží nebo různé: Me – všeobecně, MR – svěží skalní stanoviště, R(W) – skály i lesní sutě, 9 – mokřady, břehy vod, 10 – vody.

Biostratigrafické charakteristiky

+ – význačné sprašové druhy, ++ – vůdčí sprašové druhy, (+) – místní a náhodně sprašové druhy, G – druhy přežívající glaciál mimo pásmo spraší, (G) – dtto, jako relikty, ! – druhy teplých období, !! – vůdčí druhy interglaciálů, (!) – eurytermní druhy teplých období, M – moderní (postglaciální) imigranti, +?, 3? – přibližné určení, (+)(2) – alochtonní (přemístěné) ulity.

Tabulka 3. Malakofauny vápnných močálů z různých klimatických fází.

A – Únětice – Holý vrch (u Prahy): sypký pěnovec v nadloží 90 m terasy Vltavy, v současnosti ležící 50 m nad nivou Únětického potoka (přítoku Vltavy) ve velmi suchém prostředí. Časná fáze cromerského interglaciálu vyznačující se mimořádnou stanovištní i druhovou diverzitou. Většina druhů je lokálně i regionálně vyhynulá. Ložisko se vytvořilo na úpatí svahu na okraji široké říční nivy s močály a tůňmi lemovanými teplými háji s otevřenými xerothermními ploškami na přilehlých svazích.

B – Ružbachy – Horbek (Spišská Magura, severní Slovensko): sypký pěnovec na bázi mocného tělesa středopleistocenních travertinů. Bohatě vlhkomilné malakocenózy z vlhké, patrně pozdně glaciální fáze, charakterizované chyběním druhů hlavní ekoskupiny A, s převahou nenáročných prvků otevřené krajiny (B) a indiferentů (C) s příměsí několika plžů, převážně vázaných na drobné vody. Společenstvo odpovídá převážně otevřené krajině v drsných klimatických podmínkách.

C – Dolní Chabry u Prahy, cihelna. Čočkovitá vložka slínů ve spraši viselského pleniglaciálu obsahující společenstvo, které pozůstává zčásti ze sprašových, zčásti velmi nenáročných bažinových druhů (*Pupilla alpicola*, *Vertigo genesii*, *Pisidium stewarti*) a odpovídá menšímu mokřadu v glaciální sprašové stepi.

Tabulka 4. Skalní útes Martinka na Pálavě (jižní Morava) – změny měkkých společenstev na úpatí stěny od viselského pleniglaciálu.

Pálavu budují vertikální útesy jurských vápenců tvořící drobně izolované pohoří uprostřed nížin Vídeňské pánve. Studované ložisko se nachází na jejich sz. úpatí.

A – světle okrová sprašovitá hlína s roztroušenými bloky vápence – viselský pleniglaciál. Chová velice chudou malakofaunu zastoupenou vůdčím pleniglaciálním druhem *Pupilla loessica*, což odpovídá prostředí chladné stepi opětovně narušované pohyby blokových sutí.

B – světle hnědošedé ostrohranné drtě s hlinitou výplní a roztroušenými balvany – viselský pozdní glaciál. Druhově chudé společenstvo bezlesé krajiny zahrnuje několik vlhkomilnějších prvků (*Arianta arbustorum*, *Cochlicopa lubrica*) i druhů s vyššími nároky na teplotu, což odpovídá chladné parkovité krajině charakterizované mozaikou suchých až svěžích trávníků s menšími plochami křovin.

C – středně hrubé sutě s kyprou tmavošedou humózní výplní s množstvím ulit. Plně rozvinutá malakofauna svěžihého až mírně vlhkého lesa odpovídá zapojenému, převážně svěžímu lesu, význačnému pro nejvlhčí fázi holocenního klimatického optima (časný atlantik). Deset druhů je dnes regionálně vymřelých (srov. sloupec R). Xerothermní prvky otevřené krajiny pocházejí z přilehlých skalních stěn.

R – v dnešní ochuzené fauně převažují xerothermní druhy bezlesí, lesní složka je silně redukována. Během druhé poloviny holocénu byla studovaná oblast hustě osídlena, odlesněna a zestepněna.

Tabulka 5. Mladeč-Třesín (severní Morava): pleistocenní malakofauny z jeskyní ve srovnání se současným společenstvem plžů.

A – rudé jílovité hlíny se sutí ve Velké Mladečské jeskyni; lesní společenstvo časně středopleistocenního (tj. předholsteinského) interglaciálu s vysokým podílem vyhynulých nebo regionálně vymřelých druhů, zčásti západoevropského rázu. Hlavní ekoskupina otevřené krajiny (B) není zastoupena.

B – žlutavá jeskynní hlína odkrytá v jeskynní léčebně: malakofauna pozůstává převážně z druhů otevřené krajiny (hlavní ekoskupina B), avšak obsahuje i přemístěné úlomky druhů interglaciálních (hlavní ekoskupina A).

C – dnešní malakofauna kopce Třesín představující moderní ekvivalent někdejších interglaciálních společenstev vázaných na teplé podnebí.

Tabulka 6. Vojnice (severozápadní Čechy): postglaciální sled malakofaun z nivních uloženin pozůstávajících z černozemního materiálu.

Studované naleziště se nachází v černozemní oblasti nížiny dolního Poohří, osídlené od neolitu a charakterizované dobře zachovanými stepními biocenózami. Pět metrů mocný sled uloženin obsahuje jednotvárnou malakofaunu sestávající převážně z obyvatel otevřených mokřadů a drobných vod spolu s prvky suchých až

svěžích trávníků pocházejících z přilehlých údolních svahů. Lesní druhy (hlavní ekoskupina A) jsou velmi řídké a patrně pocházejí z náplavů připlavených až z pramenné oblasti Suchého potoka, která leží ve větší nadmořské výšce již mimo černozemní pásmo. Tento vývoj malakofauny je význačný pro suché černozemní oblasti osídlené od časného neolitu.

Tabulka 7. Ctiněves-Hýkovina (střední Čechy) – malakocenózy odrážející specifické podmínky prostředí na plio/pleistocenním rozhraní.

Studované souvrství pozůstává ze silně vápnitých hlín s hrubou čedičovou sutí a horizonty hnědých plastosolů na úpatí čedičové kupy Řípu. Poloha A zahrnuje čedičové sutě na bazi souvrství. B hnědé hlíny ve středním úseku. Celé souvrství náleží nejmladšímu pliocénu nebo nejstaršímu pleistocénu. Obě společenstva pozůstávají z druhů, které nežijí pohromadě vzhledem k protichůdným ekologickým požadavkům: *Discus ruderratus* – *Chondrula tridens* – *Truncatellina callicratis* – *Helicopsis striata* – *Vertigo angustior* – *Vertigo pusilla* a rovněž vyhynulá *Gastrocopta serotina*. Lze se proto domnívat, že ekologické požadavky mnohých druhů se od té doby změnily. Taková fauna patrně odpovídá mozaice lesů i otevřených ploch v mírných klimatických podmínkách lišících se od poměrů v pozdějších fázích kvartéru.

Tabulka 8. Společenstva plžů pocházejících z pleistocenních úpatních souvrství.

Na Farkašovu (jižní úpatí Nízkých Tater na středním Slovensku) středně hrubé sutě se sprašovitou výplní chovají plží společenstva, pozůstávající zčásti z význačných (*Pupilla*, *Vallonia tenuilabris*, *Succinella oblonga*) nebo lokálních (*Vitrea crystallina*, *Clausilia dubia*, *Orcula dolium*) sprašových druhů, zčásti z druhů, které se během sprašových fází vyskytovaly ve vlhčích vysočinách mimo sprašové pásmo (*Faustina faustina*, *Oxychilus depressus*, *Vertigo alpestris*). – V údolí Slané ve Slovenském krasu na jv. Slovensku nedaleko Brzotína mocné souvrství sutí s bohatou výplní jílovitých humusem chudých hlín chová smíšené malakocenózy s řadou dosti náročných lesních plžů, kteří pravděpodobně přežili glaciál v chráněných okresech jižních karpatských předhoří (*Faustina faustina*, *Cochlodina cerata*, *Laciniaria plicata*). – V obou případech malakofauna indikuje parkovitou krajinu. Přesné zařazení místní fauny z údolí Slané do některé fáze kvartérního klimatického cyklu zůstává zatím problematické.

Tabulka 9. Pavlovské vinice: malakofauny z mrazových drtí (grèzes litées).

Studované uloženiny se nacházejí na jv. úpatí Pálavy na jižní Moravě (Vídeňská pánev). Jde o sled mrazových drtí, patrně středopleistocenního stáří s tenkými sprašovitými (vrstva B) nebo humózními (C) vložkami. Bazální polohu (A) tvoří rudohnědá hlína se středně hrubou sutí. Tři měkkýší společenstva představují ekvivalenty malakofaun z bazálních úseků sprašových sérií – nejhlubší (A) patří vyznívajícím interglaciálu, prostřední (B) chladnému výkyvu (sprašová step teplejšího typu) a nejvyšší (C) teplejšímu časně glaciálnímu výkyvu (kontinentální step na humózní rendzině). Pozoruhodný je výskyt druhů *Granaria frumentum*, *Chondrina clienta*, *Pyramidula pusilla* a *Gastrocopta theeli*. Všechny fauny indikují svérázné prostředí na nánosech drobné ostrohranné vápencové drtě, chudé na jemnozemní výplň.

Vysvětlivky k obrázkům

1. *Soosia diodontia* (FÉRUSAC) – vůdčí druh středoevropských interglaciálů, dnes žijící v Jižních Karpatech a na severním Balkáně.

2. *Perforatella bidentata* (GMELIN) – charakteristický druh luhů a olšin, který pravděpodobně přežil glaciály ve svém dnešním středoevropském areálu (srov. tab. 3, obr. 3).

3. Únětice u Prahy, Holý vrch – dnešní situace cromerských pěnovců a slínů (CT) v nadloží suchdolské (90 m) terasy Vltavy (ST). Během ukládání pěnovců (CT) se naleziště nacházelo v široce otevřeném údolí Vltavy. Od té doby byla terasová plošina rozčleněna hlubokými údolními zářezy (VU), takže pěnovce dnes leží 50 m nad sousední nivou Únětického potoka (FU) a 90 m nad nivou Vltavy (FV) na dně sevřeného údolí 2 km dále k východu. L – spraš, P – proterozoické břidlice, Si – hřeben proterozoických buližníků tvořící nárazový břeh suchdolské terasy, A – nadmořská výška (srov. tab. 3).

4. Transport ulit do uložení v jeskynním vchodu. R – vchodový val, C – akumulární kužel pod otevřeným komínem, FC – fosilní kužel pod komínem vyplněným starými stmelými sedimenty (V). Složky měkkýšního společenstva v sedimentech vstupního valu: 1 – autochtonní malakocenóza lesa na suti vstupního valu. Parautochtonní ulity přemístěné z následujících biotopů: 2 – stinné stěny, 3 – otevřené stěny, 4 – křoviny, 5 – skalní stepi, 6 – step na hlubší půdě na okraji plošiny, 7 – pás křovin na okraji lesa na okraji lesa (ekoton), 8 – suchý les na plošině (srov. tab. 2, příl. II/2).

5. *Faustina cingulella* (ROSSMAESSLER) – skalní druh supramontánního až alpinského stupně vysokých vápencových Západních Karpat. Přežil glaciály v nižších polohách.

6. *Vestia turgida* (ROSSMAESSLER) – karpatský klausiliid žijící ve vlhkých horských lesích i na chráněných místech subalpinského až alpinského stupně. Přežil glaciál ve svém dnešním areálu, jak dokládají jeho nálezy ve spraších na úpatí Karpat.

7. *Gastrocopta serotina* LOŽEK – vyhynulý druh známý ze společenstev plio/pleistocenního rozhraní, která nemají obdoby v pozdějších dobách (srov. tab. 7, příl. IV/1).

8. *Cochlodina cerata* (ROSSMAESSLER) – západokarpatský endemit, který patrně přežil glaciály v chráněných okrscích v jižních předhořích Karpat (Slovenský kras, srov. tab. 8, příl. IV/2).

9. Pavlovské vinice, šterkovna (jižní Morava) – sediment tvoří mrazové drtě z jurských vápenců se zvláštním prostředím zcela odlišným od okolní sprašové krajiny. 1 – ornice, 2, 3, 7, 9, 10, 12, 14, 17, 19 – ostrohranné mrazové drtě (bílá, žlutavá až světle šedá), 8ab, 13, 15, 21 – tmavé humózní horizonty (rendziny), 5, 11 – karbonátové krusty, 6, 16, 18 – polohy s převahou sprašového materiálu, 20 – hrubší suti, 4 – hnědočervený půdní sediment, 22 –

hnědočervená hlína s hrubší suti (srov. tab. 9, obr. 10). T – osyp.

10. *Chondrina clienta* (WESTERLUND) a *Pyramidula pusilla* (VALLOT) – epilitičtí vápnoobytní plži vázaní na holé vápencové skály, velmi vzácní v pleistocenních uloženíích. Přežili patrně glaciál na chráněných krasových stanovištích ve svém dnešním středoevropském areálu (srov. tab. 9, 2, příl. II/2).

Vysvětlivky k přílohám

Příl. I

1. Kopenčie (Velká Fatra, střední Slovensko). Dnes leží toto naleziště na horní hranici lesa, avšak v postglaciálním klimatickém optimu byl celý okrsek pokryt lesem, jak dokládají bohaté měkkýší fauny ve výplních drobných převisů.

2. Chlum u Srbska v Českém krasu, opuštěný lom. Obří bloková halda po komorovém odstřelu dovoluje sledovat kolonizaci plži v čase i prostoru.

Příl. II

1. Jeskyně Pustožlebská Zazděná v Moravském krasu. Ulity plující na hladině během plavení vzorku zeminy ze středoholocenních vstupních uložení. Malakocenóza pozůstává ze skalních druhů (*Chondrina*, *Granaria*) i obyvatel lesa na úpatní suti (*Sphyradium*, *Clausiliidae*) (srov. tab. 2, příl. II/2).

2. Stěny Zabanů v Pustém žlebu v Moravském krasu – na úpatí svislé stěny se otevírá vchod Pustožlebské Zazděné jeskyně (srov. tab. 2, příl. II/1, obr. 4).

Příl. III

1. Náplav Dunaje pod Bratislavou obsahuje přechetné ulity pocházející většinou z lužních hájů.

2. Martinka na Pálavě. Uložení na úpatí stěny dovolují sledovat vývoj měkkýších společenstev od viselského pleniglaciálu do současnosti (srov. tab. 4, obr. 4).

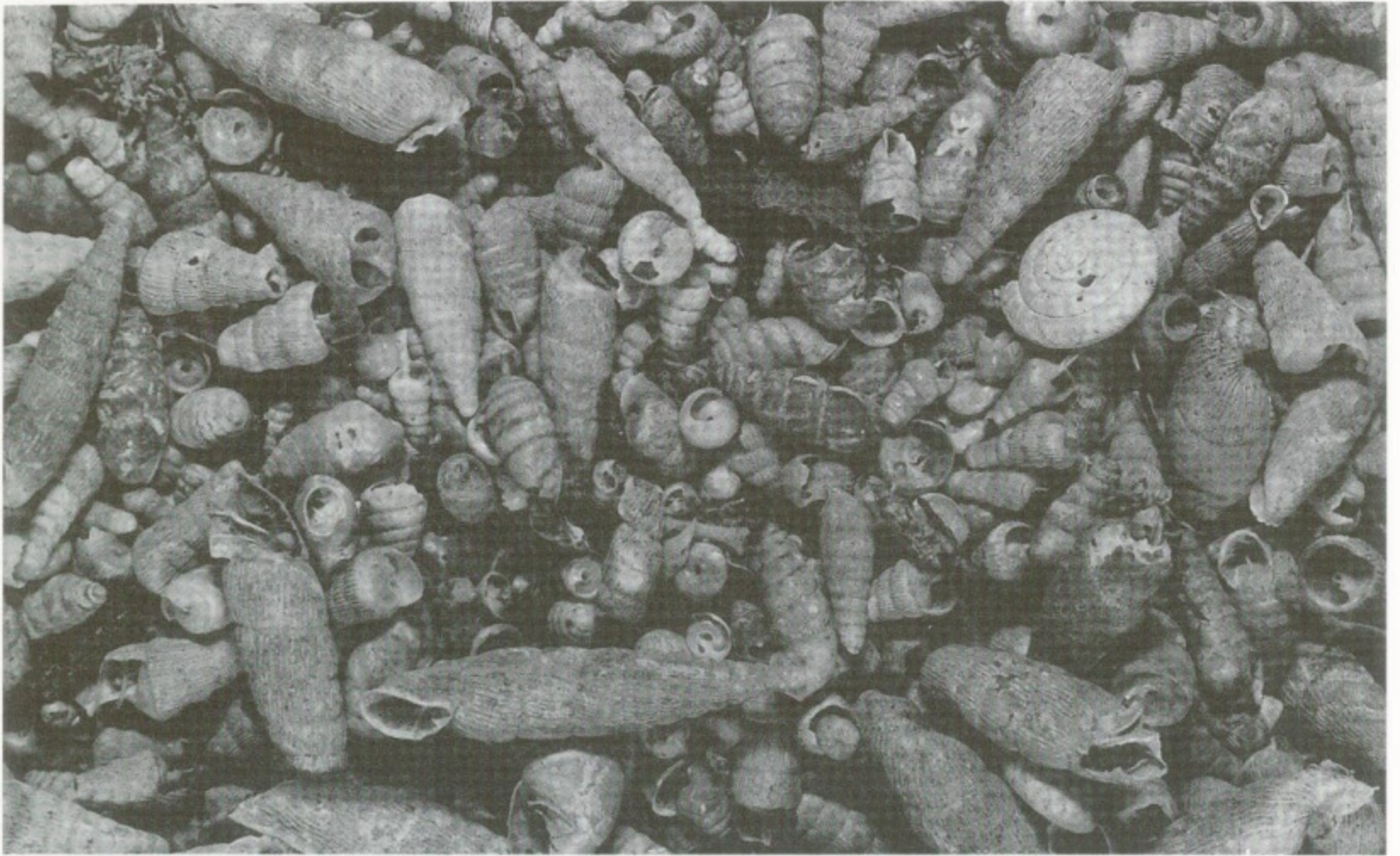
Příl. IV

1. Ctiněves-Hýkovina pod Řípem – mocné souvrství čedičových sutí s fosilními půdami (hnědé plastosoly), bílými provápňnými a hnědými hlinitými polohami obsahuje zvláštní plží společenstva s *Gastrocopta serotina*, vyznačující plio/pleistocenní rozhraní (srov. tab. 7, obr. 7).

2. Brzotínské skály v Slovenském krasu – na úpatí 450 m vysokého skalnatého svahu vystupuje mocná série hlinitých sutí s faunou zahrnující některé klimaticky náročnější druhy v chladném prostředí, což může dokládat jejich přežití během glaciálů (srov. tab. 8, obr. 4, 8).



1. Kopenčie (Velká Fatra Mts., central Slovakia) – at present, this site is situated at the upper timber line, but in the Postglacial Climatic Optimum the whole area was covered by forest as documented by rich snail faunas occurring in sedimentary fills of small rock-sheelters.
2. Chlum Hill near Srbsko (Bohemian Karst), abandoned quarry – the giant scree formed by chamber blasting enable the gradual colonization by snails to be traced in space and time.



1. Pustožlebská Zazděná Cave (Moravian Karst) – shells floating at the water surface during the washing of an earth sample from Middle Holocene entrance deposits. The assemblage in question consists of rupestral (*Chondrina*, *Granaria*) and scree-forest species (*Sphyradium*, *Clausiliidae*) (cp. Tab. 2, Pl. II/2).

2. Zobany Rocks in the Pustý žleb Valley (Moravian Karst) – at the foot of the vertical rock wall the entrance of Pustožlebská Zazděná Cave is situated (cp. Tab. 2, Pl. II/1, Fig. 4).



2. Martinka Cliff in the Pálava Hills (South Moravia) – thick deposits at its foot make possible to trace the succession of snail communities within the time-span Weichselian Pleniglacial–Recent (cp. Tab. 4, Fig. 4).



1. Stream drift of the Danube River downstream of Bratislava (Slovakia) – numerous snail shells were mostly transported from Danubian riverine forests.



1. Ctiněves-Hýkovina (Central Bohemia) – a thick sequence of coarse basalt scree with fossil soils (brown plastosols), white calcic and light brown loamy horizons include peculiar snail assemblages with *Gastrocopta serotina* that characterizes the zone of Plio/Pleistocene boundary (cp. Tab. 7, Fig. 7).

2. Brzotínske skaly in the Slovak Karst – at the foot of the 450m high rocky slope of the Slaná River Canyon a huge loamy scree sequence is developed which contains a fauna with several demanding species in cold-climate contexts, which probably documents their surviving the glacial phases at this well-sheltered place (cp. Tab. 8, Figs. 4, 8).