

# Změny flóry a vegetace Evropy v kvartéru

# Doklady o historickém vývoji flóry a vegetace

## 1. Nepřímé doklady na základě fosilních nálezů

- Makrofosílie (rostlinné makrozbytky) – semena, plody, listy, dřevo, uhlíky
- Mikrofosílie – pyl, spory, buňky (stomata)

## 2. Fylogeografie

- Vědecká disciplína zabývající se distribucí a šířením organismů v prostoru a čase na základě stanovení genetické příbuznosti populací

## 3. Paleodistribuční modelování

- Proces kvantitativní rekonstrukce historického rozšíření organismů pomocí matematických/statistických metod

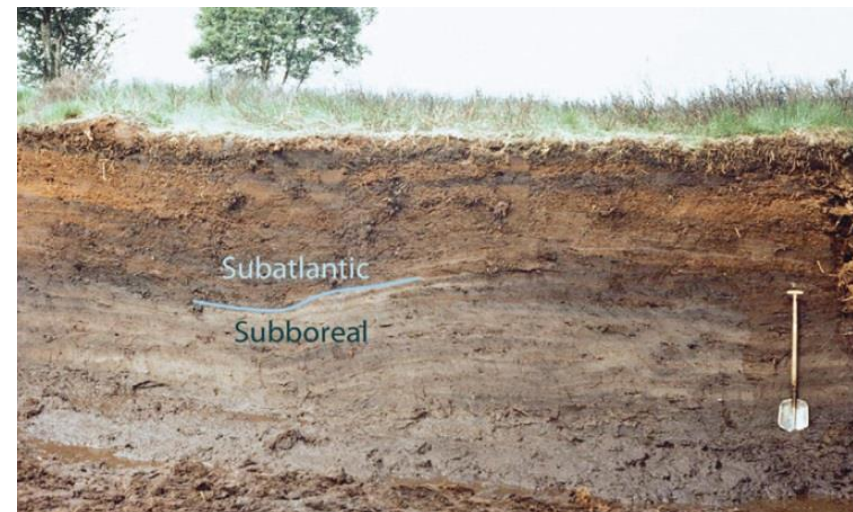
# Počátky paleoekologie

- Klíčovou roli sehrála analýza rašelinných profilů
- Makroskopické rozlišování různých vrstev rašeliny (světlá, tmavá)
- **J. Japetus S. Steenstrup** (1813–1897) vysvětlil změny vlastností rašeliny prostřednictvím klimatických změn
- **Axel G. Blytt** (1843–1898) zavedl pojmy Boreál pro suché období a Atlantic pro vlhké období
- **J. Rutger Sernander** (1866–1944) na základě studia makrozbytků rozvinul Blyttovo schéma o subboreál a subatlantik a období pozdního glaciálu

→ **Blytt-Sernanderovo členění holocénu**

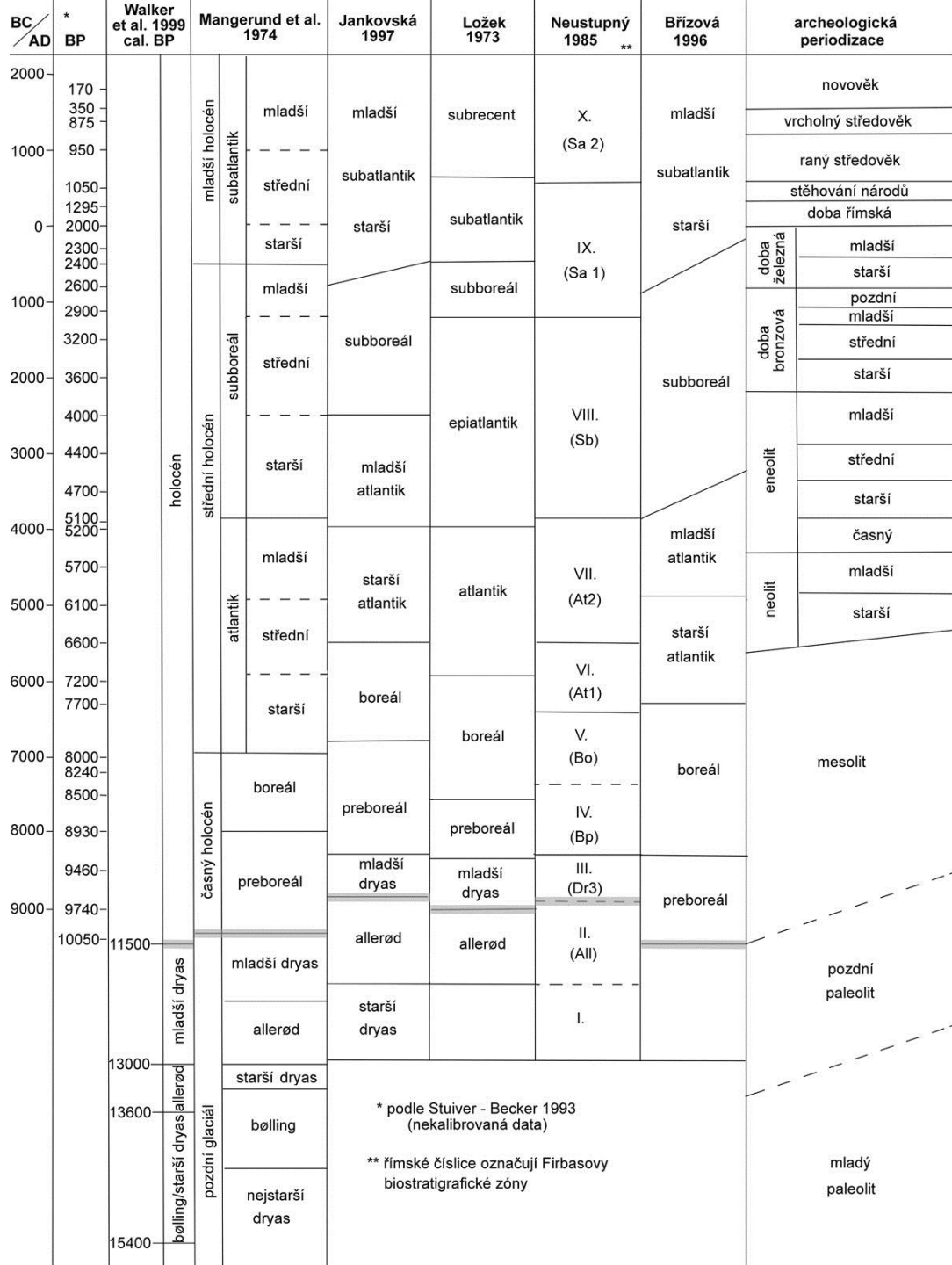


Dobývání rašeliny a příprava borek na rašeliništi u Mrtvého rybníka nedaleko Božího Daru v Krušných horách



Hranice subboreál-subatlantik (asi 2800 cal BP) ve vrchovištní rašelině v Holandsku (Chambers et al. 2012).





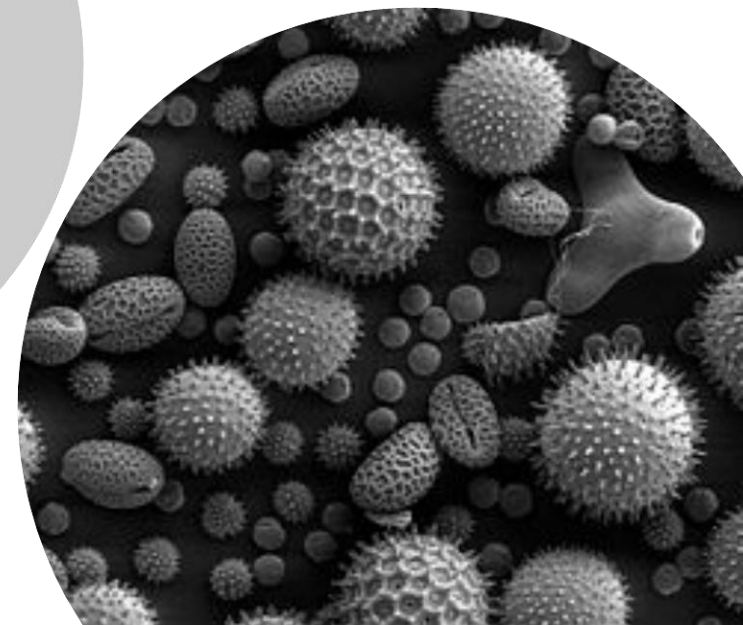
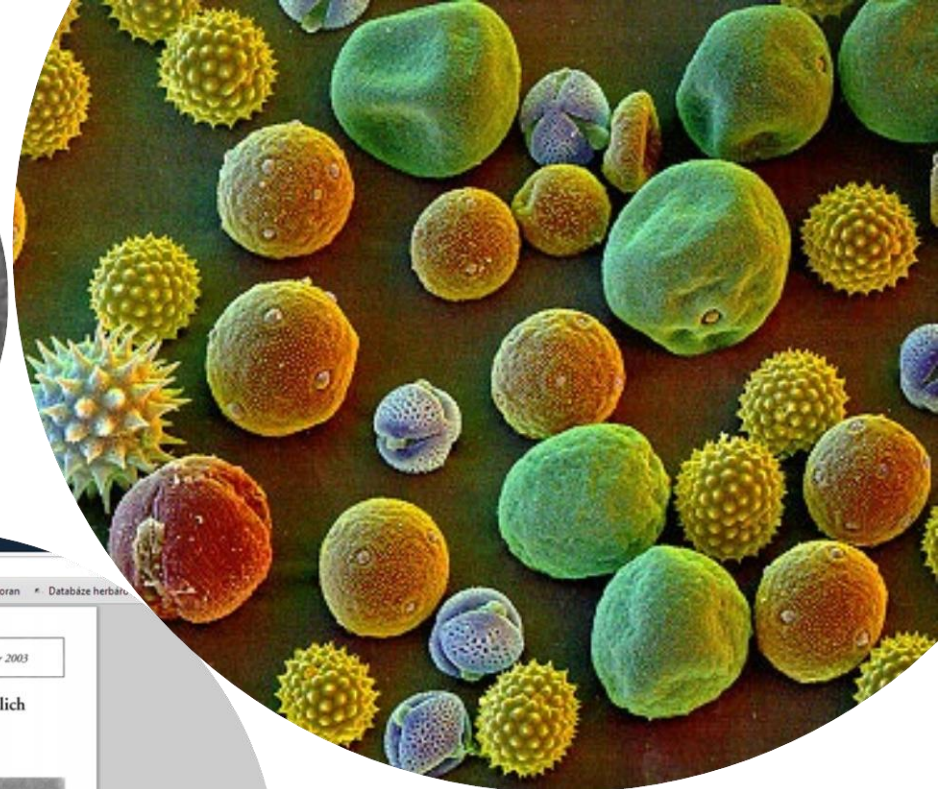
## Různá pojetí Blytt-Sernanderova členění holocénu ve starší literatuře

Dreslerová in Pokorný 2011



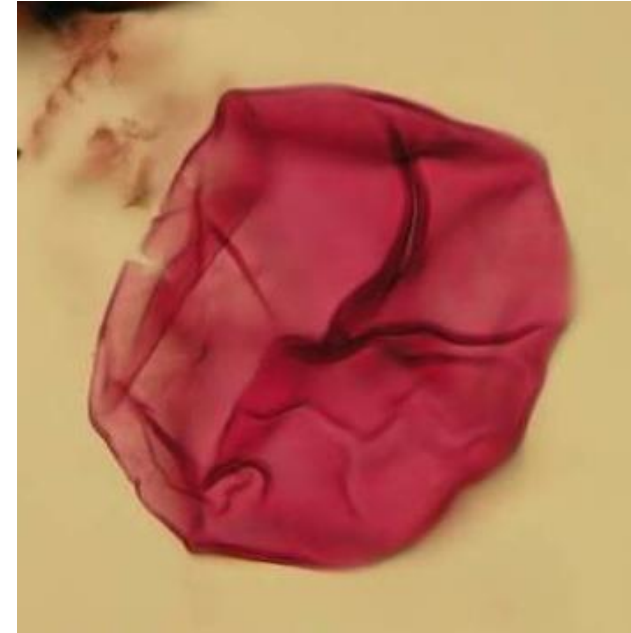
# Paleorekonstrukce založené na pylových analýzách

- Pylová analýza = zřejmě nejdůležitější paleoekologický nástroj
- Vynalezena r. 1916
- **E. J. Lennart von Post** (1884–1951) – švédský geolog a paleoekolog, zakladatel kvantitativní palynologie
- U nás rozvíjel především **Franz Firbas** (1902–1964) a jeho následovníci



# Principy pylové analýzy I

1. Rostliny produkují pyl ve velkém množství
2. Naprostá většina vyprodukovaného pylu nesplní svůj reprodukční účel a padne na zem
3. Pyl spadlý na zem se rychle rozkládá pokud tento rozklad není inhibován nedostatkem kyslíku jako např. v rašelinách, jezerech → vlhká a chladná území
4. Podíly uložených pylových typů závisí na druhovém složení okolní vegetace, abundanci jednotlivých druhů rostlin, množství pylu, které produkují, schopnosti pylu létat aj.
5. Různé typy pylů mohou být identifikovány do různých taxonomických jednotek – tzn. druhů, rodů nebo čeledí → pylové typy
6. Jednotlivé vrstvy s uloženým pylem i samotný pyl se dá datovat



**pylové zrno modřínu** se špatně zachovává, modřín produkuje pyl s minimálním doletem, proto i několik zachovaných pylových zrn může indikovat modřínový les

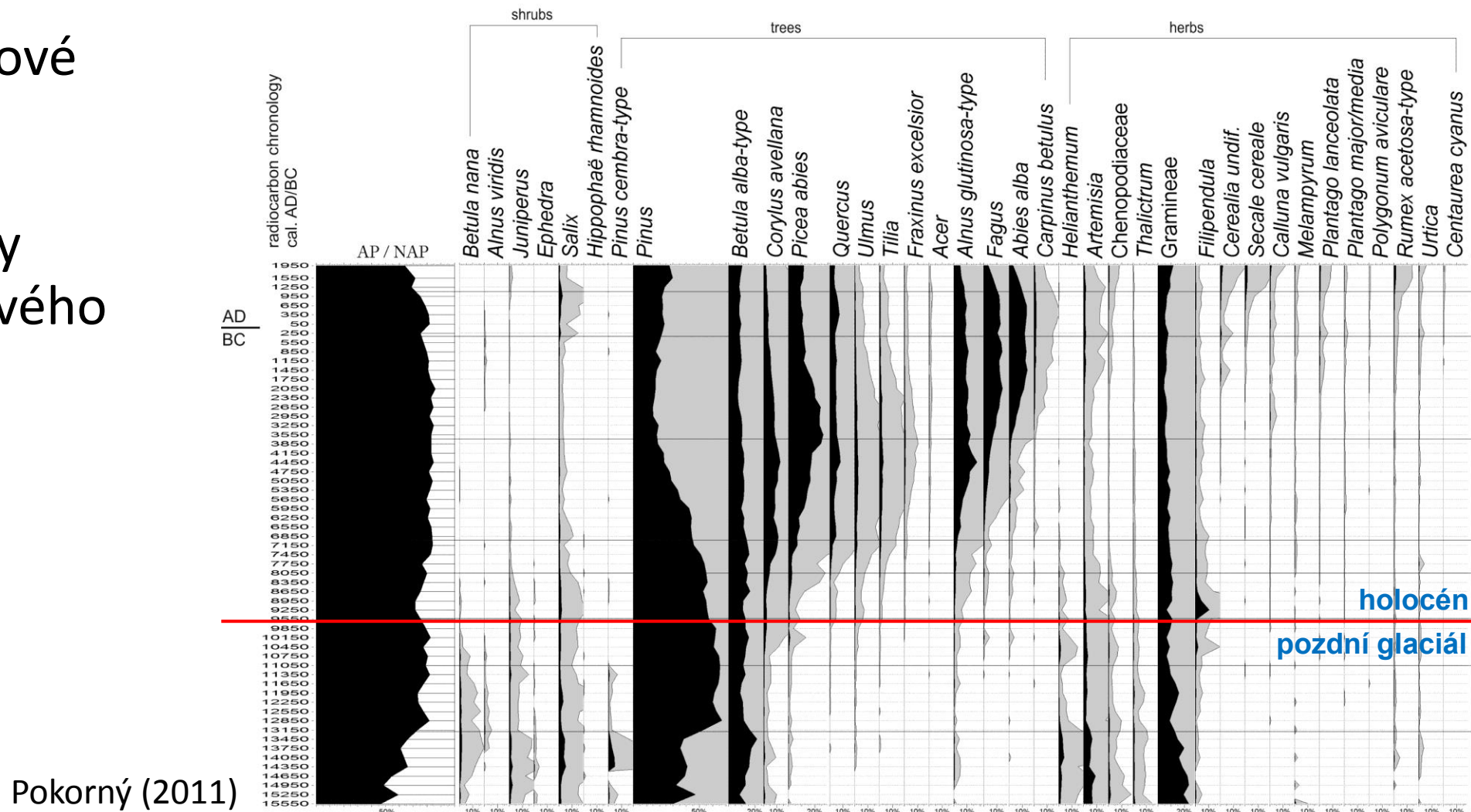


**pylové zrno borovice** s velkými vzdušnými vaky má velký dolet, zrna v sedimentu mohou pocházet z velmi vzdáleného zdroje



# Principy pylové analýzy II

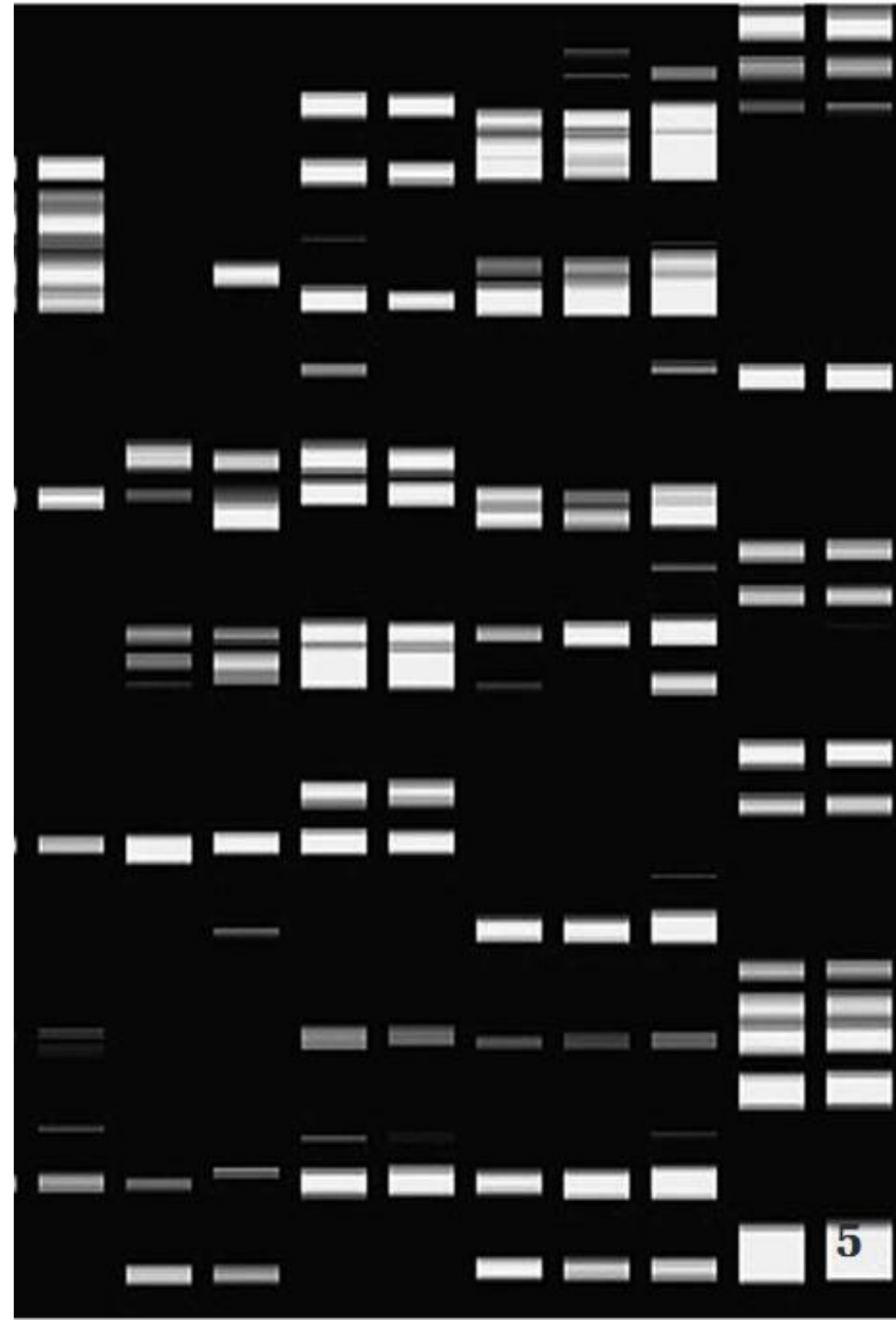
- Výsledky pylové analýzy jsou nejčastěji prezentovány formou pylového diagramu

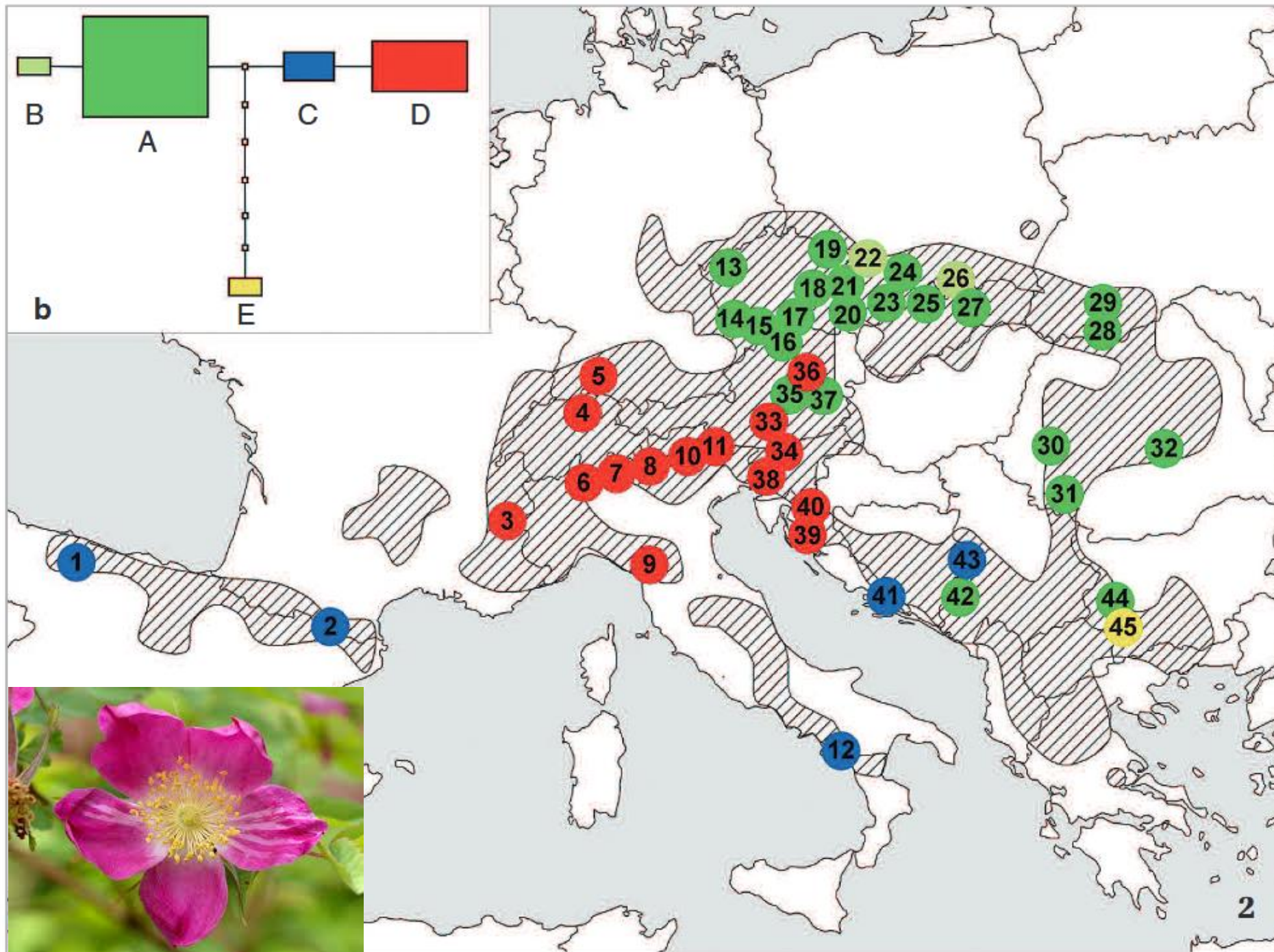




# Fylogeografie

- Termín byl poprvé použil **John C. Alvis** roku 1987
- Využívá toho, že živé organismy si nesou v DNA stopy své minulosti, což ve výsledku pomáhá odhalit historii druhu v geografickém kontextu
- Zjišťuje pomocí tzv. **molekulárních markerů** (sekvencí DNA, které se dají snadno identifikovat) příbuznost mezi studovanými jedinci na určitém území
- Využívá se hlavně DNA buněčných organel (mtDNA, cpDNA)
  - cpDNA se dědí po mateřské linii, tzn. u krytosemenných rostlin je přítomna v semenech a nikoliv v pylu
  - mtDNA u živočichů je velmi variabilní na vnitrodruhové úrovni, což umožňuje dobře sledovat strukturu populací
- U rostlin se analýza cpDNA doplňuje metodou AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) používanou především k analýze jaderné DNA
  - Výsledkem je profil několika stovek proužků (zviditelněných fragmentů DNA) pro každého jedince (sloupce na obr vpravo). Čím více shodných proužků u dvou porovnávaných jedinců nalezneme, tím jsou příbuznější



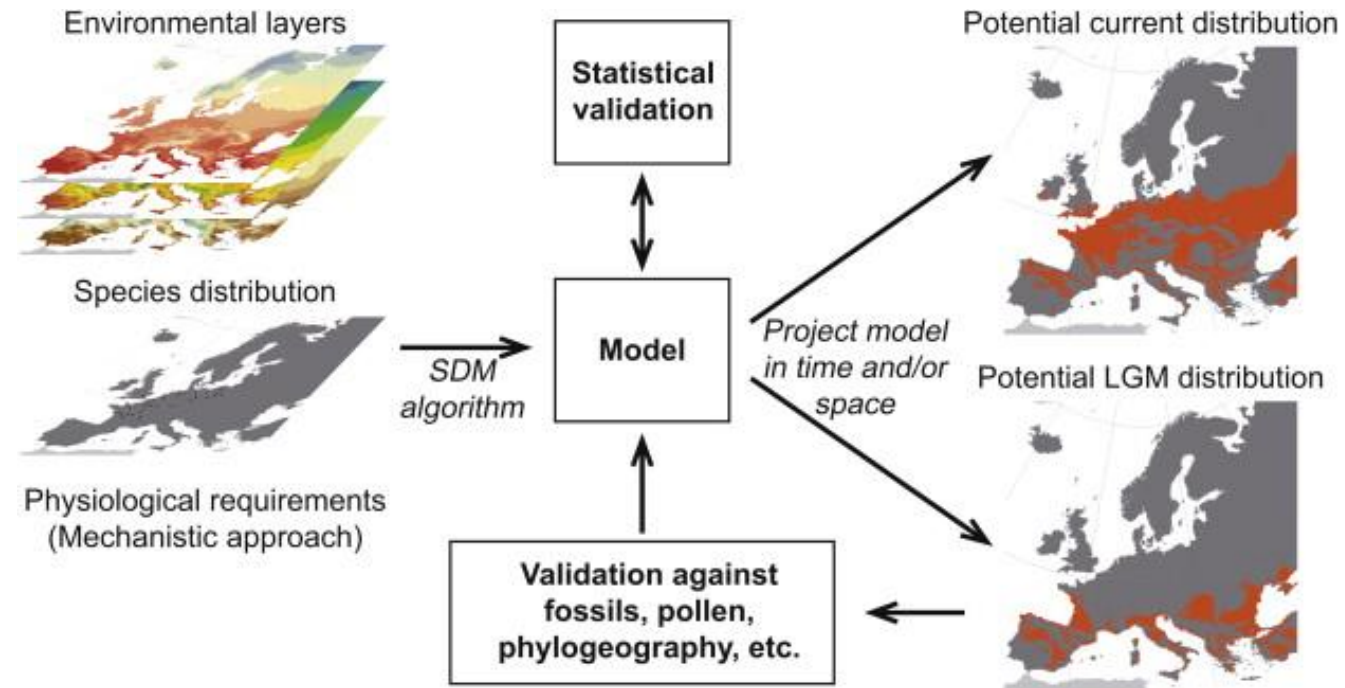


Rozšíření pěti chloroplastových haplotypů zjištěných u růže převislé (*Rosa pendulina*; a). Současný areál je vyznačený šrafovaně. Veškeré populace na území ČR mají spojitost s Karpaty a Balkánem. Síť ukazující příbuzenské vztahy mezi haplotypy (b). Červený a modrý haplotyp se liší pouze jednou mutací, stejně tak zelený a světle zelený; žlutý haplotyp je naopak velmi odlišný.

# Paleodistribuční modelování

## *Paleodistribution modelling*

- Soubor numerických metod využívaných k rekonstrukci historického rozšíření organismů
- Statistické metody a metody strojového učení
- Založeno na předpokladu, že ekologické nároky druhu se v čase nemění – *konzervatismus niky*
- Modely nejčastěji kalibrovány na základě rozšíření druhu v současných klimatických podmínkách
- Historické rozšíření je rekonstruováno projekcí modelu do minulosti na základě klimatických dat z GCM (CCSM4, MIROC-ESM aj.)



Svenning et al. (2011)

# Předkvartérní vegetace Evropy

# Třetihorní lesy Evropy

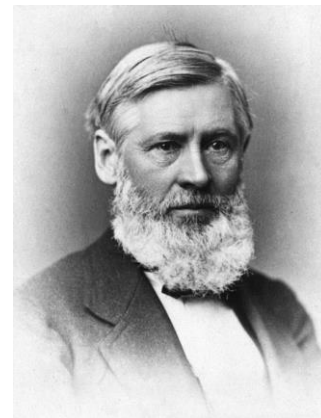
- Paleogén, Miocén (před 66 – 5.3 mil. let)
  - Tropické a subtropické klima
  - Výskyt druhů tropických lesů Indo-Malajské oblasti (např. *Nypa*) v severní Evropě (Willis & McElwain, 2014)
- Pliocén (před 5.3 – 2.6 mil. let)
  - Evropská flóra již obsahovala mnoho rodů charakteristických pro dnešní lesy (*Quercus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Pinus*, *Picea*, *Abies*)
  - Druhy dnes rostoucí ve východní Asii a/nebo ve východní Severní Americe (*Pterocarya*, *Liriodendron*, *Tsuga*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Magnolia*, *Carya*, *Clethra*, *Engelhardia*, *Aesculus*) (Willis & McElwain, 2014; van der Hammen et al. 1971)
    - **Arkto-Terciérní geoflóra**



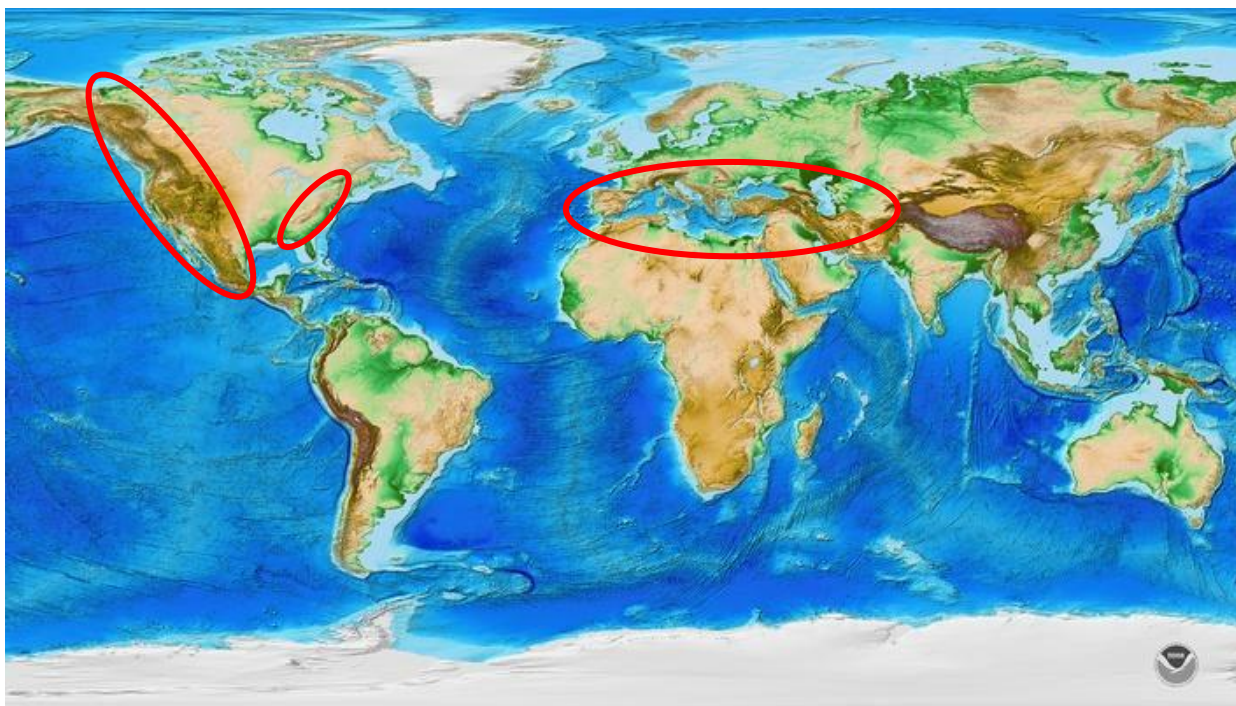
*Nypa fruticans*

# Arkto-Terciární geoflóra

- V průběhu Neogénu rozšířena po celé severní polokouli
- Postupné mizení těchto druhů z Evropy již v průběhu Pliocénu a v raném Pleistocénu
- Dnes se řada z nich vyskytuje odděleně v Severní Americe a východní Asii
- Vysvětlováno hypotézou o poloze horských pásem v Evropě → společně se Středozemním mořem bránily latitudinální migraci druhů v chladných obdobích
- Diverzita stromů v temperátní Evropě je dnes velmi nízká v porovnání s temperátními lesy Severní Ameriky a východní Asie (stálezelené lesy)



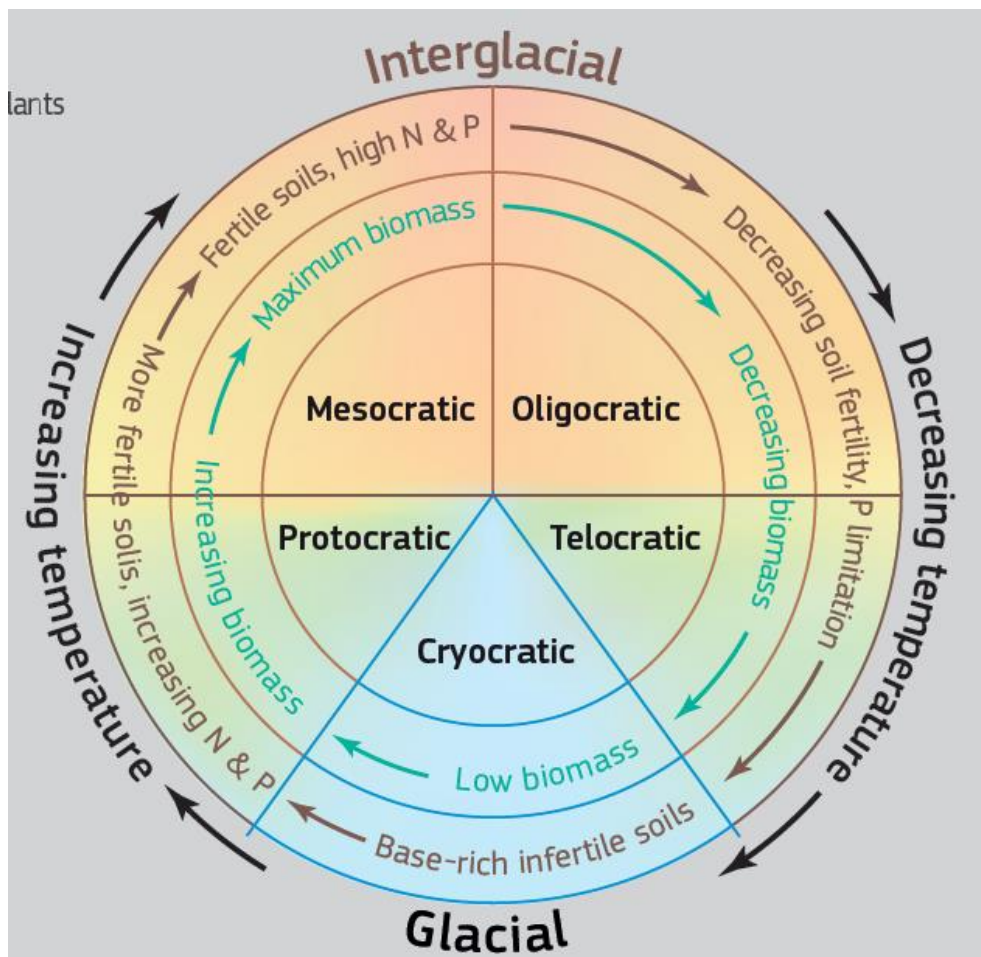
Asa Gray  
(1810-1888)



# Pleistocenní flóra a vegetace Evropy

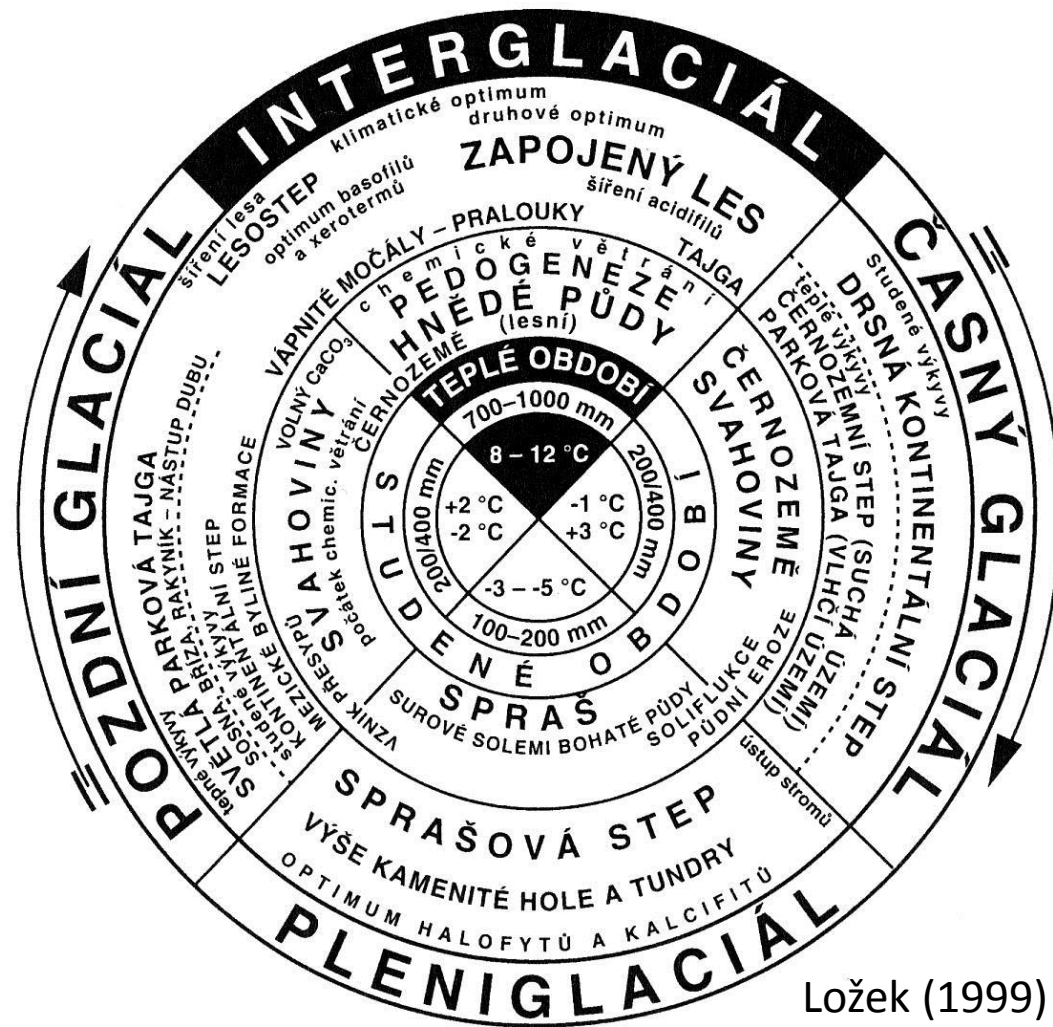
# Glaciální–interglaciální cyklus

Glaciální-interglaciální cyklus pro severozápadní Evropu  
(Iversenovo schéma)



Birks & Birks (2004)

Ložkovo schéma



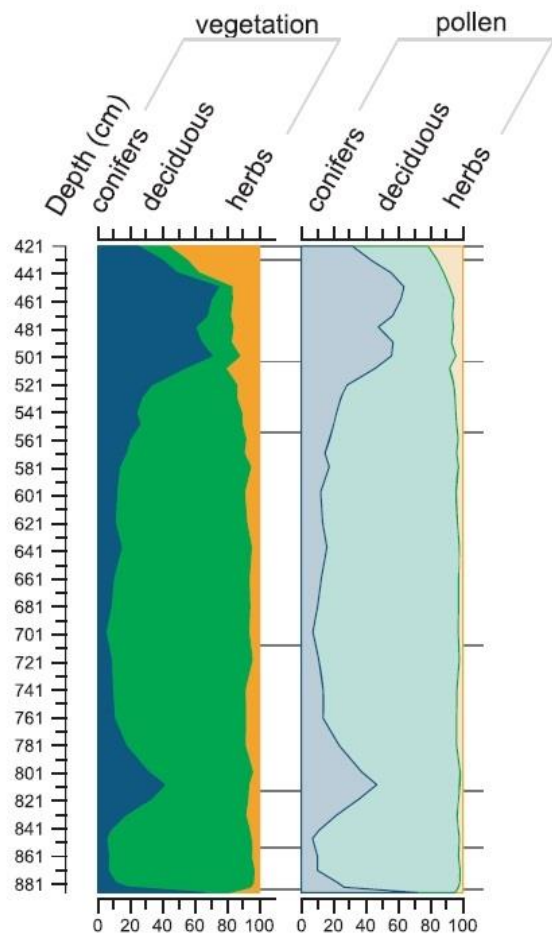
Ložek (1999)



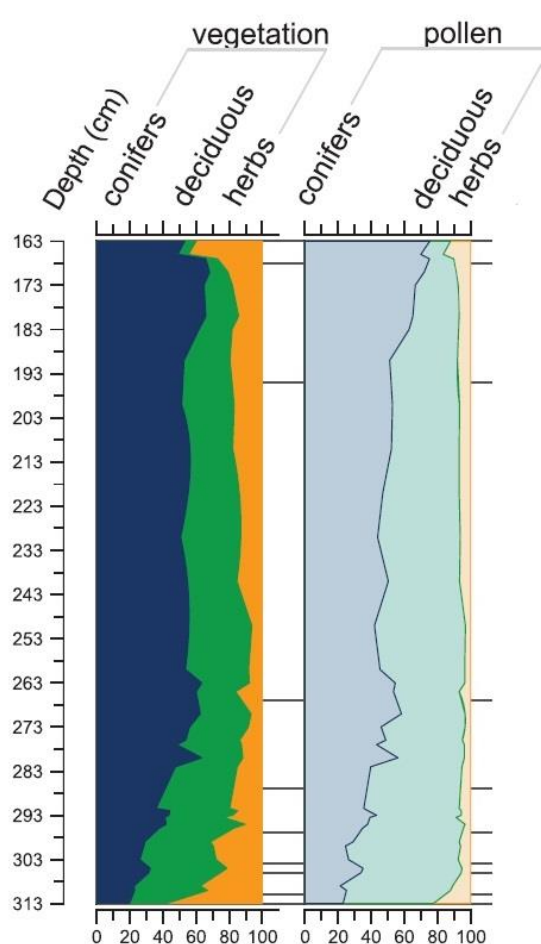


# Interglaciální vegetace

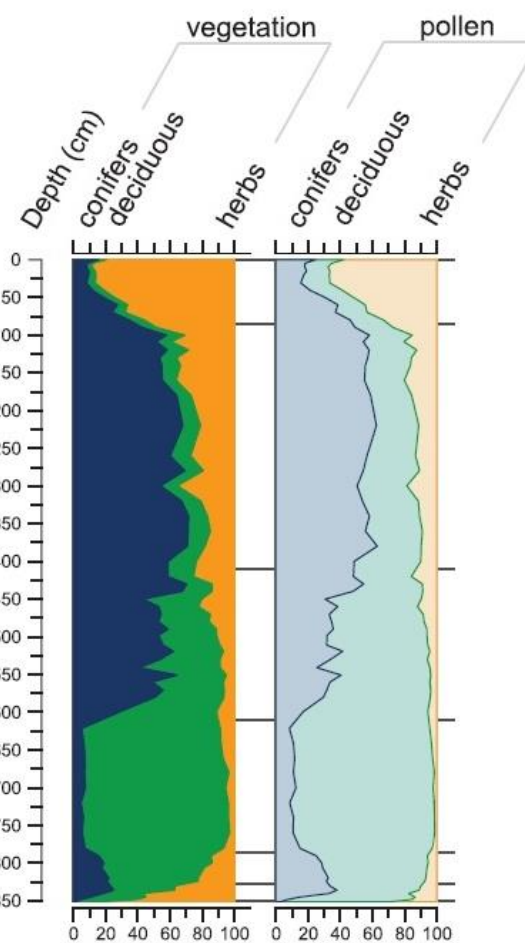
harreskovian  
(790 tis. let BP)



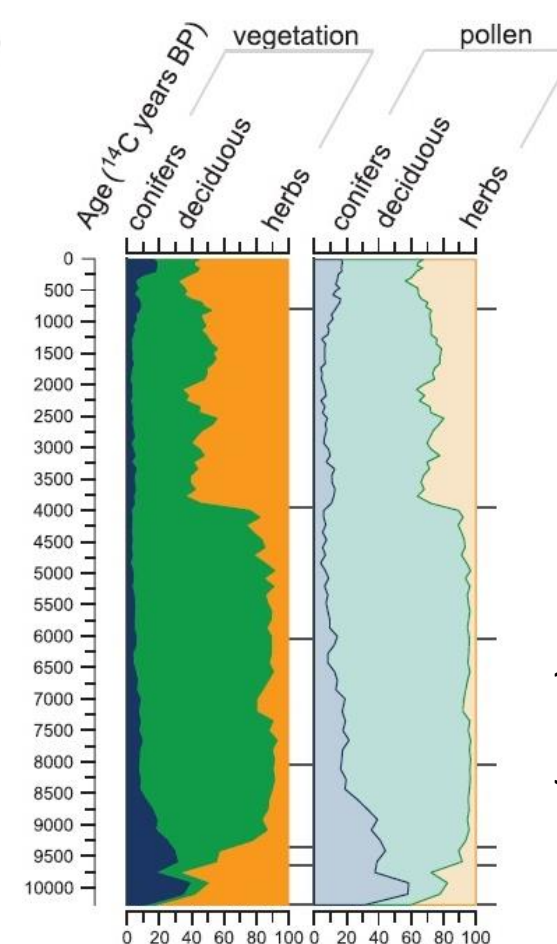
holstein  
(480 tis. let BP)



eem  
(120 tis. let BP)

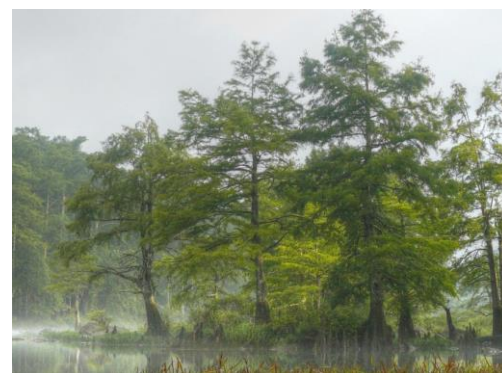
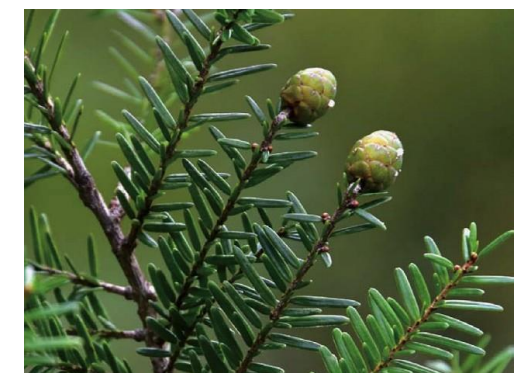


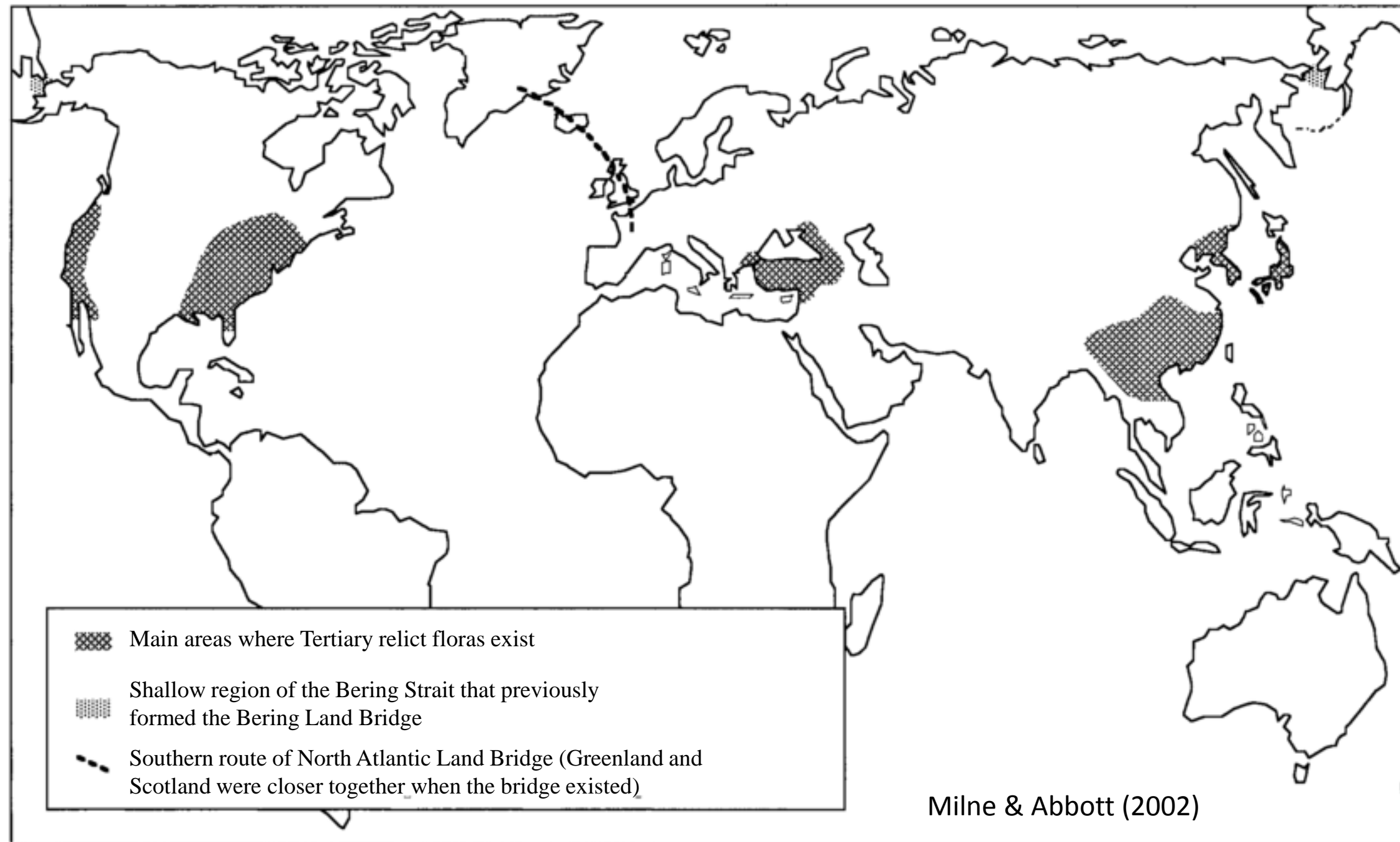
holocén  
(od 11 700 let BP)



Kuneš et al. (2011)

		reuver (terciér)		pleistocén					holocén
		Re	Te	A Wa	M Cr	Ho	J Ec	Hl	
<b>Jehličnany</b>									
<i>Pseudolarix</i> (Pinaceae)	EA	○	tegele	waal	cromer	holstein	eem	.	.
<i>Sciadopitys</i> (Taxodiaceae)	EA	○	+	.	.	.	.	.	.
<i>Sequoia</i> (Taxodiaceae)	NA	○	+	.	.	.	.	.	.
<i>Chamaecyparis</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Thuja</i> (Cupressaceae)	EA/NA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Tsuga</i> (Pinaceae)	EA/NA	○	○	○	.	.	.	.	.
<i>Abies</i> (Pinaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	+
<i>Picea</i> (Pinaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	+
<i>Pinus</i> (Pinaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Taxus</i> (Taxaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<b>Opadavé listnaté dřeviny</b>									
<i>Aesculus</i> (Hippocastanaceae)	SE	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Halesia</i> (Styracaceae)	EA/NA	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Liquidambar</i> (Hamamelidaceae)	EA/NA	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stewartia</i> (Theaceae)	EA/NA	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Styrax</i> (Styracaceae)	EA	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Zelkova</i> (Ulmaceae)	SE	○	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nyssa</i> (Nyssaceae)	EA/NA	○	+	.	.	.	.	.	.
<i>Actinidia</i> (Actinidiaceae)	EA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Liriodendron</i> (Magnoliaceae)	NA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Magnolia</i> (Magnoliaceae)	EA/NA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Phellodendron</i> (Rutaceae)	EA	○	○	.	.	.	.	.	.
<i>Carya</i> (Juglandaceae)	EA/NA	○	○	○	.	.	.	.	.
<i>Castanea</i> (Fagaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	.	.
<i>Juglans</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	.	.
<i>Ostrya</i> (Betulaceae)	SE	○	○	○	.	.	.	.	.
<i>Celtis</i> (Ulmaceae)	SE	○	○	○	○	.	.	.	.
<i>Eucommia</i> (Eucommiaceae)	EA	○	○	○	○	.	.	.	.
<i>Parthenocissus</i> (Vitaceae)	EA/NA	○	○	○	○	.	.	.	.
<i>Pterocarya</i> (Juglandaceae)	SE	○	○	○	○	○	.	.	.
<i>Fagus</i> (Fagaceae)	○	○	○	○	+	+	+	○	○
<i>Betula</i> (Betulaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Carpinus</i> (Betulaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Tilia</i> (Tiliaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Ulmus</i> (Ulmaceae)	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<b>Vždy zelené listnaté dřeviny</b>									
<i>Rhododendron</i> (Ericaceae)	SE	○	.	.	.	○	.	.	.
<i>Buxus</i> (Buxaceae)	○	○	.	.	○	○	○	○	+
<i>Hedera</i> (Araliaceae)	○	○	.	.	○	○	○	○	○
<i>Ilex</i> (Aquifoliaceae)	○	○	.	.	○	○	○	○	○

ambroň západní (*Liquidambar styraciflua*)pamodřín líbezný (*Pseudolarix amabilis*)liliovník tulipánokvětý (*Liriodendron tulipifera*)šácholan velkokvětý (*Magnolia grandiflora*)tisovec dvouřadý (*Taxodium distichum*)jedlovec čínský (*Tsuga chinensis*)

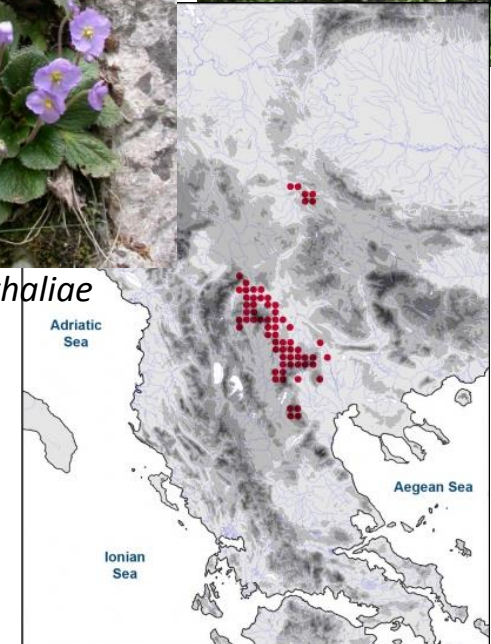
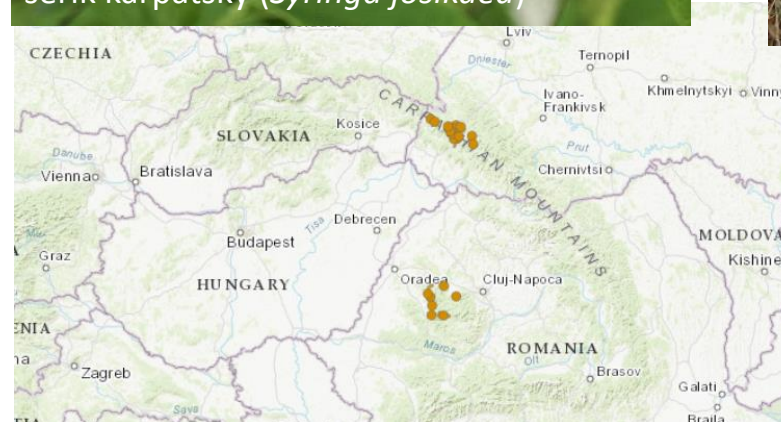
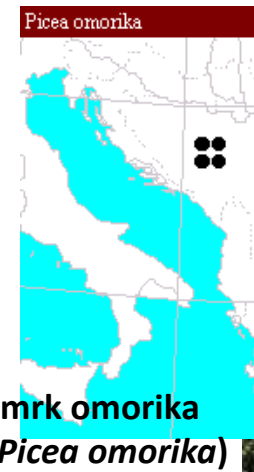


Milne & Abbott (2002)



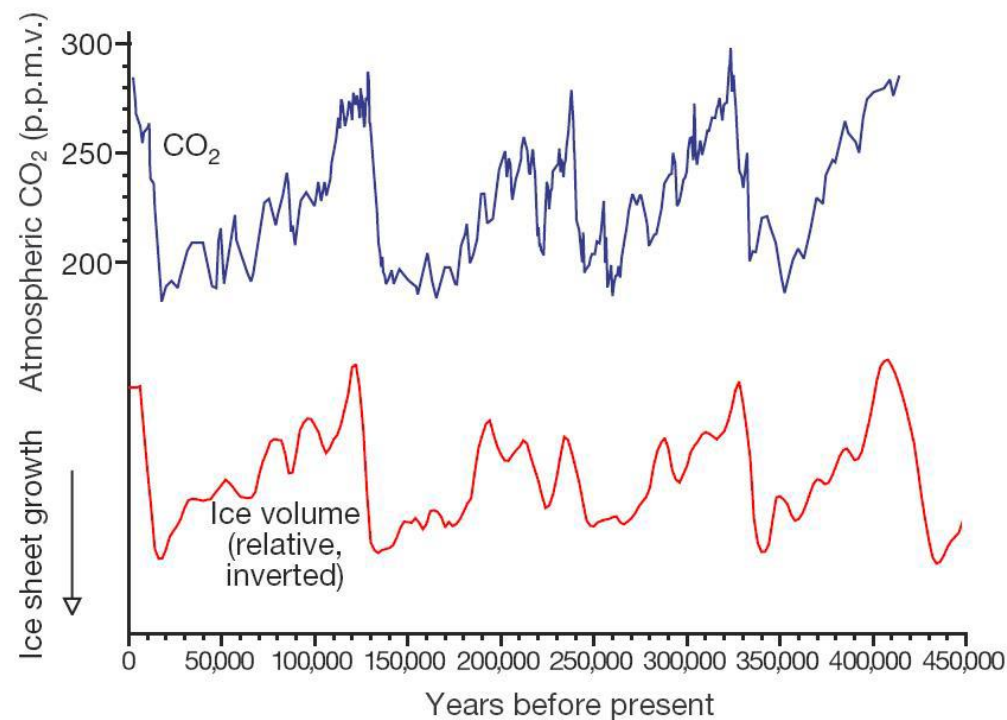
# Třetihorní relikty v Evropské flóře

- V české floře třetihorní relikty nejsou známy
- Výskyt především na Balkáně a ve středomoří
- *Picea omorika*
- *Syringa josikaea*
- *Ramonda serbica*
- *R. nathaliae*
- *Haberlea rhodopensis*
- *Jancaea heldreichii*



# Podmínky glaciální Evropy

- 40-100 tis. let (cca 80% z posledních 2.6 mil. let)
  - Území nad 40° s.š.
    - Pokryté ledovcem nebo permafrostem
    - Teploty od 10-25°C nižší než dnes
  - Území pod 40° s.š.
    - Teploty o 2-5°C nižší než dnes
  - Převažuje výpar → relativně vysoká aridita, halofilní prostředí
  - Eolická eroze → spraše → vápnné prostředí
  - Koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub> byly v průběhu glaciálů velmi nízké (180 ppm); v interglaciálech dosahovaly předindustriálních hodnot (280 ppm)
- vyšší respirace rostlin → více otevřené průduchy → vyšší ztráta vody → fyziologické sucho



# Glaciální vegetace střední Evropy

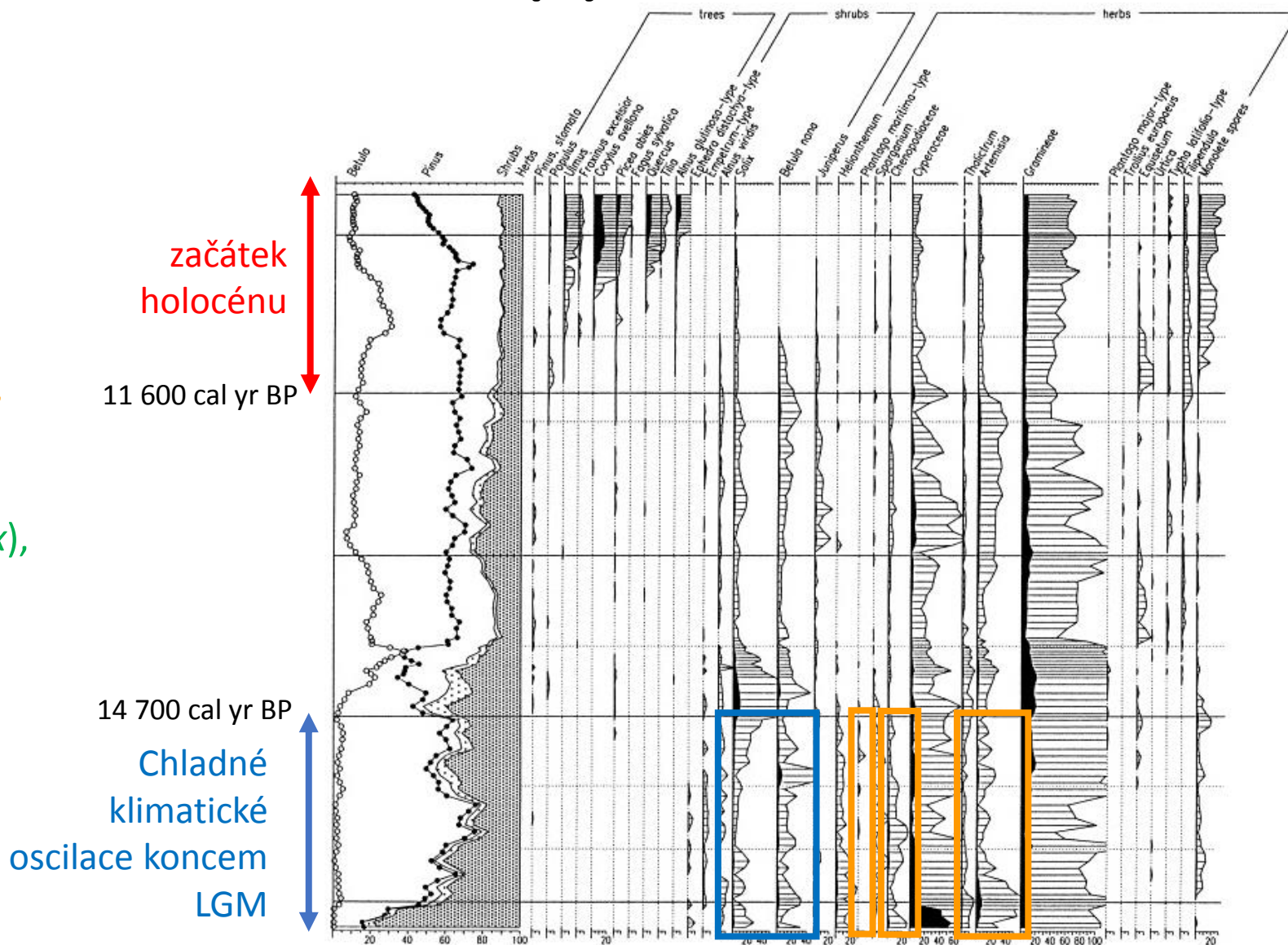
Profil Švarcenberk (Pokorný 2002)

- Původně představa bezlesé krajiny
- V pylovém záznamu stepní a tundrové druhy a druhy tajgy
  - vrba (*Salix*), bříza trpasličí (*Betula nana*)
  - merlíkovité (*Chenopodiaceae*), pelyněk (*Artemisia*), žlutúcha (*Thalictrum*), devaterník (*Helianthemum*)
  - borovice (*Pinus*), modřín (*Larix*), smrk (*Picea*)

→ tundra

→ step

→ místy rozvolněná lesní vegetace (tajga)



# Glaciální vegetace střední Evropy

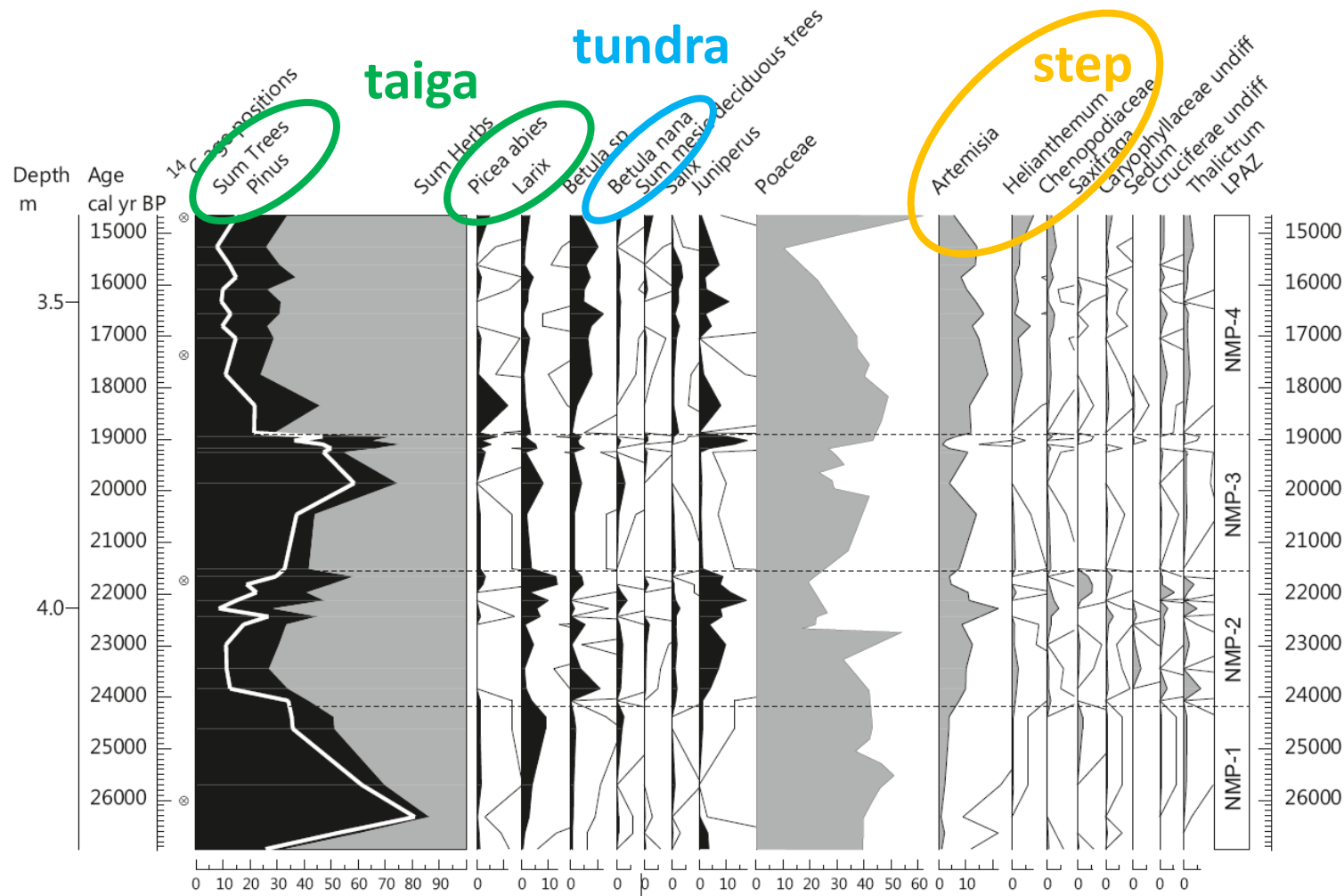
Nagy-Mohos, severní Maďarsko (Magyari 2002)

- Původně představa bezlesé krajiny
- V pylovém záznamu stepní a tundrové druhy a druhy tajgy
  - vrba (*Salix*), bříza trpasličí (*Betula nana*)
  - merlíkovité (*Chenopodiaceae*), pelyněk (*Artemisia*), žlutúcha (*Thalictrum*), devaterník (*Helianthemum*)
  - borovice (*Pinus*), modřín (*Larix*), smrk (*Picea*)

→ tundra

→ step

→ místy rozvolněná lesní vegetace (tajga)



# Stepní vegetace

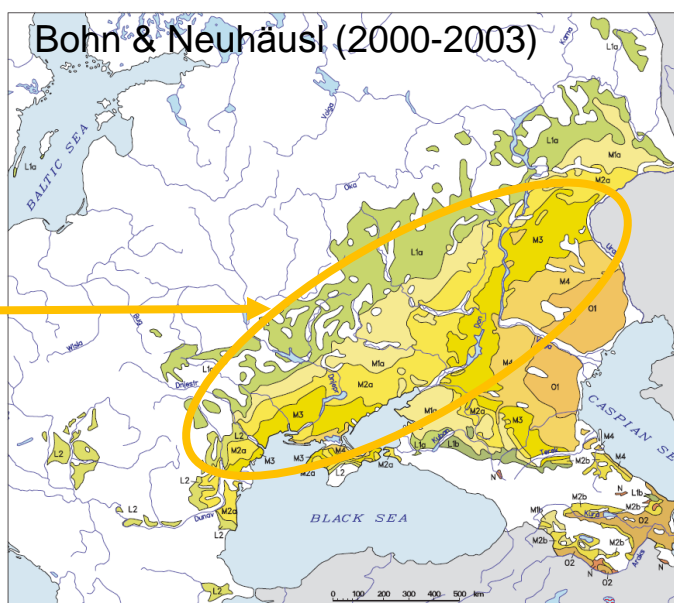
košťava walliská  
(*Festuca valesiaca*)



smělek štíhlý (*Koeleria macrantha*)



pelyněk ladní  
(*Artemisia campestris*)



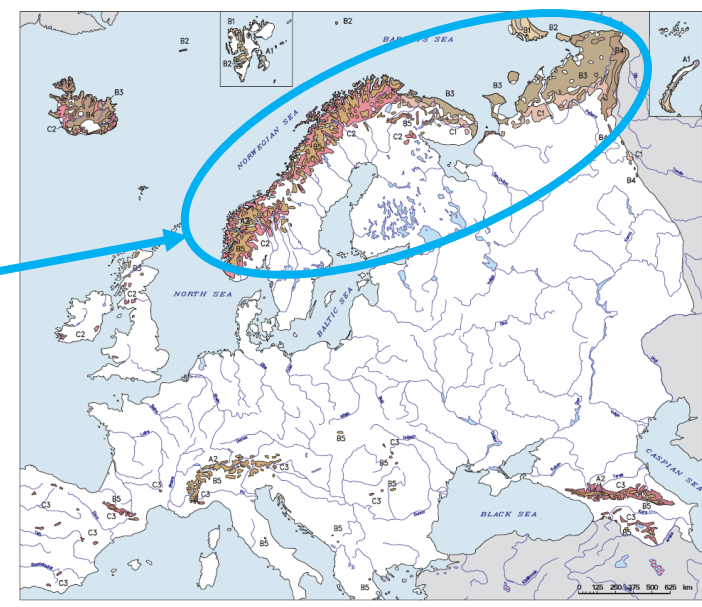
Ebejty, JZ Sibiř



Foto: M. Chytrý



# Vegetace tundry



Bohn & Neuhäusl (2000-2003)



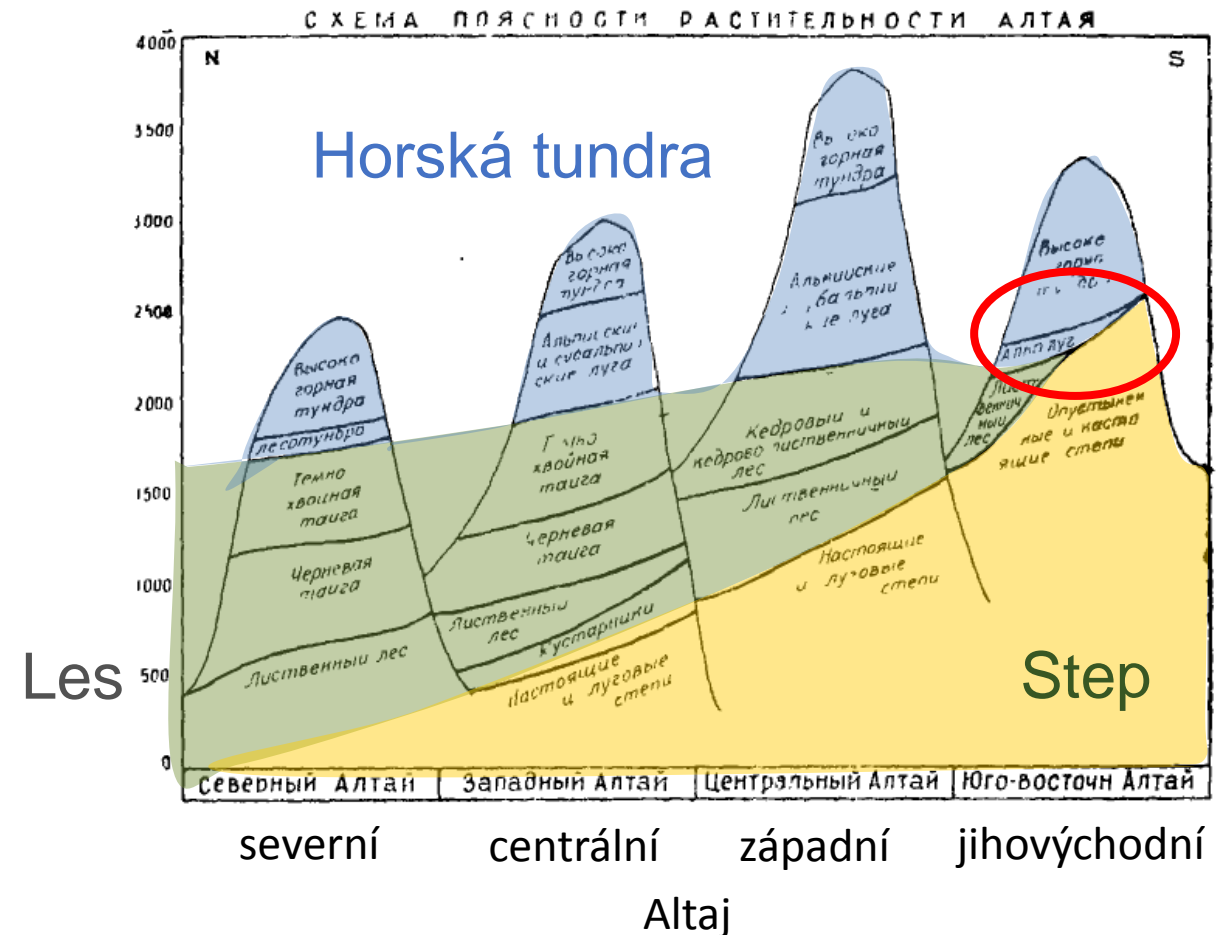
# Hledání současné analogie vrcholně glaciální krajiny střední Evropy

- Současné analogie glaciální krajiny byly hledány v severské tundře (Norsko, Finsko)
  - Chladno – bezlesá krajina
  - Analogie ve výskytu některých glaciálních prvků
    - *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula nana*
    - Lumíci (*Lemmus lemmus*), sobi (*Rangifer tarandus*), rosomák (*Gulo gulo*), ostroústka válcovitá (*Columella columella*), vrkoč bezzubý (*Vertigo genesii*)
- ALE...
  - Kyselost × glaciály byly ve stř. Evropě zásadité (spraš)
  - Více srážek, Léto chladné, nízká kontinentalita
  - Skandinávské ekosystémy nejsou pokračováním těch z LGM
  - Chybí zde druhy charakteristické pro stř. Evropu během LGM
    - *Pinus cembra*, *Larix decidua*
    - *Cricetulus migratorius*, *Microtus gregalis*
    - tzv. indexové druhy šneků zrnovka sprašová (*Pupilla loessica*), údolníček (*Vallonia tenuilabris*)



# Hledání současné analogie vrcholně glaciální krajiny střední Evropy

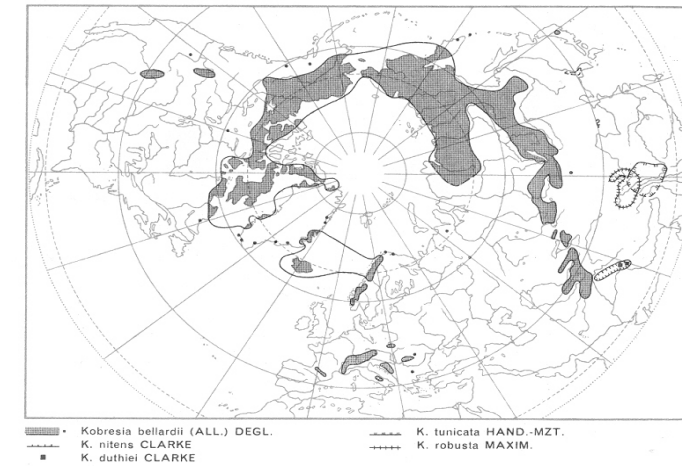
- Patrně nejlepší analogie nalezena v horách střední Asie → **Altaj**
- Leží ve stejné zeměpisné šířce
- Vysoká kontinentalita stejně jako v LGM Evropě
- Vedle sebe existují „biomy“ tundry, stepi (suché a bazické), tajgy a také ledovce
- Formace popsané palynologickými záznamy z Evropy



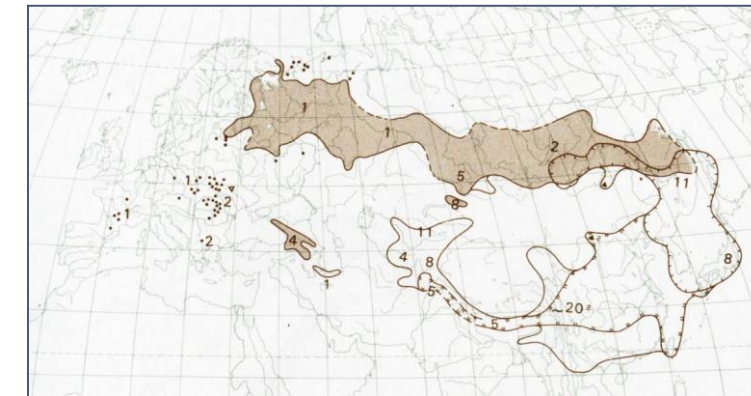
Kuminova (1960)

# Altaj – současná analogie LGM krajiny stř. Evropy

- Holocenní refugium glaciálních společenstev
- Stepní druhy, které v Evropě představují relikty chladné pelyňkové stepi (kozince, jahodník trávence, sápa aj.)
- Dřeviny blízce příbuzné evropským druhům



ostřička myší ocásek (*Kobresia myosuroides*)



popelivka sibiřská (*Ligularia sibirica*)

Evropa	Sibiř
modřín opadavý ( <i>Larix decidua</i> )	modřín sibiřský ( <i>Larix sibirica</i> )
smrk ztepilý ( <i>Picea abies</i> )	smrk sibiřský ( <i>Picea obovata</i> )
borovice limba ( <i>Pinus cembra</i> )	borovice sibiřská ( <i>Pinus sibirica</i> )
bříza trpasličí ( <i>Betula nana</i> )	bříza okrouhlolistá ( <i>Betula rotundifolia</i> )

# Altaj – současná analogie LGM krajiny stř. Evropy

- Přežívá zde 6 ze 7 vůdčích indikačních druhů malakofauny glaciálních evropských spraší (*Vallonia tenuilabris*, *Columella columella*, *Pupilla alpicola*, *Pupilla loessica*, *Vertigo parcedentata*, *Vertigo pseudosubstriata*)
- ze všech regionů Eurasie, nejméně druhů pleistocenních savců vymřelo v altajsko-sajanské oblasti a v Kazachstánu
- Dodnes obdoba glaciálních savčích společenstev (hraboš úzkolebý, zajíc bělák, pištucha stepní)

*Vallonia tenuilabris*

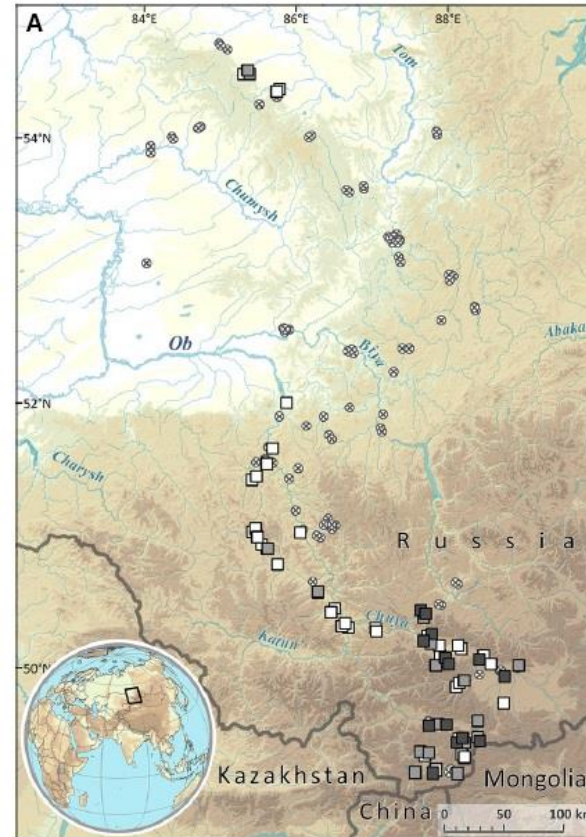


*Pupilla loessica*

## European glacial relict snails and plants: environmental context of their modern refugial occurrence in southern Siberia

MICHAL HORSÁK, MILAN CHYTRÝ, PETRA HÁJKOVÁ, MICHAL HÁJEK, JIŘÍ DANIHELKA, VERONIKA HORSÁKOVÁ, NIKOLAI ERMAKOV, DMITRY A. GERMAN, MARTIN KOČÍ, PAVEL LUSTYK, JEFFREY C. NEKOLA, ZDENKA PREISLEROVÁ AND MILAN VALACHOVIC

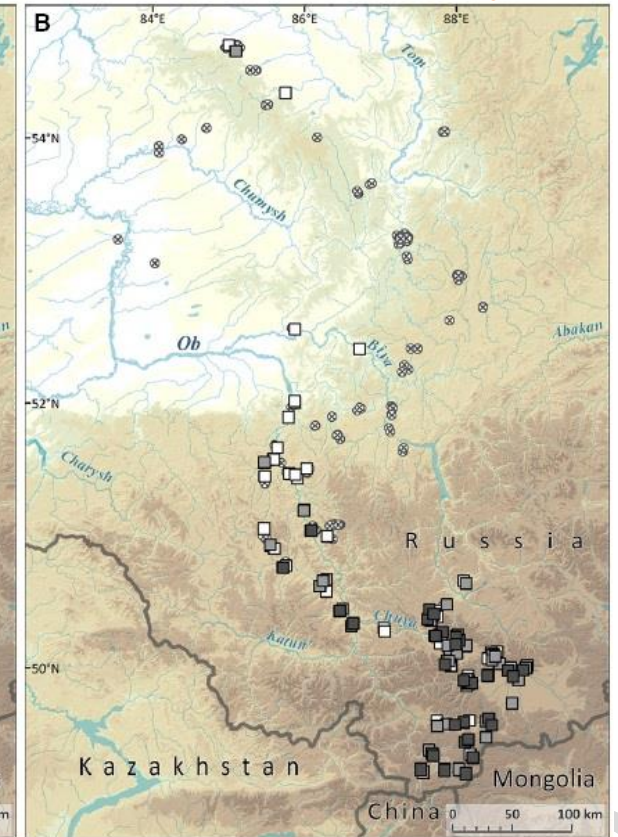
### Glaciální reliktní plži



Number of relict species - snails

⊗ none □ 1 ■ 2 ■ 3-6

### Glaciální reliktní rostliny



Number of relict species - plants

⊗ none □ 1 ■ 2 ■ 3-5

# Biotypy vrcholně glaciálních plžů na Altaji



pustinná step



tajga s modřínem a břízou zakrslou



hemiboreální les s modřínem



typická step



bazické slatiniště se smrkem



nelesní bazické slatiniště

# Biotopy vrcholně glaciálních plžů na Altaji



pustinň step



tajga s modřínem a břízou zakrslou



hemiboreální les s modřínem



typická step



bazické slatiniště se smrkem



nelesní bazické slatiniště

# Biotopy vrcholně glaciálních plžů na Altaji

Ekologie  
současných  
populací  
indikačních  
druhů  
evropských  
spraší ukazuje na  
výskyt stromů

Horsák et al. (2012)



tajga s modřínem a břízou zakrslou



hemiboreální les s modřínem



bazické slatiniště se smrkem

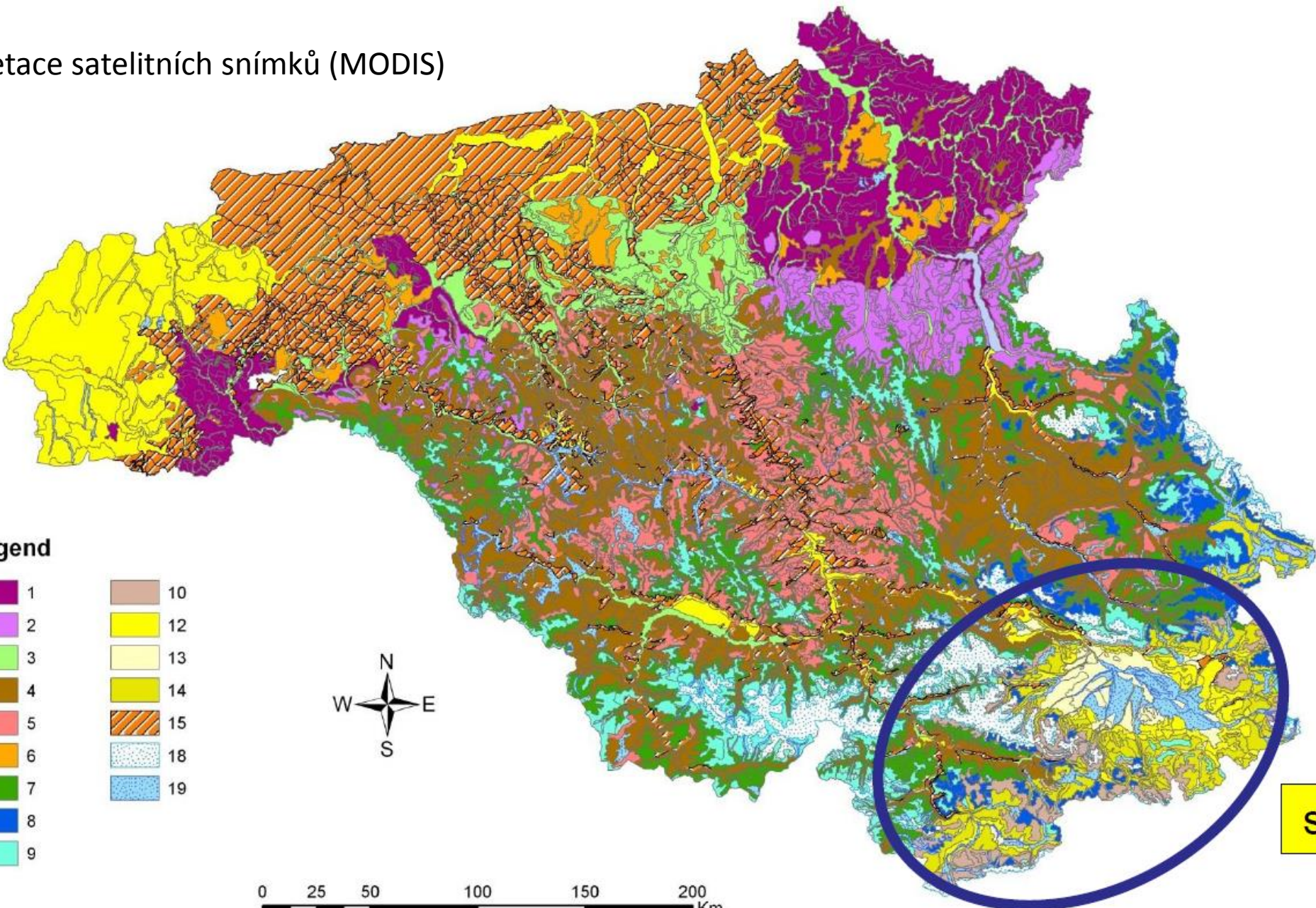
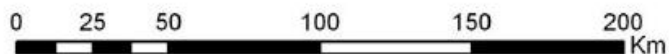
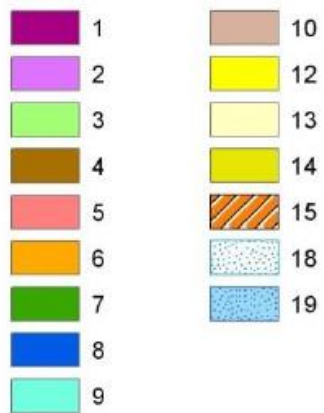


nelesní bazické slatiniště



# Interpretace satelitních snímků (MODIS)

## Legend



step

tundra

stepotundra

Hais et al. (2015)



# Jak tedy vypadala krajina střední Evropy v LGM?

- Mozaika stepi a tundry → „**stepotundra**“
- **Expoziční lesostep** - ostrůvky jehličnatých lesů (tajgy) na severních (SV) svazích s nižším výparem
- Vlhčí lokality (okolí řek, horská údolí) s ostrůvky lesů (pravděpodobně rozvolněné)
- V Karpatech pravděpodobně i refugia listnatých dřevin (*Fagus sylvatica*) → zřejmě více lesů

Foto: M. Chytrý

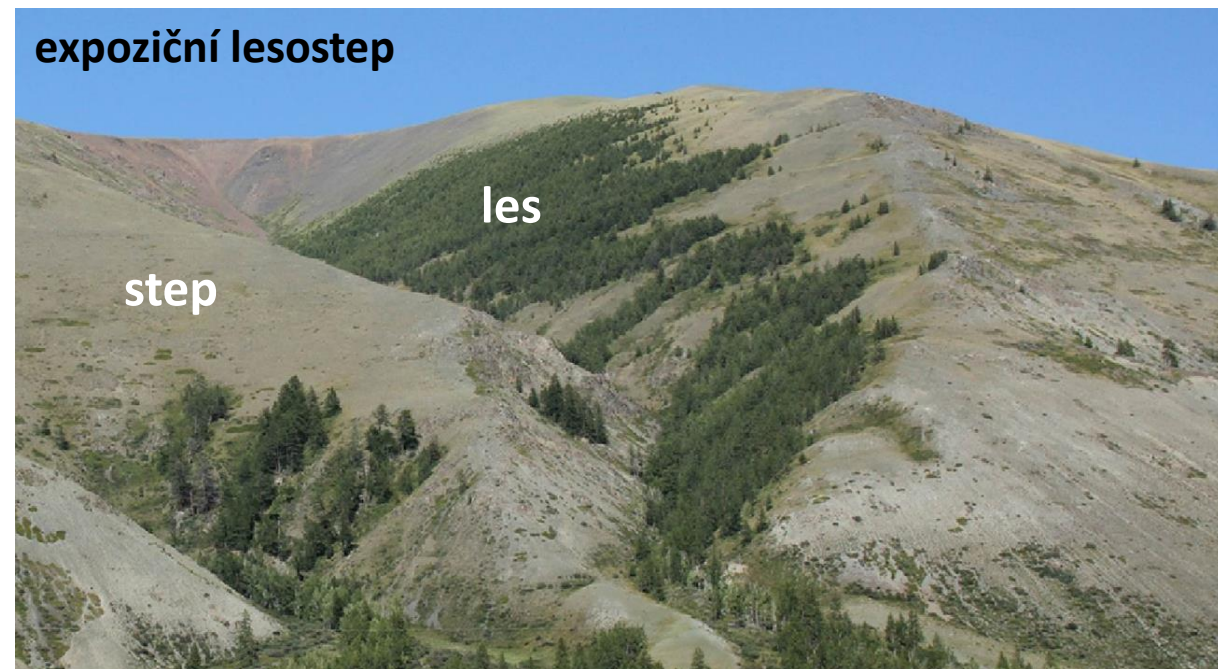




Foto: J. Divíšek



# Distribuce vegetačních typů v glaciální Evropě



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Quaternary Science Reviews

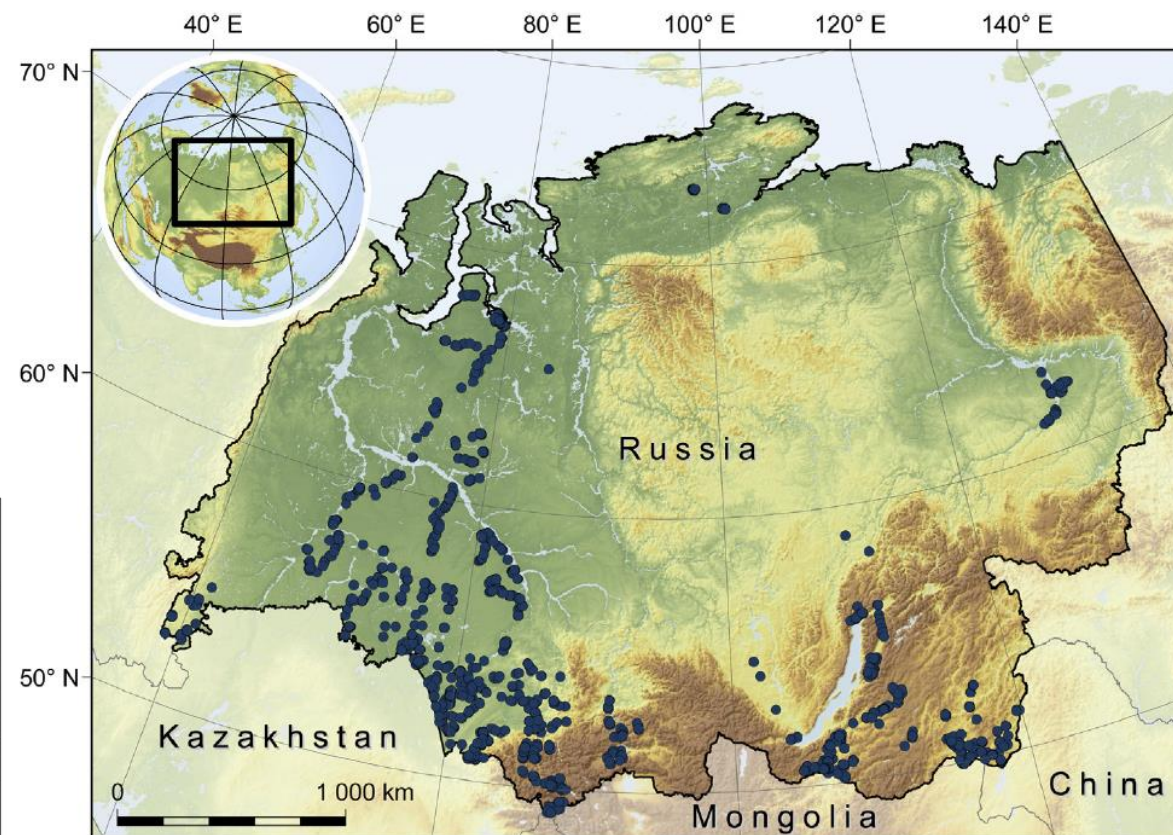
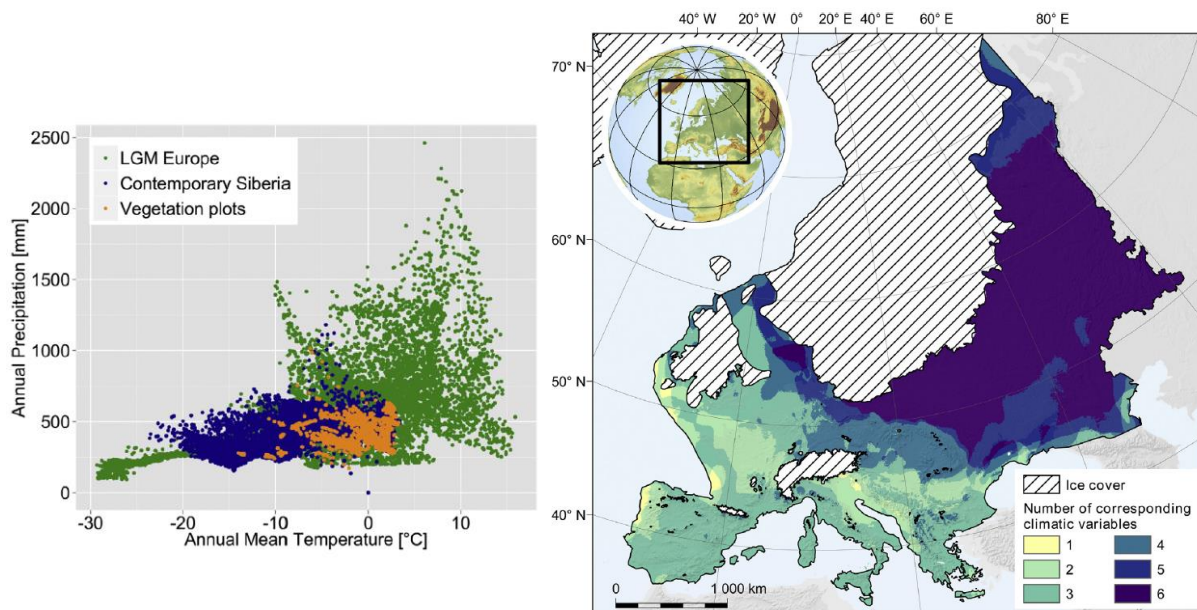
journal homepage: [www.elsevier.com/locate/quascirev](http://www.elsevier.com/locate/quascirev)

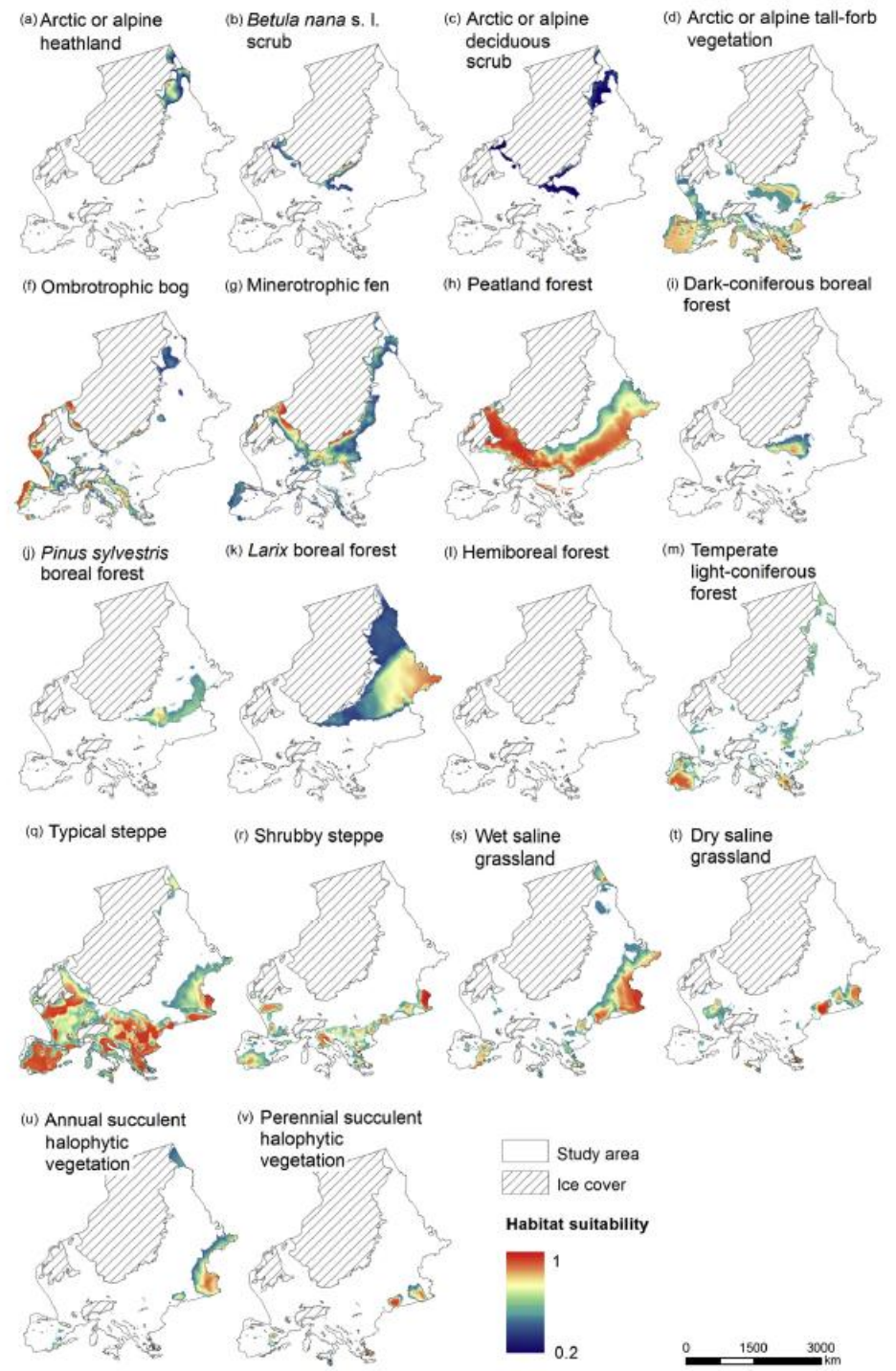
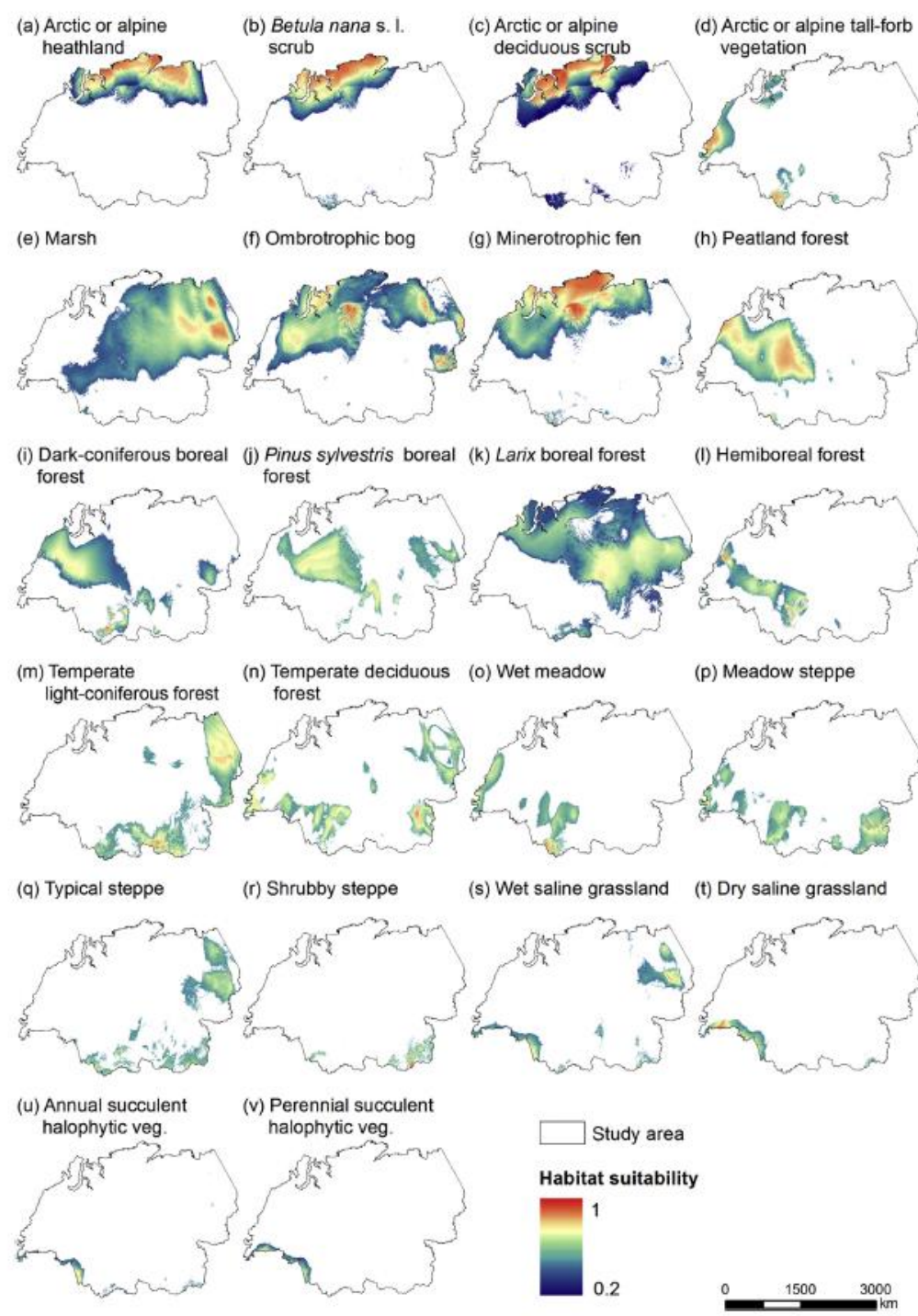


Palaeodistribution modelling of European vegetation types at the Last Glacial Maximum using modern analogues from Siberia: Prospects and limitations



Veronika Janská<sup>a</sup>, Borja Jiménez-Alfaro<sup>b,c,d,\*</sup>, Milan Chytrý<sup>b</sup>, Jan Divíšek<sup>a,b</sup>, Oleg Anenkhonov<sup>e</sup>, Andrey Korolyuk<sup>f</sup>, Nikolai Lashchinskyi<sup>f</sup>, Martin Culek<sup>a</sup>

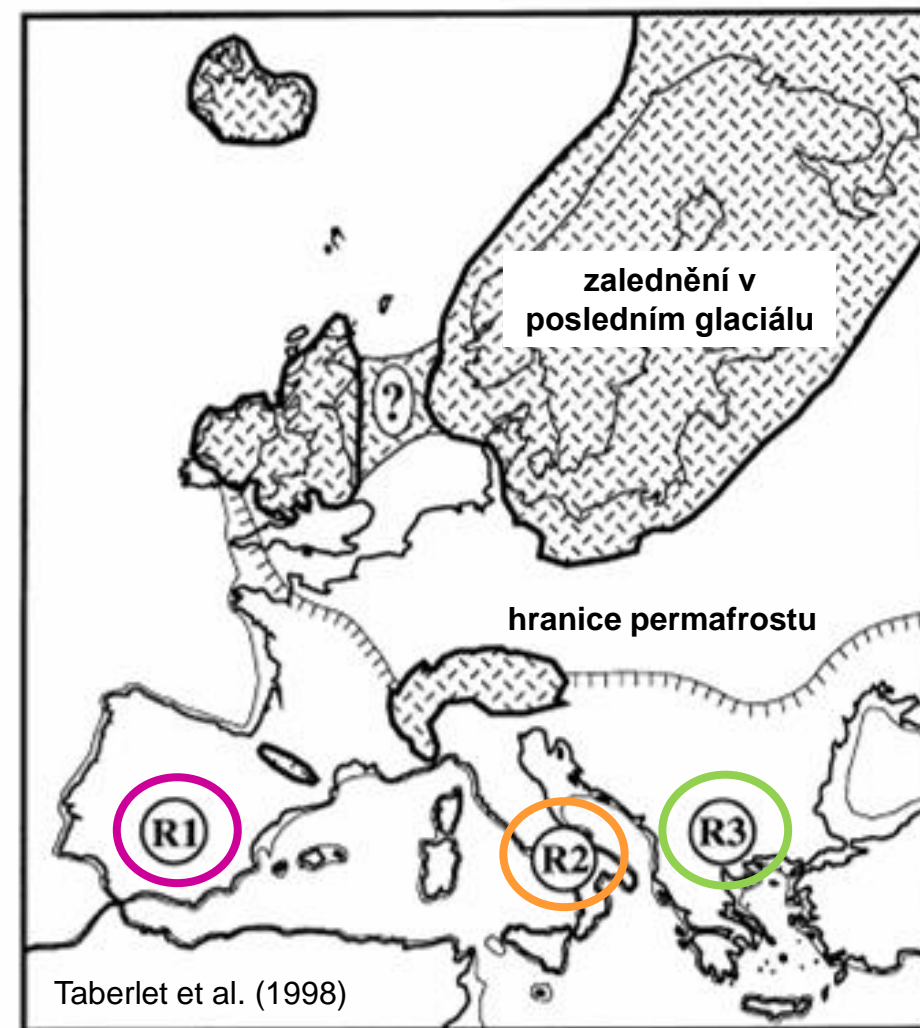




# Glaciální refugia evropských dřevin

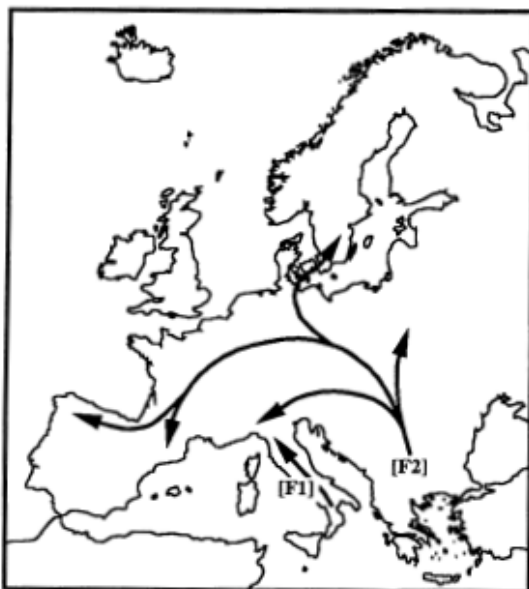
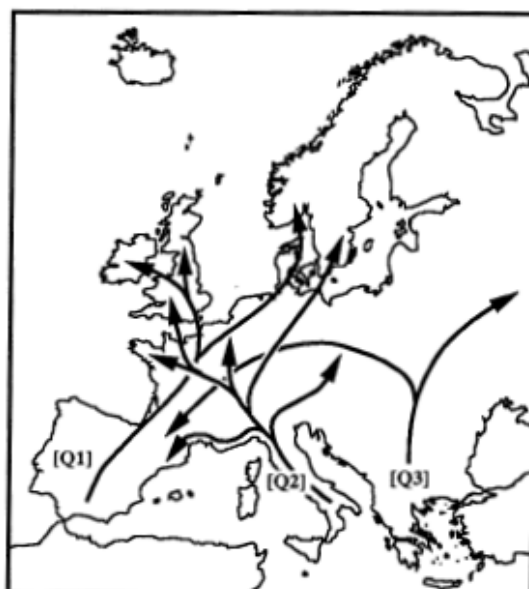
# Glaciální refugia dřevin

- REFUGIUM = území, kde izolovaná populace dřívě hojněji rozšířeného druhu přežívá nepříznivé podmínky prostředí (většinou klimatické)
- 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 druhy 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)



*Abies alba* (silver fir)*Picea abies* (Norway spruce)

Fig. 4 Post-glacial colonization routes for four tree species: *Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Quercus* spp., deduced or redrawn from Lagercrantz & Ryman (1990), Konnert & Bergmann (1995), Demesure *et al.* (1996), and Dumoulin-Lapègue *et al.* (1997). The lineages or populations taken into account in the Brooks parsimony analysis are indicated in square brackets.

*Fagus sylvatica* (common beech)*Quercus* sp. (white oaks)

Taberlet *et al.* (1998)



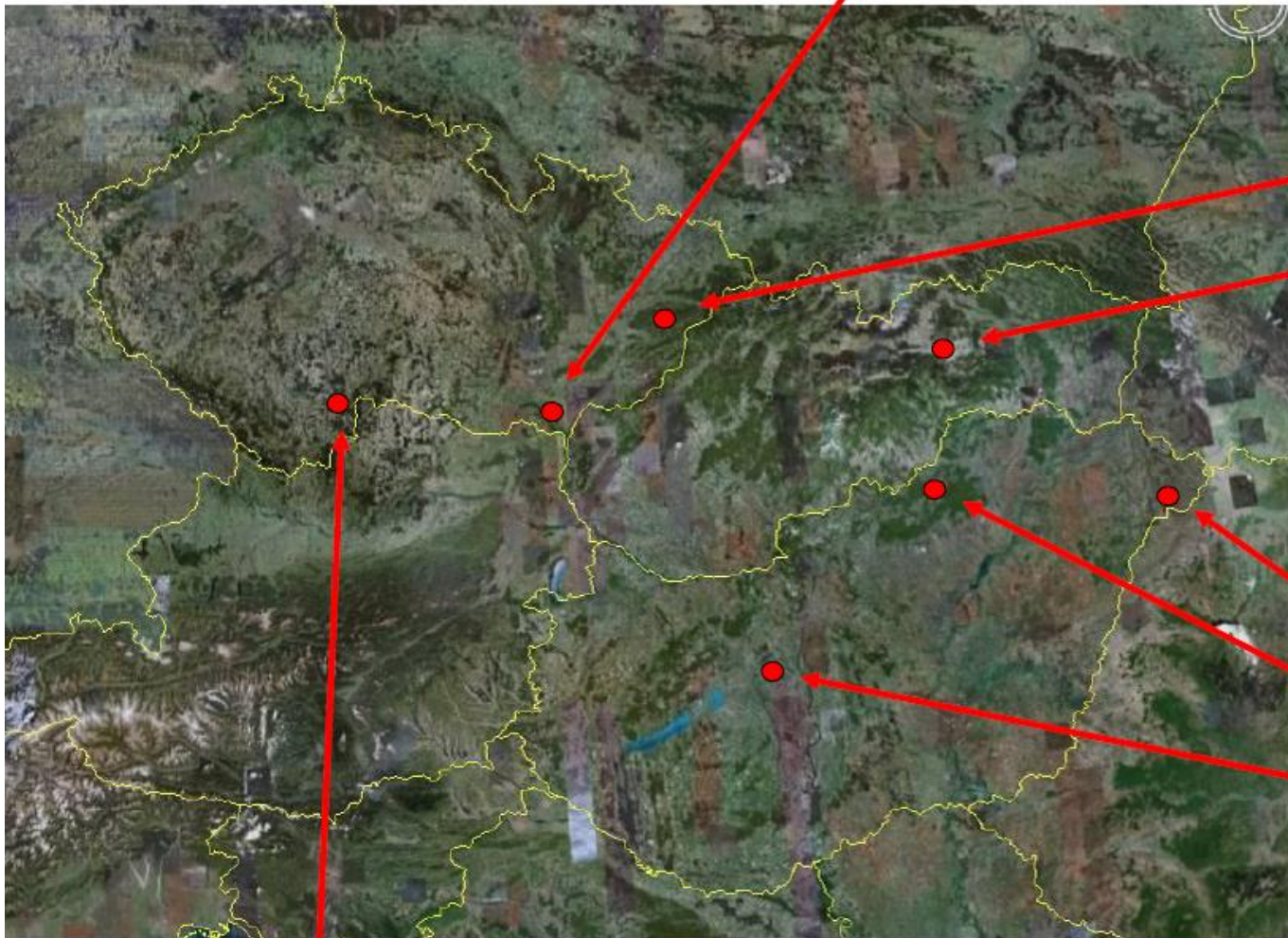
# Kryptická severní refugia

- **Koncept skrytých refugií** (Stewart & Lister 2001, Willis & van Andel 2004)
  - Malá refugia temperátních druhů severně od předpokládaných oblastí vhodných stanovišť na jihu = **cryptic northern refugia**
- 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
- Dnes důkazy paleontologické i fylogeografické pro mnoho skupin (dřeviny, měkkýši, obratlovci)
- Zásadní pro šíření populací v klimaticky příznivých obdobích, pro některé druhy **mnohem důležitější než šíření z jižních refugií**



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

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



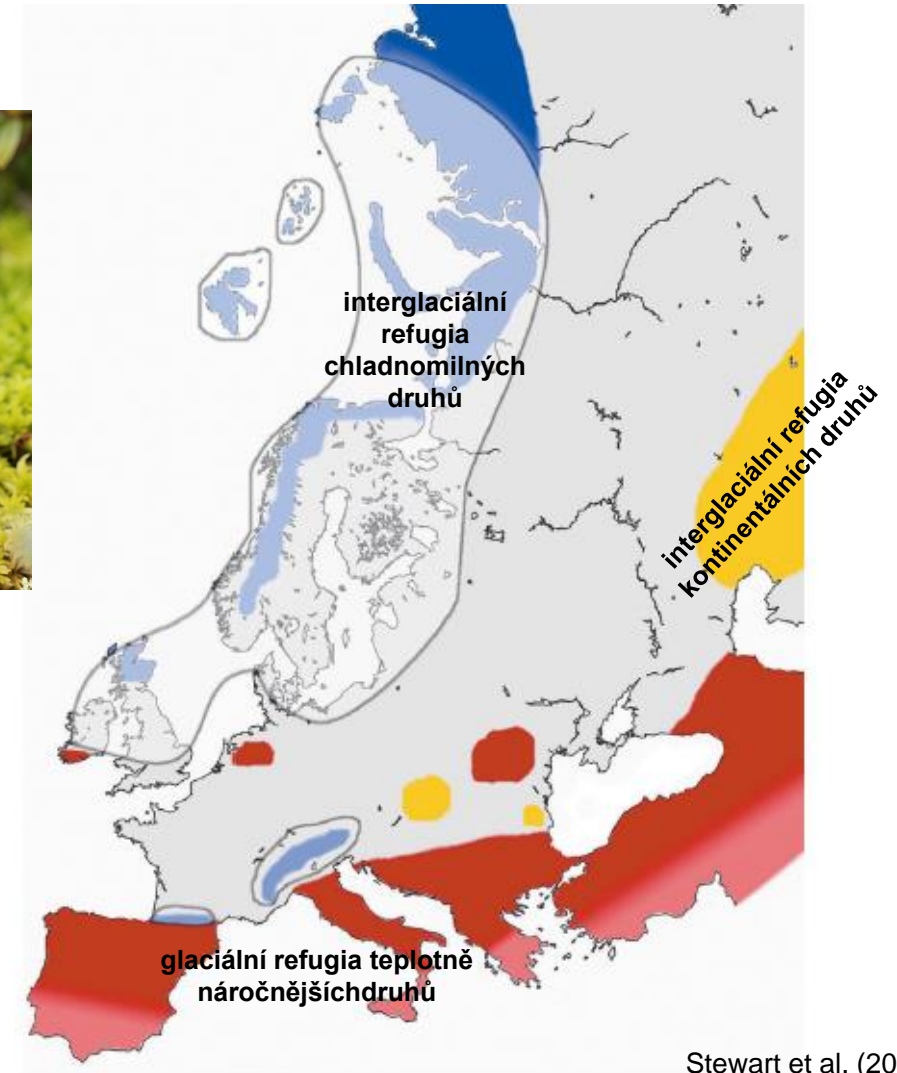
Jablůnka (Jankovská 2003)  
45 tis. let BP  
Šafárka (Jankovská et al.  
2002)  
52-16 tis. let BP  
*Larix, Pinus cembra,*  
*P. sylvestris,*  
*Betula pendula t., B. nana,*  
*Picea, Alnus*

Bátorliget  
Kis Mohos  
Sárrett  
(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*

# Refugia z pohledu různých druhů

- **Temperátní druhy**
  - Kritické období vrcholného glaciálu → glaciální refugia
  - Jižní Evropa nebo kryptická
- **Chladnomilné druhy**
  - Kritické období v holocénu → interglaciální refugia
  - Severská tundra a tajga, hory
  - Ostružiník moruška (Krkonoše)
- **Kontinentální druhy stepí**
  - Kritické období středního holocénu (maximální rozmach lesa) → interglaciální refugia
  - Refugia v panonské oblasti a ve východní Evropě

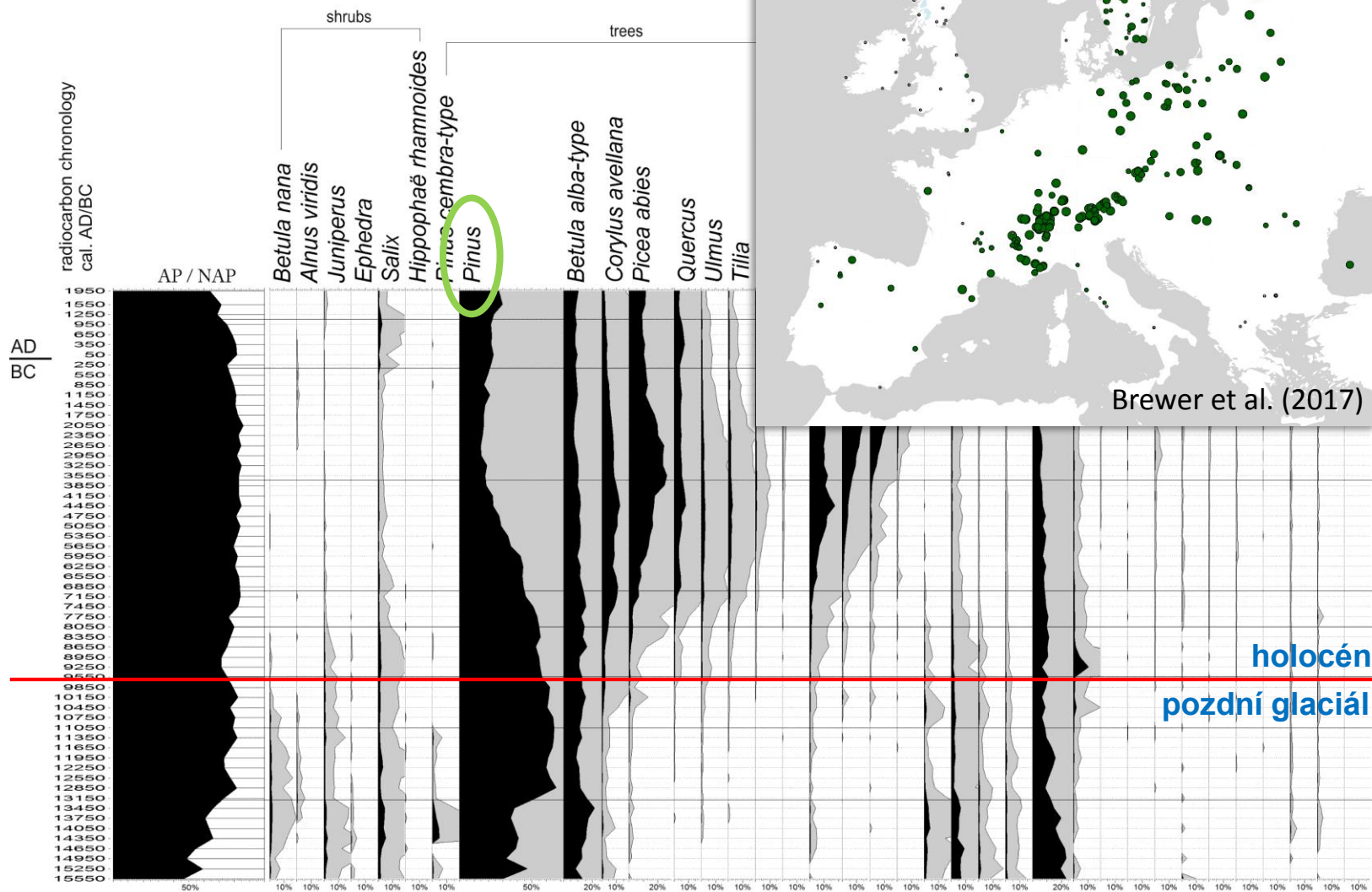


Stewart et al. (2010)

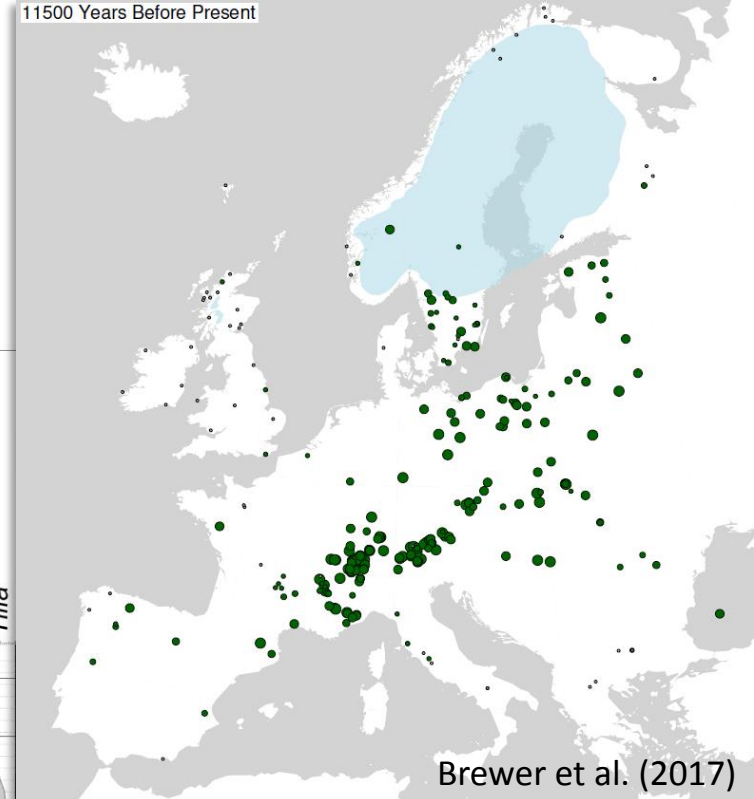
Figure 1. Schematic map showing some types of refugia for Europe and western Asia. Interglacial refugia for cold-adapted species are shown in blue, glacial refugia for temperate species in red. Long-term refugia, indicated by dark blue/red, are a subset of all refugia that are inhabited throughout at 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.

# 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)



11500 Years Before Present



# Borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

- Podle fylogeografických studií LGM refugia nejspíš na východním okraji Alp a v Panonii/Východních Karpatech, ale zřejmě i jinde ve střední Evropě
- Rychlé šíření během pozdního glaciálu

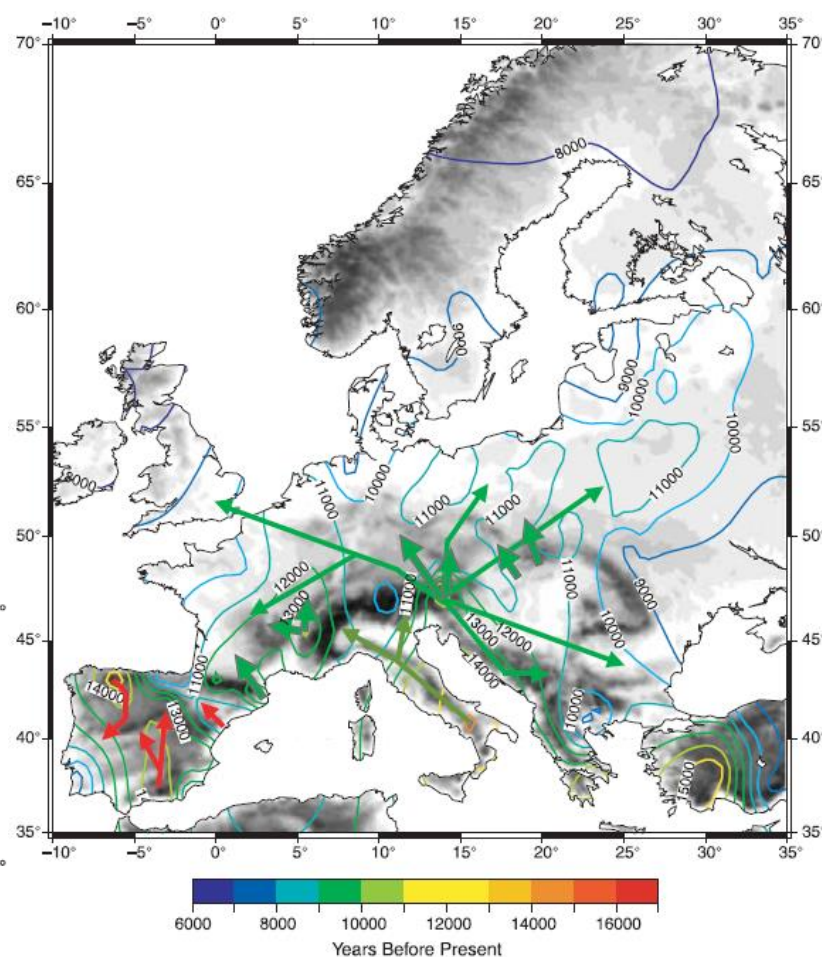
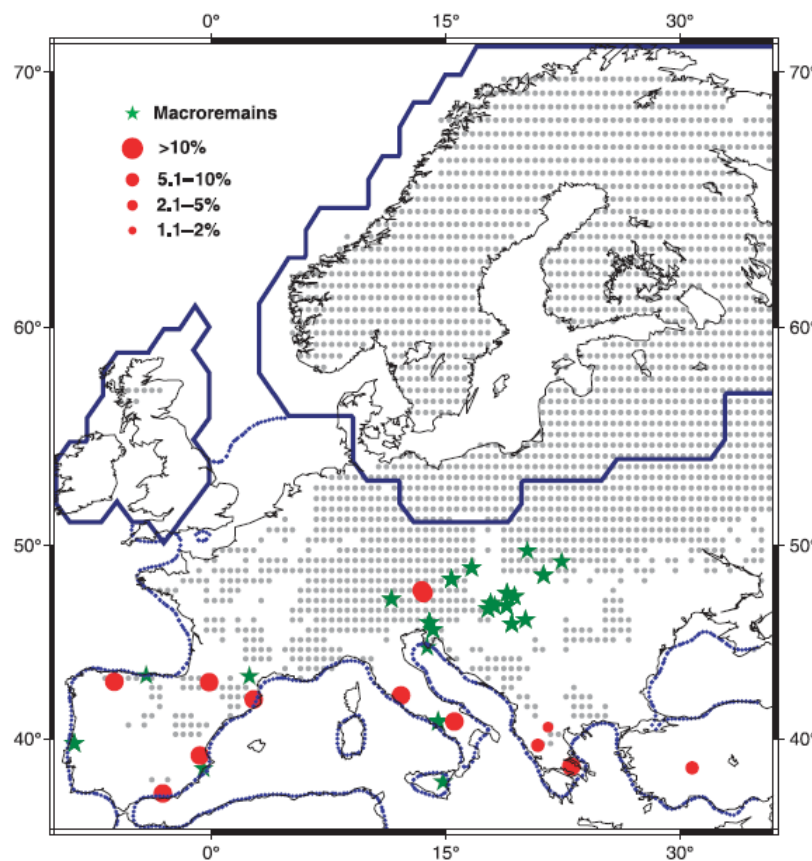


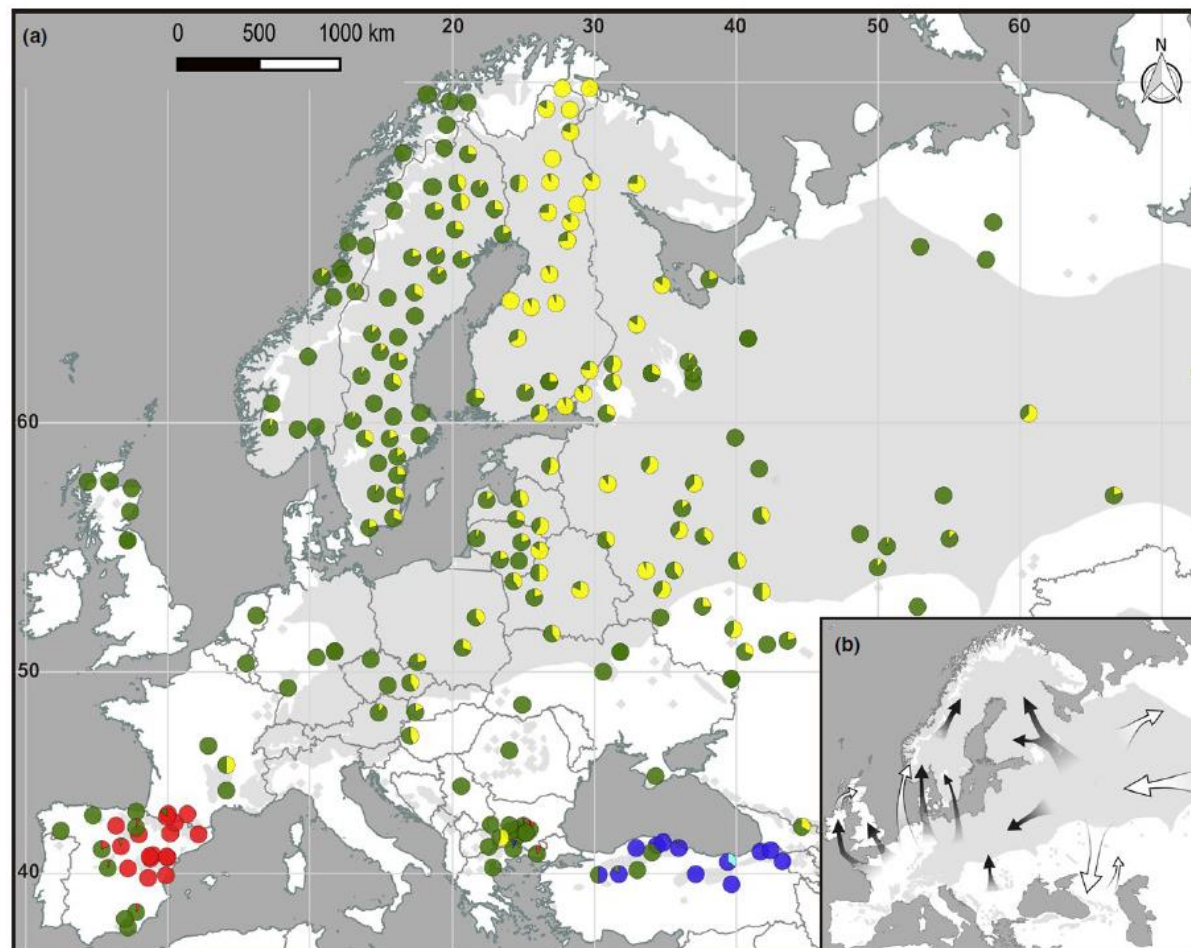
Figure 4 Glacial refugia identified by pollen data (proportional red circles) and macroremains (stars). The shaded area corresponds to the modern distribution of *Pinus sylvestris* according to the *Flora Europaea* (Jalas & Suominen 1964) and a local flora (<http://junon.u-3mrs.fr/msc41www/>). The dark 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.

Cheddadi et al. (2006)



# Borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

- Podle fylogeografických studií LGM refugia nejspíš na východním okraji Alp a v Panonii/Východních Karpatech, ale zřejmě i jinde ve střední Evropě
- Rychlé šíření během pozdního glaciálu

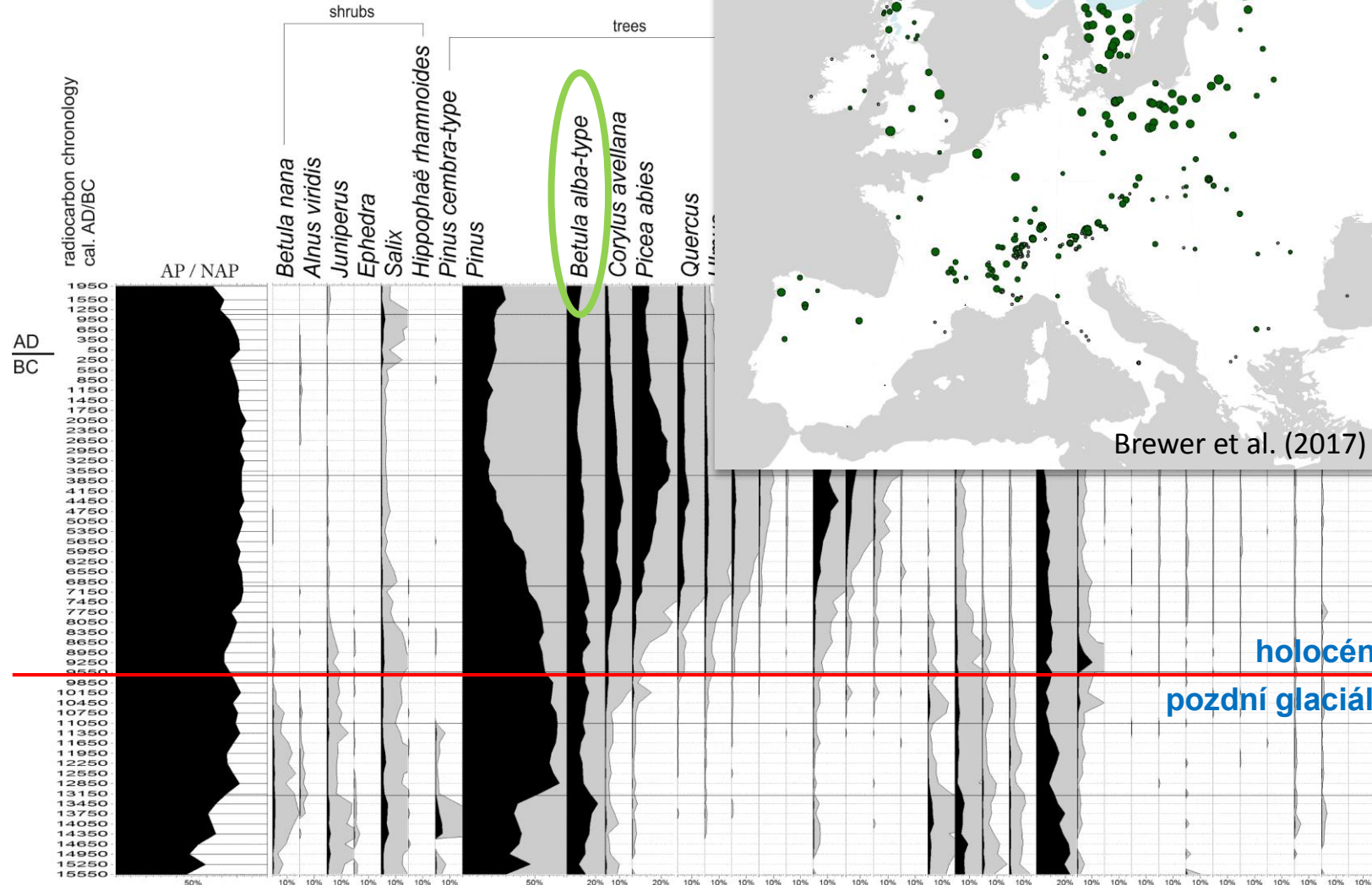


**FIGURE 1** Geographic distribution (a) of European populations of Scots pine (92 originally sampled in this study and others for which data were obtained from Naydenov et al. (2007), Pyhäjärvi et al. (2008), Vidyakin et al. (2012) and Buchovska et al. (2013), see Appendix S1). Pie charts represent mitotypic composition of each population and the frequency of the mitotypes. Each colour represents one of the five mitotypes detected (green – mitotype a, yellow – mitotype b, red – mitotype c, blue – mitotype d and light blue – mitotype e). The species' range is shaded. The distribution map of Scots pine was provided by Euforgen; (b) reconstruction of possible migration routes of Scots pine from its refugial areas located in middle latitudes. White arrows represent the migration routes that need further support



# Bříza bělokorá (*Betula pendula*)

- Podobná situace jako u borovice: zřejmě přežila glaciál ve střední Evropě
- Též možnost záměny s příbuznými druhy (zejména *B. pubescens*)

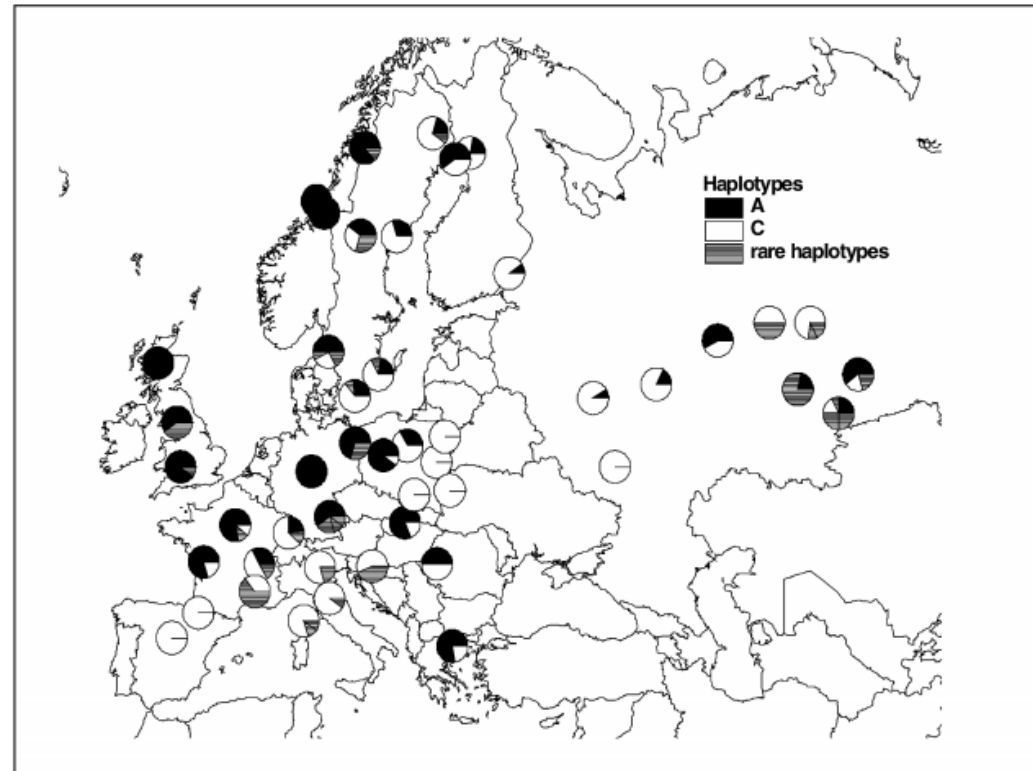


Pokorný (2011)

holocén  
pozdní glaciál

# Bříza bělokorá (*Betula pendula*)

- 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



Palmé et al. (2003)  
Maliouchenko et al. (2007)

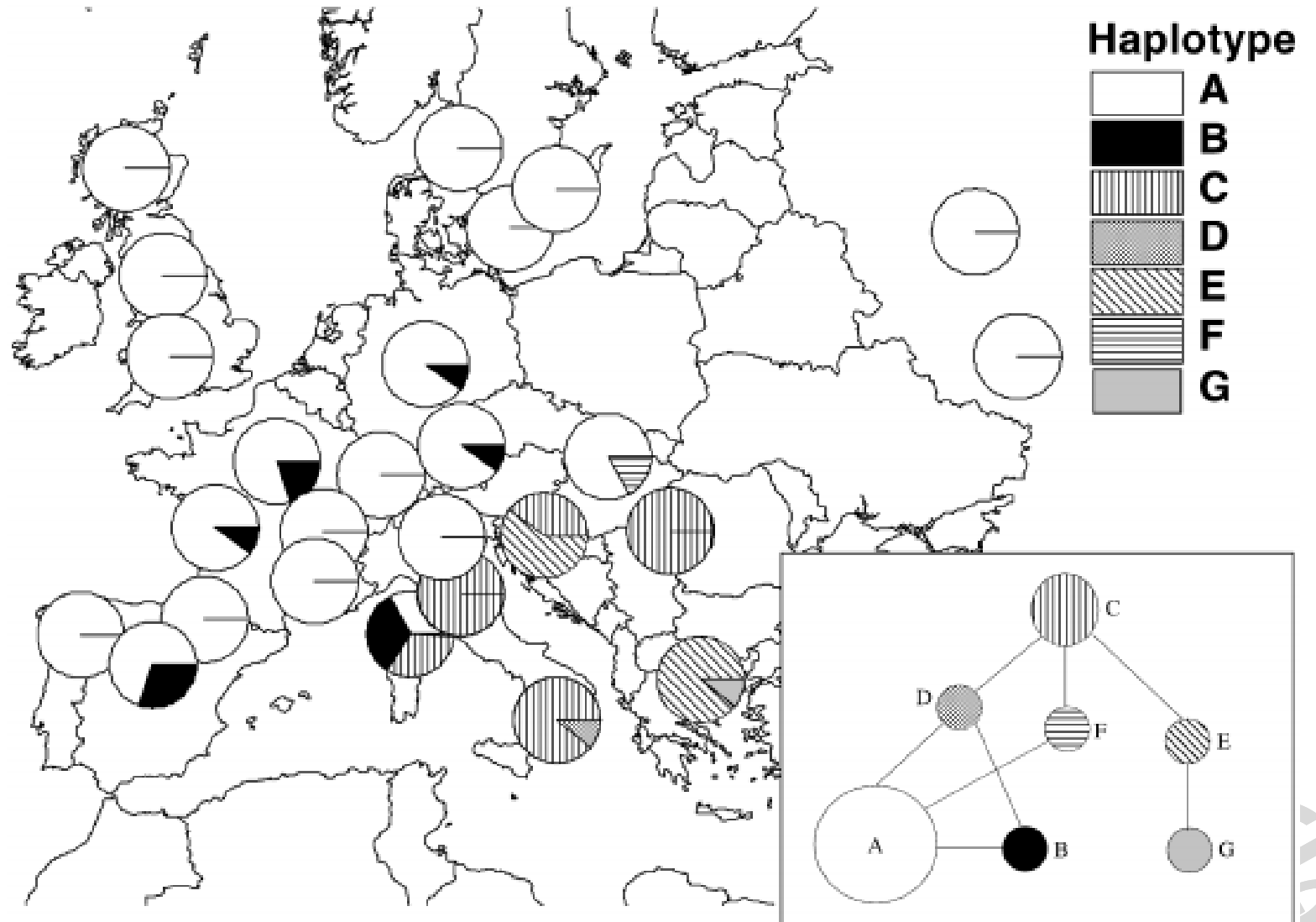
Fig. 1 The geographical distribution of the two most common PCR-RFLP chloroplast haplotypes found in *Betula pendula*: A and C. The exact distribution of the rarer haplotypes can be found in Fig. 3. The location of the pie charts on the map generally corresponds to the location of the population they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





# Líska obecká (*Corylus avellana*)

- Fylogeografické studie ukazují na malý podíl klasických refugií (Apeninský poloostrov, Balkán) na holocenním šíření; snad šíření z JZ Francie?



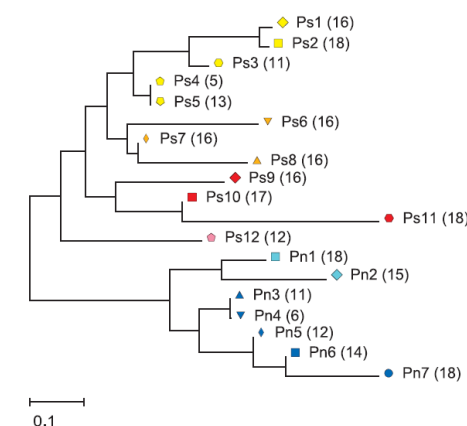
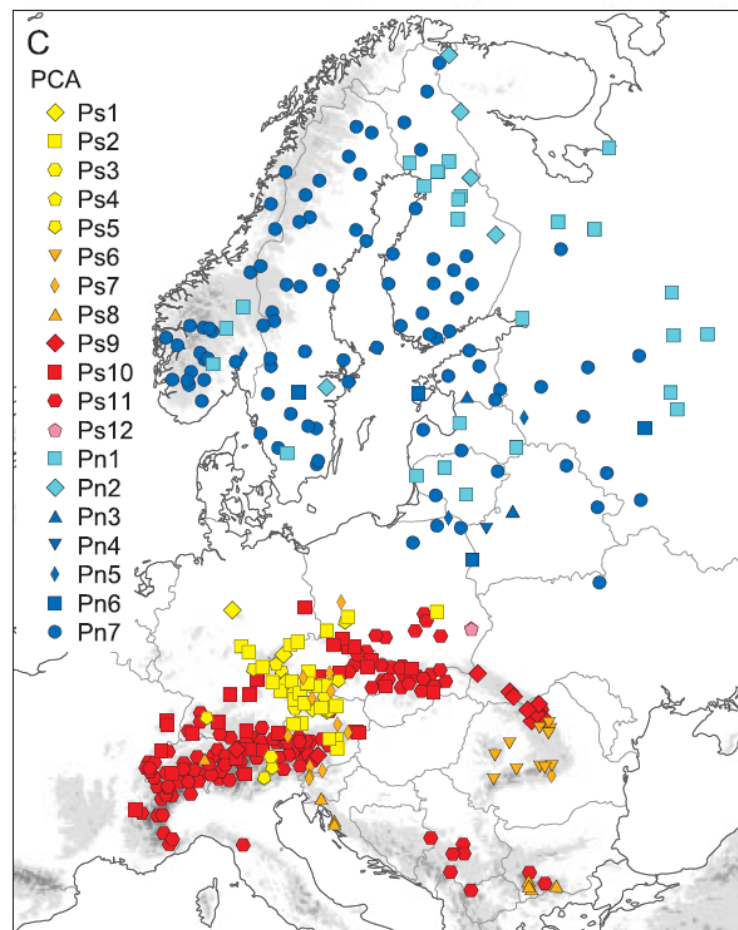


# Smrk ztepilý (*Picea abies*)



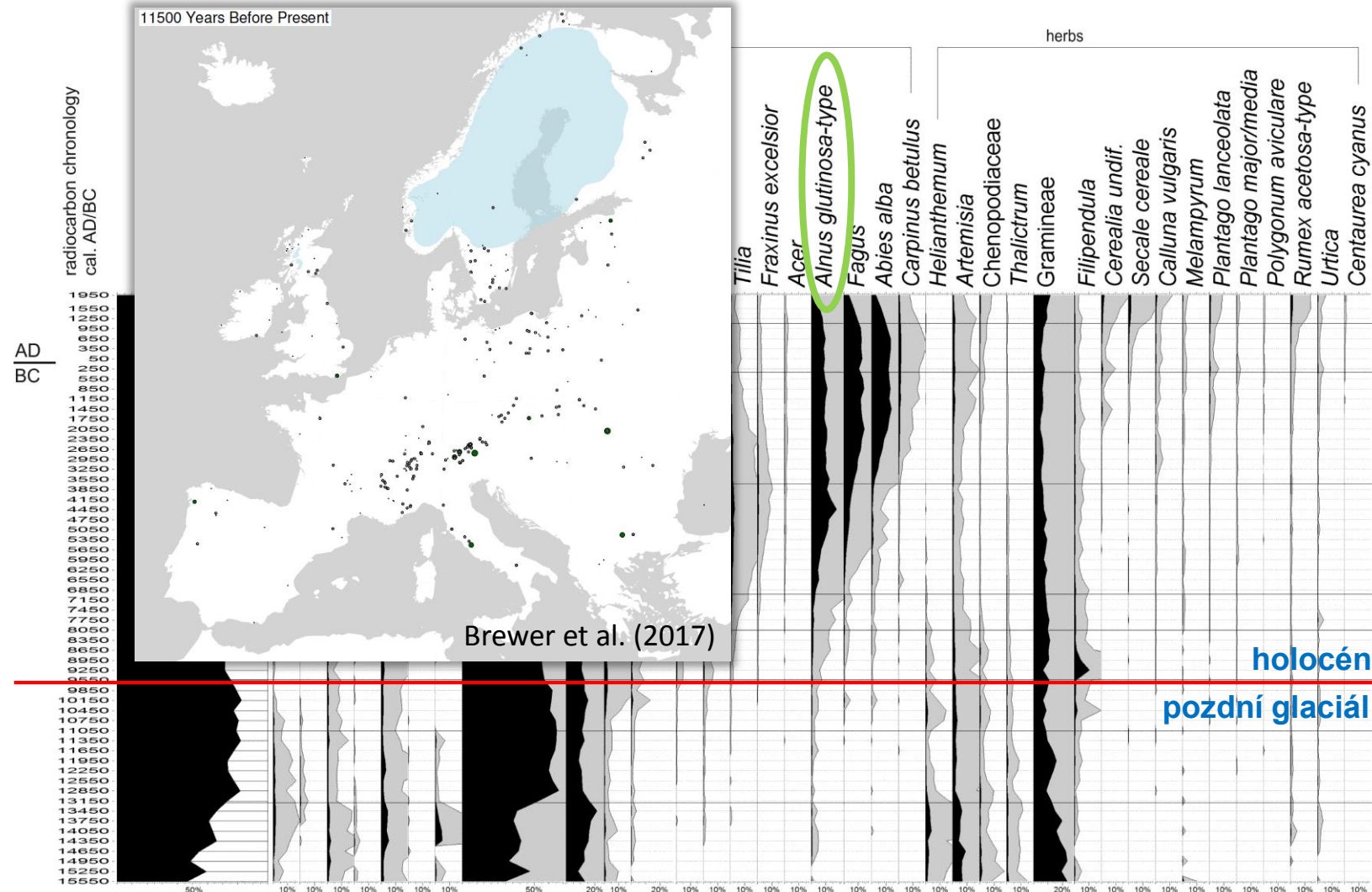
- Moderní fylogeografické studie podporují představu přežívání v severních refugiích (Karpaty, Alpy)
- Tradičně postulovaná východoevropská refugia hrála roli zejména při rekolonizaci severní Evropy
- Současná genetická struktura našich populací vykazuje přechodný alpsko-karpatský charakter

Tollefsrud et al. (2008)



# Olše lepkavá a šedá (*Alnus glutinosa*, *A. incana*)

- Oba druhy zřejmě měly kromě klasických jižních refugií severní LGM refugia
- Tato refugia se výrazně nebo výhradně podílela na kolonizaci severní Evropy v holocénu

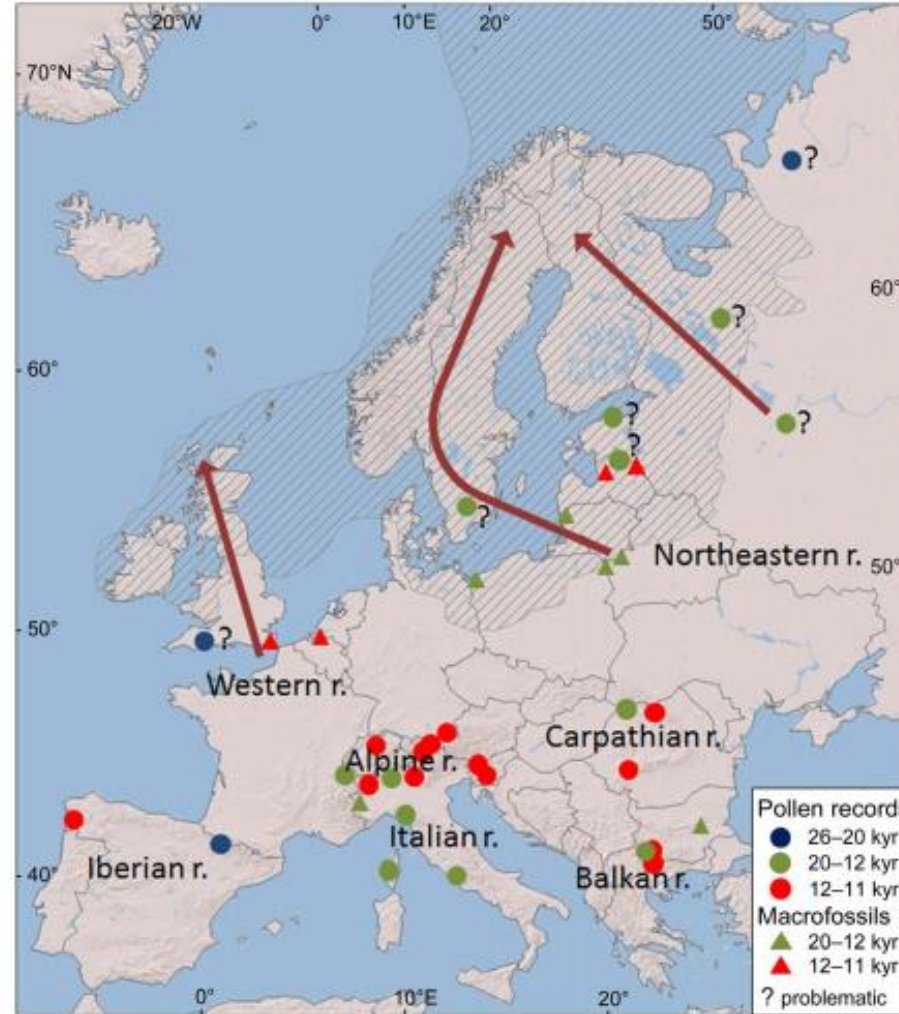


Pokorný (2011)



# Olše lepkavá a šedá (*Alnus glutinosa*, *A. incana*)

- Oba druhy zřejmě měly kromě klasických jižních refugií severní LGM refugia
- Tato refugia se výrazně nebo výhradně podílela na kolonizaci severní Evropy v holocénu



Douda et al. (2014)  
Mandák et al. (2015)

Figure 6. Putative Last Glacial Maximum refugia and directions of postglacial *Alnus* migration.

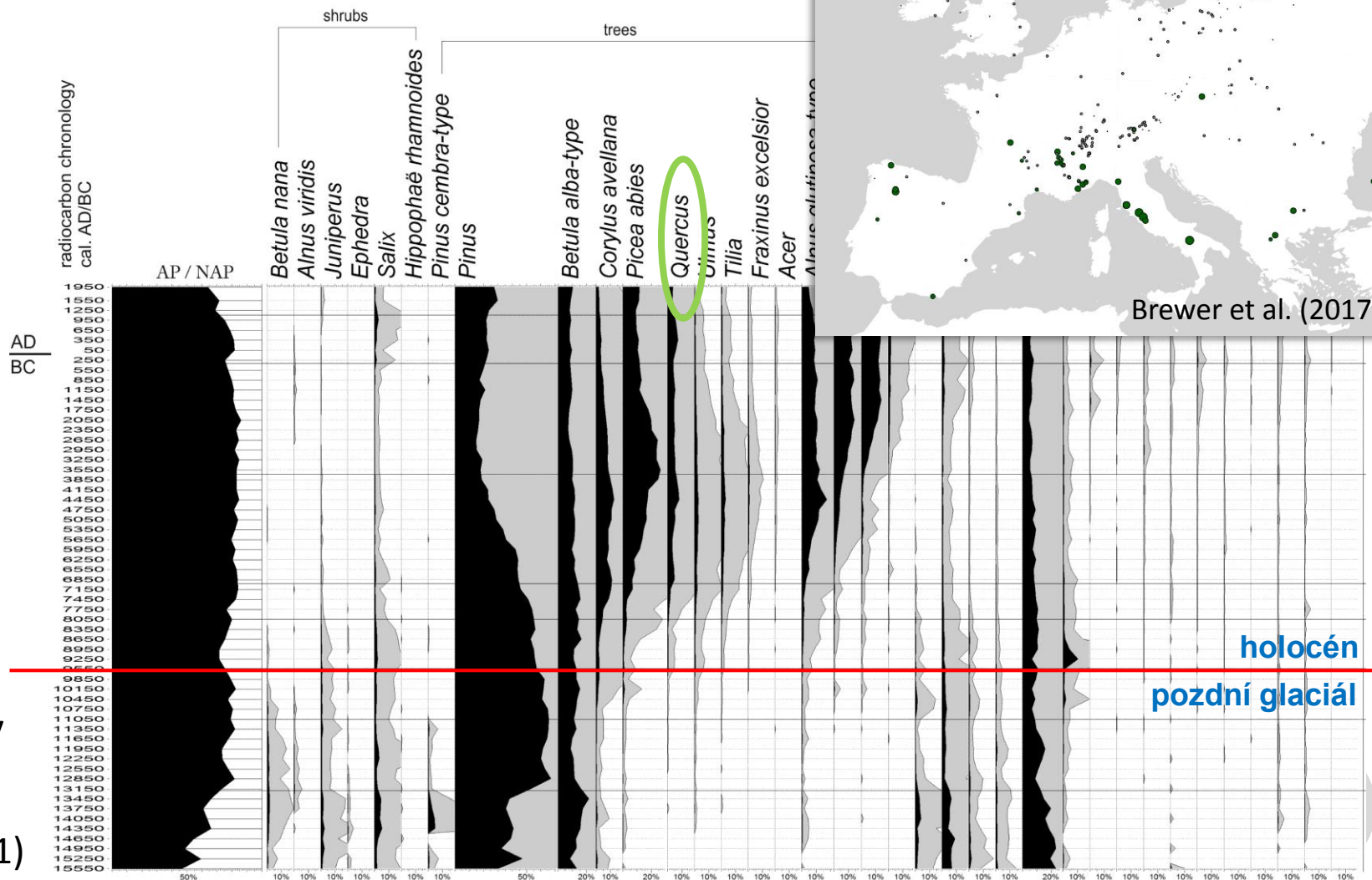


# Dub (*Quercus* spp.)



- 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 poněkud severněji
- Po oteplení ve starším holocénu rychlá kolonizace zbytku Evropy

Pokorný (2011)

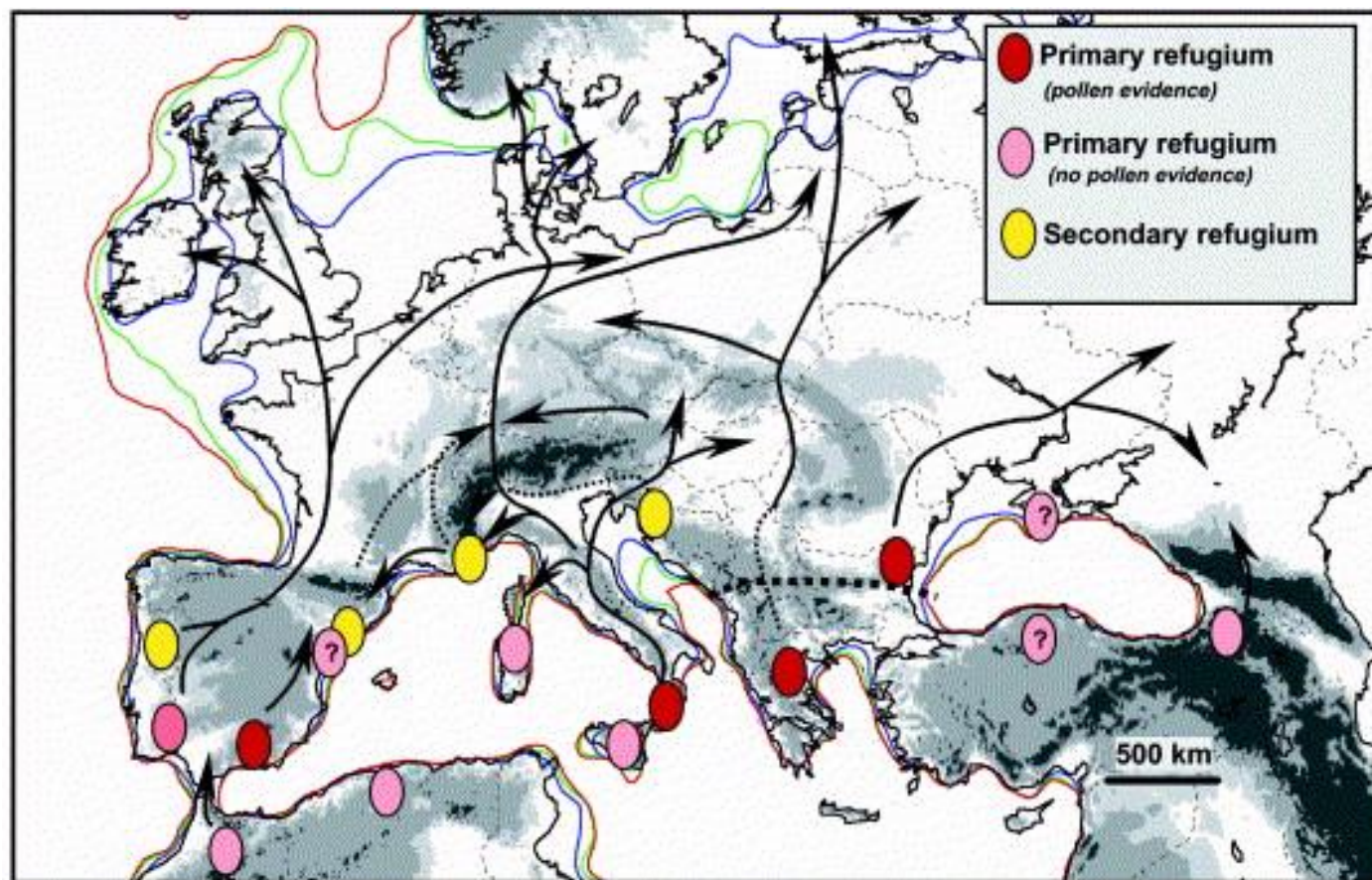
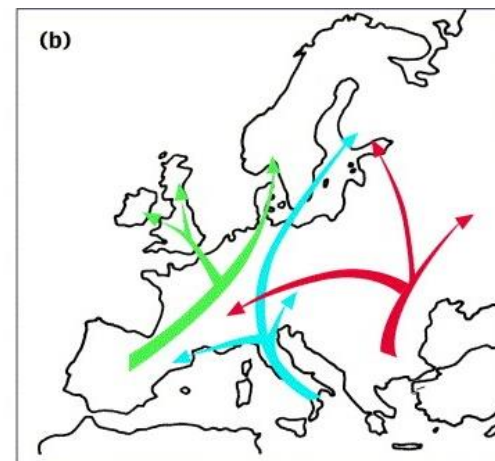


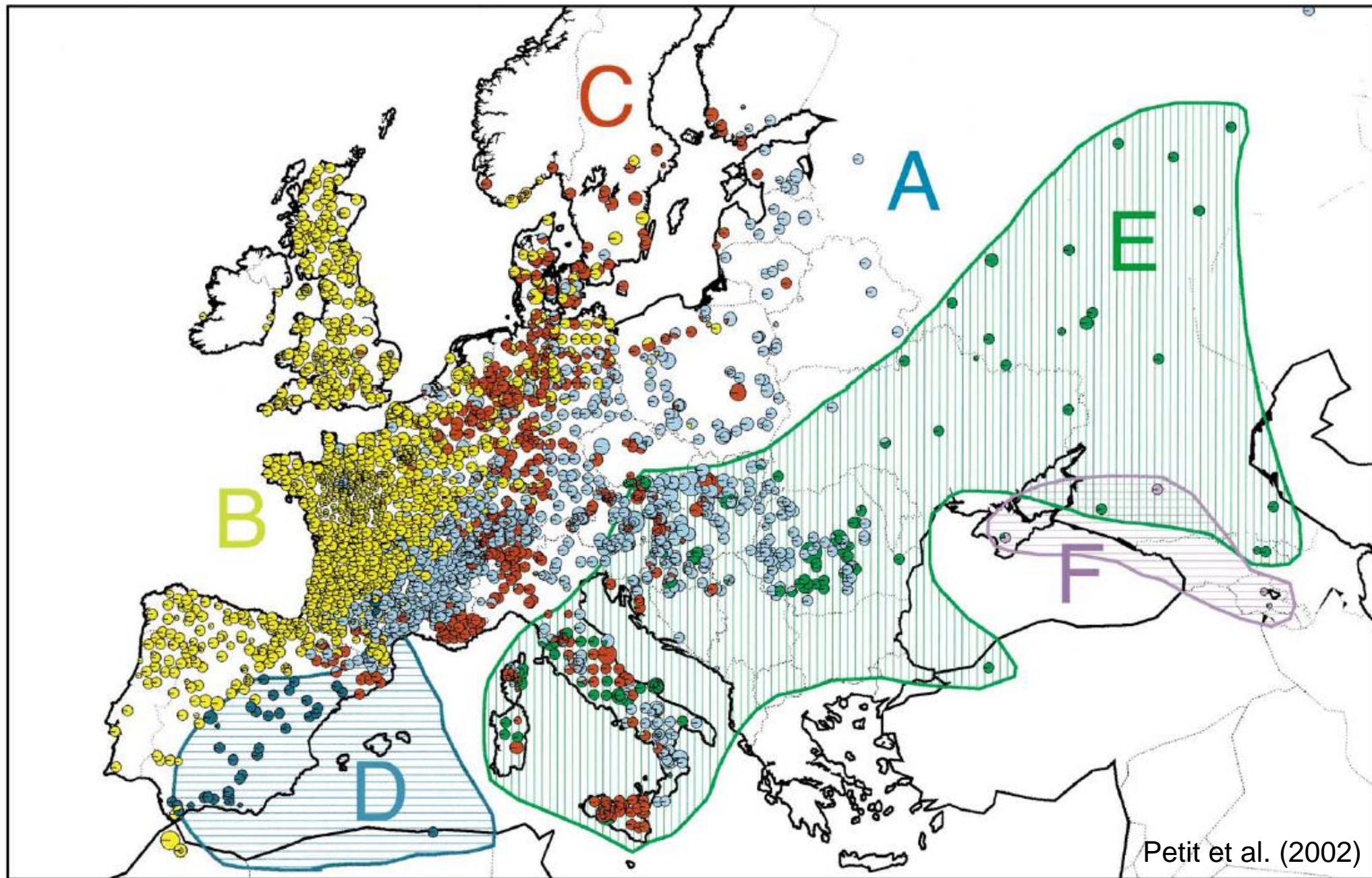
holocén  
pozdní glaciál



# 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)
- Některé fosilní údaje (Stránská skála, Bulhary) ukazují na možnost výskytu v glaciálu





Petit et al. (2002)

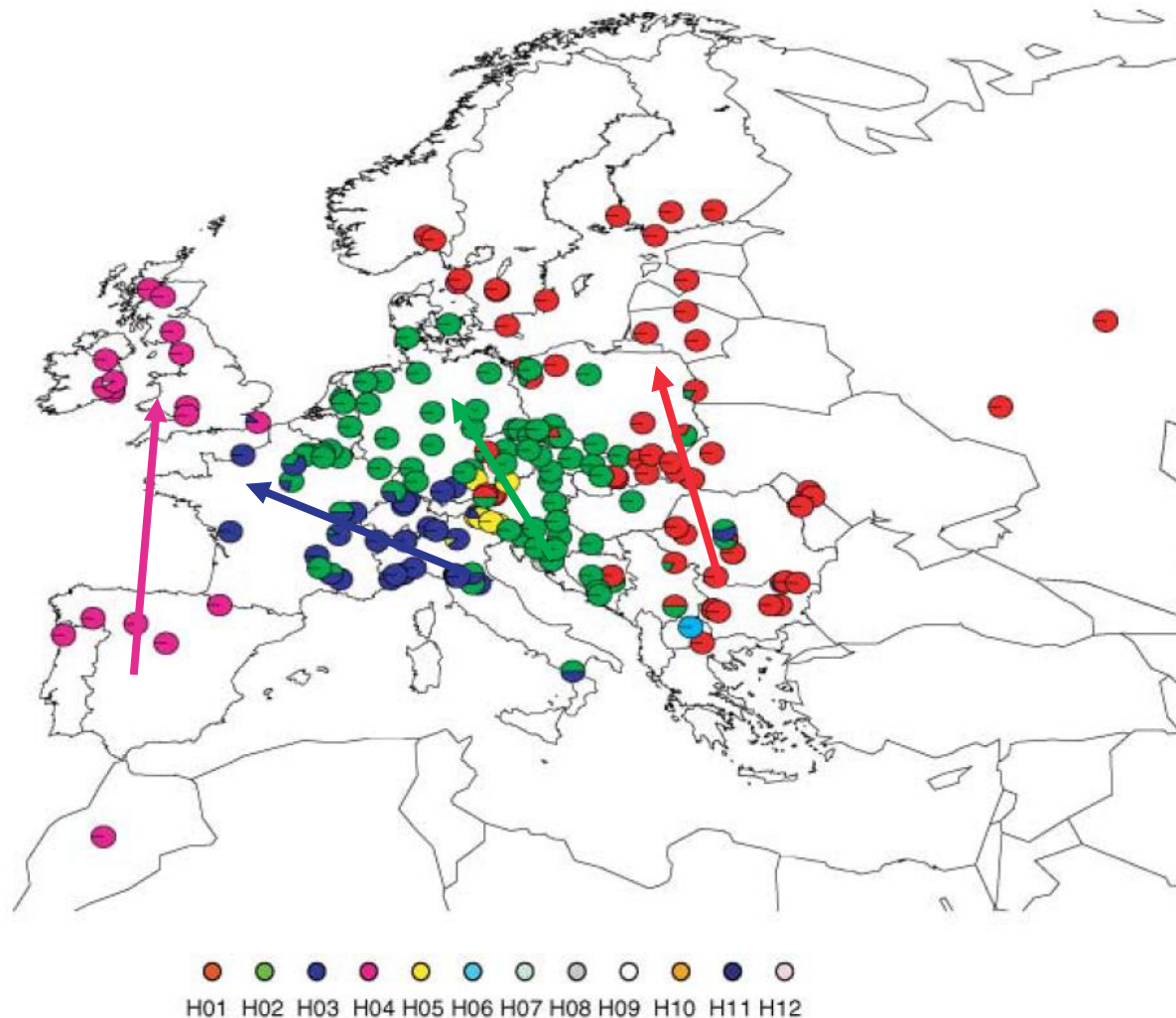
Fig. 3. Map of cpDNA lineages in Europe. The geographic distribution of the six cpDNA lineages identified (A–F) is provided. Different haplotypes belonging to the same lineage were pooled and are represented by the same colour. The limits of distribution for three of the six lineages (D–F) are shown.





# Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*)

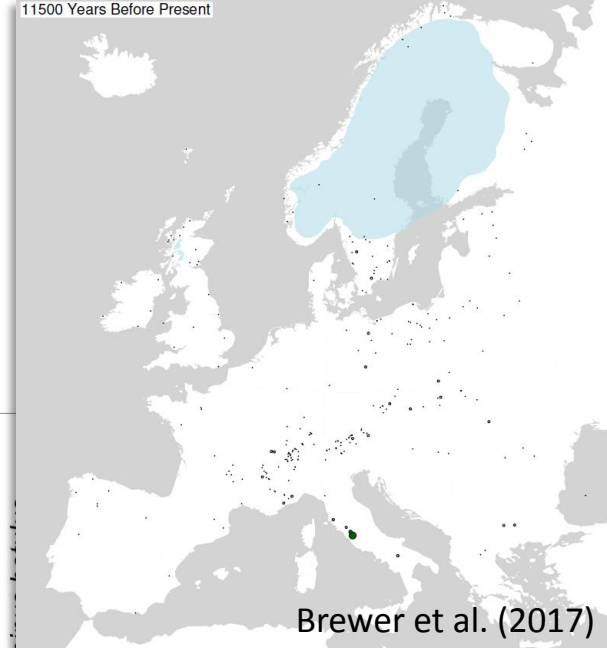
- Střední Evropa kolonizována ve starším až středním holocénu, zřejmě z refugií na JV okraji Alp a v JV Evropě
- Křížení s příbuznými druhy (zejména *F. angustifolia*)



Heuertz et al. (2006)

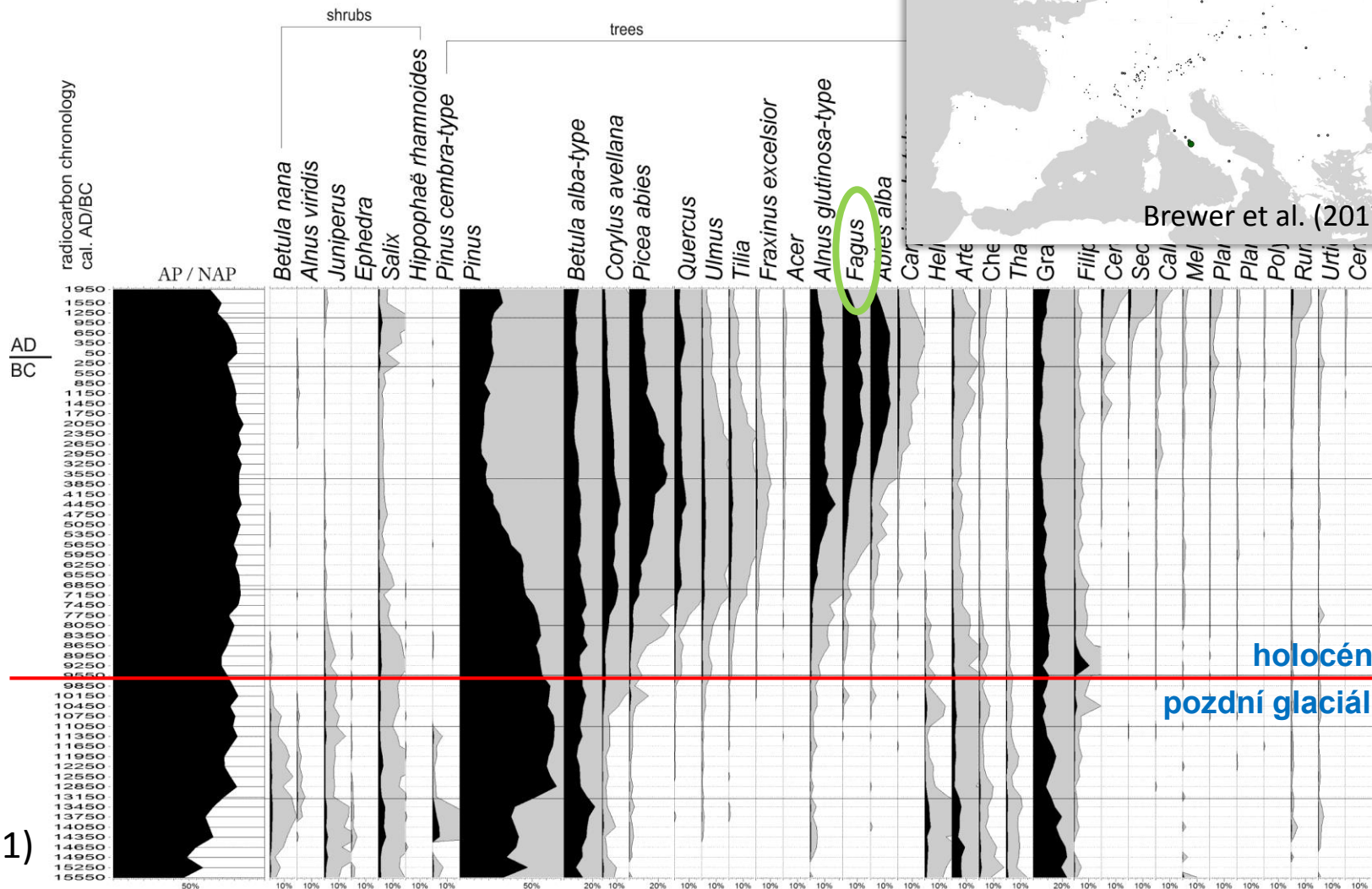


# Buk lesní (*Fagus sylvatica*)



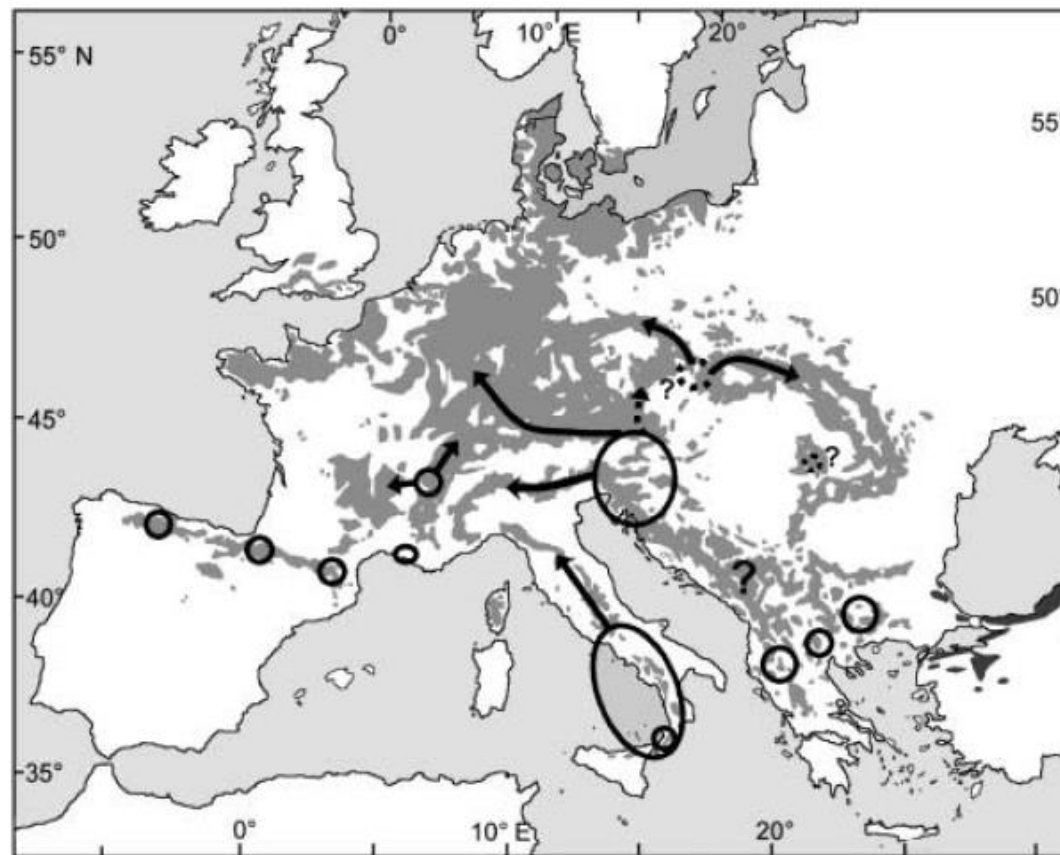
- Uváděn jako klasický příklad pozdního kolonizátora (střední a mladší holocén)
- Představu nabořila asi nejrozsáhlejší dostupná multi-proxy syntéza rozšíření střeoevropské dřeviny (Magri et al. 2006): 400 pylových profilů, 80 makrozbytkových lokalit, 600 geneticky analyzovaných populací

Pokorný (2011)



# Buk lesní (*Fagus sylvatica*)

- Možná existence glaciálního refugia v Z Karpatech
- fosilní údaje o výskytu v posledním glaciálu z Dolních Věstonic
- existenci východo-středoevropského refugia podporuje i rozšíření některých indikačních druhů bukových lesů (Willner et al. 2009)



Magri et al. (2006)

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



# Buk lesní (*Fagus sylvatica*)

- Možná existence glaciálního refugia v Z Karpatech
- fosilní údaje o výskytu v posledním glaciálu z Dolních Věstonic
- existenci východo-středoevropského refugia podporuje i rozšíření některých indikačních druhů bukových lesů (Willner et al. 2009)

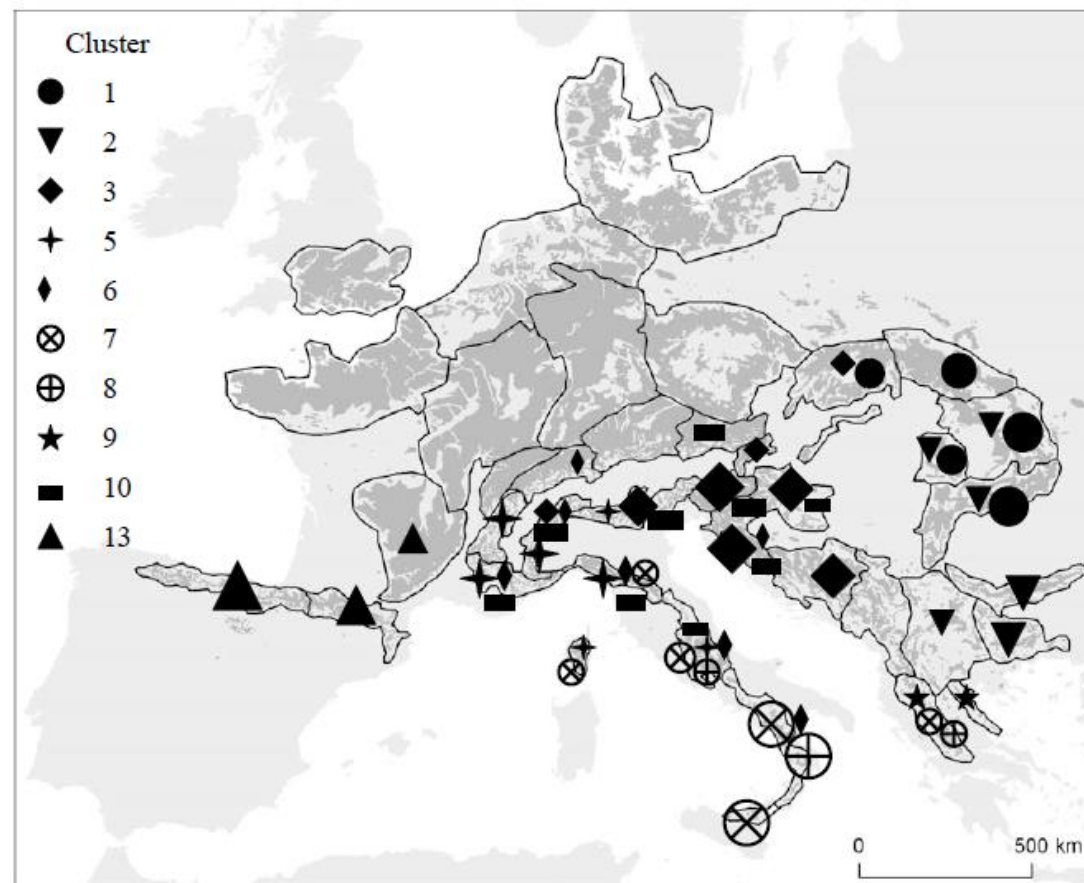
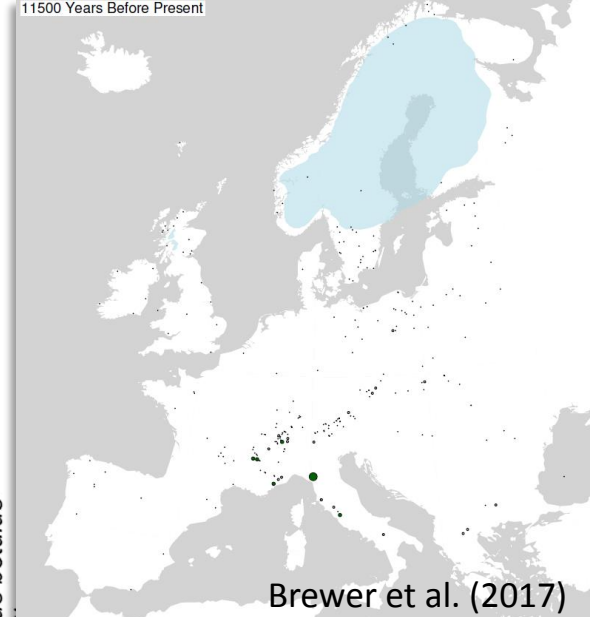


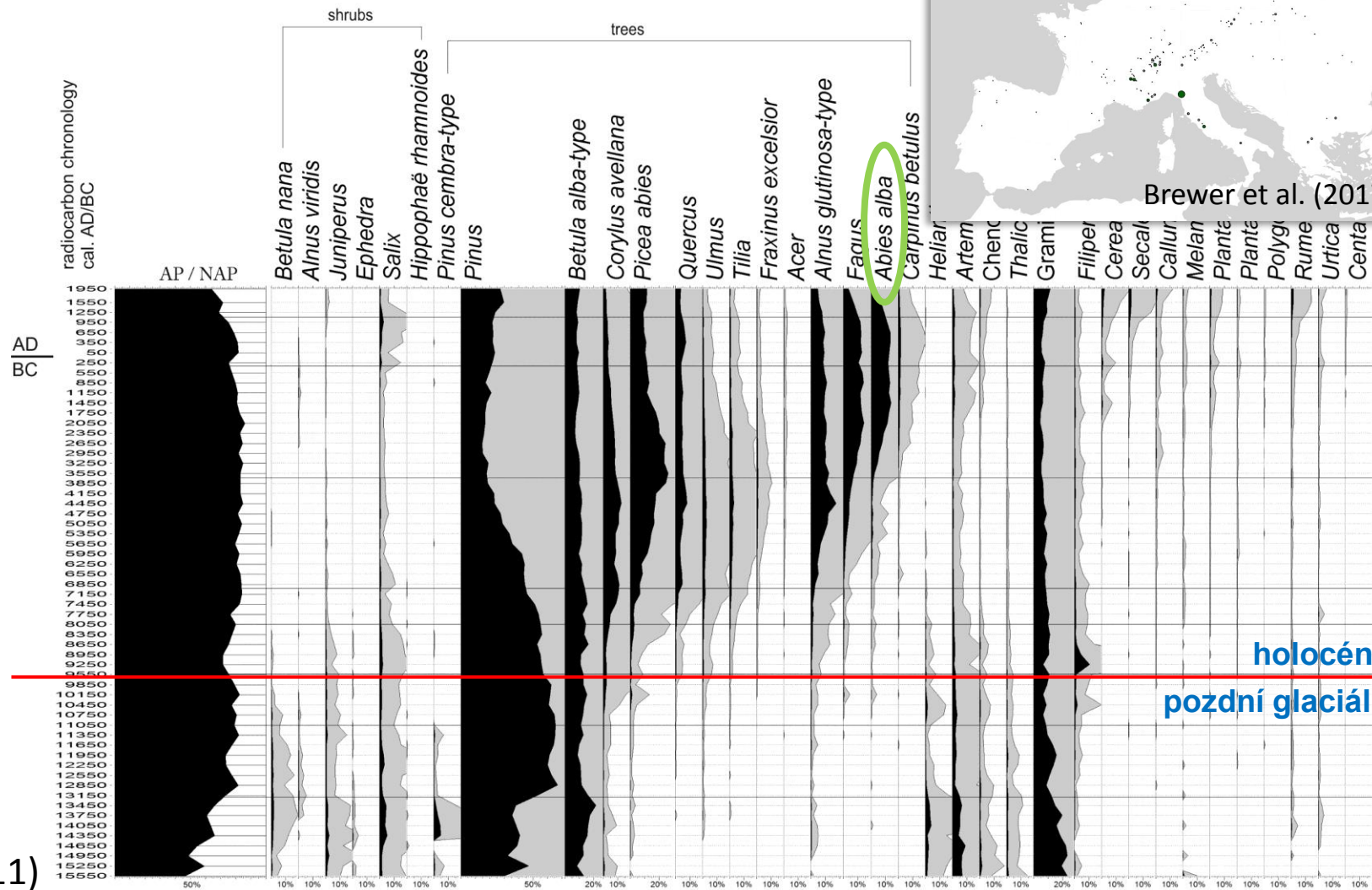
Figure 5. Geographical distribution of narrow-range beech forest species clusters. Symbol size represents the number of cluster members present in the region. Clusters 4, 11, and 12 are not shown.

# 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

Pokorný (2011)



Brewer et al. (2017)



# Jedle bělokorá (*Abies alba*)

- 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
- Nálezy makrozbytků 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)
- Liepelt et al. (2008) uvádí refugium na Apeninském pol. a dvě refugia na Balkáně

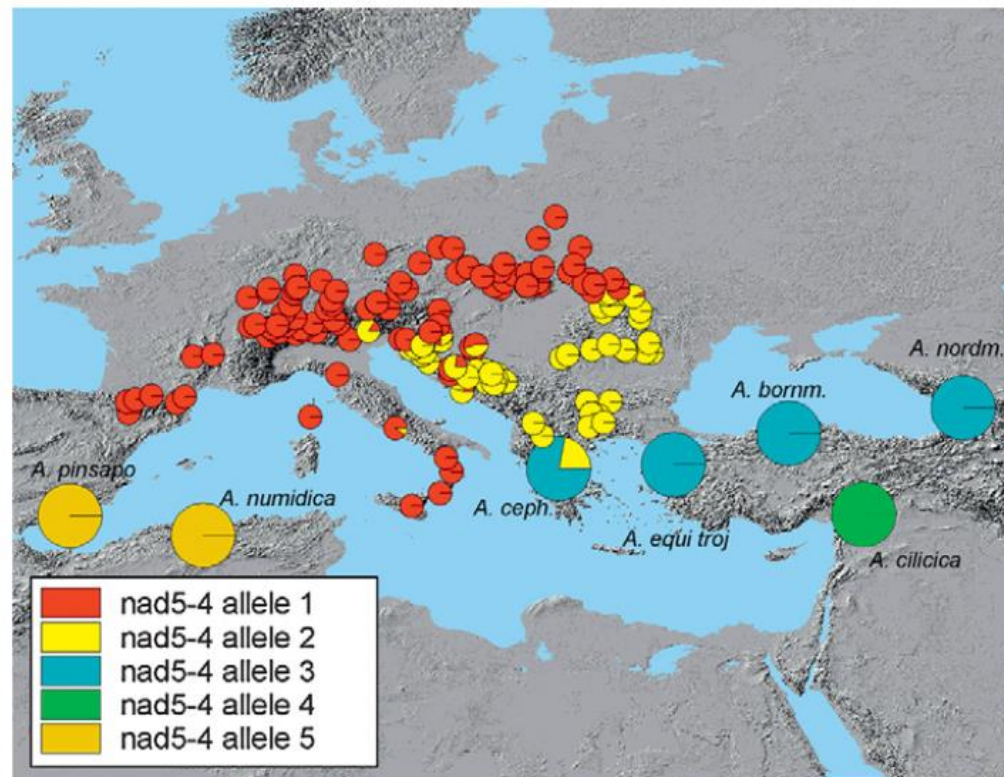


Fig. 3. Geographic distribution of mtDNA maternal lineages across eight Mediterranean *Abies* species with *A. alba* (small circles) as focus species. The lineages are characterized by an intron size variation within *nad5* gene (Ziegenhagen et al., 2005). The sizes of the circles do not correlate with sample sizes. In the *A. alba* study 10 individuals per population/provenance were haplotyped, in the other species 17 to 46 individuals were sampled from provenance trials. Abbreviations: *A. ceph.* (= *Abies cephalonica*), *A. nordm.* (= *A. nordmanniana*), *A. bornm.* (= *Abies bornmuelleriana*), *A. equi troj.* (= *Abies equitrojani*).

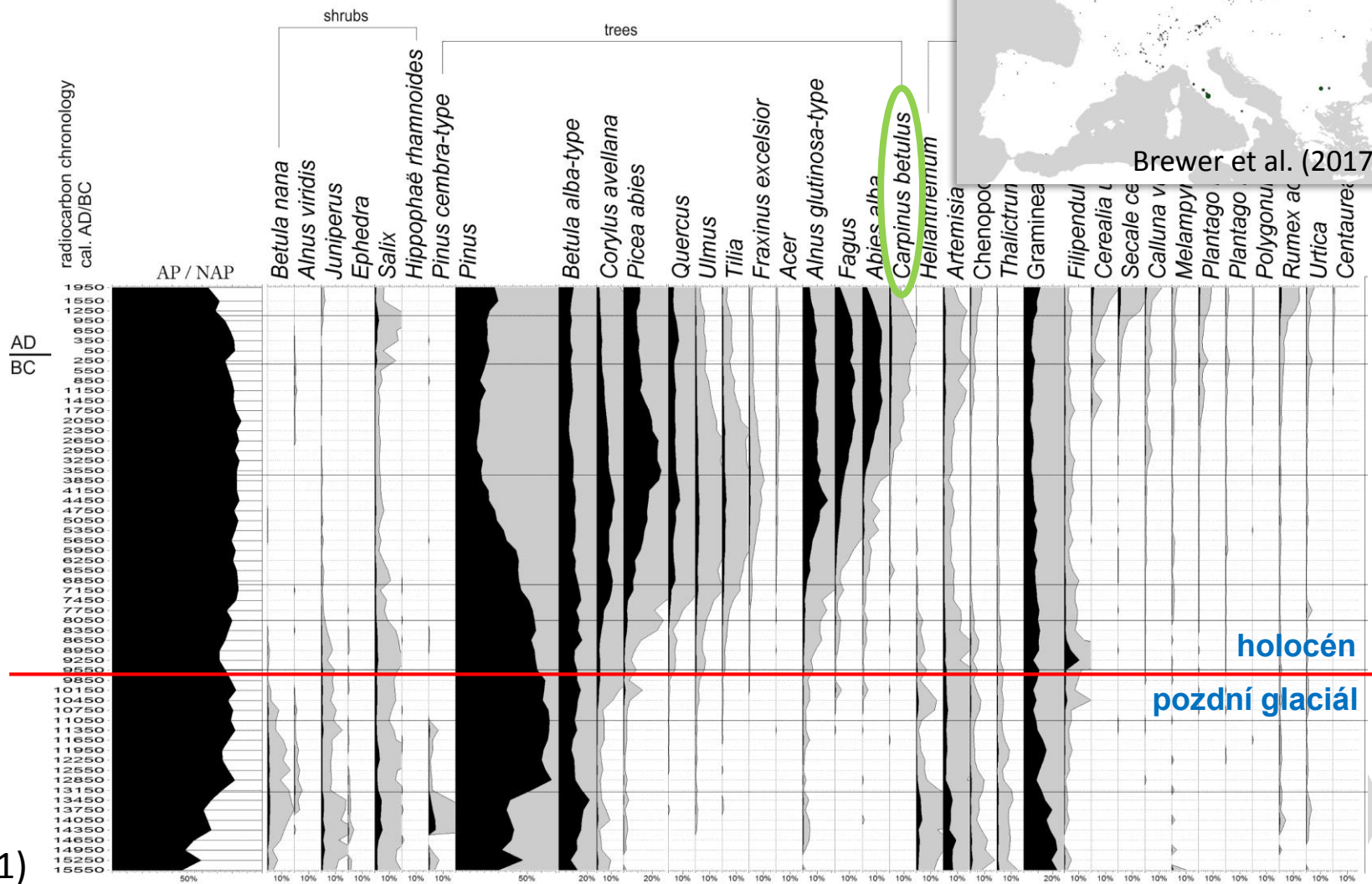


Liepelt et al. (2008)

# Habr obecný (*Carpinus betulus*)

- U nás se na většině území rozšířil jako poslední 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)

Pokorný (2011)



# Habr obecný (*Carpinus betulus*)

Giesecke & Brewer (2018)

- 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)

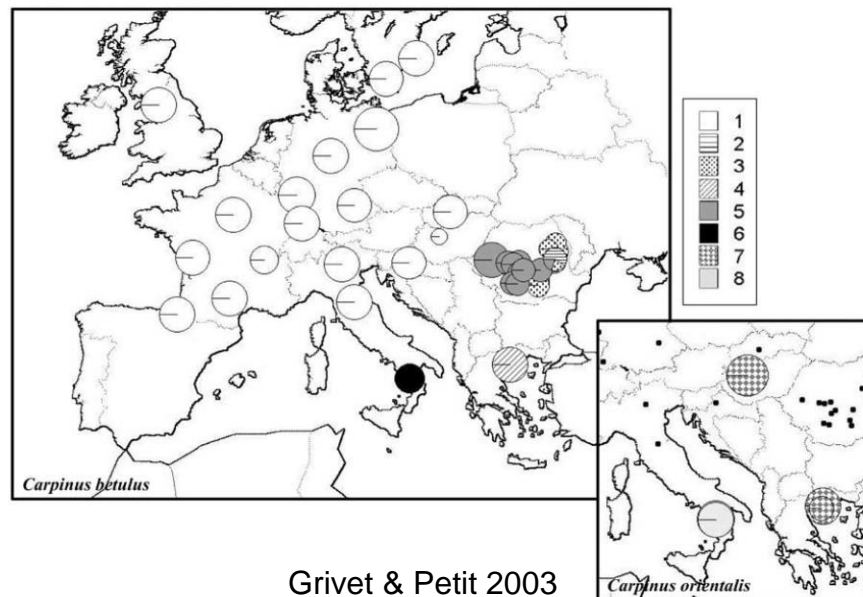
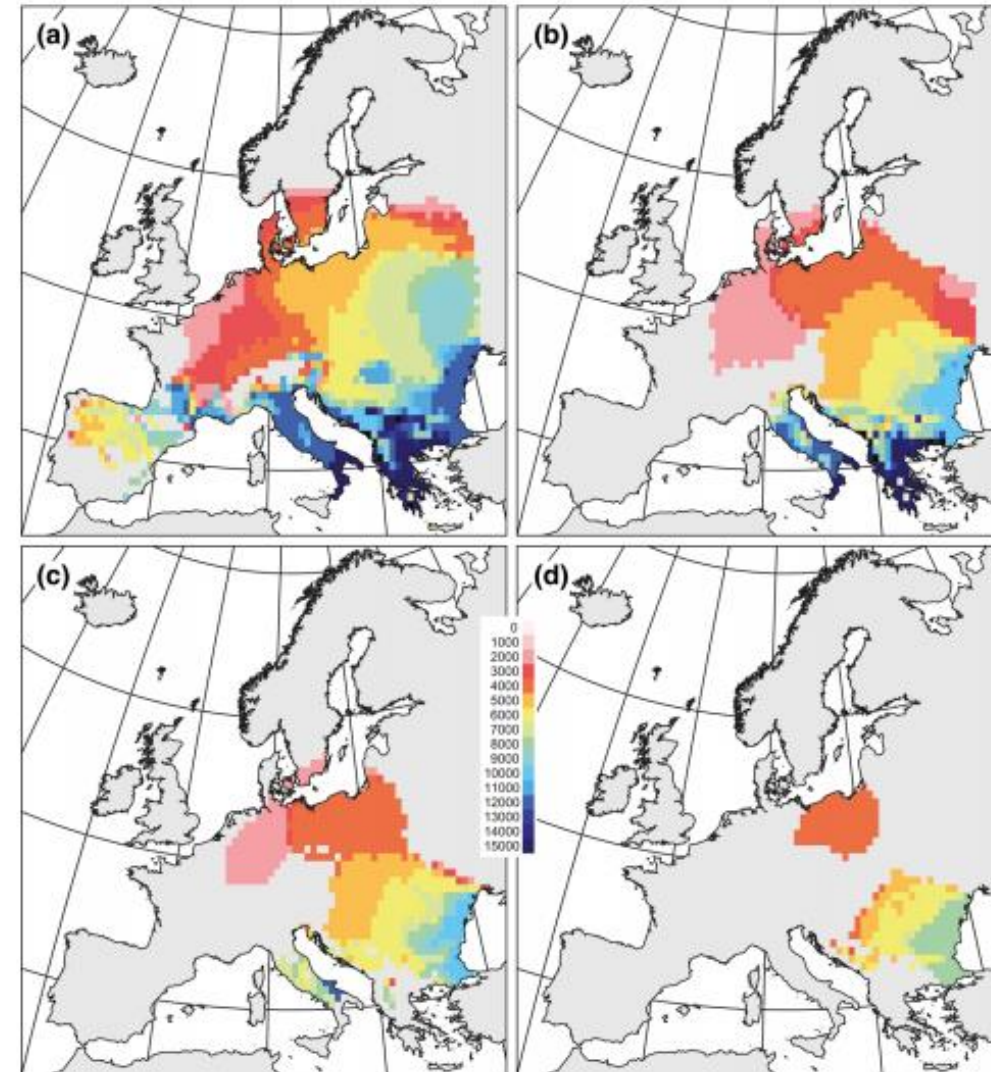
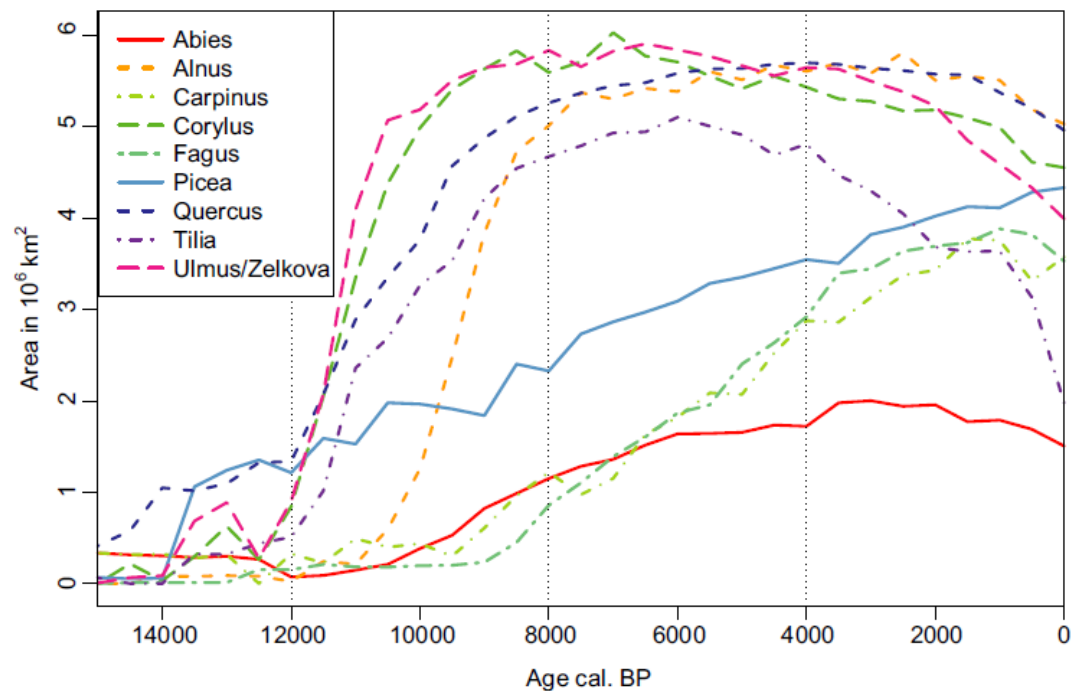


Fig. 4 *Carpinus* isochrone maps for Europe depicting the time when each of the four abundance classes was first reached. The corresponding percentage thresholds are: a) 0.5%; b) 1%; c) 2%; d) 5%. Breakpoints for the 1,000 year bins are at 250 years e.g. the signature corresponding to 11 ka represents the time from 11,250 to 10,250 years

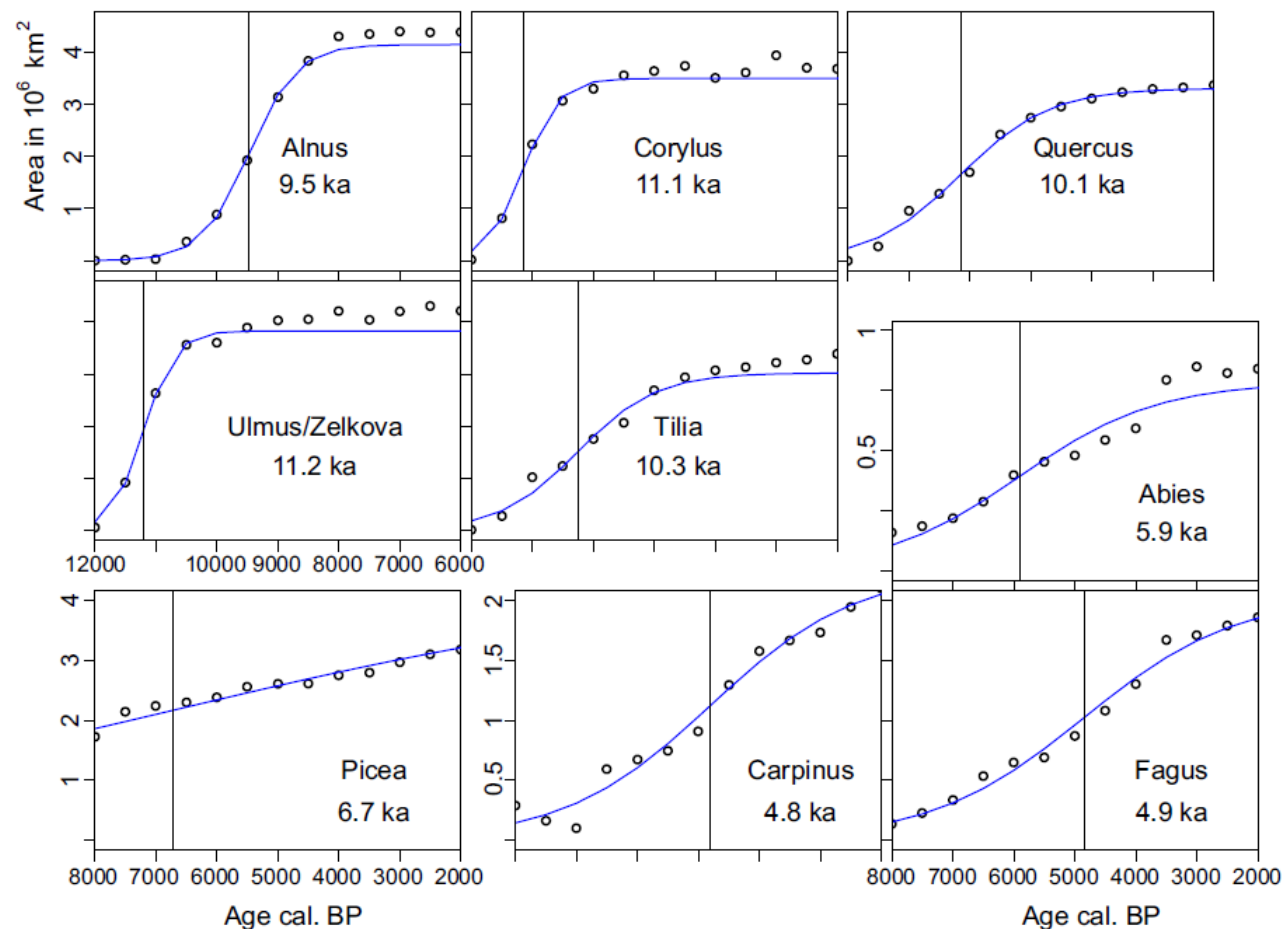


# Expanze druhů z refugií



**Figure 2** Post-glacial changes in area of occurrence for the most common European tree taxa based on interpolation and classification of pollen percentages.

Giesecke et al. (2017)



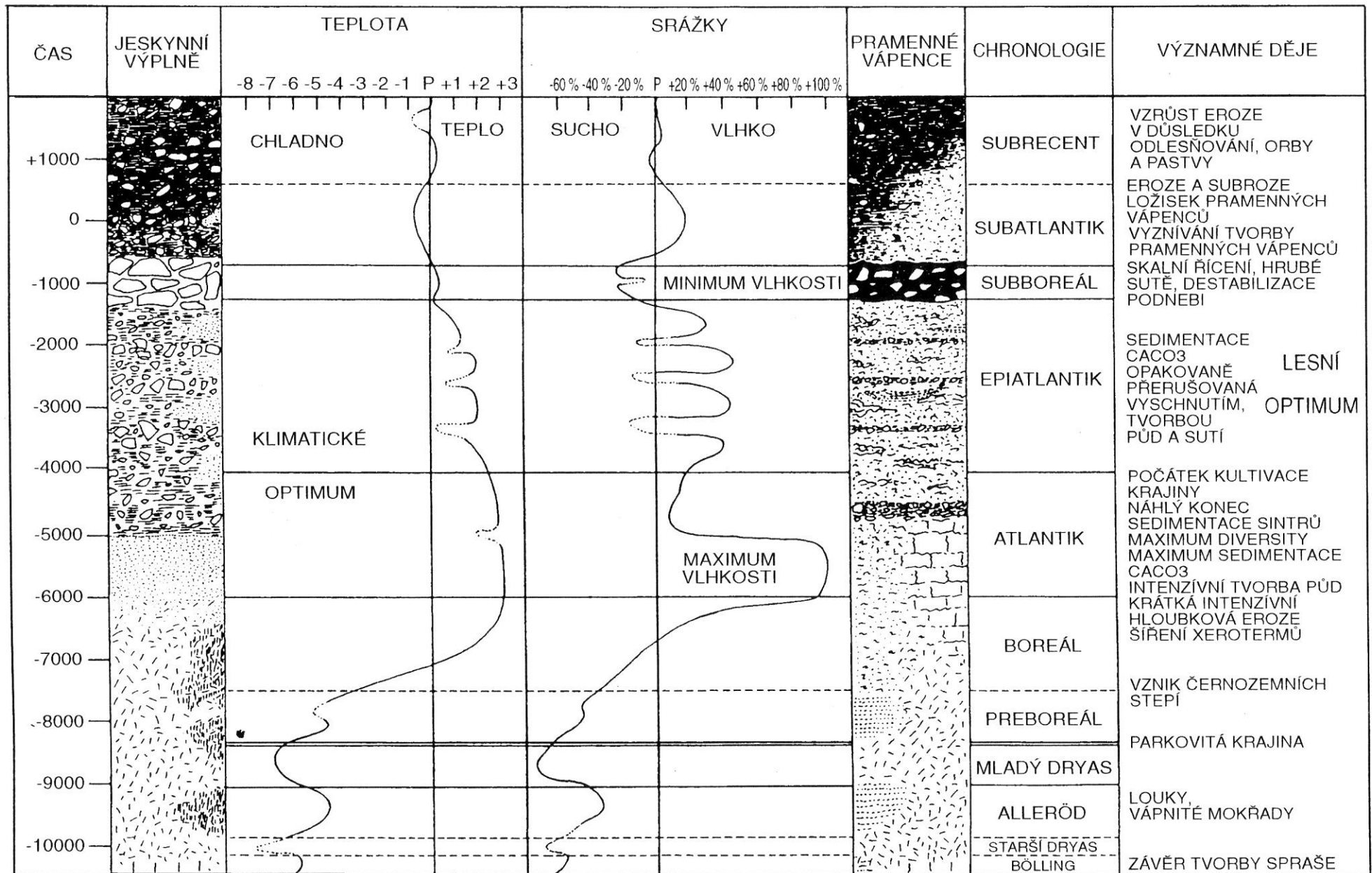
**Figure 3** Fitted logistic functions to the increase in area of occurrence in Europe north of  $47^\circ \text{ N}$  latitude as estimated from interpolation and interpretation of pollen percentages. The inflection point, where the exponential increase starts slowing down, is marked by the vertical line and its age given below the taxon name. Taxa are grouped according to the timing of the area expansion and differences in overall area. [Colour figure can be viewed at [wileyonlinelibrary.com](http://wileyonlinelibrary.com)]

# Shrnutí

- Dle klasického schématu lze dřevinné dominanty středoevropských holocénních lesů rozdělit na:
  1. Druhy, které přežily glaciál na místě (zejména borovice a bříza),
  2. 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“ (javor, lípa, jasan)
  3. Pozdní kolonizátory
    - V (epi)atlantiku expandující buk a jedle
    - V subboreálu se šířící habr
- Toto schéma je zhruba podpořeno moderními fylogeografickými studiemi, 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 (ale otevřená otázka LGM!)
- Nutno pamatovat na pestrost reality a individuální chování druhů (jižní, severní a kontinentální prvky, glaciální a interglaciální relikty...)



# Vývoj holocenních společenstev

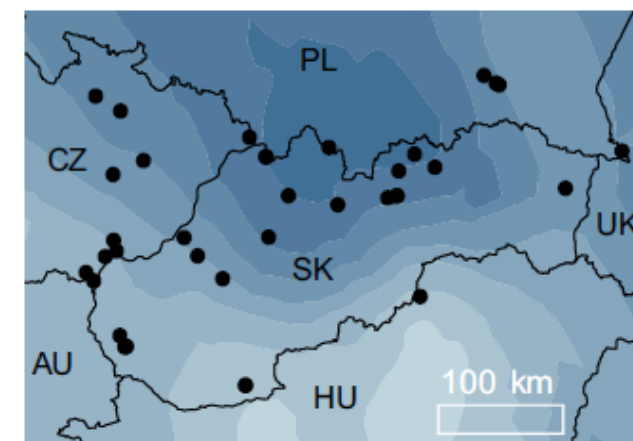
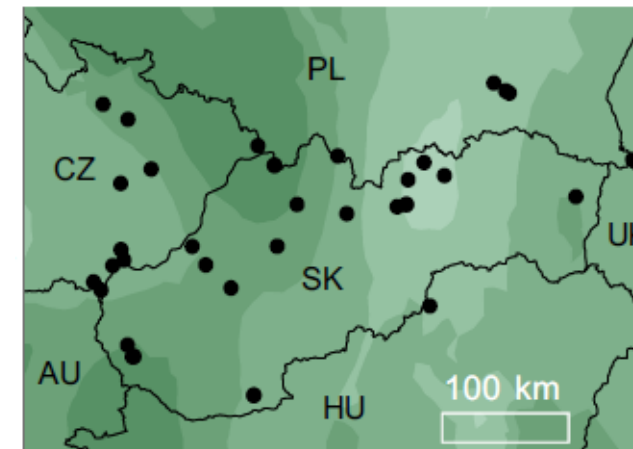
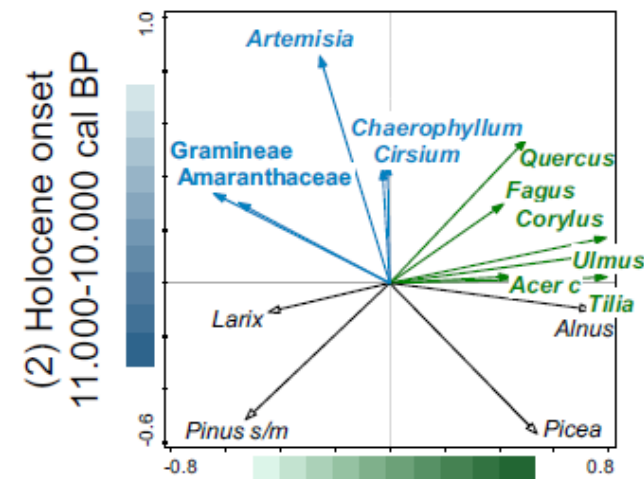


**Odhad průměrných ročních teplot a srážek podle změn malakofauny a stratigrafie jeskynních výplní vstupní facie a pramenných vápenců (P - současný průměr)**  
*Estimates of mean annual temperature and rainfall reflected by the changes in malacofauna and registered in the stratigraphy of cave fills in entrance facies and tufa deposits (P - present-day average)*  
 (jeskyně - caves, teplota - temperature, srážky - rainfall, pramenné vápence - tufas)



# Preboreál (11,7–10,9 ka BP)

- Prudké oteplení (teploty ale stále až o 5 °C nižší než dnes) a zvlhčení (oproti dnešku sucho)
- Podnebí stále kontinentální
- Půdy primitivní, vápnité (spraš)
- Tundra a step začínají ustupovat
- Expanduje les, tvořený již dříve přítomnými dřevinami (borovice, bříza) → hemiboreální lesy
  - V podrostu světlomilné i lesní druhy
  - Nejbližší dnešní analogie – J. Ural
- Na konci preboreálu přistupují náročnější dřeviny – postupně se šíří líska (*Corylus*)
- Doklad borovice limby z Českého ráje
- Poměrně husté mezolitické osídlení (sběrači, lovci, rybáři) na našem území – pravděpodobně též zakládali požáry, šířili lísku



Jamrichová et al. (2017)



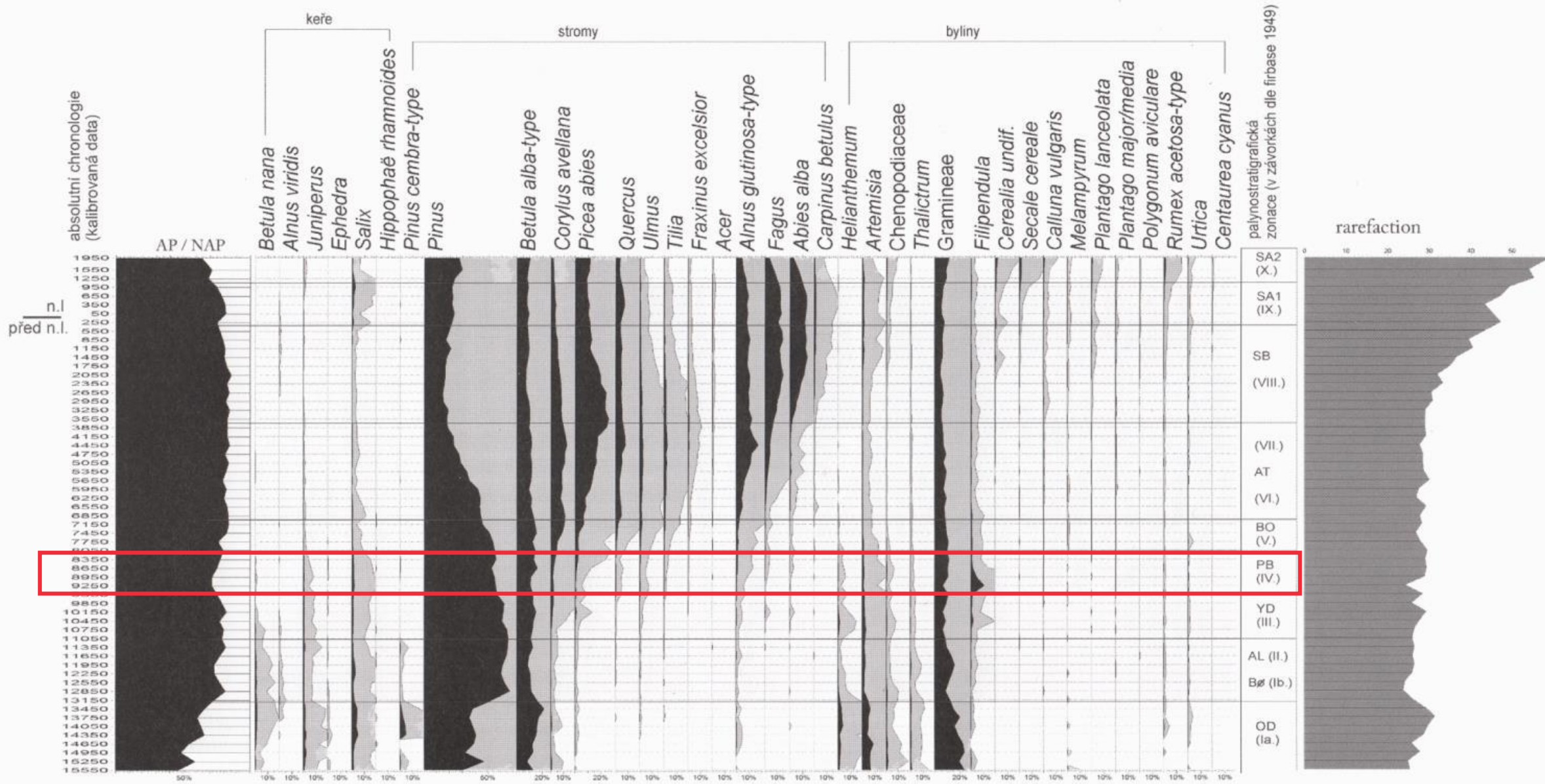


Takhle mohly vypadat preboreální borovobřezové lesy (okolí Novosibirska, jižní Sibiř).

Foto: M. Chytrý

# Česká republika - "průměrný" pylový diagram pro celé území.

Založeno na databázi PALYCZ.



Pokorný (2011)

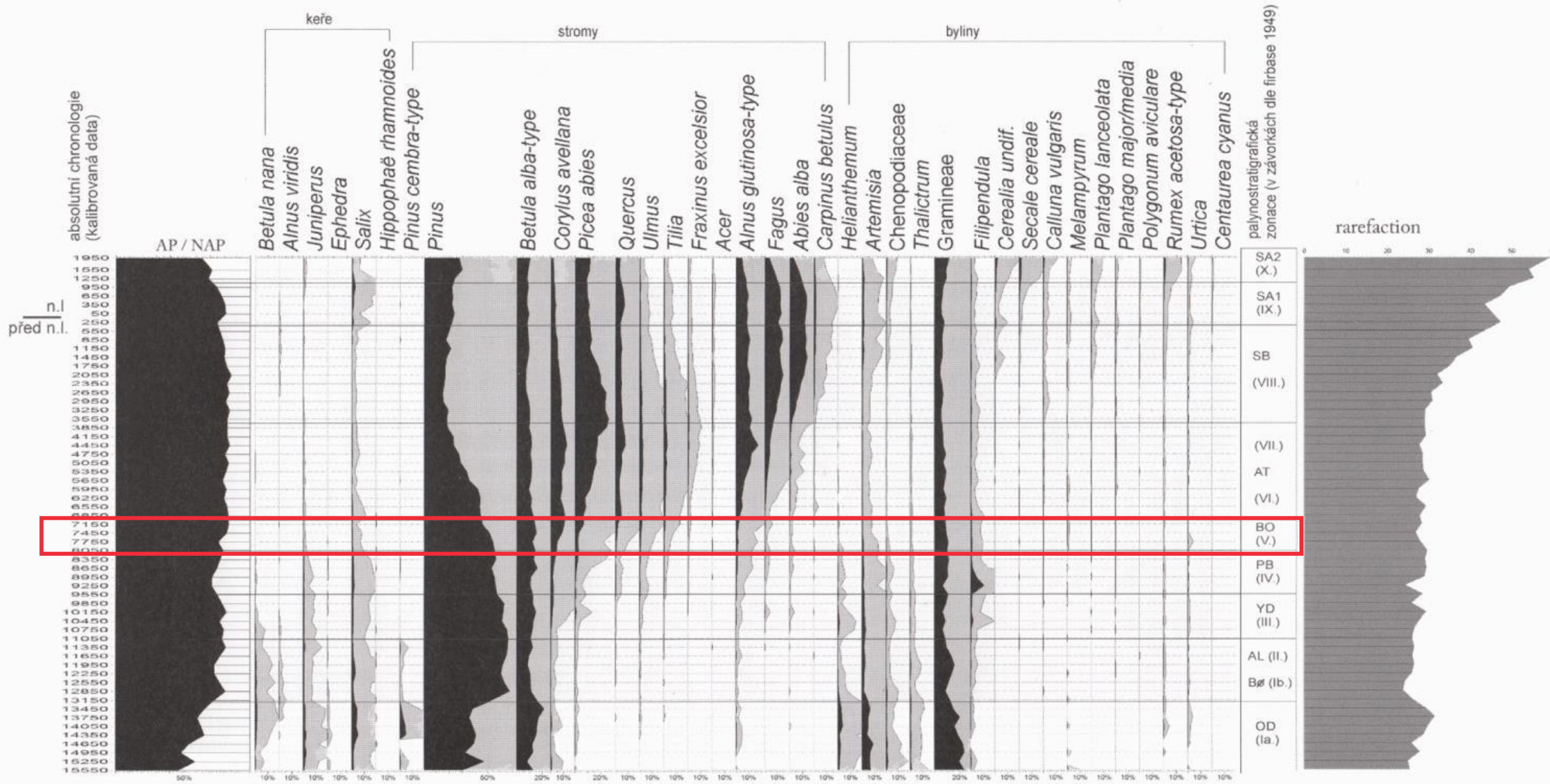
# Boreál (10,9–8,9 ka BP)

- Další výrazné oteplení, stále relativně sucho
- Půdy se postupně vyvíjejí, dosud značně vápnité a málo humózní
- Na počátku boreálu parková krajina s lískovými formacemi
- Vedle sebe žijí druhy tajgy a stepi
- Od jihu se šíří řada teplomilných prvků
- Postupně se ze středomoří šíří dub (*Quercus*) a dále i náročnější listnáče (*Ulmus* z východu, *Tilia* z Balkánu a Krymu)
- Později se přidává *Fraxinus* a *Acer*
- Na horách se šíří smrk (*Picea*)
- Na konci boreálu převažují v nižších polohách smíšené doubravy tzv. *Quercetum mixtum*
- Postupně mizí stepní druhy a v lesích ubývá světlomilných druhů podrostu



# Česká republika - "průměrný" pylový diagram pro celé území.

Založeno na databázi PALYCZ.

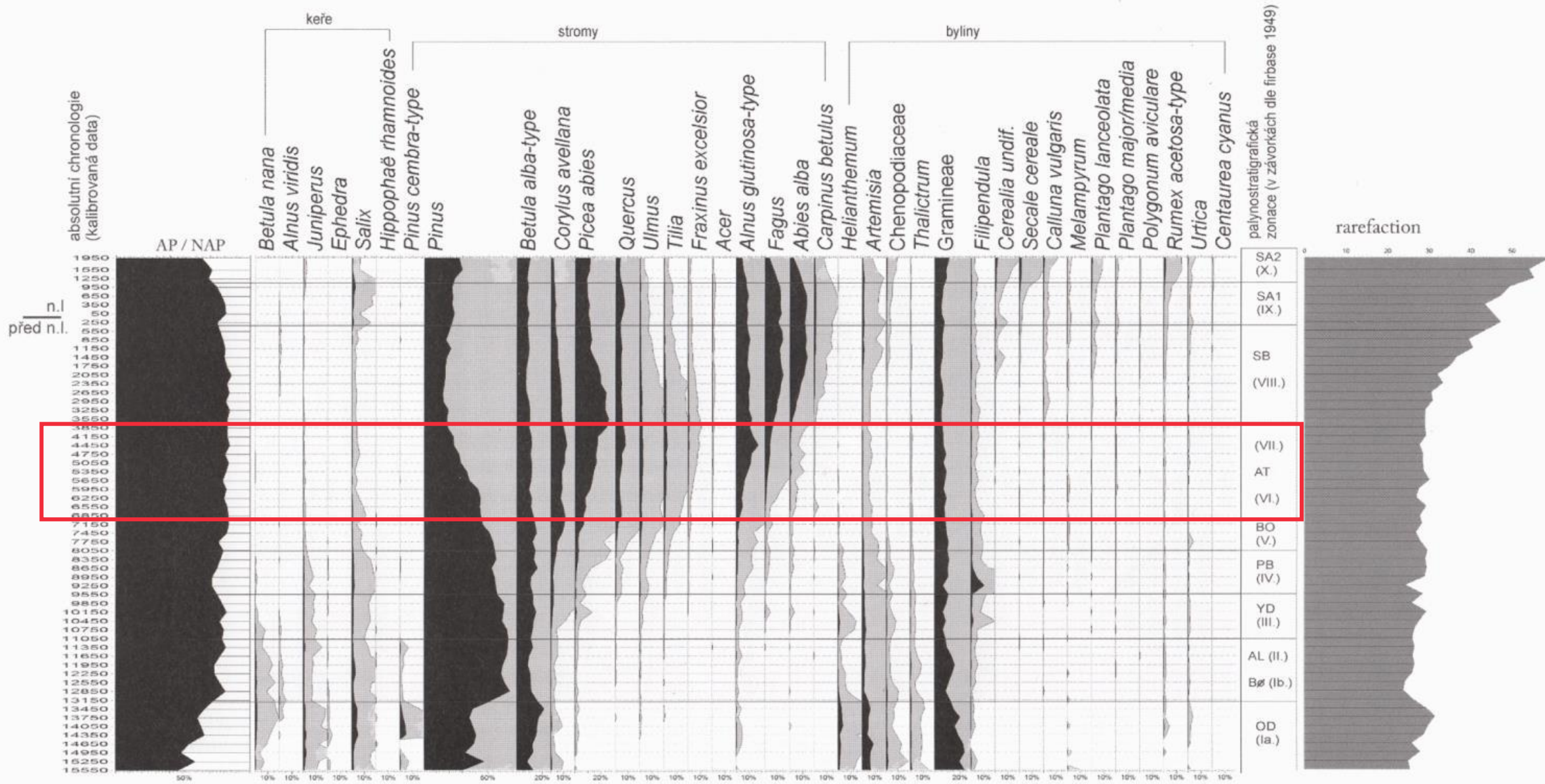


# Atlantik (8,9–5,2 ka BP)

- Vrcholí vzestup teplot (o 2–3 °C vyšší než dnes?) a srážek (výrazně vlhčeji než dnes): období **holocenního klimatického optima**; v druhé půli atlantiku (epiatlantik) se postupně ochlazuje téměř na dnešní úroveň a i srážek s několika výkyvy poněkud ubývá
- Půdy: začíná silné zvětrávání a odvápnování (vymývání), půdy se postupně vyvíjejí, prohumózňují, tvorba pěnovců
- **Ústup hemiboreálních lesů** tvořených konkurenčně slabými světlomilnými druhy (borovice, bříza) a **maximální rozvoj „*Quercetum mixtum*“** – smíšených listnatých lesů s dubem a/nebo ušlechtilými listnáči (především v nižších polohách)
- Silně se uplatňují náročné listnáče - jasan, javor, lípa, jilm × chybí habr (*Carpinus*)
- Přirozená bezlesí (stepi, lesostepi) silně ustupují → **„stepní otázka“**
- Ve vyšších polohách expanze smrčín × zatím chybí buk i jedle
- Horní hranice lesa o 200–300 m výše než dnes
- Ke konci atlantiku (v epiatlantiku a subboreálu) se začínají šířit jedle a buk
- Kolem 7 500 BP na našem území propuká **neolitická revoluce**

# Česká republika - "průměrný" pylový diagram pro celé území.

Založeno na databázi PALYCZ.



Pokorný (2011)

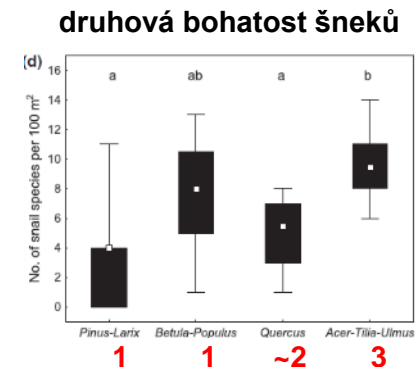
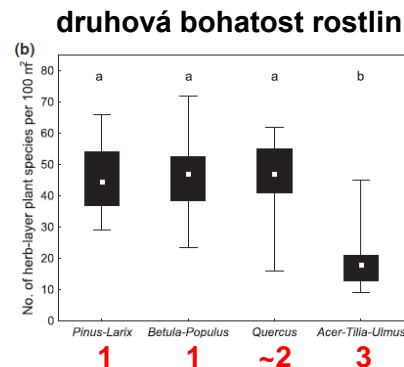
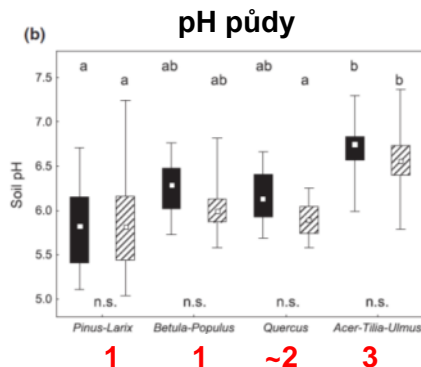
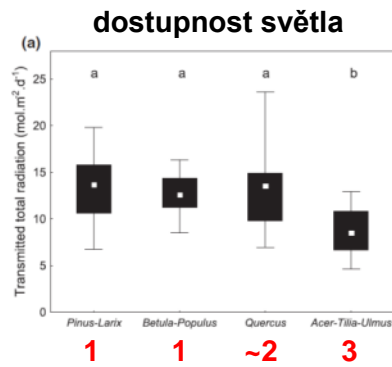
**1** – světlý borobřezový les staroholocénního typu



**2** – světlý smíšený les přechodného typu



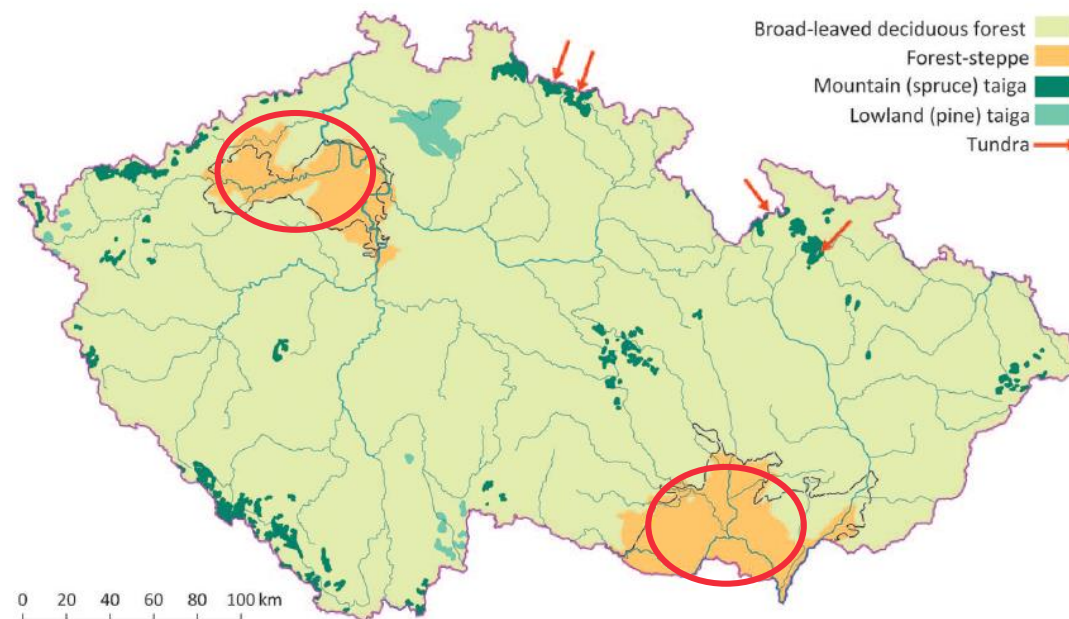
**3** – stinný listnatý les středoholocénního typu



# Stepní otázka

- Otázka kontinuity nížinných černozemních stepí → *přežily jejich druhy holocenní expanzi lesa ve střední Evropě, nebo vyhynuly a znovu se rozšířily z teplejších/sušších oblastí až s příchodem člověka?* (= stepní otázka ~ Steppenheidetheorie - Gradmann 1933)
  - Holocenní kontinuitu bezlesí ve dvou našich hlavních xerothermních oblastech podporují i závěry dvou nejaktuálnějších multi-proxy studií Pokorného et al. (2015) z dolního Poohří a Kuneše et al. (2015) z jižní Moravy, stejně jako studie půdních uhlíků z Bílých Karpat (Novák et al. 2019)

Chytrý et al. (2012)







ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

# Quaternary Science Reviews

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/quascirev](http://www.elsevier.com/locate/quascirev)

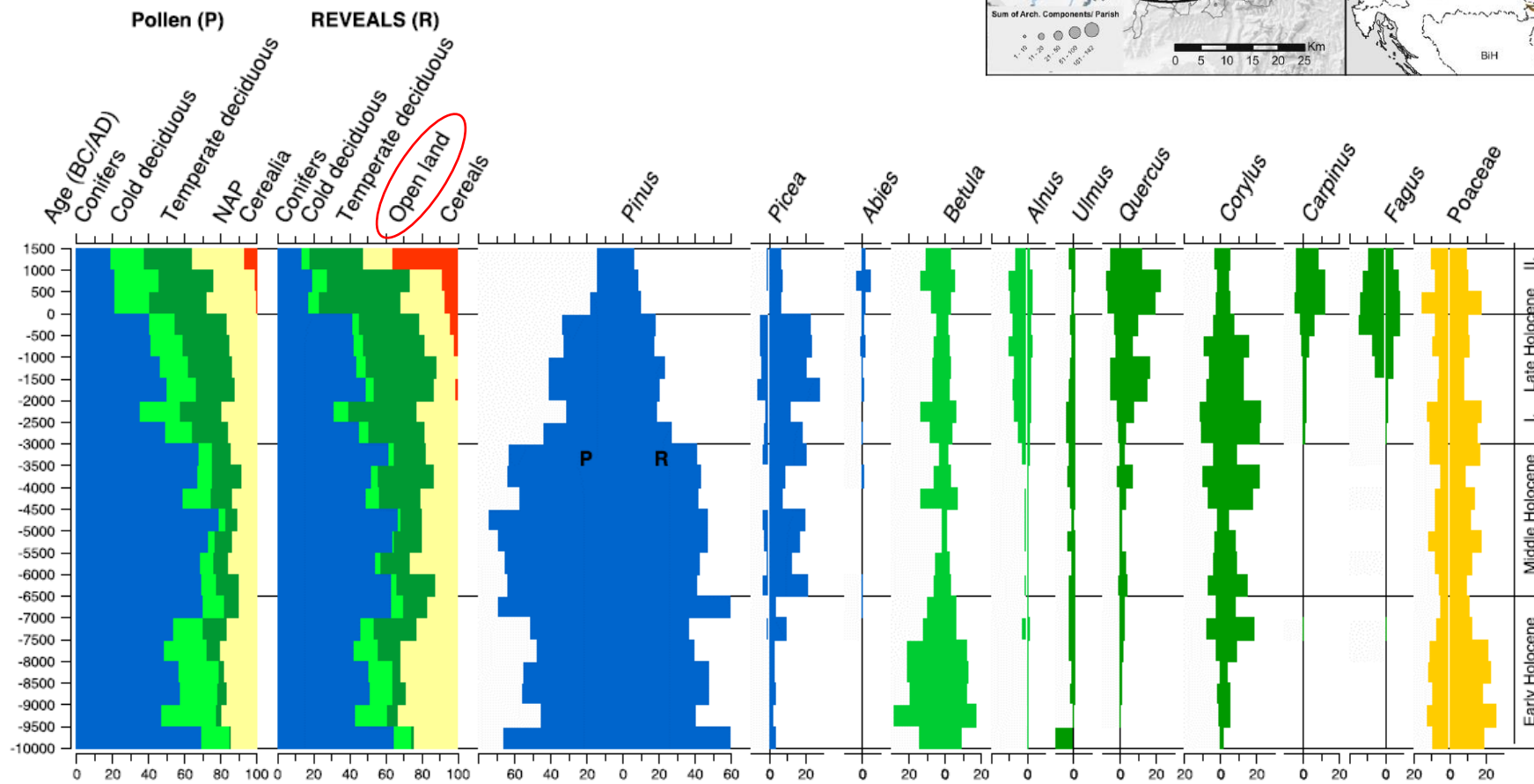
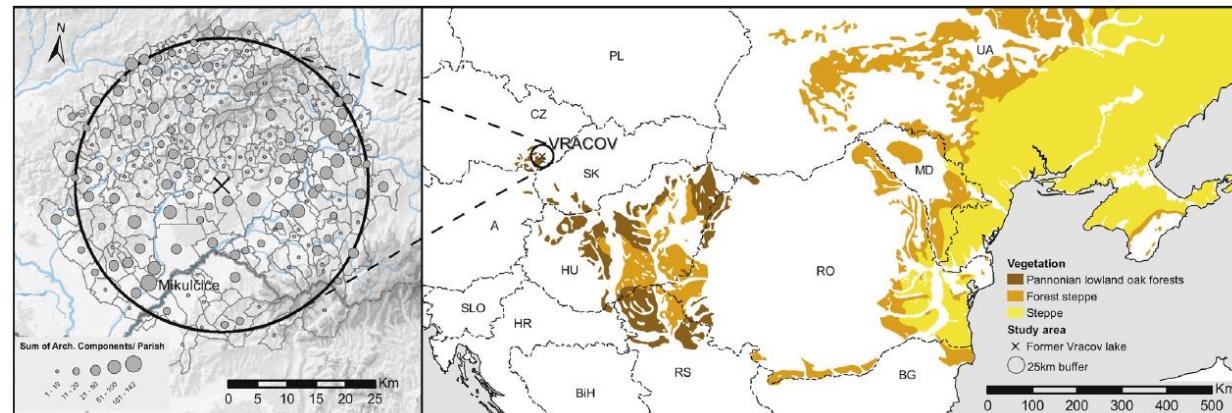


Jan Divišek

Z8338 Kvartérní prostředí

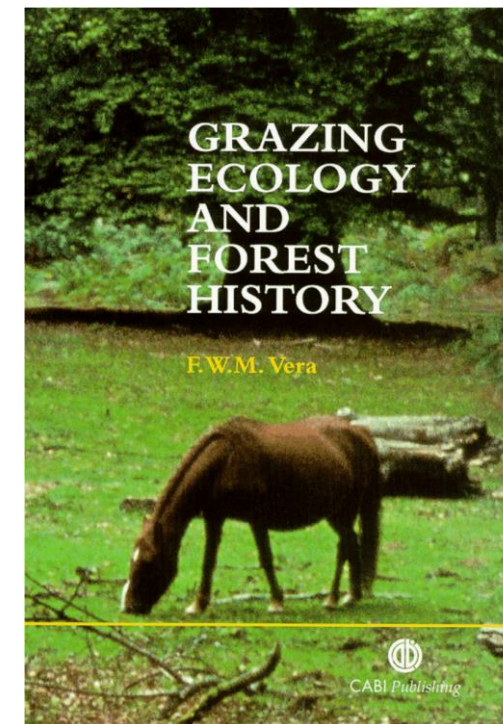
## The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact

Petr Kuneš<sup>a,b,\*</sup>, Helena Svobodová-Svitavská<sup>b</sup>, Jan Kolář<sup>b,c</sup>, Mária Hajnalová<sup>d</sup>, Vojtěch Abraham<sup>a</sup>, Martin Macek<sup>e</sup>, Peter Tkáč<sup>b</sup>, Péter Szabó<sup>b</sup>



# Mechanismy udržování bezlesí

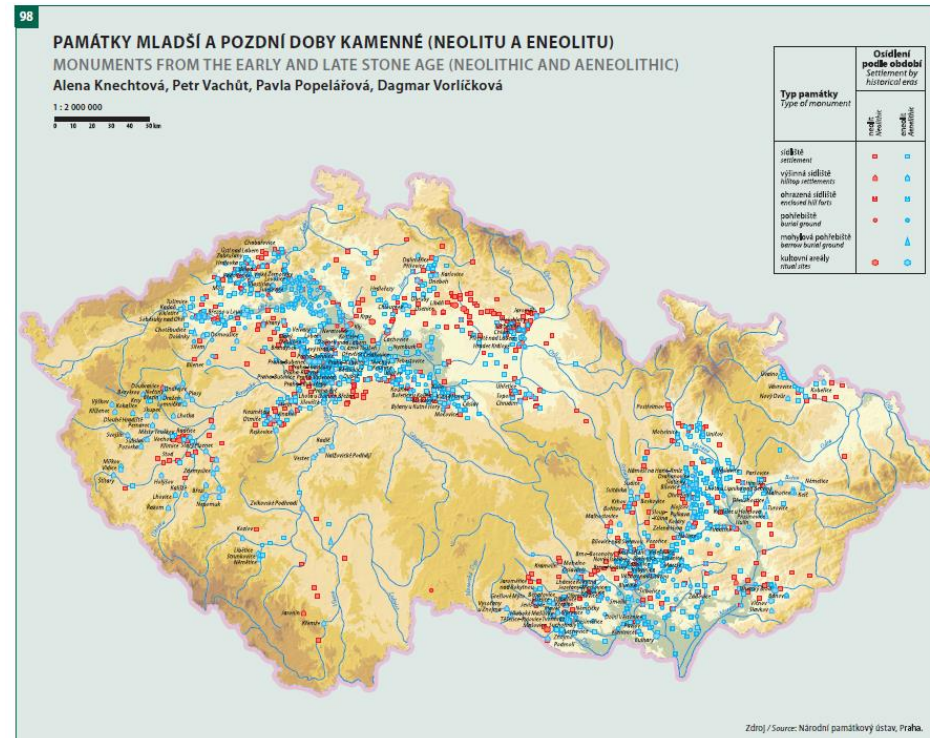
- Řada autorů (např. Vera 2000, Konvička et al. 2004, Ložek 2007) zdůrazňuje možný vliv divokých velkých herbivorů (např. pratur, zubr, divoký kůň) na udržování bezlesí → teorie pastevní savany
- Lesní požáry
  - Hypotéza **požárového klimaxu** na Křivoklátsku (Pokorný in Kolbek 2003) a Dokesku (Novák et al. 2012)
  - Oheň jako **možný hlavní nástroj lidí** (mezolitiků, ale i pozdějších kultur) **pro přetváření přírodního prostředí** (Mason 2000, Kuneš et al. 2008)
  - Hypotéza **role přirozených požárů** v lesostepních oblastech pro **koexistenci dubu a stínomilných dřevin** (Chytrý et al. 2010) a pro udržování diverzity stepních luk v klimatických podmínkách příznivých pro les v Bílých Karpatech (Novák et al. 2019)
- **Extrémní stanovištní podmínky:** přežívání světlo milných druhů v některých oblastech (např. v lesostepních oblastech SZ Čech a JV Moravy) nebo na extrémních stanovištích
- **Přirozená lesní dynamika:** přežívání druhů na přirozených světlinách?



Vértés, Maďarsko – dolomitový fenomén

# Neolitické osídlení

- Od počátku poměrně rozsáhlé a husté osídlení teplejších a sušších oblastí → tzv. stará sídelní oblast
- Pěstování plodin
  - Zejména pšenice dvouzrnka (*Triticum dicoccum*), vysévána snad spolu s jednozrnkou (*T. monococcum*)
  - Dále častěji hrách, čočka, len, možná mák
  - Segetální (plevelná) stanoviště, úhory
- Pastva dobytka
  - Mezi chovnými zvířaty převažoval hovězí dobytek, dále ovce/koza a prase; zastoupení prasete se zřejmě postupně zvyšovalo
  - Pastviny, pastevní lesy
- Vypalování, klučení (odlesnění s odstraněním pařezů), těžba dřeva, sklizeň letniny (objemové krmivo tvořené sušenými koncovými větvemi stromů s listím) -> sekundární antropogenní bezlesí a řídkolesí, pařeziny



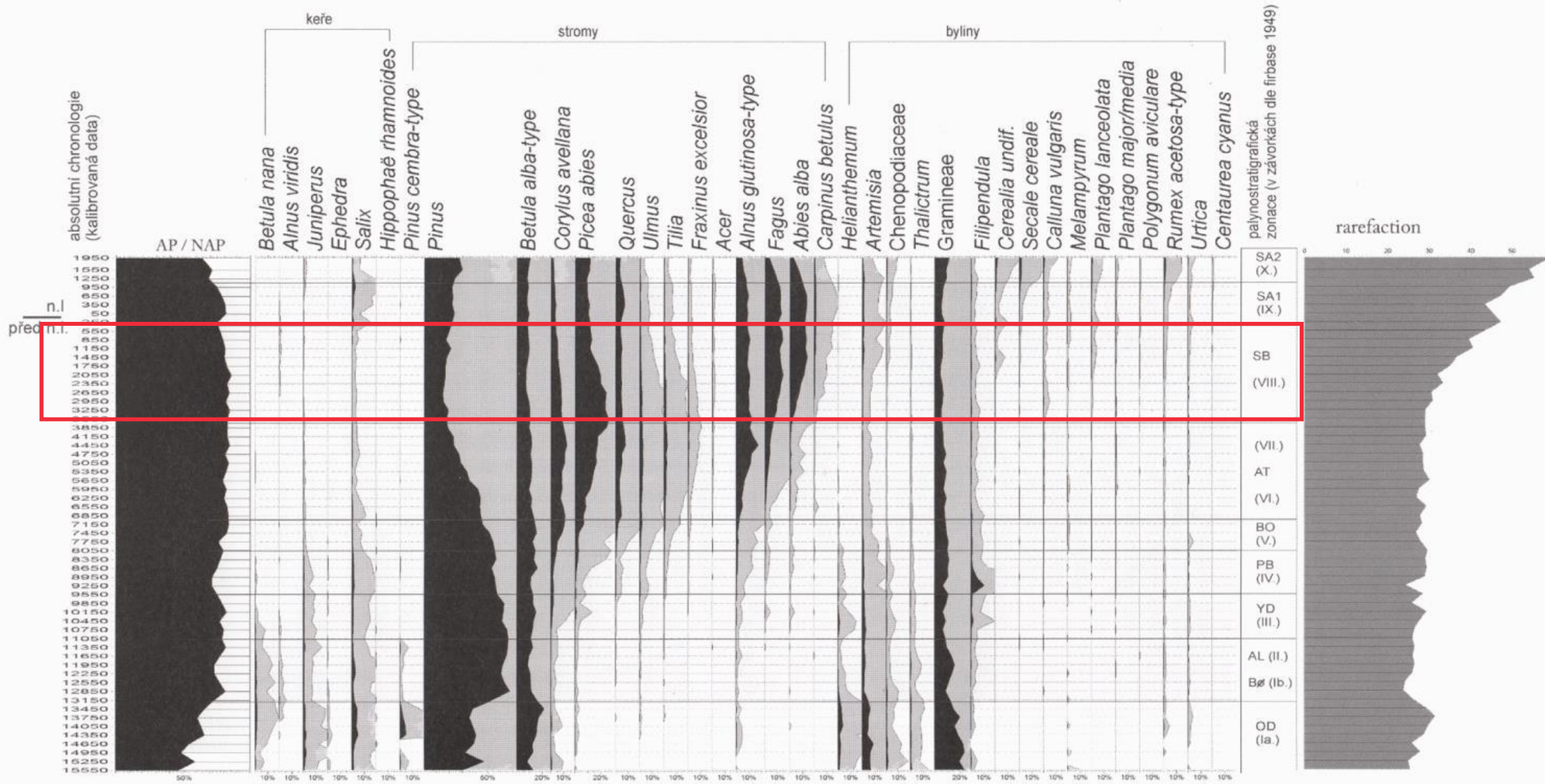
# Subboreál (5,2–2,6 ka BP)

- Klima subboreálu je rozkolísané, ale sušší než v atlantiku a ochlazuje se
- **Dvoukolejný vývoj krajiny** (v nížinách odlesnění × v horách šíření lesa)
- V nižších polohách stále výraznější vliv člověka na krajinu (doba bronzová) – orba a intenzivní pastva
- V doubravách ustupují dosud hojně přimíšené druhy (jilm, lípa, líska) a nastupuje habr (*Carpinus*)
- **Acidifikace krajiny** (pasení lesů, vytlačování ušlechtilých listnáčů bukem?)
- Ve středních polohách se začíná šířit buk (*Fagus*) a jedle (*Abies*) → formují se vegetační stupně, jak je známe dnes
- V horách smrk (*Picea*) → ustupuje bučinám do vyšších poloh



# Česká republika - "průměrný" pylový diagram pro celé území.

Založeno na databázi PALYCZ.



Pokorný (2011)

## Subatlantik (2,6–1,4 ka BP)

- Zvlhčení klimatu, mírné ochlazení, klima se blíží dnešnímu s menšími výkyvy
- Rozmach bukojedlových lesů

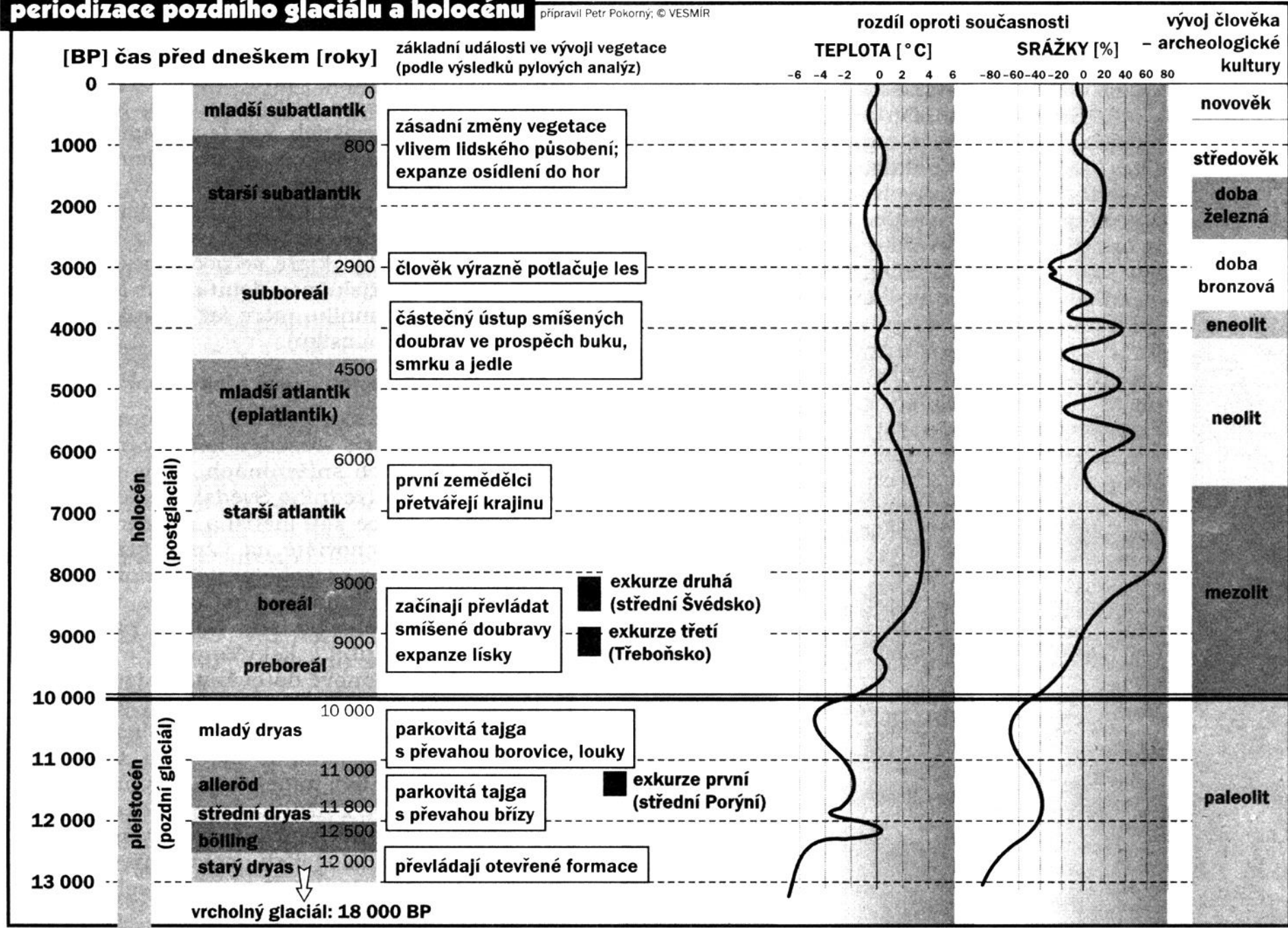
## Subrecent (od pádu Říše římské)

- V prvním tisíciletí našeho letopočtu řídne ve střední Evropě osídlení, dochází k expanzi lesa, řada dříve osídlených míst je opuštěna (stěhování národů)
- Pokračuje expanze buku a jedle ve středních a vyšších polohách na úkor smrku; další šíření habru v nižších polohách
- Po nové kolonizaci člověkem v raném středověku rapidní ústup lesa v nižších a později i středních a vyšších polohách, šíření pionýrských dřevin (*Pinus*, *Betula*, *Populus*, *Corylus*, *Juniperus*), intenzivní sedimentace nivních hlín, růst vlivu zemědělství, vznik lesních kultur
- Středověké klimatické optimum × malá doba ledová



# periodizace pozdního glaciálu a holocénu

připravil Petr Pokorný; © VESMIR

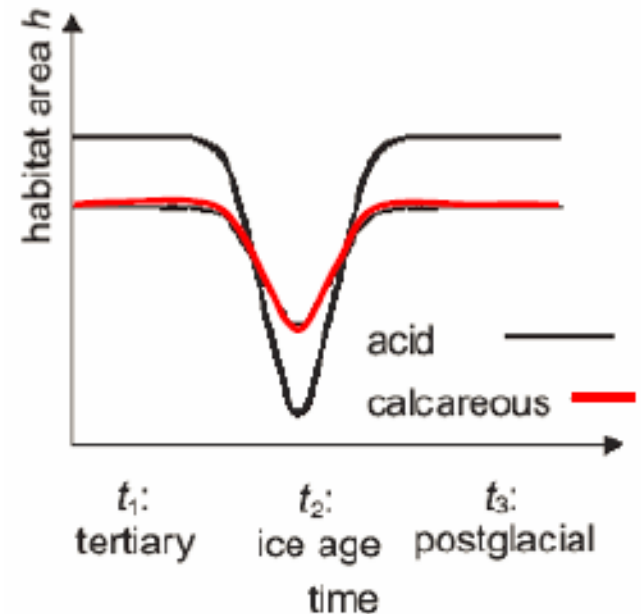
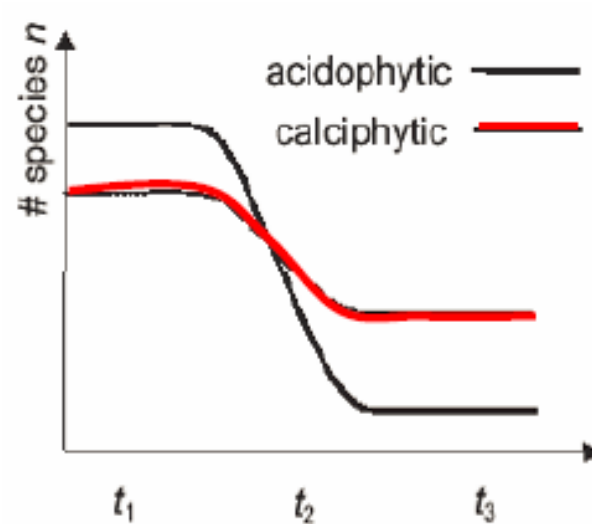
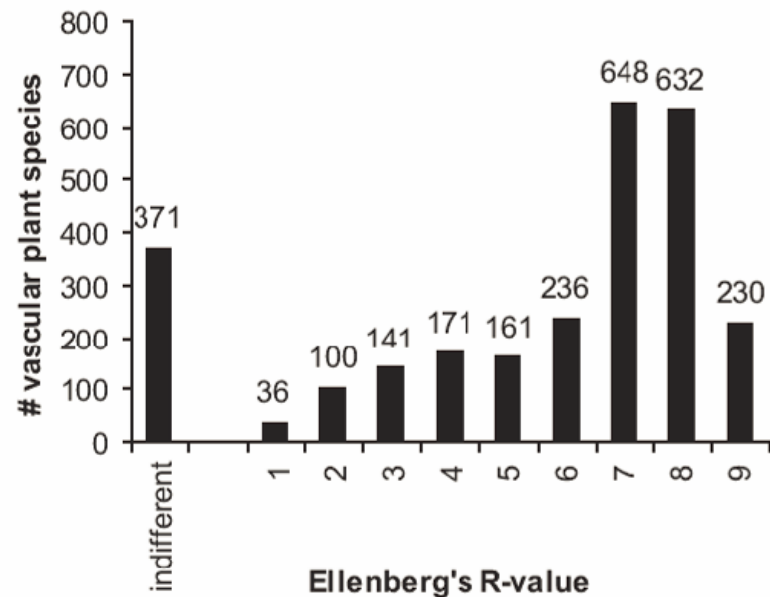


# Důsledky historických procesů



# Podíl kalcifytů ve středoevropské flóře

- Adaptace rostlin k chemismu půd
  - Ve střední Evropě převažují rostliny adaptované na zásadité půdy i přes to, že většina současných stanovišť je spíše kyselých



Ewald (2003)

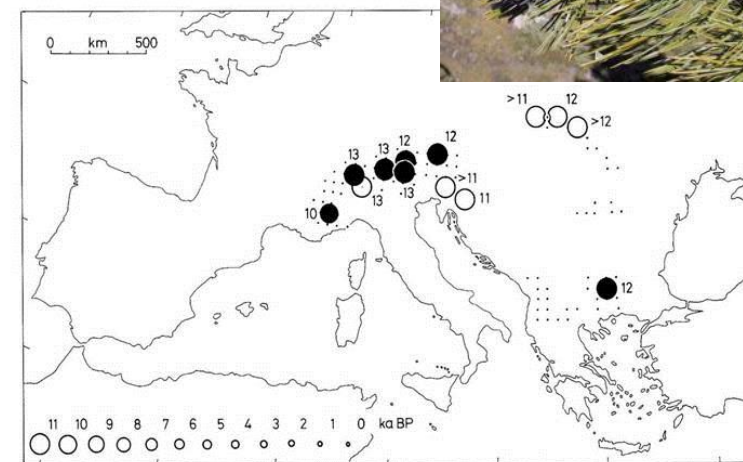
# Glaciální relikty I

- **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) a České kotliny
- Dnes nejbliž 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 podpořena nálezy několika pylových zrn v recentně analyzovaných profilech (Dudová et al. 2012, 2014) a historickými údaji o používání modřínového dřeva v regionu v 16. století (Nožička 1962).



Lang 1994

# Glaciální relikty II

- **Břıza trpasličí (*Betula nana*)**
  - Dnes jde ve středoevropské květeně o typický relikv glaciální flóry (rašeliniště Šumavy, Krušných a Jizerských hor)

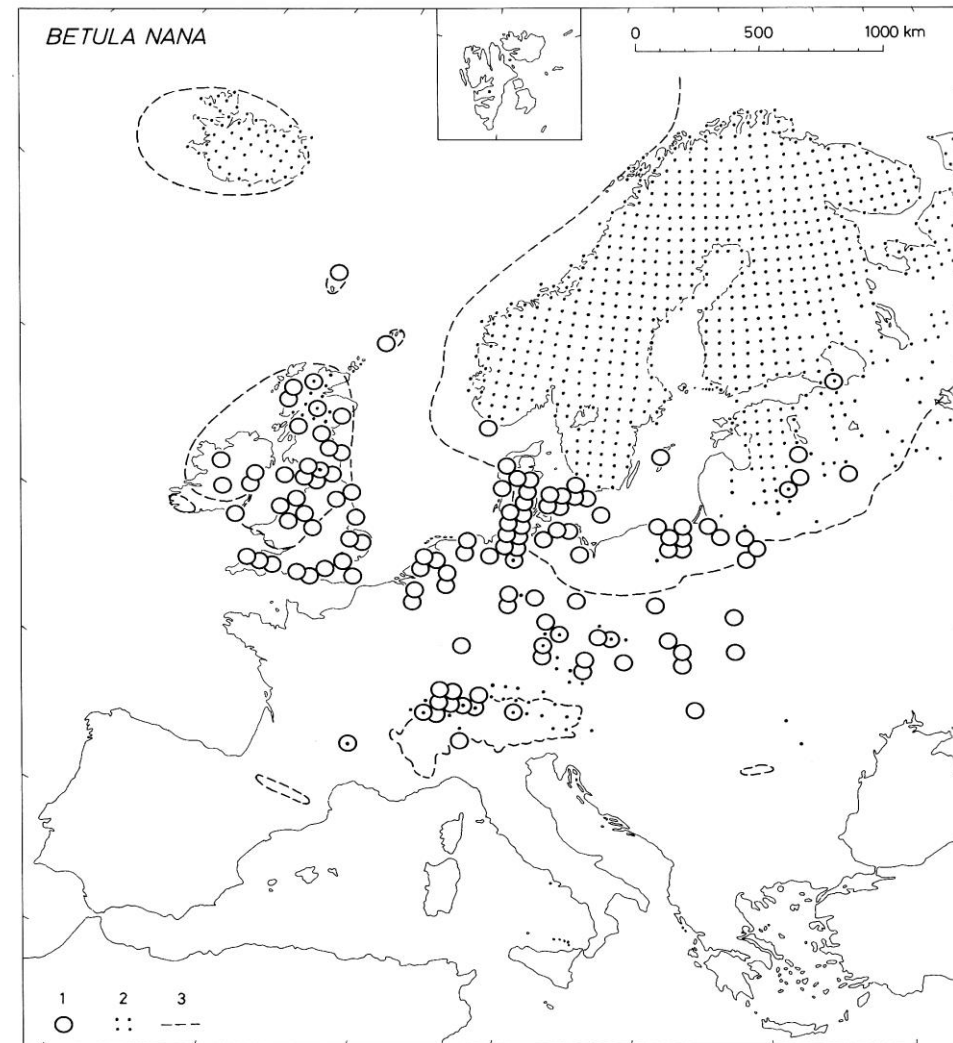
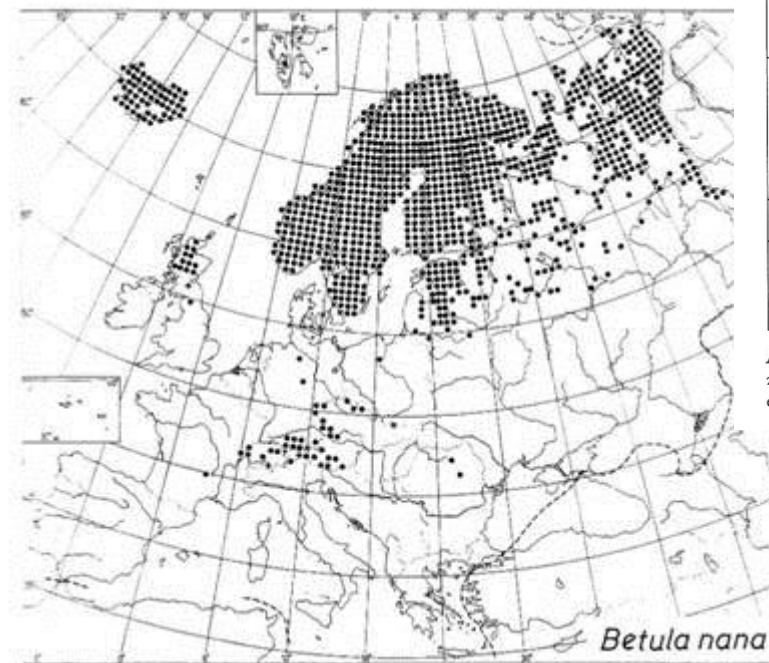
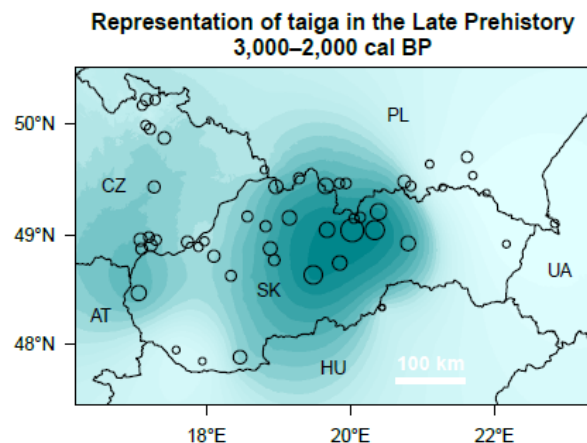
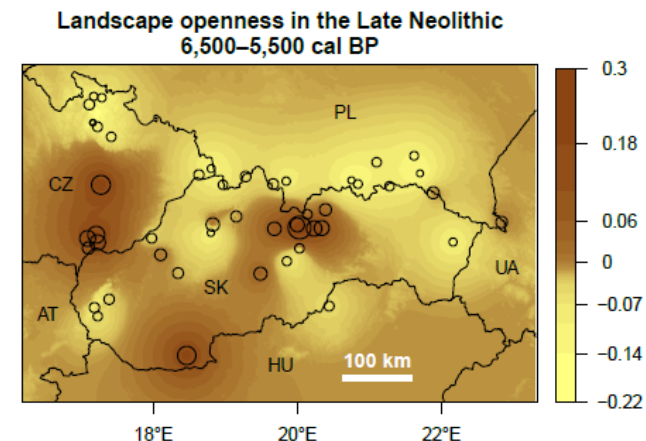
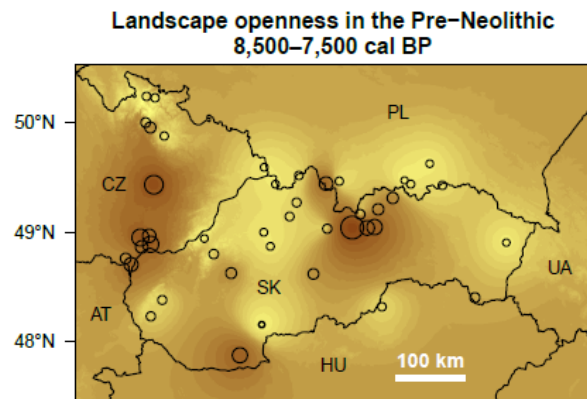
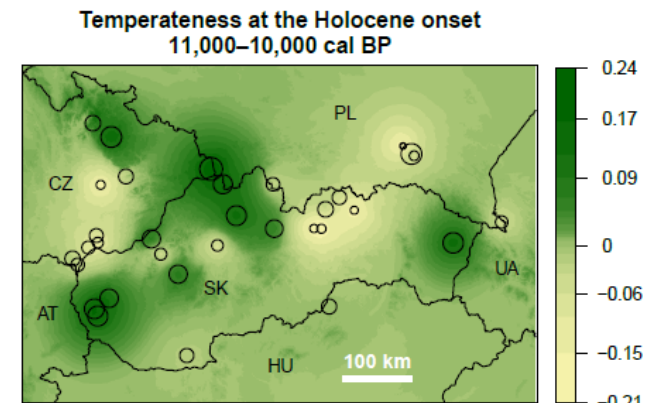
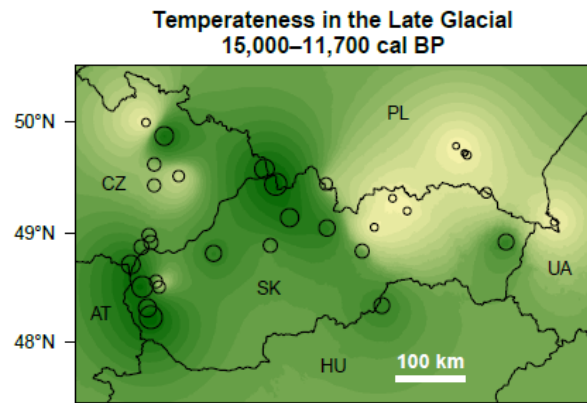


Abb. 6.4-2. *Betula nana*. Spätquartäre Großrestfunde und heutiges Areal. 1: Funde aus dem Pleni- und Spätglazial, sowie aus dem frühen Holozän. 2: Heutiges Areal (vgl. Abb. 6.4-1). 3: Maximalausdehnung der Weichsel-Ver eisung. Unter Verwendung einer Karte von TRALAU (1963b), ergänzt.

Lang (1994)

# Současná diverzita středoevropských lesů a trávníků

- Hotspoty současné diverzity rostlinných společenstev se často vyskytují v oblastech s dlouhou kontinuitou daného společenstva
- Historická distribuce společenstev vyjádřena pomocí pylových dat pro kritická období pozdního glaciálu a holocénu
  - Glaciál (pozdní) pro světlé lesy → glaciální refugia temperátních druhů
  - Střední holocén pro stepní trávníky → interglaciální refugia stepních druhů
  - Doba bronzová (intenzivní šíření buku v horách) pro stinné jehličnaté lesy (tajga) → interglaciální refugium tajgových druhů

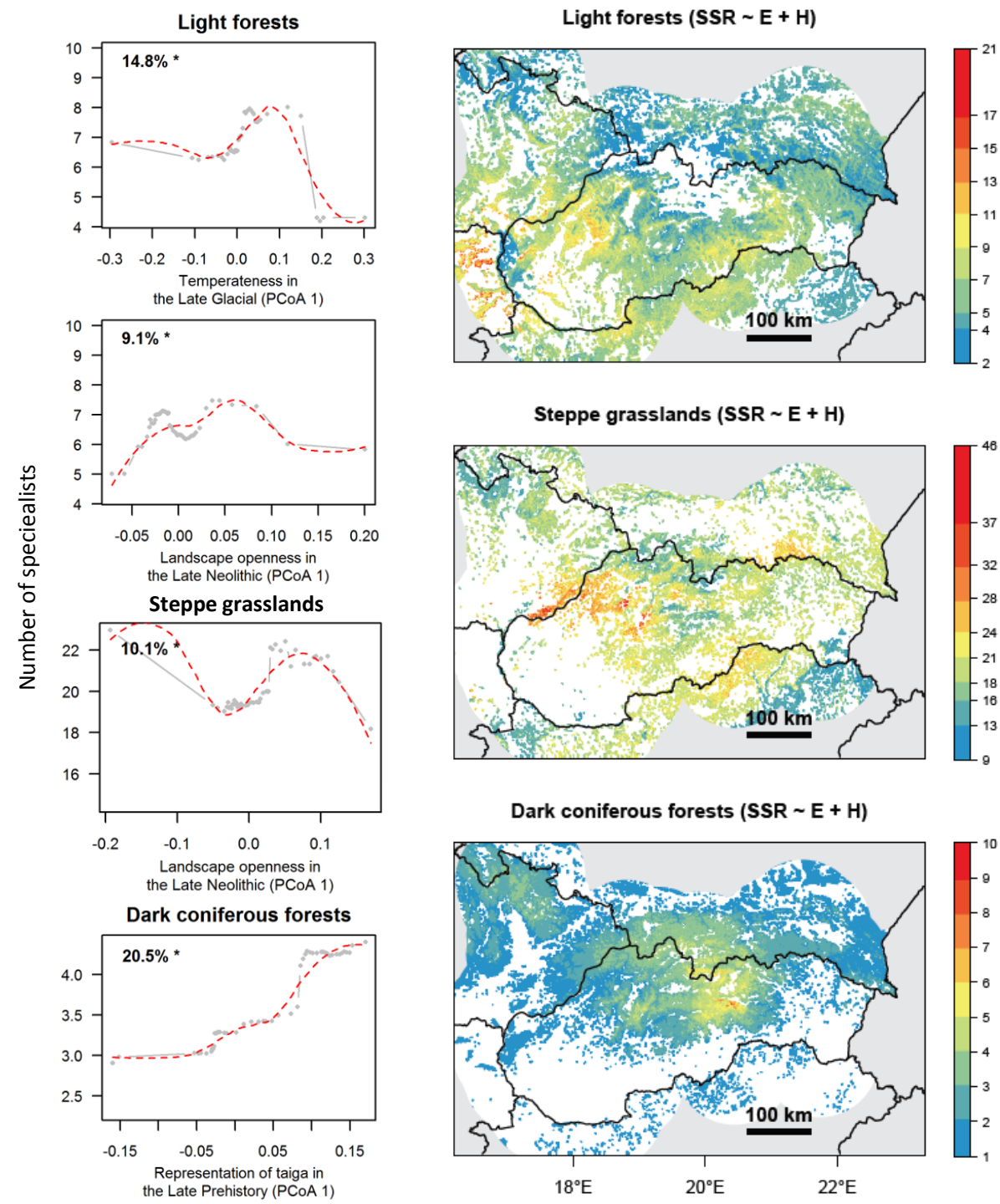


zimozel severní (*Linnaea borealis*)

# Současná diverzita středoevropských lesů a trávníků

- Světlé lesy
  - Vliv refugií temperátních druhů i druhů stepních
  - Temperátní druhy přežívaly glaciál ve světlých lesích (nebyly podmínky pro vznik tmavých lesů)
  - Dnešní světlé lesy jsou zároveň bohatší na okraji historických stepních oblastí → prolínání temperátních lesních druhů a stepních druhů tolerujících určitou míru zastínění
- Stepní trávníky
  - Vliv refugií stepních druhů (otázka kontinuity stepí v holocénu)
  - Současné stepní trávníky jsou bohatší na okraji historických stepních oblastí → nejvyšší diverzita stepí je ve vlhčích oblastech
- Tmavé jehličnaté lesy
  - Vliv refugií druhů tajgy
  - Vyšší diverzita je tam kde tajga dominovala v průběhu celého holocénu (Vysoké a Nízké Tatry, Velká Fatra)
- Silnější vliv historie na specialisty

Divíšek et al. (under review in JBI)



A to je vše přátelé...

Poděkování patří Roldovi, Horsičovi a Milanovi za poskytnutí učebních materiálů 😊 Díky!