

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Kateřina Kubíková**

Západní Karpaty jako hotspot diverzity během kvartérního klimatického cyklu

Western Carpathians as diversity hotspot during the Quaternary climatic cycle

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Lucie Juřičková, Ph.D.

Praha 2020

## 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, dne 5. června 2020

.....

Kateřina Kubíková

## Poděkování

Ráda bych poděkovala především své školitelce Lucii Juříčkové za vedení práce, cenné rady a připomínky. Mé díky patří také mým rodičům za podporu a trpělivost po celou dobu studia a mému bratrovi za korekturu práce. V neposlední řadě bych ráda poděkovala svému příteli za podnětné diskuse, postřehy během průběžného pročítání práce a velkou podporu.

## Abstrakt

Západní Karpaty jsou v kontextu celé Evropy unikátním územím nevyčísitelného biologického významu. Topologická členitost se ruku v ruce s výraznou klimatickou a půdní variabilitou odráží ve velké heterogenitě habitatů a umožnila přežití řady druhů organismů v této oblasti napříč klimatickými změnami v průběhu kvartérního klimatického cyklu. Západní Karpaty tak představují jedno z nejvýznamnějších glaciálních a zároveň interglaciálních refugií v Evropě. Výsledkem těchto environmentálních vlastností a unikátní historie této oblasti je v současnosti ohromná druhová rozmanitost, vysoká míra endemismu a výskyt řady glaciálních reliktních.

Tato bakalářská práce je rešerší především zoologických studií zabývajících se vysokou mírou biodiverzity a endemismu na území Západních Karpat a jejich možnými příčinami. Dopodrobna se též věnuje roli Západních Karpat v průběhu kvartérního glaciálního cyklu jakožto významného pleistocenního refugia, jeho vlivu na další části Evropy a postglaciálnímu vývoji území.

**Klíčová slova:** Západní Karpaty, kvartér, refugium, holocén, hotspot biodiverzity, endemismus, glaciální reliktní, paleobiologie

## Abstract

In the context of the entire Europe, the Western Carpathians is a unique area of priceless biological significance. Topological complexity, together with significant climatic and edaphic variability, is reflected in the high habitat heterogeneity and has enabled the survival of a large number of species in this area during the Quaternary climatic cycle. The Western Carpathians thus represents one of the most important glacial as well as interglacial refugium in Europe. The result of these environmental variables and the unique history of this region is an enormous species diversity, a high degree of endemism and the occurrence of many glacial relics.

This bachelor's thesis contains a review of mainly zoological studies dealing with high biodiversity and degree of endemism in the Western Carpathians and its possible causes. The role of the Western Carpathians as an important Pleistocene refugium, its influence on other parts of Europe and the postglacial development of the area are discussed in individual chapters.

**Keywords:** Western Carpathians, Quaternary, refugium, Holocene, biodiversity hotspot, endemism, glacial relict, paleobiology

# Obsah

1	Úvod .....	1
2	Západní Karpaty jako hotspot biodiverzity .....	2
2.1	Příčiny vysoké biodiverzity Západních Karpat.....	2
2.2	Příklady skupin s vysokou biodiverzitou na území Západních Karpat .....	2
3	Západní Karpaty jako hotspot endemismu .....	4
3.1	Úvod do problematiky endemismu .....	4
3.2	Příčiny vysoké míry endemismu v Západních Karpatech.....	4
3.3	Endemické taxony Západních Karpat.....	5
4	Západní Karpaty jako refugium .....	9
4.1	Úvod do problematiky evropských refugií.....	9
4.2	Metody studia refugií .....	9
4.3	Západní Karpaty jako glaciální refugium .....	10
4.3.1	Vliv Západních Karpat na glaciální refugium v Panonské nížině.....	12
4.4	Západní Karpaty jako interglaciální refugium .....	13
4.4.1	Úvod do problematiky interglaciálních refugií.....	13
4.4.2	Glaciální relikty Západních Karpat.....	13
5	Postglaciální kolonizace Evropy.....	16
5.1	Metody studia postglaciální kolonizace.....	16
5.2	Role západokarpatského refugia při postglaciální kolonizaci.....	17
6	Postglaciální vývoj Západních Karpat.....	19
7	Závěr .....	23
8	Citovaná literatura .....	25

# 1 Úvod

Západní Karpaty jsou geomorfologickou provincií Karpat rozkládající se na území Slovenska, Polska, České republiky, Maďarska a Rakouska. Svou rozlohou přibližně 70 000 km<sup>2</sup> tvoří zhruba třetinu celkové plochy Karpat. Hranice mezi Západními Karpaty a sousedními Východními Karpaty je vymezena nejen geomorfologicky, ale kopírují ji i hranice rozšíření některých druhů bezobratlých živočichů jak z východní (např. sklovatka karpatská (*Carpatica calophana*), saranče *Odontopodisma rubripes*), tak ze západní strany (např. srstnatka jednozubá (*Petasina unidentata*)) (Welter-Schultes 2012; Krištín & Kaňuch 2013) a je zřetelná i na fylogeografické struktuře některých druhů (např. Bálint et al. 2011; Ronikier 2011; Drag et al. 2015). To spolu s výskytem řady endemických taxonů dokládá roli pomezí Východních a Západních Karpat jako nejdůležitější biogeografické hranice v Karpatech a potvrzuje význam Západních Karpat jako samostatného biogeografického celku (Juříčková et al. 2019).

Celé území Západních Karpat disponuje nevyčísitelnou biologickou hodnotou. Charakteristické je předně unikátní složení velmi diverzifikované bioty (např. Schmitt 2009; Turis et al. 2014; Vitali & Schmitt 2017), přítomnost vysokohorských prvků, z nichž podstatnou část tvoří glaciální relikty (např. Ložek 1964; Tyrberg 1991; Dítě et al. 2018), i výskyt řady endemických druhů (např. Mock et al. 2015; Mráz & Ronikier 2016).

Velký význam má oblast Západních Karpat pro paleobiologický výzkum kvartérní historie, především pak období posledního glaciálu a holocénu. Díky podmínkám umožňujícím zachování subfosilních záznamů do současnosti a dlouhé historii paleobiologických výzkumů máme dnes k dispozici sít paleobiologických záznamů napříč oblastí Západních Karpat, která významně přispívá k rekonstrukci vývoje evropské krajiny i kvartérní historie řady taxonů (např. Ložek 1964; Jankovská et al. 2002; Ložek & Horáček 2007; Juříčková et al. 2018). Již ve druhé polovině 20. století zaujaly přírodovědce některé subfosilní doklady přítomností temperátních prvků v období posledního glaciálu (Ložek 1964; Horáček & Sánchez-Marco 1984), což vedlo k prvním úvahám o unikátní roli tohoto území v průběhu kvartérního glaciálního cyklu jakožto útočiště pro řadu teplomilných prvků v chladných obdobích a postupně měnilo i pohled na evropskou glaciální krajinu a její postglaciální vývoj.

V první části této bakalářské práce se věnuji otázce nebývalé biodiverzity (druhá kapitola) a vysoké míry endemismu na území Západních Karpat a uvádím příklady významných západokarpatských endemitů (třetí kapitola). V těchto kapitolách shrnuji i uvažované příčiny obou těchto fenoménů. Ve čtvrté kapitole se zaměřuji na roli Západních Karpat jakožto významného středoevropského glaciálního a interglaciálního refugia a v následující, páté kapitole, se zabývám významem západokarpatského glaciálního refugia při postglaciální kolonizaci ostatních částí Evropy. V šesté kapitole shrnuji postglaciální vývoj Západních Karpat.

## 2 Západní Karpaty jako hotspot biodiverzity

### 2.1 Příčiny vysoké biodiverzity Západních Karpat

V současnosti představují Západní Karpaty jeden z důležitých hotspotů druhové rozmanitosti mnoha skupin organismů celoevropského významu (např. Schmitt 2009; Turis et al. 2014.; Vitali & Schmitt 2017). Mezi hlavní příčiny vysoké biodiverzity na území Západních Karpat patří především vysoká heterogenita prostředí a dlouhodobá klimatická stabilita. Vysoká míra diverzity geologického podloží, topologická komplexita a výrazný gradient environmentálních podmínek v horském prostředí vedou k neobvyklé rozmanitosti habitatů a ta se odráží i ve vysoké biodiverzitě (např. Plašienka et al. 1997; Šibíková et al. 2009). Dlouhodobě stabilní prostředí pak snižuje pravděpodobnost vymírání druhů a mírné dopady glaciálních cyklů vedou ke koncentraci druhů nalézající v dané oblasti svá refugia. Dlouhodobě příznivé klima s relativně malými výkyvy, které Západní Karpaty jakožto pleistocenní refugium v průběhu kvartéru poskytovalo a poskytuje dodnes, je tak jednou z významných příčin dlouhodobé existence hotspotu biodiverzity v této oblasti (např. Mráz & Ronikier 2016; Juříčková et al. 2018).

Dalším významným faktorem přispívajícím k velké druhové rozmanitosti je unikátní geografická poloha Karpat. Díky ní představuje tento horský masiv nášlapný kámen (*stepping stone*) pro migraci organismů mezi severní Evropou a jihoevropskými pohořími, stejně jako mezi evropskými a asijskými horskými masivy (Barkasi 2016; Mráz & Ronikier 2016). To vede v karpatské oblasti k současnému výskytu druhů různého biogeografického původu a střetávání prvků z alpské, arkoalpínské, mediteránní i asijské oblasti (Varga 2001; Finnie et al. 2007; Welter-Schultes 2012).

### 2.2 Příklady skupin s vysokou biodiverzitou na území Západních Karpat

Vliv jedinečné geografické pozice Karpat na vysokou míru biodiverzity lze pozorovat na příkladu savců. Vyjma netopýrů je evropské centrum druhové rozmanitosti savců lokalizováno ve střední Evropě, tedy včetně Západních Karpat. To je vysvětlováno tím, že tato oblast nebyla do takové míry vystavena klimatickým změnám v průběhu glaciálních cyklů (oproti severní a západní Evropě) ani přeměně ekosystémů působením intenzivního neolitického osídlení (oproti Evropě jižní) (Blondel 1993; Baquero & Tellería 2001; Suchomel et al. 2014). Druhou skupinou obratlovců, která v Západních Karpatech vykazuje velkou míru biodiverzity, jsou ptáci (Araújo et al. 2005).

Velký biologický význam mají člověkem málo ovlivněné zachovalé karpatské pralesy, které jsou po lesních komplexech ve Skandinávii a Rusku nejrozsáhlejší v Evropě (Paule 1994). V Západních Karpatech mimo jiné nachází útočiště významné množství druhů lesních plžů a střevlíkovitých (Carabidae) a saproxylických brouků (Walentowski et al. 2014), z nichž zde neobvykle velkou diverzitu

vykazují především podčeledi Lepturinae a Spondylidinae z čeledi tesaříkovitých (Cerambycidae) (Vitali & Schmitt 2017).

Nápadně vysoká je i druhová diverzita podzemních společenstev chvostoskoků ve vápencových oblastech Západních Karpat. Nejvyšší diverzitu eutroglobiontů hostí Slovenský a Aggtelecký kras, množství těchto druhů postupně ubývá směrem k severozápadu (Mock et al. 2015). Unikátnost diverzity těchto společenstev spočívá především v tom, že Západních Karpat leží mimo hotspot troglobiální fauny v jeskyních jihoevropských pohoří. Jedná se zároveň o nejsevernější oblast výskytu suchozemských troglobiontů v Evropě (Culver & Sket 2000; Culver et al. 2006; Assmann et al. 2010; Kováč et al. 2016).

Kromě významné druhové diverzity cévnatých rostlin (Ronikier 2011; Turis et al. 2014) se na území Západních Karpat můžeme také setkat s bohatými společenstvy jätrovek a lišejníků. Potvrzen je zde výskyt přibližně poloviny všech evropských druhů lišejníků, což je podstatně více než ve Východních Karpatech, kde je uváděna přibližně třetina evropských druhů (Kondratyuk et al. 2003; Guttová 2013; Lisická 2005).

## 3 Západní Karpaty jako hotspot endemismu

### 3.1 Úvod do problematiky endemismu

Spolu s vysokým stupněm biodiverzity svědčí o nevšedním biologickém významu a unikátnosti Západních Karpat i vysoký podíl endemitů. Jako endemický taxon pro určitou oblast označujeme takový taxon (např. druh), který se vyskytuje pouze v dané oblasti (Anderson 1994). Vzhledem ke geograficky omezenému areálu (často na malou plochu) jsou endemické druhy více citlivé ke změnám a degradaci ekosystémů a čelí většímu riziku vymření než neendemické druhy. Z tohoto důvodu mívají zvláštní pozornost v rámci ochrany přírody (Peterson & Watson 1998). Užitečné mohou být také pro vymezení a rozlišení dvou sousedních biogeografických celků (Kliment et al. 2011).

### 3.2 Příčiny vysoké míry endemismu v Západních Karpatech

Zásadním faktorem, na kterém závisí míra endemismu daného území, je jeho rozloha. Korelace mezi těmito veličinami je z podstaty věci pozitivní (Anderson 1994). Nicméně rozložení taxonů na Zemi není rovnoměrné, a tak mezi různými oblastmi o stejné velikosti existují v počtu endemických taxonů výrazné rozdíly, které jsou dané celou řadou dalších faktorů (Anderson 1994). Území, která jsou charakteristická vyšším zastoupením endemických taxonů, označujeme jako centra endemismu. V Evropě mimo mediteránní oblast vykazují nejvyšší množství endemických taxonů zejména horské oblasti (Pawłowski 1970; Schmitt 2009) včetně Západních Karpat (např. Mock et al. 2015; Mráz & Ronikier 2016).

Podíl endemických druhů se signifikantně zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou (Steinbauer et al. 2016). Jedním z důvodů, proč právě vysoká pohoří představují i v prostředí Evropy významná centra endemismu, je zajisté fakt, že horské hřebeny v krajině představují geograficky izolovaná území analogická s ostrovy. Omezená migrace jedinců, a tedy i minimální genový tok mezi jednotlivými populacemi, pak vede k jejich divergenci a umožňuje alopatickou speciaci (Anderson 1994; Barkasi 2016; Steinbauer et al. 2016).

Míra endemismu je značně ovlivněna i historií daného území, přičemž velmi důležitým rysem center endemismu, včetně Západních Karpat, je dlouhodobá klimatická stabilita prostředí, tedy i co nejmenší výkyvy klimatu způsobené kvarténními glaciálními cykly (Jansson 2003; Bruchmann & Hobohm 2014; Mráz & Ronikier 2016). Oblasti pleistocenních refugií tak v současnosti velmi často představují centra endemismu. Přispívá k tomu mimo jiné to, že populace druhů zatlačené a vzájemně izolované na území jednotlivých refugií mohly v závislosti na dalších podmínkách divergovat a v některých případech daly vzniknout novému endemickému taxonu (Kliment et al. 2011; Bruchmann & Hobohm 2014). Není proto divu, že i Západní Karpaty jakožto významné pleistocenní refugium řady taxonů představují v současnosti jedno z evropských center endemismu.

Mezi další vlastnosti území Západních Karpat, které jsou zodpovědné za vysokou míru endemismu, patří heterogenita environmentálních podmínek, jako je geologické podloží či klimatické a půdní podmínky a s tím související variabilita habitatů (Šibíková et al. 2009, 2010; Kliment et al. 2011; Mráz & Ronikier 2016). Různorodost prostředí jednak pufruje klimatické výkyvy (Jansson 2003), jednak může do určité míry pohánět proces speciace (Cowling & Lombard 2002; Šibíková et al. 2010; Bruchmann & Hobohm 2014). Horáček et al. (2015) však dokonce přichází s teorií, že v glaciálu skýtal povrch tatranských ledovců pokrytý kamennou sutí značně teplejší prostředí než jejich okolí, a vysokohorské druhy tak podle něj mohly přežívat *in situ* v zaledněných oblastech, aniž by se se změnami klimatu výrazně pohybovaly napříč mozaikou různých habitatů. Vysvětluje to zvýšenou insolací strmých svahů kolmo dopadajícími slunečnými paprsky, která byla zároveň vlivem nižšího albeda tehdejší atmosféry s nižším obsahem vodní páry vyšší než v současnosti.

Rychlost speciace závisí i na dalších podmínkách prostředí, jako je teplota prostředí či délka vegetační sezóny (Bruchmann & Hobohm 2014). Extrémní environmentální podmínky, které v některých typech horských habitatů panují, mohou být zdrojem vyššího selekčního tlaku a příčinou speciace (Kliment et al. 2011). Kromě environmentálních a geografických podmínek a vlastností území, na němž míru endemismu pozorujeme, hrají nepopiratelnou roli i určité vlastnosti sledovaného taxonu. Mezi nimi je nutné zdůraznit disperzní schopnosti, velikost areálu, šíři ekologické valence a evoluční plasticitu daného taxonu (Anderson 1994; Šibíková et al. 2010; Bruchmann & Hobohm 2014). Západní Karpaty jsou v globálním měřítku oblastí malé rozlohy, proto se zde endemismus projevuje na úrovni poddruhů či druhů právě v závislosti na vlastnostech konkrétního taxonu (Baquero & Tellería 2001; Barkasi 2016).

### 3.3 Endemické taxony Západních Karpat

Západní Karpaty vykazují vysokou míru endemismu cévnatých rostlin (např. Piekos-Mirkowa & Mirek 2003; Mráz et al. 2016), a to i přes to, že je podíl endemických druhů cévnatých rostlin v Západních Karpatech téměř dvakrát nižší (1,8 %) než je tomu ve zbývající části Karpat (3,5 %) – v Karpatech Jižních a Východních. Tento rozdíl může být způsoben zhruba dvakrát menší rozlohou Západních Karpat, geografickou polohou či klimatickými podmínkami dnes i v minulosti (Mráz et al. 2016; Mráz & Ronikier 2016). Většina západokarpatských endemických taxonů cévnatých rostlin je vázána na vápencové podloží a bezlesá stanoviště (především na vysokohorské trávníky). Jen malý podíl tvoří lesní druhy (Piekos-Mirkowa & Mirek 2009; Mráz et al. 2016). Jediným popsáním endemickým druhem bezcévných rostlin v celých Karpatech je západokarpatský mech *Ochyraea tatrensis* (Bednarek-Ochyra & Váňa 2014; Mráz & Ronikier 2016).

Velkou část západokarpatských endemických druhů členovců můžeme najít mezi troglobionty a troglofilními druhy, které na tomto území obvykle preferují krasové jeskyně (Juberthie et al. 2001; Mock et al. 2015). Hlavní příčinou vysokého podílu endemických druhů v tomto prostředí je izolovanost

těchto habitatů. Ta je ještě umocněna tím, že některé adaptace živočichů ke specifickým podmínkám podzemního prostředí (redukce očí, ztráta pigmentace,...) znesnadňují přežití na povrchu, a tak do značné míry omezují disperzi mezi jednotlivými jeskynními systémy (Copilaș-Ciocianu et al. 2018). Dalším důvodem je pak dlouhodobá stabilita prostředí napříč glaciálními cykly. Některé z těchto druhů jsou rozšířené po větší části území Západních Karpat (např. chvostoskok *Pseudosinella paclti*), jiné druhy jsou endemické jen pro jediný jeskynní systém (např. štírek slovenský (*Neobisium slovacum*)), nebo jsou dokonce známy pouze z typové lokality (např. chvostoskok *Pygmarrhopalites hungaricus*) (Hůrka 1996; Kováč 2000; Juberthie et al. 2001; Dányi 2011; Kováč & Rusek 2012).

Z troglobiontů obývajících podzemní vody (stygobiontů) nalézáme západokarpatské endemity především mezi koryši. Příkladem budiž lasturnatka *Cryptocandona dudichi*, která se vyskytuje na několika lokalitách v Aggeteleckém krasu v maďarských Karpatech (Namiotko et al. 2001). Napříč celou Evropou byly z podzemních vod popsány nižší stovky endemických blešivců rodu *Niphargus*, jedná se tak o nejdiverzifikovanější rod různonožců v západním Palearktu (Väinölä et al. 2007). Není proto divu, že se v Západních Karpatech vyskytuje několik endemických druhů stygobiontních blešivců tohoto rodu (např. *Niphargus carsicus* nebo *N. dudichi*) (Juberthie et al. 2001; Stloukal 2004).

Z terestrických bezobratlých obývajících podzemní habitaty nalézáme významné množství endemických druhů mezi chvostoskoky – kromě výše uvedených lze jmenovat například druhy *Orthonychiurus schoenviszkyi*, *Deuteraphorura kratochvili* či *D. schoenviszkyi* (Kováč 2000; Parimuchová & Kováč 2016). Několik endemických druhů vázaných na jeskyně či další podzemní habitaty se objevuje mezi střevlíky rodu *Duvalius*. Mezi endemity Západních Karpat patří druhy *Duvalius bokori*, *D. microphthalmus*, *D. hungaricus* a *D. szaboi*, které dokonce v rámci území slovenských a maďarských Západních Karpat vytváří několik samostatných poddruhů. Velká část z nich je vázána na podzemní habitaty. Druh *Duvalius goemoeriens* je endemickým troglobiontem Drienčanského krasu (Juberthie et al. 2001). Na území Karpat se vyskytuje téměř dvacet endemických druhů či poddruhů hmatavců (*Bryaxis* sp.) z čeledi drabčíkovití (Staphylinidae), z nichž druh *Bryaxis monstrosetibialis* a poddruh *Bryaxis frivaldszkyi slovenicus* se vyskytují pouze na území Západních Karpat. Oba tyto hmatavci jsou troglofilní (Hlaváč 2009; Rendoš et al. 2012). Řadu endemitů Západních Karpat nalezneme i mezi dalšími skupinami terestrických skupin členovců, přičemž část z nich je opět vázána na podzemní habitaty. Nutno zmínit endemické druhy mnohonožek – troglofilní druhy *Allorhiscosoma sphinx* a *Mecogonopodium carpathicum* či edafické druhy *Leptoiulus mariae* a *Julus curvicornis* (Mock & Tajovský 2008; Košel 2012; Evsyukov 2016; Rendoš et al. 2016), vidličnatku *Plusiocampa spelaea* známou z šesti jeskyní na jihovýchodě západních Karpat (Sendra et al. 2020), nebo celou řadu druhů roztočů, jako je troglofilní *Veigaia inexpectata* či troglobiontní a troglomorfni *Foveacheles troglodyta* (Zacharda 2000; Błaszak et al. 2006).

Kromě druhů vázaných na podzemní habitaty nalézáme mezi brouky značný počet západokarpatských endemitů i v biotopech alpínského či subalpínského pásma. Mezi ně patří například střevlík *Deltomerus*

*tatricus*, střevlíček *Nebria tatica* s čtyři lokálními poddruhy v jednotlivých západokarpatských pohořích, nosatci *Trachystyphlus beigeriae* či *Otiorhynchus obtusus* nebo vyklenutec *Carpatobyrrhulus taticus* (Hůrka 1996; Boukal & Trávníček 1998; Benedikt et al. 2010).

Pro řadu endemických druhů hmyzu jsou typické omezené disperzní schopnosti dospělců ať již ve formě brachypterie, apterie nebo posunu období dospělosti v průběhu sezóny na podzim, kdy nízké teploty omezují letové dovednosti (Varga 2001; Kenyeres et al. 2009; Lehrian et al. 2010). Příkladem takového druhu je brachypterní kobylka *Isophya beybienkoi* endemická pro Slovenský kras (Varga 1995; Orci et al. 2001; Kenyeres et al. 2009). Nicméně mezi karpatskými endemickými druhy vodního hmyzu nalezneme i velmi dobré letce (Bálint et al. 2011). Je uváděno, že až 15 % druhů chrostíků vyskytujících se na území Karpat je endemických pro toto území, přičemž Tatry jsou jedním ze tří hotspotů v rámci celého Karpatského masivu – příkladem může být chrostík *Allogamus starmachi* endemický pro území Tater (Botosaneanu 1975 podle Pauls et al. 2009; Glowacinski & Makomaska-Juchiewicz 1992). Fylogenetické studie potvrzují existenci endemických haplotypů, a tedy přítomnost specifických izolovaných linií na území Západních Karpat u řady druhů chrostíků a pošvatek (Pauls et al. 2009; Bálint et al. 2011). V některých případech je odhalena existence kryptických druhů i na základě morfologických znaků na kopulačních orgánech, jako tomu bylo při popisu chrostíka *Acrophylax sowai*, endemita Západních Karpat (Szczęsny 2007). Důvodem, proč právě vodní druhy hmyzu vázané na chladné proudící vody vykazují v Západních Karpatech velkou míru endemismu, je mimo jiné dlouhodobá existence vhodných habitatů se stabilním prostředím, které nebylo výrazně ovlivněno glaciálními cykly (Pauls et al. 2006). Útočiště v průběhu glaciálů mohly vodní organismy v Západních Karpatech nacházet i v četných termálních pramenech či tocích skýtajících taktéž velmi stabilní prostředí (Theissinger et al. 2013; Copilaș-Ciocianu et al. 2018).

Jak již bylo zmíněno výše, množství endemických druhů je značně odvislé od disperzních možností taxonu. Není proto překvapivé, že také mezi plži, skupině s relativně omezenými migračními schopnostmi, nalezneme poměrně vysoké množství endemitů. V Západních Karpatech se vyskytuje 24 karpatských endemitů a toto území je pro sladkovodní a suchozemské plže nejsevernějším centrem endemismu v Evropě (Welter-Schultes 2012). Mezi endemickými druhy plžů nalezneme několik druhů obývajících již zmiňované habitaty podzemních vod a pramenů – například vývěrku slovenskou (*Alzoniela slovenica*) či zdrojenu širokou (*Bythinella pannonica*). Největší podíl však představují druhy skalní (např. skalnice horská (*Faustina cingulella*), ovsenka karpatská (*Chondrina tatica*)) a striktně lesní (např. skalnice malá (*Faustina rossmaessleri*) či válcovka karpatská (*Argna bielzi*)) (Welter-Schultes 2012; Horsák et al. 2013). Vápencové skalní biotopy vykazují obecně vysokou míru endemismu, neboť v krajině fungují jako vzájemně izolované ostrovy specifického prostředí a umožňují alopatriickou speciaci (Clements et al. 2008). Vysoký podíl lesních druhů pak může být způsoben dlouhodobou nepřetržitou přítomností lesa na území Západních Karpat i v období glaciálů a zároveň izolovaností refugiálních populací v tomto období. Tomu by nasvědčoval výskyt některých endemických

lesních druhů i v období posledního glaciálního maxima (dále jen LGM) (Ložek 2006; Juříčková et al. 2014, 2018).

V případě savců se endemismus v Západních Karpatech projevuje výhradně na úrovni poddruhů (Barkasi 2016). V celých Karpatech se vyskytuje jediný endemický druh savce hrabošík tatranský (*Terricola tatricus*), který byl původně pokládán za endemita přímo Západních Karpat, později byl však jeho výskyt potvrzen i ve Východních Karpatech (Zagorodnyuk & Zima 1992). Populace obývající tyto dvě části Karpat jsou na základě rozdílu ve velikosti a rozměrech lebky považovány za dva různé poddruhy (Zagorodnyuk 1989), přičemž nominální poddruh *Terricola tatricus tatricus* je endemickým poddruhem Západních Karpat (Zagorodnyuk & Zima 1992).

Svišť horský (*Marmota marmota*), který byl v době posledního glaciálu rozšířen napříč celou západní a střední Evropou, přežil do dnešní doby jen v Alpách a Karpatech (v průběhu 20. století byl též úspěšně vysazen v Pyrenejích), přičemž vytváří dva poddruhy (Ramousse & Berre 1993; Barkasi 2016). Poté, co v důsledku silného antropického tlaku v průběhu 18. respektive 19. století vymřely rumunské a ukrajinské populace, jsou v současné době posledním útočištěm karpatského poddruhu *M. marmota latirostris* Západní Karpaty. Nic na tom nezměnila ani úspěšná reintrodukce sviště do rumunských Karpat v 70. letech minulého století, neboť sem byli vysazeni jedinci alpského nominálního poddruhu (Geacu & Dumitrașcu 2017).

Na území Karpat se vyskytují dva původní poddruhy kamzíka horského (*Rupicapra rupicapra*) – *R. rupicapra tatica* je endemitem Západních Karpat, zatímco poddruh *R. rupicapra carpathica* obývá Jižní a Východní Karpaty (Barkasi 2016). Populace západokarpatského poddruhu čítají v současné době jen několik set jedinců a poddruhu tak hrozí genetické vymření vlivem introdukcí jiných poddruhů (konkrétně alpského poddruhu *R. r. rupicapra*) do Západních Karpat (Corlatti et al. 2011).

Dalšími endemickými poddruhy savců v Západních Karpatech jsou glaciální relikty hraboš sněžný tatranský (*Chionomys nivalis mirhanreini*) (Yannic et al. 2012; Dorková et al. 2016) a poddruh rejska horského *Sorex alpinus tatricus* (Barkasi 2016).

Z dalších skupin obratlovců je z Karpatského pohoří popsána jako endemický druh jen parma karpatská (*Barbus carpathicus*), jejíž areál se rozprostírá na území Západních a Východních Karpat (Kotlík et al. 2002). Za karpatského endemita je někdy pokládán i čolek karpatský (*Lissotriton montandoni*), jehož areál však zahrnuje i izolovanou oblast v Jeseníkách (Zieliński et al. 2014).

Bez zajímavosti není ani poměrně velká genetická izolovanost karpatských populací vlka obecného (*Canis lupus*). I přes výborné migrační schopnosti vlka na velké vzdálenosti dochází jen k překvapivě malému mísení mezi západokarpatskými a středoevropskými populacemi okolních nížin. Tato genetická struktura je přičítána především adaptacím jednotlivých populací na specifické environmentální podmínky (Czarnomska et al. 2013; Hulva et al. 2018).

## 4 Západní Karpaty jako refugium

### 4.1 Úvod do problematiky evropských refugií

Pojmem kvartérní refugium se zpravidla rozumí území obývané daným druhem v době největšího zmenšení areálu onoho druhu ať již během glaciálů nebo interglaciálů (např. Stewart et al. 2010), přičemž jeden druh během jednoho glaciálu (či interglaciálu) často obývá vícero refugií (např. Pinceel et al. 2004).

Po dlouhou dobu panovala představa, že v době glaciálů byly nezaledněné oblasti severní a střední Evropy pokryty stepotundrou, poněvadž extrémní podmínky zde panující neumožňovaly růst stromů. Temperátní a lesní druhy tak dle této hypotézy musely chladná období přežít v jižní Evropě, případně na Blízkém Východě, přičemž za hlavní glaciální refugia byly považovány mediteránní poloostrovy – Pyrenejský, Apeninský a Balkánský (např. Hewitt 1999). Již fosilní nálezy z druhé poloviny minulého století však naznačují, že některé temperátní druhy včetně striktně lesních prvků mohly poslední glaciál přežít i ve vyšších zeměpisných šířkách (Kretzoi 1959 podle Horáček et al. 2015; Ložek 1964; Horáček & Sánchez-Marco 1984; Horáček 2000). Postupem času vedly také další indicie k názoru, že se i v oblastech mimo jižní Evropu vyskytovala území s příznivějšími klimatickými podmínkami, které umožňovaly přežití výše zmíněných druhů v průběhu celého glaciálu (Bilton et al. 1998). Steward a Lister (2001) pak pro tyto oblasti zavádí pojem kryptická severní refugia.

Významnou roli glaciálních refugií sehrály především horské oblasti, které nabízejí oproti okolním nížinám širokou škálu různých habitatů (Hewitt 2000, 2004). Navíc umožňují kompenzovat změnu klimatických podmínek altitudiální migrací. Tento fakt se stává významným hlavně pro druhy s omezenými aktivně disperzními schopnostmi (např. plži či rostliny), pro které by byla vzdálenost nutná ke kompenzaci teplotní změny pomocí latitudiální migrace příliš velká (Magnin 1991; Hewitt 2004; Pauls et al. 2006; Sandel et al. 2011). Dalším důležitým aspektem horského prostředí je vyšší vlhkost vůči jejich okolí (Florineth & Schlüchter 2000). V oblasti střední Evropy je třeba zmínit především Alpy (např. Haase & Bisenberger 2003; Pinceel et al. 2005; Schönswetter et al. 2005) a Karpaty (např. Sommer & Zachos 2009).

### 4.2 Metody studia refugií

Klasickou metodou studia refugií je využití fosilního záznamu. Tento způsob výzkumu může poskytovat přímé doklady výskytu nalezených druhů v daný čas na daném místě. Využití této metody má u různých skupin organismů a typů fosilií různá omezení. Například palynologické vzorky poskytují kontinuální záznam, ale zachovávají se typicky pouze ve vlhkém anaerobním, často kyselém prostředí, navíc hrozí kontaminace vzorků dálkovým transportem ze vzdálenějších oblastí. Naopak rostlinné makrozbytky jsou v případě subfosilních zbytků rostlinných těl (nikoli otisků) vhodným materiálem pro

radiokarbonovou metodu datování, ale obvykle neposkytují kontinuální záznam (Damblon & Haesaerts 1997 podle Willis & van Andel 2004). Vhodnými skupinami živočichů se jeví být především obratlovci, jejichž kosterní pozůstatky jsou zkoumány po nejdelší dobu, a měkkýši, kteří se vyskytují ve velkých abundancích, jejich schránky se obvykle ukládají přímo v místě, kde skutečně žili, poskytují náhled do celého společenstva žijícího v daném místě a poskytují kontinuální záznam změn prostředí dané lokality. Jejich schránky se však dobře zachovávají pouze v půdách a sedimentech s dostatečným obsahem uhličitanu vápenatého (Ložek 1964). Radiokarbonové datování střeptů měkkýších schránek obnáší riziko kontaminace schránek anorganickým uhlíkem jiného stáří pocházejícího z podloží, tzv. „dead carbon“. Při interpretaci výsledků je také třeba brát zřetel na možnost zavlečení schránek z okolních vrstev zapříčiněné přirozenými procesy nebo kontaminací při odběru vzorků (Goodfriend & Hood 1983).

Fylogeografie studuje recentní (méně často historické) populace na základě molekulárně genetických dat. Refugiální populace obvykle vykazují vlivem delší nepřerušené historie větší genetickou diverzitu a větší zastoupení ancestrálních a endemických alel (Taberlet et al. 1998; Hewitt 2000, 2004; Provan & Bennett 2008; Tzedakis et al. 2013), neboť tyto populace nejsou zasaženy snížením genetické variability během procesu kolonizace v důsledku nedávného efektu zakladatele (Demesure et al. 1996; Willis & van Andel 2004). Je ovšem potřeba zdůraznit, že zvýšení či snížení genetické diverzity populace může mít i jiné příčiny, například vliv sekundárního kontaktu dvou linií v hybridizační zóně, či efekty hrdla lahve zapříčiněné historickými událostmi nesouvisejícími s glaciálním cyklem (Petit et al. 2003). Ochuzení genetické diverzity během rekolonizace navíc značně závisí na konkrétním průběhu šíření druhu (Ibrahim et al. 1996). Fylogeografické studie jsou cenným nástrojem při identifikaci glaciálních refugií, ale bez doplnění o fosilní nálezy obvykle nestačí pro jejich přesnou lokalizaci (Sommer & Zachos 2009).

### 4.3 Západní Karpaty jako glaciální refugium

Ještě před formulováním představy o kryptických severních refugiích byly Karpaty často skloňovaným územím možného přežívání temperátních druhů během glaciálů (Hewitt 1999). Existenci karpatského refugia jakož i přítomnost lesní vegetace v některých jejích částech v průběhu celého posledního glaciálu následně velmi dobře doložily jak paleobotanické záznamy, tak fylogeografické studie zabývající se řadou evropských druhů stromů (např. Jankovská et al. 2002; Magri et al. 2006; Jankovská & Pokorný 2008; Mitka et al. 2014; Dítě et al. 2017).

Mezi temperátní striktně lesní savce, na jejichž přítomnost v Západních Karpatech během posledního glaciálu ukazuje mnoho studií, patří především norník rudý (*Clethrionomys glareolus*). Fosilní doklady tohoto druhu z posledního glaciálu jsou známy hned z několika profilů napříč celou oblastí Západních Karpat, přičemž některé nálezy jsou datovány přímo do období LGM. Ve většině záznamů ho provází přítomnost dalšího, v Evropě dnes široce rozšířeného, lesního druhu rejska obecného (*Sorex araneus*),

někdy i dalších mezofilních interglaciálních druhů savců, například rejska malého (*Sorex minutus*), hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*), hraboše hospodárného (*Microtus oeconomus*), krtka obecného (*Talpa europaea*), myšic rodu *Apodemus* a myšivek (*Sicista* sp.) (Nadachowski et al. 1993; Horáček 2000; Ložek & Horáček 2004; Horáček 2005; Ložek & Horáček 2007). Existenci glaciálního refugia norníka rudého v Západních Karpatech podporují i fylogeografické studie tohoto druhu (Deffontaine et al. 2005; Kotlík et al. 2006).

Na fosilní nálezy větších druhů savců z období LGM jsou bohaté lokality v Moravanech nad Váhom (Slovensko) a jeskyně Balla v maďarské části Západních Karpat. Z recentních střeoevropských lesních druhů zde byly nalezeny kosterní pozůstatky lišky obecné (*Vulpes vulpes*, obě lokality), srnce obecného (*Capreolus capreolus*, jeskyně Balla) a medvěda hnědého (*Ursus arctosus*, Moravany nad Váhom) (Sommer & Nadachowski 2006). Karpatské refugium pro všechny tři jmenované druhy předpokládají i další studie kompilující fosilní záznamy známé i z dalších lokalit v těsné blízkosti Karpat (Sommer & Benecke 2005a; Sommer et al. 2009).

Plazi jsou typickým příkladem skupiny, u které se předpokládá přežití glaciálů především v refugii lokalizovaných v jižní Evropě a význam severních refugií se u nich považuje pouze jako minoritní (Bhagwat & Willis 2008). Výjimku v tomto ohledu představuje poměrně chladnomilná zmijs obecná (*Vipera berus*), u níž genetická data naznačují přítomnost glaciálních refugií i v severněji položených oblastech, mimo jiné v Západních Karpatech (Ursenbacher et al. 2006).

Velmi cennou výpovědní hodnotu mají akumulace měkkých schránek, které nám umožňují nahlédnout do celého společenstva žijícího v daném čase na daném místě, jakož i odhadovat vývoj prostředí dané lokality v čase zkoumáním vzorků z jednotlivých vrstev profilu. Složení společenstev pocházejících z období posledního glaciálu nás utvrzuje v představě, že v Západních Karpatech se nacházela glaciální refugia pro řadu temperátních druhů včetně náročnějších lesních druhů. Dokládají tak přítomnost ostrůvků listnatých lesů přetrvávajících i v průběhu LGM, byť zůstávají otázky četnosti a velikosti takových ploch nezodpovězeny (Ložek 2006; Ložek & Horáček 2007; Juříčková et al. 2014; Horáčková et al. 2015). Nejpřímější doklady představují nálezy lesních druhů měkkýšů z lokalit Brzotín a Farkašovo. Ve vrstvách obou těchto sukcesí se průběžně vyskytuje řada náchylnějších striktně lesních druhů (např. trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvoluta*), zuboústka trojzubá (*Isognomostoma isognomostomos*), skelníčka průzračná (*Vitrea diaphana*) či vřetenatka mnohozubá (*Laciniaria plicata*)), z nichž některé jsou přímo potvrzeny i ve vrstvách datovaných do období LGM (skalnice lepá (*Faustina faustina*), skelnatka stlačená (*Oxychillus depressus*)) (Ložek 2006; Juříčková et al. 2014). Fosilní nálezy lesních druhů suchozemských plžů z České a Slovenské republiky kompiluje Juříčková et al. (2014) a na základě jejich datování dochází k závěru, že minimálně 16 lesních druhů s recentním střeoevropským rozšířením, tři karpatské endemity a jeden druh s karpatsko-baltickým rozšířením přežili poslední glaciál včetně období LGM v západokarpatském refugiu.

Při hledání refugií nahých plžů nám je studium fosilních dokladů obvykle pramálo platné, musíme si tak vystačit s informacemi, které nám poskytují fylogeografické studie. Genetická izolovanost recentní tatranské populace plzáka hnědého (*Arion fuscus*) je dokladem toho, že také tento druh pravděpodobně našel útočiště během posledního glaciálu mimo jiné i v Západních Karpatech (Pinceel et al. 2005).

Příkladem relativně chladnomilných druhů, jež přečkaly období posledního glaciálu ve vyšších zeměpisných šířkách, jsou zástupci rodu *Bythinella*, obývající nejrůznější prameny. Pro ně bylo odhaleno hned několik glaciálních refugií napříč střední a západní Evropou. Těmi byly především horské prameny, které na rozdíl od pramenů vyvěrajících nad permafrost v nížinách byly častější a stabilnější v čase. Jednou z oblastí, kde zástupci tohoto rodu nacházely dostatek vhodných stanovišť i v průběhu posledního glaciálu, je centrální část Západních Karpat (Benke et al. 2009). Západokarpatské prameny, zvláště pak minerální a termální, jakož i rychle proudící vody, představovaly díky svému stabilnímu prostředí útočiště i pro další vodní organismy včetně epigeického blešivce *Gammarus fossarum* a pošvatky *Arcynopteryx dichroa* (Theissinger et al. 2013; Copilaș-Ciocianu et al. 2018).

#### 4.3.1 Vliv Západních Karpat na glaciální refugium v Panonské nížině

Karpatský oblouk obklopuje ze severovýchodní strany Panonskou pánev. I ta byla pro některé druhy glaciálním refugiem, přičemž významnou roli hrála především pro řadu vodních či na vodu vázaných organismů (Hänfling et al. 2002; Babik et al. 2004; Wielstra et al. 2013). V řadě případů pak byla důležitým refugiem severní část pánve krytá jižními svahy severního oblouku Karpat společně s navazujícím podhůřím Západních a Východních Karpat, kde se i v průběhu stadiálů udržovaly ostrůvky mírnějších a vlhčích mikroklimatických podmínek (Sümegei et al. 1998; Deli & Sümegei 1999; Rudner & Sümegei 2001; Sümegei & Krolopp 2002). Během interstadiálů se pak do těchto oblastí mohly rozšiřovat i další náročné prvky přeživší v sousedících částech Karpat (Sümegei & Krolopp 2002).

Velmi diskutovanou otázkou je rozsah permafrostu v Panonské nížině v období posledního glaciálu. Přítomnost souvislého permafrostu je totiž velmi výrazným indikátorem při rekonstrukci glaciální krajiny, neboť neumožňuje růst náročnějších temperátních druhů dřevin a zapojeného lesa (Nikolov & Helmisaari 1992; Willis & van Andel 2004). Autoři jednotlivých studií se však značně rozcházejí v odhadech plochy pokryté permafrostem v této oblasti a to od prakticky celé plochy nížiny až po sporadické ostrůvkovité rozložení či jen sezónní promrzání půdy (např. Poser 1948 podle Vandenberghe & Pissart 1993; Van Vliet-Lanoë et al. 2004; Fábrián et al. 2014; Ruszkiczay-Rüdiger & Kern 2016). Jedním z důvodů je možnost záměny projevů kryoprocesů probíhajících vlivem přítomnosti permafrostu a procesů probíhajících v průběhu sezónního promrzání půdy (Vandenberghe & Pissart 1993; Van Vliet-Lanoë et al. 2004; Ruszkiczay-Rüdiger & Kern 2016).

## 4.4 Západní Karpaty jako interglaciální refugium

### 4.4.1 Úvod do problematiky interglaciálních refugií

Západní Karpaty představují pro některé druhy refugium naopak v období interglaciálů (tedy i v současnosti). Jedná se o druhy, jež byly v oblasti střední Evropy souvisleji rozšířeny v období glaciálů, a naproti tomu v době interglaciálů dochází k největší kontrakci jejich areálů. Tyto druhy označujeme jako glaciální relikty (Woolbright et al. 2014). Abychom o nějakém druhu mohli prohlásit, že je glaciálním reliktem, musíme mít tedy určité povědomí o jeho rozšíření v době glaciálu. To nám nejlépe dokládá kvalitní fosilní záznam, který však v dostatečném pokrytí máme jen pro úzké spektrum druhů. U některých skupin, kde je fosilní záznam nedostatečný, musíme vycházet ze znalostí recentní biologie a biogeografie daného taxonu (Dítě et al. 2018). Z ekologických vlastností druhu, které nám mohou pomoci identifikovat glaciální relikty, jde především o adaptace k životu v podmínkách, které v glaciálu ve střední Evropě panovaly – tedy především odolnost vůči nízkým teplotám a kontinentálnímu klimatu, nebo přímo vazba na tyto podmínky (Benedikt et al. 2010; Dítě et al. 2018). Další indicií může být struktura současného areálu taxonu – pro glaciální relikty je typický areál s mnoha disjunkcemi, rozkládající se ve vysokých zeměpisných šířkách nebo horských oblastech či v oblastech kontinuálně nezalesněných i v období klimatického optima. Často jsou jednotlivé izolované části areálu od sebe značně vzdálené, což může napovídat tomu, že v období glaciálu byl daný taxon široce rozšířen po velkém území a se změnou klimatu se stáhl právě do současných refugií (Pearson 1965; Lumaret & Stienet 1992; Benedikt et al. 2010; Dítě et al. 2018). V některých případech je glaciální rozšíření taxonu potvrzeno i pomocí fylogeografických studií (Masini & Lovari 1988; Todisco et al. 2010; Starcová et al. 2016).

### 4.4.2 Glaciální relikty Západních Karpat

Díky kosterním pozůstatkům představují obratlovci skupinu, u které máme poměrně dobré povědomí o glaciálním rozšíření jednotlivých druhů. V současnosti nalézá v Západních Karpatech útočiště populace několika chladnomilných druhů savců, z nichž někteří zde dokonce vytváří endemické poddruhy. Mezi ně patří svišť horský (*Marmota marmota latirostris*) (Mann et al. 2014), hraboš sněžný tatranský (*Chionomys nivalis mirhanreini*) (Janeau & Aulagnier 2014), rejsek horský (*Sorex alpinus taticus*) (Starcová et al. 2016) a kamzík horský (*Rupicapra rupicapra tatica*) (Masini & Lovari 1988). Mimo tyto vyloženě horské druhy hostí Západní Karpaty početnou populaci sysla obecného (*Spermophilus citellus*), vázaného na krátkostébelné trávníky, jež byly díky kontinentálnímu klimatu v glaciálu rozšířenější než dnes (Říčanová et al. 2013). Představují také středoevropské interglaciální refugium myšivky horské (*Sicista betulina*), která v současnosti obývá naopak zalesněné oblasti východního palearktu od poloviny Polska až po Bajkal a několik izolovaných refugií ve střední a severní Evropě (Rofes et al. 2012).

Z reliktních glaciálních stepí v avifauně Západních Karpat můžeme jmenovat lindušku horskou (*Anthus spinoletta*) a pěvušku podhorní (*Prunella collaris*), dva horské druhy v současnosti obývající některá pohoří Evropy a Blízkého Východu. Dále pak orla královského (*Aquila heliaca*), stepní druh hnízdící na Slovensku nejen v zasahujících částech Panonské nížiny, ale i v podhůří Západních Karpat (Tyrberg 1991; Chavko et al. 2014). Obvykle je za glaciální reliktní považován i kos horský (*Turdus torquatus*) obývající mimo jiná evropská pohoří i Západní Karpaty, byť fosilní doklady tohoto druhu nejsou zcela spolehlivě odlišitelné od ostatních druhů téhož rodu (Tyrberg 1991).

Suchozemští měkkýši jsou spolu s obratlovci skupinou s kvalitním fosilním záznamem, máme tedy velmi dobrou představu o jejich rozšíření v období glaciálů. V Západních Karpatech se vyskytuje několik reliktních druhů suchozemských měkkýšů. Mezi relikty glaciálních sprašových stepí patří ostroústka válcovitá (*Columella columella*) a vrkoč severní (*Vertigo modesta arctica*), jež v Západních Karpatech obývají alpínské trávníky nejvyšších partií, či zrnovka žebernatá (*Pupilla sterrii*) vyskytující se v současnosti na slunných skalních stepích (Ložek 1964; Horsák et al. 2013). Zrnovka alpská (*Pupilla alpicola*) je v současnosti vázána na vápnné mokřady, v posledním glaciálu byla napříč Evropou hojnější díky větší frekvenci vhodných habitatů (Ložek 1964; Horsák et al. 2011, 2015).

Naopak u dalších skupin bezobratlých fosilní záznam prakticky chybí. Za glaciální relikty Západních Karpat jsou nicméně na základě současného rozšíření a biologie druhu považováni například někteří stepní nosatci (např. *Otiorhynchus conspersus*, *O. arcticus arcticus* a *Centricnemus leucogrammus*) (Benedikt et al. 2010), koprofágní hnojník *Aphodius abdominalis* (Lumaret & Stiernet 1992) či jasoň červenooký (*Parnassius apollo*). U posledně jmenovaného druhu fylogenetická studie potvrdila expanzi druhu v období glaciálů, a naopak v obdobích rozvoje zapojeného lesa stahování do oblastí s přetrvávajícím bezlesím (například do hor) (Todisco et al. 2010).

Emblematickým západokarpatským glaciálním reliktem je žábronožka severská (*Branchinecta paludosa*) známá mimo souvislý areál výskytu v severských oblastech Evropy jen ze dvou tatranských ples – z Dwoistého Stawu v polských Tatrách a Vyšného Furkotského plesa na Slovensku. V Polské lokalitě však vyhynula v druhé polovině minulého století pravděpodobně v důsledku vysazení ryb, popřípadě přemnožení parazitů (Kownacki et al. 2000). Od té doby je Vyšné Furkotské pleso jedinou známou lokalitou tohoto druhu v celé střední Evropě (Brtek & Thiéry 1995). Unikátnost tohoto jezera před pár lety o to více potvrdil nález svleček kukel pakomára *Rheocricotopus reduncus*, který byl do té doby znám jen ze Skandinávie a severozápadního Ruska (Hamerlík et al. 2015). Za hlavní předpoklad toho, proč právě toto tatranské pleso umožnilo přežití glaciálních reliktních ve střední Evropě, je považován specifický vodní režim jezera (Hamerlík et al. 2015).

Téměř o třech stovkách druhů cévnatých rostlin, mechorostů a lišejníků Západních Karpat se uvažuje jako o glaciálních reliktech. Jen u malého procenta z nich je potvrzeno rozsáhlejší glaciální rozšíření napříč Evropou palynologickým záznamem (např. borovice limba (*Pinus cembra*), bříza trpasličí (*Betula*

*nana*) či mázdřinec rakouský (*Pleurospermum austriacum*)), který je však pro většinu druhů nedostupný. U dalších druhů se širší areál v době glaciálů pouze předpokládá na základě ekologických (např. tolerance k arktickému nebo kontinentálnímu klimatu) a biogeografických vlastností daného druhu (např. rozsáhlý areál s mnoha disjunkcemi) (Dítě et al. 2018).

## 5 Postglaciální kolonizace Evropy

Jak bylo popsáno výše, v současné době je obecně přijímaným a mnoha studiemi potvrzeným názorem, že Západní Karpaty představovaly jedno z významných glaciálních refugií řady druhů. Otázkou však stále zůstává, zda a do jaké míry se populace zde přeživší podílely na postglaciální rekolonizaci střední a severní Evropy.

Zdaleka ne všechna refugia totiž představovala zdrojové populace pro postglaciální rekolonizaci oblastí, které byly pro daný druh v době glaciálu neobyvatelné (Pinceel et al. 2005). Míra účasti daného refugia na kolonizaci, jakož i průběh kolonizace, závisí mimo jiné na geografické pozici refugia a rychlosti a rázu klimatické změny. Zároveň jde o proces velmi individuální pro jednotlivé druhy, přičemž důležitými faktory, které ovlivňují průběh rekolonizace, jsou například disperzní a reprodukční schopnosti daného druhu (Ibrahim et al. 1996; Hewitt 1999; Sommer & Zachos 2009). Taberlet et al. (1998) při srovnání průběhu postglaciální rekolonizace Evropy deseti druhy organismů napříč různými taxony pozoruje určité podobnosti mezi předpokládanými trasami kolonizace některých druhů, nicméně zdůrazňuje unikátnost historie každého taxonu, a tedy i nezávislost postglaciálního šíření jednotlivých druhů. Rozdíly v rekolonizačním patternu jsou známy nejen na úrovni vyšších taxonů, ale v některých případech jsou popsány i mezi druhy v rámci jediné čeledi (Sommer & Benecke 2004).

### 5.1 Metody studia postglaciální kolonizace

Nejspolehlivější metodou studia postglaciální rekolonizace je sekvence fosilních nálezů zachycující postupně její průběh. K tomu je ovšem potřeba mít k dispozici dostatečně podrobný fosilní záznam druhu v celé oblasti napříč celým holocémem. Druhou možností je zaměřit se na projevy průběhu kolonizace na úrovni fylogeografické a sledovat rozložení a zastoupení jednotlivých alel a genetickou variabilitu napříč jednotlivými populacemi daného druhu. Porovnání genetické variability nám může napovědět, jakým způsobem rekolonizace probíhala, protože genetická diverzita v kolonizovaných oblastech závisí mimo vzdálenosti od zdrojových populací i na rychlosti šíření (Hewitt 1996; Ibrahim et al. 1996). Rozložení alel a obecně fylogenetická příbuznost jednotlivých populací pak do určité míry může poskytnout informace o původu dané populace, z čehož potažmo můžeme odvodit, která refugia představovala zdroje pro kolonizaci konkrétních oblastí (Hewitt 1999). Kolonizované oblasti obecně vykazují vysokou frekvenci několika málo haplotypů a určité množství haplotypů od nich odvozených. Stanovení geografické pozice posledního společného předka takovéto jedné expandující linie (na základě informací o geografické poloze lokalit analyzovaných vzorků), jejíž stáří odpovídá období LGM, nám může pomoci určit pozici zdrojového refugia (Korábek et al. 2020).

V ideálním případě se dají samozřejmě oba tyto přístupy spojit a při rekonstrukci průběhu postglaciální kolonizace vycházet jak z fosilních dokladů, tak z fylogeografických analýz (Korábek et al. 2018).

V posledních letech též stále více fylogeografických studií začíná využívat i DNA zachovanou a posléze úspěšně izolovanou z fosilních pozůstatků (Willerslev & Cooper 2005).

## 5.2 Role západokarpatského refugia při postglaciální kolonizaci

V případě řady druhů se ukazuje, že Západní Karpaty sice sloužily jako významné glaciální refugium, nicméně v postglaciální kolonizaci Evropy příliš velkou roli nesehrály. Populace těchto druhů přeživší v západokarpatském glaciálním refugiu zde dále přežívají až do současné doby, izolované od populací ostatních.

Příkladem takového druhu je například tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*). Výsledky fylogeografické studie ukazují, že západokarpatské populace jsou od zbylých nápadně izolovány – na postglaciální kolonizaci dalších oblastí se tyto populace nepodílely a zároveň samy byly ovlivněny pouze minimem imigrantů. Zdá se, že boreální oblast Evropy byla kolonizována z refugia, které se nacházelo někde ve Východoevropské rovině, přičemž jedinci z něj v průběhu expanze pravděpodobně nahradili i původní populace přeživší ve východokarpatském refugiu (Klinga et al. 2015).

Ve čtvrté kapitole zmiňovaná genetická izolovanost a zároveň homogenita v rámci populací plzáka hnědého (*Arion fuscus*) v oblasti Tater je natolik markantní, že je velmi nepravděpodobné, že by se na postglaciální kolonizaci Evropy západokarpatské populace podílely. Za hlavní zdrojovou oblast jsou v případě tohoto druhu považovány Alpy (Pinceel et al. 2005).

Obdobně je tomu i u pošvatky *Arcynopteryx dichroa*. Na základě fylogeografie a modelování distribuce druhu (*Species distribution modeling*) jsou její glaciální refugia předpokládána v několika pohořích v jižní i střední Evropě. Jedním z nich je i refugium v Západních Karpatech, které je také výrazné svou genetickou izolovaností, a to i v rámci Karpat jako celku. Na postglaciální expanzi vedoucí ke kolonizaci rozsáhlých oblastí ve Skandinávii se pak pravděpodobně podílely pouze populace přeživší glaciál v pohoří Schwarzwald na jihozápadě Německa nebo v jeho blízkém okolí (Theissinger et al. 2013).

Zástupci s podobnou holocenní historií a průběhem rekolonizace se pak najdou i mezi rostlinami. Příkladem je vysokohorský druh pryskyřník ledovcový (*Ranunculus glacialis*), který taktéž přežil glaciál v několika Evropských pohořích (Karpaty, Alpy, Pyreneje), ovšem postglaciální šíření do severských oblastí probíhalo jen z oblasti východních Alp (Schönswetter et al. 2003).

V případech jiných druhů se však účast západokarpatských populací na postglaciální rekolonizaci nevylučuje, a naopak se zdá z různých důvodů pravděpodobnou.

Tak tomu je například u lesních druhů suchozemských měkkýšů, jak ukazují holocenní sukcese malakocenóz napříč Evropou. Měkkýší společenstva Západních Karpat obsahují vysoký podíl a diverzitu lesních druhů už na začátku holocénu, zatímco na ostatních západněji položených lokalitách vykazují známky postupné kolonizace lesními druhy z refugií (Horsák et al. 2019).

Fylogeografická studie zmije obecné (*Vipera berus*), bohužel nedokázala určit zcela přesnou pozici zdrojových refugií, nicméně z ní vyplývá, že jedna ze zdrojových populací pro postglaciální osídlení severní Evropy ležela v Západních Karpatech nebo na jih od nich – v Panonské nížině (Ursenbacher et al. 2006).

Příkladem druhu s větším počtem glaciálních refugií, z nichž řada byla zároveň zdrojem pro postglaciální expanzi minimálně na lokální úrovni, je norník rudý (*Clethrionomys glareolus*). Nezanedbatelnou roli západokarpatského refugia v průběhu rekolonizace potvrzuje postglaciální genový tok směřující do rozsáhlých oblastí střední a severní Evropy (Kotlík et al. 2006; Wójcik et al. 2010; Filipi et al. 2015).

Mnoho studií se zabývá postglaciální historií Evropských populací medvěda hnědého (*Ursus arctosus*). Předpokládá se, že jeho populace byly do oblastí refugií zatlačeny pouze v období LGM a jeho kolonizace po skončení LGM je považována za nejrychlejší z velkých šelem (Sommer & Benecke 2005b). I přes to není otázka účasti západokarpatského refugia na kolonizaci zbylých částí Evropy u tohoto druhu zcela jednoznačně uzavřena. Je velmi pravděpodobné, že oblast Západních Karpat sehrála v průběhu kolonizace zásadní roli – pravděpodobně díky své severnější poloze dokonce nápadně významnější než sousední glaciální refugium v oblasti Východních Karpat (Saarma et al. 2007). Napovídá tomu genetická příbuznost populací ze Západních Karpat, severozápadního Ruska, Pobaltí a Skandinávie (Sommer & Benecke 2005b; Saarma et al. 2007). Avšak není zatím zcela jasné, zda tato recentní fylogenetická struktura je způsobena právě tím, že zdrojovými populacemi pro rekolonizaci severní a východní Evropy byly přímo populace přeživší glaciál v Západních Karpatech. Druhou možností je, že hlavní kolonizační proud pocházel z jižnějších oblastí a přes Západní Karpaty pouze procházel (Saarma et al. 2007). V posledních letech byl výzkum rozšířen také o studium DNA izolované z fosilních nálezů. Tyto studie podíl západokarpatského refugia na kolonizaci severovýchodní Evropy připouštějí, ovšem žádná z nich ji přímo nepotvrzuje (Edwards et al. 2011; Bray et al. 2013; Ersmark et al. 2019).

## 6 Postglaciální vývoj Západních Karpat

Při rekonstrukci postglaciálního vývoje Západních Karpat je nutno mít stále na paměti, že se jedná o území nesmírně geomorfologicky rozmanité, v důsledku čehož měl postglaciální vývoj krajiny na různých místech odlišný průběh. Nápadně rozdílný je vývoj krajiny například mezi širokými, od raných dob zemědělsky obhospodařovanými, údolními a méně přístupnými výše položenými horskými oblastmi (Juříčková et al. 2018).

Konec posledního glaciálu a nástup holocénu je v prostředí celé střední Evropy provázen rozsáhlými ekosystémovými změnami. Pro střední Evropu obecně je charakteristické především pozvolné formování lesa na velké části území (Delcourt & Delcourt 1987). I když dominantními dřevinami jsou v raném holocénu stále především jehličnany (např. borovice lesní (*Pinus sylvestris*), borovice limba (*P. cembra*) či modřín opadavý (*Larix decidua*)) a bříza bělokorá (*Betula pendula*), na mnoha místech Západních Karpat a jejich blízkého okolí se nápadně brzy po konci glaciálu objevují citlivé druhy temperátních listnatých stromů jako je jilm (*Ulmus* sp.), dub (*Quercus* sp.) či lípa (*Tilia* sp.) (Hájková et al. 2013; Jamrichová et al. 2014; Hájek et al. 2016; Kołaczek et al. 2017; Jankovská et al. 2018). Spolu s nimi se rozšiřují i náročné lesní prvky z řad suchozemských měkkýšů i savců (Ložek & Horáček 2007; Juříčková et al. 2018; Horsák et al. 2019). Brzká expanze těchto druhů je dalším nepřímým dokladem glaciálních refugií lesních druhů rostlin i živočichů v oblasti Západních Karpat. Z některých lokalit máme záznamy dokonce o kompletních lesních společenstvech včetně druhů striktně vázaných na uzavřený les už z období preboreálu (např. jehlovka hladká (*Platyula polita*) či ostnatka trnitá (*Acanthinula aculeata*)) (Juříčková et al. 2018), na jiných místech se uzavřený les formuje až v průběhu boreálu (Dabkowski et al. 2019).

Celá krajina Západních Karpat podle většiny studií představovala v průběhu preboreálu a boreálu mozaiku různých typů bezlesí a více či méně otevřeného lesa, přičemž zcela uzavřený les prosperoval jen zřídka (Hájková et al. 2013; Jankovská et al. 2018; Juříčková et al. 2018). Velké zastoupení otevřeného lesa a mozaikovitost krajiny dokládá vysoké zastoupení světlomilných druhů dřevin (Hájková et al. 2011, 2013; Dabkowski et al. 2019), stejně jako existence lesních společenstev s příměsí druhů typických pro bezlesí (Ložek 2012; Kuneš et al. 2015). V průběhu těchto období zároveň dochází k postupné expanzi dalších druhů teplomilných dřevin (Jankovská et al. 2018).

Pozoruhodná jsou některá raně holocenní společenstva zachycená na několika lokalitách Západních Karpat, v nichž koexistují přeživší charakteristické glaciální prvky (např. pišt'ucha stepní (*Ochotona pusilla*) či hraboš úzkolebý (*Microtus gregalis*)) s indexovými druhy období interglaciálů (např. papáskovka žíhaná (*Caucasotachea vindobonensis*), drobnička jižní (*Truncatellina claustralis*) či vrásenka orlojová (*Discus perspectivus*)) (Ložek & Horáček 2007; Ložek 2012).

Postupné oteplování a zvlhčování klimatu kulminuje v období atlantiku a epiatlantiku – nastává takzvané holocenní klimatické optimum. Tyto klimaticky příhodné podmínky vedou v oblasti celé střední Evropy k výrazné expanzi porostů zapojeného lesa, která je doprovázena nápadným ústupem heliofilních druhů (Hájková et al. 2011). Nastává tak doba největšího postglaciálního stepního bottlenecku (*sensu* Pokorný et al. 2015) pro druhy vázané na otevřené biotopy (Kuneš et al. 2015). Naopak silvikolní druhy zažívají boom, který pozorujeme na řadě míst Západních Karpat. Projevuje se náhlým navýšením jak abundance, tak diverzity lesních druhů. Na řadě lokalit výrazně narůstá zastoupení lesních druhů plžů (např. ostnatka trnitá (*Acanthinula aculeata*), skelníčka průzračná (*Vitrea diaphana*), jehlovka malinká (*Acicula parcelineata*) či sítovka čistá (*Aegopinella pura*)), napříč územím Západních Karpat se v tomto období objevuje také válcovka karpatská (*Argna bielzi*), karpatský endemit vázaný na zapojený les (Ložek & Horáček 2004; Ložek 2012; Juříčková et al. 2018). Otázkou zůstává, zda je tento skokový nárůst dokladem těsné blízkosti refugií striktně lesních druhů, nebo se obdobně dělo napříč střední Evropou (Juříčková et al. 2018).

Otázka přetrvání otevřených biotopů na území Západních Karpat v tomto období je již dlouhou dobu živě diskutována a stále není zcela uspokojivě zodpovězena. Ve většině studovaných profilů v tomto období jednoznačně dominují lesní prvky (jako je vřetenovka rovnoústa (*Cochlodina orthostoma*), vrásenka orlojová (*Discus perspectivus*) či sklovatka rudá (*Daudebardia rufa*)) a druhy bezlesí jsou často nalézány jen ve velmi malé abundanci, byť na některých místech je výskyt určitých stepních druhů (např. trojzubka stepní (*Chondrula tridens*) či žitovka obilná (*Granaria frumentum*)) kontinuální (Ložek 2012; Juříčková et al. 2018). Na některých lokalitách toto období žádné stepní prvky vůbec nepřežily (Dabkowski et al. 2019). Existují však i nezanedbatelné doklady, že v určitých částech Západních Karpat a jejich nejbližšího okolí umožnila kombinace specifických podmínek přetrvání otevřených stanovišť po celou dobu holocénu (Hájková et al. 2011; Kuneš et al. 2015; Šolcová et al. 2018). Mezi příčinami, které k udržení bezlesí i v období klimatického optima mohly přispět, jsou nejčastěji uvažovány specifické lokální geomorfologické, edafické a klimatické podmínky, pastva velkých býložravců, požáry a od pozdější fáze atlantiku pak především zemědělská činnost neolitických lidí (Kuneš et al. 2015; Roleček et al. 2015; Šolcová et al. 2018).

Unikátní postavení má v tomto kontextu jihozápadní část Bílých Karpat. Místní mezofilní louky disponující nesmírně vysokou biodiverzitou cévnatých rostlin a zároveň vysokým zastoupením druhů s disjunktním areálem a centrem výskytu v kontinentálních asijských stepích (Hájková et al. 2011; Wilson et al. 2012; Roleček et al. 2015). Tento fenomén je pak nápadný především při porovnání s klimaticky velmi podobnou severovýchodní částí Bílých Karpat (Roleček et al. 2015). Toto unikátní druhové složení je pravděpodobně z části dáno přítomností heliofilních reliktních raně holocenních lesostepí a spolu s řadou malakologických a paleobotanických dokladů podporuje představu kontinuální přítomnosti otevřených biotopů v průběhu celého holocénu v této oblasti (Ložek 1999, 2001; Hájková et al. 2011, 2013; Roleček et al. 2015). Ze suchozemských měkkýšů se zde v průběhu

klimatického optima objevují jak druhy typické pro otevřené habitaty obecně (zrnovka mechová (*Pupilla muscorum*) či údolníček žebratý (*Vallonia costata*)), tak přímo stepní prvky (žitovka obilná (*Granaria frumentum*) a trojzubka stepní (*Chondrula tridens*)) (Ložek 1999, 2001). Příčiny, které přetrvání bezlesí přes klimatické optimum umožnily, nejsou dosud zcela objasněny. Předpokládá se, že specifické lokální environmentální podmínky některých míst v Bílých Karpatech znemožnily rozvoj uzavřeného lesa v prvních fázích klimatického optima a současně došlo k velmi brzké kolonizaci, během níž lidé začali využívat otevřené plošky k rané zemědělské činnosti. Svou roli však velmi pravděpodobně sehrály i další výše zmiňované faktory (Hájková et al. 2011; Kuneš et al. 2015; Roleček et al. 2015). V nedávné historii udrželo druhovou bohatost bělokarpatských luk extenzivní obhospodařování místní krajiny (Hájková et al. 2011).

Šíření lesů na úkor otevřených biotopů se ve středoevropských pohořích projevovala i na posunu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek (v porovnání se současností) na úkor alpinského bezlesí (Tremml et al. 2006). V pohořích střední Evropy byla v této době horní hranice lesa situována obvykle maximálně o 200 m výše než dnes (Tinner & Theurillat 2003; Tremml et al. 2006). Otázka přetrvání a především rozsahu alpinského bezlesí ve vrcholových partiích Západních Karpat v období největší kontrakce v průběhu klimatického optima však dodnes není zcela objasněna (Juříčková et al. 2018).

Vlivem příchodu suššího klimatu s nástupem subboreálu a vzrůstajícího vlivu člověka na krajinu začíná v tomto období opět pomalu narůstat podíl otevřených biotopů i v Západních Karpatech (Hájek et al. 2016; Juříčková et al. 2018; Dabkowski et al. 2019). V nížinách v tomto období z fosilních záznamů mizí některé lesní druhy jako je vrásenka orlojová (*Discus perspectivus*) nebo závornatka kyjovitá (*Clausilia pumila*) (Juříčková et al. 2018). Míra obhospodařování krajiny člověkem sílí v průběhu subatlantiku a je provázena další deforestací na mnoha místech Západních Karpat (Margielewski 2001; Kuneš et al. 2015; Hájek et al. 2016). Zároveň dochází ke změně druhové skladby dřevin v lesích ve prospěch dubu a habru – tedy druhů z různých důvodů odolávajících či prosperujících pod vlivem středověkého lesního hospodaření. Ustupuje naopak například lípa či líska (*Corylus* sp.) (Rybníček & Rybníčková 2008; Jamrichová et al. 2013; Kuneš et al. 2015; Hájek et al. 2016). Spolu s formováním kulturní krajiny v nižších polohách se dále rozšiřují stepní druhy a druhy kulturního bezlesí (např. bezočka šídlovitá (*Cecilioides acicula*)) (Kuneš et al. 2015; Hájek et al. 2016; Juříčková et al. 2018).

V subrecentu spolu s rostoucí hustotou osídlení a vyspělejší technologií sílí intenzita lidského tlaku na lesní porosty (Vološčuk 1992; Hájek et al. 2016). Od 18. a 19. století se navíc v některých oblastech Západních Karpat část přirozených smíšených lesů vlivem lesního hospodářství přeměňuje ve smrkové monokultury a klesá biodiverzita lesních ekosystémů (Vološčuk 1992; Rybníček & Rybníčková 2008). V průběhu 2. poloviny 20. století dochází napříč územím Západních Karpat k opětovnému zalesnění řady oblastí (Kozak et al. 2007; Kuemmerle et al. 2008). Toto se nejvýrazněji projevilo v pohraničních oblastech, ve kterých došlo k vysídlení německých menšin po konci druhé světové války. V těchto regionech podíl lesů oproti předválečnému stavu vzrostl o více než 20 %. K o něco méně výraznému

nárůstu lesních porostů (o 10-15 % oproti předválečnému stavu) pak došlo v oblastech, v nichž se po válce začala hustota obyvatelstva z různých příčin postupně snižovat. Trend zalesňování je však znatelný i v částech, kde hustota současné populace přibližně odpovídá hustotě osídlení v 30. letech (Kozak et al. 2007). To může být důsledkem zavedení ochranných opatření či hospodářského a společenského vývoje 20. století, který se v Západních Karpatech, stejně jako v dalších pohořích střední Evropy, projevil přechodem velké části místního obyvatelstva z oblasti tradičního zemědělství do oblasti například turistického ruchu (Vološčuk 1992; Kozak et al. 2007). Často se ovšem v tomto případě jednalo o umělé zalesňování nepřirozenou skladbou dřevin, což mělo na celkovou biodiverzitu ekosystému mnohem negativnější vliv než předchozí obhospodařování krajiny (Kozak 2009; Main-Knorn et al. 2009). K další vlně vylidnění horských oblastí Západních Karpat došlo v průběhu devadesátých let minulého století (Kuemmerle et al. 2008).

## 7 Závěr

Západní Karpaty jsou unikátním územím obrovského biologického významu a pozornost přírodovědců, kterou odedávna přitahují, je proto zcela zasloužená.

Jeden z hlavních faktorů spoluzodpovědných za jedinečnost této oblasti představuje heterogenita prostředí zahrnující topografickou komplexitu, významnou klimatickou, geologickou a půdní variabilitu, znatelný gradient environmentálních podmínek a z toho plynoucí nepřebornou rozmanitost habitatů. Tato členitost prostředí se odráží v neobvyklé diverzitě místní bioty i vysoké míře endemismu. Kromě toho přispěla k přežití řady teplomilných i chladnomilných druhů (včetně glaciálních relictů) na tomto území napříč klimatickými výkyvy v průběhu kvartérního glaciálního cyklu, a to nejen vlivem samotné existenci různorodých environmentálních podmínek, ale i díky možnosti kompenzace klimatických změn migrací na krátkou vzdálenost v krajinné mozaice lokálních habitatů.

Neméně důležitou roli sehrává relativně vysoká dlouhodobá klimatická stabilita prostředí Západních Karpat, která zmírnila dopad klimatických výkyvů v průběhu kvartéru na místní populace. Hlavní roli v tomto směru hrálo udržení relativně vysoké vlhkosti horského prostředí i v průběhu glaciálů, které jsou obecně v oblasti střední a východní Evropy charakteristické výrazně suchým kontinentálním klimatem. To umožnilo přežití temperátních druhů dřevin a ostrůvků zapojeného lesa v této oblasti, byť otázka jejich rozsahu stále není zcela uspokojivě zodpovězena. Existence západokarpatského glaciálního refugia pro značné množství organismů včetně lesních společenstev je nicméně v současnosti potvrzena jak četnými fosilními záznamy, tak řadou fylogeografických studií. Dlouhodobě stabilní klima zároveň přispívá k vysoké biodiverzitě této oblasti vlivem snížené pravděpodobnosti vymírání druhů i zvýšenou koncentrací druhů nalézající v této oblasti svá refugia. Hojně diskutovanou otázkou stále zůstává otázka přetrvání a rozsahu bezlesých biotopů (ať již alpského bezlesí nebo otevřených biotopů v nižších nadmořských výškách) na území Západních Karpat v průběhu období holocenního klimatického optima, přičemž velká část výzkumu se soustřeďuje na oblast jihozápadní části Bílých Karpat. V současnosti převažuje názor, že specifické kombinace environmentálních podmínek spolu s brzkou kolonizací a počátkem obhospodařování krajiny člověkem zde umožnila přetrvání bezlesí napříč holocénem, což přispělo k nesmírné biodiverzitě místních mezofilních luk. Spolu s existencí pleistocenních refugií vedla stabilita klimatu i k vysoké míře endemismu v Západních Karpatech, neboť populace izolované na území refugií daly v některých případech alopatriickou speciací vzniknout novým endemickým taxonům.

Určitá míra izolovanosti je pro horské prostředí příznačná, a i ve vývoji populací řady druhů (nejen endemických) v Západních Karpatech sehrála svou významnou roli, jak je vidět na fylogenetické izolovanosti západokarpatských populací významné části studovaných druhů. Na druhou stranu území Západních Karpat samozřejmě není uzavřeným systémem, a tedy do značné míry ovlivňovalo vývoj

okolní střeoevropské krajiny. U řady druhů fylogeografické studie prokázaly, že západokarpatské glaciální refugium hostilo zdrojové populace pro postglaciální kolonizaci někdy i velmi rozsáhlých evropských oblastí. Díky své geografické pozici navíc Západní Karpaty představovaly a představují významný nášlapný kámen pro migraci organismů mezi evropskými i asijskými pohořími a mezi nimi a severní Evropou, což zároveň v některých případech vedlo k obohacení západokarpatské bioty o prvky z těchto oblastí.

## 8 Citovaná literatura

Sekundárně citované práce jsou označeny \*.

- Anderson, S. (1994). Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology*, 69(4), 451–471.
- Araújo, M. B., Thuiller, W., Williams, P. H. & Reginster, I. (2005). Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography*, 14(1), 17–30.
- Assmann, T., Casale, A., Drees, C., Habel, J. C., Matern, A. & Schuldt, A. (2010). The dark side of relict species biology: cave animals as ancient lineages, In: Habel, J. C. & Assmann, T. (eds). *Relict Species, Phylogeography and Conservation Biology*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg, 91–103.
- Babik, W., Branicki, W., Sandera, M., Litvinchuk, S., Borkin, L. J., Irwin, J. T. & Rafiński, J. (2004). Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology*, 13(6), 1469–1480.
- Bálint, M., Ujvárosi, L., Theissinger, K., Lehrian, S., Mészáros, N. & Pauls, S. U. (2011): The Carpathians as a major diversity hotspot in Europe, In: Zachos, F. E. & Habel, J. C. (eds): *Biodiversity Hotspots*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg, 189–205.
- Baquero, R. A. & Tellería, J. L. (2001). Species richness, rarity and endemism of European mammals: a biogeographical approach. *Biodiversity & Conservation*, 10(1), 29–44.
- Barkasi, Z. (2016). Endemism in the Mammalian fauna of the Carpathians. *Праці Теріологічної Школи*, (14), 3–15.
- Bednarek-Ochyra, H. & Váňa, J. (2014). Discovery of sporophytes in *Ochyraea tatrensis* (Bryophyta, Amblystegiaceae). *Nova Hedwigia*, 99(1–2), 119–127.
- Benedikt, S., Borovec, R., Fremuth, J., Krátký, J., Schon, K., Skuhravec, J. & Trýzna, M. (2010). Komentovaný seznam nosatcovitých brouků (Coleoptera: Curculionoidea bez Scolytinae a Platypodinae) České republiky a Slovenska. *Klapalekiana*, 46(supp.), 1–363.
- Benke, M., Brändle, M., Albrecht, C. & Wilke, T. (2011). Patterns of freshwater biodiversity in Europe: lessons from the spring snail genus *Bythinella*. *Journal of Biogeography*, 38(10), 2021–2032.
- Bhagwat, S.A. & Willis, K. J. (2008). Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography*, 35(3), 464–482.
- Bilton, D. T., Mirol, P. M., Mascheretti, S., Fredga, K., Zima, J. & Searle, J. B. (1998). Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1402), 1219–1226.
- Błaszak, C., Ehrnsberger, R. & Skorupski, M. (2006). European mites of the genus *Veigaia* Oudemans, 1905 (Acari, Gamasida: Veigaiaidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseum Görlitz*, 78(1), 3–10.
- Blondel, J. (1993). Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. *Species diversity in ecological communities, Historical and geographical perspectives*, 135–146.
- \* Botosaneanu, L. (1977). Die endemischen Trichopteren der Karpaten. In: Malicky, H. (ed). *Verhandlungen Des Sechsten Internationalen Symposiums Über Entomofaunistik in Mitteleuropa*. Springer, Netherlands, Dordrecht, 91–103.
- Boukal, M. & Trávníček, D. (1998). New records of Coleoptera (Haliplidae, Hydrophilidae, Byrrhidae) from Slovakia and Moravia. *Biologia*, 53(5), 663–664.
- Bray, S. C., Austin, J. J., Metcalf, J. L., Østbye, K., Østbye, E., Lauritzen, S.-E., Aaris-Sørensen, K., Valdiosera, C., Adler, C. J. & Cooper, A. (2013). Ancient DNA identifies post-glacial recolonisation, not recent bottlenecks, as the primary driver of contemporary mtDNA phylogeography and diversity in Scandinavian brown bears. *Diversity and Distributions*, 19(3), 245–256.

- Brtek, J. & Thiéry, A. (1995). The geographic distribution of the European Branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata), In: Belk, D., Dumont, H. J. & Maier, G. (eds). Studies on Large Branchiopod Biology and Aquaculture II. *Springer, Netherlands, Dordrecht*, 263–280.
- Bruchmann, I. & Hobohm, C. (2014). Factors that create and increase endemism, In: Hobohm, C. (ed). Endemism in Vascular Plants. *Springer, Netherlands, Dordrecht*, 51–68.
- Clements, R., Ng, P. K., Lu, X. X., Ambu, S., Schilthuizen, M. & Bradshaw, C. J. (2008). Using biogeographical patterns of endemic land snails to improve conservation planning for limestone karsts. *Biological conservation*, 141(11), 2751–2764.
- Copilaș-Ciocianu, D., Fišer, C., Borza, P. & Petrušek, A. (2018). Is subterranean lifestyle reversible? Independent and recent large-scale dispersal into surface waters by two species of the groundwater amphipod genus *Niphargus*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 119, 37–49.
- Corlatti, L., Lorenzini, R. & Lovari, S. (2011). The conservation of the chamois *Rupicapra* spp.: Biology and conservation of the chamois. *Mammal Review*, 41(2), 163–174.
- Cowling, R. M. & Lombard, A. T. (2002). Heterogeneity, speciation/extinction history and climate: explaining regional plant diversity patterns in the Cape Floristic Region. *Diversity and Distributions*, 8(3), 163–179.
- Culver, D. C. & Sket, B. (2000). Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst studies*, 62(1), 11–17.
- Culver, D. C., Deharveng, L., Bedos, A., Lewis, J. J., Madden, M., Reddell, J. R., Sket, B., Trontelj, P. & White, D. (2006). The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography*, 29(1), 120–128.
- Czarnomska, S. D., Jędrzejewska, B., Borowik, T., Niedziałkowska, M., Stronen, A. V., Nowak, S., Mysłajek, R. W., Okarma, H., Konopiński, M., Pilot, M., Śmietana, W., Caniglia, R., Fabbri, E., Randi, E., Pertoldi, C. & Jędrzejewski W. (2013). Concordant mitochondrial and microsatellite DNA structuring between Polish lowland and Carpathian Mountain wolves. *Conservation Genetics*, 14, 573–588.
- Dabkowski, J., Frodlová, J., Hájek, M., Hájková, P., Petr, L., Fiorillo, D., Dudová, L. & Horsák, M. (2019). A complete Holocene climate and environment record for the Western Carpathians (Slovakia) derived from a tufa deposit. *The Holocene*, 29(3), 493–504.
- \* Damblon, F. & Haesaerts, P. (1997). Radiocarbon chronology of representative Upper Palaeolithic sites in the central European Plain: a contribution to the SC-004 project. *Préhistoire Européenne*, 11, 255–276.
- Dányi, L. (2011). Cave dwelling springtails (Collembola) of Hungary: a review. *Soil Organisms*, 83(3), 419–432.
- Deffontaine, V., Libois, R., Kotlík, P., Sommer, R., Nieberding, C., Paradis, E., Searle, J. B. & Michaux, J. R. (2005). Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology*, 14(6), 1727–1739.
- Delcourt, P. A. & Delcourt, H. R. (1987). Long-term forest dynamics of the temperate zone. In: Long-Term Forest Dynamics of the Temperate Zone. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 63. *Springer, New York*, 374–398.
- Deli, T. & Sümegi, P. (1999). Biogeographical characterisation of Szatmár-Bereg plain based on the mollusc fauna. *Tiscia Monograph Series*, (4), 471–477.
- Demesure, B., Comps, B. & Petit, R. J. (1996). Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, 50(6), 2515–2520.
- Dítě, D., Peterka, T., Dítěťová, Z., Hájková, P. & Hájek, M. (2017). Arcto-Alpine Species at Their Niche Margin: the Western Carpathian Refugia of *Juncus castaneus* and *J. triglumis* in Slovakia. *Annales Botanici Fennici*, 54(1–3), 67–82.
- Dítě, D., Hájek, M., Svitková, I., Košuthová, A., Šoltés, R. & Kliment, J. (2018). Glacial-relict symptoms in the Western Carpathian flora. *Folia Geobotanica*, 53(3), 277–300.

- Dorková, M., Kocianová-Adamcová, M., Pristaš, P. & Klinga, P. (2016). Phylogenetic status of endemic *Chionomys nivalis mirhanreini* in the Western Carpathians. *Folia Oecologica*, 43(1), 3–11.
- Drag, L., Hauck, D., Bérces, S., Michalcewicz, J., Šerić Jelaska, L., Aurenhammer, S. & Cizek, L. (2015). Genetic differentiation of populations of the threatened saproxylic beetle *Rosalia longicorn*, *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) in Central and South-east Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(4), 911–925.
- Edwards, C. J., Suchard, M. A., Lemey, P., Welch, J. J., Barnes, I., Fulton, T. L., Barnett, R., O'Connell, T. C., Coxon, P., Monaghan, N., Valdiosera, C. E., Lorenzen, E. D., Willerslev, E., Baryshnikov, G. F., Rambaut, A., Thomas, M. G., Bradley, D. G. & Shapiro, B. (2011). Ancient hybridization and an Irish origin for the modern polar bear matriline. *Current Biology*, 21(15), 1251–1258.
- Ersmark, E., Baryshnikov, G., Higham, T., Argant, A., Castaños, P., Döppes, D., Gasparik, M., Germonpré, M., Lidén, K. & Lipecki, G. (2019). Genetic turnovers and northern survival during the last glacial maximum in European brown bears. *Ecology and evolution*, 9(5), 5891–5905.
- Evsyukov, A. P. (2016). A new species of the millipede genus *Julus* from the Rostov-on-Don Region, southern Russia (Diplopoda: Julida: Julidae). *Arthropoda Selecta. Русский артроподологический журнал*, 25(3), 241–245.
- Fábián, S. Á., Kovács, J., Varga, G., Sipos, G., Horváth, Z., Thamó-Bozsó, E. & Tóth, G. (2014). Distribution of relict permafrost features in the Pannonian Basin, Hungary. *Boreas*, 43(3), 722–732.
- Filipi, K., Marková, S., Searle, J. B. & Kotlík, P. (2015). Mitogenomic phylogenetics of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, a model system for studying end-glacial colonization of Europe. *Molecular phylogenetics and evolution*, 82, 245–257.
- Finnie, T. J. R., Preston, C. D., Hill, M. O., Uotila, P. & Crawley, M. J. (2007). Floristic elements in European vascular plants: an analysis based on Atlas Florae Europaeae. *Journal of Biogeography*, 34(11), 1848–1872.
- Florineth, D. & Schlüchter, C. (2000). Alpine Evidence for Atmospheric Circulation Patterns in Europe during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Research*, 54(3), 295–308.
- Geacu, S. & Dumitraşcu, M. (2017). Alpine marmot populations after four decades of living in the glacial areas of the Făgăraş, Rodna and Retezat Mountains, Romania. *Journal of Environmental Biology*, 38(5), 703–711.
- Głowacinski, Z. & Makomaska-Juchiewicz, M. (1992). Fauna of the Polish Tatra Mountains. *Mountain Research and Development*, 12(2), 175–191.
- Goodfriend, G. A. & Hood, D. G. (1983). Carbon Isotope Analysis of Land Snail Shells: Implications for Carbon Sources and Radiocarbon Dating. *Radiocarbon*, 25(3), 810–830.
- Guttová, A., Lackovičová, A. & Pišút, I. (2013). Revised and updated checklist of lichens of Slovakia (May 2013). *Biologia*, 68(5), 845–850.
- Haase, M. & Bisenberger, A. (2003). Allozymic differentiation in the land snail *Arianta arbustorum* (Stylommatophora, Helicidae): historical inferences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41(3), 175–185.
- Hájek, M., Dudová, L., Hájková, P., Roleček, J., Moutelíková, J., Jamrichová, E. & Horsák, M. (2016). Contrasting Holocene environmental histories may explain patterns of species richness and rarity in a Central European landscape. *Quaternary Science Reviews*, 133, 48–61.
- Hájková, P., Roleček, J., Hájek, M., Horsák, M., Fajmon, K., Polák, M. & Jamrichová, E. (2011). Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). *Preslia*, 83(2), 185–204.
- Hájková, P., Jamrichová, E., Horsák, M. & Hájek, M. (2013). Holocene history of a *Cladium mariscus*-dominated calcareous fen in Slovakia: vegetation stability and landscape development. *Preslia*, 85(3), 289–315.
- Hamerlík, L., Thomková, K. & Bitušík, P. (2015). First record of *Rheocricotopus* (s. str.) *reduncus* Sæther & Schnell, 1988 (Diptera: Chironomidae) from Slovakia: a new glacial relict found in the Tatra Mountains. *Lauterbornia*, 79, 58–60.

- Hänfling, B., Hellemans, B., Volckaert, F. A. M. & Carvalho, G. R. (2002). Late glacial history of the cold-adapted freshwater fish *Cottus gobio*, revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, 11(9), 1717–1729.
- 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), 907–913.
- Hewitt, G. M. (2004). The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, 1(1).
- Hlaváč, P. (2009). Taxonomic notes on the *Bryaxis splendidus* species group (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae), with the description of a new species from the Ukraine. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 49(2), 651–659.
- Horáček, I. & Sánchez-Marco, A. (1984). Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 9, 560–576.
- Horáček, I. (2000). Glacial cycles and mammalian biodiversity of central Europe: large scale migrations or vicariance dynamics. *GeoLines*, 11, 103–107.
- Horáček, I. (2005). Small vertebrates in the Weichselian series in Dzeravá skala cave: list of the samples and a brief summary. In: Kaminská, L., Kozłowski, J. K. & Svoboda, J. (eds). Pleistocene environments and archaeology of the Dzeravá skala cave, Lesser Carpathians, Slovakia. *Academy of Sciences of the Czech Republic, Brno*, 157–167.
- Horáček, I., Ložek, V., Knitlová, M. & Juříčková, L. (2015). Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain glaciers. In: Sázellová, S., Novák, M. & Mizerová, A. (eds). *Forgotten Times and Spaces: New Perspectives in Paleoanthropological, Paleoenvironmental and Archeological Studies. Masaryk University, Brno*, 363–377.
- Horáčková, J., Ložek, V. & Juříčková, L. (2015). List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. *Quaternary International*, 357, 207–211.
- Horsák, M., Škodová, J. & Cernohorsky, N. H. (2011). Ecological and historical determinants of Western Carpathian populations of *Pupilla alpicola* (Charpentier, 1837) in relation to its present range and conservation. *Journal of Molluscan Studies*, 77(3), 248–254.
- Horsák, M., Juříčková, L. & Picka, J. (2013). Molluscs of the Czech and Slovak Republics. *Kabourek, Zlín*, 264 pp.
- Horsák, M., Chytrý, M., Hájková, P., Hájek, M., Danihelka, J., Horsáková, V., Ermakov, N., German, D. A., Kočí, M. & Lustyk, P. (2015). European glacial relict snails and plants: environmental context of their modern refugial occurrence in southern Siberia. *Boreas*, 44(4), 638–657.
- Horsák, M., Limondin-Lozouet, N., Juříčková, L., Granai, S., Horáčková, J., Legentil, C. & Ložek, V. (2019). Holocene succession patterns of land snails across temperate Europe: East to west variation related to glacial refugia, climate and human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 524, 13–24.
- Hulva, P., Černá Bolfíková, B., Woznicová, V., Jindřichová, M., Benešová, M., Myslajek, R. W., Nowak, S., Szewczyk, M., Niedźwiecka, N., Hájková, A., Sándor, A. D., Zyka, V., Romportl, D., Kutal M., Findo V. & Antal V. (2018). Wolves at the crossroad: Fission–fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. *Diversity and Distributions*, 24(2), 179–192.
- Hůrka, K. (1996). Carabidae of the Czech and Slovak republics. *Kabourek, Zlín*, 565 pp.
- Chavko, J., Deutschová, L., Danko, Š., Mihók, J., Landsfeld, B., Pavelka, J., Šnír, L., Harvančík, S., Dubravský, A., Prešínský, L. & Galaš, R. (2014). Status of the eastern imperial eagle population in Slovakia between 1977 and 2013. *Slovak Raptor Journal*, 8(1), 9–15.
- Ibrahim, K. M., Nichols, R. A. & Hewitt, G. M. (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, 77(3), 282–291.

- Jamrichová, E., Szabó, P., Hédl, R., Kuneš, P., Bobek, P. & Pelánková, B. (2013). Continuity and change in the vegetation of a Central European oakwood. *The Holocene*, 23(1), 46–56.
- Jamrichová, E., Potůčková, A., Horsák, M., Hajnalová, M., Barta, P., Tóth, P. & Kuneš, P. (2014). Early occurrence of temperate oak-dominated forest in the northern part of the Little Hungarian Plain, SW Slovakia. *The Holocene*, 24(12), 1810–1824.
- Janeau, G. & Aulagnier, S. (2014). Snow vole – *Chionomys nivalis* (Martins 1842). *Journal of Mountain Ecology*, 4, 1–11
- Jankovská, V., Chromý, P. & Nižnianská, M. (2002). Šafárka – first palaeobotanical data of the character of Last Glacial vegetation and landscape in the West Carpathians (Slovakia), *Acta Palaeobotanica*, 42(1), 39–50.
- Jankovská, V. & Pokorný, P. (2008). Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic), *Preslia*, 80(3), 301–324.
- Jankovská, V., Baroň, I., Nývlt, D., Krejčí, O. & Krejčí, V. (2018). Last Glacial to Holocene vegetation succession recorded in polyphase slope-failure deposits on the Maleník Ridge, Outer Western Carpathians. *Quaternary International*, 470, 38–52.
- Jansson, R. (2003). Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1515), 583–590.
- Juberthie, C., Decu, V., Košel, V., Kováč, L. & Uhrin, M. (2001). Slovakia. In: Juberthie, C. & Decu, V. (eds). *Encyclopaedia Biospeologica III. Société de Biospéologie*, 1405–1426.
- 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(1), 222–228.
- Juříčková, L., Pokorný, P., Hošek, J., Horáčková, J., Květoň, J., Zahajská, P., Jansová, A. & Ložek, V. (2018). Early postglacial recolonisation, refugial dynamics and the origin of a major biodiversity hotspot. A case study from the Malá Fatra mountains, Western Carpathians, Slovakia. *The Holocene*, 28(4), 583–594.
- Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., Kovanda, J., Harčár, J. & Ložek, V. (2019). A glacial refugium and zoogeographic boundary in the Slovak eastern Carpathians. *Quaternary Research*, 91(1), 383–398.
- Kenyeres, Z., Rácz, I. A. & Varga, Z. (2009). Endemism hot spots, core areas and disjunctions in European Orthoptera. *Acta Zoologica Cracoviensia – Series B*, 52(1-2), 189–211.
- Kliment, J., Šibíková, I. & Šibík, J. (2011). On the occurrence of the arctic-alpine and endemic species in the high-altitude vegetation of the Western Carpathians. *Thaiszia Journal of Botany*, 21, 45–61.
- Klinga, P., Mikoláš, M., Zhelev, P., Höglund, J. & Paule, L. (2015). Genetic differentiation of western capercaillie in the Carpathian Mountains: the importance of post glacial expansions and habitat connectivity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(4), 873–889.
- Kołaczek, P., Margielewski, W., Gałka, M., Apolinarska, K., Płóciennik, M., Gašiorowski, M., Buczek, K. & Karpińska-Kołaczek, M. (2017). Five centuries of the Early Holocene forest development and its interactions with palaeoecosystem of small landslide lake in the Beskid Makowski Mountains (Western Carpathians, Poland) – High resolution multi-proxy study. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 244, 113–127.
- Kondratyuk, S.Y., Popova, L.P., Lackovicova, A. & Pisut, I. (2003). A catalogue of Eastern Carpathian lichens. *M. H. Kholodny Institute of Botany, Kyjev*, 262 pp.
- Korábek, O., Petrusek, A. & Juříčková, L. (2018). Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1), 218–234.
- Korábek, O., Juříčková, L. & Petrusek, A. (2020). Inferring the sources of postglacial range expansion in two large European land snails. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Košel, V. (2012). Subterranean fauna of the Western Carpathians. *Tribun EU, Brno*, 209 pp.
- Kotlík, P., Tsigenopoulos, C. S., Rab, P. & Berrebi, P. (2002). Two new *Barbus* species from the Danube River basin, with redescription of *B. petenyi* (Teleostei: Cyprinidae). *Folia Zoologica*, 51(3), 227–240.

- Kotlík, P., Deffontaine, V., Mascheretti, S., Zima, J., Michaux, J. R. & Searle, J. B. (2006). A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(40), 14860–14864.
- Kováč, L. (2000). A review of the distribution of cave Collembola (Hexapoda) in the Western Carpathians. *Mémoires de Biospéologie*, 27, 71–76.
- Kováč, L. & Rusek, J. (2012). Redescription of two troglobiotic species of the genus *Pseudosinella* Schäffer, 1897 (Collembola, Entomobryidae) from the Western Carpathians. *Zootaxa*, 3341(1), 32–45.
- Kováč, L., Parimuchová, A. & Miklisová, D. (2016). Distributional patterns of cave Collembola (Hexapoda) in association with habitat conditions, geography and subterranean refugia in the Western Carpathians. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(3), 571–592.
- Kownacki, A., Galas, J., Dumnicka, E. & Mielewczyk, S. (2000). Invertebrate communities in permanent and temporary high mountain lakes (Tatra Mts). *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 36(3), 181–188.
- Kozak, J., Estreguil, C. & Troll, M. (2007). Forest cover changes in the northern Carpathians in the 20th century: a slow transition. *Journal of Land Use Science*, 2(2), 127–146.
- Kozak, J. (2009). Forest cover changes and their drivers in the Polish Carpathian Mountains since 1800, In: Nagendra, H. & Southworth, J. (eds). *Reforestation Landscapes, Linking Pattern and Process*. Springer, Dordrecht, London, New York, 253–273.
- \* Kretzoi, M. (1959). Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jungstpliozänen Fauna von Csarnota im Villanyer Gebirge (Sudungarn). *Vertebrata hungarica*, 1, 237–246.
- Krištín, A. & Kaňuch, P. (2013). A review of distribution and ecology of three Orthoptera species of European importance with contributions from their recent north-western range. *North-Western Journal of Zoology*, 9(1), 185–190.
- Kuemmerle, T., Hostert, P., Radeloff, V. C., van der Linden, S., Perzanowski, K. & Kruhlov, I. (2008). Cross-border comparison of post-socialist farmland abandonment in the Carpathians. *Ecosystems*, 11(4), 614–628.
- Kuneš, P., Svobodová-Svitavská, H., Kolář, J., Hajnalová, M., Abraham, V., Macek, M., Tkáč, P. & Szabó, P. (2015). The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. *Quaternary Science Reviews*, 116, 15–27.
- Lehrian, S., Bálint, M., Haase, P. & Pauls, S. U. (2010). Genetic population structure of an autumn-emerging caddisfly with inherently low dispersal capacity and insights into its phylogeography. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(3), 1100–1118.
- Lisická, E. (2005). The lichens of the Tatra Mountains. *Veda, Bratislava*, 439 pp.
- Ložek, V. (1964). Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozprawy Ústředního ústavu geologického*, vol. 31. *Československá akademie věd, Praha*, 374 pp.
- Ložek, V. (1999). Malakostratigrafický výzkum pěnvců Bílých Karpat. *Zprávy o geologických výzkumech*, 1998, 32, 114–115.
- Ložek, V. (2001). Malakostratigrafický výzkum holocenní sedimentace a eroze v Bílých Karpatech. *Zprávy o geologických výzkumech*, 35, 136–138.
- Ložek, V. & Horáček, I. (2004). Ledová doba z pohledu zoologa, II. Glaciál ve světle rozboru fosilních zoocenóz. *Živa*, 52, 50–54.
- Ložek, V. (2006). Last Glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *Journal of Geological Sciences*, 26, 73–84.
- Ložek, V. & Horáček, I. (2007). Molluscan and vertebrate successions from the Velká Ružínská cave (East Slovakia). In: Archäologische Gesellschaft in Thüringen e. V. (eds). *Terra Praehistorica. Festschrift für Klaus-Dieter Jäger zum 70. Geburtstag*, *Archäologische Gesellschaft in Thüringen e. V., Langenweißbach*, 224–232.
- Ložek, V. (2012). Molluscan and vertebrate successions from the Vel'ká Drienčanská Cave. *Malacologica Bohemoslovaca*, 11, 39–44.

- Lumaret, J.-P. & Stienet, N. (1992). Biogeography of dung beetle communities in the western and central Alps (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biogeographia–The Journal of Integrative Biogeography*, 16(1), 425–436.
- Magnin, F. (1991). Mollusques continentaux et histoire quaternaire des milieux méditerranéens (Sud-Est de la France, Catalogne) (PhD Thesis). *Aix-Marseille 2*, 340 pp.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latałowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J. M., Tantau, I., van der Knaap, W. O., Petit, R. J. & de Beaulieu, J.-L. (2006). A new scenario for the quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171(1), 199–221.
- Main-Knorn, M., Hostert, P., Kozak, J. & Kuemmerle, T. (2009). How pollution legacies and land use histories shape post-communist forest cover trends in the Western Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 258(2), 60–70.
- Mann, C. S., Macchi, E. & Janeau, G. (2014). Alpine marmot (*Marmota marmota*, L.). *Journal of Mountain Ecology*, 1, 17–30.
- Margielewski, W. (2001). Late Glacial and Holocene climatic changes registered in forms and deposits of the Klakłowo landslide (Beskid Średni Range, Outer Carpathians). *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica*, 35, 63–79.
- Masini, F. & Lovari, S. (1988). Systematics, phylogenetic relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra* spp.). *Quaternary Research*, 30(3), 339–349.
- Mitka, J., Bąba, W. & Szczepanek, K. (2014). Putative forest glacial refugia in the western and eastern carpathians. *Modern Phytomorphology*, 5, 85–92.
- Mock, A. & Tajovský, K. (2008). *Mecogonopodium carpathicum* n. sp. (Diplopoda: Chordeumatida: Attemsidae), a new troglomorphic millipede from Slovakia. *Zootaxa*, 1778(1), 26–36.
- Mock, A., Šašková, T., Raschmanová, N., Jászay, T., Luptáčík, P., Rendoš, M., Tajovský, K. & Jászayová, A. (2015). An introductory study of subterranean communities of invertebrates in forested talus habitats in southern Slovakia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 79(3), 243–256.
- Mráz, P., Barabas, D., Lengyelová, L., Turis, P., Schmotzer, A., Janišová, M. & Ronikier, M. (2016). Vascular plant endemism in the Western Carpathians: spatial patterns, environmental correlates and taxon traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(3), 630–648.
- Mráz, P. & Ronikier, M. (2016). Biogeography of the Carpathians: evolutionary and spatial facets of biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(3), 528–559.
- Nadachowski, A., Harrison, D. L., Szyndar, T. T. & Wolsan, M. (1993). Late Pleistocene vertebrate fauna from Oblazowa 2 (Carpathians, Poland): paleoecological reconstruction, *Acta Zoologica Cracoviensia*, 36(2), 281–290.
- Namietko, T., Meisch, C., Gidó, Z. & Danielopol, D. L. (2001). Redescription, taxonomy, distribution and ecology of *Cryptocandona dudichi* (Klie, 1930) (Crustacea, Ostracoda). *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 102, 109–130.
- Nikolov, N. & Helmisaari, H. (1992). Silvics of the circumpolar boreal forest tree species. In: Shugart, H. H., Leemans, R. & Bonan, G. B. (eds). *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, 13–84.
- Orci, K. M., Szovenyi, G. & Nagy, B. (2001). Description of the song of *Isophya beybienkoi* (Orthoptera, Tettigonioidea). *Biologia*, 56(5), 489–495.
- Parimuchová, A. & Kováč, L. (2016). Redescription of two troglomorphic species of *Deuteraphorura* Absolon, 1901 (Collembola, Onychiuridae) from the Western Carpathians. *Zootaxa*, 4168(2), 327–340.
- Paule, L. (1994). Biodiversity of the Western Carpathians' forest ecosystems. In: Paulenka, J. & Paule, L. (eds). *Conservation of Forests in Central Europe: Proceedings of the WWF Workshop Held in Zvolen, July 7-9, 1994*, Arbora Publishers, Zvolen, 31–38.
- Pauls, S. U., Lumbsch, H. T. & Haase, P. (2006). Phylogeography of the montane caddisfly *Drusus discolor*: evidence for multiple refugia and periglacial survival. *Molecular Ecology*, 15(8), 2153–2169.

- Pauls, S. U., Theissinger, K., Ujvárosi, L., Bálint, M. & Haase, P. (2009). Patterns of population structure in two closely related, partially sympatric caddisflies in Eastern Europe: historic introgression, limited dispersal, and cryptic diversity. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(3), 517–536.
- Pawłowski, B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Plant Ecology*, 21, 181–243.
- Pearson, R. G. (1965). Problems of post-Glacial refugia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 161(984), 324–330.
- Peterson, A. T. & Watson, D. M. (1998). Problems with areal definitions of endemism: the effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions*, 4(4), 189–194.
- Petit, R. J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J. P., Rendell, S. & Vendramin, G. G. (2003). Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300(5645), 1563–1565.
- Piekos-Mirkowa, H. & Mirek, Z. (2003). Endemic taxa of vascular plants in the Polish Carpathians. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 72(3), 235–242.
- Piekos-Mirkowa, H. & Mirek, Z. (2009). Distribution patterns and habitats of endemic vascular plants in the Polish Carpathians. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 78(4), 321–326.
- Pinceel, J., Jordaens, K., Van Houtte, N., De Winter, A. J. & Backeljau, T. (2004). Molecular and morphological data reveal cryptic taxonomic diversity in the terrestrial slug complex *Arion subfuscus/fuscus* (Mollusca, Pulmonata, Arionidae) in continental north-west Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(1), 23–38.
- Pinceel, J., Jordaens, K., Pfenninger, M. & Backeljau, T. (2005). Rangewide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology*, 14(4), 1133–1150.
- Plašienka, D., Grečula, P., Putiš, M., Kováč, M. & Hovorka, D. (1997). Evolution and structure of the Western Carpathians: an overview. In: Gracula, P., Hovorka, D. & Putiš, M. (eds). Geological evolution of the Western Carpathians (Mineralia Slovaca – Monograph), *Geological Survey of Slovak Republic, Bratislava*, 1–24.
- Pokorný, P., Chytrý, M., Juříčková, L., Sádlo, J., Novák, J. & Ložek, V. (2015). Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? *The Holocene*, 25(4), 716–726.
- \* Poser, H. (1948). Boden-und Klimaverhältnisse in Mittel-und Westeuropa während der Würmeiszeit. *Erdkunde*, 2(1/3), 53–68.
- Povolný, D. (1966). The fauna of Central Europe: its origin and evolution. *Systematic Zoology*, 15(1), 46–53.
- Provan, J. & Bennett, K. D. (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in ecology & evolution*, 23(10), 564–571.
- Ramousse, R. & Berre, M. L. (1993). Management of Alpine Marmot populations. *Oecologia Montana*, 2(1–2), 23–29.
- Rendoš, M., Mock, A. & Jászay, T. (2012). Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic mesovoid shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with emphasis on Coleoptera. *Biologia*, 67(6), 1143–1151.
- Rendoš, M., Mock, A. & Miklisová, D. (2016). Terrestrial isopods and myriapods in a forested scree slope: subterranean biodiversity, depth gradient and annual dynamics. *Journal of Natural History*, 50(33–34), 2129–2142.
- Rofes, J., García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Arrizabalaga, Á., Iriarte, M.-J., Cuenca-Bescós, G. & Villaluenga, A. (2012). The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348, 67–73.

- Roleček, J., Hájek, M., Karlík, P. & Novák, J. (2015). Reliktní vegetace na mezických stanovištích. *Zprávy České botanické společnosti*, 50(2), 201–245.
- Ronikier, M. (2011). Biogeography of high-mountain plants in the Carpathians: An emerging phylogeographical perspective. *Taxon*, 60(2), 373–389.
- Rudner, Z. E. & Sümegi, P. (2001). Recurring Taiga forest-steppe habitats in the Carpathian Basin in the Upper Weichselian. *Quaternary International*, 76–77, 177–189.
- Ruszkiczay-Rüdiger, Z. & Kern, Z. (2016). Permafrost or seasonal frost? A review of paleoclimate proxies of the last glacial cycle in the East Central European lowlands. *Quaternary International*, 415, 241–252.
- Rybníček, K. & Rybníčková, E. (2008). Upper Holocene dry land vegetation in the Moravian–Slovakian borderland (Czech and Slovak Republics). *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(6), 701–711.
- Říčanová, Š., Koshev, Y., Říčan, O., Ćosić, N., Ćirović, D., Sedláček, F. & Bryja, J. (2013). Multilocus phylogeography of the European ground squirrel: cryptic interglacial refugia of continental climate in Europe. *Molecular Ecology*, 22(16), 4256–4269.
- Saarma, U., Ho, S. Y., Pybus, O. G., Kaljuste, M., Tumanov, I. L., Kojola, I., Vorobiev, A. A., Markov, N. I., Saveljev, A. P., Valdmann, H., Lyapunova, E. A., Abramov, A. V., Männil, P., Korsten, M., Vulla, E., Pazetnov, S. V., Pazetnov, V. S., Putschkovskiy, S. V. & Rõkov, A. M. (2007). Mitogenetic structure of brown bears (*Ursus arctos* L.) in northeastern Europe and a new time frame for the formation of European brown bear lineages. *Molecular Ecology*, 16(2), 401–413.
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R. G., Gaston, K. J., Sutherland, W. J. & Svenning, J.-C. (2011). The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, 334(6056), 660–664.
- Schmitt, T. (2009). Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology*, 6(1).
- Schönswetter, P., Paun, O., Tribsch, A. & Niklfeld, H. (2003). Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the glacier buttercup *Ranunculus glacialis* L. (Ranunculaceae). *Molecular Ecology*, 12(12), 3373–3381.
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R. & Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11), 3547–3555.
- Sendra, A., Antić, D., Barranco, P., Borko, Š., Christian, E., Delić, T., Fadrique, F., Faille, A., Galli, L., Gasparo, F., Georgiev, D., Giachino, P. M., Kováč, L., Lukić, M., Marcia, P., Miculinić, K., Nicolosi, G., Palero, F., Paragamian, K., Pérez, T., Polak, S., Prieto, C. E., Turbanov, I., Vailati, D. & Reboleira, A. S. (2020). Flourishing in subterranean ecosystems: Euro-Mediterranean Plusiocampinae and tachycampoids (Diplura, Campodeidae). *European Journal of Taxonomy*, 591, 1–138.
- Sommer, R. S. & Benecke, N. (2004). Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe. *Mammal Review*, 34(4), 249–284.
- Sommer, R. S. & Benecke, N. (2005a). Late-Pleistocene and early Holocene history of the canid fauna of Europe (Canidae). *Mammalian Biology*, 70(4), 227–241.
- Sommer, R. S. & Benecke, N. (2005b). The recolonization of Europe by brown bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 after the Last Glacial Maximum. *Mammal Review*, 35(2), 156–164.
- Sommer, R. S. & Nadachowski, A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, 36(4), 251–265.
- Sommer, R. S., Fahlke, J. M., Schmölcke, U., Benecke, N. & Zachos, F. E. (2009). Quaternary history of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Mammal Review*, 39(1), 1–16.
- Sommer, R. S. & Zachos, F. E. (2009). Fossil evidence and phylogeography of temperate species: “glacial refugia” and post-glacial recolonization. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2013–2020.
- Starcová, M., Vohralík, V., Kryštufek, B., Černá Bolífková, B. & Hulva, P. (2016). Phylogeography of the Alpine shrew, *Sorex alpinus* (Soricidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Biology*, 65(2), 107–116.

- Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A., Cardoso, P., Chou, C.-H., De Sanctis, M., de Sequeira, M. M., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., Harter, D. V. E., Huang, T.-J., Irl, S. D. H., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A. S., Kueffer, Ch., Nogué, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M. M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J.-C., Vetaas, O. R. & Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1097–1107.
- 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: Biological Sciences*, 277(1682), 661–671.
- Stloukal, E. (2004). First record of *Niphargus dudichi* (Crustacea: Amphipoda) in surface waters. *Biologia*, 59(15), 49–50.
- Suchomel, J., Purchart, L., Čepelka, L. & Heroldová, M. (2014). Structure and diversity of small mammal communities of mountain forests in Western Carpathians. *European Journal of Forest Research*, 133(3), 481–490.
- Sümeği, P., Hertelendi, E., Magyari, E. & Molnár, M. (1998). Evolution of the environment in the Carpathian Basin during the last 30.000 BP years and its effects on the ancient habits of the different cultures. *Archaeometrical research in Hungary, HAS 2*, 1, 183–197.
- Sümeği, P. & Krolopp, E. (2002). Quaternary malacological analyses for modeling of the Upper Weichselian palaeoenvironmental changes in the Carpathian Basin. *Quaternary International*, 91(1), 53–63.
- Szcześny, B. (2007). *Acrophylax sowai* sp. n. (Trichoptera: Limnephilidae) from the Western Carpathians. *Aquatic Insects*, 29(2), 131–137.
- Šibíková, I., Šibík, J., Jarolímek, I. & Kliment, J. (2009). Current knowledge and phytosociological data on the high-altitude vegetation in the Western Carpathians – a review. *Biologia*, 64(2), 215–224.
- Šibíková, I., Šibík, J., Hájek, M. & Kliment, J. (2010). The distribution of arctic-alpine elements within high-altitude vegetation of the Western Carpathians in relation to environmental factors, life forms and phytogeography. *Phytocoenologia*, 40(2–3), 189–203.
- Šolcová, A., Petr, L., Hájková, P., Petřík, J., Tóth, P., Rohovec, J., Bátor, J. & Horsák, M. (2018). Early and middle Holocene ecosystem changes at the Western Carpathian/Pannonian border driven by climate and Neolithic impact. *Boreas*, 47(3), 897–909.
- 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.
- Theissinger, K., Bálint, M., Feldheim, K. A., Haase, P., Johannesen, J., Laube, I. & Pauls, S. U. (2013). Glacial survival and post-glacial recolonization of an arctic-alpine freshwater insect (*Arcynopteryx dichroa*, Plecoptera, Perlodidae) in Europe. *Journal of Biogeography*, 40(2), 236–248.
- Tinner, W. & Theurillat, J.-P. (2003). Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecocline in the Swiss Central Alps during the past 11,500 years. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(2), 158–169.
- Todisco, V., Gratton, P., Cesaroni, D. & Sbordoni, V. (2010). Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(1), 169–183.
- Treml, V., Jankovská, V. & Petr, L. (2006). Holocene timberline fluctuations in the mid-mountains of Central Europe. *Fennia – International Journal of Geography*, 184(2), 107–119.
- Turis, P., Kliment, J., Feráková, V., Dítě, D., Eliáš, P., Hrivnák, R., Košťál, J., Šuvada, R., Mráz, P. & Bernátová, D. (2014). Red List of vascular plants of the Carpathian part of Slovakia. *Thaiszia Journal of Botany*, 24(1), 35–87.
- Tyrberg, T. (1991). Arctic, montane and steppe birds as glacial relicts in the West Palearctic. *Ornithologische Verhandlungen*, 25, 29–49.
- Tzedakis, P. C., Emerson, B. C. & Hewitt, G. M. (2013). Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 696–704.

- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H. & Fumagalli, L. (2006). Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology*, 15(11), 3425–3437.
- Väinölä, R., Witt, J. D. S., Grabowski, M., Bradbury, J. H., Jazdzewski, K. & Sket, B. (2007). Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. In: Balian, E. V., Lévêque, C., Segers, H. & Martens, K. (eds). *Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology*, vol 198. Springer, Dordrecht, 241–255.
- Van Vliet-Lanoë, B., Magyari, A. & Meilliez, F. (2004). Distinguishing between tectonic and periglacial deformations of quaternary continental deposits in Europe. *Global and Planetary Change*, 43(1–2), 103–127.
- Vandenbergh, J. & Pissart, A. (1993). Permafrost changes in Europe during the last glacial. *Permafrost and periglacial processes*, 4(2), 121–135.
- Varga, Z. (1995). Geographical patterns of biological diversity in the Palearctic Region and the Carpathian Basin. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 41(2), 71–92.
- Varga, Z. (2001). Post-glacial dispersal strategies of Orthoptera and Lepidoptera in Europe and in the Carpathian basin. In: Reemer, M., van Helsdingen, P. J. & Kleukers R. M. J. C. (eds). *Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey*, Leiden, 2–5 September 2001. *EIS – Nederland, Leiden*, 93–105.
- Vitali, F. & Schmitt, T. (2017). Ecological patterns strongly impact the biogeography of western Palearctic longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycoidea). *Organisms Diversity & Evolution*, 17(1), 163–180.
- Vološčuk, I. (1992). Biological diversity in the Carpathians. *Oecologia Montana*, 1(2), 43–47.
- Walentowski, H., Müller-Kroehling, S., Bergmeier, E., Bernhardt-Römermann, M., Gossner, M.M., Reif, A., Schulze, E.-D., Bußler, H., Strätz, C. & Adelman, W. (2014). Faunal diversity of *Fagus sylvatica* forests: A regional and European perspective based on three indicator groups. *Annals of Forest Research*, 57(2), 215–231.
- Welter-Schultes, F. W. (2012). European non-marine molluscs, a guide for species identification. *Planet Poster Editions, Göttingen*, 679 pp.
- Wielstra, B. M., Crnobrnja-Isailovic, J., Litvinchuk, S. N., Reijnen, B. T., Skidmore, A. K., Sotiropoulos, K., Toxopeus, A. G., Tzankov, N., Vukov, T. & Arntzen, J. W. (2013). Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling. *Frontiers in Zoology*, 10(13).
- Willerslev, E. & Cooper, A. (2005). Ancient DNA. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1558), 3–16.
- 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(23), 2369–2387.
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J. & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802.
- Wójcik, J. M., Kawałko, A., Marková, S., Searle, J. B. & Kotlík, P. (2010). Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens: Colonization from high-latitude refugia. *Journal of Zoology*, 281(4), 249–262.
- Woolbright, S. A., Whitham, T. G., Gehring, C. A., Allan, G. J., Bailey, J. K. (2014). Climate relicts and their associated communities as natural ecology and evolution laboratories. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(7) 406–416.
- Yannic, G., Burri, R., Malikov, V. G. & Vogel, P. (2012). Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 806–815.
- Zacharda, M. (2000). New species of the rhagidiid genus *Foveacheles* (Acari: Prostigmata: Eupodoidea) with a lyrifissure-like structure on the chelicerae. *Journal of Natural History*, 34(2), 247–265.
- Zagorodnyuk, I. V. (1989). Taxonomy, distribution and morphological variation of the *Terricola* voles in East Europe. *Vestnik Zoologii*, 5, 3–14.

- Zagorodnyuk, I. V. & Zima, J. (1992). *Microtus tatricus* (Kratochvíl, 1952) in the Eastern Carpathians: cytogenetic evidence. *Folia Zoologica*, 41(2), 123–126.
- Zieliński, P., Dudek, K., Stuglik, M. T., Liana, M. & Babik, W. (2014). Single nucleotide polymorphisms reveal genetic structuring of the Carpathian newt and provide evidence of interspecific gene flow in the nuclear genome. *PLoS One*, 9(5), e97431.