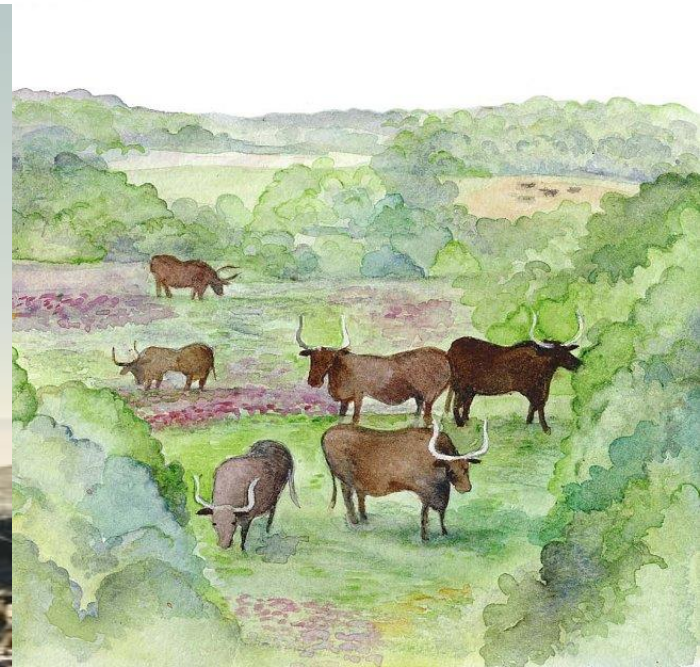


Příroda ve čtvrtohorách



Michal Horsák & Jan Roleček

UBZ PřF MU, Brno

Glaciální refugia rostlin a živočichů: jižní vs. severní kryptická



Quaternary Science Reviews 23 (2004) 2349–2387



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

Katherine J. Willis^{a,*}, Tjeerd H. van Andel^b

^aSchool of Geography and the Environment, University of Oxford, Mansfield Road, Oxford OX1 3TB, UK
^bDepartment of Earth Sciences, Cambridge University, Cambridge CB2 3EQ, 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 palaeontologists, biogeographers, archaeologists and geneticists alike. In particular, where species survived in isolated 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 illusive 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, palaeoclimatic modelling and genetic research is starting to suggest that the traditional paradigm that trees were restricted to southern Europe and in particular the three southern peninsulas (Iberian, Italian and Iberian) during the full-glacial is questionable. This is backed by increasing evidence, including 151 ¹⁴C-dated and identified pieces of macrofossil charcoal wood from 40 localities in central and eastern Europe to indicate that during the last full-glacial populations of coniferous and some deciduous trees grew much further north and east than previously assumed. This paper reviews the fossil evidence and considers its genetic, genetic and palaeoclimatic 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 ~32–16 ka BP in Greenland our evidence shows that conifers as well as some broadleaf trees were continuously present throughout their interstadial/interstadial cycles 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 (~37–16 ka BP), the most probable location for cold-stage refugia of temperate tree taxa was in southern Europe (Frimand and Troll, 1952), many researchers have looked to these locations for evidence of refugial populations (e.g. Huntley and Birks, 1983; Bennie et al., 1991; Willis, 1992; Tsaliki, 1993; Willis, 1994; Fuller et al., 1996; Carlini, 2002; Tsaliki 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 environment of

these regions and their ability to supply the necessary conditions for growth. Those included an ice-free and in some places permafrost-free terrain, a soil able to support woody vegetation, and a climate with extremes that did not exceed the physiological capabilities of 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 palaeoclimatic modelling (COHMAP, 1986; Wright et al., 1993) indicating that a steep climatic gradient existed across southern Europe at 21 ka BP.¹ This modelling

¹The notation ka BP stands for calendar dates (see also, D. T. T. OSL, last 1000 years) and calibrated ¹⁴C dates in millennium (cal ka) before present (BP). Where appropriate ¹⁴C years are appended in brackets (e.g. 10 ka ¹⁴C yr bp) to specific dates. Calibration with CALIB (Stuiver and Reimer, 2003) available from the CalPal website, <http://www.calpal.de>.

*Corresponding author. Tel.: +44 1845 273191.
E-mail address: kathy.willis@geog.ox.ac.uk (K.J. Willis).

Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota

John R. Stewart and Adrian M. Lister

Viewed from a geological perspective, present-day animal and plant communities in many parts of the world have a remarkably short history. The environmental revolution at the end of the Pleistocene, a mere 10,000 years ago, triggered major shifts in the ranges of species and hence composition of refugia. Increasing evidence suggests that the well-studied European southern and eastern refugia for thermophilous animal and plant taxa were supplemented by cryptic refugia in northern Europe during the Late Pleistocene. These northern refugia would have been in areas of sheltered topography that provided suitable stable microclimate, and an outdoor particle epoch in the human glacial maximum assemblage of the Late Pleistocene. They also have implications for phylogeography and speciation.

Evidence from several disciplines has shown that the principal home of unglaciated northern Europe, Asia and North America during the Late Pleistocene 'cold stages' (see Glossary; Fig. 1) was a largely treeless vegetation type known as steppe-tundra.² Temperate-adapted, woodland species must have survived these long, unfavourable episodes in refugial areas, before expanding their ranges in the present interglacial as they had in previous ones. For taxa that recolonized northern and central Europe at the start of the present interglacial (the Holocene; Fig. 1), it has been assumed that their cold-stage refugia were all distantly located either in Mediterranean Europe or eastern or southern Asia. However, recent studies, including work on fossil plant and vertebrate remains, imply that the role of Quaternary refugia in Europe might be more complex in northern latitudes than many currently believe.³

In particular, work by Willis et al.⁴ indicates that temperate refugia in Europe during cold stages might not have been restricted to the three southern peninsulas (Iberia, Italy and the Balkans),⁵ because tree taxa were undeniably present in central Europe in areas such as Hungary during the Last Ice Age⁶ (Fig. 2; Table 1). A series of macrofossil records indicates the continuous presence of coniferous woodland there not only through the red-stained mid period 36–24 kyr BP (thousands of radiocarbon before present), but also into the thumescence-ice-coupled maximum between 29–17 kyr BP (Fig. 1). Similarly, charcoal of young *Taxus baccata* and *Sorbus sp.* *Pinus sylvestris* from Moravia, Slovakia, give a

radiocarbon date of c. 18 kyr BP.⁷ The record of *taxus* is particularly significant because it is a temperate species that is today native to oceanic seas of central and southern Europe.

Temperate refugia appear also to have existed further north, as indicated by a radiocarbon date of 13 kyr BP on oak *Quercus* sp. charred from Trou Chaleux, Belgium.⁸ This date falls within the Baling interstadial (Fig. 1), a time windowed by pollen and beetle studies to have been warm but cooler than the last interglacial.⁹ However, the Belgian charcoal record, together with others from the region, corroborates the existence of refugia proposed on the basis of pollen studies.¹⁰ In keeping with these results, the fossil leaves and fruit of oak, elm *Ulmus* spp., hazel *Corylus* spp. and alder *Alnus* spp. from the Scandes Mountains, Sweden, dated between 8500 and 8000 yr BP (Ref. 12), suggest that these trees arrived immediately after deglaciation. This contrasts previous interpretations from pollen analysis for the Scandes Mountains, which suggested an exclusively boreal (cold-climate) vegetation. The significance of the early arrival of these thermophilous trees in Scandinavia is that colonization probably occurred from small stands of trees close to the continental ice sheet rather than from the southern refugia that are usually implicated.¹¹ The estimated rates for thermophilous tree migration (typically 200–400 m yr⁻¹) are indicated¹² these would not have been time for their arrival in Scandinavia from southern or eastern Europe. This would be an example of *de novo* speciation¹³ – colonizations that exceed putative tree migration rates.

As stated by Willis et al.,⁴ the fact that pollen from plant macrofossil casts occurs south of the current macrofossil sites in the Scandes Mountains, Sweden, dated between 8500 and 8000 yr BP (Ref. 12), suggests that these trees arrived from long distances or recolonized from interglacial deposits.¹⁴ Instead, the pollen represent small isolated populations by quasi-palaeogeographical means is very difficult or even impossible, and has emphasized the important role of plant macrofossils.¹⁵ The problems are illustrated by studies on Late Glacial Minnesota, where local macrofossil indicated boreal forest to be present, leading to a question of pollen evidence for deciduous trees is probably restricted to long-distance transport (e.g. Nordström, Birks and Baks¹⁶ suggested that further macrofossil studies should be for thermophilous trees in possible refugia).

Many of the refugia in the Mediterranean region did not exist during the Last Ice Age. Some cold stages are dominated by grazing, odd-tolerant species, such as horse *Equus caballus*, reindeer *Rangifer tarandus*, reindeer

Schmitt and Varga *Frontiers in Zoology* 2012, 8:22
<http://www.frontiersinzoology.com/content/8/1/22>

FRONTIERS IN ZOOLOGY



REVIEW

Open Access

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

Thomas Schmitt^{1*} and Zoltán Varga²

Abstract

Some decades ago, biogeographers distinguished three major 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 Palearctic and only postglacial expansion to Europe and (iii) arctic and/or alpine elements with local distributions in the periglacial areas and postglacial retreat to the North and/or into the high mountain systems. Genetic analyses have unravelled numerous additional refugia of both continental and Mediterranean species, thus strongly modifying the biogeographical view of Europe. This modified notion is particularly true for the so-called Siberian species, which in many cases have not immigrated into Europe during the postglacial period, but most likely have survived the last or even several glacial phases, in extra-Mediterranean refugia in some climatically favourable but geographically limited areas of southern Central and Eastern 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 refugia.

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

Introduction

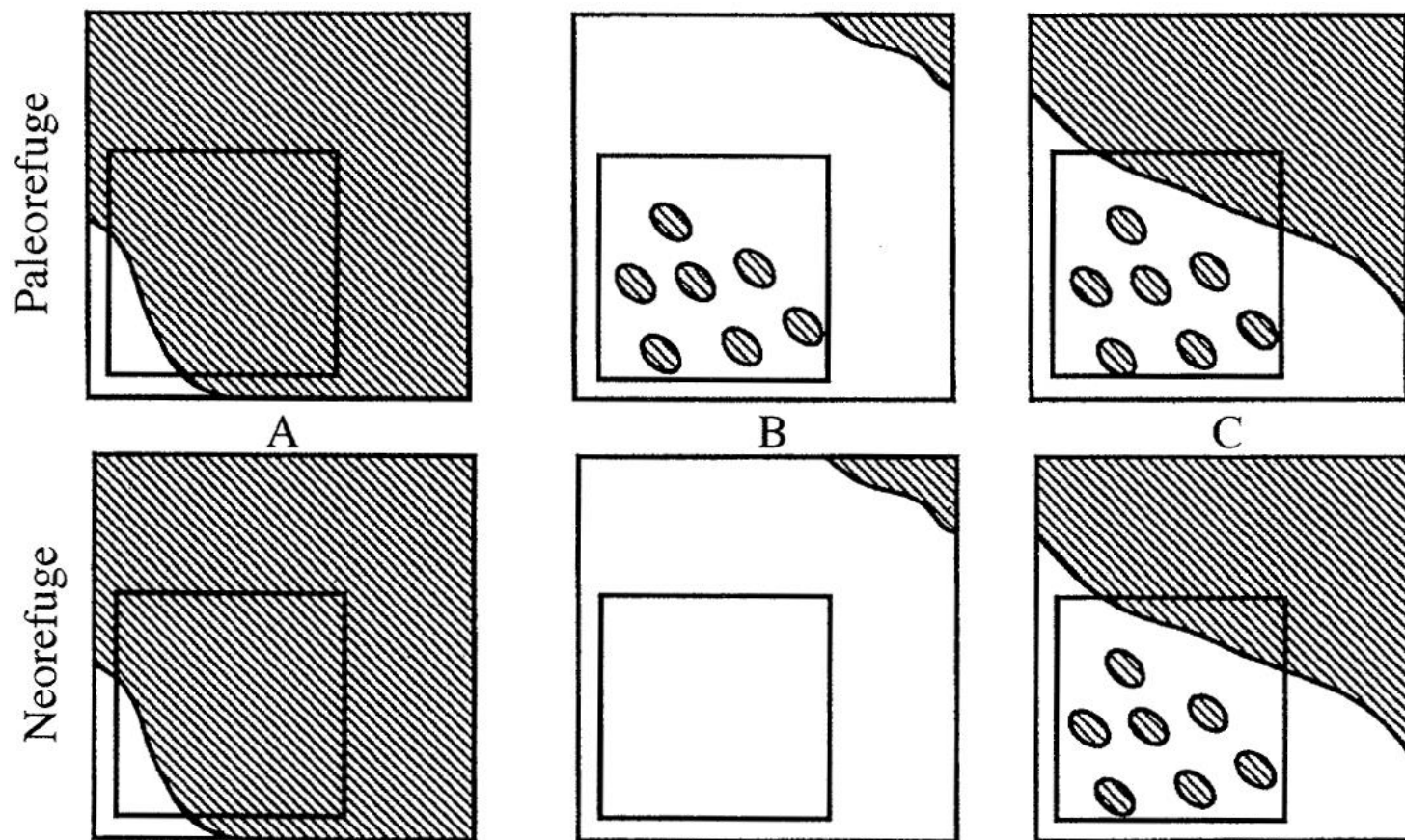
The biogeography of the western Palearctic is quite complex and therefore a fascinating and challenging research subject [1–3]. Scientists, even about 50 years ago, distinguished three major faunal components in Europe (Mediterranean, Siberian, arctic and/or alpine), but the interpretation of the underlying biogeographical processes behind these faunal elements has considerably changed since then, e.g. [8–15]. Furthermore, the understanding of climatic and other environmental conditions during glaciations has substantially deepened, e.g. [14–19]. By the time of de Lintin [4], the existence of Mediterranean faunal elements was largely acknowledged (e.g. the "holohemeric" faunal elements of Ref. [20]). 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: Areallimes [2]). Depending on the postglacial expansion out of these refugia and differentiation

¹ Corresponding author. Tel.: +49 3641 309-111; Fax: +49 3641 309-112; Email: tschmitt@biochem.uni-erlangen.de
² Email address: zoltan.varga@ecampus.ut.ac.ro
© 2012 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.



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* – nejižnější výskyty v Krkonoších a Nowotarské kotlině)
- velmi těžké je rozlišit relikty od výsadek = spontánních kolonizací nových stanovišť (mořské „relikty“ v jezerech – vidlonožec jezerní /*Mysis relicta*/)



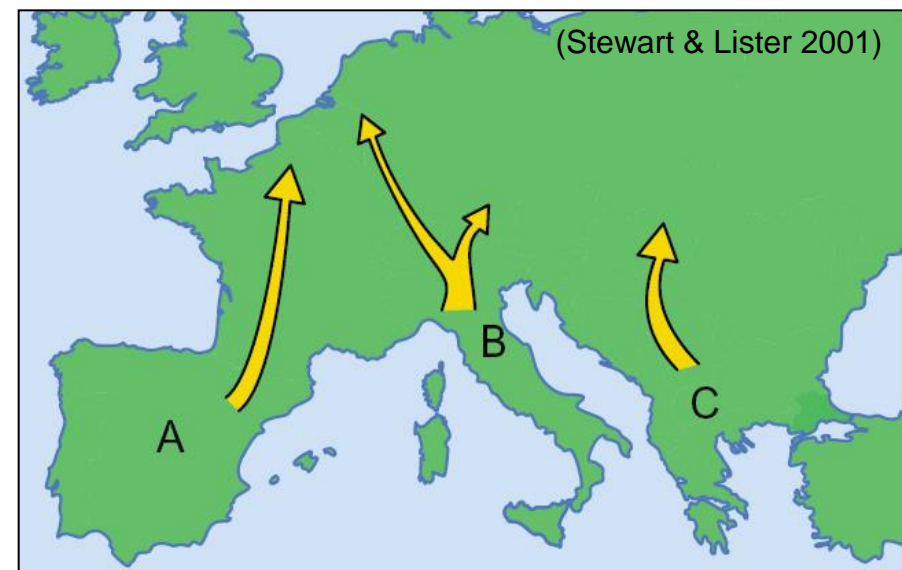
ostružiník moruška (Rubus chamaemorus) roste hojně v subarktických oblastech severní polokoule, jižní izolované výskyty na reliktních rašeliníštích jsou hodnoceny jako pozůstatky z rozšíření v glaciálu



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

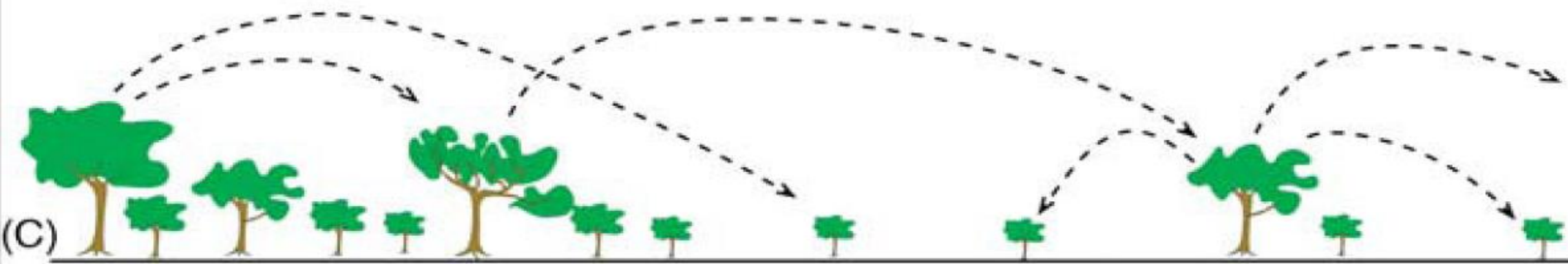
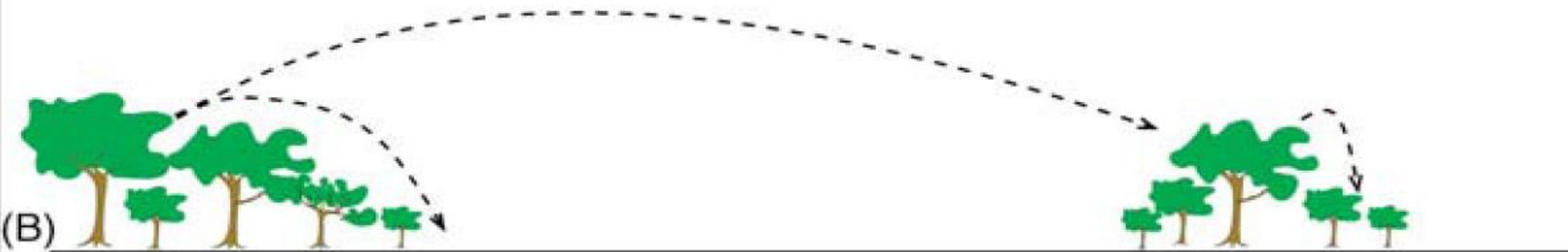
<i>Quercus</i> – dub	<i>Fraxinus</i> – jasan
<i>Ulmus</i> – jilm	<i>Fagus</i> – buk
<i>Tilia</i> – lípa	<i>Carpinus</i> – habr
<i>Acer</i> – javor	



Základní modely šíření dřevin

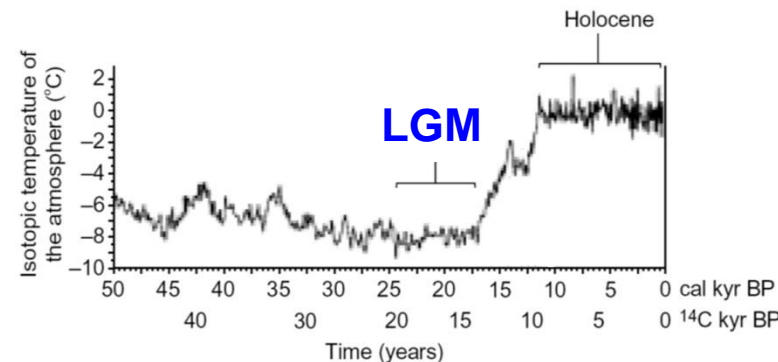
- (A) – frontální šíření
- (B) – z výsadkových populací (efekt zakladatele)
- (C) – nezávislé šíření z více refugií

- 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.) duby, bělozubka, čolci, medvěd

2.) ostřice prstnatá, norník rudý

3.) polární liška, lumíci

4.) bříza zakrslá, vrkoč severní

5.) zrnovka sprašová, pišťuchy

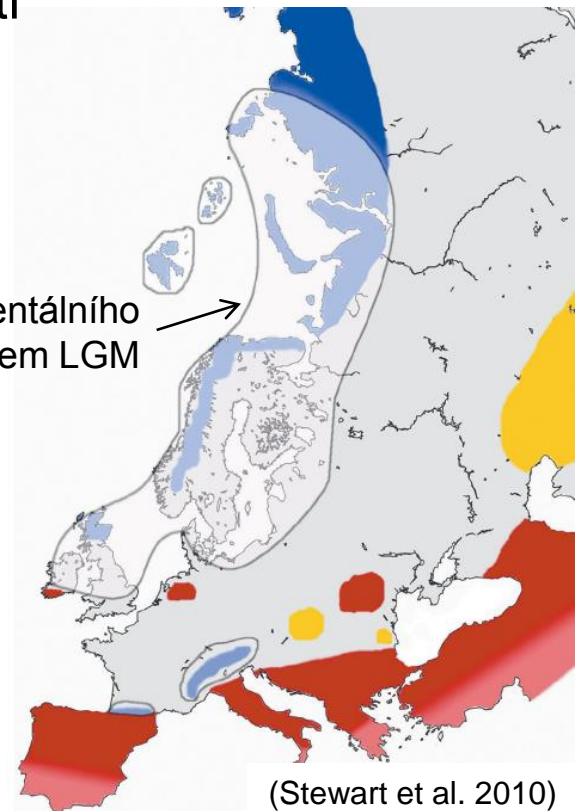
6.) rakytník řešetlakovitý, skřípinka

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



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 modesta*)



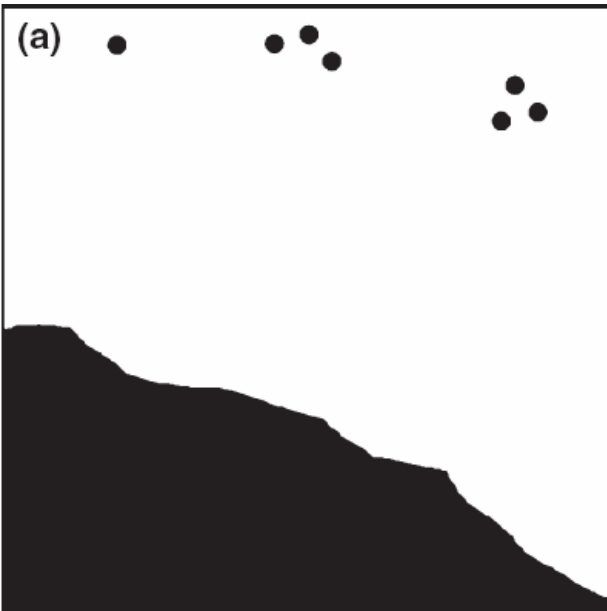
vrkoč Geyerův
(*Vertigo geyeri*)



Skrytá glaciální refugia – mikrorefugia?

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

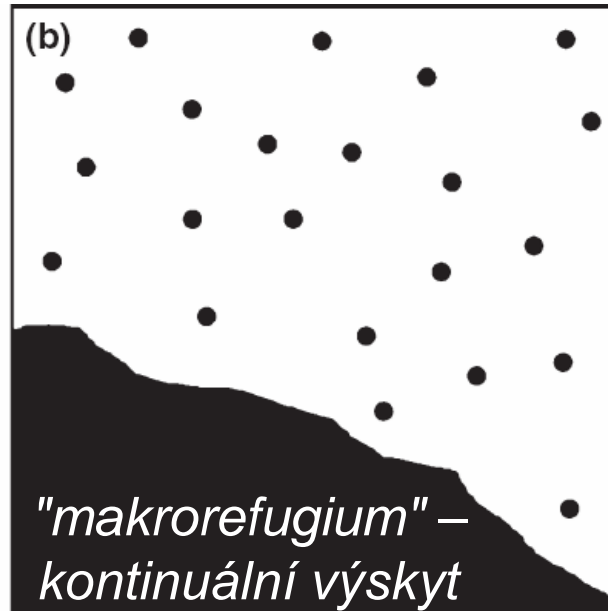
vzdálená



nunataky (smrk)



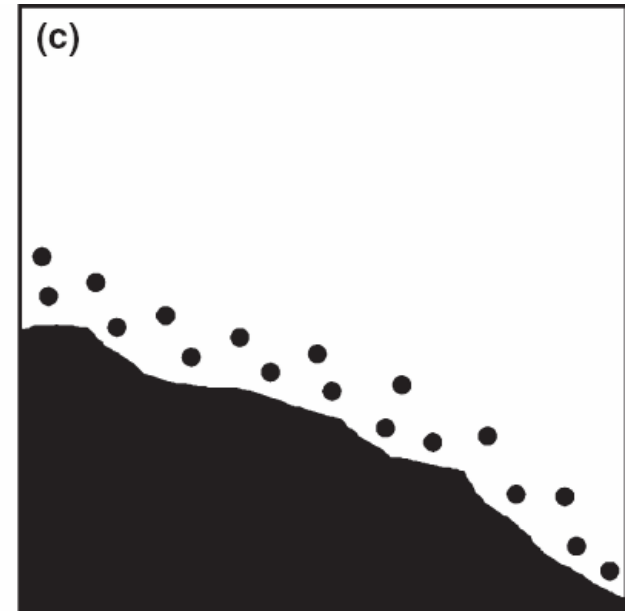
rozptýlená



Fagus grandiflora



okrajová



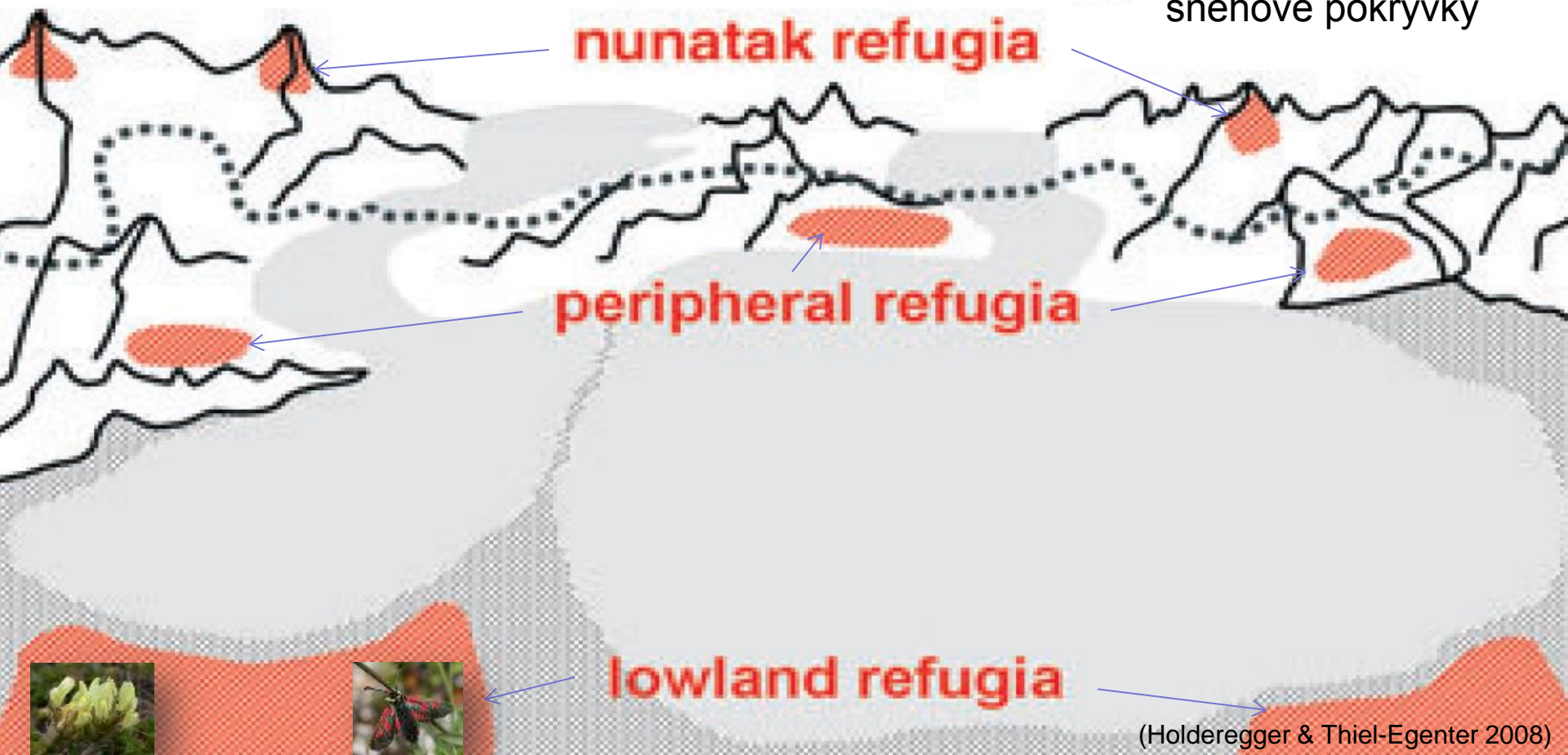
Fagus sylvatica



Horské systémy a jejich refugia

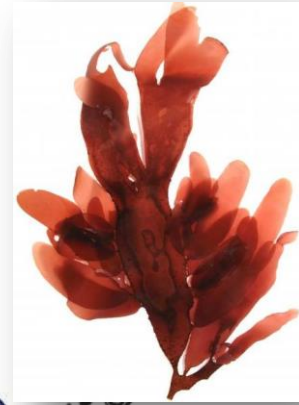
- tři typy glaciálních refugií horských systémů:
 - **nunataky** (např. strmé jižně orientované štíty)
 - **obvodová** (po okraji horského systému)
 - **nížinná** (v navazujících nížinách; např. vlnice ladní a vřetenuška horská v Alpách)

■ ledovce velkých údolí
■ nezaledněné nížiny
... dolní hranice trvalé sněhové pokrývky

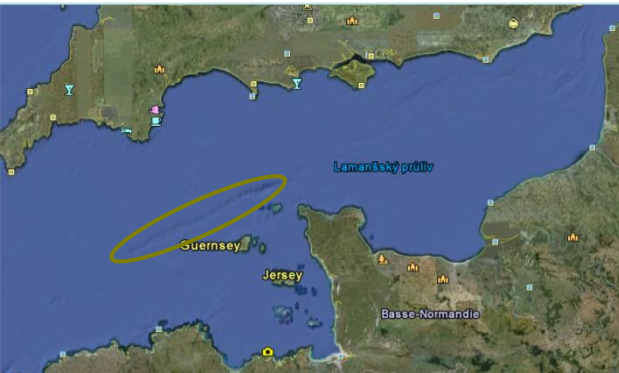


Detekce skrytých refugií - I

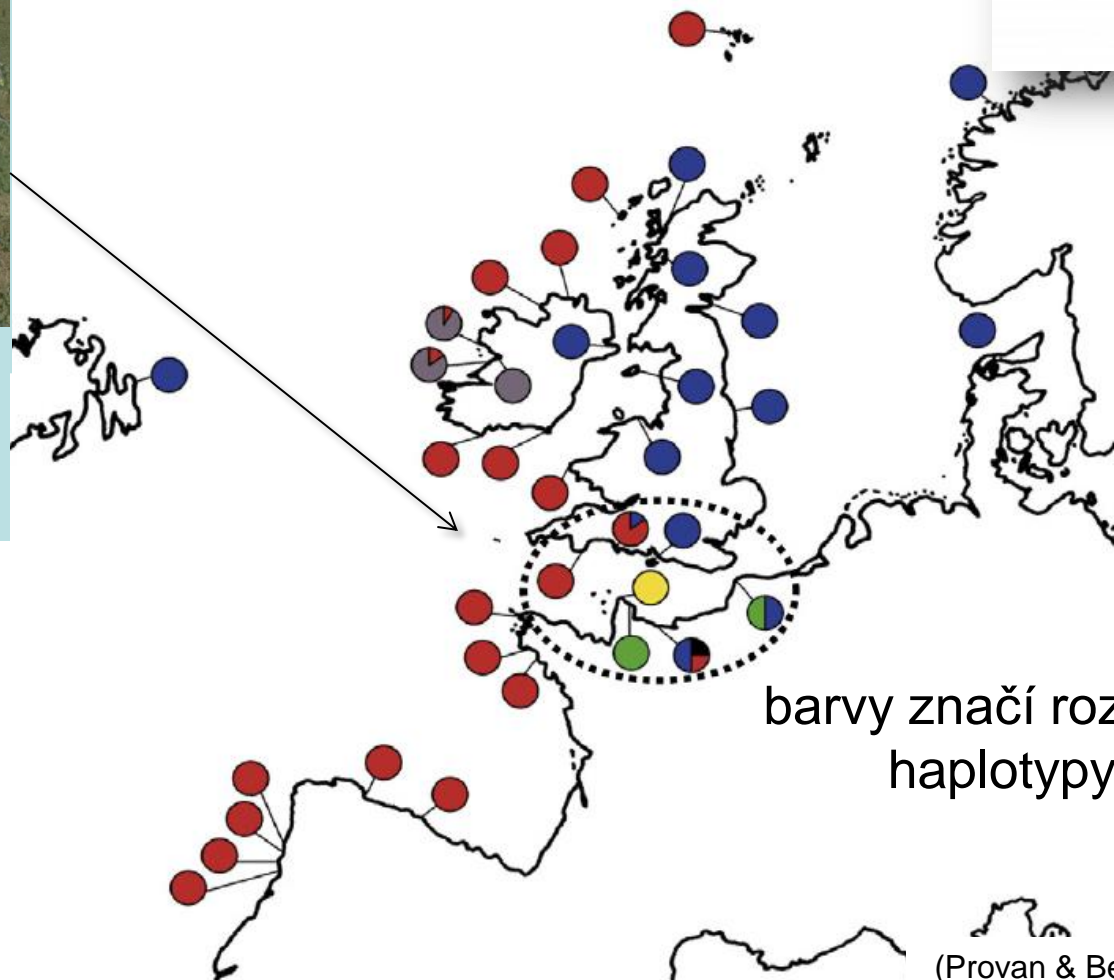
- fosilní nálezy náhodné, jen u skupin s fosilním záznamem
- fylogeografické studie – vyšší genetická variabilita v refugiích



ruducha *Palmaria palmata*



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



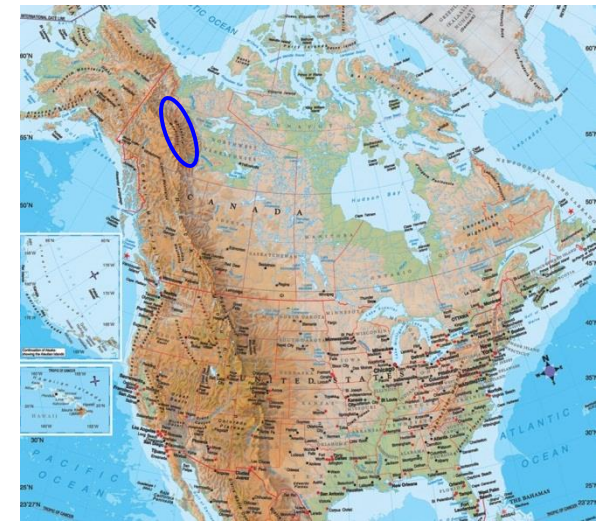
barvy značí rozdílné
haplotypy

Detekce skrytých refugií - II

- pomocí DNA izolované z fosilií (ancient DNA) – studium genetické diverzity vymřelých i současných linií
- uchování DNA až 100 000 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)

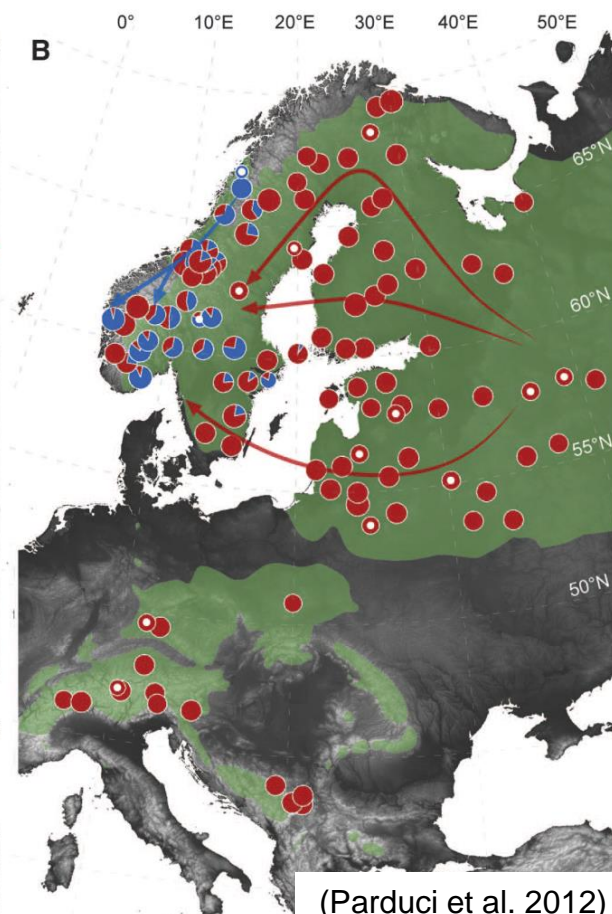
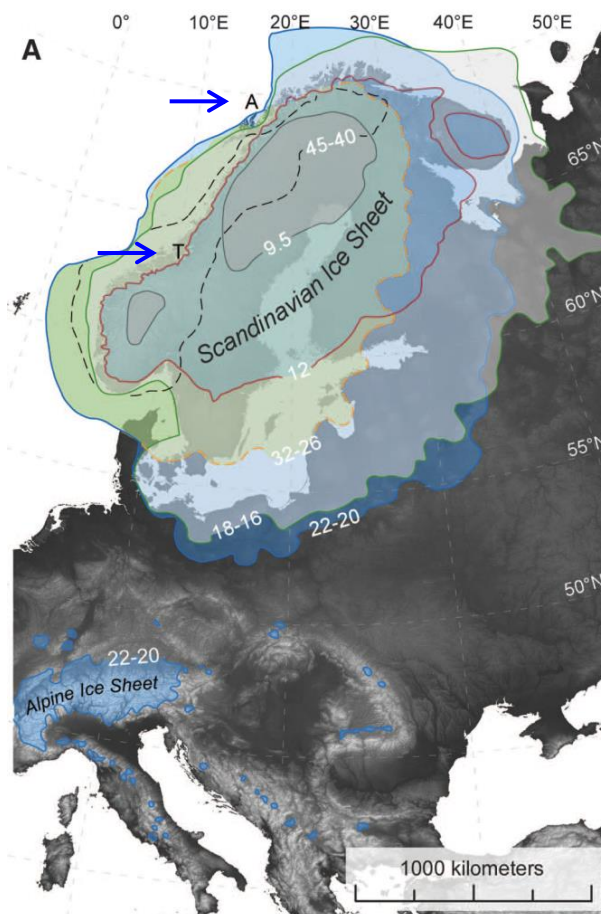
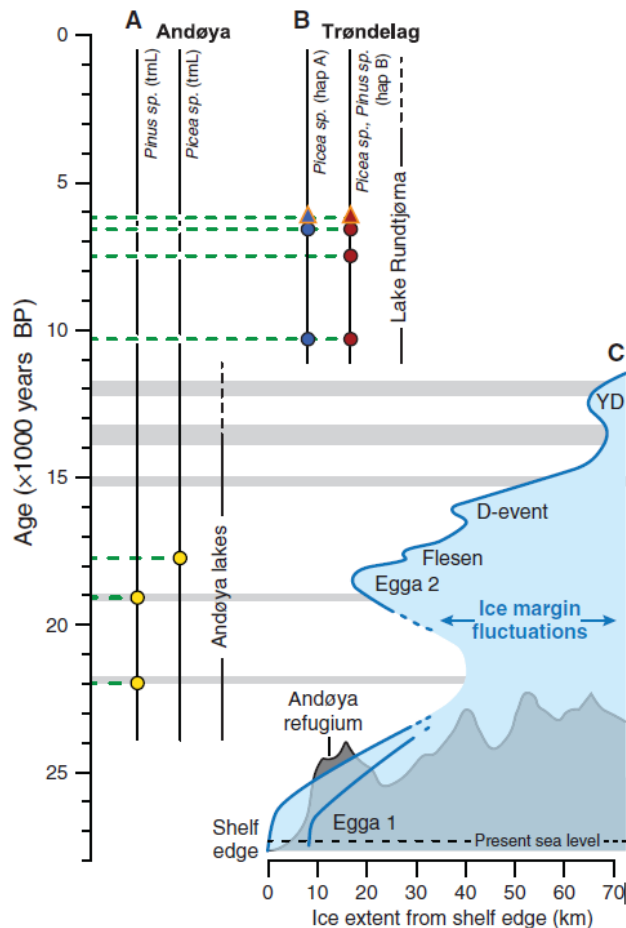


- Beringie – refugium pro severoamerické druhy
 - v době LGM pevninský most bez ledu,
 - srovnání rozšíření rostlin (švédský botanik Eric Hultén)
 - 1999: první fylogeografické doklady
- vysoká Arktida (Mackenzie Mts. v Albertě)
 - kanadské refugium



Detekce skrytých refugií - III

- 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**

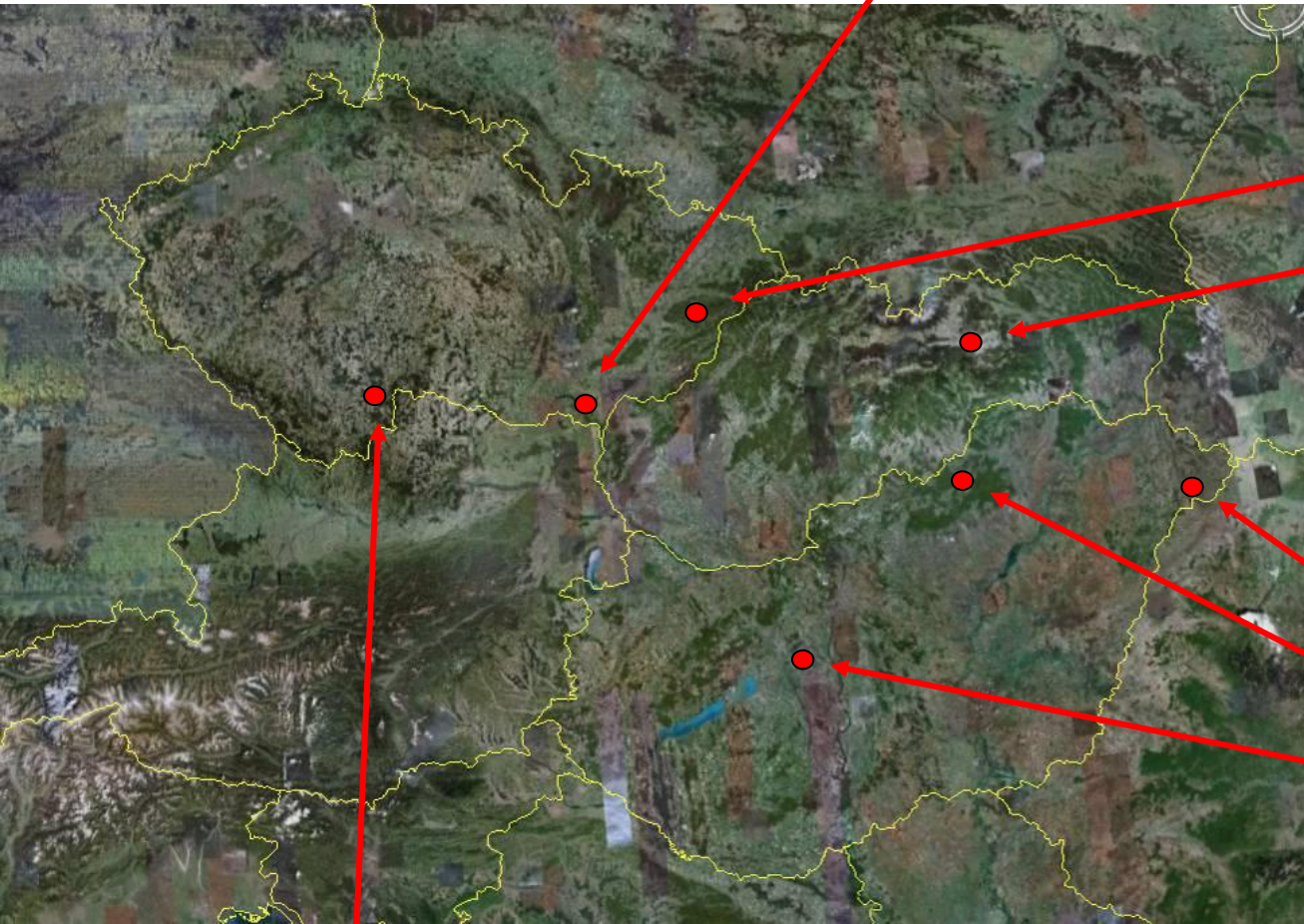


- zásadní pro šíření populací v klimaticky příznivých obdobích, pro některé druhy **mnohem důležitější než šíření z jižních refugií**

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

Sárrett

(Willis et al. 2000)

17-10 tis. let BP

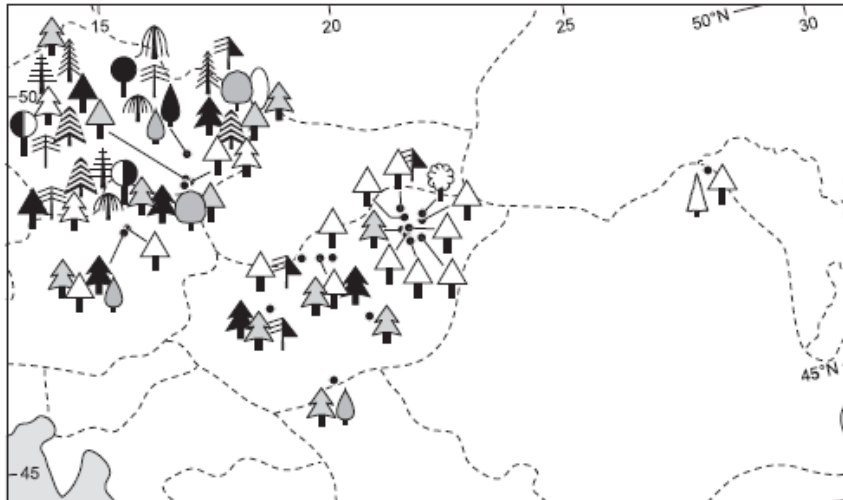
Pinus, Betula pendula t., Picea, Abies, Juniperus, Artemisia

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

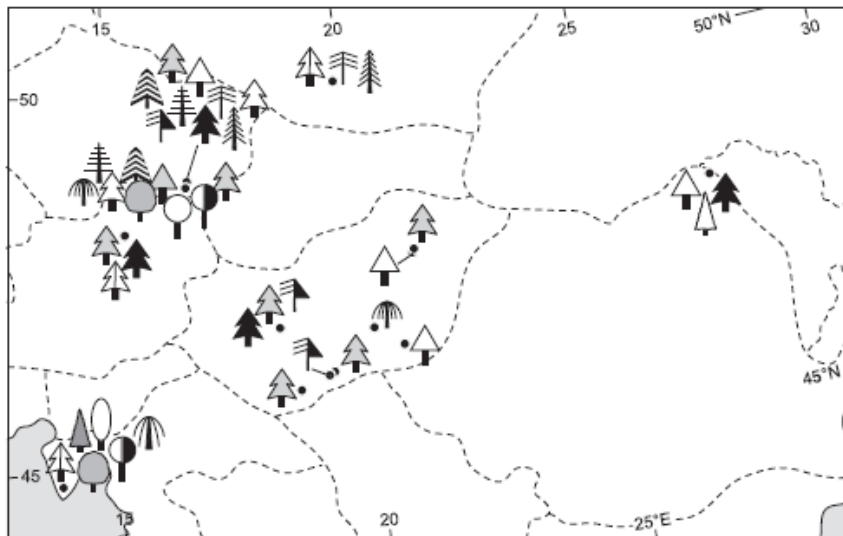
Fosilní dřevo z posledního glaciálu (uhlíky)

- 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>	

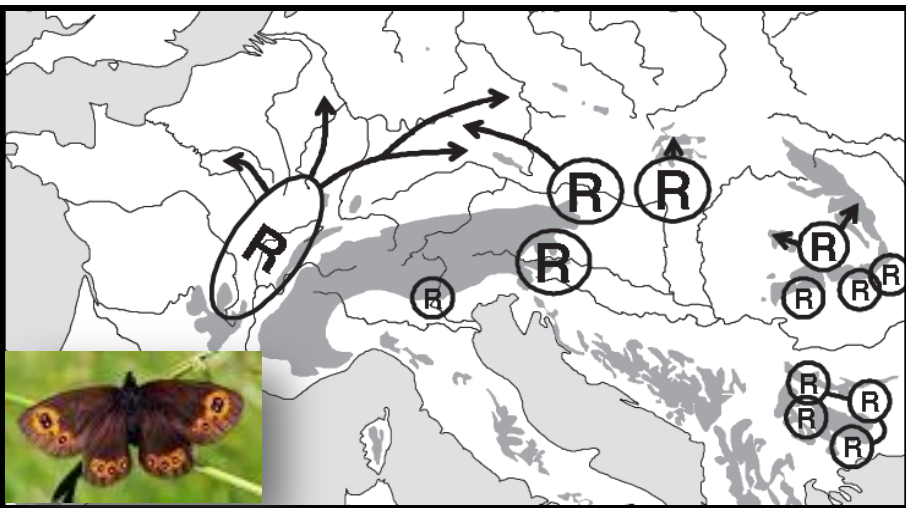
Existence karpatského refugia interglaciálních druhů

- 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 – zmiže 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*)

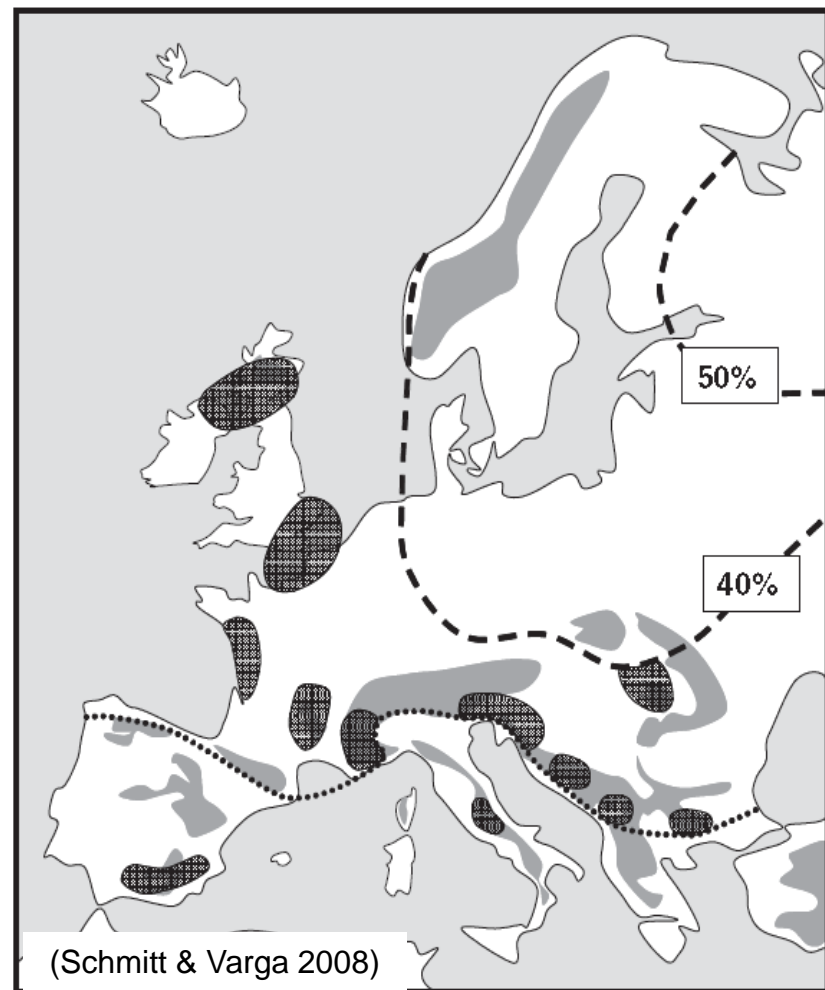


Okraje areálů kontinentálních druhů v Evropě – postglaciální šíření

- 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**



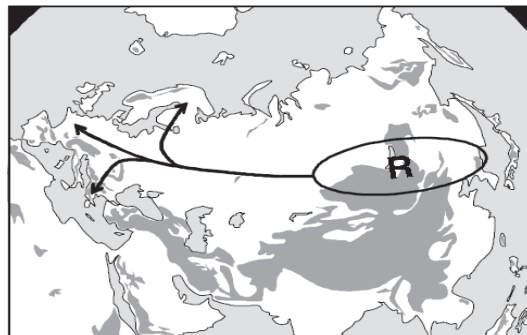
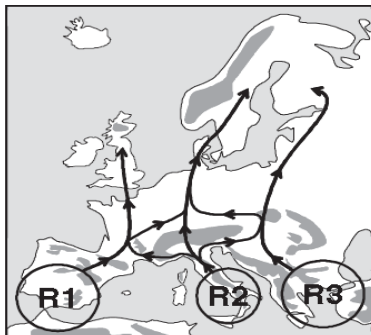
předpokládané rozšíření okáče rosičkového (Erebia medusa) během LGM a šíření v postglaciálu (šipky); typický kontinentální druh



(Schmitt & Varga 2008)

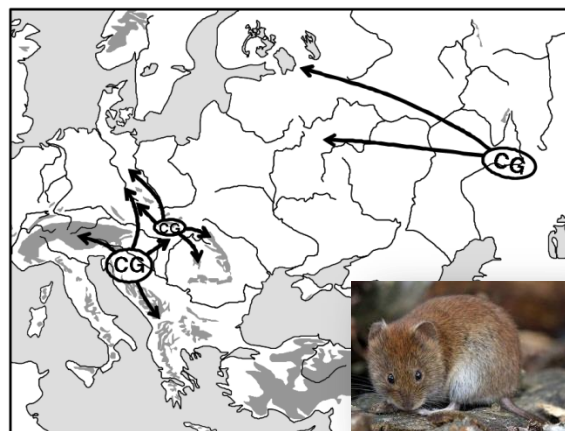
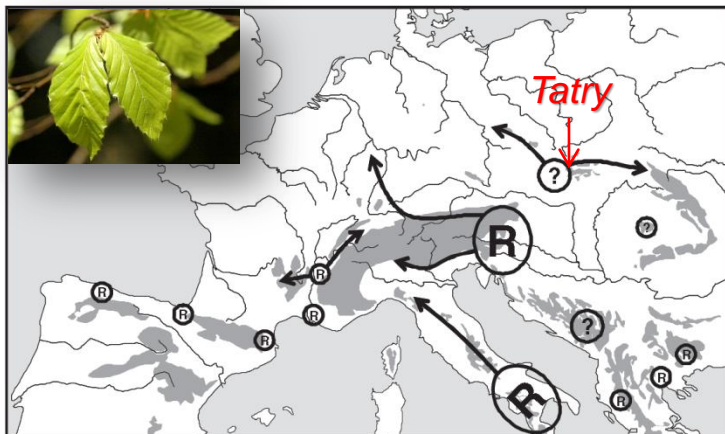
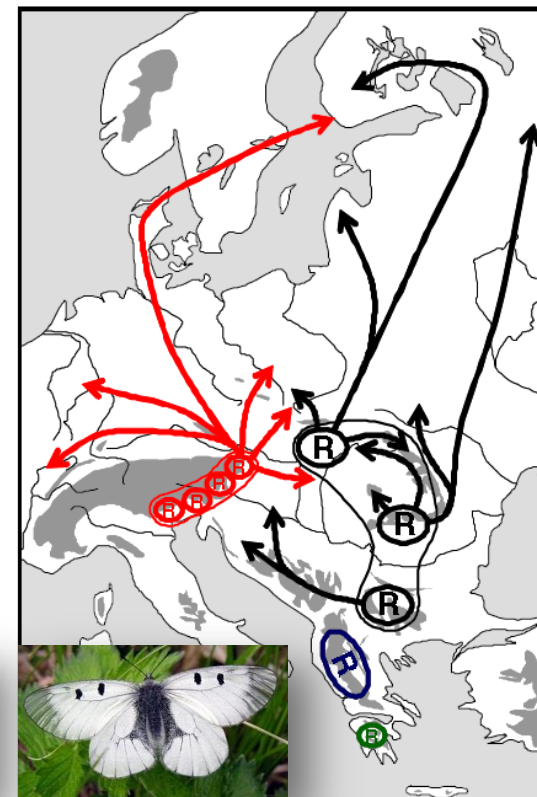
Postglaciální šíření teplomilných druhů v Evropě – dnešní pohled

- 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

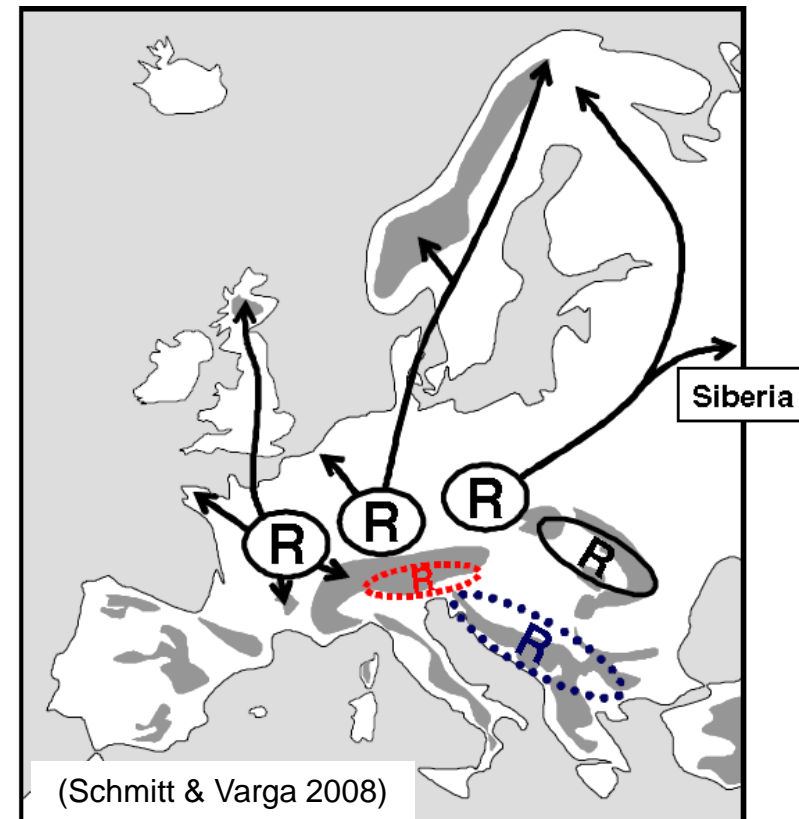
(Schmitt & Varga 2008)



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

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**)



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



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)
- speciace je 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 byl 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 ochranné 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

Jak mohla vypadat sprašová zóna střední Evropy během LGM?



Altaj, Kurajská step (M. Chytrý)

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.
- 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.
- Parducci L. et al. (2012): Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science*, 335: 1083–1086.

Literatura

- 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.
- 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.