

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kateřina Žďárská

Biogeografie Balkánského poloostrova a přilehlých oblastí: historický vývoj a současné členění

Biogeography of the Balkan Peninsula: geological development and recent state of knowledge

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.

Praha, 2019

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Petru Šípkovi, Ph.D., za vedení práce, odborné připomínky a četné konzultace. Velké poděkování patří také rodině, příteli a přátelům za obrovskou oporu nejen při psaní závěrečné práce, ale po dobu celého studia.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 5. 2019

Kateřina Žďárská

.....
podpis

Abstrakt

Cílem této práce je shrnutí historie a vývoje oblasti Mediteránu, a následný popis a porovnání biogeografických oblastí Balkánského poloostrova a přilehlých oblastí. Balkánský poloostrov se nachází ve střední až východní části Mediteránu, jenž je specifický nejen komplexním paleogeografickým vývojem, ale i současným výskytem a rozšířením organismů a vysokým endemismem. Distribuce a vývoj organismů zde byla ovlivněna mnoha faktory. Například orogenezí, fragmentací praoceánu Tethys v Miocénu (16 - 18 Ma), následným vznikem a vývojem moře Paratethys a Messinskou salinitní krizí (MSK, 5.97 - 5.33 Ma), při které došlo k významným ekologickým změnám v celé oblasti Mediteránu. V tomto období se tvořily pevninské mosty, jež umožňovaly migraci druhů mezi Eurasijskou, Africkou a Arabskou litosférickou deskou. Významným obdobím podílejícím se na dnešní podobě Mediteránu je také Kvartér. Období, kdy je oblast ovlivňována klimatickými oscilacemi, jež vyústily ve střídání glaciálů a interglaciálů. Následkem těchto oscilací kolísala mořská hladina, vytvářely se různé typy refugií a docházelo k cyklické změně vegetačních pásů.

Klíčová slova: Balkánský poloostrov, biogeografie, Tethys, Paratethys, Messinská salinitní krize, refugia, kvartérní klimatické oscilace

Abstract

The aim of this study is to summarize history and development of Mediterranean with a following description and comparison of the biogeographical regions of the Balkan peninsula and surrounding areas. Balkan peninsula is located in eastern-central Mediterranean, which is known for its complex paleogeographic evolution. Current presence and distribution of organisms with high rate of endemism is influenced by several factors. For example orogenesis, the fragmentation of the Tethys ocean in Miocene (16 - 18 Ma), the birth and progression of the Paratethys sea and the Messinian salinity crisis (MSC, 5.97 - 5.33 Ma), followed with enormous ecological changes in whole Mediterranean. In this period, landbridges were formed and they allowed migration of species between African, Arabian and Eurasian tectonic plate. Another important period that formed present Mediterranean is Quaternary period in which this area is influenced by climatic oscillations leading to alternation of glacial and interglacial phases. Simultaneously, the sea level oscillations and migrations of species occurred, which resulted into the creation of various refugia.

Key words: Balkan peninsula, biogeography, Tethys, Paratethys, Messinian salinity crisis, refugia, quaternary climatic oscillations

Obsah

1. Úvod	1
2. Vymezení oblasti	2
3. Paleogeografie Mediteránu	3
3.1 Vývoj praoceánu Tethys	3
3.1.1 Pevninský most Gomphotherium	4
3.2 Paratethys.....	4
3.2.1 Historický vývoj- Oligocén	4
3.2.2 Historický vývoj- Miocén	5
3.2.3 Reliktní oblasti východního Paratethys: Kaspické a Černé moře	7
3.3 Středoegejský příkop (Mid-Aegan Trench, MAT).....	8
3.4 Messinská salinitní krize (MSK)	8
4. Kvartérní klimatické oscilace	10
4.1 Refugia.....	10
4.1.1 Refugia Balkánského poloostrova.....	12
4.1.2 Rekolonizace severní Evropy	13
4.2 Kolísání mořské hladiny	14
5. Biogeografické členění Balkánského poloostrova	15
5.1 Zoogeografie.....	17
5.1.1 <i>Troglophilus, Dolichopoda & Isophya</i> (Orthoptera).....	20
5.1.2 Střevlíci (Coleoptera: Carabidae).....	21
5.1.3 Potemníci (Coleoptera: Tenebrionidae)	22
5.1.4 Kolonizace ostrovů v Egejském moři	23
5.1.5 Kolonizace Balkánu z refugií	23
5.2 Fytogeografie.....	25
5.2.1 Dubohabrové lesy.....	26
5.2.2 Endemité.....	26

5.2.3	Zvonky rodu <i>Campanula</i>	27
6.	Závěr	28
7.	Seznam použité literatury	29
7.1	Internetové zdroje:	36

Seznam zkratek

Ma- milionů let zpět (a million years ago)

Ka- tisíc let zpět (a thousand years ago)

BP- před současností (before present)

MSK- Messinská salinitní krize

MAT- Mid Aegan Trench (Středoegejský příkop)

TTE- (Terminal Tethyan Event)

1. Úvod

Tato práce se zabývá historickou biogeografií Mediteránu za posledních zhruba 30 milionů let. Tedy v době od Oligocénu (pozdní Paleogén), přes Neogén s epochami Miocén a Pliocén, až po Kvartér s epochami Pleistocén a Holocén (obr. 1). V první části budou shrnuty zásadní geologické události, které formovaly tuto oblast. Tato část bude spíše obecnější, tedy vztažena na celou oblast Středozeří, dále se pak bude soustředit především na oblast Balkánského poloostrova a Egejského moře. Ostrovy v Egejském moři budou předmětem zájmu především proto, že mnohé z nich byly v historii oblasti propojeny mezi sebou, či dokonce s pevninou. Obecnější je proto, že Středomoří je velice komplexní oblast, i z hlediska jejího vzniku, proto bude zahrnut jako celek pro lepší orientaci a kvůli souvislostem mezi jednotlivými podoblastmi. Cílem této části je tuto problematiku spíše nastínit, než detailně popsat, neboť to by značně přesahovalo možnosti bakalářské práce.

Eonothem / Eon		Erathem / Era		System / Period		Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary	Holocene	U/L	Meghalayan	present	0.0042	↘	
				M	Northgrippian	0.0082	↘		
				L/E	Greenlandian	0.0117	↘		
			Pleistocene	Upper		0.126			
				Middle		0.781			
				Calabrian		1.80	↘		
				Gelasian		2.58	↘		
				Pliocene	Piacenzian		3.600	↘	
					Zanclean		5.333	↘	
					Messinian		7.246	↘	
		Neogene	Miocene	Tortonian		11.63	↘		
				Serravallian		13.82	↘		
				Langhian		15.97	↘		
				Burdigalian		20.44	↘		
				Aquitanian		23.03	↘		
				Oligocene	Chattian		27.82	↘	
					Rupelian		33.9	↘	
				Paleogene	Eocene	Priabonian		37.8	↘
						Bartonian		41.2	↘
						Lutetian		47.8	↘
Ypresian		56.0	↘						
Paleocene	Thanetian		59.2			↘			
	Selandian		61.6			↘			
	Danian		66.0			↘			

Obrázek 1: Chronostratigrafická tabulka pro období Kenozoika (zdroj: stratigraphy.org)

Za zásadní geologické události je zde považován vývoj praoceánu Tethys, jeho zánik, vznik Paratethys a jeho vliv na formování Mediteránu. Dále vývoj Středoogejského příkopu, Messinská salinitní krize, vznik pevninských mostů a sladkovodních jezer. Nutno podotknout, že tyto události na sebe přímo navazují. Pohyby litosférických desek způsobily jak uzavření Tethys připojením Indie k Asii, tak vznik Středoogejského příkopu a uzavření Gibraltarů, což vyústilo v salinitní krizi Mediteránu v období Messinian. Tyto události měly společně s Pleistocénními klimatickými oscilacemi zásadní vliv na distribuci a diversitu organismů v této oblasti. Díky nim patří Mediterán mezi nejvýznamnější horká místa biodiverzity (Myers et al. 2000, Médail & Quézel 1999, Blondel & Aronson (1999), Kryštufek & Reed (2004)) s vysokým stupněm endemismu (Jansson 2003). Také kontinentální drift, především kolize Africké a Eurasijské tektonické desky, která způsobila alpínskou orogenezi a společně s Arabskou deskou se podíleli na izolaci Středozevního moře a formování pevninských mostů pro migraci rostlin a živočichů mezi Palearktickou a Etiopskou biogeografickou oblastí.

V další části bude podán nástin biogeografického členění oblasti Balkánského poloostrova včetně popsání biogeografických oblastí, povětšinou vymezených na základě konkrétních případových studií, pracujících s konkrétními organismy. Jedním z cílů této práce pak bude vybrané studie popsat, případně je porovnat a se pokusit mezi nimi najít korelaci.

2. Vymezení oblasti

Oblast Mediteránu se nachází na rozhraní jižní Evropy, severní Afriky a západní části poloostrova Malá Asie, patří sem také celé Středozevní moře. Tato oblast je charakteristická tím, že se jedná o jedno z nejmladších geologických území světa, a celý vývoj se odehrál v desítkách milionů let. Oblast jihovýchodní Evropy je pak výjimečná i tím, že v minulosti tvořila přechod mezi Středozevním mořem a Paratethys (Kováč et al. 2017, Rögl 1999).

Oblast je součástí Palearktické biogeografické oblasti a vyznačuje se specifickým (mediteránním) klimatem, a to horkým suchým létem a mírnou zimou s dostatkem srážek (Santos et al. 2012). Hranice oblasti můžeme také definovat pomocí olivovníku *Olea europaea*, který je označován za bioindikátor mediteránního klimatu (Blondel et al. 2010). Je však třeba si uvědomit, že středozevní klima tak, jak ho známe dnes, trvá přibližně 3.2 Ma

(od pozdního Pliocénu), kdy vzniklo v důsledku globálního ochlazení (Blondel & Aronson 1999).

Paleogeografie a geomorfologie oblasti, umístění na rozhraní tří velkých kontinentů a kvartérní klimatické oscilace určují výjimečnost této oblasti z hlediska počtu společenstev a diversity, ale také vysokého endemismu rostlinných i živočišných druhů (Savić 2008).

3. Paleogeografie Mediteránu

3.1 Vývoj praoceánu Tethys

Praoceán Tethys vznikl po oddělení Laurasie a Gondwany a existoval zhruba 250 milionů let, od Triasu do Pliocénu. Většinu své existence se rozprostíral v rovníkové oblasti a největší území zaujímal v období Křídý, kdy v důsledku zvýšené hladiny moří pokrýval také velkou část kontinentů (Stow 2010, Ricou 1995). Před zhruba 16-18 miliony let, v Miocénu, byl Tethys fragmentován v důsledku kolize Eurasijské, Arabské a Africké tektonické desky. Následkem těchto tektonických pohybů vzniklo ze západní části Tethys, mezi pobřežími severní Afriky a jižní Evropy, Středozevní moře (Rögl 1999). Zformoval se také pevninský most, který umožňoval migraci mezi Afrikou a Eurasií (viz níže). Na jihu Evropy vzniklo několik pohoří, která víceméně horizontálně oddělila středozevní poloostrovy na jihu a severní část Eurasie. Postupným otevíráním Atlantického oceánu byl Tethys zatlačován a následně byl definitivně uzavřen připojením Indie k Asii za vzniku Himalájí v rámci TTE (Terminal Tethyan Event) před zhruba 16-18 miliony let (Rögl 1998).

Hou & Li (2018) rozdělují Tethys po jeho uzavření na pět oblastí: Jiho-Pacifickou, Západo-Atlantickou, Východo-Atlantickou, Indo-Západo-Pacifickou a Středozevní moře. Právě izolace středomořské části Tethys (Gibaltarským průlivem od východního Atlantiku a Arabskou deskou od Jiho-Pacifické oblasti) má významný podíl na vysoké diversitě v této oblasti. Liu et al. (2018) nacházejí spojitost mezi TTE a diversifikací různonohých korýšů (Crustacea: Amphipoda) rodu *Talorchestia* (před cca 15 miliony let) na dvě větve, Mediteránní/Východoatlantickou (tyto dvě části byly stále v kontaktu skrz oblast Gibaltarského průlivu) a Indo-Západopacifickou. Dnešní disjunktivní rozšíření těchto korýšů může být vysvětleno vikariantní událostí, tedy oddělením oblastí v důsledku tektonických pohybů.

Uzavření praoceánu Tethys znemožnilo dispersi mořských organismů mezi Atlantikem a Pacifikem. Zároveň se ale vytvořil pevninský most označovaný jako „Gomphotherium landbridge“, jenž umožnil migraci suchozemských organismů.

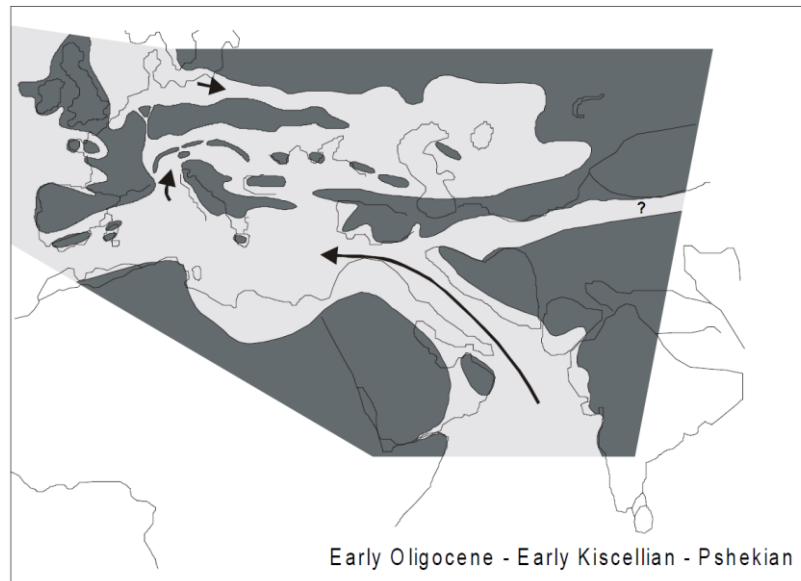
3.1.1 Pevninský most Gomphotherium

Ke konci časného Miocénu, v období Burdigalian (16-18 Ma) vzniká rotací Afrického kontinentu (proti směru hodinových ručiček), který přiřazuje Arabskou desku k Euroasijské, významný pevninský most Gomphotherium. Ten poprvé propojuje Afriku a Eurasii a migrují přes něj nejen savci z kontinentu na kontinent (nejvýznamnějšími imigranty z Afriky jsou Chobotnatci (Proboscidea) (Rögl 1999), z nichž do dnešní doby přežívají pouze slonovití (Elephantidae).

3.2 Paratethys

3.2.1 Historický vývoj - Oligocén

Paratethys vzniká na přelomu Eocén/Oligocén (Rusu 1988) oddělením od Středozemního moře, jež je fragmentem praoceánu Tethys (obr. 2). Pro jeho vznik byl klíčový proces alpské orogeneze. Tektonické pohyby vedoucí k tomuto vrásnění, začaly zhruba 100 Ma, ve střední Křídě (Gradstein et al. 2004). Samotné vrásnění mělo počátek až 65 Ma (Rosenbaum et al. 2002). Rostoucí pohoří jižní Evropy (zejména východní část Alp a západní část Karpat (Kováč 2016)) postupně oddělila Středozemní moře na jihu a Paratethys na severu. Po izolaci Paratethys na jeho dně nastaly anoxické podmínky, které společně se sníženou salinitou podpořily vznik silného endemismu vodních organismů. Ve středním Oligocénu došlo k opětovnému propojení se Středozemním mořem a v Paratethys se obnovilo mořské prostředí bohaté na kyslík (Rögl, 1998).

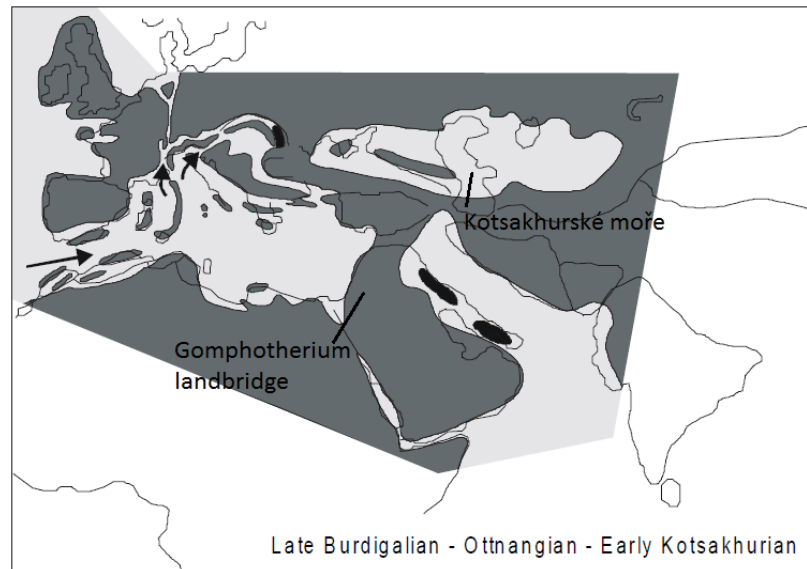


Obrázek 2: Vznik moře Paratethys (časný Oligocén). Převzato z Rögl (1999).

3.2.2 Historický vývoj - Miocén

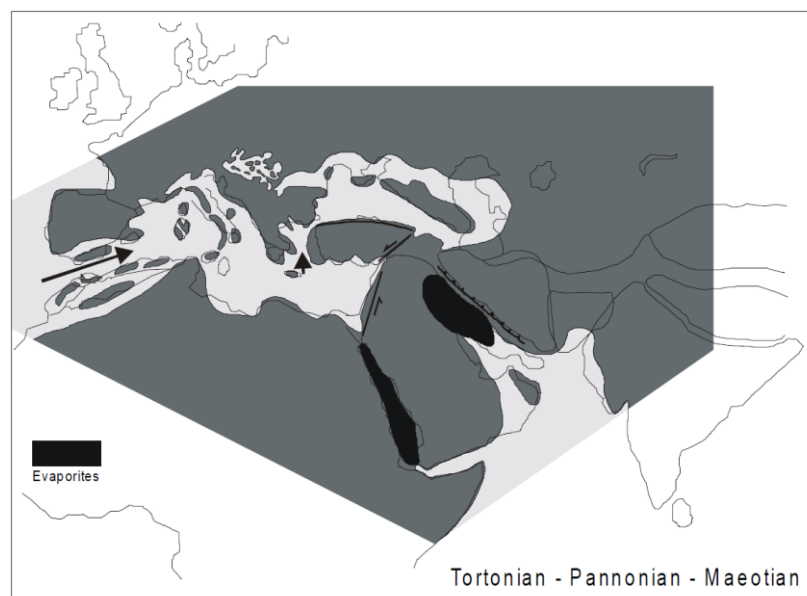
V časném Miocénu vznikl pevninský most Gomphotherium (Rögl 1998). Po jeho vzniku je západní a centrální část Paratethys stále spojena se Středozemním mořem, a východní část je izolována za vzniku moře Kotsakhurského moře, ve kterém se vyvinulo mnoho endemických druhů díky redukované salinitě (obr. 3). Oproti tomu západní a centrální část si zachovávají mořské podmínky díky propojení se Severním mořem (Rögl 1999). V tomto období (zhruba 20 Ma) také vyvrcholilo Alpínské vrásnění (Reed et al. 2004)

Ve středním Miocénu se na nedlouho otevřelo propojení s Indickým oceánem přes Rudé moře, které způsobilo zaplavení Středozemního moře i Paratethys spojené s výměnou vod (Rögl 1998). Vlivem klimatických změn bylo spojení brzy uzavřeno (ještě ve středním Miocénu), ovšem nelze vyloučit občasné propojení se Středozemním mořem na severní hraně tehdejších Dinarid (Kováč et al. 2017). Díky tomuto uzavření se znovu zformoval pevninský most Gomphotherium, propojující Afriku a Eurasii.



Obrázek 3: Vznik pevninského mostu „Gomphotherium landbridge“ a Kotsakhurského moře. Upraveno dle Rögl (1999).

V pozdním Miocénu bylo Paratethys zcela izolováno (obr. 4), rostoucí Karpaty oddělily Panonskou pánev od východní části Paratethys, a z centrální části Paratethys nově vzniklo Panonské jezero s téměř sladkovodními podmínkami, které se podílely na radiaci měkkýšů, rozsivek, obrněnek, ale i ryb (Popov et al. 2006, Harzhauser et al. 2007, Neubauer 2016). K ustavení plně sladkovodních přispěly také přítoky velkých evropských řek (Kováč et al. 2017). Ke konci pozdního Miocénu se izolovala také východní část Paratethys a taktéž se zde ustavily brakické podmínky (Rögl 1999).



Obrázek 4: Konečná izolace moře Paratethys. Převzato z Rögl (1999).

3.2.3 Reliktní oblasti východního Paratethys: Kaspické a Černé moře

Do současnosti se z východní části Paratethys zachovaly dvě reliktní oblasti, Černé a Kaspické moře. Zhruba v první polovině Pleistocénu byly zcela odděleny rostoucím pohořím Velký Kavkaz (Popov et al. 2006), jehož orogeneze započala zhruba v Oligocénu (Ershov et al. 2003) v důsledku kolize Arabské a Eurasijské tektonické desky (Saintot et al. 2006). Rychlá fáze orogeneze Kavkazu nicméně začala zhruba 5 Ma (Forte et al. 2014), tudíž se Kavkaz řadí k velice mladým pohořím. Po oddělení Černého a Kaspického moře pohořím Kavkaz se obě oblasti samostatně vyvíjely unikátním způsobem, přičemž byly formovány především klimatickými oscilacemi, doprovázenými transgresemi a regresemi mořské hladiny. V období pozdního Pleistocénu pak byl vývoj obou oblastí (stejně jako jejich fauna) na sobě zcela nezávislý (Yanina 2014). Změny salinity byly velmi mírné v Kaspickém moři, naopak v Černém moři byly podmínky na škále od mořských až po brakické. V teplejších obdobích pak nebyly oblasti izolovány, v důsledku zvyšování hladiny docházelo ke vzájemnému zaplavování.

V důsledku transgrese Kaspického moře docházelo k zaplavování moře Černého přes pasáž Manyč, a případně i moře Marmarského skrz úžinu Bospor (například na přelomu Pleistocén/Holocén (Yanina 2014)). Dle Sorokina (2011) je pasáž Manyč zásadní, neboť představovala propojení Černého a Kaspického moře jak tomu napovídá složení dnešních kvartérních usazenin. Výška hladiny Kaspického moře zejména v pozdním Pleistocénu byla závislá na přítoku řeky Volhy, přičemž množství vody pak bylo určeno především klimatickými podmínkami (Dolukhanov et al. 2009). Kolísání hladiny Černého moře bylo ovlivněno nejen přítokem z moře Kaspického, ale také kontaktem se Středozezemním mořem, a to jak přítokem, tak odtokem. Kaspické moře nebylo nikdy zaplavováno směrem od Černého moře. Maximální míra transgrese byla kontrolována v Kaspickém moři výškou prahu Manyč a v Černém moři výškou hladiny Středozezemního moře a výškou průlivu Bospor. Zhruba v první polovině pozdního Pleistocénu (přibližně 127 ka- 85 ka) se zvyšovala hladina Černého moře a zasahovala i do pasáže Manyč, v druhé polovině (přibližně 85 ka- 11 ka) pak převažovalo zvyšování hladiny v moři Kaspickém, které přes pasáž Manyč ovlivňovalo moře Černé i Středozezemní. V Holocénu (zhruba od 11 ka) pak v důsledku interglaciálního oteplování probíhá zvyšování hladiny Černého moře přes průliv Bospor směrem ze Středozezemního moře.

Vysoká diversita Kaspického moře je způsobena nejen paleogeografií oblasti, ale také díky rozmanitým habitatům (například pobřežní prostředí v severní části moře a specifické prostředí v místě přítoku řeky Volhy).

Oblast Černého moře je z hlediska biodiverzity významná tím, že zde docházelo k setkávání taxonů Černého moře s taxony z moře Kaspického a Středozevního.

3.3 Středoegejský příkop (Mid-Aegan Trench, MAT)

V časném a středním Miocénu (23-12 Ma) byla Egejská oblast součástí pevniny. V důsledku tektonických pohybů došlo zhruba před 12 mil. let k její fragmentaci, následnému pohybu vzniklých ostrovů v Egejské oblasti a částečnému zaplavení pevniny Egejským mořem (Caputo & Pavlides 1993). K fragmentaci oblasti přispělo také formování středoegejského příkopu (MAT), významné mořské bariéry, která vznikla tektonickými pohyby v pozdním Miocénu, a byla zcela vytvořena zhruba 9 Ma (Poulakakis et al. 2015, Dermitzakis & Papanikolaou 1981).

Vznik MAT se stal důležitým faktorem v distribuci a speciaci organismů (například potměnků (Fattorini 2002), scinků (Poulakakis et al. 2008), sladkovodních krabů (Krijgsman 2002)) v oblasti Egejských ostrovů, oddělil totiž východoegejské ostrovy a Malou Asii od Kykladských ostrovů, Kréty a Balkánského poloostrova na západě. Ostrovy v Egejské oblasti tak můžeme rozlišit na západní (ostrovy kolonizované z Balkánského poloostrova) a východní (ostrovy kolonizované z Malé Asie). Tyto skupiny ostrovů pak vykazují opačný gradient, zastoupení balkánské fauny klesá směrem na východ, a zastoupení fauny Malé Asie klesá směrem na západ (Fattorini 2002).

3.4 Messinská salinitní krize (MSK)

Messinská salinitní krize je název pro zásadní ekologické změny v oblasti Středozevního moře na přelomu Miocén/Pliocén, které započaly v důsledku uzavírání Gibraltarského průlivu. V pozdním Tortorianu bylo spojení mezi Atlantickým oceánem a Středozevním mořem umožněno přes Betickou a Rifskou úžinu, částečně se nejspíš podílel i Gibraltarský průliv (Krijgsman et al. 2018). Podle studie Ivanovice et al. (2014) vedlo mělké, avšak zachované propojení mezi Středozevním mořem a Atlantikem k hypersalinním podmínkám v oblasti redukovaného Středozevního moře. To by vysvětlovalo silné vrstvy evaporitů (sedimenty vzniklé odpařováním vody).

V Messinianu byl umožněn jen minimální kontakt Atlantiku a Středozemního moře, a následně byl zrušen kompletně činností konvergentních procesů mezi Afrikou a Iberským poloostrovem (Spakman 2018). Středozemní moře bylo izolováno a následná evaporizace výrazně snížila jeho hladinu. V Messinianu předcházely MSK dvě významné geologické události: (a) v důsledku pohybu tektonických desek došlo k uzavření Mediteránní oblasti (viz výše) a (b) formování západoantarktického ledovce způsobilo snižování oceánské hladiny (Bianco 1990).

Dle Roveri et al. (2014) trvala MSK 1.92 milionů let (7.25 Ma - 5.33 Ma), toto rozmezí ovšem zahrnuje také fázi těsně před MSK, kdy už došlo ke změnám podmínek, ale ještě nedocházelo k odpařování vody ve zvýšené míře. Hlavní fáze MSK, kdy došlo k výrazným změnám v oblasti Středozemního moře, trvala od 5.97 - 5.33 Ma. Na konci MSK (před obnovením mořských podmínek) nastala fáze označovaná jako „Lago Mare“, kdy po výrazném snížení hladiny Středozemního moře vzniklo v jeho východní části několik propojených oligohalinních jezer, do kterých přitékala voda z moře Paratethys (Hsü et al. 1977, Roveri et al. 2014). Tato událost byla ukončena opětovným zaplavením v Zancleanu (starší Pliocén), kdy Gibraltarský průliv opět umožňuje vtok vod Atlantiku do Středozemního moře (Loget & Van Den Driessche 2006), které se následně vrací k plně mořským a stabilním podmínkám (Roveri et al. 2014). Dle Bacheho (2012) proběhlo zaplavení ve dvou krocích, v prvním byly erozí snižovány bariéry v oblasti Gibraltaru a hladina stoupala pouze mírně a pomalu. Ve druhém (se začátkem cca 5.46 Ma) pak došlo k „protržení“ Gibraltaru a k rychlému a prudkému zaplavení Středozemního moře.

Na výše zmíněných charakteristikách se většina autorů shoduje, problém však nastává při rekonstrukci samotného průběhu MSK. Existuje několik modelů, jež se v interpretaci této události značně liší.

Hsü et al. (1977) jsou zastánci klasické představy o průběhu MSK, tedy že Středozemní moře zcela vyschlo až na několik slaných jezer. Důkazem vyschnutí západní části Mediteránnu by mohl být případ blízké příbuznosti mezi sladkovodními rybami, konkrétně mezi rodem *Luciobarbus* ze severozápadní Afriky a *Cobitis* z Iberského poloostrova, kdy k disperzi docházelo pomocí suchozemského (a sladkovodního propojení) (Levy et al. 2009).

Podle modelu, který navrhl Clauzon et. al (2001), byla hladina moře ve Středozemní oblasti snížena ve dvou krocích. První fáze (začátek 5.8 Ma) nebyla příliš drastická, týkala se spíše okrajových částí, a hladina neklesla o více než 100 m. Druhá fáze (se začátkem

5.6 Ma) už byla výraznější, hladina klesla až o 1500 m a tento pokles se týkal celé oblasti.

Roveri et al. (2014) přicházejí s myšlenkou, že představa úplného vyschnutí oblasti by nemusela být správná. Vycházejí ze studií (například Lugli et al. 2013), které popisují ukládání evaporitů za plně vodních podmínek, což je důkazem že hladina v Levantské oblasti (východní část Středozemního moře) klesla pouze o 800 m.

Jedním z biogeograficky zajímavých důsledků MSK je vysoký endemismus na Krétě. Tento ostrov byl v období salinitní krize suchozemsky propojen jak s Tureckem, tak s Řeckem. Ovšem po opětovném zaplavení Středozemního moře před zhruba 5.3 Ma byl ostrov izolován, a tato izolace trvá dodnes. Petsopoulos et al. (2018) popisují následnou situaci jako případ vikariantní speciace, která nastala v důsledku zaplavení prostoru mezi ostrovem a pevninou.

4. Kvartérní klimatické oscilace

Kolísání klimatu v období zhruba posledních 2 milionů let významně ovlivnilo dnešní podobu rozšíření organismů na Zemi, v Evropě obzvláště. Tyto oscilace totiž způsobovaly opětovné zalednění rozsáhlých oblastí na severu a následné tání ledovců, což s sebou přineslo kolísání mořské hladiny, které ovlivnilo zejména druhy při pobřeží. Změny klimatu měly za následek také vznik refugií, kam byly organismy vytlačovány změnami klimatu a vegetačního krytu v období glaciálu.

4.1 Refugia

Pojem refugium obecně označuje místa, kde druhy přečkávají nevýhodné klimatické podmínky, a poté znovu expandují (nejen) zpět do míst svého původního rozšíření. Oblast Mediteránu poskytuje nejen glaciální a interglaciální refugia, ale také prostor pro speciaci zprostředkovanou druhotným setkáváním a hybridizací jednotlivých linií živočichů i rostlin (Diadema & Médail 2009). Vliv klimatických změn na flóru a faunu je patrný již v průběhu Kenozoika (Hewitt 1996).

V období glaciálu ustupovaly organismy na jih, převážně na poloostrovy jižní Evropy, které tvořily pro Evropu významná refugia (Taberlet et al. 1998). V té době se chladné podnebí zahrnující oblasti permafrostu, tundry a glaciální stepi rozšiřovalo ze severu do nižších zeměpisných šířek, až k pohořím na jihu Evropy, v jejichž vyšších polohách rovněž

převládalo glaciální klima. Tyto podmínky se dále rozšiřovaly i na východ, do západní části dnešního Ruska, až k Uralu (Hewitt 1999). V období interglaciálu severské habitaty ustupovaly zpět a odkrývaly prostor pro následnou expanzi druhů z refugií. Vrcholky jižních pohoří si do určité míry zachovaly arktické podmínky a vytvořily tak kryptická interglaciální refugia.

Při ústupu druhů do refugií často docházelo k allopatrii, kdy se organismy jednoho druhu rozdělily do od sebe vzdálených refugií, a tam se vyvíjely samostatně. Zejména při delší izolaci pak v důsledku selekce a genetického driftu docházelo ke speciaci. V souvislosti s těmito přesuny organismů byl navrhnut model expanze a rekontrakce areálu druhů (Taberlet et al. 1998, Eidesen et al. 2013).

Pro účely této práce se budeme nejvíce věnovat refugiím Balkánského poloostrova, protože v důsledku migrací druhů ze severní a střední Evropy do refugií byla zvyšována diversita, což je důležité pro další vývoj a distribuci druhů na Balkáně (Jablonski et al. 2016, Schmitt et al. 2006). Pro úplnost zmiňuji také refugia na Apeninském a Iberském poloostrově, oblasti Magreb v severozápadní Africe. Důležitá jsou i kryptická jižní refugia, tedy oblasti vyšších nadmořských výšek jižních pohoří, kde přetrvávají podmínky umožňující přežití severských druhů i v období interglaciálů.

Následující rozdělení refugií bylo pro tuto práci upraveno dle Stewarta et al. (2009): **(a) Glaciální refugia**, která se dále dělí na: **1) jižní**, klasická refugia na jižních poloostrovech Evropy, a **2) kryptická severní**, refugia pro druhy mírného pásu, která se nacházejí severněji, než klasicky udávaná jižní refugia. Kryptická refugia byla poprvé zmiňována ve studii Stewart & Lister (2001). V kryptických severních refugiích může docházet ke speciaci z druhů temperátních na arktické. Je tomu tak v případě populace medvěda ledního (*Ursus maritimus*), jenž si vytvořil adaptace na polární klima a oddělil se od populace medvěda hnědého (*Ursus arctos*). Stejně tak liška polární (*Alopex lagopus*), která se evolučně oddělila od lišky šedohnědé (*Vulpes velox*) (Stewart et al. 2009).

(b) Interglaciální refugia dělená na: **1) polární**, jež poskytují útočiště druhům adaptovaným na chlad v teplejších obdobích (Ursenbacher et al. 2015) a **2) kryptická jižní refugia**, která se nacházejí v oblastech vysokých hor, jako jsou Alpy, Pyreneje, nebo pohoří na Balkáně, kde přežívají některé chladnomilné druhy, jako například vodomil *Helophorus lapponicus*, nebo stálezelený polokeř dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*). Může zde také docházet ke speciaci, kdy se z druhů arktických, jež jsou izolovány v refugiích, vyvíjejí druhy

temperátní. Například v kryptických refugii Alp, Pyrenejí se bělokur horský vyvinul ve dva odlišné poddruhy, *Lagopus muta helvetica* a *Lagopus muta pyrenaicus* (Stewart et al. 2009). Většina druhů z jižních interglaciálních refugií vykazuje arкто-alpínské disjunktivní rozšíření (druhy vyskytující se v arktickém prostředí na severu, a ve vysokých horách v nižších zeměpisných šířkách s vhodnými podmínkami, většinou jako glaciální relikty).

Refugia se liší také v závislosti na velikosti a délky existence. Z hlediska velikosti, není tak důležitá rozloha, jako hustota populace. Dle délky existence můžeme refugia je rozdělit na krátkodobá a dlouhodobá. Stewart & Dalén (2008) definují dlouhodobé refugium (long-term refugia) jako oblast, kde žijí stejné druhy alespoň 1 cyklus sestávající z glaciálu a interglaciálu, tudíž během této doby (100-120 tisíc let) druhy dosáhly jak maxima, tak minima své distribuce a nacházíme u nich největší genetickou diversitu v rámci druhu. Oproti tomu krátkodobá refugia většinou představují oblast, kam se organismy uchýlí pouze na období glaciálu, či interglaciálu.

4.1.1 Refugia Balkánského poloostrova

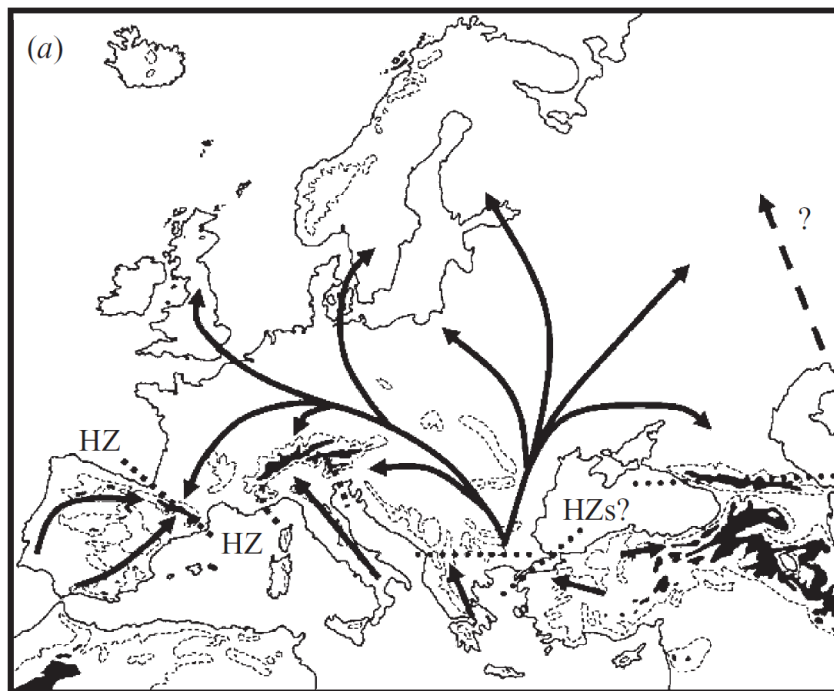
Balkánský poloostrov je považován za primární zdroj postglaciální expanze zejména proto, že zdejší pohoří netvoří celistvou bariéru a dají se obejít více cestami. Naopak pohoří ležící víceméně v rovnoběžkovém směru, tedy ze západu na východ, například Pyreneje, Alpy, nebo Kavkaz tvoří pro většinu organismů nepřekonatelnou překážku (Hewitt 2000). Na pomezí Balkánu a Malé Asie se také v průběhu posledního glaciálu zformoval pevninský most (Aksu et al. 1999) pro migraci organismů, zatlačených Pleistocénními klimatickými změnami na poloostrov Malá Asie (Hewitt 1999).

Ačkoliv je celý Balkánský poloostrov považován za refugium, je třeba si uvědomit, že na jeho území se vyskytuje velké množství menších refugií. Gómez & Lunt 2007 navrhli teorii refugií uvnitř refugií pro Iberský poloostrov, nicméně se potvrdila i pro ostatní poloostrovy jižní Evropy (Kryštufek et al. 2007; Ursenbacher et al. 2008). Tato refugia se často liší u jednotlivých druhů, v závislosti na jejich habitatových preferencích, viz kapitola 5. Biogeografie. Například prase divoké (*Sus scrofa*) využilo primárně Řecko jako své refugium, kam se v období glaciálu opakovaně vracelo (Alexandri et al. 2012).

4.1.2 Rekolonizace severní Evropy

V období interglaciálu se organismy šířily zpět směrem na sever, ovšem v refugích často docházelo ke speciám, které vytvořením reprodukčních bariér bránily křížení při opětovném setkání populací. V místě sekundárního kontaktu dvou reprodukčně oddělených poddruhů vzniká tzv. hybridní zóna.

Obecně je hybridní zóna název pro místo setkání dvou odlišných druhů (Harrison & Larson 2016) a následné křížení za vzniku potomků se smíšeným původem (Taylor et al. 2015). Jejich poloha je často ovlivněna klimatickými podmínkami a nemusí být konstantní. Může se pohybovat například v důsledku vzniku tenzní zóny, kdy probíhá selekce proti hybridním jedincům (Barton & Hewitt 1985). Hybridní zóny v Evropě byly v minulosti studovány například u užovek obojkových (Kindler et al. 2017), u temperátních druhů borovic (Wachowiak et al. 2016), nebo u hrabošů (Beysard et al. 2015). V případě sarančete *Chorthippus parallelus* Hewitt (1999) popisuje kolonizaci severu hlavně z balkánského refugia. Kolonizaci z Iberského a Apeninského poloostrova bránily především Pyreneje a Alpy, a také rychlá kolonizace populací z Balkánu, která brzy zaplnila volný prostor. V tomto případě se hybridní zóna vytvořila v místě styku populace z Iberského poloostrova a populace z Balkánu v oblasti Pyrenejí (Hewitt 2004).



Obrázek 5: Rekolonizace Evropy z jižních refugií třemi poddruhy sarančete *Chorthippus parallelus*. Tečkované jsou vyznačeny hybridní zóny (HZ). Převzato z Hewitt 2004.

Rekolonizace měla odlišný průběh u většiny druhů, a to jak rostlinných, tak živočišných. Společným rysem zůstává existence tzv. vedoucího okraje (leading edge). Populace vedoucího kraje se vyznačují schopností disperze na dlouhé vzdálenosti a rychlým nárůstem velikosti populace, jako přizpůsobení na kolonizaci volného prostoru po ústupu ledovce (Hewitt 2000). Kromě toho má areál druhu v refugiu také rear edge (koncový okraj), který je důležitý zejména z hlediska dlouhodobého přežívání druhu a uchování genetické diversity (Hampe & Petit 2005). Populace koncového okraje jsou často malé a izolované, žijící ve výrazně heterogenním prostředí, které jim umožňuje dlouhodobé přežívání navzdory malé velikosti populace. Nicméně kvůli izolovanosti mají výrazně redukovanou genetickou diverzitu (Petit et al. 2003). Redukci diverzity nacházíme také u vedoucího okraje, v důsledku rychlé kolonizace (Hewitt 2004). Mezi těmito dvěma okraji se nachází středová populace s běžným vývojem, která se od okrajů často liší nejen svou velikostí, ale také vysokou diverzitou (Hampe & Petit 2005).

4.2 Kolísání mořské hladiny

Změny ve výšce mořské hladiny v oblasti Středozevního moře v pozdním Pleistocénu/Holocénu ovlivnily především pobřežní oblasti a ostrovy, které mohly být spojeny s pevninou v období glaciálů, kdybyla voda vyvázána v ledovcích. Vzhledem k zaměření práce se budeme zabývat především oscilací hladiny moří obklopujících Balkánský poloostrov a ostrovy v Egejském, Jaderském a Jónském moři. Pokles hladiny měl za hlavní následek migraci organismů přes dříve zatopené oblasti dělící nejen pevninu Balkánského poloostrova a Malé Asie, ale také ostrovy v přilehlých mořích.

Důležité je zmínit také kolísání hladin vody v oblasti „Turecké úžiny“ (průlivu Bospor, Marmarské moře a průliv Dardanely), která propojuje Černé a Egejské moře. Tato oblast je zajímavá hlavně proto, že představuje jedinou recentní bariéru pro výměnu faun mezi Balkánem a Malou Asií (Chobanov et al. 2017). Opakované klesání a stoupání mořské hladiny významně ovlivnilo současnou fylogeografii a diverzitu na obou stranách této mořské cesty. Tato oblast měla plně mořské podmínky ještě pozdním Tortorianu, ve vrcholném Messinianu byla tato cesta uzavřena za vzniku pevninského mostu (Elmas 2003). V časném Pliocénu došlo k otevření průlivu Dardanelli a zaplavení Marmarského moře vodami z moře Středozevního, na přelomu Pliocén/Pleistocén byly všechny tři části Turecké úžiny propojeny (Chobanov et al. 2017).

Podle Barda (1990) byla hladina v okolí Balkánského poloostrova před 21 500 lety o 120 m nižší než v současnosti. V Jónském moři byla tudíž většina ostrovů propojena za vzniku větších ostrovů, a některé byly taktéž propojeny s pevninou (například ostrov Korfu). Stejně tak v moři Egejském. Kontinentální řeky pak zasahovaly do nepříliš vzdálených oblastí dnes zatopených mořem a tvořily sladkovodní jezera, například v zálivu Strymonikos (Perissoratis & Conispoliatis 2003). Zhruba od 18 000 let BP začala hladina stoupat o přibližně 5 mm za rok. Zatímco v počátcích stoupání, tj. 21 500 - 8 000 let BP stoupala hladina o 5 - 37 mm za rok, v poslední etapě (8 000 - 4 000 let BP) stoupala už jen zhruba o 2 mm ročně, a po tomto období se hladina víceméně ustálila v současné podobě.

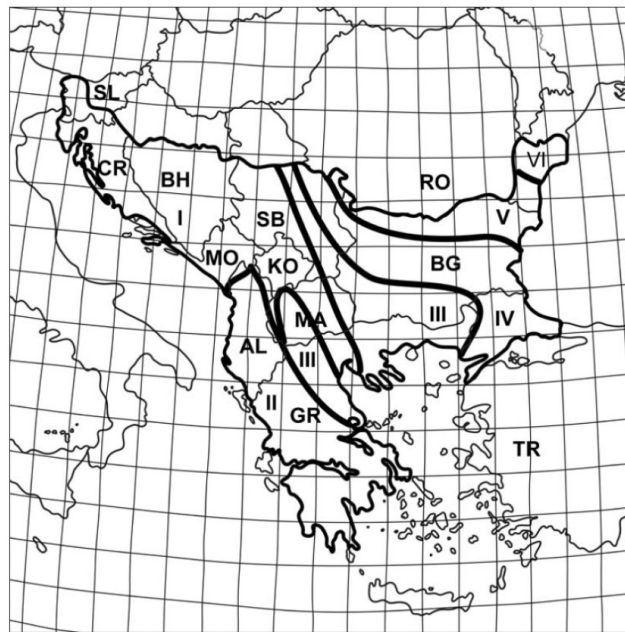
Před 11 500 lety dosahovala hladina o 60 metrů níž, než v současnosti. Na západní straně Balkánského poloostrova byl ostrov Korfu stále součástí pevniny. V Egejském moři je většina ostrovů izolována až na výjimky stále spojené pevninskými mosty s centrální částí Řecka (například severní Sporady) nebo Malou Asií (Lesbos, Sámos).

V období od 8 000 let BP se ustálily klimatické oscilace mající vliv na kolísání mořské hladiny (Blondel & Aronson 1999) a hladina byla již jen o 15 metrů níž než nyní, tudíž propojení ostrovů bylo téměř shodné s dnešním (Perissoratis & Conispoliatis 2003).

5. Biogeografické členění Balkánského poloostrova

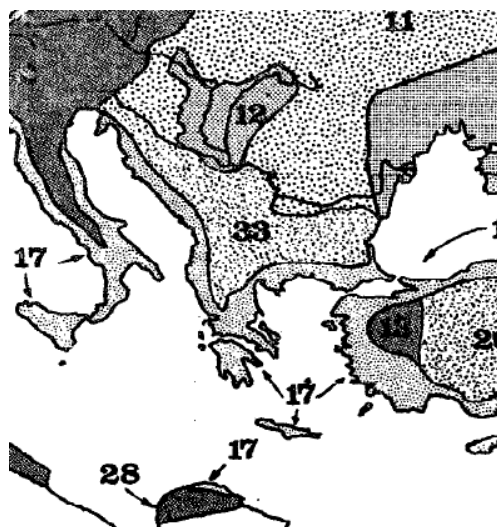
Oblast Mediteránu náleží z hlediska biogeografických oblastí v celosvětovém měřítku do oblasti Palearktické, konkrétně do její západní části. Balkánský poloostrov se pak nachází v oblasti jihovýchodní Evropy. Jaskała (2011) považuje za severní hranici oblasti Balkánského poloostrova tři řeky, Dunaj, Sávu a Kupu. Zbytek poloostrova je pak ohraničen moři, a to Středozemním na jihu (zahrnuje také moře Egejské a Jónské), Černým na východě a Jaderským na západě. K východní hranici bývá řazen také průliv Bospor, který se nachází na jižním břehu Černého moře. Díky tomu je západní Turecko (jeho Evropská část) také součástí Balkánského poloostrova (Reed et al. 2004). Tomuto území náleží celkem dvanáct států, z nichž sedm celou svou rozlohou (Řecko, Albánie, Makedonie, Kosovo, Černá Hora, Bosna a Hercegovina a Bulharsko) a pět pouze částí (Turecko, Rumunsko, Srbsko, Chorvatsko a Slovinsko). Z hlediska geografie je tato oblast rozdělena na pět regionů: Dinárský (Dinaric), Pindus, Trácko-Makedonský (Tracian-Macedonic), Balkánský

(Balkanic), Dunajská planina (Danubian plain) a Severní Dobroudzha (North-Dobroudzha) (Jaskuła 2011).



Obrázek 6: Geografické členění Balkánského poloostrova (Jaskuła 2011). I Dinárský region, II region Pindus, III Trácko-Makedonský region, IV region Balkanid, V region Dunajské planiny, VI region severní Dobroudzha. Převzato z Jaskuła (2011).

Na území Balkánského poloostrova se nachází tři biogeografické provincie z celkových 44 pro oblast Palearktu (Udvardy 1975). Je to provincie Mediteránní sklerofyl (Mediterranean Sclerophyl), Pontská step (Pontian Steppe) a Balkánská vrchovina (Balkan Highlands).



Obrázek 7: Biogeografické provincie Balkánského poloostrova. 33 - Balkan highlands, 17 - Mediterranean sclerophyl, 12 - Pontian steppe. Převzato z Udvardy (1975).

Většinu rozlohy Balkánského poloostrova zabírá hornatý povrch. Pohoří Balkánského poloostrova můžeme rozdělit do tří větví, které vznikly v procesu Alpínské orogeneze. Jsou to větve dinársko-helenská, karpatsko-balkánská a thrácko-makedonská (Reed et al. 2004), které zahrnují všechny významné horské systémy Balkánu: Karpaty, Helenidy, Dinaridy, Balkanidy a Thrácko-makedonský masiv (Popov et al. 2006). Pohoří jsou z hlediska biogeografie velice důležitá. V minulosti se zde mohla vyskytovat kryptická jižní refugia a heterogenní povrch může být důvodem ke vzniku mikrospeciace. Ve vyšších polohách například Sulejman (2011) nachází enormní diversitu rostlin, a také vysoký počet endemických glaciálních reliktnů.

Balkánský poloostrov je znám svou vysokou diversitou rostlinných i živočišných druhů, jenž je dána kromě historie oblasti zejména rozrůzněným povrchem, specifickým klimem a velkou bohatostí biotopů (Jablonski 2016). Je zřejmé, že na současné rozšíření rostlin a živočichů má enormní vliv historie oblasti. Jak geologická minulost, tak také klimatické oscilace. Diadema & Médail (2009) označují právě tyto oscilace s následkem vzniku glaciálních refugií za významný ovlivňující faktor dnešní podoby diversity rostlin v oblasti Mediteránu. Na Balkánském poloostrově také nacházíme gradient diversity (nižší na západě, vyšší na východě), který vznikl na základě kontinentálního rázu podnebí zesilujícímu směrem na východ (Popov & Deltshev 1997) a také obecně nižší teploty západní části v období Pleistocénu (Guéorguiev 2007).

5.1 Zoogeografie

V této kapitole budou nejprve shrnuty recentní případové studie zabývající se biogeografií a fylogeografií na Balkánském poloostrově (tabulka 1) a dále pak budou vybrané studie podrobněji prezentovány.

Většina těchto studií se zabývá nejen současným rozšířením, ale také faktory, které na něj měly vliv. Obecně se dá říci, že snad všechny taxony v těchto studiích byly ovlivněny alespoň některou z výše uvedených událostí. Například vikariance způsobená opakovaným zaplavováním „Turecké úžiny“ významně ovlivnila kobylky rodu *Isophya* (Chobanov et al. 2017). Vikariance spojená se vznikem MAT často znemožnila migraci druhů mezi Egejskými ostrovy (například potěmníků (Tenebrionidae; Fattorini 2002) nebo scinka tečkovaného (*Ophiomorus punctatissimus*; Poulakakis et al. 2008)). Oproti tomu ještěrky rodu *Lacerta* využily ostrovy jako „nášlapné kameny“ a překonaly MAT disperzí z Malé Asie na centrální Egejské ostrovy (Kornilios et al. 2019). Jiný příklad vikariance je uveden pro ještěrku travní

(*Podariscis taurica*). Původní populace byla v Miocénu rozšířená na Balkánském poloostrově a přilehlých oblastech, po ukončení MSK a zaplavení Středozemního moře však došlo k izolaci ostrovů, kde se tyto ještěrky diferencovaly do dnešní podoby (Poulakakis et al. 2005).

Některé sladkovodní organismy (například mlži (Korniushin 2004) nebo ryby (Oikonomou et al. 2014)) jsou využity při mapování diversity ve starobylých jezerech na Balkánském poloostrově (například jezera Prespa a Ohrid). Vývoj některých skupin ryb zase koreluje s fází „Lago Mare“ na konci Messinianu (Levy 2009, Vanhove et al. 2011).

Klimatické změny měly významný vliv na distribuci hrabošů skalních (*Dinaromys bogdanovi*), kdy v interglaciálu došlo k allopatrickému rozdělení a v glaciálu k sekundárnímu kontaktu oddělených linií (Krystufek et al. 2017). Opakem je například zmije růžkatá (*Vipera ammodytes*), kterou klimatické oscilace ovlivnily pouze minimálně, většina jejího genetického vývoje se odehrála již před obdobím Kvartéru (Ursenbacher et al. 2008).

Z hlediska refugií na Balkánském poloostrově zmiňují sysla obecného (*Spermophilus citellus*). Jedna ze tří jeho historicky izolovaných populací (jižní) dokládá dlouhodobou existenci stepního refugia na jihu Balkánu. Čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*) je příkladem taxonu, který ze svých balkánských refugií kolonizoval většinu centrální a západní Evropy (Pabijan et al. 2015). Studie na praseti divokém (*Sus scrofa*) ukazuje tendenci k návratu do stejného refugia v rámci více glaciálů (Alexandri et al. 2012), viz výše. Murienne et al. (2010) na příkladu sekáčů podřádu Cyphophthalmi dokazují, že Balkánský poloostrov není významný pouze existencí refugií, vysokou biodiverzitou a prostorem pro výměnu faun. Je také domovem pro staré endemické linie organismů.

Komplexní studie zaměřená na sladkovodní ryby na Balkáně zahrnuje také vymezení jednotlivých biogeografických oblastí (Oikonomou et al. 2014). Podobně komplexní jsou také studie týkající se střevlíků (Coleoptera: Carabidae; Guéorguiev 2007, Jaskała 2011), viz níže. Zde jsou střevlíci rozděleni do biogeografických regionů na základě preferencí habitatů. Odlišné je rozdělení tesaříků v Bulharsku, kteří jsou rozděleni na dva typy: Mediteránní a Palearktický (podle klimatických nároků). Dále jsou pak v rámci těchto dvou typů děleni na základě vazby na typ vegetace.

Autor	Taxon	Studovaná oblast
Krystufek et al. 2007	hraboš skalní (<i>Dinaromys bogdanovi</i>)	západ Balkánského poloostrova
Poulakakis et al. 2005	ještěrka travní (<i>Podariscis taurica</i>)	Balkánský poloostrov

Chobanov et al. 2017	kobylky rodu <i>Isophya</i>	pomezí Balkánského poloostrova a Malé Asie
Ursenbacher et al. 2008	zmije růžkatá (<i>Vipera ammodytes</i>)	Balkánský poloostrov
Allegrucci et al. 2017	koníci rodu <i>Troglophilus</i>	východní Mediterán
Jaskula 2011	svižníci (Coleoptera: Cicindelinae)	Balkánský poloostrov
Krystufek et al. 2009, Koshev 2008	sysel obecný (<i>Spermophilus citellus</i>)	jih Balkánského poloostrova, Bulharsko
Guéorguiev 2007	střevlíkovití (Coleoptera: Carabidae)	jih a střed Balkánského poloostrova
Kornilios et al. 2019	Ještěrky rodu <i>Lacerta</i>	ostrovy v Egejském moři
Fattorini 2002, Papadopoulou et al. 2009	potemníci (Coleoptera: Tenebrionidae)	ostrovy v Egejském moři
Stojanović et al. 2013, Trakic et al. 2016	žížalovití (Oligochaeta: Lumbricidae)	Balkanidy (Srbsko, Bulharsko)
Schmitt et al. 2006	okáč bojínkový (<i>Melanargia galathea</i>)	jihovýchodní Evropa
Jablonski et al. 2016	slepýši rodu <i>Anguis</i>	Balkánský poloostrov
Pabijan et al. 2015	čolek obecný (<i>Lissotriton vulgaris</i>)	Balkánský poloostrov
Đuknić et al. 2019	Muchnička podrodu <i>Wilhelmia</i> (Diptera: Simuliidae)	Balkánský poloostrov
Albrecht et al. 2007	slávička rodu <i>Dreissena</i> (Mollusca: Bivalvia)	Balkánský poloostrov
Murienne et al. 2010, Boyer et al. 2005	sekáči podřádu Cyphoptalmi	Balkánský poloostrov
Oikonomou et al. 2014, Kyrálová 2015	sladkovodní ryby	Balkánský poloostrov
Vanhove et al. 2011	hlaváči (Gobiidae)	Balkánský poloostrov
Korniushin 2004	sladkovodní mlži	jezera Balkánského poloostrova
Levy et al. 2009	kaprovité ryby (Cyprinidae)	Evropa (v souvislosti s MSK a Lago Mare)
Alexandri et al. 2012	prase divoké (<i>Sus scrofa</i>)	Balkánský poloostrov + rekolonizace Evropy
Popov & Letardi 2010	Neuropterida	Balkánský + Iberský poloostrov
Kalezi 2006	kuňka žlutobřichá (<i>Bombina variegata</i>)	střední oblast Balkánského poloostrova
Deltshev 2004, 2008	pavouci (Araneae)	Balkánský poloostrov
Jablonski et al. 2012	obojživelníci (Amphibia) + plazi (Reptilia)	Bosna a Hercegovina
Popov 2002	Neuroptera	Bulharsko
Sakalian 2004	krascovití (Coleoptera: Buprestidae)	Balkánský poloostrov
Georgiev et al. 2005, Georgiev & Hubenov 2006	tesaříkovití (Coleoptera: Cerambycidae)	Bulharsko
Beschovski & Marinov 2007	vážky (Orthoptera: Odonata)	Bulharsko
Poulakakis et al. 2008	scink tečkovaný (<i>Ophiomorus punctatissimus</i>)	ostrovy v Egejském moři (vliv MAT)

Tabulka 1: Vybrané zoogeografické studie zahrnující taxony na Balkánském poloostrově

5.1.1 *Troglophilus, Dolichopoda & Isophya (Orthoptera)*

Ve studii zabývající se distribucí koníků rodu *Dolichopoda* a blízkce příbuzného rodu *Troglophilus* (Orthoptera) Allegrucci et al. (2017) píší, že na dnešní distribuci těchto organismů mají enormní vliv na sobě nezávislé vikariantní a disperzní události. Pro porovnání, disperse se ukázala jako důležitější událost pro rod *Troglophilus*, nicméně pro rod *Dolichopoda* byla více určující vikariance, nejspíš díky silnější vazbě těchto organismů na jeskynní biotopy.

Původní oblast rozšíření rodu *Troglophilus* se nachází v západní části Balkánského poloostrova, odkud následně kolonizovali okolí. Za největší bariéru v jejich šíření jsou považovány aridní a bezlesé oblasti, tudíž klimatické změny v Pliocénu a Pleistocénu měly zásadní vliv na dnešní distribuci rodu *Troglophilus* (Karaman et al. 2011). Za první vikariantní událost ve vývoji tohoto rodu označují otevírání Středořejského příkopu (MAT) s následnou speciací a oddělením faun na západní a východní straně MAT. Dalším z určujících faktorů distribuce taxonu byla orogeneze (Allegrucci et al. 2017). Na základě rozšíření obou rodů je pak možné vyvodit, že *Troglophilus* přežívá i při nižších teplotách, tudíž ho nalezneme i více na severu, je ale také limitován ariditou prostředí.

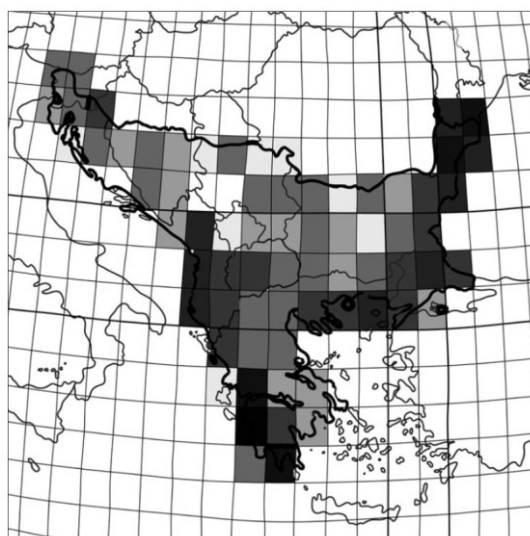
Původ rodu *Dolichopoda* zasazuje Allegrucci et al. (2017) do oblasti Kavkazu. Stejně jako rod *Troglophilus* byl rod *Dolichopoda* ovlivněn podobnými geologickými událostmi (MAT, orogeneze), ovšem jiným způsobem. Hlavním rozdílem v distribuci je reakce na messinskou salinitní krizi (MSK). Rod *Dolichopoda* ji využil ke kolonizaci západního Mediteránu až k Pyrenejím a kolonizaci Korsiky a části Sardinie, zatímco rod *Troglophilus* se nerozšířil dál než do severovýchodní Itálie (Allegrucci 2011).

Další biogeograficky významnou skupinu rovnokřídlých představují kobylky rodu *Isophya*, zejména díky vysoké diverzitě na obou stranách průlivu Bospor (Çiplak 2004). Vývoj „Turecké úžiny“ (průlivy Bospor a Dardanely + Marmarské moře), především kolísání mořské hladiny, významně ovlivnil distribuci těchto kobylek mezi Balkánským poloostrovem a Malou Asií. Zapříčinil také vysoký stupeň endemismu rodu *Isophya* v této oblasti (Kenyeres et al. 2009). Po zaplavení totiž dochází k vikarianci a odlišnému vývoji oddělených populací (Chobanov 2017).

5.1.2 Střevlíci (Coleoptera: Carabidae)

Jaskuła (2011) zmiňuje, že na Balkáně žije 41 % ze všech Evropských druhů svižníků (Cicindelinae). Takto vysokou diversitu vysvětluje topografií oblasti, značnou specifičtostí ve výběru habitatů, ale zároveň velkou rozmanitostí míst vhodných pro život jednotlivých druhů. Významnou roli zde hraje také přítomnost pevninských mostů pro migraci, kontakt mezi organismy v historii oblasti a výrazná heterogenita prostředí.

Celkově nacházíme vyšší diversitu svižníků podél mořských pobřeží a v nížinách, než ve vysokých horách (obr. 8). Většina svižníků je vázaná na jeden nebo velmi málo ekotypů, a téměř 79 % je vázána na písčité ekotypy spojené s vodou, jako například břehy řek, (slané) bažiny/laguny, písčité mořské pobřeží, nebo sladkovodní jezera (tyto ekotypy se vyskytují především v termomediterránu - tedy provincii Středozevní tvrdolistá vegetace (Mediterranean Sclerophyl; Jaskuła 2011). Z druhů vyskytujících se na více ekotypech jmenujme například druh *Calomera littoralis nemoralis*, který bychom našli až ve čtyřech různých ekotypech. Tyto ekotypy preferují jak larvy, tak dospělci (Jaskuła 2015).



Obrázek 8: Druhová bohatost střevlíků na Balkánském poloostrově znázorněna barevným gradientem (bílý obdélník-1 druh, černý obdélník-osm druhů; Jaskuła 2011).

Podrobnější členění Balkánského poloostrova rovněž z hlediska střevlíků (Coleoptera: Carabidae) nabízí Guéorguiev (2007). Jeho studie se zaměřuje pouze na centrální a východní oblast Balkánského poloostrova a z hlediska přírodního dělení popisuje 13 geografických oblastí. Ze studovaných oblastí má největší diversitu endemických druhů a poddruhů Albánie (AB), západní Makedonie (WM) a severní Bulharsko (NB; viz obr. 9), a to díky specifické

podobě terénu. Je to hornatá oblast (převážně hory přesahující výšku 2000 m), která poskytuje mnoho míst ke vzniku mikrohabitátů s následnou speciací.

V této studii je pak použito odlišné rozdělení makrohabitátů, než jaké využívá Jaskula (2011): arboreál (lesy, vlhčí habitaty - nejvíce endemických střevlíků), oreál (vysokohorské habitaty) a eremiál (stepi, aridní habitaty - nejméně endemických střevlíků), nicméně odpovídají provinciím dle Udvardyho (1975).



Obrázek 9: Biogeografické členění centrální a východní části Balkánského poloostrova na základě rozšíření střevlíků (Coleoptera: Carabidae; Guéorguiev 2007).

5.1.3 Potemníci (Coleoptera: Tenebrionidae)

Dle Papadopoulou et al. (2009) je preference habitatů a schopnost letu (disperze) hlavním faktorem ovlivňujícím diversifikaci potemníků na Egejských ostrovech. Hlavním faktorem, jež ovlivnil dnešní distribuci těchto brouků v Egejské oblasti, byl vznik Středoegejského příkopu (MAT), viz výše. Nejvíce diversifikované byly skupiny geofilní, neschopné letu (například *Dailognatha* spp.). Tyto skupiny mohou být jako jediné použity při biogeografické rekonstrukci oblasti, jejich historický vývoj je totiž silně ovlivněn paleogeografií oblasti.

Oproti tomu obligátní obyvatelé písčitých habitatů vykazují poměrně recentní diversifikaci a jejich vývoj nereflkuje historické události v Egejské oblasti (Papadopoulou et al. 2009). Písčité habitaty se na Egejských ostrovech nacházejí převážně podél pobřeží,

tudíž jsou neustále vystaveny dynamickým změnám. Ovlivňuje je jednak vítr a také výška mořské hladiny. Narozdíl od tohoto vysoce nestabilního prostředí, druhy geofilní se svým stabilním habitatem mají větší šanci k dlouhodobému přežívání. Nelétavé obligátní psamofilní druhy jsou nejspíše úzce spojeny s vysokou obměnou (turn-overem) populací (extinkce & rekolonizace).

5.1.4 Kolonizace ostrovů v Egejském moři

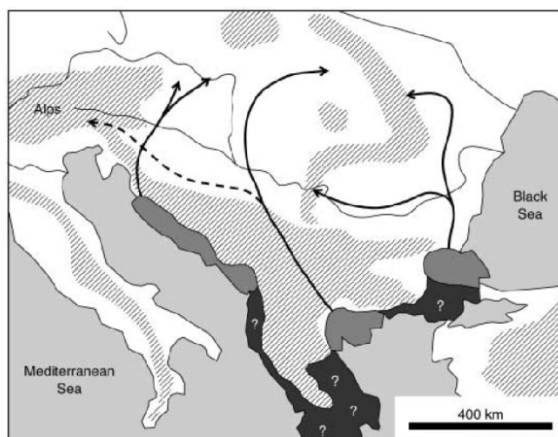
Pro zoogeografii střevlíků na Egejských ostrovech platí částečně jiná pravidla, než je tomu na pevnině. Střevlíci obecně nejsou adaptováni k disperzi přes mořské prostředí, tudíž většina z nich kolonizovala ostrovy v Egejském moři v období Pleistocénu. V této době byla v případě mořských regresí většina ostrovů propojena mezi sebou a také byla v kontaktu s pevninou Balkánského poloostrova. Dle rovnovážné teorie ostrovní biogeografie (McArthur & Wilson 1967), jsou organismy na ostrovech ovlivňovány vzdáleností od zdrojové populace na pevnině a velikostí ostrova, která ovlivňuje šanci kolonizace i extinkce druhů. Čím je ostrov menší a vzdálenější, tím více převažuje extinkce nad imigrací. V případě ostrovů v Egejském moři však toto pravidlo pro endemické střevlíky neplatí. Jejich druhová bohatost zde není ovlivněna vzdáleností od pevniny (Fattorini 2002).

Jiný způsob kolonizace využily ještěrky rody *Lacerta*. Díky využití centrálních Egejských ostrovů jako tzv. stepping stones se jim podařilo překonat i Středoegejský příkop (Kornilios et al. 2019)

5.1.5 Kolonizace Balkánu z refugií

V souvislosti s existencí glaciálních refugií na Balkánském ostrově se Schmitt et al. (2006) zabývají genetickou diversitou okáče bojínkového (*Melanargia galathea*) v jihovýchodní Evropě. Pro výběr tohoto druhu bylo rozhodujících několik faktorů: a) tento motýl byl zatlačen na Balkánský poloostrov v rámci poslední doby ledové (Varga 1977), b) vykazuje velkou schopnost disperze (Baguette et al. 2000), a c) je hojný v areálech svého výskytu (Asher et al. 2001). Schmitt et al. (2006) rozdělují jeho populace na východní a západní boční populace a východokarpatskou populaci uprostřed (obr. 10). Pro tuto distribuci je důležitá poloha tzv. leading edge, které se pro tyto populace mohly nacházet na východě při pobřeží Jaderského moře (jižní Chorvatsko a Černá Hora) a na západě podél bulharského pobřeží Černého moře. Původ východokarpatské populace není zcela objasněn, nicméně nejspíš došlo ke kolonizaci z jihu. Schmitt et al. (2006) totiž na základě ekologických podmínek okáče vylučují možnost diferenciaci přímo v dnešní oblasti, stejně

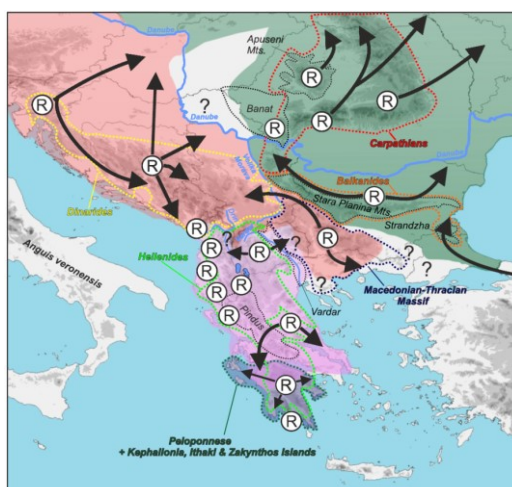
jako hybridizaci mezi bočními populacemi. Za možnou původní oblast označují část Řecka v kontaktu se severozápadním cípem Egejského moře. Odtud by mohl prostřednictvím nížin kolonizovat centrální část Balkánského poloostrova a východokarpatskou oblast. Možná se šířil také na západ až k východní části Alp, přičemž by cestou křížil areál západní boční populace. K tomuto tvrzení je však třeba více důkazů (Schmitt et al. 2006).



Obrázek 10: Možná diferenační centra *Melanargia galathea* na Balkáně. Černé šipky ukazují postglaciální expanzi (přerušovaná šipka představuje stále nepotvrzenou, nicméně velmi pravděpodobnou kolonizační cestu).

Šedé oblasti představují potvrzená refugia posledního glaciálu, černé oblasti s otazníkem představují předpokládanou polohu dalších refugií, nicméně stále nepotvrzenou genetickými daty. Šrafované oblasti jsou horské oblasti s výškou přesahující 1000 m. n. m. . Převzato ze Schmitt et al. (2006).

Podobně jako u okáče je vývoj a dnešní distribuce slepýšů rodu *Anguis* závislý na existenci glaciálních mikrorefugií v horských oblastech, odkud kolonizovali zbytek Balkánského poloostrova (Jablonski et al. 2016; obr. 11).



Obrázek 11: Distribuce slepýšů na Balkánském poloostrově. Červeně- *A. fragilis*, zeleně- *A. colchica*, fialově- *A. graeca*, modře- *A. cephallonica* (R- refugium). Převzato z Jablonski et al. 2016.

5.2 Fytogeografie

V této kapitole bude uvedeno několik příkladů studií, zabývajících se fytogeografií v oblasti Balkánského poloostrova (viz tabulka 2). Nejprve budou obecně shrnuty, některé z nich pak budou detailněji popsány.

Stejně jako v případě zoogeografie, u některých druhů je rozšíření dáno preferencí geologického podkladu, či klimatických podmínek. Například preference hadce jako podkladu (Stevanović et al. 2003), nebo horského prostředí a (semi)aridních podmínek (Tan et al. 2007). Ve vysokých horách nacházíme kromě specifické skladby vegetace, velké diverzity (Sulejman 2011) a vysokého stupně endemismu také glaciální relikty (Stevanović et al. 2009). U některých druhů například u modrouška rodu *Edraianthus* (Campanulaceae) se dají lokalizovat refugia na Balkáně (Surina et al. 2011). V případě bukových lesů je možné sledovat jejich postglaciální kolonizování severu z Balkánského poloostrova (Willner et al. 2009, Dzwonko & Loster 2000).

Většina druhů je ovlivněna (stejně jako v zoogeografii) paleogeografií oblasti, či klimatickými změnami. Jako příklad jsou zde uvedeny zvonky (*Campanula*), jejichž vývoj byl ovlivněn několika faktory (Crowl et al. 2015), viz níže.

Autor	Předmět studia	Studovaná oblast
Crowl et al. 2015	Zvonky rodu <i>Campanula</i> (Campanulaceae)	východní Mediterán
Tan et al. 2007	jednoděložné geofyty	Balkánský poloostrov
Sulejman 2011	vysokohorská flora	Dinárské alpy
Košir et al. 2013	dubohabrové lesy	jihovýchodní Evropa
Stevanović et al. 2003	hadcoví endemité	Balkánský poloostrov
Willner et al. 2009, Dzwonko & Loster 2000	bukové lesy	Evropa- postglaciální disperze, jihozápad Balkánského poloostrova
Šilc et al. 2009	travní vegetace	severozápadní oblast Balkánu
Frajman & Oxelman 2007	Silenečka rodu <i>Heliosperma</i> (Caryophyllaceae)	Balkánský poloostrov
Surina et al. 2011	modroušek rodu <i>Edraianthus</i> (Campanulaceae)	Balkánský poloostrov- refugia
Stevanović et al. 2009	arkto-alpínské druhy	balkánská pohoří

Tabulka 2: Vybrané fytogeografické studie týkající se Balkánského poloostrova.

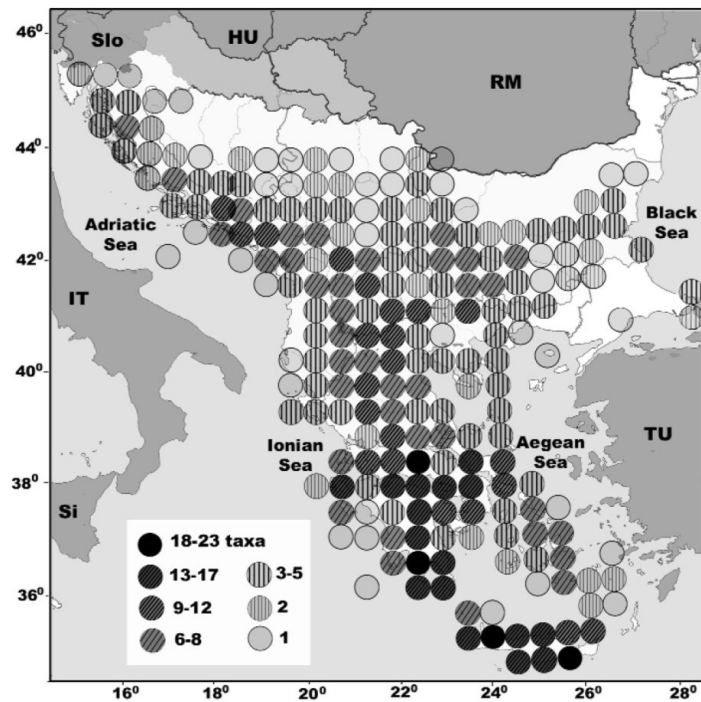
5.2.1 Dubohabrové lesy

Na příkladu dubo-habrových lesů Balkánského poloostrova nacházejí Košir et al. (2013) dva regiony: Jihocentrální (nově ho řadí do fyto geograficky širší subaliance *Lonicero-Carpinenion betuli*) a Severozápadní + jižní Alpy (řazeny do nové subaliance *Aceri tatarici-Carpinenion*). Klimatické gradienty na Balkáně jsou více komplexní, než na ostatních mediteráních poloostrovech. Kromě klasického gradientu sever-jih, je zde také gradient západovýchodní. Z tohoto důvodu jsou dubohabřiny Balkánského poloostrova více diversifikované než ty na Apeninském, či Iberském poloostrově. Obecně se mění složení flóry podle gradientu, ze severu na jih klesá zastoupení typicky střeoevropských druhů a stoupá počet druhů mediteránních a Balkánských (Bolognini & Nimis 1993).

5.2.2 Endemité

Stevanović (2003) se ve své studii zabývá pouze obligátními hadcovými endemity, tedy rostlinami, pro něž je hadec nezbytný (zde je výraz „obligátní“ využit také pro rostliny, jež hadec nutně nepotřebují, nicméně ho preferují a vzácně se vyskytují i na jiném typu substrátu). Největší zastoupení mezi hadcovými endemity má tařinka (*Allysum*, Brassicaceae), chrpa (*Centaurea*, Asteraceae) a silenka (*Silene*, Caryophyllaceae). Většina těchto endemitů se pak vyskytuje v Řecku, v jihozápadním, západním a centrálním Srbsku a v Albánii.

Zhruba 10 % endemické flory Balkánského poloostrova tvoří geofyty, jež můžeme definovat jako rostliny se zásobními podzemními orgány (Tan et al. 2007). Dominantními geofyty Balkánu jsou jednoděložné rostliny, čeledi liliovité (Liliaceae), kosatcovité (Iridaceae), amarylkovité (Amaryllidaceae, právě v této čeledi se nachází nejrozšířenější endemický geofyt, česnek rodu *Allium*) a áronovité (Araceae; Tan et al. 2007). Tyto rostliny jsou adaptovány na aridní/semi aridní podmínky, kamenitý substrát i horské prostředí. Proto se na Balkánském poloostrově vyskytuje nejvíce endemických forem v těchto podmínkách, naproti tomu se téměř nevyskytují v nížinách, nebo ve velmi vysokých horách s alpským klimem. Tan et al. (2007) zde nacházejí gradient ve výskytu geofytů. Jejich počet se směrem na jih zvyšuje a maxima dosahuje na Peloponésu a Krétě, (obr. 12). Centra diversity pak nacházejí zejména ve vyšších nadmořských výškách jak v jižním Řecku (pohoří Parnas), tak na již výše zmíněném Peloponésu a Krétě. Výjimku pak tvoří ostrovy v Egejském moři, kde navzdory nižším nadmořským výškám nacházejí vysoký počet endemitů. Zde je to ale způsobeno izolovaností ostrova a následnými speciálními procesy.



Obrázek 12: Rozšíření a bohatost endemických geofytů z čeledí Liliaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae, Araceae. Mapa byla vytvořena na základě 170 taxonů (Tan et al. 2007).

5.2.3 Zvonky rodu *Campanula*

Skupina malých, jednoletých zvonků rodu *Campanula*, jež se nachází pouze v oblasti východního Mediteránu, jsou dobrým příkladem odpovědi na historické události této oblasti. Crowl et al. (2015) popisuje vliv fragmentace Egejských ostrovů, vznik MAT, messinskou salinitní krizi a pleistocénní klimatické změny jako klíčové události v biogeografii těchto zvonků. Na vývoji těchto zvonků se podílela vikariance i disperze (například *C. simulans* pomocí disperze překonala MAT a kolonizovala ostrovy na jeho východní straně. Zmiňují také, že diversifikace neprobíhala konstantní rychlostí. Nejrychlejší diverzifikace byla naměřena zhruba mezi 12 - 8 Ma, jako následek allopatrické speciace po fragmentaci ostrovů a vzniku MAT.

6. Závěr

Cílem této práce bylo v první části shrnutí paleogeografické historie Balkánského poloostrova a dalších faktorů, zejména klimatických, jež měly vliv na současnou distribuci organismů nejen na Balkánském poloostrově, ale také v oblastech s ním souvisejících. Paleogeografickou historií se rozumí uzavření praooceánu Tethys, vývoj moře Paratethys, Messinská salinitní krize, formování Sredoegejského příkopu a další tektonické pohyby se zásadními následky, například vznik pevninských mostů a orogeneze. Klimatické podmínky, které měly vliv na vývoj oblasti, počaly být významné až v období Pleistocénu, kdy mělo střídání dob ledových a meziledových zásadní vliv na dnešní distribuci organismů. Docházelo k rozsáhlým migracím, ale také extinkcím, vzniku refugií a následné speciace, která vedla ke zvyšování diverzity druhů.

V druhé části následuje biogeografie Balkánského poloostrova a ostrovů Egejského moře. Nejprve byl vytvořen seznam recentních biogeografických prací, a poté bylo několik příkladových studií vybráno a detailněji popsáno. Tyto studie pak často odrážejí vliv historie oblasti na dnešní podobu a rozšíření organismů na Balkánském poloostrově a Egejských ostrovech. Jak je již řečeno v úvodu, rozsah bakalářské práce neumožňuje tuto problematiku popsat do větší hloubky, proto byl podán pouze obecný nástin historie a současné podoby biogeografie na Balkánském poloostrově a přilehlých oblastech. Biogeografické studie se často zaměřují pouze na jeden živočišný či rostlinný druh, či jeden nebo několik málo států/oblastí. Aby byl následný detailnější popis co nejkomplexnější, byly primárně použity studie, které se vztahují na co největší území, tedy nejlépe na celý Balkánský poloostrov a/nebo ostrovy Egejského moře.

7. Seznam použité literatury

- Aksu, A. E., Hiscott, R. N., & Yaşar, D. (1999): Oscillating Quaternary water levels of the Marmara Sea and vigorous outflow into the Aegean Sea from the Marmara Sea- Black Sea drainage corridor. *Marine Geology*, 153(1-4), 275-302.
- Albrecht, C., Sschultheiß, R., Kevrekidis, T., Streit, B., & Wilke, T. (2007): Invaders or endemics? Molecular phylogenetics, biogeography and systematics of *Dreissena* in the Balkans. *Freshwater Biology*, 52(8), 1525-1536.
- Allegrucci, G., Ketmaier, V., Di Russo, C., Rampini, M., Sbordoni, V., & Cobolli, M. (2017): Molecular phylogeography of *Troglophilus* cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae): A combination of vicariance and dispersal drove diversification in the East Mediterranean region. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 55(4), 310-325.
- Allegrucci, G., Trucchi, E., & Sbordoni, V. (2011): Tempo and mode of species diversification in Dolichopoda cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60(1), 108-121.
- Alexandri, P., Triantafyllidis, A., Papakostas, S., Chatzinikos, E., Platis, P., Papageorgiou, N., ... & Triantaphyllidis, C. (2012): The Balkans and the colonization of Europe: the post-glacial range expansion of the wild boar, *Sus scrofa*. *Journal of Biogeography*, 39(4), 713-723.
- Asher, J., Warren, M., Fox, R., Harding, P., Jeffcoate, G., & Jeffcoate, S. (2001): *The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland*. Oxford University Press.
- Bache, F. (2012): A two step process for the reflooding of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Basin Research*, 24(2), 125-153.
- Baguette, M., Petit, S., & Quéva, F. (2000): Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 37(1), 100-108.
- Bard, E., Hamelin, B., Fairbanks, R.G. (1990): IJ-Th age obtained by mass spectrometry in corals from Barbados: sea level during the past 130.000 years. *Nature* 340,456-458
- Barton, N. H., & Hewitt, G. M. (1985): Analysis of hybrid zones. *Annual review of Ecology and Systematics*, 16(1), 113-148.
- Beschovski, V., & Marinov, M. (2007): Fauna, Ecology, and Zoogeography of Dragonflies (Insecta: Odonata) of Bulgaria. In *Biogeography and Ecology of Bulgaria* (pp. 199-232). Springer, Dordrecht.
- Beysard, M., Krebs-Wheaton, R., & Heckel, G. (2015): Tracing reinforcement through asymmetrical partner preference in the European common vole *Microtus arvalis*. *BMC evolutionary biology*, 15(1), 170.
- Bianco, P. G. (1990): Potential role of the palaeohistory of the Mediterranean and Paratethys basins on the early dispersal of Euro-Mediterranean freshwater fishes. *Ichthyological exploration of freshwaters. Munchen*, 1(2), 167-184.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999): *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, USA.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.Y., Boeuf G. (2010): *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Bolognini, G., & Nimis, P. L. (1993): Phytogeography of Italian deciduous oak woods based on numerical classification of plant distribution ranges. *Journal of vegetation science*, 4(6), 847-860.

- Boyer, S. L., Karaman, I., & Giribet, G. (2005):** The genus *Cyphophthalmus* (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi) in Europe: A phylogenetic approach to Balkan peninsula biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(3), 554-567.
- Caputo, R., & Pavlides, S. (1993):** Late Cainozoic geodynamic evolution of Thessaly and surroundings (central-northern Greece). *Tectonophysics*, 223(3-4), 339-362.
- Çiplak, B. (2004):** Biogeography of Anatolia: the marker group Orthoptera. *Mem. Soc. Entomol. Ital.*, 82(2003), 357-372.
- Clauzon, G., Rubino, J.-L., Casero, P. (2001):** Regional modalities of the Messinian salinity crisis in the framework of a two phases model. Late Miocene to Early Pliocene environments and ecosystems. 2nd EEDEN Workshop. Sabadell, Spain, pp. 17–18
- Deltshev, C. (2004):** A zoogeographical review of the spiders (Araneae) of the Balkan Peninsula. In *Balkan biodiversity* (pp. 193-200). Springer, Dordrecht.
- Deltshev, C. (2008):** Faunistic diversity and zoogeography of cave-dwelling spiders on the Balkan Peninsula. *Advances in arachnology and developmental biology*, 12, 327-348.
- Dermitzakis, D. M., & Papanikolaou, D. J. (1981):** Paleogeography and geodynamics of the Aegean region during the Neogene. In *Annales geologiques des pays helleniques* (Vol. 30, pp. 245-289).
- Dolukhanov, P.M., Chepalyga, A.L., Shkatova, V.K., Lavrentiev, N.V., (2009):** Late Quaternary Caspian: sea-levels, environments and human settlements. *Open Geographical Journal* 2, 1-15.
- Đuknić, J., Jovanović, V. M., Popović, N., Živić, I., Raković, M., Čerba, D., & Paunović, M. (2019):** Phylogeography of *Simulium* Subgenus *Wilhelmia* (Diptera: Simuliidae)—Insights From Balkan Populations. *Journal of Medical Entomology*.
- Dzwonko, Z., & Loster, S. (2000):** Syntaxonomy and phytogeographical differentiation of the Fagus woods in the Southwest Balkan Peninsula. *Journal of vegetation science*, 11(5), 667-678.
- Eidesen, P. B., Ehrich, D., Bakkestuen, V., Alsos, I. G., Gilg, O., Taberlet, P., & Brochmann, C. (2013):** Genetic roadmap of the Arctic: plant dispersal highways, traffic barriers and capitals of diversity. *New Phytologist*, 200(3), 898-910.
- Ershov, A. V., Brunet, M. F., Nikishin, A. M., Bolotov, S. N., Nazarevich, B. P., & Korotaev, M. V. (2003):** Northern Caucasus basin: thermal history and synthesis of subsidence models. *Sedimentary Geology*, 156(1-4), 95-118
- Fattorini, S. (2002):** Biogeography of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Aegean Islands (Greece). *Journal of Biogeography*, 29(1), 49-67.
- Forte, A. M., Cowgill, E., & Whipple, K. X. (2014):** Transition from a singly vergent to doubly vergent wedge in a young orogen: The Greater Caucasus. *Tectonics*, 33(11), 2077-2101.
- Frajman, B., & Oxelman, B. (2007):** Reticulate phylogenetics and phytogeographical structure of *Heliosperma* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1), 140-155.
- Georgiev, G., & Hubenov, Z. (2006):** Vertical distribution and zoogeographical characteristics of Cerambycidae (Coleoptera) family in Bulgaria. *Acta Zool. Bulg.*, 58, 315-343.
- Georgiev, G., Simov, N., Stojanova, A., & Doychev, D. (2005):** New and interesting records of longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in some Bulgarian Mountains. *Acta zoologica bulgarica*, 57(2), 131-138.

- Gómez, A., & Lunt, D. H. (2007):** Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In *Phylogeography of southern European refugia* (pp. 155-188). Springer, Dordrecht.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Smith, A. G., Bleeker, W., & Lourens, L. J. (2004):** A new geologic time scale, with special reference to Precambrian and Neogene. *Episodes*, 27(2), 83-100.
- Guéorguiev, B. (2007):** Biogeography of the endemic Carabidae (Coleoptera) in the central and eastern Balkan peninsula. In *Biogeography and ecology of Bulgaria* (pp. 297-356). Springer, Dordrecht.
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005):** Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*, 8(5), 461-467.
- Harrison, R. G., & Larson, E. L. (2016):** Heterogeneous genome divergence, differential introgression, and the origin and structure of hybrid zones. *Molecular ecology*, 25(11), 2454-2466.
- Harzhauser, M., Latal, C., & Piller, W. E. (2007):** The stable isotope archive of Lake Pannon as a mirror of Late Miocene climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 249(3-4), 335-350.
- Hewitt, G. M. (1996):** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological journal of the Linnean Society*, 58(3), 247-276.
- Hewitt, G. M. (1999):** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 87-112.
- Hewitt, G. M. (2000):** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907.
- Hewitt, G. M. (2004):** Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 183-195.
- Hou, Z., & Li, S. (2018):** Tethyan changes shaped aquatic diversification. *Biological Reviews*, 93(2), 874-896.
- Hsü, K. J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M. B., Erickson, A., Garrison, R. E., ... & Wright, R. (1977):** History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267(5610), 399.
- Ivanovic, R. F., Valdes, P. J., Flecker, R., & Gutjahr, M. (2014):** Modelling global-scale climate impacts of the late Miocene Messinian Salinity Crisis. *Climate of the Past*, 10(2), 607-622.
- Jablonski, D., Jandzik, D., & GVOŽDÍK, V. (2012):** New records and zoogeographic classification of amphibians and reptiles from Bosnia and Herzegovina. *North-Western journal of zoology*, 8(2).
- Jablonski, D., Jandzik, D., Mikuliček, P., Džukić, G., Ljubisavljević, K., Tzankov, N., ... & Gvoždik, V. (2016):** Contrasting evolutionary histories of the legless lizards slow worms (*Anguis*) shaped by the topography of the Balkan Peninsula. *BMC evolutionary biology*, 16(1), 99.
- Jaskula, R. (2011):** How unique is the tiger beetle fauna (Coleoptera, Cicindelidae) of the Balkan Peninsula?. *ZooKeys*, (100), 487.
- Jaskula, R. (2015):** The Maghreb—one more important biodiversity hot spot for tiger beetle fauna (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) in the Mediterranean region. *ZooKeys*, (482), 35.
- Kalezi, L. (2006):** Morphometrics of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) in the Central Balkans: implications for taxonomy and zoogeography. *Zoological Studies*, 45(2), 213-222.
- Karaman, I., Hammouti, N., Pavicevic, D., Kiefer, A., Horvatovic, M., & Seitz, A. (2011):** The genus *Troglophilus* Krauss, 1879 (Orthoptera: Rhaphidophoridae) in the west Balkans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 1035-1063.

- Kenyeres, Z., Rácz, I. A., & Varga, Z. (2009):** Endemism hot spots, core areas and disjunctions in European Orthoptera. *Acta Zoologica Cracoviensia-Series B: Invertebrata*, 52(1-2), 189-211.
- Kindler, C., Chèvre, M., Ursenbacher, S., Böhme, W., Hille, A., Jablonski, D., ... & Fritz, U. (2017):** Hybridization patterns in two contact zones of grass snakes reveal a new Central European snake species. *Scientific reports*, 7(1), 7378.
- Kornilios, P., Thanou, E., Lymberakis, P., Ilgaz, Ç., Kumlutaş, Y., & Leaché, A. (2019):** Genome-wide markers untangle the green-lizard radiation in the Aegean Sea and support a rare biogeographical pattern. *Journal of Biogeography*, 46(3), 552-567.
- Korniushin, A. V. (2004):** The bivalve mollusc fauna of ancient lakes in the context of the historical biogeography of the Balkan region. In *Balkan Biodiversity* (pp. 219-241). Springer, Dordrecht.
- Koshev, Y. S. (2008):** Distribution and status of the European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*) in Bulgaria. *Lynx*, 39(2), 251-261.
- Košir, P., Casavecchia, S., Čarni, A., Škvorc, Ž., Zivkovic, L., & Biondi, E. (2013):** Ecological and phytogeographical differentiation of oak-hornbeam forests in southeastern Europe. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 147(1), 84-98.
- Kováč, M., Hudáčková, N., Halásová, E., Kováčová, M., Holcová, K., Oszczytko-Clowes, M., ... & Klučiar, T. (2017):** The Central Paratethys palaeoceanography: a water circulation model based on microfossil proxies, climate, and changes of depositional environment. *Acta Geologica Slovaca*, 9(2), 75-114.
- Kováč, M., Plašienka, D., Soták, J., Vojtko, R., Oszczytko, N., Less, G., ... & Králiková, S. (2016):** Paleogene palaeogeography and basin evolution of the Western Carpathians, Northern Pannonian domain and adjoining areas. *Global and planetary change*, 140, 9-27.
- Krijgsman, W. (2002):** The Mediterranean: mare nostrum of earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters*, 205(1-2), 1-12.
- Krijgsman, W., Capella, W., Simon, D., Hilgen, F. J., Kouwenhoven, T. J., Meijer, P. T., ... & Flecker, R. (2018):** The Gibraltar Corridor: Watergate of the Messinian Salinity Crisis. *Mar Geol*, 403, 238-246.
- Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J., & Wilson, D. S. (1999):** Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400(6745), 652.
- Kryštufek, B., Bryja, J., & Bužan, E. V. (2009):** Mitochondrial phylogeography of the European ground squirrel, *Spermophilus citellus*, yields evidence on refugia for steppic taxa in the southern Balkans. *Heredity*, 103(2), 129.
- Kryštufek, B., Buzan, E. V., Hutchinson, W. F., & Hanfling, B. (2007):** Phylogeography of the rare Balkan endemic Martino's vole, *Dinaromys bogdanovi*, reveals strong differentiation within the western Balkan Peninsula. *Molecular ecology*, 16(6), 1221-1232.
- Kryštufek, B., & Reed, J. M. (2004):** Pattern and process in Balkan biodiversity—an overview. In *Balkan biodiversity* (pp. 1-8). Springer, Dordrecht.
- Kyralová, E. (2015):** Vývoj endemické sladkovodní ichtyofauny Řecka.
- Levy, A., Doadrio, I., & Almada, V. C. (2009):** Historical biogeography of European leuciscins (Cyprinidae): evaluating the Lago Mare dispersal hypothesis. *Journal of Biogeography*, 36(1), 55-65.
- Liu, H., Li, S., Ugolini, A., Momtazi, F., & Hou, Z. (2018):** Tethyan closure drove tropical marine biodiversity: Vicariant diversification of intertidal crustaceans. *Journal of biogeography*, 45(4), 941-951.

- Loget, N., & Van Den Driessche, J. (2006):** On the origin of the Strait of Gibraltar. *Sedimentary Geology*, 188, 341-356.
- Lugli, S., Gennari, R., Gvirtzman, Z., Manzi, V., Roveri, M., & Schreiber, B. C. (2013):** Evidence of clastic evaporites in the canyons of the Levant Basin (Israel): Implications for the Messinian salinity crisis. *Journal of Sedimentary Research*, 83(11), 942-954.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967):** The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Médail, F., & Diadema, K. (2009):** Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of biogeography*, 36(7), 1333-1345.
- Médail, F., & Quézel, P. (1999):** Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation biology*, 13(6), 1510-1513.
- Murienne, J., Karaman, I., & Giribet, G. (2010):** Explosive evolution of an ancient group of Cyphophthalmi (Arachnida: Opiliones) in the Balkan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 37(1), 90-102.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000):** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Neubauer, T. A., Harzhauser, M., Mandic, O., Kroh, A., & Georgopoulou, E. (2016):** Evolution, turnovers and spatial variation of the gastropod fauna of the late Miocene biodiversity hotspot Lake Pannon. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 442, 84-95.
- Oikonomou, A., Leprieur, F., & Leonardos, I. D. (2014):** Biogeography of freshwater fishes of the Balkan Peninsula. *Hydrobiologia*, 738(1), 205-220.
- Pabijan, M., Zieliński, P., Dudek, K., Chloupek, M., Sotiropoulos, K., Liana, M., & Babik, W. (2015):** The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans. *Journal of Biogeography*, 42(4), 671-683.
- Papadopoulou, A., Anastasiou, I., Keskin, B., & Vogler, A. P. (2009):** Comparative phylogeography of tenebrionid beetles in the Aegean archipelago: the effect of dispersal ability and habitat preference. *Molecular Ecology*, 18(11), 2503-2517.
- Papadopoulou, A., Anastasiou, I., & Vogler, A. P. (2010):** Revisiting the insect mitochondrial molecular clock: the mid-Aegean trench calibration. *Molecular Biology and Evolution*, 27(7), 1659-1672.
- Perissoratis, C., & Conispoliatis, N. (2003):** The impacts of sea-level changes during latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of the Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Marine Geology*, 196(3-4), 145-156.
- Petit, R. J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J. L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., ... & Mohanty, A. (2003):** Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *science*, 300(5625), 1563-1565.
- Petsopoulos, D., Leblois, R., Sauné, L., İpekdağ, K., Aravanopoulos, F. A., Kerdelhué, C., & Avtzis, D. N. (2018):** Crossing the Mid-Aegean Trench: vicariant evolution of the Eastern pine processionary moth, *Thaumetopoea wilkinsoni* (Lepidoptera: Notodontidae), in Crete. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124(2), 228-236.
- Popov, A. (2002):** Zoogeographical analysis of Neuroptera in Bulgaria. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48(Suppl 2), 271-280.

- Popov, V., & Deltchev, C. (1997):** Formation of the modern fauna. *Geografiya na Bulgariya. Fizicheska geografiya. Sotsialno-ikonomicheska geografiya (Geography of Bulgaria. Physical Geography. Socio-Economic Geography)*. Akademichno izdatelstvo "Prof. Marin Drinov" (Prof. Marin Drinov Academic Publishing House), Sofia, 310-316
- Popov, A., & Letardi, A. (2010):** Comparative zoogeographical analysis of Neuropterida of the Apennine and Balkan peninsulas. In *Proceedings of the X International Symposium on Neuropterology, Maribor* (pp. 239-256).
- Popov, S. V., Shcherba, I. G., Ilyina, L. B., Neveeskaya, L. A., Paramonova, N. P., Khondkarian, S. O., & Magyar, I. (2006):** Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238(1-4), 91-106.
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Valakos, E., Pafilis, P., Zouros, E., & Mylonas, M. (2005):** Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, 14(8), 2433-2443.
- Poulakakis, N., Kapli, P., Lymberakis, P., Trichas, A., Vardinoyiannis, K., Sfenthourakis, S., & Mylonas, M. (2015):** A review of phylogeographic analyses of animal taxa from the Aegean and surrounding regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(1), 18-32.
- Poulakakis, N., Pakaki, V., Mylonas, M., & Lymberakis, P. (2008):** Molecular phylogeny of the Greek legless skink *Ophiomorus punctatissimus* (Squamata: Scincidae): The impact of the Mid-Aegean trench in its phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(1), 396-402.
- Reed, J. M., Kryštufek, B., & Eastwood, W. J. (2004):** The physical geography of the Balkans and nomenclature of place names. In *Balkan Biodiversity* (pp. 9-22). Springer, Dordrecht.
- Ricou, L. E. (1995):** The plate tectonic history of the past Tethys Ocean. In *The Tethys Ocean* (pp. 3-70). Springer, Boston, MA.
- Rosenbaum, G., Lister, G. S., & Duboz, C. (2002):** Relative motions of Africa, Iberia and Europe during Alpine orogeny. *Tectonophysics*, 359(1-2), 117-129.
- Roveri, M., Flecker, R., Krijgsman, W., Lofi, J., Lugli, S., Manzi, V., ... & Govers, R. (2014):** The Messinian Salinity Crisis: past and future of a great challenge for marine sciences. *Marine Geology*, 352, 25-58.
- Rögl, F. (1998):** Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie*, 279-310.
- Rögl, F. (1999):** Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica carpathica*, 50(4), 339-349.
- Rusu, A. (1988):** Oligocene events in Transylvania (Romania) and the first separation of Paratethys. *Dari Seama, Inst. Geol. Geofiz.*, 72-73, 207-223
- Saintot, A., Brunet, M. F., Yakovlev, F., Sébrier, M., Stephenson, R., Ershov, A., ... & McCann, T. (2006):** The Mesozoic-Cenozoic tectonic evolution of the Greater Caucasus. *Geological Society, London, Memoirs*, 32(1), 277-289.
- Sakalian, V. (2004):** Contribution to the knowledge of the Jewel Beetles (Coleoptera: Buprestidae) of the Balkan Peninsula. I. *Acta zoologica bulgarica*, 56(2), 175-179.
- Santos, J. A., Malheiro A. C., Pinto J. G. & Jones, G.V. (2012):** Macroclimate and viticultural zoning in Europe: observed trends and atmospheric forcing. *Climate Research*, 51(1), 89-103 DOI: 10.3354/cr01056. ISSN 0936-577X

- Savić, I. R. (2008):** Diversification of the Balkan fauna: its origin, historical development and present status. *Advances in Arachnology and Developmental Biology*, 12, 57-78.
- Schmitt, T., Habel, J. C., Zimmermann, M., & Mueller, P. (2006):** Genetic differentiation of the marbled white butterfly, *Melanargia galathea*, accounts for glacial distribution patterns and postglacial range expansion in southeastern Europe. *Molecular Ecology*, 15(7), 1889-1901.
- Sorokin, V. M. (2011):** Correlation of upper Quaternary deposits and paleogeography of the Black and Caspian seas. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 19(5), 563.
- Spakman, W., Chertova, M. V., van den Berg, A., & van Hinsbergen, D. J. (2018):** Puzzling features of western Mediterranean tectonics explained by slab dragging. *Nature Geoscience*, 11(3), 211.
- Stevanović, V., Tan, K., & Iatrou, G. (2003):** Distribution of the endemic Balkan flora on serpentine I.–obligate serpentine endemics. *Plant systematics and evolution*, 242(1-4), 149-170.
- Stevanović, V., Vukojičić, S., Šinžar-Sekulić, J., Lazarević, M., Tomović, G., & Tan, K. (2009):** Distribution and diversity of Arctic-Alpine species in the Balkans. *Plant Systematics and Evolution*, 283(3-4), 219.
- Stewart, J. R., & Dalén, L. (2008):** Is the glacial refugium concept relevant for northern species? A comment on Pruetz and Winker 2005. *Climatic Change*, 86(1), 19-22.
- Stewart, J. R. & Lister, A. M. (2001):** Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. *Trends Ecol. Evol.* 16, 608–613. (doi:10.1016/S0169-5347(01)02338-2)
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., & Dalén, L. (2009):** Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1682), 661-671.
- Stojanović, M., Tsekova, R., Pešić, S., Milanović, J., & Milutinović, T. (2013):** Diversity and a biogeographical review of the earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) of the Balkan Mountains (Stara Planina Mountains) in Serbia and Bulgaria. *Turkish Journal of Zoology*, 37(5), 635-642.
- Stow, D. (2010):** Vanished Ocean: how Tethys reshaped the world. Oxford University Press, New York.
- Sulejman, R. (2011):** Phytogeographic and syntaxonomic diversity of high mountain vegetation in Dinaric Alps (Western Balkan, SE Europe). *Journal of Mountain Science*, 8(6), 767-786.
- Surina, B., Schönswetter, P., & Schneeweiss, G. M. (2011):** Quaternary range dynamics of ecologically divergent species (*Edraianthus serpyllifolius* and *E. tenuifolius*, Campanulaceae) within the Balkan refugium. *Journal of Biogeography*, 38(7), 1381-1393.
- Šilc, U., Vrbničanin, S., Božić, D., Čarni, A., & Stevanović, Z. D. (2009):** Weed vegetation in the north-western Balkans: diversity and species composition. *Weed Research*, 49(6), 602-612.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., & Cosson, J. F. (1998):** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular ecology*, 7(4), 453-464.
- Tan, K., Stevanović, V., & Strid, A. (2007):** Distribution and centres of diversity for endemic geophytic monocots in the Balkans. *Bocconea*, 21, 139-146.
- Taylor, S. A., Larson, E. L., & Harrison, R. G. (2015):** Hybrid zones: windows on climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(7), 398-406.
- Trakić, T., Valchovski, H., & Stojanović, M. (2016):** Endemic earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) of the Balkan Peninsula: a review. *Zootaxa*, 4189(2), 251-274.

- Udvardy, M. D., & Udvardy, M. D. F. (1975):** *A classification of the biogeographical provinces of the world* (Vol. 8). Morges, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Ursenbacher, S., Guillon, M., Cubizolle, H., Dupoué, A., Blouin-Demers, G., & Lourdais, O. (2015):** Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe: patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central–marginal hypothesis. *Molecular ecology*, 24(14), 3639-3651.
- Ursenbacher, S., Schweiger, S., Tomović, L., Crnobrnja-Isailović, J., Fumagalli, L., & Mayer, W. (2008):** Molecular phylogeography of the nose-horned viper (*Vipera ammodytes*, Linnaeus (1758)): evidence for high genetic diversity and multiple refugia in the Balkan peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(3), 1116-1128.
- Vanhove, M. P., Economou, A. N., Zogaris, S., Larmuseau, M. H., Giakoumi, S., Kalogianni, E., ... & Huyse, T. (2011):** Phylogenetics and biogeography of the Balkan ‘sand gobies’(Teleostei: Gobiidae): vulnerable species in need of taxonomic revision. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(1), 73-91.
- Varga, Z. (1977):** Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). *Acta Biologica Debrecina*, 14, 223-285.
- Wachowiak, W., Żukowska, W. B., Wójkiewicz, B., Cavers, S., & Litkowiec, M. (2016):** Hybridization in contact zone between temperate European pine species. *Tree Genetics & Genomes*, 12(3), 48.
- Willner, W., Di Pietro, R., & Bergmeier, E. (2009):** Phytogeographical evidence for post-glacial dispersal limitation of European beech forest species. *Ecography*, 32(6), 1011-1018.
- Yanina, T. A. (2014):** The Ponto-Caspian region: environmental consequences of climate change during the Late Pleistocene. *Quaternary International*, 345, 88-99.

7.1 Internetové zdroje:

ICS - Chart/Time Scale. *International Commission on Stratigraphy* [online]. Dostupné z: <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>, last access: May, 2019