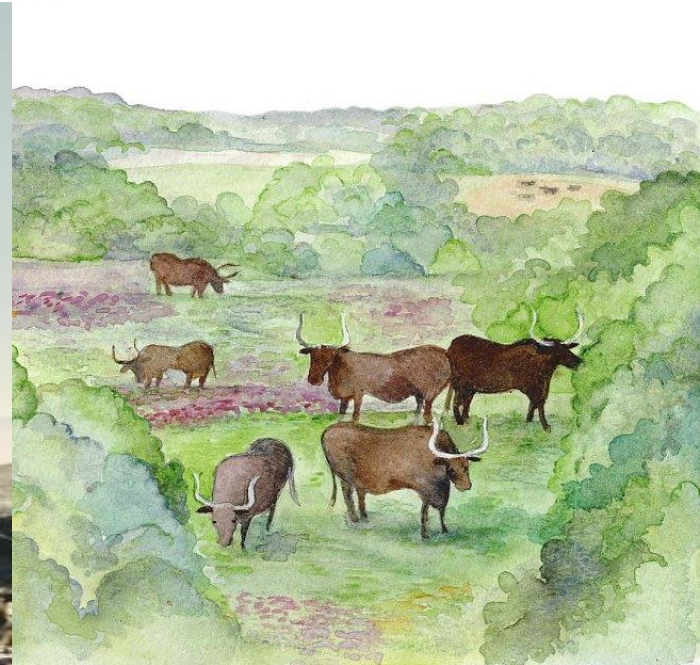


Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

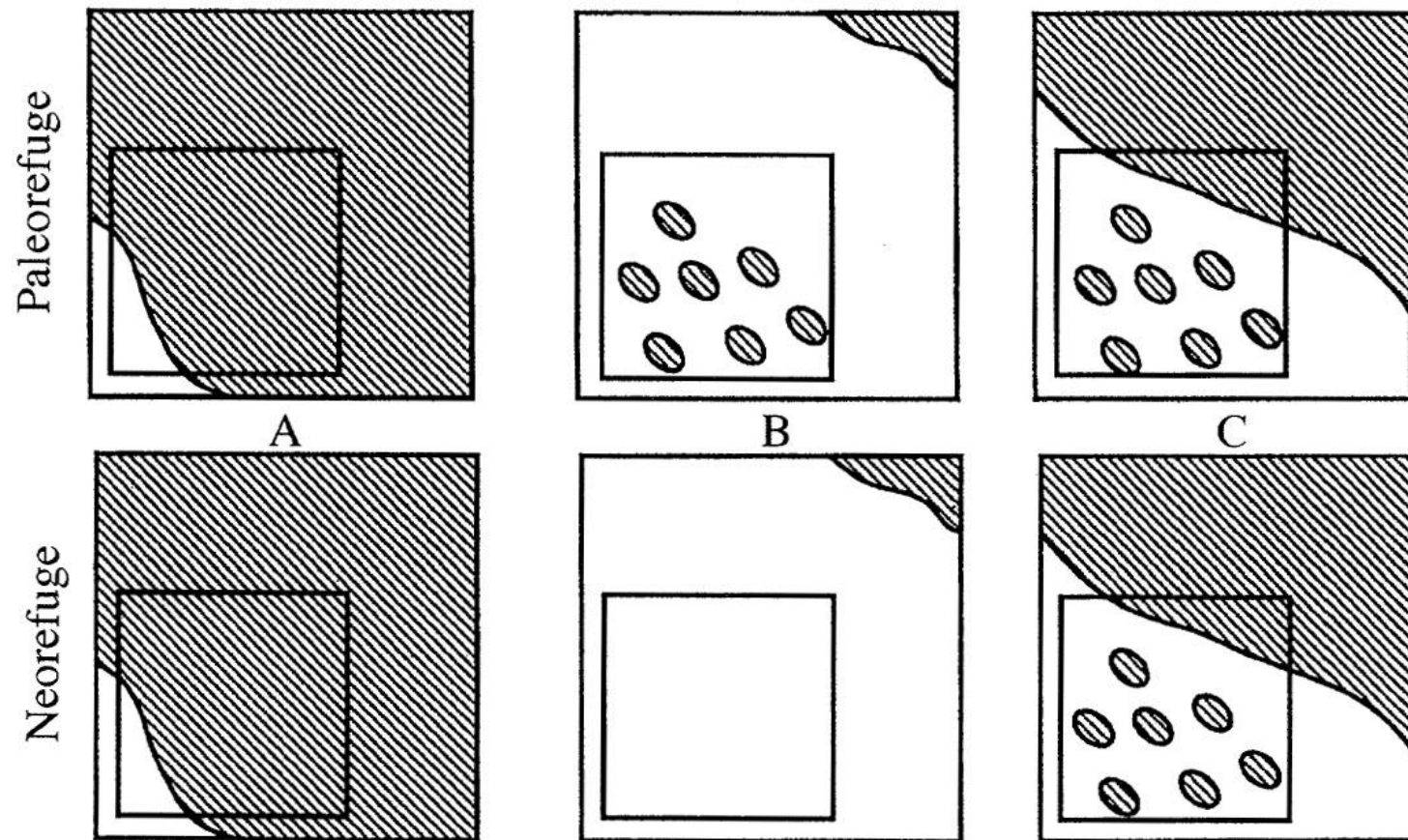
UBZ PřF MU, Brno



<http://www.tandf.co.uk> 0160-6342 print/ISSN 1366-5847 online © 2001 Elsevier Science Ltd. All rights reserved. PII: S0160-6342(01)00122-2

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 / relikty vs. výsadky (z pohledu druhu)



Relikty – definice, typy

- Darlington (1957): (i) **geografický** a (ii) **fylogenetický** relikť
 - (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*/)



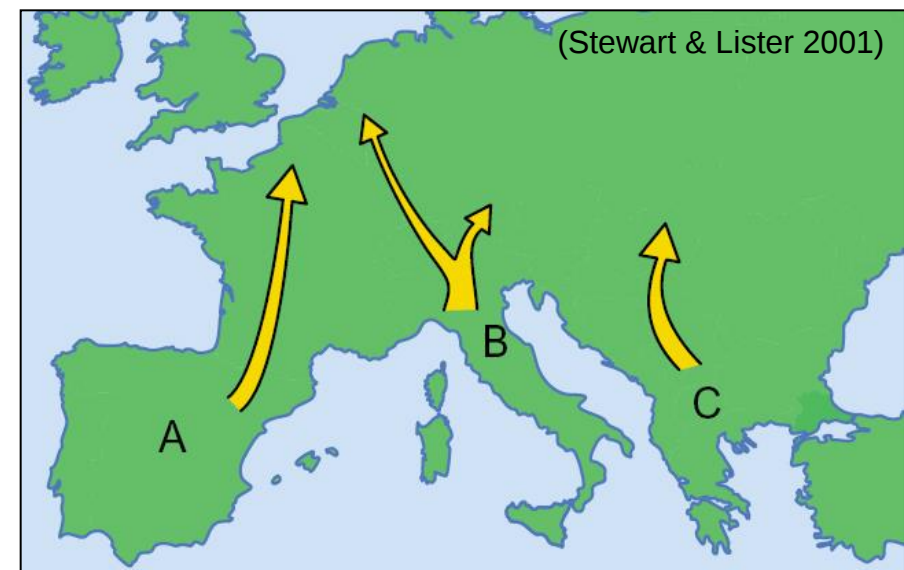
*ostružiník moruška (Rubus chamaemorus)
roste hojně v subarktických oblastech
severní polokoule, jižní izolované výskyty na
reliktních rašeliništích jsou hodnoceny jako
pozůstatky z rozšíření v glaciálu*



Změny areálů během glaciálního cyklu – tradiční představy

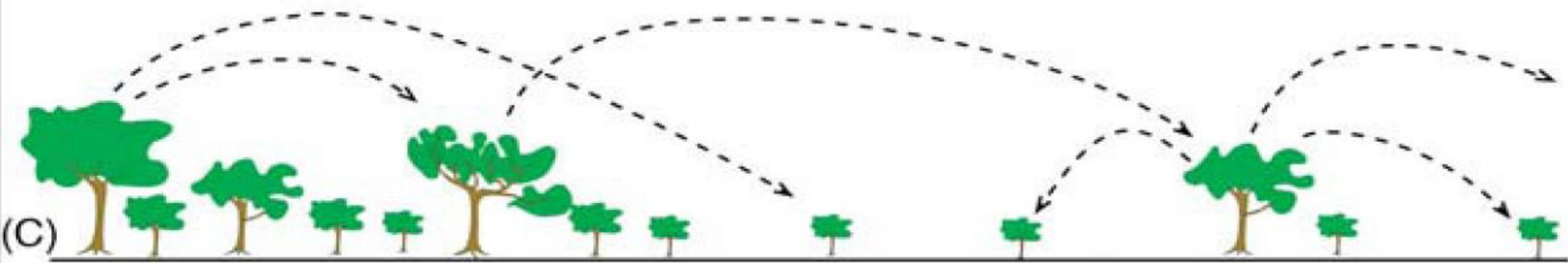
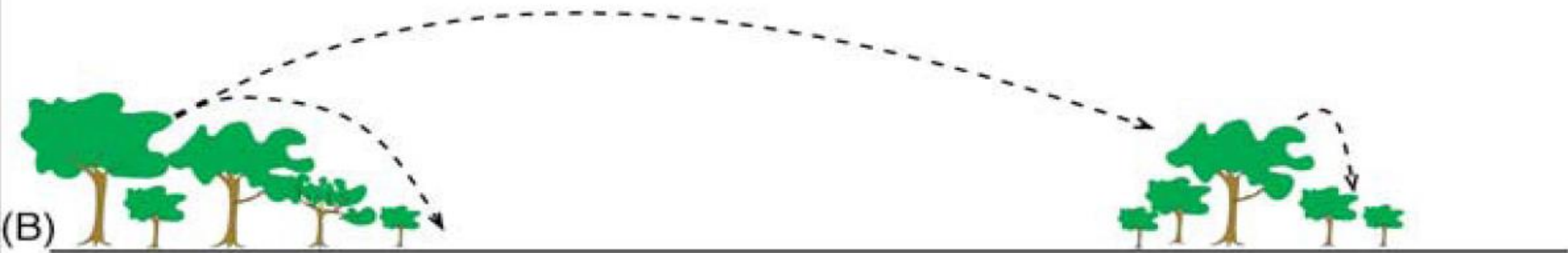
- jižní expanze arktických druhů v chladných výkyvech
- severní expanze temperátních druhů v teplých výkyvech
 - zřetelné v Severní Americe
 - v Evropě **komplexní problém**: horské bariéry, rozpad souše na jihu do tří poloostrovů (Pyrenejský, Apeninský, Balkánský)
- „**refugiální teorie**“ – tradiční 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

<i>Quercus</i> – dub	<i>Fraxinus</i> – jasan
<i>Ulmus</i> – jilm	<i>Fagus</i> – buk
<i>Tilia</i> – lípa	<i>Carpinus</i> – habr
<i>Acer</i> – javor	



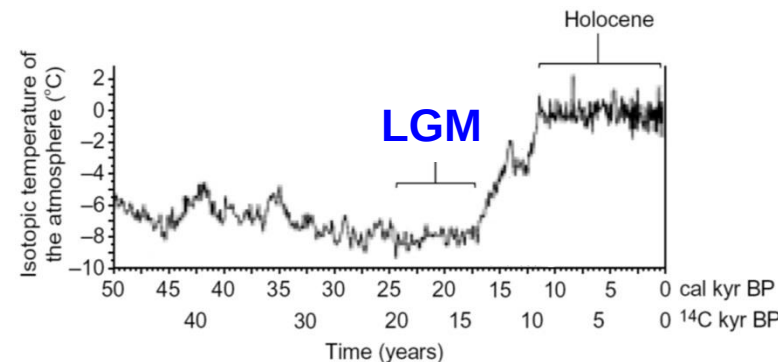
Základní modely šíření dřevin

- (A) – frontální šíření
- (B) – z výsadkových populací (efekt zakladatele)
- (C) – nezávislé šíření z více refugií
 - 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) asi 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**):

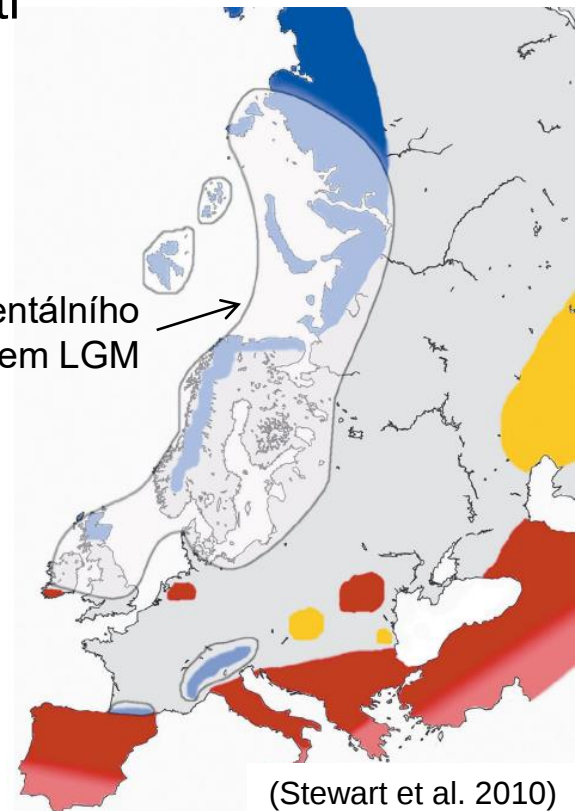
- 1.) jižní refugia
- 2.) skrytá severní
- 3.) polární refugia
- 4.) "skrytá" jižní
- 5.) kontinentální refugia
- 6.) "skrytá" v oceánické oblasti

- 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 řešetlakovitý, 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)

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*)



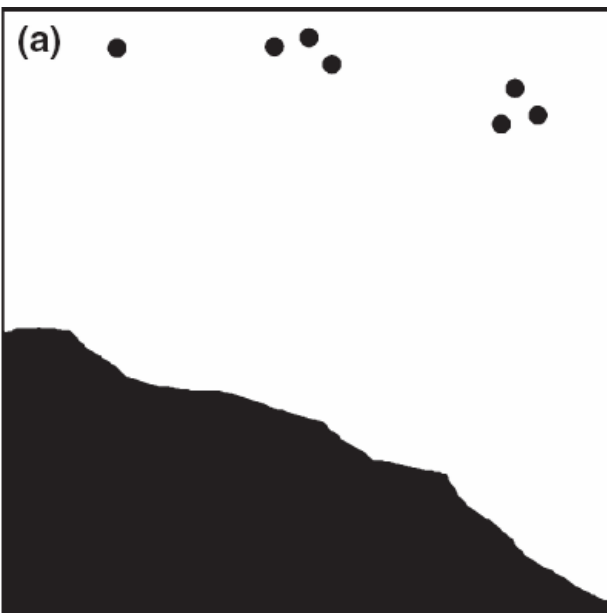
vrkoč Geyerův
(*Vertigo geyeri*)



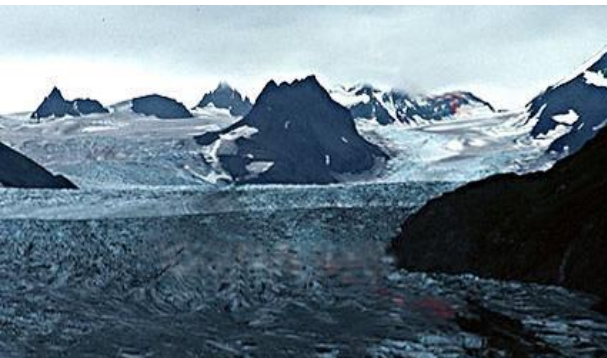
Skrytá glaciální refugia – mikrorefugia?

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

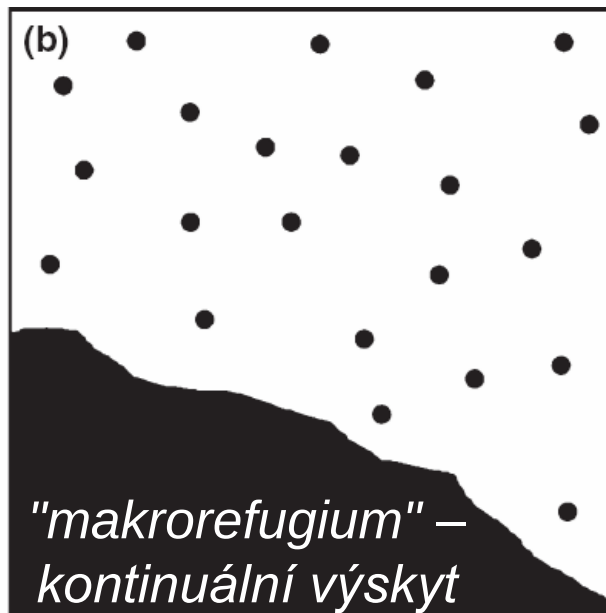
vzdálená



nunataky (smrk)



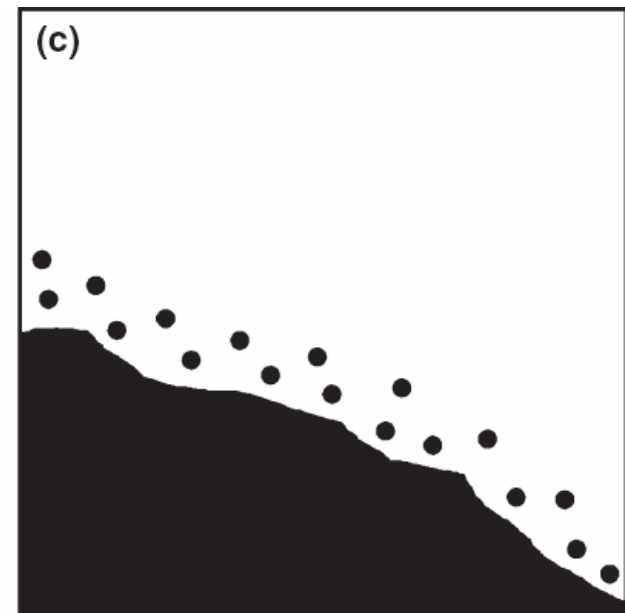
rozptýlená



Fagus grandiflora



okrajová



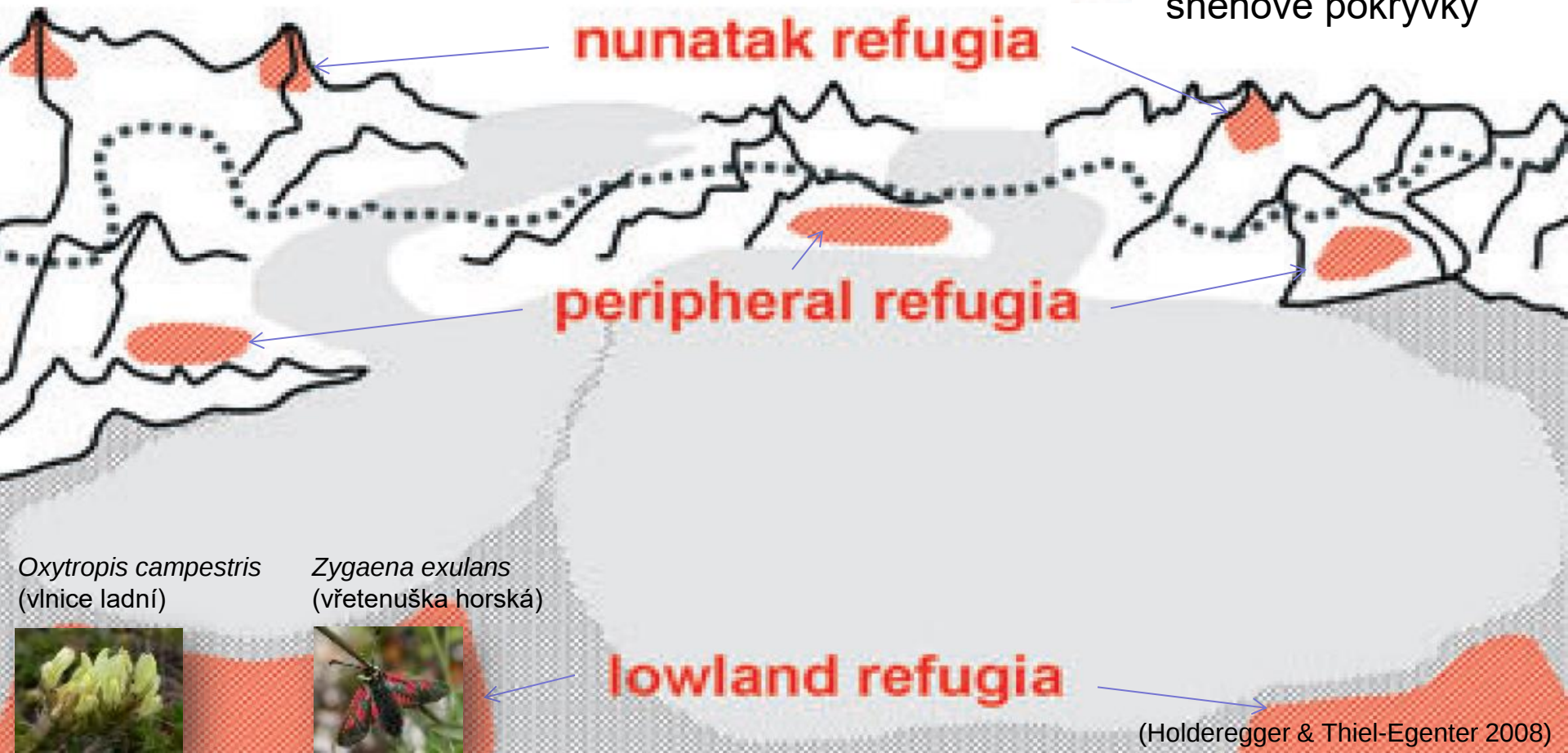
Fagus sylvatica



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



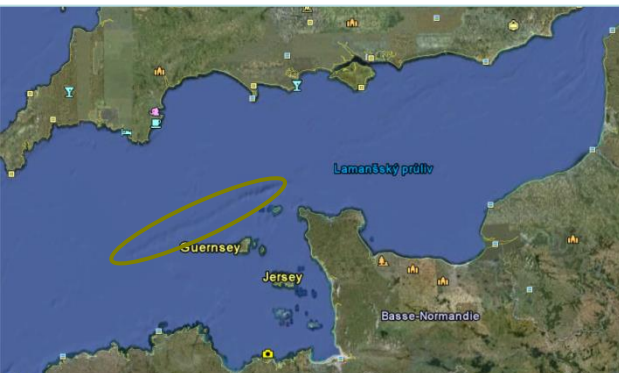
(Holderegger & Thiel-Egenter 2008)

Detekce skrytých refugií - I

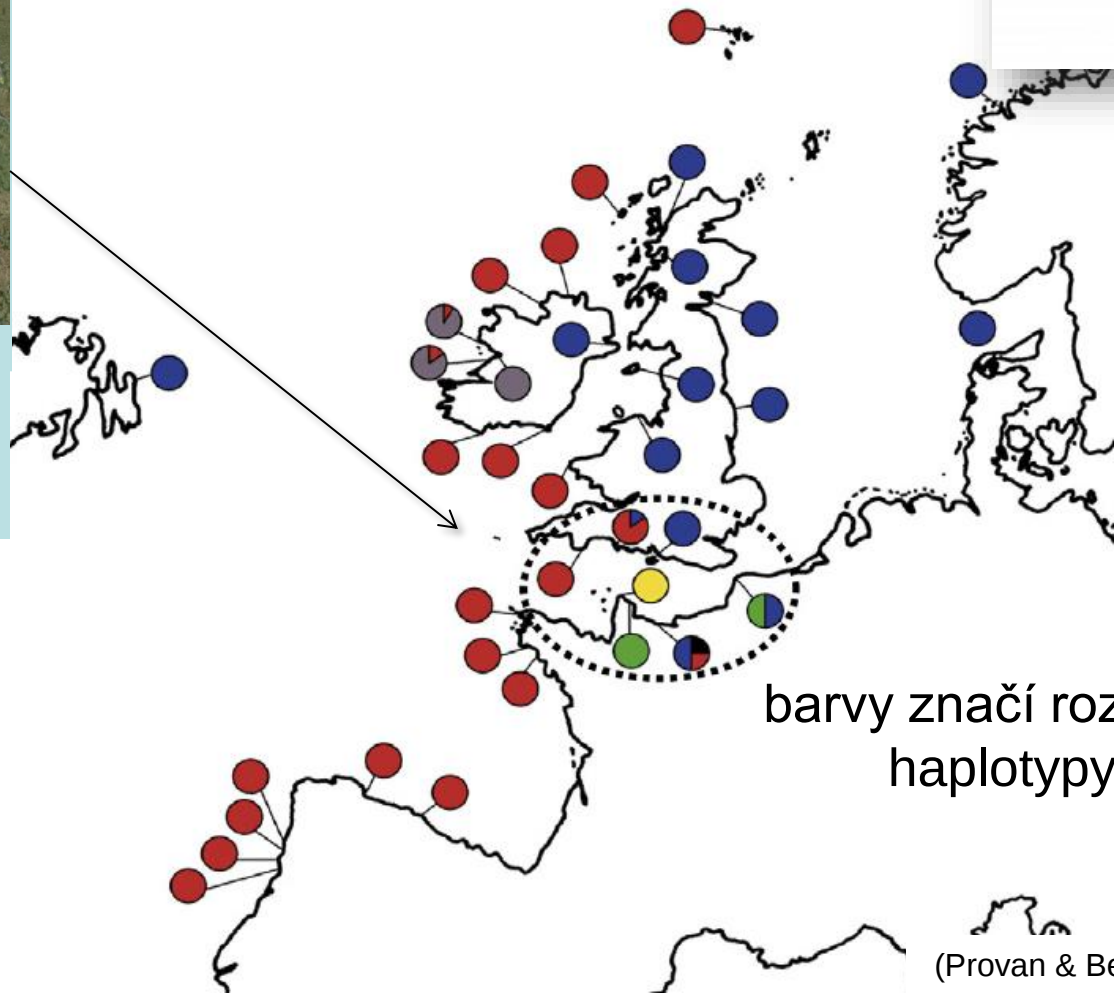
- fosilní nálezy náhodné, jen u skupin s fosilním záznamem
- fylogeografické studie – vyšší genetická variabilita v refugiích



ruducha *Palmaria palmata*



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



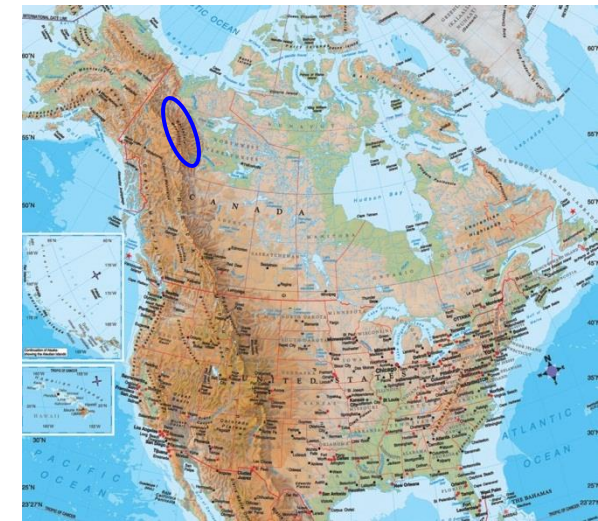
barvy značí rozdílné
haplotypy

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)

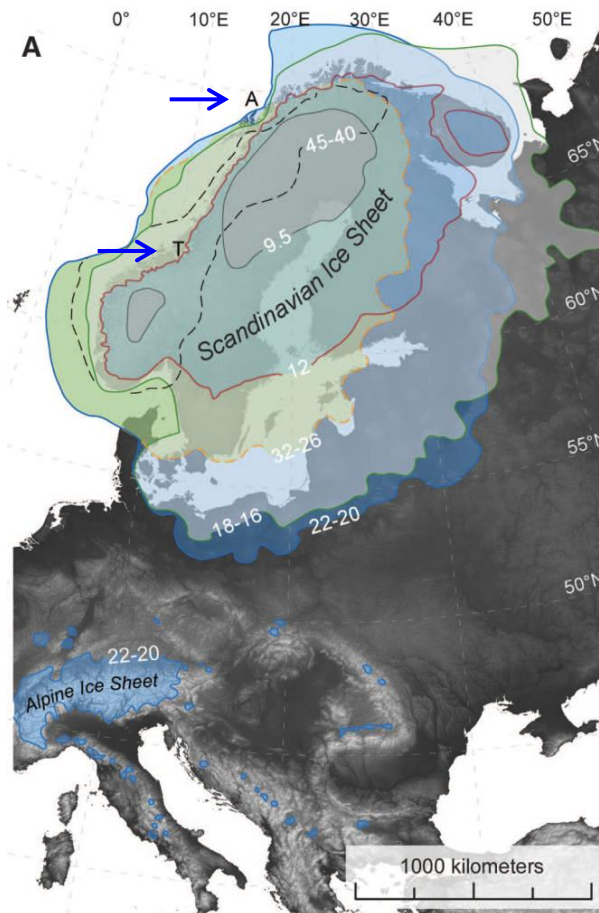
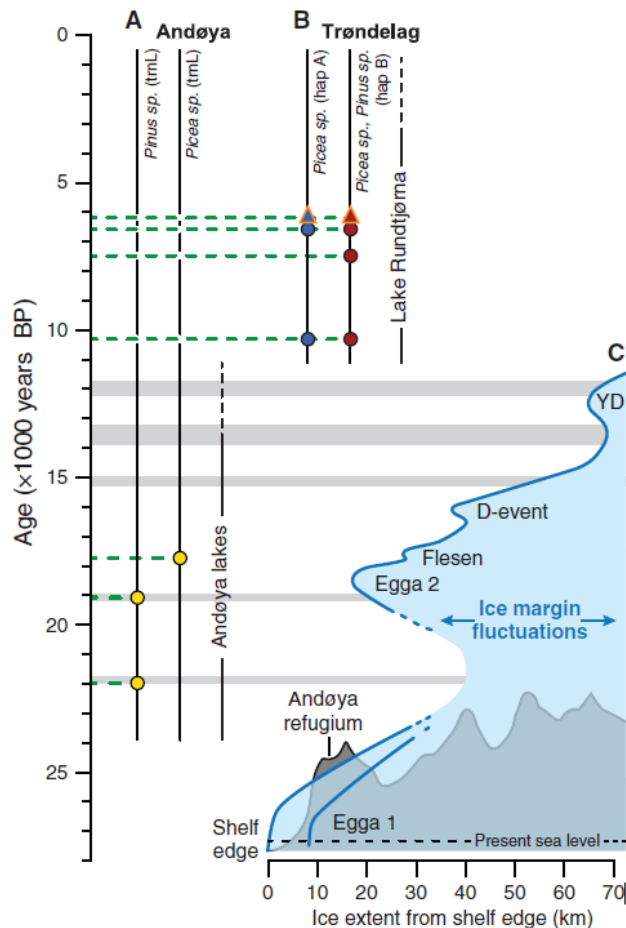


- Beringie – refugium pro severoamerické druhy
 - v době LGM pevninský most bez ledu,
 - srovnání rozšíření rostlin (švédský botanik Eric Hultén)
 - 1999: první fylogeografické doklady
- vysoká Arktida (Mackenzie Mts. v Albertě)
 - kanadské refugium



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
- fosilní DNA smrku nalezena v jezerních sedimentech dvou lokalit v zóně souvislého zalednění (**A – ostrov Andøya**, **T – okolí Trøndelag**)



(Parducci 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**

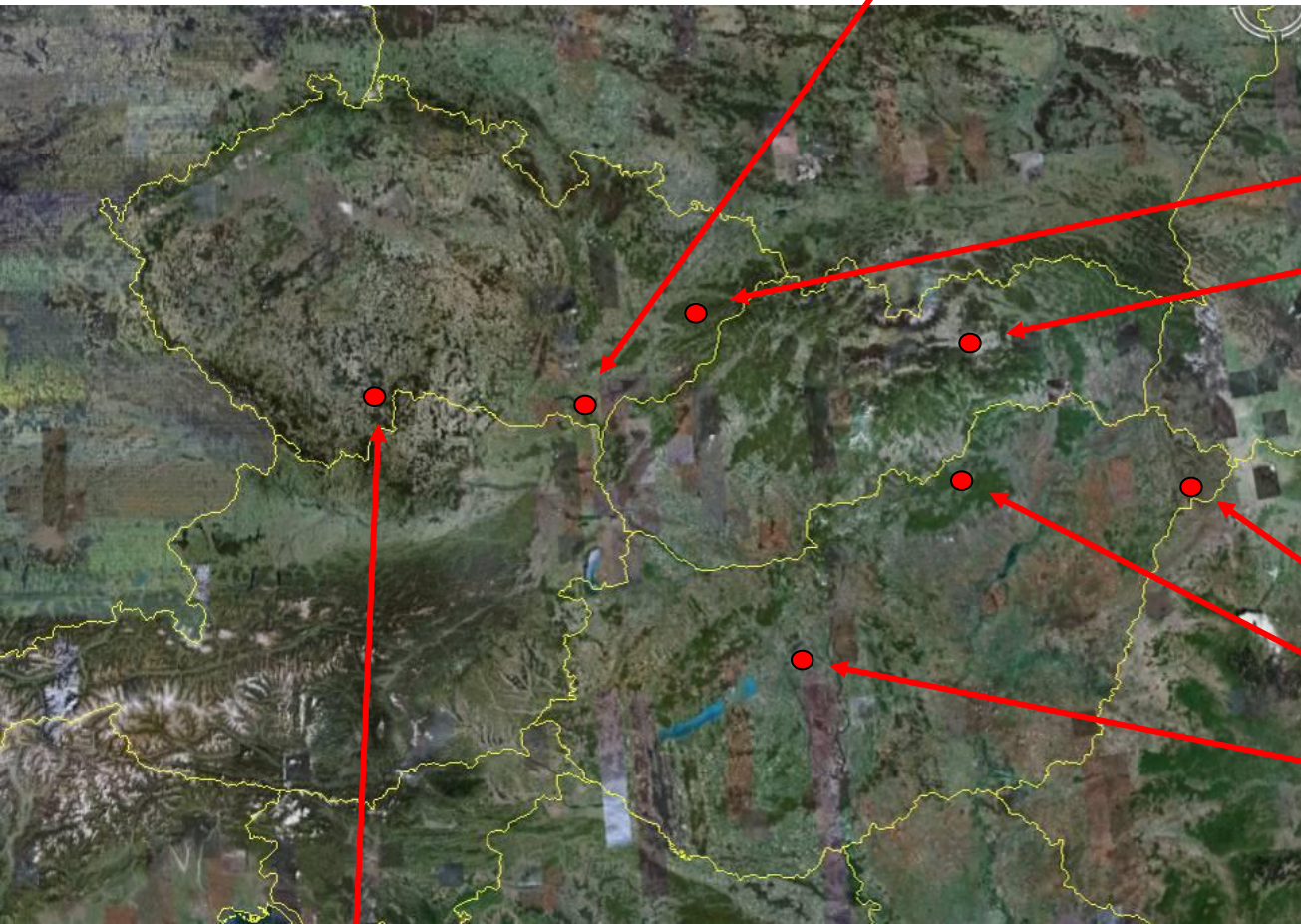


- zásadní pro šíření populací v klimaticky příznivých obdobích, pro některé druhy **mnohem důležitější než šíření z jižních refugií**

Glaciální a pozdně glaciální pylové profily ve střední Evropě

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

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



Jablůnka (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

Sárreét

(Willis et al. 2000)

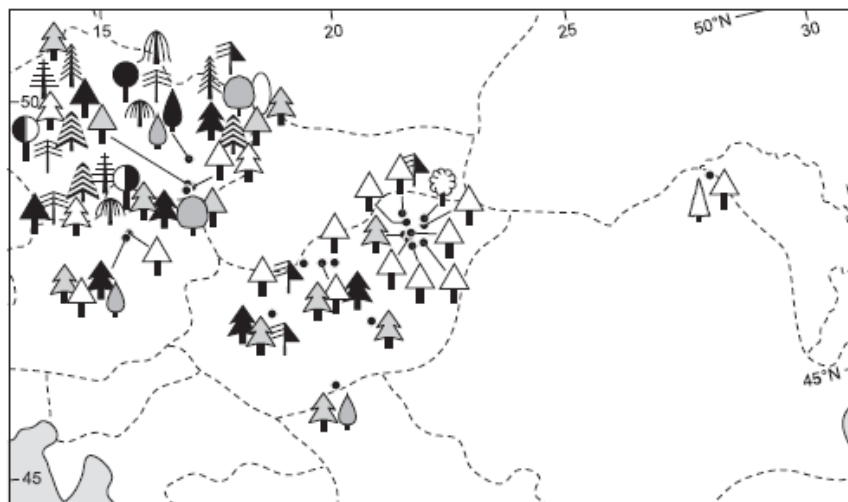
17-10 tis. let BP
Pinus, Betula pendula t., Picea, Abies, Juniperus, Artemisia

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

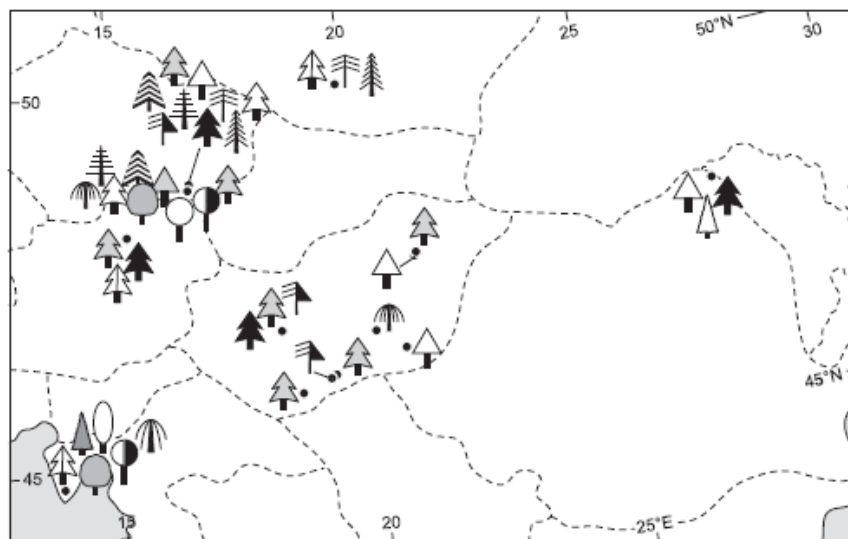
Fosilní dřevo z posledního glaciálu (uhlíky)

- 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.

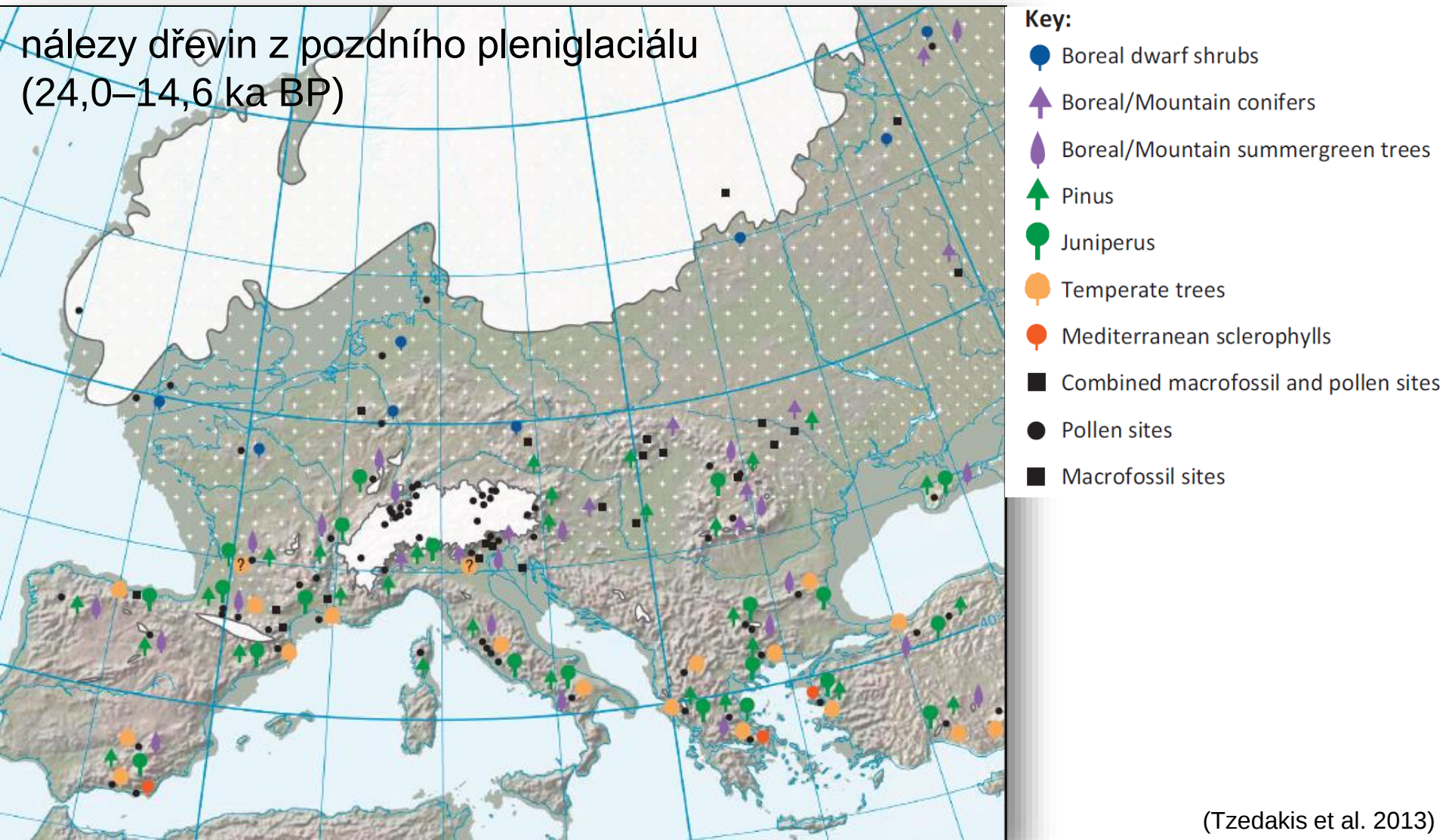


<i>Abies</i>	<i>Pinus</i>
<i>Abies alba</i>	<i>Pinus cembra</i>
<i>Alnus</i>	<i>Pinus mugo</i>
<i>Betula</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Corylus</i>	<i>Populus</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>
<i>Fraxinus</i>	<i>Salix</i>
<i>Juniperus</i>	<i>Sorbus</i>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

Glaciální refugia dřevin – kryptická nebo mystická?

- absence temperátních stromů severně od 45° s.š.
- západo-východní asymetrie v rozšíření boreálních dřevin (na V dále na S)

nálezy dřevin z pozdního pleniglaciálu
(24,0–14,6 ka BP)



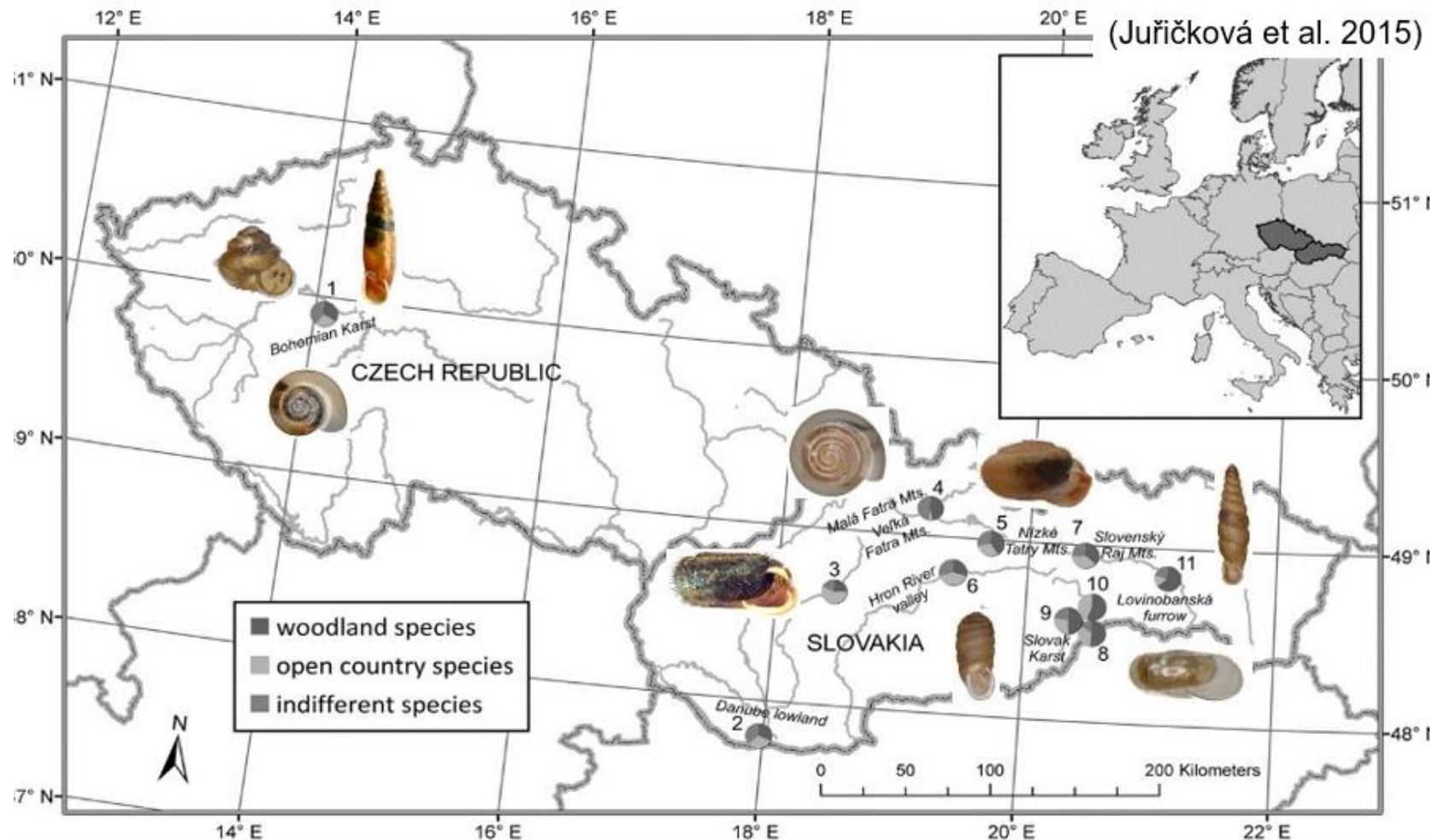
Existence karpatského refugia interglaciálních druhů

- na periferii karpatských pohoří pás smíšených i listnatých lesů, na jižních svazích (Jankovská & Pokorný 2008, Juříčková 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 elephus*), medvěd brtník (*Ursus arctos*)



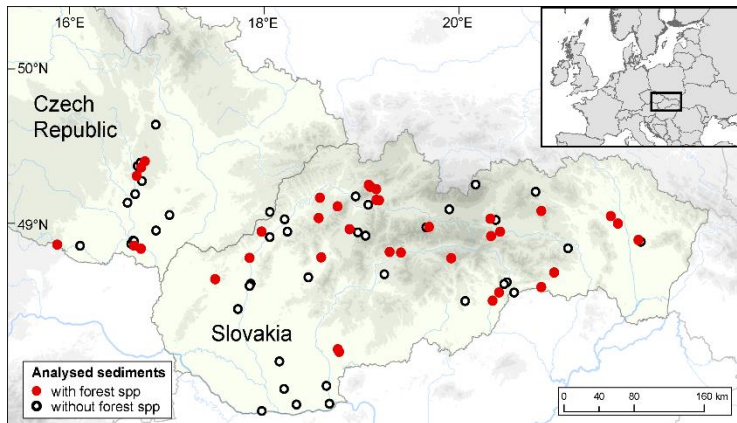
Refugia lesní malakofauny – možná doklady

- 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)

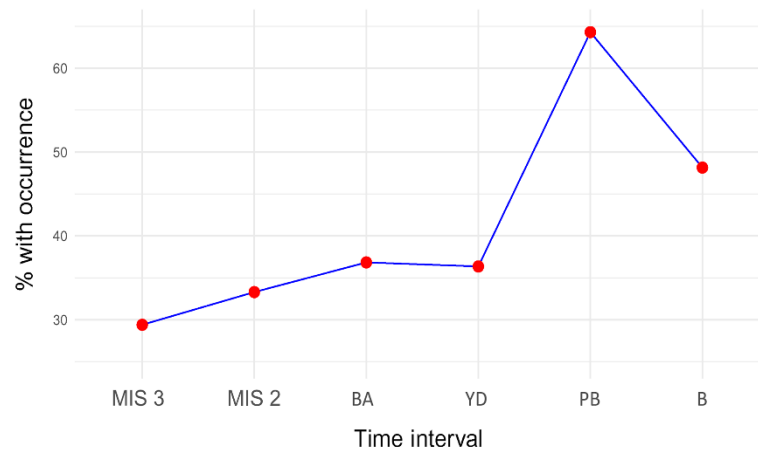


Refugia lesní malakofauny – aktuální data

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



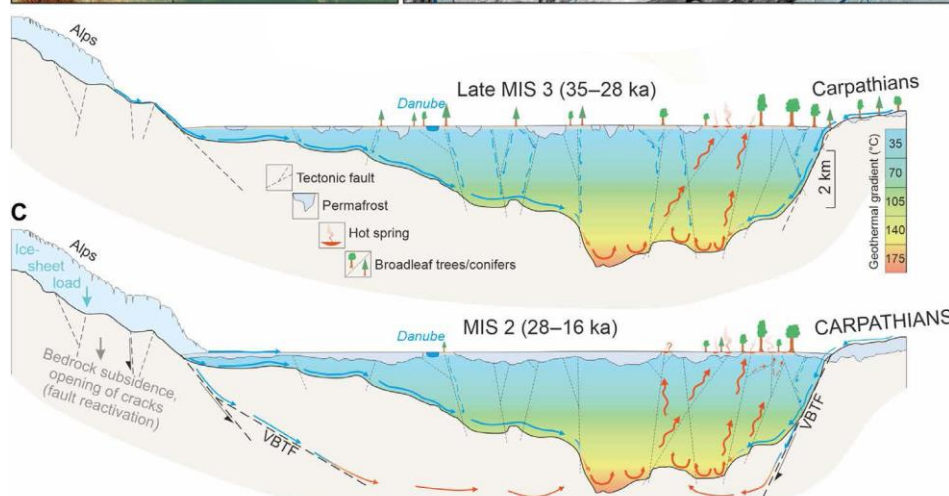
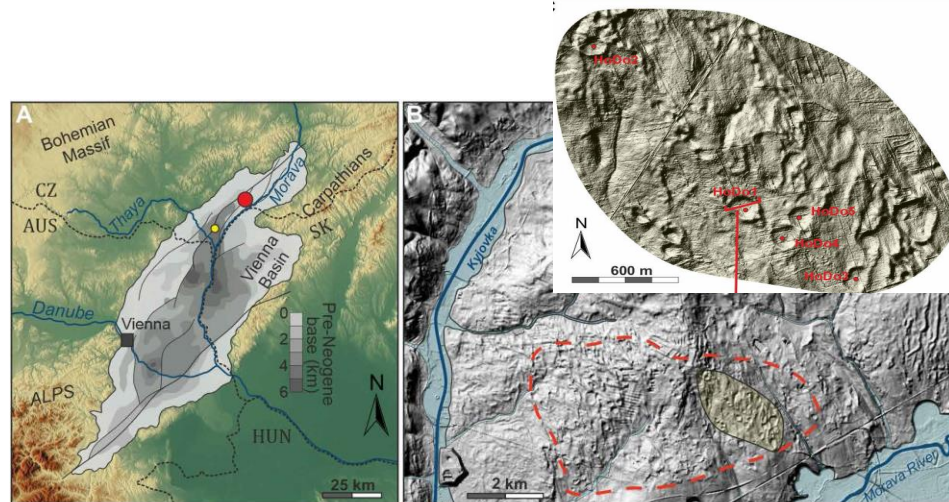
(Juříčková et al. submitted: Boreas)



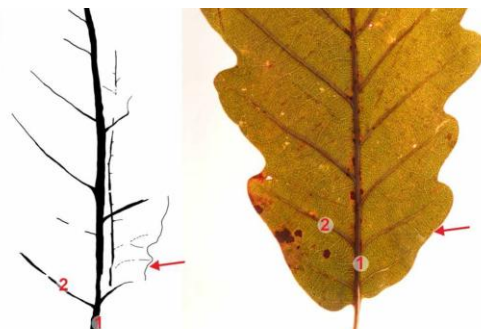
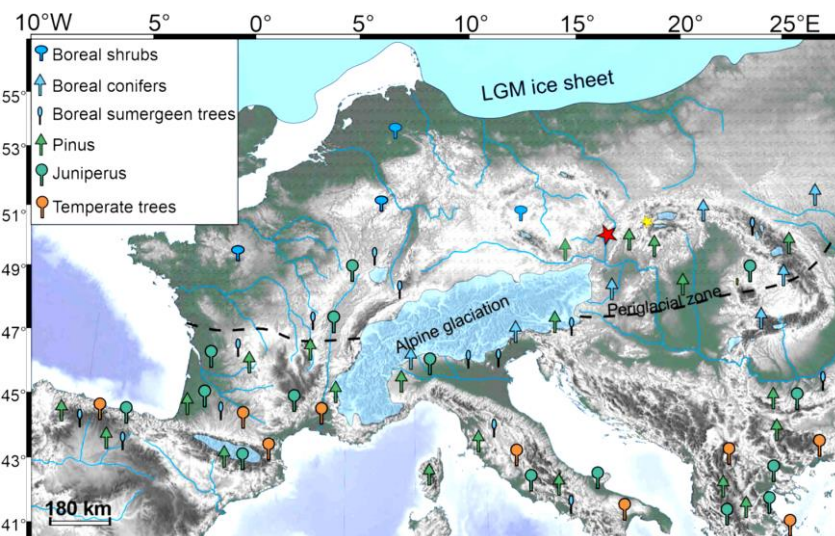
Time intervals kyr BP	MIS 3 44–36	MIS 2 26.5–14.7	BA 14.7–12.9	YD 12.9–11.7	PB 11.7–10.7	B 10.7–8.9	No. of records
<i>Drobatia banatica</i>	●	.	.	.	.	.	1
<i>Helicodonta obvoluta</i>	●	.	.	.	.	.	1
<i>Ruthenica filograna</i>	●	.	.	.	.	.	1
<i>Faustina faustina</i> *	●	●	.	●	●	●	2
<i>Vitrea crystallina</i>	.	●	.	.	●	●	3
<i>Discus ruderratus</i>	.	●	●	.	●	●	3
<i>Perforatella vicina</i>	●	.	●	.	●	●	4
<i>Vestia turgida</i>	.	.	●	.	●	●	3
<i>Clausilia pumila</i>	.	.	●	.	●	●	3
<i>Aegopinella minor</i>	.	●	.	.	●	●	3
<i>Cochlodina cerata</i>	.	.	●	.	.	.	1
<i>Platyla polita</i>	.	.	.	●	●	●	3
<i>Perforatella incarnata</i>	●	.	.	●	●	●	3
<i>Isognomostoma isognomostomos</i>	●	.	●	.	●	●	3
<i>Acanthinula aculeata</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Aegopinella pura</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Fruticicola fruticum</i>	.	●	.	.	●	●	3
<i>Perforatella bidentata</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Oxychilus depressus</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Cochlodina laminata</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Gonyodiscus rotundatus</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Vertigo pusilla</i>	.	.	.	.	●	●	3
<i>Alinda biplicata</i>	.	.	.	.	●	.	1
<i>Macrogastra plicatula</i>	.	.	.	.	●	.	1
<i>Helix pomatia</i>	●	.	.	.	.	●	4
<i>Sphyradium dolium</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Aegopinella epipedostoma iuncta</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Cochlodina orthostoma</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Gonyodiscus perspectivus</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Ena montana</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Macrogastra ventricosa</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Merdigera obscura</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Petasina unidentata</i>	.	.	.	.	.	●	2
<i>Vitrea diaphana</i>	.	.	.	.	.	●	2

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



(Hošek et al. 2024: Sci. Adv. 10, eado6611)

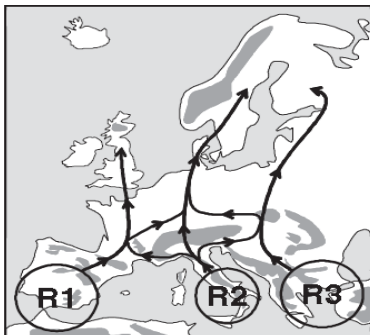


Vienna Basin Transform Fault

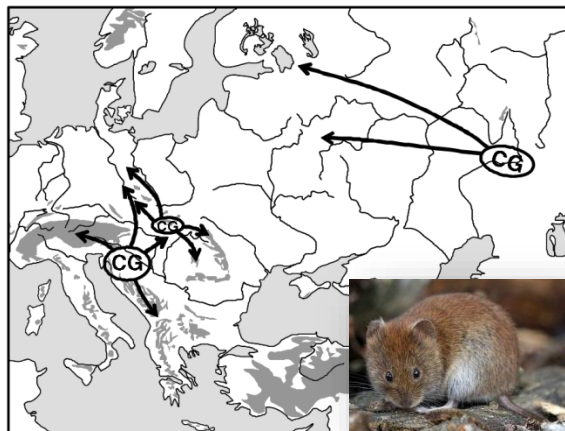
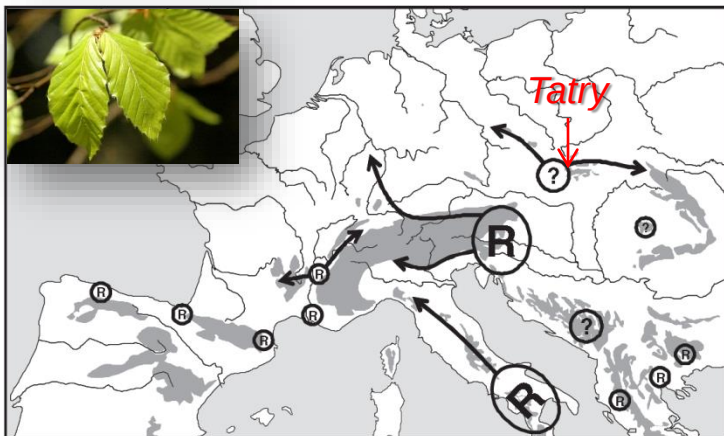
Otisky listů dubu letního (*Quercus robur*)

Postglaciální šíření teplomilných druhů v Evropě – dnešní pohled

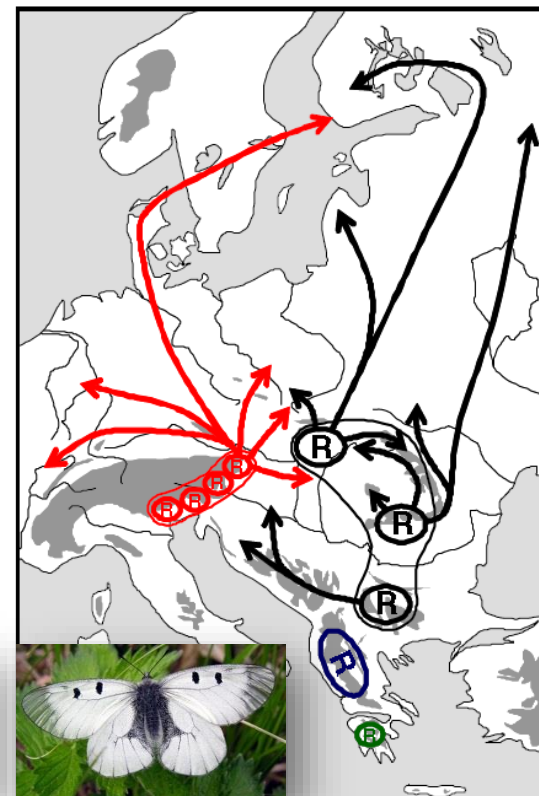
- tradiční představa tří základní oblasti glaciálních refugií pro evropské interglaciální druhy a jejich postglaciální šíření:
mediteránní, arкто-alpínský a sibiřsko-mandžuský



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



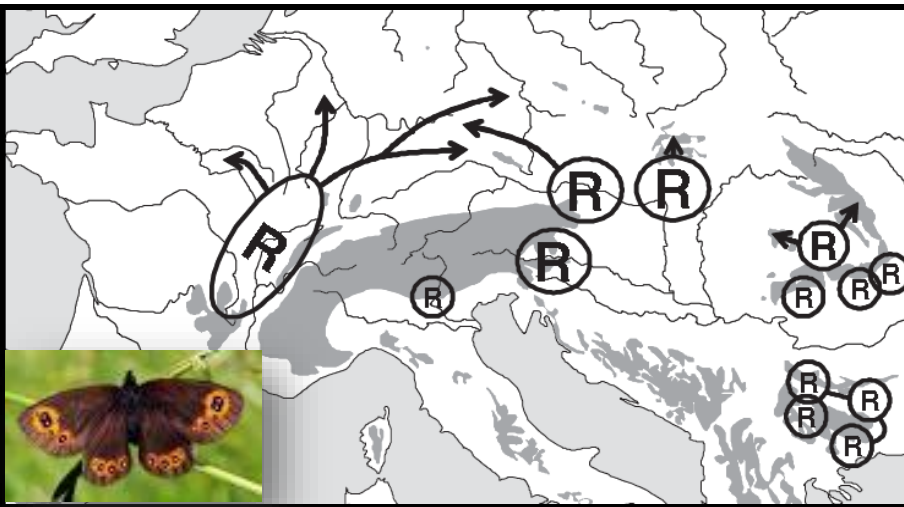
(Schmitt & Varga 2008)



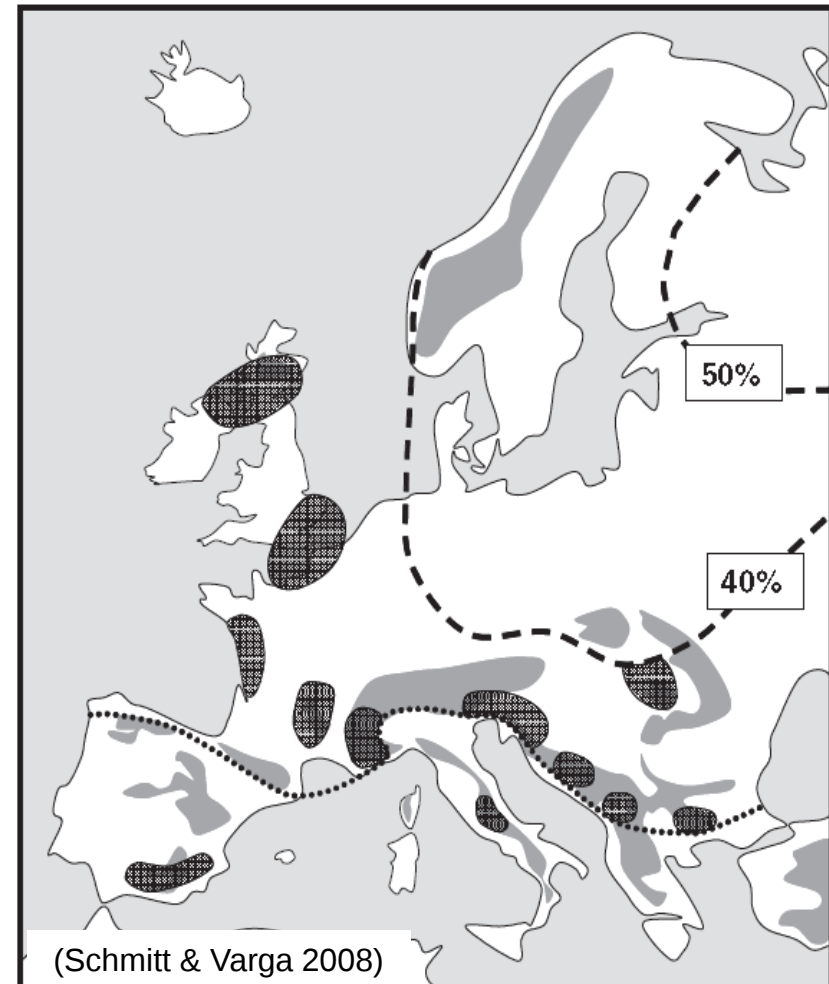
glaciální refugia a postglaciální šíření buku lesního, norníka rudého a jasoně dymnivkového
(barvy odpovídají různým skupinám příbuzných haplotypů)

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-mediterránní**)
 - 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*)



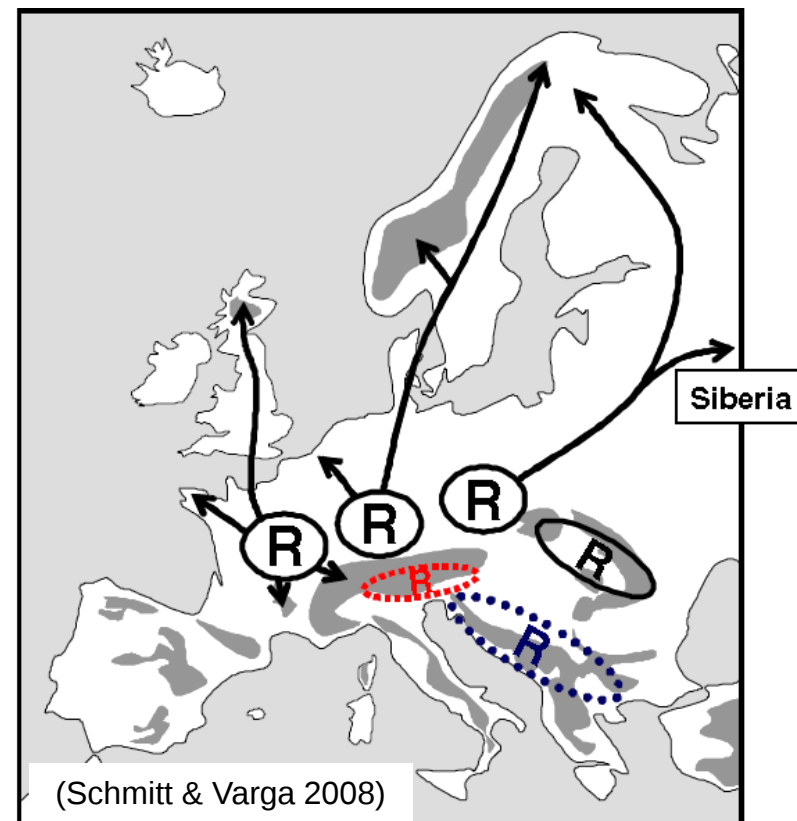
- vyšší genetická diverzita těchto druhů ve východní části areálu

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 západo-balkánských 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 vymírání 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 přežívání 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 populace

tradičně vnímaný kontrastní severo-j jižní posun během glaciálního cyklu se u většinu 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.
- Juříčková, 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.
- Rybníčková 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. & Sümegi 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.