

Příroda ve čtvrtohorách

Holocén: rozšíření druhů



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

UBZ PŘF MU, Brno

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: úvod

- úzce souvisí s již zevrubně pojednaným tématem **glaciálních refugií**
- spíše než na obecné zákonitosti se proto zaměříme na **historii (roz)šíření konkrétních druhů dřevin**
 - **šíření versus rozšíření**: rozšíření zahrnuje šíření, ústup, speciaci, vymírání, výměnu genetických linií (vlk v Beringii – Leonard et al. 2007)
 - proč důraz na dřeviny:
 - ve střední Evropě většinou **dominantní prvky ekosystémů**, určující jejich **strukturu** (les - bezlesí) a ovlivňující jejich **fungování** (edifikátory)
 - struktura a druhové složení dřevinné vegetace **ovlivňuje druhové složení** řady dalších skupin organismů
 - role dřevin v ekosystémech se **zásadně mění v glaciálně-interglaciálním cyklu** (viz Iversenovo a Ložkovo schéma), přičemž výrazně větší roli hrají v interglaciálech, a tedy i v holocénu
- podíváme se i na pár dalších druhů pro zpestření

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: metody studia

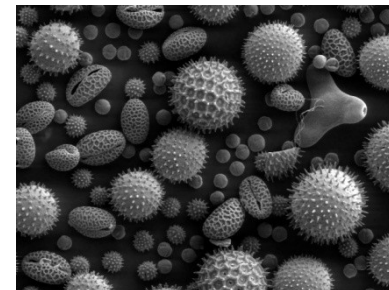
- analýza makrozbytků

- Steenstrup a pokračovatelé



- pylová analýza

- von Post a pokračovatelé

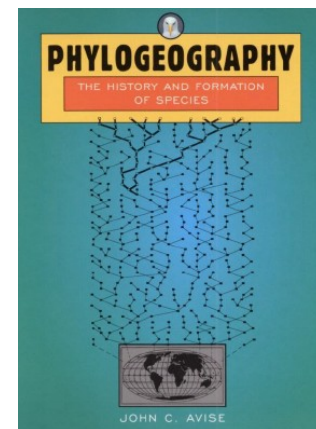


- fylogeografie

- studuje (bio)geografickou strukturu genetické informace v rámci druhu a mezi druhy

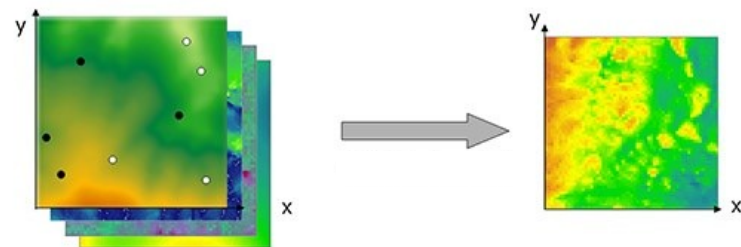
- druhová „paleobiogeografie“: usiluje o objasnění historických dějů, jež formovaly současné rozšíření populací a druhů, s využitím genetických metod

- mladý obor (Avice et al. 1987)



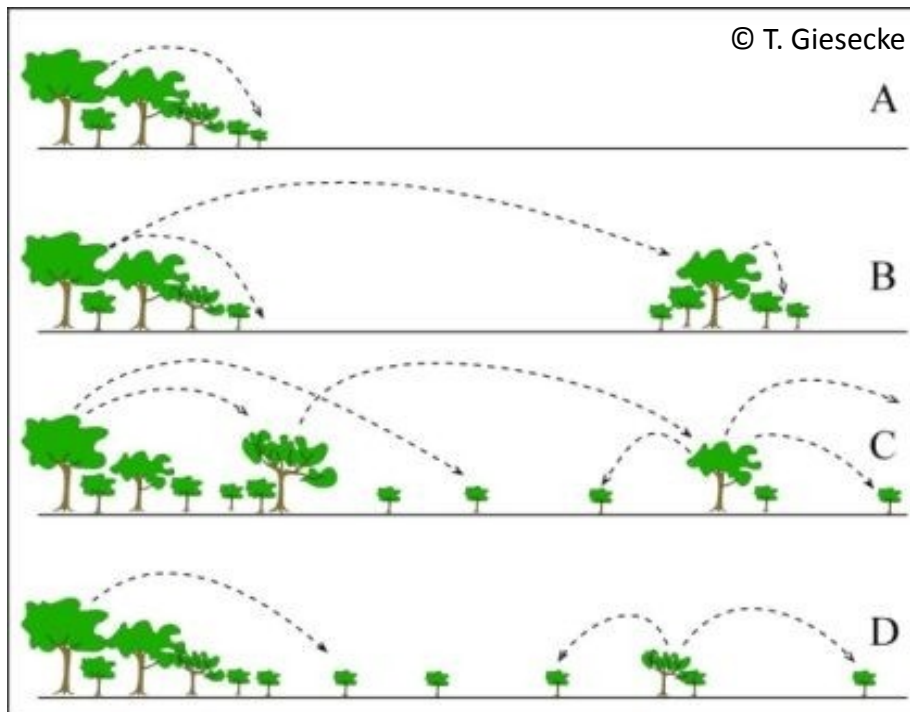
- numerické modelování

- simulace (roz)šíření druhů na základě vybraných známých druhových vlastností a podmínek prostředí



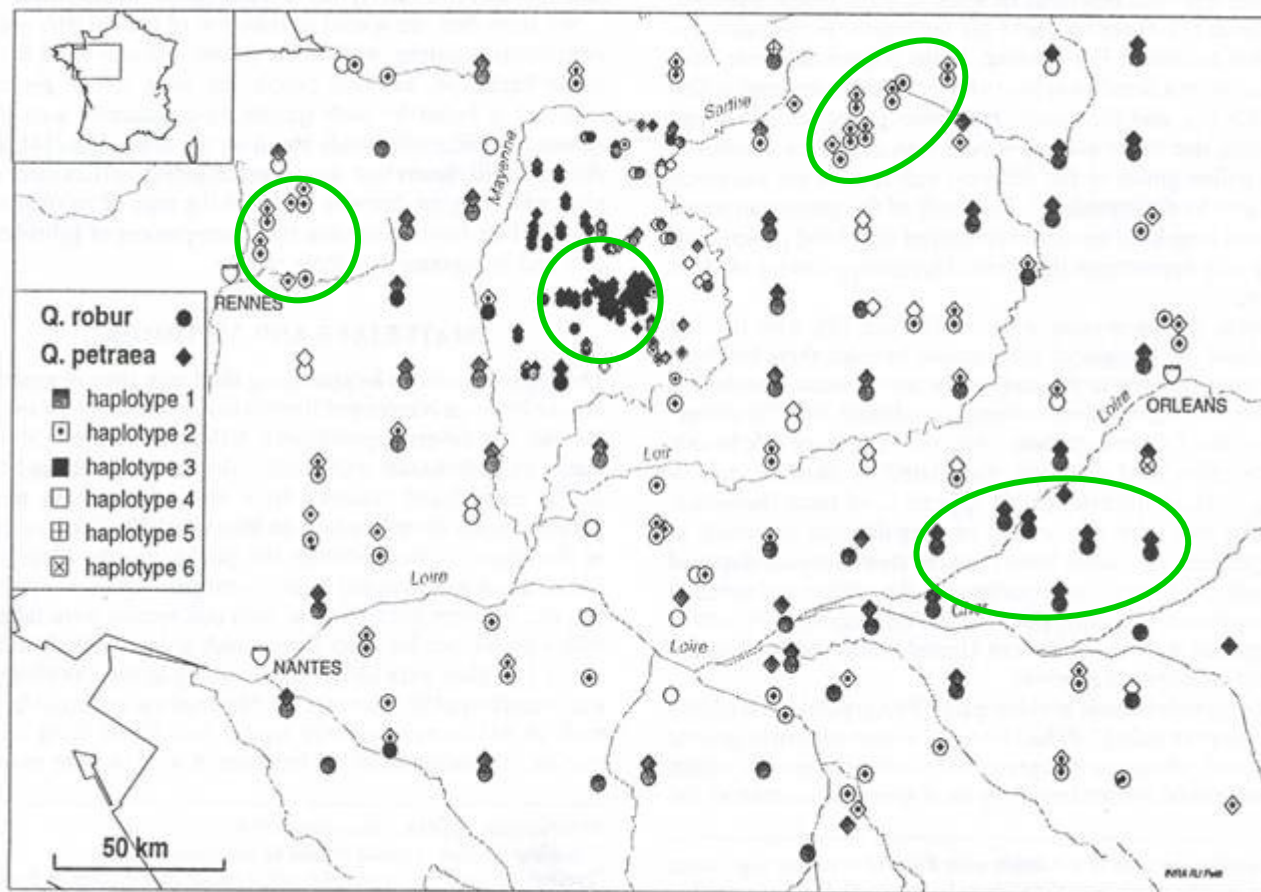
- tyto postupy lze s užitkem kombinovat: [multi-proxy přístup](#) – viz níže rekonstrukci holocénního rozšíření buku (Magri et al. 2006)

Modely šíření dřevin



- A) **Kontinuální frontální šíření:** šíření ze souvislého dospělého porostu těsně za hranice dosavadního rozšíření (tj. případ postupného šíření ze vzdálených refugií bez dálkového šíření)
- B) **Diskontinuální šíření:** jednotlivé náhodné dálkové výsadky zakládají nové izolované populace, které se postupně šíří a nakonec vzájemně propojují (tj. případ šíření ze vzdálených refugií s náhodným dálkovým šířením, ale převažujícím šířením na malé vzdálenosti)
- C) **Diskontinuální šíření dobře se šířících druhů:** časté dálkové výsadky vytvářející roztroušené malé populace, které jsou zdrojem pro další (dálkové) šíření. Ve výsledku populace expanduje „ve vlnách“, protože intenzita šíření roste s hustotou populace (tj. případ šíření ze vzdálených refugií s častým dálkovým šířením i šířením na menší vzdálenosti)
- D) **Propojování oddělených populací:** malé roztroušené reliktní populace se šíří a postupně se propojují s velkými vzdálenými populacemi (tj. kombinace šíření ze vzdálených a lokálních refugií)

Modely šíření dřevin: speciální případ šíření pomocí pylu



Petit et al. 1997

- v SV Francii zjištěna pravidelná maloškálová struktura sdílení cpDNA mezi *Q. robur* a *Q. petraea*
- oba druhy se asymetricky kříží: *Q. petraea* opyluje *Q. robur* v 17–48 % případů, opačně 0 %
- hypotéza *pollen swamping* předpokládá, že sdílená cpDNA v rámci jednotlivých oblastí pochází výhradně od *Q. robur*, který území kolonizoval (pomocí žaludů) jako první a *Q. petraea* se do něj postupně „vkřížil“ -> *Q. petraea* se během holocénu rozšířil v oblasti dříve osídlené *Q. robur* pomocí pylu

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: klasická představa

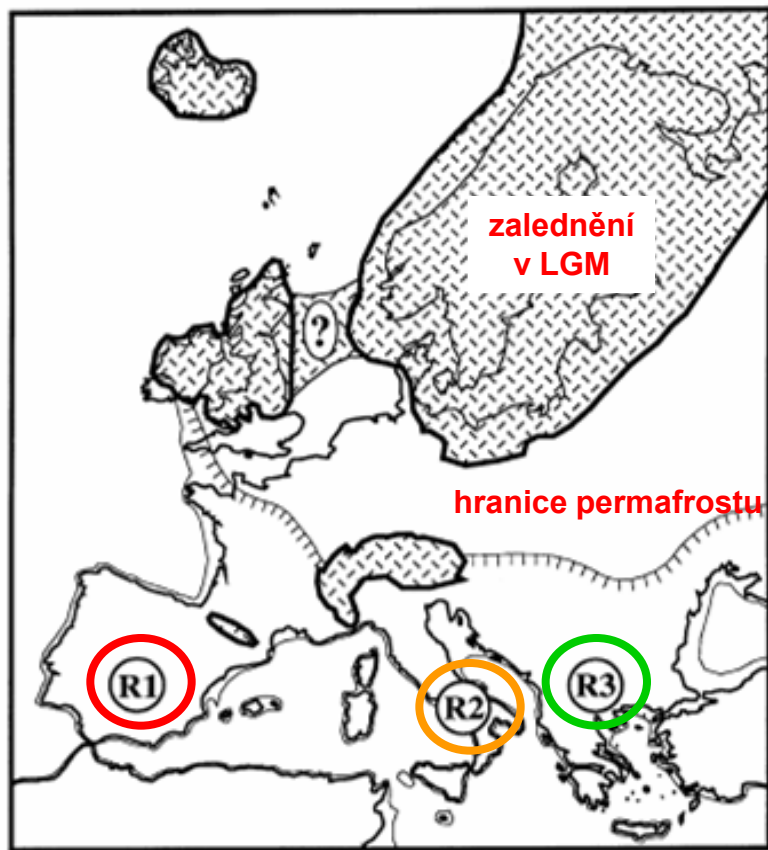
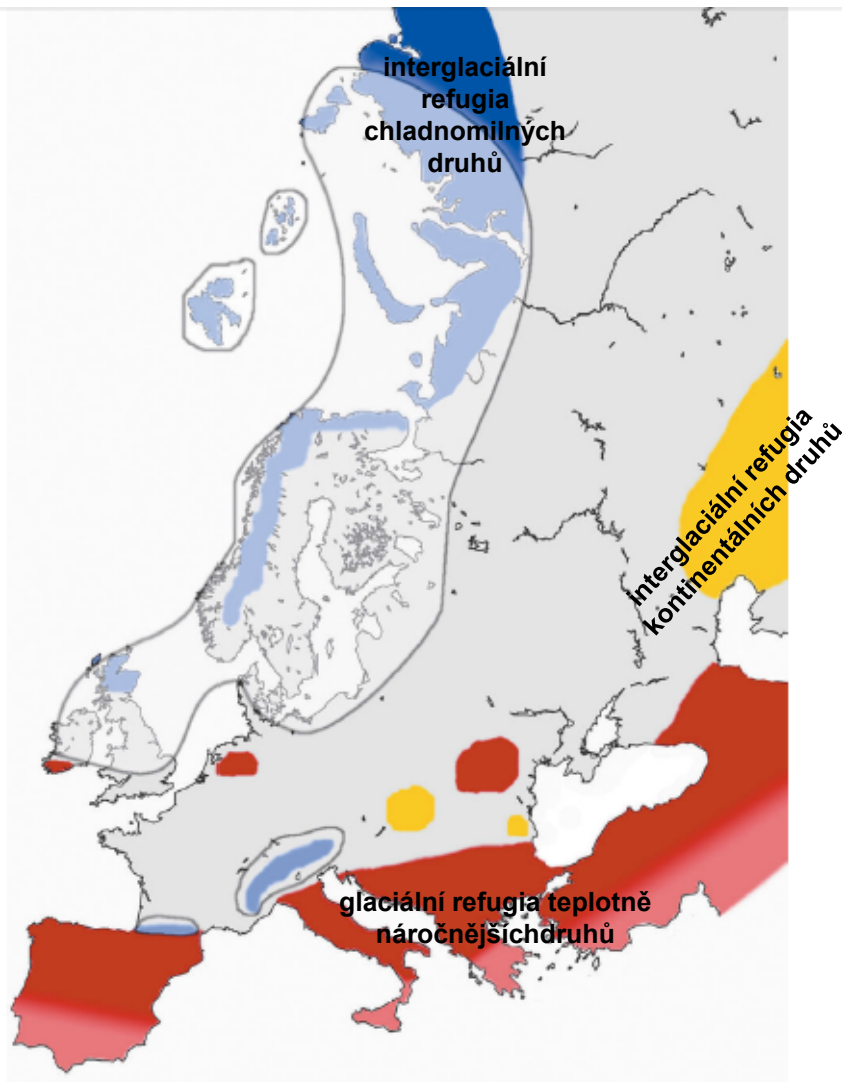


Fig. 6 Main postglacial colonization routes and subsequent suture zones in Europe.

Taberlet et al. 1998

- hlavními refugii většiny teplotně náročnějších druhů dřevin byly **Pyrenejský poloostrov**, **Apeninský poloostrov** a **Balkán** (Bennet et al. 1991, Taberlet et al. 1998), odkud se po oteplení na začátku holocénu šířily různou rychlostí k severu
- nenáročné druhy (např. smrk) se do střední Evropy mohly šířit z nezaledněných oblastí východní Evropy (evropské Rusko, jižní Karpaty, Dinárské Alpy), případně přežily přímo zde (např. borovice, bříza)

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: současná představa



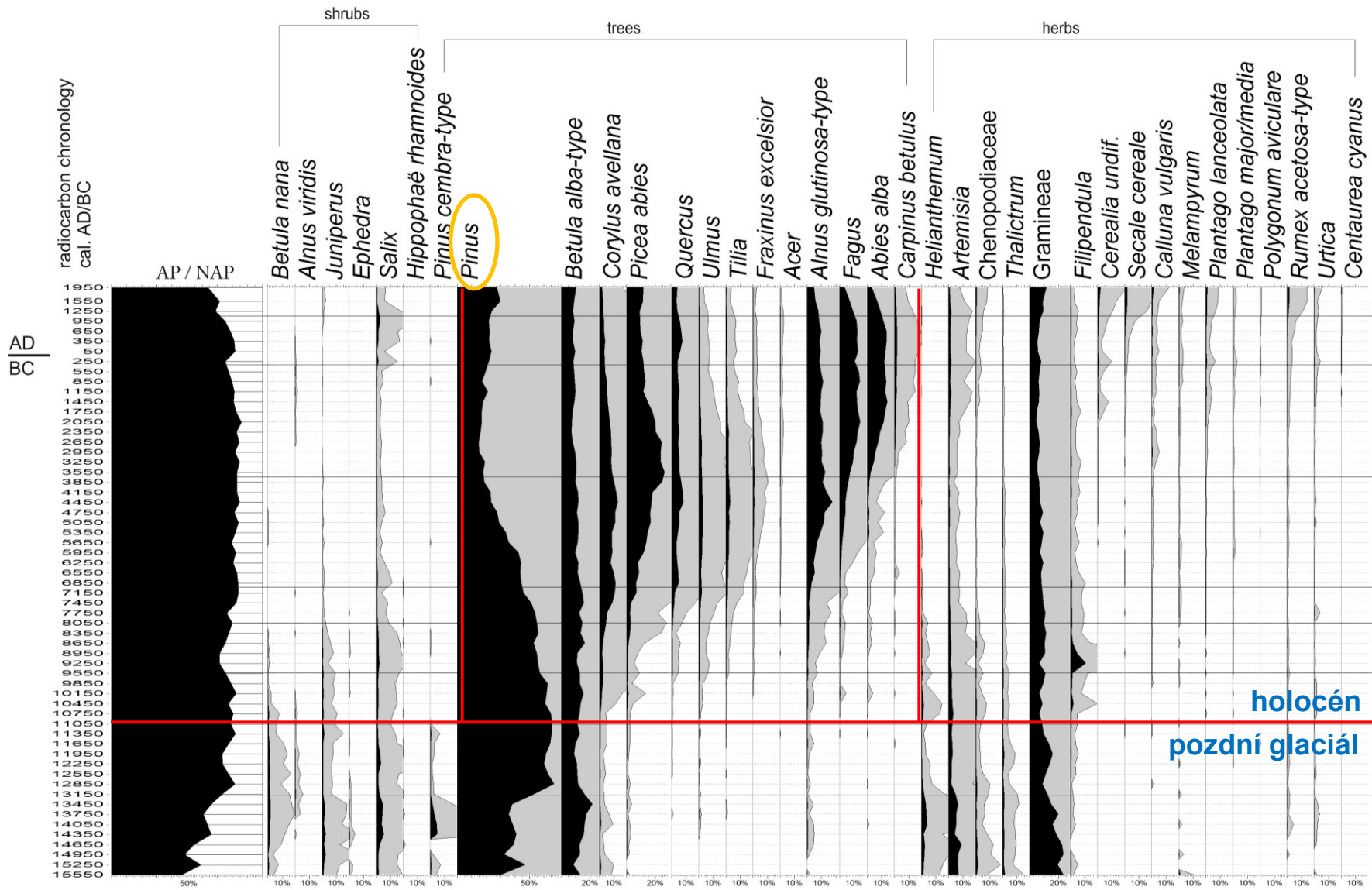
- vedle klasických jižních refugií hrála významnou roli v přežívání teplotně náročnějších druhů během posledního glaciálu **kryptická severní refugia** (Stewart & Lister 2001, Willis & van Andel 2004);

- ta byla **významná i pro holocénní šíření druhů**

- zároveň se zvýšil důraz na rozlišování **glaciálních a interglaciálních refugií** a na identifikaci **kontinentálních prvků**, jež mají odlišnou refugiální historii než mají prvky jižní a severské/horské (Schmitt 2007, Stewart et al. 2010)

Figure 1. Schematic map showing some types of refugia for Europe and western Asia. Interglacial refugia for cold-adapted species are shown in blue, glacial refugia for temperate species in red. Long-term refugia, indicated by dark blue/red, are a subset of all refugia that are inhabited throughout at least one full glacial/interglacial cycle. The areas shown in paler colour are refugia in the sense that they are inhabited during the contraction phase, but are not inhabited during the expansion phase owing to the spread of ice sheets during glacials (cold-adapted species), or excessive temperatures and/or too high aridity during interglacials (temperate species). Also shown, in yellow, are interglacial refugia along the oceanic/continental gradient, with a continental refugium in the east and cryptic refugia further west. The ice sheet for the Last Glacial Maximum is taken from Ehlers & Gibbard (2004). The diagram is schematic; not all of the refugia would have been occupied simultaneously, but the ranges are based on real examples taken from table 1.

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

- v posledním glaciálu ve střední Evropě zřejmě roztroušená (Willis & van Andel 2004)
- problematické odlišení od příbuzných *P. mugo*, *P. uncinata* a *P. nigra* (Carcaillet & Vernet 2001)



Table 2
 Identification of tree species/genera in macrofossil charcoal layers from sites in the Czech Republic and ¹⁴C dates (based on identified macrofossil charcoal wood within these layers)

(3) 16°40'/49°11' Stránská skála	Occupation layers situated upon loess	<i>Pinus</i> sp. cf. <i>Pinus</i> , <i>Abies</i>	41,300 ± 3100	GrN-12606	44,160 ± 2150	Svoboda and Svoboda (1985)	
		sp. cf. <i>Abies</i> , <i>Picea</i> sp.	38,500 ± 1400	GrN-12298	41,940 ± 570		
			38,200 ± 1100	GrN-12297	41,810 ± 410		
		cf. <i>Picea</i> , <i>Betula</i> sp.,	30,980 ± 360	GrN-12605	34,910 ± 570		Musil (2003); Damblon et al. (1996)
		<i>Salix</i> , <i>Larix</i> , <i>Picea-Larix</i> , <i>Pinus</i> cf. <i>sylvestris</i> , <i>Pinus</i> sp. <i>Picea</i> sp., <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Corylus</i> sp., <i>Quercus</i> sp.	32,350 ± 900	GrN-14829	36,810 ± 1590		
	32,600 ± 1700	GrN-16918	37,250 ± 2260				
(4) 16°35'/49°10' Bohunice	Occupation layer situated upon loess	<i>Abies</i> sp., <i>Picea</i> sp.,	36,000 ± 1100	GrN-16920	39,910 ± 1350	Svoboda and Svoboda (1985); Damblon et al. (1996); Musil (2003)	
		<i>Larix</i> sp., <i>Pinus</i>	40,173 ± 1200	Q-1044	42,750 ± 680		
		<i>sylvestris</i> , cf. <i>Alnus</i> sp.,	41,400 ± 1400	GrN-6802	43,550 ± 1010		
		<i>Fraxinus</i> sp.	42,900 ± 700	GrN-6165	44,290 ± 800		
(5) 16°38'/48°53' Dolní Věstonice II	Occupation layers situated upon loess	<i>Larix</i> sp., <i>Juniperus</i> sp., <i>Taxus baccata</i>	26,390 ± 270	ISGS-1744	30,510 ± 450	Mason et al. (1994)	
		<i>Abies alba</i> , <i>Abies</i> sp.,	24,470 ± 190	GrN11003	27,710 ± 730		Opravil (1994); Damblon et al. (1996); Damblon (1997)
		<i>Larix decidua</i> , cf. <i>Larix</i>	28,220 ± 370	GrN-11196	32,260 ± 590		
		sp., <i>Picea excelsa</i> , cf.	29,940 ± 300	GrN-10525	33,830 ± 420		
		<i>Picea</i> sp., <i>Picea-Larix</i> ,	27,600 ± 80	GrN-13962	31,590 ± 310		
		<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Pinus</i>	25,570 ± 280	GrN-15276	29,200 ± 930		
		<i>cembra</i> , <i>Pinus mugo</i>	25,740 ± 210	GrN-15277	29,600 ± 710		
			26,390 ± 270	ISGS-1744	30,510 ± 450		
			26,640 ± 110	GrN-14831	30,800 ± 310		
			26,920 ± 250	GrN-15279	30,980 ± 330		
			27,070 ± 300	GrN-15278	31,100 ± 340		
			26,550 ± 160	GrN-15325	30,720 ± 340		
			26,970 ± 160	GrN-15326	31,040 ± 290		
			27,070 ± 170	GrN-15324	31,110 ± 280		
			27,080 ± 170	GrN-15327	31,120 ± 280		
			27,900 ± 550	GrN-15280	32,050 ± 670		
			26,970 ± 200	GrN-21122	31,030 ± 300		
	26,390 ± 190	GrN-21123	30,560 ± 400				
	26,100 ± 100	GrN-14830	30,230 ± 470				
	24,560 ± 640	GrN-20392	28,110 ± 1110				
(6) 16°38'/48°52', Dolní Věstonice I	Occupation layers situated upon loess	<i>Abies alba</i> , <i>Larix</i>	25,790 ± 320	GrN-6857	29,580 ± 830	Opravil (1994); Damblon et al. (1996); Damblon (1997); Slavíková-Veslá (1950)	
		<i>decidua</i> , <i>Picea excelsa</i> ,	25,820 ± 170	GrN-1286	29,780 ± 630		
		<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Pinus</i>	26,430 ± 190	GrN-10524	30,600 ± 380		
		<i>cembra</i> , <i>Pinus mugo</i> ,	20,270 ± 210	GrN-11004	23,820 ± 380		
		<i>Salix</i> sp., <i>Ulmus</i> sp.,	27,790 ± 370	GrN-6859	31,880 ± 530		
		<i>Juniperus communis</i> ,	29,180 ± 460	GrN-6860	33,030 ± 680		
		<i>Fagus sylvatica</i>	31,700 ± 1000	GrN-11189	36,310 ± 1710		
			32,850 ± 660	GrN-6858	37,340 ± 1280		
	25,950 ± 600	GrN-18189	29,510 ± 1130				
(7) 16°40'/48°52' Pavlov I	Occupation layer situated upon loess	<i>Abies alba</i> , cf. <i>Abies</i> sp.,	26,000 ± 350	GIN-104	29,880 ± 760	Opravil (1994); Damblon et al. (1996); Damblon (1997)	
		<i>Picea excelsa</i> , cf. <i>Picea</i>	26,650 ± 230	GrN-19539	30,780 ± 360		
		sp., <i>Picea-Larix</i> , <i>Pinus</i>	26,170 ± 170	GrN-20391	30,300 ± 480		
		<i>sylvestris</i> , <i>Pinus cembra</i> ,	26,580 ± 460	KN-1286	30,570 ± 570		
		<i>Pinus mugo</i> , <i>Pinus</i> sp., cf. <i>Pinus</i> sp., <i>Ulmus</i> sp., <i>Populus</i> sp.	30,010 ± 460	KN-286	33,880 ± 550		

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

- podle fylogeografických studií LGM refugia nejspíš na východním okraji Alp a v Panonii, ale nejspíš i jinde ve střední Evropě

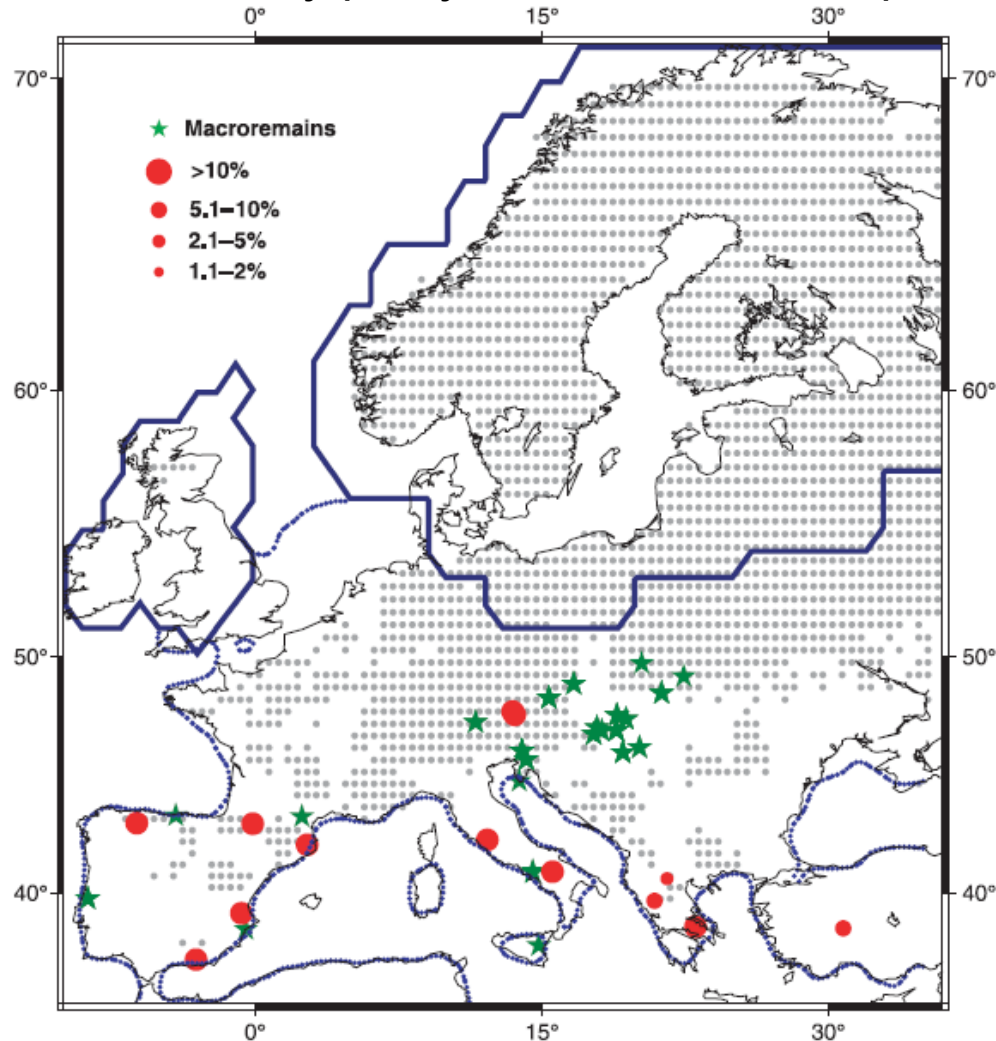
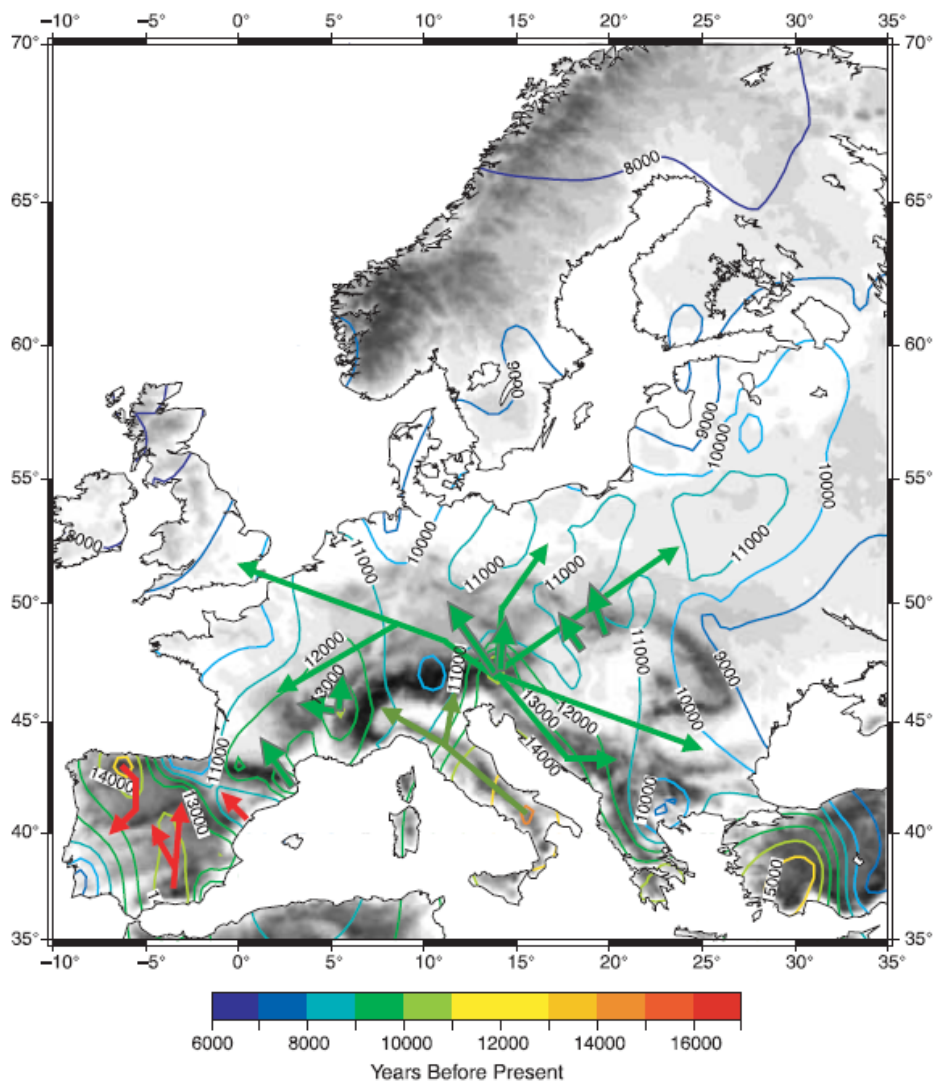
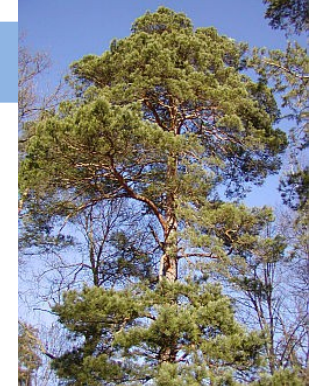


Figure 4 Glacial refugia identified by pollen data (proportional red circles) and macroremains (stars). The shaded area corresponds to the modern distribution of *Pinus sylvestris* according to the *Flora Europaea* (Jalas & Suominen 1964) and a local flora (<http://junon.u-3mrs.fr/msc41www/>). The dark blue line shows the ice sheet extent during the last glacial maximum (Peltier, 1994). The light blue line shows approximately where the coastline was during the last glacial maximum.

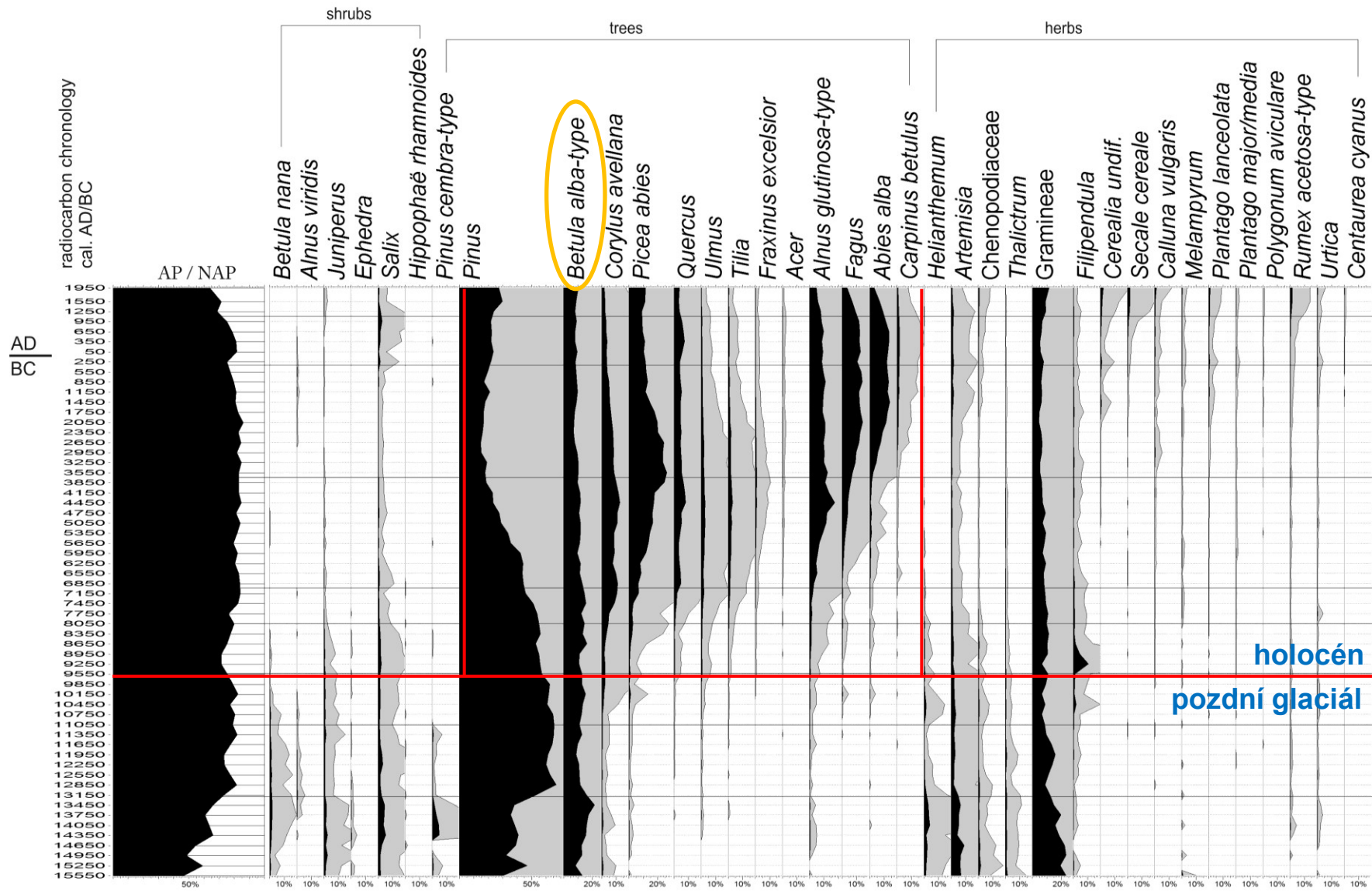
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

- rychlé šíření během pozdního glaciálu



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

bříza bělokorá (*Betula pendula*)

- podobná situace jako u borovice: zřejmě přežila glaciál ve střední Evropě
- též možnost záměny s příbuznými druhy (zejména *B. pubescens*)
- fylogeografické studie tento scénář podporují: v Evropě dva široce rozšířené genetické linie (zhruba západní a východní), jižní linie měly při kolonizaci severních území malý význam, větší diverzita linií ve středních zeměpisných šířkách

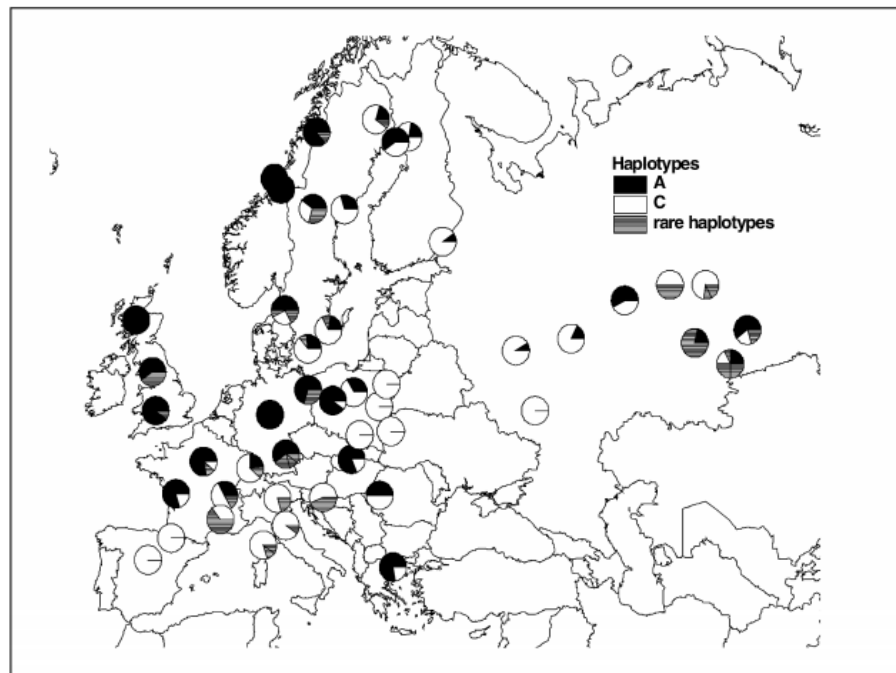
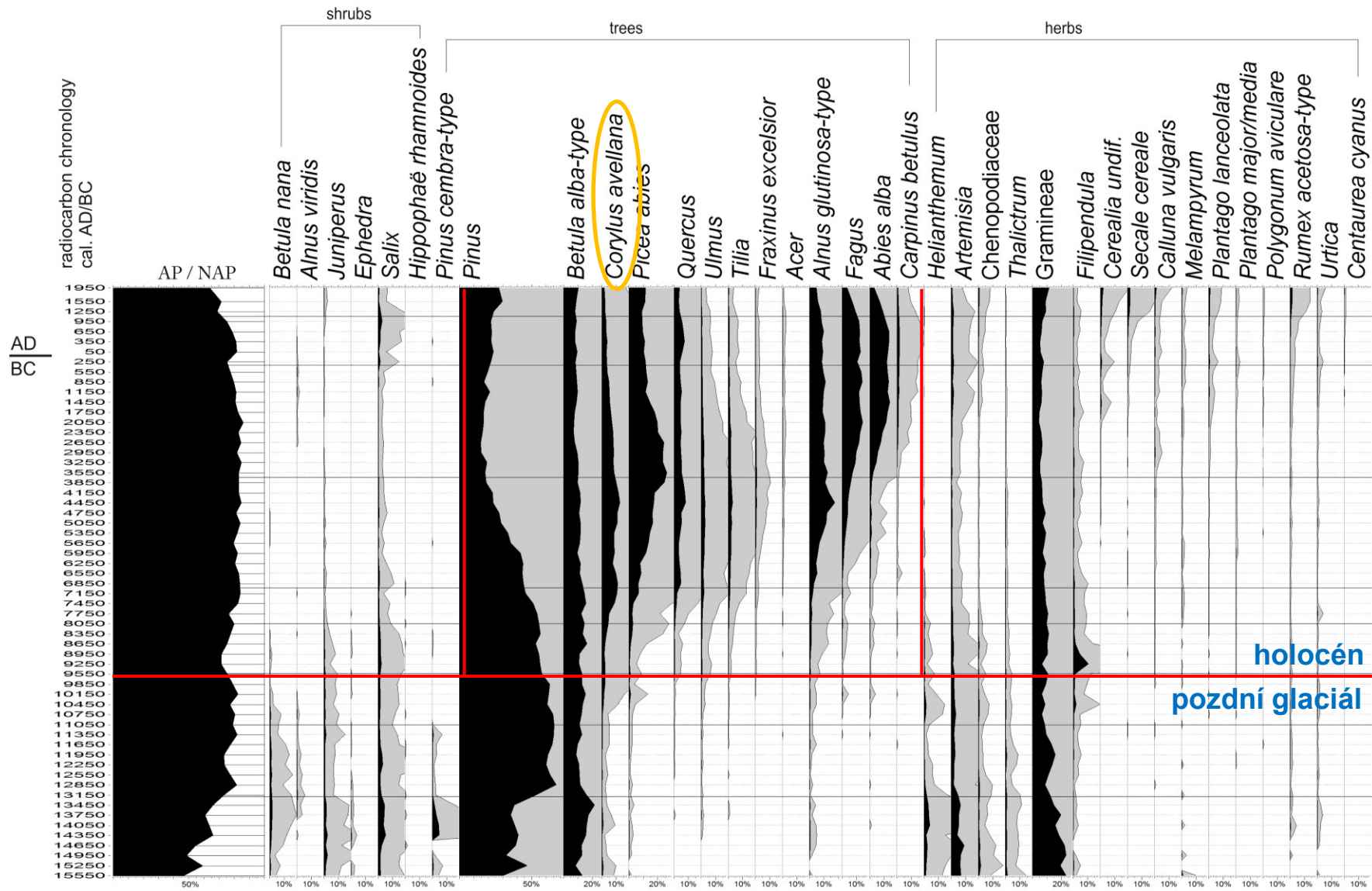


Fig. 1 The geographical distribution of the two most common PCR-RFLP chloroplast haplotypes found in *Betula pendula*: A and C. The exact distribution of the rarer haplotypes can be found in Fig. 3. The location of the pie charts on the map generally corresponds to the location of the population they represent, but when the populations were very close to each other the positions of the charts have been modified to avoid overlap.

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

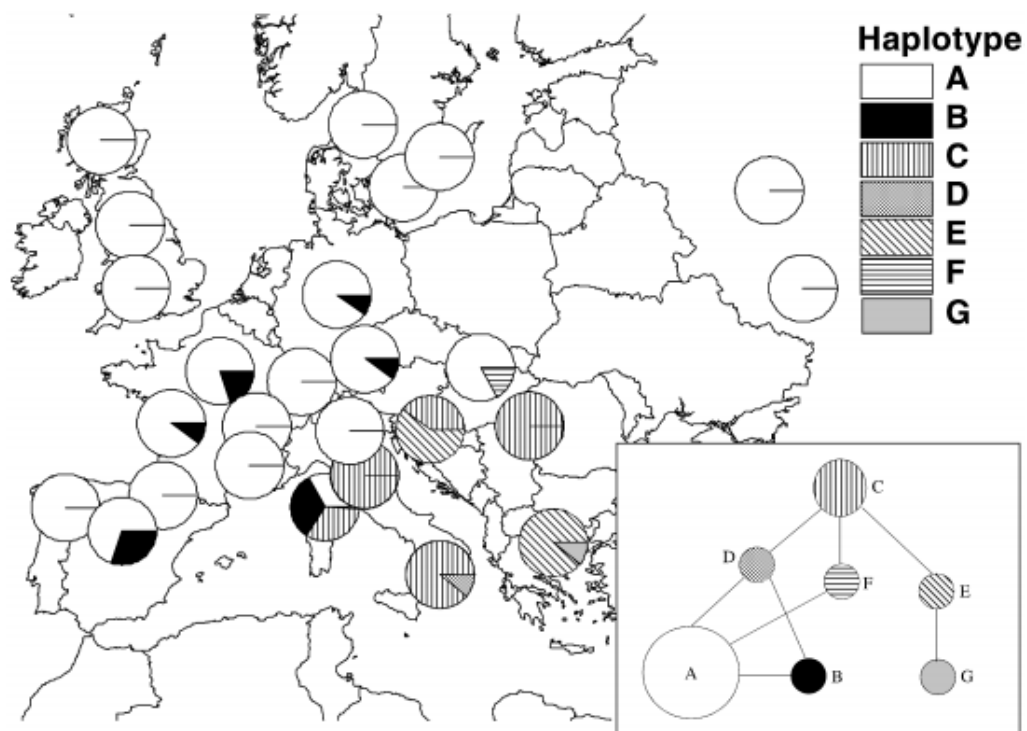


Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

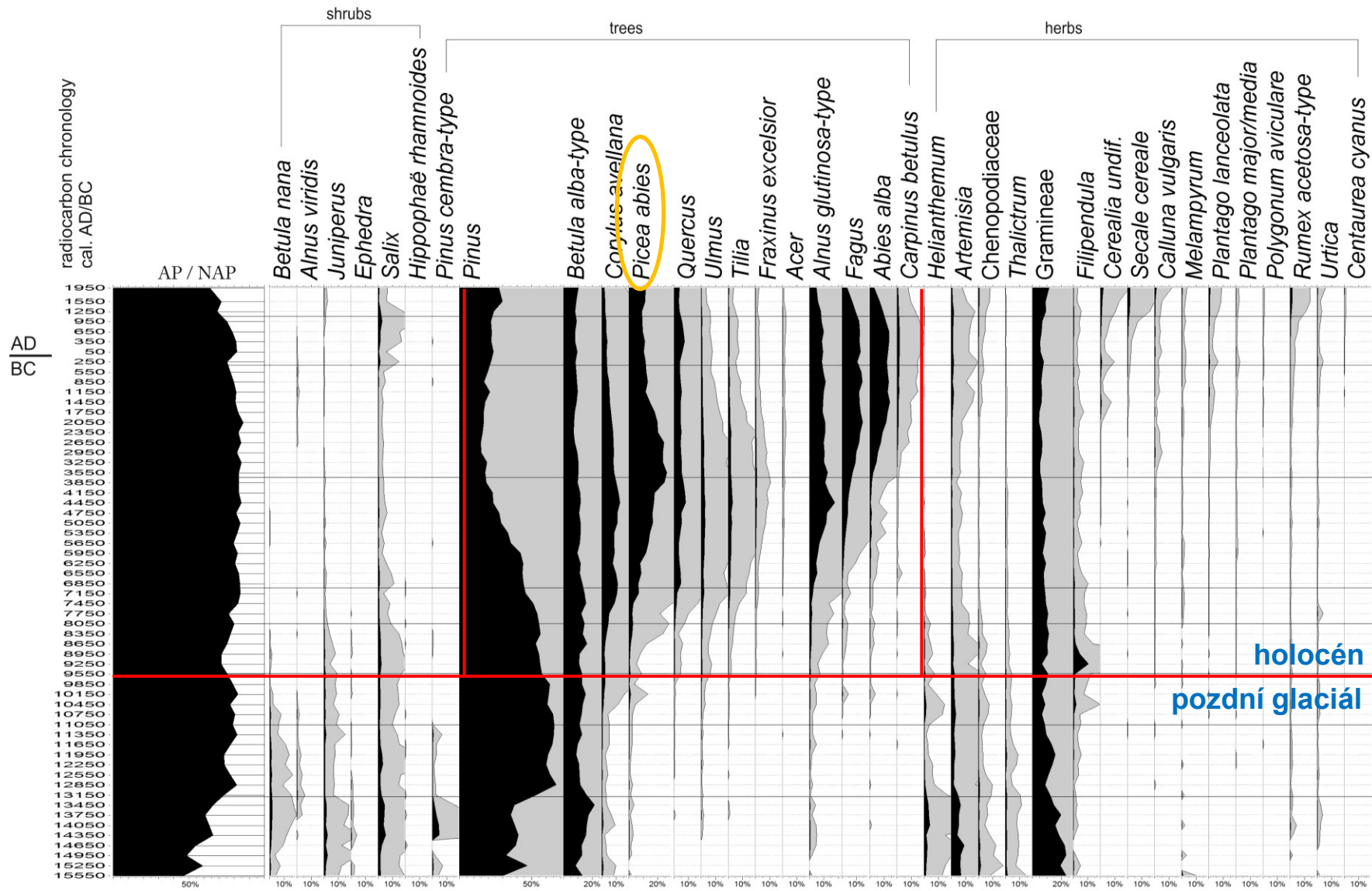


líška obecná (*Corylus avellana*)

- jeden z prvních šířících se druhů ve starším holocénu, místy zřejmě dominantní složka vegetace, rozšířena až k horní hranici lesa
- vzácné doklady z glaciálu (Stránská skála)
- úvahy o záměrném šíření člověkem (mezolit)
- fylogeografické studie ukazují na malý podíl klasických refugií (Apeninský poloostrov, Balkán) na holocénním šíření; snad šíření z JZ Francie?



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



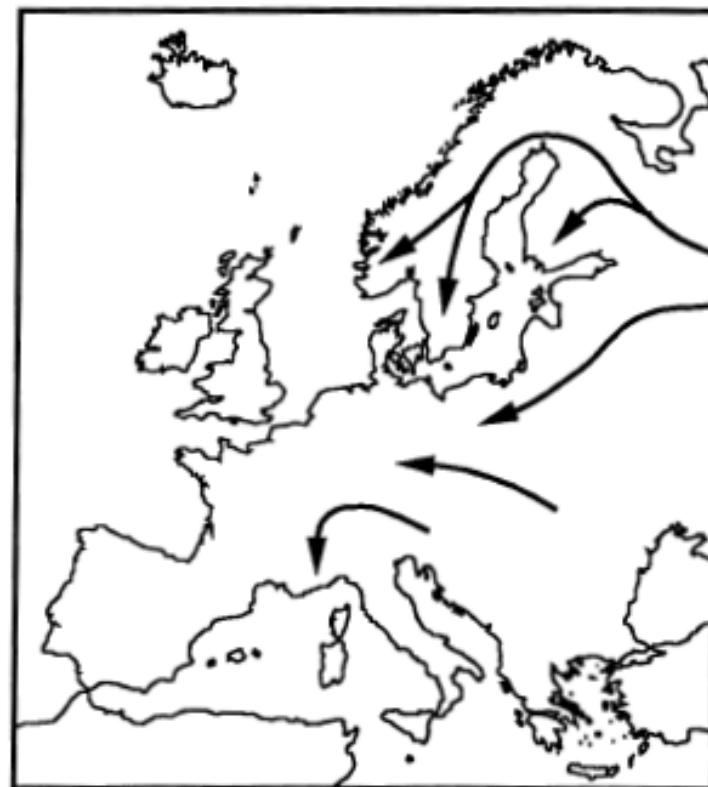
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

smrk ztepilý (*Picea abies*)

- fylogeografické studie podporují představu holocénního šíření z refugií ve východní Evropě: evropské Rusko, Karpaty, Dinárské Alpy (Lagercrantz & Ryman 1990, Tollefsrud et al. 2009)
- přesvědčivě roste počet fosilních dokladů o výskytu ve střední Evropě během glaciálu; ale LGM?



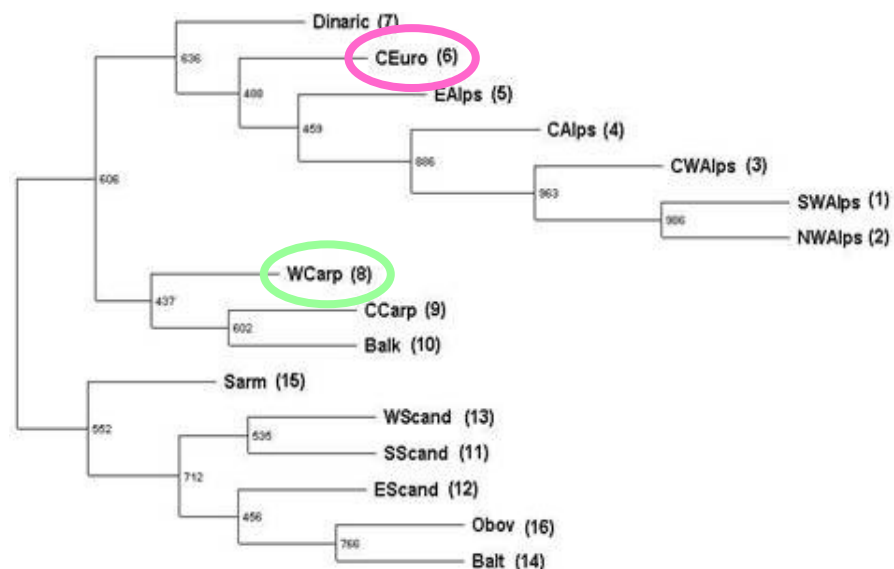
Picea abies (Norway spruce)



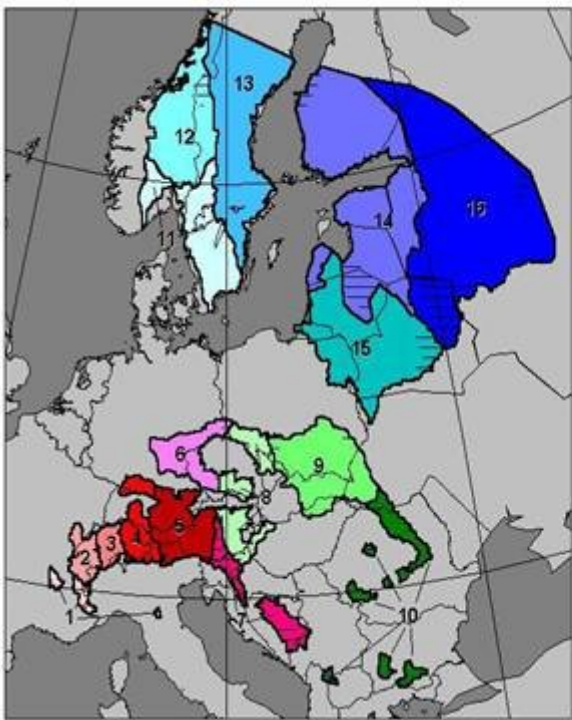
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

smrk ztepilý (*Picea abies*)

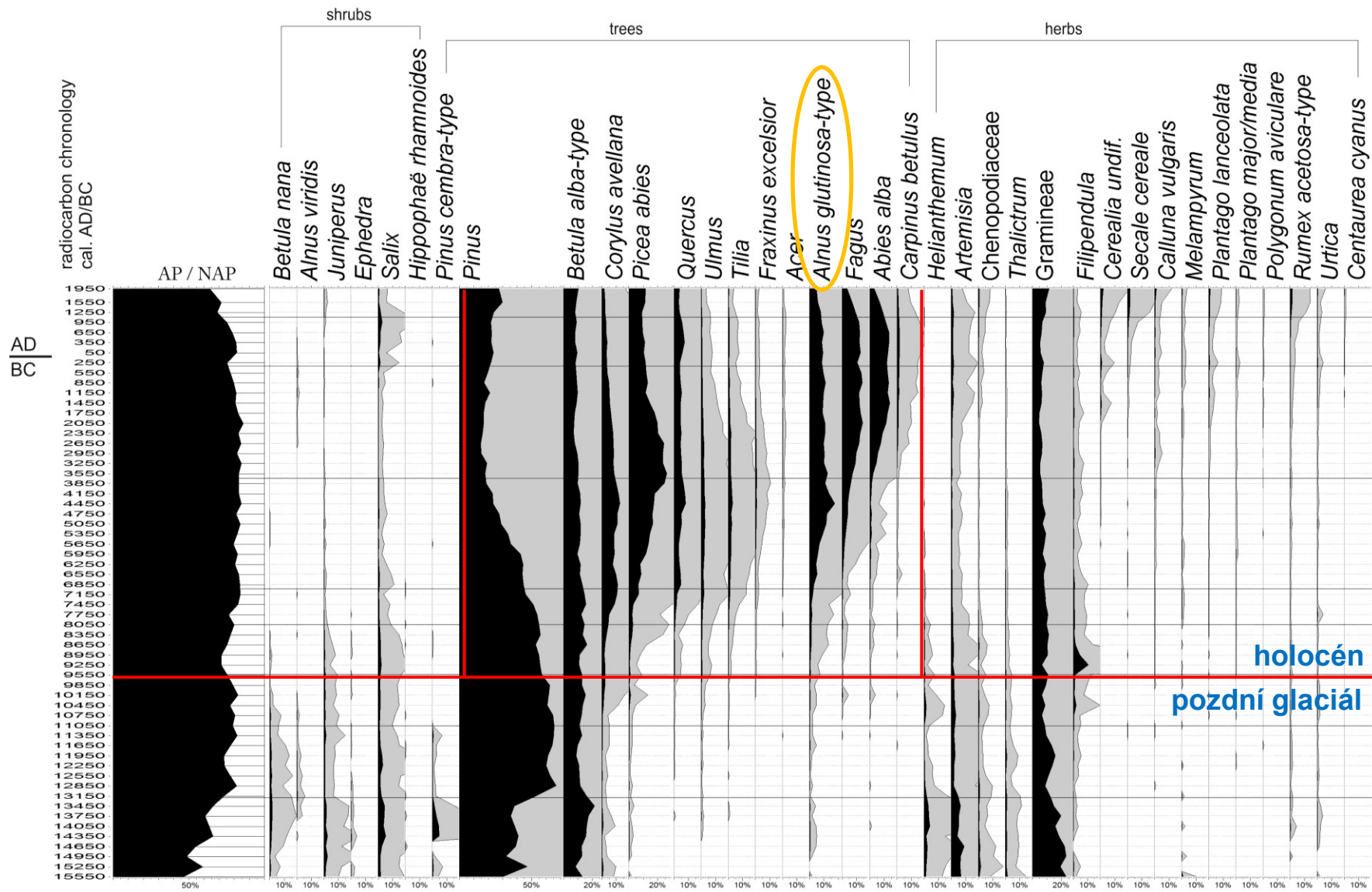
- současná genetická struktura našich populací vykazuje přechodný alpsko-karpatský charakter



- (1) South-Western Alps (SWAlps)
- (2) North-Western Alps (NWAlps)
- (3) Center-Western Alps (CWAIps)
- (4) Center Alps (CAIps)
- (5) Eastern Alps (EAlps)
- (6) Center Europe (CEuro)
- (7) Dinaric Alps (Dinaric)
- (8) Western Carpathians (WCarp)
- (9) Center Carpathians (CCarp)
- (10) Southern Carpathians - Balkans (Balk)
- (11) Southern Scandinavia (SScand)
- (12) Western Scandinavia (WScand)
- (13) Eastern Scandinavia (EScand)
- (14) Eastern Baltic (Balt)
- (15) Sarmathic(Sarm)
- (16) Western Russia (Obov)
- Unclassified



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

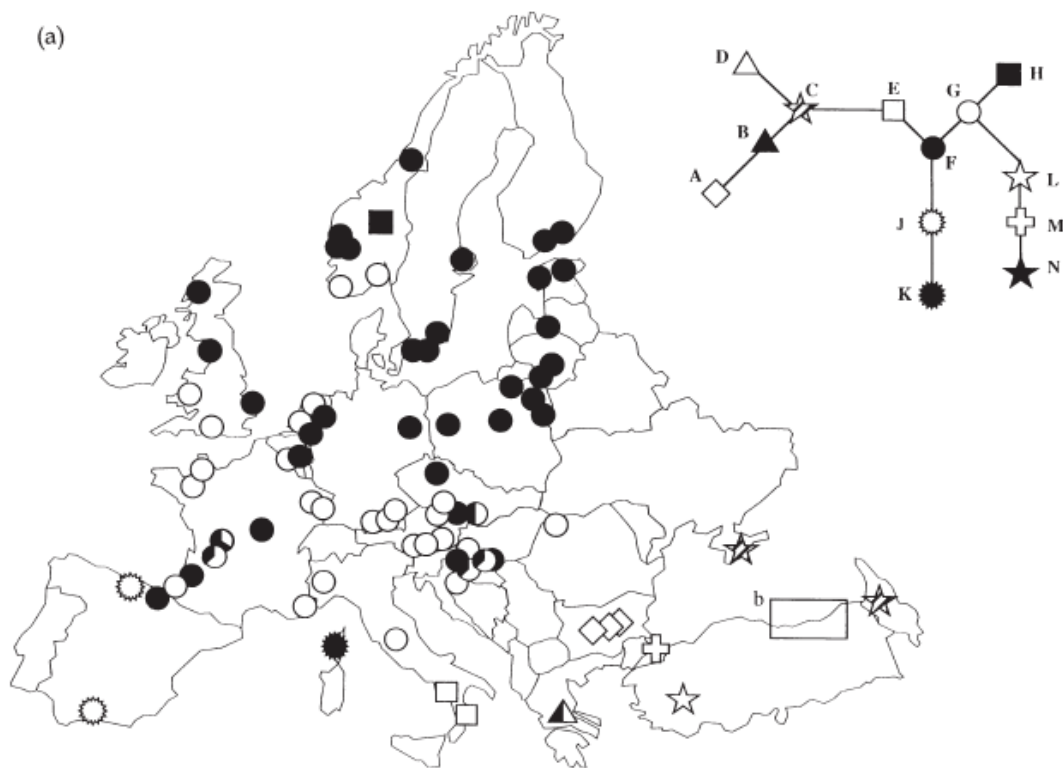


Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



olše lepkavá (*Alnus glutinosa*)

- fylogeografické studie podporují představu holocénního šíření z refugií v oblasti Karpat (Maďarsko, Rumunsko); větší počet refugií v jižní Evropě
- menší počet dokladů (*Alnus* sp.) z glaciálu (např. Bohunice); ale LGM?
- možnost záměny s příbuznými, zejména *A. incana*

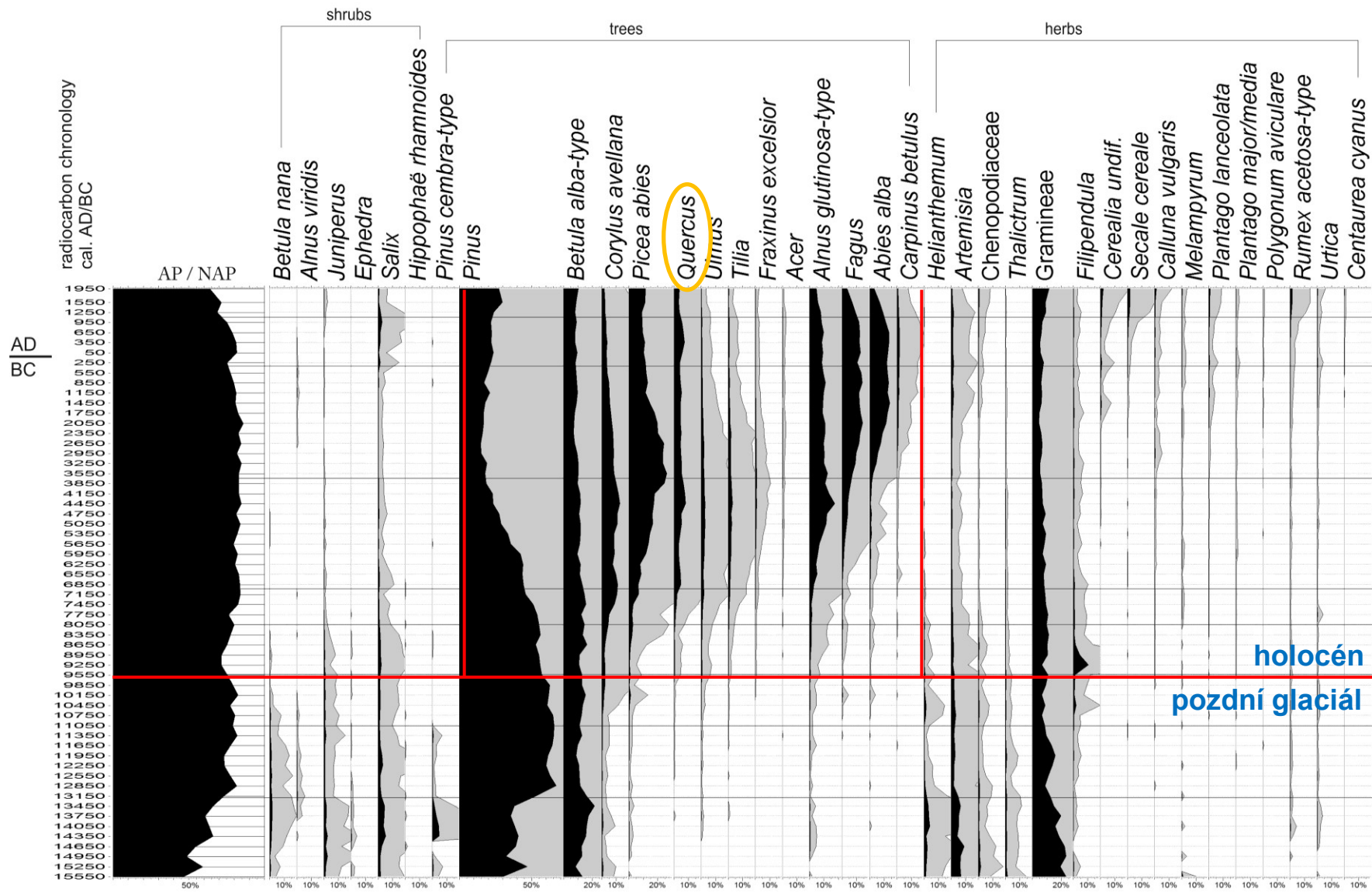


jilmy (*Ulmus* spp.)

- časně se šířící taxon (spolu s lískou)
- tradičně postulováno šíření ve starším holocénu z refugií v jihovýchodní Evropě (rumunské Karpaty?)
- doklady výskytu během posledního glaciálu (např. Dolní Věstonice a Pavlov)
- otázka taxonomické příslušnosti (v současnosti ve střední Evropě *U. glabra*, *U. laevis*, *U. minor*)
- chybí moderní fylogeografická studie
- *elm decline*
 - ústup jilmu v Británii i jinde během středního holocénu
 - dříve (Iversen) vysvětlováno raným působením neolitiků
 - snad důsledek sukcesních změn a/nebo tracheomykózy (grafiózy)



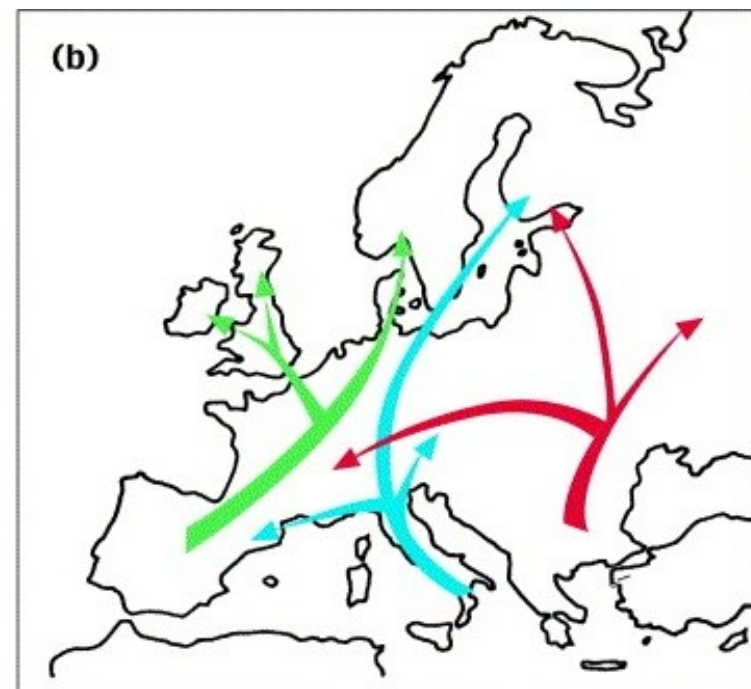
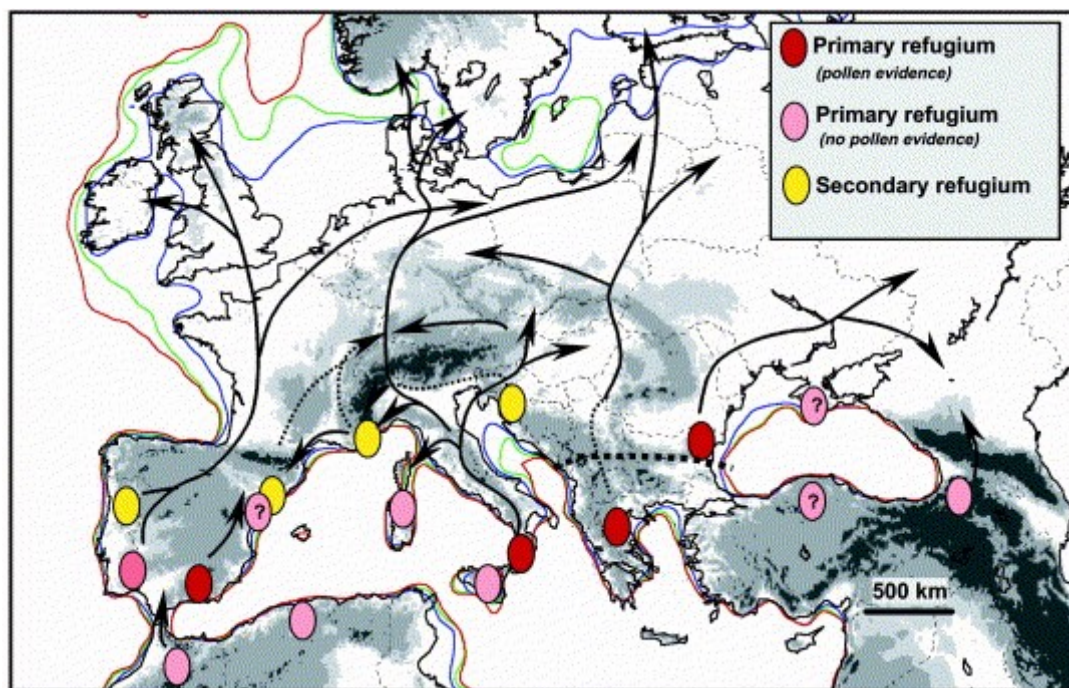
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

dub (*Quercus* spp.)

- uváděn jako příklad klasického schématu šíření z jižních refugií
 - šířit se začal už v teplých fázích pozdního glaciálu
 - v mladším dryasu ustoupil a vytvořil sekundární refugia jižně od Alp a snad i severněji
 - po oteplení ve starším holocénu rychlá kolonizace zbytku Evropy

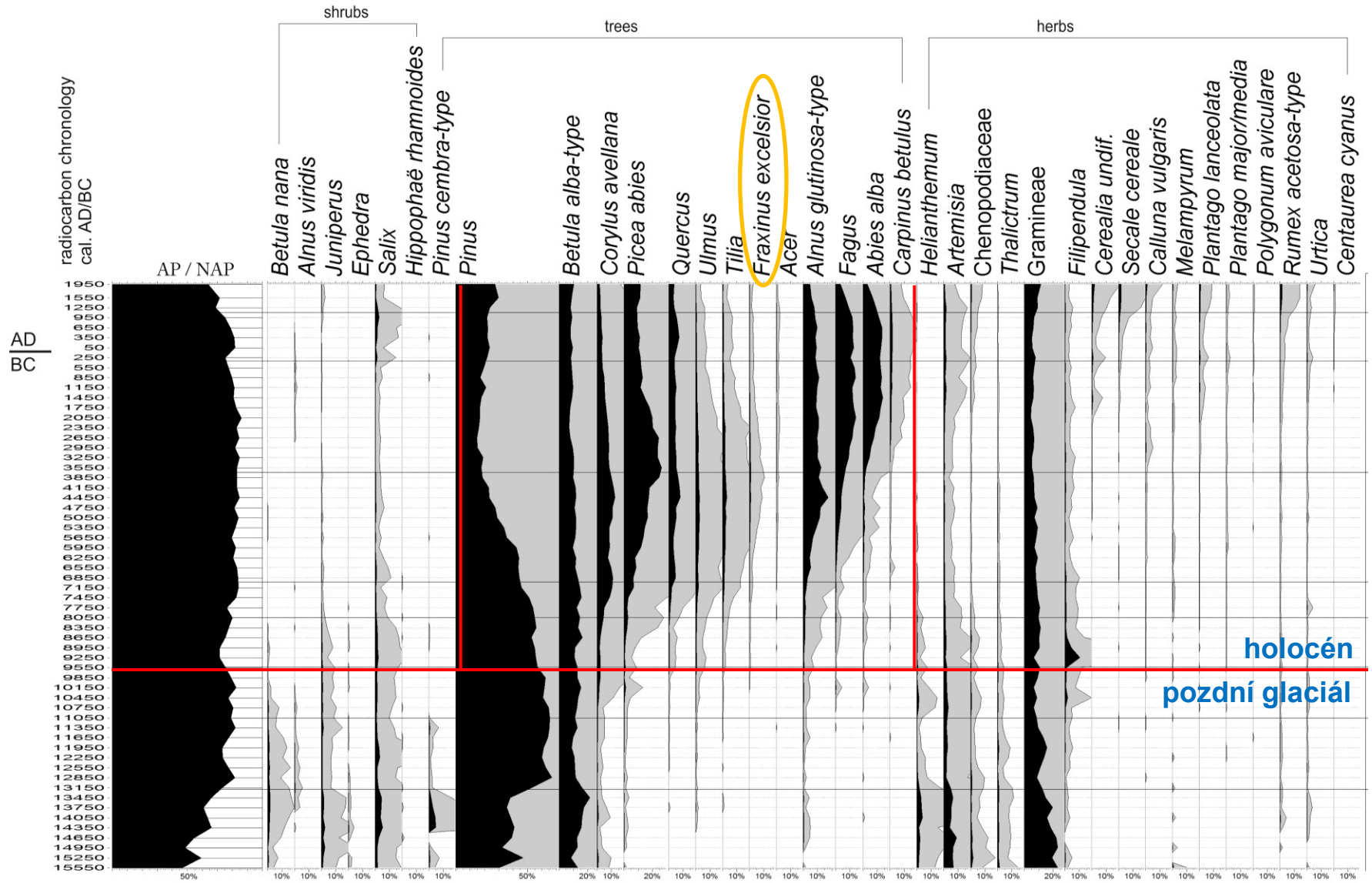


dub (*Quercus* spp.)

- skutečnost je ale zřejmě složitější
- různé druhy dubů se zřejmě šířily v různou dobu a nikoli nezávisle na sobě (rozsáhlé křížení, sdílení haplotypů – viz Petit et al. 1997)
- opět: historie šíření není historií rozšíření
- některé fosilní údaje (Stránská skála, Bulhary) ukazují na možnost výskytu v glaciálu



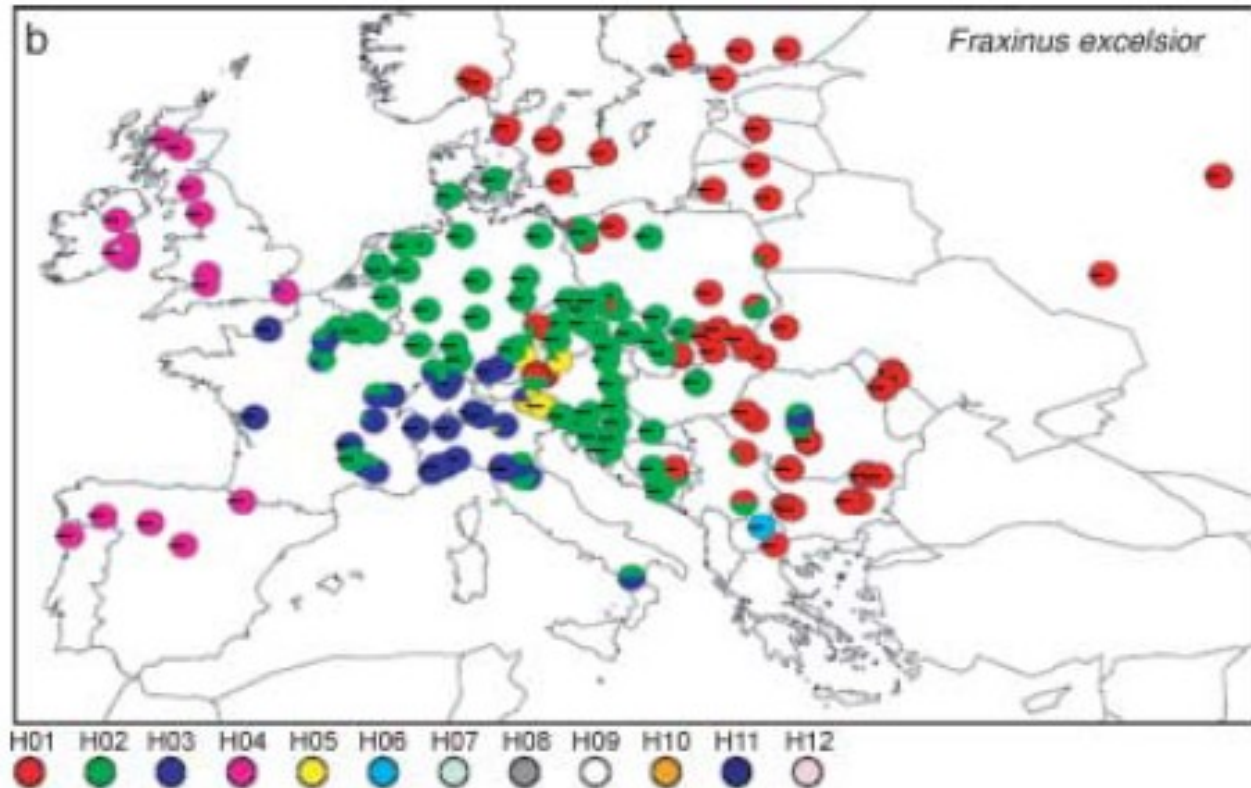
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



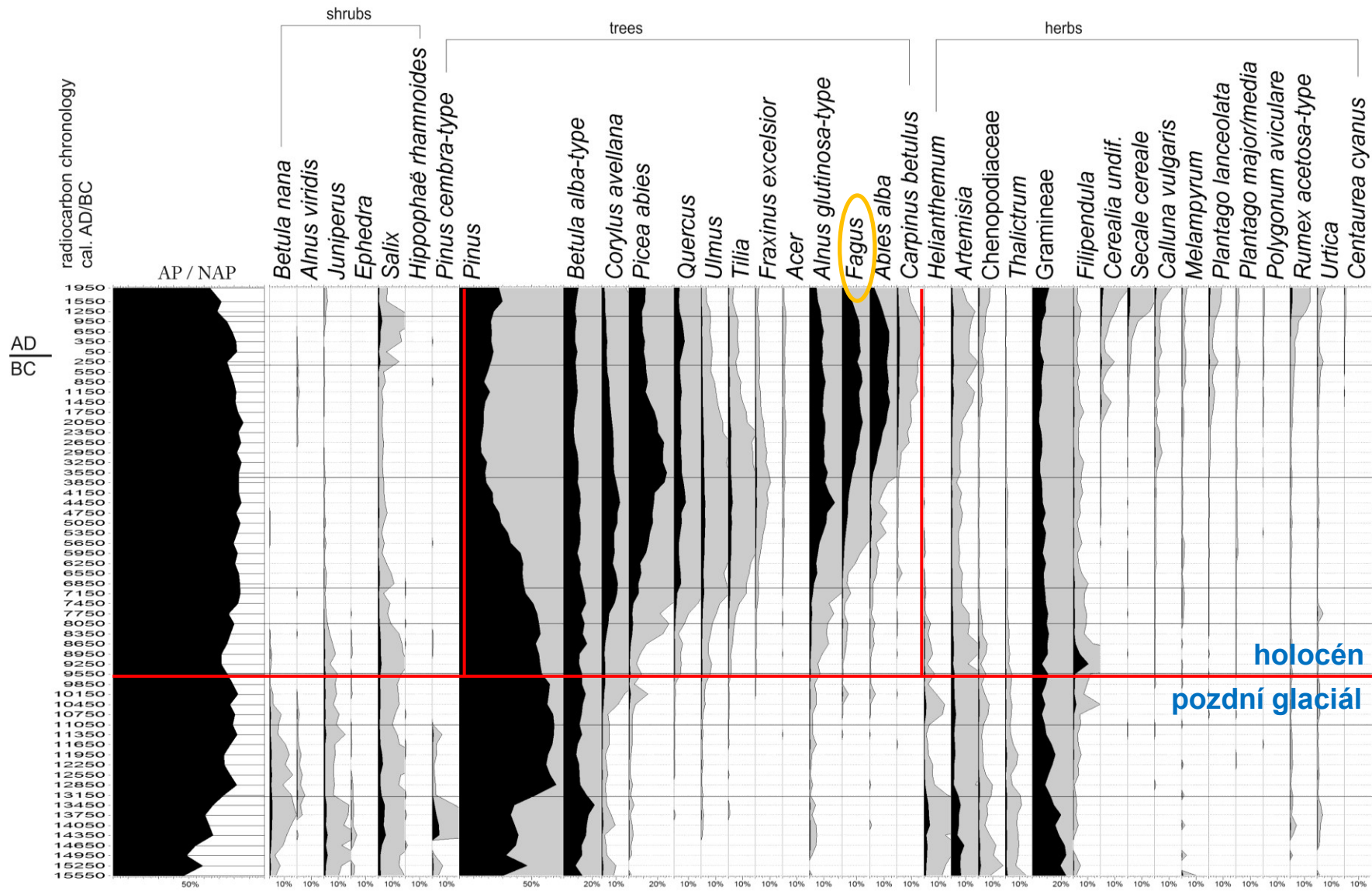
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*)

- střední Evropa kolonizována ve starším až středním holocénu, zřejmě z refugií na JV okraji Alp a v JV Evropě
- křížení s příbuznými druhy (zejména *F. angustifolia*)



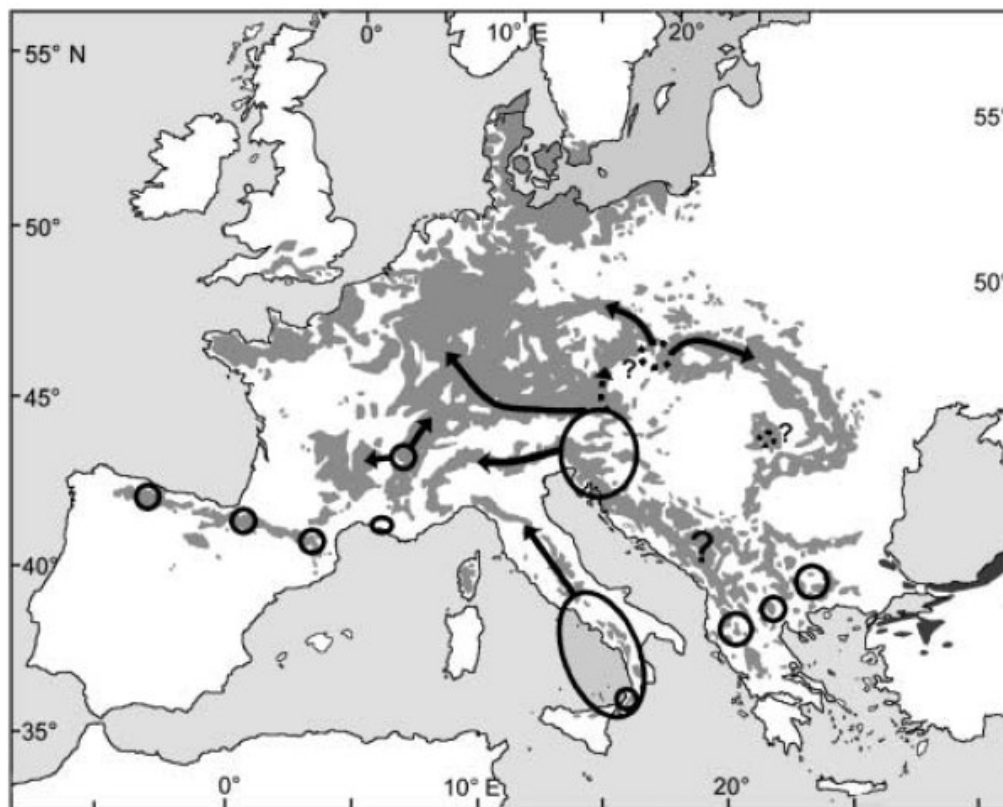
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

buk lesní (*Fagus sylvatica*)

- uváděn jako klasický příklad pozdního kolonizátora (střední a mladší holocén)
- představu nabořila asi nejmodernější dostupná multi-proxy syntéza rozšíření střeoevropské dřeviny (Magri et al. 2006): 400 pylových profilů, 80 makrozbytkových lokalit, 600 geneticky analyzovaných populací



- možná existence glaciálního refugia v Z Karpatech

Fig. 9 Tentative location of refuge areas for *Fagus sylvatica* during the last glacial maximum and main colonization routes during the postglacial period.

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

buk lesní (*Fagus sylvatica*)

- fosilní údaje o výskytu v posledním glaciálu z Dolních Věstonic a Bojnic (Z Slovensko)

- existenci východostředoevropského refugia podporuje i rozšíření některých indikačních druhů bukových lesů (Willner et al. 2009)

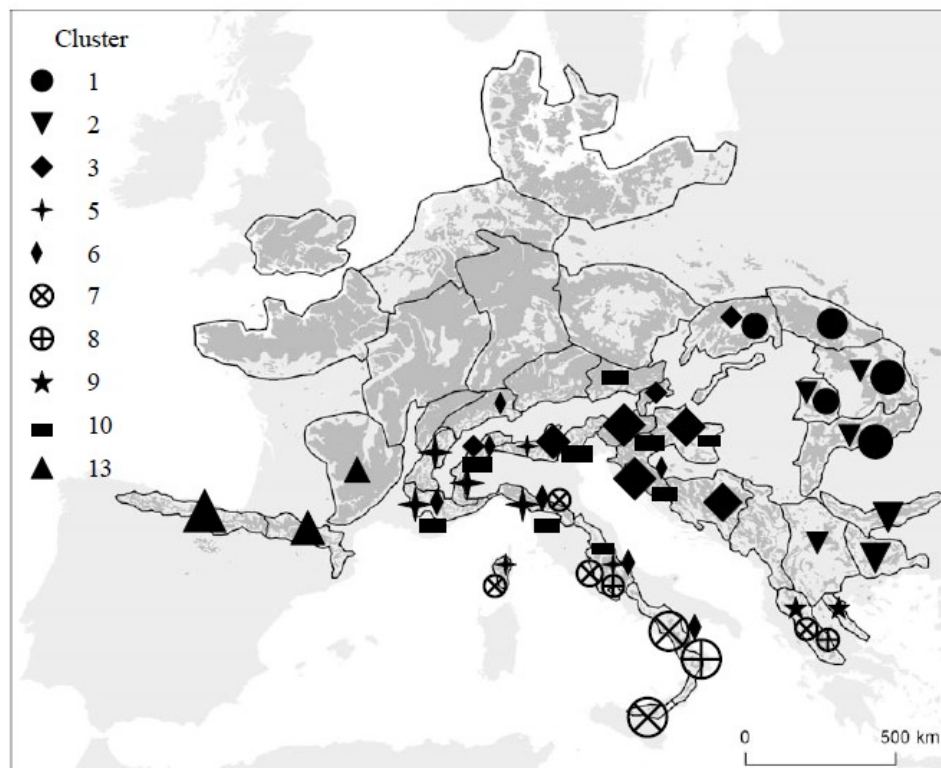
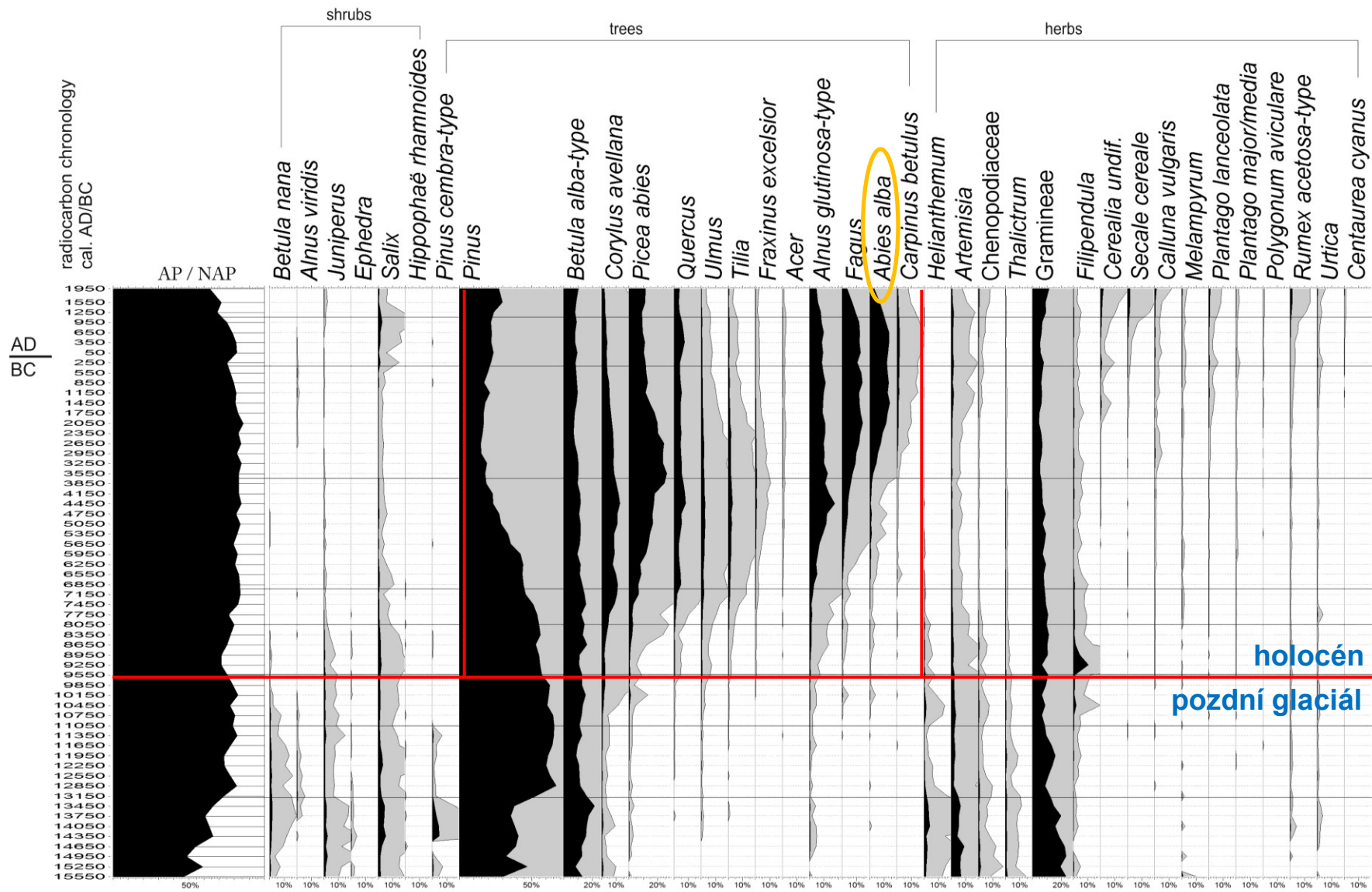
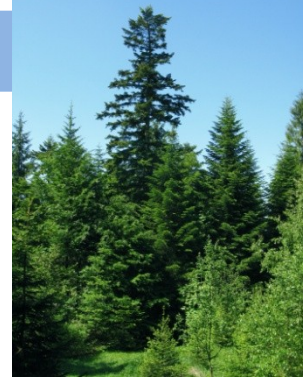


Figure 5. Geographical distribution of narrow-range beech forest species clusters. Symbol size represents the number of cluster members present in the region. Clusters 4, 11, and 12 are not shown.

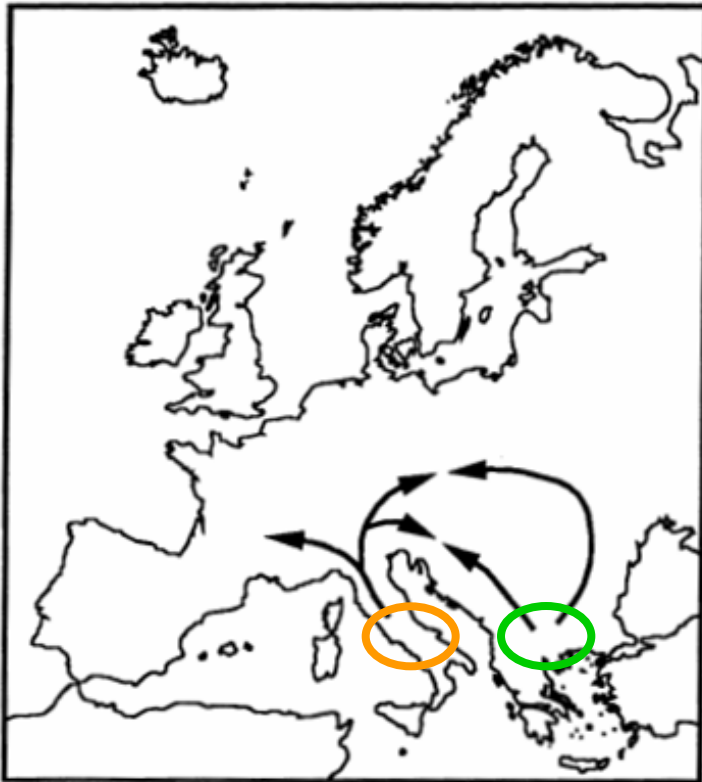
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady





jedle bělokorá (*Abies alba*)

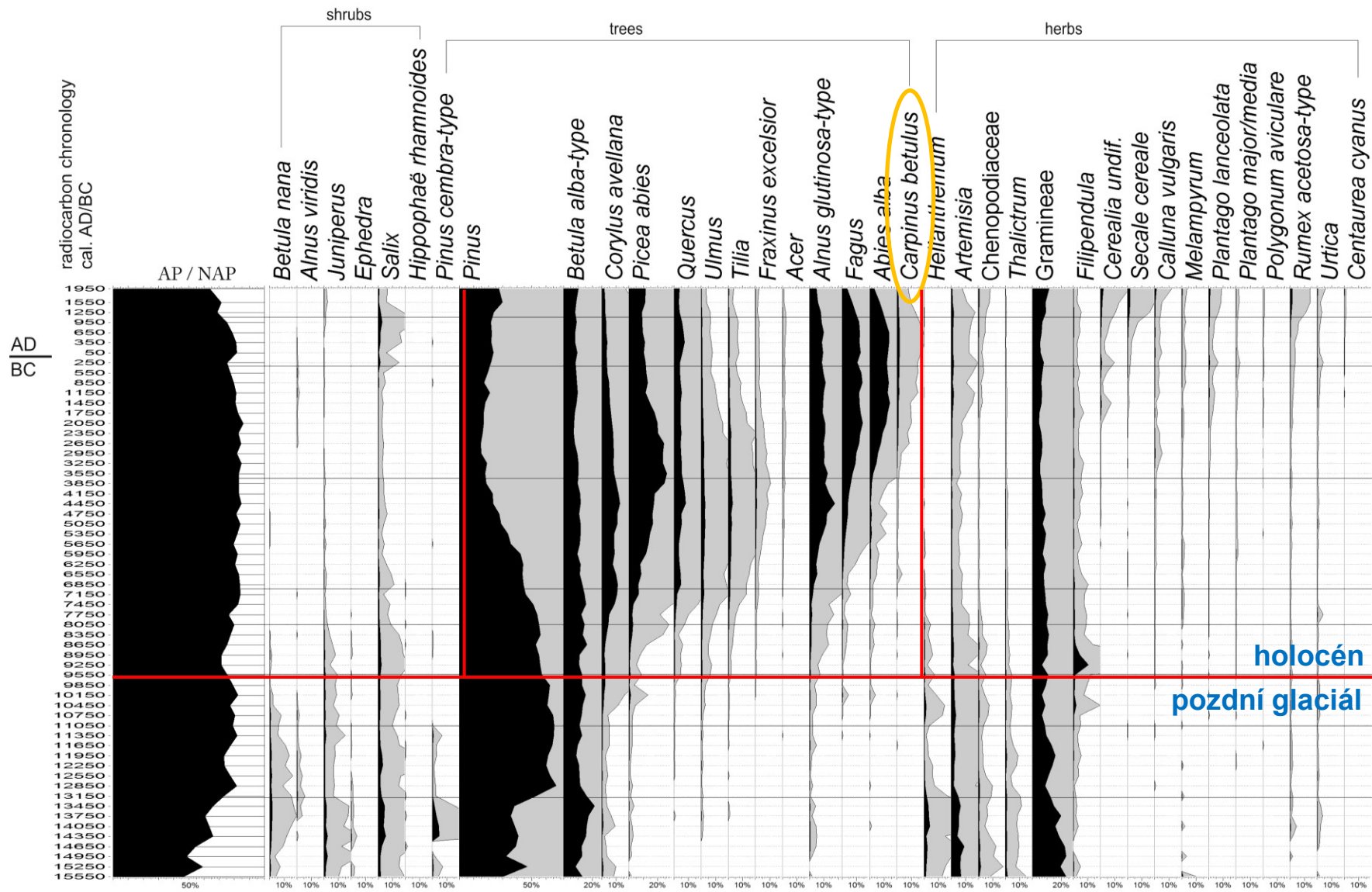
- klasická představa podobná buku: pozdní kolonizátor v období oceanického klimatu (střední a mladší holocén)
- Z, JZ, J a část střední Evropy byly osídleny z Apeninského poloostrova, od Beskyd na východ probíhala kolonizace z balkánského refugia



Taberlet et al. 1998

- novější syntéza pylových a makrozbytkových dat (Terhürne-Berson et al. 2004) tento koncept podporuje, navrhuje další refugium v Pyrenejích a možná v JV Francii a SZ Itálii
- v tomto ohledu lehce znepokojivé jsou nálezy makrozbytků jedle z období posledního glaciálu ze Stránské skály, Bohunic, Dolních Věstonic a Pavlova, stejně jako z jižního Polska; v pozdním glaciálu byla nalezena i v Moravském krasu (jeskyně Kůlna)
- klasickou otázkou je přežívání v LGM

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

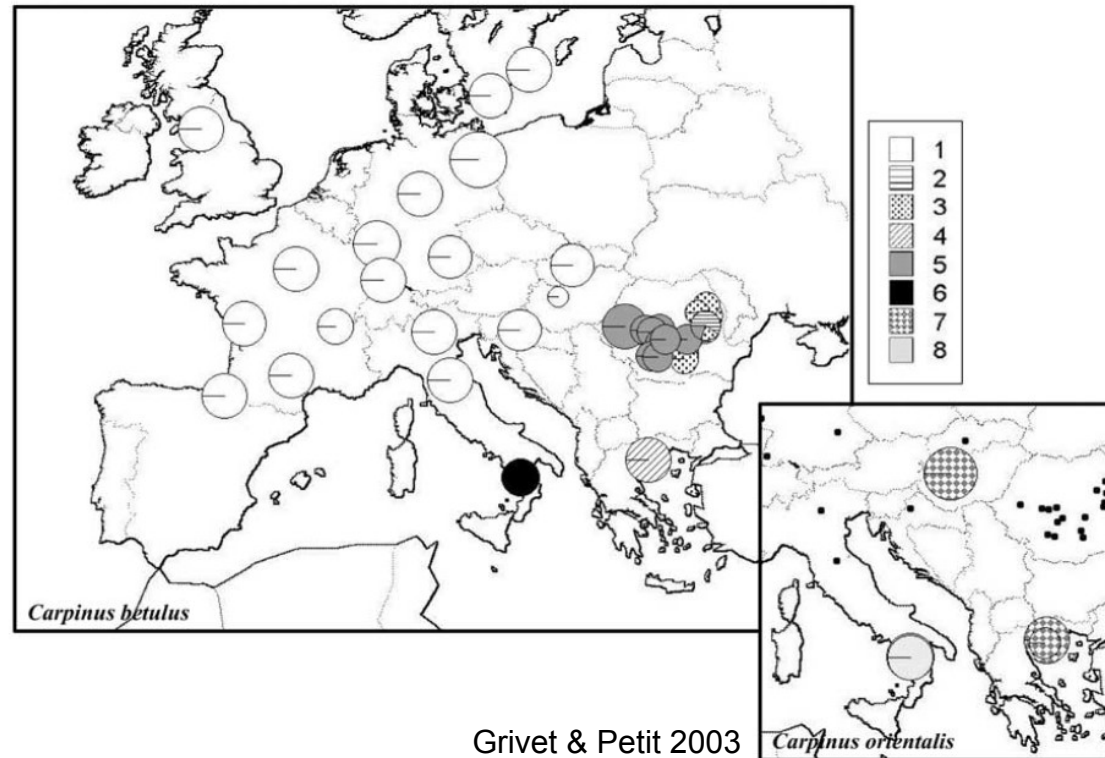


Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady



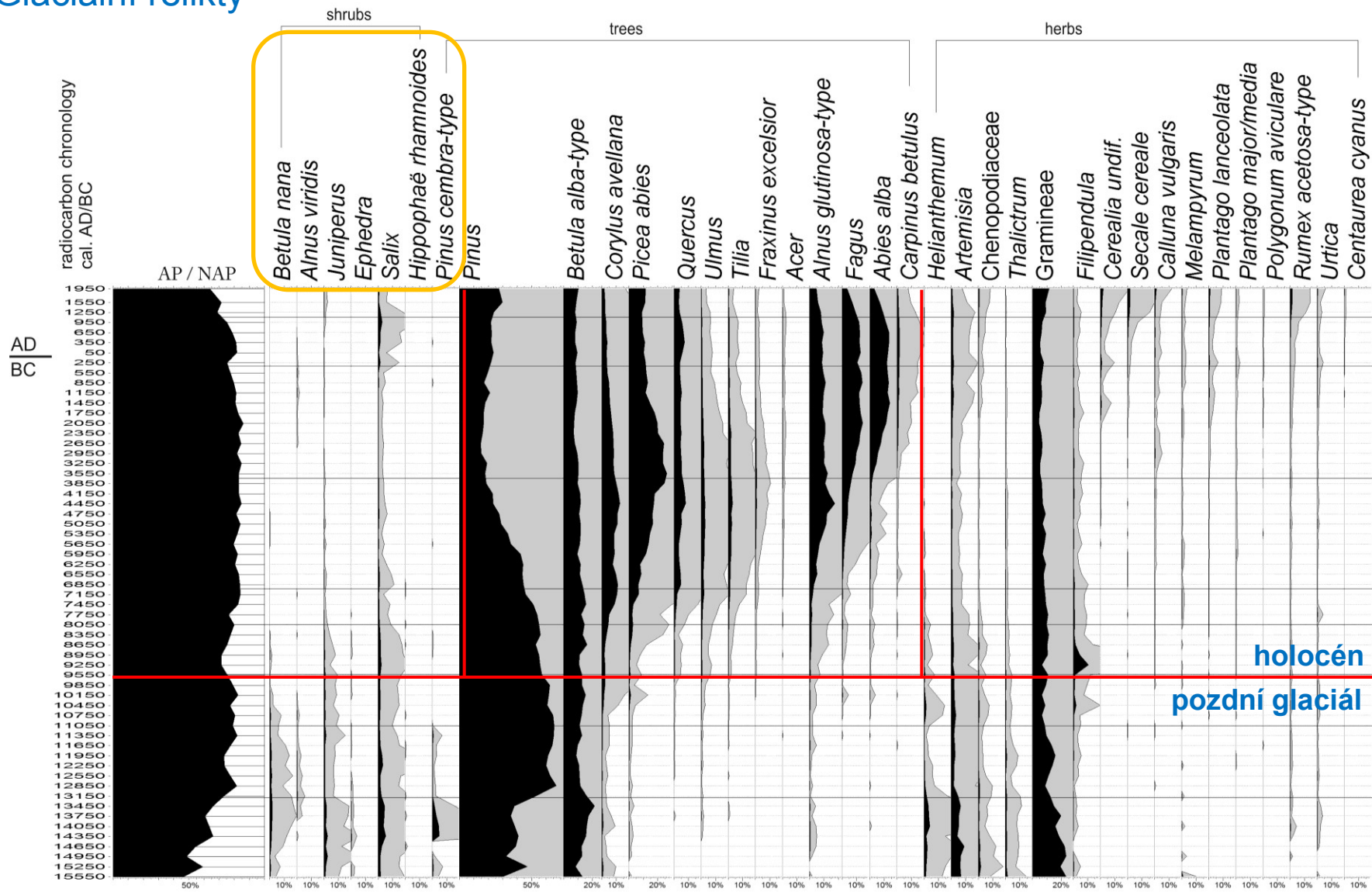
habr obecný (*Carpinus betulus*)

- u nás na většině území poslední kolonizátor mezi dnešními dominantami (polo)přirozených lesů
- vzácná shoda fylogeografických a makrozbytkových studií podporuje existenci jihoevropských refugií (jižní Itálie, Balkán), včetně poměrně blízkých refugií ve východních/jižních Karpatech (snad včetně V Panonie)
- u nás se zřejmě šířil od východu (severně Karpat?), do JZ Čech zřejmě vůbec nedomigroval
- naopak časný výskyt na Broumovsku (spekulace o refugiu, ale spíš časná kolonizace z území Polska)



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

Glaciální relikty



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

Glaciální relikty

borovice limba (*Pinus cembra*)

- součást glaciálních lesů jižní a východní Moravy (Rybníček & Rybníčková 1991, Willis & van Andel 2004, Jankovská & Pokorný 2008) a zřejmě i Krkonoš (Engel et al. 2010)

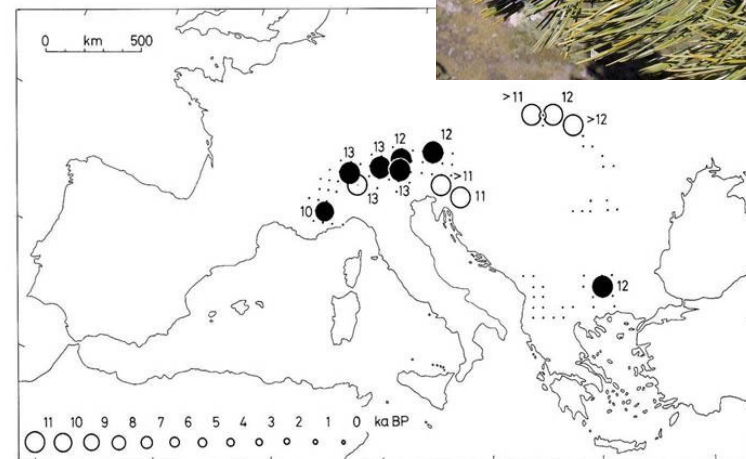
- dnes nejbliže v Tatrách a Alpách

modřín opadavý (*Larix decidua*)

- součást glaciálních lesů jižní a východní Moravy (Rybníček & Rybníčková 1991, Willis & van Andel 2004, Jankovská & Pokorný 2008) a zřejmě i jinde

- tradiční fytogeografická hypotéza o holocénním přežití v Hrubém Jeseníku a jeho podhůří

- podpořeno nálezem (jednoho) pylového zrna v recentně analyzovaných profilech (Dudová et al. 2012, Dudová et al. in prep.) a historickými údaji o používání modřínového dřeva v regionu v 16. století (Nožička 1962).



Lang 1994



Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

tehdy

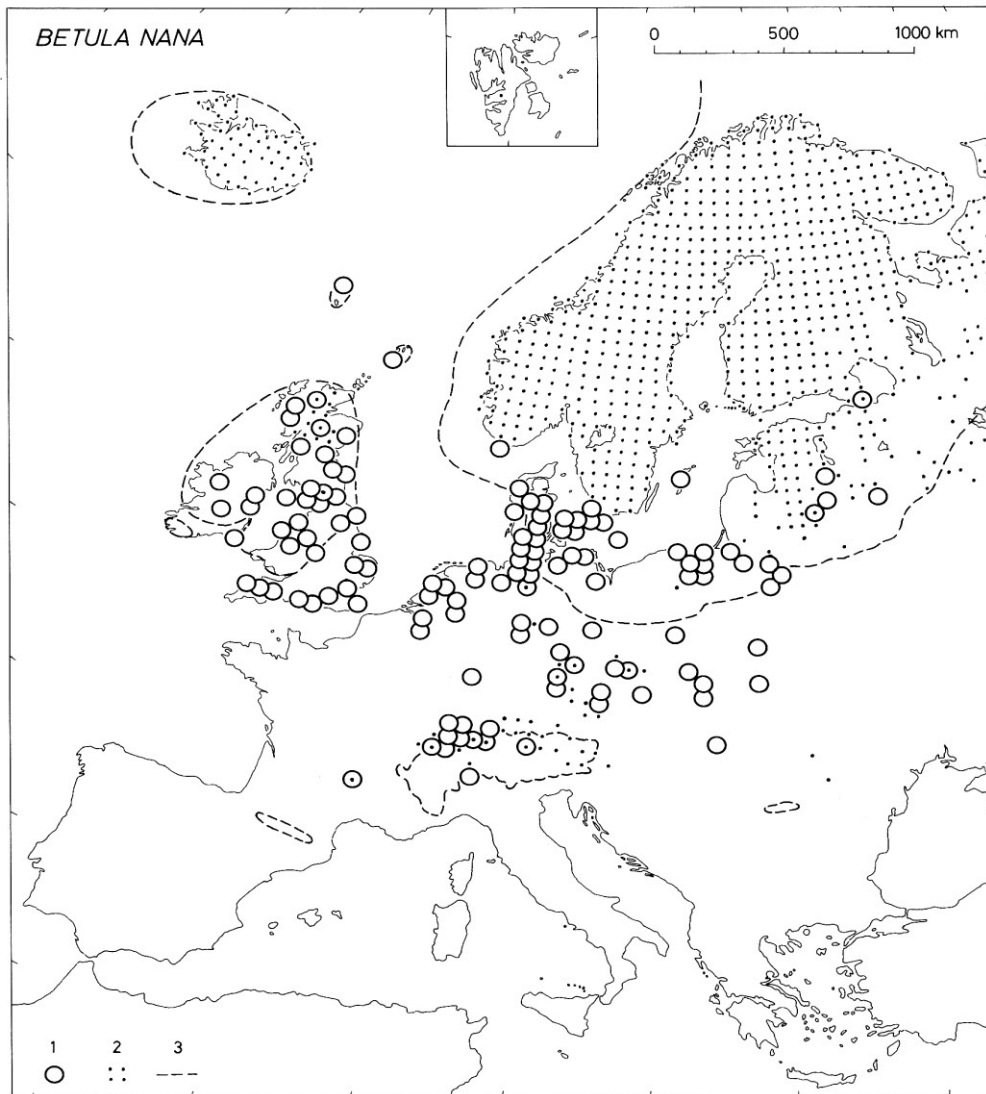
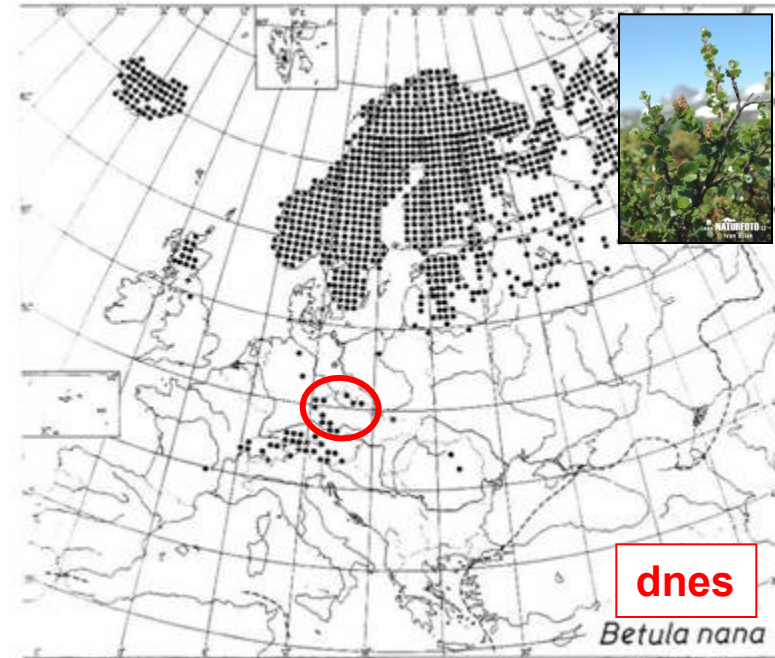


Abb. 6.4-2. *Betula nana*. Spätquartäre Großrestfunde und heutiges Areal. 1: Funde aus dem Pleni- und Spätglazial, sowie aus dem frühen Holozän. 2: Heutiges Areal (vgl. Abb. 6.4-1). 3: Maximalausdehnung der Weichsel-Ver eisung. Unter Verwendung einer Karte von TRALAU (1963b), ergänzt.

Lang 1994

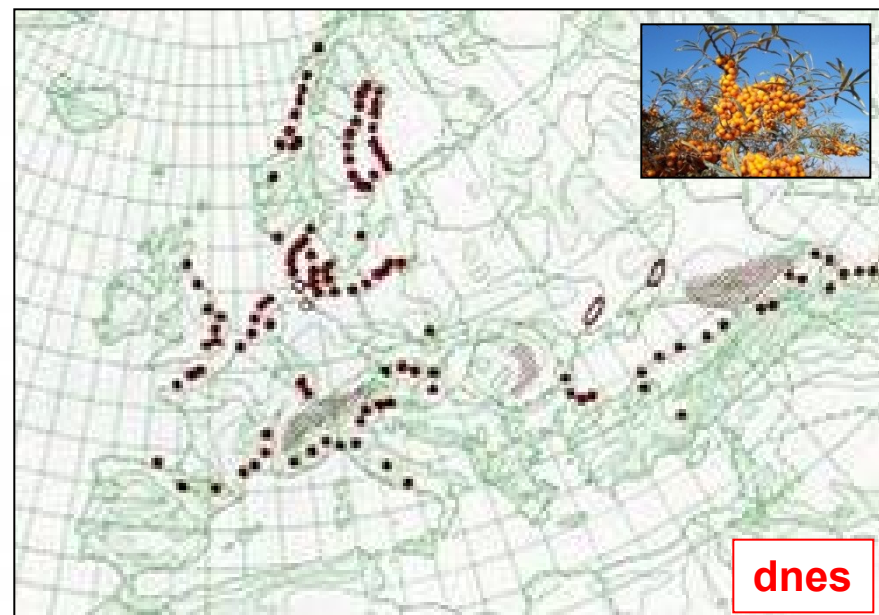
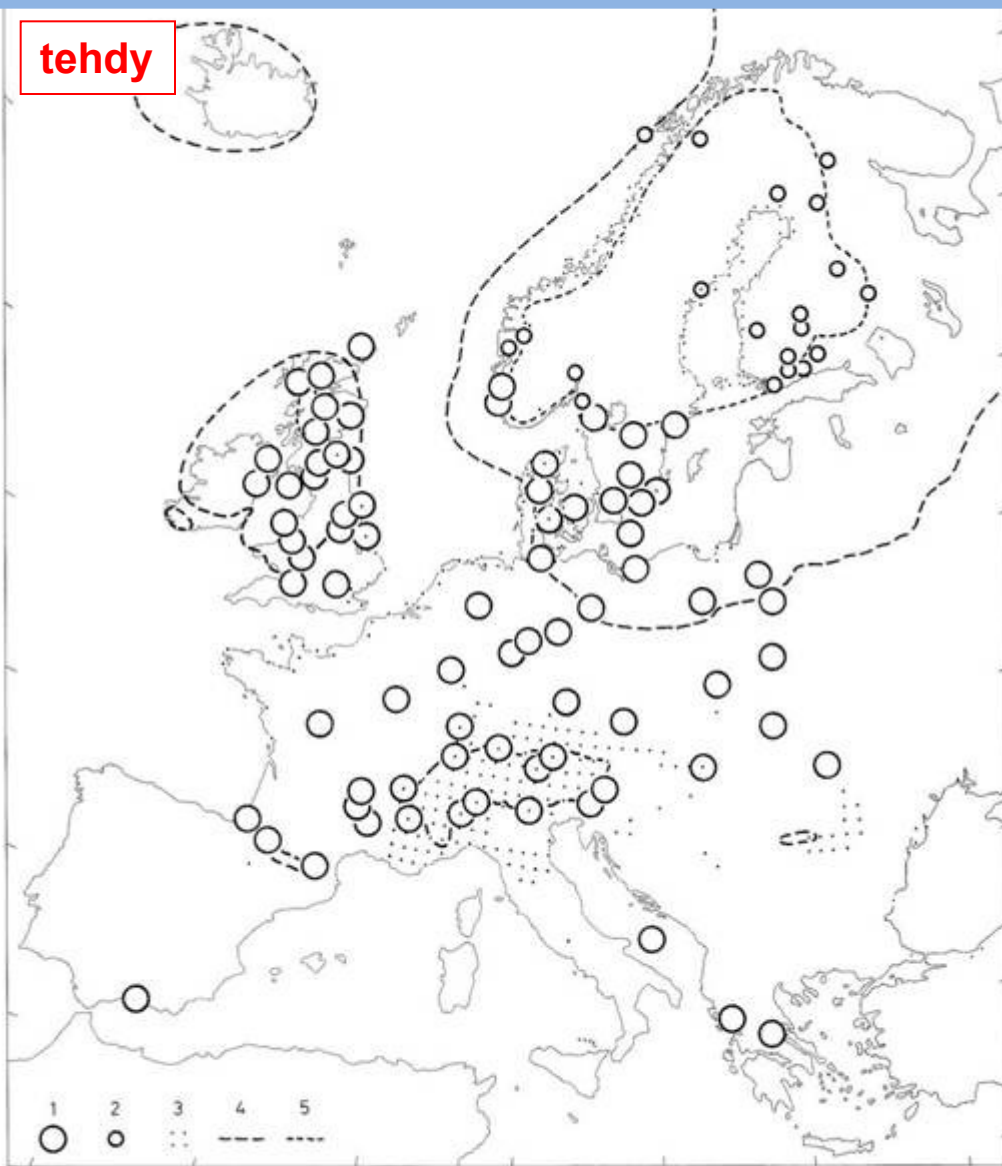


bříza trpasličí (*Betula nana*)

- srovnání doloženého glaciálního výskytu a současného areálu
- dnes jde ve středoevropské květeně o typický relikv glaciální flóry (rašeliniště Šumavy, Krušných a Jizerských hor)

Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: příklady

tehdy



dnes

<http://linnaeus.nrm.se/flora>

rakytník řešetlákový (*Hippophaë rhamnoides*)

- pionýrská dřevina lehkých půd, rostoucí dnes na písčínách na mořských pobřežích a v horách na štěrkopískových říčních náplavech
- u nás ve starším holocénu vyhynul

Abb. 6.4-8. *Hippophaë rhamnoides*. Spätquartäre Pollenfunde (Auswahl) und heutiges Areal. 1: Funde aus dem Pleni- und Spätglazial. 2: Funde aus dem frühen Holozän (Präboreal u. Boreal). 3: Heutiges Areal (nach MEUSEL & al. 1978, mit Ergänzungen nach verschiedenen Florenatlanten, im UTM-Raster). 4: Maximalausdehnung der Weichsel-Vereisung. 5: Eisrand während der Jüngerer Dryas (nur im Norden eingetragen).

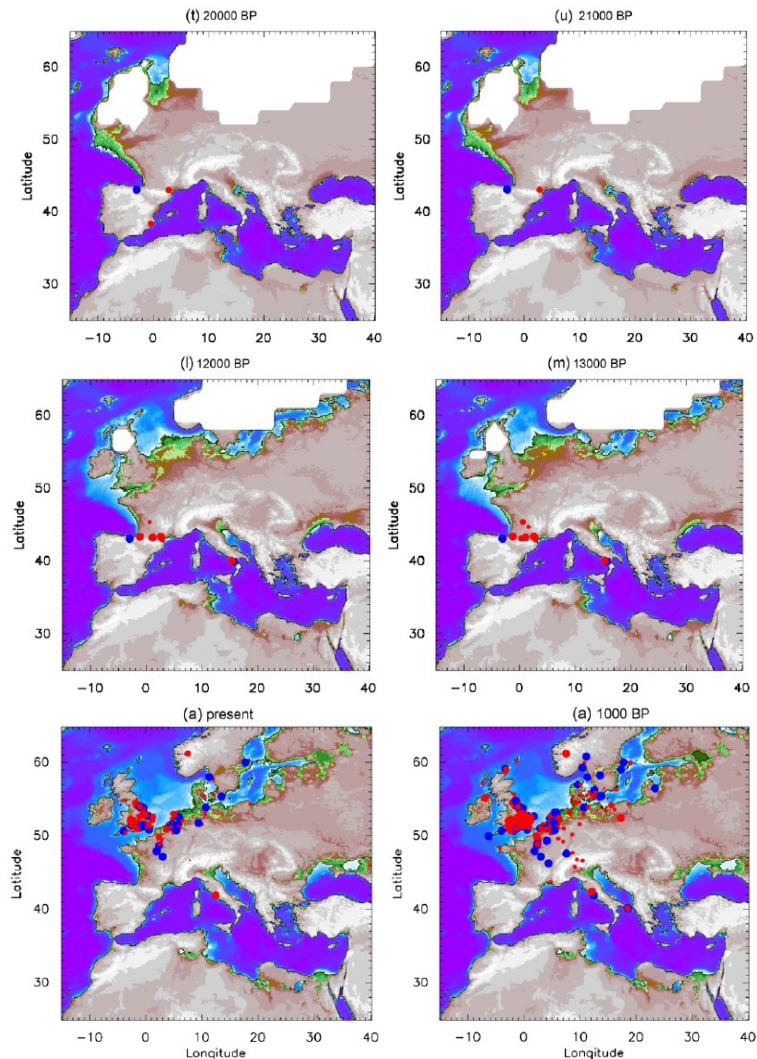
Holocénní rozšíření dřevin ve (střední) Evropě: shrnutí

- dle klasického schématu lze dřevinné dominanty středoevropských holocénních lesů rozdělit na:
 - **druhy, které přežily glaciál na místě** (zejména borovice a bříza),
 - **rané kolonizátory**, kteří se výrazně uplatnili už ve starším holocénu
 - v první fázi zejména líska, jilm, olše, smrk
 - v druhé fázi zejména dub a „ušlechtilé listnáče“ (jasan, javor, lípa)
 - **pozdní kolonizátory**
 - v (epi)atlantiku expandující buk a jedle
 - v subboreálu se šířící habr
- toto schéma je zhruba **podpořeno moderními fylogeografickými studii**, jež však pracují na poměrně hrubé škále rozlišení
- **studie pracující s fosilními daty** (zejména se spolehlivějšími makrozbytky) obecně **ukazují komplexnější strukturu** a u mnoha druhů podporují představu severních kryptických refugií (otevřená otázka LGM)
- nutno pamatovat na **pestrost reality a individuální chování druhů** (jižní, severní a kontinentální prvky, glaciální a interglaciální relikty...)

Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

úhoř říční (*Anguilla anguilla*)

- LGM refugia zřejmě v jihozápadní Evropě
- šíření ve střední Evropě omezováno (střídavou) izolací Baltského moře
- početnost v Evropě zřejmě ovlivňována mořským prouděním v severním Atlantiku (Golfský a Severoatlantický proud) a situací v oblasti Sargasového moře



Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

želva bahenní (*Emys orbicularis*)

- LGM refugia v jižní Evropě
- střední Evropu rychle kolonizovala ve starším holocénu z jihovýchodu (zejména z Balkánu)
- ve Skandinávii už asi 9 800 BP; vyhynula zde asi 5 500 BP, snad v souvislosti s mírným ochlazením v epiatlantiku
- postupně vyhynula v celé SZ části Evropy

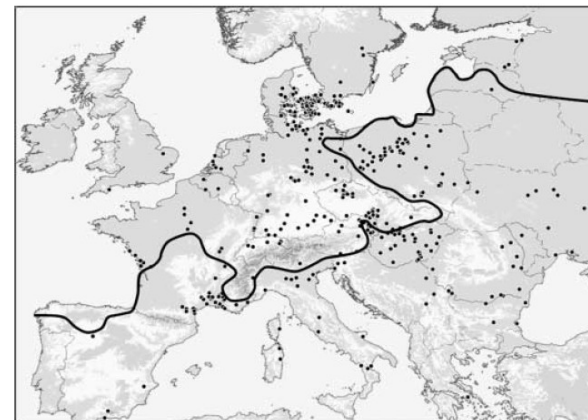
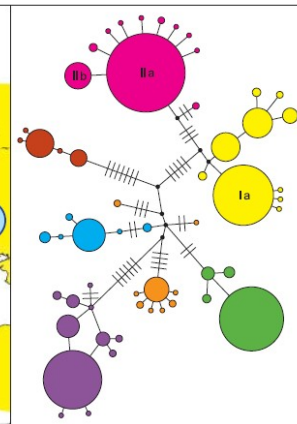
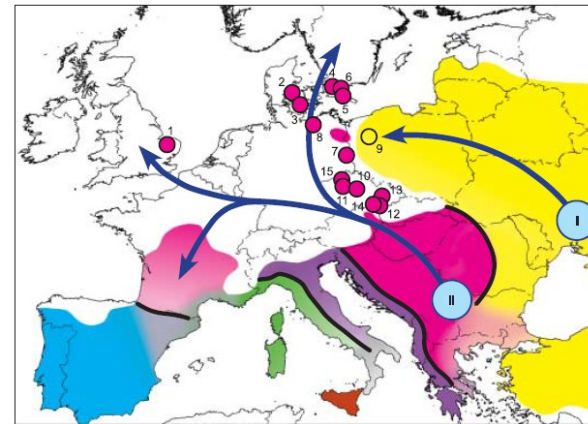
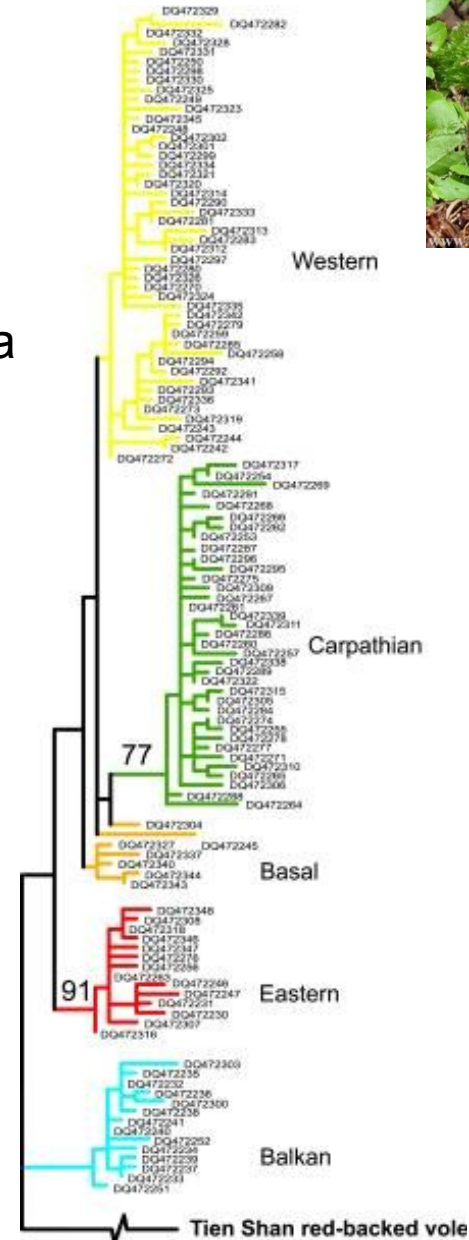
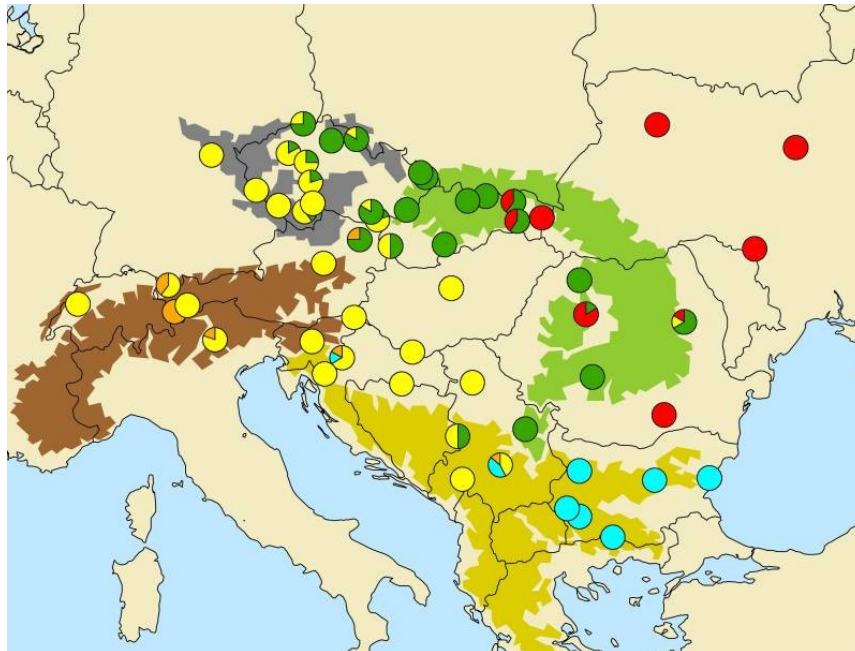


Fig. 1 Holocene subfossil records of *Emys orbicularis* in Europe (black circles). Line indicates northern range border of extant native populations (Sommer *et al.* 2007).

Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

norník rudý (*Clethrionomys glareolus*)

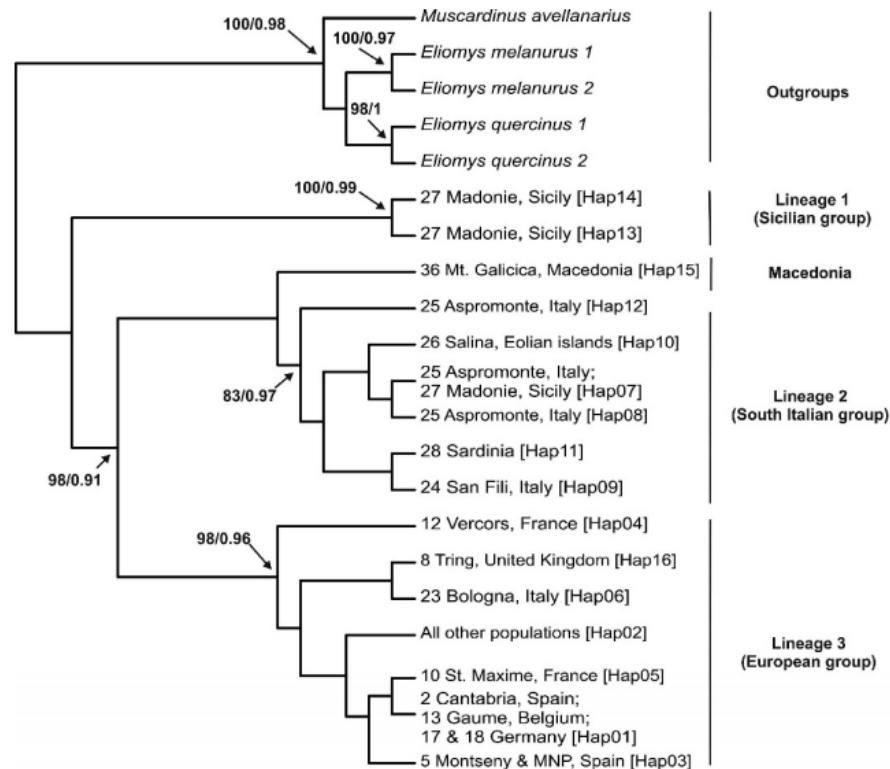
- LGM refugium v Karpatech nebo okolí
- odtud šíření po střední Evropě
- chybí širší geografický kontext, ale považováno za klasický důkaz severních kryptických refugií



Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

plch velký (*Glis glis*)

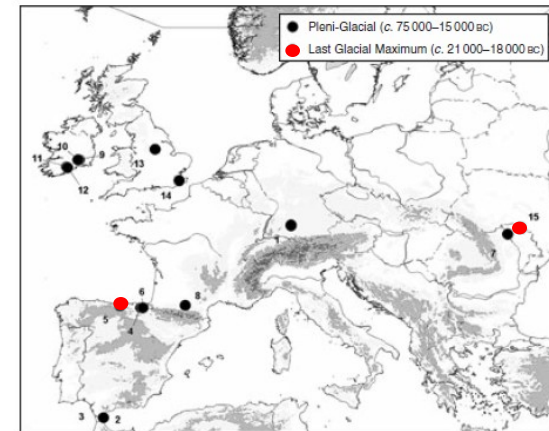
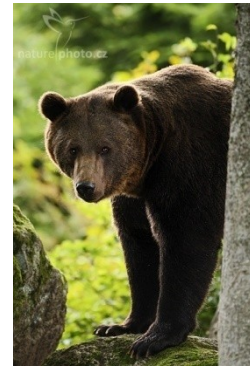
- refugium v jižní Itálii (a na jihu Balkánu?)
- kolonizace střední Evropy během holocénu
- malá genetická diverzita středoevropských populací
- šíření člověkem (edible dormouse)?



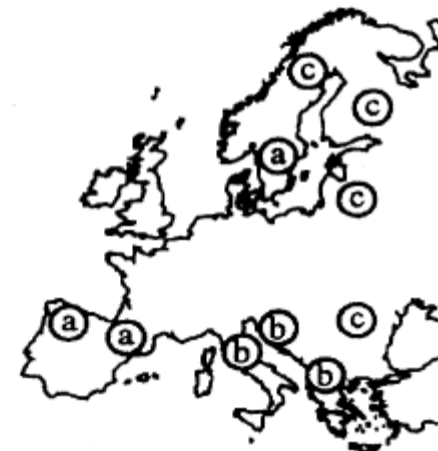
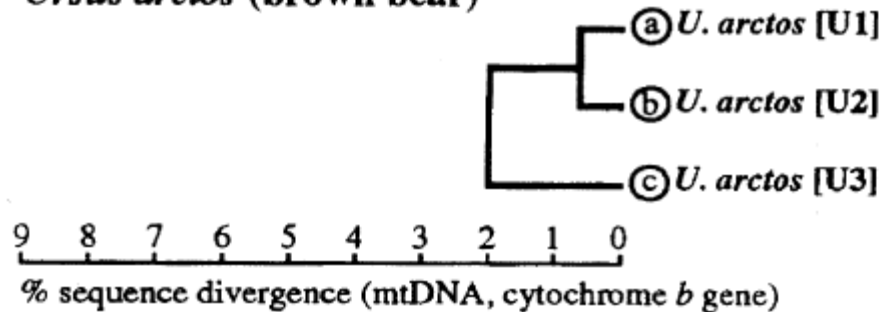
Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

medvěd hnědý (*Ursus arctos*)

- v glaciálu zřejmě poměrně široce rozšířený, **LGM refugia zřejmě v jižní Evropě** a na periferii Karpat (Moldávie)
- **kolonizace** střední a severní Evropy už **během pozdního glaciálu**, významnou roli zřejmě hrálo „karpatské“ refugium



Ursus arctos (brown bear)



Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

srnec obecný (*Capreolus capreolus*)

- v glaciálu výskyt zasahoval do střední Evropy (Předmostí, Moravský kras)
- v LGM zřejmě ústup k jihu, ale stále výskyt v JZ Francii a na periferii Karpat, včetně maďarské Panonie
- v pozdním glaciálu opět častější ve střední Evropě (řada lokalit ve středním Německu)
- ve starším holocénu rychlá kolonizace zbytku Evropy, včetně jižní části S Evropy
- možná není tak typickým lesním druhem, jak se někdy tvrdí
- podobnou historii rozšíření má jelen evropský (Sommer et al. 2008)

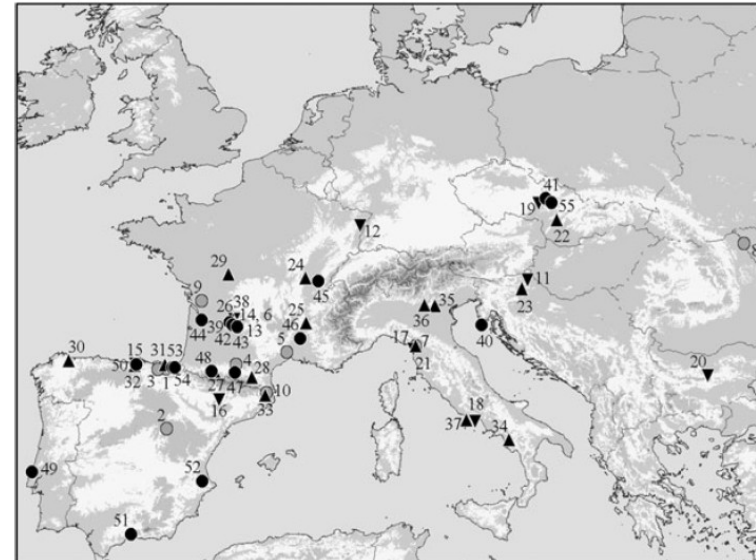


Fig. 1. Weichselian Pleniglacial (OIS-3 stage) records of the European roe deer. Reversed triangles: 60–40 ka ^{14}C BP, triangles: 40–30 ka ^{14}C BP, black circles: 30–21 ka ^{14}C BP, grey circles: 60–21 ka ^{14}C BP

Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

divoký kůň (*Equus ferus*)

- typický glaciální relikv, rozšířený v glaciálních stepích (panmiktická populace od Pyrenejí po Aljašku; Cieslak et al. 2010)



- ustoupil ve starším holocénu, zřejmě v souvislosti s šířením lesa

- po antropogenním odlesnění ve středním holocénu opět expandoval

- vývoj po 5 500 BP obtížně sledovatelný kvůli možné záměně s domestikovaným koněm

- domestikace proběhla opakovaně na více místech; v populacích domácích koní zachována asi třetina genetických linií divokých koní

- tarpan vyhynul v 19. století (Ukrajina, Rusko), k. Převalského (poddruh) se štěstím přežil

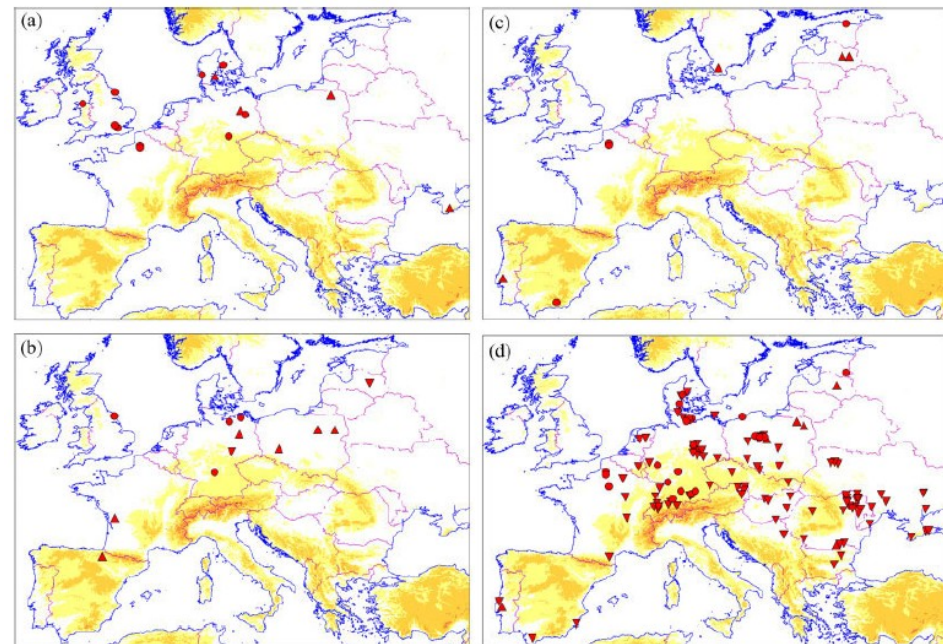


Figure 2. Spatiotemporal pattern of subfossil records of *Equus ferus* from the Early to the Middle Holocene in Europe. (a) Preboreal (9600–8600 cal a BC), (b) Boreal (8600–7100 cal a BC), (c) Early Atlantic (7100–5500 cal a BC) and (d) Late Atlantic (5500–3750 cal a BC). Circles: direct ^{14}C -dated bone record; triangles: context ^{14}C -dated record; reversed triangles: context-dated bone record on the basis of archaeological findings. For detailed dating information see Table 1 and supporting Table S1. This figure is available in colour online at wileyonlinelibrary.com.

Holocénní rozšíření vybraných druhů živočichů ve (střední) Evropě

pratur (*Bos primigenius*)

- přežil zřejmě v jižních refugiích (Balkán), odkud kolonizoval Evropu v pozdním glaciálu nebo na počátku holocénu
- ve střední a severní Evropě naprostá převaha jedné genetické linie
- tato je odlišná od domestikované linie původem z Blízkého východu, jež se šířila od neolitu
- křížení pratura s domácími tury bylo zřejmě vzácné
- vyhynul v 17. století v Polsku

