

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: biologie  
Studijní obor: biologie



Markéta Benešová

**Role severních refugií ve fylogeografii Evropy**  
**The role of northern refugia in Europe phylogeography**

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha, 2015

*Poděkování: Děkuji svému školiteli Pavlu Hulvovi za jeho odborné rady a připomínky, děkuji svým rodičům za oporu, děkuji svému příteli Martinovi za motivaci a trpělivost a děkuji všem mým přátelům, kteří mě podporovali.*

**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, 11.05.2015

.....

Markéta Benešová

## **Abstrakt**

Střídání dob ledových a meziledových výrazně ovlivňuje rozšíření druhů již stovky tisíc let. Podle tradiční představy se temperátní druhy během glaciálu stahovaly do refugií na jih Evropy, do Mediteránu, odkud po oteplení rekolonizovaly severně položené části areálu. Dle nových poznatků ale mnoho druhů mohlo mít refugia i severněji od těchto klasických refugií, např. ve střední Evropě. Severní refugia se často nacházela v blízkosti pohoří nebo ve skalnatých masivech. Některé druhy jsou ale natolik přizpůsobivé, že i během ledových dob žily kontinuálně severně od jižních refugií v chladných oblastech. I chladnomilné druhy se ale stahují do refugií, ale namísto glaciálů mají rozšíření omezené v meziledových dobách. Buď se stáhnou na sever Evropy nebo u nich dochází k posunu stanovišť do vyšších nadmořských výšek. Druhy mohou mít refugia i podle gradientu oceánické-kontinentální klima. Ve většině zmíněných typů refugií dochází často ke komplikovaným demografickým procesům spojeným se zmenšením populační velikosti a dalšími jevy, které mohou vyústit ve speciální proces.

**Klíčová slova:** fylogeografie, ledová doba, mikrorefugium, krytické refugium

## **Abstract**

Changeover between glacial and interglacial period significantly affects species distribution for hundreds thousands years. Along with the traditional conception species distribution was restricted to refugia in southern Europe during glacial, Mediterranean, from where they recolonized northern parts of ranges after deglaciation. However, according to new findings many species could have had refugia to the north from this classical refugia, in central Europe. Northern refugia were often located in proximity of mountain systems or in rock massifs. Some species are, however, so adaptable that their dispersal was continuous even during ice ages to the north from southern refugia and they were able to live in cold regions. Even cold-adapted species contract to refugia, but instead of glacial their distribution is restricted during interglacial periods. Their ranges either contract to the north of Europe or undergo altitudinal shifts. Species can have refugia also in accordance with the gradient of oceanic-continental climate. In above mentioned types of refugia, complicated demographic processes connected with decreasing population size could take place, often resulting in speciation process.

**Keywords:** phylogeography, glacial, microrefugium, cryptic refugium

## Obsah

1. Úvod .....	5
2. Klimatické oscilace a jejich důsledky.....	6
2.1. Klimatické oscilace .....	6
2.2. Specifita fylogeografie Evropy .....	6
2.3. Refugia .....	7
3. Glaciální refugia .....	9
3.1. Terminologie.....	10
3.2. Obecné vlastnosti kryptických severních refugií.....	12
3.3. Nejvýznamnější kryptická severní refugia .....	15
3.3.1. Karpaty.....	16
3.3.2. Dordogne.....	17
3.4. Glaciální refugia pro chladnomilné druhy.....	18
4. Interglaciální refugia.....	19
4.1. Obecné vlastnosti interglaciálních jižních refugií.....	19
4.2. Oceánicko-kontinentální gradient .....	21
4.2.1. Kontinentální refugia .....	22
4.2.2. Oceánická refugia .....	22
5. Role v evoluci druhů.....	23
6. Závěr .....	25
7. Seznam použité literatury .....	27

## 1. Úvod

Fylogeografie je vědní obor zabývající se geografickou distribucí a šířením organismů, respektive genových linií. Na základě genetických markerů zjišťuje míru příbuznosti mezi jednotlivými populacemi a s použitím těchto informací se snaží rekonstruovat historii jejich rozšíření a disperze.

Střídání dob ledových a meziledových (glaciálů a interglaciálů), které vrcholí v pleistocénu, přinášelo výrazné změny klimatických podmínek. Mnohé organismy temperátní zóny byly nuceny přečkat nepříznivá období v refugiích, což jsou geograficky omezené oblasti (typicky v jiné zeměpisné šířce nebo v jiné nadmořské výšce, než je původní rozšíření daného druhu), ve kterých mají tyto organismy během nepříznivého období lepší a pro ně přijatelné podmínky. Z refugií se po opětovném zlepšení podmínek organismy šíří zpět na svá původní stanoviště (tzv. rekolonizace).

Většina prací věnujících se fylogeografii Evropy se soustředí na refugia na jihu Evropy (hlavně tři poloostrovy v oblasti Mediteránu – Pyrenejský, Apeninský a Balkánský), odkud se teplomilné organismy po skončení posledního glaciálu šířily severněji směrem do středu Evropy (Hewitt 1999). V posledních letech se však objevují doklady o tom, že mnoho druhů mohlo glaciál přežít v refugiích ve vyšších zeměpisných šířkách, než se dosud předpokládalo, a že tato refugia mohla přispět ke genetické diverzitě současných populací (Stewart & Lister 2001). Do refugií se navíc stahují i chladnomilné druhy v dobách meziledových. Cílem této práce je shrnout poznatky o těchto refugiích.

## **2. Klimatické oscilace a jejich důsledky**

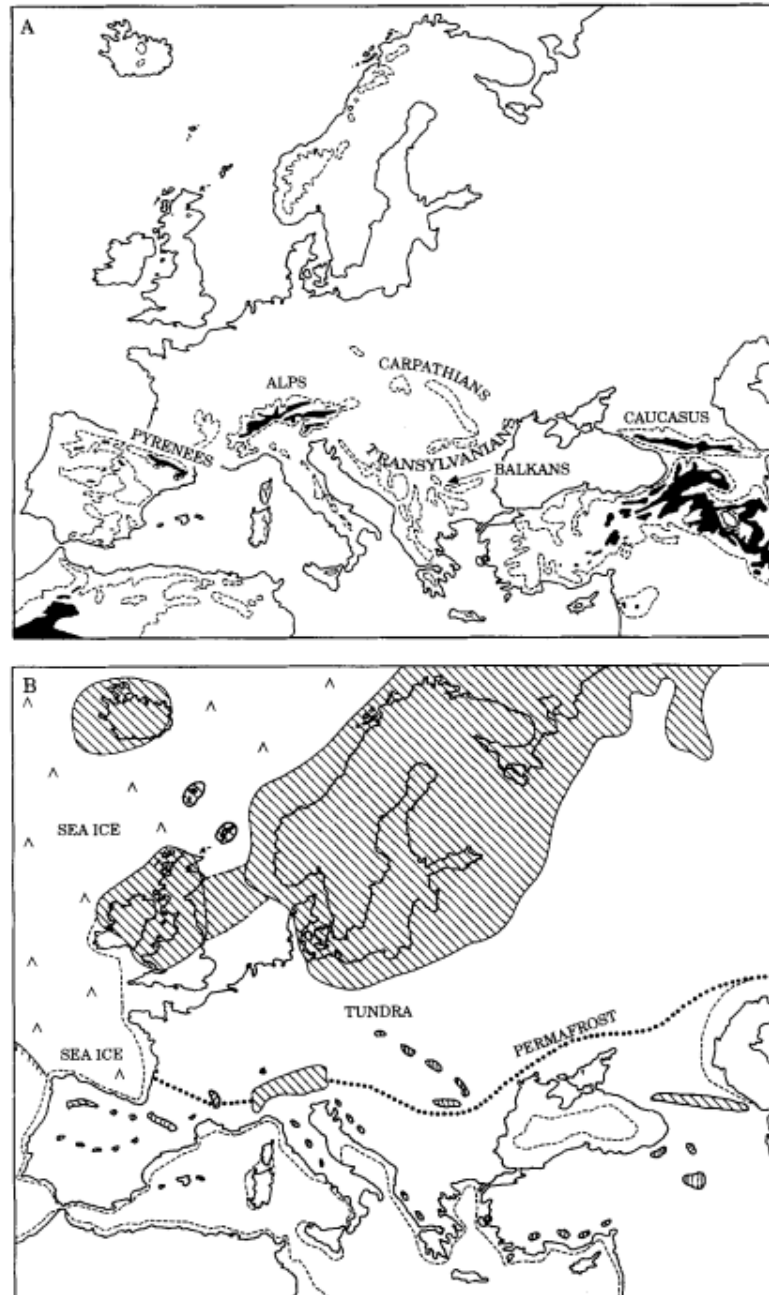
### **2.1. Klimatické oscilace**

Výrazné klimatické výkyvy během kvartéru značně ovlivnily distribuci a početnost druhů. Posledních 700 000 let se v důsledku Milankovičových cyklů pravidelně střídají chladnější a aridnější glaciály s teplejšími a humidnějšími interglaciály. Glaciály jsou výrazně delší než interglaciály, trvají průměrně 100 000 let (Hewitt 1996). Během aridních glaciálů, kdy byla voda vázána v ledovcích, převládaly na území Evropy chladné stepi a vyšší zeměpisné šířky byly zaledněny (obr. 1, Hewitt 1999). Období maximálního zalednění se nazývá glaciální maximum.

Poslední glaciál proběhl před 115 000 až 18 000 lety (Hewitt 1996), poslední glaciální maximum (last glacial maximum, LGM) je datováno do doby přibližně před 21 000 lety (Mix, Bard & Schneider 2001, Kukla et al. 2002). V současnosti se nacházíme v teplém vlhkém interglaciálu s relativně malými teplotními výkyvy.

### **2.2. Specifita fylogeografie Evropy**

Šíření druhů po Evropě má svá specifika. Zatímco například v Severní Americe, kde jsou pohoří orientována severo-jižně, druhům nic nebrání v šíření na jih během ochlazování (a naopak), v Evropě fungují západo-východně orientovaná pohoří (obr. 1, Hewitt 1999) a Středozevní moře jako bariéry (Hewitt 1996). Zvláště Apeniny jsou pro mnoho druhů nepřekonatelnou překážkou, což způsobuje vyšší úroveň endemismu na Apeninském poloostrově a menší příspěvek linií vzniklých v této oblasti ke genetickému složení populací ve zbytku Evropy.



Obr. 1. (A) Mapa Evropy ukazující převládající směr pohoří na jihu ve směru východ-západ. Černá pole = přes 2000m, přerušovaná čára = přes 1000m nadmořské výšky. (B) Ledový pokryv (šrafováno) a rozšíření permafrostu na konci poslední ledové doby před 18000 lety. Převzato z Hewitta 1999.

### 2.3. Refugia

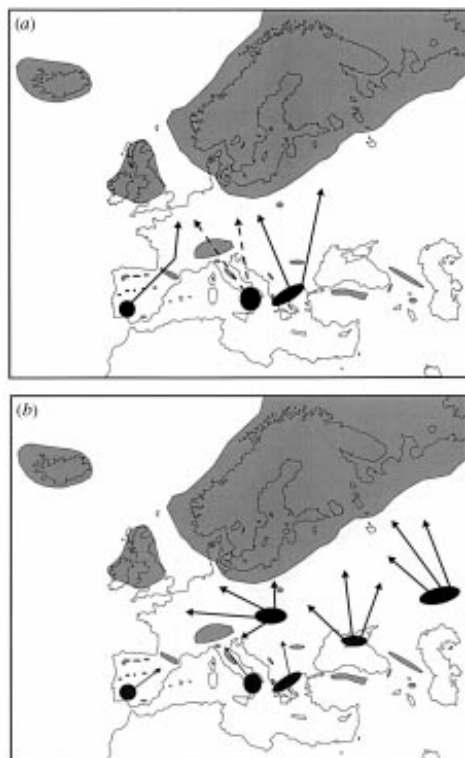
Teplomilné druhy, které během interglaciálů velký areál, musely během glaciálů nalézt útočiště s příznivějšími podmínkami, jinak populace vymřela. Obdobně chladnomilné druhy hledají lepší podmínky k přežití během interglaciálů. Tato útočiště, do kterých se organismy v nepříznivých obdobích uchylují, se nazývají refugia.



Původně se však termín refugium používal jen pro teplomilné druhy žijící ve středních a vyšších zeměpisných šířkách, které v refugiích přečkávaly glaciály (Bennett & Provan 2008). Později se ale ukázalo, že i chladnomilné druhy přečkávají teplé interglaciály v refugiích (Dalén et al. 2005) a termín refugium se dnes používá v kontextu glaciálů i interglaciálů. Ve své práci budu primárně vycházet z dělení refugií podle Stewarta a Listera (Stewart et al. 2010).

Během glaciálů mají chladnomilné druhy velký areál rozšíření, ale teplomilné a temperátní druhy nejsou schopny na většině území přežít a stahují se do refugií, kde je lokálně teplejší klima. Donedávna se předpokládalo, že během posledního glaciálního maxima (LGM), které proběhlo přibližně před 21 000 lety (Mix, Bard & Schneider 2001), se temperátní a teplomilné druhy ukryly v refugiích ze východní a jižní Evropy, především na třech poloostrovech v Mediteránu – Pyrenejském, Apeninském a Balkánském (Hewitt 1999), (Hewitt 2000) – a na Kavkaze (Hewitt 2004).

V poslední době se však začínají objevovat důkazy, že řada druhů se během posledního glaciálu nacházela i ve vyšších zeměpisných šířkách. Na základě toho Stewart a Lister (2001), postulují existenci tzv. kryptických severních refugií, klimatických ostrovů s lokálně příznivými podmínkami. Obrázek č. 2 ukazuje na nové pojetí glaciálních refugií podle studie na malých savcích, převzato z Biltona (1998).



Obr. 2. Biogeografická historie temperátních druhů v Evropě. (a) *Tradiční model*: obsazení mediteránních refugií během posledního glaciálu před 18000 lety a kolonizace směrem na sever z těchto refugií po skončení glaciálu nebo během pozdního glaciálu. Pokud populace rozdílných mediteránních izolátů geneticky diverzifikovaly, očekáváme východní skupinu (z Balkánu) a západní skupinu (z Pyrenejského poloostrova). Populace z Itálie může přispět jak do východní, tak do západní skupiny. (b) *Model založený na molekulárních studiích malých savců*: v tomto případě populace z mediteránních refugií neexpandovaly, namísto toho severnější oblasti Evropy byly osídleny z jednoho nebo více refugií ve střední Evropě a v západní Asii. Převzato z Biltona 1998.

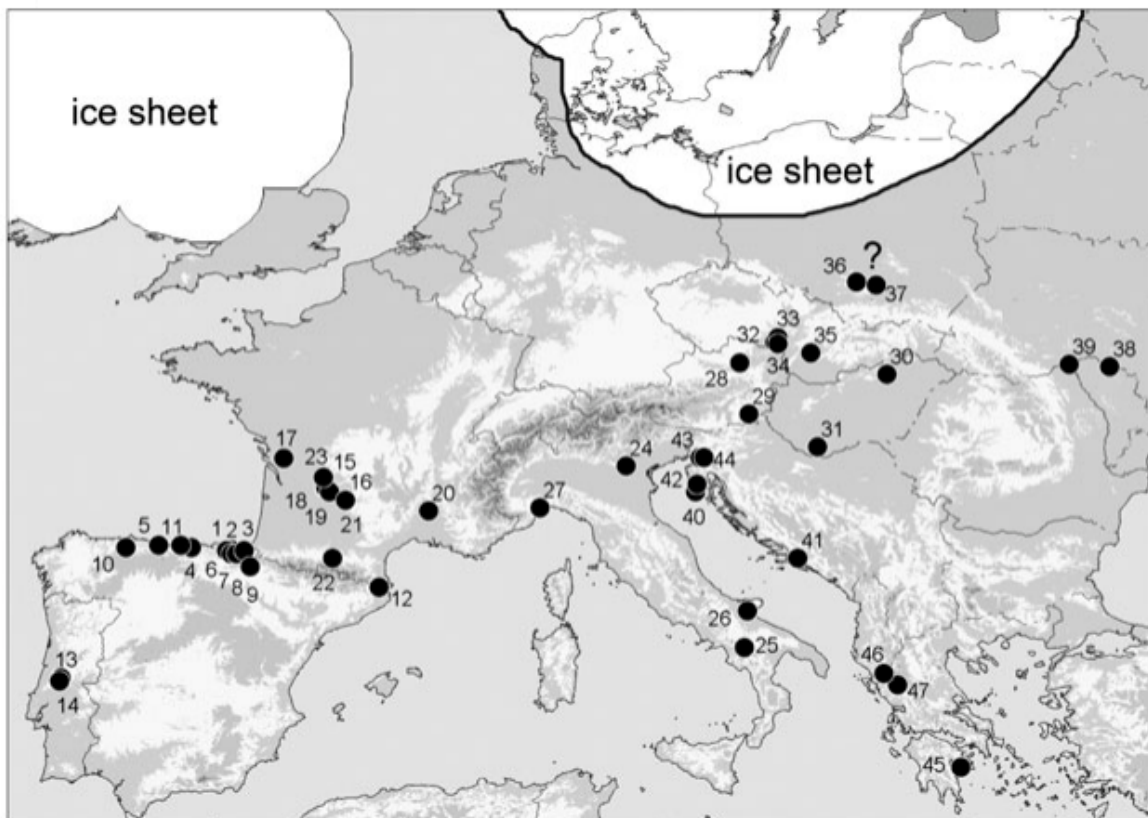
Glaciální refugia v Evropě tedy můžeme dělit na klasická, která jsou na jihu, a kryptická ve středních a vyšších zeměpisných šířkách, tzv. kryptická severní refugia nebo také glaciální severní refugia.

Opačným fenoménem, než glaciální refugia, jsou refugia interglaciální. Chladnomilné druhy během glaciálů okupují velký areál a během interglaciálů (tedy i dnes) jsou staženy v chladnějších refugiích. Obdobně jako glaciální refugia můžeme tak i interglaciální refugia pro chladnomilné druhy dělit na klasická a jižní. Klasická severní (polární) refugia jsou na severu Evropy, interglaciální jižní refugia se nachází ve vyšších nadmořských výškách (např. Alpy).

### 3. Glaciální refugia

Fosilní nálezy a genetické studie dlouho naznačovaly, že tradiční představa o glaciálních refugiích nemusí být stoprocentně správná a že druhy mohly přežít zalednění i v refugiích ležících podstatně severněji. V roce 2001 navrhli Stewart a Lister (2001). pro tato refugia pojem „kryptická refugia“.

Koncept kryptických refugií je podpořen řadou fosilních nálezů (zobrazeny na obrázku č. 3, Sommer & Nadachowski 2006). Často nám nález fosilie neřekne jen o existenci daného druhu v daném místě, ale ukáže nám právě na existenci celého mikrohabitatu. Například veverka obecná (*Sciurus vulgaris* Linné 1758) byla nalezena v Norsku 500km za hranicí, kde se vyskytují jehličnany (Berglund 1966), (Larsen et al. 1987). Bez jehličnanů ale tento druh není schopen přežít, proto je toto podle Stewarta a Listera (2001) důkaz, že veverka zde žila v mikrorefugiu.



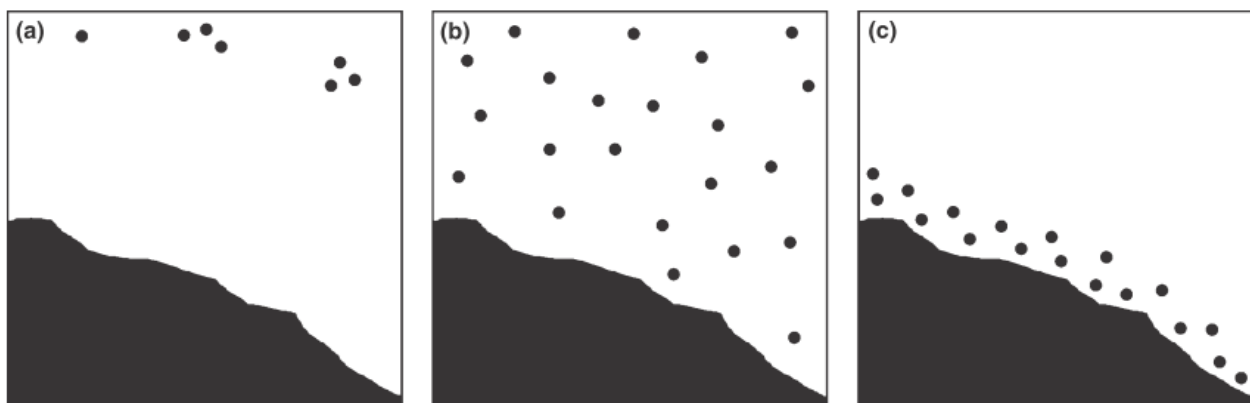
Obr. 3. Archeologická stanoviště z posledního glaciálního maxima v Evropě, kde byly nalezeny temperátní savčí druhy. Legenda: 1 Cueva de Urutiaga, 2 Cueva de Ermitia, 3 Cueva de Aitzbitarte, 4 Cueva del Rascaño, 5 Cueva de La Riera, 6 Cueva de Santimamiñe, 7 Lezetxiki, 8 Cueva de Eralla, 9 Cueva de Abauntz, 10 Cueto de la Mina, 11 Cueva de Altamira, 12 L'Abreda, 13 Caldeirão, 14 Buraca Escura, 15 Abri Pataud, 16 La Ferrassie, 17 Roche a Pierrot, 18 Laugerie Haute Oest, 19 Le Flageolet II, 20 St. Marcel, 21 Grotta Pegourie, 22 Grotte d'Enlene, 23 Grotte de Combe Sauniere, 24 Grotta di Paina, 25 Cardamone Cave, 26 Grotta Pagliacci, 27 Arene Candide, 28 Willendorf II, 29 Grubgraben, 30 Balla Cave, 31 Sagvar, 32 Dolní Věstonice, 33 Kůlna, 34 Milovice, 35 Moravany Lopata II, 36 Deszczowa Cave, 37 Mamutova Cave, 38 Cosăuți I, 39 Ciuntu, 40 Sandalia II, 41 Zmijinac Pecina, 42 Pecina Brini, 43 Zupanov Spodmol, 44 Ovča Jama, 45 Franchthi Cave/Porto Cheli, 46 Klithi, 47 Kastritsa. Převzato ze Sommera a Nadachowskiho 2006.

### 3.1. Terminologie

Terminologie glaciálních refugií ve vysokých zeměpisných šířkách není dosud ujasněna, mimo pojmu „kryptická refugia“ se můžeme poměrně často setkat s dalšími pojmy, jako například „mikrorefugia“, „severní refugia“, „izolované mikrohabitaty“, „reliktní izoláty“, „rozptýlená stanoviště“, „humidní mikrostanoviště“ nebo „intraglaciální refugia“ (Rull 2009). Přestože tyto pojmy označují vesměs velice podobné fenomény, určitý rozdíl mezi nimi je. Dva nejpoužívanější pojmy, mikrorefugia a kryptická refugia, se významově velmi překrývají, přesto se neshodují úplně (Rull 2010). Kryptická refugia se nacházejí v jiné zeměpisné délce nebo v jiné nadmořské výšce, než kde se běžně nachází areál druhu, a

podobají se klimatickým ostrovům. Kryptická refugia nemusí být z podstaty malá, i když většinou jsou menší, než klasická refugia (Stewart et al. 2010). Mikrorefugia, narozdíl od kryptických refugií, zahrnují i populace řídce rozšířené po velké ploše. Podle Rulla je mikrorefugium „malá plocha s lokálně příznivými environmentálními podmínkami, ve které může malá populace přežít mimo její hlavní areál (makrorefugium) chráněna před nepříznivými environmentálními podmínkami“ (Rull 2009). Proto nesouhlasí s pojmem „kryptická refugia“ (Rull 2010). Mikrorefugia byla navržena pro rostliny (buky, teplomilné stromy, tropy i mírné pásmo) i zvířata (Rull 2009).

Dají se rozlišit tři typy mikrorefugií (obrázek č.4, Rull 2009) – (a) vzdálené, jako izoláty daleko od makrorefugia (například nunatoky), (b) difúzní nebo rozšířené na velké ploše, relativně všude, nebo (c) proximální nebo ekotonální (tzn. v přechodové zóně mezi biotopy), kdy izoláty jsou blízko makrorefugiu a mají s ním kontakt (Rull 2009).



Obr. 4. Tři typy mikrorefugií podle pozice k makrorefugiu: (a) vzdálené nebo odlehlé, (b) rozšířené na velké ploše nebo difúzní, (c) proximální nebo ekotonální. Převzato z Rulla 2009.

První a třetí typ mikrorefugií se v podstatě shodují s kryptickými refugii podle Stewarta a Listera (2001). Druhý typ mikrorefugií, totiž populace vyskytující se na velké ploše a s nízkou hustotou, budu označovat jako druhy s kontinuálním rozšířením. Pojem mikrorefugium již dále ve své práci nebudu používat.

Schmitt (2007) dělí druhy na arкто-alpínské, kontinentální a mediteránní. Altitudinální posuny do interglaciálních refugií spadají pod arкто-alpínské druhy. Druhy v klasických jižních refugiích jsou označovány jako mediteránní. Konečně jako kontinentální druhy můžeme označit druhy s refugii v Asii, případně v Karpatech a v Dunajské pánvi. Podle Schmittova rozdělení se budu kontinentálním druhům věnovat v kapitole o glaciálních refugiích a arкто-alpínským druhům v kapitole o interglaciálních refugiích.

### 3.2. Obecné vlastnosti kryptických severních refugií

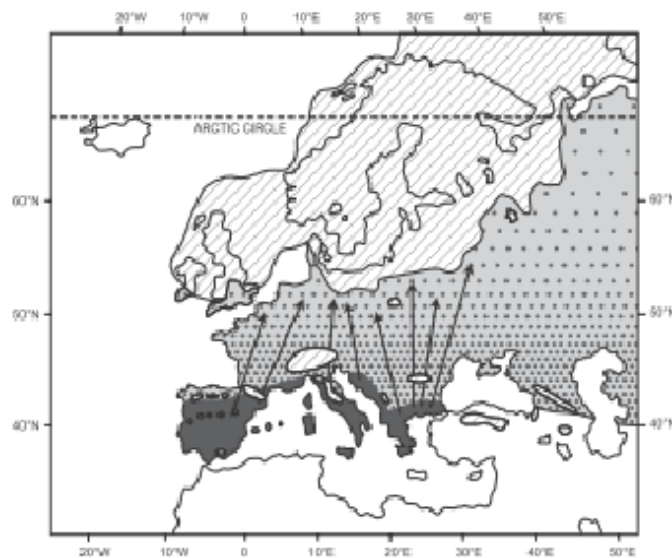
Kryptická severní refugia jsou kryptická refugia nacházející se severně od klasických refugií, jedná se tedy o glaciální refugia. Kryptická severní refugia podléhají podobným zákonitostem jako ostrovy. Stewart definoval tři pravidla pro přežití druhů v kryptických refugiích: (i) kryptická refugia budou hostit spíše malé druhy, než velké, protože vzhledem k jejich malé velikosti mají i menší nosnou kapacitu, (ii) velcí živočichové budou spíše v jižních kryptických refugiích, než v severních, protože glaciály jsou obecně delší než interglaciály, (iii) druhy na vyšší trofické úrovni budou v kryptických refugiích zastoupeny méně, protože spíše vymřou v důsledku menší populace a také budou mít omezené potravní zdroje (Stewart et al. 2010).

Kryptická severní refugia se nezdálo nacházela v podhůří například Karpat, Alp nebo Balkánu, které jim zajišťovaly důležitou vodu (Schmitt & Seitz 2001, Schmitt & Varga 2012). Teplé mikroklima v refugiích mohlo být částečně udržováno díky stromům, které vytvářely příznivé „mikroenvironmentální kapsy“ (Willis, Rudner & Sümegi 2000), a díky tomu, že refugia často fungovala jako systémy jeskyní a údolí, kde byly lokálně vyšší teploty (Stewart & Lister 2001). Například vápencové masivy v kopcovitých oblastech Velké Británie zajistily přežití jelena evropského (*Cervus elaphus* Linné 1758) v jeskynních refugiích během posledního glaciálu (Lister 1984, Stewart & Lister 2001). V jeskyních v Británii přežíval např. i medvěd hnědý (*Ursus arctos* Linné 1758) (Sommer & Benecke 2005b).

Důležitá byla přítomnost stromů, které mohly mít roli na udržování klimatu a poskytovaly potravu. V kryptických refugiích se vyskytovaly hlavně nahosemenné rostliny a rostliny šířené větrem a schopné se vegetativně rozmnožovat. Výrazně méně byly zastoupeny rostliny s velkými a těžkými, špatně se šířícími semeny (Bhagwat & Willis 2008). Obecně se dá říci, že stromy ve středních zeměpisných šířkách, mimo klasická refugia, měly větší genetickou variabilitu (Remy & Beaulieu 2003). Refugii pro temperátní stromy mohly být Česká republika, Slovensko nebo jižní Francie, navíc tyto oblasti fungovaly i jako zdroje pro rekolonizaci střední a severní Evropy (Magri et al. 2006).

Z živočichů se v kryptických severních refugiích nacházely spíše generalistické druhy s větší odolností vůči nízkým teplotám, zatímco specialisté a více teplomilné druhy se na sever nedostaly a zůstaly v klasických makrorefugiích (Bhagwat & Willis 2008). Některé druhy převážně velkých šelem, jako například medvěd hnědý, liška obecná (*Vulpes vulpes* Linné 1758), vlk obecný (*Canis lupus* Linné 1758) nebo kuna lesní (*Martes martes* Linné 1758), mají širokou ekologickou valenci, takže jim nevadil permafrost, a díky výborným disperzním schopnostem se tak jejich rozšíření spíše podobalo kontinuálnímu gradientu od

jižních makrorefugií až na sever do oblastí kryptických refugií (obr. 5, Bhagwat & Willis 2008), (Bhagwat & Willis 2008, Ruiz-González et al. 2013, Pilot et al. 2010, Valdiosera et al., 2007). Takové druhy pak koexistovaly s chladnomilnými jako byla liška polární (*Vulpes lagopus* nebo *Alopex lagopus* Linné 1758), mamut srstnatý (*Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799) nebo sob polární (*Rangifer tarandus* Linné 1758). Například liška obecná byla rozšířená sympatricky s liškou polární (Sommer & Benecke 2005a). Takovéto rozšíření odpovídá druhému typu mikrorefugia podle Rulla (2010).



Obr. 5. Během pleistocénních ledových dob byly velké plochy severní Evropy pokryty ledovcem (šrafováno) a ledovce a ledová pole vznikly i v mnoha horských oblastech střední a jižní Eurasie (také šrafováno). Během posledního glaciálního maxima (LGM) byla velká část severní a západní Evropy pokryta permafrostem (světle šedě). Poloostrovy jižní Evropy (Pyrenejský, Apeninský a Balkánský) (tmavě šedě) byly považovány za glaciální refugia pro mnoho druhů. Nicméně recentní fosilní a genetická evidence naznačuje, že mnoho druhů přežilo u hranic ledového pokryvu v krajině permafrostu, mnohem severněji než jihoevropské poloostrovy. Tečky na světlešedém pozadí naznačují kontinuální gradient severních refugií vztahený k severojižnímu environmentálnímu gradientu. Šípky ukazují na lokace refugií více na severu, než se běžně věřilo. Převzato z Bhagwata a Willis 2008.

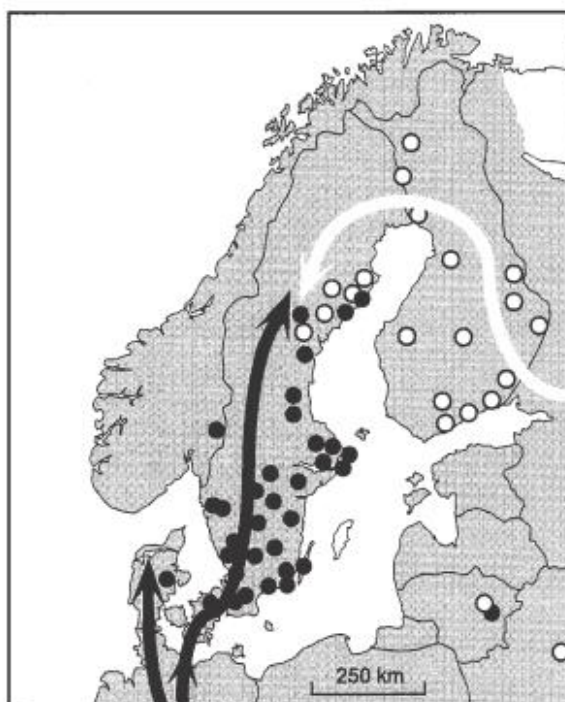
V některých případech, např. u medvěda hnědého nebo vlka obecného, se populace nacházely v klasických jižních refugiích, ale přesto mezi nimi probíhal genový tok díky migraci jedinců mezi jednotlivými poloostrovy severní cestou (Valdiosera et al. 2007, Pilot et al. 2010).



Nejrozšířenějšími temperátními savci mimo klasická jižní refugia byli podle fosilních nálezů liška obecná, jelen evropský a srnec obecný (*Capreolus capreolus* Linné 1758) (Sommer & Nadachowski 2006).

Fosilní záznam naznačuje, že v některých severněji lokalizovaných refugiálních oblastech (např. v Karpatech) bylo složení savčích společenstev odlišné od mediteránních refugií. Severní glaciální refugia jsou často charakteristická tím, že se zde vyskytovaly určité kombinace druhů v rámci společenstev. Velmi časté jsou zejména kombinace lišky obecné, jelena evropského a srnce obecného, dále mamuta srstnatého se sobem polárním a konečně velmi často se ve společenstvu spolu vyskytovali mamut srstnatý, jelen evropský a srnec obecný (Sommer & Nadachowski 2006).

V rekolonizaci severní Evropy z kryptických severních refugií se dají vysledovat určité opakující se scénáře. Například Fenoskandinávie byla často kolonizována z jihu a ze severovýchodu, případně jedním druhem oběma cestami. Tento rekolonizační scénář poprvé navrhl Nilsson již v roce 1847 (Nilsson 1847 in Jaarola et al. 1999). Podle Jaarolových studií, které shrnul v roce 1999 (Jaarola et al. 1999), kolonizoval Fenoskandinávii pouze ze severovýchodu jen lumík lesní (*Myopus schisticolor* Lilljeborg 1844) a pouze z jihu jen myš domácí (*Mus musculus* Linné 1758). Ostatní druhy, například hraboš mokřadní (*Microtus agrestis* Linné 1761), norník rudý (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780), medvěd hnědý a další, použily obě rekolonizační trasy (Jaarola et al. 1999, Bouvet & Taberlet 1994). Obrázek č.6 to ilustruje na příkladu hraboše mokřadního (Jaarola et al. 1999).



Obr. 6. Postglaciální rekolonizace Fennoskandinávie z jihu a severovýchodu ilustrovaná na hraboši mokřadním. Je zobrazena geografická distribuce dvou hlavních linií mitochondriální DNA, severovýchodní (bíle) a jižní (černě). Stínovaná plocha ukazuje současné rozšíření hraboše mokřadního. Převzato z Jaaroly 1999.

### 3.3. Nejvýznamnější kryptická severní refugia

V kryptických severních refugiích přečkalo glaciál mnoho druhů a mnoho dnešních populací pochází z poolů těchto refugií, nikoli ze tří mediteránních poloostrovů, jak by to odpovídalo klasické představě. Například současné populace rejska malého (*Sorex minutus* Linné 1776) a rejska obecného (*Sorex araneus* Linné 1758) nepochází z Mediteránu (Bilton et al. 1998), stejně tak norník rudý (Bilton et al. 1998, Deffontaine et al. 2005, Vega et al. 2010 a další). V glaciálních severních refugiích mohly zimu přečkávat i druhy netopýrů, například netopýr stromový (*Nyctalus leisleri* Kuhl 1817) mohl mít kryptická refugia na pobřeží západní Evropy (Boston et al. 2015).

Jelen evropský mohl přežívat poslední glaciál ve Velké Británii v krytých údolních systémech (a to i v obdobích, kdy byla Británie bezlesá), i když nejspíš ne trvale – v některých obdobích nepřežil ani v těchto chráněných oblastech (Lister 1984). V pozdějších obdobích posledního glaciálního maxima už nejsou známy žádné fosilní nálezy jelena z Velké Británie.

Nejdůležitějšími oblastmi pro přežívání temperátních druhů tak byly Karpaty a potom oblast Dordogne v jihozápadní Francii. Další významná refugia jsou v dnešním Slovinsku a v Chorvatsku. (Sommer & Nadachowski 2006).



Ovšem fakt, že se druh dostal do severního refugia a přežíval zde, neznamená, že tito jedinci přispěli do současné populace. Stejně to platí naopak, konkrétnímu druhu se nemuselo podařit rozšířit se z Mediteránu a současná populace je tak složena pouze z jedinců, kteří přežívali v severních refugíích. Často pak mohl druh, který žil v severním refugiu i v makrorefugiu, přispět do současné populace oběma těmito populacemi (například medvěd hnědý, Bilton et al. 1998). Pro některé druhy ale pohoří, oddělující mediteránní poloostrovy od zbytku Evropy, představovaly významný problém. Zatímco medvěd je schopný tato pohoří překonat za dobu žití jednoho jedince, pro rejska obecného představuje takové pohoří několik generací, respektive stovky let migrace. To způsobilo, že na konci glaciálu rejsci z refugii mimo Mediterán kolonizovali Evropu dříve, než mediteránní rejsci stačili překonat bariéry. Naopak zmínění medvědi se z Pyrenejí rozšířili do západní Evropy dřív, než tam stihli dorazit jiní medvědi z východu. Ve výsledku tedy záleží na tom, (i) jestli měl konkrétní druh během posledního glaciálu refugium v Mediteránu a jak velkou překážku pro něj představovaly Pyreneje, Alpy nebo pohoří na Balkánu, a (ii) jestli měl ještě nějaká další refugia kromě mediteránních poloostrovů, kde tato refugia byla a jak dobře se z nich expandovalo (Bilton et al. 1998).

### 3.3.1. Karpaty

Podle Sommera a Nadachowskiho (2006) byly Karpaty vůbec nejdůležitějším kryptickým severním refugiem pro přežívání temperátních druhů. Protože je to nejsevernější glaciální refugium Evropy (Sommer & Benecke 2005b), mohly odtud druhy velice rychle kolonizovat Evropu směrem na sever (Saarma et al. 2007). V důsledku toho mnoho současných populací pochází právě z Karpat (například Sommer & Benecke 2005b, Kotlík et al. 2006, Sommer & Nadachowski 2006 apod.), protože nositelé karpatských haplotypů jednoduše „předběhli“ své kolegy z klasických jižních refugii.

Pod pojmem Karpatské refugium ale nerozumějme jen samotné pohoří, můžeme sem jistě zahrnout i mnoho oblastí v okolí, které byly s Karpaty propojeny lesními porosty, které mohly udržovat mikroklima (Willis et al. 2000), a poskytovaly tak společně habitat pro teplomilné lesní druhy. Mnoho druhů přežívalo v oblasti Moldávie (Sommer & Benecke 2005b), Maďarska (Willis et al. 2000), Slovenska, ale i v dnešní České republice nebo v Polsku (Vega et al. 2010).

Potom tedy do Karpatského refugia *sensu lato* částečně spadají například i sysli (rod *Spermophilus* Cuvier 1825), kteří měli refugium v Panonské pánvi (tedy v Srbsku, Maďarsku, Rakousku, na Slovensku a na jihovýchodě České republiky, Říčanová et al. 2013) nebo jelen

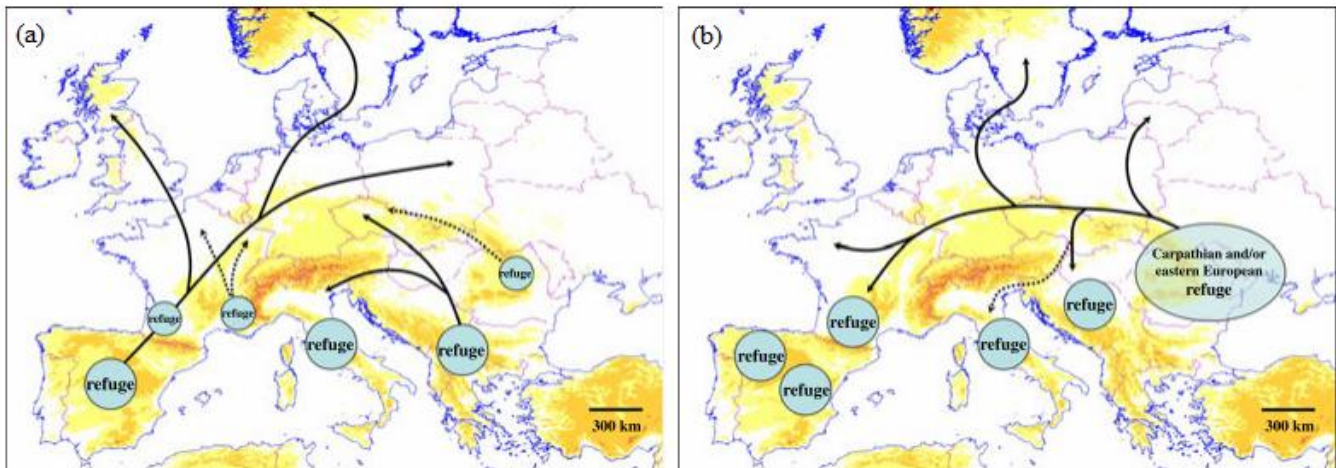
evropský s refugiem v Moldávii, východně od Karpat (Sommer & Zachos 2009), jehož karpatská linie se dokonce někdy označuje jako poddruh jelen lesní karpatský (*Cervus elaphus montanus*) (Sommer et al. 2008).

V Karpatech našli během posledního glaciálního maxima útočiště např. i srnec obecný (obr. 7, Sommer & Zachos 2009), (Sommer et al. 2008, Sommer & Zachos, 2009), kuna lesní (Ruiz-González et al. 2013), prase divoké (*Sus scrofa* Linné 1758), liška obecná (Sommer & Nadachowski 2006), z malých savců norník rudý (Kotlík et al. 2006), který měl refugia především okolo říčních systémů v blízkosti Karpat a v Dunajské kotlině (Deffontaine et al. 2005), nebo hraboš mokřadní (Jaarola & Searle 2002). Množství druhů podtrhuje význam tohoto refugia.

Dalším dokladem důležitosti karpatského refugia může být např. kolonizační scénář medvěda hnědého. Medvěd hnědý patřil po lišce obecné v Evropě k nejrozšířenějším šelmám v pozdním glaciálu a v holocénu, co se týče počtu fosilních nálezů (Sommer & Benecke 2005b). Medvěd kolonizoval Evropu nejrychleji ze všech šelem, přímo za ustupujícím ledovcem (Sommer & Benecke 2005b). Důvodem může být právě refugium v Karpatech, které, jak už jsem zmínila, bylo nejsevernějším glaciálním refugiem Evropy a to umožňovalo rychlou kolonizaci (Sommer & Benecke 2005b, Saarma et al. 2007). Kolonizace probíhala směrem do severní a východní Evropy a to více ze Západních Karpat, než z Východních, možná kvůli tomu, že Západní Karpaty leží severněji a kolonizace směrem na sever je odtamtud tedy efektivnější (Saarma et al. 2007). Medvědi původem z Karpat jsou dnes rozšířeni v Rusku, Estonsku, Finsku, na severu Švédska, na Slovensku a v Rumunsku (Hewitt 1999, Bouvet & Taberlet 1994, Leonard, Wayne & Cooper 2000).

### **3.3.2. Dordogne**

Mezi nejvýznamnější kryptická severní refugia patří i oblast Dordogne v jižní Francii. Toto refugium se nacházelo mimo výskyt permafrostu a bylo důležitým útočištěm pro řadu velkých savců jako liška obecná, prase divoké, jelen evropský nebo srnec obecný (Sommer & Nadachowski 2006, Sommer et al. 2008, Sommer & Zachos 2009). Na obrázku č.7 vidíme hlavní refugia a rekolonizační trasy jelena evropského a srnce obecného (Sommer & Zachos 2009).



Obr. 7. Rekolonizační cesty (a) jelena lesního a (b) srnec obecného po posledním glaciálním maximu (období před 11600 až 9000 lety). Tečkované čáry označují nejisté rekolonizační cesty. Převzato ze Sommera a Zachose 2009.

### 3.4. Glaciální refugia pro chladnomilné druhy

Fylogeografii teplomilných a studenomilných druhů nelze zjednodušit tím způsobem, že by obě skupiny podléhaly stejným fenoménům, pouze s převrácením hodnot glaciál versus interglaciál a sever versus jih. Velká část Fénoskandinávie, kde by pro chladnomilné druhy byly odpovídající podmínky, totiž byla během glaciálu zaledněná (Haubrich & Schmitt 2007). Proto se předpokládá, že tyto druhy, jejichž areál je nyní, v interglaciálu, omezen na refugia na severu Evropy (Dalén et al. 2005, Bhagwat & Willis 2008, Stewart et al. 2010,), musely dobu ledovou přežít mimo Fénoskandinávii (Jaarola et al. 1999).

Do kryptických severních refugií se tak nemusely nutně stahovat jen druhy, které jsou v interglaciálu rozšířené v mírném pásmu. Dalším typem refugia, ve kterém mohli živočišové přečkat glaciál, je kryptické refugium v chladné severní Evropě, do kterého se stahují chladnomilné druhy. Například lumík norský (*Lemmus lemmus* Linné 1758) pravděpodobně přežil zalednění v refugiu přímo ve Skandinávii, které bylo lokálně nezaledněné (Fedorov & Stenseth 2001). Další podobné příklady refugií ve velmi chladných oblastech najdeme mimo Evropu, například bělokur horský (*Lagopus muta* Montin 1776), jespák pobřežní (*Calidris ptilocnemis* Coues 1873), krkavec velký (*Corvus corax* Linné 1758) a střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes* Linné 1758) měli refugia v Beringii (Pruett & Winker 2007, Holder, Montgomerie & Friesen 1999), ovce aljašská (*Ovis dalli* Nelson 1884) a ovce tlustorohá (*Ovis canadensis* Shaw 1804) měly v Kanadě dvě nezaledněná refugia mezi ledovci, a to v pohoří Mackenzie a v severovýchodní Britské Kolumbii (Loehr et al. 2006).

I během glaciálu ale mohly být podmínky pro chladnomilné druhy nepříznivé. Holderegger a Thiel-Egenter (2009) navrhli tři typy glaciálních horských refugií – nunataky,

okrajová refugia a nížinná refugia. Nunataky jsou skalnaté oblasti na ledovcích pokryté sutí, kde mohly druhy přežívat alespoň v letních měsících glaciálu (Stehlik et al. 2002). Okrajová refugia jsou na periferiích horských systémů, ale pořád jejich součástí. Nížinná refugia již nejsou součástí hor a leží pod hranicí ledovce. V nich byly staženy druhy, které se dostaly do blízkosti hor před začátkem glaciálu (Holderegger & Thiel-Egenter 2009).

Příkladem dalšího chladnomilného druhu s fylogeografií neodpovídající klasické představě může být hraboš hospodárný neboli hraboš severní (*Microtus oeconomus* Pallas 1776). Tento druh byl během glaciálu v severních refugiích a během extrémního ochlazení se stáhnul do refugii ve střední Evropě. Po oteplení v rámci glaciálu se vrátil zpět do severních refugii a po nástupu interglaciálu se rozšířil do celé severní Evropy jak se střeoevropských, tak ze severoevropských refugii (Brunhoff et al. 2003).

#### **4. Interglaciální refugia**

Interglaciální jižní refugia nebo také někdy kryptická jižní refugia nejsou kryptická, protože se o nich již dlouhou dobu dobře ví, budu je tedy označovat jako interglaciální jižní refugia. Je ale nutné zmínit, že jsou považována za paralelu kryptických severních refugii (Stewart et al. 2010). Tato refugia mají horský charakter, typickými příklady jsou Alpy nebo Pyreneje.

Mnoho z chladnomilných druhů přežívajících v interglaciálních jižních refugiích se vyskytuje i v klasických severních (polárních) refugiích, ale například kozorožec horský (*Capra ibex* Linné 1758) nebo kamzík horský (*Rupicapra rupicapra* Linné 1758) se vyskytují pouze v jižních refugiích (Stewart et al. 2010). Existují samozřejmě i druhy s populacemi pouze v klasických severních refugiích, například liška polární nebo sob polární, lumíci rodů *Lemmus* (Link 1795) a *Dicrostonyx* (Gloger 1841), pižmoň severní (*Ovibos moschatus* Zimmermann 1780) (Stewart et al. 2010) nebo rosomák sibiřský (*Gulo gulo* Linné 1758) (Zigouris et al. 2013).

##### **4.1. Obecné vlastnosti interglaciálních jižních refugii**

Chladnomilné druhy se po oteplení, které přišlo s koncem glaciálu, musely přesunout do chladnějšího areálu. To se dělo buď posunem stanoviště na sever do vyšších zeměpisných šířek nebo do vyšších nadmořských výšek, do hor. Proto se také používá pojem „arkto-alpinské rozšíření“ druhů, poukazující na oba tyto jevy – druhy jsou velmi často jak na severu Evropy, tak v evropských horách. Zároveň pokud jsou interglaciální jižní refugia ve vyšší zeměpisné šířce, tak nemusí být v tak vysoké nadmořské výšce (Stewart et al. 2010). Např.

Skotská vysočina není zdaleka tak vysoká, jako například Alpy, ale protože leží mnohem severněji, tak i zde mohou mít chladnomilné druhy areál. Příkladem ilustrujícím tento fenomén jsou např. dva druhy bělokura, bělokur horský a bělokur rousný (*Lagopus lagopus* Linné 1758) (Stewart et al. 2010), vyskytující se právě ve Skotské vysočině, ačkoliv jinak se vyskytují ve velmi severně položených a chladných oblastech světa jako například Grónsko, Sibiř, Skandinávie nebo Island nebo naopak v horách vyšších, než je Skotská vysočina, jako jsou Pyreneje a Alpy (Holder et al. 1999, BirdLife International 2012). Se stoupající latitudou, tedy zeměpisnou délkou, může klesat altituda, tedy nadmořská výška.

Ovšem ne všechny oblasti hor jsou pro chladnomilné druhy využitelné. Suťové stráně, které se v létě ohřívají a není na nich konstantně nízká teplota, jsou pro chladnomilné druhy nevhodné a nejsou jimi využívány. Naopak kamenný neboli skalní ledovec ("rock glacier") je těmito druhy využíván, kromě stabilně nízké teploty jsou pro ně blízko pod povrchem vhodné štěrbiny a jeskyně mezi balvany (Gobbi et al. 2014).

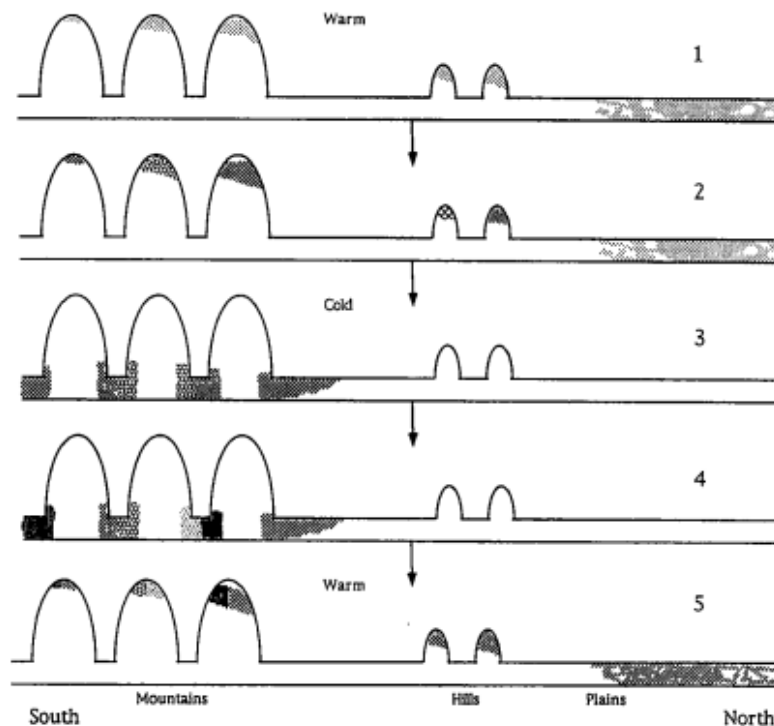
Čím chladnější podnebí organismus vyhledává a tedy čím výše, v případě úniku do vyšších nadmořských výšek a ne směrem na sever, se nachází jeho refugium, tím je toto refugium menší a izolovanější od ostatních (vrcholů hor je méně a nejsou tak dobře dostupné jako třeba úpatí hor) (Stevens 1992). V refugiích ležících velmi vysoko je i menší druhová bohatost, protože kvůli horší dostupnosti je do nich menší imigrace a také tu je vyšší mortalita (Stevens 1992). Arktoalpinní druhy budou tedy izolovanější než druhy boreomontánní, a ty budou izolovanější než druhy subboreomontánní.

I interglaciální refugia mohla být důležitá pro evoluci druhů, i když ne v takové míře, jako refugia glaciální. Vzdálenost mezi glaciálními refugii je totiž větší, než vzdálenost mezi interglaciálními refugii, protože kvůli zakřivení Země je plocha arktických oblastí obecně menší. Dalším důvodem je délka trvání interglaciálů – jsou mnohem kratší, než glaciály, proto druhy nemají tolik času speciovat (Stewart et al. 2010). Druhy žijící ve středních a nízkých polohách v periferních oblastech Alp, které nebyly v glaciálu zaledněné (hlavně oblasti na jihozápadě a jihovýchodě, které jsou dostatečně veliké a nízko položené), zde přeživaly zalednění a po nástupu interglaciálu se šířily do vyšších nadmořských výšek (Schmitt 2009). Právě tyto oblasti se pak mohly stát centry speciace (Hewitt 1996). Centra speciace a postglaciální altitudinální posuny byly a probíhaly pravděpodobně i v nižších polohách Pyrenejí (Schmitt 2009), čemuž napovídá také vysoké procento endemismu.

Jedním z nejtypičtějších a nejčastěji uváděných příkladů interglaciálních jižních refugií je dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala* 1758). Během posledního zalednění rostla dryádka v oblasti mezi Skandinávským ledovcem a Alpami. Odtud pak migrovala

za ustupujícím ledovcem a kolonizovala severní Evropu a zároveň byla tato oblast zdrojem pro kolonizaci Alp (Skrede et al. 2006). Dalšími typickými příklady z Alp jsou bříza zakrslá (*Betula nana* Linné) nebo zajíc běláček (*Lepus timidus* Linné 1758) (Stewart et al. 2010). Altitudinální posuny jsou pozorovatelné i v krátkodobém časovém měřítku (například ptáci v Krkonoších se za deset let, kdy se oteplilo, posunuli směrem do vyšších nadmořských výšek, Reif & Flousek 2012).

Na obrázku č. 8 jsou znázorněny altitudinální posuny saranče obecné (*Chorthippus parallelus* Zetterstedt 1821). Sice ilustrováno na teplomilném živočichovi, přesto tento náčrt vystihuje podstatu altitudinálních posunů i u chladnomilných druhů. Převzato z Hewitta (1996).



Obr. 8. Schematický severojižní průřez skrz Evropu s jižními horami a severními pláněmi. Rozšíření saranče se posunuje nahoru a dolů po horách s klimatickými oscilacemi. Převzato z Hewitta 1996.

#### 4.2. Oceánicko-kontinentální gradient

Klimatické podmínky se neliší jen na základě nadmořské výšky nebo zeměpisné šířky, významným faktorem je i vzdálenost areálu od oceánu. Oceánické klima je humidní a s malými sezónními výkyvy, oproti tomu kontinentální klima se vyznačuje vyšší ariditou a výraznou sezonalitou.

Refugia na základě oceánicko-kontinentálního gradientu poprvé navrhl Stewart a Lister (2010), konkrétně interglaciální kontinentální refugia (o podobném fenoménu během glaciálu nejsou doklady).

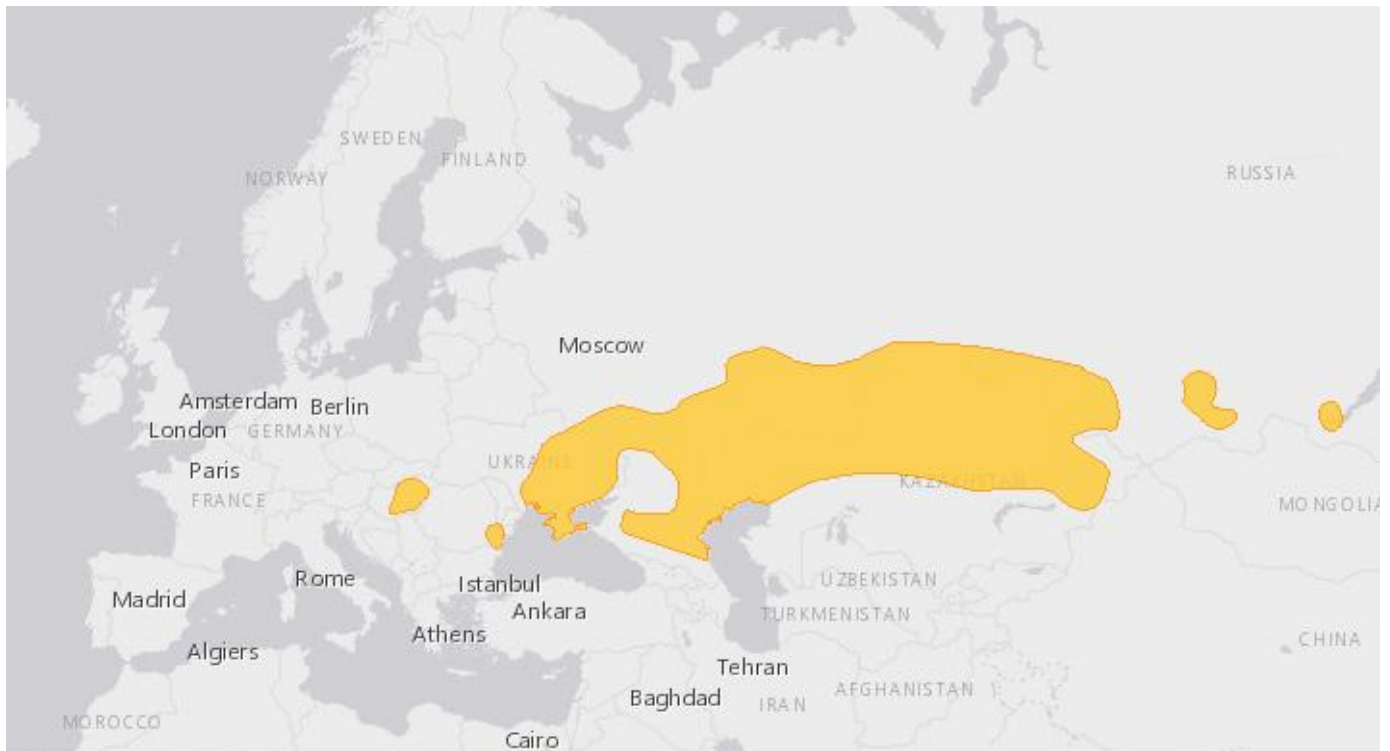
#### **4.2.1. Kontinentální refugia**

Živočichy přizpůsobenými podle Stewarta (Stewart et al. 2010) kontinentálnímu klimatu jsou např. sysli rodu *Spermophilus*, sajga tatarská (*Saiga tatarica* Linné 1766) nebo pišťuchy (rod *Ochotona* Link 1795). Klasické rozšíření těchto druhů je ve stepích v Asii, kryptická kontinentální refugia jsou na Balkáně a v Panonské pánvi (Stewart et al. 2010).

Sysel obecný (*Spermophilus citellus* Linné 1766) je nejzápadněji se vyskytujícím druhem rodu *Spermophilus* (Říčanová et al. 2013). Podle Říčanové (2013) měl v glaciálu větší areál, než v současnosti, nyní je na západě stažen v kryptickém interglaciálním kontinentálním refugiu.

#### **4.2.2. Oceánická refugia**

S největší pravděpodobností existují i východní oceánické druhy s refugii na západě, i když takové případy nejsou (pokud je mi známo) doloženy recentními studiemi. Podle Stewarta a Listera (2010) se ale může jednat např. o myšivku stepní (*Sicista subtilis* Pallas 1773) s refugii v Maďarsku a v Rumunsku nebo o rakytník řešetlakový (*Hippophae rhamnoides* Linné 1753) s refugii u pobřeží Atlantiku, přičemž oba tyto druhy mají hlavní rozšíření východně od těchto refugií – myšivka v Asii (obr. 9, Kryštufek, Zagorodnyuk & Amori) a rakytník ve východní Evropě a v Asii (Wang et al. 2014).



Obr. 9. Rozšíření myšivky stepní. Převzato z The IUCN Red List of Threatened Species.

## 5. Role v evoluci druhů

Refugia mají velký význam pro evoluci druhů. V obdobích, kdy je areál fragmentovaný a některé populace jsou izolovány v malých refugiích, může probíhat allopatrická nebo peripatrická speciace. Ovšem to, že se v některém refugiu vyvine určitá míra divergence, neznamená, že se z dané skupiny skutečně časem vyvine nový druh. Po skončení nepříznivého období jen některé druhy zůstanou izolované, některé se naopak spojí s ostatními populacemi (Bilton et al. 1998), jak už jsem zmínila výše.

Speciace navíc mohla v kryptických refugiích probíhat rychleji, než je obvyklé (hodnota mediánu pro savce je cca 2 miliony let, Avise, Walker & Johns 1998), protože populace zde jsou malé a roli může hrát efekt zakladatele, genový posun a další jevy spojené s demografií malých populací. Ty mohou být navíc vystaveny velmi odlišným selekčním tlakům v souvislosti s abiotickými i biotickými faktory, než by byly mimo refugia (Stewart et al. 2010) – například odlišné klimatické podmínky, nepřítomnost predátorů, jiné druhové složení, jiné potravní zdroje apod.

Kryptická severní refugia mají lepší předpoklady pro to, aby se v nich vyvinul nový druh (Stewart et al. 2010), než kryptická jižní refugia. Hlavní důvod je ten, že glaciály jsou podstatně delší než interglaciály (Hewitt 1996) a druhy v jižních refugiích jsou v nich tedy



„uvězněny“ déle, než ty v severních refugiích a mají tak více času speciovat a vytvořit reprodukční bariéry.

Jedním z nejvýraznějších příkladů speciace v kryptických refugiích je evoluce ledního medvěda. Medvěd lední (*Ursus maritimus* Phipps 1774) se vyvinul z hnědého medvěda (Talbot & Shields 1996) přibližně před 450-350 000 lety (Liu et al. 2014). V tomto období probíhal velmi teplý interglaciál, během kterého se mohly populace medvědů hnědých dostat do severních oblastí zeměkoule, za normálních podmínek nehostinných (Liu et al. 2014). Díky změně klimatu pak zde mohly tyto populace zůstat uvězněny v refugiích a být vystaveny polárním a oceánickým podmínkám (Stewart et al. 2010). Právě to jsou ideální podmínky pro allopatrickou speciaci.

## 6. Závěr

Glaciální refugia pro teplomilné druhy mohou být klasická, v případě Evropy jsou to především tři mediteránní poloostrovy (Pyrenejský, Apeninský a Balkánský) a tento koncept nejvíce odpovídá původní představě o významu refugií ve fylogeografii Evropy. Část druhů přečkala glaciál pouze v těchto refugiích. Druhým typem jsou nicméně severní glaciální refugia, která se teprve poměrně nedávno začala ukazovat jako velmi důležitá pro fylogeografii Evropy. Dnes už se ale ví, že existují nejen druhy, které přečkaly glaciál v jižních i severních glaciálních refugiích, ale že existují i takové druhy, jejichž dnešní populace jsou potomky pouze těch genových linií, které glaciál přečkaly v severních refugiích. Nejvýznamnější z těchto refugií jsou Karpaty a oblast Dordogne v jižní Francii, ale existují i druhy, které byly severně od klasických refugií rozšířeny kontinuálně a setkávaly se s chladnomilnými druhy zde v té době rozšířenými. Díky izolovanosti některých populací a odlišnosti podmínek, než jaké panovaly v klasických jižních refugiích, mají severní refugia velký význam pro speciaci druhů a genových linií.

Chladnomilné druhy byly v glaciálu vytlačeny ze zaledněných oblastí na severu Evropy buď jižně od ledovce, pokrývajícího většinu jejich současného rozšíření, nebo mohly být i v refugiích mezi částmi tohoto ledovce.

Po nástupu interglaciálu a s tím spojeným oteplením se teplomilné a temperátní druhy rozšířily ze svých refugií. Čím severněji byla jejich refugia během glaciálu a čím méně bariér musely během rekolonizace původních stanovišť překonat, tím byla rekolonizace úspěšnější a rychlejší oproti genovým liniím z jiných refugií.

Chladnomilné druhy se ze střední Evropy přesouvají do dříve zaledněné severní Evropy anebo do vyšších nadmořských výšek. Arkto-alpínské druhy jsou jak na severu kontinentu, tak v horách, ale existují i druhy pouze s jedním typem rozšíření. Populace v horských refugiích jsou izolované o populaci na severu i od sebe navzájem, což může být důležitým faktorem speciace.

V rámci interglaciálu můžeme vysledovat rozšíření druhů na základě oceánicko-kontinentálního gradientu. Druhy adaptované na kontinentální klima, žijící převážně v Asijských stepích, mohou mít refugia na Balkáně nebo v Panonské pánvi, západně od jejich hlavního centra rozšíření. Méně častým fenoménem jsou druhy přizpůsobené oceánickému klimatu s refugií také západně od jejich rozšíření, například v Rumunsku nebo u pobřeží Atlantského oceánu.

Znalost těchto fenoménů nám může pomoci pochopit důvody současného i minulého rozšíření druhů v Evropě i mimo ni, poznat historii druhu v kontextu klimatických oscilací a například si i udělat lepší představu o dopadu klimatických změn na rozšíření druhů.

## 7. Seznam použité literatury

- Avise, J. C., Walker, D., & Johns, G. C. (1998).** Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1407), 1707–1712.
- Bennett, K., & Provan, J. (2008).** What do we mean by “refugia”? *Quaternary Science Reviews*, 27(27-28), 2449–2455.
- Berglund, B. E. (1966).** Late-Quaternary vegetation in eastern Blekinge, southeastern Sweden: a pollen analytical study. I. Late-glacial time. *Opera Bot.*, 12, 180–190.
- 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.
- Boston, E. S. M., Montgomery, W. I., Hynes, R., & Prodohl, P. A. (2015).** New insights on postglacial colonization in western Europe: the phylogeography of the Leisler’ s bat (*Nyctalus leisleri*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 282(1804).
- Bouvet, J., & Taberlet, P. (1994).** Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society in London*, 255(1344), 195–200.
- Brunhoff, C., Galbreath, K., Fedorov, V., Cook, J., & Jaarola, M. (2003).** Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology*, 12(4), 957–968.
- Dalén, L., Fuglei, E., Hersteinsson, P., Kapel, C. M. O., Roth, J. D., Samelius, G., Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. (2005).** Population history and genetic structure of a circumpolar species : the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(1), 79–89.
- 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), 1727–39.
- Fedorov, V. B., & Stenseth, N. C. (2001).** Glacial survival of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 268(1469), 809–14.
- Gobbi, M., Ballarin, F., Compostella, C., Lencioni, V., Seppi, R., Tampucci, D., & Caccianiga, M. (2014).** Physical and biological features of an active rock glacier in the Italian Alps. *The Holocene*, 24(11), 1624–1631.

- Haubrich, K., & Schmitt, T. (2007).** Cryptic differentiation in alpine-endemic, high-altitude butterflies reveals down-slope glacial refugia. *Molecular Ecology*, 16(17), 3643–58.
- Hewitt, G. (1999).** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 87–112.
- Hewitt, G. (2000).** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913.
- Hewitt, G. (2004).** Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 359(1442), 183–95; discussion 195.
- Hewitt, G. M. (1996).** Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, (September 1994), 247–276.
- Holder, K., Montgomerie, R., & Friesen, V. (1999).** A test of the glacial refugium hypothesis using patterns of mitochondrial and nuclear DNA sequence variation in rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Evolution*, 53(6), 1936–1950.
- Holderegger, R., & Thiel-Egenter, C. (2009).** A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 36(3), 476–480.
- Jaarola, M., & Searle, J. B. (2002).** Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, 11(12), 2613–2621.
- Jaarola, M., Tegelström, H., & Fredga, K. (1999).** Colonization history in Fennoscandian rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 113–127.
- 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 of the United States of America*, 103(40), 14860–4.
- Kukla, G. J., Bender, M. L., de Beaulieu, J.-L., Bond, G., Broecker, W. S., Clevinger, P., Gavin, J.E., Herbert, T.D., Imbrie, J., Jouzel, J., Keigwin, L.D., Knudsen, K., McManus, J.F., Merkt, J., Muhs, D.R., Müller, H., Poore, R.Z., Porter, S.C., Seret, G., Shackleton, N.J., Turner, C., Tzedakis, P.C., Winograd, I. J. (2002).** Last Interglacial Climates. *Quaternary Research*, 58(1), 2–13.
- Larsen, E; Gulliksen, S; Lauritzen, SE; Lie, R; Lovlie, R; Mangerud, J. (1987).** Cave stratigraphy in western Norway - multiple Weichselian glaciations and interstadial vertebrate fauna. *BOREAS*, 16(3), 267–292.
- Leonard, J. a, Wayne, R. K., & Cooper, A. (2000).** Population genetics of ice age brown bears. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(4), 1651–4.

- Lister, A. M. (1984).** Evolutionary and ecological origins of British deer. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B-Biological Sciences*, 82, 205–229.
- Liu, S., Lorenzen, E. D., Fumagalli, M., Li, B., Harris, K., Xiong, Z., Zhou, L., Korneliusson, T.S., Somel, M., Babbitt, C., Wray, G., Li, J., He, W., Wang, Z., Fu, W., Xiang, X., Morgan, C.C., Doherty, A., O'Connell, M.J., McInerney, J.O., Born, E.W., Dalén, L., Dietz, R., Orlando, L., Sonne, C., Zhang, G., Nielsen, R., Willerslev, E., Wang, J. (2014).** Population genomics reveal recent speciation and rapid evolutionary adaptation in polar bears. *Cell*, 157(4), 785–94.
- Loehr, J., Worley, K., Grapputo, A., Carey, J., Veitch, A., & Coltman, D. W. (2006).** Evidence for cryptic glacial refugia from North American mountain sheep mitochondrial DNA. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(2), 419–30.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D. S., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I. (2006).** A new scenario for the Quaternary history of European beech populations : palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171(1), 199–221.
- Mix, A. C., Bard, E., & Schneider, R. (2001).** Environmental processes of the ice age : land, oceans, glaciers ( EPILOG ). *Quaternary Science Reviews*, 20(4), 627–657.
- Nilsson, S. (1847).** *Skandinavisk Fauna Däggdjuren*. \*
- Pilot, M., Branicki, W., Jedrzejewski, W., Goszczynski, J., Jedrzejewska, B., Dykyy, I., Dykyy, I., Shkvyrya, M., Tsingarska, E. (2010).** Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC EVOLUTIONARY BIOLOGY*, 10(104).
- Pruett, C. L., & Winker, K. (2007).** Evidence for cryptic northern refugia among high- and temperate-latitude species in Beringia. *Climatic Change*, 86(1-2), 23–27.
- Reif, J., & Flousek, J. (2012).** The role of species' ecological traits in climatically driven altitudinal range shifts of central European birds. *Oikos*, 121(7), 1053–1060.
- Remy, J., & Beaulieu, J. De. (2003).** Glacial refugia : Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300(5625), 1563–1565.
- Ruiz-González, A., Madeira, M. J., Randi, E., Abramov, A. V., Davoli, F., & Gómez-Moliner, B. J. (2013).** Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten ( *Martes martes* ): new insights into cryptic northern glacial refugia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(1), 1–18.
- Rull, V. (2009).** Microrefugia. *Journal of Biogeography*, 36(3), 481–484.
- Rull, V. (2010).** On microrefugia and cryptic refugia. *Journal of Biogeography*, 37(8), 1623–1625.
- Řičanová, Š., Koshev, Y., Řičan, O., Čosić, N., Čirović, 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), 4256–69.

- Saarma, U., Ho, S. Y. W., 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), 401–13.
- Schmitt, T. (2007).** Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, *4*, 11.
- Schmitt, T. (2009).** Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology*, *6*, 9.
- Schmitt, T., & Seitz, A. (2001).** Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *74*(4), 429–458.
- Schmitt, T., & Varga, Z. (2012).** Extra-Mediterranean refugia : The rule and not the exception ? *Frontiers in Zoology*, *9*, 1–12.
- Skrede, I., Eidesen, P. B., Portela, R. P., & Brochmann, C. (2006).** Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular Ecology*, *15*(7), 1827–40.
- Sommer, R. S., & Benecke, N. (2005a).** Late-Pleistocene and early Holocene history of the canid fauna of Europe (Canidae). *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde*, *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., & Zachos, F. E. (2009).** Fossil evidence and phylogeography of temperate species: “glacial refugia” and post-glacial recolonization. *Journal of Biogeography*, *36*(11), 2013–2020.
- Sommer, R. S., Zachos, F. E., Street, M., Jöris, O., Skog, A., & Benecke, N. (2008).** Late Quaternary distribution dynamics and phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews*, *27*(7-8), 714–733.
- Stehlik, I., Blattner, F., Holderegger, R., & Bachmann, K. (2002).** Nunatak survival of the high Alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin in the central Alps during the ice ages. *Molecular Ecology*, *11*(10), 2027–2036.
- Stevens, G. (1992).** The elevational gradient in altitudinal range - an extension of Rapoport latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, *140*(6), 893–911.

- Stewart, J. R., & Lister, A. M. (2001).** Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 608–613.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., & Dalén, L. (2010).** Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 277(1682), 661–71.
- Talbot, S. L., & Shields, G. F. (1996).** Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and parapatry within the Ursidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5(3), 477–94.
- Valdiosera, C. E., García, N., Anderung, C., Dalén, L., Crégut-Bonnoure, E., Kahlke, R.-D., Stiller, M., Brandström, M., Thomas, M.G., Arsuaga, J.L., Götherström, A., Barnes, I. (2007).** Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears. *Molecular Ecology*, 16(24), 5140–8.
- Vega, R., Fløjgaard, C., Lira-Noriega, A., Nakazawa, Y., Svenning, J.-C., & Searle, J. B. (2010).** Northern glacial refugia for the pygmy shrew *Sorex minutus* in Europe revealed by phylogeographic analyses and species distribution modelling. *Ecography*, 33(January), 260–271.
- Wang, H., Liu, H., Yang, M., Bao, L., & Ge, J. (2014).** Phylogeographic study of Chinese seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi) reveals two distinct haplotype groups and multiple microrefugia on the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecology and Evolution*, 4(22), 4370–9.
- Willis, K. J., Rudner, E., & Sümegi, P. (2000).** The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe. *Quaternary Research*, 53(2), 203–213.
- Zigouris, J., Schaefer, J. a., Fortin, C., & Kyle, C. J. (2013).** Phylogeography and Post-Glacial Recolonization in Wolverines (*Gulo gulo*) from across Their Circumpolar Distribution. *PLoS ONE*, 8(12), e83837.

\* převzaté citace

### Internetové zdroje

**The IUCN Red List of Threatened Species.** *Lagopus muta*. BirdLife International 2012. (n.d.). Retrieved May 01, 2015, from <http://www.iucnredlist.org/details/22679464/0>

**The IUCN Red List of Threatened Species.** *Sicista subtilis*. Kryštufek, B., Zagorodnyuk, I. & Amori, G. (n.d.). Retrieved May 03, 2015, from <http://www.iucnredlist.org/details/20194/0>