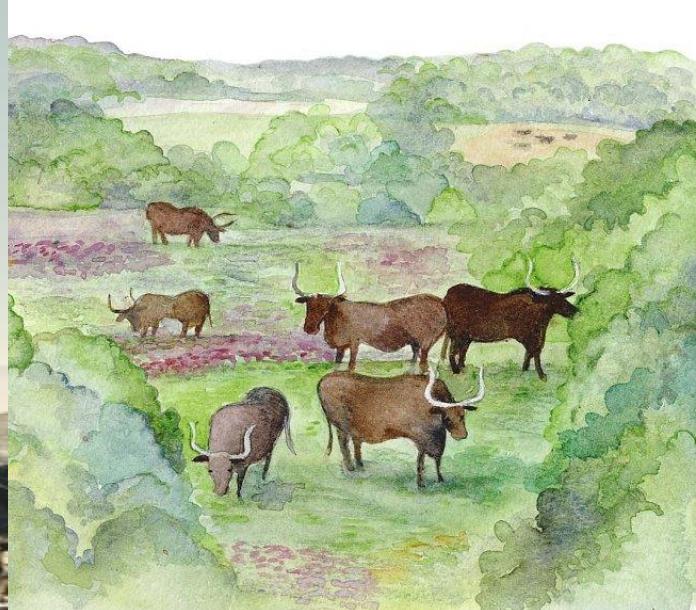


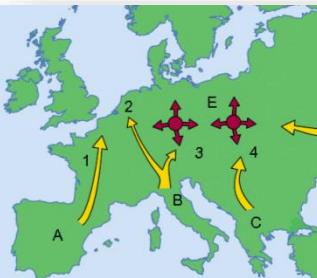
# Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horská & Jan Roleček  
UBZ PřF MU, Brno

# V. přednáška – obsah, literatura

## Glaciální refugia rostlin a živočichů: jižní vs. severní kryptická



Quaternary Science Reviews 23 (2004) 2369–2387



### Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation

Katherine J. Willis<sup>a,\*</sup>, Tjeerd H. van Andel<sup>b</sup>

<sup>a</sup>School of Geography and the Environment, University of Oxford, Mansfield Road, Oxford OX1 3T2, UK  
<sup>b</sup>Department of Earth Sciences, Cambridge University, Cambridge CB3 2EQ, UK

Received 27 January 2004; accepted 5 June 2004

#### Abstract

The location and survival of trees in the coldest stages of the last full-glacial has long been of interest to paleoecologists, biogeographers, archaeologists and geologists alike. In particular, where species survived in refugia and the influence that this has had upon the long-term ancestry of the populations, remain key research questions. However, the exact location of refugia during the coldest stages of the full-glacial still remains elusive for many species of fauna and flora, with different lines of evidence often being at odds. This is particularly true for Europe. Emerging evidence from various fossil proxies, paleo-climatic modeling and genetic research is starting to suggest that the traditional paradigm that trees were restricted to southern Europe and in particular to the three main refugia (Balkan, Iberian and British) during the last full-glacial is not correct. This is backed up by increasing evidence, including 131 <sup>14</sup>C-dated tree stumps, identified pieces of macrofossils, charcoal and pollen from across central and eastern Europe to indicate that during the last full-glacial populations of conifers and some deciduous trees grew much further north and east than previously assumed. This paper reviews the fossil evidence and considers it alongside genetic and paleo-climatic evidence in order to contribute towards a newly emerging synthesis of the full-glacial refugial localities in Europe and their influence upon the ancestry of European species. Plotted against a new high-resolution millennial time-scale for the interval ~72–15 ka BP in Central Europe, macrofossils as well as more broadleaf trees were continuously present throughout those interstadial/interglacial periods for which there are adequate data.

© 2004 Elsevier Ltd. All rights reserved.

#### 1. Introduction

Ever since it was first suggested that during the coldest periods of the last full-glacial (~72–15 ka BP) the most probable location for cold-tolerant refuges of temperate tree taxa was in northern Europe (Frenzel and Troll, 1952), many researchers have looked to these locations for evidence of refugial populations (e.g. Huntley and Birks, 1983; Bennett et al., 1991; Willis, 1992; Tzedakis, 1993; Willis, 1994; Fullagar et al., 1998; Carrión, 2002; Tzedakis et al., 2002). The theory that southern Europe and the Near East provided conditions suitable for refugia of temperate tree taxa is based on a number of assumptions relating to the full-glacial environments of

those regions and their ability to supply the necessary conditions for growth. These included an ice-free and in most places permafrost-free terrain, a soil able to support woody vegetation, and a climate capable of supporting the tree taxa. There was plenty of evidence to support such a model given little or no geomorphological evidence for permafrost below 45°N (Washburn, 1979) and paleo-climatic modeling (COMHAP, 1998; Wright et al., 1993) indicating that a steep climatic gradient existed across southern Europe at 21 ka BP.<sup>1</sup> This modelling

<sup>1</sup>The location to BP stands for calendar dates (see e.g. U. Th., GJL and ESR) and calibrated <sup>14</sup>C dates in radiocarbon years (cal yr.) before present (BP). Where appropriate <sup>14</sup>C years are appended to bracket (x ± xx) <sup>14</sup>C yr. b.p.) to specific dates. Calibration with CalPal (Reimer et al., 2004) available from the CalPal website, <http://www.calpal.de>.

\*Corresponding author. Tel.: +44 1865 270191.  
E-mail address: kathy.williams@geog.ox.ac.uk (K.J. Willis).

0267-435X/\$ - see front matter © 2004 Elsevier Ltd. All rights reserved.  
doi:10.1016/j.quascirev.2004.06.002

608      Opinion      TRENDS in Ecology & Evolution Vol.19 No.11 November 2004

## Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota

John R. Stewart and Adrian M. Lister

Viewed from a geo-political perspective, present-day animal and plant communities in many parts of the world have a remarkably short history. The environmental evolution at the end of the Pleistocene, a mere 10,000 years ago, triggered major shifts in the ranges of species and hence in composition of ecosystems. Predictably, many species in the boreal and temperate zones assembled at the same time, combining to form the modern environment of the Last Cold Stage with those surviving from more temperate refugia. Increasing evidence suggests that the well-studied European conifer and tree-mammal refugia of the thermophilous animals and plant taxa were supported by refugia in northern Europe, particularly in the Ardennes. These refugia may have been situated in areas of sheltered topography that were stable enough to persist through the Last Pleistocene. They also have implications for phylogeny and speciation.

Evidence from several disciplines has shown that the principal home of glaciostatic northern Europe, Asia and North America during the Late stage of the cold stage (see Glossary, Fig. 1) was a largely treelineless zone, with typical tundra vegetation. Temperate deciduous woodlands species must have survived these long, unforgiving episodes in refugia areas, before expanding their ranges in the present interglacial as they had in previous ones. For these taxa, the record of the pollen record in the Holocene (Fig. 1), has often been assumed that their cold stage refugia were still directly located either in Mediterranean Europe or elsewhere in the tropics. However, recent studies of the distribution of fossil plants and vertebrates are suggesting that the role of 'Quaternary' refugia in Europe might be more complex in northern latitudes than many currently believe.<sup>2</sup>

In particular, work by Willis et al.<sup>3</sup> indicates that temperate trees in Europe during cold episodes might have been located in northern Scandinavia, the peninsular Iberia, Italy and the Balkans<sup>4</sup>, because trees were undoubtedly present in central Europe in areas such as Hungary during the last cold stage (Fig. 2). Indeed, a recent study of the last cold stage in Central Europe has shown continuous presence of coniferous woodland that not only through the cold stage could extend 35–25 ka BP (thousands of radiocarbon years before present), but also through the warmer stages of the last cold stage, between 15–7 ka BP (Fig. 1). Similarly, the cool of new floras (southern and boreal) species, such as horse chestnut (Aesculus hippocastanum) and

radiocarbon date of c. 18 ka BP. The record of year is particularly significant because it is a temperature-sensitive indicator native to eastern areas of central and southern Europe.

Temperate refugia appear also to have existed further north, as indicated by a radiocarbon date of 13 ka BP on oak (Quercus spp.) charcoal from the Belgian Ardennes (Fig. 1), a time unengaged by pollen and faecal studies to have been warm but treelineless across northern Europe in general.<sup>5</sup>

However, the Belgian charcoal record, together with others from Britain, Scandinavia and the Alpine refugia, suggests that these refugia were not pollen-rich, reflecting a response to low temperatures rather than to lack of refugia.

In keeping with these results, the forest leaves and fungi of oak, elm (*Ulmus* spp.), hazel (*Corylus* spp.) and silver birch (*Betula pendula*) from the Scandes Mountains, Sweden, dated 6800 and 4000 yr BP (Fig. 1, 2), suggest that these taxa survived immediately after deglaciation. This contradicts previous interpretations from pollen analysis for the Scandes Mountains, which suggested an exclusively boreal (old-world) vegetation. The evidence of the survival of the cold stage in the thermophilous refugia of Scandinavia is that colonization probably occurred from small stands of trees close to the continental ice sheets rather than from the southern refugia that are now believed to be the source of the tree taxa. If the environmental conditions during the cold stage were as cold as 200–400 m.y. ago<sup>6</sup> these would not have been times when trees arrived in Scandinavia from southern or eastern Europe. This would be especially problematic for the many hardy, but frost-prone species that have survived the last, even very severe, glacial phase in north-central Europe. Mediterranean refugia, in contrast, have not only survived the last, even very severe, glacial phase, in north-central Europe. Recently, genetic analyses revealed that typical Mediterranean species have also survived the Last Glacial Maximum in cryptic northern refugia (e.g. in the Carpathians or even north of the Alps) in addition to their Mediterranean refuge areas.

**Keywords:** Phylogeography, Refugia, Faunal types, Last Glacial Maximum (LGM), Postglacial, Range expansions, Range shifts, Mediterranean, Continental Siberian

Schmitt and Varga Frontiers in Zoology 2004, 2:22  
<http://www.frontiersinzoology.com/content/2/1/22>



#### REVIEW

## Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception?

Thomas Schmitt<sup>a</sup> and Zoltán Varga<sup>b</sup>

#### Abstract

Some decades ago, biogeographers distinguished three main faunal types of high importance for Europe: (i) Mediterranean elements with exclusive glacial survival in the Mediterranean refugia, (ii) Siberian elements with glacial refugia in the eastern Palaearctic and only postglacial expansion to Europe and (iii) arctic and/or alpine elements with large zonal distributions in the boreal areas and postglacial retreat to the North and/or the alpine mountain systems. Genetic analyses have unveiled numerous additional refugia both of continental and Mediterranean species, thus strongly modifying the biogeographical view of Europe. This modified notion is particularly true for the so-called Siberian elements. This modified notion has been confirmed by the results of the last glacial maximum of Scandinavia that colonization probably occurred from small stands of trees close to the continental ice sheets rather than from the southern refugia that are now believed to be the source of the tree taxa. If the environmental conditions during the cold stage were as cold as 200–400 m.y. ago<sup>6</sup> these would not have been times when trees arrived in Scandinavia from southern or eastern Europe. This would be especially problematic for the many hardy, but frost-prone species that have survived the last, even very severe, glacial phase in north-central Europe. Recently, genetic analyses revealed that typical Mediterranean species have also survived the Last Glacial Maximum in cryptic northern refugia (e.g. in the Carpathians or even north of the Alps) in addition to their Mediterranean refuge areas.

**Keywords:** Phylogeography, Refugia, Faunal types, Last Glacial Maximum (LGM), Postglacial, Range expansions, Range shifts, Mediterranean, Continental Siberian

#### Introduction

The biogeography of the western Palaearctic is quite complex and therefore a fascinating and challenging research subject [1–8]. Scientists, even about 50 years ago, still thought that the continental refugia in the Mediterranean, Siberian areas and/or elsewhere had the interpretation of the underlying biogeographical processes behind these faunal elements has considerably changed since then, e.g. [9–13]. Furthermore, the understanding of climatic and other environmental conditions during glaciations has substantially deepened, e.g. [14–19].

By the time of de Lutin [4], the existence of Mediterranean elements was already well known, e.g. [14–19].

These elements were thought to have exclusively survived the ice ages in the Mediterranean region, which was divided into nine sub-centres [21] composed of several core areas (German: Arealellen [2]). Depending on the postglacial expansion out of these refugia and differentiation

centres, two basic types were distinguished: (i) stationary elements which did not essentially enlarge their distribution northwards during the postglacial period and (ii) expansive elements largely expanding their ranges beyond the limits of the preglacial range areas, frequently as far north as northern Scandinavia, and range areas showing peripheral isolated populations (halophiles) at the northern boundary of their range e.g. [4] (Figure 1a).

Furthermore, the existence of large ice age distributions in the so-called peripheral belt was suggested for the species with arctic, alpine or arctic-alpine distributions followed by postglacial retreat to high mountain areas in the Southern Hemisphere, e.g. the high mountains of the North America. Both distributions were interpreted as refugia for the arctic-alpine disjunctions today [22,23]. However, the local endemisms e.g. in the Alps were interpreted at least partly as *in situ* survival e.g. at mountain [23] and/or in some marginal areas of the Alps ('massifs de refugio' [24]). Thus, the many widespread species in these groups are interpreted, following the original ideas of Schmitt [7], as the only species surviving north

\*Correspondence: thomas.schmitt@uni-koblenz.de

<sup>a</sup>Biozentrum, University of Koblenz, D-56074 Koblenz, Germany

<sup>b</sup>Full list of author information is available at the end of the article

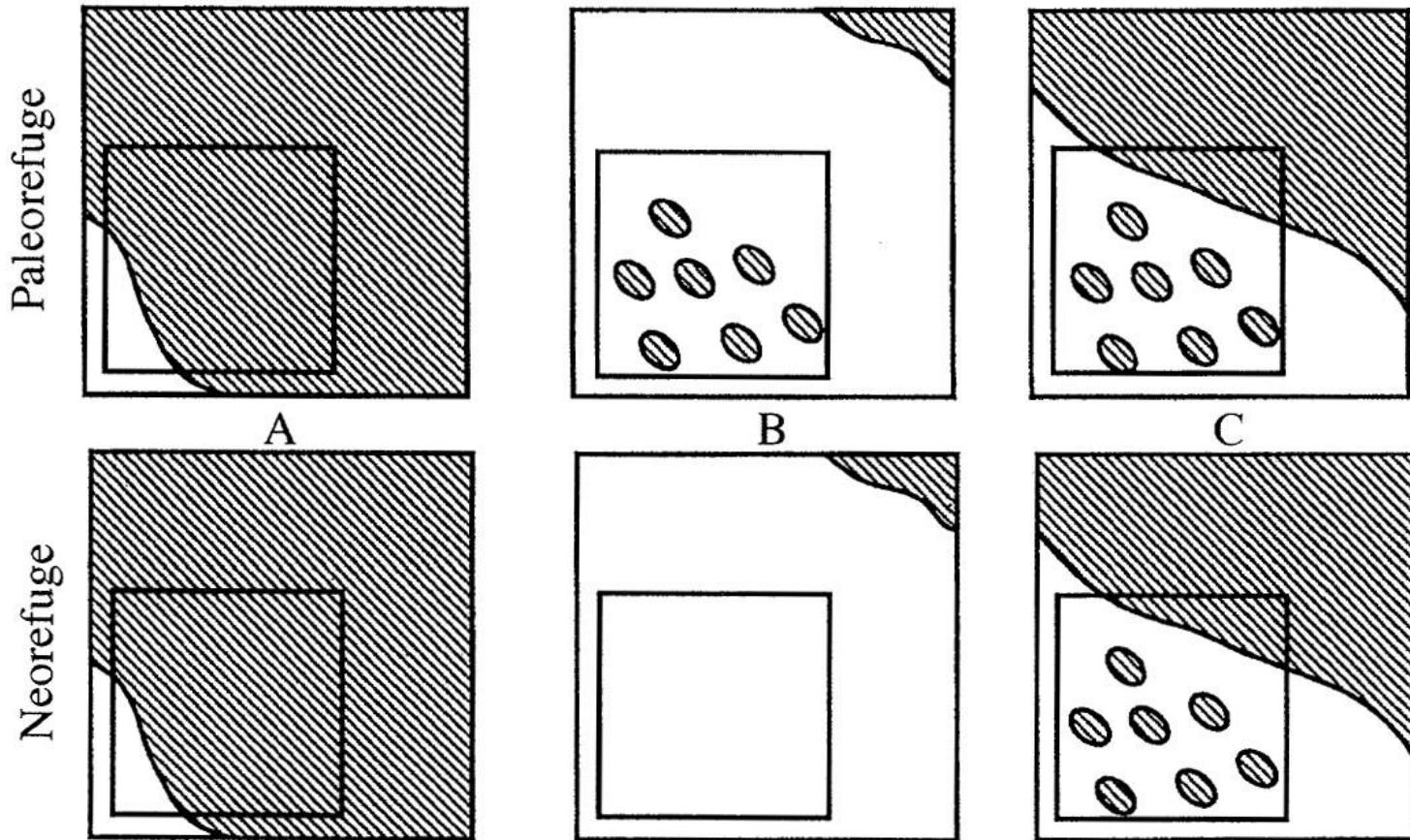
© 2004 Schmitt and Varga. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>), which permits unrestricted use,

distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

bioMed Central

# Refugium – historie, pojetí

- **refugium** – místo umožňující přežití nepříznivých podmínek; zdroj populací pro šíření po zlepšení podmínek
- stanoviště, které hostí populace druhů nebo určitá společenstva, které se jinde v krajině nemohou vyskytovat
- paleorefugia vs. neorefugia / relikt vs. výsadek (z pohledu druhu)



## Relikty – definice, typy

- Darlington (1957): (i) **geografický** a (ii) **fylogenetický** relikt
  - (i) pozůstatek dřívějšího mnohem většího rozšíření
  - (ii) pozůstatek dříve mnohem více diverzifikované skupiny
- relikty přežívají v **(paleo)refugiích** – místech, kde zůstaly podmínky, které byly dříve typické pro rozsáhlé plochy v okolí
- typicky hovoříme o **glaciálních/klimatických** reliktech (*Rubus chamaemorus* – nejjižnější výskyty v Krkonoších a Nowotarské kotlině)
- velmi těžké je rozlišit relikty od výsadků = spontánních kolonizací nových stanovišť (mořské „relikty“ v jezerech – vidlonožec jezerní /*Mysis relicta*/)



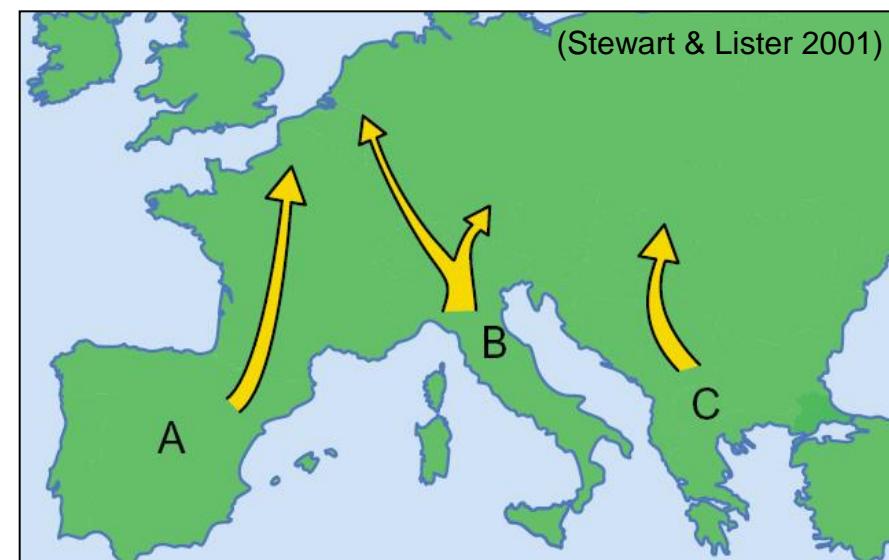
*ostružiník moruška* (*Rubus chamaemorus*)  
roste hojně v subarktických oblastech  
severní polokoule, jižní izolované výskyty na  
reliktních rašeliništích jsou hodnoceny jako  
pozůstatky z rozšíření v glaciálu



# Změny areálů během glaciálního cyklu – tradiční představy

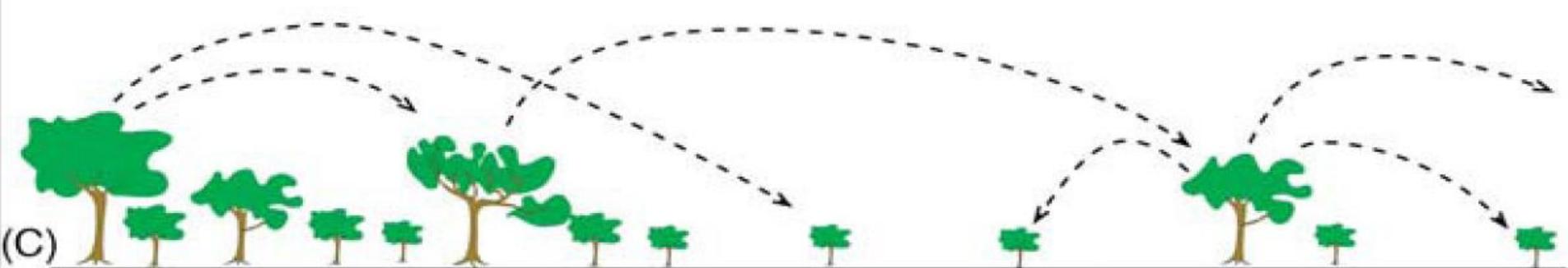
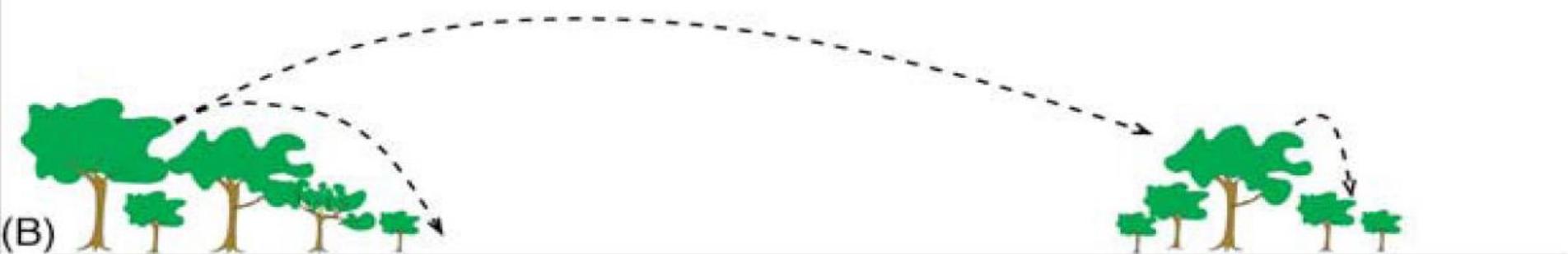
- jižní expanze arktických druhů v chladných výkyvech
- severní expanze temperátních druhů v teplých výkyvech
  - zřetelné v Severní Americe
  - v Evropě **komplexní problém**: horské bariéry, rozpad souše na jihu do tří poloostrovů (Pyrenejský, Apeninský, Balkánský)
- „**refugiální teorie**“ – tradiční model populačních pulsů (contraction-expansion model)
  - šíření temperátních druhů na sever v interglaciálech
  - poloostrovní refugia s omezeným tokem genů
- nové fosilní doklady a analýzy DNA současných a fosilních populací – **složitější vývoj**
- šíření listnatých dřevin na sever z jižních refugií

*Quercus* – dub      *Fraxinus* – jasan  
*Ulmus* – jilm      *Fagus* – buk  
*Tilia* – lípa      *Carpinus* – habr  
*Acer* – javor



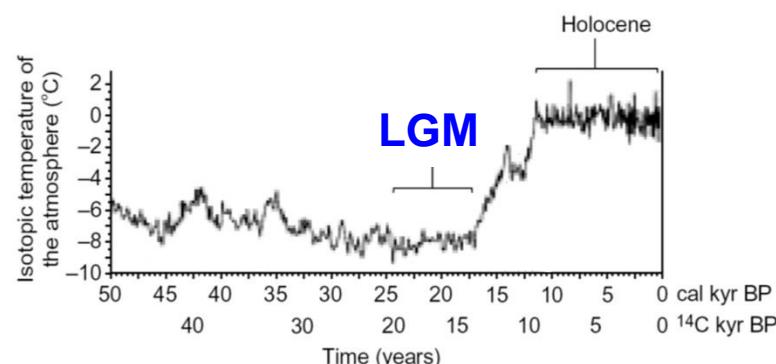
## Základní modely šíření dřevin

- (A) – frontální šíření
- (B) – z výsadkových populací (efekt zakladatele)
- (C) – nezávislé šíření z více refugijí
  - všechny modely možné souběžně
  - **pro naše území se zdá být nejdůležitější třetí typ**



# Reidovo dilema a skrytá refugia

- **Reid's paradox**
  - Clement Reid (1899) – doklad výskytu dubu v severní Anglii v době římské okupace (ca počátek letopočtu)
  - neodpovídá známé rychlosti šíření (ca 1000 km za 8000 let) ani náhodné dálkové šíření (leptokurtic dispersal)
- koncepce **skrytých refugií** – malá refugia temperátních druhů severně od předpokládaných oblastí vhodných stanovišť na jihu – (*cryptic northern refugia* (Stewart & Lister 2001) nebo *extra-mediterranean* (Schmitt & Varga 2008))
- dnes důkazy paleontologické i fylogeografické pro mnoho skupin (dřeviny, měkkýši, obratlovci)
- (skrytá) severní refugia – **pouze pokud zde druhy přežívaly poslední glaciální maximum (LGM)**
- 2000: první doklady (Willis et al. 2000), přežívání stromů během LGM ve sprašové zóně střední Evropy (Maďarsko)
  - tradiční interpretace palynologických nálezů: dálkový transport nebo kontaminace ze starších vrstev



(Stewart & Lister 2001)

# Obecná klasifikace evropských refugií (s příklady druhů)

- glaciální pro temperátní druhy (**červeně**):
- interglaciální pro chladnomilné druhy (**modře**):
- interglaciální pro druhy kontinentálního klimatu (**žlutě**):

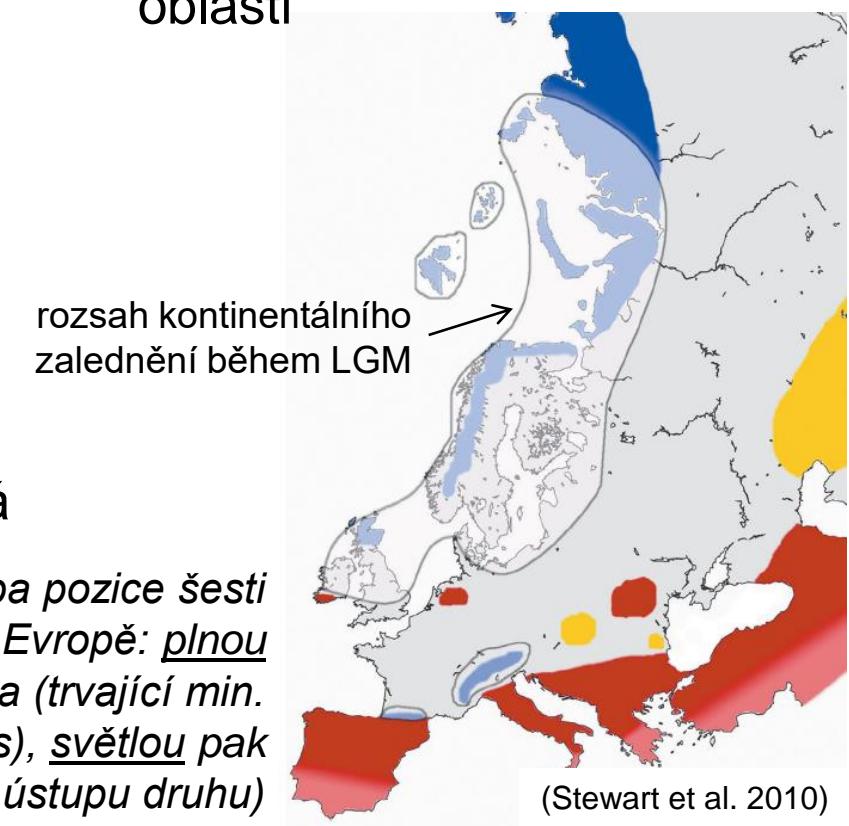
- 1.) duby, bělozubka, čolci, medvěd
- 2.) ostřice prstnatá, norník rudý
- 3.) polární liška, lumíci
- 4.) bříza zakrslá, vrkoč severní
- 5.) zrnovka sprašová, pišťuchy
- 6.) rakytník řešetlákovitý, skřípinka rezavá



*velmi schématická mapa pozice šesti možných typů refugií v Evropě: plnou barvou jsou trvalá refugia (trvající min. jeden glaciální cyklus), světlou pak krátkodobá (pouze během ústupu druhu)*

- 1.) jižní refugia
- 2.) skrytá severní
- 3.) polární refugia
- 4.) "skrytá" jižní
- 5.) kontinentální refugia
- 6.) "skrytá" v oceánické oblasti

rozsah kontinentálního zalednění během LGM



(Stewart et al. 2010)

## „Skrytá“ jižní refugia – glaciální relikty

- přežívání chladnomilných arktických druhů během interglaciálů
- v horách se nemusí jednat o plošně malá refugia (ne všechny skrytá refugia jsou mikrorefugia)
- izolované populace v horských systémech jižně od dnešního souvislého areálu (tzv. glaciální relikty) nebo mikroklimaticky specifická místa (např. rašeliniště, podchlazené droliny)

vrásenka pomezní  
(*Discus ruderatus*)



bříza zakrslá  
(*Betula nana*)

dryádka osmiplátečná  
(*Dryas octopetala*)



pětiproužník laponský  
(*Helophorus lapponicus*)



vrkoč severní  
(*Vertigo hoppii*)

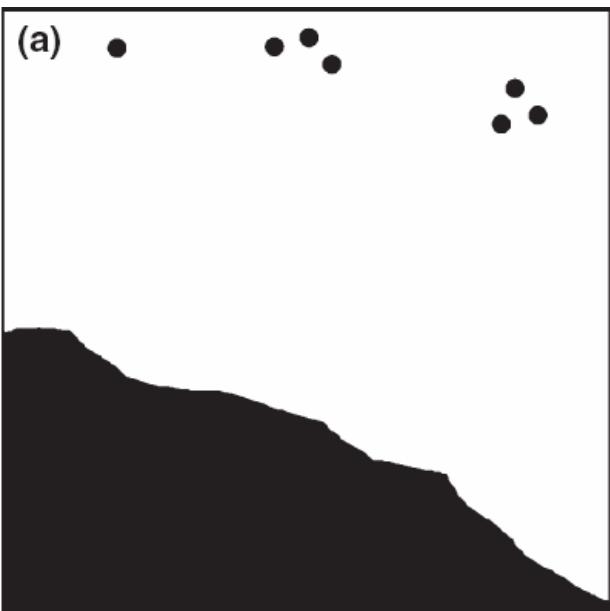
vrkoč Geyerův  
(*Vertigo geyeri*)



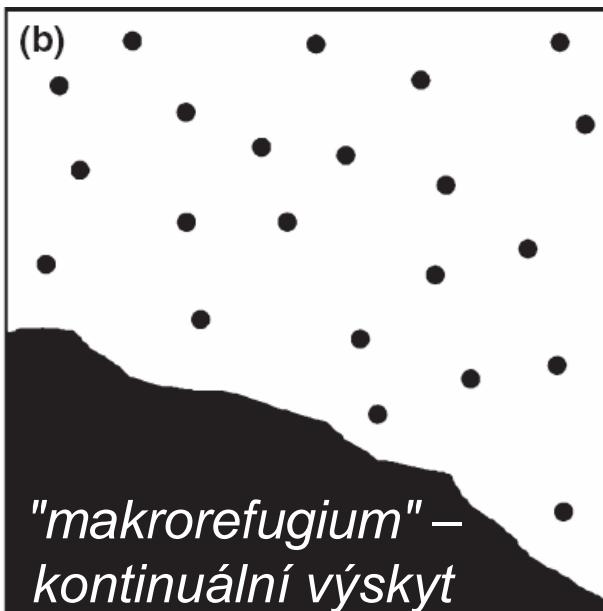
# Skrytá glaciální refugia – mikrorefugia?

- Rull (2008): koncept mikrorefugií a klasifikace do tří typů:

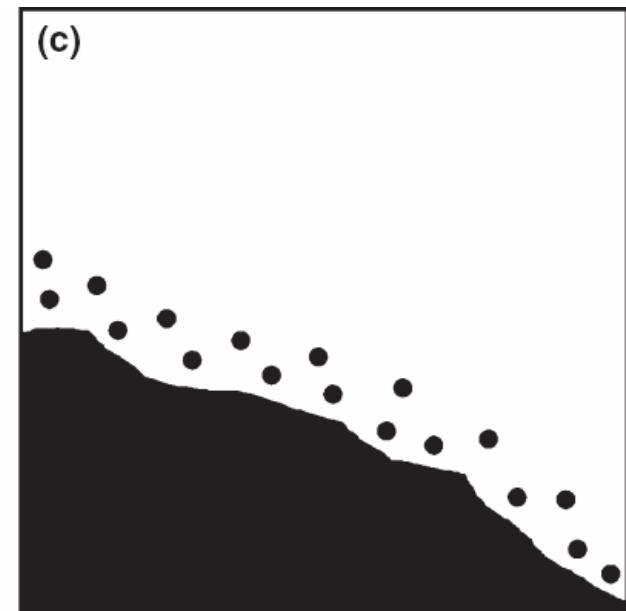
vzdálená



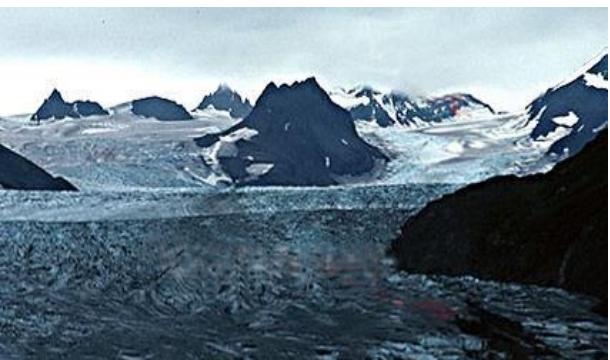
rozptýlená



okrajová



nunataky (smrk)



*Fagus grandiflora*



*Fagus sylvatica*

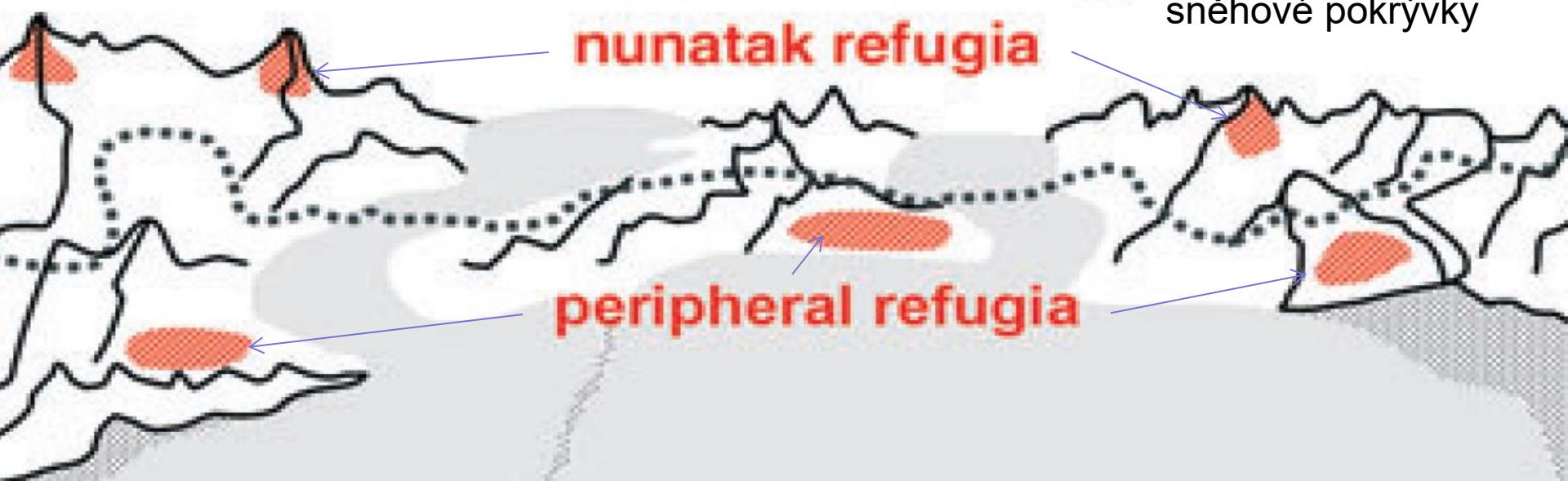


# Horské systémy a jejich refugia

- tři typy glaciálních refugií horských systémů:
  - **nunataky** (např. strmé jižně orientované štíty)
  - **obvodová** (po okraji horského systému)
  - **nížinná** (v navazujících nížinách; např. vlnice ladní a vřetenuška horská v Alpách)



ledovce velkých údolí  
nezaledněné nížiny  
dolní hranice trvalé  
sněhové pokrývky



*Oxytropis campestris*  
(vlnice ladní)



*Zygaena exulans*  
(vřetenuška horská)



**lowland refugia**

(Holderegger & Thiel-Egenter 2008)

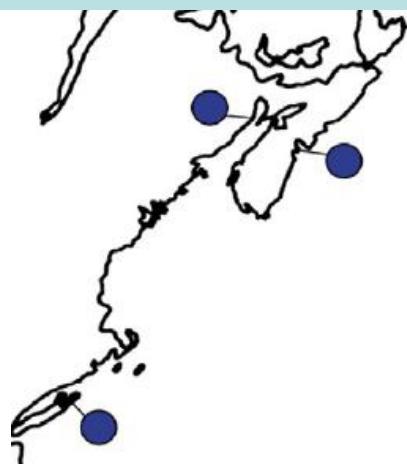
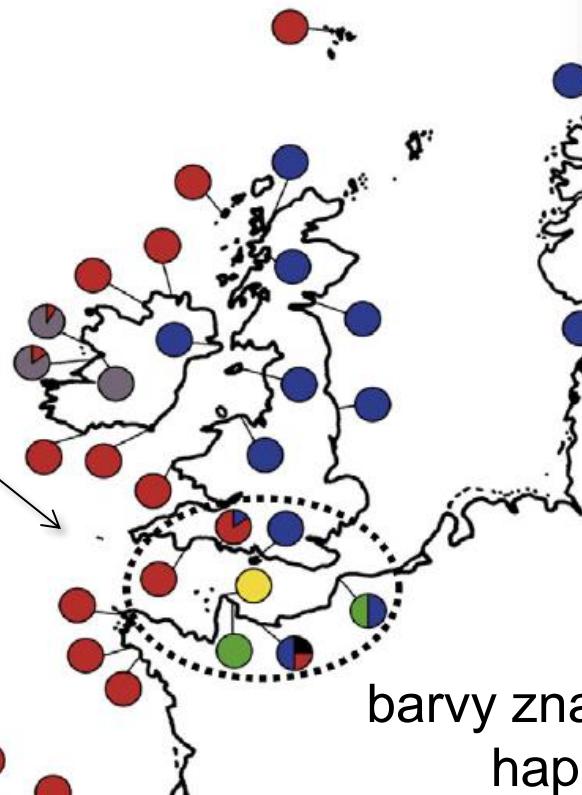
# Detekce skrytých refugií - I

- fosilní nálezy náhodné, jen u skupin s fosilním záznamem
- fylogeografické studie – vyšší genetická variabilita v refugiích



v glaciálu Lamanšský průliv  
suchý, Hurdova sníženina  
hloubka až 172 m – slané jezero  
– glaciální mořské refugium

ruducha *Palmaria palmata*

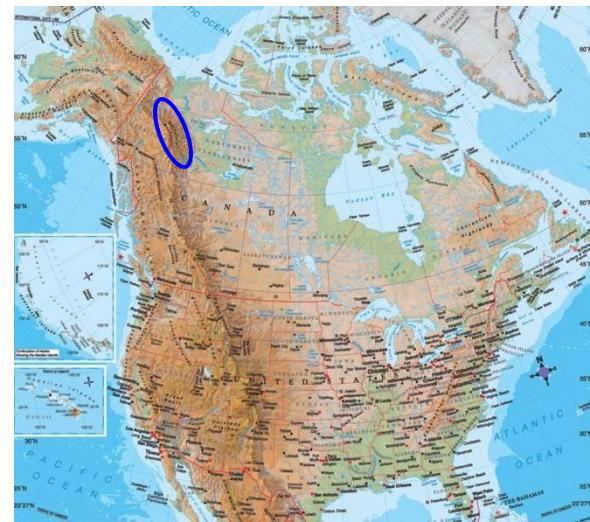


## Detekce skrytých refugií – II; Beringie

- pomocí DNA izolované z fosilií (ancient DNA) – studium genetické diverzity vymřelých i současných linií
- uchování DNA až 2 miliony let, záleží na klimatu
- případ aljašských populací medvěda hnědého
  - populace vymřela mezi 35-21 tis. lety BP
  - poté rekolonizace, ale z jiných populací
    - překvapivě ne z jihu, ale z Beringie (viz Barnes et al. 2002)

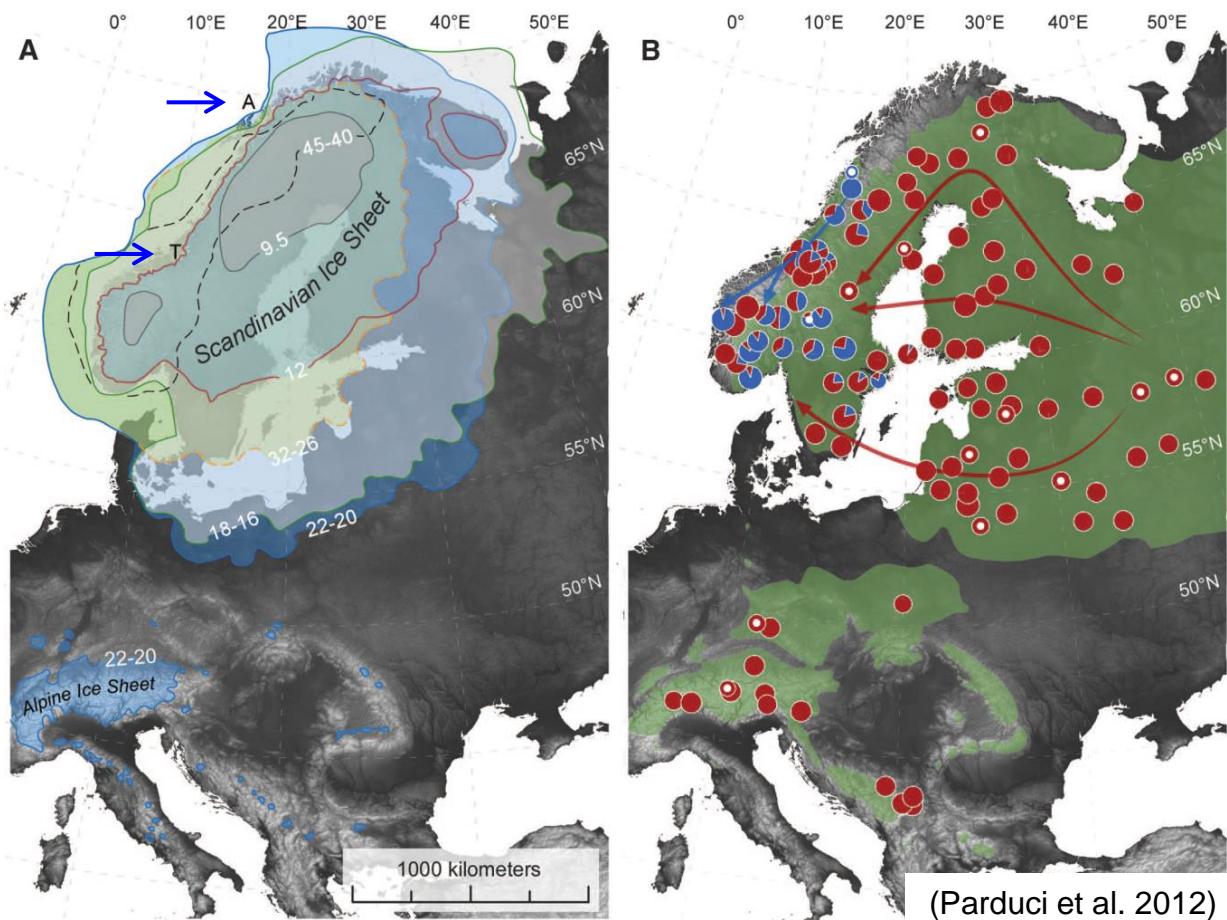
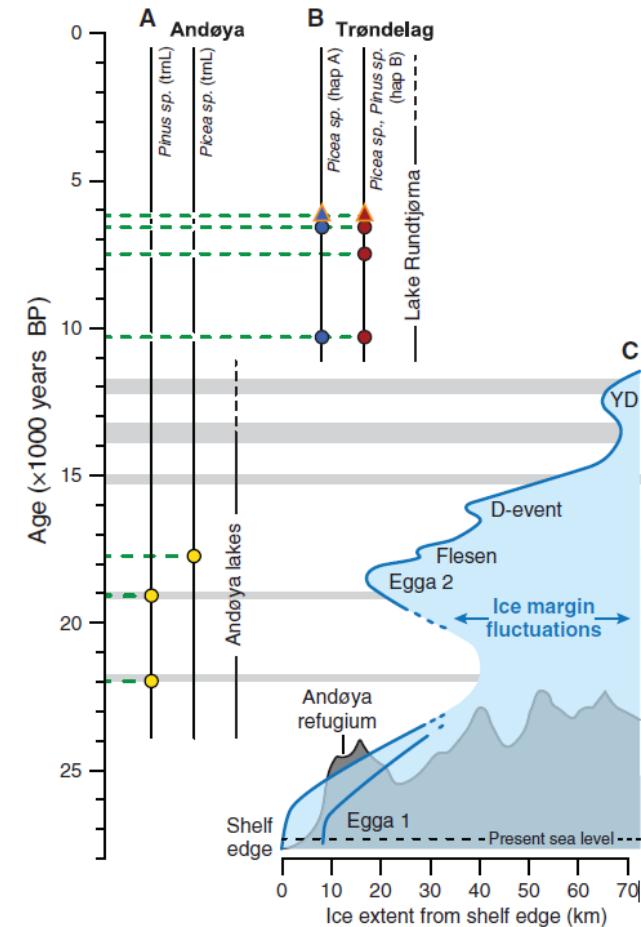


- Beringie – refugium pro severoamerické druhy
  - v době LGM pevninský most bez ledu,
  - srovnání rozšíření rostlin (švédský botanik Eric Hultén)
  - 1999: první fylogeografické doklady
- vysoká Arktida (Mackenzie Mts. v Albertě)
  - kanadské refugium



## Detekce skrytých refugií – III; v zóně ledu

- unikátní haplotyp (hap A – modrá kolečka) smrku ztepilého v atlantické části Skandinávie; zbývající část Evropy má typ B (červená kolečka); šipky ukazují scénář postgalciálního šíření těchto haplotypů
- fosliní DNA smrku nalezena v jezerních sedimentech dvou lokalit v zóně souvislého zalednění (**A – ostrov Andøya, T – okolí Trøndelag**)



(Parduci et al. 2012)

## Význam skrytých severních refugií během glaciálu

- přežití stromů i živočichů v místech mikroklimaticky příznivých podmínek během LGM, rozptýlených v malých hustotách
  - temperátní savci v jeskyních v hlubokých údolích vápencových masivů (např. norník rudý v Ardenách v Belgii)
  - jižní svahy středních poloh karpatských pohoří (Ložek 2006), např. skalnice lepá a norník rudý



- zásadní pro šíření populací v klimaticky příznivých obdobích, pro některé druhy **mnohem důležitější než šíření z jižních refugií**

# Glaciální a pozdně glaciální pylové profily ve střední Evropě

- první doklady zjištěny u nás; nálezy dnes doloženy a ověřeny i na základě uhlíků



Švarcemberk (Pokorný 2002) 16-11 tis. let BP  
*Pinus sylvestris, Betula pendula t., B. nana,*  
*Juniperus, Artemisia, Helianthemum, Chenopodiaceae*

Bulhary (Rybničková & Rybniček 1991) 26 tis. let BP  
*Larix, Pinus cembra, P. sylvestris,*  
*Betula pendula t., B. nana, Picea, Alnus, Juniperus*  
*Artemisia, Chenopodiaceae*

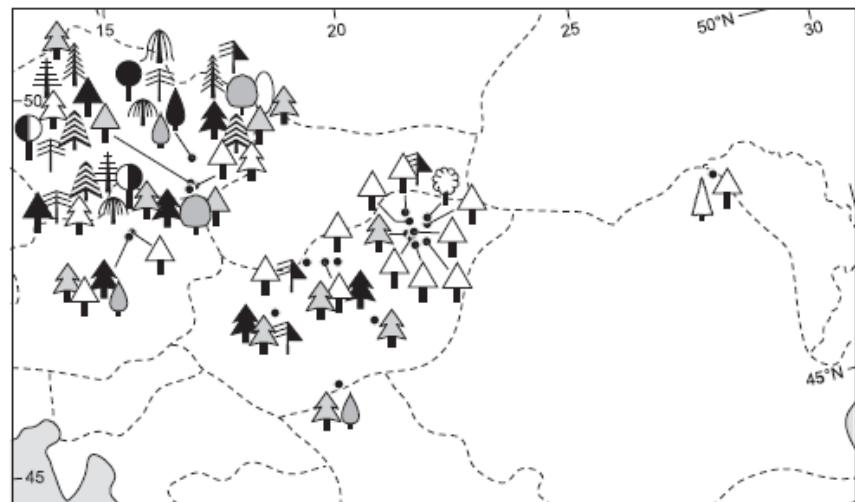
Jablunka (Jankovská 2003)  
45 tis. let BP  
Šafárka (Jankovská et al.  
2002)  
52-16 tis. let BP  
*Larix, Pinus cembra,*  
*P. sylvestris,*  
*Betula pendula t., B. nana,*  
*Picea, Alnus*

Bátorliget  
Kis Mohos  
Sárrétt  
(Willis et al. 2000)  
17-10 tis. let BP  
*Pinus, Betula pendula t.,*  
*Picea, Abies, Juniperus,*  
*Artemisia*

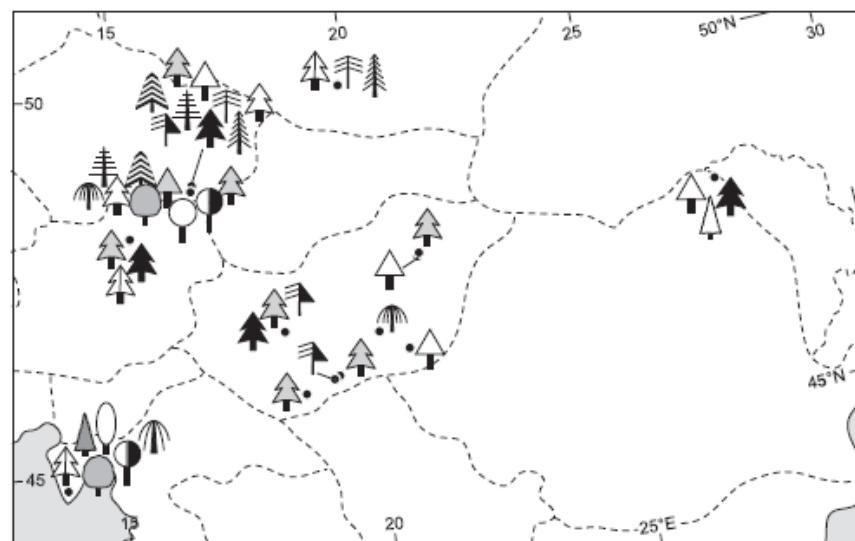
# Fosilní dřevo z posledního glaciálu (uhlíky)

- dálkový přenos pylových zrn je možný, nálezy uhlíků jsou jasným důkazem

35,000 – 30,000 Cal. yr B.P.



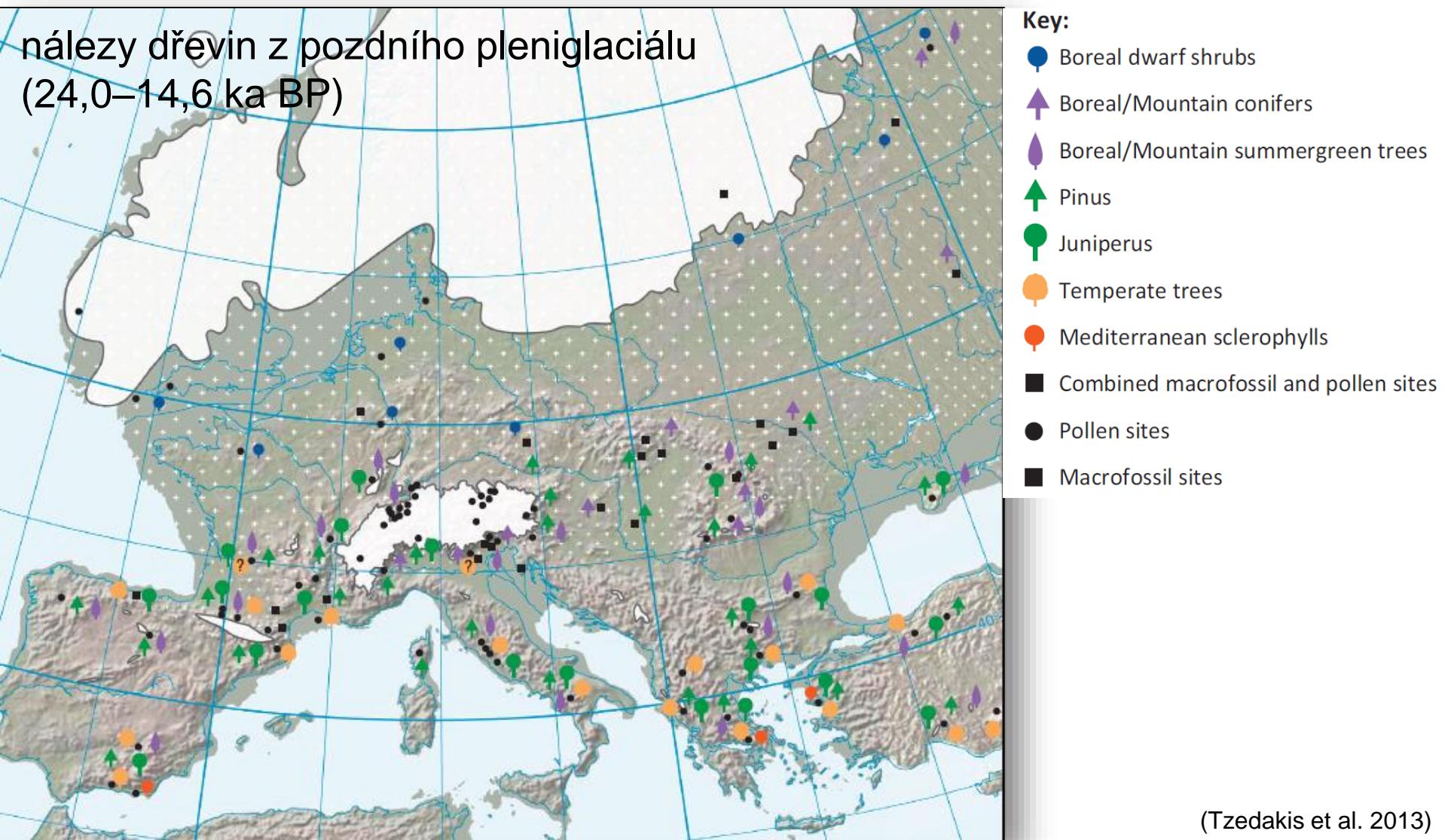
30,000 – 25,000 Cal. yr B.P.



Abies	Pinus
Abies alba	Pinus cembra
Alnus	Pinus mugo
Betula	Pinus sylvestris
Corylus	Populus
Carpinus	Quercus
Fagus sylvatica	Rhamnus cathartica
Fraxinus	Salix
Juniperus	Sorbus
Juniperus communis	Sorbus aucuparia
Larix	Taxus baccata
Larix decidua	Ulmus
Larch/Picea	
Picea/Larix	
Picea	
Picea excelsa	

# Glaciální refugia dřevin – kryptická nebo mystická?

- absence temperátních stromů severně od  $45^{\circ}$  s.š.
- západo-východní asymetrie v rozšíření boreálních dřevin (na V dále na S)



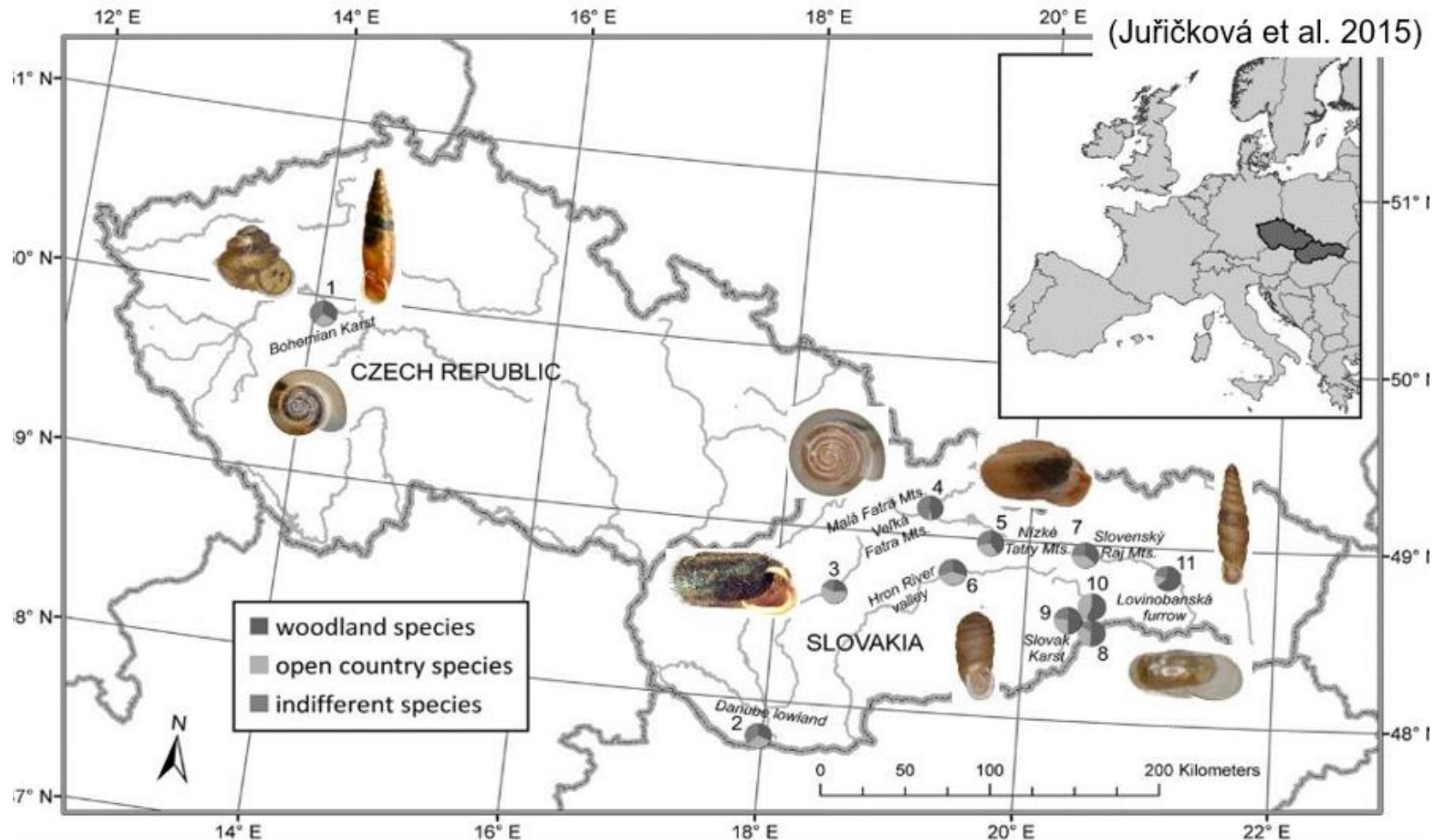
# Existence karpatského refugia interglaciálních druhů

- na periferii karpatských pohoří pás smíšených i listnatých lesů, na jižních svazích (Jankovská & Pokorný 2008, Juřičková et al. 2014)
- přežívání interglaciálních společenstev, doklady pro:
  - stromy – buk lesní (*Fagus sylvatica*)
  - měkkýši – trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvoluta*) /[vlevo](#)/, zuboústka trojzubá (*Isognomostoma isognomostomos*) a další
  - plazi – zmije obecná (*Vipera berus*), ještěrka obecná (*Lacerta agilis*)
  - obojživelníci – čolci, skokan ostronosý (*Rana arvalis*) /[uprostřed](#)/
  - savci – norník rudý (*Clethrionomys glareolus*), hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*) /[vpravo](#)/, hraboš polní (*Microtus arvalis*), jelen evropský (*Cervus elephas*), medvěd brtník (*Ursus arctos*)



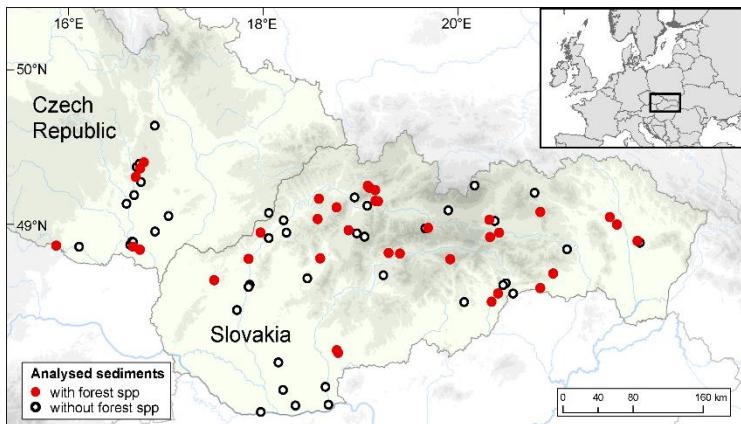
## Refugia lesní malakofauny – možná doklady

- přežívání lesních druhů v LGM (20 druhů v 11 profilech)
- byly datovány byly vrstvy – většina ulit těchto druhů **nebyla z LGM** (kontaminace a správnost datování je častá problém)

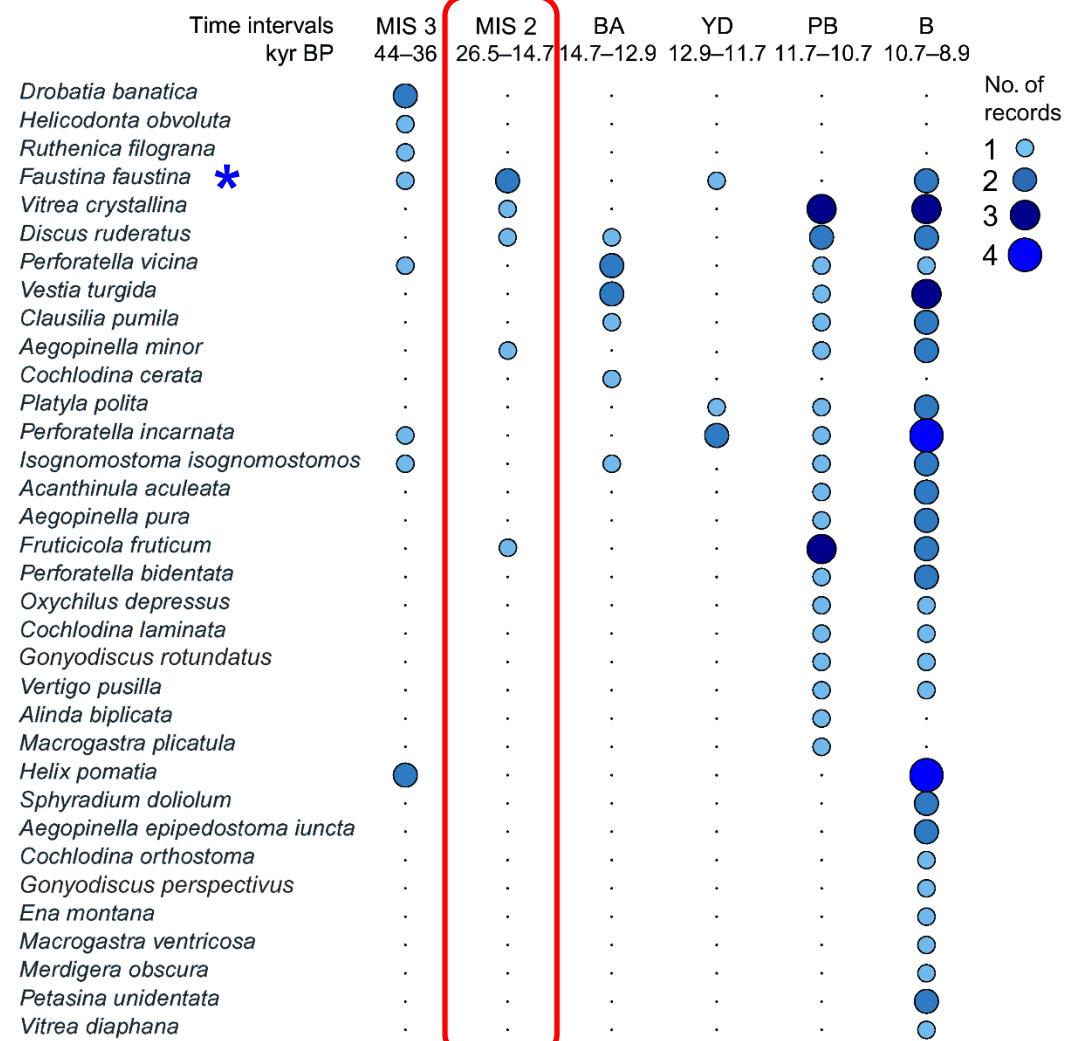
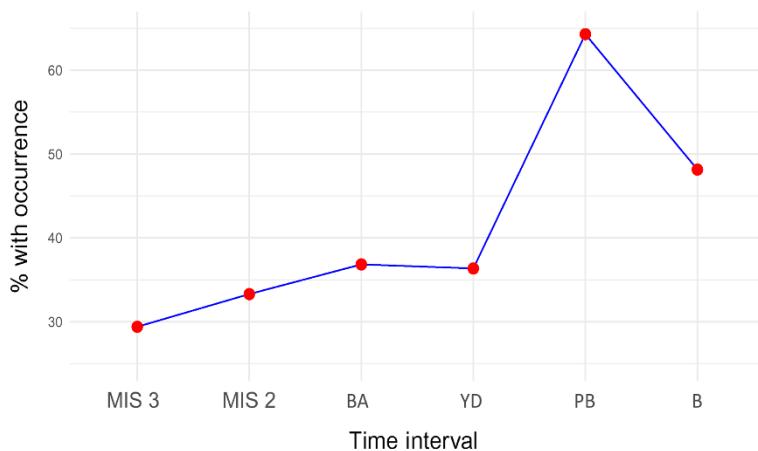


# Refugia lesní malakofauny – aktuální data

- náročné druhy lesních plžů přežily v Karpatech i během LGM (MIS 2)

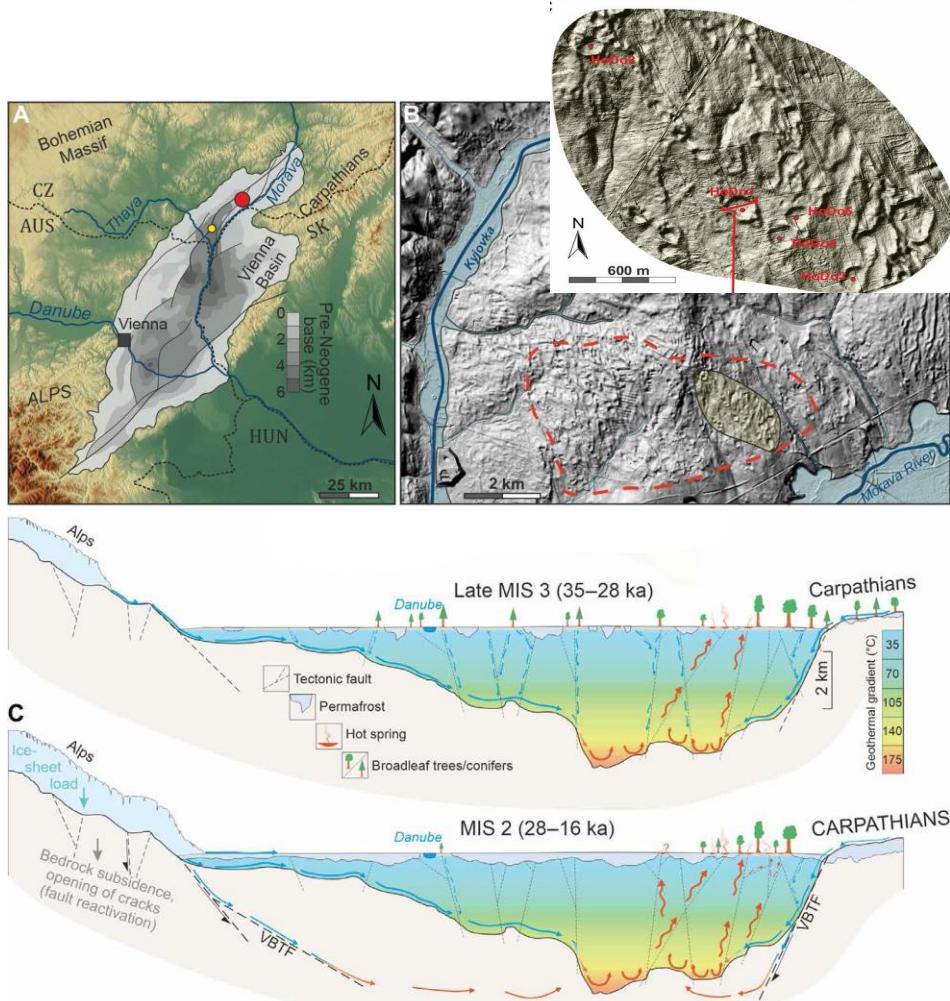


(Juřičková et al. submitted: Boreas)

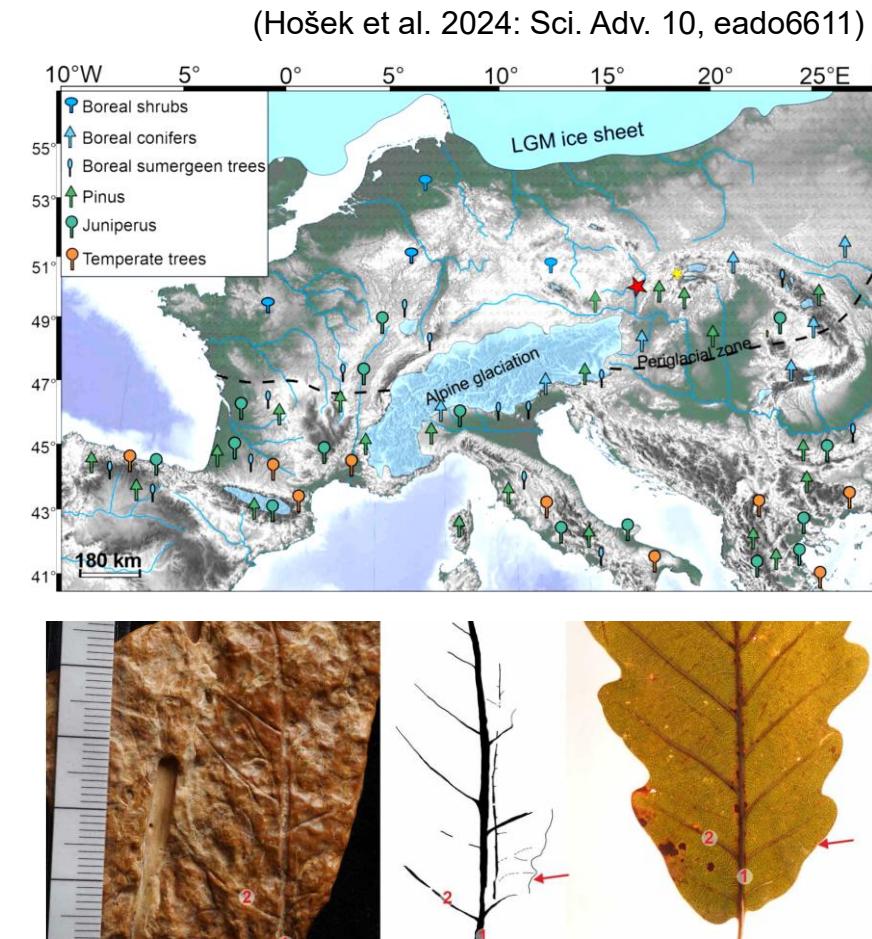


# Nečekané refugium: teplé prameny v Hodonínské Dúbravě

- existence teplých pramenů (15-30 °C) podél tektonického zlomu (VBTF)
- doložen výskyt **dubu, lípy, jasanu, olše, lísky**, smrku, borovice během LGM, na základě pylu, ale i makrozbytků nebo otisků v křemičitém sintru



Vienna Basin Transform Fault

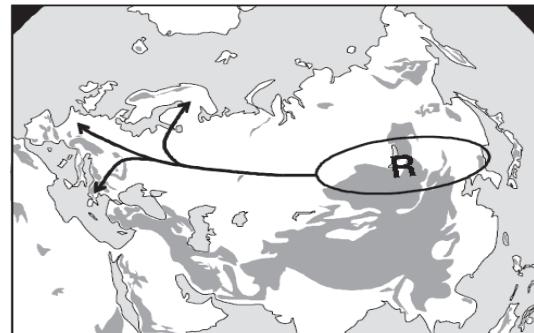
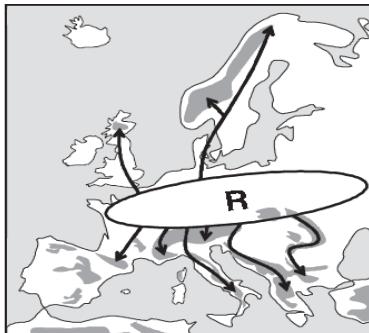
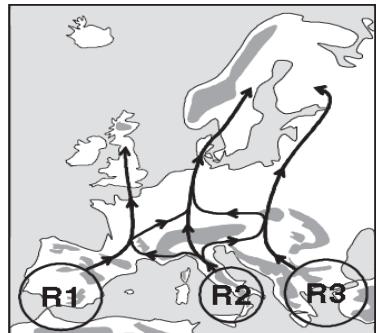


Otisky listů dubu letního (*Quercus robur*)



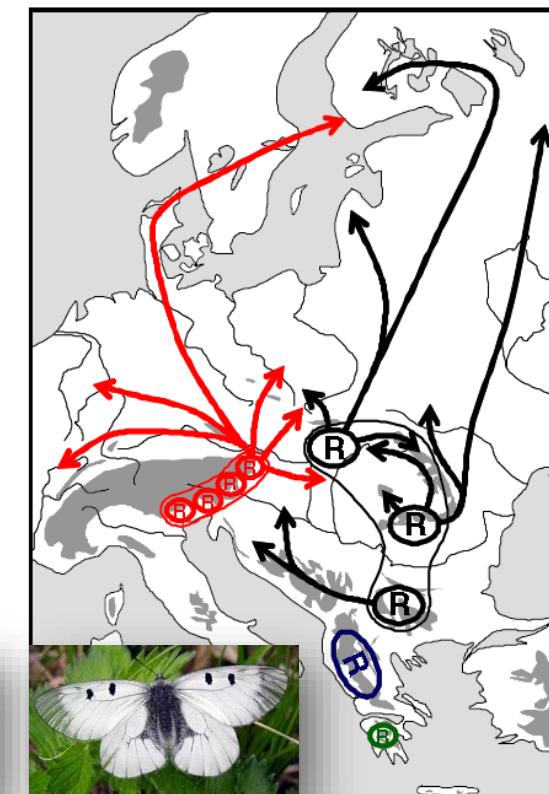
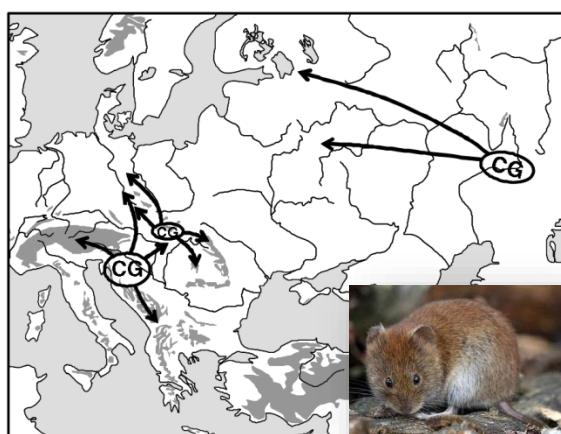
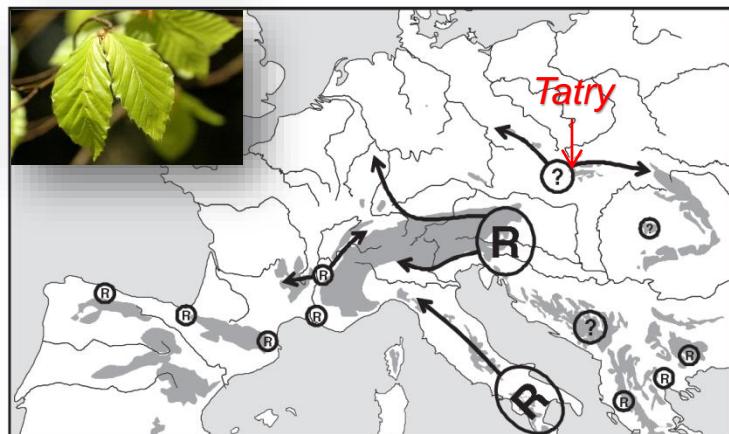
# Postglaciální šíření teplomilných druhů v Evropě – dnešní pohled

- tradiční představa tří základní oblasti glaciálních refugií pro evropské interglaciální druhy a jejich postglaciální šíření:  
*mediteránní, arkto-alpínský a sibiřsko-mandžuský*



(Schmitt & Varga 2008)

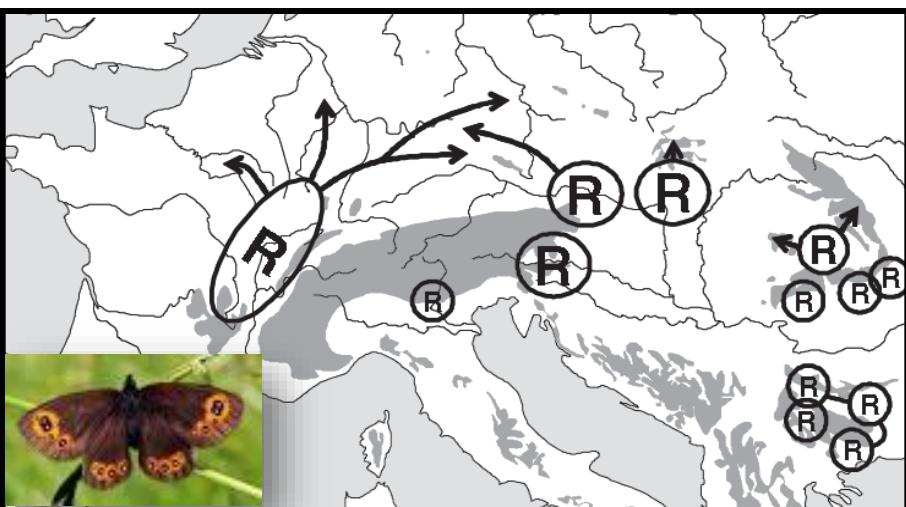
realita mnohem komplexnější – pro mnoho druhů  
významná skrytá severní refugia, šíření z více míst



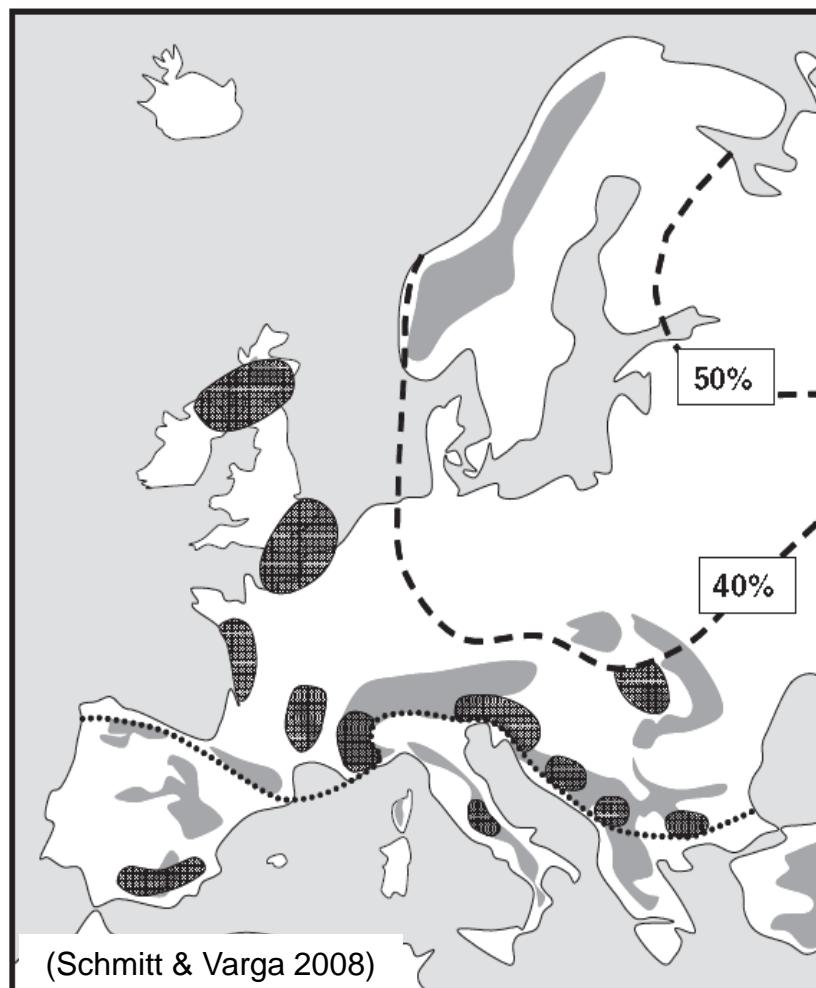
glaciální refugia a postglaciální šíření buku lesního, norníka rudého a jasoně dymníkového  
(barvy odpovídají různým skupinám příbuzných haplotypů)

# Okraje areálů kontinentálních druhů v Evropě – postglaciální šíření

- koncentrace areálových ostrůvků poddruhů mnoha druhů s kontinentálním rozšířením (šedě šrafované ovály)
- výrazné nahloučení okrajů areálů sibiřských druhů (tečkovaná čára) se shoduje s hranicí většiny těchto areálových ostrůvků
  - procentuální zastoupení sibiřských druhů klesá od SV k JZ (čárkované čáry) – postglaciální kolonizace z východu  
**nebo přežívání v Evropských refugiích**



předpokládané rozšíření okáče rosičkového (*Erebia medusa*) během LGM a šíření v postglaciálu (šipky); typický kontinentální druh



(Schmitt & Varga 2008)

# Postglaciální šíření z východosibiřských refugií – co dnes víme

- tradiční představa šíření sibiřských kontinentálních prvků do Evropy
  - **nepotvrzena** pro nelesní druhy temperátu – přežívaly v izolovaných refugiích mimo mediteránní oblast (**extra-mediteránní**)
  - tento typ postglaciálního šíření možný pouze u mobilních druhů boreálních a temperátních lesů jako například:

strakapoud velký  
(*Dendrocopos major*)



poletuška slovanská  
(*Pteromys volans*)



lumík lesní  
(*Myopus schisticolor*)



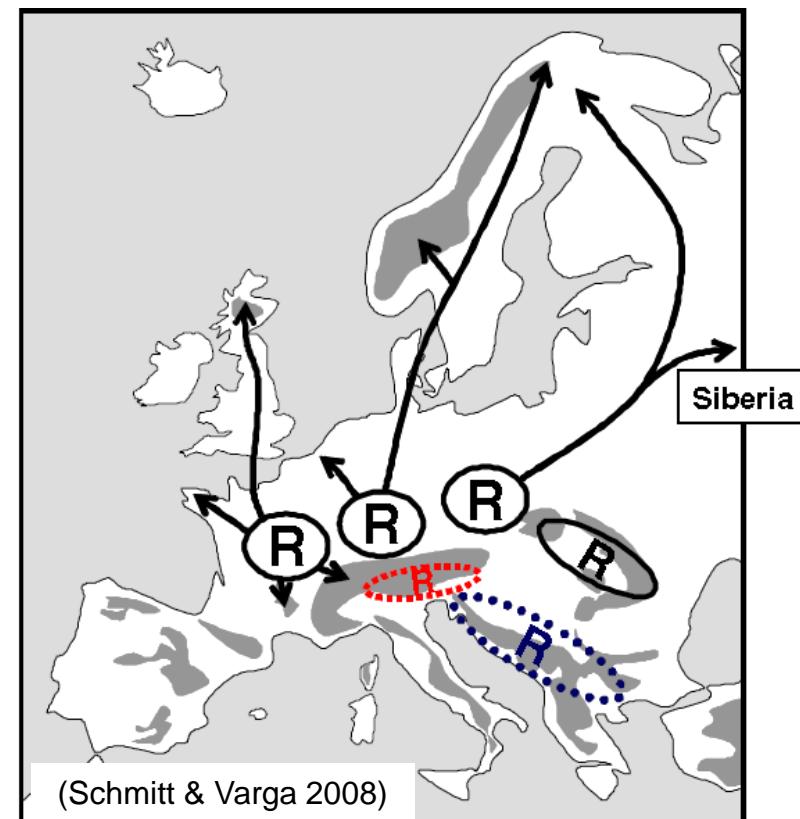
- vyšší genetická diverzita těchto druhů ve východní části areálu

současné rozšíření lumíka lesního



# Refugia a postglaciální šíření – komplexní případ zmije

- zmije obecná (*Vipera berus*) – několik dlouhodobých refugií
  - tři hlavní refugia, možná dokonce před-pleistocenního stáří
  - dvě reliktní linie přežily v refugiích na jižním okraji Alp (červeně) a západobalkánských pohoří (modře), možná dokonce celý pleistocén
  - pro šíření v postglaciálu důležitá skrytá temperátní refugia mimo mediteránní oblast: Francie, sever Alp, dvě v Karpatech (černě)



## Migrace do refugií a význam pro speciaci

- migrují populace při zhoršení podmínek do refugií, nebo tyto populace mimo refugia vymírají?
- dokladů málo – případová studie na polární lišce (*Vulpes lagopus*)
  - analýza aDNA prokázala vymírání jižních populací po oteplení na konci glaciálu (Dalén et al. 2007)
- spíše extinkce než migrace byla primární hybnou silou změn areálů rozšíření (ohrožení pro arktické druhy)
- je speciace rychlá ve skrytých refugiích – rychlá adaptivní divergence
  - možná extinkce predátorů a parazitů
  - změna realizované niky a selektivní tlak
- možnost divergence spíše pro temperátní druhy (hypotéza evoluce polárního medvěda a polární lišky z ancestrálních populací ve skrytých severních refugiích během glaciálu)
  - tato refugia delší dobu – jeden klimatický cyklus by většinou nestačil na speciaci, (více izolovaná, různá refugia – různé podmínky)
  - vlivem vymíraní populací promíchaných po expanzi mohl být skutečný čas pro divergenci delší – „absence of habitat tracking“ – expandující populace se nevracely do refugií

## Postglaciální šíření teplomilných druhů – závěrečné shrnutí

- tradiční představa redukce areálů teplomilných druhů **pouze** do jižních nebo kontinentálních refugií je vyvrácena (mnohé fosilní a genetické doklady)
- pro přežívaní v chladných obdobích a následné postglaciální šíření byla zcela zásadní drobná, tzv. kryptické refugia severně od mediteránní oblasti
- jednalo se často o velmi malá území meso- nebo mikroklimaticky příznivá v extra- nebo i intra-zonálních oblastech uvnitř periglaciální zóny
  - tato refugia se většinou nacházela na okraji nebo v uvnitř několika horských celků Alp a Karpat
- hrála pak zásadní roli v postglaciální kolonizaci oblastí severně od nich
- postglaciální šíření se často **neodehrávalo** stejnou měrou ze všech takových refugií; mnohá byla zdrojem speciace a vzniku samostatných linií (variet, poddruhů, někdy i druhů), které se nešířily
  - většinou se v takových případech jedná o významné geografické prvky vysoké ochranářské hodnoty
- možná relativně rychlá expanze z těchto severních refugií i během interstadiálů – křížení a dopady na genetickou strukturu těchto populací

**tradičně vnímaný kontrastní severo-jižní posun během glaciálního cyklu se u většiny druhů nekonal – měnila se frekvence výskytu uvnitř areálu**

# Literatura

- Barnes I., Matheus P., Shapiro B., Jensen D. & Cooper A. (2002): Dynamics of Pleistocene population extinctions in Beringian brown bears. *Science*, 295: 2267–2270.
- Dalén L., Nyström V., Valdiosera C., Germonpré M., Sablin M., Turner E., Angerbjörn A., Arsuaga J. L. & Götherström A. (2007): Ancient DNA reveals lack of postglacial habitat tracking in the Arctic fox. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 104: 6726–6729.
- Holderegger R. & Thiel-Egenter C. (2008): A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 37: 1450–1462.
- Hošek, J., Pokorný, P., Storch, D., Kvaček, J., Havig, J., Novák, J., ... & Horáček, I. (2024). Hot spring oases in the periglacial desert as the Last Glacial Maximum refugia for temperate trees in Central Europe. *Science Advances*, 10(22), eado6611.
- Jankovská V. (2003): Vegetační poměry Slovenska a Českých zemí v posledním glaciálu jako přírodní prostředí člověka a fauny. Ve službách archeologie IV (ed. by V. Hašek, R. Nekuda a J. Unger), pp. 186–201. Muzejní a vlastivědná společnost v Brně, Brno.
- Jankovská V., Chromý P. & Nižnianská M. (2002): Šafárka – first palaeobotanical data on vegetation and landscape character of Upper Pleistocene in West Carpathians (North East Slovakia). *Acta Palaeobotanica*, 42: 29–52.
- Jankovská V. & Pokorný P. (2008): Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). *Preslia*, 80: 307–324.
- Juřičková, L., Horáčková J. & Ložek V. (2014): Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quaternary Research*, 82: 222–228.
- Ložek V. (2006): Last Glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *Sborník geologických Věd, Anthropozoikum*, 26: 73–84.
- Nekola J.C. (1999): Paleorefugia and neorefugia: the influence of colonization history on community pattern and process. *Ecology*, 80: 2459–2473.

# Literatura

- Parduci L. et al. (2012): Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science*, 335: 1083–1086.
- Pokorný P. (2002): A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International*, 91: 101–122.
- Provan J. & Bennett K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 564–571.
- Rull V. (2008): Microrefugia. *Journal of Biogeography*, 36: 481–484.
- Rybničková E. & Rybníček K. (1991): The environment of the Pavlovian: palaeoecological results from Bulhary, South Moravia. In: Kovar-Eder J. (ed.), *Palaeovegetational development in Europe*, Proc. Pan-European Palaeobotanical Conference 1991, p. 73–79, Museum of Natural History, Wien.
- Schmitt T. & Varga Z. (2012): Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? *Frontiers in Zoology*, 9: 22, doi:10.1186/1742-9994-9-22.
- Stewart J.R. & Lister A.M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 608–613.
- Stewart J.R., Lister A.M., Barnes I. & Dalén L. (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 661–671.
- Tzedakis P.C., Emerson B.C. & Hewitt G.M. (2013): Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology and Evolution*, 28: 696–704.
- Willis K. J., Rudner E. & Sümezi P. (2000): The full-glacial forests of central and south-eastern Europe. *Quaternary Research*, 53: 203–213.
- Willis K. J. & van Andel T. H. (2004): Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 23: 2369–2387.